

УДК 616.8 : 616 / 612 (075.8)
ББК 28.664.4я73 + 28.864.4я73

В.М. Помогайбо, О.І. Березан

АНАТОМІЯ ТА ЕВОЛЮЦІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

*Навчальний посібник
для студентів ВНЗ*

Київ
«Академвидав»
2013

ПЕРЕДМОВА	
РОЗДІЛ 1. ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ ОРГАНІЗАЦІЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ	
1.1. ЕЛЕМЕНТАРНІ СТРУКТУРИ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ	
1.1.1. Нейрон та його особливості	
1.1.2. Проведення збудження по нервовому волокну	
1.1.3. Контакти між клітинами та передача імпульсу через них	
1.1.4. Рефлекторна дуга	
1.1.5. Поняття про нервовий центр	
1.1.6. Класифікація рефлексів	
1.1.7. Гальмування умовних рефлексів	
1.2. СЕНСОРНІ СИСТЕМИ	
1.2.1. Поняття про сенсорні системи	
1.2.2. Рецептори та їх класифікація	
1.2.3. Загальний огляд органів чуттів	
1.2.3.1. <i>Орган зору</i>	
1.2.3.2. <i>Орган слуху</i>	
1.2.3.3. <i>Орган сприймання гравітації</i>	
1.2.3.4. <i>Хеморецепція</i>	
1.2.3.5. <i>Соматовісцеральна рецепція</i>	
РОЗДІЛ 2. НЕРВОВА СИСТЕМА, РЕЦЕПЦІЯ ТА ПОВЕДІНКА БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН	
2.1. НИЖЧІ БЕЗХРЕБЕТНІ	
2.1.1. Нейрофункції у найпростіших	
2.1.2. Дифузна нервова система. Кишкотоворожнинні	
2.1.3. Гангліонарна нервова система. Плоскі черви	
2.1.4. Первинноворожнинні	
2.1.5. Кільчасті черви	

2.2. Вищі безхребетні	
2.2.1. Членистоногі	
2.2.1.1. Ракоподібні	
2.2.1.2. Хеліцерові	
2.2.1.3. Трахейнодишні	
2.2.2. Молюски	
РОЗДІЛ 3. НЕРВОВА СИСТЕМА, РЕЦЕПЦІЯ ТА ПОВЕДІНКА ХРЕБЕТНИХ ТВАРИН	
3.1. Хордові	
3.1.1. Загальна характеристика нервової системи хордових	
3.1.2. Безчерепні та оболонники	
3.1.3. Хребетні тварини	
3.1.3.1. Безщелепні	
3.1.3.2. Риби	
3.1.3.3. Земноводні	
3.1.3.4. Плазуни	
3.1.3.5. Птахи	
3.1.3.6. Ссавці	
3.1.3.7. Загальний огляд нервової системи людини	
РОЗДІЛ 4. ПОРІВНЯЛЬНИЙ ОГЛЯД ВІЩИХ НЕРВОВИХ ФУНКЦІЙ	
4.1. Несигнальні індивідуально-приспосувальні реакції	
4.1.1. Сумаційний рефлекс	
4.1.2. Згасання реакції внаслідок звикання	
4.2. Сигнальні індивідуально-приспосувальні реакції	
4.2.1. Умовні зв'язки між індиферентними подразниками	
4.2.2. Рефлекси «перенесення» досвіду	
4.2.3. Рефлекси наслідування	
4.2.4. Рефлекси активної дії на сигнал	
4.2.5. Комбінаційний умовний зв'язок	

4.2.6. Абстрактно-логічний умовний зв'язок	
4.3. Мислення у людини і тварин	
4.3.1. Поняття мислення та інтелекту	
4.3.3. Мислення і розсудлива діяльність	
4.3.4. Здатність до узагальнення та абстрагування	
4.3.5. Роль розсудливої діяльності	
СПИСОК ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ	
ТЕРМІНОЛОГІЧНИЙ СЛОВНИК	
ДОДАТКИ	
Додаток А. Плани лабораторних робіт	
Додаток Б. Плани семінарських занять	
Додаток В. Навчальний проект	
Додаток Г. Підсумковий тест	

ПЕРЕДМОВА

Цей підручник призначений для студентів вищих навчальних закладів освіти напряму підготовки «Психологія». У ньому викладено загальні принципи організації нервової системи, порівняльна характеристика нервових систем, рецепції та поведінки різних груп тварин з використанням результатів найновіших нейробіологічних досліджень.

Освоєння змісту навчальної дисципліни «Анатомія та еволюція нервової системи» дасть студентам змогу усвідомити численні та складні взаємозв'язки між усіма нейрофізіологічними та психічними процесами в організмі людини та їх взаємозалежності від рівня структурно-функціональної організації нервової системи.

Даний підручник містить цілком достатній теоретичний матеріал навчальної дисципліни для забезпечення практичних занять, блок контрольних запитань до кожного теоретичного розділу, завдання для проведення лабораторних робіт та плани семінарських занять. Плани та завдання лабораторних робіт і семінарських занять супроводжуються методичними вказівками.

Розділ № 1 називається «Загальні принципи організації нервової системи». У ньому розглядаються елементарні структури нервової системи та основні процеси в них: нейрон та інші складові нервової тканини, нервове волокно та проведення імпульсу по ньому, способи обміну інформацією між нервовими та іншими клітинами тваринного організму, рефлекторну дугу, нервовий центр, рефлекси та їх гальмування. Тут же подається матеріал про загальні принципи будови та функціонування сенсорних систем тваринних організмів.

Вивчення цього розділу передбачає виконання лабораторної роботи та участь у семінарському занятті.

Перша тема розділу № 2 містить навчальну інформацію про будову нервової системи, органи чуття та головні особливості поведінки нижчих безхребетних тварин: найпростіших, губок, кишковопорожнинних, плоских червів, первиннопорожнинних та кільчастих червів. За такою ж методичною схемою у другій темі розділу подаються вищі безхребетні: членистоногі (вищі раки, павукоподібні, комахи) та молюски. Кожна тема розділу завершується лабораторною роботою та семінарським заняттям.

У розділі № 3 розглядається будова нервової системи, органи чуття та поведінка хребетних тварин (риб, земноводних, плазунів, птахів, ссавців). Він завершується лабораторною роботою та семінарським заняттям.

Розділ № 4 «Порівняльний огляд вищих нервових функцій» містить три теми. У першій темі розглядаються несигнальні індивідуально-приспосувальні реакції – сумацийний рефлекс та згасання реакцій внаслідок згасання. У другій темі детально описані різні види сигнальних індивідуально-приспосувальних реакцій. Третя тема присвячена проблемі мислення та інтелекту у людини і тварин. Розділ № 4 призначений для факультативного вивчення.

У кінці підручника подано зразки виконання індивідуального навчально-дослідного завдання та підсумкового тесту, які супроводжуються методичними рекомендаціями.

Завершується підручник змістовним термінологічним словником та списком використаної навчальної та наукової літератури.

РОЗДІЛ 1. ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ ОРГАНІЗАЦІЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

1.1. ЕЛЕМЕНТАРНІ СТРУКТУРИ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

1.1.1. Нейрон та його особливості

У багатоклітинному організмі наявна спеціальна провідна система, яка сприймає подразнення зовнішнього та внутрішнього середовища і проводить збудження до своїх інтегративних центрів, а від них – до різних виконавчих органів. Вона називається нервовою системою і являє собою сукупність особливих клітин – нейронів, функцією яких є сприймання, аналіз, трансформування і передача інформації, що забезпечує нормальну життєдіяльність організму через пристосування його до навколишнього середовища.

Нейрон (нейроцит) – нервова клітина, що складається з тіла, великої кількості коротких відростків та одного довгого відростка (мал. 1). У цитоплазмі тіла нейрона, крім органодів, характерних для всіх клітин, містяться тонкі нитки (нейрофібрили) та гранули хроматофільної речовини, які в умовах порушення функції можуть розпадатися або зникати.

Відростки, що відходять від тіла нейрона, мають різну довжину – від декількох мікрометрів до 1,5 м (наприклад, аксони мотонейронів, що іннервують кінцівки крупних тварин та людини)

Короткі відростки, яким належить головна роль у сприйманні нейроном інформації, називається дендритами.

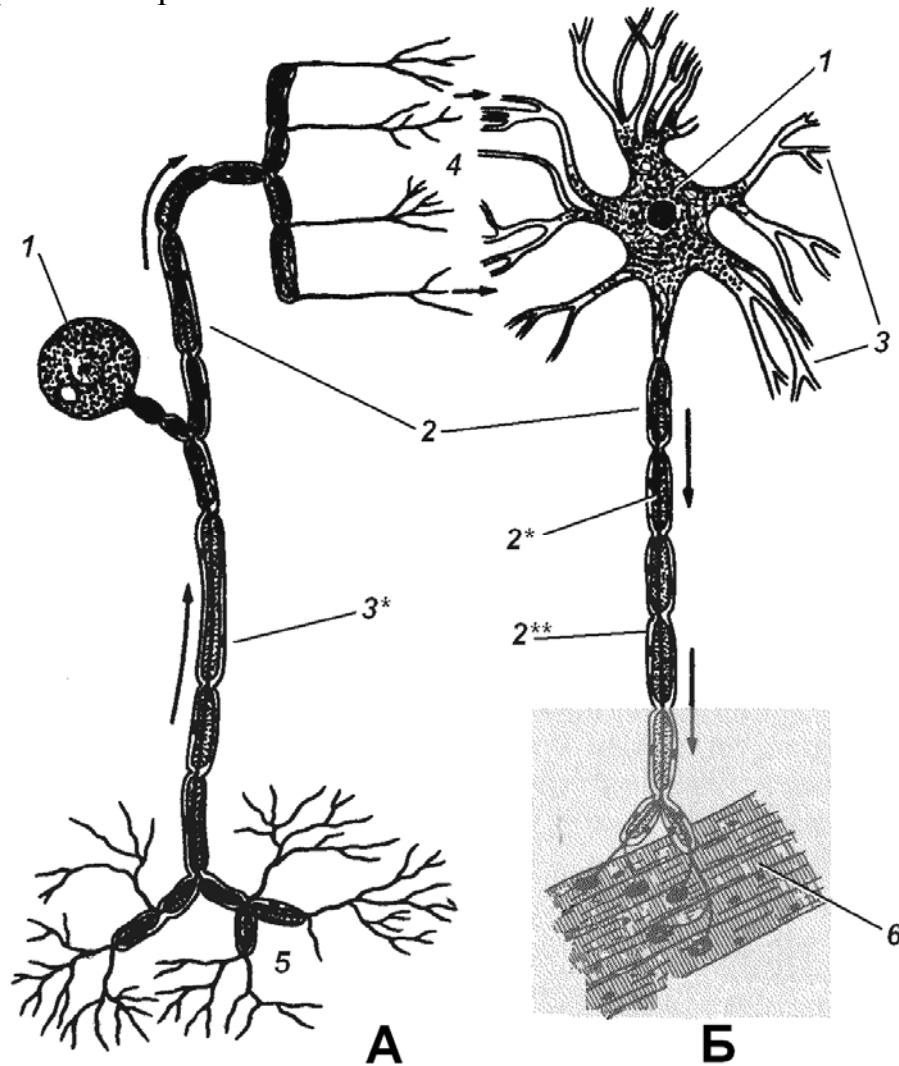
Довгий відросток (він завжди один) називається аксоном, або нейритом. Основною функцією аксона є проведення нервового імпульсу від тіла нейрона на велику відстань, з'єднуючи нейрони один з одним та з робочими органами.

Тіла нейронів розташовані, головним чином, у межах центральної нервової системи. Менша їх частина знаходиться у складі гангліїв периферійної нервової системи.

Існують різні типи нервових клітин. У залежності від кількості відростків розрізняють уніполярні, біполярні та мультиполярні нейрони. Уніполярні нейрони властиві головним чином нервовій системі безхребетних тварин, а в нервовій системі хребетних переважають біполярні та мультиполярні нейрони.

За функцією розрізняють три типи нейронів: аферентні, або чутливі, асоціативні, або вставні, та еферентні, або моторні (рухові) (рис. 1). Аферентні нейрони розміщені звичайно поза межами центральної нервової системи. Вони сприймають сигнали, що виникли в рецепторах органів чуттів, і проводять їх у центральну нервову систему. Асоціативні нейрони локалізуються в центральній нервовій системі і забезпечують зв'язок між аферентними та еферентними нейронами, а також із іншими нервовими центрами. Еферентні нейрони теж входять до складу нервових центрів, а їхні аксони виходять за межі центрів та іннервують скелетну мускулатуру чи інший робочий орган.

Форма тіла нейрона визначається його функцією та кількістю відростків (мал. 1). Так тіло аферентного нейрона має округлу форму та два довгих відростка, розгалужених на кінці. Один із таких відростків (функціонально дендрит) з'єднаний із рецептором, сприймає від нього подразнення і передає нейрону. Другий відросток спрямований до нервового центра і там контактує з дендритами асоціативного чи безпосередньо еферентного нейрона. Еферентний нейрон має зірчасте тіло з багатьма дендритами. Його довгий аксон контактує з робочим органом.



Мал. 1. Типи нейронів.

А – аферентний (чутливий) нейрон спинномозкових і черепно-мозкових нервів. Від рецептора (5) до тіла клітини (1), розміщеному в спинномозковому ганглії, тягнеться довгий аксоноподібний відросток (3*); від тіла клітини відросток (2) іде в спинний мозок і там розгалужується, утворюючи синаптичні стикання (4) з дендритами (3) еферентного (рухового) нейрона (Б).

Б – еферентний (руховий) нейрон. Тіло (1) з дендритами (3) розміщене в спинному мозку. Довгий аксон (2) стикається з м'язовим волокном (6). Аксон вкритий мієліною оболонкою (2*) та неврилемою – зовнішньою оболонкою (2**). Стрілками вказано напрямок імпульсу

Кінцеві розгалуження відростків нейронів називаються нервовими закінченнями. Залежно від функції нервові закінчення поділяються на 3 групи: чутливі (рецептори), синаптичні та рухові (ефектори).

Чутливі нервові закінчення утворюються кінцевими розгалуженнями дендритів чутливих нейронів. Вони сприймають різноманітні подразнення і тому називаються рецепторами.

Синаптичні нервові закінчення утворюються кінцевими розгалуженнями аксона попереднього нейрона на тілі або дендритах наступного. Завдяки синаптичним закінченням нейрони формують рефлекторні дуги.

Рухові нервові закінчення – це кінцеві розгалуження аксона еферентного нейрона. Через них нервові імпульси із нервового центру передаються на робочі органи (м'язи, залози тощо).

Донедавна вважалося, що в організмі до його народження формується повний чи майже повний набір нейронів, а у дорослому стані нейрони гинуть, але нові не утворюються. Численні дослідження кінця ХХ ст. виявили у дорослому мозку наявність спеціальних клітин, із яких формуються нові нейрони. Ці нейрони мігрують у структури дорослого мозку, формують аксони, які спрямовуються до відповідних мішеней, включаючись тим самим у діяльність нервової системи.

Встановлено також, що нейрони у випадку ушкодження їх аксонів не гинуть, як вважалося раніше, а утворюють новий аксон, який відновлює зв'язок із відповідними мішенями.

У нервовій тканині нейрони оточені масою допоміжних клітин – нейроглією. Клітини нейроглії називаються гліоцитами. Гліоцити значно дрібніші за нейрони, мають тоненькі відростки, але синапсів у них не виявлено. За чисельністю вони у декілька разів перевищують нервові клітини. Основні функції нейроглії – трофічна (забезпечує живлення нейронів), опорна, захисна та секреторна.

1.1.2. Проведення збудження по нервовому волокну

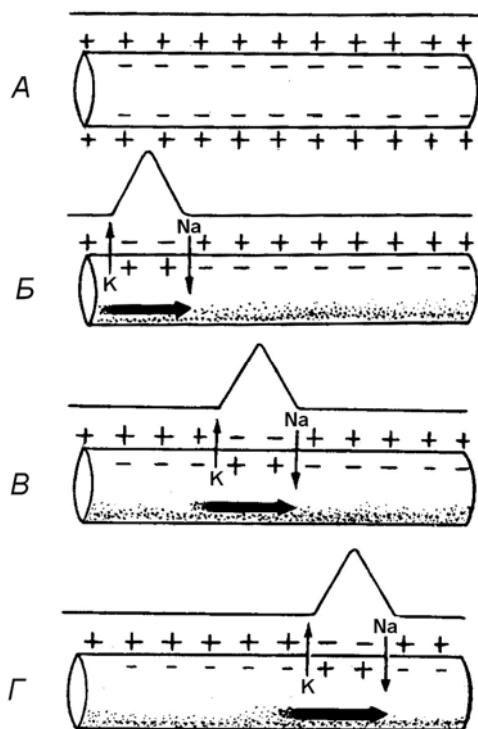
Відросток нейрона, вкритий спеціальною жирно-білковою (мієліною) оболонкою, називається нервовим волокном. Розрізняють два типи нервових волокон: чутливі (аферентні), або доцентрові, та рухові (еферентні), або відцентрові. Чутливі нервові волокна здійснюють передачу подразнень від рецепторів у центральну нервову систему, де відбувається їхній аналіз та трансформація. У відповідь на подразнення в центральній нервовій системі формуються імпульси, які, поширюючись по рухових волокнах, викликають відповідну реакцію робочого органа – скорочення м'язів, виділення секрету тощо.

Нервові волокна складають більшу частину маси нервової системи. Вони утворюють так звані провідні шляхи центральної нервової системи, а також розгалужену систему периферійних нервів.

Пучки нервових волокон, оточені спільною сполучнотканинною оболонкою, утворюють нервові стовбури, або нерви. В оболонці нерва розгалужені кровоносні та лімфатичні судини, що живлять нерви.

Склад нервів здебільшого змішаний, тобто в них можуть бути присутні як аферентні, так і еферентні нервові волокна, відцентрові та доцентрові тощо. Збудження, або нервовий імпульс, який проводиться по певному нервовому волокну, не розповсюджується на сусідні волокна, чим забезпечується здійснення чітко координованої рефлекторної діяльності.

Проведення імпульсу по нервовому волокну здійснюється у вигляді іонного струму (мал. 2). Нервове волокно у стані спокою являє собою довгу циліндричну трубку, поверхнева мембрана якої розділяє два розчини різного хімічного складу, але з однаковою кількістю іонів. У зовнішньому середовищі переважають іони натрію та хлору, а у внутрішньому – іони калію та різноманітні органічні аніони. Концентрація іонів натрію в зовнішньому розчині приблизно в 10 разів вища порівняно з внутрішнім, а концентрація іонів калію у внутрішньому розчині приблизно в 30 разів вища порівняно із зовнішнім. Таке співвідношення кількості іонів калію та натрію по обидва боки мембрани нервового волокна створює на ній різницю потенціалів 0,06-0,09 в. При цьому внутрішня поверхня мембрани заряджена негативно відносно зовнішньої.



Мал. 2. Проведення імпульсу по нервовому волокну:

А. Нервове волокно в стані спокою; його мембрана поляризована: її зовнішня поверхня несе позитивні заряди, а внутрішня – негативні.

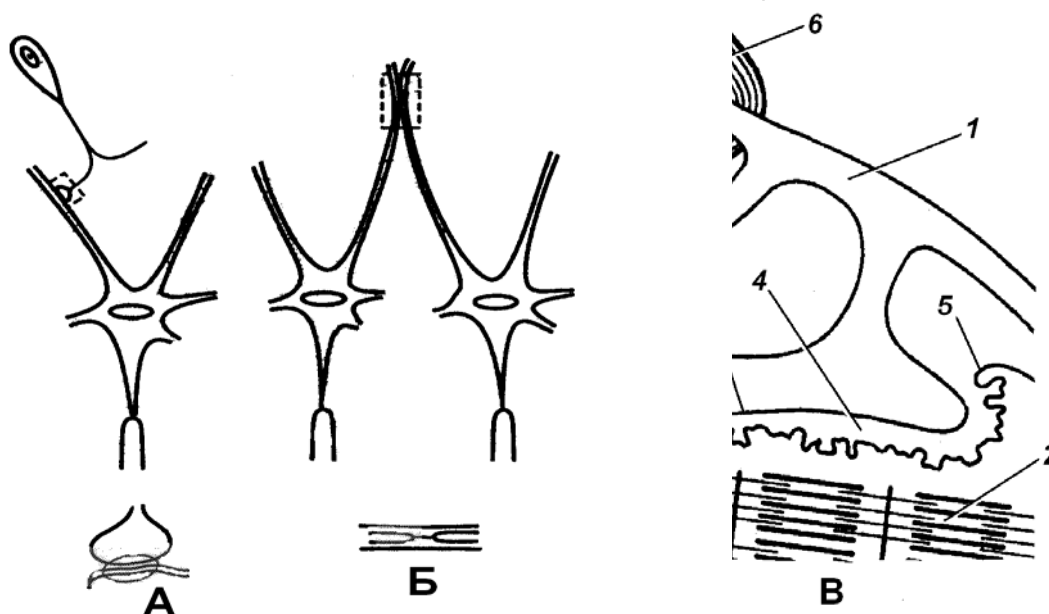
Б – Г. Стадії проходження імпульсу по нервовому волокну; показана хвиля деполяризації та так званий потенціал дії, який її супроводжує

У результаті збудження нервового волокна і виникнення нервового імпульсу змінюється проникність мембрани волокна для іонів натрію і вони проникають усередину волокна. Це спричинює деполяризацію нервової мембрани: вона стає позитивно зарядженою всередині і негативно назовні. Зміна мембранного потенціалу на одній ділянці робить сусідню ділянку більш проникною для іонів, унаслідок чого хвиля деполяризації рухається по волокну. За хвилину настає відновлення (реполяризація) попереднього потенціалу мембрани нервового волокна. Процес деполяризації і реполяризації займає всього кілька тисячних частин секунди.

1.1.3. Контакти між клітинами та передача імпульсу через них

З однієї нервової клітини на іншу або з рухових нервових закінчень на клітини робочих органів нервовий імпульс передається через спеціальні фізіологічні контакти – синапси (зони прилягання).

Залежно від будови та функціонування розрізняють хімічні та електричні синапси (мал. 3).



Мал. 3. Синапси:

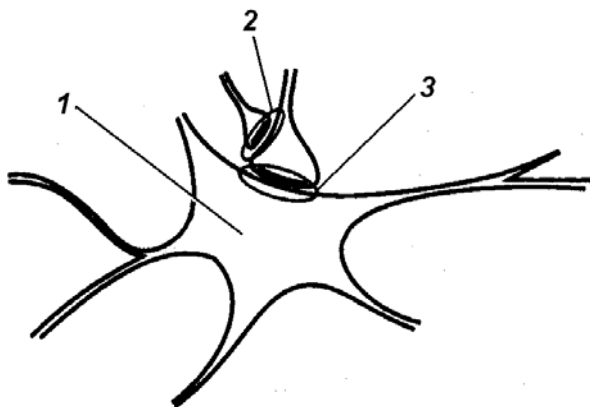
A – хімічний (пухирцевий); *B* – електричний (безпухирцевий); *В* – будова хімічного синапсу: 1 – руховий аксон, 2 – м'яз, 3 – пресинаптична мембрана, 4 – синаптична щілина, 5 – постсинаптична мембрана, 6 – мієлінова оболонка

Хімічним синапсам (мал. 3 – А, В) властива широка синаптична щілина (20-50 нм), яка відокремлює пресинаптичну мембрану від постсинаптичної. Вона вільно сполучається з міжклітинним простором і заповнена гелеподібною рідиною. Пресинаптична мембрана – це частина мембрани кінцевого розгалуження аксона. Постсинаптична мембрана є частиною мембрани постсинаптичної клітини.

Нервові імпульси через такі синапси передаються в одному напрямку за допомогою так званих медіаторів (гормони ацетилхолін, адреналін тощо). Згідно з сучасними уявленнями, передача імпульсу через хімічні синапси відбувається у такій послідовності: електричний потенціал на пресинаптичній мембрані спричинює виділення пресинаптичним розгалуженням аксона збудливого медіатора, який дифундує крізь синаптичну щілину і викликає зміну іонної проникності та деполяризацію постсинаптичної мембрани, внаслідок чого на ній з'являється потенціал нервового імпульсу.

Дифузія медіатора крізь синаптичну щілину у синапсах, наприклад, ссавців сягає 0,3-10,0 мс.

Хімічні синапси можуть бути збуджувальними або гальмівними залежно від медіатора (мал. 4).



Мал. 4.
Схема пресинаптичного гальмування.

1 – тіло нейрона, 2 – аксонаксонний гальмівний синапс, 3 – аксосоматичний збуджувальний синапс

У електричних синапсах (мал. 3, Б) мембрани контактуючих клітин розділені відстанню всього 2 нм, що забезпечує низький опір та пряму двобічну проникність нервового імпульсу. Синапси цього типу наявні у тих нервових ланцюгах, які повинні забезпечувати швидку передачу збудження (наприклад, у структурах, що здійснюють реакції рятування від небезпеки, втечі тощо), оскільки в них практично немає синаптичної затримки або вона дуже мала. Вони є переважно збуджувальними, а не гальмівними.

Електричні синапси виявлено в нервовій системі безхребетних і нижчих хребетних тварин, але у ссавців їх значно менше.

Тривалий час існувало уявлення, що передача нервових імпульсів здійснюється через синапси тільки у вигляді біоелектричного струму. Однак, сучасні дослідження виявили, що лише обмежена кількість контактів між нейронами мозку представлена синапсами «закритого», або класичного типу. Більшість сигналів від нейрона передається за допомогою так званих **нейротрансмітерів** – особливих білкових макромолекул (гормонів та інших поліпептидів), які він синтезує. Нейротрансмітери через «відкриті» синапси виходять назовні і, дифундуючи по міжклітинній та спинномозковій рідині (рідина шлуночків головного мозку та спинномозкового каналу), сприймаються специфічними рецепторами інших нейронів або клітин інших тканин тіла.

Така передача сигналу повільніша за класичну синаптичну, зате охоплює значну кількість функціональних елементів. З цього витікає, що нервова система не структурована ієрархічно, як вважалося раніше, а сприймання та пізнання оточуючого середовища є процесом, який охоплює весь організм. Цей процес здійснюється за допомогою складної хімічної (пептидної) сіті, яка об'єднує розумову, емоційну та біологічну сфери організму в єдину цілісну систему.

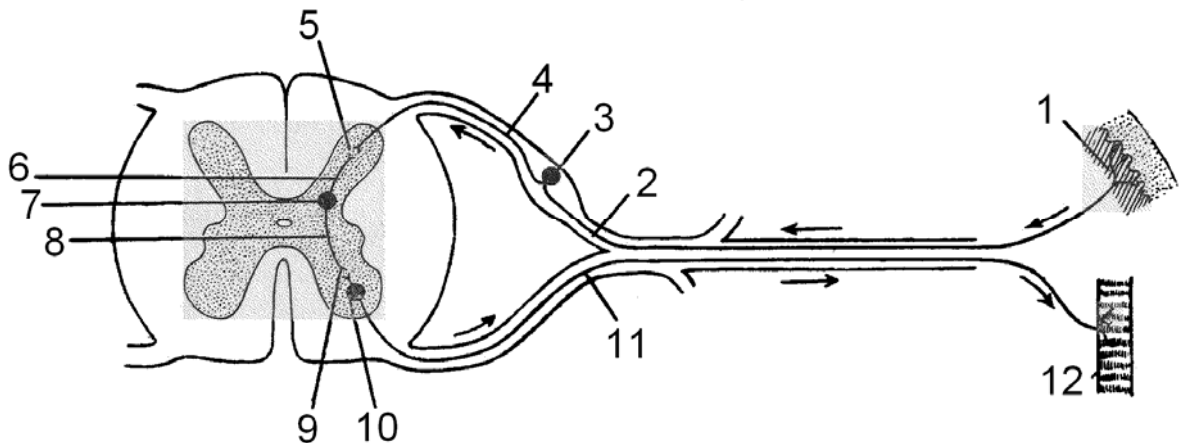
У живому організмі є чимало органів, клітини яких безпосередньо (без участі нервової системи) обмінюються інформацією електричним або хімічним способом. Пряма передача біоелектричного імпульсу відбувається у збудливих тканинах – м'язових та секреторних. Між клітинами цих тканин існують сполучні зони злипання (нексуси), через які збудження за допомогою іонних струмів переходить з однієї клітини до іншої. Їм, як і електрич-

ним синапсам, властивий низький опір та висока двобічна проникність для іонів.

1.1.4. Рефлекторна дуга

Рефлекс – це реакція організму на подразнення із зовнішнього чи внутрішнього середовища, яка здійснюється за участю центрального і периферійного відділів нервової системи.

Шлях, яким здійснюється рефлекс, називається рефлекторною дугою (мал. 5). У рефлекторній дузі виділяють такі елементи: 1) рецептор (закінчення дендрита чутливого нейрона, які сприймають подразнення), 2) чутливий нейрон, 3) нервовий центр (вставний та руховий нейрони), 4) ефектор (закінчення аксона рухового нейрона, які передають імпульс до робочого органа (м'яза, залози). Ці елементи пов'язані між собою відповідними нервовими волокнами та синаптичними сполученнями.



Мал. 5. Схема рефлекторної дуги
(шлях імпульсу показано стрілками)

1 – рецептор у шкірі, 2 – дендрит чутливого нейрона, 3 – тіло чутливого нейрона, 4 – аксон чутливого нейрона, 5 – синапс між чутливим та вставним нейронами, 6 – дендрит вставного нейрона, 7 – тіло вставного нейрона, 8 – аксон вставного нейрона, 9 – синапс між вставним та руховим нейронами, 10 – тіло рухового нейрона, 11 – аксон рухового нейрона, 12 – ефектор м'яза

Розрізняють прості та складні рефлекторні дуги.

У простій рефлекторній дузі беруть участь два нейрони: чутливий та руховий. Прикладом може бути рефлекторна дуга сухожильного рефлексу.

Складні рефлекторні дуги багатонейронні. Вони складаються з чутливого, одного чи декількох вставних та рухового нейронів. Рефлекторні дуги більшості рефлексів багатонейронні. У них наявні так звані ланцюги зворотного зв'язку, по яких нервові імпульси від робочих органів знову надходять у нервовий центр та інформують його про їхній стан на цей момент.

Рефлекторні дуги переважної більшості рефлексів проходять через центральну нервову систему. Так, у спинному мозку знаходяться нервові центри відносно простих рухових та вегетативних рефлексів. Головний мозок контролює перебіг складніших безумовних та умовних рефлексів, забезпечує реалізацію вищої нервової та психічної діяльності. Невелика частина рефлексів

сів здійснюється через рефлекторні дуги, які розташовані поза центральною нервовою системою – у периферійних вузлах. Такі рефлекси регулюють локальні реакції внутрішніх органів.

1.1.5. Поняття про нервовий центр

Нервовий центр – це складна сукупність нейронів, необхідних для здійснення рефлекторного акту чи регуляції певної фізіологічної функції організму. Таке уявлення є дещо умовним, оскільки в кожному, а особливо складному рефлекторному акті беруть участь не лише нейрони центру, а й інші нейрони, іноді розміщені на різних рівнях центральної нервової системи.

Нервовий центр являє собою складне об'єднання нейронів, котрі узгоджено діють у регуляторному процесі. При цьому роль різних нейронів центру неоднакова. Участь частини з них (ядро центру) абсолютно необхідна, а участь інших є необов'язковою, бо їх можуть замінити інші нейрони (дифузна частина центру).

Нервові центри виконують низку функцій, зумовлених структурою нервових ланцюгів, які формують ці центри, а також особливостями синаптичного проведення нервових імпульсів. Їх діяльність ґрунтується на взаємодії двох процесів – збудження та гальмування.

Збудження являє собою активний фізіологічний процес, яким нервові клітини відповідають на зовнішні подразнення. Воно здатне викликати протилежний активний нервовий процес – гальмування, яке спрямоване на зменшення чи припинення іншого збудження в обмеженій ділянці нервової тканини.

За анатомічною ознакою розрізняють прості та комплексні нервові центри.

Простими називаються такі нервові центри, які знаходяться в певному відділі центральної нервової системи і забезпечують нескладні рефлекторні функції. Прикладом простого нервового центру може бути центр колінного рефлексу, який міститься в поперековому відділі спинного мозку.

Нервові центри, що своєю діяльністю зумовлюють складні рефлекторні акти і розташовані на різних рівнях центральної нервової системи, включаючи кору головного мозку, називаються комплексними. Прикладом такого центру може бути дихальний центр. Одна його функціональна частина знаходиться в довгастому мозку і забезпечує руховий механізм дихання. Друга функціональна частина дихального центру знаходиться в корі головного мозку і регулює інтенсивність дихальних рухів у відповідності до потреб організму.

1.1.6. Класифікація рефлексів

Функціонування нервової системи ґрунтується на нерозривній єдності природжених і набутих форм пристосування, тобто безумовних і умовних рефлексів.

Безумовні рефлекси – це природжені, відносно постійні видові реакції організму, які здійснюються через нервову систему у відповідь на дію певних

подразників. Вони забезпечують координовану діяльність різних функціональних систем організму, спрямовану на підтримання його гомеостазу та взаємодію з навколишнім середовищем. Прикладами простих безумовних рефлексів можуть бути колінний, мигальний, ковтальний та інші.

Існує численна група складних безумовних рефлексів: самозбереження, харчовий, статевий, батьківський (піклування про потомство), міграційний, агресивний, локомоторний (ходіння, біг, літання, плавання) тощо. Такі рефлекси називаються інстинктами. Вони лежать у основі природженої поведінки тварин і являють собою комплекси стереотипних видоспецифічних рухових актів і складних форм поведінки.

Умовний рефлекс – це набута протягом індивідуального життя реакція організму, що здійснюється завдяки утворенню у вищих відділах центральної нервової системи тимчасових змінних рефлексорних шляхів у відповідь на дію будь-якого подразника, для сприймання якого існує відповідний рецепторний апарат. Прикладом може бути класичний умовний рефлекс І. П. Павлова – виділення слини собакою на звучання дзвоника, яке перед цим кілька разів поєднувалося з годуванням тварини. Умовний рефлекс формується внаслідок поєднання дії двох подразників – умовного та безумовного.

Безумовним є подразник, що спричинює здійснення безумовного рефлексу. Наприклад, увімкнення яскравого світла викликає звуження зіниці, дія електричного струму змушує собаку відсмикувати лапу.

Умовним подразником називається будь-який нейтральний подразник, який після кількаразового поєднання з безумовним набуває сигнального значення. Так, звук дзвоника, що повторюється, залишає тварину байдужою до нього. Проте якщо звук дзвоника поєднати з годуванням тварини (безумовний подразник), то після кількох повторень обох подразників дзвоник стає умовним подразником, що попереджує тварину про подавання їжі й зумовлює появу в неї слиновиділення.

Умовні рефлекси можуть класифікуватися за рецепторною ознакою, за характером умовного подразника, за часом дії умовного і безумовного подразників та за ефекторною ознакою.

За рецепторною ознакою умовні рефлекси поділяють на екстеро- та інтероцептивні. Екстероцептивні рефлекси виробляються на зорові, слухові, нюхові, смакові, шкірно-механічні подразнення тощо. Вони відіграють основну роль у взаємозв'язках організму з оточуючим середовищем, а тому утворюються і спеціалізуються порівняно легко. Інтероцептивні умовні рефлекси формуються через поєднання подразнення рецепторів внутрішніх органів із будь-яким безумовним рефлексом. Вони утворюються значно повільніше і мають дифузний характер.

За характером умовного подразника умовні рефлекси поділяють на натуральні та штучні. Натуральні рефлекси утворюються під дією природних безумовних подразників, наприклад, слиновиділення на запах чи вигляд їжі. Умовні рефлекси на сторонні, побічні подразники (звук, світло, вібрація тощо) називаються штучними. Штучні рефлекси найчастіше використовують у

наукових експериментах, бо їх параметри (силу, тривалість та ін.) можна довільно регулювати.

За часом дії умовного та безумовного подразників розрізняють наявні та слідові умовні рефлекси. Наявні умовні рефлекси формуються тоді, коли підкріплення дається в межах тривалості умовного подразника. Слідовими є умовні рефлекси, які утворюються у випадку дії підкріплювального подразника після закінчення дії умовного сигналу. Особливим різновидом слідових умовних рефлексів є рефлекси на час, які утворюються за умови регулярного повторення безумовного подразника через певні проміжки часу.

За ефекторною ознакою умовні рефлекси поділяються на вегетативні та соматорухові. До вегетативних належать харчові, серцево-судинні, видільні, статеві та подібні умовні рефлекси. Прикладом вегетативного умовного рефлексу може бути класичний слиновидільний рефлекс. До соматорухових належать захисні, поживодобувні умовні рефлекси, а також складні поведінкові реакції.

У реальному житті умовні рефлекси звичайно утворюються не на одне, а на кілька подразнень, тому їх можна поділити на прості та складні (комплексні). Складні умовні рефлекси можуть бути одночасними або послідовними в залежності від комбінації та послідовності дії сукупності подразнень.

Безумовні рефлекси складають нижчу нервову діяльність, яка забезпечує здійснення різноманітних рухових актів життєзабезпечення, а також регуляції функцій внутрішніх органів. Елементами вищої нервової та психічної діяльності тварин і людини є інстинкти та умовні рефлекси (реакції навчання), що виявляються у формі поведінкових реакцій.

1.1.7. Гальмування умовних рефлексів

Умовні рефлекси можуть відповідати чи не відповідати реальній життєвій ситуації, що регулюється складними взаємозв'язками між процесами збудження і гальмування у головному мозку. Крім того, утворення умовного рефлексу відбувається не лише внаслідок взаємодії процесів збудження у певних нервових центрах, а й завдяки гальмуванню функції тих нервових структур, які перешкоджають цьому процесу.

Гальмівні процеси, що виникають під час реалізації різноманітних поведінкових реакцій, можуть бути різними за походженням і характером виявлення. Розрізняють дві основні форми гальмування – зовнішнє (безумовне) і внутрішнє (умовне).

Зовнішнє гальмування є природженою властивістю нервової системи, яка виявляється ослабленням чи припиненням поточної діяльності. Зовнішнє гальмування умовних рефлексів викликається дією сторонніх подразників. Так, слиновидільний умовний рефлекс у собаки на ввімкнення світла припиняється відразу, якщо показати їй kota. Проте більшість сторонніх подразників викликає лише орієнтовну реакцію, яка при повтореннях сигналу поступово слабшає, що зумовлює поступове зникнення гальмівного стану і відновлення початкового рівня реакції.

Другий вид зовнішнього гальмування – позамежове – виникає при застосуванні надмірних подразнень або за одночасної дії кількох слабких, сумарний ефект яких перевищує межу витривалості нервових клітин. Вважається, що позамежове гальмування запобігає руйнуванню нервових клітин у разі надмірного їх збудження, тобто виконує охоронну роль. Розвиток позамежового гальмування залежить не тільки від сили подразника, а й від функціонального стану нейронів кори головного мозку. При зниженому функціональному стані (тривале нервове напруження, розумове перевантаження) позамежове гальмування може виникнути при дії порівняно слабких умовних подразників.

Внутрішнє гальмування, на відміну від зовнішнього, є набутою властивістю нервової системи і формується поступово внаслідок відсутності безумовно-рефлекторного підкріплення умовного сигналу. Розрізняють чотири види цього гальмування: згасальне, диференціовальне, запізнювальне та умовне, з яких найбільше значення для формування адекватної поведінки мають згасальне і диференціовальне.

Згасальне гальмування виникає після припинення підкріплення умовного подразника, внаслідок чого умовно-рефлекторна реакція поступово зникає. Наприклад, у собаки був вироблений умовний рефлекс слиновиділення на звучання дзвоника. Якщо дія дзвінка буде повторюватись, але без підкріплення їжею, то слиновиділення поступово припиниться.

Диференціовальне гальмування забезпечує спеціалізацію умовного рефлексу, тобто диференціювання (розрізнення) подразників, один з яких підкріплюється, а інші – ні. Наприклад, якщо звук частотою 1000 Гц поєднувати з електричним подразненням лапи собаки, а звук частотою 400 Гц – ні, то на останнє умовне подразнення собака лапу не відсмикує. Диференціовальне гальмування на дуже схожі подразники виробляється поступово протягом тривалого часу.

Запізнювальне гальмування утворюється у процесі формування запізнювальних умовних рефлексів. Такі рефлекси утворюються не раптово, а при поступовому відтягуванні початку підкріплення, і в цей початковий період ізольованої дії умовного подразника (недіяльна фаза запізнювального умовного рефлексу) виникає запізнювальне гальмування. Прикладом може бути формування у собаки умовного рефлексу слиновиділення, який підкріплюється їжею через деякий час після умовного подразника, а не одночасно з ним.

Умовне гальмування виробляється в тому разі, коли позитивне подразнення у поєднанні з додатковим не підкріплюється, а застосований окремо умовний сигнал завжди підкріплюється. Наприклад, у собаки вироблено захисний умовний рефлекс (відсмикування лапи від підлоги) на світло. Коли ж світло поєднали зі звучанням дзвоника і цю комбінацію не підкріплювали ударом електричного струму, то ця комбінація подразників не викликала умовнорефлекторної захисної реакції у тварини – вона стала умовним гальмом.

Механізми внутрішнього гальмування поки-що не з'ясовані.

Матеріальною основою зовнішнього та внутрішнього гальмування є численні гальмівні нейрони й синапси головного мозку (мал. 4).

Розглянуті вище види гальмування умовних рефлексів дають можливість організму вибірково реагувати на дію факторів оточуючого середовища, зберігаючи біологічно доцільні умовні рефлекси та вимикаючи ті з них, які за мінливих умов середовища стають зайвими чи шкідливими. Разом з тим, завдяки гальмуванню організм отримує можливість реагувати на подразнення не лише в момент його виникнення, а коли це необхідно, то й через певний час після дії подразника або тоді, коли дія подразника припинилася. Все це великою мірою сприяє пристосуванню організму до завжди мінливих умов середовища існування.

ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Охарактеризуйте складові частини нервової тканини та розкрийте їх основні функції.
2. Поясніть схематичну будову нейрона та визначте його функції.
3. Назвіть типи нейронів за будовою та функціями; вкажіть їх місцезнаходження в структурах нервової системи.
4. Поясніть поняття «нервове закінчення» та визначте його типи.
5. Визначте поняття нервового волокна, нерва та нервового стовбура.
6. Поясніть механізм проведення імпульсу по нервовому волокну.
7. Назвіть типи нервових волокон та вкажіть напрямок руху імпульсу по них.
8. Визначте особливості проведення нервового імпульсу через міжклітинні контакти різних типів.
9. Що Ви знаєте про сучасні дослідження механізму передачі сигналів із центральної нервової системи?
10. Поясніть будову та функціонування рефлекторної дуги.
11. Назвіть відмінні ознаки простої та складної рефлекторної дуги.
12. Сформулюйте поняття про нервовий центр; визначте відмінні ознаки простих та комплексних нервових центрів.
13. Подайте детальну класифікацію рефлексів.
14. Визначте поняття умовного та безумовного подразника.
15. Які форми та види гальмування умовних рефлексів Ви знаєте; наведіть приклади.
16. Обґрунтуйте біологічне значення гальмівних процесів у нервовій системі.

1.2. СЕНСОРНІ СИСТЕМИ

1.2.1. Поняття про сенсорні системи

Нервова система живого організму безперервно одержує інформацію про всі зміни навколишнього середовища, а також про внутрішній стан організму. Ця інформація сприймається сенсорними системами.

Сенсорна система, або аналізатор є спеціальним анатомо-фізіологічним утвором, який сприймає, передає, трансформує, аналізує інформацію і створює специфічне відчуття. Розрізняють зоровий, слуховий, смаковий, присінковий (вестибулярний), сомато-сенсорний (шкірний), інтероцептивний аналізатори. Кожний із них складається з рецепторного, провідникового та мозкового відділів.

У сенсорній фізіології вживається також поняття органу чуття. Під органом чуття розуміється комплекс рецепторів з іншими нерепторними клітинами чи тканинами, що виконують допоміжні функції, який сприймає подразнення певного виду. Розрізняють органи зору, слуху, смаку, нюху, рівноваги (вестибулярний апарат) тощо.

На живий організм одночасно діє величезна кількість подразнень оточуючого середовища. Проте реакція здорового організму завжди є координованою і доцільною, що переважно залежить від взаємодії сенсорних систем. Наприклад, чутність звуку помітно посилюється в яскраво освітленій кімнаті, тому в концертних залах під час виконання музичних творів світло не гасять. При світлі й чутливість до запахів вища, ніж у темряві. Потенціали мозку котів, викликані цоканням годинника, збільшуються в освітленому і зменшуються в темному приміщенні.

Існує також взаємодія між кольором і запахом. Розчини із запахом полуніці оцінюються як такі, що пахнуть більше, у тому разі, коли вони забарвлені в червоний колір (порівняно з безбарвними).

Слід також зазначити, що блокування однієї з сенсорних систем впливає на функцію інших. Так, у сліпих поліпшуються слух і дотикова чутливість. Чутливість нюхового аналізатора значно посилюється у вагітних жінок, при деяких психічних захворюваннях.

Чутливість сенсорних систем можна підвищити також шляхом систематичного тренування.

1.2.2. Рецептори та їх класифікація

Загальна структура всіх сенсорних систем однакова. Будь-яка сенсорна система починається з рецепторів.

Рецептори – це спеціальні клітини, що перетворюють різні види енергії на нервовий імпульс. Наприклад, рецептори ока (колбочки і палички) перетворюють світлову енергію на нервовий імпульс; рецептори дотику, що містяться у шкірі, перетворюють механічну енергію на нервовий імпульс тощо.

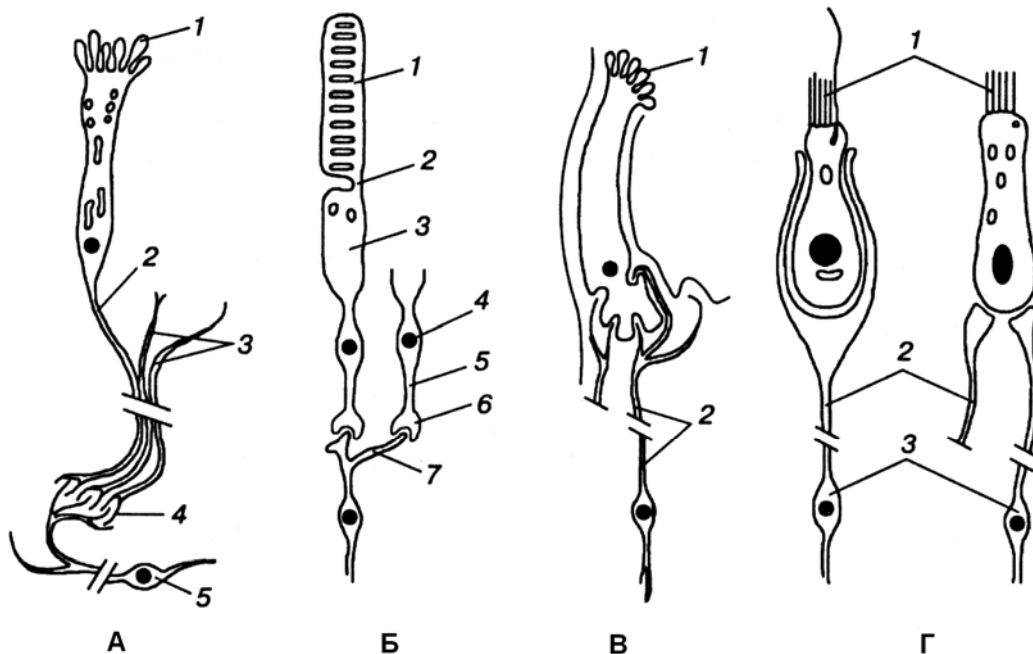
Існує кілька різних принципів класифікації рецепторів: за місцем розташування, за відстанню до подразника, за природою подразника, за відчуттями, що виникають у процесі подразнення, за способом передачі інформації.

За місцем розташування рецептори поділяються на екстеро- та інтероцептори. Перші знаходяться на поверхні тіла і сприймають вплив зовнішніх подразників (органи зору, слуху, смаку тощо), а другі розміщені всередині тіла і отримують інформацію від внутрішніх органів і тканин (рецептори тиску кровоносних судин, рецептори розтягання легень, шлунка, тканинні хеморецептори).

Окрему групу складають рецептори опорно-рухової системи, які надсилають до центральної нервової системи інформацію про скорочення чи розтягання м'язів, а також про положення однієї частин тіла відносно іншої. Такі рецептори називаються пропріорецепторами, або пропріоцепторами.

Залежно від відстані до подразника рецептори поділяють на контактні і дистантні. Перші сприймають вплив подразника через безпосередній контакт із ним (смакові, дотикові рецептори), а другі реагують на вплив віддаленого подразника (слухові, зорові, нюхові рецептори).

За природою подразника, відповідного певному рецептору, розрізняють: механорецептори (дотикові рецептори шкіри, волоскові слухові клітини спірального органа внутрішнього вуха, рецептори тиску, пропріоцептори); хеморецептори (нюхові, смакові, тканинні, судинні); терморецептори (теплові, холодкові рецептори шкіри, внутрішніх органів, центральної нервової системи); фоторецептори; больові рецептори (мал. 6).



Мал. 6. Класифікація рецепторів хребетних тварин:

А – нюховий рецептор: 1 – війки, 2 – аксон (нюхове нерве волокно), 3 – нюхові нитки, 4 – нюховий клубочок, 5 – нейрон нюхового центру;

Б – паличковий фоторецептор: 1 – зовнішній сегмент, 2 – війка, 3 – внутрішній сегмент, 4 – ядро, 5 – прикінцевий відросток, 6 – синапс, 7 – дендрити біполярного нейрона сітківки;

В – смаковий рецептор: 1 – мікрворсинки, 2 – аферентне нерве волокно;

Г – волоскові рецептори (грушоподібний і циліндричний) присінково-завиткового органа: 1 – волоски, 2 – аферентне нерве волокно, 3 – нейрони (перші) присінкового та спірального вузлів

За відчуттями, що виникають під час подразнення рецепторів (психофізіологічна класифікація), розрізняють зорові, слухові, нюхові, смакові, больові, дотикові, холодкові, теплові рецептори, рецептори положення і прискорення тіла тощо.

За способом передачі інформації розрізняються первинно- та вторинночутливі. До первинночутливих належать рецептори, що є закінченнями відростків чутливих нейронів і дію відповідного подразнення сприймають безпосередньо (мал. 6 – А, Б). Ці нейрони розміщені переважно на периферії та є біполярними клітинами, один відросток яких – це дендрит із війкою або війкоподібною структурою, а другий – це аксон, яким збудження у вигляді нервового імпульсу передається до відповідного центру. У безхребетних тварин усі рецептори є первинночутливими. У хребетних тварин до первинночутливих належать нюхові, тканинні, терморекцептори та пропріоцептори.

До вторинночутливих рецепторів належать спеціалізовані клітини, які сприйняту енергію зовнішнього подразника перетворюють на імпульс, що передається на чутливий нейрон (мал. 6 – В, Г). У хребетних до вторинночутливих належать рецептори органів бічної лінії (механо- і електрорецептори), слухові волоскові рецептори спірального органа і присінкового апарату, смакові рецептори, фоторекцептори.

Треба також додати, що функції рецепторів у найпростіших або в окремих клітин тіла багатоклітинних організмів виконують спеціальні білкові молекули, які розташовані у товщі клітинної мембрани.

1.2.3. Загальний огляд органів чуттів

1.2.3.1. Орган зору

Світло в житті переважної більшості організмів, особливо рослин і тварин, відіграє надзвичайно важливу роль. Практично всі тваринні організми, від амеби до людини, мають відповідні світлосприймальні системи.

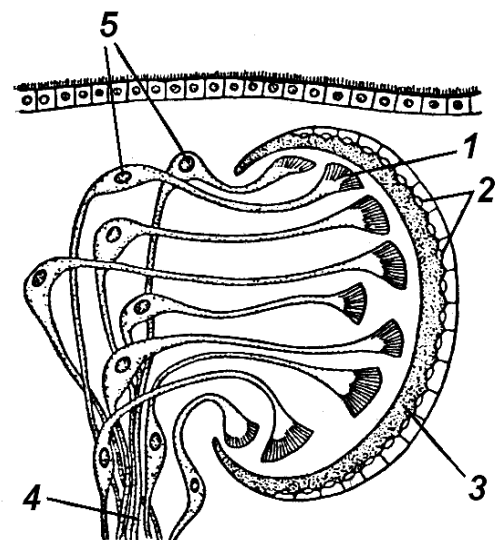
Деякі види одноклітинні тварини здатні не тільки реагувати на світло, а й розрізняти його колір за допомогою спеціальних молекул у складі своєї оболонки. Світлочутливі клітини є на поверхні тіла у кишковопорожнинних.

Око, як окремий орган світлосприймання, наявне у безхребетних тварин – плоских та кільчастих червів, членистоногих, молюсків. Черви мають примітивні світлочутливі утвори (мал. 7, 8).

Мал. 7. Схема будови ока планарії (тип Плоскі черви):

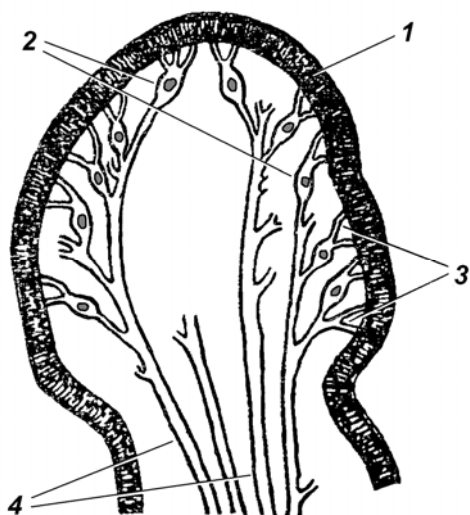
- 1 – світлочутлива частина рецепторних клітин,
- 2 – ядра клітин пігментного бокала,
- 3 – пігментний бокал,
- 4 – нервові відростки рецепторних клітин (утворюють зоровий нерв),
- 5 – ядра рецепторних клітин

Особливою досконалістю серед безхребетних відзначаються очі члени-



стоногих та молюсків, які мають усі основні складові елементи справжнього ока – сітківку, склоподібне тіло та кришталик.

Мозаїчне, або фасеткове око вищих комах складається з 5-50 тис. окремих вічок (фасеток). Воно добре сприймає кольори та деталі навколишнього світу, є чудовим детектором руху. Правда, здатність мозаїчного ока до розпізнавання образів обмежена через низьку гостроту зору. На відміну від комах у павуків є близько десяти простих очей, які розпізнають інтенсивність освітлення.



Мал. 8. Скупчення світлочутливих клітин на нервах першого сегмента дощового черв'яка (тип Кільчасті черви).

1 – епідерміс, 2 – світлочутливі клітини, 3 – світлочутливі відростки, 4 – нервові волокна

Око головоногих молюсків нагадує око хребетних тварин. Тут є рогівка, зіниця, кришталик і сітківка, яка забезпечує образний зір. Ці тварини добре сприймають рухові об'єкти, форму предметів. Їх очі чудово пристосовані до поганого освітлення на глибині моря.

У риб, земноводних, плазунів і більшості птахів сітківка аналізує значно більше інформації про параметри зорового сигналу, ніж у ссавців. Таким чином, у ссавців спостерігається деяке зниження функцій сітківки за рахунок зростання їх у нервовому центрі зорового аналізатора.

Нижчі хребетні (риби, земноводні, та плазуни) погано сприймають цілісні предмети, оскільки у них відсутня первинна кора головного мозку, яка є у птахів та ссавців. Вони добре розрізняють розміри і напрямок руху об'єкта. Унаслідок таких особливостей зір нижчих хребетних визначає переважно автоматичні рефлексорні реакції.

У птахів та ссавців цей тип зору теж наявний, але до нього додається ще одна, досконаліша форма зору, яка, завдяки розвитку зорового центру в корі великих півкуль, використовує елементи навчання для оцінки зорової інформації і вдосконалення рухових реакцій. Крім того, ссавці здатні до аналізу зовнішніх деталей об'єкта, до накопичення і запам'ятовування сприйнятої інформації.

У багатьох безхребетних тварин доведено існування колірного зору. Наприклад, бджоли розрізняють жовтогарячий, жовтий, зелений, синій та

ультрафіолетовий кольори, причому максимум чутливості очей у них знаходиться у зеленій смузі спектра.

Колірний зір мають майже всі хребетні. Риби, як і люди, мають рецепторні клітини, чутливі до випромінювання у трьох різних частинах спектра – червоній, зеленій і синій. Зір птахів сприймає також ультрафіолетові промені. Чутливість до цих променів допомагає нічним птахам бачити предмети на темному фоні. У значної частини ссавців (особливо у нічних видів) колірний зір редукований. Навіть такі тварини, як коти й собаки, мають, у кращому разі, двоколірний зір. Справжнє кольоросприйняття має лише людина, яка здатна розрізняти величезну кількість відтінків (близько 160). Така властивість зорового аналізатора людини можлива завдяки високому розвитку зорових центрів кори великого мозку.

1.2.3.2. Орган слуху

Звук являє собою коливання повітряного, водного чи твердого середовища. Він відіграє в житті багатьох тварин подвійну роль. Перш за все, це сигнал про небезпеку з боку природного явища чи ворога. Крім того, звук може бути засобом спілкування особин одного виду, якщо вони мають звукоутворювальні органи.

Переважає більшість тварин сприймає звук за допомогою спеціалізованих органів слуху. У риб слухову рецепцію здійснює також бічна лінія.

Органи слуху наявні уже в найпримітивніших безхребетних тварин. Наприклад, значна частина кишковопорожнинних (сцифомедузи) та молюски сприймають інфразвукові коливання, хоча самі звуків не генерують.

Сприймання і відтворення звуків добре розвинуті у членистоногих, зокрема комах. Комахи сприймають звукові коливання за допомогою волоскових сенсил (див. далі) чи органів із барабанною перетинкою, які мають різну будову і розташовані в різноманітних місцях: на голові, антенах, черевці, кінцівках, церках. Головоногі молюски та примітивні хордові позбавлені звукової рецепції. Орган слуху в усіх хребетних, починаючи з найпримітивніших круглоротих, знаходиться в одному з мішечків лабіринту внутрішнього вуха. Розміщені на стінках мішечка скупчення волоскових сенсорних клітин у цих тварин поряд з гравітаційними силами сприймають і звукові коливання. У риб відсутнє зовнішнє і середнє вухо з барабанною перетинкою, і роль резонатора, що підсилює звук, частково бере на себе плавальний міхур, який має спеціальне сполучення з внутрішнім вухом. Не зважаючи на таку примітивну будову вуха, деякі види риб (наприклад, коропові) здатні розрізняти навіть 1/3-1/4 музичного тону.

Для наземних тварин у повітряному середовищі звук відіграє значно більшу роль, ніж для водних організмів. У цих тварин спостерігається значне ускладнення будови органу слуху: земноводні мають барабанну перетинку, а плазуни, крім того, зовнішній слуховий прохід.

У деяких птахів і в усіх ссавців, за винятком китових, наявне добре розвинене зовнішнє вухо, яке дає змогу сприймати напрямок звуку. У внутрішньому вусі ссавців розвивається справжня завитка. Людина сприймає зву-

ки в діапазоні 16 Гц – 20 кГц, а в середньому у ссавців звуковий діапазон досягає ультразвукових частот (50 – 140 кГц).

1.2.3.3. Орган сприймання гравітації

Усі живі організми на Землі перебувають під постійним впливом сил гравітаційного поля, в якому орієнтуються за допомогою особливих рецепторів. Такі рецептори мають майже всі тварини, починаючи зі сцифомедуз. Виняток становлять лише комахи.

Рецептори гравітації мають різноманітну складність, але принцип їх будови і функції однакові в усіх тварин. Це багатоклітинні порожнини, заповнені рідиною, у якій містяться дрібні тверді частинки (піщинки, кришталіки). На внутрішній поверхні порожнини знаходяться рецепторні волоскові клітини, волоски яких згинаються під вагою твердих частинок, унаслідок чого сприймається положення тіла відносно вектора дії гравітаційного поля Землі.

У комах такого органа немає, а його роль виконують спеціальні сенсори, розташовані на поверхні суглобів. Сенсила являє собою волосяний виріст кутикули, з'єднаний з відростками чутливого нейрона. Під час згинання суглоба волосок сенсори згинається і рецепторний потенціал, що виникає при цьому, збуджує нервову клітину. Залежно від положення тіла комахи в просторі воно більшою чи меншою своєю масою тисне на суглоб, а той через деформацію сенсори сигналізує про дію гравітації.

У хребетних тварин вплив гравітації сприймається присінковим (вестибулярним) апаратом, який є частиною внутрішнього вуха. Порожнини цього органа заповнені рідиною, в якій знаходяться кришталіки карбонату кальцію. На внутрішній поверхні цих порожнин розміщені чутливі волоскові клітини. Тварина сприймає положення свого тіла в просторі через дію на волоски кришталіків, які переміщуються під впливом сил гравітації.

1.2.3.4. Хеморецепція

Чутливість до хімічних подразників є одним із найпоширеніших видів рецепції, оскільки вона тісно пов'язана з процесами обміну речовин, які становлять основу всіх проявів життя. Хімічну чутливість поділяють на три основні категорії. Так, хеморецептори, що мають дуже високу чутливість і специфічність, здатні до збудження внаслідок впливу навіть кількох молекул пахучої речовини, називаються нюховими.

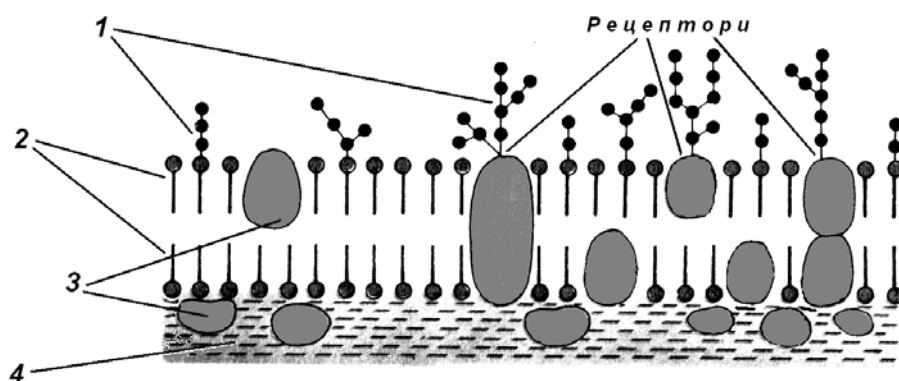
Ці рецептори здатні сприймати запах речовини через середовище, повітряне чи водне, без контакту з нею. Хеморецептори середньої чутливості, які збуджуються відносно малими кількостями розчинених у рідині речовин, є контактними і називаються смаковими. Малочутливі й малоспецифічні рецептори, подразнення яких викликає захисні реакції, називаються рецепторами загального хімічного відчуття.

Хеморецептори є первинно чутливими рецепторами – це біполярні нейрони, короткий відросток яких проходить між епітеліальними клітинами на сприймаючу поверхню і закінчується чутливими війками. Потрапляння

хімічного подразника на мембрану війки спричинює виникнення імпульсу, який через аксон цього ж нейрона прямують до відповідних нервових центрів.

Хеморецепція відіграє важливу роль у пошуках тваринами їжі, особин іншої статі, пізнаванні осіб свого виду, уникненні хижаків і шкідливих чинників довкілля. Хеморецептори виявлено в органах травлення, у кровоносній системі, у дихальних шляхах, нирках, сечовому міхурі та деяких інших органах.

Уже бактерії виявляють вибіркочу чутливість до певних хімічних речовин, особливо органічних. У найпростіших на поверхні зовнішньої оболонки виявлено специфічні рецептивні молекули, які вибірково реагують на певні амінокислоти (мал. 9).



Мал. 9. Рецептори зовнішньої мембрани найпростіших:

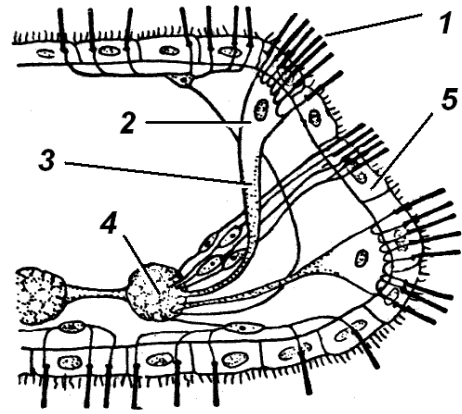
1 – молекули полісахаридів, 2 – два шари молекул ліпідів,
3 – молекули білків, 4 – цитоплазма

У примітивних безхребетних (кишковопорожнинні) хеморецепція здійснюється, ймовірно, вільними нервовими закінченнями, які також виявляють високу хімічну чутливість. У червів та молюсків хеморецептори знаходяться на всій поверхні тіла з переважною концентрацією їх у ділянці ротового отвору, у мантиї чи сифоні (мал. 10, 11).

Червоногі молюски мають спеціалізований хеморецепторний орган із розгалуженим каналом, поверхня якого вистелена епітеліальними та чутливими клітинами. Водні безхребетні, очевидно, не мають окремої нюхової і смакової чутливості, а їхні хеморецептори реагують на розчинені у водному середовищі речовини.

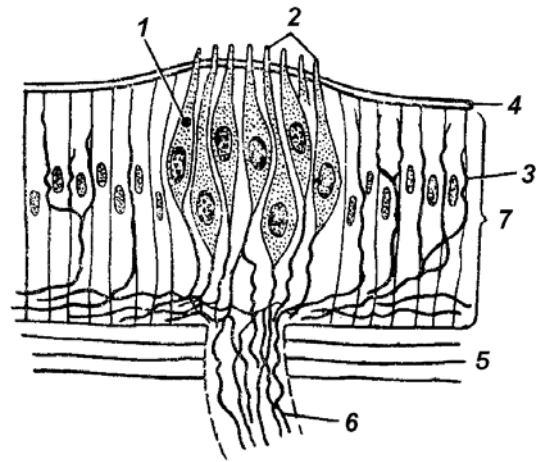
Мал. 10. Хеморецептори
війчастих червів
(тип Плоскі черви):

1 – чутливі війки, що зв'язані з чутливими клітинами, 2 – чутлива нервова клітина, 3 – відросток нервової клітини, 4 – мозковий ганглії, 5 – війчастий епітелій

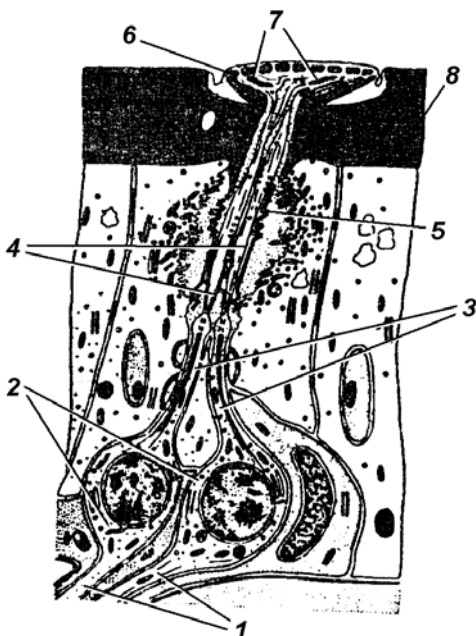


Мал. 11. Рецептори хімічного
чуття і дотику дощового
черв'яка (тип Кільчасті черви):

1 – чутлива клітина, 2 – чутливі волоски, 3 – нервове закінчення в шкірі, 4 – кутикула, 5 – кільцеві м'язи.
6 – нерв рецептора, 7 – епідерміс



Серед наземних безхребетних найбільшого розвитку хеморецептори досягли у членистоногих, особливо у комах (мал. 12). У них розрізняються смакові (контактні) та нюхові (безконтактні) рецептори і не лише за функцією, а й за локалізацією. Смакові рецептори розташовані на щелепах, інших навколоротових члениках і на кінцевих члениках ніг, нюхові – переважно на антенах.



Мал. 12. Хеморецепторна сенсила
комахи
(тип Членистоногі):

- 1 – аксони чутливих клітин,
- 2 – чутливі клітини,
- 3 – дендрити чутливих клітин,
- 4 – видозмінені відгалуження дендритів,
- 5 – кутикулярна трубочка,
- 6 – кутикулярна частина сенсили,
- 7 – пори, 8 – кутикула

Хеморецептори комах – це різноманітні сенсили: вирости кутикули у вигляді волосків, сосочків, штифтиків з каналом, у середину якого заходять війки хемочутливого нейрона. Через пори на поверхні сенсил дифундують молекули подразнювальних речовин і спричинюють збудження нейронів.

Хеморецепторні сенсили комах мають надзвичайно високу чутливість. Так, самець тутового шовкопряда сприймає

речовину, виділювану самкою, у концентрації $1 : 10^{-11}$ г/мл. Нюхова хеморецепція має провідне значення у поведінкових реакціях комах. Розрізняються хімічні агенти привабливого впливу – атрактанти та ті, що зумовлюють уникнення подразника, – репеленти.

Специфічною групою атрактантів є гомотелергони (феромони), запах яких має для комах біологічне сигнальне значення. Так, мурашки мітять ними свої стежки пересування, пізнають за їх допомогою „своїх” і „чужинців”. Бджолина матка під час шлюбного польоту виділяє гомотелергони, один із яких приваблює самців, а інший сприяє утворенню рою.

За здатністю сприймати і розрізняти запахи речовин усіх хребетних тварин можна розподілити на три групи: тварини з добре розвиненим нюхом (мігруючі риби, деякі земноводні, більшість ссавців), тварини зі слабким нюхом (плазуни, більшість птахів, гризуни, примати) та тварини, у яких нюхового аналізатора немає (зубатий кит, дельфіни, деякі птахи).

Нюховий рецептор хребетної тварини являє собою нейрон, який має всього два відростки: дендрит з чутливими війками і аксон (нюхове нерве волокно). Скупчення цих нейронів утворюють ділянки нюхового епітелію, розташовані в носовому ході. Кожний нюховий рецептор здатний реагувати на велику кількість різних пахучих речовин, віддаючи перевагу деяким із них. На одні з них він реагує досить сильно, на другі – помірно чи слабо, а на треті зовсім не реагує. Нюх відіграє важливу роль у харчовій, захисній, статевій поведінці хребетних тварин. Так, хижаки, переслідуючи здобич, орієнтуються передусім на її запах. Запах є також засобом «мічення» території, пізнавання особин свого та інших видів тощо.

Смакові органи хребетних тварин побудовані, як правило, за однако-вим принципом. Це смакові чашечки (бруньки), які відкриваються порою в навколишнє середовище.

Смакова чашечка містить рецепторні клітини, які, на відміну від нюхових рецепторів, є епітеліальними клітинами. Подразнювальні молекули різних речовин досягають смакових рецепторів, дифундуючи крізь пору чашеч-

ки. Смакові сенсорні клітини сприймають речовину, лише розчинену в слині. У відповідь на подразнення вони генерують біоелектричний потенціал, який за допомогою медіатора викликає нервовий імпульс у обплітаючому їх нервовому волокні. По аферентних шляхах цей імпульс досягає центральної нервової системи.

У риб смакові чашечки розміщені в епітелії рота, глотки і стравоходу, а також на зябрах, плавцях і по всій поверхні тіла. У наземних хребетних тварин і людини вони розміщені на поверхні язика.

Смакові відчуття у різних груп ссавців відзначаються деякими відмінностями. Так, у кроликів і котів є рецептори, які реагують на подразнення водою, людина ж смаку води не відчуває. У горобців немає відчуття гіркого, бо вони спокійно ковтають шматочки хліба, вимочені в хіні чи пікриновій кислоті, хоча солодке та солоне розрізняють.

Біологічна роль смакових відчуттів полягає в контролі їстівних якостей поживи (він наявний навіть у найпростіших), а також у прямому впливові на процес травлення. Смакові відчуття рефлекторно пов'язані з секрецією травних залоз і зумовлюють не лише інтенсивність секреції, а й її якість – залежно від смакових компонентів поживи. Вони комбінуються з нюховими, дотиковими, температурними відчуттями, які викликає пожива.

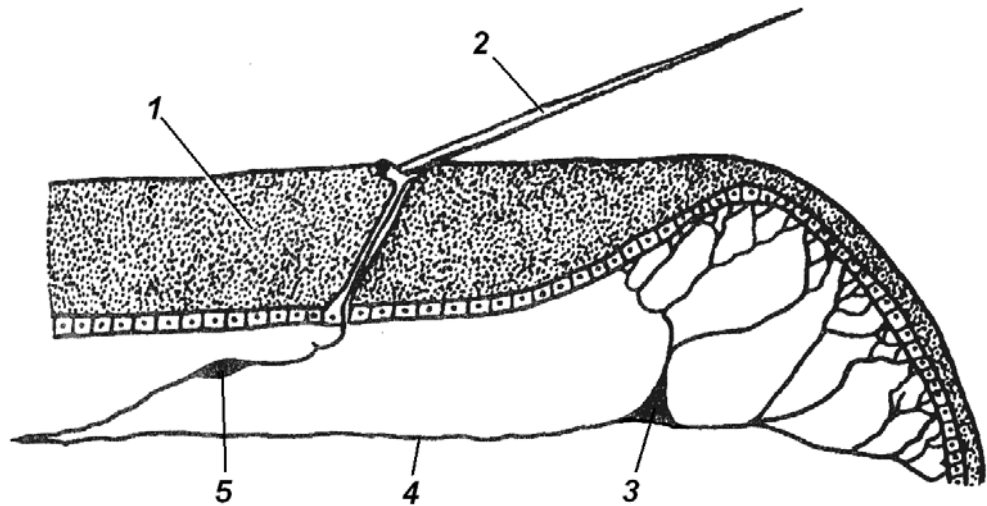
1.2.3.5. Соматовісцеральна рецепція

Соматовісцеральна сенсорна система об'єднує соматичну і вісцеральну (інтероцептивну) сенсорні системи. Спільним для всіх цих систем є те, що рецептори, які забезпечують цю чутливість, не входять до складу окремих органів чуття, а розташовані по всій поверхні та всередині тіла.

Соматична сенсорна система зосереджена в покриттях тіла, у тому числі в зовнішній мембрані одноклітинних організмів. Через зовнішній покрив і його похідні тварини отримують інформацію про фізичні властивості навколишнього середовища. Таким чином, покриття тіла виконують не лише захисну, видільну, обмінну, опорну та дихальну функції, а ще й сенсорну.

Тактильна (дотикова) рецепція механічних подразнень досить добре виражена уже в найпростіших, де рецепторами є специфічні білково-полісахаридні молекули в складі зовнішньої мембрани клітини (мал. 9).

У багатоклітинних безхребетних, починаючи з кишковопорожнинних, наявна спеціалізована сенсорна система, здатна до сприймання зміщень навколишнього середовища. Тут рецепторами є гіподермальні чутливі клітини з довгою війкою на зовнішньому кінці (черви), або сенсили (членистоногі – мал. 13).



Мал. 13. Дотикові рецептори членистоногих:

- 1 – кутикула, 2 – волосок,
 3 – чутлива клітина з численними закінченнями на тонкій кутикулі
 зчленівної мембрани, 4 – аксон чутливої клітини,
 5 – чутлива клітина біля основи волоска

У хребетних, на відміну від безхребетних, тіло вкрите шкірою, а не кутикулою. Безпосередньо в шкірі знаходяться механорецептори (чутливі нервові закінчення), які сприймають дотик, тиск або вібрацію.

Терморцепція. В основі життя лежать біохімічні реакції, які дуже залежать від температури внутрішнього і зовнішнього середовища. Тому всі живі істоти для здійснення життєвого циклу вибирають середовище чи пору року з оптимальною для них температурою.

У членистоногих терморцептори розміщені на покривах різних частин тіла (антен, щелеп, грудних та черевних члеників, лапок) і реагують на відхилення від оптимальної для них температури.

У багатьох безхребетних роль терморцепторів виконують вузли нервових ланцюжків, які виявляють високу чутливість до температури.

Хребетні тварини мають терморцептори по всій поверхні шкіри.

Больова рецeпція. Біль є суб'єктивним відчуттям людини. Щодо здатності тварин до больових відчуттів сучасна наука нічого певного сказати не може. Однак, існує припущення, зроблене на підставі подібності реакцій на больове подразнення деяких тварин та людини, що вищі хребетні тварини здатні відчувати біль.

Пропріоцепція – це сприйняття інформації про скорочення чи розтягання м'язів, а також про положення різних частин тіла одна відносно одної.

Найчисленніші й різноманітні пропріорецептори, або пропріоцептори мають членистоногі. У них ці рецептори розміщені як на поверхні тіла (зовнішні), так і всередині – у м'язах, суглобах (внутрішні).

Зовнішні, або кутикулярні пропріорецептори – це сенсори, розміщені в суглобах на поверхні члеників кінцівок. Під час згинання кінцівки членики

утворюють гострий кут і один з них згинає волоски пластинки, розміщеної на другому членику.

Збудження в нейроні сенсиль, яке виникає при цьому, інформує нервові центри про ступінь згинання кінцівки. Інші пропріорецепторні сенсиль знаходяться на різних ділянках поверхні тіла. Такі сенсиль сприймають ступінь деформації кутикули: згинання, розтягання, стискання тощо.

Внутрішні пропріорецептори безхребетних тварин знаходяться переважно у м'язах і представлені тонкими посмугованими волокнами, які сприймають як чуттєві, так і рухові імпульси. Наприклад, у ракоподібних між кожними двома черевними члениками в складі розгинальних м'язів є по два таких м'язових рецептори. Подразнювальним моментом для них є розтягування цих м'язів при згинанні черевця.

Пропріорецептори хребетних тварин – це внутрішні рецептори, розміщені в м'язах, оболонках м'язів, сухожиллях і суглобах. Вони реагують на подразнення розтягуванням і беруть участь у координації рухів як джерело інформації про стан рухового апарату.

Інтероцепція – це здатність організму сприймати і обробляти сигнали від внутрішніх органів і внутрішнього середовища, що є основою його регуляторних процесів.

Інтероцептори – це групи рецепторів у внутрішніх органах, тканинах, судинному руслі. Вони разом із нервовими центрами, що обробляють їх інформацію, утворюють систему вісцерального аналізатора.

Як і екстероцептори, інтероцептори поділяються на механорецептори (рецептори тиску в дузі аорти, розтягання легень, сечового міхура), хеморецептори (сонних артерій, бронхів, тканин); терморецептори (печінки та інших внутрішніх органів); больові рецептори (шлунка, серця тощо).

Крім периферичних, в організмі є центральні інтерорецептори – нейрони деяких відділів центральної нервової системи, здатні сприймати зміни складу й параметрів спинномозкової рідини та інші характеристики внутрішнього середовища організму.

Інтероцептори виконують дві основні функції: надають центральній нервовій системі інформацію про стан внутрішніх органів, а також становлять основну ланку вегетативних рефлексів, які відіграють важливу роль у забезпечення стабільності функціонування організму.

ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Розкрийте поняття сенсорної системи та органа чуття.
2. Наведіть приклади взаємодії сенсорних систем.
3. Дайте визначення рецептора та принципи класифікації рецепторів з ілюструванням прикладами.
4. Порівняйте світлочутливі сенсорні системи різних груп тварин, починаючи з одноклітинних, за будовою та функціями.
5. Порівняйте будову та функції органів сприймання звуку різних груп тварин.
6. Поясніть принцип будови та функцію органа сприймання гравітації.

7. Назвіть основні категорії хімічної чутливості.
8. Порівняйте особливості локалізації хеморецепторів у різних груп тварин, починаючи з одноклітинних.
9. Обґрунтуйте біологічну роль хеморецепції тварин.
10. Розкрийте поняття соматовісцеральної рецепції та принципи її класифікації.

РОЗДІЛ 2.

НЕРВОВА СИСТЕМА, РЕЦЕПЦІЯ ТА ПОВЕДІНКА БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН

2.1. НИЖЧІ БЕЗХРЕБЕТНІ

2.1.1. Нейрофункції у найпростіших

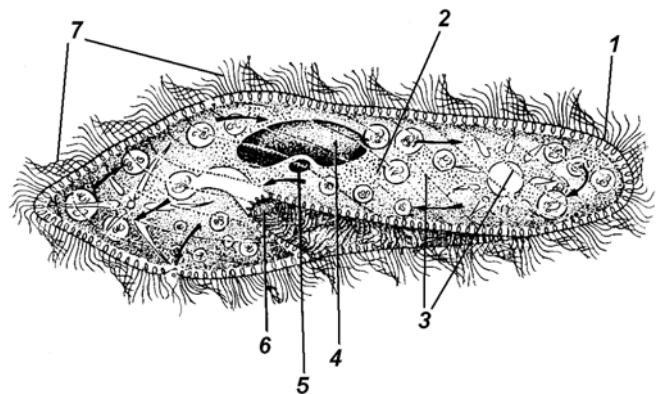
Клітина найпростіших універсальна, бо вона виконує всі функції, властиві живому організму. Для найпростіших характерна здатність сприймати впливи навколишнього середовища і певним чином реагувати на них.

Ці функції здійснюються завдяки наявності на поверхні оболонки найпростіших різноманітних макромолекул, які виконують функції рецепторів (мал. 9).

У цитоплазмі цих тварин розташовані спеціальні волоконця – міонейрофібрили, які передають збудження всередину клітини та здатні скорочуватися (мал. 14).

Мал. 14. Парамеція:

- 1 – оболонка, 2 – цитоплазма, 3 – міонейрофібрили,
4 – велике ядро, 5 – мале ядро, 6 – рот, 7 – війки



На подразнення найпростіші реагують руховими реакціями – таксисами, які бувають позитивними (рух до подразника) та негативними (рух від подразника). Залежно від характеру подразника розрізняють реакції на хімічні подразнення (хемотаксиси), світлові (фототаксиси), температурні (термотаксиси), електричні (гальванотаксиси) тощо.

Здатність до формування умовних рефлексів, тобто до навчання, тією чи іншою мірою притаманна всім живим організмам. Цю властивість мають і

найпростіші, позбавлені нейронної нервової системи, однак умовні рефлексивні у них формуються надзвичайно повільно.

На звичайне світло вони не реагують, але у них можна сформувати умовний рефлекс на світло, якщо воно супроводжується нормальною температурою, на протиположну темряві – холоду.

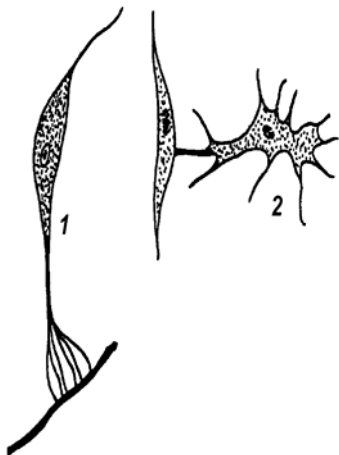
Парамеції (інфузорії-туфельки) здатні до накопичення індивідуального досвіду, що виявляється у формі звикання – поступового зменшення, а згодом і зникнення реакції на подразник (вібрація), який повторюється через певні проміжки часу. У них можна виробити навичку швидко змінювати напрямку руху на протилежний у трубочці мікроскопічного діаметра, яка зберігається досить довго. Звичайна парамеція здійснює поворот протягом 3-5 хв., а після 12-годинного навчання їй достатньо всього 1-2 сек.

Найпростішим притаманна примітивна пам'ять: тварини, які довгий час перебували у чотиригранній пробірці, деякий час зберігали прямокутну траєкторію руху в круглій пробірці. А світлочутливі парамеції навіть здатні «розрізняти» кольори – швидко запам'ятовують, що пожива з'являється в одному й тому ж місці, зафарбованому, наприклад, зеленим кольором.

2.1.2. Дифузна нервова система. Кишквопорожнинні

У первинних багатоклітинних тварин (тип Губки) справжньої нервової системи немає. Вони мають поодинокі нервові клітини – біполярні чи мультиполярні (мал. 15), точний механізм функціонування яких невідомий.

Ці клітини найчастіше розміщені біля пор, які з'єднують внутрішню порожнину тіла з зовнішнім середовищем. Вони здатні повільно скорочуватися: у відповідь на подразнення без поширення збудження на сусідні клітини.



Мал. 15. Нервові клітини губок:

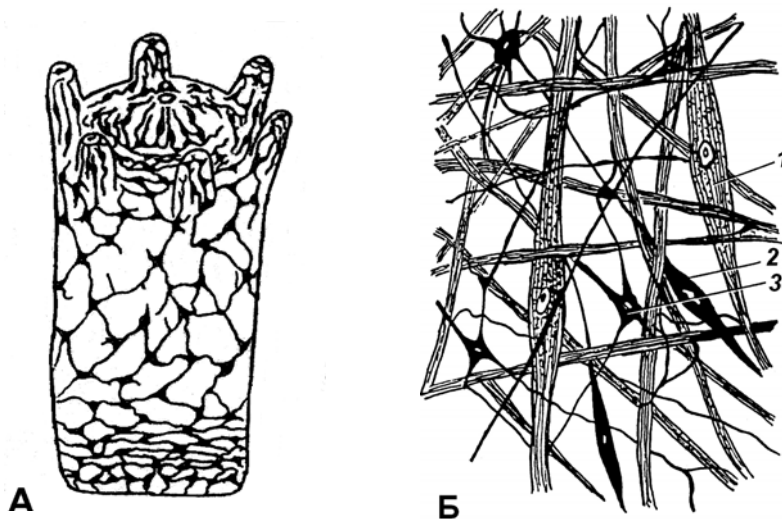
- 1 – біполярна,
- 2 – мультиполярна

Таким чином, подразливість у губок дуже обмежена. Вони не здатні ні до активних рухів, ні до зміни форми тіла. Лише пори та отвір можуть дуже повільно змінювати діаметр. Такий стан розвитку нервової системи дістав назву системи незалежного ефектора.

Нервова система, у прямому розумінні слова, характерна для справжніх багатоклітинних організмів, у яких, на відміну від первинних багатоклітинних (губки), наявна тканинна будова тіла.

Найбільш примітивну нервову систему мають кишковопорожнинні.

Характерним представником цього типу тварин є гідра (клас Гідроїдні). Нервова система гідри має вигляд мережі нейронів, розсіяних в усьому тілі, і називається дифузною нервовою системою. Навколо рота і підошви є скупчення нейронів, однак справжніх нервових вузлів, або гангліїв, вони не утворюють (мал. 16–А).



Мал. 16. Нервова система гідри:

- А* – загальний вигляд;
- Б* – нервові клітини:
- 1 – велика біполярна,
- 2 – мала біполярна,
- 3 – мультиполярна

Дифузна нервова система складається з великих і малих біполярних і мультиполярних нейронів, які за своїми функціями поділяються на чутливі, асоціативні та рухові (мал. 16–Б). Біполярні нейрони є чутливими, а мультиполярні – руховими й асоціативними. Чутливі клітини розташовані між клітинами ектодерми, асоціативні та рухові – під ектодермою. Особливістю нервових клітин гідри є те, що їхні відростки не диференційовані на дендрити й аксони.

Відростки тісно контактують між собою, з'єднуючи всі нейрони тіла в єдине ціле. Збудження проводиться переважно до скоротливих клітин, проте рухова діяльність гідри обмежується лише найпростішими харчовими і захисними реакціями.

У дифузній нервовій системі здебільшого існує прямий зв'язок між чутливими клітинами і робочим органом, що обмежує мінливість пристосувальної поведінки. Збудження по такій нервовій системі розповсюджується в усіх напрямках, що супроводжується хвилею скорочень, яка починається у місці подразнення.

Гідра має розвинуте чуття дотику і реагує на механічні подразнення. Спеціалізованих світлочутливих органів у неї немає, однак світло приваблює її, подразнюючи чутливі клітини ектодерми. Гідра має специфічні хеморецептори – чутливі клітини, які реагують на поживні речовини й визначають її харчову поведінку. Вони розташовані в ектодермі та гастродермі.

Нервова система вищих кишковопорожнинних (гідроїдні та сцифоїдні медузи) дещо складніша, ніж у гідроїдних поліпів. Крім дифузного комплек-

су нейронів, в їх ектодермі та гастродермі є два нервових кільця біля краю дзвона (зовнішнє і внутрішнє), які складаються з нервових клітин та їх відростків. Вони іннервують м'язові волокна дзвона, а також органи чуття, розташовані поблизу.

У медуз є органи рівноваги та світлосприймання, хеморецепції та дотику. Органи рівноваги медуз здатні сприймати також інфразвуки (коливання морських хвиль), унаслідок чого в разі наближення шторму медузи відпливають від берега або занурюються вглиб води. У сцифоїдних медуз органи світлосприймання та рівноваги (ропалії) іннервуються справжніми гангліями, які розташовані поруч і зв'язані з зовнішнім нервовим кільцем.

Світлочутливі органи медуз мають різну будову. Вони розташовані біля основи щупалець у вигляді світлочутливих плям, ямок або очей із кришталиком і спроможні сприймати лише напрям та інтенсивність освітлення.

У всіх кишковопорожнинних виявлено типові синаптичні структури з щільною завширшки до 10 нм. Деякі з них здатні до двобічного проведення збудження.

Кишковопорожнинні, як і найпростіші, здатні до примітивного навчання: звикання до постійно діючого подразника, формування умовної харчової реакції на певний колір місця живлення тощо.

Дифузна нервова система досягає свого найвищого розвитку у тварин типу Голкошкірі (класи Морські зірки, Морські їжаки). У їхній дифузній нервовій системі диференціюються нервові тяжі – провідні шляхи. Особливістю нервової системи цих тварин є також збільшення загальної кількості нейронів і вдосконалення зв'язків між рецепторами та ефекторами. Така нервова мережа віддалена від поверхні тіла. У ній чутливі та рухові нейрони зв'язані не прямими синаптичними контактами, а через вставні нейрони, що забезпечує зростання чисельності та різноманітності міжнейронних зв'язків. Поведінка голкошкірих складніша і різноманітніша порівняно з іншими тваринами з дифузною нервовою системою.

Типовим представником голкошкірих є морська зірка, нервова система якої складається з навколоротового кільця, радіальних нервових тяжів та периферійного плетива. У морської зірки спостерігаються різноманітні рухи під час пересування, а також живлення, коли вона відкриває стулки молюсків.

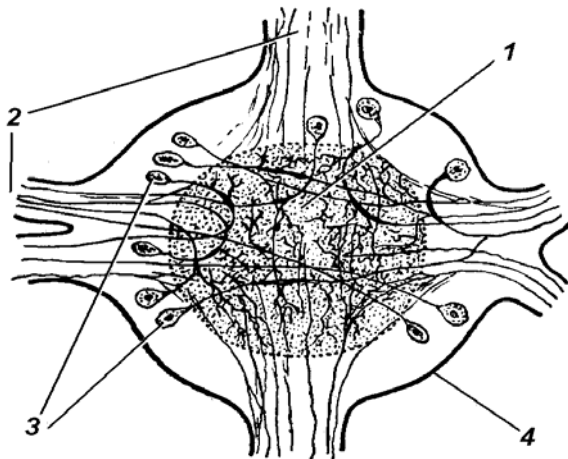
2.1.3. Гангліонарна нервова система. Плоскі черви

Усі форми безхребетних тварин, починаючи з типу Плоскі черви, мають двобічну симетрію та поздовжню вісь тіла з переднім і заднім кінцями. Така особливість будови тіла визначає новий, більш досконалий принцип морфологічної та функціональної організації нервової системи.

Структурно-функціональні елементи нервової системи цих тварин розташовані всередині тіла і значно віддалені від рецепторів, що знаходяться на поверхні тіла. Це, з одного боку, забезпечує захист такої централізованої нервової системи, а з іншого – сприяє спеціалізації нервових клітин та зв'язків між ними.

Нейрони згруповані у нервові вузли, або ганглії, які розташовані уздовж осі тіла у вигляді ланцюгів. Ганглії містить декілька сот (500-1500) нейронів, які зв'язані як між собою, так і з іншими гангліями. Кількість нейронів у нервовому вузлі певного виду тварин приблизно стала.

Наприклад, у аскариди (тип Первиннопорожнинні) кожний ганглії, який визначає поведінку тварини містить завжди 162 нейрона. Тіла нейронів у ганглії розташовані чітко на периферії і зовсім відмежовані від центрального клубка відростків (нейропіля) та синапсів між ними (мал. 17). Така нервова система дістала назву гангліонарної, або вузлової.



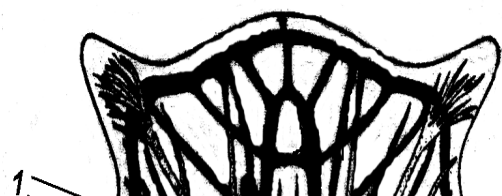
Мал. 17. Ганглії п'явки (тип Кільчасті черви):

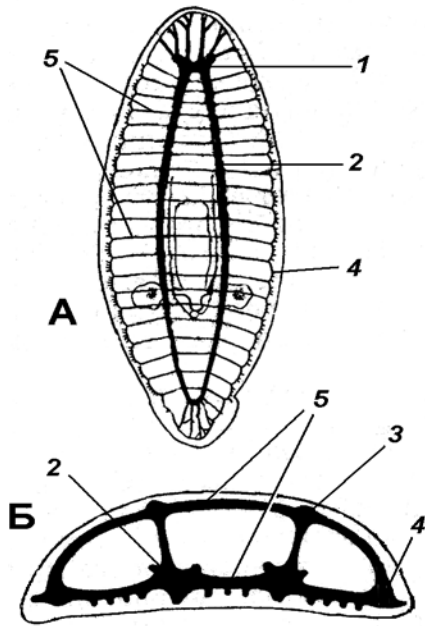
- 1 – нейропіля,
- 2 – бічні нерви,
- 3 – нейрони,
- 4 – сполучнотканинна капсула

У гангліонарній нервовій системі наявна чітка централізація контролюючого механізму. Контролюючу роль виконують ганглії переднього кінця тіла, у той час як решта вузлів підпорядкована головним. Унаслідок віддаленості від нервових центрів удосконалену організацію мають і органи чуттів. Гангліонарна нервова система диференційована на центральну та периферичну.

Центральна нервова система більшості видів плоских червів складається з парного мозкового ганглія, що розташований у передньому кінці тіла, і поздовжніх нервових ланцюжків, що від нього відходять (мал 18). Ці нервові ланцюжки з'єднані між собою кільцевими перемичками – комісурами. Кількість ланцюжків і кільцевих перемичок варіює в залежності від рівня розвитку виду. Ускладнення організації спричинює зменшення їх кількості. У більшості плоских червів центральна нервова система розташована не під шкірним епітелієм, а занурена вглиб тіла. Їх мозковий ганглії (мал. 19) є інтегративним центром, який координує роботу всієї нервової системи, обробляє інформацію від рецепторів і здійснює взаємодію між організмом і зовнішнім середовищем.

До складу периферійної нервової системи входять нервові відгалуження від мозкового ганглія та поздовжніх нервових ланцюжків, а також епідермальне нервове плетиво.





Мал. 18. Нервова система планарії:

А – загальний вигляд,
Б – поперечний розріз:

1 – передній ганглії (головний мозок),
2 – черевний нервовий ланцюжок, 3 – спинний нервовий ланцюжок, 4 – бічний поздовжній нерв, 5 – комісури (поперечні

Мал. 19. Головний мозок планарії:

1 – головний парний ганглії,
2 – черевні поздовжні ланцюжки, 3 – спинні поздовжні ланцюжки

Органи чуття краще розвинені у вільноіснуючих (не паразитуючих) видів. Це – переважно шкірні сенсори, до складу яких входять чутливі нервові клітини з однією або кількома війками. Вони сприймають механічні та хімічні подразнення. Деякі плоскі черви мають органи рівноваги та світлосприймання.

Орган рівноваги має вигляд пухирця, всередині якого знаходиться один або кілька вапнякових кульок. Світлочутливі органи мають різну будову та розташування. Це – одна або рідше кілька пар заглибин, вистелених чутливим епітелієм. Такі «очі» предметів не розрізняють, а сприймають лише інтенсивність освітлення.

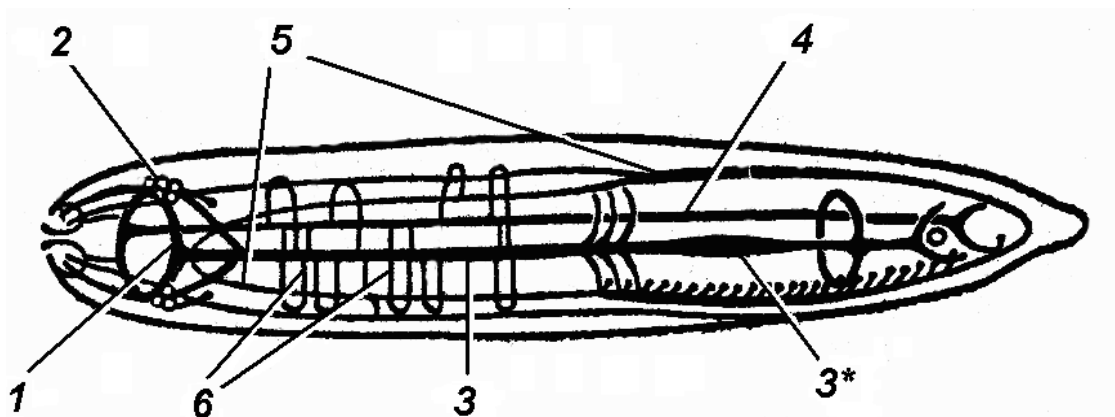
Рецептори сконцентровані переважно на передньому кінці тіла, де розташований мозковий ганглії, який регулює їх діяльність.

У паразитичних плоских червів наявні лише сенсори дотику.

Плоскі черви здатні до формування захисного умовного рефлексу. Вони навчаються уникати негативне подразнення, повертаючи в те коліно Т-подібного лабіринту, де їх не вражає електричним струмом. У планарій, крім того, виробляються умовні реакції на світло, темноту, гладку та шорстку поверхню. Однак такі рефлексивні реакції вважаються несправжніми, бо вони ґрунтуються на явищі простої сумації збудження.

2.1.4. Первиннопорожнинні

Первиннопорожнинні представлені в основному найчисельнішим класом Нематоди, або Круглі черви.



Мал. 20. Нервова система нематоди:

1 – навкологлоткове нерве кільце, 2 – скупчення нейронів («головний мозок»), 3 – черевний нервовий стовбур, 3* – потовщення черевного нервового стовбура, 4 – спинний нерв, 5 – бічні нерви, 6 – напівкільцеві перемички

Нервова система нематод виявляє суттєві ознаки примітивності порівняно з нервовою системою плоских червів, бо не має справжніх гангліїв (мал. 20). Вона складається з навкологлоткового нервового кільця, від якого відходить різна кількість меридіональних нервів (8-12), серед яких найбільш розвинений черевний нервовий стовбур. Навкологлоткове нерве кільце складається з нервових волокон – відростків клітин, тіла яких розташовано навколо кільця. Черевний нервовий стовбур за походженням є парним. Він складається з великої кількості нервових клітин і нервових волокон. Інші меридіональні нерви не містять нейронів, бо утворені лише відростками клітин, тіла яких розташовані у черевному стовбурі.

Ці відростки формують спочатку напівкільцеві перемички, а потім зливаються у меридіональні нерви. Найбільш товстим із них є спинний нерв, найтоншими – бічні.

Нейрони, відростки яких утворюють навкологлоткове нерве кільце, є центральним відділом нервової системи, де обробляється інформація, що надходить від рецепторів усього тіла. Черевний стовбур і спинний нерв іннервують м'язи. Чутливу функцію виконують переважно бічні нерви. У більшості вільноіснуючих нематод під кутикулою є добре розвинене нерве плетиво, яке іннервує чутливі щетинки. Паразитичні форми такого плетива позбавлені.

Органи чуття нематод, особливо вільноіснуючих форм, мають різноманітну будову. Кутикула цих червів не чутлива до будь-яких подразнень, тому в них немає вільних чутливих нервових закінчень у покривах. Усі чутливі закінчення пов'язані із спеціальними рецепторними утворами – щетинками,

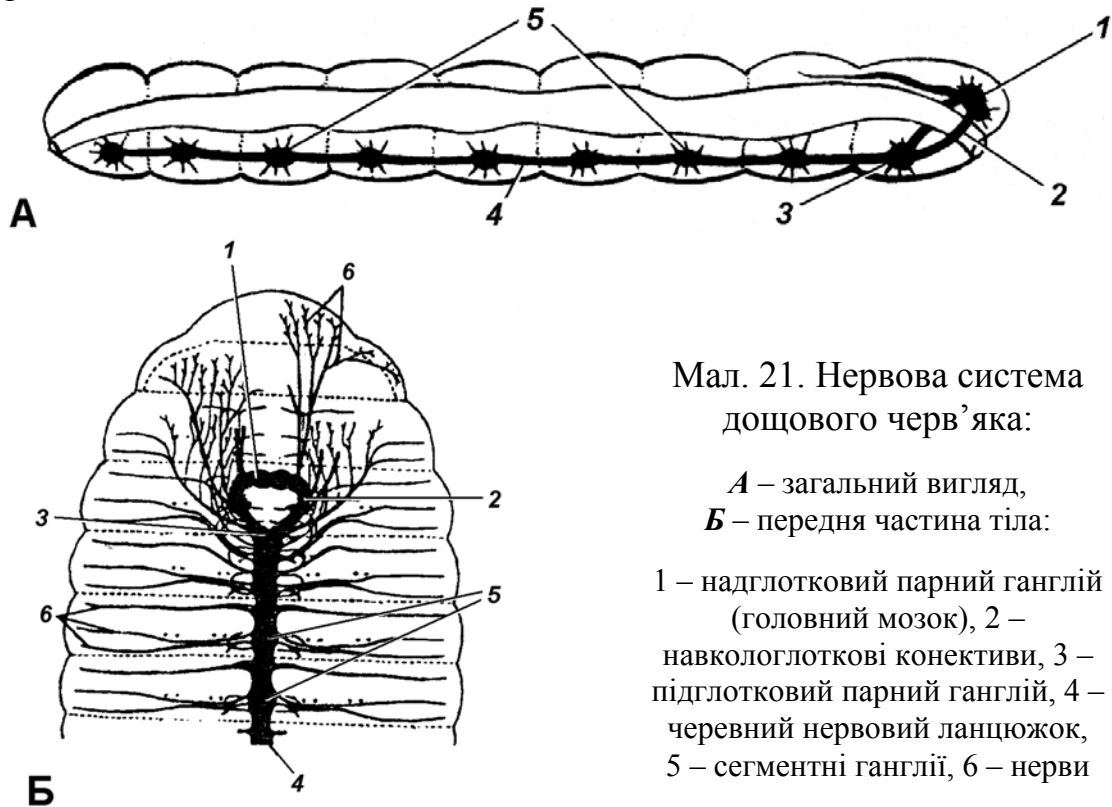
виростами, порами тощо. Найбільша кількість органів чуття міститься на головному кінці тіла нематоди.

У вільноіснуючих нематод органи чуття розташовані на всій поверхні тіла, але на передньому та задньому кінці їх більше. Це – переважно кутикулярні пори (хеморецептори) та щетинки або вирости (механо- та хеморецептори). Окремі види вільноіснуючих нематод на передньому кінці тіла мають примітивні світлочутливі вічка.

Паразитичні види нематод позбавлені більшості органів чуття.

2.1.5. Кільчасті черви

Нервова система кільчастих червів відзначається значною складністю порівняно з нервовою системою двох попередніх типів червів (мал. 21). Їх надглотковий парний ганглії ділиться на три відділи – передній (розвинений краще), середній та задній (останній наявний у вищих кільчастих червів). Він одержує та обробляє інформацію від органів чуття, розташованих на передньому кінці тіла, координує та інтегрує діяльність нервових центрів черевно-го нервового ланцюжка.



Мал. 21. Нервова система дощового черв'яка:

А – загальний вигляд,
Б – передня частина тіла:

1 – надглотковий парний ганглії (головний мозок), 2 – навкологлоткові конективи, 3 – підглотковий парний ганглії, 4 – черевний нервовий ланцюжок, 5 – сегментні ганглії, 6 – нерви

Таким чином, надглотковий парний ганглії кільчастих червів набуває особливого значення і його цілком слушно можна назвати головним мозком. Якщо у примітивних плоских червів (низка видів класу Війчасті черви) головні ганглії є лише релейними (передавальними) структурами чуттєвої інформації, а у більшості тварин цього типу також здійснюють збуджувальний чи гальмівний вплив на вузли черевних ланцюжків, то у кільчастих червів вони трансформують інформацію, що надходить, перш ніж її спрямувати до виконавчого органа.

Крім того, головний мозок кільчастих червів здатен генерувати власні нервові імпульси, які забезпечують активність периферійних структур, наприклад, тонус м'язів.

Від головного мозку відходять навкологлоткові конективи, що огинають глотку і з'єднуються під нею з парою черевних нервових ланцюжків, які тягнуться вздовж усього тіла.

У примітивних кільчастих червів у складі черевних стовбурів є нервові клітини, ганглії ж відсутні або ледве помітні. При цьому черевні стовбури широко розставлені, а їх ганглії, якщо є, з'єднані поперечними комісурами. Але у більшості видів кільчастих червів меридіальні ланцюжки зближені, парні ганглії злиті, у результаті чого формується парний черевний нервовий ланцюжок.

Від кожного ганглія черевного нервового ланцюжка відходять нерви, що іннервують мускулатуру шкірно-м'язового мішка, параподії (органи руху) та органи чуття (наприклад, дотику) в межах відповідного сегмента.

У кільчастих червів, як вільноіснуючих тварин, добре розвинені органи чуття. Вони представлені багатьма рецепторами в шкірі та спеціалізованими органами.

Органи дотику та хімічного чуття представлені виростами, антенами, щетинками, ямками. Численні види класу Багатощетинкові мають також парні органи рівноваги. Майже всі кільчасті черви мають органи світлосприймання різної будови. Очі у вигляді бокалоподібних заглиблень шкіри здатні сприймати лише інтенсивність освітлення. Деякі хижі види (клас Багатощетинкові) мають справжні очі – замкнені міхурці з кристаликом, сітківкою та склоподібним тілом. Такі очі здатні до акомодатії і дають змогу тварині розглядати предмети на різних відстанях.

У малощетинкових кільчастих червів, до яких належить добре відомий дощовий черв'як, органи чуття розвинені слабо. Очі відсутні, але чутливість до світла виявляється. У шкірному епітелії їхнього тіла розкидані поодинокі клітини або групи світлочутливих клітин. Особливо багато їх на передньому кінцевому сегменті.

Завдяки більш високому рівню організації нервової та сенсорної систем кільчасті черви характеризуються значною активністю й ускладненням поведінки порівняно з плоскими червами та первиннопорожнинними.

У малощетинкових кільчаків, як і у плоских червів, можна сформувати захисний умовний сумаційний рефлекс на негативний подразник.

Багатощетинкові кільчасті черви мають досконалішу організацію нервової системи та органів чуттів, ніж малощетинкові, внаслідок чого вони здатні до формування харчових умовних рефлексів на світло і вібрацію. Цим реакціям притаманні основні властивості справжніх умовних рефлексів: зростання кількості позитивних відповідей до 80-100%, тривале їх збереження, згасання, коли немає підкріплення, довільне їх відновлення. Високий рівень умовнорефлекторної діяльності пов'язується з наявністю в їх головному мозку спеціального асоціативного центру – пари грибоподібних тіл.

ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Поясніть сучасні уявлення про нейрофункції у найпростіших.
2. Охарактеризуйте особливості будови та функціонування дифузної нервової системи на прикладі гідри та сцифоїдної медузи.
3. Поясніть відмінності у будові дифузної та гангліонарної нервової системи.
4. Дайте визначення ганглія та гангліонарної нервової системи.
5. Розкрийте особливості будови центральної та периферійної нервової системи плоских червів на прикладі планарії.
6. Охарактеризуйте органи чуття та поведінку плоских червів.
7. Поясніть будову центральної нервової системи нематоди (тип Первинно-порожнинні).
8. Охарактеризуйте органи чуття вільноіснуючих та паразитуючих видів первиннопорожнинних у порівнянні.
9. Назвіть структурні елементи центральної нервової системи та органи чуття кільчастих червів, відсутні у інших типів червів.
10. Обґрунтуйте складність поведінки кільчастих червів та можливість формування у них справжніх умовних рефлексів.

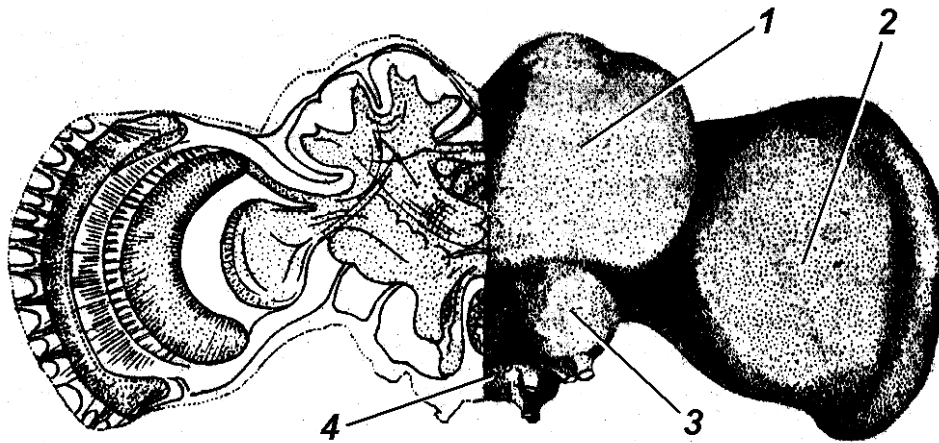
2.2. ВИЩІ БЕЗХРЕБЕТНІ

2.2.1. Членистоногі

Нервова система членистоногих організована так само, як і в кільчастих червів, і складається з надглоткового парного ганглія, або головного мозку, навкологлоткових конектив, підглоткового ганглія та черевного нервового ланцюжка.

Будова надглоткового ганглія дуже складна (мал. 22). Він має три відділи: передній, середній та задній мозок. Найскладнішу будову має передній мозок, до складу якого входять так звані грибоподібні тіла. На поверхні цих тіл є утвори на зразок кори великих півкуль головного мозку вищих хребетних. У суспільних комах (мурашки, терміти, бджоли) грибоподібні тіла є центрами складної інтегративної діяльності. Установлено певний зв'язок між їх розмірами (відносно всього мозку) і складністю поведінкових реакцій. Ці структури головного мозку відсутні у рівноногих раків (клас Вищі раки), у бабок (клас Комахи) їхній об'єм становить 2 - 9,6 %, у десятиногих раків (клас Вищі раки) – від 10 до 30%, а у робочих бджіл – 40 % розміру мозку.

Головний мозок членистоногих обробляє інформацію, що надходить до нього від органів чуттів і визначає поведінку тварин. Він також здійснює важливу гальмівну регуляцію рухових центрів, які містяться у гангліях черевного нервового ланцюжка.



Мал.22. Головний мозок робочої бджоли:

1 – грибоподібне тіло, 2 – зорова лопать,
3 – нюхова доля, 4 – підглотковий ганглії.

Важливою особливістю нервової системи членистоногих є так зване правило економії нейронів. Наприклад, у кожному черевному вузлі річкового рака міститься лише 500 нейронів, у підглотковому – 6000, надглотковому – 10000.

Принцип економії нейронів зумовлений малими розмірами тіла членистоногих, унаслідок чого навіть у головному мозку комах кількість нейронів не перевищує 1 млн., а найчастіше становить кілька десятків чи сотень тисяч. Учені вважають, що цього замало для забезпечення інтелектуальної діяльності та абстрактного мислення.

У черевному нервовому ланцюжку часто спостерігається концентрація гангліїв і утворення більш складних гангліїв. У деяких випадках усі ганглії зливаються в єдиний синганглії, як у краба або кімнатної мухи (див. далі).

Більшість членистоногих мають добре розвинені органи чуття (дотику, хімічного чуття, рівноваги, зору). Очі членистоногих бувають двох типів – прості та складні, або фасеткові. Фасеткове око являє собою пучок великої кількості, інколи кількох тисяч, простих вічок, що щільно прилягають один до одного. Воно дає об'ємне мозаїчне зображення предмета, а прості очі служать для розрізнення інтенсивності освітлення.

Тверда кутикула членистоногих нечутлива до подразнень, тому рецептори дотику та хімічного чуття у них розташовані на певних ділянках покриву, де кутикула тонка або має отвори. У членистоногих із тонкою кутикулою (гусінь) або в ділянках тонкого покриву інших членистоногих дотик здійснюється за допомогою чутливих нервових клітин із вільним закінченням під кутикулою, які сприймають будь-яке торкання чи деформацію кутикули.

На твердих ділянках покриву дотик сприймається за допомогою дотичних сенсил. Така сенсила має щетинку, рухомо зчленовану з кутикулою за

допомогою тонкої мембрани. Під щетинкою товщу кутикули пронизує канал, через який відросток чутливого нейрона контактує з основою щетинки. При найменшому дотику щетинка відхиляється, подразнюючи рецепторний нейрон. Дотичні сенсори розкидані по всьому тілу членистоногих, але найбільше їх на антенах, ногах, на межах сегментів тіла та члеників ніг.

За таким же функціональним принципом побудовані й сенсори нюху та смаку. Обов'язковим для них є наявність тоненьких пор у кутикулярній частині сенсори, через які можуть проходити молекули речовини, щоб контактувати з відростками чутливих нейронів.

Членистоногим властиві складні форми поведінки. У них формуються позитивні і негативні (гальмівні) умовні рефлексії, хоча ще не дуже міцні.

Тип Членистоногі ділиться на чотири підтипи, із яких найбільш розповсюдженими є: Ракоподібні, Хеліцерові та Трахейнодишні, нервова система та органи чуття яких різняться.

2.2.1.1. Ракоподібні

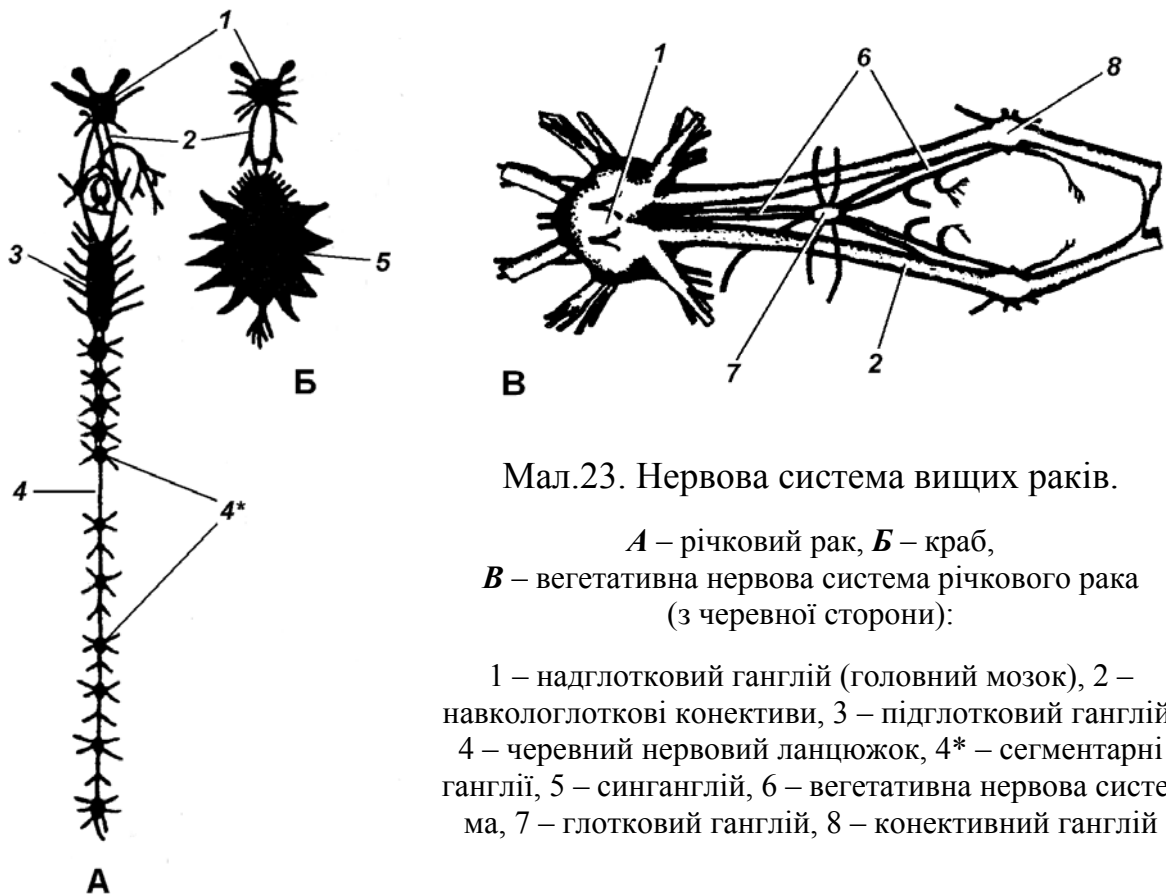
Нервова система ракоподібних складається з парного надглоткового ганглія, навкологлоткових конектив та пари черевних нервових ланцюжків з гангліями у кожному сегменті тіла.

Надглотковий ганглії (головний мозок) ділиться на три відділи: передній, середній та задній. Передній мозок іннервує очі, середній – антени, а задній – антени (мал. 23–А).

У примітивних ракоподібних, наприклад, у дафній (клас Зяброногі ракоподібні) черевні нервові ланцюжки широко розставлені, а парні ганглії сполучаються довгими подвійними комісурами. У більшості ракоподібних обидва ганглії одного сегмента зближені, комісура між ними не помітна, хоча конективи часто залишаються розділеними. У багатьох ракоподібних наявне повне злиття не лише парних гангліїв, а й конектив у один нервовий ланцюжок.

Крім того, відповідно до злиття окремих сегментів тіла спостерігається вкорочення черевного нервового ланцюжка і злиття гангліїв сусідніх сегментів. Так, у річкового рака (клас Вищі раки) ганглії, що іннервують щелепи та ногощелепи, утворюють великий підглотковий вузол (мал. 23–А), а у крабів (цей же клас) взагалі всі черевні ганглії зливаються в один – синганглії (мал. 23–Б).

Ганглії парного черевного нервового ланцюжка іннервують органи відповідного сегмента (рецептори, м'язи кінцівок тощо). У випадку їх злиття залишаються нерви, які з'єднують нервові центри синганглія з відповідними органами сегмента.



Мал.23. Нервова система вищих раків.

A – річковий рак, *Б* – краб,
B – вегетативна нервова система річкового рака
(з черевної сторони):

1 – надглотковий ганглії (головний мозок), 2 – навкологлоткові конективи, 3 – підглотковий ганглії, 4 – черевний нервовий ланцюжок, 4* – сегментарні ганглії, 5 – синганглії, 6 – вегетативна нервова система, 7 – глотковий ганглії, 8 – конективний ганглії

До складу нервової системи ракоподібних входять також скупчення нейросекреторних клітин, розташовані в гангліях головного мозку та черевного нервового ланцюжка. Роль нейросекретів у ракоподібних вивчена недостатньо.

У складі нервової системи ракоподібних, як і в інших членистоногих, структурно і функціонально виділяється вегетативна нервова система, яка іннервує внутрішні органи і регулює діяльність травної, дихальної, видільної, кровоносної систем, а також обмін речовин в організмі (мал. 23–В). Найкраще вивчено її передній (ротошлунковий) відділ. У річкового рака він складається з глоткового, шлункового гангліїв та пари гангліїв, що лежать на навкологлоткових конективах. Від цих гангліїв відходять нерви до внутрішніх органів.

Органи чуття у ракоподібних розвинені добре. Тверді ділянки кутикули їх, як і в інших членистоногих, нечутливі до подразнень, тому чуття дотику та хімічне чуття сприймається за допомогою сенсил. Кутикулярна частина сенсили має вигляд волосинки, щетинки, коротенького конуса або ямки. Дотичні сенсили розташовані здебільшого на антенулах, антенах та інших кінцівках. На антенулах у багатьох раків є органи хімічного чуття (смаку) у вигляді гребінця з особливих тонкостінних щетинок.

Органи рівноваги відомі тільки в деяких вищих раків. Так, у річкового рака в базальному членику антенул є особлива камера з піщинками, внутрішні стінки якої мають волосоподібні рецептори.

Органи зору в ракоподібних бувають двох типів. У багатьох із них є око, розташоване між основами антенул, яке складається з трьох-чотирьох злитих бокалоподібних вічок. У різних ракоподібних будова цього ока істотно відрізняється за кількістю вічок, клітинним складом вічка та наявністю в ньому кришталика. Вважається, що це око здатне реагувати лише на ступінь освітленості і предметів не розрізняє.

Більшість дорослих ракоподібних здатна розрізняти предмети за допомогою складних (фасеткових) очей, які характерні також і для інших членистоногих.

Ракоподібні здатні до утворення умовних рефлексів. Так, у крабів і річкових раків можна виробити харчові умовні рефлекси на світлові, дотикові, статокінетичні (положення тіла та кутове прискорення під час обертання) подразнення, а також згасальне та диференціувальне гальмування цих рефлексів.

2.2.1.2. Хеліцерові

Нервова система хеліцерових за будовою подібна до нервової системи інших членистоногих, але їх головний мозок позбавлений середнього відділу, який іннервує антени, наприклад, у комах.

Організацію нервової системи підтипу Хеліцерові доцільно розглядати на прикладі класу Павукоподібні, оскільки він за кількістю видів практично виповнює підтип.

Для багатьох павукоподібних характерний високий ступінь концентрації нервової системи, який залежить від скорочення довжини їхнього тіла та злиття сегментів. Головний мозок складається із двох відділів – переднього, що іннервує очі, та заднього, який регулює функціонування першої пари кінцівок – хеліцер.

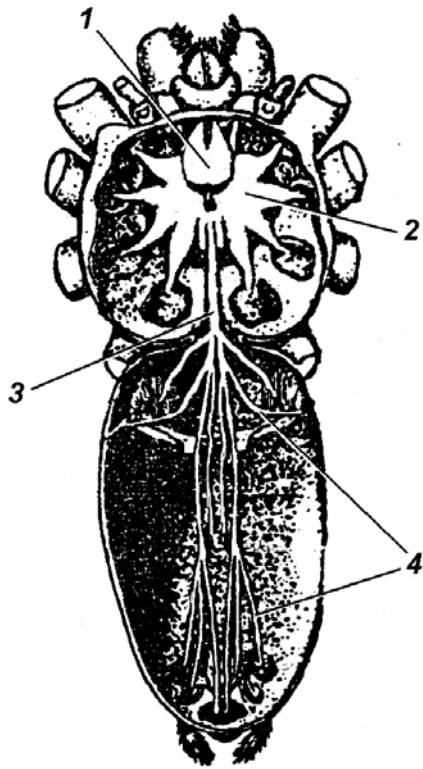
Найменше концентрована нервова система у скорпіонів. Вона складається з надглоткового та підглоткового гангліїв, що з'єднані короткими товстими конективами, та довгого черевного ланцюжка з сімома гангліями. Підглотковий ганглій іннервує кінцівки.

У павуків та деяких інших павукоподібних підглотковий ганглій і ганглії черевного ланцюжка зливаються в єдину гангліозну масу (мал. 24).

У окремих представників цього класу тварин (кліщі, косарика тощо) усі ганглії зливаються в єдиний синганглій, розміщений навколо стравоходу.

Павукоподібні мають різноманітні органи чуття: зору, механо- та хемо-рецепції.

Органи зору представлені простими очима, розташованими на верхній стороні головогрудей. Кількість їх у різних павукоподібних різна: у скорпіонів є пара серединних та дві-п'ять пар бічних; у павуків найчастіше вісім очей, розташованих двома дугами (чотири з них – серединні, інші дві пари – бічні). Серединні очі мають кришталик, склоподібне тіло та сітківку, бічні ж позбавлені склоподібного тіла.



Мал.24. Нервова система павука:

- 1 – надглотковий парний ганглії (головний мозок),
- 2 – навкологлотковий синганглії (навкологлоткові конективи, підглотковий ганглії, передня частина черевного нервового ланцюжка),
- 3 – черевний нервовий ланцюжок, 4 – нерви

Не зважаючи на досить складну будову очей, зір у павукоподібних обмежений: вони сприймають лише зміну інтенсивності світла й рух, і лише бродячі павуки, скорпіони та сольпуги своїми серединними очима здатні розрізняти контури предметів. Більше того, деякі види бродячих павуків мають очні м'язи, внаслідок чого здатні стежити за здобиччю, залишаючись нерухомими.

На тілі та кінцівках павукоподібних є численні, різні за будовою та функціями, сенсори з чутливими волосками. Серед них є механорецепторні сенсори, які сприймають найменші коливання повітря чи субстрату, а також різні за будовою хеморецепторні сенсори. Особливо багато нюхових та смакових сенсори на педипальпах (друга пара кінцівок).

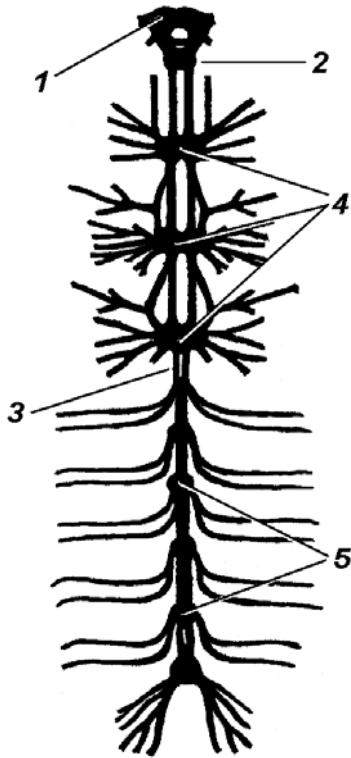
Для павукоподібних характерні так звані ліроподібні органи, розташовані на тулубі та кінцівках. Це мікроскопічні щілини в кутикулі, затягнуті тонкою мембраною, до якої підходить відросток чутливої клітини. Вважають, що це – механорецептори, які сприймають ступінь натягу кутикули.

2.2.1.3. Трахейнодишні

Підтип Трахейнодишні, а фактично один із його класів – Комахи, за кількістю видів у кілька разів перевищує усіх інших живих істот на нашій планеті.

Нервова система комах, порівняно з іншими членистоногими, має значно вищий рівень розвитку і спеціалізації.

Центральна нервова система комах, як і інших членистоногих, складається з парного надглоткового ганглія, або головного мозку, навкологлоткових конектив та черевного нервового ланцюжка. Перший ганглія ланцюжка – підглотковий – знаходиться, як і надглотковий, у голові, решта – в тулубі (мал. 25).



Мал. 25. Нервова система комах:

- 1 – надглотковий парний ганглія (головний мозок),
- 2 – підглотковий ганглія,
- 3 – черевний нервовий ланцюжок,
- 4 – грудні ганглія,
- 5 – черевні ганглія

Надглотковий ганглія (головний мозок) складається з трьох злитих разом парних гангліїв: переднього, середнього та заднього (мал. 26).

Передній мозок розвинений краще, ніж інші, й має досить складну будову. Більшу його частину займають зорові частки, безпосередньо пов'язані зі складними очима.

У передньому мозкові розрізняють кілька гангліозних центрів: передньомозковий міст, центральне тіло та особливі грибоподібні тіла. Серед них найкраще розвинена пара грибоподібних тіл – вищого асоціативного та координуючого центру нервової системи. Вони досягають найвищого розвитку в комах зі складними формами поведінки, особливо у перетинчастокрилих.

Середній мозок іннервує антени і містить парні нюхові центри.

Задній мозок бере участь у регуляції рухових функцій ротового апарату. З ним також пов'язана вегетативна (симпатична) нервова система.

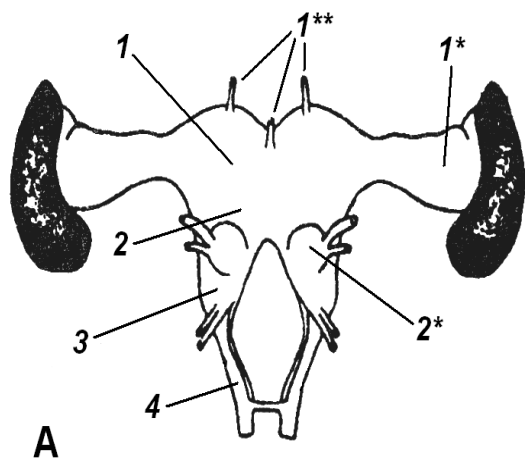
Підглотковий ганглія іннервує ротові органи та слинні залози.

Черевний нервовий ланцюжок у примітивних комах (прямокрилі, таргани) складається з трьох грудних і восьми черевних гангліїв. У інших комах черевних гангліїв менше, що пов'язано з концентрацією нервової системи.

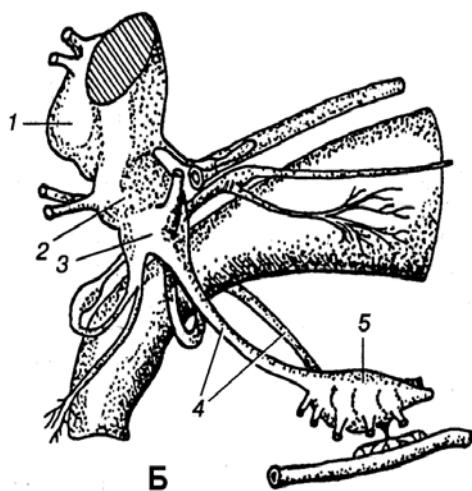
Зменшення кількості гангліїв досягається в результаті об'єднання як черевних, так і грудних гангліїв, і у вищих комах приводить до злиття всіх гангліїв у два-три або навіть один великий ганглія, наприклад, у вищих мух і жуків.

У комах добре розвинена вегетативна нервова система, яка поділяється на три відділи: ротошлунковий, черевний та хвостовий.

Ротошлунковий відділ складається з кількох самостійних гангліїв і нервів, але має зв'язки з мозком. Він іннервує серце й передню частину кишечника.



А



Б

Мал. 26. Головний мозок комах:

А – вигляд зверху,

Б – вигляд збоку:

1 – передній мозок,

1* – зорова частка,

1** – нерви простих вічок,

2 – середній мозок,

2* – нюхова частка середнього мозку,

3 – задній мозок.

4 – навкологлоткові конективи,

(сприймають дотик, вібрацію та звукові хвилі); терморецептори (реагують на зміну температури); гігрорецептори (реагують на вологу); хеморецептори (сприймають хімічні подразнення); фоторецептори (сприймають світлові подразнення). Є ще пропріоцептори, які сигналізують нервовій системі про положення, деформацію та зміщення окремих ділянок тіла.

Черевний відділ вегетативної нервової системи являє собою непарний нерв, який відходить від заднього мозку і тягнеться вздовж усього тіла паралельно до черевного нервового ланцюжка. Він регулює функції дихалець, трахей, м'язів, жирового тіла.

Хвостовий відділ вегетативної нервової системи складається з двох розгалужень непарного нерва, який виходить з останнього черевного ганглія. Він іннервує задню кишку та статеві органи.

Усі ганглії центральної нервової системи комах мають у своєму складі нейросекреторні клітини. Найбільше їх у передньому мозкові. Вони продукують гормони, які активізують діяльність ендокринної системи. Нейросекреторні клітини підглоткового ганглія продукують гормон ембріональної діапаузи.

Ганглії черевного нервового ланцюжка виділяють гормони, які регулюють процеси обміну речовин, у тому числі метаморфоз (перетворення), линяння тощо.

Органи чуття комах – надзвичайно складні та різноманітні, що визначається загальним високим рівнем організації та складною поведінкою комах, яка вимагає точної інформації про навколишній світ.

Комахи здатні сприймати різноманітні подразнення й мають такі рецептори: механорецептори

Структурно-функціональну основу чутливості комах становлять нерво-рецепторні утвори – сенсили. Вони або розкидані на різних частинах тіла, або зібрані у комплекси – органи чуття (очі, органи слуху тощо).

До механорецепторів належать дотикові сенсили, а також структури, що сприймають коливання субстрату, повітря, положення власного тіла тощо. Вони розкидані по всьому тілу, але найбільше їх на тих частинах тіла й придатків, які найчастіше контактують із оточуючими предметами (антенах, ногах, яйцекладі тощо).

Особливий різновид становлять вітрочутливі сенсили, розташовані найчастіше на голові та крилах. Вони сигналізують нервовим центрам про початок, інтенсивність, тривалість і напрямок повітряних струмів, які обдувають тіло комах під час польоту. У тарганів та цвіркунів такі сенсили містяться на кінцевих черевних придатках (церках) і сигналізують про швидке наближення до них будь-якого предмета, що спричиняє реакцію втечі.

Механорецептори, які реагують на зміщення сегментів тіла та рух його придатків, належать до пропріоцепторів. Вони представлені різноманітними органами та рецепторами. Одні з них розташовані в місцях контакту сегментів, члеників ніг, антен тощо і реагують на їх зміщення, інші – на кутикулі й реагують на її деформацію. Деякі механорецепторні сенсили (в антенах) чутливі до вібрації та звуків

Слух розвинений не в усіх комах. Найчастіше слухові органи мають ті з них, які самі здатні відтворювати звуки. Спеціалізовані органи слуху звуться тимпанальними органами. У саранових вони лежать із боків першого сегмента черевця, у коників та цвіркунів – на гомілках передніх ніг, у співочих цикад – в основі черевця, у денних метеликів – на здутій основі передніх крил, у совок – між грудьми та черевцем.

Терморецепторами комах є сенсили різних типів, розміщені на різних частинах тіла, в основному на антенах. Одні з них сприймають лише холод (зниження температури), інші – тепло (підвищення температури).

Гігрорецептори представлені сенсилами двох типів, розташованими на антенах. Одна й та сама сенсила може бути і терморецептором і гігрорецептором, якщо вона має відповідні чутливі клітини.

Хеморецепторні сенсили комах можна поділити на дві групи: нюхові, які сприймають молекули летючих речовин у дуже малих концентраціях, та смакові, що сприймають хімічне подразнення в контакті з речовиною.

Вони розташовані на різних придатках тіла: антенах, ротових кінцівках, лапках ніг, церках, яйцекладі.

Кохачі мають надзвичайно розвинений нюх, особливо на специфічні речовини, що їх приваблюють (атрактанти) або викликають відразу (репеленти). Серед атрактантів особливо важливе значення в житті комах мають харчові й статеві. Перші полегшують їм пошук їжі, другі, які виділяються самицями, допомагають самцям знаходити їх на великій відстані (близько 10 км) та при дуже малій концентрації речовини (до кількох молекул на 1 м³ повітря).

Органи зору комах представлені трьома типами очей: складними, або фасетковими, бічними та верхніми вічками. Фасеткові очі мають майже всі дорослі комах та личинки комах із неповним перетворенням. Вони розташовані з боків голови й тісно пов'язані з добре розвиненими зоровими частинами головного мозку.

Кوماхи мають кольоровий зір. Найдосконаліший він у бджолиних і денних метеликів. Проте в комах, на відміну від людини, видима частина спектра захоплює також ультрафіолетову зону, а довгохвильова зона коротша й закінчується на оранжево-червоному, не доходячи до червоного.

Кوماхи мають унікальну здатність до сприйняття поляризації світла. Денне світло поляризоване, проте людина не здатна сприймати поляризацію. Кوماхи, завдяки такій здатності, дістають змогу орієнтуватися на небі навіть тоді, коли воно затягнуте хмарами (астронавігація).

Бічні вічка трапляються в личинок комах із повним перетворенням, а також у дорослих особин деяких видів (бліх, самців червців). Ці вічка містяться з боків голови в кількості від одного до 30 з кожного боку. Вони мають різноманітну будову. При переході комах в дорослий стан замість бічних вічок розвиваються фасеткові очі.

Верхні вічка бувають у дорослих комах (як правило, у таких, які добре літають) та в личинок комах із неповним перетворенням. Найчастіше три таких вічка розташовані у вигляді трикутника на верхній поверхні голови. Вони іннервуються не від зорових часток мозку, як фасеткові та бічні, а від центральної частини переднього мозку. Верхні вічка не виконують функції органів зору, а беруть участь у зоровій орієнтації комах, особливо під час польоту.

Кوماхи характеризуються найскладнішими формами поведінки серед усіх безхребетних тварин. Це зумовлено кількома чинниками: високим рівнем розвитку головного мозку, здатного переробляти величезну кількість інформації, а також координувати складні рухи кінцівок; наявністю дуже складних органів чуття; членистістю кінцівок, що забезпечує високу рухливість тварин; високоспеціалізованими ротовими органами.

У основі поведінки комах лежать не лише інстинкти (складні комплекси безумовних рефлексів), а й численні умовні рефлекси. Наприклад, бджоли легко формують стійкий умовний рефлекс після 5-10 поєднань нюхового чи зорового подразника з поживою.

У них також виявлено всі види внутрішнього гальмування умовних рефлексів, за допомогою якого вони здійснюють тонкий аналіз біологічного значення різних подразнень та їх диференціювання.

Домінуючим у комах є інстинкт турботи про потомство. У межах класу можна знайти всі переходи від найпростіших до найскладніших його форм, властивих суспільним комахам.

У найпростіших випадках турбота про нащадків виявляється у відкладанні самицями яєць біля харчового субстрату для майбутніх личинок або просто в нього (більшість метеликів, мухи, жуки та ін.). Складнішою формою

є створення запасів поживи для потомства та будування тих чи інших спеціальних укриттів, де розвивається молодь.

Найбільше поширене це явище у перетинчастокрилих. Наприклад, самітні бджоли будують гнізда (в ґрунті, деревині або іншому субстраті) з низки комірок, причому в кожному з них кладуть запас нектару й пилку рослин, після чого ці комірки запечатують. Риючі оси запасують у нірках паралізованих ними комах та відкладають на них яйце. Личинка, що вийшла з яйця, поїдає живу, але нерухому жертву. Для того щоб паралізувати здобич, оса проколює своїм жалом її тіло й уражує ганглії червеного нервового ланцюжка. Більшість видів ос при цьому спеціалізується на пошуках певного виду здобичі: амофіли, як правило, паралізують гусінь совок та п'ядунів, сфекси – саранових та коників, церцеріси – деяких жуків тощо. Пошук, паралізація або умертвіння здобичі та всі наступні дії цих ос супроводжуються складною поведінкою.

Найскладніша поведінка у суспільних комах, які живуть великими сім'ями, – мурашок, термітів, деякі бджіл, ос та джмелів. Для цих комах характерний поліморфізм, тобто диференціювання особин сім'ї на кілька форм (каст): самицю, самців та робочих особин (заготівельників поживи, слуг самиці, доглядачів яєць та лялечок, прибиральників помешкання, воїнів тощо).

У суспільних комах форми поведінки, пов'язаної з турботою про нащадків, найбільш різноманітні. Це виявляється в постійному догляді за личинками, їх годівлі, охороні, а інколи й викраданні личинок з інших родин (у окремих видів мурашок).

Деякі види мурашок і термітів здатні вести особливе «господарство»: мурашки охороняють і навіть розводять попелиць, від яких одержують солодкі виділення; терміти й мурашки-листогризи вирощують у своїх помешканнях гриби, гіфами яких живляться.

Усі зазначені форми поведінки, як вважає більшість учених, не потребують навчання: це генетично закріплені інстинкти. Проте велику роль у поведінці комах, особливо суспільних, відіграють також умовні рефлексії. Вирішуючи за здобиччю, ці комахи здатні запам'ятовувати місцезнаходження джерела поживи, дорогу до нього й назад, до гнізда. Медоносних бджіл можна навчити прилітати на той чи інший кольоровий субстрат або намальовану на ньому фігуру. Навіть у таких комах-самітників, як таргани, можна виробити умовні рефлексії.

Велике значення для комах, навіть самітних, мають засоби спілкування, за допомогою яких відбувається обмін певною інформацією. Вони дуже різноманітні у різних комах. Це звукові сигнали, пахучі речовини, особливі біологічно активні речовини, які комахи охоче слизують, світлові спалахи, особлива форма поведінки, яку сприймають інші особини.

Частина комах за допомогою спеціальних органів здатна відтворювати звуки певних частот. У більшості з них (коніки, цвіркуни) це дві поверхні на передніх крилах, одна з яких пильчаста, а інша має виступ або ребро. Від тертя цих поверхонь виникає звук. У цих органах звуку розташовані в заглибленнях біля основи червця; це мембрана, яка швидко коливається під дією

спеціальних м'язів. Звуки цих комах часто сильні й мелодійні: деяких цикад у Давньому Римі тримали в клітках замість співочих птахів.

Дизкальця багатьох двокрилих під час роботи спричинюють звуки певної частоти, які сприймаються іншими особинами того самого виду. «Співають» переважно самці, які таким чином приваблюють самиць. Інколи (двокрилі, вовчки) звуки можуть утворювати обидві статі. Звуки комах певного виду можуть приваблювати їхніх ворогів. У Північній Америці самиці одного з видів мух приваблюються співом самців цикад, на яких і відкладають свої паразитуючі личинки. Дослідники записали спів цикади на магнітофон і ввімкнули його в природних умовах: за дві години біля нього зібралось кілька сотень самиць мухи, готових до відкладення личинок.

Відповідно до розвитку звукових органів у цих комах розвинені й органи слуху. Певні види комах пристосовані до сприйняття лише тих звуків, які мають для них біологічне значення й не реагують на «сторонні» звуки. За допомогою звукових сигналів забезпечується зустріч особин протилежної статі, підтримується репродуктивна ізоляція у близьких видів, регулюються внутрішньопопуляційні та родинні відносини.

Велике значення у спілкуванні комах мають особливі біологічно активні речовини – телергони, за допомогою яких здійснюється спілкування з особинами свого виду (гомотелергони, або феромони) або інших видів (гетеротелергони).

Розрізняють кілька груп гомотелергонів. Статеві гомотелергони виділяються самицями для приваблення самців. Найкраще їх вивчено у лускокрилих, самці яких можуть відчувати запах самиць на відстані в кілька кілометрів.

Інколи гомотелергони приваблюють особин обох статей, і внаслідок цього утворюються їх скупчення (гомотелергони агрегації). Наприклад, гомотелергон клопа шкідливої черепашки, який виділяється грудними залозами, спричиняє скупчення цих комах на кормових рослинах – злакових.

У робочих мурашок і термітів на кінці черевця є залоза, виділеннями якої мітиться шлях (слідові гомотелергони). Це полегшує повернення в гніздо, а також показує дорогу іншим особинам до поживи. Слідові гомотелергони мають вузьку видову специфічність: мурашки прямують по пахучих слідах лише свого виду, не повертаючи на сліди мурашок інших видів, які багаторазово перехрещуються з їхніми слідами.

Деякі види мурашок за допомогою слідових гомотелергонів не просто спонукають робочі особини рухатись уздовж них, а й передають інформацію про напрямок і кількість поживи, яка є в тому місці, куди веде слід. А бджоли залишають пахучу мітку на квітках, з яких збирають нектар, і це є додатковим орієнтиром для інших особин.

У загрозовій ситуації комаха виділяє гомотелергон тривоги. Реакція інших особин виду може бути різною: захист, збудження, мобілізація, уникнення небезпеки тощо. Ці реакції характерні переважно для суспільних комах.

У суспільних комах – термітів, мурашок, бджіл – велике значення мають гомотелергони стабільності структури сім'ї. Залози бджолої матки виділяють маслянисту речовину зі специфічним запахом, яка змащує тоненькою плівкою все її тіло. Це так звана маточкова речовина, яку робочі особини злизують або сприймають на запах; вона свідчить про наявність матки в сім'ї. Ця речовина гальмує розвиток яєчників у робочих особин. Постійне злизування цього телергону з тіла матки та розповсюдження його серед усіх бджіл у вулику – обов'язкова умова нормального існування бджолої сім'ї. Коли матка гине й, отже, припиняється виділення маточкової речовини, робочі особини вигодовують з личинок нових маток; у деяких із них самих навіть починають розвиватись яєчники. Запах маточкової речовини приваблює й самців під час розмноження. Те ж саме спостерігається у мурашок і термітів. Так у суспільних комах здійснюється саморегуляція співвідношення між кастами в колонії.

Деякі комахи виділяють речовини, що впливають на поведінку особин не свого, а інших видів (гетеротелергони). У видів жуків, які мешкають у мурашниках, є залози, які продукують речовини, що надзвичайно приваблюють мурашок. Коли такий жук потрапляє до мурашника, то мурашки весь час облизують його, дбають про нащадків жука й навіть згодовують їм свої яйця. Поведінка мурашок під наркотичним впливом виділюваної жуком речовини змінюється. Вони занедбують мурашник, не годують нормально личинок, з яких в результаті замість самиць і самців виходять недорозвинені особини, нездатні до розмноження. Такий мурашник згодом гине.

Найскладнішою формою передавання інформації у комах можна вважати високоспеціалізовані рухові реакції – «танці». Відомо, що бджола-розвідниця, повернувшись у вулик, починає танцювати на стільнику, описуючи при цьому певні фігури. За допомогою танців вона передає іншим бджолам інформацію про напрямок, відстань до місця поживи й навіть про її кількість. Бджоли, сприймаючи ці сигнали, легко знаходять у природі джерело поживи.

Багато видів комах здатні в певних ситуаціях застосовувати речовини, спрямовані проти інших істот. Найчастіше це засоби хімічного захисту від ворогів, іноді – нападу на здобич. Наприклад, самиці жалячих перетинчатокрылих (оси, бджоли, джмелі, деякі мурашки) мають знаряддя захисту – жало.

Це видозмінений яйцеклад, зв'язаний з отруйною залозою. Їхня отрута небезпечна й для людини: 3-4 уколи великої оси – шершня можуть спричинити смерть, особливо людей, які страждають алергією на отруту перетинчатокрылих. У деяких видів мурашок жало редуковане, і вони вибризкують свою отруту на нападника або прокушують його покриви жувальцями, а потім упорскують отруту в ранку.

Риючі оси, про яких уже згадувалося, паралізують інших членистоногих уколом жала в ганглії нервової системи, а потім відкладають на жертві яйця.

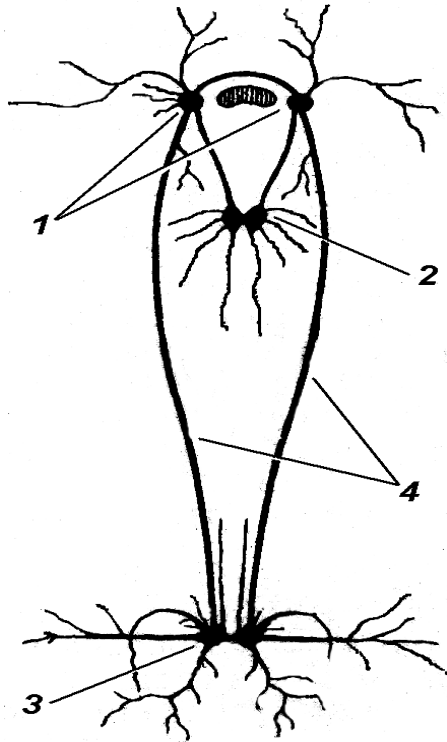
Протягом останніх 30 років ХХ століття в експериментах із термітами (суспільні комахи) були виявлені так звані морфічні поля, які забезпечують життєздатність термітника. Припускається, що визначальну роль у генеруванні такого поля відіграє цариця термітника.

2.2.2. Молюски

Нервова система молюсків має різноманітні ступені складності. У примітивних форм вона майже не має гангліїв і складається з навкологлоткового нервового кільця і пов'язаних із ним двох пар нервових стовбурів, з'єднаних між собою поперечними комісурами. У більшості видів молюсків (класи Двостулкові та Червоногі) на стовбурах є кілька парних гангліїв. Така нервова система називається розкидано-вузловою.

Тип Молюски ділиться на 7 класів, але абсолютно домінуючими серед них за кількістю видів є двостулкові та червоногі.

Нервова система двостулкових молюсків складається з трьох пар нервових гангліїв: головних, ногових і тулубних, з'єднаних між собою конективами і комісурами (мал. 27).



Мал. 27. Нервова система беззубки (клас Двостулкові):

- 1 – головні нервові ганглії (головний мозок),
- 2 – ногові ганглії,
- 3 – тулубні ганглії,
- 4 – бічні нерви

Головні ганглії розташовані в передньому кінці тіла. Вони іннервують ротові лопаті, передні м'язи-замикачі та передню частину мантиї. Ганглії ноги з'єднуються з головними гангліями за допомогою двох довгих конектив. Вони зближені між собою і зв'язані короткою комісурою. Під заднім м'язом-замикачем знаходиться пара тісно зближених тулубних гангліїв, які іннервують задню частину мантиї, задні м'язи-замикачі, зябра та внутрішні органи. Довгими конективами вони з'єднані з головними, а в деяких видів і з ноговими гангліями.

Відсутність голови, спрощення ротового апарату і малорухливий спосіб життя двостулкових зумовили слабкий розвиток у них органів чуття. Во-

ни позбавлені очей та головних щупалець. Проте у деяких видів формуються вторинні органи зору, які мають різну будову – від очних ямок до відносно складних очей із кристаликом та сітківкою, як наприклад, очі морського гребінця, розташовані на краях мантиї.

Органи дотику представлені чутливими клітинами, розкиданими по всій поверхні тіла, але найбільше їх на ротових лопатях, нозі, краях сифонів та мантиї.

Органи хеморецепції розташовані на нозі, на складках мантиї, біля зябер та сифонів. Вони контролюють якість води, яка надходить до мантийної порожнини.

Органи рівноваги у більшості двостулкових містяться в нозі, іноді – на спинній стороні тіла. Здебільшого їх два. Це пухирці, стінки яких складаються з чутливого епітелію, а всередині, у рідині, що їх заповнює, міститься одна масивна або численні дрібні піщинки.

Нервова система в різних груп червононогих молюсків має різну будову.

У нижчих форм гангліїв або немає, або вони слабо виражені, і нервова система складається зі стовбурів, на яких рівномірно розташовані нервові клітини.

У більшості червононогих молюсків замість стовбурів утворюються парні ганглії на зразок двостулкових. При цьому в голові над глоткою розташовані головні ганглії, з'єднані між собою комісурою. У передній частині ноги лежать ногові ганглії, з'єднані між собою під глоткою комісурою, а з головними гангліями – конективами. Від головних гангліїв відходять довгі стовбури (конективи) з трьома парами тулубних гангліїв. Крім названих, є ще додаткові ганглії, які іннервують окремі органи, наприклад, глотку.

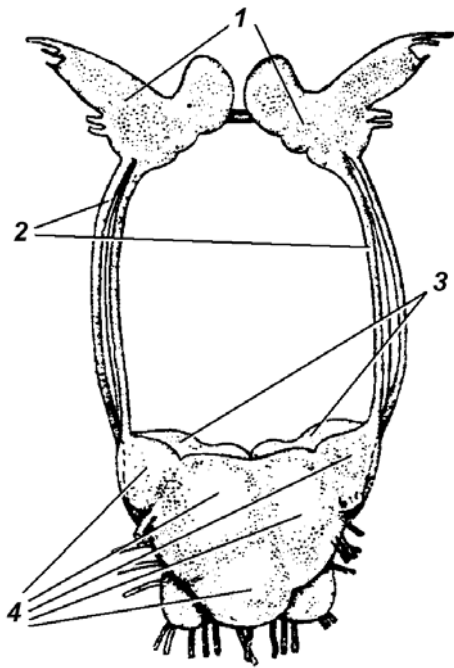
У вищих червононогих усі ганглії концентруються навколо глотки. Так, у виноградного слимака центральна нервова система складається з кільця, яке оточує стравохід (мал. 28), головних гангліїв над стравоходом та семи тісно зближених гангліїв під ним: пари ногових та п'яти тулубних. Від цих відходять довгі нерви до різних частин тіла. Крім центральної нервової системи, у шкірі ноги та в стінках внутрішніх органів червононогих знаходиться периферійне нервове плетиво.

До складу центральної нервової системи червононогих входять також нейросекреторні клітини, які виділяють гормони. Вони розташовані в різних гангліях, але найбільше їх у головному ганглії.

Червононогі мають різноманітні, добре розвинені органи чуття.

Дотикові рецептори зосереджені переважно на щупальцях, бічних губах, краях мантиї, меншою мірою – на ділянках шкіри, які не прикриті черепашкою.

Органи хімічного чуття розташовані в мантийній порожнині (у молюсків, що дихають легенями, відсутні), на губних та передніх головних щупальцях. Спеціальними дослідженнями доведено, що хімічне чуття має також шкіра входу до мантийної порожнини, шкіра голови та ноги.



Мал. 28. Нервова система виноградного слимака (клас Черевоногі):

- 1 – головні ганглії (головний мозок),
- 2 – бічні нерви (три пари),
- 3 – ногові ганглії,
- 4 – тулубні ганглії

приблизно з $168 \cdot 10^6$ нейронів. Такий мозок має навіть сіру та білу речовини і нагадує головний мозок ссавців.

Восьминоги мають досконалий зоровий аналізатор з оком, яке будовою подібне до ока ссавців, унаслідок чого здатні сприймати складні зорові образи навколишнього середовища.

Головоногим притаманні складні форми поведінки. Перш за все вони виявляються в реакціях при нападі на здобич та втечі від ворогів. Не менш складна поведінка супроводить запліднення, відкладання та охорону (у восьминогів) самицями яєць.

Вони стережуть свої яйця, захищають їх від ворогів та попадання на них сміття, поливають свіжою водою. Деякі види формують своєрідні виводкові сумки зі сплетених разом щупалець; протягом усього періоду виношування яєць вони не їдять.

У головоногих молюсків можна сформувати різноманітні складні умовні рефлекси: наявні, слідові та комплексні. Їм притаманні всі види внутрішнього гальмування умовних рефлексів. Головоногі здатні до зміни сигнального значення умовних подразників. Вони мають пам'ять і легко навчаються.

Усі черевоногі мають органи рівноваги, які за будовою нагадують такі ж органи двостулкових.

Органами зору черевоногих є пара очей, розташованих на голові біля основи або на кінчиках задньої пари щупалець. Будова очей різноманітна. У малорухливих видів очі найпримітивніші серед черевоногих. Це – заглибина, дно якої вистелене світлочутливими клітинами. Значно складнішу будову має око виноградного слимака. Воно має всі структурні елементи очного яблука – кришталік, склоподібне тіло та сітківку.

Хоча головоногі молюски за кількістю видів малочисельні (всього 650) порівняно з двостулковими та черевоногими (20 тис. та 90 тис. видів відповідно), доцільно і їм приділити увагу, оскільки майже всі вони мають головний мозок, найкраще розвинений серед безхребетних тварин.

Надглоткові ганглії у цих тварин значно збільшені та разом із підглотковими утворюють складний спеціалізований мозок, який, наприклад, у восьминога складається

Усе це свідчить про високу гнучкість процесів збудження і гальмування, а також рівень аналітико-синтетичної діяльності їхнього головного мозку.

Вчені використовують головоногих як модельні об'єкти досліджень. Так, на кальмарах нейрофізіологи вивчають механізми проведення нервових імпульсів. Психологи цікавляться головоногими як безхребетними з високо-розвиненою психікою і називають їх приматами моря.

Щодо показників, які характеризують рівень розвитку вищої нервової діяльності безхребетних тварин, то швидкість утворення і стійкість умовних рефлексів визначаються переважно рівнем біологічної адекватності (відповідності) та значущості умовного подразника для певного виду тварин, а не ступенем розвитку їхньої центральної нервової системи. Швидкість вироблення простих умовних рефлексів на адекватні та біологічно значущі умовні подразники є приблизно однаковою в усіх безхребетних тварин.

ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Поясніть, у чому полягає структурна та функціональна складність головного мозку членистоногих, особливо суспільних комах?
2. Розкрийте особливості будови органів чуття членистоногих у зв'язку з характером будови їх тіла та життєдіяльності.
3. Охарактеризуйте найважливіші структурно-функціональні особливості нервової системи ракоподібних на відміну від червів.
4. Обґрунтуйте анатомію нервової системи павуків у зв'язку з особливостями будови їх тіла.
5. Розкрийте функціональні особливості відділів головного мозку комах.
6. Охарактеризуйте засоби спілкування комах, у тому числі суспільних.
7. Поясніть роль умовних рефлексів у життєдіяльності комах.
8. Визначте характерні властивості нервової системи розкидановузлового типу та особливості її будови у різних класів молюсків.
9. Охарактеризуйте органи чуття та поведінку молюсків.

РОЗДІЛ 3. НЕРВОВА СИСТЕМА, РЕЦЕПЦІЯ ТА ПОВЕДІНКА ХРЕБЕТНИХ ТВАРИН

3.1. ХОРДОВІ

3.1.1. Загальна характеристика нервової системи хордових

У попередніх темах були описані особливості будови та функції центральної нервової системи та органи чуттів основних типів безхребетних тварин. Тепер переходимо до тварин типу Хордові, який поділяється на три підтипи: Безчерепні, Оболонники та Хребетні.

Центральна нервова система у хордових представлена нервовою трубкою, яка знаходиться на спинному боці тіла, і має порожнину. У хребетних нервова трубка диференціюється на головний та спинний мозок. Кількість нервових клітин головного мозку величезна і неоднакова у представників різних класів (у ссавців, наприклад, їх більше мільярда).

Разом із рецепторами та нервами вони накопичують, переробляють і передають інформацію про стан організму і навколишнього середовища, формують і спрямовують команди, за якими здійснюються реакції – відповіді організму.

Високий рівень розвитку головного мозку і здатність до утворення умовних рефлексів забезпечують досить широку можливість пристосування цих тварин до мінливого навколишнього середовища.

3.1.2. Безчерепні та оболонники

До підтипу Безчерепні належать найбільш примітивні хордові тварини, у яких хорда (спинна струна) зберігається протягом усього життя і виконує функцію осевого скелета. Цей підтип малочисельний і об'єднує всього 30 видів ланцетників.

Центральна нервова система ланцетника примітивна і являє собою трубку з внутрішньою порожниною. На спинному боці її краї не зростаються, і порожнина має вигляд щілини. Передня частина трубки утворює розширення – зачаток шлуночка головного мозку, на дні якого знаходиться утвір, що виконує функції гіпофіза хребетних тварин. У середньому відділі мозкової трубки розташована рефлекторна дуга, через яку відбувається сприймання, перетворення і передавання інформації.

Периферійна нервова система ланцетника має відносно складну будову. Від переднього кінця мозкової трубки відходять дві пари головних нервів, від інших частин – ряд спинномозкових. Ці нерви бувають змішаними, які виконують чутливу та рухову функції (спинні), і руховими (черевні).

Органи чуття у ланцетників примітивні, що пов'язано з малорухливим способом життя. Вздовж нервової трубки розташовані світлочутливі органи. Світлові промені проникають до них крізь напівпрозорі тканини тіла. За будовою ці органи нагадують примітивні очка деяких плоских червів.

На спинному боці передньої частини тіла є нюхова ямка. Навколоротові щупальця виконують дотикову функцію. Крім того, по всьому тілу в епідермісі розкидані чутливі дотикові клітини.

Ланцетники давно привертають увагу дослідників нейрофізіологічних процесів у хордових. Вони здатні до формування дуже нестабільних та слабких сумаційних умовних рефлексів.

Варто також, для порівняння, ознайомитися з будовою та функціями нервової системи оболонників, яка відзначається значним регресом серед хордових. Нервова система цих тварин представлена всього лише одним ганглієм, від якого відходять по спинному боці тіла нерви до ротового отвору. Органів чуттів, за винятком щупалець, що виконують функцію рецепторів дотику, немає.

3.1.3. Хребетні тварини

Особливості структурно-функціональної організації нервової системи безхребетних тварин показують, що при ускладненні відбувається все більша концентрація її елементів та заглиблення їх усередину тіла. Нервова система хордових і зокрема хребетних тварин має зовсім інший принцип організації – не ланцюговий чи стовбурний, а трубчастий.

У процесі ембріонального розвитку вона закладається єдиним зачатком у вигляді чутливої пластинки. Ця пластинка швидко перетворюється на нервову трубку, з якої формуються такі нервові підсистеми: центральна (головний та спинний мозок), периферійна (нерви, які відходять від головного та спинного мозку, периферійні нервові вузли, периферійне нервове плетиво), симпатична та парасимпатична (два великі нерва, які розташовані з боків хребта і мають численні нервові ганглії).

Головний мозок на ранніх стадіях ембріонального розвитку формується у вигляді потовщення переднього відділу нервової трубки, з якого пізніше розвивається три міхури, розташовані один за одним.

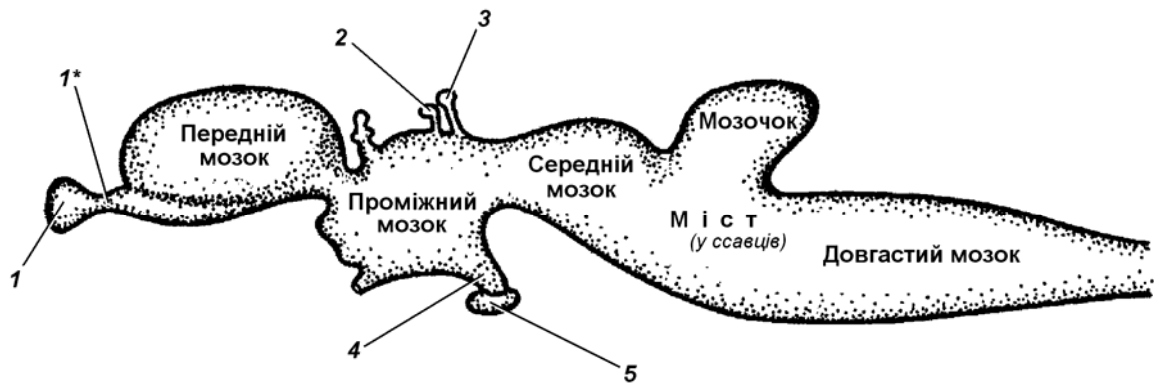
Перший міхур поділяється за допомогою поперечної перетяжки на дві частини. Передня утворює передній мозок. Задня частина дає проміжний мозок. З другого первинного мозкового міхура утворюється середній мозок. У результаті витягування покриву третього первинного мозкового міхура виникає мозочок, а під ним розміщується довгастий мозок. Так утворюється п'ять відділів головного мозку (мал. 29).

Передній мозок складається з двох півкуль, майже однакових за будовою. Далі, у напрямку до спинного мозку, між півкулями знаходиться проміжний мозок.

Частина головного мозку між проміжним і спинним мозком називається стовбуром мозку, який складається з середнього мозку, мозочка (у ссавців – моста і мозочка) та довгастого мозку, який переходить у спинний мозок.

Головний мозок знаходиться у черепній порожнині. Від нього відходять 10-12 пар черепно-мозкових нервів, які іннервують органи та тканини, розташовані в голові.

Півкулі переднього мозку складаються з білої речовини, вкритої зверху корою (сірою речовиною). Сіра речовина – це тіла нейронів, а біла – маса аксонів. У товщі білої речовини півкуль розташовані базальні (основні) ядра, які являють собою нервові ганглії. Передній мозок продовжується у два симетричних виступи, від яких відходять нюхові нерви (перша пара головних нервів). Основними функціями переднього мозку є зв'язок із зовнішнім середовищем через органи чуття, координація функцій всієї нервової системи та вища нервова діяльність.



Мал. 29. Схематична будова головного мозку хребетних:

1 – нюхова цибулина, 1* – нюховий тракт,
2 – тим'яний орган, 3 – епіфіз, 4 – лійка, 5 – гіпофіз

Від дна проміжного мозку починається друга пара головних нервів – зорові. На покриві проміжного мозку формуються два виступи, розміщені на ніжках: передній з них – тим'яний орган, задній – епіфіз, або шишкоподібна залоза. Ці органи у різних груп тварин виконують різну функцію. Так, у круглоротих вони світлочутливі; у вищих хребетних тим'яний орган залишається тільки у плазунів у вигляді тим'яного ока, а епіфіз функціонує як залоза внутрішньої секреції.

Від дна проміжного мозку відходить непарний виступ – лійка, до якої прикріплюється гіпофіз. Передній відділ гіпофіза утворюється з епітелію ротової порожнини, задній – з мозкової речовини. Проміжний мозок має досить складну будову і виконує три основні функції: координація функцій вегетативної нервової системи, емоційне забарвлення усіх функцій головного мозку та виділення специфічних нейрогормонів.

На покриві середнього мозку формується парне здуття – зорові долі.

Основну масу стовбура головного мозку становлять нервові шляхи, що сполучають головний і спинний мозок, а також значна кількість скупчень нейронів, що утворюють його ядра, зокрема ядра черепно-мозкових нервів. У стовбурі головного мозку розміщена так звана ретикулярна формація (сітчастий утвір) – мережа величезної кількості нейронів. Ретикулярна формація справляє на нервові центри головного та спинного мозку стимулюючий або гальмівний вплив.

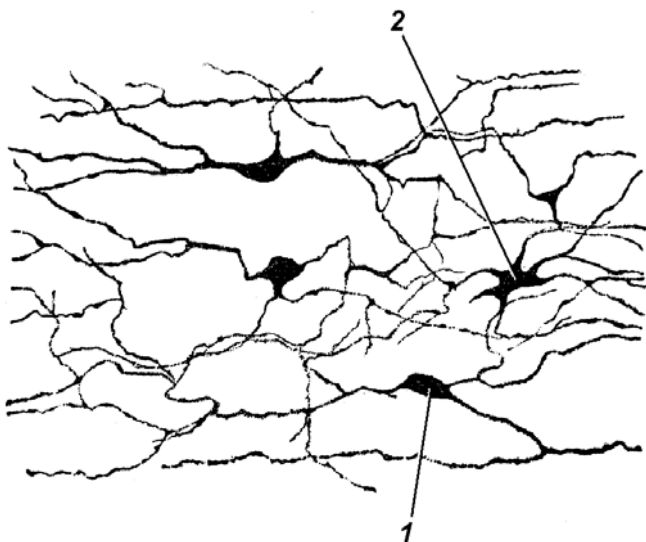
У головному мозку розрізняють також лімбічну систему – комплекс взаємопов'язаних (анатомічно і функціонально) структур переднього, проміжного та середнього мозку. Основною функцією лімбічної системи є модуляція чутливої, емоційної, рухової та гомеостатичної систем організму.

Довгастий мозок та задня частина середнього мозку за будовою досить схожа на передню частину спинного мозку, особливо в нижчих хребетних. У вищих хребетних сіра речовина тут представлена окремими ядрами черепно-мозкових нервів.

Разом з удосконаленням головного мозку відбувається формування його порожнин – шлуночків. Шлуночок переднього мозку в нижчих хребетних представлений однією загальною порожниною, а у вищих поділяється перегородкою на дві порожнини. Порожнина проміжного мозку є третім шлуночком, порожнина середнього називається сильвієвим водопроводом, порожнина довгастого – четвертим шлуночком, або ромбоподібною ямкою.

Спинний мозок знаходиться у спинномозковому каналі. Сіра речовина спинного мозку оточує спинномозковий канал. Вона містить нервові центри вегетативної нервової системи, які через спинномозкові нерви рефлекторно регулюють діяльність внутрішніх органів. Крім того, вони забезпечують рефлекторні скорочення скелетної мускулатури. Біла речовина, яка оточує сіру речовину, виконує різноманітні провідні функції.

Периферійна нервова система в процесі ембріогенезу утворюється пізніше внаслідок росту аксонів та формування з них кінцевих нервових розгалужень. Вузли периферійної нервової системи комплектуються нейронами, які мігрують із центральної нервової системи. Периферійне нервове плетиво нагадує дифузну нервову систему кишковопорожнинних і пронизує всі тканини організму (мал. 30).



Мал. 30. Периферійне нервове плетиво м'язової оболонки кишки кішки:

1 – веретеноподібний нейрон,
2 – зірчастий нейрон

Нервова система хребетних тварин координує функції всіх органів і систем, забезпечує ефективне пристосування організму до зовнішнього середовища, формує його цілеспрямовану поведінку. Всі ці функції здійснюються (переважно рефлекторно) відповідними нервовими центрами, які сприймають, аналізують, трансформують, зберігають і передають інформацію.

У хребетних тварин досить складні органи чуттів, особливо зору, слуху, рівноваги.

Найпростіше побудовані епідермальні органи механорецепції, представлені вільними закінченнями нервів. Вони розміщені на поверхні шкіри, на слизовій оболонці кишечника та інших органів. Крім них, є так звані дотикові тільця, зібрані у групи. У первинноводних розвиваються спеціалізовані шкірні органи чуттів – органи бічної лінії, які сприймають коливання води, в результаті чого тварина відчуває як швидкість, так і напрям течії води, а також положення предмета, що змінює напрям течії води. Це допомагає тваринам орієнтуватися у водному просторі.

Хребетні мають досконало побудований орган зору. Формується він у вигляді парних здуттів бокових стінок проміжного мозку, які в процесі дальшого розвитку сплющуються, а потім вгинаються всередину, утворюючи двошаровий очний бокал, або очне яблуко. Очне яблуко має три оболонки, внутрішня з яких є світлочутливою сітківкою, а також склоподібне тіло та кришталік.

Крім цього, у нижчих хребетних формується непарний світлочутливий орган – тім'яне око, яке особливо розвинене в плазунів. Ембріональний розвиток його нагадує розвиток парних органів зору.

Органи слуху хребетних ембріонально виникають у вигляді парного вгинання ектодерми з боків голови. При заглибленні внутрішня частина їх розширюється, а зовнішня звужується. Орган слуху в сформованому вигляді складається з трьох відділів: зовнішнього, середнього та внутрішнього вуха. Зовнішнє вухо наявне лише у птахів (зовнішній слуховий прохід) та ссавців (зовнішній слуховий прохід та вушна раковина). Середнє вухо (у риб відсутнє) складається з барабанної перетинки, барабанної порожнини та слухових кісточок. Внутрішнє вухо хребетних, або перетинчастий лабіринт, має досить складну будову. Воно містить звукорецепторну частину (завитку) та орган рівноваги (овальний мішечок з півколовими каналами). Внутрішня порожнина перетинчастого лабіринту заповнена спеціальною рідиною, в якій у завислому стані містяться численні кришталіки вуглекислого вапна. Будь-яка зміна положення тіла, а також звукові хвилі зумовлюють рух кришталіків, у результаті чого подразнення від чутливих клітин лабіринту передається до закінчень слухового нерва.

Органи нюху в усіх хребетних, за винятком круглоротих, парні. Вони представлені так званими нюховими капсулами, з'єднаними із зовнішнім середовищем за допомогою ніздрів. У тварин, що дихають зябрами, капсули закінчуються сліпо, а у тих, які дихають легенями, – з'єднуються з ротоглотковою порожниною внутрішніми ніздрями – хоанами і виконують також функцію дихальних шляхів.

Органи смаку містяться на язиці та стінках ротової порожнини.

Значний розвиток головного мозку та органів чуття хребетних забезпечує вищу нервову діяльність, що є основою пристосувальної поведінки. Поведінка тварин являє собою складний комплекс природжених і набутих рефлексів. Важливим елементом поведінки хребетних є сигналізація.

Передаються сигнали в результаті спілкування, що є однією з форм зв'язку тварин з навколишнім середовищем. Умовні рефлекси у хребетних, особливо у вищих, утворюються швидко, причому в тварин, які ведуть груповий спосіб життя, вони формуються у 2-3 рази швидше. Обмін інформацією у хребетних, зокрема у вищих, досить розвинений.

Підтип Хребетні ділиться на три надкласи: Безщелепні, або Непарноніздряні, Риби та Четвероногі, або Наземні хребетні.

3.1.3.1. Безщелепні

Головний мозок безщелепних (міноги, міксини) має п'ять відділів (передній, проміжний, середній, довгастий та мозочок), але вони порівняно малі, зокрема передній мозок. Усі відділи розташовані в одній площині. Покрив мозку складається з епітелію, в якому немає нервових клітин. У проміжного мозку розрізняються тім'яне око, епіфіз та лійка, до якої прикріплений слабо розвинений гіпофіз. Черепно-мозкових нервів 10 пар.

Спинний мозок має вигляд сплющеного стрічкоподібного тіла, від якого відходять спинномозкові нерви.

Органи чуттів мають просту будову. Орган нюху непарний, хоч нюхові нерви парні. Орган слуху складається з внутрішнього вуха, в якому лише два півколових канали. Зоровими рецепторами є світлочутливі клітини шкіри, за допомогою яких тварина розрізняє світло і темряву. Більш досконалим органом є тім'яне око, яке визначає напрямок світлових променів. Специфічним органом є бічна лінія у вигляді неглибоких ямок, вистелених чутливими нервами.

У безщелепних виявлено сумаційні рефлекси.

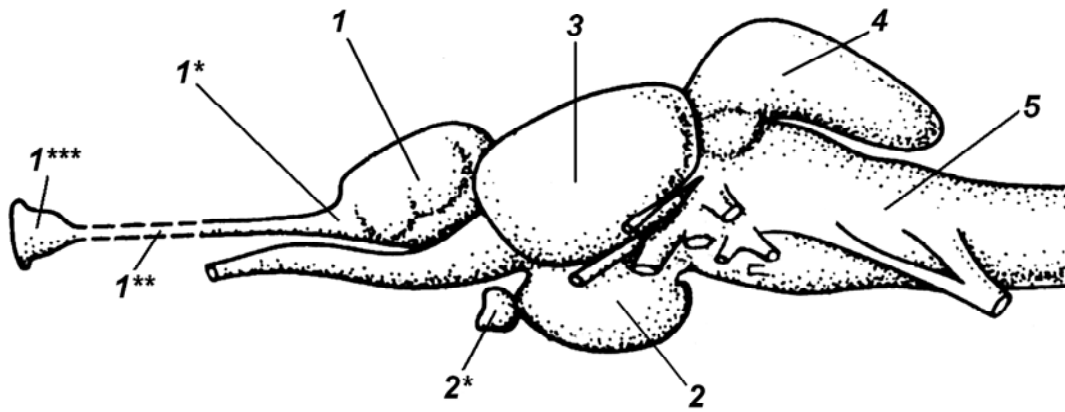
3.1.3.2. Риби

Нервова система риб досконаліша, ніж у безщелепних, але, порівняно з іншими хребетними тваринами, має ряд примітивних ознак: головний мозок невеликий (наприклад, у щуки становить всього 1/1300 маси тіла), півкулі не розвинені.

Надклас Риби об'єднує два підкласи: Риби хрящові та Риби кісткові. За будовою та функціями нервової системи ці класи тварин суттєво різняться між собою.

Головний мозок кісткової риби (мал. 31) характеризується малим розміром переднього мозку, відсутністю в його покриві нервових клітин та поділу порожнини переднього мозку на два шлуночки. Основна маса переднього мозку складається з базальних ядер. Від нього відходять нюхові долі з нюховими нервами. Від покриву проміжного мозку відходить епіфіз, а від його дна – лійка, з якою з'єднаний гіпофіз. Середній мозок, порівняно з іншими відділами, розвинений добре. На його поверхні виступають два зорові горби, з якими зв'язані зорові нерви.

Розвиток мозочка залежить від ступеня рухливості риб. Чим більш рухливий спосіб життя тварини, тим краще розвинений у неї мозочок.



Мал.31. Головний мозок кісткової риби:

- 1 – передній мозок, 1* – нюхова цибулина, 1** – нюховий нерв,
 1*** – нюхова капсула, 2 – проміжний мозок, 2* – гіпофіз,
 3 – середній мозок (зорові частки), 4 – мозочок,
 5 – довгастий мозок

У різних відділах головного мозку розташовані нервові центри: нюху – у передньому, зору – у середньому, слуху і дотику – у довгастому, координації рухів – у мозочку. Від головного мозку відходить 10 пар головних нервів, а від спинного – велика кількість спинномозкових.

Спинний мозок риб у поперечному перерізі має трикутно-округлу форму.

Органи чуттів у риб пристосовані до сприймання подразнень у водному середовищі.

Основна роль у добуванні поживи належить органу зору, який пристосований до водного середовища. Акомодация здійснюється за рахунок зміни відстані кришталика від сітківки. Гострота зору невелика (кілька метрів), що пов'язано з поганою світлопроникністю води. Очі розташовані з боків голови. Зір монокулярний – предмет розглядається одним оком.

Орган слуху та рівноваги представлений лише внутрішнім вухом. Риби не лише добре сприймають, а й відтворюють звуки, різні як за характером, так і за біологічним значенням (сигнали небезпеки, агресії тощо).

Орган нюху представлений парними нюховими міхурами, які назвні відкриті ніздрями. За допомогою нього риби розшукують їжу, розпізнають особин свого та інших видів, знаходять особин протилежної статі, уникають ворогів тощо.

Орган смаку являє собою мікроскопічні смакові горбики, розташовані в ротовій порожнині, а також на різних частинах тіла (на голові, вусиках, тулубі, хвості).

У більшості риб є бічна лінія (канал, з'єднаний із зовнішнім середовищем отворами) для сприймання руху і тиску води. Вона чутлива до інфразвукових коливань, унаслідок чого риби відчувають наближення або віддалення здобичі, хижака, не наштовхуються на підводні предмети.

У хрящових риб півкулі переднього мозку розвинені краще, ніж у кісткових. Їх покрив, дно і боки частково утворені з нервової тканини, що є прогресивною ознакою порівняно з кістковими рибами. Однак, у хрящових риб відсутній поділ порожнини переднього мозку на два шлуночки. Черепно-мозкових нервів 11 пар. Очі деяких видів хрящових риб мають мигальну перетинку, що затягує очне яблуко знизу доверху.

Поведінка риб досить складна. Її основу становлять інстинкти, що забезпечують пошук та добування їжі, розмноження, турботу про потомство, міграцію, охорону індивідуальних ділянок та зграйну організацію. У поведінці та спілкуванні риб важливе значення має сигналізація (пози, рухи, звуки, виділення хімічних речовин, електричної енергії), а також індивідуальний досвід.

У кісткових риб виробляються різноманітні умовні рефлекси на світлові, звукові, нюхові та інші подразники, на магнітне поле з харчовим чи больовим підкріпленням. Ці рефлекси згасають, коли їх не підкріплювати, і самовідновлюються через певний час. У цих риб виявлено всі види внутрішнього гальмування, і є підстави вважати їхні тимчасові зв'язки справжніми умовними рефлексами, хоча синтетичний аспект вищої нервової діяльності цих тварин є дуже слабким.

Хрящові риби здатні до формування лише суматійних умовних рефлексів.

3.1.3.3. Земноводні

Нервова система земноводних має низький рівень розвитку і багато в чому схожа на нервову систему риб.

Головний мозок видовжений і не має вигинів: його відділи лежать в одній площині (мал. 32). Проте передній мозок має більші розміри, ніж у риб, і повністю розділяється на ліву і праву півкулі. На відміну від більшості риб стінки мозкових шлуночків вистелені нервовою тканиною, яка за будовою подібна до кори великих півкуль вищих безхребетних.

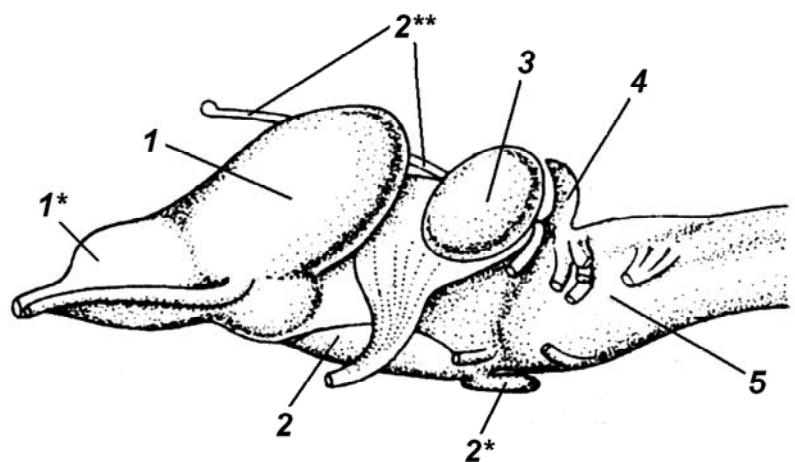
Проміжний мозок злегка прикритий спереду півкулями, ззаду – середнім мозком.

Середній мозок порівняно менший, ніж у риб. У ньому добре розвинені зорові частки – округлі підвищення, що являють собою центри локалізації важливих рефлексів: руху кінцівок, очних м'язів, дотику тощо.

Мозочок невеликий і міститься позаду середнього мозку. Слабкий розвиток його, очевидно, пов'язаний із загальною малою рухливістю земноводних і порівняно простими рухами.

Мал.32. Головний мозок жаби:

- 1 – передній мозок,
- 1* – нюхова цибулина,
- 2 – проміжний мозок,
- 2* – гіпофіз,
- 2** – епіфіз,
- 3 – середній мозок,
- 4 – мозочок,
- 5 – довгастий мозок.



Довгасти́й мозок переходить у спинний.

Зверху на ньому є ромбоподібна ямка – четвертий мозковий шлуночок.

Від головного мозку відходить десять пар головних нервів, одинадцята пара не розвинена, а дванадцята відходить за межами черепа. Удосконалення будови передньої частини переднього мозку пов'язане зі зміною його функцій. Якщо у риб він іннервує в основному органи нюху, то в амфібій також бере участь в аналізі сигналів: до нього надходять зорова, слухова та соматична інформація.

Спинний мозок земноводних за своєю будовою теж нагадує спинний мозок риб. Від нього відходять спинномозкові нерви. Особливо добре розвинені сплетіння, що іннервують передні та задні кінцівки.

Органи чуттів амфібій розвинені краще, ніж у риб, але вони ще недосконалі.

Органи зору мають будову, характерну для наземних хребетних, у тому числі повіки та миготливу перетинку. Акомодація ока досконаліша, ніж у риб, що забезпечує більшу відстань чіткого бачення. Нерухомих предметів земноводні не сприймають. Очі розташовані так, що кожне з них розглядає окремий предмет. Багатьом представникам класу властивий кольоровий зір.

Орган слуху земноводних досконаліший ніж у риб: крім внутрішнього розвинене середнє вухо, або барабанна порожнина, яка має одну слухову кісточку – стремено.

У земноводних наявний голосовий апарат, утворений голосовими зв'язками, і звуки окремих видів (наприклад, ставкових жаб) чути за багато кілометрів. Вони мають сигнальне значення, зокрема забезпечують зустріч особин протилежної статі, попереджують про небезпеку тощо.

Органи нюху в земноводних більш досконалі, ніж у риб. Вони мають не лише зовнішні, а й внутрішні ніздрі – хоани, і служать тваринам для сприйняття запаху їжі, навіть тієї, що знаходиться в роті, розпізнання оточуючого середовища та представників свого виду. У воді ніздрі закриваються.

Органи смаку в земноводних розвинені слабо, про що свідчить поїдання ними комах з їдкими та отруйними виділеннями (мурашок, клопів, колорадських жуків тощо).

У всіх личинок і дорослих хвостатих земноводних є органи бічної лінії (маленькі сосочки епідермісу), які сприймають температуру, больові і тактильні відчуття. Вони розташовані трьома рядами вздовж тіла і особливо густо на голові.

Поведінка земноводних нескладна, що відповідає організації центральної нервової системи. Основою поведінки є інстинкти (вибір середовища існування, добування їжі, захист, розмноження, турбота про потомство). Індивідуальний досвід у житті цих тварин відіграє неістотну роль, хоч вони і зда-

тні до нескладної умовнорефлекторної діяльності. Проте умовні рефлекси виробляються повільно і швидко згасають.

3.1.3.4. Плазуни

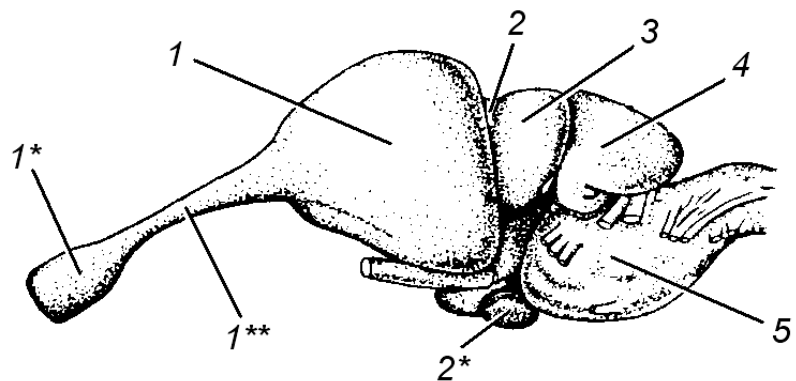
Нервова система плазунів, або рептилій, унаслідок існування їх у складних умовах і значної рухливості, характеризується більшою складністю.

Високого розвитку досягає головний мозок (мал. 33), особливо великі півкулі, які вкриті поверхневим шаром сірої мозкової речовини – корою, якої немає у нижчих тварин. Проте кора плазунів розвинена ще слабо, і більша частина переднього мозку складається з базальних ядер.

Проміжний мозок має невеликі розміри, хоча деякі його елементи (епіфіз, тім'яне око) розвинені добре. Бічні стінки проміжного мозку потовщені й утворюють так звані зорові горби.

Мал.33. Головний мозок алігатора:

- 1 – передній мозок,
- 1* – нюхова цибулина,
- 1** – нюховий тракт,
- 2 – проміжний мозок,
- 2* – гіпофіз, 3 – середній мозок,
- 4 – мозочок,
- 5 – довгастий мозок



Середній мозок розвинений добре і помітний зовні у вигляді двох зорових часточок – двогорбикового тіла.

Мозочок більший, ніж у земноводних. Краще розвинена його кора.

Довгастий мозок має характерний для всіх вищих хребетних тварин вигин у вертикальній площині.

Черепних нервів – 12 пар.

Поперечний переріз спинного мозку плазунів має овальну форму.

З усіх органів чуттів у плазунів найбільш розвинені органи зору. Очі побудовані за загальним для хребетних тварин принципом і закриваються рухомими повіками. Їм властива здатність до більш досконалої акомодатії.

В умовах наземного середовища це має велике значення для пристосування ока до розглядання предметів, що знаходяться на різній відстані. Зір кольоровий.

У деяких рептилій (черепахи) спостерігається підвищена зорова чутливість – вони бачать у темряві. Змії можуть помічати людину, що рухається на відстані до 5 м. Нерухому здобич розпізнають лише гекони.

Механічні подразнення плазуни сприймають за допомогою особливих дотикових плям, які являють собою групи окремих чутливих клітин, розташованих під епідермісом. Органів бічної лінії у плазунів немає. У багатьох ящірок на лусці голови і тулуба є так звані дотикові волоски, утворені видозміненими і зроговілими клітинами епідермісу.

Органи смаку розвинені дуже слабо і представлені смаковими бруньками, розташованими в різних місцях ротової порожнини. У черепах та крокодилів ці органи розвинені трохи краще, ніж у решти плазунів. Плазуни також мають властивість обмацувати предмети висунутим язиком.

У плазунів, як і у земноводних, орган нюху може сприймати запахи їжі, що знаходиться у роті, але за будовою він значно складніший.

Плазуни мають орган слуху, подібний до такого у земноводних. Він складається з внутрішнього та середнього вуха, яке має одну слухову кісточку – стремено. У змії орган слуху редукований.

Орієнтувальні рефлексивні у плазунів виявляються більш чітко, ніж у земноводних. Орієнтація у просторі поліпшується значною мірою завдяки видовженню шийного відділу та рухливості голови.

Поведінка плазунів дещо складніша, ніж земноводних, і все ж основу її становлять складні інстинкти, пов'язані з живленням, розмноженням, міграціями, захистом від ворогів. Популяційна організація складніша, ніж у земноводних. Більшість плазунів протягом активного періоду веде поодинокий спосіб життя і має індивідуальні ділянки, які охороняються самцями. Територіальні ділянки рептилій неоднорідні і складаються з центра, що ретельно охороняється, і периферії, де можливі зустрічі з сусідами. На кожній ділянці наявна система стежок і схованок.

Плазуни відзначаються якісно досконалішим рівнем вищої нервової діяльності порівняно з раніше розглянутими хребетними тваринами. Передній мозок плазунів має зачатки справжньої кори, а в головному мозку наявні таламо-кіркові зв'язки, що є прогресивними ознаками.

Плазунам притаманна здатність до утворення асоціативних умовних рефлексів. Асоціативним умовним рефлексом називається рефлекс, який, вироблений на один умовний подразник, що раніше, до вироблення рефлексу, багаторазово поєднувався без підкріплення з іншим подразником, починає виникати і на дію цього останнього, непідкріпленого подразника.

Крім того, черепахи і ящірки здатні вирішувати прості екстраполяційні завдання, наприклад, передбачати напрям руху поживи.

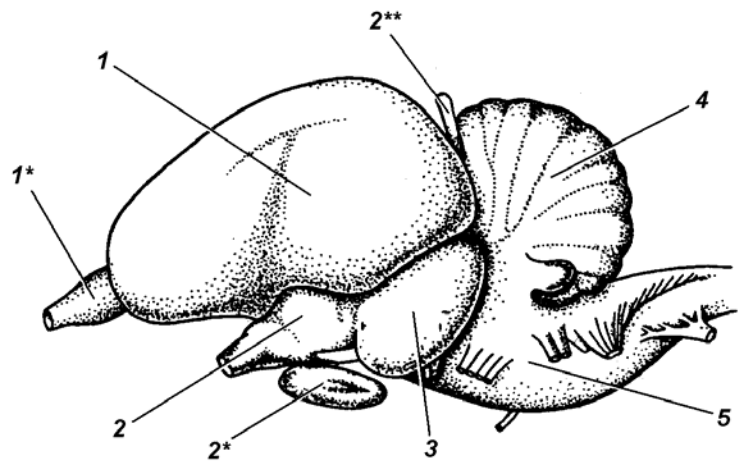
3.1.3.5. Птахи

Нервова система птахів досконаліша, ніж у рептилій, що пов'язано з більш високою організацією тіла і складнішим способом життя.

Головний мозок птахів відрізняється від мозку плазунів великими загальними розмірами, значним розвитком півкуль і зорових бугрів, дуже великим мозочком і малими нюховими частками (мал. 34).

Мал.34. Головний мозок гуски:

- 1 – передній мозок (великі півкулі головного мозку),
 1* – нюхова цибулина,
 2 – проміжний мозок,
 2* – гіпофіз, 2** – епіфіз,
 3 – середній мозок (зорова частка), 4 – мозочок,
 5 – довгастий мозок



Великі розміри півкуль переднього мозку вказують на порівняно високу психічну організацію птахів. Вона виявляється перш за все у властивості швидко виробляти умовні рефлексії. Завдяки цьому птахи легко пристосовуються до змін навколишнього середовища. Як і в рептилій, значна частина переднього мозку утворена базальними ядрами, а покрівля має переважно первинний характер і розвинена слабо.

Проміжний мозок також розвинений слабо. На дні його, як і в інших хребетних, розташований нижній мозковий придаток, або гіпофіз. Епіфіз виражений недостатньо.

Значна кількість функцій, які у ссавців виконуються на рівні кори, у птахів локалізується в зорових горбах середнього мозку.

Великі розміри мозочка обумовлені здатністю птахів до польоту, що вимагає дуже точної і швидкої координації рухів. Мозочок спереду з'єднується з півкулями, а ззаду прикриває значну частину довгастого мозку. Він складається в основному з середньої частки – черв'ячка, покритого поперечними борознами.

Головних нервів 12 пар, але 11-та пара диференційована не повністю.

Спинний мозок, як і в плазунів, має потовщення в ділянках нервів плечового і поперекових сплетінь.

Серед органів чуттів у птахів, у зв'язку з швидким рухом під час польоту, найкраще розвинені очі. Очні яблука великі – у деяких птахів вони більші за головний мозок. В залежності від виду птаха кількість рецепторів (паличок та колбочок) на 1 мм² сітківки варіює від 50 тис. до 300 тис., а в ділянці гострого зору – від 500 тис. до 1 млн. (у людини – 200 тис.).

Очі у більшості птахів розташовані з боків голови. Поле зору кожного ока становить 150–1700; поле бінокулярного зору – всього 20–300. У сов та деяких денних хижаків очі розташовані фронтально, і поле бінокулярного зору збільшується.

У деяких птахів із вузькою головою і випуклими очима загальне поле зору становить 3600 (деякі кулики, качки). Птахам властивий кольоровий зір. Вони мають надзвичайну гостроту зору, про що свідчить такий приклад: сокіл-сапсан бачить голуба на відстані до 1 км.

Характерною особливістю очей птахів є їх здатність до подвійної акомодатії, яка досить розвинена і відбувається не лише за допомогою зміни форми кришталика, а й відстані між кришталиком і сітківкою. Здатність ока до акомодатії у деяких птахів (у бакланів 40–50 діоптрій) набагато перевищує таку властивість у людини (всього 14–15 діоптрій).

Значення органів зору в житті птахів надзвичайно важливе. Вони є основним органом орієнтації в оточуючому середовищі, засобом відшукування поживи в повітрі і на землі тощо.

У птахів добре розвинений слух. У них є зачаток зовнішнього слухового проходу. Внутрішнє і середнє вухо за будовою подібне до вух плазунів. Середнє вухо має одну слухову кісточку – стремено. Але канал завитки і лабіринт розвинені значно краще, ніж у плазунів.

Птахи здатні відтворювати різноманітні звуки, що несуть важливу інформацію. У них існують десятки звукових сигналів: небезпеки, попередження, харчові, гніздові, агресивні та інші. Спів птахів має різне значення залежно від ситуації: в період розмноження він є закличним сигналом для самки, а під час насиджування пташенят – сигналом зайнятості території. Спів зрозумілий лише особинам свого виду. Деякі звукові сигнали мають міжвидове значення, і на них реагують тварини інших видів. Так, скрекотання сороки сприймається як сигнал небезпеки не лише птахами, а й звірами (вовком, лисицею та іншими).

Реакція птахів на звукові сигнали лягла в основу так званих акустичних репелентів. Відтворення записаних сигналів тривоги і страху дає змогу відлякувати птахів із тих місць, де вони в даний момент не бажані (із садів і виноградників у період дозрівання ягід, з аеродромів). За допомогою звукових сигналів можна також приваблювати їх у місця масового розмноження шкідливих комах, відтворюючи сигнали наявності поживи.

Виявилось, що птахи того самого виду, але географічно віддалені, не розуміють сигнали один одного. Наприклад, трансляція криків шпаків з-під Одеси не дала очікуваного ефекту в Прибалтиці. Цікаво, що у зграйних птахів, наприклад, у ворон, є "перекладачі", які синхронно відтворюють сигнали, зрозумілі особинам своєї популяції. У деяких птахів (шпаки, сойки, папуги) розвинена схильність до імітації різних звуків – співів птахів інших видів, криків інших тварин, скрипу дверей, голосу людини і навіть окремих слів.

Нюх у птахів розвинений гірше, ніж слух, і тому сприймання запахів обмежене. Проте деякі птахи (кулики, качки, дятли, грифи) мають досить тонкий нюх і користуються ним при відшукуванні поживи.

Органи смаку містяться на язиці та в стінках ротової порожнини. Птахи відрізняють солоний, кислий, гіркий і солодкий смак.

Органи дотику розташовані на оголених від пір'я ділянках тіла, на язиці, дзьобі та в основі щетинок.

Основу поведінки птахів становлять інстинкти (комплекси безумовних рефлексів) та індивідуальний досвід (комплекси умовних рефлексів), які забезпечують розмноження, турботу про потомство, живлення, міграції тощо.

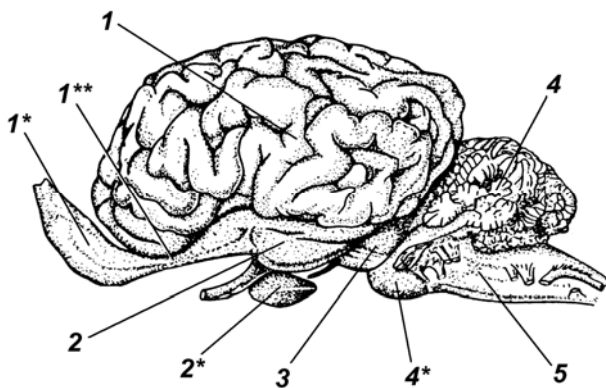
Асоціативні механізми у вищій нервовій діяльності птахів досягають значно більшого розвитку, ніж у плазунів. У них виробляються умовні рефлексії на наявні та слідові, поодинокі та комплексні подразнення. Птахам притаманні всі види внутрішнього гальмування. Вони здатні до наслідування і навчання, особливо пташенята. Незважаючи на відносно слабкий розвиток кори великих півкуль головного мозку, у птахів добре розвинена образна пам'ять і формуються виразні поняття про кількість, схожість, відмінність, симетрію предметів. Їм властиві численні емоції: страх, радість, злість, спокій тощо.

Важливим компонентом поведінки птахів є елементарна розумова діяльність, яка особливо виражена у воронових та денних хижаків. Ці птахи швидко звикають до людини, добре піддаються дресируванню, здатні розрізняти окремих людей і виявляти по відношенню до них свою приязнь чи нехтування.

Однак для натуралістів все ще залишаються нез'ясованими механізми численних поведінкових актів птахів, наприклад, здійснення міграції складними і тривалими маршрутами. Особливе зацікавлення викликає здатність до таких перельотів молодих птахів окремих видів (шпаків, зозул) без допомоги батьківського покоління.

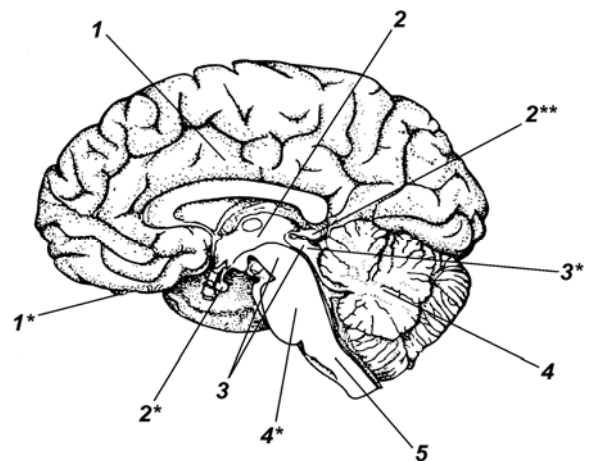
3.1.3.6. Ссавці

Головний мозок ссавців характеризується великими розмірами і складається з п'яти відділів: передній, проміжний, середній, задній (міст і мозочок) та довгастий мозок (мал. 35, 36).



Мал.35. Головний мозок коня:

1 – великі півкулі головного мозку (передній мозок), 1* – нюхова цибулина, 1** – нюховий тракт, 2 – проміжний мозок, 2* – гіпофіз, 3 – середній мозок, 4 – мозочок, 4* – міст, 5 – довгастий мозок



Мал.36. Головний мозок людини:

1 – великі півкулі головного мозку, 1* – нюхова цибулина, 2 – проміжний мозок, 2* – гіпофіз, 2** – епіфіз, 3 – середній мозок, 3* – чотиригорбикове тіло, 4 – мозочок, 4* – міст, 5 – довгастий мозок

Передній мозок являє собою відносно великі півкулі, збільшення яких відбувається за рахунок розростан-

ня їхньої покрівлі. Півкулі нависають далеко назад і на боки, закриваючи інші відділи мозку. Зверху вони вкриті сірою речовиною – мозковою корою, що складається з тіл нейронів та їх дендритів. Друга складова частина переднього мозку – біла речовина – скупчення нервових волокон (аксонів), що зв'язують між собою нервові клітини. У вищих звірів ці волокна утворюють спайку півкуль – мозолисте тіло. За допомогою нервових волокон кора великих півкуль зв'язана з іншими відділами головного та спинного мозку, а через них і з органами та тканинами тіла. Поверхня півкуль переднього мозку в одних тварин гладенька (кролик), в інших покрита борознами. У вищих ссавців кількість борозен велика, внаслідок чого збільшується поверхня кори. У півкулях є дві порожнини – правий і лівий бокові шлуночки, з'єднані один з одним та з далі розташованим третім шлуночком.

За переднім мозком міститься проміжний мозок, основну частину якого становлять зорові горби. Тут розташований епіфіз, лійка, яка є дном третього шлуночка, і гіпофіз – важлива залоза внутрішньої секреції.

За проміжним мозком знаходиться середній мозок, поділений двома перпендикулярними борознами на 4 горбика. Два передні горбики сприймають світлові, два задні – слухові подразнення. Шлуночок цього відділу мозку має вигляд вузького каналу.

Четвертим відділом головного мозку є задній мозок, який характерний лише для ссавців і складається з моста і мозочка. Міст розташований між середнім та довгастим мозком. Наявність моста пов'язана з високим розвитком кори великих півкуль. Саме через міст проходять кірково-мозочкові провідні шляхи. Над мостом лежить мозочок. Основна його функція – координація рухових актів та участь у регуляції м'язового тону.

У п'ятому відділі – довгастому мозкові – зосереджені деякі нервові центри, які регулюють важливі життєві функції організму, зокрема рухова частина дихального центру. Шлуночок довгастого мозку (четвертий) має вигляд ромбоподібної ямки і переходить далі в канал спинного мозку.

Спинний мозок є продовженням довгастого. Як і в довгастому мозку, сіра речовина міститься всередині спинного мозку, а біла оточує її.

Головний мозок за масою в 3-15 разів перевищує спинний мозок, тоді як, наприклад, у плазунів маса головного мозку майже дорівнює масі спинного. Відношення ваги великих півкуль до ваги всіх інших відділів мозку в ссавців становить приблизно 10 : 1, рідше 5 : 1. У птахів це співвідношення досягає 3 : 1 і навіть 1 : 1. Маса мозку у різних видів ссавців варіює в значних межах: у кита вона становить 6-7кг; у слона – 4-5 кг; у коня – 650 г; у горили – 460 г; в орангутанга – 430 г. Головних (черепних) нервів у ссавців 12 пар.

На рівень розвитку головного мозку ссавців великий вплив має спосіб життя (рухливість, добування поживи, захист від ворогів). У одомашнених тварин ці види діяльності майже втратили значення, внаслідок чого розміри їхнього мозку зменшились.

Органи чуттів у ссавців суттєво вдосконалені порівняно з іншими класами хребетних унаслідок того, що вони забезпечують наявність більш складних взаємозв'язків організму з навколишнім середовищем.

Органи нюху розвинені добре і відіграють у житті велику роль. За їх допомогою ссавці орієнтуються у просторі, впізнають ворогів, добувають поживу, а також відшукують особин протилежної статі.

Орган слуху ссавців складається з внутрішнього та середнього відділу вуха, зовнішнього слухового проходу і вушної раковини. Середнє вухо, на відміну від земноводних, плазунів та птахів, має три слухові кісточки. Така будова забезпечує досконалу передачу звукових хвиль до внутрішнього вуха. Слух у звірів досить тонкий. Собака, наприклад, здатний відчувати різницю між музичними звуками всього в 1/8 тону. У кажанів, землерийок, мишоподібних гризунів, китів є особливий орган, що сприймає і генерує ультразвуки. Така ехолокація полегшує орієнтацію тварин у воді, темноті тощо.

Органи зору мають менше значення для ссавців, ніж для птахів, і відрізняються порівняно простою будовою, але набули деяких прогресивних особливостей: їм властивий бінокулярний стереоскопічний зір – фокусування обох очей на одному предметі, завдяки чому ссавці добре орієнтуються в просторі. Акомодация досягається зміною форми кришталика.

Гострота зору в ссавців тісно пов'язана зі способом життя. У одних очі недорозвинені (кроти), у інших – досягли високої досконалості (хижаки і копитні відкритих просторів, мавпи, нічні тварини). Органи дотику в ссавців представлені спеціальними тільцями та чутливими волосками – вібрисами, розташованими на всій поверхні тіла, зокрема на носі, навколо очей тощо.

В основі поведінки ссавців лежать механізми, властиві усім тваринам: прості безумовні рефлекси, складні інстинкти та умовні рефлекси, набуті внаслідок індивідуального досвіду. Однак, завдяки прогресивному розвитку головного мозку, поведінка звірів значно ускладнилася. Їм притаманна “оперативна пам'ять”, на основі якої оцінюється ситуація і вибирається оптимальний варіант діяльності.

Деякі ссавці (примати) можуть використовувати різні предмети як найпростіші знаряддя. У них наявні елементи розсудливої діяльності. Важливе значення для ссавців має навчання в процесі спілкування, засноване на здатності до наслідування. Молодь навчається прийомам захисту та нападу в процесі ігор, які властиві тільки ссавцям. Особливо складна поведінка ссавців з гуртовою структурою популяції (стадо, зграя тощо). Тут між окремими особинами формується система рангів, де домінуюче становище має вождь, визначаються “субдомінанти” і “підлеглі”. Домінант може втратити ранг унаслідок хвороби, помилки чи появи сильнішого претендента.

У кожного виду ссавців є певні засоби спілкування, сигналізації: звуки, візуальні сигнали, запахи тощо. Так дельфіни відтворюють понад 100 звукових сигналів (ультразвуків), які широко використовуються ними у спілкуванні. У звірів важливе значення мають візуальні сигнали – жести, пози, міміка,

за допомогою яких вони передають стан тривоги, страху, погрози, покори тощо. В експерименті молодих шимпанзе навчали мови жестів. Вони засвоювали до 160 «слів», якими користувалися при спілкуванні з людиною.

3.1.3.7. Загальний огляд нервової системи людини

Нервова система людини поділяється на *анімальну* (тваринну, соматичну), а також так звану *автономну*, або *вегетативну* (рослинну), яка має свої центри в головному і спинному мозку, а також відмінності у розподілі і будові периферичних утворень.

Анімальна нервова система забезпечує роботу усіх довільних м'язів, аналіз зовнішніх подразників, що надходять з органів чуттів, а вегетативна регулює роботу внутрішніх органів, впливаючи на мимовільні м'язи, залози внутрішньої і зовнішньої секреції та обмінні процеси. Діяльність соматичної нервової системи у значній мірі підкорена вольовим зусиллям (довільні рухи, цілеспрямоване сприйняття), а функціонування вегетативної у нетренованої людини відбувається поза свідомістю.

Нервова система людини має центральний і периферичний відділи. До *центральної нервової системи* (ЦНС) відносять головний і спинний мозок. Головний мозок є верхнім відділом ЦНС і розташовується у порожнині черепа. Спинний мозок є тяжем, розташованим у порожнині хребетного каналу.

До *периферичної нервової системи* відносять черепно-мозкові (черепні) нерви, спинномозкові нерви і нервові сплетіння. Нерви доставляють імпульси (накази дії) з ЦНС безпосередньо до робочого органу (м'яза або залози) і чутливу інформацію з периферії до ЦНС.

Умовно у *головному мозку* виділяють *великий, малий (мозочок) і стовбур мозку*. Великий мозок (півкулі головного мозку) покриває мозочок і стовбур мозку. У дорослої людини мозок важить у середньому 1400 г, а його об'єм дорівнює 1200 см³.

Онтогенетично головний мозок поділяється на *передній мозок* (півкулі мозку і частина підкіркових утворень – стріатум), *проміжний мозок* (зорові бугри, підбугрова ділянка і частина підкіркових утворень – паллідум), *середній мозок* (чотирихолм'я і ніжки мозку) і *задній мозок* (вароліїв міст, довгастий мозок, мозочок). Продовженням довгастого мозку за межами черепа є *спинний мозок*. Від головного і спинного мозку відходять периферичні нерви, що направляються до м'язів, зв'язок, суглобів, шкіри тощо.

Великі півкулі головного мозку (мал. 37) заповнюють більшу частину порожнини мозкового черепа. Зовні півкулі мають сірий колір, обумовлений скупченням нервових клітин. Цей шар зветься *корою великих півкуль головного мозку*. Під корою знаходиться біла речовина, яка є нервовими провідниками – відростками нервових клітин. Поздовжня щілина мозку розділяє ліву і праву півкулі. Півкулі зв'язані між собою злуками, головною з яких є мозолисте тіло. Поверхня кожної півкулі вкрита великою кількістю борозен, між якими розташовуються звивини мозку. У кожній півкулі виділяють лобову, тім'яну, скроневу і потиличну частки. Поверхня кори го-

лового мозку займає 11/12 усієї поверхні мозку, причому приблизно 30% припадає на лобові частки.

Мозолясте тіло (мал. 37) – велика злука мозку, що з'єднує сіру речовину великих півкуль головного мозку між собою. Воно розташовується в глибині поздовжньої щілини мозку. Від мозолястого тіла у білу речовину півкуль мозку відходять білі волокна, які променеподібно розходяться в усі частки мозку.

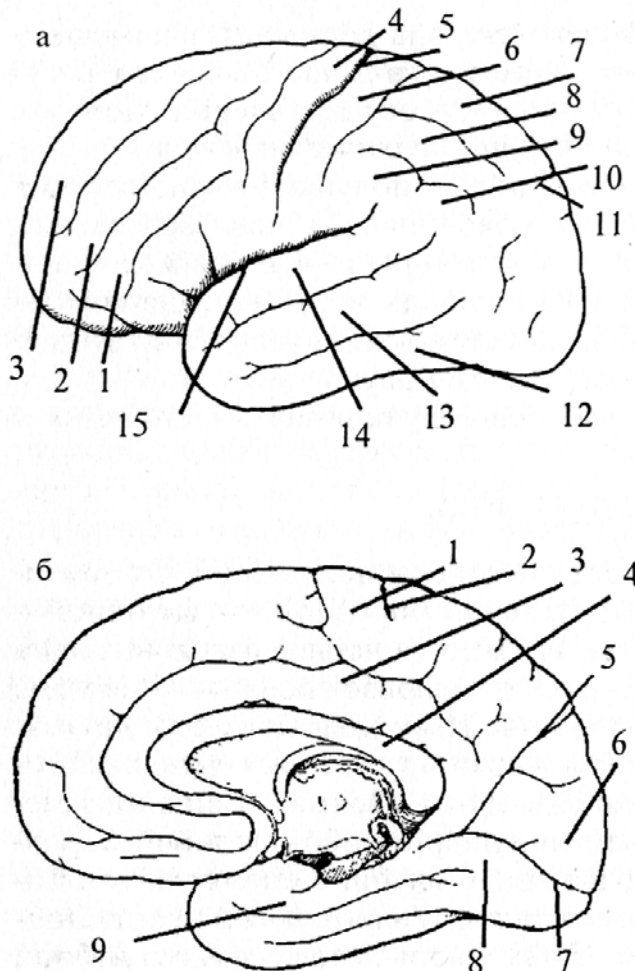
Мал. 37. Великі півкулі
головного мозку:

а – верхньо-бокова поверхня:

- 1 – нижня лобова звивина;
- 2 – середня лобова звивина;
- 3 – верхня лобова звивина;
- 4 – передня центральна звивина;
- 5 – центральна (роландова) борозна;
- 6 – задня центральна звивина;
- 7 – верхня тім'яна звивина;
- 8 – нижня тім'яна звивина;
- 9 – надкрайова (супрамаргінальна) борозна;
- 10 – кутова (ангулярна) борозна;
- 11 – тім'яно-потилична борозна;
- 12 – нижня скронева звивина;
- 13 – середня скронева звивина;
- 14 – верхня скронева звивина;
- 15 – бічна (сільвієва) борозна;

б – внутрішня поверхня:

- 1 – парацентральна звивина;
- 2 – центральна борозна;
- 3 – поясна звивина;
- 4 – мозолясте тіло;
- 5 – тім'яно-потилична борозна;
- 6 – клин; 7 – шпорна борозна;
- 8 – язичкова звивина;
- 9 – звивина гіпокампу



В основі білої речовини великих півкуль головною мозку лежать дуже важливі у функціональному відношенні ядра сірої речовини – *підкіркові ядра* – хвостате, сочевицеподібне, зоровий бугор і ін.

Хвостате і сочевицеподібне ядра разом з деякими іншими утвореннями нервової системи складають так звану *екстрапірамідну систему* – систему уточнення рухів. Екстрапірамідна система доповнює головну рухову систему – пірамідний шлях, що починається в корі головного мозку.

Зоровий горб (таламус) – колектор усіх видів чутливості. У ньому сходяться всі провідники чутливості, що прямують до кори, тому він відіграє важливу роль у формуванні відчуттів, емоцій, спонукань.

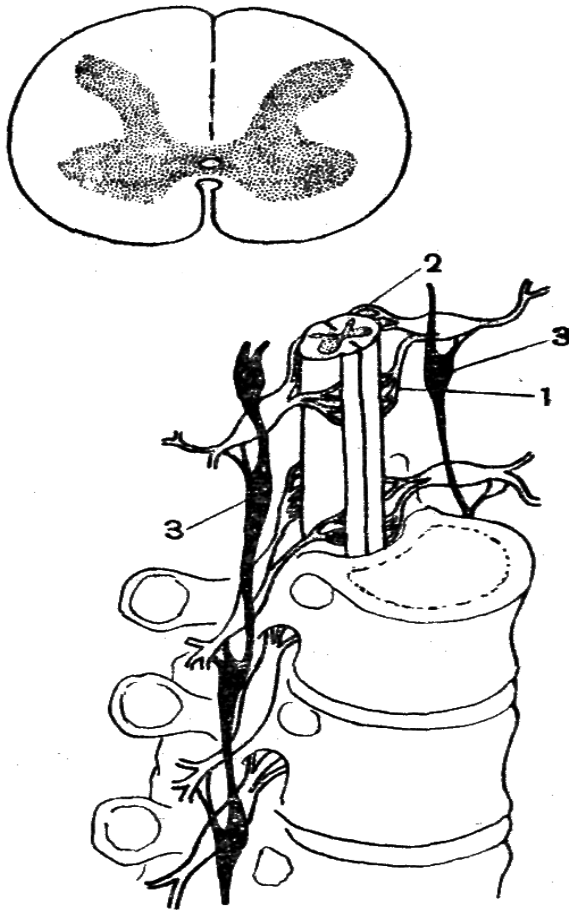
Дуже важливу роль виконує підбугрова ділянка мозку – *гіпоталамус* – важливий регулятор внутрішніх процесів, обміну речовин і терморегуляції,

які регулюються завдяки діяльності провідної залози внутрішньої секреції організму – *гіпофізом*.

Знизу до великих півкуль прилягає *стовбур головного мозку*, що має наступні відділи: ніжки мозку з чотирьохолм'ям, міст мозку з мозочком, довгастий мозок. У стовбурі мозку знаходяться ядра сірої речовини і нервові провідники, що йдуть у висхідному напрямку – зі спинного мозку і нижніх відділів стовбура мозку до кори головного мозку, та у низхідному напрямку – з кори головного мозку у нижчі відділи головного мозку і у спинний мозок.

Ядра сірої речовини, закладені в стовбурі мозку, мають важливе функціональне значення. Деякі з них (червоні ядра, чорна речовина в ніжках мозку, нижні оливи в довгастому мозку й ін.) відносяться до екстрапірамідної системи і мають відношення до здійснення рухів, інші є важливими чуттєвими утвореннями.

У стовбурі головного мозку є також *ядра 12 пар черепно-мозкових нервів*, що здійснюють рухову, чутливу і вегетативну іннервацію голови та частини ший.



Мал. 38. Спинний мозок

- 1 – передній корінець;
- 2 – задній корінець;
- 3 – ганглії симпатичного граничного стовбуру

Найважливіше утворення стовбура головного мозку – його сітчасте утворення, або *ретикулярна формація*, що є своєрідним колектором енергії, що активізує кору головного мозку.

Від ретикулярної формації йдуть як активуючі, так і гальмуючі впливи висхідного і низхідного напрямку. У стовбурі головного мозку розташовуються тісно зв'язані з ретикулярною формацією життєво важливі центри: дихання, судинний, блювотний тощо.

Спинний мозок тягнеться у вигляді товстого шнура, розділеного двома борознами на праву і ліву половини (мал. 38). У центрі спинного мозку проходить канал, який продовжується в головний мозок. У середині спинного мозку розташована (на розрізі – у вигляді метелика) сіра речовина, а по краях – біла.

Ділянки сірої речовини, подразнення яких викликає роботу тих або інших органів, умовно називають *нервовими центрами* цих органів. У сірій речовині спинного мозку знаходяться центри м'язів тулуба і

кінцівок, а також центри внутрішніх органів. Нервові волокна, що становлять основну масу білої речовини, утворюють *провідні шляхи*. Вони здійснюють зв'язок між нейронами різних відділів ЦНС.

Між кожною парою сусідніх хребців від спинного мозку відходять ліворуч і праворуч *спинномозкові нерви* – всього 31 пара.

Кожний нерв починається двома корінцями – переднім і заднім (мал. 38, 1, 2).

Через задні (чутливі) корінці збудження передається з периферії в спинний мозок, а через передні (рухові) — від спинного мозку до м'язів і інших органів. Обидва корінці після виходу з мозку зливаються в один нерв. Таким чином, нерви, що йдуть від спинного мозку, змішані: в них містяться нервові волокна – *аферентні* (доцентрові) і *еферентні* (відцентрові).

Вегетативна нервова система регулює діяльність внутрішніх органів, судин, мимовільних м'язів, залоз. У тісній взаємодії з ендокринними і гуморальними процесами вона підтримує сталість внутрішнього середовища (гомеостаз), забезпечує трофічну іннервацію кістякових м'язів (функцію їхнього живлення, обміну речовин), забезпечує погоджену діяльність усіх внутрішніх органів, координуючи загальні вегетативні реакції організму в цілому в умовах мінливого навколишнього середовища. Від стану вегетативної нервової системи значною мірою залежать емоційне життя людини, її поведінка, працездатність, пам'ять і інші психічні функції.

Вегетативна нервова система складається з двох відділів – *симпатичного* і *парасимпатичного*, що мають свої центри в різних відділах головного і спинного мозку. Функціональний вплив симпатичного і парасимпатичного відділів ВНС на внутрішні органи протилежний.

Центральний відділ ВНС розташований переважно у лобових і скроневих частках головного мозку. Особливе місце в регуляції вегетативних функцій належить *лімбічній системі*. Вона бере участь у регуляції сну і неспання, у формуванні мотивації і багатопланових вегетативних і поведінкових реакцій. Центральний відділ координує і контролює діяльність вегетативної системи через гіпоталамічну ділянку.

Гіпоталамус має три групи ядер: передню, середню і задню. Передні відділи гіпоталамуса регулюють парасимпатичну систему, а задні – симпатичну. Цілісна діяльність гіпоталамуса виявляється у регуляції температури тіла, стану серцево-судинної системи, шлунково-кишкового тракту, сечовипускання, статевої функції, усіх видів обміну речовин, ендокринної функції, гомеостазу, тонусу кори головного мозку (спільно з ретикулярною формацією стовбуру мозку).

Симпатичні центри розташовані посегментарно у бічних рогах спинного мозку на рівні грудного і поперекового відділів. Від них йдуть волокна, що закінчуються у *граничному симпатичному стовбурі*, який має 20-25 вузлів на передній поверхні хребта (мал. 38). Від граничного симпатичного стовбура відходять волокна до спинномозкових нервів і вегетативних нервових сплетінь. Волокна симпатичних нервів утворюють *сонячне* і *підчеревне сплетіння*, а також верхній шийний, верхній і нижній *брижові вузли*.

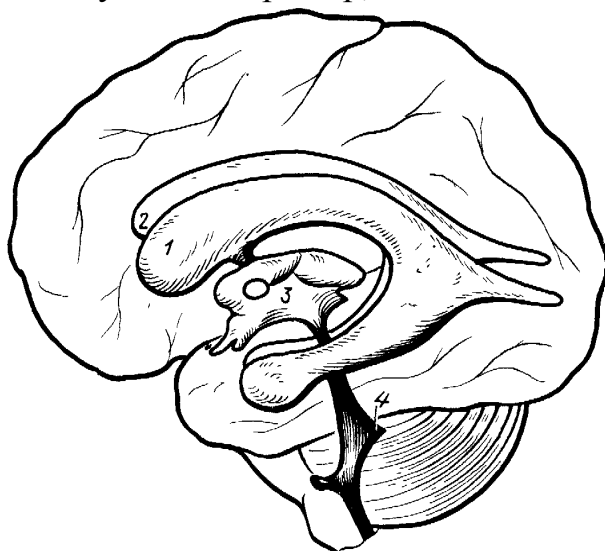
Парасимпатичну іннервацію забезпечують центри, розташовані у стовбурі головного мозку і в крижовому відділі спинного мозку. У стовбурі головного мозку знаходяться життєво важливі серцево-судинні і дихальні центри (що відносяться до системи *блукаючого нерва*); ядра око рухового нерва, що іннервують мимовільні м'язи ока (що звужує зіницю й акомодацийний); секреторні слиновидільні ядра язиково-глоткового і проміжного нервів для привушних, підщелепних і під'язичної слинних залоз. Парасимпатичні центри спинного мозку, розташовані в крижовому відділі, іннервують сечовий міхур, пряму кишку і статеві органи.

Симпатичні і парасимпатичні нерви підходять до всіх внутрішніх органів і кровоносних судин (гладенька мускулатура), взаємно врівноважуючи один одного, що забезпечує тонку регуляцію функцій внутрішніх органів і обміну речовин.

Ефектами збудження симпатичної системи є: розширення зіниці, прискорення серцевих скорочень, підвищення артеріального тиску, розширення бронхіол, зменшення виділення слини і перистальтики кишечника, звуження периферичних судин (відповідно зблідіння шкіри та підняття волосся – ефект «гусячої» шкіри).

Ефектами збудження парасимпатичної системи є: звуження зіниці, посилене виділення рідкої слини, сповільнення серцевих скорочень і зниження артеріального тиску, звуження бронхіол, підсилення перистальтики кишечника і викликання його спазмів, розширення периферичних судини, вгаслідок чого виникає почервоніння шкіри.

Спинний мозок у хребетному каналі і головний мозок у порожнині черепа і вкриті **мозковими оболонками**. Їх три: зовнішня – тверда, внутрішня – м'яка, середня – павутинна. Їхня функціональна роль полягає в захисті мозку від інфекційних, токсичних і механічних ушкоджень і струсів. Між павутинною і м'якою оболонками знаходиться щілиноподібна порожнина – підпавутинний простір, заповнений спинномозковою рідиною.



Мал. 39. Шлуночки мозку

Спинномозкова рідина циркулює по системі мозкових шлуночків і підпавутинного простору.

Мозкові шлуночки (мал. 39) – це порожнини усередині мозку, заповнені спинномозковою рідиною. У великих півкулях головного мозку знаходяться бічні шлуночки (1, 2), з'єднані з центрально розташованим третім шлуночком. Третій шлуночок (3) з'єднаний за допомогою вузького каналу – *водопроводу мозку* – з четвертим шлуночком (4), що знаходиться в ділянці стовбура мозку.

Четвертий шлуночок за допомогою особливих отворів з'єднаний з підпаутинним простором. Спинномозкова рідина є додатковим механічним захистом мозку, а також здійснює обмінні процеси у мозку.

Кровообіг головного мозку має свої особливості порівняно з іншими органами, що зумовлено значною функціональною активністю мозку. Кровообіг головного мозку здійснюється за рахунок внутрішніх сонних і хребетних артерій. Завдяки з'єднанню між окремими гілками цих артерій на основі мозку й у ділянці стовбура мозку утворюються два артеріальних кола, що має важливе значення для нормального кровообігу в умовах фізіологічних навантажень і при порушеннях мозкового кровообігу.

ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Опишіть нервову систему та органи чуття безчерепних на прикладі ланцетника.
2. Назвіть найголовніші ознаки відмінності в будові та розташуванню центральної нервової системи безхребетних і хребетних тварин.
3. Поясніть будову та ембріогенез нервової системи хребетних тварин.
4. Опишіть схематичну будову та особливості функціонування органів чуття хребетних тварин.
5. Визначте особливості будови головного мозку кісткової та хрящової риби.
6. Поясніть формування та гальмування умовних рефлексів у риб.
7. Визначте ознаки подібності в організації нервової системи, органів чуття та поведінки земноводних та риб.
8. Обґрунтуйте досконалішу організацію головного мозку плазунів порівняно з земноводними.
9. Розкрийте особливості поведінки плазунів та здатність їх до формування умовних рефлексів.
10. Визначте ознаки досконалішої організації головного мозку птахів порівняно з плазунами.
11. Охарактеризуйте будову та функціонування органів чуття, найкраще розвинених у птахів.
12. Охарактеризуйте особливості поведінки птахів.
13. Поясніть будову головного мозку ссавців порівняно з хребетними тваринами, розглянутими раніше.
14. Розкрийте особливості організації органів чуття ссавців.
15. Охарактеризуйте особливості поведінки ссавців.
16. Розкрийте особливості класифікації нервової системи людини.
17. Опишіть будову великих півкуль головного мозку людини.
18. Розкрийте особливості будови стовбура мозку людини.
19. Охарактеризуйте будову спинного мозку та периферичної частини нервової системи людини.
20. Опишіть особливості будови та функцій вегетативної нервової системи.
21. Розкрити особливості оболонки та кровообігу головного мозку людини.

РОЗДІЛ 4.

ПОРІВНЯЛЬНИЙ ОГЛЯД ВИЩИХ НЕРВОВИХ ФУНКЦІЙ

Усі живі організми здатні формувати відповідь на безпосередню дію сприятливих або несприятливих хімічних і фізичних чинників зовнішнього або внутрішнього середовища. Ця властивість називається вродженою, несигнальною, безумовно-рефлекторною, інстинктивною діяльністю.

Проте нерозривний зв'язок організму з різноманітним і постійно перемінним навколишнім середовищем передбачає розвиток додаткових способів реагування, більш мінливих, що забезпечують йому можливість заздалегідь підготуватися до сприятливих або несприятливим впливів, випередити їх. З'явилося сигнальне реагування, відоме як набута в індивідуальному житті організму, умовно-рефлекторна, вивчена діяльність. Несигнальні та сигнальні реакції організму можна розглядати як типи індивідуально-приспосувальних реакцій.

4.1. НЕСИГНАЛЬНІ ІНДИВІДУАЛЬНО-ПРИСТОСУВАЛЬНІ РЕАКЦІЇ

Розрізняють два види несигнальних індивідуально-приспосувальних реакцій: сумацийний рефлекс і згасання реакції внаслідок звикання до подразника.

4.1.1. Сумаційний рефлекс

Сумаційний рефлекс є найбільш примітивною індивідуально-набутою реакцією. Він заснований на підвищенні чутливості збудливих структур внаслідок сумачії слідів збудження з існуючим збудженням. Унаслідок такого підсумовування збудження організм стає чутливим до подразнень, які до цього були допороговими. Набута таким чином властивість організму реагувати на індиферентний подразник нагадує умовний рефлекс. Проте вона відрізняється від умовного рефлексу тим, що не відновлюється самостійно після згасання. Внаслідок цього такий рефлекс називають несправжнім умовним, або псевдоумовним.

Псевдоумовний рефлекс виявлений у одноклітинних та багатоклітинних організмів на всіх рівнях організації нервової системи, а також у деяких нейронів.

Відмінність цього рефлексу від умовного полягає не лише у відсутності самовідновлення його після згасання, що є характерною ознакою справжнього тимчасового зв'язку, але і за іншими ознаками. Так, наприклад, було встановлено, що після 20-30 поєднань слабкого світла електричної лампи, індиферентного для прісноводної гідри, з ударом електричним струмом, що викликає згортання її тіла в грудочку, дія одного світла зумовлює появу цієї захисної реакції. Проте після подовження інтервалів між поєднаннями з 0,5-1 до 5 хвилин «умовний» рефлекс переставав вироблятися. У даному випадку є підстави припустити, що у випадку довгих інтервалів між поєднаннями подразників поступово зникають сліди збудження, а отже, не відбувається їх

сумація з попередніми наявними збудженнями, не підвищується поріг подразливості, і тому світлові подразники залишаються допороговими.

Явище сумації окремих нервових клітинах полягало у поляризації і навіть розряду одному нейроні під дією подразнення іншого.

У інфузорії (парамеція) були успішно вироблені поведінкові реакції, які полягали в наступному: уникнення дотикового подразнення при дії світла, що раніше з ним поєднувалося; здатність зберігати шлях руху, який окреплює форму судини, в якій до цього тварини; умовна реакція на світло, що поєднувалося з високою або низькою температурою.

Результати дослідження набутої поведінки одноклітинних тварин інтерпретуються вченими по-різному. Одні з них (Дж. Леб, Д. Кашкаров, В. Павлов) реакції інфузорій на різні стимули розглядають як таксиси, які припиняються при зникненні подразнення. Інші (Ф. Хемпельман) вважають, що у цих організмів є зачатки навчання та пам'яті. Треті автори (Л. Воронін, Л. Чайлахян, Е. Асратян) переконані, що у нижчих безхребетних набуті реакції полягають у сумації збуджень у нервових структурах. У науковій літературі трапляються також уявлення про набуті реакції як про донервові тимчасові зв'язки, які разом із нервовими тимчасовими зв'язками входять до складу універсального механізму тимчасових зв'язків (Ф. Альвердес).

Сумаційний рефлекс виявлено у плоских і кільчастих черв'яків, а також у плазунів (змій). Це явище наявне у всіх представників тваринного світу аж до людини.

Наприклад, у планарій (Плоскі черви) вироблялися реакції на світло, характер поверхні за допомогою ударів електричним струмом. Здібність цих тварин до дресирування була також показана в експериментах з подолання лабіринту. При цьому як умовний подразник використовувалося світло, а як безумовний – позбавлення планарій води.

Деякі автори (Р. Томпсон, Дж. Мак-Коннелл, К. Гріффард) результати своїх експериментів над планаріями розцінюють, як доказ формування у цих тварин справжніх умовних рефлексів. Проте для цього немає вагомих підстав. Адже вироблені реакції у планарій були вкрай нестійкими, чим вони відрізняються від умовних рефлексів, які зазвичай виробляються у хребетних і вищих безхребетних тварин. Очевидно, ці рефлекси через їх тимчасовість, нестійкість базуються на примітивному тимчасовому зв'язку. Слід визнати, що у формуванні умовного рефлексу у планарій визначальну роль відіграють сумаційні процеси, а не процеси замикання, що пояснюється слабкою інтегруючою роллю нервової системи цих тварин.

Сумаційні процеси мають велике значення для утворення нестабільних рефлексів і у дощового черв'яка. Немає підстав розцінювати «правильний поворот» дощового черв'яка в Т-подібному лабіринті вивченою реакцією на зразок умовного рефлексу вищих тварин. Цей рефлекс є надто нестійкою поведінковою реакцією, він характеризується нетривалим часом зберігання і не пов'язаний з певним сигналом. Є все підстави вважати, що вироблення лабіринтового умовного рефлексу у дощового черв'яка засноване на двох відносно незалежних процесах: по-перше, на збільшенні числа правильних поворо-

тів у лабіринті, обумовленому асиметричним подразненням і розвитком у зв'язку з цим сумаційного процесу в нервовій системі, і, по-друге, на наявності «негативних реакцій» у вигляді зупинок у лабіринті. Повернення ж при цьому є не що інше, як прояв безумовної захисної реакції на лабіринт. До того ж цей рефлекс зберігався не більше доби.

4.1.2. Згасання реакції внаслідок звикання

Згасання внаслідок звикання полягає в поступовому зменшенні, а потім і у відсутності реакції на стимул, що повторюється через рівні проміжки часу. Феномен згасання реакції описаний у багатьох дослідженнях, проведених на тваринах різного рівня організації. Це явище нерідко називають «негативним навчанням» у зв'язку з уявленням, що тварина, людина або окрема нервова клітина «навчаються» не реагувати на індіферентний подразник.

Звикання до механічного подразнення було виявлене інфузорій. При цьому повне звикання інфузорії до цього подразника настає через 13-15 хвилин і зберігається протягом 30 хвилин. Сформоване звикання інфузорій цього ж виду до вібрації зберігалось 30-50 хвилин. Цей феномен є наслідком не стомлення, а розвитку стану протилежного збудженню – гальмування. На користь такого твердження говорить те, що подразники іншої модальності і навіть стимули тієї ж модальності, але іншої сили викликають розгальмування.

Значна кількість досліджень процесу згасання реакції на подразники, які не пов'язані зі сприятливими або несприятливими чинниками, проведено на плоских і кільчастих червах. Причому звикання до подразників у них розвивається з тією ж закономірністю, що і в інших тварин, які менш чи більше розвинуті.

Явище згасання умовних рефлексів внаслідок звикання характеризується такими особливостями:

- при повторенні подразника сила реакції на нього зменшується;
- внаслідок припинення дії подразника здатність до реакції на нього відновлюється;
- за умови повторення серій дії подразника звикання зростає;
- чим частіше подається подразник, тим скоріше відбувається звикання;
- звикання залежить від інтенсивності подразника;
- продовження дії подразника після появи звикання поглиблює його;
- внаслідок дії сильного подразника реакція на перший подразник відновлюється.

Звикання – численний ряд явищ, а згасання умовного рефлексу є одним із таких явищ. Звикання до нових умов є ніщо інше як згасання орієнтувальної (захисної) реакції на невідомі подразники або на їх незвичну комбінацію чи інтенсивність. Так поступово привчають, наприклад, собак до поїздок у транспорті, до голосних звуків, до великої кількості людей, пострілів тощо.

4.2. СИГНАЛЬНІ ІНДИВІДУАЛЬНО-ПРИСТОСУВАЛЬНІ РЕАКЦІЇ

Стабільний умовний зв'язок виробляється у вищих безхребетних (комахи, ракоподібні, вищі молюски) і хребетних усіх рівнів організації. Будь-який зовнішній агент, для сприйняття якого організм має орган чуття, при поєднанні в часі з певною діяльністю організму стає умовним сигналом цієї діяльності. Умовним сигналом також можуть бути імпульси, що із внутрішнього середовища організму, і стан нервової системи (збудливий або гальмівний).

Основним критерієм справжнього умовного рефлексу є його самовідновлення, яке настає через кілька десятків хвилин або годин після згасання. Характерним для умовного рефлексу є також його стабільність, збереження протягом багатьох тижнів у нижчих хребетних і до декількох років, а може і протягом усього життя у вищих тварин і людини.

Вироблення стабільного умовного рефлексу здійснюється на основі таких основних процесів: збудження, гальмування, іррадіація і концентрація збудження і гальмування, взаємна індукція нервових процесів, аналіз і синтез. Елементарні стійкі умовні рефлекси є життєво необхідною формою індивідуального пристосування, тому швидкість їх утворення має майже ідентичний порядок у тварин різних рівнів організації. Наприклад, для формування елементарних поживодобувальних умовних рефлексів достатня кількість поєднань складала: у шимпанзе 3-15, у кроликів 5-25, у курей 8-20, у галок 3-16, у риб 8-25 (Л. Воронін). У цьому немає нічого дивного, тому що вироблення елементарного харчового або захисного умовного рефлексу – настільки просте завдання, що воно під силу тварині будь-якого рівня організації і не може бути критерієм цього рівня.

Проте можуть бути подразники такої складності, на які умовні рефлекси виробляються в організмі високого рівня розвитку. Так, наприклад, у людини ланцюг рефлексів, що складається з 8-9 рухів, можна виробити протягом 20-30 хвилин. У тварин швидкість утворення ланцюга рухів та його довжина залежать від ступеня розвитку нервової системи (таблиця 4.1). Наприклад, формування триланкового ланцюга рухів (тричленний умовний рефлекс) у черепах потребує багато зусиль і часу (понад 100 повторів). У кішок такий рефлекс утворюється після 28 повторів, а у голубів і собак – після 15 повторів. Людині ж для формування тричленного рефлексу одного повторення поєднань сигналів. У ссавців умовний рефлекс може містити і більшу кількість рухів.

При формуванні ланцюгів руху у тварин виявляється залежність швидкості утворення при збільшенні кількості ланок ланцюга від рівня організації тварини. У черепах формування більш складнішого ланцюга рухів вимагає більшої кількості повторів поєднань, ніж формування попереднього. У голубів це виражено у меншій мірі, у щурів виявляється слабка тенденція до такої динаміки формування ланцюга рухів, а у кішок і собак ця закономірність відсутня.

Таблиця 4.1.

Формування умовних рефлексів різної складності у тварин і людини

Об'єкт	Кількість повторів поєднань, необхідних для утворення умовного рефлексу				
	1-членний рефлекс	2-членний рефлекс	3-членний рефлекс	4-членний рефлекс	5-членний рефлекс
Черепахи	8	58	116	Не виробився	
Голуби	10	16	15	24	30
Кролики	15	18	14	18	21
Щури	9	12	13	28	18
Коти	21	15	28	24	18
Собаки	11	12	15	12	14
Людина	2	1	1	1	1

Без особливих труднощів відбувається утворення ланцюга рухів у людини, тому що вона усвідомлює мету, поставлену перед нею, і легко передбачає порядок побудови такого ланцюга рухів. Вища тварина, відсутність у неї мовленнєвої системи, може здогадатися про такий порядок подразників і відповідей на них, але не на підставі гіпотези, плану, який може побудувати людина, перш ніж вирішувати задачу, користуючись другою сигнальною системою, а внаслідок застосування вже наявного досвіду у вигляді збережених у пам'яті умовно-рефлекторних рухів, сформованих за інших обставин. До того ж ця здогадка досягається тим, що тварина, хаотично застосовуючи відомі їй рухи шляхом «спроб і помилок», знаходить потрібний рух, який підкріплюється і через це перетворюється на умовно-рефлекторний.

У хребетних, а також у вищих безхребетних досить легко виробляється значна кількість умовних рефлексів на наявні та слідові подразники. Проте це стосується не всіх умовних рефлексів. Є й такі види умовних рефлексів, які можна сформулювати лише у тварин відповідного рівня розвитку. Завдяки таким рефлексам виникають нові якісні особливості поведінки тварин. До них відносяться умовні зв'язки між індиферентними подразниками, рефлeksi «перенесення» досвіду, рефлeksi наслідування, рефлекс активної дії на сигнал, комбінаційний умовний зв'язок, абстрактно-логічний умовний зв'язок.

4.2.1. Умовні зв'язки між індиферентними подразниками

Тимчасовий зв'язок між індиферентними подразниками досліджувався на тваринах різного рівня організації – від ланцетника до людиноподібних мавп. Експерименти проводилися таким чином: спочатку два подразники (наприклад, світло і звук), індиферентні в харчовому і оборонному значенні, одночасно повторювалися 30 і більше разів. Потім на один з них виробляється харчовий або захисний умовний рефлекс. Другий подразник не вживається, але після того, як вироблена умовна реакція на перший, виявляється, що і він викликає ту ж реакцію, причому відразу, з першого подання подразника. Такий зв'язок по суті є умовним орієнтовним рефлексом, який формується практично в усіх хребетних.

Дослідження показали, що навіть у ланцетника (підтип Безчерепні), який є найбільш примітивною хребетною твариною, формується зв'язок між слабким світлом і слабким електричним струмом, проте цей зв'язок зберігається всього близько доби.

Спроби утворити зв'язок між індиферентними подразниками у різних представників підтипу Черепні – міног, костистих риб (йорж, карась, колючка тощо), земноводних (жаба, тритон, аксолотль та ін.) не дали результатів. Слабкі нестійкі зв'язки між індиферентними подразниками вдалося утворити у вищих плазунів (варан і болотяна черепаха).

Якнайкраще тимчасові зв'язки між індиферентними подразниками формуються у ссавців. У птахів (голуби, канарки, шпаки), на відміну від ссавців, ці зв'язки мають збудливий характер, а гальмівні зв'язки не формуються.

Біологічне значення тимчасового зв'язку між індиферентними подразниками, так само як і умовних рефлексів другого порядку полягає, в тому, що завдяки їм тварина вирішує те або інше життєве завдання немовби без попереднього навчання. Якщо ж дослідник нічого не знає про наявність у тварини попереднього досвіду, то у нього може створитися враження про раптове «прийняття рішення» в результаті розсудливої, інтелектуальної діяльності, пошуком якої зацікавленні численні зоопсихологи. Проте навряд чи можна уявити, щоб «розумова» чи «розсудлива» діяльність тварин могла здійснюватися без «будівельного» матеріалу, яким є умовні і безумовні зв'язки, а також їх комбінації.

4.2.2. Рефлекси «перенесення» досвіду

У наукових публікаціях зоопсихологічного та фізіологічного змісту є достатньо прикладів «перенесення» досвіду, тобто використання умовних рефлексів, вироблених за інших умов. Згаданий вище зв'язок між індиферентними подразниками якраз і свідчить, що раніше вироблений умовний орієнтувальний рефлекс тварина може застосувати для раптової харчової або захисної реакції. Описані психологами асоціації за суміжністю та схожістю є окремими випадками використання нервовою системою раніше вироблених умовних рефлексів у подібній або в суміжній ситуаціях.

Такі ж окремі випадки «перенесення» досвіду спостерігалися у випадку вироблення рефлексів на узагальнені ознаки подразників, зокрема на відношення між подразниками. Можна виробити умовний рефлекс не на абсолютну величину, силу і подібні ознаки подразника, а на відношення одного подразника до іншого за величиною, силою. Так, наприклад, якщо тварині давати їжу кожного разу, коли вона позитивно реагує на меншу з двох показаних фігур (трикутник або квадрат), то, незалежно від розмірів пред'явлених подразників, вона позитивну реакцію на менший з них навіть в тому випадку, якщо він до цього був негативним або з'явився вперше. Отже, сигнальною ознакою стало відношення подразників: менше – більше. Такою ознакою можуть бути і відношення: сильніше – слабкіше, голосніше – тихіше, світліше – темніше, легше – важче тощо.

У вироблення умовного рефлексу на відносні ознаки подразників тварина може виконати завдання з першого разу. Таке раптове рішення нерідко розцінюється як «осаяння», «інтуїція», «розсудлива діяльність» і аналогічні категорії, немовби незалежні від умовних та безумовних рефлексів. Насправді ж внаслідок постійного підкріплення меншої фігури тварина з першого пред'явлення двох фігур позитивно реагує на меншу з них.

Завдяки здатності тварин узагальнювати безпосередні сигнали, будь-яка ознака предмету може стати таким універсальним умовним подразником і бути використаною в іншій ситуації. Так, наприклад, у тварини може виробитися умовний рефлекс не лише на певний рухомий предмет, але і на рух взагалі. Безпритульна собака рідко потрапляє під автомобіль. Вона навчається зіставляти шум автомобіля, який наближається, і швидкість його руху. Численні тварини навчаються визначати напрям рухомого об'єкту, навіть якщо він на якийсь час сховався за перешкодою. Отже тварини здатні формувати умовний рефлекс на рух взагалі, яким вони можуть користуватися в будь-яких ситуаціях. У дослідника-зоопсихолога може виникнути враження, що тварина приймає рішення перехопити рухомий предмет у визначеному місці внаслідок розсудливої діяльності, мислення. Звичайно, таке прийняття рішення можна назвати розсудливою діяльністю, мисленням тварини, але здійснюються ці акти за допомогою рефлексорного механізму – в результаті раніше сформованих тимчасових зв'язків (умовних рефлексів), за рахунок безумовних рефлексів на рух і подібні ознаки або за рахунок комбінації тих і інших рефлексів.

Явище так званого раптового рішення засноване на «перенесенні» умовних рефлексів з однієї ситуації в іншу, добре виражене в антропоїдних мавп. Цей рівень організації нервової системи, який можна назвати рівнем стабільних умовних рефлексів, характеризується наявністю складних механізмів, мотивацій, або кажучи фізіологічною мовою, внутрішніх механізмів реакцій, обслуговуючих такі основні функції організму, як захист і розмноження. До цих фундаментальних функцій поступово приєднуються реакції, які складають дослідницьку, наслідувальну, ігрову та стадну діяльність. Внутрішні механізми цих видів діяльності розвиваються одночасно і при зв'язку з механізмами емоцій.

4.2.3. Рефлекси наслідування

У формуванні умовних рефлексів тварин помітну роль може відігравати їх здатність переймати шляхом наслідування від собі подібних та інших організмів рухові, вегетативні, а в деяких випадках і голосові реакції. Така безумовно-рефлекторна здатність має важливе значення у високо організованих хребетних, особливо у стадних тварин, і особливе значення в онтогенезі людини. Не виключена наявність її й у вищих безхребетних, наприклад, мольосків. Імітаційні (наслідувальні) явища відіграють велику роль у пристосуванні окремих особин та виду загалом до мінливих умов середовища. З натуралістів і мандрівників поведінка тварин на безлюдних островах різко змінюється після появи людей – вони стають полохливими. Наслідувальні умовні рефлекси також забезпечують передачу умовних рефлексів від покоління до покоління: одне покоління навчається шляхом наслідування іншому поколінню знаходити їжу та уникати небезпеки.

Явище наслідування широко розповсюджене в тваринному світі. Якщо нічого не відомо про нього у безхребетних, то у нижчих хребетних, особливо зграєвих і стадних тварин, воно наявне у вигляді простої форми – рефлексу наслідування, який різко виражений і має характер «сліпої» реакції, виявляючись навіть за неадекватних умов. Так, стадо овець, одна за одною, може кинутися в провалля або під . Досліди показали, що зграєві риби (верховоди) можуть слідувати не лише одна за одною, але і за «зграєю» із силуетів риб, вирізаних із жерсті.

Рефлекс наслідування, який виявляється в ранній період онтогенезу і названий етологами імпринтингом (відображенням), добре виражений у водних птахів, але, мабуть, він властивий й іншим видам тварин. Наприклад, прямування за рухливим предметом, матір'ю, іншою твариною або експериментатором найкраще виражене у качат на 5-6-й день після вилуплення. Наслідувальні харчові та захисні умовні рефлекси легко утворюються у риб (короп, карась, тріска тощо). Наприклад, у досліді вироблялися позитивні та негативні харчові умовні рефлекси у одного коропа, тоді як інший короп в тому ж акваріумі за прозорою перегородкою. Час від часу, але не більше двох раз на тиждень, риба, що спостерігала процес вироблення рефлексів, поселялася в експериментальну половину акваріума з метою перевірки, чи не з'явилися у неї умовні рефлекси через наслідування. Виявилось, що через деякий час (близько двох місяців) у риби почали з'являтися позитивні, а потім і гальмівні умовні рефлекси, хоча харчові рухи (хапання ротом підвішеної на нитці намістини) жодного разу не підкріплювалися їжею.

Серед птахів поширена здатність до звуконаслідування. Співочі птахи можуть переймати пісні, не притаманні для їх виду, а такі птахи, як сорока, грак, шпак, папуга, можуть імітувати людську мову.

У щурів швидше вироблялася умовна харчова реакція, якщо вони бачили, як вона здійснюється навченими .

Багато тварин, наслідуючи дії батьків і родичів, навчаються розрізняти сигнали безпеки і загрози. Так, наприклад, відомо, що крик сороки, а в тропі-

чних лісах – зеленої папужки, який вони здійснюють углядивши людину або хижака, слугує сигналом небезпеки для багатьох птахів та звірів. Тварини тікають в гліб лісу не тому, що цей крик співпадає з безпосередньою небезпекою, а тому що за цими криками часто виникала панічна втеча інших тварин.

Наслідування також властиве нижчим мавпам, причому у дитинчат воно розвинене краще, ніж у дорослих. Так дитинча макаки з 7-тижневого віку починала переймати у матері рух до годівниці за сигналом, а на 10-ий тиждень воно вже торсало матір і тягнуло її до годівниці, якщо вона затримувалася. При цьому дитинча не отримувало харчового підкріплення.

Спостереження за розвитком двох дитинчат макаки, яких відразу після народження відібрали у матері та виховували в умовах людського житла, показали, що прояв деяких видових реакцій у них значно затримувався порівняно з дитинчатами, зростаючими у стаді мавп. Так міміку і жест погрози (удар передньою кінцівкою перед собою, оскал зубів і випинання очей) вони почали виявляти через 3 місяці після народження в той час, як такого роду погрози у мавп, що виховуються в стаді, виявлялися у місячному віці.

Найкраще розвинене наслідування у людиноподібних мавп. Вони можуть переймати досить складні ланцюги умовних рефлексів, що нараховують 8-10 рухів, і переробку позитивних реакцій у негативні і навпаки. Наприклад, шимпанзе може перейняти від іншої особини досить складну відкривання проблемного ящика і диференціювання двох подразників при одночасному або послідовному їх пред'явленні. Наслідування у шимпанзе, так само як дослідницька діяльність і розвинена пам'ять, – це не механізми, що існують поряд механізмами умовних і безумовних рефлексів, а властивості мозку, завдяки яким швидше і глибше формуються та зберігаються умовні зв'язки, а також реалізуються безумовні рефлекси.

У людини, яка володіє якісно іншою вищою нервовою діяльністю порівняно з тваринами, імітаційні здібності мають свої характерні особливості. Так само як друга сигнальна система включає в себе першу сигнальну систему як основу, так і наслідування у людини включає всі види наслідування, наявні й у інших тварин: рефлекс наслідування, автоматичне та активне (брати приклад) наслідування. У людини в перші роки життя особливо виразно виявляються притаманні тваринам імітаційні явища. Дитина починає лепетати, вимовляючи окремі звуки «ба», «ма», «па», «дя», «де» і т. п., вона імітує слова та міміку дорослих, її слова пов'язуються з виглядом певних осіб. Спочатку дитина може імітувати слова та дії дорослих без жодного уявлення про їх зміст. Пізніше, наслідуючи, вона вимовляє слова, які пов'язує з предметами і явищами. Далі дитина одні слова пов'язує з іншими, внаслідок чого народжуються нові слова. По мірі розвитку мовлення значення наслідування зменшується. Проте і у дорослої людини може спостерігатися несвідоме наслідування. Добре відомі випадки, коли одна людина мимоволі наслідує другій. Так, наприклад, у деяких літніх подружніх пар нерідко спостерігається чітко виражена схожість в словесних виразах, міміці, жестикуляції, письмі. Інколи спостерігається, що учні видатних людей не лише беруть приклад зі свого

вчителя, творчо наслідуючи і розвиваючи його думки і вчинки, але відтворюють також його міміку, жести, вислови і навіть інтонацію.

Мова і у тварин, як засіб комунікації, звичайно, існує, і вона досить різноманітна. Тварини спілкуються одна з одною за допомогою міміки, жестів, звуків, пахучих речовин, виділених особливими залозами. При цьому пахучі виділення відіграють свою біологічну роль як сигнал небезпеки, приваблення особини іншої статі, стимуляції процесів розмноження, сигналізації про місце знаходження їжі, мічення «» території тощо. Хімічна мова особливо розвинена у комах і деяких ссавців. Вона, як і звукова мова тварин, є (інстинктивною) властивістю.

Мова тварин не співставна з мовою людини. Її при поверхневому погляді в цих явищах можна побачити щось більше, ніж просто засіб комунікації. Але при уважному погляді стає очевидним, що голосові реакції тварин відрізняються від мовних реакцій людини не лише тим, що вони вроджені, примітивні за своїми засобами і змістом, а головним чином тим, що вони виникають у відповідь на безпосередню дію на організм чинників оточуючого середовища. За їх допомогою одна тварина може сигналізувати іншій про наявність їжі або небезпеки, але ніколи ці звуки не слугують тварині для відсторонення від дійсності, для абстрактного мислення і уявлення про навколишнє середовище, подібно до того, як для людини послуговує слово, членороздільне мовлення. Іншими словами, голосова реакція тварини не може замінити безпосередній подразник.

Коли ми говоримо, що звукова сигналізація тварин є віддаленою біологічною передумовою мови, то цим ми визначаємо спільність і біологічний сенс комунікативних засобів організмів, сигналізування одного організму іншому і нічого більше. Проте це сигналізування з виникненням суспільних умов існування людини, коли, з'явилася потреба щось сказати один одному, набуло якісно інших властивостей та інших механізмів свого функціонування.

Отже, результати багатьох досліджень говорять про те, що імітаційні умовні рефлекси відіграють значну роль у вищій нервовій діяльності людини і тварин. Проте вони вивчені ще зовсім недостатньо. Зараз можна констатувати факт біологічної значимості їх і дуже мало можна сказати про їх механізм.

4.2.4. Рефлекси активної дії на сигнал

Тварини високого рівня організації здатні до «активної» діяльності, яка полягає в тому, що вони самі, без зовнішніх спонукань намагаються задіяти умовний сигнал: шимпанзе стукає пальцями по віконцю, в якому засвічується лампочка; голуб дзьобає, кролик штовхає носом, а собака лиже лампочку, світло якої сигналізує про появу їжі. Такого роду активність, що є наслідком передавання імпульсів із харчового центру на рухові умовно-рефлекторні центри, не виявлена у нижчих хребетних.

Активна діяльність тварини, спрямована на умовний сигнал, відбувається внаслідок того, що тварина «усвідомлює» наявність умовного зв'язку

сигналу та реакції. Сталий прямий та зворотний зв'язок між мозковими «центрами» умовного подразнення та відповіді на нього входить в стереотипну діяльність тварини, а зовні виглядає як власна активність тварини, здогадка, якій, при упередженому погляді, можна приписати нерелекторну природу.

Стабільні умовні рефлексії тварин є найголовнішим, але не єдиним механізмом вищої нервової діяльності, оскільки зберігають своє значення і примітивніші механізми несигнальних і сигнальних видів індивідуального пристосування: сумарна реакція, нестійкий умовний рефлекс, згасання та інші. У людини, крім цих індивідуальних пристосувальних реакцій, є і мовно-рухові умовні реакції – слова, що позначають конкретні предмети та явища. Але і мовленнєві умовні рефлексії можуть бути і стабільними, і нестійкими.

4.2.5. Комбінаційний умовний зв'язок

Усі нестійкі умовні рефлексії незалежно від того, вироблені вони на мовленнєві або на безпосередні сигнали, можуть закріплюватися в короточасній пам'яті. Із виникненням стабільних і довготривалих тимчасових зв'язків з'явився механізм довготривалої пам'яті, а отже, можливість накопичення індивідуального досвіду, а у людини, крім того, і досвіду попередніх поколінь. Комбінаційний умовний зв'язок – це механізм тих систем реакцій, які виникають немовби без попереднього вироблення, в результаті комбінації зв'язків, що утворилися раніше і зберігаються в пам'яті, і зв'язків, що утворюються заново.

Вище вже йшла мова про явища, коли умовні реакції виникають немовби раптово в результаті так званого перенесення досвіду. Використання тваринами раніше сформованих тимчасових зв'язків є також закономірним для утворення комбінаційних умовних рефлексів, особливо у представників самого високого рівня організації – у людиноподібних мавп.

У елементарній формі комбінаційний умовний зв'язок можна спостерігати, якщо пред'явити ланцюг сигналів, на кожен з яких раніше було вироблено який-небудь рух. Собака, наприклад, у такому разі реагує адекватним ланцюгом рухів, не спрямовуючись до їжі після кожного руху, а через деякий час після того, як завершить останню реакцію. Це ж явище спостерігалось і в дослідах на нижчих мавпах.

Така комбінація умовних рефлексів відбувається у тварин не всіх рівнів організації. У нижчих хребетних (костисті риби) можна виробити два і більше рухів, що викликаються комплексним подразником. Наприклад, ланцюг № 1, що складається з білого миготливого світла, дзвінка і білого суцільного світла, викликає харчовий рух (хапання ротом намистини, підвішеної на нитці) у лівому кутку акваріума, а ланцюг № 2, що складається з дзвінка, булькання і білого світла, викликає такий же рух у правому кутку. Після закріплення цих рефлексів час від часу випробовувалася послідовна дія обох ланцюгів подразників. Риби у відповідь на дію такого комбінованого подразника, що складався з ланцюгів № 1 і 2, реагували лише на першу його ланку.

Потім вони здійснювали ще декілька таких же харчових рухів, те, що діяла вже друга ланка складного ланцюга, або відпливали геть від маніпуляторів і годівниці. У разі ускладнення (5-разове чергування ланцюгів № 1 і 2) результат був той же: риби реагували на першу ланку ланцюга і лише в випадках була зареєстрована реакція на 2-у ланку складного ланцюга подразників.

Геть інша картина спостерігалася в дослідах на голубах і кроликах. Ці тварини не лише адекватно реагували на повторення ланцюгів подразників № 1 і 2, що чергувалися, але і на їх чергування при різних послідовностях, наприклад: №1 + №2 + №2 + №1 + №1. Виявилось також, що кролики та голуби правильно реагують на 7-кратне чергування ланцюгів № 1 і 2. При збільшенні кількості таких ланцюгів подразників ці тварини реагують на подразники неправильно або геть не відповідають на них.

У риб удалося об'єднати три умовні рефлексії, кожен з яких був вироблений на окремий подразник, в єдиний ланцюг руху. Проте це було механічне об'єднання, тому що спроба утворити стереотип тричленного ланцюга рефлексів не була успішною. У риб виник невротичний стан: вони безладно метушилися, натикалися на стінки акваріума або завмирили на одному місці протягом кількох хвилин.

Порівняльно-фізіологічні дослідження умовних рефлексів, вироблених на ланцюзі подразників, показали, що здатність комбінувати умовно-рефлекторні відповіді на сигнали та інтегрувати окремі ланки ланцюга подразників залежить від рівня організації тварини. У риб, не дивлячись більше тисячі ланцюгового подразника, окремі його ланки зберігають сигнальне значення. Подібне явище зареєстроване і в дослідах крабами: після 200-300-разового повторення комплексного подразника його компоненти не втрачали сигнального значення. Компоненти ланцюга подразників в дослідах собаками і нижчими мавпами (макаки) втрачали своє сигнальне значення після 50-150-разового повторення складного сигналу.

У фізіологічних дослідженнях, проведених на шимпанзе, виявлено, що формування найскладніших навичок, таких як складання піраміди з ящиків, за допомогою якої мавпа дістає високо підвішені фрукти, гасіння вогню, що перешкоджає отриманню їжі, складання палиць для діставання їжі, що лежить перед кліткою на підлозі або в лабіринтовому пристрої, «конструювання» ключів для в ящика з їжею і т.п., досягається через використання попереднього досвіду. Такий механізм складних навичок, сформований у шимпанзе внаслідок «проб і помилок», є умовно-рефлекторним. На користь цієї точки зору вказує динаміка формування цих навичок: поступове приєднання мавпою випадково виділених з її хаотичної реакції тих рухів, які наближали тварину до їжі.

Нерідко ці окремі рухи здійснювалися раптово, немовби без попереднього вироблення. Це «немовби» лише здається, бо експериментатор не знає онтогенезу формування рухової діяльності своєї піддослідної тварини. Насправді ж за уважної реєстрації динаміки формування складної рухової навички у вищої тварини неважко виявити явище «перенесення» умовних рефлексів. Так, наприклад, у дослідах з дельфінами афалінами вдалося виявити, як

за допомогою умовно-рефлекторних зв'язків формується досить «розумні» стосунки між двома тваринами, що в одній вольєрі. Спочатку обох афалін вироблявся харчовий умовний рефлекс у вигляді хватання по сигналу (червона куля) зубами гумової стрічки, що звисає над водою. Рефлекс підкріплювався двома-трьома ставридами, падаючими з годівниці, підвішеної біля стрічки. У однієї з афалін цей рефлекс утворювався швидко – після декількох поєднань. Друга тварина також опанувала всю процедуру, але вона незабаром перестала тягнути гумову стрічку, тобто не здійснювала умовно-рефлекторного руху, а чекала поки це зробить її партнерка по експерименту, після чого вона захоплювала падаючу рибу. Таке перемикання у цієї афаліни на іншу схему дії, ніж та, яка була запропонована експериментатором, було здійснено самою твариною до того ж раптово: у неї виробився умовний рефлекс очікування, харчовий рух виконає інша афаліна. Все це сталося умовно-рефлекторного пристосування тварини до наступної ситуації: у афаліни, яка отримала одного рибу без харчового руху, утворився новий умовний зв'язок, що забезпечує їжі без «зайвого» руху.

Після того, як були підвішені два маніпулятори (стрічки) і дві годівниці в протилежних половинах вольєри, і для кожної з них свій умовний сигнал, афаліни перебудували свою діяльність. Кожна з них нерідко вибирала свою годівницю, незалежно від поданого подразника, а інколи очікувала свого сигналу, який сповіщає про можливість «» їжу з її власної годівниці.

Обидва випадки біологічно доцільного (на вигляд розсудливого і навіть розумного) вирішення задачі афалінами базуються на утворенні системи зв'язків між сигналізацією і харчовими діями тварини. У комбінацію цих дій входять як випадкові рухи, що виникають в результаті генералізації харчового збудження, так і рухи, сформовані в експерименті. Таким чином, поведінка двох афалін заснована на формуванні комбінаційних умовних рефлексів, які і служать найголовнішим механізмом їх «конкретного мислення».

Комбінаційні умовні рефлекси лежать в основі поведінки не лише вищих ссавців. Вони притаманні і щурам. Якщо у щурів виробити, наприклад, харчовий умовний рефлекс на комплекс із трьох подразників і три ланцюгові рефлекси, кожен із яких включає два рухи, що викликаються різними сигналами і підкріплюються водою, то на пред'явлення нової комбінації подразників, що входили раніше в системи сигналів харчових і водних рефлексів, можна виробити комбінаційний рефлекс. Проте він утворюється поступово, шляхом «проб і помилок»: щур не відразу вирішує задачу, а по мірі знаходження відповідності між подразниками та своїми рухами.

Комбінаційні умовні рефлекси – це один з проявів більш високого рівня інтеграційного процесу, ніж той рівень, на якому здійснюється формування елементарних умовних реакцій. Комбінація тимчасових зв'язків – це одна з основ інтеграційної діяльності мозку людини і вищих тварин. При цьому інтеграції піддаються і прості, і складні тимчасові зв'язки. Головний мозок здійснює таким шляхом формування знань, передбачень, припущень, рапто-

вих рішень і подібних категорій, що цікавлять з відповідних точок зору і фізіологів, і психологів. Інтеграція окремих сигналів і рухів в автоматизовану систему у людини і тварин відбувається за однією і тією ж закономірністю, якщо людина, звичайно, не знає заздалегідь правил, за якими утворюється система, і тому не може діяти усвідомлено.

Сполучення подразників у ланцюг, як про це говорилось вище, призводить у тварин до з'єднання у ланцюг рухів. Після багаторазового повторення такого ланцюга подразників і ланцюга відповідей формування так званих функціональних комбінаційних центрів, у мозку настає така стадія автоматизації, коли всі зовнішні сигнали, за виключенням першого, втрачають своє значення. Перший сигнал стає пусковим.

Якщо дотримуватися схеми експерименту, при якому підкріплення здійснюється в тому випадку, коли за певним рухом йде відповідний черговий зовнішній сигнал, то автоматизація ланцюга рухів в описаному вигляді не виявляється.

Динаміка формування складних систем умовних рефлексів у тварин різного рівня організації має свої і в тому випадку, якщо ці системи складаються не лише зі збудливих, але і з гальмівних зв'язків.

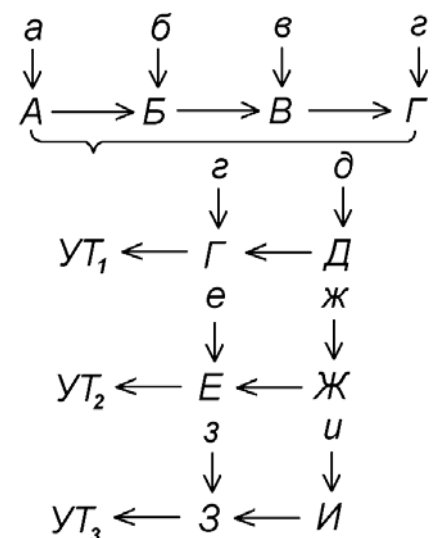
Було встановлено, що від рівня організації нервової системи залежить характер складної системи тимчасових зв'язків. Після того, як у тварини або людини сформовано ланцюг рухових рефлексів, до нього можна виробити умовне гальмо, а потім рухи, що усувають це умовне гальмо. Проте це вдається спостерігати у тварин не всіх рівнів організації. У черепах можна виробити ланцюг рухів на відповідний ланцюг подразників, а у більш високорозвинених тварин (птахи, ссавці) – і рухи, що усувають перешкоди до отримання їжі.

Формується ця система тимчасових зв'язків таким чином (мал. 40): у черепах формується ланцюговий рефлекс ($A - B - B - \Gamma$) у відповідь на послідовно діючі сигнали ($a - б - в - г$).

Застосування цього ланцюга подразників під час дії подразника UT без підкріплення призводить до того, що через деякий час він припиняє викликати умовний рефлекс. UT_1 , таким чином, стає умовним гальмом.

У голубів, кроликів, собак і мавп удається виробити рухи D і E , що усувають умовне гальмо. Після цих рухів, що виникають у відповідь на сигнали $д$ і $е$, дія UT_1 припиняється (розгальмовується).

Така система комбінаційних умовних рефлексів, що складається з позитивних, умовно-гальмівних і реакцій, що розгальмовують, легко формується і у людини. При цьому вона виникає не на основі харчового рефлексу, а на адекватнішому для неї підкріпленні, у вигляді сигналу, що сповіщає про розв'язування задачі: перед випробовуванням заздалегідь ставиться мета включити червону лампочку, комбінуючи дії на кнопках.



Мал. 40. Схема складної системи позитивних і негативних умовних зв'язків (пояснення в тексті)

Виявилось, що у людини вдається досить легко виробити багатоступеневе умовне гальмо (див. мал. 40) і до кожного з них ланцюг рухів, що розгальмовує. Поставлене перед випробовуванням завдання вирішується таким чином: двома рухами усувається UT_3 , потім іншими двома рухами – друге умовне гальмо (UT_2) і, нарешті, – UT_1 . Після цього випробовуваний може включити потрібну електричну лампочку. Ця складна система дій у людини формується досить легко тому, що вже при здійсненні рухів, які усувають UT , він помічає, для чого це потрібно робити. У людини при утворенні цієї системи комбінаційних умовних рефлексів виявилася властива їй риса, відсутня у тварин, – усвідомлювати принцип побудови системи тимчасових зв'язків (у даному випадку – шлях усунення перешкод, що з'являються, для досягнення мети).

4.2.6. Абстрактно-логічний умовний зв'язок

Абстрактно-логічний умовний зв'язок відноситься до вищого рівня набутої поведінки. Він є тим функціональним будівельним матеріалом, на основі якого формується мислення та свідомість людини. При розгляді всіх попередніх рівнів несигнальної та сигнальної діяльності згадувалося, що й ці механізми входять до складу вищої нервової діяльності людини, але специфічною основою її є абстрактно-логічні зв'язки. Цей вищий рівень умовних зв'язків можливий у людини завдяки наявності у неї мовної сигналізації, яку І.П. Павлов (1849-1936) найменував другою сигнальною системою. Друга сигнальна система дає змогу людині відсторонюватися, абстрагуватися від безпосередньої дійсності і створювати загальні та окремі поняття.

Формування у людини загального поняття (абстрактно-логічного правила) можна продемонструвати на прикладі вже згадуваної при розгляданні комбінаційних умовних рефлексів здатності людини вловлювати принцип побудови системи тимчасових зв'язків (див. мал. 40). Випробовуваний одразу ж починає рухи для усунення сигналу UT_3 і UT_2 , тому що при виробленні рефлексів, що усувають UT_1 , у нього, завдяки наявності мовленнєвої системи, сформулювалося правило: будь-який новий сигнал, що заважає досягненню мети, має бути усунений.

У тварин через відомі причини таке правило не може бути сформульоване. У шимпанзе після тривалого тренування вдалося утворити умовне гальмо другого ступеня і два рухи, що усувають його. Мабуть, це пояснюється тим, що на відміну від інших тварин у антропоїдних мавп можуть вироблятися дуже складні системи умовних рефлексів, про що згадувалося вище. До того ж не виключена можливість наявності у них зачатків абстрагування, заснованих на утриманні складних слідів безпосередніх подразнень, завдяки чому і можливе вирішення досить складних експериментальних. Проте й ці високоорганізовані тварини не могли вирішити завдання за умови пред'явлення їм умовного гальма третього ступеня. У окремих тварин у цьому випадку розвивався невротичний стан, який виявлявся у вигляді загальної збудливості, відмови від їжі в умовах експерименту і негативного ставлення до експерименту.

Для того, щоб усвідомити різницю між комбінаційними рефлексами і абстрактно-логічними зв'язками, те, що перші органічно пов'язані з другими, детальніше розглянемо згадувані вище досліди, проведені на щурах і людях.

У щурів було вироблено декілька складних рефлексів, а саме: харчовий, сигналом якого служив комплекс оптичних подразників, і три ланцюгові рефлекси, кожен із яких мав свій ланцюг світлових подразників і підкріплювався водою (Мал. 41).

ABC — 6	Їжа
P — 2 — H — 9	Вода
K — 4 — M — 9	Вода
MH — 5 — C — 9	Вода

Мал. 41. Схема харчового і водних рефлексів
(пояснення в тексті)

У цій схемі латинськими літерами позначені умовні подразники, а цифрами – номери полиць, на які стрибали щури, перш ніж отримати їжу або воду. У дослідженнях з людиною зберігалася та ж схема досліду. Умовні подразники були ті ж, а рухи – натискання на кнопки – позначалися номерами. Підкріпленням для умовного рефлексу на комплекс ABC було натискання на кнопку № 6, внаслідок чого засвічувалася червона лампочка, а для трьох ланцюгів рухів – натискання на відповідні кнопки, які вмикали освітлення трикутника. Ці «підкріплюючі» рухи і сигнали, що викликані ними та свідчать про завершення експериментального завдання, були обумовлені попередньою інструкцією.

Після того, як усі чотири рефлекси були зміцнені, щурам, що спрагу, пред'являвся новий складний подразник, що містив компоненти, які входили в комплексний сигнал харчового і водного рефлексів, наприклад, *ABPK*. Отже, для вирішення завдання (для тварини – отримання їжі, а для людини – обумовлене попередньою інструкцією вмикання червоної лампочки) необхідно було компоненти *PK* замінити на компонент *C* в результаті здійснення ланцюга рухів. Для оптимального вирішення задачі потрібно всього чотири рухи – у відповідь на *ABPK* має бути здійснений рух 2, за яким прослідуює сигнал *H*, після чого може бути пред'явлений комплекс *ABHK*. Цей комплекс повинен викликати рух 4, за яким прослідуює подразник *MH*. Внаслідок цього комбінація подразників стає *ABMH*, а оскільки *MH* викликає рух 5, за яким йде подразник *C*, то таким чином комплекс *ABMH* перетворюється на *ABC*, за яким йде сигнал – червона лампочка, що сповіщає людину про те, що завдання виконано. У дослідах щурами в цьому випадку їжа.

Щури вирішили завдання не оптимальним шляхом, а в результаті «проб і помилок». Вони багато разів здійснювали всі можливі рухи, не склалася така комбінація з них, при якій тварини одержували їжу. Для того, щоб *ABPK* перетворилася на *ABC*, щури здійснювали від 15 до 25 рухів.

У результаті досліджень з людьми виявилось, що четверо з п'яти випробовуваних швидко встановили логічний зв'язок між поставленим завданням та їх життєвим досвідом. Двоє цих чотирьох випробовуваних виконали завдання без єдиної помилки, тобто оптимально. Двоє інших також логічно виконали завдання, але зробили при цьому одну-дві помилки. У п'ятого випробовуваного зареєстровано майже стільки ж помилок, скільки їх було в дослідах на щурах. Проте на останніх етапах вирішення задачі і він застосовував логічні зв'язки так само, як інші випробовувані.

Таким чином, логічні зв'язки другої сигнальної системи забезпечують оптимальне формування складних рухових реакцій. Зрозуміло, що це відбувається тоді, коли потрібні логічні зв'язки були сформовані раніше і зберігаються в пам'яті або не загальмовані певною обставиною. У тих же випадках, коли специфічні для вищої нервової діяльності людини механізми сигнальної діяльності, головним чином абстрактно-логічні зв'язки, активовані не повною мірою, при вирішенні рухових і розумових завдань вона користується методом «проб і помилок».

Поступово розвиваюча роль досвіду у формуванні фізіологічних механізмів дій людини (у тому числі і механізмів абстрактно-логічних зв'язків) виразно виявляється при дослідженні дітей різного віку. Так діти молодшого шкільного віку під час пошуку послідовного ряду кнопок, що включають лампу на експериментальній установці, керувалися гіпотезою, що включити світло можна, натискуючи на одну кнопку, подібно до того, як включається освітлення кімнати. Школярі ж старшого віку, вбачивши перед собою 25 кнопок, починали з припущення, що лампочка включається за допомогою різного роду комбінацій натискувань на кнопки. У цьому випадку використовувався багатший досвід, складніший абстрактно-логічний зв'язок.

Результати таких дослідів показали, яке значення для формування систем рухових реакцій мають комбінаційні і абстрактно-логічні зв'язки. Про значну роль «внутрішньої» інформації свідчить те, що, наприклад, учні середніх і старших класів ведуть не безладний пошук потрібного руху, а дотримуються якоїсь гіпотези, заснованої на наявних знаннях. Такий упорядкований, плановий пошук вони ведуть не лише при складних, але й при простих завданнях.

Таким чином, у процесі онтогенезу у людини формуються абстрактно-логічні зв'язки, які базуються на мовній функції та складають специфічну особливість її вищої нервової діяльності. Ці зв'язки є фізіологічним механізмом засвоєних правил, законів, алгоритмів, які виробляються в результаті безпосередньо набутого особистого та суспільного досвіду, що передається шляхом навчання. Абстрактно-логічні зв'язки складають механізм того рівня вищої нервової діяльності, який звичайно називають свідомим. Р у вищій нервовій діяльності людини у ряді випадків важливу роль відіграють, можливо, і сліди безпосередніх подразнень предметами, явищами або їх символами, тобто словами, що не дійшли до свідомості.

Дослідження неусвідомлюваного рівня вищої нервової діяльності, що виявляється за змінами біострумів мозку та шкірно-гальванічної реакції у

людей різного віку, дозволяють з'ясувати онтогенез механізмів абстрактно-логічних зв'язків. Якщо, наприклад, застосувати кілька разів світловий стимул кожні 15 секунд, то надалі навіть без нього через ці відрізки часу може з'являтися шкірно-гальванічна реакція. Такий умовний рефлекс на час здійснюється на підсвідомому рівні, тому що випробовуваний, якщо його запитати про величину інтервалу часу, може його переоцінити або недооцінити. Звичайно, це відбувається, коли випробовуваний при визначенні інтервалу часу не користується підрахунком про себе.

Виявилось, що 5-6-річних дітей, які ще не вміють користуватися лічбою, а отже, мають слаборозвинені абстрактно-логічні зв'язки, відлік часу на підсвідомому рівні здійснювався виразніше, ніж у випробовуваних старшого віку. Обстеження дорослих людей, хворих на церебросклероз та хронічний алкоголізм показало, що у них виразно порушений усвідомлений відлік часу, а неусвідомлений здійснюється точніше, ніж у здорових людей. Мабуть ця обставина пояснюється патологічним ослабленням другої сигнальної системи, через що вона менше впливає на відлік часу.

Таким чином, у тварин є дві форми індивідуального пристосування: несигнальна, безумовно-рефлекторна та сигнальна, набута, умовно-рефлекторна. Найбільш складною є сигнальна форма цього пристосування. Вона включає обидва несигнальні рівні індивідуального пристосування (згадання та сумація) і складається з чотирьох рівнів умовних зв'язків: нестійкого, стабільного, комбінаційного і абстрактно-логічного. При цьому кожен рівень індивідуально-пристосувальних механізмів містить усі попередні рівні. Однак ускладнення механізму індивідуального пристосування не завжди співпадає з рівнем організації тварини. Не можна, наприклад, категорично стверджувати, що сучасним одноклітинним тваринам властива несигнальна форма індивідуального пристосування, а нижчим червам – нестійкий тимчасовий зв'язок. Можливо, за більш відповідних методик, ніж ті, які застосовуються нині в дослідках з найпростішими, будуть виявлені нестійкі умовні рефлекси, а у нижчих червів – стабільні умовні зв'язки.

Зрозуміло, що найбільший інтерес у дослідників викликає та сигнальна діяльність, яку І.П. Павлов нарік другою сигнальною системою, і особливо ті її тимчасові зв'язки, які можуть бути названі абстрактно-логічними. Цей вищий другої сигнальної системи, що дає можливість людині абстрагуватися, відсторонюватися від реальної дійсності, виник не лише в результаті розвитку індивідуально-пристосувальної діяльності, а головним чином унаслідок формування другої сигнальної системи, що виникла у вигляді зачатків у наших далеких предків, а потім остаточно сформувалася у людини сучасного фізичного типу.

Цілком логічно припустити, що друга сигнальна система в тому вигляді, в якому вона властива сучасній людині, не могла з'явитися раптово. Вона, поза сумнівом, здійснила свою еволюцію, пройшовши через низку певних рівнів, кожен з яких був найбільш розвиненим вищої нервової діяльності найближчих предків сучасної людини. Ці рівні у досить приблизному вигляді можна при дослідженні онтогенезу другої сигнальної системи у людини:

окремі звукові реакції (первинні фонемі), словесна символізація (мовленнєві умовні зв'язки), об'єднання слів у фрази (комбінаційні мовленнєві зв'язки) і формування загальних понять, правил, вищої форми відсторонення від дійсності (абстрактно-логічні зв'язки).

Вже з появою перших слів у дитини, особливо при виникненні спроб комбінувати слів фрази, починається розвиток специфічного для другої сигнальної системи явища – абстрагування від реальної дійсності, тобто зародження та розвиток абстрактного мислення. Такі ж рівні другої сигнальної системи можуть бути виділені і у дорослої людини, оскільки мовленнєва символізація, комбінаторика і абстрагування реально існують в її вищій нервовій діяльності. Хоча вони нерозривно пов'язані, але з пізнавальною метою можуть бути відокремленими, так само як виділяється перша і друга сигнальні системи.

Схематичне уявлення про еволюцію вищої нервової діяльності, а особливо її вищих рівнів, властивих людині, може бути вираженим в найзагальніших рисах, і то гіпотетично. Проблема еволюції індивідуального пристосування в результаті накопичення, зберігання, переробки і використання інформації, що потрапляє в організм його зовнішнього та внутрішнього середовища, ще далека від свого остаточного. Справа в тому, що до цих пір головна увага зверталася лише на феноменологічне вивчення набутого компонента поведінки людини і тварини. Якими б не були практично важливими і теоретично цікавими проблеми еволюційного розвитку і динаміки феноменів вищої нервової діяльності сучасних людини і тварин, на шляхах їх постають серйозні труднощі. Найголовніша з них полягає у відсутності знань про внутрішні механізми навчання і пам'яті, вилучення інформації з «комірок» пам'яті і використання її для вищої нервової діяльності, яка безперервно здійснюється не лише під час неспання організму, але в якійсь своєрідній формі і під час сну.

4.3. МИСЛЕННЯ У ЛЮДИНИ І ТВАРИН

Наявність у вищих тварин елементів розуму не викликає сумніву ні в кого з учених. У той же час інтелект навіть самих вищих тварин, поза сумнівом, на нижчому розвитку, ніж інтелект людини, тому більш коректно буде називати його елементарним мисленням, або зачатками мислення. Вивчення даної біологічної проблеми пройшло довгий історичний шлях, бо до неї знову і знову поверталися всі визначні вчені.

4.3.1. Поняття мислення та інтелекту

Перш ніж говорити про елементарне мислення тварин, необхідно уточнити, як психологи визначають мислення та інтелект у людини. Н в психології існує декілька визначень цих складних явищ.

Вважається, що мислення є найскладнішою формою психічної діяльності людини, вершиною її еволюційного розвитку. Дуже важливим апаратом

мислення людини, що ускладнює його структуру, є мовлення, яке дозволяє кодувати інформацію за допомогою абстрактних символів.

Термін «інтелект» використовується як в широкому, так і у вузькому сенсі. У широкому сенсі інтелект – це сукупність усіх пізнавальних функцій індивіда – від відчуття і сприйняття до мислення і уяви. У вузькому сенсі інтелект – це власне мислення.

У процесі пізнання людиною дійсності психологи відзначають три основні функції інтелекту:

- здатність до навчання;
- здатність оперувати символами;
- здатність до активного опанування закономірностями навколишнього світу.

Крім того, психологи виділяють наступні форми мислення людини:

- наочно-дієве мислення, що базується на безпосередньому сприйнятті предметів у процесі дій з ними;
- образне мислення, яке спирається на уявлення та ;
- індуктивне мислення, що спирається на логічний висновок «від часткового до загального» (побудова аналогій);
- дедуктивне мислення, яке базується на логічному висновку «від загального до часткового» або «від часткового до часткового», здійсненому за правилами логіки;
- абстрактно-логічне, або вербальне мислення, яке є найбільш складною формою мислення.

Вербальне мислення людини нерозривно пов'язане з мовленням. Саме завдяки мовленню, тобто другій сигнальній системі, мислення людини стає узагальненим і опосередкованим.

Загально визнано, що процес мислення здійснюється за допомогою наступних розумових операцій – аналізу, синтезу, порівняння, узагальнення і абстрагування. Результатом процесу мислення у людини є поняття, думки і .

4.3.2. Інтелект у тварин

Інтелектуальна поведінка є вершиною психічного розвитку тварин. Проте, кажучи про інтелект, «розум» тварин, необхідно відзначити, що надзвичайно важко точно вказати, з приводу яких тварин можна говорити про інтелектуальну поведінку, а з приводу яких – ні. Очевидно, мова може йти лише про вищих хребетних, але явно не лише про приматів, як це до недавнього часу вважалося. Р інтелектуальна поведінка тварин є не чимось відособленим, , а лише одним із проявів єдиної психічної діяльності з її і набутими аспектами. Інтелектуальна поведінка не лише найтіснішим чином пов'язана з різними формами інстинктивної поведінки і навчання, але й сама складається (на основі) з індивідуально-мінливих компонентів поведінки. Вона є вищим підсумком і проявом індивідуального накопичення досвіду, особливою категорією навчання з властивими їй якісними особливостями. Внаслідок таких властивостей інтелектуальна поведінка забезпечує найбільший пристосувальний ефект.

Передумовою і основою розвитку інтелекту тварин є маніпулювання, причому біологічно «нейтральними» об'єктами. Особливо це стосується мавп, для яких маніпулювання служить джерелом якнайповніших відомостей про властивості та структуру наочних компонентів середовища, бо в ході маніпулювання здійснюється найбільш глибоке і всебічне ознайомлення з новими предметами або новими властивостями вже знайомих тварині об'єктів. У ході маніпулювання, особливо у процесі виконання складних маніпуляцій, відбувається узагальнення досвіду діяльності тварини, формуються узагальнені знання про компоненти навколишнього середовища, і саме цей узагальнений рухово-сенсорний досвід складає найголовнішу основу інтелекту мавп.

Особливу пізнавальну цінність мають деструктивні дії, оскільки вони дозволяють відомості про внутрішню будову предметів. При маніпулюванні тварина отримує інформацію одночасно по сенсорних каналів, але переважаче значення має поєднання шкірно-м'язової чутливості рук із зоровими відчуттями. Завдяки цьому тварини отримують комплексну інформацію про річ як цілісний об'єкт, який характеризується різноякісними властивостями. Саме у цьому і полягає значення маніпулювання як основи інтелектуальної поведінки.

Надзвичайно важливою передумовою інтелектуальної поведінки є й здатність до широкого перенесення у нові ситуації. Ця здатність цілком розвинена у вищих хребетних, хоча і виявляється у різних тварин різною мірою. Здібності вищих хребетних до різноманітного маніпулювання, до широкого чуттєвого узагальнення, до вирішення складних завдань і перенесення складних навичок у нові ситуації, до повноцінної орієнтації та адекватного реагування за нових умов на основі колишнього досвіду є найважливішими елементами інтелекту тварин. Та все ж самі собою ці якості ще недостатні, щоб слугувати критеріями інтелекту, мислення тварин.

Відмітна особливість інтелекту тварин полягає в тому, що у них, крім віддзеркалення окремих речей, наявне їх співвідношень та взаємозв'язків. Це віддзеркалення відбувається в процесі діяльності, яка за своєю структурою є двофазною. У процесі розвитку інтелектуальних форм поведінки виконання завдання чітко розділяється: раніше злита в єдиний процес діяльність диференціюється на фазу підготовки та фазу здійснення. Саме фаза підготовки є характерною рисою інтелектуальної поведінки. Друга фаза включає в себе певну операцію, яка закріплюється у вигляді навички.

Велике значення, як один із критеріїв інтелектуальної поведінки, має і та обставина, що при розв'язуванні задачі тварина користується не одним стереотипно виконуваним способом, а різні способи, які є результатом раніше накопиченого досвіду. Отже, замість проб різних рухів, як це має місце у випадку неінтелектуальних дій, при інтелектуальній поведінці наявні проби різних операцій, що дозволяє вирішити одне і те ж завдання різними способами. Перенесення і проби різних операцій при виконанні складної задачі знаходять у мавп своє вираження зокрема в тому, що вони практично ніколи не користуються знаряддями абсолютно однаковою чином.

Поряд і всім цим треба чітко усвідомлювати біологічну обмеженість інтелекту тварин. Як і всі інші форми поведінки, вона цілком визначається способом життя і чисто біологічними закономірностями, рамки яких не може переступити навіть найрозумніша мавпа.

Необхідно визнати, що проблема інтелекту тварин ще вкрай недостатньо вивчена. Адже поки-що ґрунтовні експериментальні дослідження у цьому напрямку проведені над мавпами, переважно вищими, тоді як інтелектуальних дій інших хребетних все ще немає доказових експериментальних даних. Р, сумнівно, щоб інтелект був властивий приматам.

4.3.3. Мислення і розсудлива діяльність

Критеріями наявності у тварин зачатків мислення можуть бути наступні ознаки:

- екстрена поява відповіді за відсутності готового рішення;
- пізнавальне виділення об'єктивних умов, істотних для дії;
- узагальнений, опосередкований характер дійсності;
- пошук та виявлення нового;
- наявність і виконання проміжних цілей.

Мислення людини має цілу низку синонімів, як то: розум, інтелект, розсудливість. О при використанні цих термінів для опису мислення тварин необхідно мати на увазі, що, якою би складною не була їхня поведінка, мова може йти лише про елементи та зачатки відповідних розумових функцій людини.

Найбільш коректним є термін «розсудлива діяльність». Він дозволяє уникнути ототожнення розумових процесів у тварин і людини. Найбільш характерна властивість розсудливої діяльності тварин – здатність уловлювати прості емпіричні закони, що зв'язують предмети і явища навколишнього середовища, і можливість оперувати цими законами при побудові програм поведінки в нових ситуаціях.

Розсудлива діяльність відрізняється від будь-яких форм навчання. Ця форма адаптивної поведінки може здійснюватися при першій зустрічі організму з ситуацією, що створилася в місці його існування. У тому, що тварина одразу, без спеціального навчання, може дійти до адекватного виконання поведінкового акту, і полягає унікальна особливість розсудливої діяльності як пристосувального механізму в , постійно мінливих умовах оточуючого середовища. Розсудлива діяльність дозволяє розглядати пристосувальні функції організму не лише як саморегульовані, але і як самоселектовані системи. Тут мається на увазі здатність організму здійснювати вибір біологічно найбільш адекватних форм поведінки в нових ситуаціях. Таким чином, розсудлива діяльність – це виконання твариною адаптивного поведінкового акту в ситуації, що раптово склалася. Цей унікальний спосіб пристосування організму в життєвому середовищі можливий у тварин добре розвиненою нервовою системою.

Зачатки мислення у досить багатьох видів хребетних – плазунів, птахів, ссавців різних рядів. У найбільш високорозвинених ссавців – людиноподібних

дібних мавп – здатність до узагальнення дозволяє засвоювати і використовувати мови-посередники (мова жестів) на рівні 2-річних дітей.

Елементи мислення виявляються у тварин у різних формах. Вони можуть виявлятися у виконанні багатьох операцій, таких як узагальнення, абстрагування, порівняння, логічний висновок, термінове прийняття рішення за рахунок оперування емпіричними законами тощо.

Розумові акти у тварин пов'язані з обробкою сенсорної інформації в різних функціональних сферах – харчовій, захисній, суспільній, батьківській тощо.

Мислення тварин – не просто здатність до виконання того чи іншого завдання. Це системна властивість мозку, причому, чим вище рівень розвитку тварини і відповідно структурно-функціональна організація її мозку, тим більшим діапазоном інтелектуальних можливостей вона володіє.

4.3.4. Здатність до узагальнення й абстрагування

Узагальнення і абстрагування є важливими складовими розумового процесу, завдяки яким мислення виступає як узагальнене і опосередковане віддзеркалення дійсності.

Ці процеси забезпечують ту сторону мислення тварин, яка не пов'язана з терміновим вирішенням нових завдань, а заснована на здатності в процесі навчання і набуття досвіду виділяти і фіксувати відносно стійкі, незмінні за будь-яких умов властивості предметів та їх співвідношень.

Узагальнення акцентує увагу на уявному виділенні найбільш загальних властивостей, об'єднуючих низку стимулів або подій, на переході від часткового до загального.

Завдяки операції порівняння інформації, що надходить, з тією, що зберігається в пам'яті, тварини можуть здійснювати адекватні реакції в нових умовах.

Абстрагування, у свою чергу, іншу властивість розумового процесу – незалежність сформованого узагальнення від другорядних, ознак.

Операція узагальнення тісно пов'язана з функціями пам'яті.

Численні експерименти, проведені на різних видах птахів і ссавців, показали, що тварини можуть формувати такі поняття як схожість і відмінність, парність і непарність, симетрія, новизна, просторові характеристики, кількість елементів у множині тощо.

Виявилося також, що деякі тварини можуть формувати поняття не лише про окремі властивості предметів, але і про так звані «природні поняття», наприклад, вибірково реагувати на будь-які зображення людини, води, дерев тощо в широкому діапазоні варіантів. Оскільки в даному випадку потрібний менший ступінь абстрагування, прийнято розцінювати це як здібність до категоризації.

Досліди засвідчили, що ступінь перенесення адекватного на нові стимули залежить як від умов навчання, так і від виду тварини. Чим більше параметрів змінювалося в процесі навчання, тим кращою була реакція на нові стимули тієї ж категорії. Істотні відмінності виявлені також у поведінці тва-

ринних різних видів. Так, наприклад, голуби демонструють у край низьку здатність до перенесення досвіду, а вороніві птахи виконують даний тест успішно. С відмінності виявлені також між ссавцями різних рівнів організації.

Аналіз формування умовних рефлексів на відносні ознаки сигналів, генералізацію та перенесення навичок засвідчив, що тваринам в тією чи іншою властива здатність до узагальнення, тобто створення функціональних блоків систематизованої інформації про предмети, явища, відносини, дії, тотожності тощо, які зберігаються в пам'яті. У процесі узагальнення можуть формуватися поняття, які фіксують певні ознаки кожного окремого предмету, спільні для даного класу предметів. Вони характеризуються різним ступенем абстрагування від конкретних властивостей предмета. Донедавна вважалося, що тваринам властивий не справжній, а відносний ступінь абстрагування, коли загальна ознака не абстрагується повністю, як у людини, завдяки мовленню, а лише вирізняється в наочних уявленнях конкретного. Ця точка зору дійсно загальну картину, типову для більшості хребетних, як уже згадувалося, завдяки даним про здатність до символізування, виявлену у процесі навчання тварин мовам-посередникам, вона отримала новий зміст.

Роботи з навчання мовам різних видів тварин, таких як шимпанзе, дельфіни, папуги, переконливо свідчать, що здатність до узагальнення і абстрагування, необхідна для зачатків процесу символізування, наявна у представників різних рівнів організації. Здатність тварин до узагальнення і абстрагування дозволяє їм опановувати символи і оперувати ними замість реальних позначуваних предметів та понять. Вона виявляється як у традиційних лабораторних умовах («лічба» у шимпанзе), так і в ситуації спілкування людини з людиноподібними мавпами, дельфінами, а також папугами і воронівими птахами. При певних методиках виховання і навчання, засвоєні мавпами знаки дійсно використовуються як символи в широкому спектрі ситуацій.

4.3.5. Роль розсудливої діяльності

У досліджах було виявлено, що найбільш точну оцінку рівня елементарної розсудливої діяльності може бути надано за умови першого пред'явлення завдання, його виконання не було підкріплене біологічно подразником. К підкріплення вирішення задачі вносить елементи навчання при подальших її пред'явленнях. Швидкість навчання виконанню логічного завдання може бути лише відносним показником рівня розвитку розсудливої діяльності.

Узагальнюючи, можна сказати, що чим більшу кількість закономірностей, які зв'язують елементи навколишнього світу, фіксує тварина, тим більше розвиненою розсудливою діяльністю вона володіє. Очевидно, використовуючи такий критерій оцінки елементарної розсудливої діяльності, можна давати якнайповнішу порівняльну оцінку різним таксономічним групам тварин.

У численних експериментах виявилось, що риби й амфібії практично не в змозі вирішувати завдання, доступні для плазунів, птахів та ссавців. Важливо зазначити, що серед птахів і ссавців спостерігається величезна різноманітність стосовно успіху виконання пропонованих завдань. Вороніві птахи

за рівнем розвитку розсудливої діяльності подібні до хижих ссавців. Навряд чи можна сумніватися в тому, що виняткова пристосованість птахів родини воронових, які поширені майже по всій земній кулі, пов'язана з високим рівнем розвитку їх розсудливої діяльності.

Дослідники виявили зв'язок рівня розвитку елементарної розсудливої діяльності з розмірами кінцевого мозку, структурною організацією нейронів і встановили провідну роль деяких відділів мозку в здійсненні досліджуваної форми вищої нервової діяльності. Результати цих досліджень дають підстави розповсюдити загальноприйнятий у фізіології принцип залежності функцій нервової системи від її структури також і на розсудливу діяльність.

Таксономічні групи тварин із різною організацією мозку можуть мати схожий рівень розвитку розсудливої діяльності. Це стає очевидним при порівнянні не лише окремих класів тварин, але і при зіставленні в межах одного класу (наприклад, примати і дельфіни).

Поведінка тварин, як і людини, базується на основі трьох головних компонентів вищої нервової діяльності: інстинктах, навчанні та розумі. Залежно від питомої маси кожного з них можна умовно охарактеризувати ту або іншу форму поведінки як інстинктивну, умовно-рефлекторну або розсудливу. У повсякденному житті поведінка хребетних тварин є інтегрованим комплексом усіх цих компонентів.

Одна із найважливіших функцій розсудливої діяльності – відбір тієї інформації про структурну організацію середовища, яка необхідна для створення програми найбільш адекватного способу поведінки за даних умов.

Поведінка тварин здійснюється під визначальним впливом подразників, що несуть інформацію про життєве середовище, яке безпосередньо їх оточує. Система, що сприймає таку інформацію, була названа І.П. Павловим першою сигнальною системою дійсності.

Процес формування мислення людини здійснюється не лише за допомогою першої сигнальної системи дійсності, а, головним чином, під впливом інформації, яку він отримує за допомогою мовлення. Цю систему сприйняття дійсності І.П. Павлов назвав другою сигнальною системою. За допомогою другої сигнальної системи людина має можливість отримувати всю суму знань і традицій, накопичених людством в процесі його історичного розвитку. У цьому відношенні можливостей людського мислення колосально відрізняються від елементарної розсудливої діяльності тварин, які в своєму повсякденному житті оперують лише обмеженими уявленнями про структурну організацію місця їх існування.

На відміну від тварин найбільш високорозвиненою елементарною розсудливою діяльністю і, ймовірно, від своїх печерних предків, людина виявилася здатною усвідомлювати не лише емпіричні закони, але й формулювати теоретичні закони, які полягли в основу розуміння навколишнього світу і розвитку науки. Все це, звичайно, ні якою мірою не доступно тварині. І в цьому полягає величезна якісна відмінність між твариною і людиною.

ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ

1. Дайте визначення вродженої, інстинктивної діяльності живого організму.
2. Що таке набута, умовно-рефлекторна діяльність?
3. Назвіть види несигнальних індивідуально-приспосувальних реакцій.
4. У чому полягає сумаційний рефлекс?
5. Розкрийте особливості згасання умовних рефлексів унаслідок згасання.
6. Яка найхарактерніша ознака справжнього умовного рефлексу?
7. Назвіть сигнальні індивідуально-приспосувальні реакції.
8. Обґрунтуйте механізм рефлексів «перенесення» досвіду.
9. Розкрийте біологічне значення рефлексів наслідування.
10. Порівняйте мову людини і тварин.
11. Що таке комбінаційний умовний зв'язок? Наведіть приклад.
12. У чому полягає абстрактно-логічний умовний зв'язок та його біологічне значення?
13. Дайте визначення мислення та інтелекту.
14. У чому полягає інтелект тварин?
15. Назвіть критерії наявності зачаткового мислення у тварин.
16. Чим відрізняється розсудлива діяльність від навчання?

СПИСОК ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ

1. *Бейджент М.* Запретная археология / М. Бейджент ; [пер. с англ.]. – М. : ЭКСМО, 2004. – 320 с.
2. *Березан О.І.* Невропатологія : Навч. посіб. [для студ. спеціальності 6.010105 – “Корекційна освіта”] / О. І. Березан. – Полтава : Друкарня ПП Ткалич А.М., 2007. – 104 с.
3. *Виноградова О. С.* Нейронаука конца второго тысячелетия: смена парадигм [Электронный ресурс] / О. С. Виноградова. – Режим доступа : <http://www.iteb.serpukhov.ru/etc/ivwork.htm-2001>.
4. *Воронин Л.Г.* Сравнительная физиология нервной деятельности животных и человека: Избранные труды / Л.Г. Воронин. – М.: Наука, 1989. – 267 с.
5. *Капра Ф.* Паутина жизни. Новое научное понимание живых систем / Ф. Капра ; [пер. с англ.]. – К. ; София ; М. : Гелиос, 2002. – 336 с.
6. *Ковальчук Г. В.* Зоологія з основами екології / Г. В. Ковальчук. – К. : Вища школа, 1988. – 296 с.
7. *Ковтун М. Ф.* Порівняльна анатомія хребетних: навч. посіб. Ч. 2. / М. Ф. Ковтун, О. М. Микитюк, Л. П. Харченко. – Харків : ОВС, 2003. – 272 с.
8. *Лурия А. Р.* Эволюционное введение в психологию / А. Р. Лурия. – М. : МГУ, 1975. – 128 с.
9. *Поляков Г. И.* Эволюция нервной системы / Г. И. Поляков. – М.–Л. : ГИБ и МЛ, 1937. – 150 с.
10. *Помогайбо В. М.* Анатомія та фізіологія нервової системи : підруч. Ч. 1. / В. М. Помогайбо. – Полтава : Довкілля-К, 2006. – 136 с.
11. *Рефф Р.* Эмбрионы, гены и эволюция / Р. Рефф, Т. Кофмен ; [пер. англ.]. – М. : Мир, 1986. – 404 с.
12. *Самарський С. Л.* Зоологія хребетних / С. Л. Самарський. – К. : Вища школа, 1976. – 456 с.
13. *Тинберген Н.* Поведение животных / Н. Тинберген ; [пер. с англ.]. – М. : Мир, 1969. – 192 с.
14. *Топчий М.В.* Зоопсихология и сравнительная психология: Учебное пособие [Электронный ресурс] / М.В. Топчий. – Ставрополь: СКСИ, 2005. – 272 с. (naturalworld.ru/kniga_zoopsihologiya-i-sravnitel'naya-psihologiya.htm)
15. *Хамори Й.* Долгий путь к мозгу человека / Й. Хамори ; [пер. с венг.]. – М. : Мир, 1985. – 150 с.
16. *Хомская Е. Д.* Нейропсихология / Е. Д. Хомская. – 4-е изд. – СПб. : Питер, 2005. – 496 с.
17. *Чайченко Г. М.* Фізіологія людини і тварин : підруч. / Г. М. Чайченко, В. О. Цибенко, В. Д. Сокур. – К. : Вища школа, 2003. – 463 с.
18. *Шелдрейк Р.* Семь экспериментов, которые изменят мир / Р. Шелдрейк ; [пер. с англ.]. – М. : София, 2004. – 432 с.
19. *Шовен Р.* От пчелы до гориллы / Р. Шовен ; [пер. с франц.]. – М. : Мир, 1965. – 296 с.

20. Щербак Г. Й. Зоологія безхребетних / Г. Й. Щербак, Д. Б. Царичкова, Ю. Г. Вєрвес. – К.: Либідь, 1995–
Кн. 1. – К. : Либідь, 1995. – 320 с.
Кн. 2. – К. : Либідь, 1996. – 320 с.
Кн. 3. – К. : Либідь, 1997. – 352 с.

ТЕРМІНОЛОГІЧНИЙ СЛОВНИК

А

Акомодація [лат. *accomodatio* пристосування] – пристосування ока до чіткого бачення предметів на різній відстані.

Аксон [гр. *αξὼν* вісь] – довгий відросток нервової клітини, який передає нервовий імпульс від тіла клітини на периферію.

Аналізатор [гр. *analysis* розкладання, розчленування] – анатомо-фізіологічна система у людини та тварин, що здійснює сприйняття і аналіз подразнень із зовнішнього та внутрішнього середовища. Кожний аналізатор складається із сприймаючого утвору (рецептора), провідного шляху та нервового центру даного сприйняття. До аналізаторів належать всі органи чуття, а також спеціальні утвори, які сприймають сигнали від м'язів та внутрішніх органів.

Антени [лат. *antenna* рея] – членисті придатки голови членистоногих тварин (напр., комах), які є органами дотику та нюху.

Антенули короткі антени у ракоподібних.

Асоціативний центр [лат. *assotiatio* поєднання] – вищий нервовий центр головного мозку, який здійснює регуляцію та координацію функціонування нервової системи. У вищих безхребетних тварин – грибоподібне тіло, у хребетних – кора головного мозку.

Асоціативні нейрони [лат. *assotiatio* поєднання] – вставні нейрони, які розташовані в центральній нервовій системі та забезпечують зв'язок між аферентними та еферентними нейронами, а також із іншими нервовими центрами.

Аферентне волокно [лат. *affero* приносити, повідомляти] – відросток чутливого, аферентного нейрона.

Аферентні нейрони [лат. *affero* приносити, повідомляти] – чутливі нейрони, які сприймають сигнали, що виникли в рецепторах органів чуття, і проводять їх у центральну нервову систему; розміщені звичайно поза межами центральної нервової системи.

Б

Базальний [гр. *basis* підставка, основа] – той, що розташований біля основи або належить їй.

Безумовний подразник – подразник, що спричинює здійснення безумовного рефлексу.

Безумовний рефлекс – природжена видова реакція організму, яка здійснюється через нервову систему у відповідь на дію відповідного подразника. Безумовні рефлекси є відносно постійними, стереотипно (див. *стереотипний*) виявляються у відповідь на відповідне подразнення певного рецепторного поля.

Біполярний нейрон [лат. *bis* двічі + *polus* полюс] – нервова клітина з двома відростками.

В

Волокно н е р в о в е – відросток нейрона (переважно аксон), вкритий спеціальною мієліною оболонкою.

Вставні н е й р о н и – асоціативні нейрони.

Г

Ганглії [гр. *ganglion* пухлина] – нервовий вузол – скупчення нервових клітин, волокон та супровідної тканини – нейроглії, оточене сполучнотканинною оболонкою.

Гетеротелергони [гр. *heteros* інший + ... телергони] – телергони, за допомогою яких у комах здійснюється спілкування з особинами інших видів.

Гігрорецептори [гр. *hygros* вологий + рецептор] – рецептори, які сприймають наявність вологи в оточуючому середовищі.

Гіпоталамус [гр. *hypo* під + *thalāmus* кімната, покій] – утвір, розташований в основі проміжного мозку під таламусом; містить головні центри вегетативної нервової системи.

Гіпофіз [гр. *hypo* під + *physis* утвір] – залоза внутрішньої секреції в усіх хребетних тварин та людини, яка розташована біля основи головного мозку. Гормони гіпофіза беруть участь у загальному обміні речовин, впливають на ріст та розвиток організму.

Гомотелергони [гр. *homos* однаковий, рівний + ...телергони] – телергони, за допомогою яких у комах здійснюється спілкування з особинами свого виду. Інша назва – феромони.

Д

Дендрити [гр. *dendron* дерево] – звичайно короткі відростки нервової клітини, які сприймають і передають нервові імпульси до клітини.

Е

Екстерорецептори, екстероцептори [лат. *exter* зовні, поза + рецептор] – спеціалізовані чутливі утворення, що сприймають світлові, звукові, теплові та інші подразнення із зовнішнього середовища; розташовані в органах зору, слуху, в шкірі тощо.

Епіфіз [гр. *epi* над, поверх + *physis* утвір] – верхній мозковий придаток. Інша назва – шишкоподібна залоза.

Ефектор [лат. *effectus* дія, виконання] – нервове закінчення еферентного (рухового) нейрона, яке передає нервові імпульси до робочого органа (м'яза, залози).

Еферентне в о л о к н о [лат. *effrens* той, що виносить] – відросток рухового (еферентного) нейрона.

Еферентні н е й р о н и [лат. *effrens* той, що виносить] – рухові нейрони, які входять до складу нервового центру і передають імпульси до робочого органа (залози, м'яза).

І

Імпульс нервовий [лат. *impulsus* поштовх, спонука] – збудження в нервових структурах, яке характеризується швидким перебігом та хвилеподібним розповсюдженням вздовж нервових волокон.

Іннервація [лат. *in* в, всередині + *nervus* нерв] – зв'язок органів та тканин тіла тварини чи людини з центральною нервовою системою за допомогою нервів.

Інтегруючий центр [лат. *integer* цілий] – головний мозок тварини та людини, який регулює та координує діяльність усіх систем організму, чим забезпечує його існування як єдиної цілісної системи.

Інтерорецептори, інтероцептори [лат. *inter* серед, в + рецептор] – чутливі нервові закінчення, які сприймають подразнення з внутрішнього середовища організму.

К

Комісура [лат. *commissūra* сполучення, стик] – поперечна перемичка між гангліями нервової системи безхребетних тварин.

Конектива [лат. *cōnecto* з'єднувати] – поздовжня перемичка між гангліями нервової системи безхребетних тварин.

Координуючий центр [лат. *co(n)* спільно + *ordinatio* узгодження] – головний мозок тварин та людини, який регулює та координує діяльність усіх систем організму, чим забезпечує його існування як єдиної цілісної системи.

Л

Ланцюжок нервовий – поздовжнє, одинарне або спарене утворення центральної нервової системи безхребетних тварин, яке складається з нервових волокон та гангліїв у кожному сегменті тіла.

Лімбічна система [лат. *limbus* обвідка, крайка] – комплекс взаємопов'язаних (анатомічно і функціонально) структур переднього, проміжного та середнього мозку. Основною функцією лімбічної системи є модуляція чутливої, емоційної, рухової та гомеостатичної (див. *гомеостаз*) систем організму.

М

Медіатор [лат. *mediator* посередник] – 1) біологічно активна речовина, яка бере участь у передачі збудження з нервового закінчення на робочий орган (м'яз, залозу тощо), а також від однієї нервової клітини до іншої; 2) тонка пластинка, пристосована для добування звуку під час гри на деяких музичних щипкових інструментах.

Механорецептори [гр. *mēchanē* знаряддя, машина + рецептор] – чутливі нервові закінчення, які сприймають механічні подразнення (дотикові, больові, слухові та ін.)

Мієлінова оболонка [гр. *myelos* мозок (кістковий)] – внутрішня ліпопротеїдна (жиро-білкова) оболонка нервового волокна.

Міонейрофібрили [гр. *mys* м'яз + гр. *neuron* жила, нерв + лат. *fibrilla*

волоконинка, ниточка] – ниткоподібні органели парамеції, які здатні передавати імпульси подразнення та скорочуватись.

Монополярний нейрон [гр. *monos* один, єдиний + лат. *polus* полюс] – нервова клітина з одним відростком.

Мотонейрони, моторні нейрони [лат. *motor* двигун] – рухові, еферентні нейрони.

Мультиполярний нейрон [лат. *multum* багато + *polus* полюс] – нервова клітина з багатьма відростками.

Н

Неврилема [гр. *neuron* нерв + *lemma* шкірка] – зовнішня оболонка нервового волокна.

Нейроглія [гр. *neuron* нерв + *glia* клей] – тканина нервової системи, в якій розташовані тіла нейронів та їх відростки; виконує опорну, трофічну та захисну функції, а також бере участь у генерації та передачі нервових імпульсів.

Нейрон [гр. *neuron* нерв, жила] – нервова клітина з усіма її відростками (аксоном та дендритами); основний структурно-функціональний елемент нервової системи.

Нейропіль [гр. *neuron* нерв, жила + *pilos* валяна шерсть] – сплетіння нервових та нейрогліальних (див. **нейроглія**) волокон в центральній частині ганглія.

Нейрофібрили [гр. *neuron* нерв, жила + лат. *fibrilla* волоконинка, ниточка] – тонкі волоконинки в тілі нервової клітини та її відростках; припускається, що вони беруть участь у проведенні нервового імпульсу.

Нейроцити [гр. *neuron* нерв, жила + *kytos* клітина] – нейрони.

Нейрит [гр. *neuron* нерв, жила] – аксон.

Нексуси [лат. *nexus* з'єднання, злипання] – зони щільного контакту між нервовими клітинами та клітинами іннервованої тканини; характеризуються майже повним злиттям зовнішніх шарів мембран контактуючих клітин, унаслідок чого імпульс через них передається у вигляді іонного струму.

Нерв [лат. *nervus* жила, нитка] – пучок нервових волокон, вкритий спільною оболонкою.

О

Орієнтувальний рефлекс – специфічний безумовний рефлекс – реакція організму на будь-яке нове подразнення зовнішнього середовища, спрямована на отримання повнішої інформації про зміни в цьому середовищі.

П

Потенціал [лат. *potentia* можливість, сила] – величина, яка характеризує рівень енергії.

Пропріорецептори, пропріоцептори [лат. *proprius* власний + ... рецептор] – механорецептори опорно-рухової системи організму, які надсила-

ють до центральної нервової системи інформацію про скорочення чи розтягання м'язів, а також про положення однієї частини тіла відносно іншої.

Р

Ретикулярна формація [лат. *rēticulum* сітка; *formatio* утворення] – сітчасте утворення із нейронів, розташоване у стовбурі головного мозку.

Рефлекс [лат. *reflexus* зворотний рух, відбиття] – реакція організму у відповідь на подразник, яка здійснюється за допомогою нервової системи.

Рецептори [лат. *recipere* одержувати, сприймати] – кінцеві утворення нервів, здатні сприймати подразнення із зовнішнього або внутрішнього середовища організму.

Рецепція [лат. *receptio* одержання, сприйняття] – здійснення рецепторами сприйняття енергії подразнення та перетворення її в нервовий імпульс.

С

Сенсили [лат. *sēnsilis* той, що відчуває] – спеціальні органи чуття безхребетних тварин різноманітної будови, серед яких розрізняють хеморецепторні, фоторецепторні, механорецепторні, терморецепторні та ін.

Сенсорна система [лат. *sensus* відчуття] – утворення в організмі, яке здійснює сприймання та передачу відчуттів.

Синапси [гр. *synapsis* сполучення, зв'язок] – зони контакту нервових клітин між собою та з клітинами іннервованих (див. **іннервація**) ними тканин. Розрізняють хімічні та електричні синапси. Через хімічні синапси нервовий імпульс передається за допомогою медіатора (гормону), а через електричні – у вигляді іонного (див. **іон**) струму.

Синганглій [гр. *syn* разом + ...ганглій] – ганглій, який утворився в результаті злиття кількох або всіх гангліїв тіла безхребетної тварини.

Соматовісцеральні рецептори [гр. *sōma* тіло + лат. *viscera* нутрощі] – рецептори, які не входять до складу окремих органів чуття, а розташовані на всій поверхні та всередині тіла.

Стовбур головного мозку – частина головного мозку хребетних тварин, яка складається з довгастого мозку, моста та середнього мозку.

Стовбур нервовий – пучок нервових волокон, оточений спільною сполучнотканинною оболонкою; нерв.

Т

Таксиси [гр. *taxis* настанова] – рух рухливих одноклітинних організмів, зооспор, сперматозоїдів, що є реакцією на певні подразнення. Розрізняють таксиси позитивні (рух до джерела подразнення) та негативні (рух від джерела подразнення).

Таламус [гр. *thalāmus* кімната, покій] – масивний парний утвір, що займає основну масу проміжного мозку; осередок, до якого сходяться майже всі сигнали від зовнішнього світу і, видозмінюючись тут, прямують до центрів великих півкуль головного мозку.

Телергони [гр. *tēle* далеко + *ergon* дія] – біологічно активні речови-

ни, що виділяються спеціальними залозами комах та за допомогою яких здійснюється спілкування з особинами свого (гомотелергони) або інших (гетеротелергони) видів.

Терморцептори [гр. *thermē* теплота, жар + ...рецептори] – рецептори, які сприймають зміну температури в зовнішньому та внутрішньому середовищі організму.

Тимпанальні органи [гр. *tympanon* бубон] – органи слуху у деяких комах, розташовані на передніх ніжках (у коників, цвіркунів) або на сегментах черевця (у метеликів, саранових); складається з тонкої хітинової перетинки, коливання якої сприймаються слуховим рецептором.

У

Умовний подразник – будь-який сторонній подразник, який після кількаразового поєднання з безумовним набуває сигнального значення.

Умовний рефлекс – набута протягом індивідуального життя реакція організму, що здійснюється завдяки утворенню у вищих відділах центральної нервової системи тимчасових змінних рефлекторних шляхів у відповідь на дію будь-якого сигнального подразника, для сприймання якого існує відповідний рецепторний апарат. Умовний рефлекс формується внаслідок поєднання дії двох подразників – умовного та безумовного.

Уніполярний нейрон [лат. *unus* один + *polus* полюс] – монополярний нейрон.

Ф

Феромони [гр. *pherin* переносити + *orman* збуджувати] – гомотелергони.

Фоторецептори [гр. *phōtos* світло + ... рецептори] – рецептори, які сприймають світлові подразнення.

Х

Хеморецептори [лат. *(al)chemia* > ар. *al-kīmiyā* єгипетська наука (давня назва Єгипту – *chem*) – хімія + ...рецептори] – рецептори, які реагують на наявність хімічних речовин в оточуючому середовищі або в поживі.

Ц

Центр нервовий [лат. *centrum* вістря (циркуля), осередок] – складна сукупність нейронів центральної нервової системи, необхідних для здійснення рефлекторного акту чи регуляції певної фізіологічної функції організму.

ДОДАТКИ

ПЛАНИ ЛАБОРАТОРНИХ РОБІТ

ЛАБОРАТОРНА РОБОТА №1

Тема: Елементарні структури нервової системи

Мета: Вивчити особливості будови та функції нейрона, механізм проведення імпульсу по нервовому волокну, типи нейронних контактів та механізми передачі імпульсу через них, схематичну будову та функціонування рефлекторної дуги.

Засоби навчання:

- таблиці: «Будова нейрона та його типи», «Проведення імпульсу по нервовому волокну», «Контакти між нейронами», «Рефлекторна дуга»;
- мікроскопи;
- мікропрепарати;
- картки з малюнками.

Контрольні завдання:

1. Дати визначення нейрона.
2. Визначити особливості будови та функції різних типів нейронів.
3. Пояснити механізм проведення біоелектричного збудження по нервовому волокну.
4. Назвати типи контактів між нейронами; пояснити схематичну будову пухирцевого синапсу.
5. Пояснити будову та механізм функціонування рефлекторної дуги.
6. Обґрунтувати сучасні уявлення про механізми передачі нервових сигналів.

Хід роботи:

Завдання 1. Розглянути на мікропрепараті під мікроскопом, на таблиці та роздавальному малюнку будову нервових клітин різних типів, замалювати їх в зошит із позначеннями основних структурних елементів.

Завдання 2. Розглянути на таблиці та роздавальному малюнку схему проведення біоелектричного збудження по нервовому волокну, замалювати в зошит із відповідними позначеннями.

Завдання 3. Розглянути на таблиці та роздавальному малюнку будову пухирцевого синапсу, замалювати в зошит із відповідними позначеннями.

Завдання 4. Розглянути на таблиці та роздавальному малюнку схематичну будову рефлекторної дуги. Замалювати в зошит із відповідними позначеннями.

ЛАБОРАТОРНА РОБОТА №2

Тема: Порівняльна анатомія нервової системи нижчих безхребетних тварин

Мета: Вивчити особливості будови нервової системи найпростіших, кишковопорожнинних, первиннопорожнинних, плоских та кільчастих червів і порівняти їх між собою.

Засоби навчання:

- таблиці: «Нейрофункціональні структури у найпростіших», «Нервова система губок та кишковопорожнинних», «Нервова система типів червів»;
- роздавальні картки з малюнками.

Контрольні завдання:

1. Визначити рецепторні властивості плазматичної мембрани клітини.
2. Назвати органели найпростіших, які здійснюють нейрофункції.
3. Визначити характерні ознаки нервової системи губок та кишковопорожнинних (класи Гідроїдні та Сцифомедузи).
4. Назвати спільні анатомічні ознаки будови центральної нервової системи первиннопорожнинних, плоских та кільчастих червів.
5. Визначити характерні відмінності в анатомічній будові центральної нервової системи первиннопорожнинних, плоских та кільчастих червів.

Хід роботи:

Завдання 1. Розглянути на таблиці та на малюнку схематичну будову плазматичної мембрани. Замалювати схему такої будови в зошит із позначеннями її основних складових частин.

Завдання 2. Розглянути на таблиці та на малюнку типи нервових клітин губки. Замалювати їх у зошит із відповідними позначеннями.

Завдання 3. Розглянути на таблиці та на малюнку схематичну будову нервової системи гідри прісноводної. Замалювати її в зошит із відповідними позначенням.

Завдання 4. Розглянути на таблиці та на малюнку схематичну будову центральної нервової системи плоских червів на прикладі планарії. Замалювати її в зошит із позначенням основних складових частин.

Завдання 5. Розглянути на таблиці та на малюнку схематичну будову центральної нервової системи первиннопорожнинних на прикладі нематоди. Замалювати її в зошит із позначенням основних складових частин.

Завдання 6. Розглянути на таблиці та на малюнку схематичну будову центральної нервової системи кільчастих червів на прикладі дощового черв'яка. Замалювати її в зошит із позначенням основних складових частин. Звернути увагу на те, що надглотковий ганглії (головний мозок) кільчастих червів диференційований на відділи.

Завдання 7. Провести візуальний порівняльний аналіз анатомічної будови нервової системи кишковопорожнинних, плоских червів, первиннопорожнинних та кільчастих червів за малюнками. Результати такого аналізу записати в подану нижче таблицю.

Вид ознак	Типи тварин			
	Кишково-порожнинні (гідра)	Плоскі черви (планарія)	Первиннопорожнинні (нематода)	Кільчасті черви (дощовий черв'як)
Спільні ознаки				
Відмінні Ознаки				

ЛАБОРАТОРНА РОБОТА №3

Тема: Порівняльна анатомія нервової системи вищих безхребетних тварин

Мета: Вивчити особливості будови центральної нервової системи членистоногих тварин класів Вищі раки (підтип Ракоподібні), Павукоподібні та Комахи, а також молюсків і порівняти їх між собою.

Засоби навчання:

- таблиці: «Нервова система членистоногих», «Нервова система молюсків»;
- роздавальні картки з малюнками.

Контрольні завдання:

1. Назвати спільні анатомічні ознаки будови центральної нервової системи вищих раків, павукоподібних, комах та молюсків.
2. Визначити характерні відмінності в анатомічній будові центральної нервової системи вищих раків, павукоподібних, комах та молюсків?
3. Дати визначення синганглія та навести приклади.
4. Обґрунтувати наявність синганглія у різних груп членистоногих.
5. Назвати відділи та визначити рівень розвитку надглоткового ганглія (головного мозку) комахи.

Хід роботи:

Завдання 1. Розглянути на таблиці та малюнку схематичну будову центральної нервової системи вищих раків на прикладі річкового рака та краба. Замалювати її у зошит із позначенням основних складових частин.

Завдання 2. Розглянути на таблиці та малюнку схематичну будову центральної нервової системи павукоподібних на прикладі павука-хрестовика. Замалювати її в зошит із позначенням основних складових частин.

Завдання 3. Розглянути на таблиці та малюнку схематичну будову центральної нервової системи та головного мозку комахи. Замалювати її в зошит із позначенням основних складових частин. Показати диференціацію головного мозку (надглоткового ганглія) на три відділи.

Завдання 4. Розглянути на таблиці та на малюнку схематичну будову центральної нервової системи молюсків на прикладі беззубки. Замалювати її в зошит із позначенням основних складових частин. Звернути увагу на те, що такий тип нервової системи називається розкидано-вузловим, бо має парні ганглії в кожному відділі тіла – передній частині, нозі та тулубі.

Завдання 5. Провести візуальний порівняльний аналіз анатомічної будови центральної нервової системи вищих раків, павукоподібних, комах і молюсків за малюнками. Результати такого аналізу записати в подану нижче таблицю.

Вид ознак	Класи членистоногих			Молюски
	Вищі раки (річковий рак)	Павукоподібні (павук- хрестовик)	Комахи (тарган)	Двостулкові (беззубка)
Спільні ознаки				
Відмінні ознаки				

ЛАБОРАТОРНА РОБОТА №4

Тема: Порівняльна анатомія нервової системи хребетних тварин

Мета: Вивчити особливості будови центральної нервової системи класів Кісткові риби, Земноводні, Плазуни, Птахи, Ссавці та порівняти їх між собою.

Засоби навчання:

- таблиці: «Нервова система риб і земноводних»,
- «Нервова система плазунів та птахів»,
- «Нервова система ссавців»;
- роздавальні картки з малюнками.

Контрольні завдання:

1. Назвати відділи головного мозку хребетних тварин.
2. Назвати спільні анатомічні ознаки будови головного мозку риб, земноводних, плазунів, птахів та ссавців?
3. Визначити характерні відмінності в анатомічній будові головного мозку риб, земноводних, плазунів, птахів та ссавців?
4. Назвати відділ головного мозку у риб, який розвинений найменше.
5. Обґрунтувати рівень розвитку мозочка у різних класів хребетних тварин.
6. Назвати найкраще розвинений відділ головного мозку у ссавців.

Хід роботи:

Завдання 1. Розглянути на таблиці та малюнку схематичну будову головного мозку кісткової риби. Замалювати її в зошит із позначенням основних складових частин.

Завдання 2. Розглянути на таблиці та малюнку схематичну будову головного мозку земноводних на прикладі жаби. Замалювати її в зошит із позначенням основних складових частин.

Завдання 3. Розглянути на таблиці та малюнку схематичну будову головного мозку плазунів на прикладі алігатора. Замалювати її в зошит із позначенням основних складових частин.

Завдання 4. Розглянути на таблиці та малюнку схематичну будову головного мозку птахів на прикладі гуски. Замалювати її в зошит із позначенням основних складових частин.

Завдання 5. Розглянути на таблиці та малюнку схематичну будову головного мозку ссавців на прикладі коня та людини. Замалювати її в зошит із позначенням основних складових частин.

Завдання 6. Провести порівняльний аналіз анатомічної будови головного мозку риб, земноводних, плазунів, птахів та ссавців за малюнками. Звернути увагу на відділи головного мозку, які від риб до ссавців відносно зменшуються, збільшуються та залишаються без змін. Зробити короткий запис вказаного аналізу в зошит.

ПЛАНІ СЕМІНАРСЬКИХ ЗАНЯТЬ

СЕМІНАРСЬКЕ ЗАНЯТТЯ №1

Тема: Елементарні функціональні структури нервової системи

Мета семінару:

- усвідомити гіпотетичний характер усіх існуючих наукових концепцій про механізми еволюційного процесу органічного світу;
- засвоїти особливості будови та функції різних типів нейрона, контактів між ними, а також механізм проведення збудження по нервовому волокну;
- засвоїти поняття про рефлекси та їх класифікацію;
- ознайомитися зі способами гальмування умовних рефлексів;
- засвоїти поняття сенсорної системи та органу чуття;
- ознайомитися з класифікацією рецепторів.

Завдання – порушити та обговорити такі питання:

1. Нервова система та еволюція.
2. Нервова тканина, нейрони та контакти між ними.
3. Рефлекторна дуга та нервовий центр.
4. Класифікація рефлексів та їх гальмування.
3. Сенсорні системи, рецептори та їх класифікація.
4. Загальний огляд органів чуттів.

Додаткова література:

Бейджент: С. 40-61;

Ковтун: С. 211-215;

Чайченко: С. 251-254, 274-282, 289-290, 342-348, 367, 375-379, 385-389, 399-407, 410-412.

Таблиці:

- Розміри геномів різних груп тварин.
- Гіпотетична еволюція хребетних тварин.
- Нейрони та контакти між ними.
- Проведення збудження по нервовому волокну.
- Схема рефлекторної дуги.
- Класифікація рецепторів.

СЕМІНАРСЬКЕ ЗАНЯТТЯ №2

Тема: Рівень розвитку нервової системи та особливості поведінки нижчих безхребетних тварин

Мета семінару:

- засвоїти характерні особливості будови нервової системи
- найпростіших, кишковопорожнинних, первиннопорожнинних, плоских та кільчастих червів у порівнянні;
- усвідомити пряму залежність рівня розвитку органів чуттів та ускладнення поведінки від рівня розвитку нервової системи у цих тварин.

Завдання – порушити та обговорити такі питання:

1. Нейроструктури та нейрофункції у найпростіших.
2. Нервова система кишковопорожнинних та особливості її функціонування.
3. Нервова система плоских червів, первиннопорожнинних та кільчастих червів. Органи чуттів та поведінка червів.

Додаткова література:

Ковальчук: С. 30, 46-48, 66-67, 73;
Поляков: С. 4, 5; Хамори: С. 16-18, 24-26;
Чайченко: С. 283-286;
Щербак–1: С. 11, 146-147, 164-165, 201, 213, 291-293;
Щербак–2: С. 6-7, 15, 45-46.

Таблиці:

- «Нейрофункціональні структури у найпростіших».
- Схематична будова зовнішньої мембрани найпростіших
- Нервова система кишковопорожнинних.
- Нервова система плоских червів, первиннопорожнинних, та кільчастих червів.

СЕМІНАРСЬКЕ ЗАНЯТТЯ №3

Тема: Рівень розвитку нервової системи та особливості поведінки вищих безхребетних тварин

Мета семінару:

- засвоїти характерні особливості будови нервової системи вищих безхребетних тварин через порівняння вищих раків, павукоподібних, комах та молюсків;
- усвідомити прямий зв'язок між рівнем розвитку центральної нервової системи, органів чуттів та особливостями поведінки цих тварин.

Завдання – порушити та обговорити такі питання:

1. Особливості будови нервової системи вищих раків, їх органи чуттів і поведінка.
2. Особливості будови нервової системи павукоподібних, їх органи чуттів та поведінка.
3. Особливості будови нервової системи комах, їх органи чуттів та поведінка.
4. Особливості будови нервової системи молюсків, їх органи чуттів та поведінка.

Додаткова література:

Ковальчук: С. 102-104;

Тинберген: С. 26-54;

Хамори: С. 26-36;

Чайченко: С. 286-287;

Шелдрейк: С. 124-152, 392-393;

Шовен: С. 25-166;

Щербак-2: С. 86-87, 101-107, 210-221, 224, 286-288;

Щербак-3: С. 19-20, 49-50, 82-86, 126-127, 129-131.

Таблиці:

→ Нервова система членистоногих.

→ Нервова система молюсків.

СЕМІНАРСЬКЕ ЗАНЯТТЯ №4

Тема: Рівень розвитку нервової системи та особливості поведінки хребетних тварин

Мета семінару:

- засвоїти характерні особливості будови центральної нервової системи хребетних тварин класів Кісткові риби, Земноводні, Плазуни, Птахи і Ссавці у порівнянні;
- усвідомити залежність рівня розвитку органів чуттів та складність поведінки хребетних тварин від рівня розвитку їхньої центральної нервової системи;
- засвоїти характерні особливості будови центральної нервової системи вищих хордових у порівнянні з іншими типами тварин, починаючи з найпростіших;
- усвідомити залежність рівня розвитку органів чуттів та складності поведінки від рівня розвитку центральної нервової системи тварин.

Завдання – порушити та обговорити такі питання:

1. Загальна характеристика нервової системи хордових.
2. Особливості будови нервової системи, органи чуттів та поведінка риб, земноводних та плазунів.
3. Особливості будови нервової системи, органи чуттів та поведінка птахів та ссавців.
4. Порівняльна характеристика особливостей будови нервової системи безхребетних та хребетних тварин, їх органів чуттів та поведінки.

Додаткова література:

Ковальчук: С. 132, 133, 135, 137, 140-142, 174, 175, 189, 190; 209, 210, 213, 256, 257, 262;

Ковтун: С. 218-260;

Самарський: С. 12, 18, 35, 36, 45, 59-61, 152-155, 183-185; 223-226, 325-327, 349-352, 421-431;

Тинберген: С. 59-61, 131-133, 139-140;

Хамори: С. 36-43;

Чайченко: С. 287-289;

Шелдрейк: С. 21-156, 379-393;

Шовен: С. 187-188, 191-290.

а також література, рекомендована до семінарських занять №2 та №3.

Таблиці:

- Нейрофункціональні структури у найпростіших,
- Нервова система губок та кишквопорожнинних,
- Нервова система типів червів,
- Нервова система членистоногих,
- Нервова система молюсків,
- Нервова система риб та земноводних,
- Нервова система плазунів, птахів та ссавців.

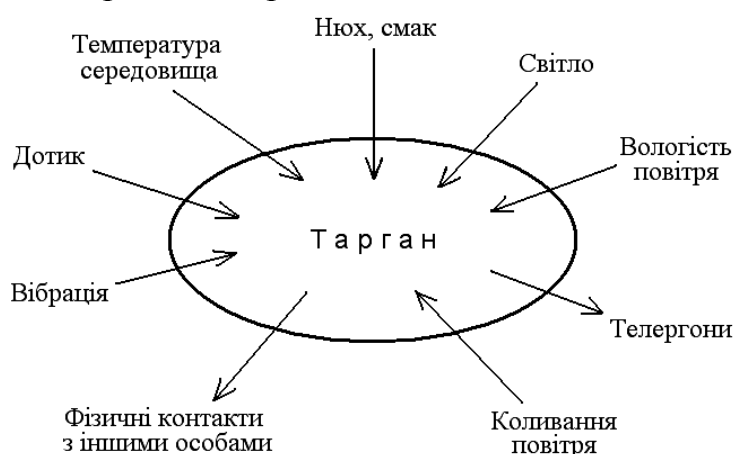
НАВЧАЛЬНИЙ ПРОЕКТ

(зразок виконання індивідуального навчально-дослідного завдання)

А. Заповніть таблицю «Порівняльна анатомія нервової системи»

Вид ознак	Типи тварин			
	Кишково-порожнинні (гідра)	Первинно-порожнинні (нематода)	Членистоногі (річковий рак)	Птахи (гуска)
Спільні ознаки	1. Нервова система складається із нейронів трьох типів: чутливих, вставних та рухових. 2. Наявність у кишковопорожнинних, первиннопорожнинних, членистоногих та птахів периферійного нервового плетива на зразок нервової системи гідри.			
Відмінні ознаки	1. Дифузна нервова система (нервове плетиво)	1. Поздовжні нервові ланцюжки. 2. Скупчення нейронів біля насколотклого нервового кільця.	1. Гангліонарна нервова система. 2. Головний мозок (надглотковий парний ганглії) складається з трьох відділів. 3. Черевний поздовжній нервовий ланцюжок.	1. Трубка нервова система. 2. Головний мозок складається з п'яти відділів. 3. Передній мозок (великі півкулі) має кору.

Б. Покажіть стрілками напрям та назвіть інформаційні комунікації членистоногих на прикладі таргана



Критерій оцінювання:

Повністю виконане завдання оцінюється у 20 балів – по 1 балу за кожний пункт виконання.

ПІДСУМКОВИЙ ТЕСТ

Варіант 00

А. Визначте правильну версію наведених нижче тверджень та закресліть на Вашій картці відповідну літеру.

1. Власний нервовий імпульс нейрон передає за допомогою
а) дендрита, б) аксона, в) мембрани тіла.
2. Протягом життя тварини чи людини нові нейрони
а) утворюються за сприятливих умов, б) не утворюються, в) утворюються лише до народження.
3. Нейрон з ушкодженням аксоном
а) неминуче гине, б) продовжує функціонувати, в) здатний утворити новий аксон.
4. Визначальну роль у передачі інформації по ланцюгах нейронів відіграють
а) біоелектричні потенціали, б) нейромедіатори, в) нейротрансмітери.
5. Нервова система тварин типу Губки є
а) дифузною, б) системою незалежного ефектора, в) розкидано-вузловою.
6. Нервова система тварин типу Кишковопорожнинні (гідра) є
а) дифузною, б) системою незалежного ефектора, в) розкидано-вузловою.
7. Нервова система тварин типу Плоскі черви (планарія) є
а) ланцюжковою, б) розкидано-вузловою, в) трубчастою.
8. Нервова система тварин типу Кільчасті черви (дощовий черв'як) є
а) розкидано-вузловою, б) трубчастою, в) ланцюжковою.
9. Нервова система тварин типу Молюски (ставковик великий) є
а) розкидано-вузловою, б) незалежного ефектора, в) ланцюжковою.
10. Нервова система тварин класу Плазуни підтипу Хребетні (ящірка) є
а) розкидано-вузловою, б) трубчастою, в) ланцюжковою.

Б. Подані нижче твердження можуть бути правильними або неправильними. Якщо Ви вважаєте твердження правильним, закресліть на Вашій картці за його номером літеру "а", якщо ж неправильним – літеру "б".

11. Нейрон сприймає біоелектричні імпульси від інших нейронів за допомогою спеціальних контактів (синапсів та нексусів) через закінчення розгалуження дендритів та зовнішню мембрану тіла.
12. Нейротрансмітери являють собою складні органічні сполуки – пептиди, тобто полімери з амінокислот.
13. Спільною ознакою анатомічної будови нервової системи губок та кишковопорожнинних (гідра) є те, що вона складається з нейронів.
14. Відмінною ознакою анатомічної будови нервової системи кишковопорожнинних (гідра) порівняно з первиннопорожнинними (нематода) є периферійне нервове плетиво з нейронів трьох типів – чутливих, вставних та рухових.

15. Спільними ознаками анатомічної будови нервової системи плоских червів (планарія) та моллюсків (ставковик) є черевний нервовий ланцюжок та периферійне нервове плетиво.
16. Відмінними ознаками анатомічної будови нервової системи кільчастих червів (дощовий черв'як) порівняно з вищими раками (рак річковий) є наявність нейронів усіх трьох типів, які згруповані у ганглії, парного червного нервового ланцюжка з гангліями у кожному сегменті тіла, надглоткового парного ганглія (головного мозку), який ділиться на три відділи, та периферійного нервового плетива.
17. Спільними ознаками анатомічної будови нервової системи кільчастих червів (дощовий черв'як) та первиннопорожнинних (нематода) є наявність нейронів трьох типів (чутливі, вставні та рухові), навкологлоткового нервового кільця, поздовжніх нервових ланцюжків та периферійного нервового плетива.
18. Спільними ознаками анатомічної будови нервової системи вищих безхребетних та хребетних тварин є наявність нейронів трьох типів (чутливих, вставних та рухових), нервових ланцюжків, головного мозку з розвинутою корою та периферійного нервового плетива.
19. У риб нерозвинений передній мозок (великі півкулі), відсутня кора.
20. Найбільші відносні розміри у рухливих хребетних тварин має середній мозок.

Зразок виконання тесту

1	а	б	в	11	а	б
2	а	б	в	12	а	б
3	а	б	в	13	а	б
4	а	б	в	14	а	б
5	а	б	в	15	а	б
6	а	б	в	16	а	б
7	а	б	в	17	а	б
8	а	б	в	18	а	б
9	а	б	в	19	а	б
10	а	б	в	20	а	б

Критерії оцінювання

Правильно виконаний тест оцінюється у 60 балів – по 2 бали за кожний пункт №№ 1-10 (20 балів) та по 4 бали за кожний пункт №№ 11-20 (40 балів).

Заліковий рейтинг у межах 100 балів складається з таких показників:

- поточне опитування – 10 балів,
- навчальний проект – 20 балів,
- самостійна робота – 10 балів,
- підсумковий тест – 60 балів.

Результати вивчення дисципліни вважаються зарахованими, якщо загальна кількість балів складає не менше 60.

Навчальне видання

Помогайбо Валентин Михайлович,
доцент Полтавського національного педагогічного університету,
кандидат біологічних наук;
Березан Олексій Іванович,
доцент Полтавського національного педагогічного університету,
кандидат медичних наук

АНАТОМІЯ ТА ЕВОЛЮЦІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

Підручник