

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

НАЦІОНАЛЬНИЙ ТЕХНІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
«ХАРКІВСЬКИЙ ПОЛІТЕХНІЧНИЙ ІНСТИТУТ»

**АНАТОМІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ ТА ВИЩОЇ НЕРВОВОЇ
ДІЯЛЬНОСТІ**

НАВЧАЛЬНО-МЕТОДИЧНИЙ ПОСІБНИК
ЧАСТИНА ПЕРША

*для студентів освітньо-кваліфікаційного рівня «Бакалавр»
за спеціальністю 053 «Психологія»*

Харків
НТУ «ХПІ»
2020

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

НАЦІОНАЛЬНИЙ ТЕХНІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
«ХАРКІВСЬКИЙ ПОЛІТЕХНІЧНИЙ ІНСТИТУТ»

**АНАТОМІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ ТА ВИЩОЇ НЕРВОВОЇ
ДІЯЛЬНОСТІ**

НАВЧАЛЬНО-МЕТОДИЧНИЙ ПОСІБНИК
ЧАСТИНА ПЕРША

*для студентів освітньо-кваліфікаційного рівня «Бакалавр»
за спеціальністю 053 «Психологія»*

Затверджено
редакційно-видавничою
радою університету,
протокол № 1 від 19.02.2020 р.

Харків
НТУ «ХПІ»
2020

Анатомія нервової системи та вищої нервової діяльності: навчально-методичний посібник для студентів освітньо-кваліфікаційного рівня «Бакалавр» за спеціальністю 053 «Психологія» / уклад. І.В. Хавіна, Т.В. Гура, Ю.Г. Чебакова. – Харків : НТУ «ХПІ», 2020. – 103 с.

УДК 611.8(075)

X-12

Укладачі: І.В. Хавіна
Т.В. Гура
Ю.Г. Чебакова

Рецензент С.М. Охрименко, кан. біол. наук, доцент кафедри біохімії ХНУ
ім. В.Н. Каразіна
А.О. Борисова, кан. псих. наук, професор кафедри іноземних мов
ХДУХТ

Кафедра педагогіки та психології управління соціальними системами ім.
академіка І.А. Зязюна

ВСТУП

Анатомія нервової системи та вищої нервової діяльності – комплексна дисципліна, що досліджує морфофізіологічні особливості нервової системи та її окремих відділів.

Професійна підготовка освітньо-кваліфікаційного рівня «Бакалавр» за спеціальністю 053 «Психологія» передбачає два етапи: спочатку фундаментальна підготовка, а потім спеціальна підготовка. Глибока фундаментальна підготовка є основою для вивчення інших дисциплін. Курс дисципліни «Анатомія нервової системи та вищої нервової діяльності» входить до складу фундаментальних дисциплін та складається з трьох розділів: анатомія нервової тканини людини; еволюція та розвиток нервової системи людини; анатомія відділів нервової системи людини.

У першій частині курсу «Анатомія нервової системи та вищої нервової діяльності» детально вивчається та аналізується інформація про нервові клітини, процеси збудження та гальмування у нервовій системі. У другій частині курсу вивчається філогенез та онтогенез нервової тканини та відділів нервової системи, а також процеси регенерації та дегенерації нервової тканини. Третя частина курсу (анатомія відділів нервової системи людини) присвячена морфофізіологічним характеристикам відділів головного та спинного мозку. Також у третьому розділі розглядаються вікові особливості розвитку нервової системи та механізми і типи іннервації органів.

Перша частина початково-методичного посібника присвячена першому розділу дисципліни – анатомія нервової тканини людини. У цьому розділі приділено увагу історії становлення анатомії як науки. Аналізується який вклад було зроблено окремими вченими у розвитку анатомії як науки.

Детально вивчається будова еукаріотичної клітини та її функції. Приділено увагу до вивчення анатомії та фізіології структурних елементів нервової тканини. Розглядається роль та функції синапсів, процесів збудження та гальмування у центральній та периферичній нервовій системі людини. Вивчається трансмембранний транспорт мікро- та макромолекул і їх роль у функціонуванні організму людини.

Вивчення дисципліни «Анатомія нервової системи та вищої нервової діяльності» є важливою складовою професійної підготовки бакалаврів спеціальності 053 «Психологія». Згідно з вимогами МОНУ в результаті вивчення курсу «Анатомія нервової системи та вищої нервової діяльності» майбутні бакалаври з психології повинні знати: критичні періоди розвитку нервової системи в пренатальному та постнатальному періодах; хронологію розвитку відділів головного мозку; будову, функції та властивості нервової клітини; класифікацію нейронів; будову та класифікацію синапсів; види транспорту через клітинну мембрану; структуру та класифікацію рецепторів; механізми збудження та гальмування нервової клітини; характеристики передавання збудження по нервовим волокнам та нервової системи в цілому; функції відділів головного мозку; функції симпатичної та парасимпатичної нервової систем; поняття про дифузну, вузлову та трубчасту нервові системи; поняття про регенерацію та дегенерацію нервової тканини; мати уяву про фактори еволюції нервової системи. Окрім того, студенти повинні вміти: визначити механізм взаємозв'язку окремих відділів нервової системи з проявами психічної діяльності; формувати модель еволюції нервової тканини.

Мета викладення дисципліни – надати студенту знання про анатомію та еволюцію нервової системи людини та розуміння їх закономірностей.

Задачі курсу:

Основними принципами і методами забезпеченості професійної спрямованості вивчення дисципліни є загальнонаукові (системний та комплексний підходи, спостереження, аналіз та узагальнення, сполучення

логічного підходу з історичним, всебічне врахування існуючого досвіду) методи.

Вирішальна роль в успішному оволодінні матеріалом дисципліни належить основним видам навчальних занять: лекціям, практичним заняттям, самостійній роботі студентів та підсумковому контролю знань – іспиту.

Провідне місце у курсі займають лекції, протягом яких викладач доводить основний зміст предмету до тих, хто навчається, вказує їм основні шляхи пошуку додаткових знань щодо навчальної дисципліни. Вона має формувати у студентів основи психологічних знань, а також визначити напрямок і характер усіх інших видів навчальних занять та самостійної роботи студентів згідно з навчальною дисципліною.

Практичні заняття проводяться з найбільш важливих питань курсу. Їх призначення: розширення, поглиблення й закріплення теоретичних знань, одержаних на лекціях та під час самостійного опанування проблемних питань курсу; аналіз досягнутого рівня знань того, хто вивчається; розвиток вмінь та навичок, наукового мислення й усного мовлення студентів та мобілізація їх до активної роботи з літературою; перевірка та оцінювання рівня їх підготування.

Важливим видом вивчення навчальної дисципліни є самостійна підготовка студентів. Вона сприяє закріпленню теоретичних знань, виробленню у студентів пізнавальних якостей, самостійності в роботі над навчальним матеріалом, відпрацюванню лекцій, творчій підготовці студентів до практичних занять, а також до підсумкового контролю знань – іспиту.

Організація самостійної роботи включає:

1. Самостійне вивчення студентами навчально–методичної та додаткової літератури, визначеної програмою та викладачем.
2. Підготування домашнього завдання у формі відповідей за навчальними та навчально–методичними посібниками та іншими додатковими джерелами інформації.

3. Підготовка доповідей, рефератів, наукових повідомлень, творчих робіт.

4. Попереднє ознайомлення з матеріалами наступного заняття з метою введення студентів у коло питань, які заплановані програмою (випереджальне навчання).

Курс «Анатомія нервової системи та вищої нервової діяльності» розраховано на 164 години, з яких лекційний курс – 32 години, практичний курс – 32 години, 100 годин – самостійна робота.

Система оцінювання студентів спеціальності «Психологія» розуміється як сукупність методів та форм (письмові, усні і практичні тести, екзамени, проекти тощо), що використовуються при оцінюванні досягнення особами, що навчаються, очікуваних результатів навчання.

Контроль успішності студента здійснюється у формі поточного та підсумкового семестрового контролю. Поточний контроль здійснюється в ході семестру під час проведення практичних занять, а також контрольних робіт і має на меті перевірку засвоєння студентами змісту модулів навчальної дисципліни. Поточний контроль знань студентів проводиться на всіх видах занять, чим досягається його безперервність та системність. Це включає проведення поточного та підсумкового контролю з урахуванням індивідуальних особливостей студентів та передбачає диференційний підхід у її організації.

Підсумковий контроль здійснюється з метою з'ясування рівня засвоєння теоретичного та практичного матеріалу з навчальної дисципліни та виставлення підсумкової оцінки. Підсумковий контроль здійснюється під час екзаменаційної сесії на основі теоретичних питань з курсу «Анатомія нервової системи та вищої нервової діяльності», які систематизовані в білети. А також урахується оцінка, одержана за доповіді, реферати, повідомлення при самостійному вивченні запланованих щодо програми курсу тем.

Тема 1. Введення в курс

1. Анатомія як наука. Розділи анатомії людини
2. Історія анатомії людини
3. Методи вивчення анатомії та фізіології нервової системи людини
4. Специфічна термінологія анатомії

1. Анатомія (від др.- греч. ἀνατομή, ἀνά, τομή, tomé – знову, зверху і «ріжу», «рублю», «розсікаю») – розділ біології і конкретно морфології, що вивчає будову тіла організмів і їх частин на рівні вище клітинного.

Анатомія включає в себе два великих розділів – це нормальна і патологічна анатомія.

Нормальна (систематична) анатомія людини – розділ анатомії людини, що вивчає будову «нормального», тобто здорової людини за системами органів, органів і тканин. Орган – частина тіла певної форми і конструкції, який має певну локалізацію в організмі і виконує певну функцію (функції). Кожен орган має характерний клітинний склад. Органи, які об'єднані анатомічно і функціонально, мають спільне походження і загальний план будови, складають систему органів.

Розділами нормальної анатомії людини є: остеологія – вчення про кістки, синдесмологія – вчення про з'єднання частин скелета, міологія – вчення про м'язи, спланхнологія – вчення про внутрішні органи травної, дихальної та сечостатевої систем, ангіологія – вчення про кровоносної та лімфатичної системах, анатомія нервової системи (неврологія) – вчення про центральної і периферичної нервової системи, естезіологія – вчення про органи почуттів.

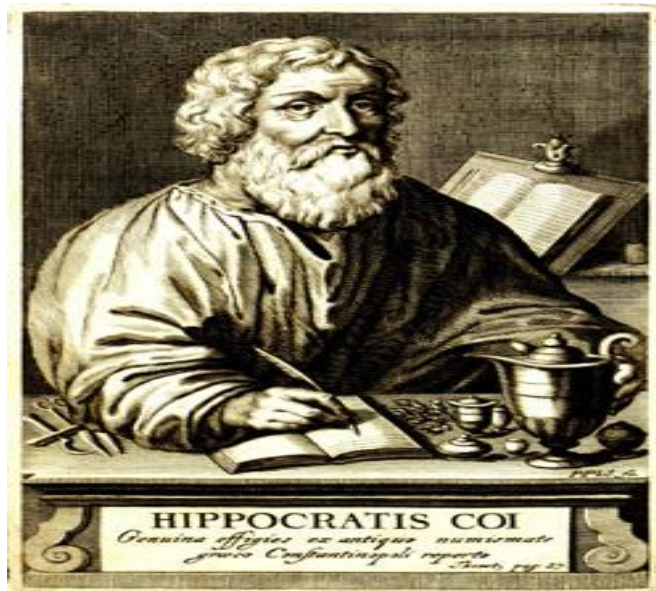
Патологічна анатомія – розділ, що вивчає патологічні процеси і хвороби, що виникають в клітинах і тканинах організму, органах і системах органів. Засновником сучасної патологічної анатомії вважається Рудольф Вірхов – німецький дослідник, який створив вчення про целлюлярну

(клітинну) патологію. Крім суті змін в тканинах, сучасна патологічна анатомія включає в себе вивчення причин (етіологію), механізмів розвитку (патогенез), а також ускладнень і результатів захворювань. Вона займається також дослідженням причин і механізмів смерті (танатогенез) при різних хворобах, мінливістю захворювань (патоморфоз) і патологією, спричиненої лікуванням (ятрогенна патологія, ятрогенія).

2. Розвиток і формування уявлень про анатомію і фізіологію починаються з глибокої давнини.

Серед перших відомих історії вчених-анатомів слід назвати **Алкемеона**, який жив у V ст. до н. е. Він перший почав анатомувати (розкривати) трупи тварин, щоб вивчити будову їх тіла, і висловив припущення про те, що органи чуття мають зв'язок безпосередньо з головним мозком, і сприйняття почуттів залежить від мозку. Він є автором першого давньогрецького медичного трактату. У своєму трактаті «Про природу» Алкмеон розглядає проблеми ембріології, фізіології, теорії відчуттів. Крім цього Алкмеон вивчав також зоологію і ботаніку. Спираючись на розтин тварин і проводячи спостереження над захворюваннями і пошкодженнями мозку, він відкрив головні нерви органів почуттів (названі ним, як і Аристотелем, «ходами» або «каналами»), їх шляху і закінчення в мозковому центрі. На відміну від прийнятих в той час уявлень, Алкмеон поміщав джерело пізнання не в серце, а в мозок, вважаючи його органом мислення.

Гіппократ (бл. 460 – бл. 370 до н.е.) – один з видатних вчених медицини Стародавньої Греції. Він зібрав і систематизував спостереження про будову тіла людини, описав кістки даху черепа і з'єднання кісток за допомогою швів, будова хребців, ребер, внутрішні органи, орган зору, м'язи, великі судини.



У Стародавній Греції часів Гіппократа існувала заборона на розтин людського тіла. У зв'язку з цим лікарі мали дуже поверхневі знання про анатомію і фізіологію людини. Всі дослідження ґрунтувалися на спробах знайти причину захворювання. Лікування полягало в спостереженні за хворим, створенням такого режиму, при якому організм сам би впорався з хворобою. Звідси і один з основоположних принципів вчення «Не нашкодь».

Велика заслуга Гіппократа це його вчення про темперамент людини. Згідно з яким, загальна поведінка людини залежить від співвідношення чотирьох соків (рідин), що циркулюють в організмі, – крові, жовчі, чорної жовчі і слизу (флегми, лімфи).

Переважаючі жовчі (грец. Χολή, холі, «жовч, отрута») робить людину імпульсивним, «гарячим» – холериком.

Переважаючі слизу (грец. Φλέγμα, флегма, «мокрота») робить людину спокійною і повільним – флегматиком.

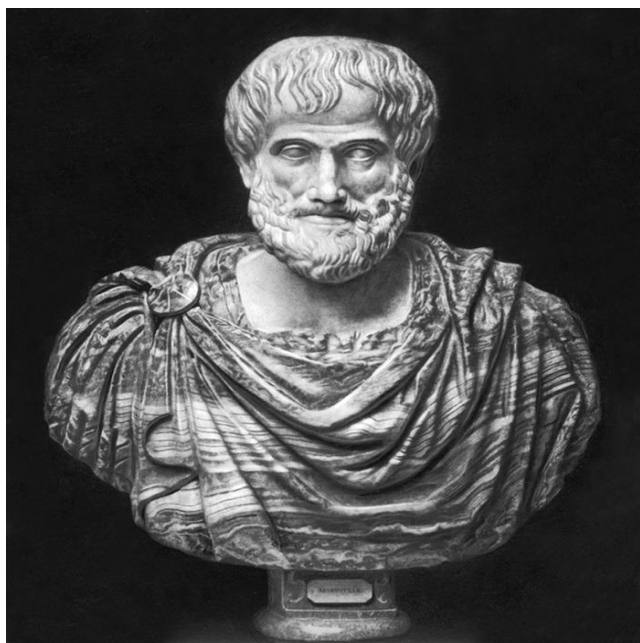
Переважаючі крові (лат. Sanguis, сангвіс, сангуа, «кров») робить людину рухливим і веселим – сангвініком.

Переважаючі чорної жовчі (грец. Μέλαινα χολή, мелена холе, «чорна жовч») робить людину сумним і боязким – меланхоліком.

У творах Гіппократа є описи властивостей сангвініків, холериків, флегматиків і дуже швидке – меланхоліків. Виділення типів статури і

душевного складу мало практичне значення: встановлення типу пов'язувалося з діагностикою і вибором методу лікування хворих, так як за Гіппократом кожен тип схильний до певних захворювань.

Видатними вченими-натуралістами свого часу були **Платон** (427–347 до н.е.) і **Аристотель** (384–322 до н.е.). Вивчаючи анатомію і ембріологію, Платон виявив, що головний мозок хребетних тварин розвивається в передніх відділах спинного мозку. Аристотель, розкриваючи трупи тварин, описав їх внутрішні органи, сухожилля, нерви, кістки і хрящі.



Найвидатнішим вченим в різних областях медицини після **Гіппократа** став римський анатом і фізіолог **Клавдій Гален** (бл. 130 – бл. 201). Він вперше почав читати курс анатомії людини, супроводжуючи розтином трупів тварин, головним чином мавп. Він описав 7 пар (з 12) черепних нервів, сполучну тканину, нерви м'язів, кровоносні судини печінки, нирок та інших внутрішніх органів, окістя, зв'язки.



Його теорії домінували в Європейській медицині протягом 1300 років. Його анатомією, заснованої на диссекції мавп і свиней, користувалися до появи в 1543 році праці «Про будову людського тіла». Студенти-медики вивчали Галена до XIX століття включно. Його теорія про те, що мозок контролює рухи тіла за допомогою нервової системи, актуальна і сьогодні.

Описав близько 300 м'язів людини.

Довів, що не серце, а головний і спинний мозок є «осередком руху, чутливості і душевної діяльності».

Зробив висновок, що «без нерва немає жодної частини тіла, жодного руху, званого довільним, ні єдиного почуття».

Перерізавши спинний мозок поперек, Гален показав зникнення чутливості всіх частин тіла, що лежать нижче місця розрізу.

Довів, що по артеріях рухається кров, а не «пневма», як вважалося раніше.

Створив близько 400 праць з філософії, медицини і фармакології, з яких до нас дійшло близько сотні. Зібрав і систематизував відомості по медицині, фармації, анатомії, фізіології і фармакології, накопичені античної наукою.

Описав чотиригорбіє середнього мозку, блукаючий нерв; проводячи досліди по перерізанню спинного мозку свиней продемонстрував функціональне розходження між передніми (руховими) і задніми (чутливими) корінцями спинного мозку.

Гален систематизував уявлення античної медицини у вигляді єдиного вчення, що був теоретичною основою медицини аж до закінчення середньовіччя.

Поклав початок фармакології. До сих пір «галенових препаратами» називають настоянки та мазі, приготовані певними способами.

Лікування по Галену було засновано на застосуванні дієти і лікарських засобів. Гален лікував витягами з рослин, широко використовував сиропи, вина, суміш оцту і меду.

Особливо великий внесок у розвиток анатомії вніс італійський вчений і художник епохи Відродження **Леонардо да Вінчі** (1452–1519). Він анатомував 30 трупів, зробив безліч малюнків кісток, м'язів, внутрішніх органів, забезпечивши їх письмовими поясненнями. Леонардо да Вінчі поклав початок пластичної анатомії. Протягом свого життя Леонардо да Вінчі зробив тисячі заміток і малюнків, присвячених анатомії, проте не публікував свої роботи. Роблячи розтин тіл людей і тварин, він точно передавав будову скелета і внутрішніх органів, включаючи дрібні деталі.

Засновником наукової анатомії вважається **Андрас Везалій** (1514–1564), який на основі власних спостережень, зроблених під час розтину трупів, написав класичну працю в 7 книгах «Про будову людського тіла». У них він систематизував скелет, зв'язки, м'язи, судини, нерви, внутрішні органи, мозок і органи чуття.

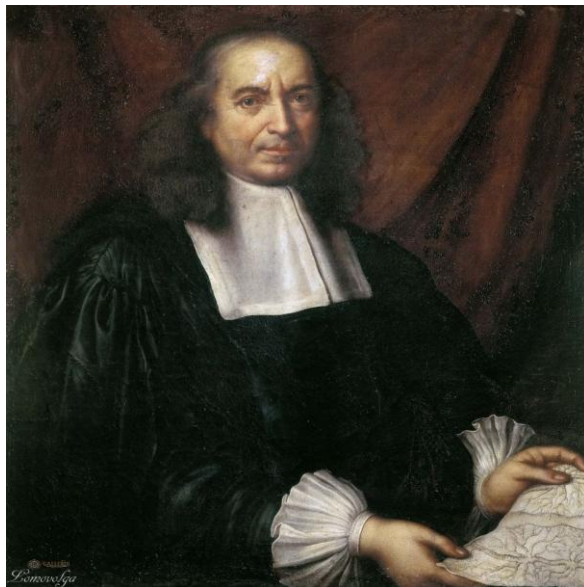


Вивчаючи праці Галена і його погляди на будову людського тіла, Везалій виправив понад 200 помилок канонізованого античного автора. Також виправив помилку Аристотеля про те, що чоловік має 32 зуба, а жінка 38. класифікувати зуби на різці, ікла і моляри.

У 1543 році Везалій провів публічне розтин тіла Якоба Каррера фон Гебвайлера, сумно відомого злочинця зі швейцарського Базеля. Він зібрав кістки і пожертвував зібраний скелет Базельському університету. Цей скелет є єдиним добре збереженим скелетом Везалія, а також найстарішим у світі збереглися скелетом. Він до цих пір виставлений в Анатомічному музеї Базельського університету.

Його учні внесли великий вклад в анатомію **Г.Фаллопій** (1523–1562) – фаллопієві труби; **Б. Євстахій** (1510–1574) – евстахиева труба; **М. Мальпігі** (1628– 1694) – мальпігієві тільця в селезінці і нирках.

Протягом XVII–XVIII ст. з'являються не тільки нові відкриття в області анатомії, але і починає виділятися ряд нових дисциплін: гістологія, ембріологія, дещо пізніше – порівняльна і топографічна анатомія, антропологія.

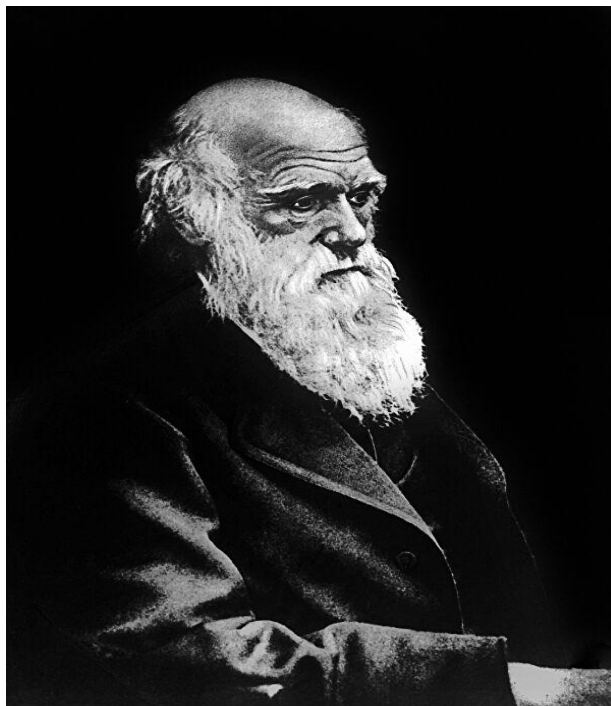


Клітинна теорія **Т. Шванна** (1810–1882), еволюційна теорія **Ч. Дарвіна** поставили перед анатомічної наукою ряд нових завдань: не тільки описувати, а й пояснювати будову тіла людини, його особливості, розкривати в анатомічних структурах філогенетичне минуле, роз'яснювати, як склалися в процесі історичного розвитку людини його індивідуальні ознаки.



Theodor Schwann

Для розвитку еволюційної морфології велику роль зіграло вчення **Ч. Дарвіна** (1809–1882) про вплив зовнішніх чинників на розвиток форм і структур організмів, а також на спадковість їх потомства.



До найбільш значних досягнень XVII–XVIII ст. відноситься сформульоване французьким філософом і фізіологом **Рене Декартом** уявлення про «відбитої діяльності організму».



Він вніс в фізіологію поняття про рефлекс. Відкриття Декарта послужило підставою для подальшого розвитку фізіології на матеріалістичній основі.

Пізніше уявлення про нервовий рефлекс, рефлекторну дугу, значення нервової системи у стосунках між зовнішнім середовищем і організмом отримали розвиток в працях відомого чеського анатома і фізіолога **І. Прохаска** (1748–1820).



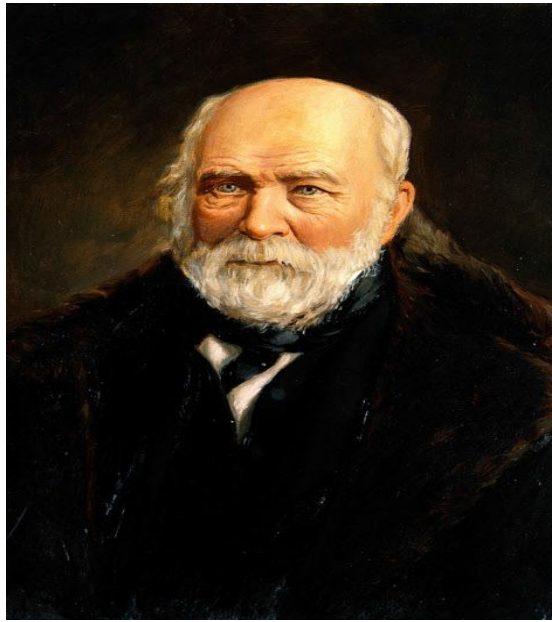
Значне місце в розвитку анатомії належить **Е. Мухіну** (1766–1850), який протягом багатьох років викладав анатомію, написав навчальний посібник «Курс анатомії».



Е. Мухін це видатний науковець, хірург, анатом, фізіолог, гігієніст, дійсний статський радник. Один з основоположників анатомо-фізіологічного напрямку у вітчизняній медицині та вчення про провідну роль головного мозку в життєдіяльності організму. Засновник вітчизняної травматології, започаткував симбіоз травматології та хірургії.

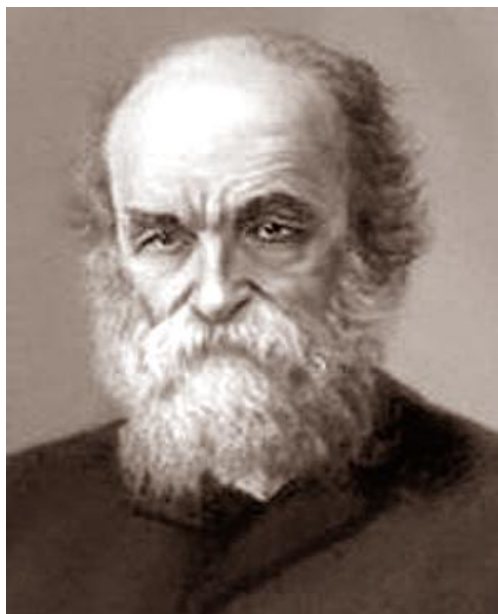
Він першим виклав основні положення рефлекторної теорії. Зробив вагомий внесок у розвиток учення про основну роль нервової системи у виникненні захворювань (теорія нервізму). Започаткував учення про закономірності індивідуального сприйняття зовнішніх і внутрішніх збудників, що впливають на організм людини.

Засновником топографічної анатомії є **М. Пирогов** (1810–1881) видатний російський хірург, анатом і педагог. Створив перший атлас топографічної анатомії людини, засновник військово-польової хірургії, започаткував використання анестезії при оперативних втручаннях.



Він розробив оригінальний метод дослідження тіла людини на распилах заморожених трупів. Особливо ретельно М. Пирогов вивчав і описав фасції, їх співвідношення з кровоносними судинами, надаючи їм велике практичне значення.

Функціональну анатомію заснував анатом **П. Лесгафт** (1837–1909) біолог, анатом, антрополог, лікар, педагог, творець наукової системи фізичного виховання. Його положення про можливість зміни структури організму людини шляхом впливу фізичних вправ на функції організму покладені в основу теорії і практики фізичного виховання.



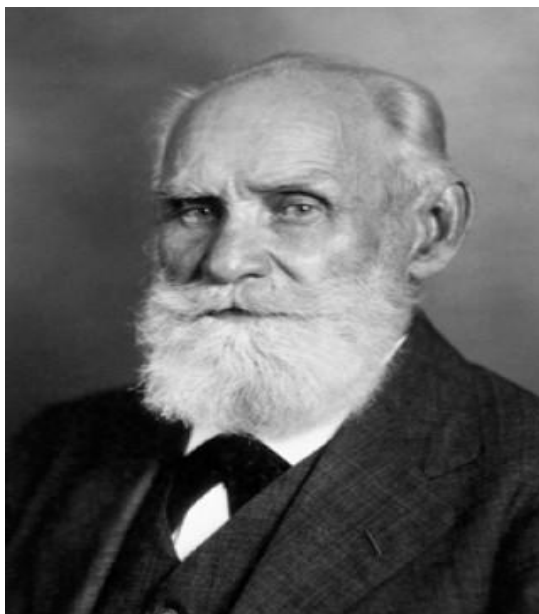
П. Лесгафт один з перших застосував метод рентгенографії для анатомічних досліджень, експериментальний метод на тварин і методи математичного аналізу.

І. Сеченов (1829–1905) увійшов в історію науки як перший експериментальний дослідник складного в області природи явища – свідомості.



Крім того, він був першим, кому вдалося вивчити розчинені в крові гази, встановити відносну ефективність впливу різних іонів на фізико-хімічні процеси в живому організмі, з'ясувати явище сумації в центральній нервовій системі (ЦНС). Найбільшу популярність І. Сеченов отримав після відкриття процесу гальмування в ЦНС. Після видання в 1863 р роботи І. Сеченова «Рефлекси головного мозку» в фізіологічні основи введено поняття психічної діяльності.

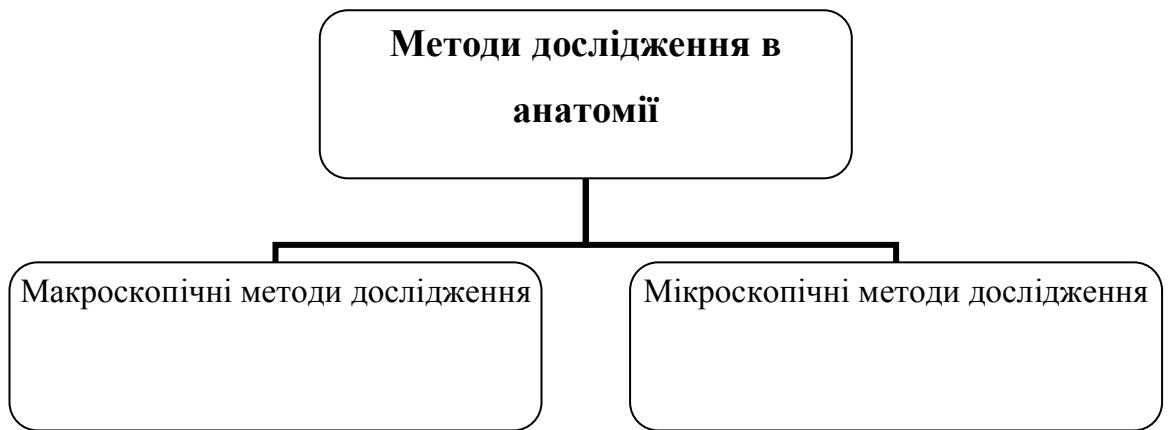
На розвиток фізіології великий вплив зробили роботи **І. Павлова** (1849–1936). Він створив вчення про вищу нервову діяльність людини і тварин. Досліджуючи регуляцію і саморегуляцію кровообігу, він встановив наявність спеціальних нервів, у тому числі одні підсилюють, інші затримують, а треті змінюють силу серцевих скорочень без зміни їх частоти.



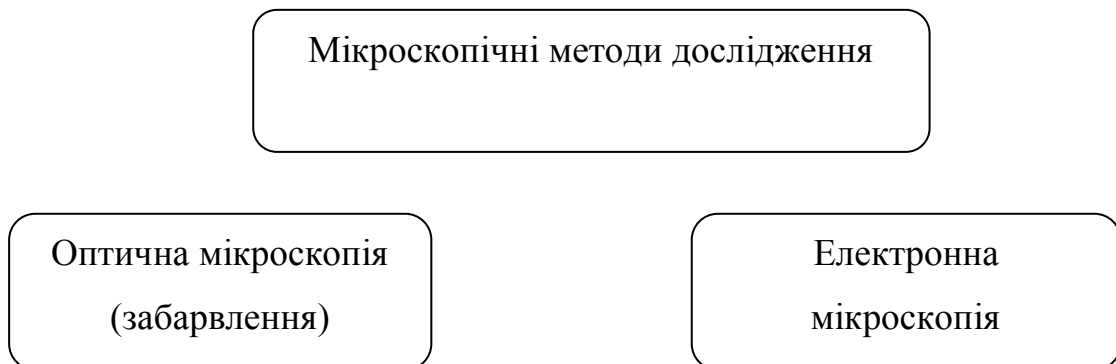
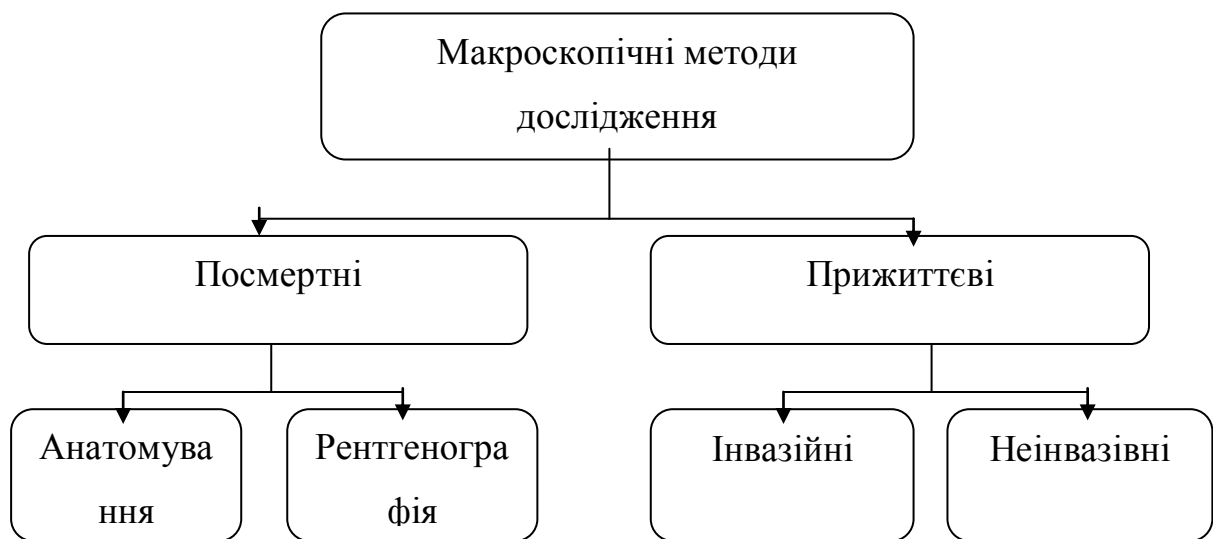
За роботу в області фізіології в 1904 р І. Павлову присудили Нобелівську премію. Відкриття їм умовного рефлексу дозволило продовжити вивчення психічних процесів, які лежать в основі поведінки тварин і людини. Результати багаторічних досліджень І. Павлова стали основою для створення вчення про вищу нервову діяльність, відповідно до якого вона здійснюється вищими відділами нервової системи і регулює взаємини організму з навколишнім середовищем.

3. Методи вивчення ЦНС

Всі анатомічні методи можна умовно розділити на **макроскопічні**, які вивчають весь організм цілком, системи органів, окремі органи або їх частини, і на **мікроскопічні**, об'єктом яких є тканини і клітини організму людини і клітинні органели. В останньому випадку анатомічні методи змикаються з методами таких наук, як гістологія (наука про тканини) і цитологія (наука про клітину).



У свою чергу, макроскопічні і мікроскопічні дослідження складаються з набору різних методичних прийомів, що дозволяють вивчати різні аспекти морфологічних утворень в нервовій системі в цілому, в окремих ділянках нервової тканини або навіть в окремому нейроні.



Також виділяють методи описові, порівняльно-анатомічні та експериментальні.

До них відносяться:

1. Метод препарування, або розсічення найдавніший серед анатомічних методів дав назву самій науці (розсікаю).
2. Метод фіксації або консервації (бальзамування трупів), забезпечує тривале збереження анатомічних препаратів і цілих трупів.
3. Метод ін'єкції, або наливка, полягає в наповненні просвіту різних трубчастих органів пофарбованими застигає масу, що полегшує вивчення кровоносних судин, бронхів.
4. Метод корозії полягає в розчиненні кислотами або лугами всіх тканин препарату, судини і порожнини якого були попередньо наповнені нерозчинними масами.
5. Метод мацерації вимочування в теплій воді трупа, що супроводжується гниттям, дозволяє виготовити кісткові препарати, тканини яких завдяки особливій обробці робляться прозорими, так що стають видимими кістки або попередньо налиті судини, протоки.
6. Макромікроскопічний метод полягає в тому, що анатомічне дослідження органу ведеться за допомогою лупи.
7. Метод електронної мікроскопії для вивчення ультрамікроскопічних будови різних тканин.

Всі перераховані вище методи є аналітичними і пов'язані з розчленуванням цілого на частини, тобто здійсненні лише на трупі. Разом з тим багато органів в трупі займають інше положення, мають іншу форму, ніж у живої людини.

8. Просвічування людського тіла променями Рентгена – дозволяє бачити в динаміці, в функціонуючому стані, не тільки кістки і суглоби, але і легені, серце, великі судини, шлунок, кишківник, жовчний міхур.

9. Ауторадіографічний метод (використовують радіоактивні ізотопи) - використовують для дослідження процесів росту кісткового скелета, зубів і деяких інших органів.

4. Деякі спеціальні терміни, прийняті в анатомії.

Анатомія, як і будь-яка інша наука, використовує свою термінологію (номенклатуру). Термінологія має велике значення для правильного тлумачення будови будь-якої структури при її вивченні та описі. Міжнародна анатомічна номенклатура була прийнята в місті Базелі (Швейцарія) в 1885 році (BNA). Вона змінювалася і доповнювалася в Парижі в 1955 році (PNA), Ленінграді (1970), Ташкенті (1974) і Токіо (1975). В анатомії традиційно використовуються латинські терміни.

Для точного уявлення про топографію органу або його відділу умовно виділяють різні площини перетину тіла людини

Так, **сагітальній площині** (від лат. Sagitta – стріла) проходить через середину тіла, розсікаючи його на праву і ліву половини.

Фронтальна площина (від лат. Rons – лоб) паралельна площині лоба і ділить тіло на черевну або **вентральну** (від лат. Venter – живіт), і спинну, або **дорсальну** (від лат. Dorsum – спина), половини. Третя площина – перпендикулярна обом попереднім – горизонтальна. Вона розсікає тіло на поперечні відрізки – сегменти.

В анатомії прийняті наступні позначення: **anterior** – передній, **posterior** – задній, **inferior** – нижній, **superior** – верхній, **dexter** – правий, **sinister** – лівий і т.д. Ділянки органів, звернені до серединної площини називаються **медіальними**, до периферії – **латеральними**.



Положення органів ближче до головного кінця тіла називається **краніальним** (cranium – череп) або **оральним** (or – рот), ближче до заднього кінця – **каудальним** (cauda – хвіст). На кінцівках найближчу до тулуба частину називають **проксимальної**, віддалену від нього – **дистальної** (distantio – відстань).

«**Аферентний**» – приносить (вживається стосовно до нейрона, по якому імпульси надходять в ЦНС);

«**Еферентний**» – виносить (вживається стосовно до нейрона, по якому імпульси залишають ЦНС).

Питання для перевірки знань

1. Назвіть, який вчений зібрав і систематизував спостереження про будову тіла людини, описав кістки склепіння черепа і з'єднання кісток.
2. Назвіть, який науковець і коли відкрив основні положення клітинної теорії.

3. Назвіть, який вклад у розвиток анатомії як науки вніс вчений Ч. Дарвін.
4. Назвіть вченого, який займався вивченням процесів гальмування в ЦНС.
5. Назвіть та опишіть методи, які застосовуються при вивченні анатомії людини.
6. Опишіть, що вивчає розділ анатомії – неврологія.
7. Дайте визначення двом розділам анатомії.
8. Назвіть які нові дисципліни з'явилися на протязі XVII-XVIII століть.
9. Охарактеризуйте різні площини перетину тіла людини.

Тема 2. Анатомія нервової тканини. Нейрон. Нейроглія

1. Структурно-функціональна характеристика нервової системи.
2. Клітинна теорія.
3. Будова еукаріотичної клітини.
4. Структурно–функціональна характеристика нервових та гліальних клітин.
5. Властивості нервової клітини.
6. Специфічні властивості нервової тканини

1. Структурно-функціональна характеристика нервових та гліальних клітин.

Нервова система – це цілісна морфологічна і функціональна сукупність різних нервових структур, які забезпечують взаємопов'язану регуляцію діяльності всіх систем організму людини і реакцію на зміну умов внутрішнього і зовнішнього середовища.



Нервова система людини ділиться на **центральну нервову систему (ЦНС)** і **периферичну нервову систему (ПНС)**.

ЦНС складається з головного і спинного мозку. ПНС складається з усіх інших нервів і нейронів, що не лежать в межах ЦНС. Периферійна нервова

система ділиться на соматичну нервову систему і вегетативну нервову систему.

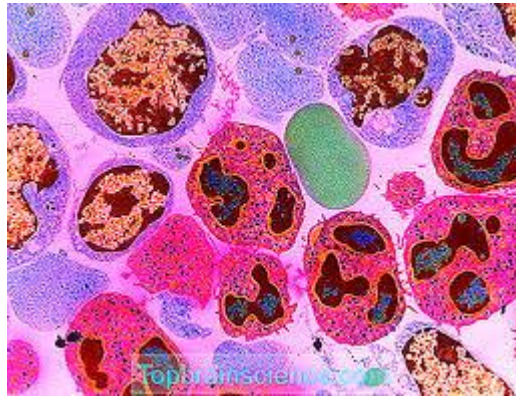


Нервова система людини

Соматична нервова система відповідає за координацію руху тіла, а також за отримання і передачу зовнішніх стимулів. Ця система регулює дії, які знаходяться під свідомим контролем.

Вегетативна нервова система ділиться на парасимпатичну, метасимпатичну і симпатичну. **Симпатична нервова система** відповідає за небезпеку або стрес, і, серед багатьох фізіологічних змін, може викликати збільшення серцевого ритму і кров'яного тиску і порушення органів почуттів завдяки збільшенню адреналіну в крові. **Парасимпатична нервова система**, з іншого боку, відповідає за стан відпочинку, і забезпечує скорочення зіниці, уповільнення серця, розширення кровоносних судин і стимулювання травних і сечостатевої систем. **Метасимпатична** нервова система належить до третього відділу АНС і є базовою, незалежною та самостійною інтегративною системою. Всі ланки її рефлекторної дуги локалізуються тільки в інтрамуральних гангліях стінок порожнистих органів, які забезпечують місцеву регуляцію функцій завдяки місцевим рефлексам.

2. Клітинна теорія будови організмів була сформована в 1839 році німецькими вченими, зоологом **Т. Шванном** і ботаніком **М. Шлейденом**, і включала в себе три положення. У 1858 році **Рудольф Вірхов** доповнив її ще одним положенням, однак в його ідеях присутній ряд помилок: так, він припускав, що клітини слабо пов'язані один з одним і існують кожна «сама по собі». Лише пізніше вдалося довести цілісність клітинної системи.



Клітинна теорія є однією з основоположних ідей сучасної біології, вона стала незаперечним доказом єдності всього живого і фундаментом для розвитку таких дисциплін, як ембріологія, гістологія і фізіологія. На сьогоднішній день теорія містить такі твердження:

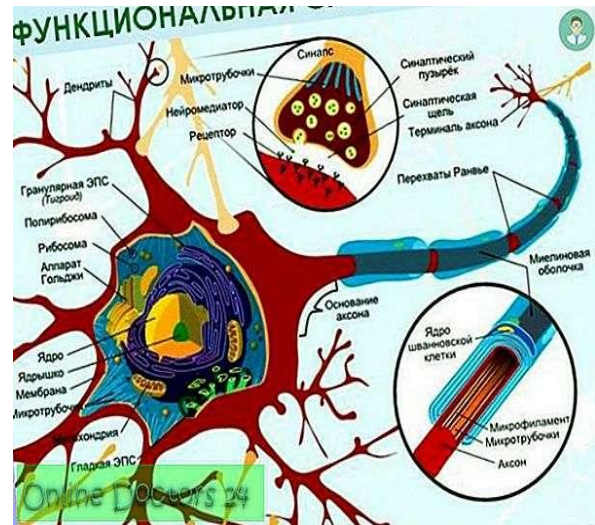
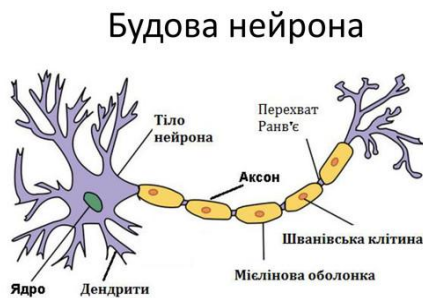
1. Клітина – це елементарна, функціональна одиниця будови всього живого. Багатоклітинний організм являє собою складну систему з безлічі клітин, об'єднаних та інтегрованих (вбудованих) в системи тканин і органів, пов'язаних один з одним (крім вірусів, які не мають клітинної будови).
2. Клітка – єдина система, вона включає безліч закономірнопов'язаних між собою елементів, що представляють цілісне утворення, що складається з сполучених функціональних одиниць – органел.
3. Клітини всіх організмів майже гомологічні (однакові) за будовою і основних властивостей й мають спільне походження.

4. Клітка відбувається тільки шляхом поділу материнської клітини. Збільшення кількості клітин відбувається шляхом їх розподілу, після реплікації їх ДНК: клітина – від клітини.
5. Багатоклітинний організм – система з великої кількості клітин, об'єднаних в системи тканин і органів, пов'язаних між собою гуморальною та нервовою регуляціями.
6. Клітини багатоклітинних організмів тотипотентні, тобто мають однаковий фонд генетичного матеріалу цього організму, всіма можливими потенціями для прояву цього матеріалу, – але відрізняються за рівнем експресії (роботи) окремих генів, що призводить до їх морфологічних та функціональних різноманітностей – диференціювання.

3. Нервова тканина – сукупність клітинних елементів, що формують органи центральної і периферичної нервової системи. Володіючи властивістю дратівливості, нервова тканина забезпечує отримання, переробку і зберігання інформації із зовнішнього та внутрішнього середовища, регуляцію і координацію діяльності всіх частин організму. У складі нервової тканини є два різновиди клітин: нейрони і гліальні клітини (нейроглія).



Нервова клітина – основний структурний і функціональний елемент нервової тканини.

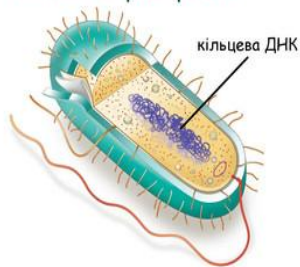


Будова нервових клітин схожа з будовою інших видів клітин, хоча спеціалізація нейронів зумовила деякі особливості.

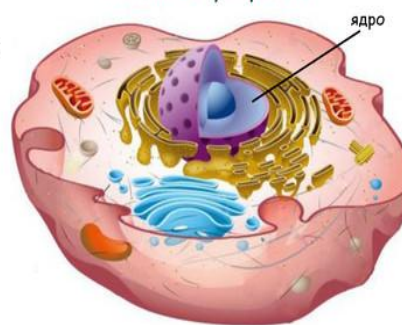
Всі клітинні форми життя на Землі можна розділити на два надцарства на підставі будови складових їх клітин:

Особенности эукариотів

Клітина прокаріотів



Клітина еукаріотів



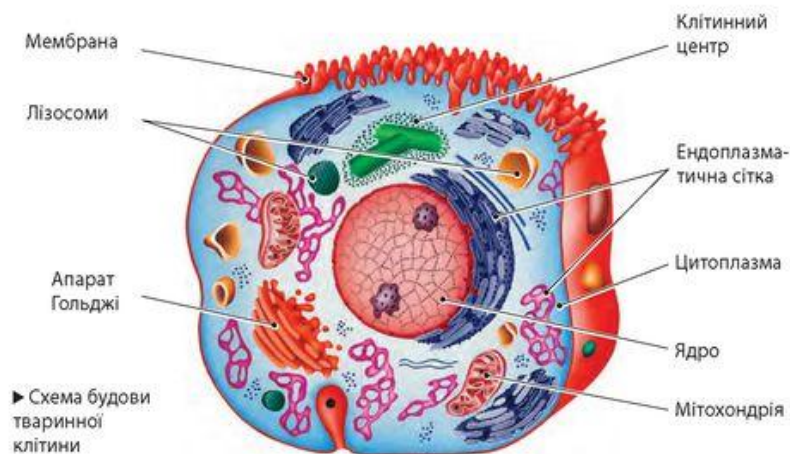
1. Наявність ядра

прокаріоти (доядерні) – більш прості за будовою, виникли в процесі еволюції раніше;

еукаріоти (ядерні) – більш складні, виникли пізніше.

Будова еукаріотичної клітини.

Клітина (лат. cellula – комірка) – структурно-функціональна одиниця всіх живих організмів, для якої характерний власний метаболізм та здатність до самовідтворення. Вміст клітини відокремлено від навколишнього середовища мембраною, або плазмалеммой. Усередині клітина заповнена цитоплазмою, в якій розташовані різні органели та клітинні включення, а також генетичний матеріал у вигляді молекули ДНК. Кожна з органел клітини виконує свою особливу функцію, а в сукупності всі вони визначають життєдіяльність клітини в цілому.

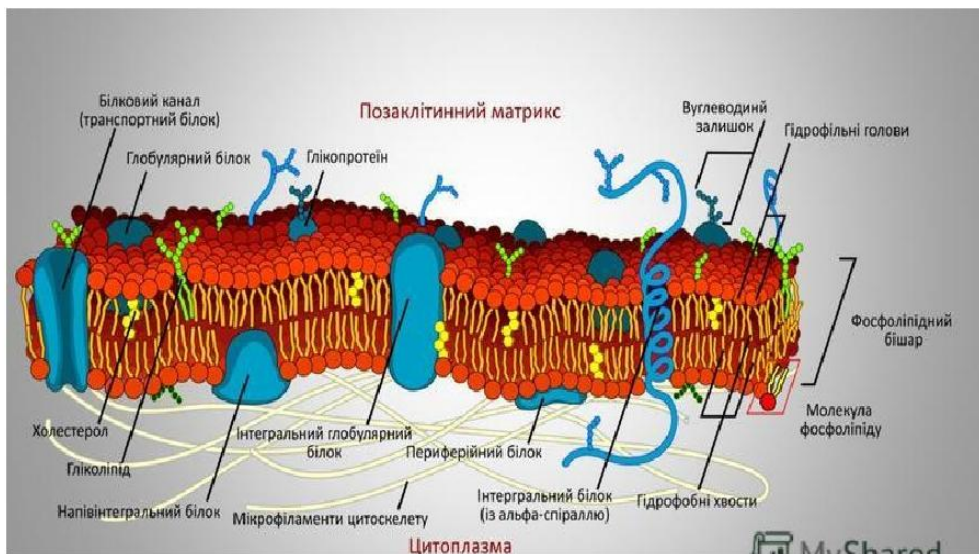


Поверхневий комплекс тваринної клітини складається з глікокалікса, плазмалеми і розташованого під нею кортикального шару цитоплазми. Плазматична мембрана називається також плазмалемой, зовнішньої клітинної мембраною, цитолемой. Забезпечує розмежування клітини і зовнішнього середовища, а також пропускання всередину і назовні деяких речовин.

Плазматична мембрана тваринних клітин в основному складається з фосфоліпідів і ліпопротеїдів зі вкрапленнями в неї молекулами білків, зокрема, поверхневих антигенів і рецепторів.

Будову біологічних мембран описує рідинно-мозаїчна модель, яку в 1972 році запропонували Сінгер і Ніколсон. Згідно з нею мембрани складаються із «двовимірної рідини» – подвійного шару (бішару) ліпідів, в якій «плавають» молекули білків, утворюючи мінливу мозаїку.

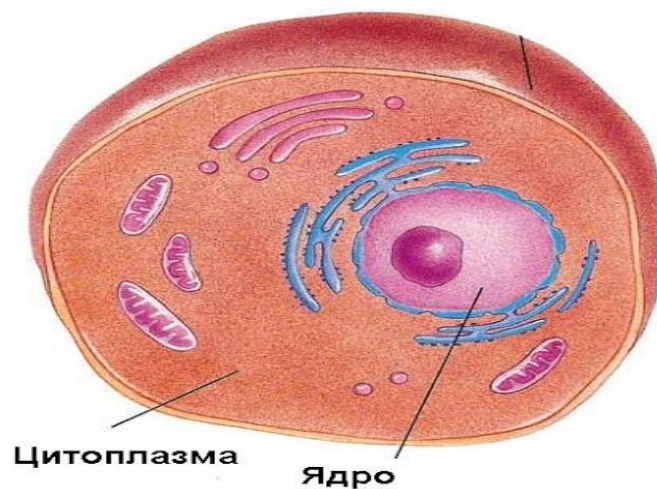
Основними складовими поверхневого апарату клітини: Біомембрана та Глікокалікс



Ліпідний бішар біологічних мембран в основному побудований із фосфоліпідів, у молекулах яких виділяють дві основні частини: гідрофільну «голову» (залишок фосфатної кислоти і холіну, серіну, етаноламіну або іншої полярної сполуки) та два гідрофобні «хвости» (залишки жирних кислот). У складі бішару гідрофільні голови фосфоліпідів повернуті назовні – у полярний водний розчин, а гідрофобні хвости – всередину. Частина із мембранних білків міцно зв'язана із ліпідним бішаром завдяки наявності гідрофобних доменів, які входять в нього. Такі білки називаються інтегральними, а ті із них, що наскрізь пронизують мембрану – трансмембранними; до цього класу належать усі іонні канали та більшість клітинних рецепторів. Натомість периферійні білки не вбудовуються у

ліпідний бішар, а утримуються поблизу мембрани завдяки слабким взаємодіям із іншими білками або гідрофільними головами фосфоліпідів.

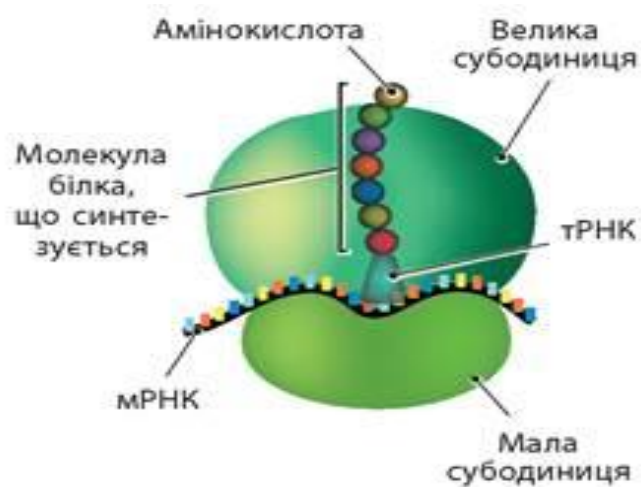
Цитоплазма – основна за об'ємом частина клітини, її внутрішній вміст. За фізичними властивостями це напіврідка маса колоїдної структури – цитозоль, в якій знаходяться всі клітинні органели, крім ядра. Цитозоль у свою чергу складається з води, солей, органічних молекул і багатьох ферментів, що каталізують хімічні реакції у клітині.



Цитоплазма відіграє важливу роль у клітині, слугуючи середовищем, у якому розташовані органели і яке забезпечує протікання багатьох хімічних реакцій та постачання необхідних речовин до різних частин клітини. Цитоплазма оточена клітинною мембраною (або цитоплазматичною мембраною для більшості прокаріотів) і оточує ядро та мембрани органел. Гіалоплазма може перебувати у рідкому (золь) стані і в'язкому (гель).

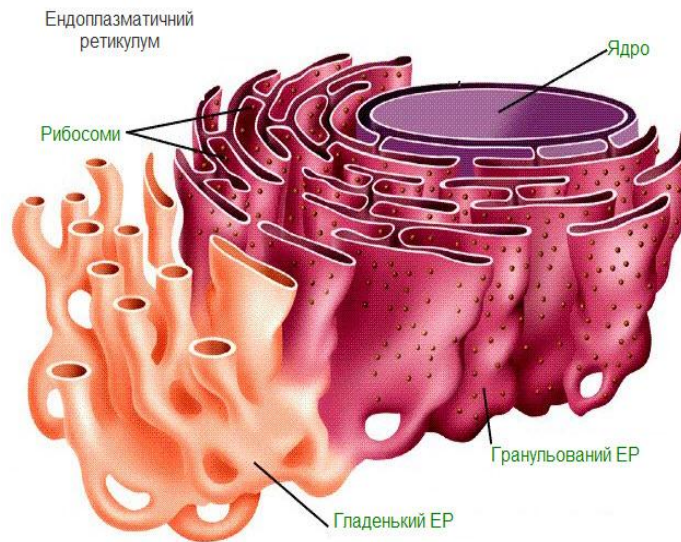
Рибосоми – органели, які необхідні клітці для синтезу білка. У еукаріотів рибосоми зустрічаються не тільки в цитоплазмі, але і в мітохондріях і хлоропластах. Рибосоми формуються в області ядерця, а потім через ядерні пори виходять в цитоплазму. Рибосома здійснює біосинтез білків транслюючи з мРНК поліпептидний ланцюг. Таким чином, рибосому

можна вважати фабрикою, що виготовляє білки. Рибосоми утворені з двох субодиниць: великої і малої, що складаються з чотирьох молекул рРНК і декількох молекул білків. Субодиниці рибосом за звичай позначаються одиницями Сведберга (S), що є мірою швидкості седиментації під час центрифугування і залежать від маси, розміру та форми частинки. Позначені в цих одиницях, велика субодиниця є 50S або 60S (прокаріотичні або еукаріотичні, відповідно), мала є 30S або 40S, і ціла рибосома (комплекс малої разом з великою) 70S або 80S.



Ендоплазматичний ретикулум (ЕПР) або ендоплазматична сітка (ЕПС), – внутрішньоклітинна органела еукаріотичної клітини, що представляє собою розгалужену систему з оточених мембраною сплюснені порожнин, бульбашок і каналців.

Ендоплазматичний ретикулум складається з розгалуженої мережі трубочок і кишень, оточених мембраною. Площа мембран ЕПР становить більше половини загальної площі всіх мембран клітини.



Мембрана ЕПР морфологічно ідентична оболонці клітинного ядра і становить з нею одне ціле. Таким чином, порожнини ендоплазматичного ретикулума відкриваються в межмембранну порожнину ядерної оболонки. Мембрани ЕПР забезпечують активний транспорт ряду елементів проти градієнта концентрації.

Виділяють два види ЕПР:

1. Гранулярний (шорсткий) ендоплазматичний ретикулум. Гладкий ендоплазматичний ретикулум бере участь у багатьох процесах метаболізму. Також агранулярний ендоплазматичний ретикулум грає важливу роль у вуглеводному обміні, нейтралізації отрут і запасанні кальцію. Ферменти гладкого ЕПР беруть участь в синтезі різних ліпідів і фосфоліпідів, жирних кислот і стероїдів.

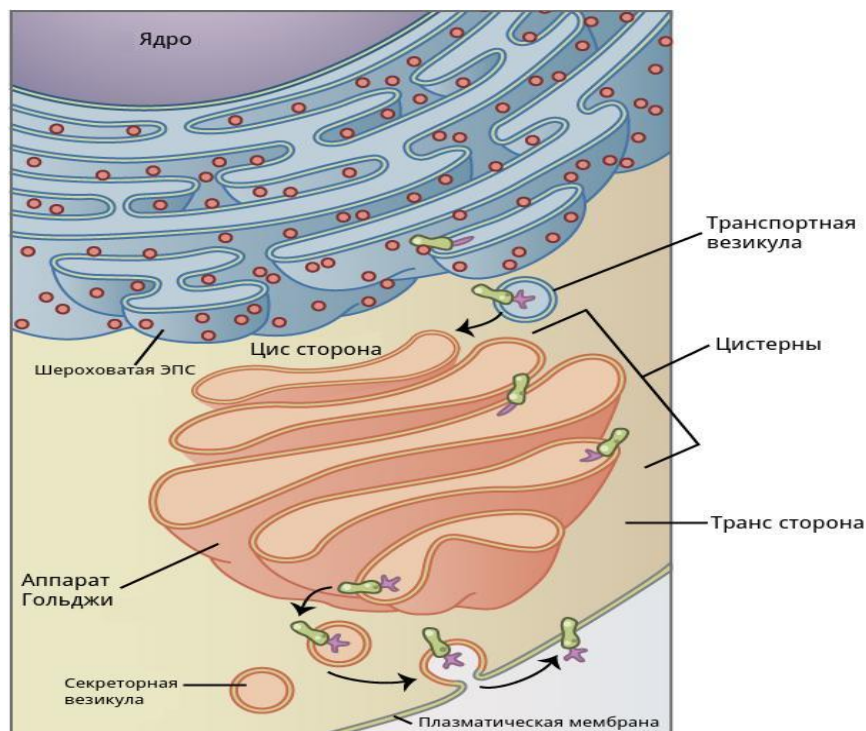
2. Агранулярний (гладкий) ендоплазматичний ретикулум. Головна функція гранулярного (шорсткого) ЕПР: синтез білку.

На поверхні шорсткого ЕПР знаходиться велика кількість рибосом, які відсутні на поверхні гладкого ЕПР.

За участю ЕПР відбувається трансляція і транспорт білків, синтез і транспорт ліпідів і стероїдів. Для ЕПР характерно також накопичення продуктів синтезу. Ендоплазматичний ретикулум бере участь в тому числі і в створенні нової ядерної оболонки (наприклад після мітозу).

Ендоплазматичний ретикулум містить внутрішньоклітинний запас кальцію, який є, зокрема, медіатором скорочення м'язової клітини.

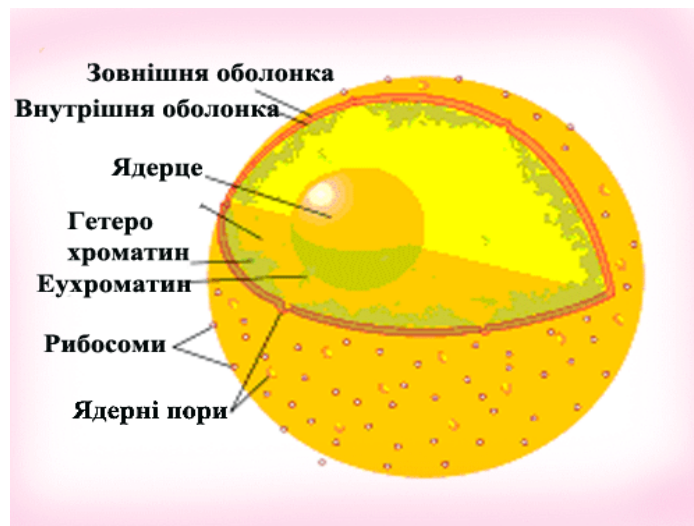
Апарат Гольджі являє собою стопку плоских мембранних цистерн, кілька розширених ближче до країв. У цистернах апарату Гольджі дозрівають деякі білки, синтезовані на мембранах гранулярного ЕПР і призначені для секреції або освіти лізосом. Апарат Гольджі асиметричний – цистерни, розташовані ближче до ядра клітини (цис-Гольджі) містять найменш зрілі білки, до цих цистерн безперервно приєднуються мембранні пухирці – везикули, відгалужуються від ЕПР. Мабуть, за допомогою таких же бульбашок відбувається подальше переміщення дозрівають білків від однієї цистерни в іншу. Зрештою від протилежного кінця органели (транс-Гольджі) відокремлюються бульбашки, що містять повністю зрілі білки.



У **ядрі** міститься велика частина генетичного матеріалу клітини, представленого декількома лінійними довгими молекулами ДНК, пов'язаного

з білками – хромосомами. Гени, локалізовані в хромосомах, складають ядерний геном. Ядро підтримує цілісність генів, а що входять до його складу білки регулюють клітинні процеси за допомогою управління експресією генів, тому ядро є, по суті, контролюючим центром клітини.

До основних структур, з яких складається ядро, відносять ядерну оболонку – подвійну мембрану, навколишнє ядро і ізолюючу його від цитоплазми, а також ядерний матрикс (який включає ядерну Ламіну) – мережу філаментів, який забезпечує механічну підтримку ядра, подібно цитоскелету в цитоплазмі.



В ядрі відбувається реплікація – подвоєння молекул ДНК, а також транскрипція – синтез молекул РНК на матриці ДНК. В ядрі ж синтезовані молекули РНК зазнають деякі модифікації (наприклад, в процесі сплайсингу з молекул м-РНК виключаються незначні, безглузді ділянки), після чого виходять в цитоплазму. Збірка рибосом також відбувається в ядрі, в спеціальних утвореннях, які називаються ядерця.

Лізосома – оточена мембраною клітинна органела, в порожнині якої підтримується кисле середовище і знаходиться безліч розчинних гідролітичних ферментів. Лізосома відповідає за внутрішньоклітинний перетравлювання макромолекул, в тому числі при аутофагії; лізосома здатна

до секреції свого вмісту в процесі лізосомного екзоцитозу; також лізосома бере участь в деяких внутрішньоклітинних сигнальних шляхах, пов'язаних з метаболізмом і зростанням клітини.

Лізосоми формуються з бульбашок (везикул), що відділяються від апарату Гольджі, і бульбашок (ендосом), в які потрапляють речовини при ендоцитозу. В освіті аутолізосом (аутофагосом) беруть участь мембрани ЕПР. Всі білки лізосом синтезуються на «сидячих» рибосомах на зовнішній стороні мембран ЕПР і потім проходять через його порожнину і через апарат Гольджі.



Загальноприйнятою класифікації та номенклатури для різних стадій дозрівання і типів лізосом немає. Розрізняють первинні і вторинні лізосоми. Перші утворюються в області апарату Гольджі, в них знаходяться ферменти в неактивному стані, другі ж містять активні ферменти. Зазвичай ферменти лізосом активуються при зниженні рН. Серед лізосом можна також виділити гетеролізосоми (переварюють матеріал, що надходить в клітку ззовні – шляхом фаго- або піноцитозу) і аутолізосоми (руйнують власні білки або органели клітини). Найбільш широко використовується така класифікація лізосом і пов'язаних з ними компартментов:

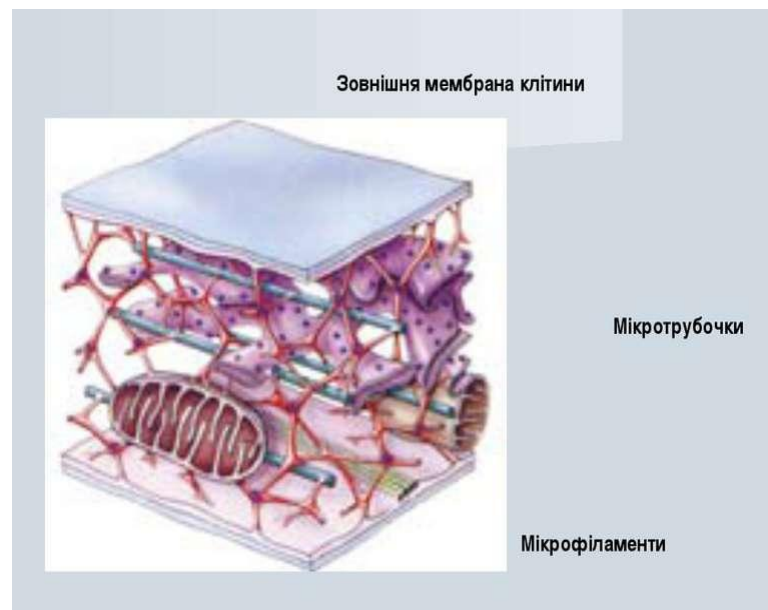
1. Рання ендосома – в неї надходять ендоцитозного (піноцитозні) бульбашки. З ранньої ендосоми рецептори, які віддали (через зниженого рН) свій вантаж, повертаються на зовнішню мембрану.
2. Пізня ендосома – в неї з ранньої ендосоми надходять бульбашки з матеріалом, поглиненої при піноцитозі, і пляшечки зі апарату Гольджі з гідролазами. Рецептори занозу-6-фосфату повертаються з пізньої ендосоми в апарат Гольджі.
3. Лізосома – в неї з пізньої ендосоми надходять бульбашки з сумішшю гідролаз і перетравного матеріалу.
4. Фагосома – в неї потрапляють більші частки (бактерії) поглинені шляхом фагоцитозу. Фагосоми зазвичай зливаються з лізосомой.
5. Аутофагосома – оточена двома мембранами ділянці цитоплазми, зазвичай включає будь-які органели і утворюється при макроаутофагії. Зливається з лізосомой.
6. Мультивезикулярні тільця – зазвичай оточені одинарної мембраною, містять всередині більш дрібні оточені одинарної мембраною бульбашки. Утворюються в результаті процесу, що нагадує мікроаутофагію але містять матеріал, отриманий ззовні. За стадії формування відповідають ранньої ендосомі.
7. Залишкові тільця (телолізосоми) – бульбашки, що містять неперетравлений матеріал (зокрема, ліпофусцин). У нормальних клітинах зливаються з зовнішньою мембраною і шляхом екзоцитозу залишають клітку. При старінні або патології накопичуються.

Функціями лізосом є:

1. перетравлювання захоплених кліткою при ендоцитозу речовин або частинок (бактерій, інших клітин)
2. аутофагія – знищення непотрібних клітині структур, наприклад, під час заміни старих органодів новими, або перетравлення білків і інших речовин, вироблених усередині самої клітини

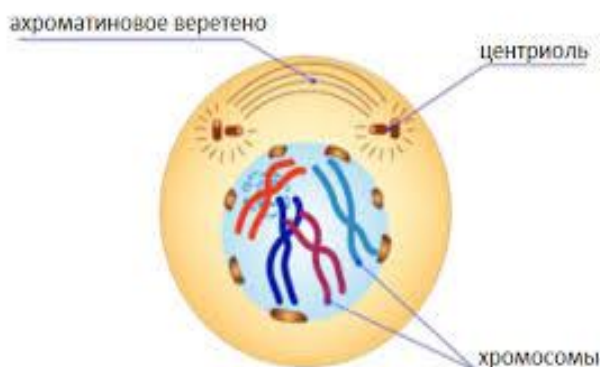
3. автоліз – самоперетравлювання клітини, що приводить до її загибелі (іноді цей процес не є патологічним, а супроводжує розвиток організму або диференціювання деяких спеціалізованих клітин).
4. розчинення зовнішніх структур

Цитоскелет. До елементів цитоскелету відносять білкові фібрилярні структури, розташовані в цитоплазмі клітини: мікротрубочки, актинові і проміжні філаменти. Мікротрубочки беруть участь в транспорті органел, входять до складу органоїдів руху – війок і джгутиків, характерних для деяких клітин (наприклад, інфузорій, сперматозоїдів), з мікротрубочок будується мітотичне веретено поділу. Актинові філаменти необхідні для підтримки форми клітини, псевдоподіальних реакцій. Роль проміжних філаментів також полягає в підтримці структури клітини.



Центріолі представляють собою циліндричні білкові структури, розташовані поблизу ядра клітин тварин (у рослин центріолей немає, за винятком нижчих водоростей). Центріоль є циліндр, бокова поверхня якого

утворена дев'ятьма наборами мікротрубочок. Кількість мікротрубочок в наборі може коливатися для різних організмів від 1 до 3.



Навколо центріолей знаходиться так званий центр організації цитоскелету, район, в якому групуються мінус-кінці мікротрубочок клітини.

Перед поділом клітина містить дві центріолі, розташовані під прямим кутом один до одного. В ході мітозу вони розходяться до різних кінцях клітини, формуючи полюса веретена поділу. Після цитокінезу кожна дочірня клітина отримує по одній центріолі, яка подвоюється до чергового ділення. Подвоєння центріолей відбувається не поділом, а шляхом синтезу нової структури, перпендикулярної існуючої.

Мітохондрії – особливі органели клітини, основною функцією яких є синтез АТФ – універсального носія енергії. Характерна для більшості еукаріотів, як автотрофів (фотосинтезуючі рослини), так і гетеротрофів (гриби, тварини). Енергетична станція клітини; основна функція – окислювання органічних сполук і використання звільняється при їх розпаді енергії для генерації електричного потенціалу, синтезу АТФ і термогенезу. Ці три процеси здійснюються за рахунок руху електронів по електронно-транспортному ланцюгу білків внутрішньої мембрани. Дихання (поглинання кисню і виділення вуглекислого газу)

Структура мітохондрій

Зовнішня мембрана мітохондрії не утворює випинань і складок і замкнута сама на себе. Основна функція – відмежування мітохондрії від цитоплазми.



Внутрішня мембрана складається в основному з білкових комплексів і утворює численні гребневидні складки – Кристі, які істотно збільшують площу її поверхні. Характерною рисою складу внутрішньої мембрани мітохондрій є присутність в ній кардіоліпіну – особливого фосфоліпіду, що містить відразу чотири жирні кислоти і робить мембрану абсолютно непроникною для протонів. Також міститься дуже високу кількість білків, представлених транспортними білками, ферментами дихального ланцюга, а також великими АТФ-синтетазними комплексами. Внутрішня мембрана мітохондрії на відміну від зовнішньої не має спеціальних отворів для транспорту дрібних молекул і іонів; на ній, на стороні, зверненій до матриксу, розташовуються особливі молекули АТФ-синтази. При проходженні через них протонів відбувається синтез АТФ. Зовнішня і внутрішня мембрани в деяких місцях стикаються, там знаходиться спеціальний білок-рецептор, що сприяє транспорту мітохондріальних білків, закодованих в ядрі, в матриксі мітохондрії.

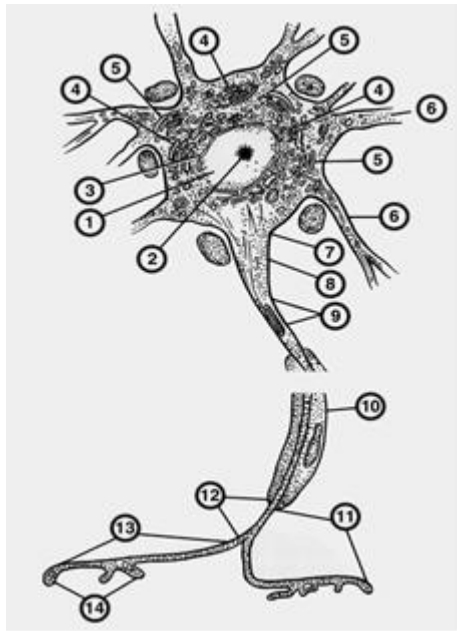
Міжмембранний простір являє собою простір між зовнішньою і внутрішньою мембранами мітохондрії. Одним з білків, що містяться не тільки у внутрішній мембрані, але і в періплазмі, є цитохром с, який допомагає в диханні. Матрикс – обмежене внутрішньої мембраною простір. У матриксу мітохондрії знаходяться ферментні системи окислення пірувату, жирних кислот, а також ферменти циклу трикарбонових кислот (циклу Кребса). Крім того, тут же знаходиться мітохондріальна ДНК, РНК і власний белоксинтезуючий апарат мітохондрії.

Будова нейрона

Нейрон – електрично збудлива клітина, яка призначена для прийому ззовні, обробки, зберігання, передачі і виведення назовні інформації за допомогою електричних і хімічних сигналів.

Типовий нейрон складається з тіла клітини, дендритів і одного аксона.

Нейрон складається з тіла, яке містить ядро (з великою кількістю ядерних пор), органели (в тому числі сильно розвинений шорсткий ЕПР з активними рибосомами, апарат Гольджі), а також відростки. Нейрон має розвинений цитоскелет, який проникає в його відростки. Цитоскелет підтримує форму клітини, його нитки служать «рейками» для транспорту органел і упакованих в мембранні пухирці речовин (наприклад, нейромедіаторів). Цитоскелет нейрона складається з фібрил різного діаметру: Мікротрубочки – складаються з білка тубуліну і тягнуться від нейрона по аксону, аж до нервових закінчень. Нейрофіламенти – разом з мікротрубочками забезпечують внутрішньоклітинний транспорт речовин. Мікрофіламенти – складаються з білків актину і міозину, особливо виражені в зростаючих нервових відростках і в нейроглії.

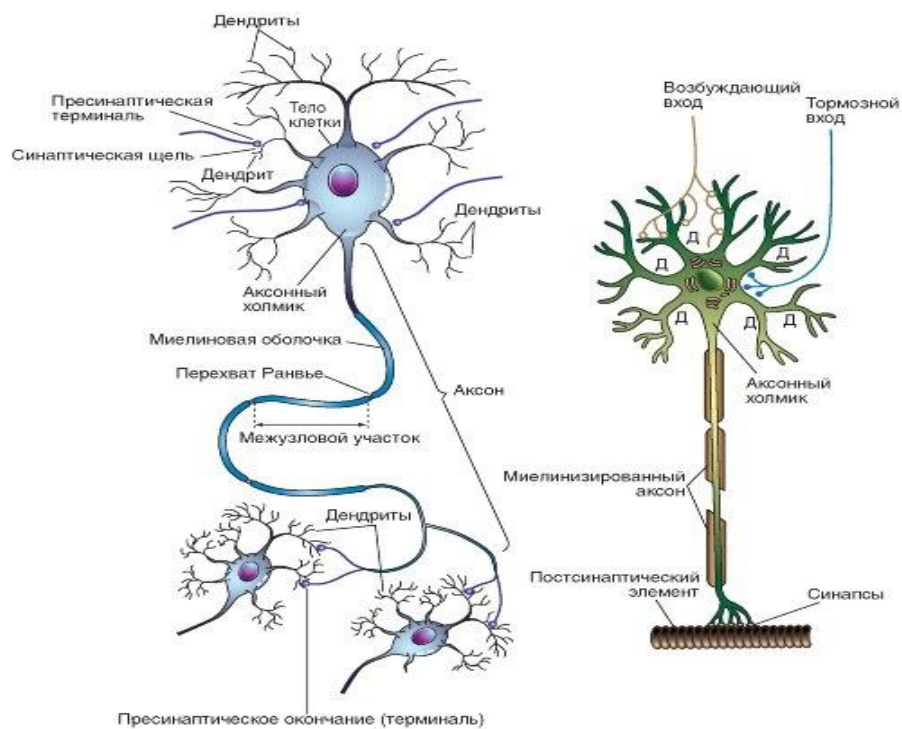


Схематичне зображення рухової нервової клітини: 1 - ядро; 2 - ядерце; 3 - ядерна оболонка; 4 - гранулярний ендоплазматичний ретикулум; 5 - комплекс Гольджі; 6 - дендрити; 7 - аксон; 8 - аксонний горбок; 9 - ініціальний сегмент аксона; 10 - мієлінова оболонка; 11 - телодендрій; 12 - претермінальна і (13) термінальна частини нервового волокна (аксона); 14 - пресинаптична частина.

У тілі нейрона виявляється розвинений синтетичний апарат, гранулярна ендоплазматична сітка нейрона забарвлюється базофільно і відома під назвою «тігроїд». Тігроїд проникає в початкові відділи дендритів, але розташовується на помітній відстані від початку аксона, що служить гістологічною ознакою аксона.

Виділяють два види відростків: дендрити і аксон.

Аксон – довгий відросток нейрона. Пристосований для проведення збудження та інформації від тіла нейрона до нейрона або від нейрона до виконавчого органу. Дендрити – короткі і сильно розгалужені відростки нейрона, службовці головним місцем для освіти впливають на нейрон збуджуючих і гальмівних синапсів (різні нейрони мають різне співвідношення довжини аксона і дендритів), і які передають збудження до тіла нейрона.

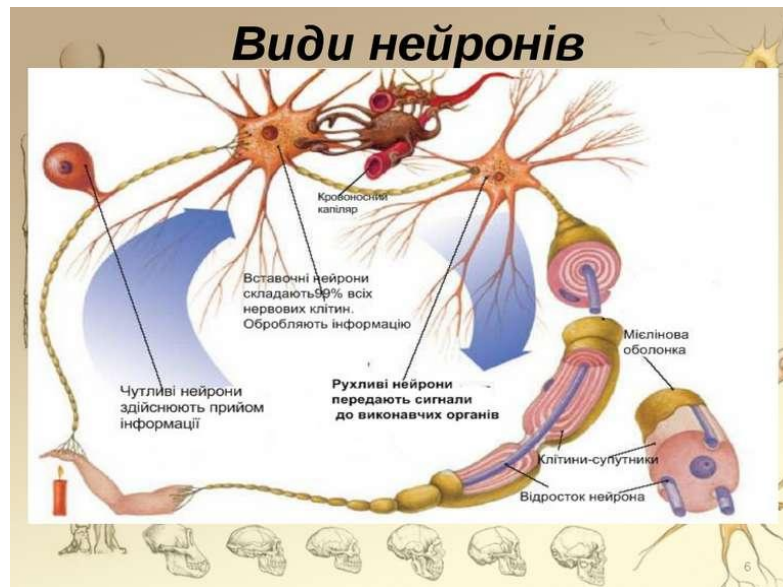


Нейрон може мати кілька дендритів і зазвичай тільки один аксон. Один нейрон може мати зв'язки з багатьма (до 20 тисяч) іншими нейронами. Дендрити діляться дихотомічний, аксони ж дають колатералі. Дендрити не мають мієлінової оболонки, аксони ж можуть її мати. Місцем генерації збудження у більшості нейронів є аксонний горбок – освіту в місці відходження аксона від тіла. У всіх нейронів ця зона називається критичною.

Класифікація нейронів

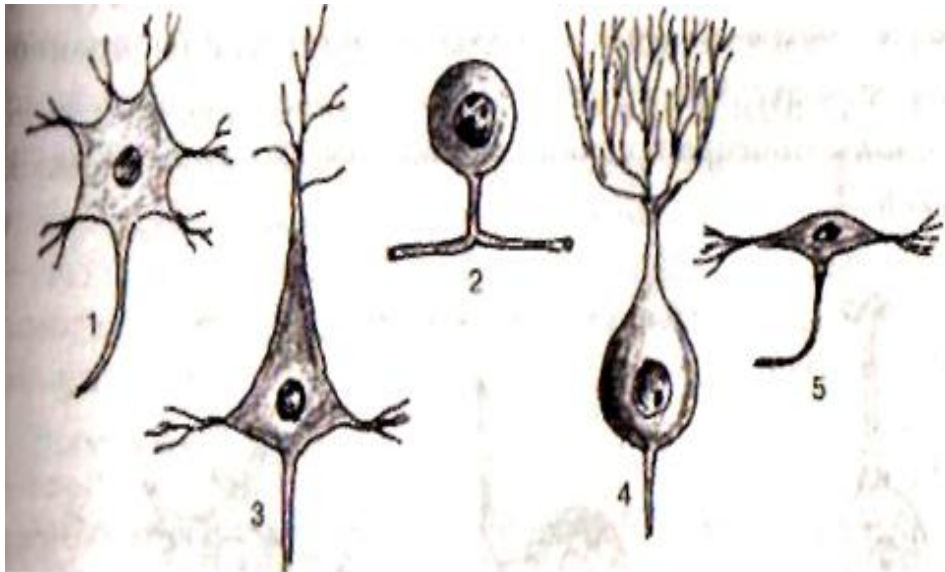
1. Структурна класифікація

На підставі числа і розташування дендритів і аксона нейрони діляться на безаксонні, уніполярні нейрони, псевдоуніполярні нейрони, біполярні нейрони і мультиполярні (багато дендритних стовбурів, зазвичай еферентні) нейрони.



1. Безаксонні нейрони – невеликі клітини, згруповані поблизу спинного мозку в міжхребцевих гангліях, які не мають анатомічних ознак поділу відростків на дендрити і аксони. Всі відростки у клітини дуже схожі. Функціональне призначення безаксонних нейронів слабо вивчено.
2. Уніполярні нейрони – нейрони з одним відростком, присутні, наприклад в сенсорному ядрі трійчастого нерва в середньому мозку.
3. Біполярні нейрони – нейрони, що мають один аксон і один дендрит, розташовані в спеціалізованих сенсорних органах – сітківці ока, нюховому епітелії і цибуліні, слуховому і вестибулярному гангліях.
4. Мультиполярні нейрони – нейрони з одним аксонів і кількома дендритами. Даний вид нервових клітин переважає в центральній нервовій системі.
5. Псевдоуніполярні нейрони – є унікальними в своєму роді. Від тіла відходить один відросток, який відразу ж Т-образно ділиться. Весь цей єдиний тракт покритий мієліновою оболонкою і структурно являє собою аксон, хоча по одній з гілок збудження йде не від, а до тіла нейрона. Структурно дендритами є розгалуження на кінці цього (периферичного) відростка. Критичної зоною є початок цього

розгалуження (тобто знаходиться поза тілом клітини). Такі нейрони зустрічаються в спінальних гангліях.



1, 3, 4 – мультиполярний, 2 – псевдоуніполярний, 5 – біполярний нейрон

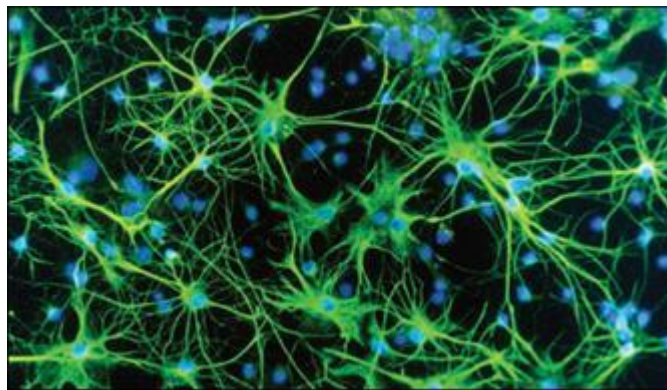
2. Функціональна класифікація

Відповідно до положення в рефлекторній дузі розрізняють аферентні нейрони (чутливі нейрони), еферентні нейрони (частина з них називається руховими нейронами, іноді це не дуже точна назва поширюється на всю групу еферентів) і інтернейрони (вставні нейрони).

1. Аферентний нейрон (чутливий, сенсорний, рецепторний або доцентрові) – сприймає інформацію від чутливого органу або клітини і несе її в ЦНС. До нейронам даного типу відносяться первинні клітини органів почуттів і псевдоуніполярні клітини, у яких дендрити мають вільні закінчення.
2. Еферентний нейрон (ефекторний, руховий, моторний або відцентровий) – сприймає інформацію від ЦНС і несе її до робочого органу або клітці. До нейронам даного типу відносяться кінцеві нейрони.

3. Асоціативні нейрони (вставні або інтернейрони) – група нейронів здійснює зв'язок між еферентних і аферентні.
4. Секреторні нейрони – нейрони, які секретують високоактивні речовини (нейрогормони). У них добре розвинений комплекс Гольджі, аксон закінчується аксовазальним синапсом.

Нейроглія, або просто глія – сукупність допоміжних клітин нервової тканини. Становить близько 40% обсягу ЦНС.



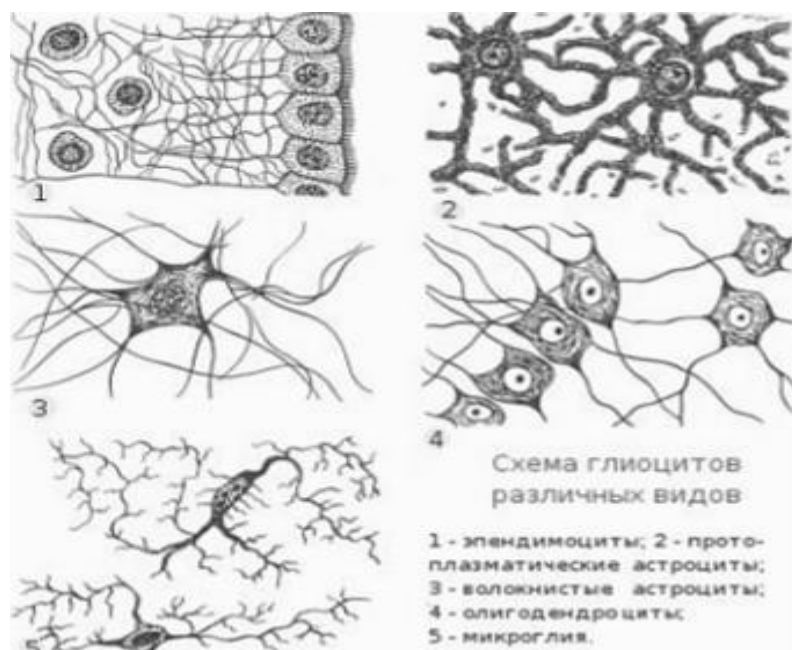
Гліальні клітини мають загальні функції і, частково, походження (виняток – мікроглія). Вони складають специфічне мікрооточення для нейронів, забезпечуючи умови для генерації і передачі нервових імпульсів, а також здійснюючи частину метаболічних процесів самого нейрона.

Нейроглія виконує опорну, трофічну, секреторну, розмежувальну і захисну функції.

Класифікація нейроглії.

1. **Мікрогліальні** клітини, хоч і входять в поняття «глія», не є власне нервової тканиною, так як мають мезодермальне походження. Вони являють собою дрібні відростчаті клітини, які розкидані по білій і сірій речовинах мозку і здатні до фагоцитозу.

2. **Макроглія** – похідна гліобластом, виконує опорну, розмежувальну, трофічну і секреторну функції.



2.1. Епіндімальні клітини (деякі вчені виділяють їх з глії взагалі, деякі – включають до макроглії) нагадують одношаровий епітелій, лежать на базальній мембрані і мають кубічну або призматичну форму. Мають на поверхні вії, за допомогою яких забезпечують струм рідини. Виділяють:

2.1.1. Епендімоцити 1 типу – лежать на базальній мембрані м'якої мозкової оболонки і беруть участь в утворенні гематоенцефалічного бар'єру.

2.1.2. Епендімоцити 2 типу – вистилають шлуночки мозку і спинномозковий канал; на апікальній частині мають вії у напрямку струму ліквору.

2.2. Олігодендроцити – полігональні великі клітини, які мають 1–5 слабо розгалужених відростків, в залежності від їх розташування, виділяють:

2.2.1. Клітки–сателіти, або радіальна глія, – підтримують життєзабезпечення нейронів периферичної нервової системи, є субстратом для проростання нервових волокон.

2.2.2. Шваннівські клітини – поширені по периферичній нервовій системі, забезпечують мієлінізацію аксонів, секретують нейротрофічні чинники.

2.3.Астроцити – невеликі клітини, які мають численні розгалужені відростки. розрізняють:

2.3.1.Протоплазматические астроцити – містяться в сірій речовині, відростки їх посилено гілкуються і утворюють безліч гліальних мембран.

2.3.2.Волокнисті астроцити – їх кількість більше в білій речовині; морфологічно відрізняються наявністю слабо розгалужених відростків.

2.3.3. Глія Бергмана, спеціалізовані астроцити мозочка, за формою повторюють радіальну глію.

Властивості нервової клітини.

Основні властивості нервової клітини

1. Збудливість – це властивість нейрона генерувати потенціал дії на роздратування. Збудливість є окремим випадком більш загального властивості всіх клітин – дратівливості.

До збудливим клітинам відносяться тільки ті, які генерують потенціал дії. Це м'язові і нервові клітини. ПД проводиться по мембранами нервових і м'язових клітин, з його допомогою передається інформація і забезпечується управління діяльністю клітин організму.

Незбудливими тканинами є епітеліальна і сполучна (власне сполучна, ретикулярна, жирова, хрящова, кісткова і гематопоетичні тканини в сукупності з кров'ю). Клітини цих тканин не генерують потенціали дії при впливі на них подразника.

Подразник – це будь-яка зміна зовнішнього або внутрішнього середовища організму, сприймається клітинами і викликає відповідну

реакцію. Залежно від природи подразники ділять на фізичні (електричні, механічні, температурні, світлові) та хімічні, в залежності від ступеня чутливості клітин до того чи іншого подразника – на адекватні і неадекватні. Адекватний подразник – це такий подразник, до якого клітина володіє найбільшою чутливістю внаслідок наявності спеціальних структур, що сприймають цей подразник. Адекватним подразником нейронів є медіатори і електричні імпульси. Збудливість – здатність окремих частин нервової клітини генерувати електрохімічні імпульси, тобто відповідати на роздратування порушенням. Для переходу нервової клітини в стан збудження необхідно, щоб сила чинного подразника досягла критичної межі – порогової величини. Здатність нейрона відповідати збудженням на найменшу силу подразника називається нижнім порогом збудливості. Чим дошкульніше нервова клітина до подразнення, тим менше поріг збудливості, і, отже, навіть найслабший подразник може викликати збудження. Величина збудження нейрона залежить від сили подразника. Застосування подразників сверхпорогової сили створює в нейроні позамежне гальмування, яке охороняє нервову клітину від перезбудження.

2. Провідність – це здатність тканини і клітини проводити збудження. Реакції окремих клітин, тканин на дію подразника можуть бути дуже різними: зміна інтенсивності обміну речовин, рН, проникності клітинної мембрани, рух іонів, електричні явища, прискорення клітинного ділення і зростання, структурно-функціональні реакції (наприклад, виділення секрету залозистими клітинами або скорочення м'язових клітин). Порушення по нервовому волокну може поширюватися в обидві сторони від подразненої ділянки. У різних нервових клітинах швидкість проведення збудження неоднакова і залежить від фізіологічного стану нейрона і товщини волокна. У чутливих нейронах збудження поширюється зі швидкістю 100-120 метрів в секунду, в рухових – 60-100, а в вегетативної нервової системи – 5-7.

Додаткові властивості нервової тканини

Дратівливість – здатність нервової клітини відповідати на різні роздратування біохімічними змінами, що супроводжуються порушенням іонної рівноваги і деполяризацією електричних зарядів на мембранах клітини в місці подразнення. Дратівливість властива всім клітинам, і особливо нервовим, пов'язаним з чутливим сприйняттям запахових, звукових, світлових і інших подразників.

Лабільність (рухливість) – здатність нервової клітини приймати і передавати максимальне число імпульсів за одиницю часу без спотворень. Лабільність забезпечує спрямоване розподіл і проведення імпульсів збудження потрібної частоти за певними нервових шляхах. У процесі росту і розвитку організму, а також при систематичному тренуванні, лабільність збільшується і забезпечує динамічність нервової системи, при втоми і старіння – зменшується.

Інертність – здатність нервової клітини накопичувати і зберігати в собі сліди збудження і гальмування.

Гальмування – процес, зворотний порушення. Полягає в ослабленні, зупинці або попередженні виникнення збудження. Гальмування – активний процес, поширюючись по нервових клітинах, він забезпечує узгоджену роботу окремих органів і всього організму в цілому.

Регенерація – здатність нервової клітини відновлювати втрачені або пошкоджені відростки шляхом проростання. Нервові клітини не розмножуються, загиблі нейрони не відновлюються. Волокна нервової клітини здатні проростати, якщо збереглося тіло клітини.

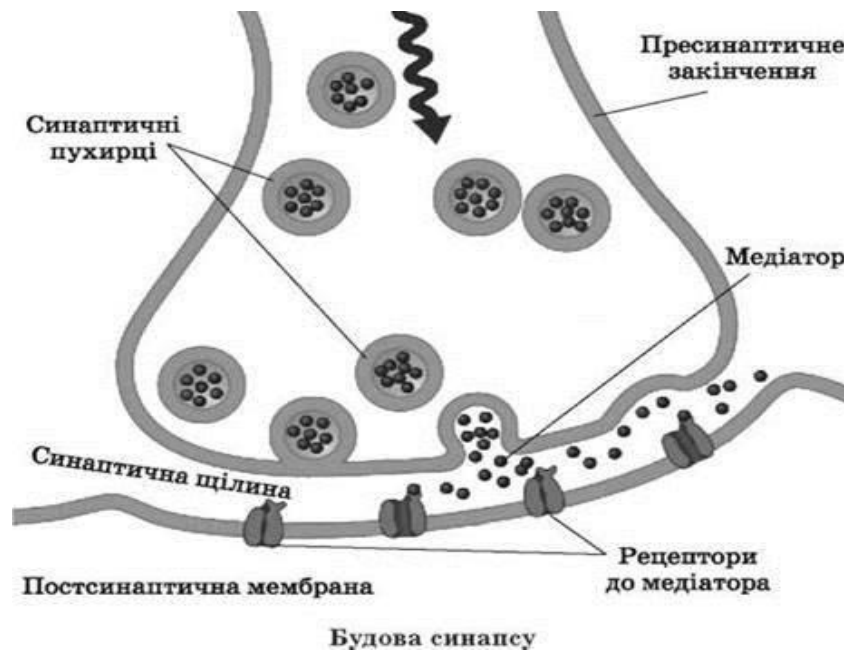
Питання для перевірки знань

1. Назвіть, із яких структурних компонентів складається нервова система людини.
2. Дайте визначення поняття нейрогляя та назвіть функції, які вона виконує.
3. Назвіть та охарактеризуйте загальні властивості нервової тканини.
4. Назвіть, як класифікуються нейрони залежно від розташування їх у рефлекторній дузі.
5. Назвіть та охарактеризуйте специфічні властивості нервової тканини.
6. Дайте визначення нервової системи.
7. Назвіть види периферичної нервової системи та охарактеризуйте за що відповідає кожна з них.
8. Дайте декілька визначень поняттю «клітина».
9. Охарактеризуйте будову нервової клітини.
10. Що забезпечує плазматична мембрана.
11. Дайте визначення терміну «ендоплазматичний ретикулум» та назвіть її складові.
12. Класифікуйте лізосоми та назвіть їх функції.
13. Опишіть складові цитоскелету.
14. Назвіть складові нейрону та для чого вони служать.
15. Дайте характеристику нейронним відросткам.
16. Назвіть додаткові властивості нервової тканини.

Тема 3. Синапс

1. Структурно–функціональна характеристика та класифікація синапсів.
2. Будова та механізм роботи хімічного синапсу
3. Будова та механізм роботи електричного синапсу

1. Синапс – місце контакту між двома нейронами або між нейроном яке одержує сигнал від ефекторної клітини. Служить для передачі нервового імпульсу між двома клітинами. Термін був введений в 1897 р англійським фізіологом Чарльзом Шеррингтоном.



Структура синапсу

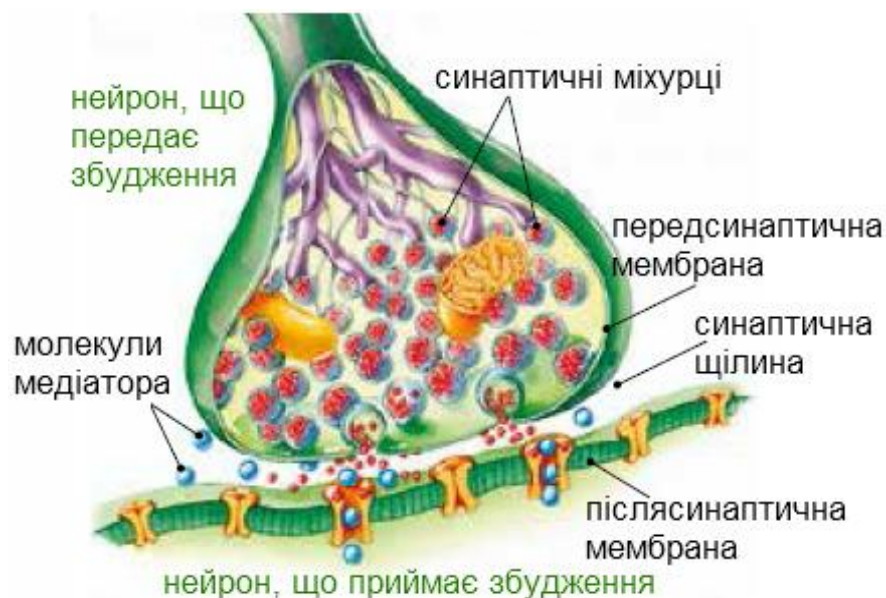
Типовий синапс – аксо-дендрічний хімічний. Такий синапс складається з двох частин: пресинаптичною, утвореної булавовидним розширенням закінченням аксона передавальної клітини і постсинаптичної, представленій контактують ділянкою цитолемми сприймає клітини (в даному випадку – ділянкою дендрита). Синапс є простір, що розділяє мембрани контактують клітин, до яких підходять нервові закінчення. Передача імпульсів

здійснюється хімічним шляхом за допомогою медіаторів або електричним шляхом за допомогою проходження іонів з однієї клітини в іншу.

Між обома частинами є синаптична щілина – проміжок між постсинаптичної і пресинаптичної мембранами, краї якої укріплені міжклітинних контактів.

Частина аксолеми булавоподібного розширення, прилегла до синаптичної щілини, називається пресинаптичної мембраною. Ділянка цитолемми сприймає клітини, що обмежує синаптичну щілину з протилежного боку, називається постсинаптичної мембраною, в хімічних синапсах вона рельєфна і містить численні рецептори.

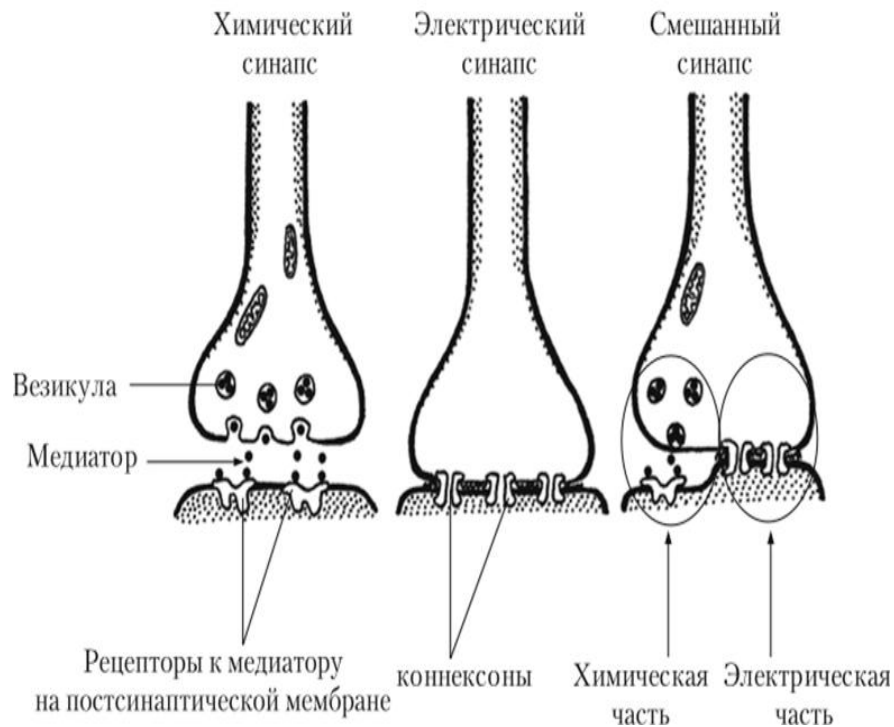
У синаптичному розширенні є дрібні везикули, так звані синаптичні пухирці, що містять або медіатор (речовина–посередник у передачі збудження), або фермент, що руйнує цей медіатор. На постсинаптичної, а часто і на пресинаптичної мембранах присутні рецептори до того чи іншого медіатора.



Класифікації синапсів

Залежно від механізму передачі нервового імпульсу розрізняють

1. Електричні синапси – клітини з'єднуються високопроникаючими контактами за допомогою особливих коннексонов (кожен коннексон складається з шести білкових субодиниць). Відстань між мембранами клітини в електричному синапсі – 3,5 нм (звичайне міжклітинний – 20 нм). Так як опір позаклітинної рідини малий, імпульси проходять не затримуючись через синапс. Електричні синапси зазвичай бувають збудливими.



2. Змішані синапси: пресинаптичний потенціал дії створює струм, який деполаризує постсинаптичну мембрану типового хімічного синапсу, де пре- і постсинаптичні мембрани не щільно прилягають один до одного. Таким чином, в цих синапсах хімічна передача служить необхідним підсилює механізмом.

3. Хімічні синапси можна класифікувати по їх розташуванню і приналежності відповідним структурам:

А) периферичні

- нервово-м'язові
- нейросекреторні (аксо-вазальні)
- рецепторно-нейрональні

Б) центральні

- аксо-дендрічні – з дендритами
- аксо-шіпікові – з дендритними шипиками, виростами на дендритах;
- аксо-соматичні – з тілами нейронів;
- аксо-аксональні – між аксонами;
- дендро-дендрічні – між дендритами;

Залежно від медіатора синапси поділяються на

- амінергічні, що містять біогенні аміни (наприклад, серотонін, дофамін);
- адренергічні, що містять адреналін або норадреналін;
- холинергічні, що містять ацетилхолін;
- пуринергічні, що містять пурини;
- пептидергічні, що містять пептиди.

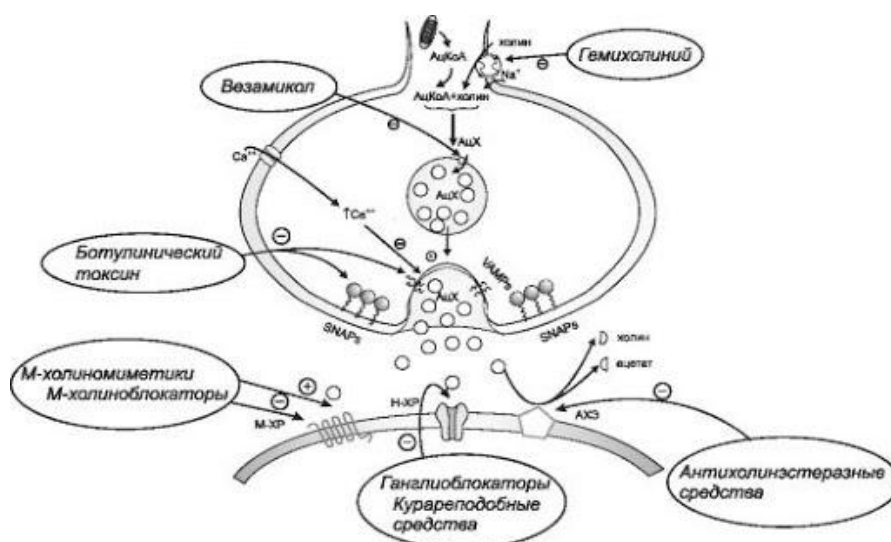
При цьому в синапсі не завжди виробляється тільки один медіатор. Зазвичай основний медіатор викидається разом з іншим, що грає роль модулятора.

За дії:

- збуджуючі
- гальмівні.

Механізм функціонування хімічного синапсу

При деполяризації пресинаптичної терміналі відкриваються потенціал-чутливі кальцієві канали, іони кальцію входять в пресинаптичну терміналь і запускають механізм злиття синаптичних пухирців з мембраною. В результаті медіатор виходить в синаптичну щілину і приєднується до білків-рецепторів постсинаптичної мембрани, які діляться на метаботропні і іонотропні. Перші пов'язані з G-білком і запускають каскад реакцій внутрішньоклітинної передачі сигналу. Другі пов'язані з іонними каналами, які відкриваються при зв'язуванні з ними нейромедіатора, що призводить до зміни мембранного потенціалу.



Медіатор діє протягом дуже короткого часу, після чого руйнується специфічним ферментом. Одночасно частина медіатора може переміщатися за допомогою білків-переносників скрізь постсинаптичну мембрану (пряме захоплення) і в зворотному напрямку скрізь пресинаптичну мембрану (зворотне захоплення). У ряді випадків медіатор також поглинається сусідніми клітинами нейроглії.

Відкрито два механізми вивільнення: з повним злиттям везикули з плазмалеммою і так званий «поцілував і втік», коли везикула з'єднується з мембраною, і з неї в синаптичну щілину виходять невеликі молекули, а

великі залишаються в везикули. Другий механізм, імовірно, швидше першого, за допомогою нього відбувається синаптична передача при високому вмісті іонів кальцію в синаптичній бляшці.

Будова і механізм роботи електричного синапсу

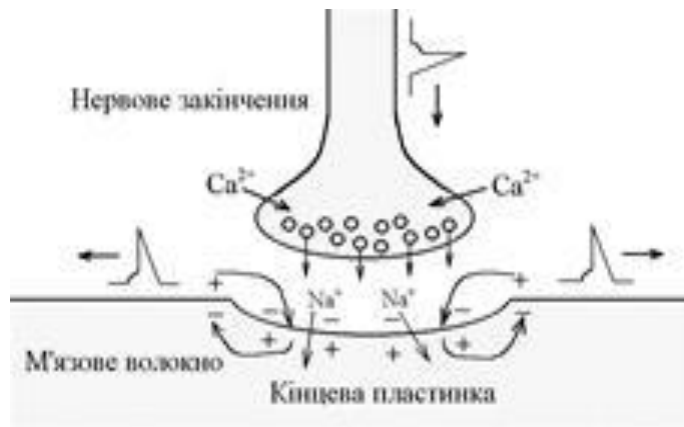
Вони мають вузьку синаптичну щілину (близько 2–4 нм), завдяки чому збудження може передаватися з високою швидкістю і в обох напрямках: як від пресинаптичної мембрани до пост-, так і від пост- до пресинаптичної мембрани синапсу. Між клітинами є щілинні контакти (коннексони), утворені двома білками. Шість субодиниць кожного білка формують канали прес- і постсинаптичної мембран, через які клітини можуть обмінюватися низькомолекулярними речовинами. Робота коннексонов може регулюватися іонами Ca^{2+} .

Електричні синапси мають більшу спеціалізацією в порівнянні з хімічними синапсами і забезпечують високу швидкість передачі збудження. Однак вони, позбавлені можливості більш тонкого аналізу (регуляції) переданої інформації.

Імпульси проходять через синапси без затримки, можуть проводитися в обидві сторони, і на їх передачу не діють лікарські речовини або інші хімічні препарати.

Нервово-м'язове з'єднання

Нервово-м'язове з'єднання являє собою спеціалізований вид синапсу між закінченнями рухового нейрона (мотонейрона) і ендомізієм м'язових волокон. Кожне м'язове волокно має спеціалізований ділянку – рухову кінцеву пластинку, де аксон мотонейрона розгалужується, утворюючи немієлінізовані гілочки, що проходять в неглибоких жолобках по поверхні м'язової мембрани. Мембрана м'язової клітини саркоlemma – утворює безліч глибоких складок, званих постсинаптичними складками.



Цитоплазма закінчень мотонейрона подібна до вмісту синаптичної бляшки. Механізм передачі збудження такої ж. В результаті порушення мотонейрона відбувається деполяризація поверхні сарколемми. Величина цього потенціалу достатня для виникнення потенціалу дії, який поширюється вглиб волокна і викликає скорочення м'яза.

Питання для перевірки знань

1. Назвіть, із чого складається синапс.
2. Назвіть, чим характеризується механізм передачі нервового імпульсу через синапс.
3. Назвіть, для яких синапсів характерний синтез дофаміну, норадреналіну.
4. Опишіть із яких структурних компонентів складається хімічний синапс.
5. Охарактеризуйте роботу електричного синапсу.
6. Назвіть складові синаптичних пухирців.
7. Охарактеризуйте різницю між метаботропними та іонотропними рецепторами постсинаптичної мембрани.
8. Завдяки чому збудження може передаватися з високою швидкістю.

Тема 4. Трансмімбранний транспорт. Потенціал спокою.

Потенціал дії

1. Пасивний транспорт мікромолекул
2. Активний транспорт мікромолекул
3. Транспорт макромолекул за допомогою ендоцитозу
4. Транспорт макромолекул за допомогою екзоцитозу
5. Потенціал спокою. Потенціал дії

В організмі людини макро і мікромолекули проникають в клітку різними видами транспорту. Мікромолекули проникають в клітку за допомогою пасивного і активного транспорту, а макромолекули за допомогою ендо- та екзїцітоза.

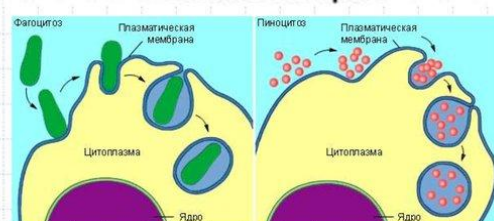
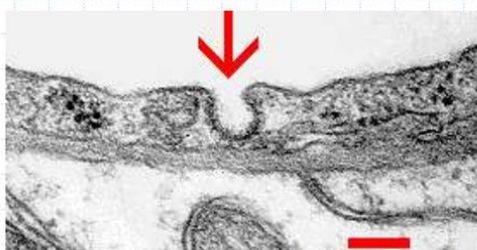
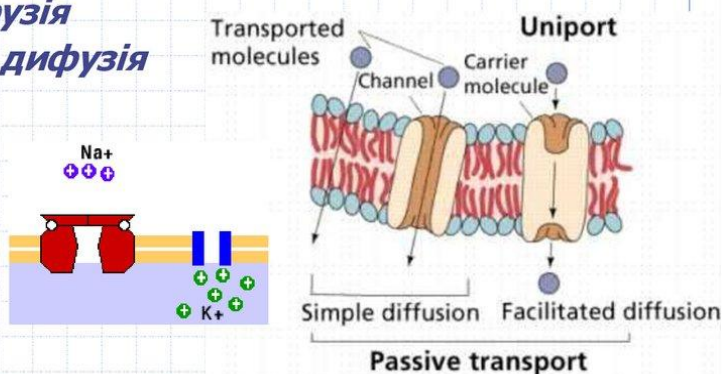
Види транспорту речовин через плазмолему:

◆ Пасивний

- 1) Проста дифузія
- 2) Полегшена дифузія
- 3) Осмос

◆ Активний

- 1) Екзоцитоз
- 2) Фагоцитоз
- 3) Піноцитоз



1. **Пасивний транспорт** – перенесення речовин по градієнту концентрації з області високої концентрації в область низької, без витрат енергії.

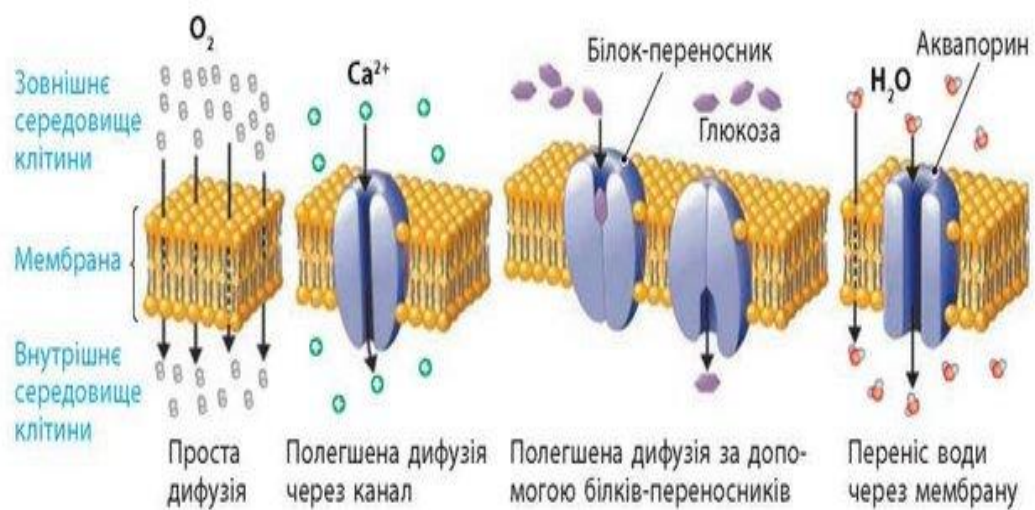
1.1. **Осмоз** – пасивне переміщення деяких речовин скрізь напівпроникну мембрану (зазвичай дрібні молекули проходять, великі не проходять). При більш низькій концентрації речовини в клітині, клітина стискається, при більш високій концентрації, вона впускає всередину воду.



Явище осмосу спостерігається в тих середовищах, де рухливість розчинника більше рухливості розчинених речовин. У разі, коли мембрана погано, або не проникна для даної речовини, вона піддається дії осмотичних сил. При більш низькій концентрації речовини в клітині, клітина стискається, при більш високій концентрації, вона впускає всередину воду.

Якщо мембрана розділяє розчин і чистий розчинник, то концентрація розчинника в розчині виявляється менш високою, оскільки там частина його молекул заміщена на молекули розчиненої речовини. Внаслідок цього переходи частинок розчинника з відділу, що містить чистий розчинник, в розчин, будуть відбуватися частіше, ніж в протилежному напрямку. Відповідно, обсяг розчину буде збільшуватися (а концентрація речовини зменшуватися), тоді як обсяг розчинника буде, відповідно, зменшуватися.

1.2. **Дифузія** – пасивне переміщення речовини з ділянки більшої концентрації до ділянки меншою концентрації.



Мал. 10.2. Транспорт речовин через мембрану

Існує два типи проникнення пасивного транспорту речовин в клітку через мембрани: проста дифузія, полегшена дифузія.

• Проста дифузія

По принципу простої дифузії частки речовини переміщуються крізь біліпідний шар. Напрямок простої дифузії визначається тільки різницею концентрацій речовини по обидва боки мембрани. Шляхом простої дифузії в клітку проникають гідрофобні речовини нерозчинні (O_2 , N_2 , бензол) і полярні маленькі молекули (CO_2 , H_2O , сечовина). Не проникають полярні відносно великі молекули (амінокислоти, моносахариди), заряджені частинки (іони).

Проста дифузія являє собою процес, при якому газ або розчинені речовини поширюються і заповнюють весь об'єм речовини. Молекули або іони, розчинені в рідині, знаходяться в хаотичному стані, стикаючись зі стінками клітинної мембрани, що може викликати двоякий результат: молекула або відскочить, або пройде через мембрану. Якщо ймовірність останнього велика, то кажуть, що мембрана проникна для даної речовини.

Проста дифузія

Проста дифузія характерна для невеликих нейтральних молекул (H_2O , CO_2 , O_2), а також низькомолекулярних органічних речовин (бензен, спирт).

При простій дифузії розчинені в позаклітинній рідині невеликі молекули поспідовно розчиняються в мембрані і потім у внутріклітинній рідині.

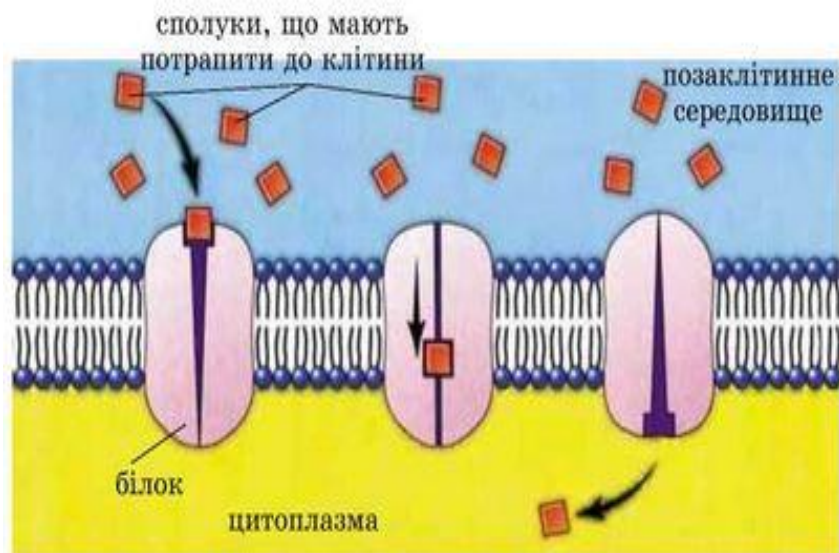
При цьому швидкість проникнення через мембрану визначається мірою гідрофобності молекули, тобто її жиророзчинністю.

Якщо концентрація даної речовини по обидва боки мембрани різна, то виникає процес, який сприяє вирівнюванню концентрації. Через клітинну мембрану проходять як добре розчинні (гідрофільні), так і нерозчинні (гідрофобні) речовини.

• Полегшена дифузія

Транспорт таких молекул можливий завдяки наявності в мембранах або білків, які формують в ліпідному шарі **канали (пори)**, заповнені водою, через які можуть проходити речовини певного розміру, або **специфічних білків-переносників**, які вибірково взаємодіючи з певними лігандами, полегшують їх перенесення через мембрану (полегшена дифузія).

Більшість речовин переноситься через мембрану за допомогою занурених в неї транспортних білків (білків-переносників). Всі транспортні білки утворюють безперервний білковий прохід скрізь мембрану. За допомогою білків-переносників здійснюється як пасивний, так і активний транспорт речовин.

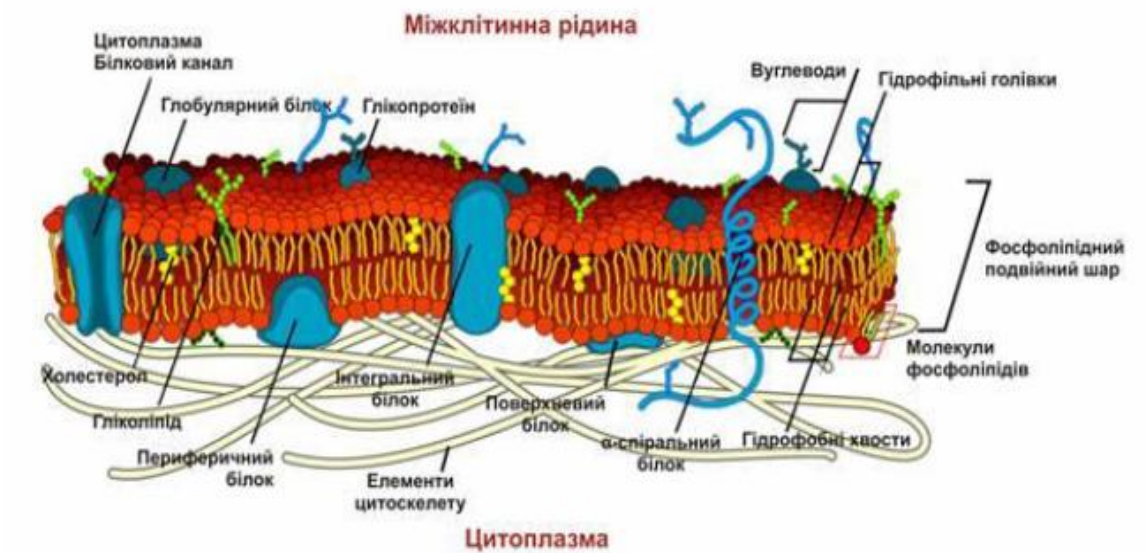


Участь білків-переносників забезпечує більш високу швидкість полегшеної дифузії в порівнянні з простою пасивною дифузією. Полегшена дифузія не вимагає спеціальних енергетичних витрат за рахунок гідролізу АТФ. Ця особливість відрізняє полегшену дифузію від активного трансмембранного транспорту.

Білки-переносники – це трансмембранні інтегральні білки, які специфічно пов'язують молекулу речовини, що транспортується і, змінюючи конформацію, здійснюють перенесення молекули через ліпідний шар мембрани. У білках-переносниках всіх типів є певні ділянки зв'язування для транспортується молекули. Вони можуть забезпечувати як пасивний, так і активний мембранний транспорт.

Будова і функціонування білкових каналів

Канали в мембрані формуються інтегральними білками, які "переривають" ліпідний бішар, утворюючи пору, заповнену водою. Стінки каналу "вистилаються" радикалами амінокислот цих білків.



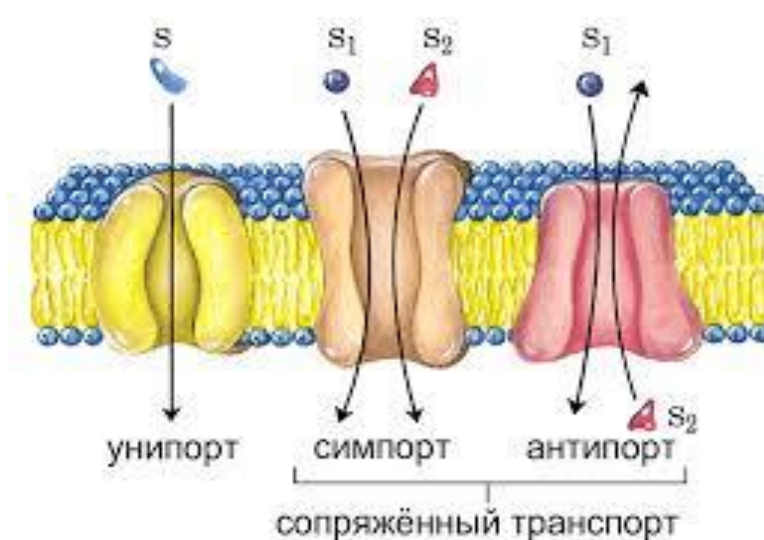
Існує два види білкових каналів селективні та неселективні.

Якщо канали розрізняють речовини тільки за розміром і пропускають молекули менше певної величини, за градієнтом концентрації, то їх називають **"неселективні канали"**, або **"пори"**. Такі пори є в зовнішній мембрані мітохондрій, де молекули білка порінов утворюють широкі гідрофільні канали. **Селективні канали**, як правило, беруть участь в перенесенні певних іонів. Іонна селективність (вибірковість) каналів визначається їх діаметром і будовою внутрішньої поверхні каналу. Наприклад, катіонселективні канали пропускають тільки катіони, так як містять багато негативно заряджених амінокислотних залишків. Відкриття або закриття селективних каналів регулюється або зміною концентрації специфічних регуляторів, або зміною трансмембранного електрохімічного потенціалу. Вплив регуляторного фактора викликає конформаційні зміни каналотворюючих білків, канал відкривається і іони проходять по градієнту концентрації.

Також у мембранах клітин існують специфічні білки-транслокази. Взаємодіючи зі лігандом (атом, іон або молекула, пов'язані з іншим атомом (акцептором) за допомогою донорно-акцепторної взаємодії), вони забезпечують його дифузіїю (транспорт з області більшої концентрації в

область меншої) через мембрану. На відміну від білкових каналів, транслокази в процесі взаємодії з лігандом і перенесення його через мембрану зазнають конформаційні зміни.

Існують транслокази, які переносять тільки одну розчинену у воді речовину з одного боку мембрани на іншу. Такий простий транспорт називають "**пасивний уніпорт**". Деякі транслокази можуть переносити дві різні речовини по градієнту концентрацій в одному напрямку – **пасивний симпорт**, або в протилежних напрямках – **пасивний антипорт**.



2. Активний транспорт – перенесення деяких лігандів (іонів, глюкози, амінокислот) через мембрани відбувається проти градієнта концентрації і пов'язаний з витратою енергії

2.1. Первинно–активний транспорт.

Перенесення деяких неорганічних іонів який йде проти градієнта концентрації за участю транспортних АТФ-аз (іонних насосів). Все іонні насоси одночасно є ферментами. АТФ-ази розрізняються по іонній специфічності, кількості іонів, напрямку транспорту. В результаті функціонування АТФ-ази іони що переносяться, накопичуються з одного

боку мембрани. Найбільш поширені в плазматичній мембрані клітин людини Na^+ , K^+ -АТФ-аза, Ca^{2+} -АТФ-аза.

Na^+ , K^+ – АТФ-аза . Цей фермент-переносник каталізує АТФ-залежний транспорт іонів Na^+ і K^+ через плазматичну мембрану. Na^+ , K^+ -АТФ-аза складається з субодиниць велика субодиниця та мала субодиниця (глікопротеїн).



Na^+ , K^+ -АТФ-аза відповідає за підтримання високої концентрації K^+ в клітині і низької концентрації Na^+ . Так як Na^+ , K^+ –АТФ-аза викачує три позитивно заряджених іона, а закачує два, то на мембрані виникає електричний потенціал з від'ємним значенням на внутрішній частині клітини по відношенню до її зовнішньої поверхні.

Ca^{2+} –АТФ-аза. В цитозолі клітин у спокої концентрація Ca^{2+} складає $\sim 10^{-7}$ моль/л, тоді як поза клітиною вона дорівнює $\sim 10^{-3}$ моль /л. Підтримує таку різницю в концентрації система активного транспорту іонів кальцію; її основні компоненти – кальцієві насоси – Ca^{2+} -АТФ-ази і Na^+ , Ca^{2+} -обмінники.

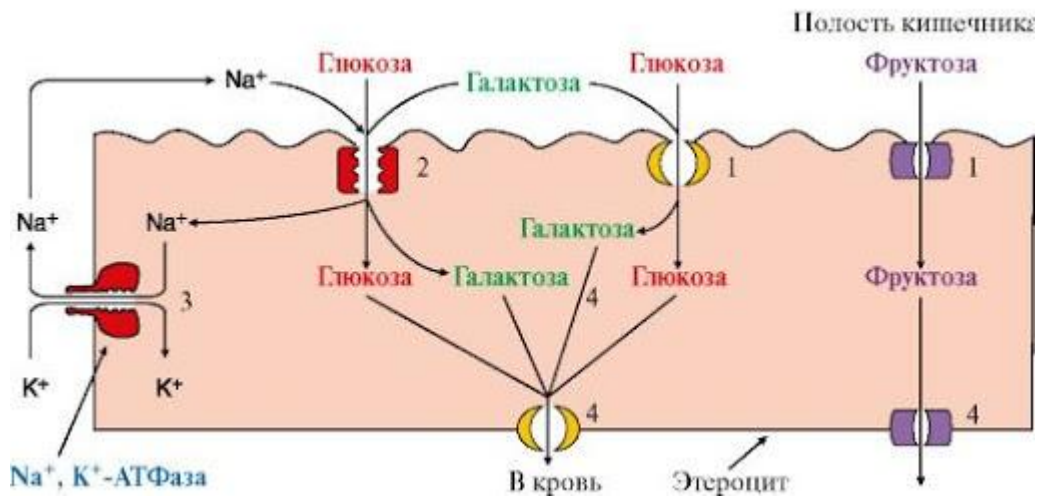


Ca²⁺-АТФ-аза локалізована не тільки в плазматичній мембрані, але і в мембрані ЕПР. Фермент складається з десяти трансмембранних доменів, які пронизують клітинну мембрану. Між другим і третім доменами знаходяться кілька залишків аспарагінової кислоти, що беруть участь в зв'язуванні кальцію. Область між четвертим і п'ятим доменами має центр для приєднання АТФ і аутофосфорілюванню по залишку аспарагінової кислоти. Ca²⁺-АТФ-ази плазматичних мембран деяких клітин регулюються білком кальмодулином.

2.2. Вторинно-активний транспорт

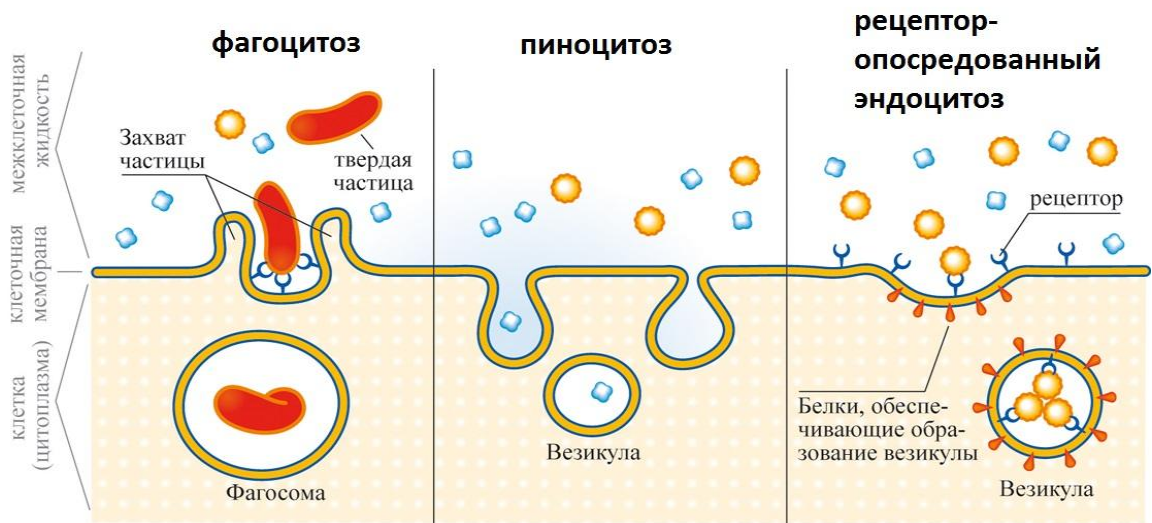
Перенесення деяких розчинних речовин проти градієнта концентрації залежить від одночасного або послідовного перенесення іншої речовини по градієнту концентрації в тому ж напрямку (активний симпорт) або в протилежному (активний антипорт). У клітинах людини іоном, перенесення якого відбувається за градієнтом концентрації, найчастіше служить Na⁺. Прикладом такого типу транспорту може служити Na⁺, Ca²⁺-обмінник плазматичної мембрани (активний антипорт), іони натрію за градієнтом концентрації переносяться в клітку, а іони Ca²⁺ проти градієнта концентрації виходять з клітини. За механізмом активного сімпорту відбуваються

всмоктування глюкози клітинами кишківника і реабсорбція з первинної сечі ГЛЮКОЗИ.



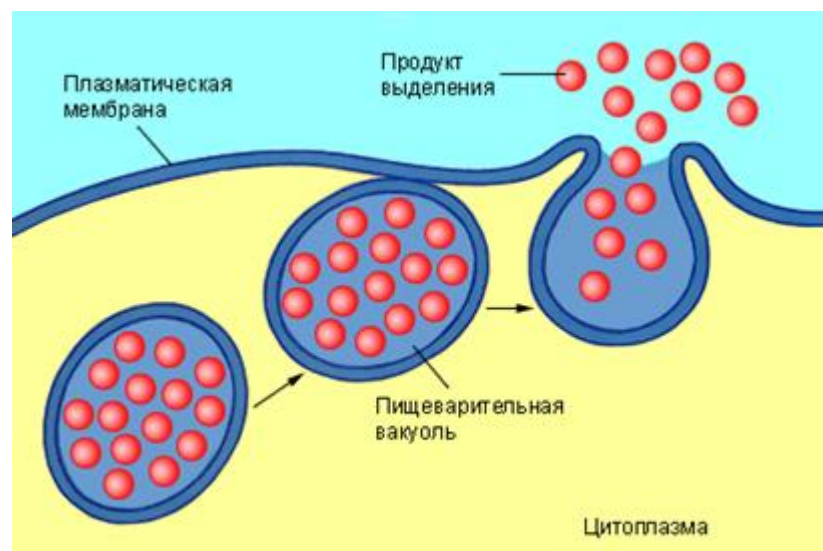
3. Ендоцитоз

Перенесення речовини з середовища в клітину разом з частиною плазматичної мембрани називають. Шляхом ендоцитозу (фагоцитозу) клітини можуть поглинати великі частки, такі як віруси, бактерії або уламки клітин. Захоплення великих частинок здійснюється в основному спеціалізованими клітинами – фагоцитами. Поглинання рідини і розчинених в ній речовин за допомогою невеликих пухирців називають "піноцитоз". Цикл ендоцитозу починається в певних ділянках плазматичної мембрани, які називаються "облямовані ямки". Облямовані ямки втягуються в клітку, звужуються біля основи, відокремлюються від мембрани, утворюючи облямовані пухирці (піноцитозні бульбашки). Час життя облямованих ямок невелика, вони формуються протягом хвилини, потім роблять цикл ендоцитозу. Речовини в складі піноцитозних бульбашок не змішуються з іншими макромолекулами клітини. Вони закінчують свій шлях в лізосомах. Потім йде занурення в клітку і відділення ендоцітозної бульбашки, в складі якої знаходиться поглинена речовина, мембранні компоненти облямованої ямки.



4. Экзоцитоз

Макромолекули, наприклад білки плазми крові, пептидні гормони, травні ферменти, білки позаклітинного матриксу синтезуються в клітинах і потім секретуються в міжклітинний простір або кров. Але мембрана непроникна для таких макромолекул або комплексів, їх секреція відбувається шляхом екзоцитозу.



Особливість екзоцитозу в тому, що речовини які декретуються, локалізуються в бульбашках і не змішуються з іншими макромолекулами або

органелами клітини. В ході екзоцитозу вміст секреторних пухирців виділяється в позаклітинний простір, коли вони зливаються з мембраною. В організмі є як регульований, так і нерегульований шляхи екзоцитозу.

4.1. *Нерегульована секреція* характеризується безперервним синтезом секретуємих білків, упаковкою їх в транспортні пухирці в апараті Гольджі і перенесенням до плазматичної мембрани для секреції.

4.2. Для *регульованою секреції* характерні зберігання приготованих на експорт молекул в транспортних бульбашках і їх злиття з мембраною тільки при впливі на клітку специфічного стимулу. За допомогою регульованої секреції відбуваються виділення травних ферментів в період перетравлення їжі, а також секреція гормонів, нейромедіаторів і інших біологічно активних речовин.

Потенціал спокою. Потенціал дії

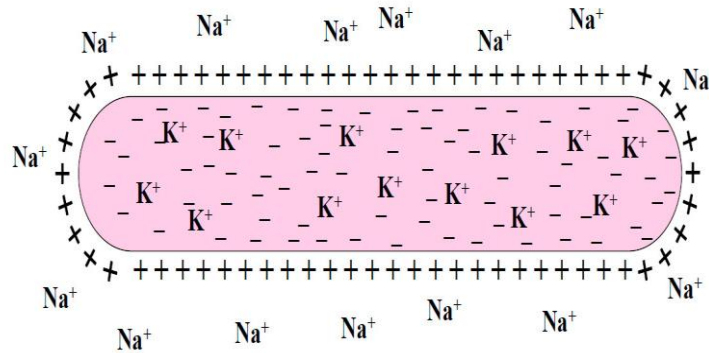
Нерівномірне розташування іонів всередині і поза клітиною є наслідком неоднакової проникності клітинної мембрани для різних іонів і роботи іонних насосів, що транспортують іони в клітку і з клітки всупереч електрохімічного градієнту. **Проникність** – це її здатність пропускати воду, незаряджені і заряджені частинки згідно із законами дифузії і фільтрації.

Вона визначається:

1. Розмірами каналів і розмірами частинок;
2. Розчинністю частинок в мембрані (клітинна мембрана проникна для розчинних в ній ліпідів і непроникна для пептидів).

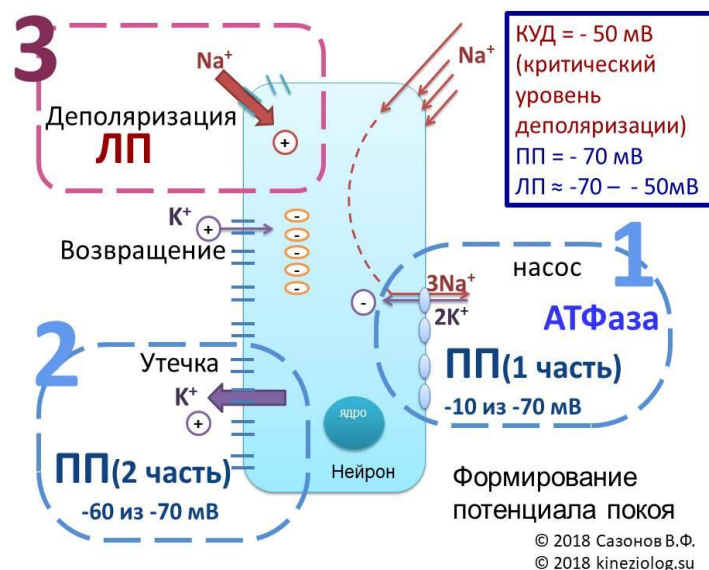
Провідність – це здатність заряджених частинок проходити через клітинну мембрану згідно електрохімічного градієнту.

Потенціал спокою (СП) – це різниця електричних потенціалів між внутрішньою і зовнішньою середовищами клітини в стані її спокою. При цьому всередині клітини реєструється негативний заряд.



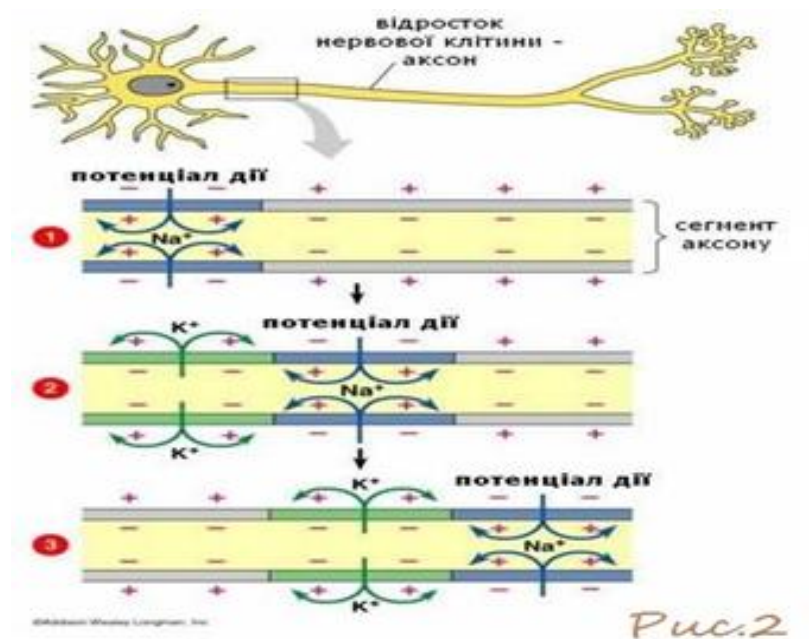
Потенціал дії (ПД) – це електрофізіологічний процес, який виражається в швидкому коливанні мембранного потенціалу внаслідок зміни проникності мембрани і дифузії іонів в клітину і з клітини.

Роль ПД полягає в забезпеченні передачі сигналів між нервовими клітинами, нервовими центрами і робочими органами, в м'язах ПД забезпечує процес електромеханічного сполучення. ПД підкоряється закону «все або нічого». Якщо сила роздратування мала, то виникає локальний потенціал, який не поширюється.



Потенціал дії складається з трьох фаз:

1. *деполяризації*, тобто зникнення ПП зрушення потенціалу в бік його зменшення. Під дією роздратування відкриваються «швидкі» натрієві канали, внаслідок чого іони Na лавиноподібно надходять в клітину. Перехід позитивно заряджених іонів в клітину викликає зменшення позитивного заряду на її зовнішній поверхні і збільшення його в цитоплазмі

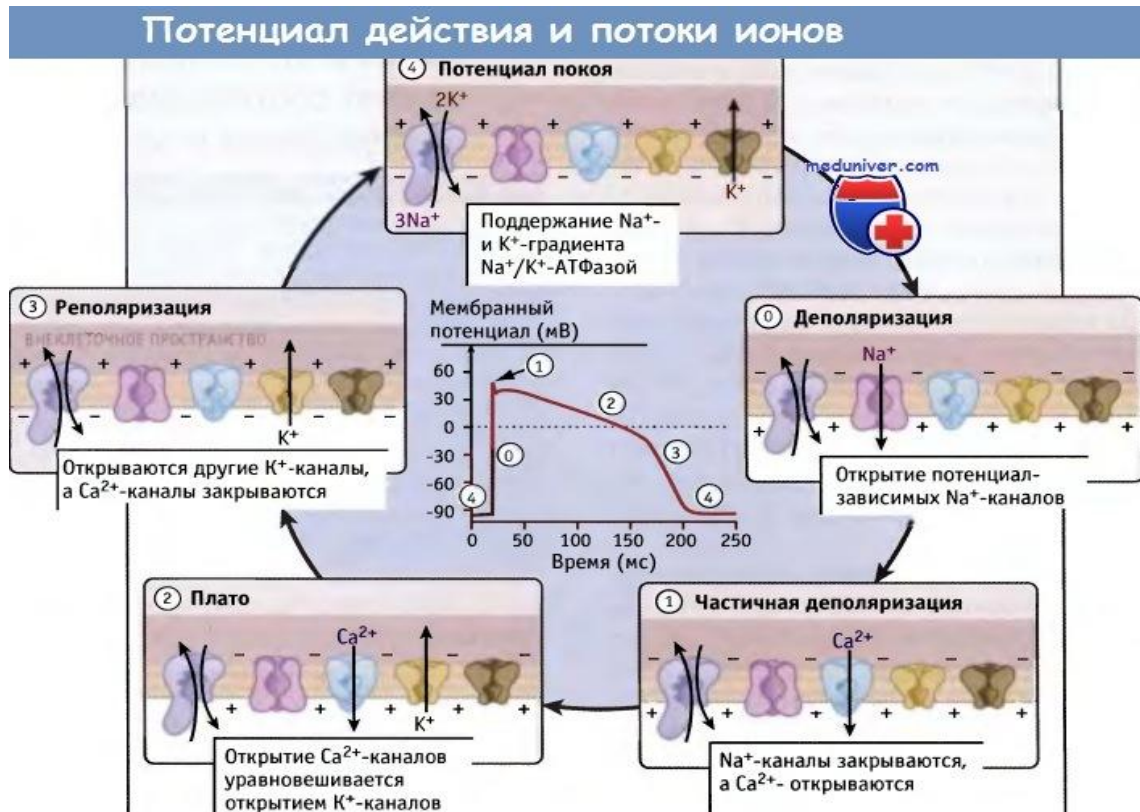


2. *інверсії* (плато) – зміни знака заряду клітини на зворотний
3. *реполяризації* – відновлення вихідного потенціалу.

Механізм виникнення потенціалу дії.

Фаза деполяризації. При дії подразника на клітину відбувається без зміни її проникності для іонів. Коли деполяризація досягає приблизно 50% граничної величини, зростає проникність мембрани для Na^+ . Нагадуємо, що клітина всередині заряджена негативно (різноміненні заряди притягуються), а

концентрація Na^+ поза клітиною в 12 разів більше, ніж усередині клітини. Умовою, що забезпечує подальший вхід Na^+ в клітину, є збільшення проникності клітинної мембрани, який визначається станом воротного механізму натрієвих каналів.



Ворітної механізм **натрієвих каналів** розташований на *зовнішній* і *внутрішній* стороні клітинної мембрани, ворітної механізм **калієвих каналів** – тільки на *внутрішній* стороні мембрани. У каналах для натрію є активаційні *m-ворота*, які розташовані з зовнішньої сторони клітинної мембрани, і інактиваційні *h-ворота*, розташовані з внутрішньої сторони мембрани. В умовах спокою активаційні *m-ворота* закриті, інактиваційні *h-ворота* відкриті. Калієві активаційні ворота закриті. Коли деполаризація клітини досягає критичної величини, проникність мембрани для Na^+ різко зростає, так як відкривається велика кількість *m-воріт* і іони Na^+ лавиною спрямовуються в клітину. Розвивається деполаризація клітинної мембрани

викликає додаткове збільшення її проникності і, відповідно, провідності натрію: відкриваються все нові і нові активаційні *m*-ворота. У підсумку ПС зникає, тобто стає рівним нулю. Фаза деполяризації на цьому закінчується. Її тривалість становить приблизно 0,2–0,5 мс.

Фаза інверсії (плато). Процес перезарядки мембрани являє собою другу фазу ПД – фазу інверсії. Фаза інверсії ділиться на висхідну і спадну складові.

Висхідна частина. Після зникнення ПС вхід в клітку іонів Na^+ триває, так як натрієві активаційні *m*-ворота ще відкриті. В результаті заряд всередині клітини стає позитивним, а зовні – негативним. Протягом частки мілісекунд іони Na^+ ще продовжують входити в клітку. Таким чином, вся висхідна частина піка ПД забезпечується в основному входом Na^+ в клітину.

Низхідна складова фази інверсії. Приблизно через 0,2–0,5 мс після початку деполяризації зростання ПД припиняється в результаті закриття натрієвих *h*-воріт і відкриття калієвих воріт. Оскільки K^+ знаходиться переважно всередині клітини, він, згідно концентраційному градієнту, починає швидко виходити з неї, внаслідок чого зменшується число позитивно заряджених іонів в клітині. Заряд клітини знову починає зменшуватися. Під час низхідній складової фази інверсії виходу іонів K^+ з клітки сприяє також і електричний градієнт. K^+ виштовхується позитивним зарядом з клітки і притягується негативним зарядом зовні клітини. Так триває до повного зникнення позитивного заряду всередині клітини. K^+ виходить з клітки не тільки по керованим каналах, а й по некерованим каналах – каналах витоку.

Фаза реполяризації. Поки активаційні калієві канали відкриті, K^+ ще продовжує виходити з клітки, згідно хімічному градієнту. Заряд всередині клітини стає негативним, а зовні – позитивним, отже, електричний градієнт різко гальмує вихід іонів K^+ з клітки. Але так як сила хімічного градієнта більше сили електричного градієнта, іони K^+ продовжують дуже повільно виходити з клітки. Потім активаційні калієві ворота закриваються,

залишається тільки вихід іонів K^+ по каналах витоку, тобто по концентраційному градієнту через некеровані канали.

Слідом за ПД виникають слідові явища (характерні для нейронів) – спочатку слідова гіперполяризація, а потім слідова деполяризація. *Слідова гіперполяризація* клітинної мембрани зазвичай є наслідком ще зберігаючої підвищеної проникності мембрани для іонів калію. *Слідова деполяризація* пов'язана з короточасним підвищенням проникності мембрани для Na^+ і входом його в клітку згідно хімічному і електричному градієнтам.



Крім цього існують:

а) фаза *абсолютної рефрактерності*, або повної незбудливості клітини. Вона припадає на пік ПД і продовжується 1–2 мс;

б) *фаза відносної рефрактерності* – період часткового відновлення клітини, коли сильне роздратування може викликати нове збудження. Відносна рефрактерність відповідає кінцевій частині фази реполяризації і слідовій гіперполяризації клітинної мембрани. В нейронах слідом за гіперполяризацією можлива часткова деполяризація клітинної мембрани. У цей період черговий ПД може викликатись більш слабким роздратуванням,

так як мембранний потенціал дещо менше звичайного. Цей період називається *фазою екзальтації (період підвищеної збудливості)*.

Швидкість протікання фазових змін збудливості клітини визначає її лабільність. *Лабільність, або функціональна рухливість*, – це швидкість протікання одного циклу збудження. Мірою лабільності є максимальне число ПД, яке клітина може відтворити в 1 секунду. Зазвичай збудження триває менше 1 мс і подібно до вибуху.

Питання для перевірки знань

1. Назвіть молекули, які відносять до класу мікромолекул.
2. Охарактеризуйте транспорт переміщення молекули глюкози через мембрану клітини.
3. Назвіть, на які класи поділяються мембранні білки.
4. Опишіть, як проходить транспорт кисню та вуглецю скрізь мембрану клітини.
5. Опишіть фази, з яких складається потенціал дії.
6. За допомогою яких видів транспорту поникають макро- та мікромолекули скрізь мембрану клітини.
7. Для чого потрібні білки-переносчики.
8. Назвіть що відрізняє полегшену дифузію від активного трансмембранного транспорту.
9. Дайте визначення поняттю «транслоказа».
10. Назвіть особливості екзоцитозу.
11. Опишіть третю фазу потенціалу дії.
12. Дайте визначення поняттю «лабільність».

Тема 5. Процеси збудження у нервовій системі.

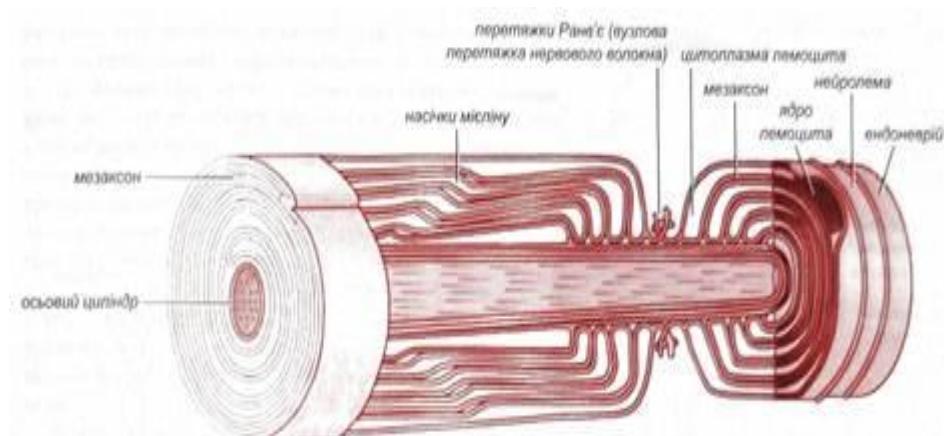
1. Будова нервового волокна.
2. Закони проведення збудження по нервовому волокну.
3. Механізм проведення збудження по мієліновим волокнам.
4. Механізм проведення збудження по безмієліновим волокнам.
5. Характеристика збудження в ЦНС

Нервові волокна – відростки нервових клітин (нейронів), що мають оболонку і здатні проводити нервовий імпульс. Здебільшого це аксон. Нервовий відросток оточений оболонкою складної будови, разом з якою він і утворює волокно. Товщина нервового волокна в організмі людини, як правило, не перевищує 30 мікрометрів. Нервові волокна діляться на м'якотні (мієлінові) і безм'якотні (безмієлінові). Перші мають мієлінових оболонку, яка покриває аксон, другі позбавлені мієлінової оболонки.

Мієлінові нервові волокна їх будова:

- 1) осьовий циліндр, розташований в самому центрі нервового волокна,
- 2) мієлінова оболонка, яка покриває осьовий циліндр,
- 3) шваннівська оболонка.

Осьовий циліндр це аксон нейрона. У його протоплазмі – аксоплазмі – є найтонші волоконця – нейрофібрили, а також мікротрубочки, мітохондрії і гладка ендоплазматична сітка.

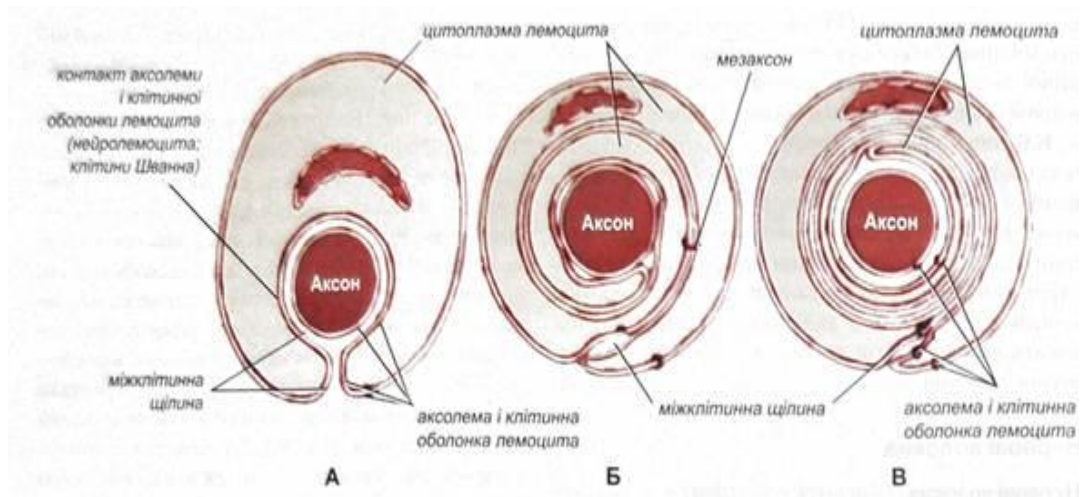


Мієлінова оболонка містить велику кількість речовин ліпоїдного характеру, відомих під назвою мієліну. Мієлін забезпечує швидкість проведення нервових імпульсів. Ця оболонка покриває осьовий циліндр не на всьому проміжку, ці проміжки отримали назву перехоплення Ранв'є. В області перехоплень Ранв'є осьовий циліндр нервового волокна примикає до верхньої – шваннівської оболонки. У перехопленнях Ранв'є висока щільність Na-каналів, тому в кожному перехопленні Ранв'є відбувається посилення нервових імпульсів. Перехоплення Ранв'є виконують функцію ретрансляторів (генерують і підсилюють нервові імпульси). Проміжок волокна, розташований між двома перехопленнями Ранв'є, називають сегментом волокна. У кожному такому сегменті на забарвлених препаратах можна бачити ядро шваннівської оболонки. Воно лежить приблизно посередині сегмента і оточене протоплазмою, в петлях якої і міститься мієлін. Між перехопленнями Ранв'є мієлінова оболонка також не є суцільною. У товщі її виявляються так звані насічки Шмідт-Лантермана, що йдуть в косому напрямку. Клітини шваннівської оболонки. У центральній нервовій системі нервові волокна не мають шваннівських оболонок. Їх роль тут виконують елементи олігодендроглії. Порушення виникає в найближчому до місця дії подразника перехопленні Ранв'є.

Як в периферичній так і в центральній нервовій системі переважають мієлінові волокна. Нервові волокна, позбавлені мієліну розташовуються переважно в симпатичному відділі вегетативної нервової системи. У місці відходження нервового волокна від клітини і в області переходу його в кінцеві розгалуження нервові волокна можуть бути позбавлені всяких оболонок, і тоді вони називаються голими осьовими циліндрами. Залежно від характеру проведеного по ним сигналу, нервові волокна поділяють на рухові вегетативні, чутливі і рухові соматичні.

Безмієлінові нервові волокна мають один шар шваннівських клітин, між ними – щілиноподібні простори. Безмієлінові нервові волокна позбавлені мієлінової оболонки і складаються тільки з осьового циліндра і шваннівської

оболонки. Клітинна мембрана на всьому протязі контактує з навколишнім середовищем. При нанесенні подразнення збудження виникає в місці дії подразника. Безмієлінові нервові волокна здатні генерувати нервові імпульси на всьому протязі.



Закони проведення збудження по нервовому волокну.

Нервове волокно володіє збудливістю і провідністю.

Проведення збудження по нерву підпорядковується двом основним законам.

1. Закон двостороннього проведення. Нервове волокно має здатність проводити збудження по двох напрямках: доцентровий і відцентровий. Незалежно від того, яке це нервове волокно – відцентрове або доцентрове, якщо йому нанести подразнення, то збудження яке виникло буде поширюватися в обидві сторони від місця роздратування.

2. Закон ізольованого проведення. Периферичний нерв складається з великого числа окремих нервових волокон, які разом йдуть в одному і тому ж нервовому стовбурі. У нервовому стовбурі одночасно можуть проходити найрізноманітніші відцентрові і доцентрові нервові волокна.

Однак порушення, яке передається по одному нервовому волокну, не передається на сусідні. Завдяки такому ізолюваному проведенню збудження по нервовому волокну можливі окремі вельми тонкі руху людини.

Тобто кожне волокно ізолювано передає імпульс м'язі, і тим самим центральна нервова система має можливість координувати м'язові скорочення. Якби збудження могло переходити на інші волокна, стало б неможливим окреме м'язове скорочення, кожне порушення супроводжувалося б скороченням найрізноманітніших м'язів.

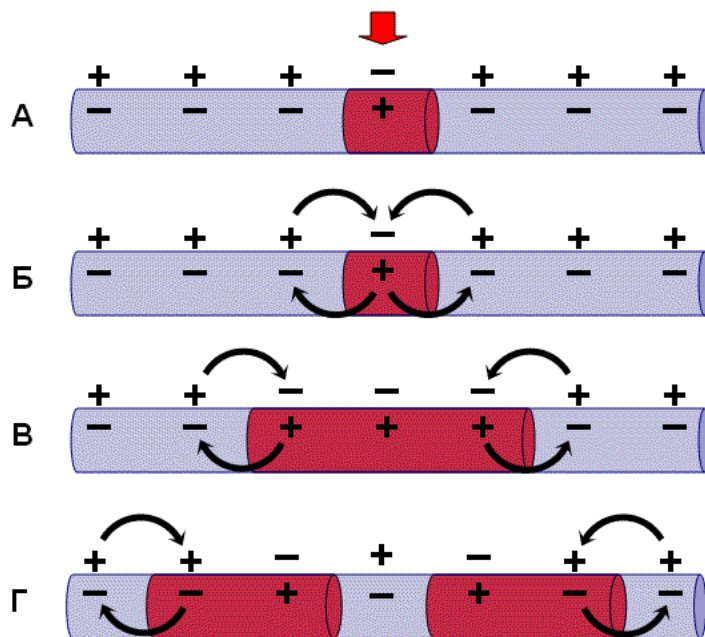
Функції нервових волокон. Головна функція нервових волокон – передача нервового імпульсу. В даний час вивчено два типи нервової передачі: імпульсна і безімпульсна.

Імпульсна передача забезпечується електролітними і нейротрансмітерними механізмами. Швидкість передачі нервового імпульсу в мієлінових волокнах значно вище, ніж в безмієлінових. В її здійсненні найважливіша роль належить мієліну. Дана речовина здатне ізолювати нервовий імпульс, в результаті чого передача сигналу по нервовому волокну відбувається стрибкоподібно, від одного перехоплення Ранв'є до іншого. Безімпульсна передача здійснюється струмом аксоплазми за спеціальними мікротрубочками аксона, що містить трофогени – речовини, які надають на іннервіруєний орган трофічний вплив.

Механізм проведення збудження по безмієліновим нервових волоконях

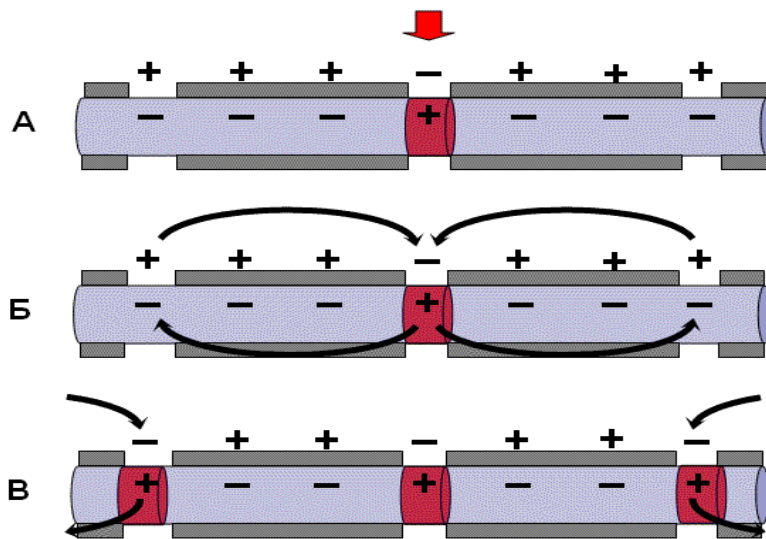
У стані спокою вся внутрішня поверхня мембрани нервового волокна несе негативний заряд, а зовнішня сторона мембрани – позитивний. Електричний струм між внутрішньою і зовнішньою стороною мембрани не протікає, так як ліпідна мембрана має високий електричний опір. Під час

розвитку потенціалу дії в збудженому ділянці мембрани відбувається реверсія заряду. На кордоні порушеної і збудженому ділянки починає протікати електричний струм. Електричний струм дратує найближчу ділянку мембрани і призводить її в стан збудження, в той час як раніше порушені ділянки повертаються в стан спокою. Таким чином, хвиля збудження охоплює все нові ділянки мембрани нервового волокна.



Механізм проведення збудження по мієлінових нервових волокнах

У мієлінових волокнах ділянки мембрани, покриті мієліновою оболонкою, є незбудливими; збудження може виникати тільки в ділянках мембрани, розташованих в області перехоплень Ранв'є. При розвитку ПД в одному з перехоплень Ранв'є відбувається реверсія заряду мембрани. Між електронегативними і електропозитивні ділянками мембрани виникає електричний струм, який дратує сусідні ділянки мембрани. Однак в стан збудження може перейти тільки ділянка мембрани в області наступного перехоплення Ранв'є. Таким чином, порушення поширюється по мембрані стрибкоподібно від одного перехоплення Ранв'є до іншого.



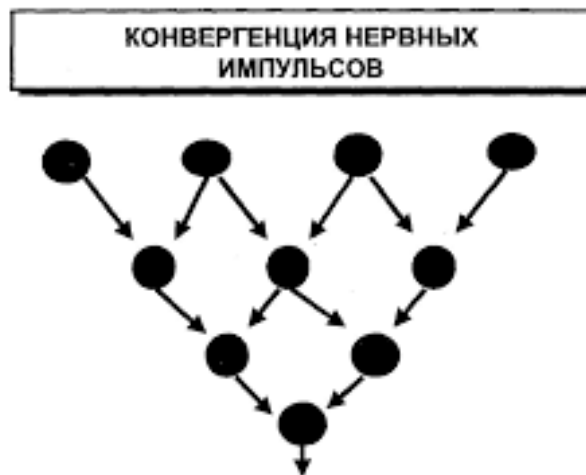
Характеристика збудження в ЦНС

Всі особливості поширення збудження в ЦНС пояснюються її нейронних будовою: наявністю хімічних синапсів, багаторазовим розгалуженням аксонів нейронів, наявністю замкнутих нейронних шляхів. Цими особливостями є наступні.

1. **Іррадіація (дивергенція)** збудження в ЦНС. Вона пояснюється розгалуженням аксонів нейронів, їх здатністю встановлювати численні зв'язки з іншими нейронами, наявністю вставних нейронів, аксони яких також розгалужуються (рис. а). Іррадіацію можна спостерігати в досвіді на спінальній жабі, коли слабе роздратування викликає згинання однієї кінцівки, а сильне – енергійні рухи всіх кінцівок і навіть тулуба. Дивергенція розширює сферу дії кожного нейрона. Один нейрон, посилаючи імпульси в кору великого мозку, може брати участь в порушенні до 5000 нейронів.



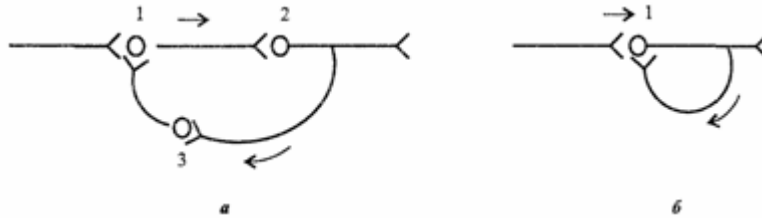
2. **Конвергенція збудження** – сходження збудження різного походження по декількох шляхах до одного і того ж нейрона або нейронів пулу (принцип шеррінгтоновської воронки). Конвергенція збудження пояснюється наявністю багатьох колатералей, вставних нейронів, а також тим, що аферентних шляхів в кілька разів більше, ніж еферентних нейронів. На одному нейроні ЦНС може розташовуватися до 10 000 синапсів.



Явище конвергенції досить важливо: воно забезпечує участь одного мотонейрона в декількох різних реакціях. Мотонейрони, м'язів глотки, беруть участь в рефлексах ковтання, кашлю, смоктання, чхання і дихання, утворюючи загальний кінцевий шлях для численних рефлексорних дуг.

3. **Циркуляція збудження по замкнутим нейронним ланцюгам.** Вона може тривати хвилини і навіть годинник.

Циркуляція збудження – одна з причин явища післядії. Вважається, що циркуляція збудження в замкнутих нейронних ланцюгах – найбільш ймовірний механізм феномена короткочасної пам'яті. Циркуляція збудження можлива в ланцюзі нейронів і в межах одного нейрона в результаті контактів розгалужень його аксона з власними дендритами і тілом.



4. **Одностороннє поширення збудження** в нейронних ланцюгах, рефлекторних дугах. Поширення збудження від аксона одного нейрона до тіла або дендритам іншого нейрона, але не назад пояснюється властивостями хімічних синапсів, які проводять збудження тільки в одному напрямку.

5. **Уповільнений поширення збудження** в ЦНС в порівнянні з його поширенням по нервовому волокну пояснюється наявністю на шляхах поширення збудження безлічі хімічних синапсів. Час проведення збудження через синапс витрачається на виділення медіатора в синаптичну щілину, поширення його до постсинаптичної мембрани, виникнення ПД. Сумарна затримка передачі збудження в синапсі досягає приблизно 2 мс. Чим більше синапсів в нейрональному ланцюжку, тим менше загальна швидкість поширення по ньому збудження. За латентному часу рефлексу, можна орієнтовно розрахувати число нейронів тієї чи іншої рефлекторної дуги.

6. **Поширення збудження в ЦНС легко блокується** певними фармакологічними препаратами, що знаходить широке застосування в клінічній практиці. У фізіологічних умовах обмеження поширення збудження по ЦНС пов'язані з включенням нейрофізіологічних механізмів гальмування нейронів.

Питання для перевірки знань

1. Охарактеризуйте будову мієлінового волокна.
2. Опишіть механізм проведення збудження по мієлінових нервових волокнах.
3. Охарактеризуйте збудження у ЦНС.
4. Опишіть, як утворюється пам'ять у ЦНС.
5. Опишіть процес безімпульсної передачі нервового збудження.
6. Назвіть яку функцію виконує перехоплення Ранв'є.
7. Опишіть функції нервових волокон.

Тема 6. Гальмування у нервовій системі.

1. Гальмування його роль, функції та види
2. Первинне гальмування
3. Вторинне
4. Периферичне, умовне та безумовне

Гальмування – активний нервовий процес, що викликається збудженням і виявляється в пригніченні або попередженні іншій хвилі збудження. Забезпечує нормальну діяльність всіх органів і організму в цілому. Має охоронне значення (в першу чергу для нервових клітин кори головного мозку), захищаючи нервову систему від перезбудження.

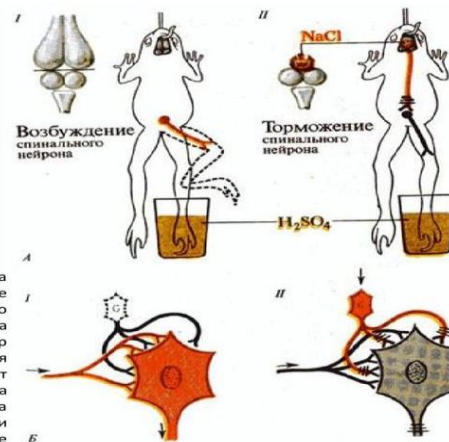
Центральне гальмування відкрито в 1863 р І. Сеченовим. В ході експерименту він видалив у жаби головний мозок на рівні зорових горбів і визначав час згинального рефлексу. Потім на зорові горби містився кристал солі в результаті чого спостерігалось збільшення тривалості часу рефлексу. Це спостереження дозволило І. Сеченову висловити думку про явище гальмування в ЦНС. Даний тип гальмування називають сеченовским або центральним.

Сеченівське гальмування (центральне)

визначався латентний час згинального рефлексу при зануренні кінцівки з слабкий розчин сірчаної кислоти;

- показано, що латентний час рефлексу збільшується, якщо на зоровий бугор (проміжний мозок) попередньо покласти кристалик повареної солі.
- Сеченівське гальмування »це приклад первинного гальмування, тобто гальмування протікає за участю гальмівних нейронів).
- Первинне гальмування ще називають центральним.

Торможение в ЦНС было открыто в эксперименте на лягушке, у которой перерезали мозг на уровне зрительных бугров и удалили полушария головного мозга. После этого измеряли время рефлекса отдергивания задних лапок при погружении их в раствор серной кислоты. Этот рефлекс осуществляется спинномозговыми нейронами и его время служит показателем возбудимости нервных центров. Если на область зрительных бугров наложить кристалл хлорида натрия, то время рефлекса увеличивается, т. е. в области зрительных бугров имеются центры, оказывающие тормозящее влияние на спинномозговые рефлексы.



Роль гальмування.

1. Гальмування з усіма з різновидами виконує охоронну роль. Відсутність гальмування призвело б до виснаження медіаторів в аксонах нейронів і припинення діяльності ЦНС.

2. Гальмування відіграє важливу роль в обробці інформації яка надходить в ЦНС. Особливо яскраво виражена ця роль у пресинаптичному гальмуванні. Воно більш точно регулює процес збудження, оскільки цим гальмуванням можуть бути заблоковані окремі нервові волокна. До одного збудженого нейрона можуть підходити сотні і тисячі імпульсів з різних терміналів. Разом з тим число імпульсів які дійшли до нейрона визначається пресинаптичним гальмуванням. Гальмування латеральних шляхів забезпечує виділення істотних сигналів з фону.

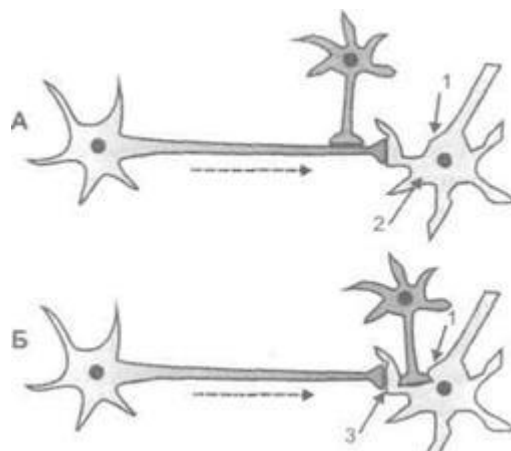
3. Оскільки блокада гальмування веде до широкої іррадіації збудження то воно є важливим фактом забезпечення координаційної діяльності ЦНС

Види гальмування

А. Первинне гальмування

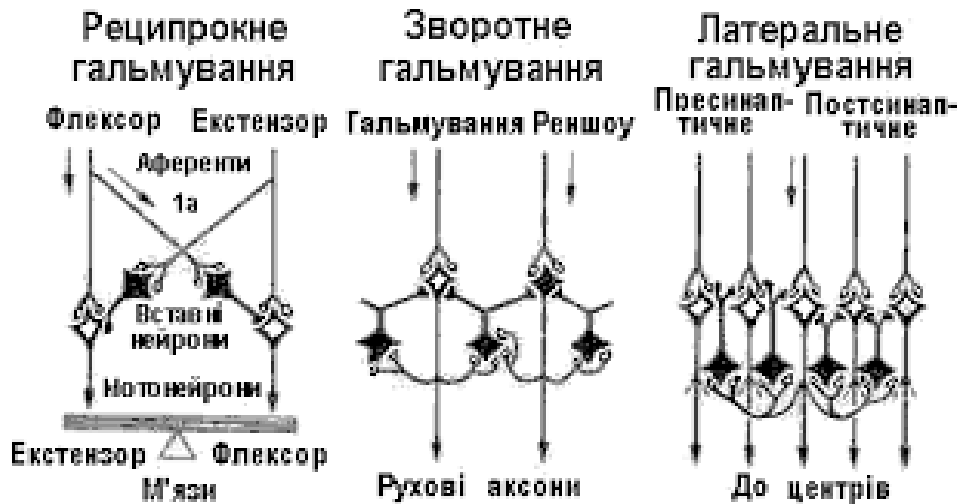
Первинне гальмування виникає в спеціальних гальмівних клітинах, що примикають до гальмівного нейрона. При цьому гальмівні нейрони виділяють відповідні нейромедіатори.

Види первинного гальмування



А - пресинаптичне гальмування, Б - постсинаптичне гальмування; 1 - тіло нейрона, 2 - аксонний горбок, 3 - збудливий синапс

1. *Постсинаптичне* – основний вид первинного гальмування, викликається збудженням клітин Реншоу і вставних нейронів. При цьому типі гальмування відбувається гіперполяризація постсинаптичної мембрани, що і зумовлює гальмування. Приклади первинного гальмування:



- *Зворотне* – нейрон впливає на клітку, яка у відповідь гальмує цей же нейрон. У цьому випадку розвинуте гальмування буває тим глибше, чим сильніше було попереднє збудження. Типовим прикладом зворотного постсинаптичного гальмування є гальмування в мотонейронах спинного мозку. Мотонейрони посилають колатералі до гальмівних вставних нейронів, аксони яких у свою чергу утворюють синапси на тих же мотонейронах, які збуджують гальмівну клітку Реншоу. Такий гальмівний ланцюг називається гальмуванням Реншоу – на честь вченого, який її відкрив, а гальмівні вставні нейрони в цьому ланцюзі – клітинами Реншоу. Це гальмування в центрах м'язів-згиначів і розгиначів забезпечує, наприклад, почергове скорочення і розслаблення скелетного м'яза, що необхідно при ходьбі і бігу. Сама клітина Реншоу збуджується під впливом ацетилхоліну за допомогою Н-холінорецептора.

- *Реципрокне* – це взаємне гальмування, при якому порушення однієї групи нервових клітин забезпечує гальмування інших клітин через вставний нейрон.

- *Латеральне* – гальмівна клітина гальмує розташовані поруч нейрони. Подібні явища розвиваються між біполярними і гангліозними клітинами сітківки, що створює умови для більш чіткого бачення предмета. Гальмівні вставні нейрони з'єднані таким чином, що вони активуються імпульсами від порушеної центру і впливають на сусідні клітини з такими ж функціями. В результаті в цих сусідніх клітках розвивається дуже глибоке гальмування. Гальмування такого типу називається латеральним тому, що утворювальна зона гальмування знаходиться «збоку» по відношенню до порушеного нейрона.

- Зворотне полегшення – нейтралізація гальмування нейрона при гальмуванні гальмівних клітин іншими гальмівними клітинами.

2.Пресинаптичне – виникає в звичайних нейронах, пов'язане з процесом збудження. Пресинаптичне гальмування, тобто гальмування пресинаптичної мембрани збудливих синапсів, здійснюється завдяки аксо-аксональним синапсам і проявляється у вигляді порушення процесів деполяризації пресинаптичної мембрани і вивільненні збуджуючих медіаторів в синаптичну щілину. Такі аксо-аксональні синапси, наприклад, представлені у закінченнях еферентних волокон на мотонейронах спинного мозку, в ряді структур головного мозку.



Б. Вторинне гальмування

Вторинне гальмування виникає в тих же нейронах, які генерують збудження.

Види вторинного гальмування

1. *Пессімальне гальмування (гальмування Введенського)*, – це вторинне гальмування, що виникає в результаті надлишкового надходження нервових імпульсів і формування стійкої деполяризації мембрани нейрона, що приводить до інактивації натрієвих каналів.

2. *Гальмування слідом за збудженням* виникає в звичайних нейронах і також пов'язане з процесом збудження. В кінці акту збудження нейрона в ньому може розвинутися сильна слідова гіперполяризація. У той же час збудливий постсинаптичний потенціал не може довести деполяризацію мембрани до критичного рівня, потенціалзалежні натрієві канали не відкриваються і потенціал дії не виникає.

В. Периферичне гальмування

Відкрито братами Вебер в 1845 р.

Як приклад можна привести гальмування діяльності серця (зниження ЧСС) при подразненні блукаючого нерва.

Г. Умовне і безумовне гальмування

Терміни «умовне» і «безумовне» гальмування запропоновані І. Павловим.

Умовне, або внутрішнє гальмування – форма гальмування умовного рефлексу, що виникає при не підкріпленні умовних подразників безумовними. Умовне гальмування є придбаною властивістю і виробляється в процесі онтогенезу. Умовне гальмування є центральним гальмуванням і слабшає з віком.

Безумовне (зовнішнє) гальмування – гальмування умовного рефлексу, що виникає під дією безумовних рефлексів (наприклад, орієнтовного

рефлексу). І. Павлов відносив безумовне гальмування до вроджених властивостей нервової системи, тобто безумовне гальмування є формою центрального гальмування.

Питання для перевірки знань

1. Назвіть вченого, який відкрив механізм центрального гальмування.
2. Охарактеризуйте первинне гальмування та його види.
3. Назвіть, який вклад у науку зробив вчений І.П. Павлов.
4. Охарактеризуйте процес гальмування Введенського.
5. Назвіть, у чому полягає інтегруюча роль нервової системи.
6. Опишіть експеримент проведений І. Сеченовим.
7. Дайте визначення гальмуванню Реншоу.
8. Назвіть приклад де встановлені аксо-аксональні синапси.

Список використаної літератури

1. Алкмеон // Фрагменты ранних греческих философов / Изд. подг. А.В. Лебедев. – Ч. I. – М.: Наука, 1. (б.д.).
2. Анатомия человека : иллюстрированный атлас / [пер. Ирина Севастьянова]. – Харьков ; Белгород : Клуб семейного досуга, 2011. – 191 с.
3. Анатомия человека : метод. указания / [сост.: проф. А. А. Гладышева, проф. П. З. Рудь, доц. Е. И. Шидловская]. – Москва : [б. и.], 1980. – 124 с.
4. Анатомия человека : учебник / под общ. ред. проф. А. А. Гладышевой. – Москва : Физкультура и спорт, 1977. – 340 с.
5. Анатомия человека : учебник / под общ. ред. проф. А. А. Гладышевой. – Изд. 2-е, доп. и перераб. – Москва : Физкультура и спорт, 1984. – 302 с.
6. Анатомия человека : учебник / под ред. проф. В. И. Козлова. – Москва : Физкультура и спорт, 1978. – 462 с.
7. Анатомия человека : учебник / под ред. проф. С. С. Михайлова. – Изд. 2-е, перераб. и доп. – Москва : Медицина, 1984. – 702 с.
8. Анатомия человека : учебник / под ред. проф. С. С. Михайлова. – Москва : Медицина, 1973. – 583 с.
9. Анатомія людини : навч. посіб. / Барикова Л.Б. – Івано-Франківськ : [б.в.], 2003. – 71 с.
10. Анатомія людини : підручник / І.Я. Коцан, В.О. Гринчук, В.Х. Велемець[та ін.]. – Луцьк : Волин. НУ імені Лесі Українки, 2010. – 890 с.
11. Анатомія людини : посібник / підгот. Барикова Л.Б. – Івано-Франківськ : [б. в.], 2002. – 83 с.

- 12.Анатомія людини : посібник / підгот. Барикова Л.Б. – Івано-Франківськ :[б. в.], 2004. – 110 с.
- 13.Анатомія людини. В трьох томах. / під ред. В.Г. Ковешнікова. – Луганськ: Вид-во «Шико» ТОВ «Віртуальна реальність», 2005.
- 14.Анатомія людини. Кравчук С. Ю. – Чернівці, 2007. – 600 с
- 15.Анатомія та фізіологія з патологією : підручник / за ред. проф. Я.І. Федонюка, Л.С. Білика, Н.Х. Микули. – Тернопіль : Укрмедкнига, 2001. – 676 с.
- 16.Аносов І.П. Анатомія людини у схемах / І.П. Аносов, В.Х. Хоматов. – Київ : Вища школа, 2002. – 191 с.
- 17.Антонік В.І. Анатомія, фізіологія дітей з основами гігієни та фізичноїкультури : навч. посіб. / В.І. Антонік, І.П. Антонік, В.С. Андріанов. – Київ :ЦУЛ, 2009. – 336 с.
- 18.Бобрицька В.І. Анатомія і вікова фізіологія з основами шкільної гігієни.Робочий зошит : навч.-метод. посіб. / В.І. Бобрицька. – Київ : Професіонал,2004. – 79 с.
- 19.Боянович Ю.В. Анатомия человека : карманный атлас / Ю.В. Боянович. – Харьков : Торсинг ; Ростов на Дону : Феникс, 2001. – 733 с.
- 20.Воробьева Е.А. Анатомия и физиология : учебник / Е.А. Воробьева, А.В. Губарь, Е.Б. Сафьянникова. – Москва : Медицина, 1975. – 430 с.
- 21.Гайда С.П. Анатомія і фізіологія людини : навч. посіб. / С.П. Гайда. – Вид. 2-ге, випр. і допов. – Київ : Вища школа, 1980. – 213 с.
- 22.Гален, Клавдий. О назначении частей человеческого тела / Пер. С.П. Кондратьева, под ред. и с примеч. В. Н. Терновского, вступ. ст. В.Н. Терновского и Б.Д. Петрова. М.: Медицина. 1971. 555 стр. (б.д.).
- 23.Гиппократ // Большая медицинская энциклопедия / Гл. ред. Б.В. Петровский. – 3-е изд. – М.: Советская энциклопедия, 1977. – Т. VI (Гипотиреоз – Дегенерация). – С. 37–38. (б.д.).

24. Данилова О.В., Данилов С.А., Шабанов Д.А. (2006). Біологія: підручник для 10 кл. загальноосвітніх навчальних закладів. Київ: Генеза.
25. Зубов В. П. Леонардо да Винчи. 1452–1519; отв. ред. М. В. Зубова. – 2-е изд., доп. – М. : Наука, 2008. – 350 с.: ил. (б.д.).
26. Иваницкий М.Ф. Анатомия человека (с основами динамической и спортивной морфологии) : учебник / М.Ф. Иваницкий ; под ред. проф. Б.А. Никитюка, проф. А.А. Гладышевой, проф. Ф.В. Судзиловского. – Изд. 5-е, перераб. и доп. – Москва : Физкультура и спорт, 1985. – 543 с.
27. Коляденко Г.І. Анатомія людини : підручник / Г.І. Коляденко. – 2-ге вид.– Київ : Либіть, 2004. – 384 с.
28. Коляденко Г.І. Анатомія людини : підручник / Г.І. Коляденко. – 5-те вид.– Київ : Либідь, 2009. – 384 с.
29. Коляденко Г.І. Анатомія людини : підручник / Г.І. Коляденко. – Київ : Либідь, 2001. – 382 с.
30. Курепина М.М. Анатомия человека : учебник / М.М. Курепина, Г.Г. Воккен. – Изд. 4-е, перераб. – Москва : Просвещение, 1979. – 302 с.
31. Липченко В.Я. Атлас нормальной анатомии человека : учеб. пособие / В.Я. Липченко, Р.П. Самусев. – Москва : Медицина, 1983. – 206 с.
32. Липченко В.Я. Атлас нормальной анатомии человека : учеб. пособие / В.Я. Липченко, Р.П. Самусев. – Изд. 2-е, перераб. и доп. – Москва : Медицина, 1988. – 319 с.
33. Людина / Навч. посібник з анатомії та фізіології. Львів. 2002. 240 с.
34. Людина. / Навч. посібник з анатомії та фізіології. – Львів. 2002. – 240 с.
35. Маєвська С.М. Методичні вказівки до самостійної роботи з анатомії для студентів факультету спорту та факультету фізичного виховання / Маєвська С. М., Гриньків М. Я., Дунець А. В. – Львів : ЛДУФК, 2007. – 47 с.

- 36.Мак-Комас А.Д. Скелетные мышцы (строение и функции) : [учеб. пособие] / А. Дж. Мак-Комас. – Киев : Олимпийская литература, 2001. – 406 с. –
- 37.Маруненко І.М. Анатомія і вікова фізіологія з основами шкільної гігієни: курс лекцій / І.М. Маруненко, Є.О. Неведомська, В.І. Бобрицька. – Київ :Професіонал, 2004. – 479 с.
- 38.Массаригін А.Г. Анатомія і фізіологія людини : посібник / А.Г. Массаригін, В.Г. Массаригін, В.М. Гончарова. – Київ : Радянська школа, 1975. – 166 с.
- 39.Методичні вказівки до лабораторних занять з курсу „Анатомія людини” / М.Я. Гриньків, Ф.В. Музика, А.В. Малицький, С.М. Маєвська, А.В. Дунець. – Львів : Сполом, 2008. – 74 с.
- 40.Методичні вказівки до лабораторних занять з курсу „Анатомія людини” для студентів педагогічного і спортивного факультетів / Л.С. Бабенко, М.Я. Гриньків, А.В. Малицький, Ф.В. Музика. – Львів : ЛДДФК, 1996. – 38 с.
- 41.Методичні вказівки до лабораторних занять з курсу „Анатомія людини” для студентів факультету спорту, факультету фізичного виховання та факультету здоров'я людини і туризму / Гриньків М.Я., Музика Ф.В., Малицький А.В., Маєвська С.М., Дунець А.В. – Львів : ЛДУФК, 2008. – 74 с.
- 42.Миловзорова М.С. Анатомия и физиология человека : учебник / М.С. Миловзорова. – Москва : Медицина, 1972. – 230 с.
- 43.Міжнародна анатомічна номенклатура : посібник / уклад.: проф. К.А. Дюбенко. – Київ : Перун, 1997. – 300 с.
- 44.Музика Ф.В. Анатомія людини : навч. посіб. / Музика Ф.В., Гриньків М.Я., Куцериб Т.М. – Львів : ЛДУФК, 2014. – 359 с
- 45.Музика Ф.В. Тестові завдання з дисципліни „Анатомія людини” / Музика Ф.В., Кулітка Е.Ф., Гриньків М.Я. – Львів : ЛДУФК, 2012. – 130 с.

46. Основы анатомической структуры и двигательной функции мышц : учеб. пособие / В.Л. Богуш, А.С. Яцунский, О.В. Сокол, В.Д. Мартин, О.И. Резниченко. – Николаев : НУК, 2013. – 194 с.
47. Очкуренко О.М. Анатомія людини : навч. посіб. / О.М. Очкуренко, О.В. Федотов. – Вид. 2-ге, переробл. і доповн. – Київ : Вища школа, 1992. – 333 с.
48. Привес М.Г. Анатомия человека / М.Г. Привес, Н.К. Лысенков, В.И. Бушкович. – СПб: Гиппократ, 2001. – 704 с.
49. Привес М.Г. Анатомия человека : учебник / М.Г. Привес, Н.К. Лысенков, В.И. Бушкович ; под ред. проф. М. Г. Привеса. – Изд. 8-е, перераб. – Ленинград : Медицина, 1974. – 670 с.
50. Самусев Р.П. Атлас анатомии человека : учеб. пособие / Р.П. Самусев, В.Я. Липченко. – Москва ; Санкт-Петербург : Диля, 2005. – 729 с.
51. Самусев Р.П. Атлас анатомії людини : навч. посіб. для студ. вищ. мед. навч. закл. / Р.П. Самусев, В.Я. Липченко. – Тернопіль : Навчальна книга- Богдан, 2011. – 751 с.
52. Сапин М.Р. Анатомия и физиология детей и подростков : учеб. пособие / М.Р. Сапин, З.Г. Брыксина. – Изд. 3-е, стер. – Москва : Академия, 2004. – 453 с.
53. Сапин М.Р. Анатомия и физиология человека (с возрастными особенностями детского организма) : учеб. пособие / М.Р. Сапин, В.И. Сивоглазов. – Изд. 3-е, стер. – Москва : Академия, 2002. – 438 с.
54. Сапин М.Р. Анатомия человека : учебник / М.Р. Сапин, Г.Л. Билич. – Москва : Высшая школа, 1989. – 543 с.
55. Сапин М.Р. Введение. Анатомия человека / М.Р. Сапин, З.Г. Брыксина. – М.: Просвещение, 1995. – С. 4. – 464 с.
56. Сапин М.Р., [[Билич, Габриэль Лазаревич|Билич Г. Л.]. Анатомия человека. В 2-х книгах. – М.: Оникс, 2002.
57. Свиридов О.І. Анатомія людини : підручник / О.І. Свиридов ; за ред. проф. І. І. Бобрика. – Київ : Вища школа, 2001. – 399 с.

58. Сидоренко П.І. Анатомія та фізіологія людини / П.І. Сидоренко, Г.О. Бондаренко, С. О. Куц. – Вид. 4-е, випр. – Київ : Медицина, 2012. – 199 с.
59. Сили Р.Р. Анатомия и физиология : [учебник] : в 2-х кн. / Род Р. Сили, Трент Д. Стивенс, Филип Тейт. – Киев : Олимпийская литература, 2007. – 662 с.
60. Синельников Р.Д.. Атлас анатомии человека / Р.Д. Синельников, Я.Р. Синельников. В 4-х томах. – М.: Медицина, 1996.
61. Слюсарев А.О., Самсонов О.В., Мухін В.М. та ін. (2002). Біологія: навчальний посібник. Київ: Вища школа.
62. Сорокина Т.С. Андреас Везалий (1514–1564) и падуанская анатомическая школа (к 500-летию со дня рождения) // Проблемы социальной гигиены, здравоохранения и истории медицины. 2014. № 5. С. 52-56. (б.д.).
63. Спортивна морфологія (з основами вікової морфології) : навч. посіб. / М.Я. Гриньків, Л.С. Вовканич, Ф.В. Музика; Львів. держ. ун-т фіз. культури. - Львів : ЛДУФК, 2015. - 300 с. - Бібліогр.: с. 209-212.
64. Старушенко Л.І. Анатомія і фізіологія людини : навч. посіб. / Л.І. Старушенко. – Київ : Вища школа, 1989. – 213 с.
65. Стебельский С.Е. Анатомия сосудистой и периферической нервной систем человека : атлас схем / С.Е. Стебельский, В.Д. Маковецкий, Т.П. Стефановская. – Киев : Вища школа, 1984. – 165 с.
66. Тваладзе Г.М. Руководство по программированию обучению анатомии человека : пособие / Г.М. Тваладзе. – Москва : Физкультура и спорт, 1975. – 437 с.
67. Тейлор Д., Грин Н., Саут У. (2004). Биология 1. Москва: Мир.
68. Темперамент // Большая медицинская энциклопедия / Гл. ред. Б.В. Петровский. – 3-е изд. – М.: Советская энциклопедия, 1. –Т.–Т.–С.–5. (б.д.).

69. Темперамент // Большая медицинская энциклопедия / Гл. ред. Б.В. Петровский. – 3-е изд. – М.: Советская энциклопедия, 1985. – Т. XXIV (Сосудистый шов – Тениоз). – С. 536–537. (б.д.).
70. Федюкович Н.И. Анатомия и физиология человека : учеб. пособие / Н.И. Федюкович. – Ростов-на-Дону : Феникс, 2000. – 415 с.
71. Функциональная анатомия опорно-двигательного аппарата : учеб. пособие / Э.А. Мазонко, Г.И. Серебряков, Е.А. Белобородова, Ю.Н. Глухих. – Омск : [б.и.], 1990. – 38 с.
72. Функціональна анатомія : підручник / за ред. проф. Федонюка Я.І., проф. Мицкана Б.М. Тернопіль : Навчальна книга-Богдан, 2007. – 541 с.
73. Хоменко Б.Г. Анатомія людини. Практикум : навч. посіб. / Б.Г. Хоменко. – Київ : Вища школа, 1991. – 183 с.
74. Ченцов Ю.С. (2004). Введение в клеточную биологию: Учебник для вузов (вид. 4). Москва: ИКЦ «Академкнига».
75. Черкасов В.Г. Анатомія людини : навч. посіб. / В.Г. Черкасов, С.Ю. Кравчук. – Вінниця : Нова Книга, 2011. – 639 с.
76. Alberts B, Johnson A, Lewis J, Raff M, Roberts K, Walter P (2007). Molecular Biology of the Cell (вид. 5th). Garland Science.
77. Campbell NA, Reece JB (2008). Biology (вид. 8th). Benjamin Cummings.
78. Hardin J, Bertoni G, Kleinsmith LJ (2011). Becker's world of the cell (вид. 8th). Benjamin Cummings.
79. Harvey Lodish et al. (2007). Molecular Cell Biology (вид. 6th). W H Freeman. ISBN 978-1429203142. Архів оригіналу за 17 липень 2011. Процитовано 14 липень 2011.
80. Ian Johnston, Galen. Galen on diseases and symptoms. (б.д.). – Cambridge : Cambridge University Press, 2006. – 334 с.
81. Peter Brain. Galen on Bloodletting: A Study of the Origins, Development and Validity of His Opinions, with a Translation of the Three Works. (б.д.).

82. Peter Brain. Galen on Bloodletting: A Study of the Origins, Development and Validity of His Opinions, with a Translation of the Three Works. (б.д.). Cambridge : Cambridge University Press, 2009. – 204 с.
83. Prescott L.M. (2002). Microbiology (вид. 5th). McGraw–Hill. с. 41–94.
84. Singer, Charles. A Short History of Anatomy from the Greeks to Harvey. – New York: Dover, 1957. – С. 71, 76.
85. Wilson, Luke. The performance of the body in the Renaissance theater of anatomy // Representations. – 1987. – № 17. – С. 62–95.

ЗМІСТ

1. Вступ.....	4
2. Тема 1. Введення в курс.....	7
3. Тема 2. Анатомія нервової тканини. Нейрон. Нейроглія.....	26
4. Тема 3. Синапс.....	54
5. Тема 4. Трансміембранний транспорт. Потенціал спокою. Потенціал дії.....	62
6. Тема 5. Процеси збудження у нервовій системі.....	80
7. Тема 6. Гальмування у нервовій системі.....	88
8. Список використаної літератури.....	94

Навчальне видання

Укладачі: ХАВІНА Ірина Валер'ївна
ГУРА Тетяна Віталіївна
ЧЕБАКОВА Юлія Григорівна

Анатомія нервової системи та вищої нервової діяльності: конспект лекцій для студентів освітньо–кваліфікаційного рівня «Бакалавр» за спеціальністю 053 «Психологія»

Відповідальний за випуск проф. *О.Г. Романовський*
Роботу до видання рекомендувала *д.п.н. О.А. Ігнатюк*
Авторська редакція

План 2020 р., поз. 26

Підп. до друку 10.05.17 Формат 60×84 ¹/₁₆. Папір друк.№2
Riso–друк. Гарнітура Times New Roman. Ум. друк.арк. 2.
Наклад 30 прим. Зам. № 19/2. Ціна договірна.

Видавець і виготовлювач: ФОП Панов А.М.
Свідоцтво серія ДК № 4847 від 06.02.2015 р.
м. Харків, вул. Жон Мироносиць 10, оф. 6
тел.. +38(057)714–06–74, +38(050)976–32–87