

1. Теоретичні та історичні основи дисципліни «Анатомія та еволюція нервової системи»

- 1.1. Предмет, мета, завдання дисципліни «Анатомія та еволюція нервової системи»
- 1.2. Становлення наукового знання про анатомію та еволюцію нервової системи
- 1.3. Методи наукових досліджень нервової системи

2. Загальні принципи організації нервової системи

- 2.1. Елементарні структури нервової системи
 - Будова та особливості нейрона
 - Проведення збудження по нервовому волокну
 - Контакти між клітинами та передача імпульсу через них
 - Рефлекторна дуга
 - Нервовий центр
 - Рефлекси та їх класифікація
 - Гальмування умовних рефлексів
- 2.2. Сенсорні системи
 - Класифікація рецепторів

3. Нервова система, рецепція та поведінка безхребетних тварин

- 3.1. Нижчі безхребетні
 - Нейрофункції у найпростіших
 - Дифузна нервова система. Кишковопорожнинні
 - Гангліонарна нервова система. Плоскі черви
 - Первиннопорожнинні
 - Кільчасті черви
- 3.2. Вищі безхребетні
 - Членистоногі
 - Молюски

4. Нервова система, рецепція та поведінка хордових тварин

- 4.1. Безчерепні та оболонники
- 4.2. Хребетні тварини
 - Загальна характеристика хребетних тварин
 - Безщелепні
 - Риби
 - Земноводні

Плазуни
Птахи
Ссавці
Нервова система людини

5. Порівняльний огляд вищих нервових функцій

5.1. Несигнальні індивідуально-пристосувальні реакції

Сумаційний рефлекс

Згасання реакції внаслідок звикання

5.2. Сигнальні індивідуально-пристосувальні реакції

Умовні зв'язки між індиферентними подразниками

Рефлекси «перенесення» досвіду

Рефлекси наслідування

Рефлекси активної дії на сигнал

Комбінаційний умовний зв'язок

Абстрактно-логічний умовний зв'язок

5.3. Мислення в людини і тварин

Мислення та інтелект

Інтелект у тварин

Мислення і розумова діяльність

Здатність до узагальнення та абстрагування

Роль розумової діяльності

Тестові завдання

Термінологічний словник

Література

Уривок із навчального посібника («Анатомія та еволюція нервової системи» Помогайбо В. М., Березан О. І.) надано виключно для ознайомлення.

Копіювання будь-якої частини без погодження з видавництвами заборонено.

1. Теоретичні та історичні основи дисципліни «Анатомія та еволюція нервової системи»

1.1. Предмет, мета, завдання дисципліни «Анатомія та еволюція нервової системи»

Фізіологічні механізми функціонування нервової системи та перебіг вищої нервової діяльності неможливо пізнати без оволодіння уявленнями про будову нервової системи та розміщення її функціональних елементів. Крім того, щоб зрозуміти, як відбуваються багатофакторні нейрофізіологічні процеси, найскладнішим із яких є вища нервова діяльність людини, потрібно усвідомити особливості будови та

функціонування простіших нервових систем, які притаманні тваринним організмам, особливо безхребетним. З огляду на це без вивчення навчальної дисципліни «Анатомія та еволюція нервової системи» неможлива повноцінна біологічна підготовка кваліфікованих психологів.

Анатомія та еволюція є великими галузями біологічної науки. Анатомія (грец. *anatome* — розтин) зосереджена на вивченні переважно внутрішньої будови організму та його систем; еволюція (лат. *evolutio* — розгортання) відображає незворотний історичний розвиток живої природи, спрямований на пристосування організмів до умов навколишнього середовища. Знання основ цих галузей біології є запорукою успішного вивчення анатомії та еволюції нервової системи.

Мета дисципліни «Анатомія та еволюція нервової системи» полягає у засвоєнні студентами чітких уявлень про загальні принципи організації нервової системи, про спільні та відмінні ознаки анатомічної будови нервової системи різних форм тваринних організмів, про особливості рецепції та поведінки цих тварин, а основне завдання — у формуванні в студентів навичок використання отриманих знань у процесі подальшого вивчення спеціальних фахових дисциплін та майбутньої практичної діяльності.

Засвоєння змісту навчальної дисципліни «Анатомія та еволюція нервової системи» дасть змогу усвідомити схематичну будову та основні функції нервових систем найпоширеніших типів безхребетних та хребетних тварин, принципову будову сенсорних систем різних типів, характерні особливості поведінки різних типів тварин, спільні ознаки будови та функції нервових систем основних типів безхребетних та хребетних тварин, найголовніші відмінні ознаки будови нервових систем основних типів безхребетних та хребетних тварин, пряму залежність складності поведінки тварин від рівня розвитку їх нервової системи та сенсорних систем.

Знання з анатомії та еволюції нервової системи необхідні студенту в процесі вивчення курсу з фізіології вищої нервової діяльності людини та дисциплін психологічного циклу.

1.2. Становлення наукового знання про анатомію та еволюцію нервової системи

Перші писемні пам'ятки, що містять анатомічну інформацію, датовані III тис. до н. е., а їх автором вважають китайського імператора Гванг Ті. Деякі наукові спостереження анатомії людини вперше зробив давньогрецький лікар Ерасістрат (III ст. до н. е.). Однак анатомія як наука почала формуватися лише в XVII ст. зусиллями видатного італійського вченого Андреаса Везалія (1514—1564). Тоді ж розпочалися анатомічні студії хребетних тварин (у т. ч. людиноподібних мавп) голландським вченим Ніколасом Тюльпом (1593—1674), комах та інших безхребетних тварин — італійськими лікарями та біологами Франческо Реді (1626—1698) та Марчелло Мальпігі (1628—1694). З накопиченням даних виокремилася порівняльна анатомія, яку започаткував англійський натураліст і лікар Неємія Грю (1641—1712), а німецький анатом Карл Гегенбауер (1826—1903) своїми двома класичними працями з порівняльної анатомії хребетних тварин узагальнив тогочасні досягнення цієї галузі біології.

Основоположником нейрофізіології є французький вчений Рене Декарт (1596—1650), який відкрив рефлекторний принцип функціонування організму. У першій половині

XIX ст. англійський фізіолог Маршалл Холл (1790—1857) уперше визначив роль спинного мозку в рефлекторних рухах.

Наприкінці XVIII ст. італійський фізіолог Луїджі Гальвані (1737—1798) довів існування у тваринних тканинах біоелектричного струму. Праці Л. Гальвані, а також його співвітчизників Карло Маттеуччі (1811—1868) та Алессандро Вольта (1745—1827) заклали підґрунтя для вивчення природи основного фізіологічного явища — процесу збудження. Особливо значущими в ті часи були успіхи в галузі фізіології нервів і м'язів. Так, шотландський анатом, фізіолог і хірург Чарльз Белл (1774—1842) та французький фізіолог Франсуа Мажанді (1783—1855) встановили функціональне значення передніх і задніх корінців спинного мозку, німецький натураліст Герман Людвіг Фердинанд фон Гельмгольц (1821—1894) визначив швидкість поширення збудження у нерві, а німецький фізіолог Едуард Фрідріх Пфлюгер (1829—1910) сформулював закони дії постійного струму на збудливу тканину.

У 70-ті роки XIX ст. німецький невропатолог Густав Фріч (1838—1927) та швейцарський психіатр Едуард Хітціг (1838—1907) застосували метод електричного подразнення для вивчення півкуль головного мозку, започаткувавши експериментальні дослідження локалізації функцій мозку.

Приблизно в середині XIX ст. фізіологія остаточно відокремилася від анатомії. Одночасно цю галузь науки активно розвивали російські вчені. Іван Сеченов (1829—1905) своїми дослідженнями з питань тваринної електрики, нервової фізіології та психофізіології досяг світового визнання. Найвідомішою працею вченого є «Рефлекси головного мозку» (1863), в якій він проаналізував розумову діяльність людини до мислення включно. І. Сеченов вважав, що всі акти свідомої і підсвідомої життєдіяльності за своїм походженням є рефлексами. Учень і наступник І. Сеченова — Микола Введенський (1852—1922) — глибоко і всебічно вивчив основний життєвий процес — збудження. Розвиваючи ідеї М. Введенського, його учень Олексій Ухтомський (1875—1949) створив учення про домінанту як один із основних принципів роботи мозку. Іван Павлов (1849—1936) завдяки своєму методу вироблення умовних рефлексів започаткував зовсім новий розділ фізіології — вчення про вищу нервову діяльність, чим здобув світову славу.

У XX ст. фізіологічні лабораторії з'явилися у більшості європейських країн, а також у США, Японії, Китаї, Індії, Австралії. З удосконаленням мікроскопічної оптики їх дедалі ширше почали застосовувати для вивчення нервової системи. Італійський гістолог Камілло Гольджі (1844—1926) та іспанський нейрогістолог Сантьяго Рамон-і-Кахаль (1852—1934) розробили методики приготування і дослідження мікроскопічних препаратів нервової тканини. За допомогою цих методик С. Рамон-і-Кахаль описав тонку будову численних структурних елементів нервової системи, пояснив їх взаємозв'язки, а особливо функції нейрона.

Важливу роль у розвитку фізіологічних знань про механізми рефлекторної діяльності організму відіграли дослідження британського фізіолога Чарльза Шеррінгтона (1857—1952), який встановив основні принципи інтегративної діяльності мозку. Він запровадив поняття «синапс» — місце контакту між нейронами і визначив роль синапсів у механізмах збудження та гальмування нервових клітин та забезпеченні рефлекторних актів. Ч. Шеррінгтон розробив теорію, за якою при здійсненні рефлексів уся нервова система діє як єдине ціле, тобто виконує інтегративну роль.

У 20-ті роки XX ст. англійський фізіолог Генрі Дейл (1875—1968) та австрійський фізіолог Отто Льові (1873—1961) виявили роль хімічних медіаторів у передачі нервових імпульсів через синапс.

Розвиваючи ідеї Ч. Шеррінгтона, австралійський нейрофізіолог Джон Екклс (1903—

1997) у середині 50-х років ХХ ст. за допомогою мікроелектродної техніки детально дослідив функцію окремого нейрона й особливості синаптичної передачі. Він разом із британським філософом австрійського походження Карлом Поппером (1902—1994) висловив багато цікавих ідей про механізми свідомості та самосвідомості людини. У 50-ті роки почалося детальне вивчення підкіркових структур, зокрема лімбічної системи (Пол Мак-Лін, Хосе Дельгадо, Бал Ананд). Було встановлено їх участь у регуляції вісцеральних процесів, у формуванні емоцій і мотивацій. Цей напрям розвинули російські дослідники Павло Симонов (1926—2002) і Костянтин Судаков (нар. 1932), а також багато західноєвропейських і американських учених. Тоді ж шведський фізіолог Рагнар Граніт (1900—1991) виявив, що імпульси від рецепторних клітин передаються по нервовому волокну електрохімічним способом. Нейрофізіолог Іван Беріташвілі (1885—1974) висунув положення (альтернативне ідеям І. Павлова) про наявність психонервової діяльності у тварин.

Учні і послідовники І. Павлова плідно працювали для розвитку фізіології. Петро Анохін (1898—1974) розробив учення про функціональну систему — універсальну схему регуляції фізіологічних процесів і поведінкових реакцій організму. Значну роль у дослідженнях функцій центральної нервової системи відіграли праці Наталії Бехтеревої (1924—2008), особливо з питань електричної активності мозку людини; Михайла Ліванова (1907—1986) — механізмів пам'яті та інтегративної діяльності мозку; українських дослідників Платона Костюка (1924—2010) — з вивчення механізмів діяльності нервових клітин і міжцентрових взаємозв'язків та Пилипа Серкова (1908—2011) — з дослідження механізмів центрального гальмування. Польський нейрофізіолог Юрій Конорський (1903—1981), працюючи в лабораторії І. Павлова, відкрив умовні рефлекси II типу (названі пізніше інструментальними рефlekсами) і розробив оригінальну теорію інтегративної діяльності мозку. Володимир Черніговський (1907—1981) створив учення про інтероцептори, а також брав активну участь у створенні й розвитку космічної фізіології.

Результати експериментальних досліджень у нейрології останнього десятиріччя ХХ ст. виявилися настільки революційними, що постало питання про зміну нейрофізіологічних парадигм. Звичні уявлення про те, що в дорослому організмі нервові клітини заново не утворюються, спростовано численними дослідями (Р. Мак-Кей, Л. С. Шітабуддін, Дж. Рей, Ф. Гейдж та ін.). Доведено також здатність нейрона після ушкодження аксона відновлювати свою будову та функції (М. Беррі, І. Дузарт, К. Штіхель, М. Ватанабе, Дж. Іто, С. Кікукава, С. Ліу та ін.). Виявлено також, що лише обмежена кількість контактів у мозку здійснюється через синапси т. зв. закритого типу, які до цього вважали єдиним способом обміну інформацією між нейронами чи між нейронами та іншими клітинами тіла. Численні досліді довели, що більшість синапсів є відкритими утвореннями, через які трансмітер (гормон або інший поліпептид) розповсюджується як дифузний сигнал по міжклітинній та спинномозковій рідині і досягає мембранних рецепторів інших нейронів чи клітин робочих органів (К. Перт, М. Руфф, Л. Агнаті, Л. Дескарієс, Н. Саульська, Д. Русаков та ін.). Оскільки Україна, починаючи з середини XVII ст., становила спочатку частину Російської, а потім радянської імперії, проаналізувати внесок українських учених у розвиток світової фізіології непросто.

Дуже плідно працювали фізіологи чотирьох найстаріших університетів України — Київського, Львівського, Харківського та Одеського (Новоросійського).

У Київському університеті Олександр Вальтер (1817—1889) уперше в історії фізіології описав судинозвужувальну функцію симпатичних нервів; він вивчав також терморегуляторні функції організму. Його наступник Сергій Чир'єв (1850—1915)

працював над вивченням мікроскопічної будови нервової системи, а також досліджував електричні явища в живих тканинах, зокрема у нервовій. Український фізіолог Василь Чаговець (1873—1939) уперше в світі здійснив спробу з'ясувати механізми виникнення електричних потенціалів у живих тканинах. Він вважав, що електричні потенціали виникають завдяки різниці концентрацій електролітів у тканині і що в основі подразнення нерва лежить зміна концентрацій йонів у ділянці подразнення. Ідеї В. Чаговця заклали підґрунтя сучасних уявлень про механізми перебігу нервових процесів та природу нервового імпульсу (А. Ходжкін, А. Хакслі).

Київський фізіолог Данило Воронцов (1886—1965) та його учні Платон Костюк (нар. 1924), Олег Кришталь (нар. 1945), Ігор Магура (нар. 1928), Пилип Серков (нар. 1908), Володимир Скок (1932—2003), Михайло Шуба (1928—2007) та інші (Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України) зробили вагомий внесок у вивчення природи електричних потенціалів живих клітин та зв'язку цих потенціалів з процесами збудження і гальмування в нервових і м'язових клітинах.

Харківський учений Василь Данилевський (1852—1939) виявив у корі півкуль великого мозку центри, що регулюють функції внутрішніх органів, а також одним із перших установив наявність електричної активності кори великого мозку.

Київський професор Володимир Правдич-Неминський (1879—1952) уперше зареєстрував електроенцефалограму в собаки і запропонував класифікацію її частот, яка стала основою сучасної класифікації.

Наприкінці XIX на початку XX ст. у Новоросійському університеті (м. Одеса) працював Броніслав Веріго (1860—1925), який уперше висловив припущення, що збудження по нервовому волокну поширюється стрибкоподібно.

Учень І. Павлова Георгій Фольборт (1885—1960) створив цілу фізіологічну школу, де розроблялися різні аспекти цієї науки, зокрема питання природи стомлення і відновлення. Вагомий внесок у розвиток фізіології вищої нервової діяльності зробив також учень Володимира Бехтерева (1857—1927) Віктор Протопопов (1880—1957), який понад 25 років працював в Україні, вивчаючи рухові умовні рефлексі тварин і людини, а також складні форми поведінки тварин у природних умовах існування. Він застосовував основні положення фізіології вищої нервової діяльності в психіатрії і запропонував оригінальні методи лікування хворих на шизофренію та маніакально-депресивний психоз.

Наступник В. Чаговця у Київському університеті — Андрій Ємченко (1893—1964) досліджував значення чинників простору і часу в умовно-рефлекторній діяльності тварин, а також займався методологічними проблемами сенсорної фізіології. Тут же Павло Харченко (1910—1973) вивчав запізнювальне гальмування умовних рефлексів у тварин, а Петро Богач (1918—1981) та його учні (А. Косенко, С. Гройсман, Г. Чайченко, П. Лященко) досліджували роль гіпоталамуса та лімбічної системи у регуляції вегетативних функцій і вищій нервовій діяльності тварин. Пізніше Геннадій Чайченко (1936—1998) разом зі своїми учнями (Л. Томіліна, М. Макарчук, Т. Куценко та ін.) розробив методичні прийоми оцінювання функціонального стану нервової системи людини і став одним із лідерів вивчення психофізіології людини.

У найстарішому в Україні Львівському університеті під керівництвом Адольфа Бека (1863—1942) вивчали електричні явища в центральній нервовій системі, на підставі яких було отримано нові дані щодо локалізації центрів окремих функцій у корі великого мозку. Після Другої світової війни тут працював Петро Никифоровський (1879—1952), відомий працями з фармакології умовних рефлексів, а також фундаментальними дослідженнями в галузі порівняльної фізіології вищої нервової

діяльності.

Характерною особливістю сучасної фізіології є поглиблення аналітичного підходу з детальним дослідженням мембранних, клітинних процесів, механізмів збудження і гальмування.

В історії фізіології, як і в історії будь-якої іншої науки, простежується принцип спіралеподібного розвитку. Цей принцип полягає у зміні двох тенденцій — синтетичної та аналітичної. На початку формування фізіології домінував синтетичний підхід, тобто вивчення цілісного організму. Пізніше йому на зміну прийшов аналітичний. Нині аналітичний напрям поступово починає змінюватися на синтетичний, оскільки фізіологи виявили численні закономірності функціонування різних клітин і органів, які потрібно узагальнити, щоб зрозуміти діяльність усього організму або принаймні його найважливіших систем.

Вивчати предметно еволюцію нервової системи неможливо, оскільки від викопних форм тваринних організмів залишилися лише відбитки на геологічних породах та кісткові рештки. Отже, про етапи становлення цієї галузі науки не йдеться.

Спираючись на загальновизнану нині синтетичну гіпотезу еволюції, можна вважати, що історичний розвиток органічного світу здійснювався від простих організмів до складних. Стосовно тваринного світу це могло мати такий вигляд: одноклітинні (найпростіші) — нижчі безхребетні — вищі безхребетні — хребетні. Вважають, що серед хребетних тварин еволюція йшла таким шляхом: риби — земноводні — плазуни, птахи та ссавці. Отже, можна припустити, що і нервова система тварин еволюціонувала так само.