

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
Факультет естественных наук

**ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРНЫХ СИСТЕМ
ДЛЯ СТУДЕНТОВ КРИ**

Учебно-методическое пособие

Новосибирск
2015

Учебно-методическое пособие «Физиология анализаторных систем для студентов КРИ» содержит современные представления о строении и механизмах функционирования анализаторных систем животных и человека, используемые в курсе «Физиология», включенной в Уникальную инновационную образовательную программу по направлению «Биология» (уровень подготовки – бакалавриат) для совместного Китайско-российского института. В пособии приведены современные данные о функционировании рецепторов и анализаторов, механизмах переработки информации в анализаторных системах. Рассматриваются вопросы общей и частной физиологии анализаторных систем. Основы физиологии рецепторов и анализаторов представлены на системном, органном, клеточном и молекулярном уровнях.

Настоящее учебно-методическое пособие предназначено для студентов 3-го курса биологического отделения совместного Китайско-российского института (КРИ) Хэйлунцзянского университета (г. Харбин, КНР), изучающих физиологию в рамках направления «Биология».

Составители:

канд. биол. наук, профессор В. А. Лавриненко,
канд. биол. наук, старший преподаватель А. В. Бабина

Рецензент:

д.б.н., профессор Л.В. Шестопалова

© Новосибирский государственный университет, 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ АНАЛИЗАТОРНЫХ СИСТЕМ ..	4
Рецепторы: понятие и классификация	5
Рецепторный потенциал	11
Специфичность сенсорных органов.....	14
Субъективная сенсорная физиология.....	15
1.1. Психофизический закон Вебера.....	17
2.2. Психофизический закон Фехнера.....	18
2.3. Психофизический закон Стивенса	19
2. ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРНЫХ СИСТЕМ	21
2.1. Соматовисцеральная система.....	21
2.2. Температурная рецепция	30
2.3. Болевая рецепция.....	31
2.4. Проприорецепция	35
2.5. Зрительная система	41
2.6. Слуховая система	69
2.7. Вестибулярная система.....	84
2.8. Обонятельная система	90
2.9. Вкусовая система.....	94
3. ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ.....	98
3.1. Аккомодация глаза	98
3.2. Слепое пятно (опыт Мариотта).....	99
3.3. Освоение упражнений для профилактики зрительного утомления	100
3.4. Обманы зрения	101
3.5. Объемное зрение	104
3.6. Определение пространственного порога тактильной чувствительности	104
3.7. Локализация тепловых и холодových рецепторов (термоэстезиометрия)	106
3.8. Электроокулограмма.....	107
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	124

ВВЕДЕНИЕ

Человеку необходимо постоянное получение информации о состоянии и изменениях внешней среды, переработка этой информации и на основе ее составление планов и программ предстоящей деятельности. Это обеспечивается работой ряда механизмов и систем.

Из всего множества факторов окружающей среды, воздействующих на наш организм, некоторые улавливаются сенсорными органами и называются сенсорными стимулами. Под их влиянием рецепторные клетки генерируют потенциалы, которые активируют чувствительные нервные волокна. Импульсация нервных волокон проводится к сенсорным центрам в мозгу, где производится обработка информации. Эту цепь физико-химических событий можно исследовать физиологическими методами.

1. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ АНАЛИЗАТОРНЫХ СИСТЕМ

Анализаторной системой называют часть нервной системы, состоящую из воспринимающих элементов – сенсорных рецепторов (получающих стимулы из внешней или внутренней среды), нервных путей (передающих информацию от рецепторов в мозг) и тех частей мозга, которые перерабатывают и анализируют эту информацию. Передача сенсорных сигналов сопровождается многократным их преобразованием и перекодированием и завершается высшим анализом и синтезом (опознание образа), после чего формируется ответная реакция организма.

Иван Петрович Павлов считал анализатором совокупность рецепторов (*периферический отдел анализатора*), путей проведения возбуждения (*проводниковый отдел*), а также нейронов, анализирующих раздражитель в коре мозга (*центральный отдел анализатора*).

Рецепторы: понятие и классификация

Определение рецептора. Мы будем называть рецептором клетку или ее часть, которая ответственна за преобразование стимулов в нейронное возбуждение. Часто рецепторами служат окончания периферических аксонов или дендритов афферентных нервных волокон. С другой стороны, в некоторых сенсорных органах такие окончания соединены со специализированными сенсорными клетками, не являющимися нейронами (например, волосковые клетки в улитке). Наконец, в сетчатке глаза особые сенсорные клетки (палочки и колбочки) имеют нейронное происхождение. Все это также рецепторы.

Понятие рецептора можно также сформулировать, используя представление о потенциалах: рецептор – это клетка или часть ее мембраны, генерирующая рецепторные потенциалы, которые кодируются и передаются по соответствующим афферентам в виде последовательностей потенциалов действия (рис. 1).

Классификация рецепторов. В практическом отношении наиболее важное значение имеет психофизиологическая классификация рецепторов по характеру ощущений, возникающих при их раздражении. Согласно этой классификации у человека различают зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, осязательные, болевые, термо-, проприо- и вестибулорецепторы (рецепторы положения тела и его частей в пространстве).

Существуют рецепторы внешние (*экстерорецепторы*) и внутренние (*интерорецепторы*). К первой группе относятся слуховые, зрительные, обонятельные, вкусовые, осязательные. А ко второй – вестибуло- и проприорецепторы (рецепторы опорно-двигательного аппарата), а также висцерорецепторы (сигнализируют о состоянии внутренних органов).

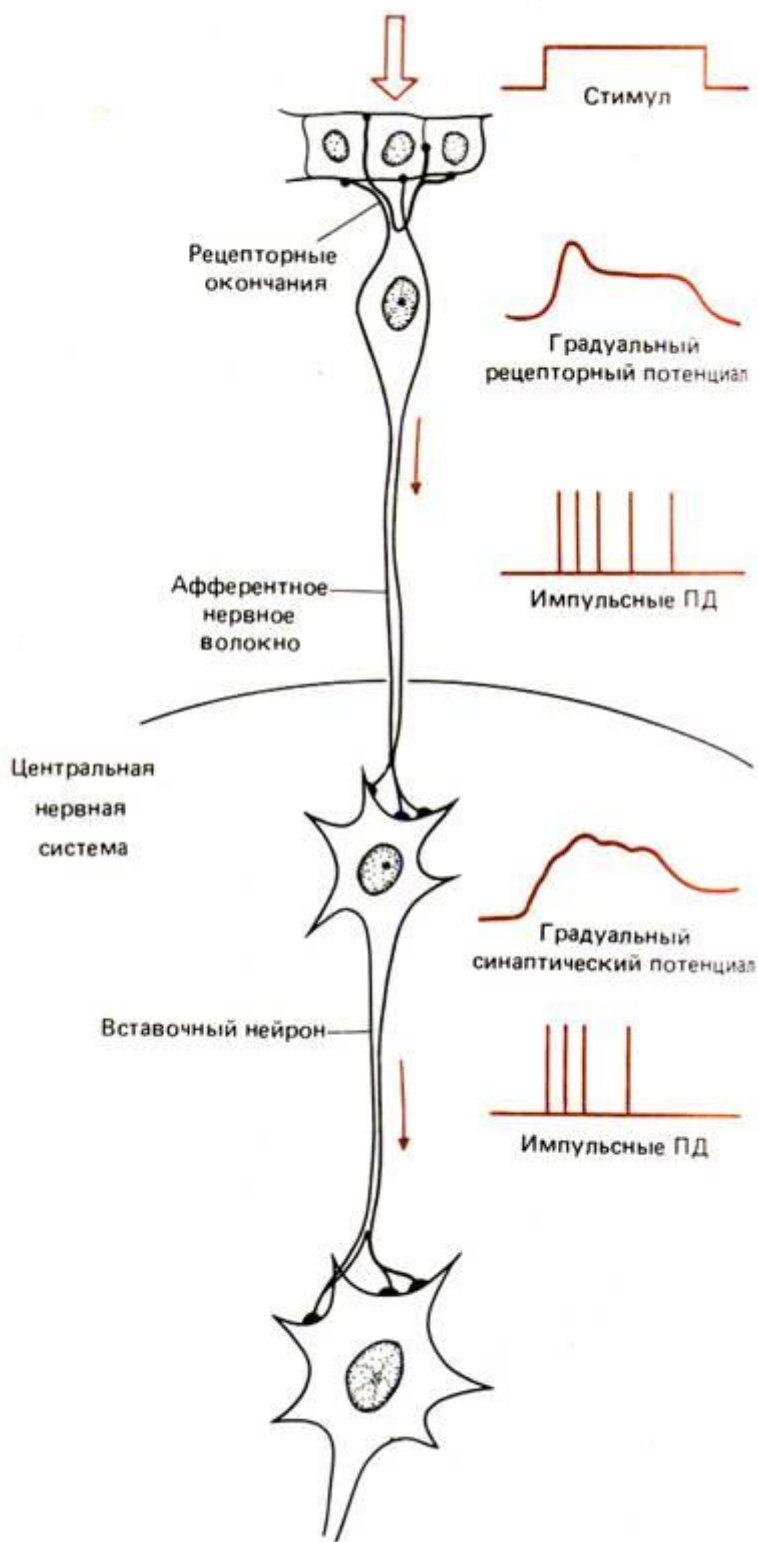


Рис. 1. Передача потенциалов по нервным волокнам. Направление передачи сигналов изображено стрелками, ПД – потенциал действия.

По характеру контакта со средой рецепторы делят на *дистантные*, получающие информацию на расстоянии от источника раздражения (зри-

тельные, слуховые и обонятельные), и *контактные*, возбуждающиеся при непосредственном соприкосновении с раздражителем (вкусовые и осязательные).

В зависимости от *природы раздражителя*, на который они оптимально настроены, рецепторы разделены на *фоторецепторы*, *механорецепторы* (слуховые, вестибулярные, кожные тактильные, рецепторы опорно-двигательного аппарата, барорецепторы сердечно-сосудистой системы), *хеморецепторы* (включающие рецепторы вкуса и обоняния, сосудистые и тканевые рецепторы), *терморецепторы* (рецепторы кожи и внутренних органов, центральные термочувствительные нейроны) и *болевые* (ноцицептивные) рецепторы.

Сенсорные рецепторы и органы также можно классифицировать по локализации стимула. *Экстерорецепторы* стимулируются окружающей средой. Другие рецепторы определяют длину мышц, натяжение сухожилий, углы в суставах и другие параметры положения и движения тела. Их называют *проприорецепторами*. К этой группе также относится вестибулярный аппарат. Наконец, сенсорная информация поступает и от внутренних органов тела. Идущие от них афференты носят название *интерорецепторов*.

Все рецепторы делятся на *первично-чувствующие* и *вторично-чувствующие*. К первым относятся рецепторы обоняния, тактильные и проприорецепторы. Они различаются тем, что преобразование энергии раздражения в энергию нервного импульса происходит у них в первом нейроне сенсорной системы (рис. 2). К вторично-чувствующим относятся рецепторы вкуса, зрения, слуха и вестибулярного аппарата. У них между раздражителем и первым нейроном находится специализированная рецепторная клетка, не генерирующая импульсы. Таким образом, первый нейрон возбуждается не непосредственно, а через рецепторную (не нервную) клетку.

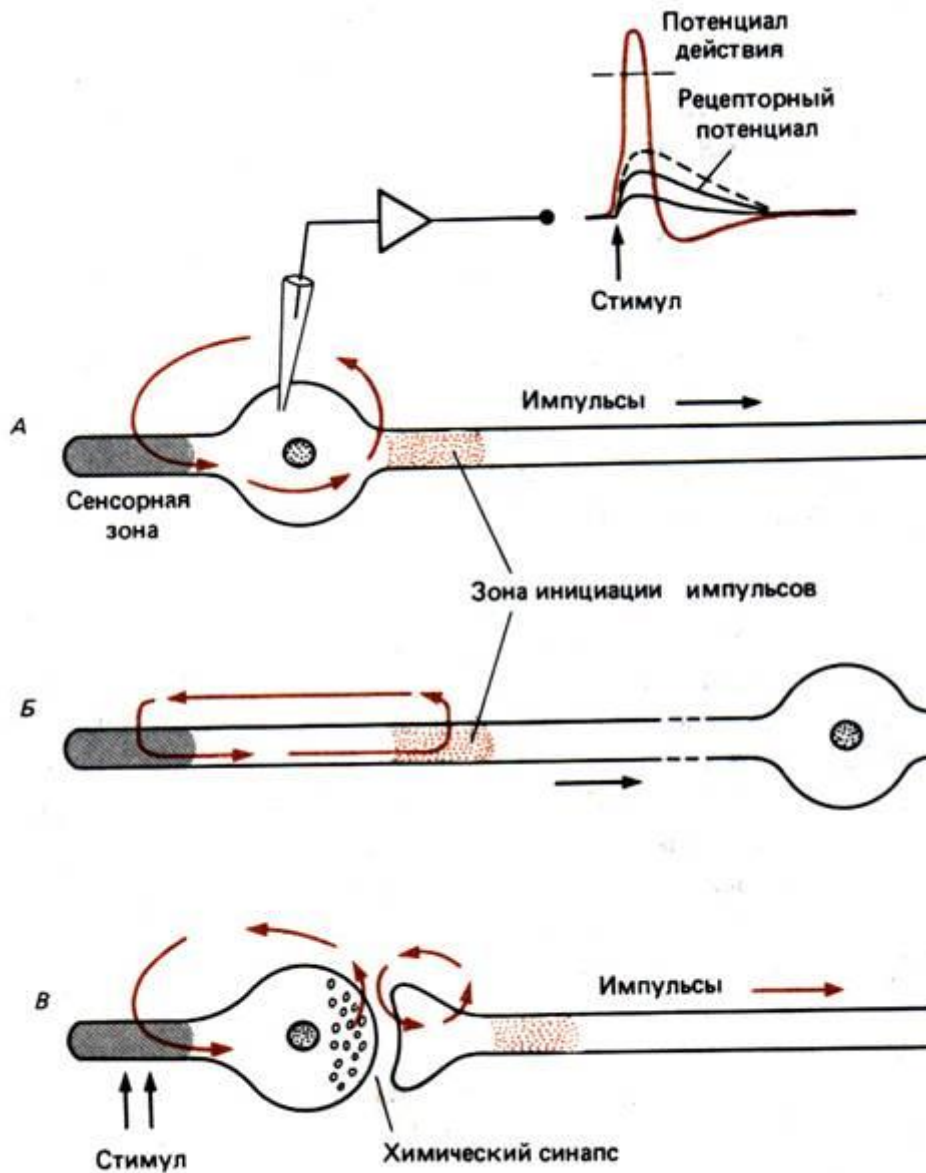


Рис. 2. Примеры первично-чувствующих (А, Б) и вторично-чувствующих (В) рецепторов. Показано преобразование рецепторного потенциала в распространяющиеся нервные импульсы. В первичных рецепторах рецепторный ток, возникающий в сенсорной зоне, распространяется электротонически и непосредственно деполяризует зону инициации импульсов. В обоих случаях рецепторные клетки снабжены и афферентным сенсорным волокном, различие состоит в периферическом (А) и центральном (Б) расположении тела клетки. Вторично-чувствующая рецепторная

клетка не генерирует импульсы, а освобождает синаптический медиатор, модулирующий импульсную активность афферентного нервного волокна.

Передача и преобразование сигналов. Благодаря этим процессам сенсорная система доносит до высших центров мозга наиболее важную (существенную) информацию о раздражителе в форме, удобной для его надежного и быстрого анализа.

Преобразования сигналов могут быть условно разделены на пространственные и временные. Среди *пространственных преобразований* выделяют изменения соотношения разных частей сигнала. Так, в зрительной и соматосенсорной системах на корковом уровне значительно искажаются геометрические пропорции представительства отдельных частей тела или частей поля зрения. В зрительной области коры резко расширено представительство наиболее информационно важной центральной ямки сетчатки при относительном сжатии проекции периферии поля зрения («циклопический глаз»). В соматосенсорной области коры также представлены преимущественно наиболее важные зоны для тонкого различения и организации поведения человека: кожа пальцев рук и лица («сенсорный гомункулус»).

Ограничение избыточности информации и выделение существенных признаков сигнала. Зрительная информация, идущая от фоторецепторов, могла бы очень быстро заполнить все информационные резервы мозга. Избыточность сенсорных сообщений ограничивается путем подавления информации о менее существенных сигналах. Не столь важно во внешней среде неизменное либо медленно изменяющееся во времени и в пространстве. Например, на сетчатку глаза длительное время действует большое световое пятно. Чтобы не передавать все время в мозг информацию от всех возбужденных рецепторов, сенсорная система пропускает сигналы только о начале и конце раздражения (*временное преобразование*), причем до коры

доходят сообщения только от рецепторов, которые лежат по контуру возбужденной области (*пространственное преобразование*).

Кодирование информации. Кодированием называют совершаемое по определенным правилам преобразование информации в условную форму – код. В сенсорной системе сигналы кодируются двоичным кодом, т. е. наличием или отсутствием электрического импульса в тот или иной момент времени. Такой способ кодирования крайне прост и устойчив к помехам. Информация о раздражении и его параметрах передается в виде отдельных импульсов, а также групп или «пачек» импульсов («залпы» импульсов). Амплитуда, длительность и форма каждого из них одинаковы, но число импульсов в пачке, частота их следования, длительность этих пачек и интервалов между ними, а также временной «рисунок» пачки различны и зависят от характеристик стимула. Сенсорная информация кодируется и числом одновременно возбужденных нейронов, а также местом возбуждения в нейронном слое.

Особенности кодирования в сенсорных системах. В отличие от телефонных или телевизионных кодов, которые декодируются восстановлением первоначального сообщения в исходном виде, в сенсорной системе такого декодирования не происходит. Еще одна важная особенность нервного кодирования – множественность кодов. Так, для одного и того же свойства сигнала (например, его интенсивности) сенсорная система использует несколько кодов: частоту и число импульсов в пачке, количество возбужденных нейронов и их локализацию в слое. В коре используется также позиционное кодирование. Оно заключается в том, что какой-то признак раздражителя вызывает возбуждение определенного нейрона или небольшой группы клеток, расположенных в определенном месте нейронного слоя. Например, возбуждение небольшой локальной группы нейронов зрительной области коры означает, что в определенной части поля зрения появилась световая полоска определенного размера и ориентации. Появление

полоски другой ориентации вызывает возбуждение соседней группы нейронов зрительной коры.

Детектирование сигналов – это избирательное выделение сенсорным нейроном того или иного признака раздражителя, имеющего поведенческое значение. Такой анализ осуществляют нейроны-детекторы, избирательно реагирующие лишь на определенные параметры стимула. Так, типичный нейрон зрительной области коры отвечает разрядом лишь на одну определенную ориентацию темной или светлой полоски, расположенной в конкретной части поля зрения. При других наклонах той же полоски ответят другие нейроны. В высших отделах сенсорной системы сконцентрированы детекторы сложных признаков и целых образов. Примером могут служить детекторы лиц в нижневисочной области коры мозга.

Опознание образов – это конечная и наиболее сложная операция сенсорной системы. Она заключается в распределении образа к тому или иному классу объектов, с которыми ранее встречался организм, т. е. в классификации образов. Синтезируя, т. е. объединяя сигналы от нейронов-детекторов, высший отдел сенсорной системы формирует «образ» раздражителя и сравнивает его с множеством следов, хранящихся в памяти. Опознание завершается принятием решения о том, с каким объектом или ситуацией встретился организм. В результате этого происходит восприятие, т. е. мы осознаем, чье лицо видим перед собой, кого слышим, какой запах чувствуем.

Рецепторный потенциал

Рецепторы преобразуют энергию стимула в изменение проницаемости своей мембраны. Этот процесс называют *трансдукцией*. Вместе с проницаемостью меняется и потенциал мембраны: он становится «рецепторным». Поскольку рецепторный потенциал генерирует потенциалы действия в афферентных нервных волокнах, его также называют генераторным.

Общие механизмы возбуждения рецепторов. Во время действия стимула на рецепторную клетку происходит преобразование энергии внешнего раздражения в рецепторный сигнал, или трансдукция сенсорного сигнала. Этот процесс включает в себя три основных этапа:

1) взаимодействие стимула (квант света для системы зрения, молекула пахучего или вкусового вещества для систем обоняния и вкуса, механическая сила для слуха и осязания) с рецепторной белковой молекулой, которая находится в составе клеточной мембраны рецепторной клетки;

2) усиление сенсорного сигнала и его передача внутри рецепторной клетки;

3) открывание или блокирование находящихся в мембране рецептора ионных каналов, через которые начинает или прекращает течь ионный ток, что, в свою очередь, приводит к деполяризации или гиперполяризации этой мембраны (возникает так называемый рецепторный потенциал). В первично-чувствующих рецепторах он действует на наиболее чувствительные участки мембраны, способные генерировать потенциалы действия – электрические нервные импульсы. Во вторично-чувствующих рецепторах рецепторный потенциал вызывает усиление (в случае деполяризации) или ослабление (в случае гиперполяризации) выделения медиатора из пресинаптического окончания самой рецепторной клетки. Медиатор (например, ацетилхолин), воздействуя на постсинаптическую мембрану первого нейрона, расположенного после рецептора, изменяет ее поляризацию. Генерируемый постсинаптический потенциал первого нейрона сенсорной системы называют генераторным потенциалом, так как он вызывает генерацию импульсного ответа (в первично-чувствующих рецепторах рецепторный и генераторный потенциалы – одно и то же).

Свойства рецепторного потенциала. Рецепторные потенциалы генерируются в самих нервных окончаниях, а не в окружающих клетках, входящих в структуру сенсорного органа. Рецепторный потенциал – градуальный. Стимулами разной интенсивности большинство рецепторов депо-

ляризуется (или гиперполяризуется, как в случае палочек и колбочек) неодинаково (рис. 3). Хотя амплитуда потенциала определенным образом отражает силу стимуляции, последняя не служит источником энергии для такого изменения клетки. Единственная функция стимула – управление ионными токами через мембрану. Рецепторный потенциал – локальный; он распространяется по мембране электротонически, а не проводится активно. Наконец, рецепторные потенциалы могут подвергаться пространственной и временной суммации.

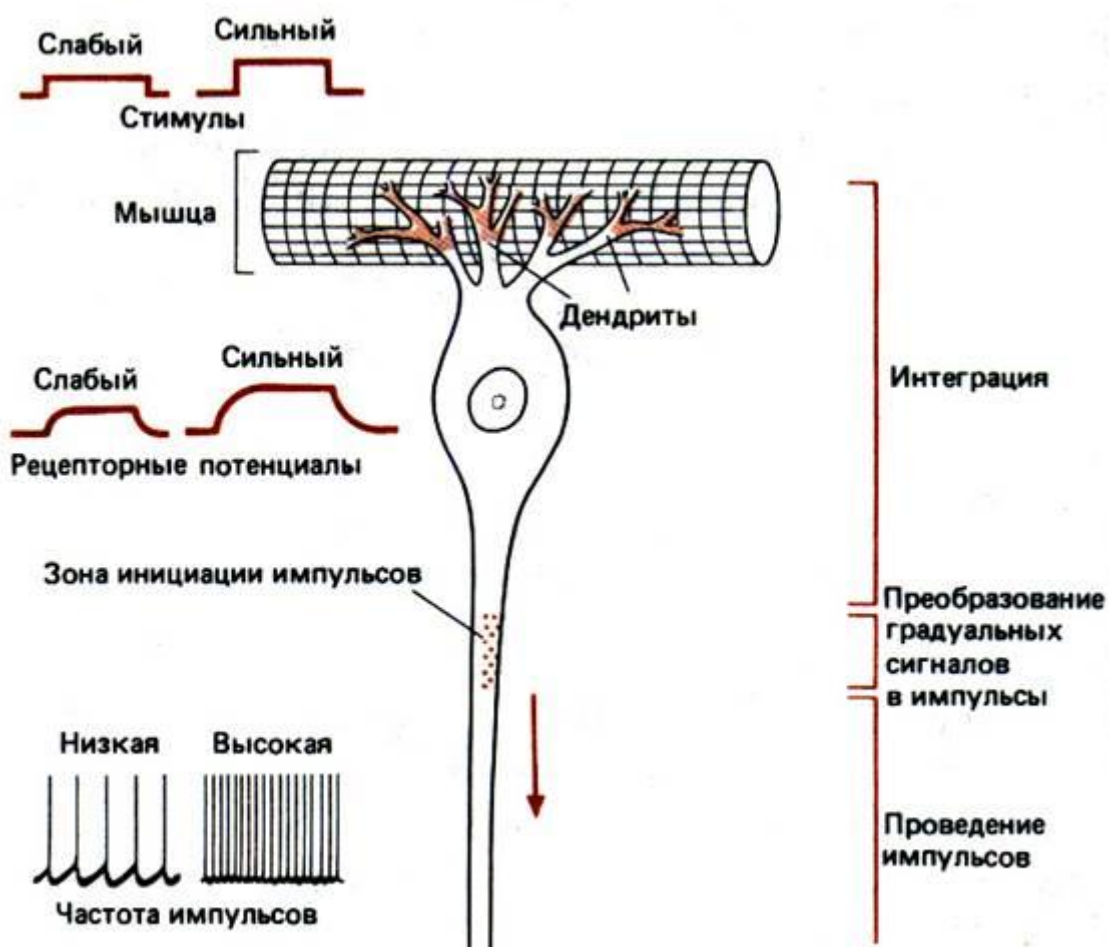


Рис. 3. Рецептор растяжения из брюшка речного рака, состоящий из сенсорного нейрона с чувствительными к растяжению дендритами. Рецептор находится в специализированном мышечном пучке, лежащем на дорсальной поверхности мышц брюшка. При сгибании брюшка эти мышцы растягиваются и рецептор активируется. Слева представлены записи элек-

трических ответов рецептора на слабую и сильную стимуляцию. Справа указаны функции различных частей нейрона. Градуальные рецепторные токи, возникающие в чувствительной к растяжению мембране дендритов, в зоне инициации импульсов превращаются в электрические сигналы типа «всё или ничего».

Специфичность сенсорных органов

В ходе эволюции у всех организмов развились специализированные сенсорные органы, устроенные так, чтобы оптимальным образом отвечать на вполне определенные стимулы. Обычно, наблюдая за реакциями организма, легко определить, какой стимул для данного сенсорного органа оптимален. Как правило, он возбуждает его минимальным количеством энергии. Адекватный стимул для данного органа – тип раздражения, вызывающий оптимальный ответ. Например, палочки и колбочки сетчатки глаза можно возбудить, сильно надавив на глазное яблоко; при этом возникают зрительные ощущения. Однако оптимальные (и, следовательно, адекватные) стимулы в данном случае – электромагнитные колебания с длиной волны от 400 до 800 нм. Чем выше специфичность сенсорного органа, тем больше вероятность его возбуждения (при физиологических условиях) только адекватными стимулами.

Во многих случаях адекватность стимула определяется не только свойствами рецепторных клеток, но и макроструктурой органа. Например, адекватный стимул для рецепторов вестибулярного аппарата и внутреннего уха (в обоих случаях это волосковые клетки) – поток эндолимфы, отклоняющий реснички клеток. Однако структура внутреннего уха такова, что эндолимфа приходит в движение, когда механические колебания частотой от 20 до 20 000 Гц достигают улитки, в то время как в вестибулярном аппарате эндолимфа смещается при изменении положения головы.

Закон «специфических сенсорных энергий». Если сравнивать разные химические и физические стимулы, не всегда просто определить, чисто формально учитывая только энергию воздействия, какой из них для данного сенсорного органа адекватен. Например, холодные рецепторы в слизистой рта и носа реагируют не только на охлаждение, они весьма чувствительны и к определенным химическим стимулам, в частности ментолу. Если курить ментоловую сигарету, их возбуждение вызывает ощущение холодного дыма. Другой пример – тепловые рецепторы кожи. Возбуждаясь при повышении температуры, они также весьма чувствительны к увеличению концентрации ионов кальция во внеклеточном пространстве. Это происходит, например, после инъекции в артерию раствора, содержащего кальций. В результате возникает ощущение тепла в обслуживаемом артерией участке тела.

Закон «специфических сенсорных энергий», сформулированный 150 лет назад Иоганнесом Мюллером, гласит, что характер ощущения определяется не стимулом, а раздражаемым сенсорным органом. Приведенные выше примеры доказывают его справедливость. Это один из важнейших законов субъективной сенсорной физиологии.

С точки зрения объективной сенсорной физиологии специфичность органа определяется характером обработки возникающих в нем сигналов центральными отделами нервной системы. Например, кожные тепловые рецепторы ответственны за терморцепцию и терморегуляцию главным образом благодаря своим центральным соединениям.

Субъективная сенсорная физиология

Субъективная сенсорная физиология изучает соотношение между физико-химическим миром стимулов и субъективным миром ощущений и восприятий.

Интенсивность ощущения: абсолютные и дифференциальные пороги. Абсолютную чувствительность сенсорной системы измеряют *порогом реакции*. Чувствительность и порог – обратные понятия: чем выше порог, тем ниже чувствительность, и наоборот. Обычно принимают за пороговую такую силу стимула, вероятность восприятия которого равна 0,5 или 0,75 (правильный ответ о наличии стимула в половине или в 75 % случаев его действия). Более низкие значения интенсивности считаются подпороговыми, а более высокие – надпороговыми. Выяснено, что и в подпороговом диапазоне реакция на сверхслабые раздражители возможна, но она неосознаваема (не доходит до порога ощущения). Так, если снизить интенсивность вспышки света настолько, что человек уже не сможет сказать точно, видел он ее или нет, от его руки можно зарегистрировать неощущаемую кожно-гальваническую реакцию на данный сигнал.

Чувствительность рецепторных элементов к адекватным раздражителям, на восприятие которых они эволюционно приспособлены, предельно высока. Так, обонятельный рецептор может возбудиться при действии одиночной молекулы пахучего вещества, а фоторецептор – одиночного кванта света.

Различение сигналов. Важная характеристика сенсорной системы – способность замечать различия в свойствах одновременно или последовательно действующих раздражителей. Различение начинается в рецепторах, но в этом процессе участвуют нейроны всей сенсорной системы. Оно характеризует то минимальное различие между стимулами, которое сенсорная система может заметить (*дифференциальный*, или *разностный*, порог).

Пространственное различение основано на распределении возбуждения в слое рецепторов и в нейронных слоях. Так, если два раздражителя возбудили два соседних рецептора, то различение этих раздражителей невозможно и они будут восприняты как единое целое. Необходимо, чтобы между двумя возбужденными рецепторами находился хотя бы один невозбужденный. Для временного различения двух раздражений необходимо,

чтобы вызванные ими нервные процессы не сливались во времени и чтобы сигнал, порожденный вторым стимулом, не попадал в рефрактерный период от предыдущего раздражения.

1.1. Психофизический закон Вебера

Интенсивность ощущений наиболее подробно изучалась психофизическими методами. В 1834 г. Э. Вебер разработал первую методику количественного описания субъективного опыта. Он вывел первый психофизический закон, устанавливающий связь между физической интенсивностью (ϕ) и силой ощущения (ψ). Центральным понятием психофизики стало понятие сенсорного порога. В надпороговом диапазоне определяется еще один вид порога – «едва заметное различие». Это та величина, на которую один стимул должен отличаться от другого, чтобы их разница воспринималась человеком. Э. Вебер, экспериментируя с ощущением силы, показал, что для различения веса двух предметов их разница должна быть больше, если оба они тяжелые, и меньше, когда оба легкие. Минимальное различимое изменение интенсивности стимуляции ($\Delta\phi$) составляет постоянную долю (c) ее исходной интенсивности (ϕ). Закон Вебера выражается уравнением $\Delta\phi/\phi = c$, где c – константа для всех интенсивностей стимула. Данное правило действительно выполняется в широком их диапазоне для многих сенсорных модальностей. Однако по мере приближения к абсолютному порогу коэффициент Вебера ($\Delta\phi/\phi$) обычно растет. Для соответствия экспериментальным данным этот закон можно переформулировать следующим образом: $\Delta\phi/(\phi+a) = c$, где a – константа, обычно небольшая по численному значению. Когда интенсивность стимула (ϕ) достаточно велика, членом a можно пренебречь, и выражение, соответствующее исходной форме закона Вебера, описывает наблюдения достаточно точно.

В некотором смысле константа a – просто поправочный член, обеспечивающий более точное соответствие экспериментальным данным. Однако

его можно рассматривать и как «шум» в сенсорном канале. С точки зрения физиологии такой «шум» объясняется спонтанной активностью сенсорных нейронов, т. е. их импульсацией в отсутствие действующих на сенсорный орган стимулов. Спонтанная активность мала по сравнению с реакцией на сильные воздействия, однако, когда стимул слаб, он влияет на величину ($\Delta\phi/\phi$). В соответствии с этой интерпретацией абсолютный порог должен быть равен минимальной интенсивности стимула, достаточной для возбуждения сенсорной системы, которое различимо больше спонтанной активности данной системы.

2.2. Психофизический закон Фехнера

Помимо определения порогов, можно ли как-то еще измерить субъективные ощущения? В 1850 г. Г. Фехнер предложил использовать дифференциальные пороги для построения шкалы интенсивности ощущений (ψ). Ноль на ней соответствует абсолютному порогу, следующее ощущение больше другого точно на величину одного едва заметного различия, последующее – еще на одну такую величину и т. д. Поскольку каждая ступенька соответствует наименьшему возможному усилению ощущения, этот прирост и берется за основную единицу интенсивности ощущения. На рис. 4 показан график зависимости интенсивности ощущения от интенсивности стимула. Это соотношение между ψ и ϕ описывается уравнением, известным как психофизический закон Фехнера. Из-за того, что стимул увеличивается путем последовательного прибавления все возрастающей величины $\Delta\phi$, получается логарифмическая кривая.

Закон Фехнера утверждает, что при линейном увеличении интенсивности ощущения (ψ) интенсивность стимула (ϕ) растет логарифмически. Этот закон выражается уравнением: $\psi = k \cdot \log(\phi/\phi_0)$, где ψ – интенсивность ощущения, k – константа, ϕ – интенсивность стимула, ϕ_0 – его абсолютный порог. Данный психофизический закон основан на двух допущениях:

1) он действует при справедливости закона Вебера. При очень слабой стимуляции веберовский коэффициент не постоянен. Значит, закон Фехнера в этой области не действует;

2) также допускается, что все приросты интенсивности ощущения равны, т. е. что пороговое изменение слабого и сильного стимулов ощущается одинаково.

Рассматривая закон Стивенса, мы убедимся в некорректности данного допущения.

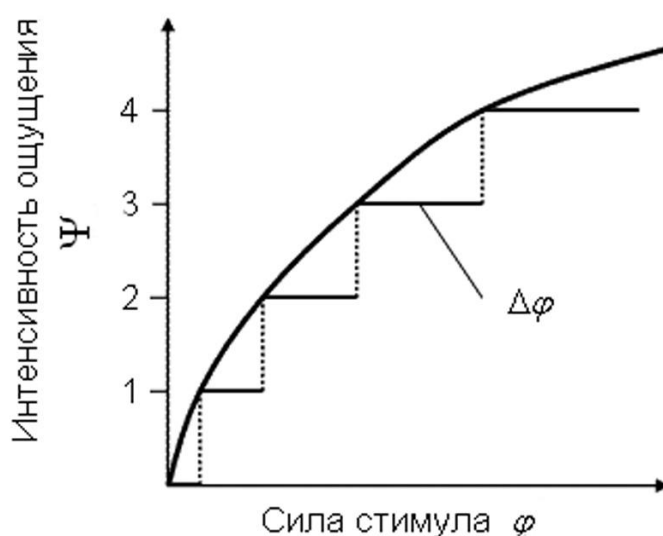


Рис. 4. Схематическое изображение закона Фехнера. По оси абсцисс — интенсивность стимула, по оси ординат — дифференциальные пороги

2.3. Психофизический закон Стивенса

В течение примерно ста лет не предпринималось серьезных попыток оспорить допущение Фехнера относительно изменения интенсивности ощущений в единицах дифференциального порога. Однако С. Стивенс показал, что этот порог не постоянен. Например, тон, громкость которого на 20 порогов выше абсолютного, звучит для нас более чем вдвое громче тона той же частоты с громкостью на 10 порогов выше абсолютного. Значит, едва заметное различие в интенсивности не одинаково для всего ее диапазо-

на. Стивенс пришел к заключению, что психофизический закон требует шкалы ощущений другого вида. В его попытках измерить их понятие дифференциального порога уже не занимает значительного места.

В психофизических экспериментах по Стивенсу испытуемого просят оценить интенсивность своих ощущений непосредственно. При этом она не вычисляется путем подсчета количества едва заметных различий. Для этого разработаны различные методы подобных прямых психофизических оценок. Согласно одному из них интенсивность оценивается численно: за ноль берется абсолютный порог, а другие цифры описывают ощущение, вызываемое стандартным стимулом. Важно, что данная шкала не разбита на отрезки, а допускает постепенные (градуальные) изменения. Испытуемый может использовать такие понятия, как «наполовину» или «вдвое» интенсивнее, и отмечать это соответствующими числами. Данный метод основан на принципе пропорциональности. Полученные результаты заставили Стивенса предположить, что соотношение между интенсивностями ощущения (ψ) и стимула (ϕ) описывается степенной функцией. В соответствии с законом Стивенса $\psi = k \cdot (\phi - \phi_0)^a$, где ψ – интенсивность ощущения, k – константа, зависящая от шкалы, ϕ – интенсивность стимула, ϕ_0 – его интенсивность при абсолютном пороге. Показатель a , зависящий от сенсорной модальности и условий стимуляции, определяет форму кривой зависимости ψ от ϕ . Например, если он равен 1, соотношение линейное. Если он больше, сила ощущения возрастает быстрее интенсивности стимула (кривая загибается вверх), а если меньше, то наоборот.

2. ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРНЫХ СИСТЕМ

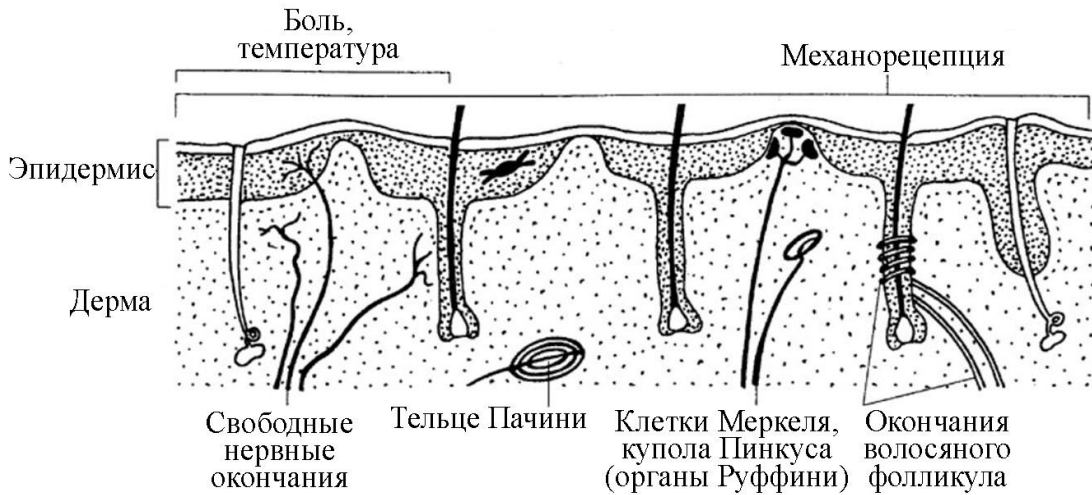
2.1. Соматовисцеральная система

Соматовисцеральная система подразделяется на соматосенсорную и висцеральную. В свою очередь, соматосенсорная система включает систему кожной чувствительности и чувствительную систему скелетно-мышечного аппарата, главная роль в которой принадлежит проприорецепции.

Кожные рецепторы. Рецепторная поверхность кожи огромна (1,4–2,1 м²). В ней сосредоточено множество рецепторов, чувствительных к прикосновению, давлению, вибрации, теплу и холоду, а также к болевым раздражениям. Их строение весьма различно. Они локализируются на разной глубине кожи и распределены неравномерно по ее поверхности. Больше всего таких рецепторов находится в коже пальцев рук, ладоней, подошв, губ и половых органов. У человека в коже с волосяным покровом (90 % всей кожной поверхности) основным типом рецепторов являются *свободные окончания нервных волокон*, идущих вдоль мелких сосудов, а также более глубоко локализованные *разветвления тонких нервных волокон, оплетающих волосяную сумку* (рис. 5). Эти окончания обеспечивают высокую чувствительность волос к касанию. Рецепторами прикосновения являются также *осязательные мениски* (диски Меркеля), образованные в нижней части эпидермиса контактом свободных нервных окончаний с модифицированными эпителиальными структурами. Их особенно много в дерме пальцев рук.

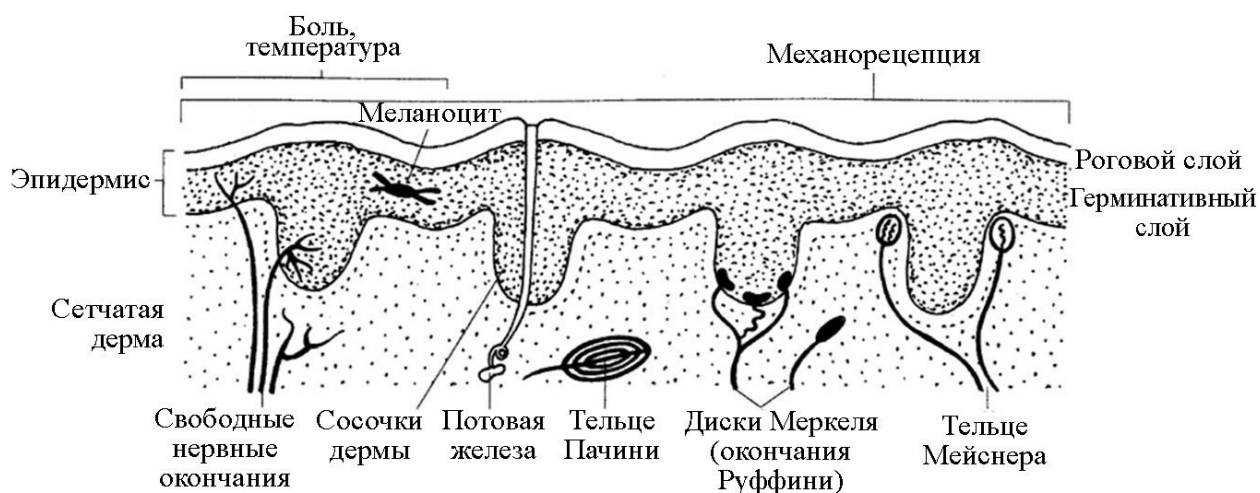
В коже, лишенной волосяного покрова (рис. 6), находится много *осязательных телец* (тельца Мейсснера). Они локализованы в сосочковом слое дермы пальцев рук и ног, ладонях, подошвах, губах, языке, половых органах и сосках молочных желез. Эти тельца имеют конусовидную форму и сложное внутреннее строение, также они покрыты капсулой. Другими

инкапсулированными нервными окончаниями, но расположенными более глубоко, являются *пластинчатые тельца*, или тельца Фатера – Пачини (рецепторы давления и вибрации). Они есть также в сухожилиях, связках, брыжейке. В соединительнотканной основе слизистых оболочек, под эпидермисом и среди мышечных волокон языка находятся инкапсулированные нервные окончания луковиц (колбы Краузе).



	Свободные нервные окончания	Тельце Пачини	Клетки Меркеля, купола Пинкуса (органы Руффини)	Окончания волосяного фолликула
А-бета	–	Давление, вибрация (250–300 Гц), (щекотка?)	Прикосновение, давление	Легкое прикосновение, вибрация (30–40 Гц)
А-дельта	Охлаждение, колющая боль	–	–	–
С	Нагревание, жгучая боль, зуд	–	–	–
Адаптация	Очень медленная	Очень быстрая	Медленная	Быстрая
Модальность	Температура, боль, механорецепция	Прикосновение – вибрация (детектор ускорения)	Прикосновение – давление (детектор скорости и интенсивности)	Прикосновение – трепетание (детектор скорости)

Рис. 5. Сенсорные рецепторы волосистой кожи человека и их свойства [Ноздрачев и др., 1991].



	Свободные нервные окончания	Тельце Пачини	Диски Меркеля (окончания Руффини)	Тельце Мейснера
А-бета (6–12 мкм, 30–70 м/с)	–	Давление, вибрация 250–300 Гц), (щекотка?)	Прикосновение, давление	Прикосновение, вибрация (30–40 Гц)
А-дельта (1–5 мкм, 5–30 м/с)	Охлаждение, острая боль	–	–	–
С (0,2–2 мкм, 0,5–2 м/с)	Нагревание, жгучая боль, зуд	–	–	–
Адаптация	Очень медленная	Очень быстрая	Медленная	Быстрая
Модальность	Температура, боль	Прикосновение – вибрация (детектор ускорения)	Прикосновение – давление (детектор скорости и интенсивности)	Прикосновение – трепетание (детектор скорости)

Рис. 6. Сенсорные рецепторы голы (лишенной волос) кожи человека и их свойства [Ноздрачев и др., 1991].

Теории кожной чувствительности многочисленны и во многом противоречивы. Наиболее распространенным является представление о наличии специфических рецепторов для 4 основных видов кожной чувствительности: тактильной, тепловой, холодной и болевой. Согласно этой теории в основе разного характера кожных ощущений лежат расхождения в

пространственном и временном распределении импульсов в афферентных волокнах, которые возбуждаются при разных видах кожного раздражения. Результаты исследования электрической активности одиночных нервных окончаний и волокон свидетельствуют о том, что многие из них воспринимают лишь механические или только температурные стимулы.

Механизмы возбуждения кожных рецепторов. Механический стимул приводит к деформации мембраны кожного рецептора. В результате электрическое сопротивление мембраны уменьшается и увеличивается ее проницаемость для Na^+ . Через мембрану рецептора начинает течь ионный ток, приводящий к генерации рецепторного потенциала. Как только он достигает критического уровня деполяризации, в рецепторе генерируются импульсы, распространяющиеся по нервному волокну в ЦНС.

Адаптация кожных рецепторов. По скорости адаптации при действующем раздражителе большинство кожных рецепторов разделяют на быстро и медленно адаптирующиеся. Наиболее быстро адаптируются тактильные рецепторы, расположенные в волосяных фолликулах, а также пластинчатые тельца. Большую роль в этом играет капсула тельца: она ускоряет адаптационный процесс (укорачивает рецепторный потенциал), так как хорошо проводит быстрые и гасит медленные изменения давления. Следовательно, пластинчатое тельце реагирует на сравнительно высокочастотные вибрации 40–1000 Гц, а максимальную чувствительность имеет при 300 Гц. Адаптация кожных механорецепторов приводит к тому, что мы перестаем ощущать постоянное давление одежды или привыкаем носить на роговице глаз контактные линзы.

Свойства тактильного восприятия. Ощущение прикосновения и давления на кожу довольно точно локализуется, т. е. приписывается человеком определенному участку кожной поверхности. Эта локализация вырабатывается и закрепляется в онтогенезе при участии зрения и проприорецепции. Абсолютная тактильная чувствительность существенно различается в разных частях кожи: от 50 мг до 10 г. Пространственное раз-

личение на кожной поверхности, т. е. способность человека отдельно воспринимать прикосновение к двум соседним точкам кожи, также сильно отличается в разных ее участках. На слизистой оболочке языка порог пространственного различия равен 0,5 мм, а на коже спины – более 60 мм. Эти отличия обусловлены главным образом различными размерами кожных рецептивных полей (от 0,5 мм² до 3 см²) и степенью их перекрытия.

Передача и переработка соматосенсорной информации. Чувствительность кожи и ощущение движения обусловлены проведением в мозг сигналов от рецепторов по двум основным путям (трактам): *лемнисковому* и *спиноталамическому*, значительно различающимся по своим морфологическим и функциональным свойствам (рис. 7). Существует и третий путь – *латеральный тракт Морина*, близкий по ряду характеристик к лемнисковой системе.

Лемнисковый путь. На всех уровнях он состоит из относительно толстых и быстропроводящих миелиновых нервных волокон. Этот путь передает в мозг сигналы о прикосновении к коже, давлении на нее и движениях в суставах. Отличительная особенность этого пути заключается в быстрой передаче в мозг наиболее точной информации, дифференцированной по силе и месту воздействия. Первые его нейроны находятся в спинномозговом узле; их аксоны в составе задних столбов восходят к тонкому (ядро Голля) и клиновидному (ядро Бурдаха) ядрам продолговатого мозга, где сигналы передаются на вторые нейроны лемнискового пути. Часть волокон, в основном несущих сигналы от суставных рецепторов, оканчивается на мотонейронах сегментарного спинального уровня. Проприоцептивная чувствительность передается в спинном мозге также по дорсальному спинно-мозжечковому и некоторым другим путям.

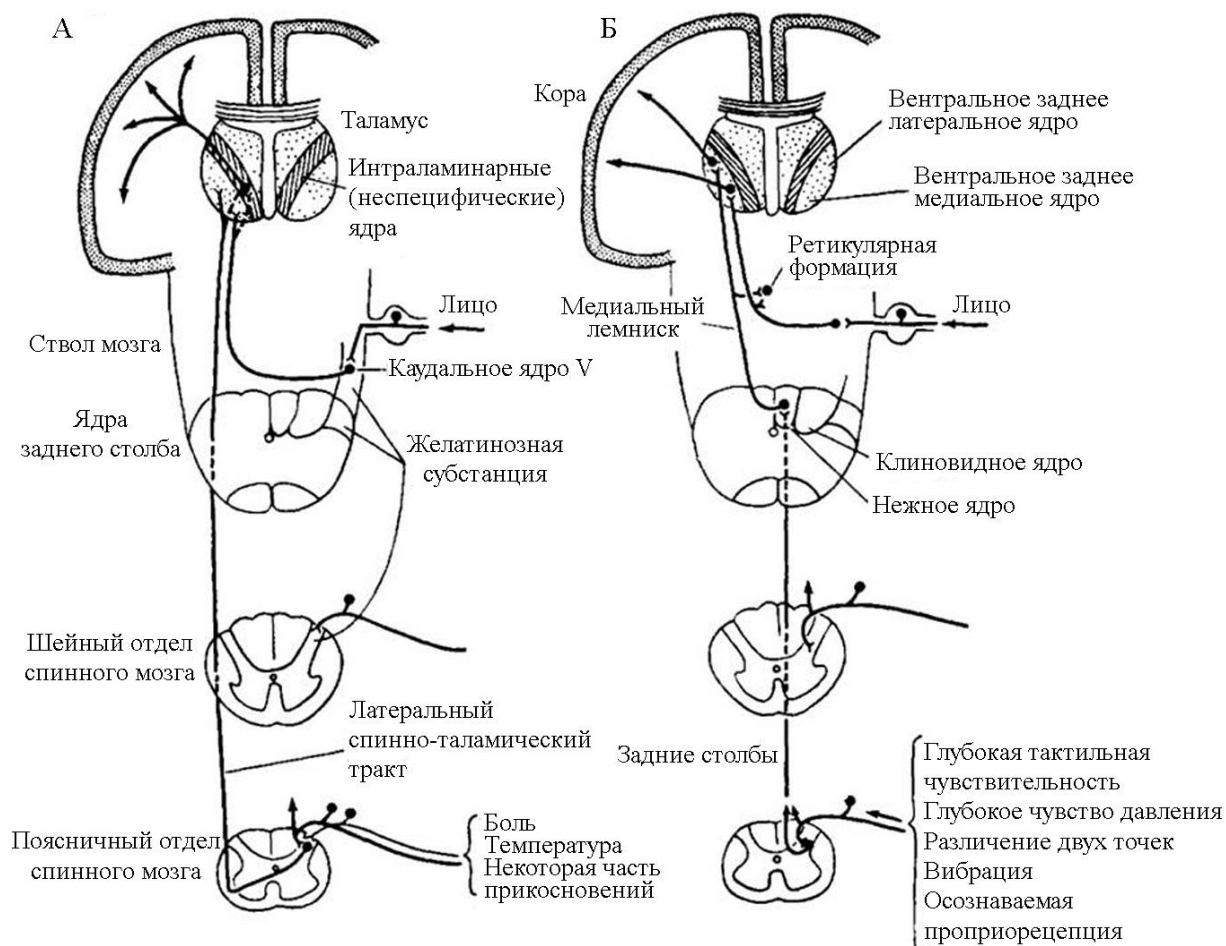


Рис. 7. Восходящие пути соматосенсорной системы: система переднебокового канатика (экстралемнисковая, А) и система заднего столба (лемнисковая, Б).

В продолговатом мозге в тонком ядре сосредоточены в основном вторые нейроны тактильной чувствительности, а в клиновидном ядре – вторые нейроны проприоцептивной чувствительности. Аксоны этих нейронов образуют медиальную петлю и после перекреста на уровне олив направляются в специфические ядра таламуса: вентробазальный ядерный комплекс. В этих ядрах концентрируются третьи нейроны лемнискового пути; их аксоны направляются в соматосенсорную зону коры большого мозга.

По мере перехода на все более высокие уровни изменяются некоторые важные свойства нейронов лемнискового пути. Значительно увеличиваются (в продолговатом мозге в 2–30, а в коре большого мозга в 15–100 раз) размеры рецептивных полей нейронов. Ответы клеток становятся все более

продолжительными: даже короткое прикосновение к коже вызывает залп импульсов, длящийся несколько секунд. Отмечено появление так называемых нейронов новизны, реагирующих на смену раздражителя. Несмотря на увеличение размеров рецептивных полей, нейроны остаются достаточно специфичными (нейроны поверхностного и глубокого прикосновений, нейроны движения в суставах и нейроны положения или угла сгибания суставов). Для корковой части лемнискового пути характерна четкая топографическая организация, т. е. проекция кожной поверхности осуществляется в кору большого мозга по принципу «точка в точку». При этом площадь коркового представительства той или иной части тела определяется ее функциональной значимостью: формируется так называемый «сенсорный гомункулус» (рис. 8).

Удаление соматосенсорной зоны коры приводит к нарушению способности локализовать тактильные ощущения, а ее электростимуляция вызывает ощущение прикосновения, вибрации и зуда. В целом роль соматосенсорной зоны коры состоит в интегральной оценке соматосенсорных сигналов, во включении их в сферу сознания, в полисенсорном синтезе и в сенсорном обеспечении выработки новых двигательных навыков.

Спиноталамический путь значительно отличается от лемнискового. Его первые нейроны также расположены в спинномозговом узле, откуда они посылают в спинной мозг медленно проводящие безмиелиновые нервные волокна. Эти нейроны имеют большие рецептивные поля, иногда включающие значительную часть кожной поверхности. Вторые нейроны данного пути локализуются в сером веществе спинного мозга, а их аксоны в составе восходящего спиноталамического пути направляются после перекреста на спинальном уровне в вентробазальный ядерный комплекс таламуса (дифференцированные проекции), а также в вентральные неспецифические ядра таламуса, внутреннее коленчатое тело, ядра ствола мозга и гипоталамус. Локализованные в этих ядрах третьи нейроны спиноталамического пути лишь частично дают проекции в соматосенсорную зону коры.

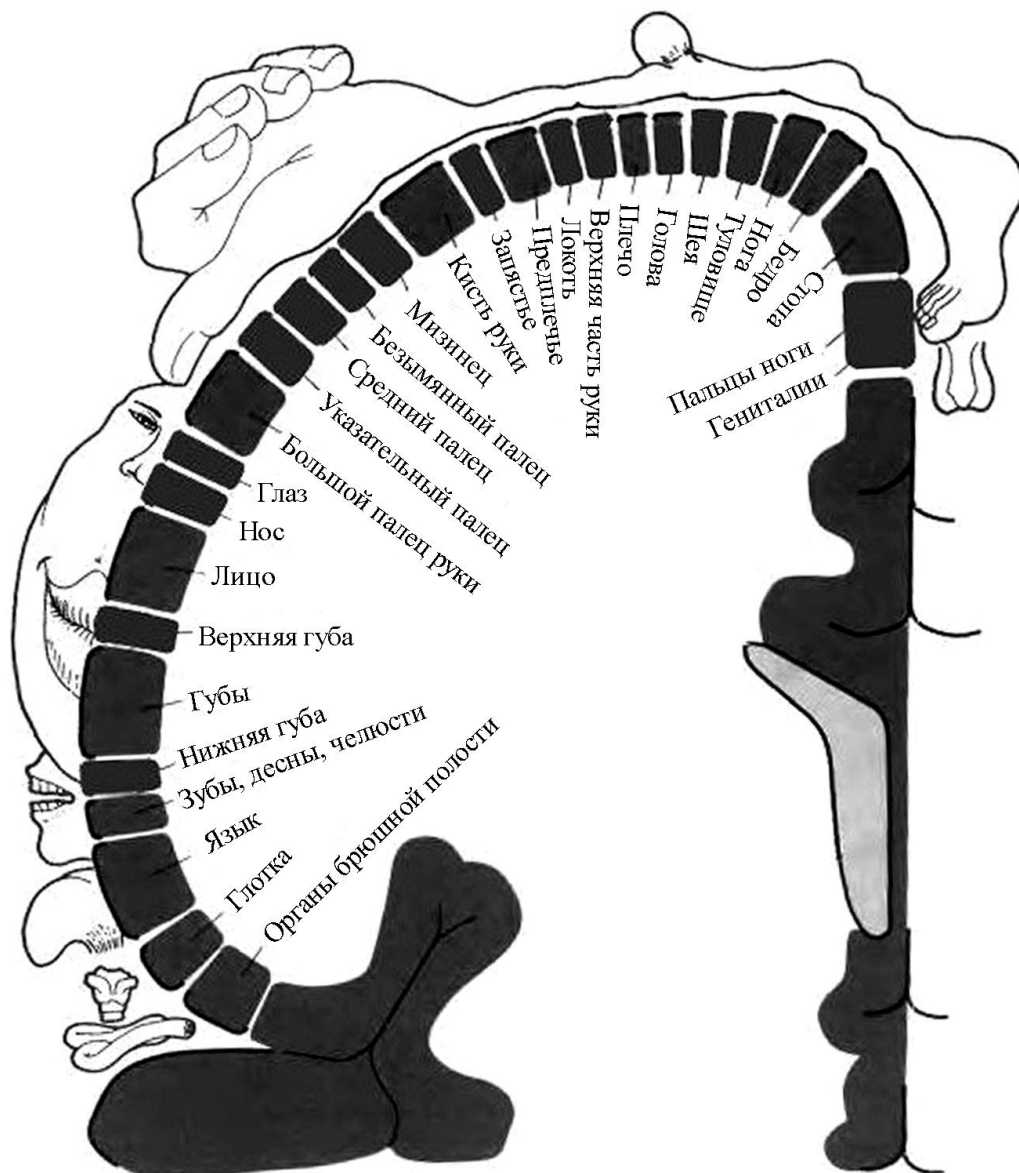


Рис. 8. Проекция поверхности тела на постцентральную извилину коры большого мозга человека (соматосенсорный «гомункулус»).

Этот путь с более медленной передачей афферентных сигналов, со значительно менее четкой дифференцировкой информации о разных свойствах раздражителя и с менее четкой топографической локализацией служит для передачи температурной, всей болевой и – в значительной мере – тактильной чувствительности.

Висцеральная система. Большая роль в жизнедеятельности организма принадлежит висцеральной, или интерорецептивной, сенсорной систе-

ме. Она воспринимает изменения внутренней среды организма и поставляет центральной и автономной нервной системе информацию, необходимую для рефлекторной регуляции работы всех внутренних органов. Типичными в этом отношении являются рефлексы Геринга и Брейера (саморегуляция дыхания), рефлексы с прессо- и хеморецепторов каротидного синуса, рефлекторные выделение желудочного сока и акты мочеиспускания и дефекации, рефлекторные кашель и рвота и др.

Интерорецепторы. Есть описание разнообразных интерорецепторов, которые представлены *свободными* нервными окончаниями (дендриты нейронов спинальных ганглиев или клеток Догеля II типа из периферических ганглиев автономной нервной системы), *инкапсулированными* нервными окончаниями: пластинчатые тельца (тельца Фатера – Пачини), колбы Краузе, расположенные на особых гломусных клетках (рецепторы сонного и аортального клубочков). *Механорецепторы* реагируют на изменение давления в полых органах и сосудах, их растяжение и сжатие. *Хеморецепторы* сообщают центральной нервной системе (ЦНС) об изменениях химизма органов и тканей. Их роль особенно велика в рефлекторном регулировании и поддержании постоянства внутренней среды организма. Возбуждение хеморецепторов головного мозга может быть вызвано высвобождением из его элементов гистамина, индольных соединений, изменением содержания в желудочках мозга CO_2 и другими факторами. Рецепторы сонных клубочков реагируют на недостаток в крови кислорода, на снижение величины pH (в пределах 6,9–7,6) и повышение напряжения CO_2 . *Терморецепторы* ответственны за начальный, афферентный этап процесса терморегуляции. Сравнительно мало исследованными остаются пока *осморецепторы*: они обнаружены в интерстициальной ткани вблизи капилляров.

Проводящие пути и центры висцеральной сенсорной системы. Проводящие пути представлены в основном блуждающим, чревным и тазовым нервами. Блуждающий нерв передает афферентные сигналы в ЦНС по тонким волокнам с малой скоростью от практически всех органов груд-

ной и брюшной полости, чревный нерв – от желудка, брыжейки, тонкого отдела кишечника, а тазовый – от органов малого таза. В составе этих нервов имеются как быстро-, так и медленнопроводящие волокна. Импульсы от многих интерорецепторов проходят по задним и вентролатеральным столбам спинного мозга.

Интероцептивная информация поступает в ряд структур ствола мозга и подкорковые образования. Так, в хвостатое ядро поступают сигналы от мочевого пузыря, в задневентральное ядро – от многих органов грудной, брюшной и тазовой областей. Исследование нейронов таламуса обнаружило факт конвергенции на многих из них как соматических, так и вегетативных влияний. Важную роль играет гипоталамус, где имеются проекции чревного и блуждающего нервов. В мозжечке также обнаружены нейроны, реагирующие на раздражение чревного нерва.

Высшим отделом висцеральной системы является кора большого мозга. Двустороннее удаление коры сигмовидной извилины резко и надолго подавляет условные реакции, выработанные на механическое раздражение желудка, кишечника, мочевого пузыря, матки. В условнорефлекторном акте, начинающемся при стимуляции интерорецепторов, участвуют лимбическая система и сенсомоторные зоны коры большого мозга.

2.2. Температурная рецепция

Температура тела человека колеблется в сравнительно узких пределах, поэтому информация о температуре окружающей среды, необходимая для деятельности механизмов терморегуляции, имеет особо важное значение. Терморецепторы располагаются в коже, роговице глаза, в слизистых оболочках, а также в ЦНС (в гипоталамусе). Они делятся на два вида: холодовые и тепловые (их намного меньше и в коже они лежат глубже, чем холодовые). Больше всего терморецепторов в коже лица и шеи. Гистологический тип терморецепторов до конца не выяснен, полагают, что

ими могут быть безмиелиновые окончания дендритов афферентных нейронов. Рецептивные поля большинства терморекцепторов локальны.

Терморекцепторы разделяют на специфические и неспецифические. Первые возбуждаются лишь температурными воздействиями, вторые отвечают и на механическое раздражение. Терморекцепторы реагируют на изменение температуры повышением частоты генерируемых импульсов, устойчиво длящимся в течение всего времени действия стимула. Повышение частоты импульсации пропорционально изменению температуры, причем постоянная импульсация у тепловых рецепторов наблюдается в диапазоне температуры от 20 до 50 °С, а у холодных – от 10 до 41 °С. Дифференциальная чувствительность терморекцепторов велика: достаточно изменить температуру на 0,2 °С, чтобы вызвать длительные изменения их импульсации.

В некоторых условиях холодные рецепторы могут быть возбуждены и теплом (выше 45 °С). Этим объясняется возникновение острого ощущения холода при быстром погружении в горячую ванну. Важным фактором, который определяет установившуюся активность терморекцепторов, связанных с ними центральных структур и ощущения человека, является абсолютное значение температуры. В то же время начальная интенсивность температурных ощущений зависит от разницы температуры кожи и действующего раздражителя, его площади и места приложения. Так, если руку держали в воде температуры 27 °С, то при переносе руки в воду, нагретую до 25 °С, в первый момент она покажется холодной, однако уже через несколько секунд станет возможной истинная оценка абсолютной температуры воды.

2.3. Болевая рецепция

Болевая, или ноцицептивная, чувствительность имеет особое значение для выживания организма, так как сигнализирует об опасности при действии любых чрезмерно сильных и вредных агентов. В симптомокомплексе

многих заболеваний боль является одним из первых, а иногда и единственным проявлением патологии и важным показателем для диагностики. Однако корреляция между степенью болевых ощущений и тяжестью патологического процесса отмечается не всегда. Несмотря на интенсивные исследования, до сих пор не удается решить вопрос о существовании специфических болевых рецепторов и адекватных им болевых раздражителей.

Сформулированы две гипотезы об организации болевого восприятия:

1) существуют специфические болевые рецепторы (свободные нервные окончания с высоким порогом реакции);

2) специфических болевых рецепторов не существует, и боль возникает при сверхсильном раздражении любых рецепторов.

В электрофизиологических опытах на одиночных нервных волокнах типа С обнаружено, что некоторые из них реагируют преимущественно на чрезмерные механические, а другие – на чрезмерные тепловые воздействия. При болевых раздражениях небольшие по амплитуде импульсы возникают также в нервных волокнах группы А. Благодаря разной скорости проведения импульсов в нервных волокнах групп С и А отмечается двойное ощущение боли: вначале четкое по локализации и короткое, а затем – длительное, разлитое и сильное (жгучее) (рис. 9).

Механизм возбуждения рецепторов при болевых воздействиях пока не выяснен. Предполагают, что значимыми являются изменения рН ткани в области нервного окончания, так как этот фактор обладает болевым эффектом при встречающейся в реальных условиях концентрации H^+ . Таким образом, наиболее общей причиной возникновения боли можно считать изменение концентрации H^+ при токсическом воздействии на дыхательные ферменты или при механическом либо термическом повреждении клеточных мембран. Не исключено также, что одной из причин длительной жгучей боли может быть выделение гистамина (при повреждении клеток), протеолитических ферментов, воздействующих на глобулины межклеточ-

ной жидкости и приводящих к образованию ряда полипептидов (например, брадикинина), которые возбуждают окончания нервных волокон группы С.

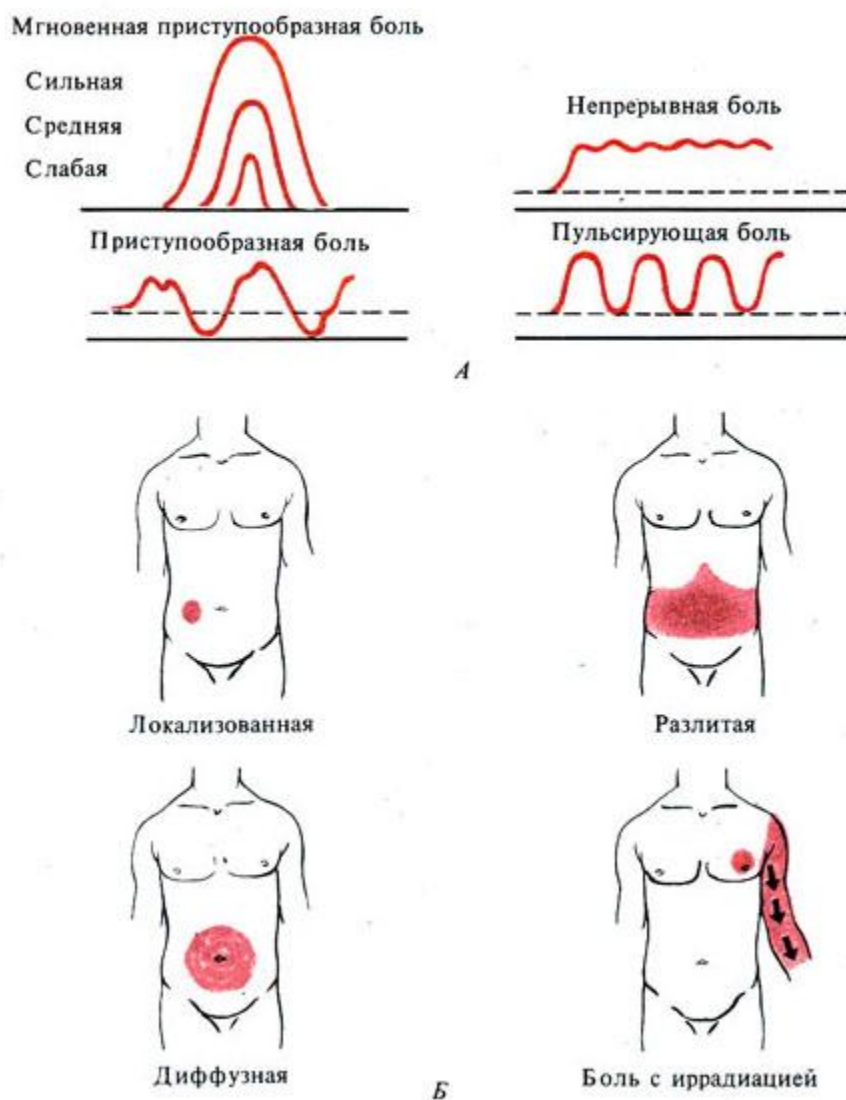


Рис. 9. Схематическое изображение болей различного характера и примеры локализации болей (по Г. Кассилю, 1969г).

Болевая чувствительность практически не представлена на корковом уровне (раздражение коры большого мозга не вызывает боли), поэтому считают, что высшим центром болевой чувствительности является таламус, где 60 % нейронов в соответствующих ядрах четко реагирует на болевое раздражение.

Адаптация болевых рецепторов возможна: ощущение укола от иглы, продолжающей оставаться в коже, быстро проходит. Однако в очень мно-

гих случаях болевые рецепторы не обнаруживают существенной адаптации, что делает страдания больного особенно длительными и мучительными и требует применения анальгетиков. Болевые раздражения вызывают ряд рефлекторных соматических и вегетативных реакций. При умеренной выраженности они имеют приспособительное значение, но могут привести и к тяжелым патологическим эффектам, например, к болевому шоку. Среди этих реакций отмечают повышение мышечного тонуса, частоты сердечных сокращений и дыхания, повышение давления, сужение зрачков, увеличение содержания глюкозы в крови и ряд других эффектов.

При ноцицептивных воздействиях на кожу человек локализует их достаточно точно, но при заболеваниях внутренних органов часто встречаются так называемые отраженные боли, проецирующиеся в определенные части кожной поверхности (зоны Захарьина – Геда). Так, при стенокардии, кроме болей в области сердца, неприятные ощущения могут быть в левой руке и лопатке. Наблюдаются и обратные эффекты, когда при локальных тактильных, температурных и болевых раздражениях определенных «активных» точек кожной поверхности включаются цепи рефлекторных реакций, опосредуемых центральной и автономной нервной системой. Они могут избирательно изменять кровоснабжение и трофику тех или иных органов и тканей. Методы и механизмы иглоукалывания (акупунктура), локальных прижиганий и тонического массажа активных точек кожи в последние десятилетия стали предметом исследования рефлексотерапии.

Для уменьшения или снятия болевых ощущений в клинике используют множество специальных веществ – анальгетических, анестетических и наркотических. По локализации воздействия их делят на вещества местного и общего действия. Анестетические вещества *местного действия* (например, новокаин) блокируют возникновение и проведение болевых сигналов от рецепторов в спинной мозг или структуры ствола мозга. Анестетические вещества *общего действия* (например, эфир) снимают

ощущение боли, блокируя передачу импульсов между нейронами коры большого мозга и ретикулярной формации мозга (погружают человека в наркотический сон).

В последние годы открыта высокая анальгезирующая активность так называемых нейропептидов, большинство из которых представляет собой либо гормоны (вазопрессин, окситоцин, АКТГ), либо их фрагменты. Часть нейропептидов является фрагментами липотропного гормона. Действие этих регуляторов основано на том, что даже в минимальных дозах (микrogramмы) они меняют эффективность передачи в синапсах с «классическими» нейромедиаторами (ацетилхолин, норадреналин), в частности, между первым и вторым сенсорными нейронами (задние столбы спинного мозга и другие структуры).

2.4. Проприорецепция

В мышцах млекопитающих животных и человека содержится три типа специализированных рецепторов: первичные и вторичные окончания мышечных веретен и сухожильные рецепторы Гольджи. Они реагируют на механические раздражения и участвуют в координации движений, являясь источником информации о состоянии двигательного аппарата.

Мышечные веретена представляют собой небольшие продолговатые образования длиной несколько миллиметров, шириной десятые доли миллиметра, расположенные в толще мышцы (рис. 10). В разных скелетных мышцах число веретен на 1 г ткани варьирует от нескольких единиц до сотни.

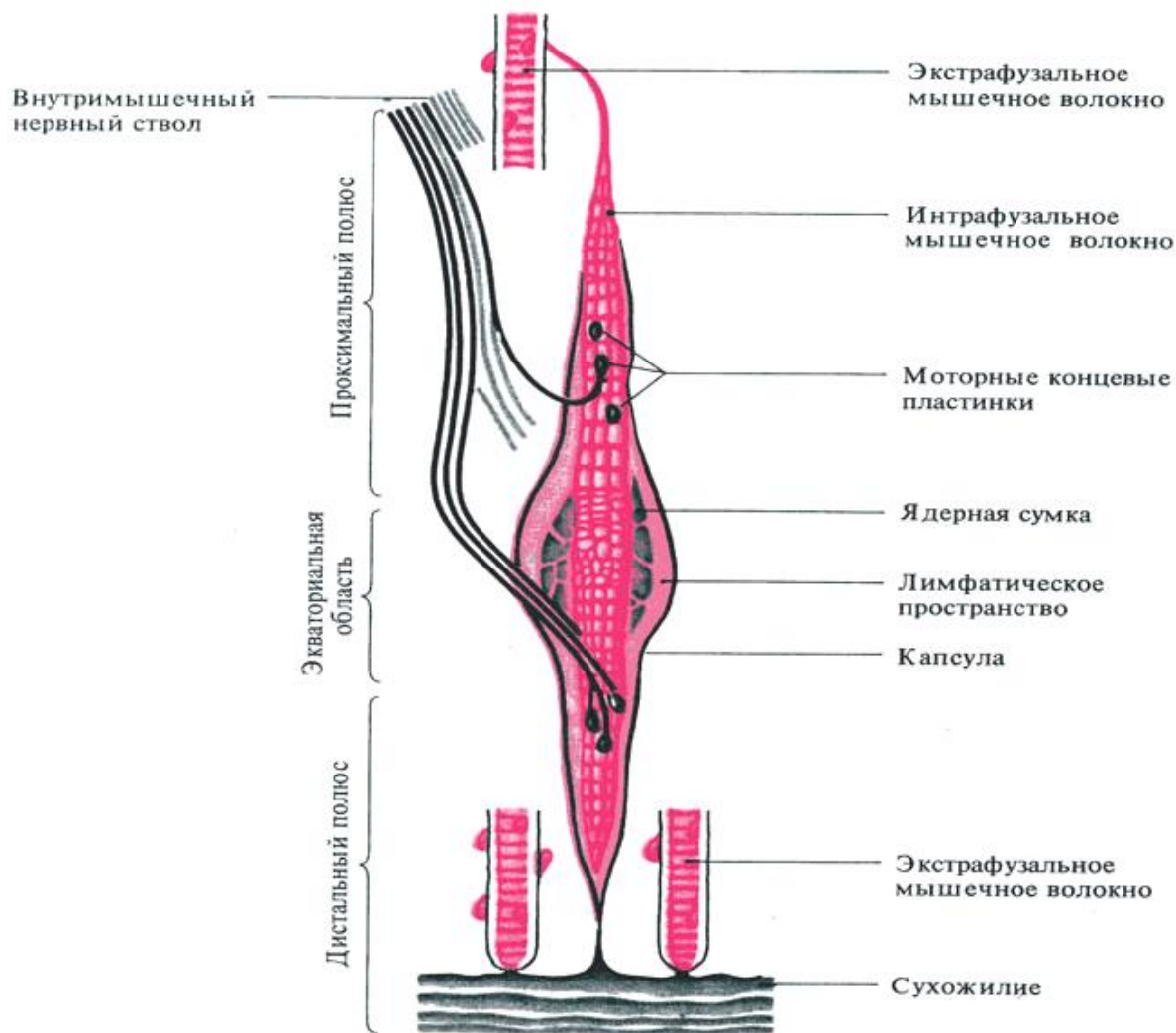


Рис. 10. Строение мышечных рецепторов.

Каждое веретено покрыто капсулой. Внутри нее находится пучок мышечных волокон, которые называются интрафузальными в отличие от всех остальных волокон мышцы, называемых экстрафузальными. Веретена расположены параллельно экстрафузальным волокнам, поэтому при растяжении мышцы нагрузка на них увеличивается, а при сокращении – уменьшается.

Различают интрафузальные волокна двух типов:

- 1) более толстые и длинные с ядрами, сосредоточенными в средней, утолщенной части волокна, – ядерно-сумчатые;
- 2) более короткие и тонкие с ядрами, расположенными цепочкой, – ядерно-цепочечные.

На интрафузальных волокнах спирально расположены чувствительные окончания *афферентных* волокон группы Ia – первичные окончания, и чувствительные окончания афферентных волокон группы II – вторичные окончания. Импульсация, идущая от веретен по афферентным волокнам группы Ia, в спинном мозге моносинаптически возбуждает мотонейроны своей мышцы и через тормозящий интернейрон снижает активность мотонейронов мышцы-антагониста (реципрокное торможение). Афферентные волокна группы II возбуждают мотонейроны мышц-сгибателей и тормозят мотонейроны мышц-разгибателей. Имеются данные, что афферентные волокна группы II, идущие от мышц-разгибателей, могут возбуждать мотонейроны своей мышцы.

Веретена имеют и *эфферентную* иннервацию: интрафузальные мышечные волокна иннервируются аксонами, идущими к ним от гамма-мотонейронов (рис. 11). Эти так называемые *гамма-эфферентные волокна* подразделяют на динамические и статические.

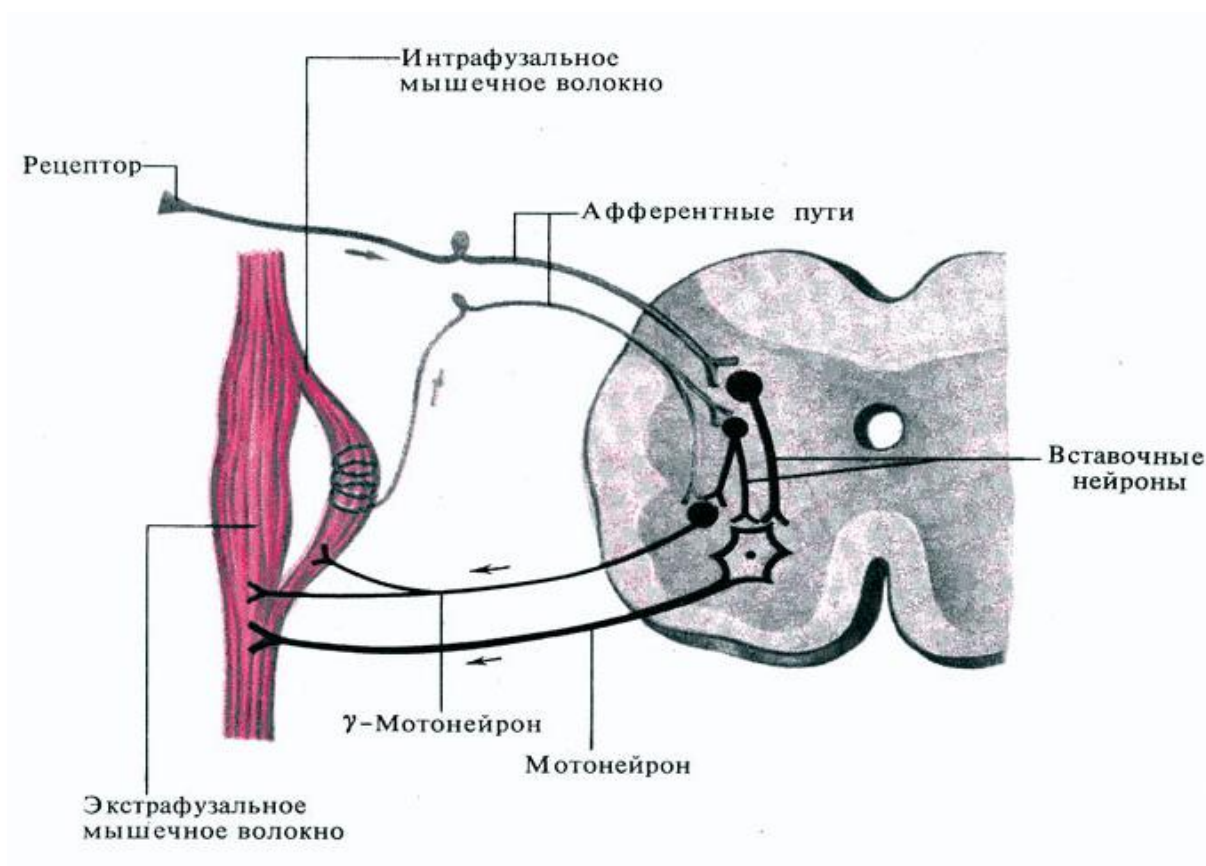


Рис. 11. Саморегуляция тонуса мышц.

В расслабленной мышце импульсация, идущая от веретен, невелика. Веретена реагируют импульсацией на удлинение (растяжение) мышцы, причем у первичных окончаний частота импульсации зависит главным образом от скорости удлинения, а у вторичных – от длины мышцы (динамический и статический ответы). Активация гамма-эфферентов приводит к повышению чувствительности веретен, причем динамические гамма-эфференты преимущественно усиливают реакцию на скорость удлинения мышцы, а статические – на длину. Такая активация и без растяжения мышцы сама по себе вызывает импульсацию афферентов веретен вследствие сокращения интрафузальных мышечных волокон.

Показано, что возбуждение альфа-мотонейронов сопровождается возбуждением гамма-мотонейронов (альфа-гамма-коактивация). Уровень возбуждения гамма-системы тем выше, чем интенсивнее возбуждены альфа-мотонейроны данной мышцы, т. е. чем больше сила ее сокращения. Таким образом, веретена реагируют на два воздействия: периферическое – изменение длины мышцы, и центральное – изменение уровня активации гамма-системы. Соответственно, реакции веретен в условиях естественной деятельности мышц довольно сложны. При растяжении пассивной мышцы наблюдается активация рецепторов веретен, вызывающая рефлекс на растяжение. При активном сокращении мышцы уменьшение ее длины оказывает на рецепторы веретена дезактивирующее действие, а возбуждение гамма-мотонейронов, сопутствующее возбуждению альфа-мотонейронов, вызывает активацию рецепторов. Вследствие этого импульсация от рецепторов веретен во время движения зависит от нескольких факторов: соотношения длины мышцы, скорости ее укорочения и силы сокращения.

Таким образом, веретена можно рассматривать как непосредственный источник информации о длине мышцы и ее изменениях, если только мышца не возбуждена. При активном состоянии мышцы необходимо учитывать влияние гамма-системы (рис. 12). Во время активных движений гамма-мотонейроны поддерживают импульсацию веретен укорачивающейся

мышцы, что дает возможность рецепторам реагировать на неравномерность движения как увеличением, так и уменьшением частоты импульсации и участвовать таким образом в коррекции движений.

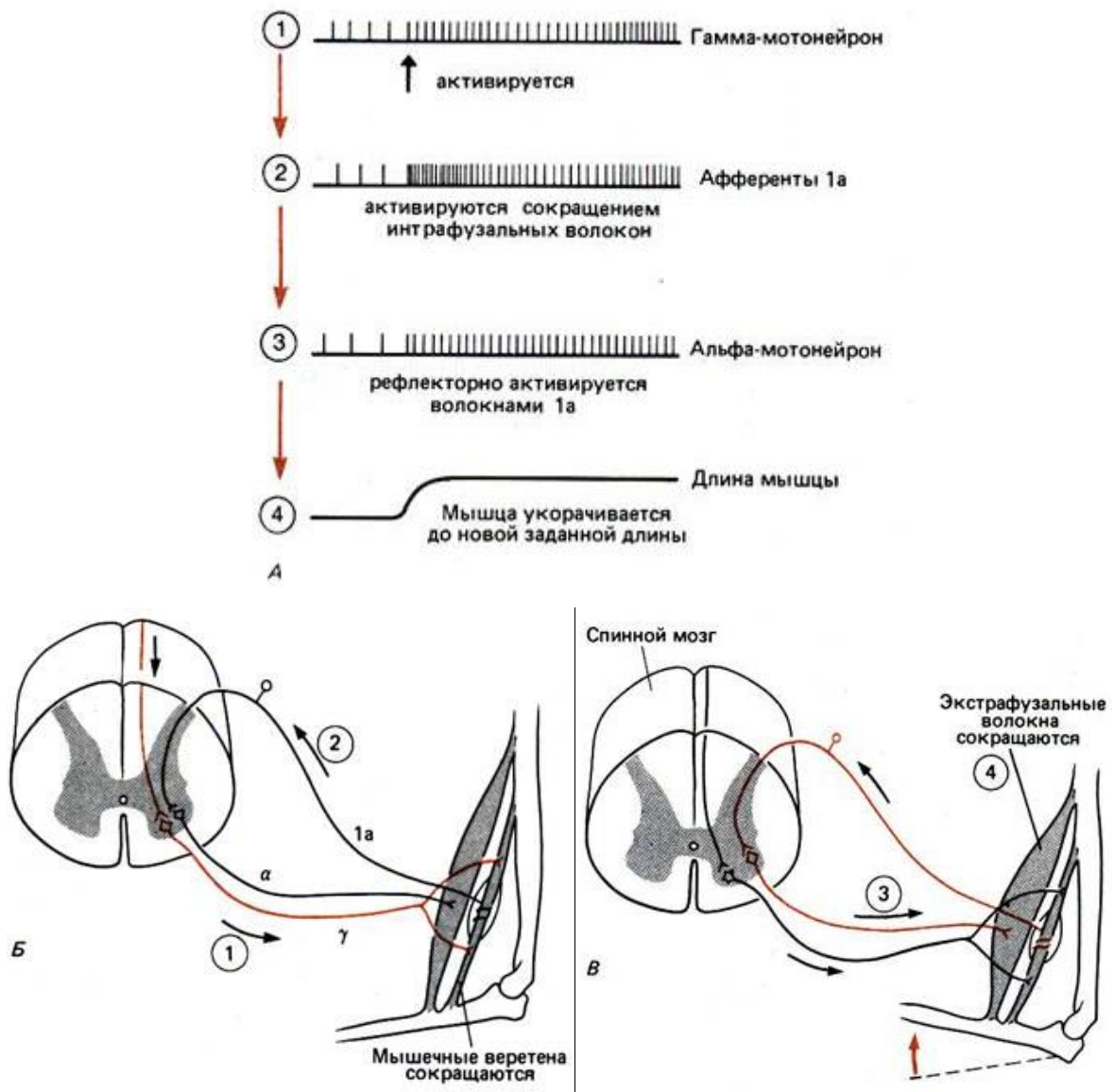


Рис. 12. Последовательность событий рефлекторной регуляции длины мышцы. Для наглядности мышечное веретено изображено отдельно от остальной мышцы.

Сухожильные рецепторы Гольджи находятся в зоне соединения мышечных волокон с сухожилием и расположены последовательно по отношению к мышечным волокнам (рис. 13). Эти рецепторы слабо реагируют на растяжение мышцы, но возбуждаются при ее сокращении. Интен-

сивность их импульсации примерно пропорциональна силе сокращения мышцы, что дает основание рассматривать сухожильные рецепторы как источник информации о силе, развиваемой мышцей. Идущие от этих рецепторов афферентные волокна относятся к группе Ib. На спинальном уровне они через интернейроны вызывают торможение мотонейронов собственной мышцы и возбуждение мотонейронов мышцы-антагониста. Информация от мышечных рецепторов по восходящим путям спинного мозга поступает в высшие отделы ЦНС, включая кору большого мозга, и участвует в кинестезии.

Суставные рецепторы изучены меньше, чем мышечные. Известно, что они реагируют на положение сустава и на изменения суставного угла, участвуя таким образом в системе обратных связей от двигательного аппарата и в управлении им.

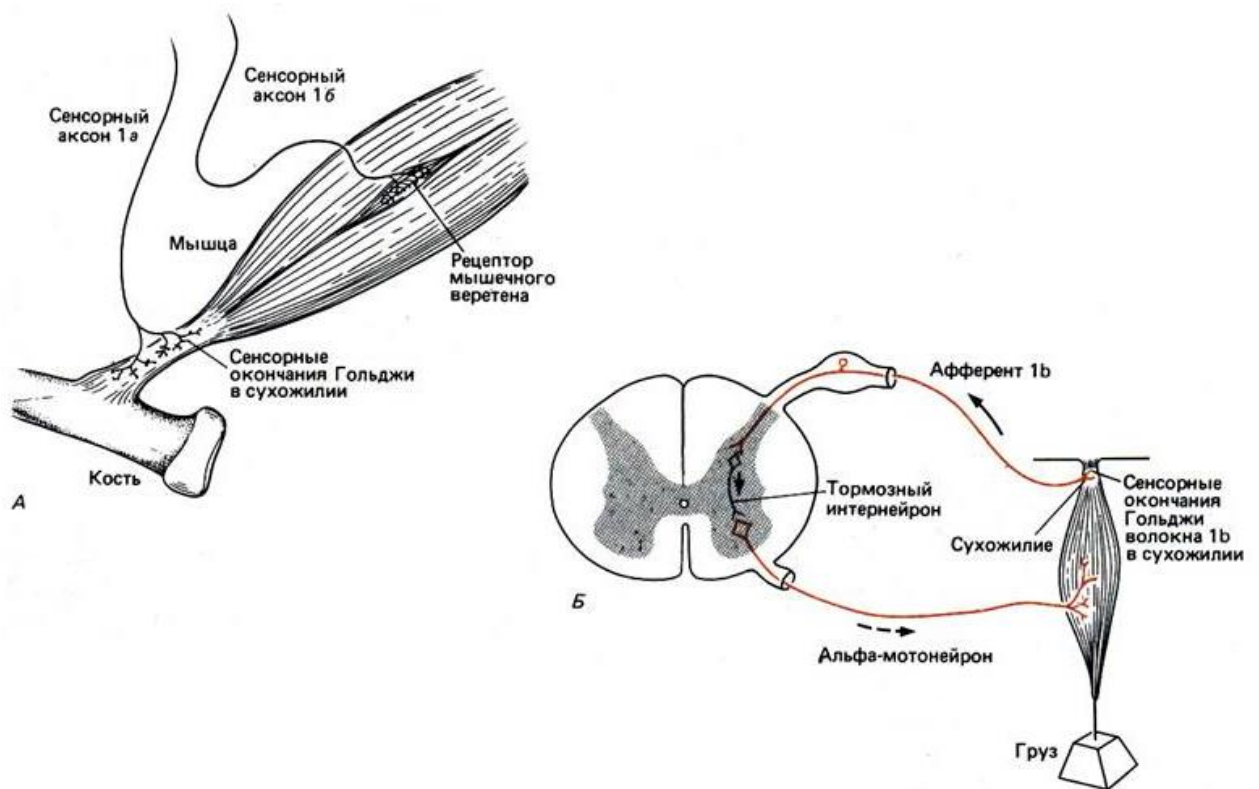


Рис. 13. Сухожильный рецептор Гольджи (А) и рефлексорные связи спинного мозга. Активация сухожильного рецептора приводит к торможению разрядов в альфа–мотонейронах, иннервирующих мышцу, прикрепленную к сухожилию.

2.5. Зрительная система

Зрение эволюционно приспособлено к восприятию электромагнитных излучений в узкой части их диапазона (видимый свет). Зрительная система дает мозгу более 90 % всей сенсорной информации. Зрение – многокомпонентный процесс, начинающийся с проекции изображения на сетчатку глаза – биологического оптического прибора. Затем происходит возбуждение фоторецепторов, передача и преобразование зрительной информации в нейронных слоях зрительной системы, а заканчивается зрительное восприятие принятием высшими корковыми отделами этой системы решения о зрительном образе.

Строение и функции оптического аппарата глаза. Глазное яблоко имеет шарообразную форму, что облегчает его повороты для наведения на рассматриваемый объект. На пути к светочувствительной оболочке глаза (сетчатке) лучи света проходят через несколько прозрачных сред: роговицу, хрусталик и стекловидное тело (рис. 14). Определенная кривизна и показатель преломления роговицы и, в меньшей мере хрусталика, определяют рефракцию световых лучей внутри глаза.

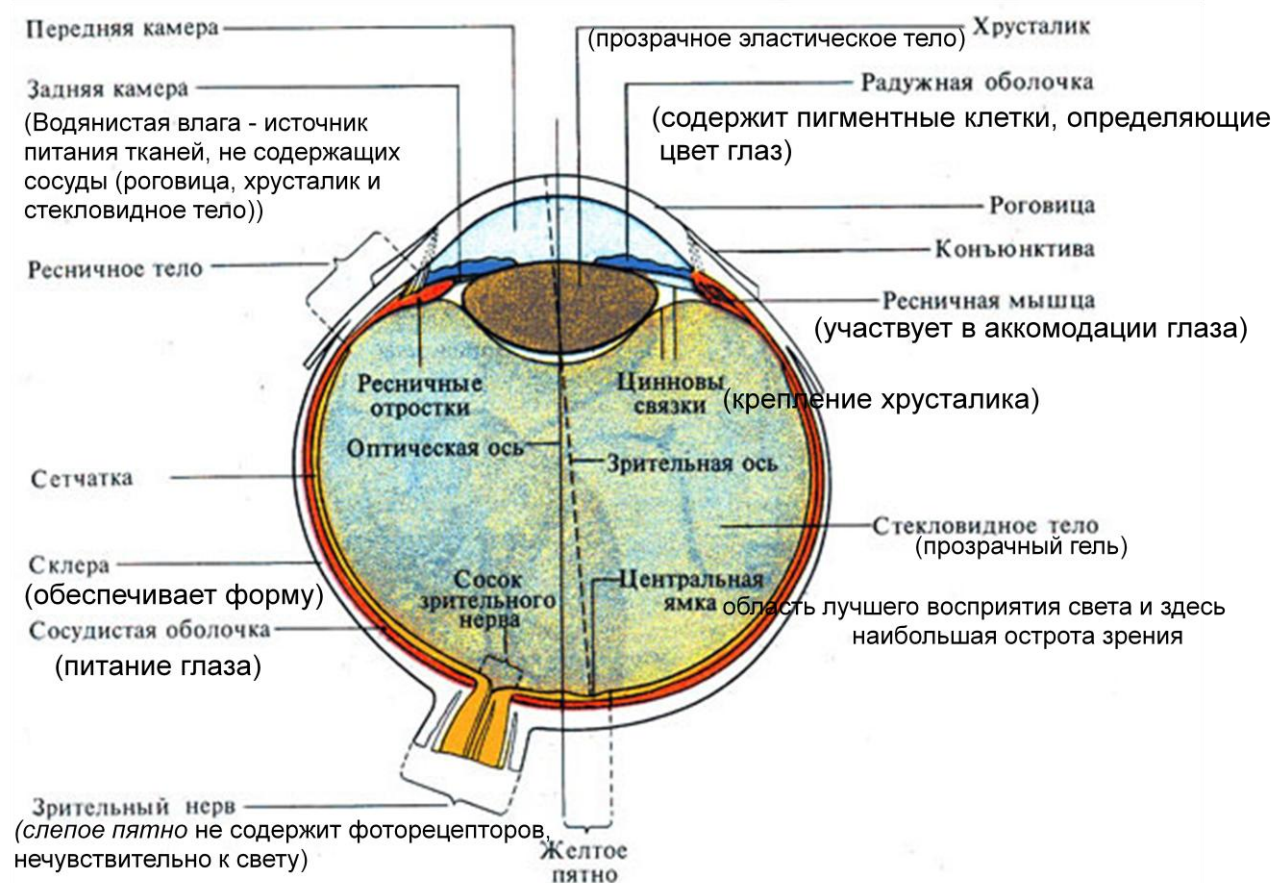


Рис. 14. Строение глаза человека.

Преломляющую силу любой оптической системы выражают в диоптриях (D). Одна диоптрия равна преломляющей силе линзы с фокусным расстоянием 100 см. Преломляющая сила здорового глаза составляет 59 D при рассматривании дальних и 70,5 D – близких предметов. Чтобы схематически представить проекцию изображения предмета на сетчатку, нужно провести линии от его концов через узловую точку глаза (в 7 мм сзади от роговой оболочки). На сетчатке получается изображение, резко уменьшенное, перевернутое сверху вниз и справа налево (рис. 15).

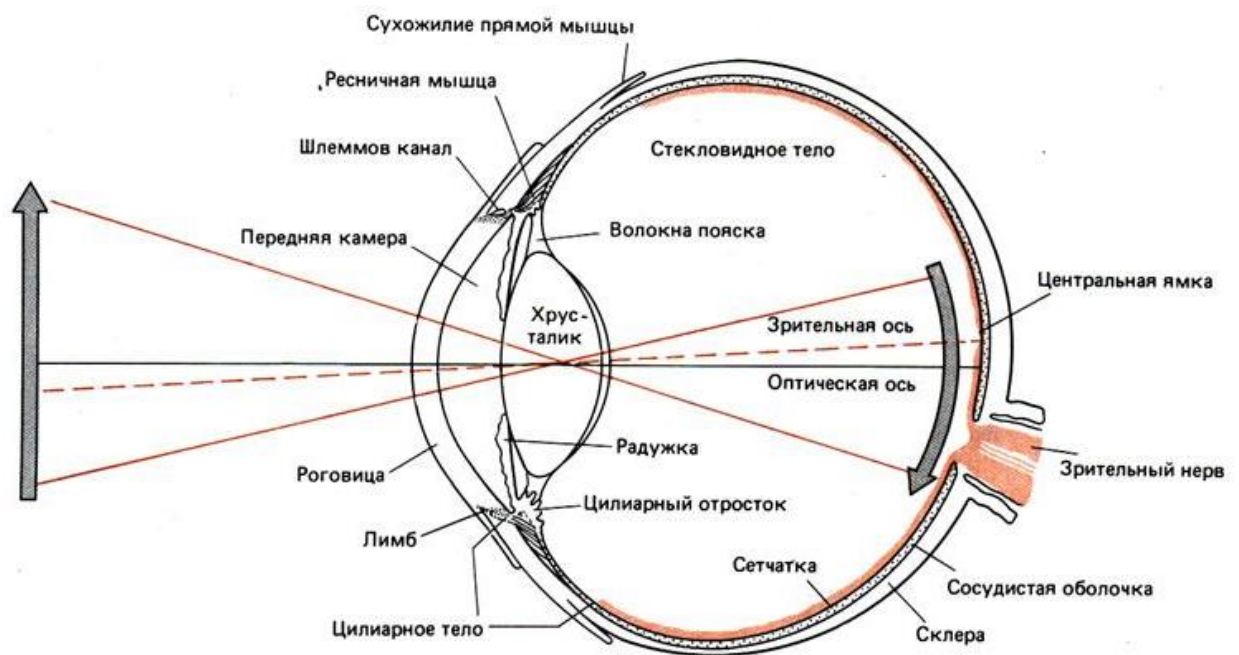
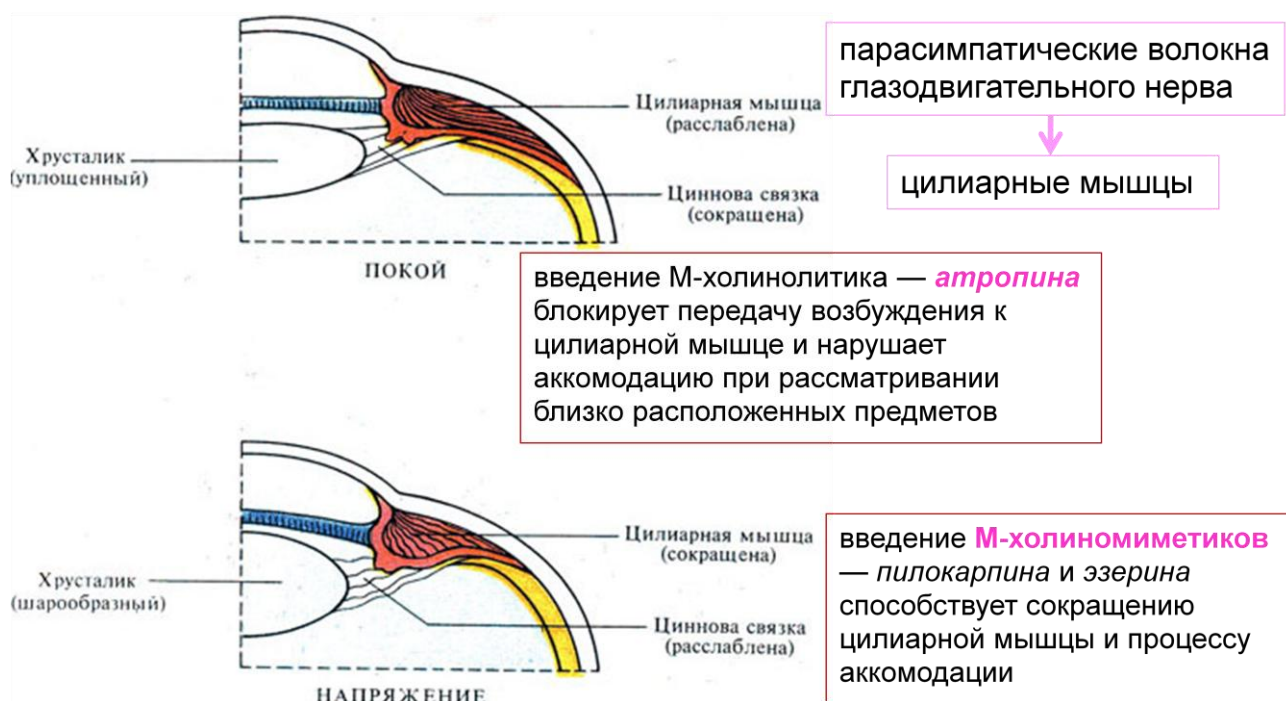


Рис. 15. Схема горизонтального сечения правого глаза. На сетчатке, на задней стенке глаза, создается перевернутое изображение предмета. Процесс преломления света на рисунке упрощен (не отражено преломление на поверхности раздела воздух/роговица). Поскольку центральная ямка расположена не точно по ходу оптической оси, эта ось не совпадает со зрительной осью.

Аккомодацией называют приспособление глаза к ясному видению объектов, удаленных на разное расстояние. Для такого видения объекта необходимо, чтобы он был сфокусирован на сетчатке, т. е. чтобы лучи от всех точек его поверхности проецировались на поверхность сетчатки. Когда мы смотрим на далекие предметы, их изображение сфокусировано на сетчатке и они видны ясно. Зато изображение близких предметов при этом расплывчато, так как лучи от них собираются за сетчаткой. Главную роль в аккомодации играет хрусталик, изменяющий свою кривизну и, следовательно, преломляющую способность (рис. 16). При рассматривании близких предметов хрусталик делается более выпуклым, благодаря чему лучи, расходящиеся от какой-либо точки объекта, сходятся на сетчатке. Механизмом аккомодации является сокращение ресничных мышц, которые изменяют

выпуклость хрусталика. Он заключен в тонкую прозрачную капсулу, которую всегда растягивают, т. е. уплощают, волокна ресничного пояса (циннова связка). Сокращение гладких мышечных клеток ресничного тела уменьшает тягу цинновых связок, что увеличивает выпуклость хрусталика в силу его эластичности. Ресничные мышцы иннервируются парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва. Введение в глаз атропина нарушает передачу возбуждения к этой мышце, что ограничивает аккомодацию глаза при рассматривании близких предметов. Наоборот, вещества, имитирующие действие парасимпатических волокон этого нерва – пилокарпин и эзерин – вызывают сокращение этой мышцы.



Если человек смотрит **вдаль**, цинновы связки натянуты, а цилиарные мышцы расслаблены, при этом хрусталик уплощен — это **покой аккомодации**. При рассматривании близко расположенных от глаз предметов цилиарные мышцы сокращены, цинновы связки расслаблены, хрусталик становится более выпуклым — это **напряжение аккомодации**.

Рис. 16. Механизм аккомодации глаза.

Для нормального глаза молодого человека дальняя точка ясного видения лежит в бесконечности, а лучи фокусируются на сетчатке. Далекие предметы он рассматривает без всякого напряжения аккомодации, т. е. без

сокращения ресничной мышцы. Ближайшая точка ясного видения благодаря аккомодации находится на расстоянии 10 см от глаза.

Старческая дальнозоркость. Хрусталик с возрастом теряет эластичность, и при изменении натяжения цинновых связок его кривизна меняется мало. В результате ближайшая точка ясного видения находится теперь не на расстоянии 10 см от глаза, а отодвигается от него. Близкие предметы при этом видны плохо. Это состояние называется старческой дальнозоркостью, или *пресбиопией*. Пожилые люди вынуждены пользоваться очками с двояковыпуклыми линзами.

Аномалии рефракции глаза. Две главные аномалии рефракции глаза – близорукость, или миопия, и дальнозоркость, или гиперметропия, – обусловлены не недостаточностью преломляющих сред глаза, а изменением длины глазного яблока (рис. 17).

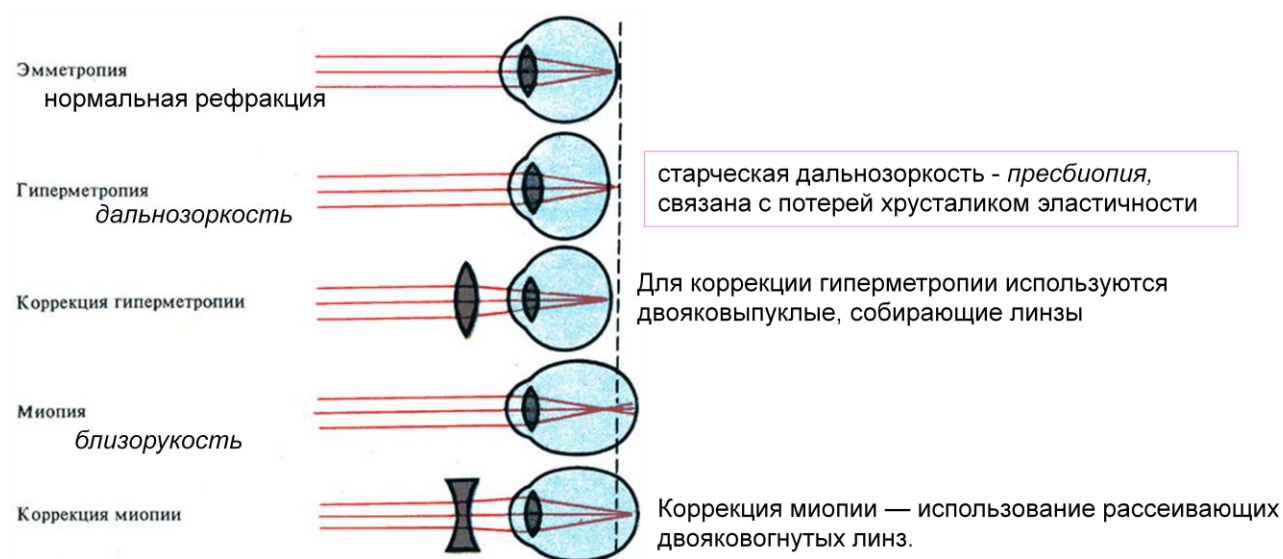


Рис. 17. Схема хода лучей через преломляющие среды глаза

Если продольная ось глаза слишком длинная, то лучи от далекого объекта фокусируются не на сетчатке, а перед ней, в стекловидном теле. Такой глаз называется близоруким, или *миопическим*. Чтобы близорукий человек ясно видел вдаль, необходимо перед его глазами поместить вогнутые стекла, которые отодвинут сфокусированное изображение на сетчатку.

Противоположна близорукости дальновзоркость, или *гиперметропия*. В дальновзорком глазу продольная ось глаза укорочена, и поэтому лучи от далекого объекта фокусируются не на сетчатке, а за ней. Этот недостаток рефракции может быть компенсирован аккомодационным усилием, т. е. увеличением выпуклости хрусталика. Дальновзоркий человек напрягает аккомодационную мышцу, рассматривая не только близкие, но и далекие объекты. При рассматривании близких объектов аккомодационные усилия дальновзорких людей недостаточны. Следовательно, для чтения они должны пользоваться очками с двояковыпуклыми линзами, усиливающими преломление света. Гиперметропию не следует путать со старческой дальновзоркостью. Общей у них является лишь необходимость пользоваться очками с двояковыпуклыми линзами.

К аномалиям рефракции относится также астигматизм, т. е. неодинаковое преломление лучей в разных направлениях (например, по горизонтальному и вертикальному меридиану). Астигматизм обусловлен не строго сферической поверхностью роговой оболочки. При астигматизме сильных степеней эта поверхность может приближаться к цилиндрической, что исправляется цилиндрическими очковыми стеклами, компенсирующими недостатки роговицы.

Зрачок и зрачковый рефлекс. Зрачком называют отверстие в центре радужной оболочки, через которое лучи света проходят внутрь глаза. Он повышает четкость изображения на сетчатке, увеличивая глубину резкости глаза. Пропуская только центральные лучи, зрачок улучшает изображение на сетчатке также за счет устранения сферической аберрации. Если прикрыть глаз от света, а затем открыть его, то расширившийся при затемнении зрачок быстро сужается («зрачковый рефлекс»). Мышцы радужной оболочки изменяют величину зрачка, регулируя поток света, попадающий в глаз. Так, на очень ярком свете зрачок имеет минимальный диаметр (1,8 мм); при средней дневной освещенности он расширяется (2,4 мм); а в темноте расширение максимально (7,5 мм). Это приводит к ухудшению ка-

чества изображения на сетчатке, но увеличивает чувствительность зрения. Предельные вариации диаметра зрачка изменяют его площадь примерно в 17 раз; во столько же раз меняется при этом световой поток. Между интенсивностью освещения и диаметром зрачка существует логарифмическая зависимость. Его реакция на изменение освещенности имеет адаптивный характер, так как в небольшом диапазоне стабилизирует освещенность сетчатки.

В радужной оболочке имеется два вида мышечных волокон, окружающих зрачок: кольцевые, иннервируемые парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва, и радиальные, иннервируемые симпатическими нервами. Сокращение кольцевых мышц вызывает сужение зрачка, сокращение радиальных – его расширение. Соответственно этому ацетилхолин и эзерин вызывают сужение, а адреналин – расширение. Зрачки расширяются во время боли, при гипоксии, а также при эмоциях, усиливающих возбуждение симпатической системы (страх, ярость). Расширение зрачков – важный симптом ряда патологических состояний, например болевого шока, гипоксии.

У здоровых людей размеры зрачков обоих глаз одинаковые. При освещении одного глаза зрачок другого тоже сужается; такая реакция называется содружественной. В некоторых патологических случаях размеры зрачков обоих глаз различны (анизокория).

Структура и функции сетчатки. Сетчатка представляет собой внутреннюю светочувствительную оболочку глаза. Она имеет сложную многослойную структуру (рис. 18). Здесь расположены два вида вторичночувствующих, различных по своему функциональному значению фоторецепторов (палочки и колбочки) и несколько видов нервных клеток. Рецепторный сигнал от палочек и колбочек передается через синапс первой нервной клетке сетчатки – биполярному нейрону. Сигналы от них синаптически передаются ганглиозным клеткам сетчатки, которые посылают свои импульсные сигналы в подкорковые зрительные центры. В процессах пе-

редачи и переработки информации в сетчатке важную роль играют также горизонтальные и амакриновые клетки. Все перечисленные нейроны сетчатки с их отростками образуют *нервный аппарат глаза*, который не только передает информацию в зрительные центры мозга, но и участвует в ее анализе и переработке. Следовательно, сетчатку называют частью мозга, вынесенной на периферию.

Аксоны ганглиозных клеток собираются вместе и образуют зрительный нерв. Место его выхода из сетчатки – диск зрительного нерва, который называют слепым пятном. Оно не содержит фоторецепторов и поэтому нечувствительно к свету. Мы не ощущаем наличия «дыры» в сетчатке.

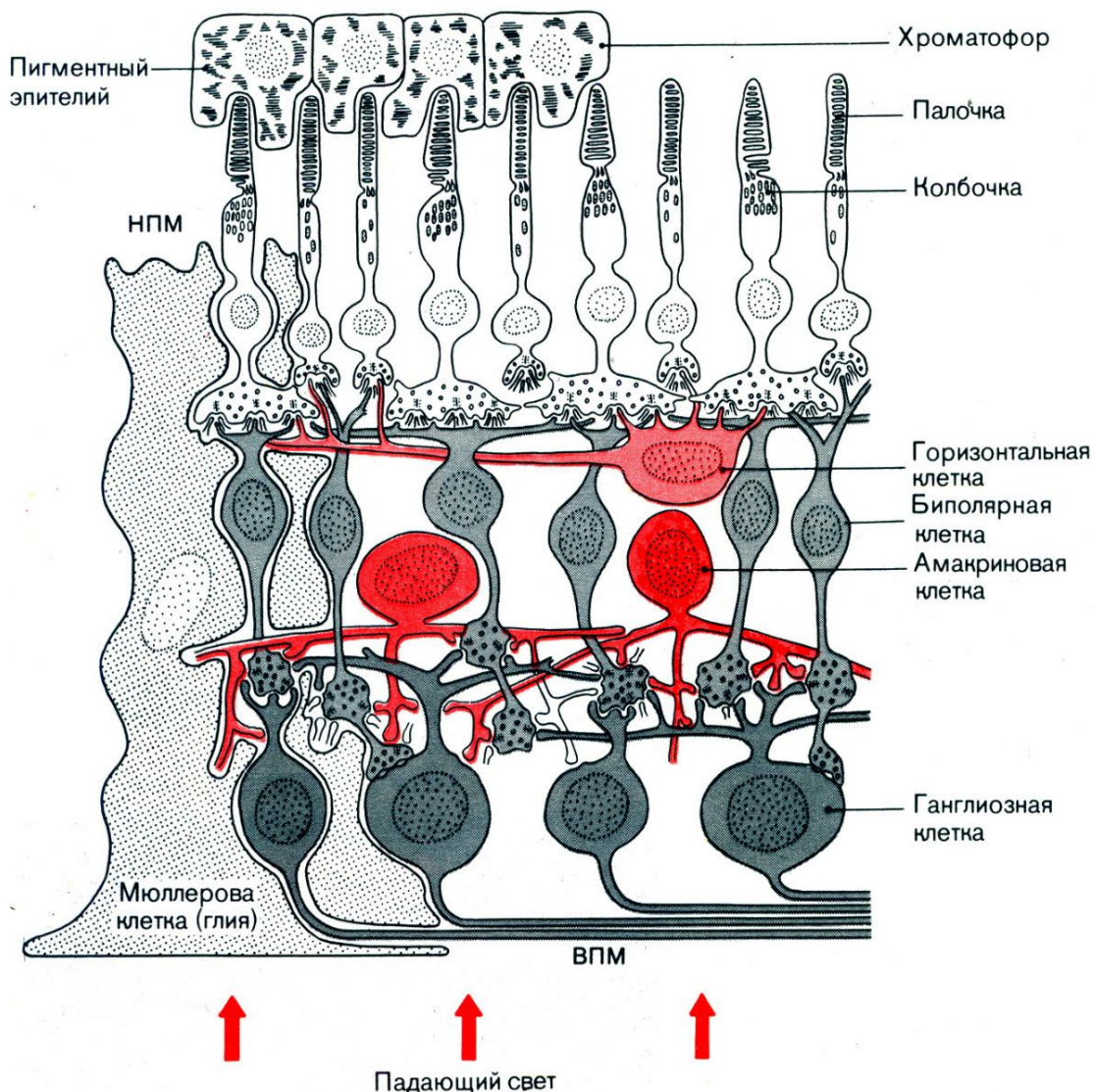


Рис. 18. Строение сетчатки глаза.

Рассмотрим структуру и функции слоев сетчатки, следуя от наружного (заднего, наиболее удаленного от зрачка) слоя к внутреннему (расположенному ближе к зрачку).

Слой пигментного эпителия образован эпителиальными клетками, содержащими внутриклеточные органеллы – меланосомы, придающие этому слою черный цвет. Черный пигмент экранирует, т. е. поглощает доходящий до него свет, не давая ему отразиться и рассеяться, что способствует созданию на сетчатке более четкого изображения. Клетки пигментного эпителия плотно окружают светочувствительные наружные сегменты палочек и колбочек многочисленными отростками.

Пигментный эпителий играет решающую роль в ресинтезе (регенерации) зрительного пигмента после его обесцвечивания, в фагоцитозе наружных сегментов палочек и колбочек для их обновления, в защите фоторецепторов от опасности светового повреждения избыточным светом, а также в переносе к ним кислорода и других необходимых им веществ. Контакт между клетками пигментного эпителия и фоторецепторами довольно слабый, что иногда приводит к отслойке сетчатки – опасному глазному заболеванию. При этом происходит дегенерация рецепторов вследствие нарушения их метаболизма.

К пигментному слою изнутри примыкает слой фоторецепторов: палочек и колбочек. В сетчатке каждого глаза человека находится 6–7 млн колбочек и 110–125 млн палочек (рис. 19). Фоторецепторы распределены в сетчатке неравномерно: центральная ямка (*fovea centralis*) содержит только колбочки (до 140 тыс. на 1 мм²), по направлению от центра к периферии сетчатки их число уменьшается, а число палочек возрастает, так что на дальней периферии имеются только палочки. Колбочковый аппарат сетчатки функционирует в условиях больших освещенностей, он обеспечивает дневное и цветное зрение; намного более светочувствительный палочковый аппарат отвечает за сумеречное зрение.

Фоторецепторы:

палочки (110-125 млн) и колбочки (6-7 млн)

отвечают за сумеречное зрение, содержат зрительный пигмент — **родопсин** (зрительный пурпур), спектр поглощения которого находится в области 500 нм

- воспринимают синий, зеленый и красный цвета,
- содержат три типа зрительных пигментов, максимумы спектров поглощения которых находятся в синей (420 нм), зеленой (531 нм) и красной (564 нм) частях спектра.
- **йодопсин** - отвечает за лучи желтой части спектра, **хлоролаб** - поглощает лучи зеленой части спектра, **эритролаб** - красной части спектра.

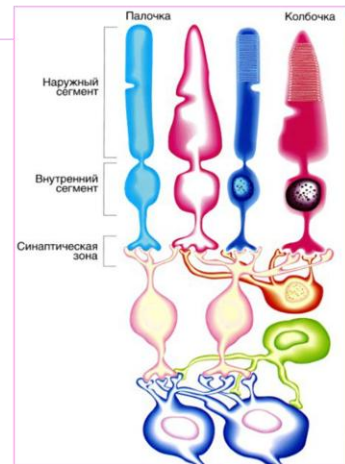
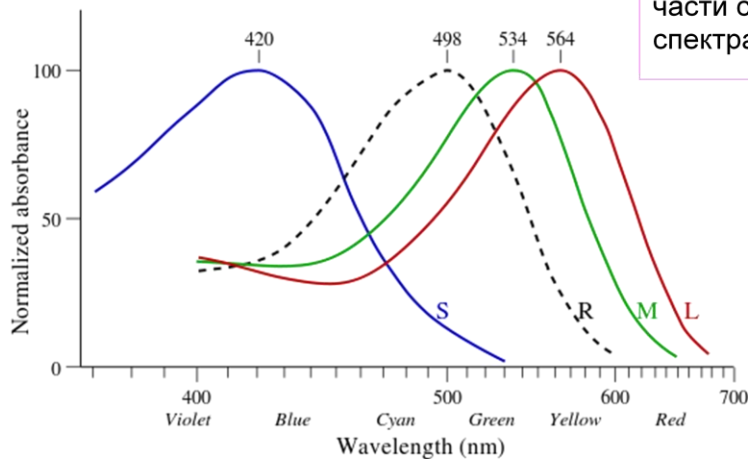


Рис. 19. Типы фоторецепторов.

Цвет воспринимается лучше всего при действии света на центральную ямку сетчатки, где расположены почти исключительно колбочки; здесь же и наибольшая острота зрения. По мере удаления от центра сетчатки восприятие цвета и пространственное разрешение становятся хуже. Ее периферия, где находятся исключительно палочки, не воспринимает цвета. Зато световая чувствительность палочкового аппарата сетчатки во много раз больше, чем у колбочкового. В сумерках из-за резкого понижения «колбочкового» зрения и преобладания «периферического» зрения мы не различаем цвет («ночью все кошки серы»).

Нарушение функции палочек, возникающее при недостатке в пище витамина А, вызывает расстройство сумеречного зрения – так называемую куриную слепоту: человек совершенно слепнет в сумерках, но днем зрение остается нормальным. Наоборот, при поражении колбочек возникает све-

тобоязнь: человек видит при слабом свете, но слепнет при ярком освещении. В этом случае может развиваться и полная цветовая слепота – ахроматизия.

Фоторецепторная клетка – палочка или колбочка – состоит из чувствительного к действию света наружного сегмента, содержащего зрительный пигмент, внутреннего сегмента, соединительной ножки, ядерной части с крупным ядром и пресинаптического окончания (рис. 20). Палочка и колбочка сетчатки обращены своими светочувствительными наружными сегментами к пигментному эпителию, т. е. в сторону, противоположную свету. Соответственно, свет на пути к наружным сегментам рецепторов проходит через очень тонкие и прозрачные для него нервные слои сетчатки. Полагают, что эта особенность устройства глаза связана с необходимостью обеспечить регенерацию зрительного пигмента, а также непрерывное обновление наружных сегментов фоторецепторов, приблизив их к пигментному слою сетчатки.

У человека наружный сегмент фоторецептора содержит около тысячи фоторецепторных дисков. Наружный сегмент палочки намного длиннее, чем колбочки, и содержит больше зрительного пигмента. Фоторецепторный диск образован двумя мембранами, соединенными по краям. Мембрана диска – типичная биологическая мембрана, образованная двойным липидным слоем, в который погружены молекулы белков, и обладающая низкой вязкостью. В результате этого молекулы белка в ней быстро вращаются (броуновское движение) и медленно перемещаются вдоль диска. Это позволяет белкам часто сталкиваться и взаимодействовать между собой. Наружный сегмент фоторецептора соединен с внутренним модифицированной ресничкой.

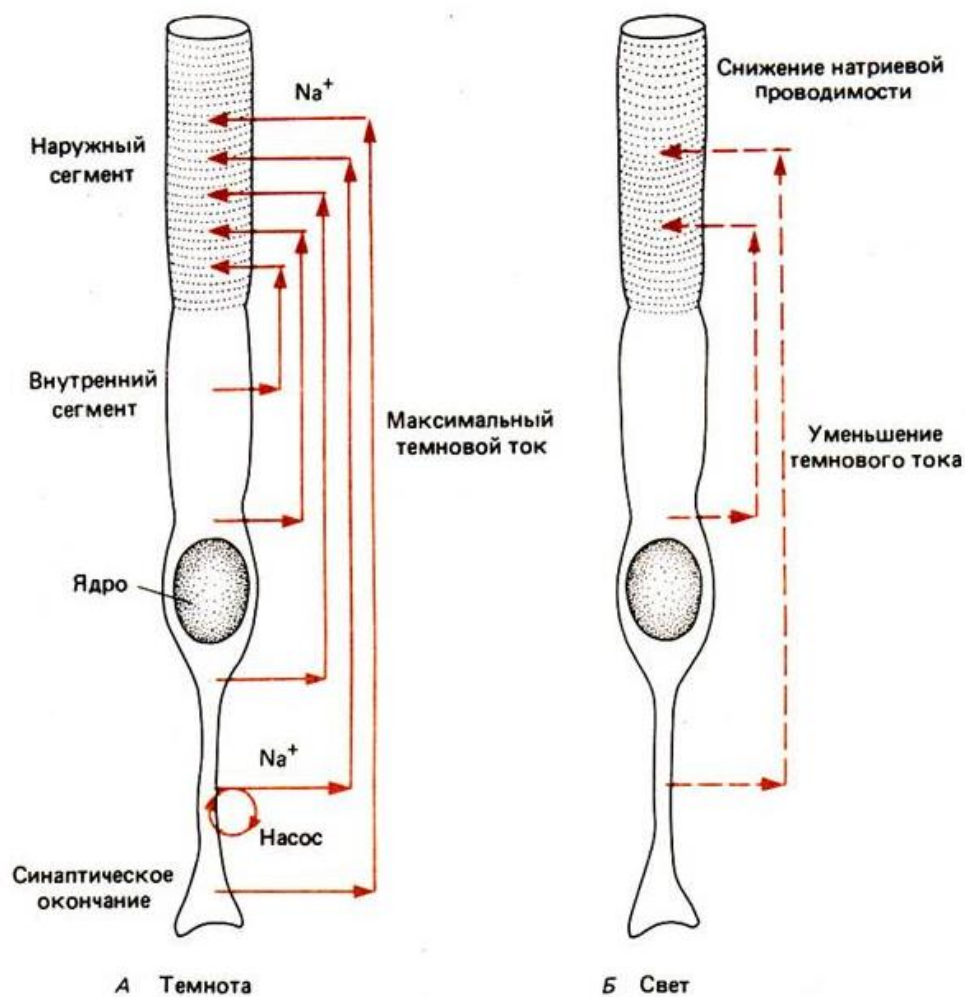


Рис. 20. Строение палочки и влияние света на ионный ток. Проницаемость мембраны наружного сегмента для натрия в темноте высока (А), а на свету снижается (Б). Поэтому при освещении темновой ток, обусловленный поступлением Na^+ внутрь наружного сегмента, уменьшается.

Внутренний сегмент содержит крупное ядро и метаболический аппарат клетки, в том числе митохондрии, обеспечивающие энергетические потребности фоторецептора, и аппарат Гольджи. Он принимает участие в синтезе белка и в восстановлении мембран наружного сегмента, который обновляется за 2–3 недели. Во внутреннем сегменте происходит синтез и включение молекул зрительного пигмента в фоторецепторную мембрану диска. Наружные сегменты колбочек также постоянно обновляются, но с меньшей скоростью.

Пресинаптическое окончание рецептора устроено несколько необычно: оно содержит синаптическую ленту, вокруг которой много синаптических пузырьков, содержащих нейромедиатор – глутамат.

Зрительные пигменты. В палочках сетчатки человека содержится пигмент родопсин с максимумом спектра поглощения 500 нанометров (нм). В наружных сегментах трех типов колбочек (сине-, зелено- и красночувствительных) содержится 3 вида зрительных пигментов, максимумы спектров поглощения которых находятся в синей (420 нм), зеленой (531 нм) и красной (558 нм) частях спектра. Красный колбочковый пигмент получил название «йодопсин». Молекула зрительного пигмента сравнительно небольшая, она состоит из большей белковой части (*опсин*) и меньшей хромофорной части (*ретиноаль*, или альдегид витамина А). Ретиноаль может находиться в различных пространственных конфигурациях, т. е. изомерных формах, но только одна из них – 11-цис-изомер ретиноаля – выступает в качестве хромофорной группы всех известных зрительных пигментов. Ее источником в организме служат каротиноиды, при недостатке которых (дефицит витамина А) развивается «куриная слепота».

Молекулярная физиология фоторецепции. Последовательность молекулярных событий в наружном сегменте палочки, ответственных за ее возбуждение, довольно сложна (рис. 21). При поглощении кванта света в молекуле зрительного пигмента происходит мгновенная изомеризация ее хромофорной группы: 11-цис-ретиноаль выпрямляется и превращается полностью в транс-ретиноаль. Эта реакция длится всего около 1 пс (10^{-12} с), а свет выполняет в ней роль спускового, или триггерного, фактора, запускающего механизм фоторецепции. Вслед за фотоизомеризацией ретиноаля происходят пространственные изменения и в белковой части молекулы – опсине. В результате родопсин обесцвечивается и переходит в состояние метародопсина II. С этого момента молекула зрительного пигмента приобретает способность к взаимодействию с другим белком – трансдуцином (Т). В комплексе с метародопсином II трансдуцин переходит в актив-

ное состояние и обменивает связанный с ним в темноте гуанозиндифосфат (ГДФ) на гуанозинтрифосфат (ГТФ). Метародопсин II способен активировать около 500–1000 молекул трансдуцина, что приводит к усилению светового сигнала. Это первый этап усиления светового сигнала в фоторецепторе.

Активированная молекула трансдуцина, в свою очередь, активирует одну молекулу фермента фосфодиэстеразы (ФДЭ). Активированная ФДЭ с высокой скоростью разрушает молекулы циклического гуанозинмонофосфата (цГМФ), причем каждая молекула ФДЭ разрушает несколько тысяч молекул цГМФ. Это второй этап усиления сигнала в механизме фоторецепции.

В результате работы усилительного каскада в цитоплазме наружного сегмента рецептора падает концентрация свободного цГМФ. Это приводит к закрытию ионных каналов в мембране наружного сегмента, которые были открыты в темноте и через которые внутрь клетки входили Na^+ и Ca^{2+} . Ионный канал закрывается вследствие того, что из-за падения концентрации свободного цГМФ в клетке от канала отходят молекулы цГМФ, которые были связаны с ним в темноте и держали его открытым.

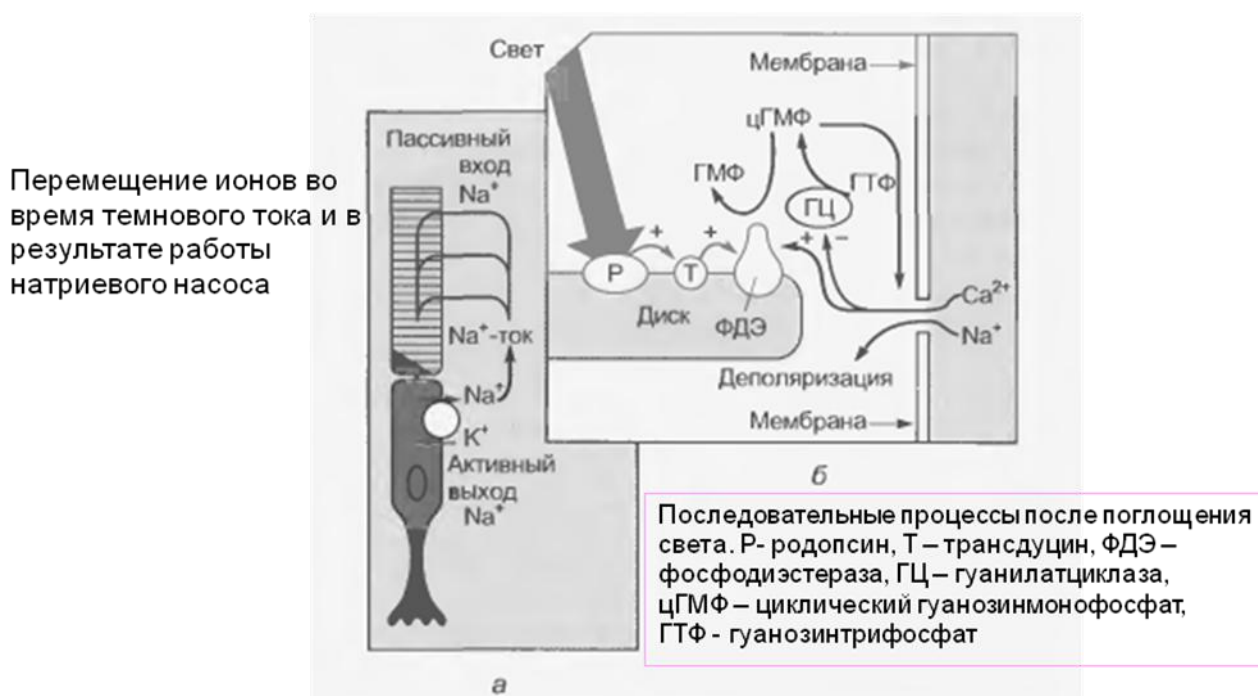


Рис. 21. Схема образования и обесцвечивания родопсина.

Уменьшение входа Na^+ внутрь наружного сегмента приводит к гиперполяризации его мембраны, т. е. возникновению на ней рецепторного потенциала. Градиенты концентрации Na^+ и K^+ поддерживаются на плазматической мембране палочки активной работой натрий-калиевого насоса, локализованного в мембране внутреннего сегмента. Гиперполяризационный рецепторный потенциал, возникший на мембране наружного сегмента, распространяется вдоль клетки до ее пресинаптического окончания и уменьшает скорость выделения медиатора (глутамат). Таким образом, фоторецепторный процесс завершается уменьшением скорости выделения нейромедиатора из пресинаптического окончания фоторецептора.

Не менее сложен и механизм восстановления исходного темнового состояния фоторецептора, т. е. его способности ответить на следующий световой стимул. Для этого необходимо вновь открыть ионные каналы в плазматической мембране. Такое состояние канала становится возможным благодаря его тесной связи с молекулами цГМФ, что обеспечивается повышением концентрации свободного цГМФ в цитоплазме. Через открытый канал внутрь клетки вновь начинают входить Na^+ и Ca^{2+} , деполяризуя мембрану рецептора и переводя его в «темновое» состояние. Вследствие этого из пресинаптического окончания вновь ускоряется выход медиатора.

Нейроны сетчатки. Фоторецепторы сетчатки синаптически связаны с биполярными нейронами. При действии света уменьшается выделение медиатора (глутамат) из пресинаптического окончания фоторецептора, что приводит к гиперполяризации мембраны биполярного нейрона. От него нервный сигнал передается на ганглиозные клетки, аксоны которых являются волокнами зрительного нерва. Передача сигнала как с фоторецептора на биполярный нейрон, так и от него на ганглиозную клетку происходит безимпульсным путем. Биполярный нейрон не генерирует импульсов ввиду предельно малого расстояния, на которое он передает сигнал.

На 130 млн фоторецепторных клеток приходится только 1 млн 250 тыс. ганглиозных клеток, аксоны которых образуют зрительный нерв. Это значит, что импульсы от многих фоторецепторов сходятся (конвергируют) через биполярные нейроны к одной ганглиозной клетке. Эти рецепторы, соединенные с одной ганглиозной клеткой, образуют ее рецептивное поле. Таким образом, каждая ганглиозная клетка суммирует возбуждение, возникающее в большом числе фоторецепторов. Это повышает световую чувствительность, но ухудшает пространственное разрешение. Лишь в центре сетчатки, в районе центральной ямки, каждая колбочка связана с одной так называемой карликовой биполярной клеткой, с которой соединена также всего одна ганглиозная клетка. Такая связь обеспечивает высокое пространственное разрешение, но резко уменьшает световую чувствительность.

Взаимодействие соседних нейронов сетчатки происходит благодаря горизонтальным и амакриновым клеткам, через отростки которых распространяются сигналы, меняющие синаптическую передачу между фоторецепторами и биполярными клетками (горизонтальные клетки) и между биполярными и ганглиозными клетками (амакриновые клетки). Амакриновые клетки осуществляют боковое торможение между соседними ганглиозными клетками.

Кроме афферентных волокон, в зрительном нерве есть и центробежные, или эфферентные, нервные волокна, приносящие к сетчатке сигналы из мозга. Полагают, что эти импульсы действуют на синапсы между биполярными и ганглиозными клетками сетчатки, регулируя проведение возбуждения между ними.

Нервные пути и связи в зрительной системе. Из сетчатки зрительная информация по волокнам II пары черепных нервов устремляется в мозг. Зрительные нервы от каждого глаза встречаются у основания мозга, где формируется их частичный перекрест (хиазма). Здесь часть волокон каждого зрительного нерва переходит на противоположную от своего глаза

сторону. Частичный перекрест волокон обеспечивает каждое полушарие большого мозга информацией от обоих глаз. Эти проекции организованы так, что в затылочную долю правого полушария поступают сигналы от правых половин каждой сетчатки, а в левое полушарие – от левых половин сетчаток (рис. 22).

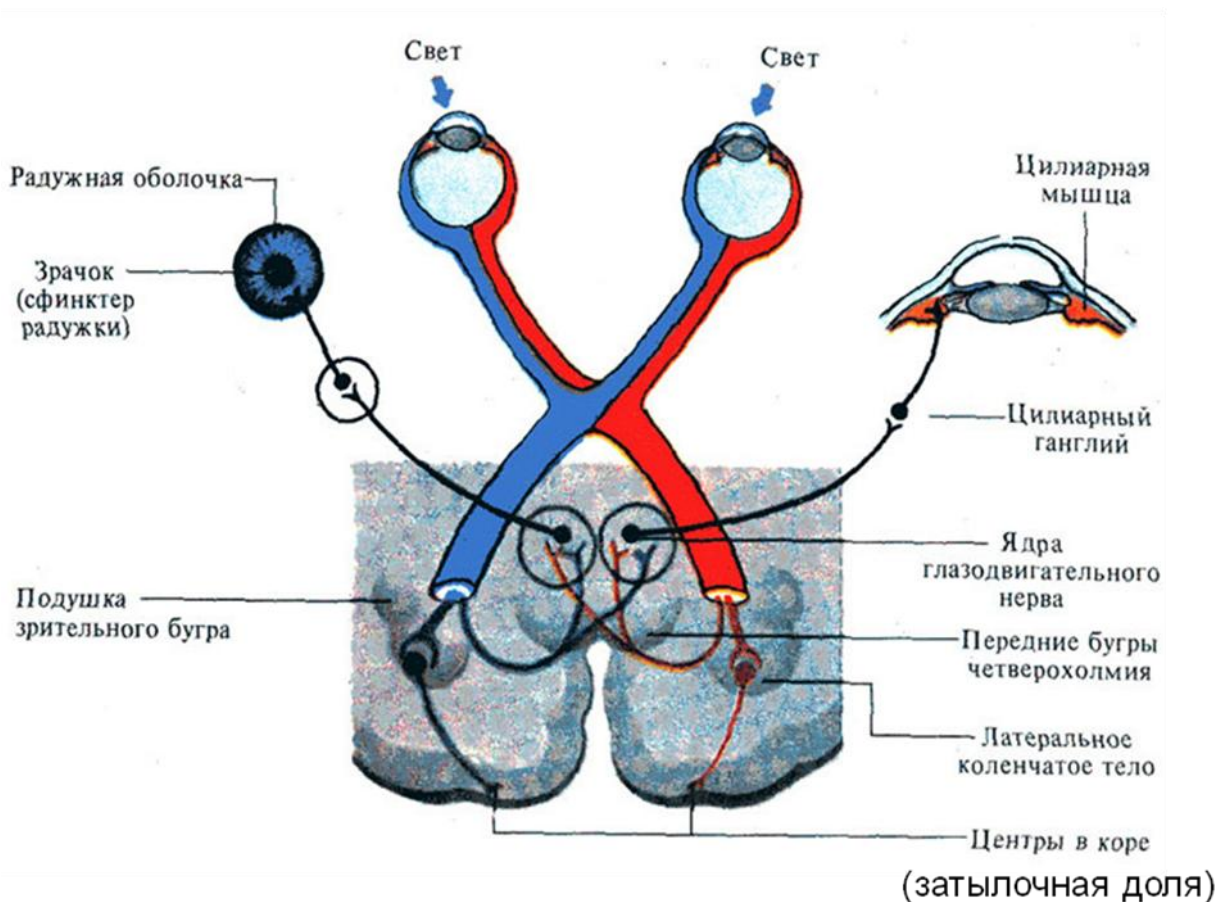


Рис. 22. Зрительные пути (связь зрительных путей с управлением шириной зрачка и процессом аккомодации).

После хиазмы зрительные нервы называют зрительными трактами. Они проецируются в ряд мозговых структур, но основное число волокон приходит в таламический подкорковый зрительный центр – *наружное коленчатое тело* (НКТ). Отсюда сигналы поступают в первичную проекционную область зрительной зоны коры (*стриарная кора*, или поле 17 по Бродману). Вся зрительная зона коры включает несколько полей, каждое из которых обеспечивает свои специфические функции, но получает сигналы от всей сетчатки и в общем сохраняет ее топологию, или ретинотопию

(сигналы от соседних участков сетчатки попадают в соседние участки коры).

Электрическая активность центров зрительной системы.

При действии света в рецепторах, а затем и в нейронах сетчатки генерируются электрические потенциалы, отражающие параметры действующего раздражителя. Суммарный электрический ответ сетчатки глаза на действие света называют *электроретинограммой* (ЭРГ, рис. 23). Она может быть зарегистрирована от целого глаза или непосредственно от сетчатки. Для этого один электрод помещают на поверхность роговой оболочки, а другой – на кожу лица вблизи глаза либо на мочку уха. На электроретинограмме различают несколько характерных волн. Волна *a* отражает возбуждение внутренних сегментов фоторецепторов (поздний рецепторный потенциал) и горизонтальных клеток. Волна *b* возникает в результате активации глиальных (*мюллеровских*) клеток сетчатки ионами калия, выделяющимися при возбуждении биполярных и амакриновых нейронов. Волна *c* отражает активацию клеток пигментного эпителия, а волна *d* – горизонтальных клеток.

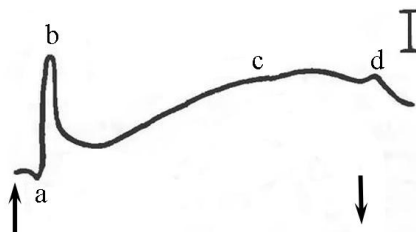


Рис. 23. Электроретинограмма: a, b, c и d – волны ЭРГ; стрелками указаны моменты включения и выключения вспышки света

На ЭРГ хорошо отражаются интенсивность, цвет, размер и длительность действия светового раздражителя. Амплитуда всех волн ЭРГ увеличивается пропорционально логарифму силы света и времени, в течение которого глаз находился в темноте. Волна *d* (реакция на выключение) тем больше, чем дольше действовал свет. Поскольку ЭРГ отражает активность почти всех клеток сетчатки (кроме ганглиозных), этот показатель широко

используется в клинике глазных болезней для диагностики и контроля лечения при различных заболеваниях сетчатки.

Возбуждение ганглиозных клеток сетчатки приводит к тому, что по их аксонам (волокна зрительного нерва) в мозг устремляются импульсы. Ганглиозная клетка сетчатки – это первый нейрон «классического» типа в цепи фоторецептор–мозг. Описано три основных типа ганглиозных клеток: отвечающие на включение (on-реакция) и выключение света (off-реакция), а также на то и другое (on-off-реакция) (рис. 24). Ганглиозная клетка on-типа увеличивает частоту электрических разрядов в ответ на световое раздражение центра рецептивного поля и снижает свою электрическую активность при действии светового раздражителя на периферию рецептивного поля. Ганглиозная клетка off-типа тормозится при действии света на центр ее рецептивного поля и увеличивает частоту нервных импульсов в ответ на раздражение периферии рецептивного поля.

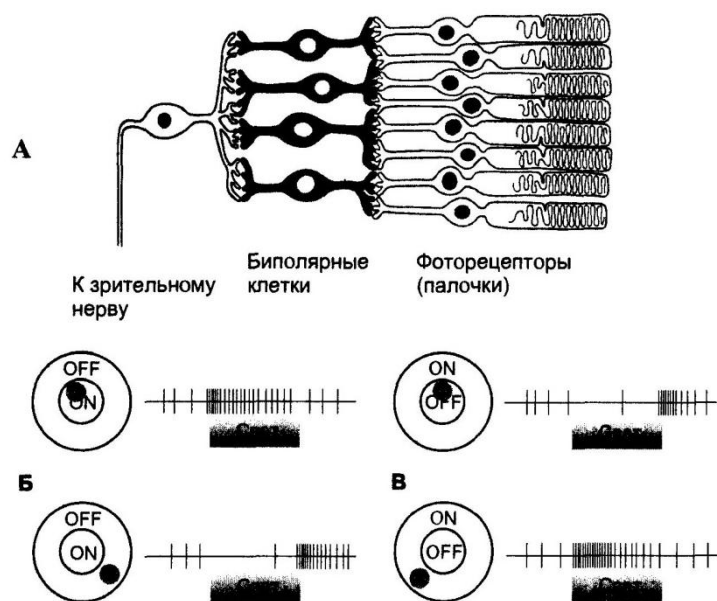


Рис. 24. Рецептивные поля ганглиозных клеток сетчатки с on- и off-центрами: А – рецептивное поле ганглиозной клетки, Б – активность ганглиозной клетки on-типа при световом раздражении, В – активность ганглиозной клетки off-типа при световом раздражении

Рецептивное поле ганглиозной клетки образуют все фоторецепторы и биполярные клетки, имеющие с ней синаптические контакты. Диаметр рецептивных полей ганглиозных клеток в центре сетчатки значительно меньше, чем на периферии. Эти поля имеют круглую форму и концентрически построены: круглый возбуждательный центр и кольцевая тормозная периферическая зона или наоборот. При увеличении размера светового пятнышка, вспыхивающего в центре рецептивного поля, ответ ганглиозной клетки увеличивается (пространственная суммация).

Одновременное возбуждение близко расположенных ганглиозных клеток приводит к их взаимному торможению: ответы каждой клетки делаются меньше, чем при одиночном раздражении. В основе этого эффекта лежит латеральное, или боковое, торможение. Благодаря круглой форме рецептивные поля ганглиозных клеток сетчатки производят так называемое поточечное описание сетчаточного изображения: оно отображается очень тонкой мозаикой, состоящей из возбужденных нейронов.

Картина возбуждения в нейронных слоях подкоркового зрительного центра – наружного, или латерального, коленчатого тела (НКТ), куда приходят волокна зрительного нерва, во многом сходна с той, которая наблюдается в сетчатке. Рецептивные поля этих нейронов также круглые, но меньшего размера, чем в сетчатке. Отклики нейронов, генерируемые в ответ на вспышку света, здесь короче, чем в сетчатке. На уровне наружных коленчатых тел происходит взаимодействие афферентных сигналов, пришедших из сетчатки, с эфферентными сигналами из зрительной области коры, а также через ретикулярную формацию от слуховой и других сенсорных систем. Эти взаимодействия обеспечивают выделение наиболее существенных компонентов сенсорного сигнала и процессы избирательного зрительного внимания.

Импульсные разряды нейронов наружного коленчатого тела по их аксонам поступают в затылочную часть полушарий большого мозга, где расположена первичная проекционная область зрительной зоны коры (стриар-

ная кора, или поле 17). Здесь происходит значительно более специализированная и сложная, чем в сетчатке и наружном коленчатом теле, переработка зрительной информации. Нейроны зрительной зоны коры имеют не круглые, а вытянутые (по горизонтали, вертикали или в одном из косых направлений) рецептивные поля небольшого размера. Благодаря этому они способны выделять из цельного изображения отдельные фрагменты линий с той или иной ориентацией и расположением (детекторы ориентации) и избирательно на них реагировать.

В каждом небольшом участке зрительной зоны коры по ее глубине сконцентрированы нейроны с одинаковой ориентацией и локализацией рецептивных полей в поле зрения. Они образуют колонку нейронов, проходящую вертикально через все слои коры. Колонка – пример функционального объединения корковых нейронов, осуществляющих сходную функцию. Многие нейроны зрительной зоны коры избирательно реагируют на определенные направления движения (дирекциональные детекторы) либо на какой-то цвет, а часть нейронов лучше всего отвечает на относительную удаленность объекта от глаз.

Для оценки передачи сигналов на разных уровнях зрительной системы часто используют регистрацию *суммарных вызванных потенциалов* (ВП), которые у животных можно одновременно отводить от всех отделов системы, а у человека – от зрительной зоны коры с помощью наложенных на кожу головы электродов. Сравнение вызванного световой вспышкой ответа сетчатки (ЭРГ) и ВП коры большого мозга позволяет установить локализацию патологического процесса в зрительной системе человека.

Световая чувствительность. Для возникновения зрительного ощущения необходимо, чтобы световой раздражитель имел некоторую минимальную (пороговую) энергию. Наименьшее число квантов света, необходимое для возникновения его ощущения, в условиях темновой адаптации колеблется от 8 до 47. Рассчитано, что одна палочка может быть возбуждена всего одним квантом света. Таким образом, чувствительность рецепто-

ров сетчатки в наиболее благоприятных условиях световосприятия физически предельна. Одиночные палочки и колбочки сетчатки различаются по световой чувствительности несущественно, однако число фоторецепторов, посылающих сигналы на одну ганглиозную клетку, в центре и на периферии сетчатки различно. Число колбочек в рецептивном поле в центре сетчатки примерно в 100 раз меньше числа палочек в рецептивном поле на периферии сетчатки. Соответственно, и чувствительность палочковой системы в 100 раз выше, чем колбочковой.

Зрительная адаптация. При переходе от темноты к свету наступает временное ослепление, а затем чувствительность глаза постепенно снижается. Это приспособление зрительной системы к условиям яркой освещенности называется *световой адаптацией*. Обратное явление (*темновая адаптация*) наблюдается при переходе из светлого помещения в почти неосвещенное. В первое время человек практически ничего не видит из-за низкой чувствительности фоторецепторов и зрительных нейронов. Постепенно начинают выявляться контуры предметов, а затем различаются и их детали, так как чувствительность фоторецепторов и зрительных нейронов в темноте постепенно увеличивается.

Повышение световой чувствительности во время пребывания в темноте происходит неравномерно: в первые 10 мин она увеличивается в десятки раз, а затем в течение часа – в десятки тысяч раз. Важную роль в этом процессе играет восстановление зрительных пигментов. Пигменты колбочек в темноте восстанавливаются быстрее родопсина палочек, поэтому в первые минуты пребывания в темноте адаптация обусловлена процессами в колбочках. Этот первый период адаптации не приводит к большим изменениям чувствительности глаза, так как абсолютная чувствительность колбочкового аппарата невелика.

Следующий период адаптации завершается только к концу первого часа пребывания в темноте и обусловлен восстановлением родопсина палочек. Его восстановление сопровождается резким (в 100 000–200 000 раз)

повышением чувствительности палочек к свету. В связи с максимальной чувствительностью в темноте только палочек слабо освещенный предмет виден лишь периферическим зрением.

Существенную роль в адаптации, помимо зрительных пигментов, играет переключение связей между элементами сетчатки. В темноте площадь возбудительного центра рецептивного поля ганглиозной клетки увеличивается вследствие ослабления горизонтального торможения. При этом повышается конвергенция фоторецепторов на биполярные нейроны и биполярных нейронов на ганглиозную клетку. Вследствие такой пространственной суммации световая чувствительность на периферии сетчатки в темноте возрастает.

Световая чувствительность глаза зависит и от влияния ЦНС, которое проявляется в том, что освещение одного глаза понижает световую чувствительность неосвещенного глаза. Раздражение некоторых участков ретикулярной формации ствола мозга повышает частоту импульсов в волокнах зрительного нерва. На чувствительность к свету оказывают влияние также звуковые, обонятельные и вкусовые сигналы.

Яркостный контраст. Взаимное латеральное торможение зрительных нейронов лежит в основе общего, или глобального, яркостного контраста. Так, серая полоска бумаги, лежащая на светлом фоне, кажется темнее такой же полоски, лежащей на темном фоне. Причина в том, что светлый фон возбуждает множество нейронов сетчатки, а это тормозит клетки, активированные полоской. В результате на ярко освещенном фоне серая полоска кажется более темной, чем на черном фоне. Наиболее сильно латеральное торможение действует между близко расположенными нейронами, осуществляя локальный контраст. Происходит кажущееся усиление перепада яркости на границе поверхностей разной освещенности. Этот эффект называют также подчеркиванием контуров: на границе яркого поля и темной поверхности можно видеть две дополнительные линии (еще более яр-

кую линию на границе светлого поля и очень темную линию на границе темной поверхности).

Слепящая яркость света. Слишком яркий свет вызывает неприятное ощущение ослепления. Верхняя граница слепящей яркости зависит от адаптации глаза: чем дольше была темновая адаптация, тем меньшая яркость света вызывает ослепление. Если в поле зрения попадают очень яркие (слепящие) объекты, они ухудшают различение сигналов в значительной части сетчатки (на ночной дороге водителей ослепляют фары встречных машин). При тонких зрительных работах (длительное чтение, работа с компьютером, сборка мелких деталей, работа хирурга) надо пользоваться только рассеянным светом, не ослепляющим глаза.

Инерция зрения, слитие мельканий и последовательные образы. Зрительное ощущение появляется не мгновенно. Прежде чем оно возникнет, в зрительной системе должны произойти многократные преобразования и передача сигналов. Время «инерции зрения», необходимое для возникновения зрительного ощущения, в среднем равно 0,03–0,1 с. Это ощущение исчезает также не сразу после того, как прекратилось раздражение, оно держится еще некоторое время. Если в темноте водить по воздуху какой-либо яркой точкой (например, горячей спичкой), то мы увидим не движущуюся точку, а светящуюся линию. Быстро следующие одно за другим световые раздражения сливаются в одно непрерывное ощущение.

Минимальная частота следования световых стимулов (например, вспышек света), при которой происходит слияние отдельных ощущений, называется критической частотой слияния мельканий. На этом свойстве зрения основаны кино и телевидение: мы не видим промежутков между отдельными кадрами, так как зрительное ощущение от одного кадра еще длится до появления другого. Это и обеспечивает иллюзию непрерывности изображения и его движения.

Ощущения, продолжающиеся после прекращения раздражения, называются *последовательными образами*. Если посмотреть на включенную

лампу и закрыть глаза, то она видна еще в течение некоторого времени. Если же после фиксации взгляда на освещенном предмете перевести взгляд на светлый фон, то некоторое время можно видеть негативное изображение этого предмета, т. е. светлые его части – темными, а темные – светлыми (отрицательный последовательный образ). Причина его в том, что возбуждение от освещенного объекта локально тормозит (адаптирует) определенные участки сетчатки; если после этого перевести взор на равномерно освещенный экран, то его свет сильнее возбудит те участки, которые не были возбуждены ранее.

Цветовое зрение. Весь видимый нами спектр электромагнитных излучений заключен между коротковолновым излучением, которое мы называем фиолетовым цветом (длина волны от 400 нм), и длинноволновым излучением, называемым красным цветом (длина волны до 700 нм). Остальные цвета видимого спектра (синий, зеленый, желтый, оранжевый) имеют промежуточные значения длины волны. Смешение лучей всех цветов дает белый цвет. Он может быть получен и при смешении двух так называемых парных дополнительных цветов: красного и синего, желтого и синего. Если произвести смешение трех основных цветов – красного, зеленого и синего, то могут быть получены любые цвета.

Теории цветоощущения. Наибольшим признанием пользуется трехкомпонентная теория (Г. Гельмгольц), согласно которой цветовое восприятие обеспечивается тремя типами колбочек с различной цветовой чувствительностью. Одни из них чувствительны к красному цвету, другие – к зеленому, третьи – к синему. Всякий цвет оказывает действие на все три цветоощущающих элемента, но в разной степени. Эта теория прямо подтверждена в опытах, где микроспектрофотометром измеряли поглощение излучений с разной длиной волны у одиночных колбочек сетчатки человека.

Согласно другой теории, предложенной Э. Герингом, в колбочках есть вещества, чувствительные к бело-черному, красно-зеленому и желто-

синему излучениям. В опытах, где микроэлектродом отводили импульсы ганглиозных клеток сетчатки животных при освещении монохроматическим светом, обнаружили, что разряды большинства нейронов (доминаторы) возникают при действии любого цвета. В других ганглиозных клетках (модуляторы) импульсы возникают при освещении только одним цветом. Выявлено 7 типов модуляторов, оптимально реагирующих на свет с разной длиной волны (от 400 до 600 нм). В сетчатке и зрительных центрах найдено много так называемых цветооппонентных нейронов. Действие на глаз излучений в какой-то части спектра их возбуждает, а в других частях – тормозит. Считают, что такие нейроны наиболее эффективно кодируют информацию о цвете.

Цветовая слепота. Частичная цветовая слепота была описана в конце XVIII в. Д. Дальтоном, который сам ею страдал (поэтому аномалию цветовосприятия назвали дальтонизмом). Дальтонизм встречается у 8 % мужчин и намного реже у женщин, его возникновение связывают с отсутствием определенных генов в половой X-хромосоме, непарной у мужчин. Для диагностики дальтонизма, важной при профессиональном отборе, используют полихроматические таблицы. Люди, страдающие этим заболеванием, не могут быть водителями транспорта, потому как они не различают цвет огней светофоров и дорожных знаков. Существует три разновидности частичной цветовой слепоты: протанопия, дейтеранопия и тританопия. Каждая из них характеризуется отсутствием восприятия одного из трех основных цветов.

Люди, страдающие *протанопией* («краснослепые»), не воспринимают красного цвета, а сине-голубые лучи кажутся им бесцветными. Человек, страдающий *дейтеранопией* («зеленослепые»), не отличает зеленые цвета от темно-красного и голубого. При *тританопии* – редко встречающейся аномалии цветового зрения – не воспринимаются лучи синего и фиолетового цвета. Все перечисленные виды частичной цветовой слепоты хорошо объясняются трехкомпонентной теорией цветоощущения. Каждый вид

этой слепоты – результат отсутствия одного из трех колбочковых цветовоспринимающих веществ. Встречается и полная цветовая слепота – *ахроматизия*, при которой в результате поражения колбочкового аппарата сетчатки человек видит все предметы лишь в разных оттенках серого.

Восприятие пространства. *Остротой зрения* называется максимальная способность глаза различать отдельные детали объектов. Ее определяют по наименьшему расстоянию между двумя точками, которые глаз различает, т. е. видит отдельно, а не слитно. Нормальный глаз различает две точки, видимые под углом в одну угловую минуту. Максимальную остроту зрения имеет желтое пятно, а к периферии от него показатель намного ниже. Острота зрения измеряется при помощи специальных таблиц, которые состоят из нескольких рядов букв или незамкнутых окружностей различной величины; параметр выражается обычно в относительных величинах, причем нормальная острота принимается за единицу. Встречаются люди, обладающие сверхостротой зрения (*visus* более 2).

Поле зрения. Если фиксировать взглядом небольшой предмет, то его изображение проецируется на желтое пятно сетчатки. В этом случае мы видим предмет *центральной зрением*, угловой размер которого у человека составляет 1,5–2°. Предметы, изображения которых падают на остальные места сетчатки, воспринимаются *периферическим зрением*. Пространство, видимое глазом при фиксации взгляда в одной точке, называется *полем зрения*. Измерение его границ производят периметром, границы поля зрения для бесцветных предметов составляют книзу 70°, кверху – 60°, внутрь – 60° и кнаружи – 90°. Поля зрения обоих глаз у человека частично совпадают, что имеет большое значение для восприятия глубины пространства.

Оценка расстояния. Восприятие глубины пространства и оценка расстояния до объекта возможны как при зрении одним глазом (монокулярное зрение), так и двумя глазами (бинокулярное зрение). Во втором случае оценка расстояния гораздо точнее. Некоторое значение в оценке близких

расстояний при монокулярном зрении имеет явление аккомодации, а также то, что образ предмета на сетчатке тем больше, чем он ближе.

Значение движения глаз для зрения. При рассматривании любых предметов глаза двигаются. Эти движения осуществляют 6 мышц, прикрепленных к главному яблоку несколько впереди от его экватора. Это две косые и четыре прямые мышцы (наружная, внутренняя, верхняя и нижняя). Движение двух глаз совершается одновременно и содружественно. Рассматривая близкие предметы, необходимо сводить (конвергенция), а рассматривая далекие предметы – разводить зрительные оси двух глаз (дивергенция). Важная роль движений глаз для зрения определяется также тем, что для непрерывного получения мозгом зрительной информации необходимо движение изображения на сетчатке. Импульсы в зрительном нерве возникают в момент включения и выключения светового изображения. При длительном действии света на одни и те же фоторецепторы импульсация в волокнах зрительного нерва быстро прекращается и зрительное ощущение при неподвижных глазах и объектах исчезает через 1–2 сек. Чтобы этого не случилось, глаз при рассматривании любого предмета производит неуощаемые человеком непрерывные скачки (*саккады*). Вследствие каждого из них изображение на сетчатке смещается с одних фоторецепторов на новые, вновь вызывая импульсацию ганглиозных клеток. Продолжительность каждого скачка равна сотым долям секунды, а амплитуда его не превышает 20°. Чем сложнее рассматриваемый объект, тем сложнее и траектория движения глаз. Они как бы прослеживают контуры изображения, задерживаясь на наиболее информативных его участках (например, в лице – это глаза). Кроме того, глаз непрерывно мелко дрожит и дрейфует (медленно смещается с точки фиксации взора), что также важно для зрительного восприятия.

Бинокулярное зрение. При взгляде на какой-либо предмет у человека с нормальным зрением не возникает ощущения двух предметов, хотя и имеется два изображения на обеих сетчатках. Изображения всех предметов

попадают на так называемые корреспондирующие, или соответственные, участки сетчаток, и в восприятии человека эти два изображения сливаются в одно. Надавите слегка на один глаз сбоку: немедленно начнет двоиться в глазах, потому что нарушилось соответствие сетчаток. Если же смотреть на близкий предмет, конвергируя глаза, то изображение какого-либо более отдаленного предмета попадает на неидентичные (диспаратные) точки двух сетчаток. Диспарация играет большую роль в оценке расстояния и, следовательно, в видении глубины рельефа. Человек способен заметить изменение глубины, создающее сдвиг изображения на сетчатках на несколько угловых секунд. Бинокулярное слитие, или объединение, сигналов от двух сетчаток в единый нервный образ происходит в первичной зрительной коре.

Оценка величины объекта. Величина предмета оценивается как функция величины изображения на сетчатке и расстояния предмета от глаза. В случае, когда расстояние до незнакомого предмета оценить трудно, возможны грубые ошибки в определении его величины.

2.6. Слуховая система

Слуховая система – одна из важнейших дистантных сенсорных систем человека в связи с возникновением у него речи как средства межличностного общения. Акустические (звуковые) сигналы представляют собой колебания воздуха с разной частотой и силой. Они возбуждают слуховые рецепторы, находящиеся в улитке внутреннего уха. А они уже активируют первые слуховые нейроны, после чего сенсорная информация передается в слуховую область коры большого мозга через ряд последовательных отделов, которых особенно много в слуховой системе (рис. 25).

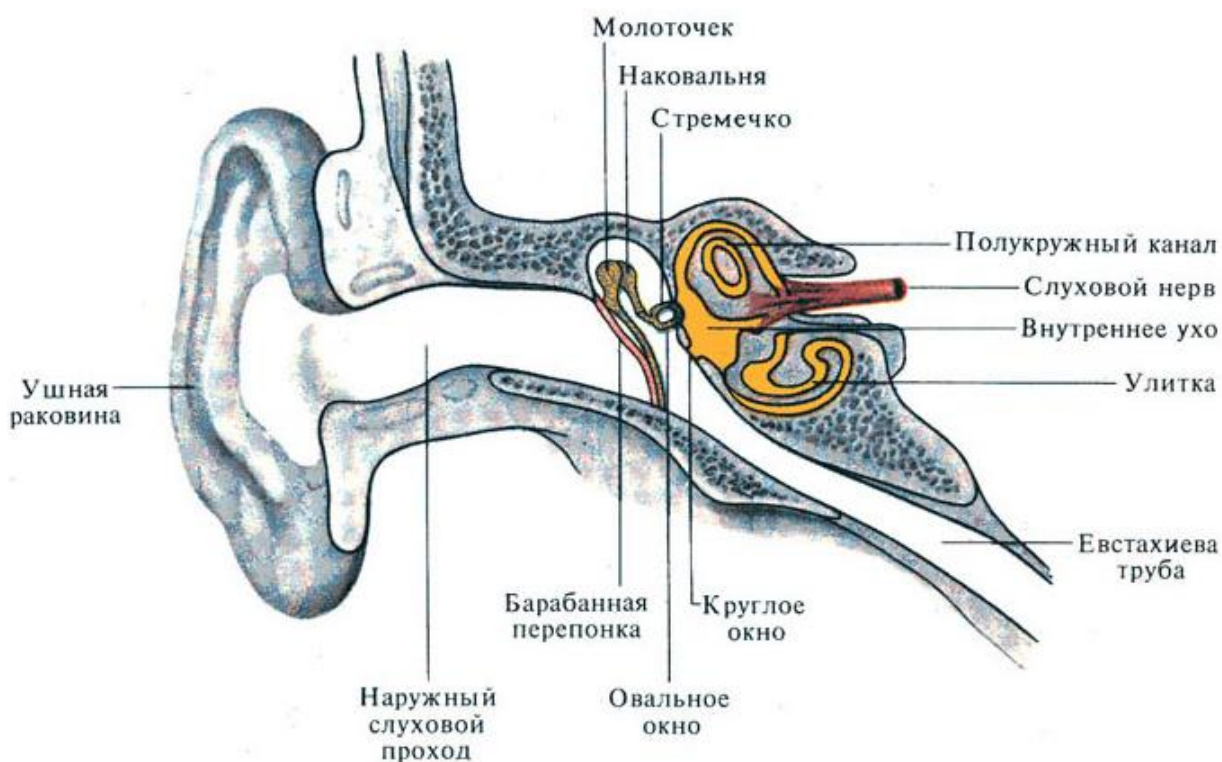


Рис. 25. Строение органа слуха.

Наружное ухо. Наружный слуховой проход проводит звуковые колебания к барабанной перепонке. Она, отделяя наружное ухо от барабанной полости (или среднего уха), представляет собой тонкую (0,1 мм) перегородку, имеющую форму направленной внутрь воронки. Перепонка колеблется при действии звуковых колебаний, пришедших к ней через наружный слуховой проход.

Среднее ухо. В заполненном воздухом среднем ухе находятся три косточки: молоточек, наковальня и стремечко, которые последовательно передают колебания барабанной перепонки во внутреннее ухо (рис. 26). Молоточек вплетен рукояткой в барабанную перепонку, другая его сторона соединена с наковальней, передающей колебания стремечку. Благодаря особенностям геометрии слуховых косточек ему передаются колебания барабанной перепонки уменьшенной амплитуды, но увеличенной силы. Кроме того, поверхность стремечка в 22 раза меньше барабанной перепонки, что во столько же раз усиливает его давление на мембрану овального окна. В результате этого даже слабые звуковые волны, действующие на барабан-

ную перепонку, способны преодолеть сопротивление мембраны овального окна преддверия и привести к колебаниям жидкости в улитке. Благоприятные условия для колебаний барабанной перепонки создает также слуховая (евстахиева) труба, соединяющая среднее ухо с носоглоткой, что служит в нем выравниванию давления с атмосферным. В стенке, отделяющей среднее ухо от внутреннего, кроме овального, есть еще круглое окно улитки, тоже закрытое мембраной. Колебания жидкости, возникшие у овального окна преддверия и прошедшие по ходам улитки, достигают, не затухая, круглого окна. Если бы круглого окна не было, то из-за несжимаемости жидкости ее колебания были бы невозможны.

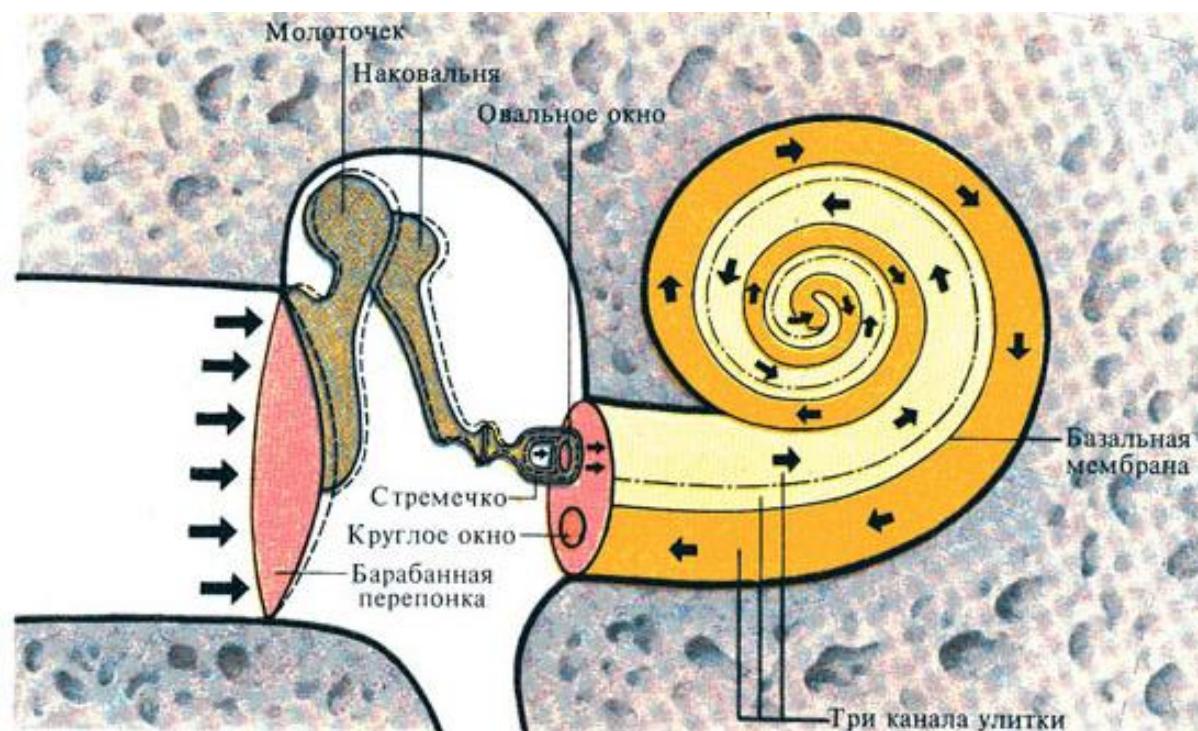


Рис. 26. Среднее и внутреннее ухо.

В среднем ухе расположены две мышцы: напрягающая барабанную перепонку и стремечная. Первая из них, сокращаясь, усиливает натяжение барабанной перепонки и тем самым ограничивает амплитуду ее колебаний при сильных звуках, а вторая фиксирует стремечко и таким образом ограничивает его движения. Рефлекторное сокращение этих мышц наступает через 10 мсек после начала сильного звука и зависит от его амплитуды.

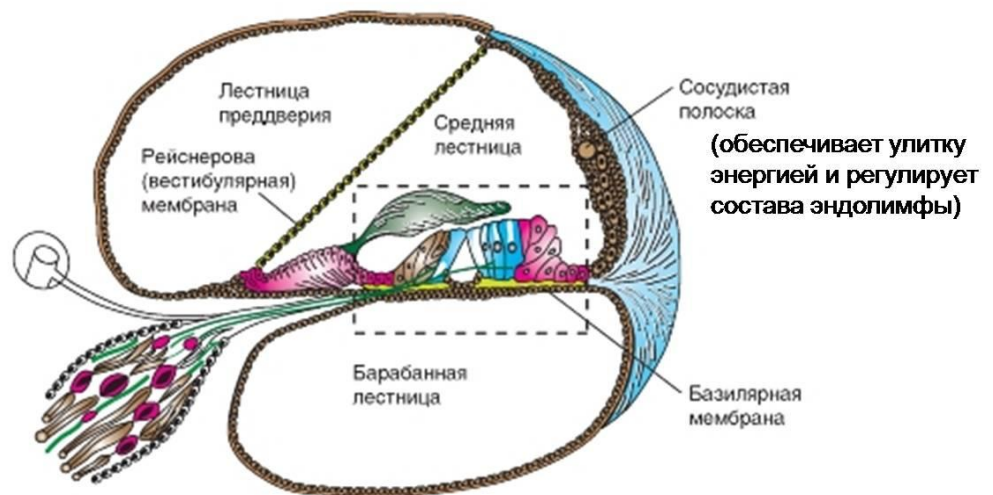
Этим внутреннее ухо автоматически предохраняется от перегрузок. При мгновенных сильных раздражениях (удары, взрывы и др.) этот защитный механизм не успевает сработать, что может привести к нарушениям слуха (например, у взрывников и артиллеристов).

Строение улитки. Во внутреннем ухе находится улитка, содержащая слуховые рецепторы. Она представляет собой костный спиральный канал, образующий 2,5 витка. Диаметр этого канала у основания улитки 0,04 мм, а на ее вершине – 0,5 мм. По всей длине, почти до самого конца улитки, костный канал разделен двумя перепонками: более тонкой – преддверной (вестибулярной) мембраной (мембрана Рейсснера) и более плотной и упругой – основной мембраной. На вершине улитки обе эти мембраны соединяются, и в них имеется овальное отверстие – геликотрема.

Вестибулярная и основная мембраны разделяют костный канал улитки на три хода: верхний, средний и нижний (рис. 27). Верхний канал улитки, или лестница преддверия, у овального окна (через овальное отверстие улитки) сообщается с нижним каналом – барабанной лестницей. Верхний и нижний каналы улитки заполнены перилимфой, напоминающей по составу цереброспинальную жидкость.

Между верхним и нижним каналами проходит средний – перепончатый канал. Его полость не сообщается с полостью других каналов и заполнена эндолимфой, в составе которой в 100 раз больше калия и в 10 раз меньше натрия, чем в перилимфе, поэтому она заряжена положительно по отношению к перилимфе.

А



Улитка = 3 хода (лестницы) + мембрана Рейснера + базилярная (основная) мембрана

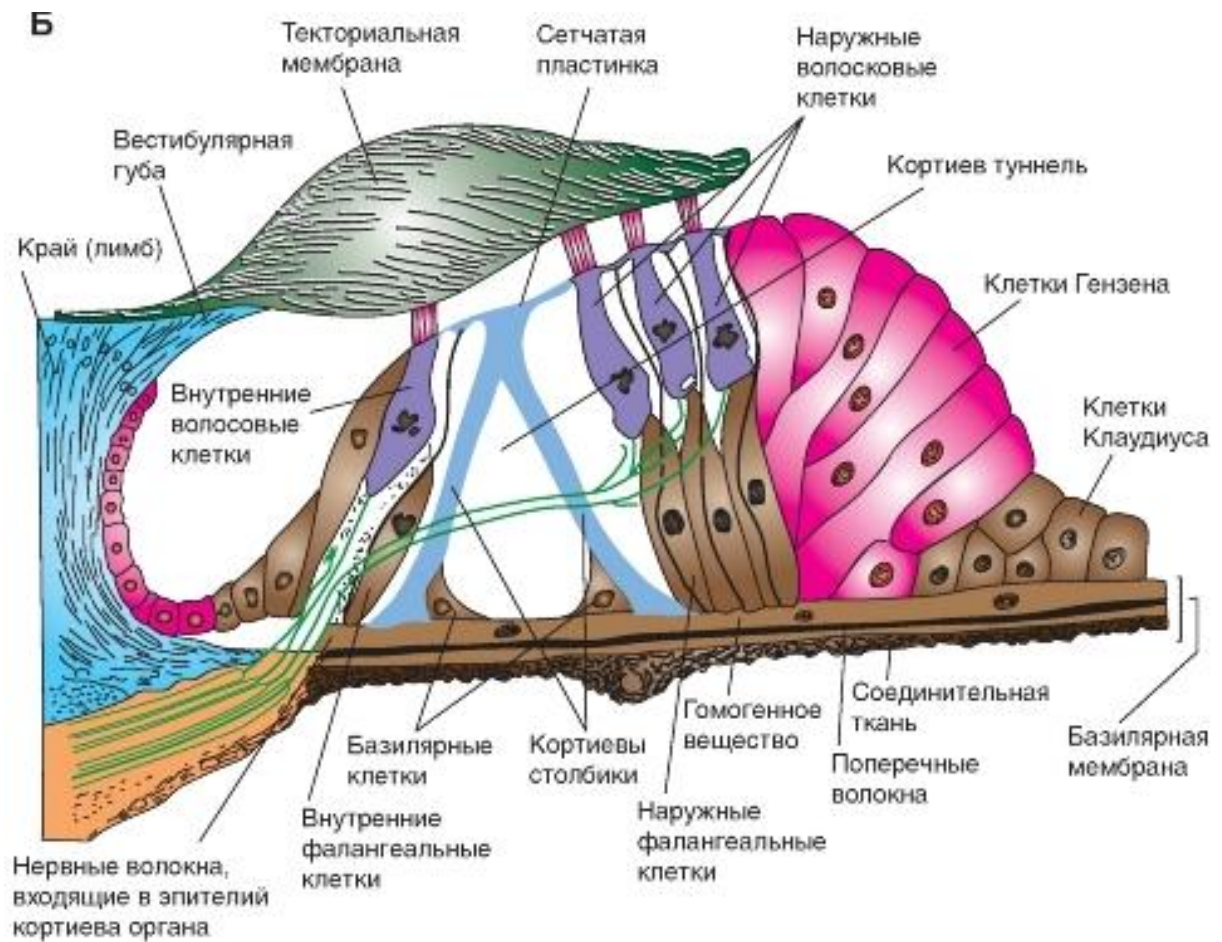


Рис. 27. Поперечный разрез улитки (А) с увеличенной частью спирального (кортиева) органа (Б).

Внутри среднего канала улитки на основной мембране расположен звуковоспринимающий аппарат – спиральный (кортиев) орган, содержа-

ший рецепторные волосковые клетки (вторично-чувствующие механорецепторы). Эти клетки трансформируют механические колебания в электрические потенциалы.

Передача звуковых колебаний по каналам улитки. Колебания мембраны овального окна преддверия вызывают колебания перилимфы в верхнем и нижнем каналах улитки, которые доходят до ее круглого окна (рис. 28). Преддверная мембрана очень тонкая, поэтому жидкость в верхнем и среднем каналах колеблется так, как будто оба канала едины. Упругим элементом, отделяющим этот как бы общий верхний канал от нижнего, является основная мембрана. Звуковые колебания, распространяющиеся по перилимфе и эндолимфе верхнего и среднего каналов как бегущая волна, приводят в движение эту мембрану и через нее передаются на перилимфу нижнего канала.



Рис. 28. Распространение звуковых колебаний в улитке. Для наглядности завитки улитки развернуты.

Расположение и структура рецепторных клеток спирального органа. На основной мембране расположены два вида рецепторных волосковых клеток (вторично-чувствующие механорецепторы): внутренние и наружные, отделенные друг от друга кортиевыми дугами. Внутренние волосковые клетки располагаются в один ряд, их общее число по всей длине перепончатого канала достигает 3500. Наружные волосковые клетки располагаются в 3–4 ряда; их общее количество – 12 000–20 000. Каждая волосковая клетка имеет удлиненную форму, один ее полюс фиксирован на

основной мембране, второй находится в полости перепончатого канала улитки и на его конце расположены волоски, или стереоцилии. Волоски рецепторных клеток омываются эндолимфой и контактируют с покровной (текториальной) мембраной, которая по всему ходу перепончатого канала расположена над волосковыми клетками.

Механизмы слуховой рецепции. При действии звука основная мембрана начинает колебаться, наиболее длинные волоски рецепторных клеток (стереоцилии) касаются покровной мембраны и несколько наклоняются (рис. 29). Отклонение волоска на несколько градусов приводит к натяжению тончайших вертикальных нитей, связывающих между собой верхушки соседних волосков данной клетки. Это натяжение чисто механически открывает от 1 до 5 ионных каналов в мембране стереоцилии. Через открытый канал в волосок начинает течь калиевый ионный ток.

Сила натяжения нити, необходимая для открывания одного канала, ничтожна (около 2×10^{-13} ньютонов). Еще более удивительно то, что наиболее слабые из ощущаемых человеком звуков растягивают вертикальные нити, связывающие верхушки соседних стереоцилий, на расстояние, вдвое меньшее, чем диаметр атома водорода.

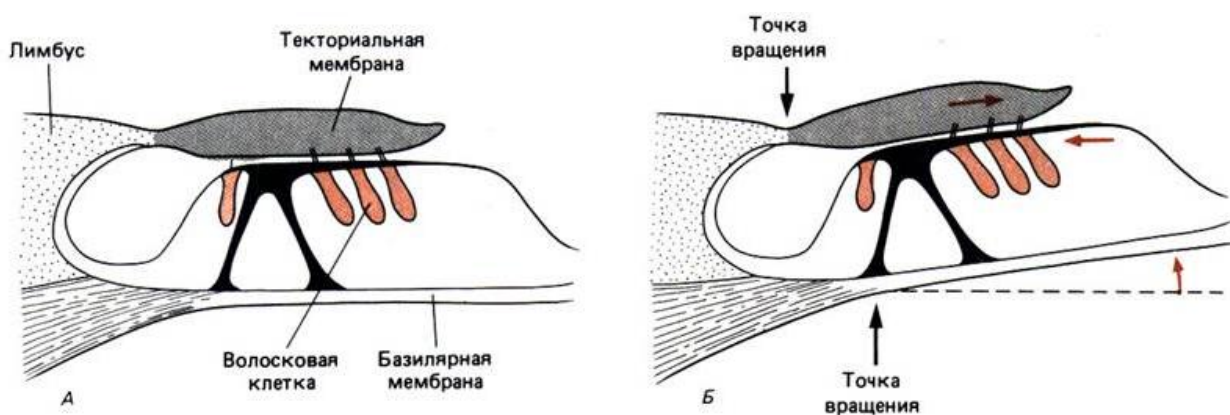


Рис. 29. Схема отклонения базилярной (основной) мембраны, приводящей к скольжению текториальной мембраны по кортиевоу органу и смещению стереоцилий волосковых клеток.

Тот факт, что электрический ответ слухового рецептора достигает максимума уже через 100–500 мксек, означает, что ионные каналы мембраны открываются непосредственно механическим стимулом без участия вторичных внутриклеточных посредников. Это отличает механорецепторы от значительно медленнее работающих фоторецепторов.

Деполаризация пресинаптического окончания волосковой клетки приводит к выходу в синаптическую щель нейромедиатора (глутамат или аспаратат). Воздействуя на постсинаптическую мембрану афферентного волокна, медиатор вызывает генерацию в нем возбуждающего постсинаптического потенциала и далее генерацию распространяющихся в нервные центры импульсов.

Открытия всего нескольких ионных каналов в мембране одной стереоцилии явно недостаточно для возникновения рецепторного потенциала достаточной величины. Важным механизмом усиления сенсорного сигнала на рецепторном уровне слуховой системы является механическое взаимодействие всех стереоцилии (около 100) каждой волосковой клетки. Оказалось, что все стереоцилии одного рецептора связаны между собой в пучок тонкими поперечными нитями. Поэтому когда сгибаются один или несколько более длинных волосков, они тянут за собой все остальные. В результате этого открываются ионные каналы всех волосков, обеспечивая достаточную величину рецепторного потенциала.

Электрические явления в улитке. При отведении электрических потенциалов от разных частей улитки обнаружено пять различных феноменов: два из них (мембранный потенциал покоя слуховой рецепторной клетки и потенциал эндолимфы) не обусловлены действием звука; другие три электрических явления (микрофонный потенциал улитки, суммационный потенциал и потенциалы слухового нерва) возникают под влиянием звуковых раздражений. Если ввести в улитку электроды, соединить их с динамиком через усилитель и подействовать на ухо звуком, то динамик точно воспроизведет этот звук. Описываемое явление называют *микрофонным*

эффектом улитки, а регистрируемый электрический потенциал – *кохлеарный микрофонный потенциал*. Доказано, что он генерируется на мембране волосковой клетки в результате деформации волосков. Частота микрофонных потенциалов соответствует частоте звуковых колебаний, а амплитуда потенциалов в определенных границах пропорциональна интенсивности звука.

В ответ на сильные звуки большой частоты (высокие тона) отмечают стойкий сдвиг исходной разности потенциалов (*суммационный потенциал*). Различают положительный и отрицательный суммационные потенциалы. Их величины пропорциональны интенсивности звукового давления и силе прижатия волосков рецепторных клеток к покровной мембране.

Микрофонный и суммационный потенциалы рассматривают как суммарные рецепторные потенциалы волосковых клеток. Полагают, что отрицательный суммационный потенциал генерируется внутренними, а микрофонный и положительный суммационные потенциалы – наружными волосковыми клетками. И наконец, в результате возбуждения рецепторов происходит генерация импульсного сигнала в волокнах слухового нерва.

Иннервация волосковых клеток спирального органа. Сигналы от волосковых клеток поступают в мозг по 32 000 афферентных нервных волокон, входящих в состав улитковой ветви VIII пары черепных нервов (рис. 30). Они являются дендритами ганглиозных нервных клеток спирального ганглия. Около 90 % волокон идет от внутренних волосковых клеток и лишь 10 % – от наружных.

Сигналы от каждой внутренней волосковой клетки поступают в несколько волокон, в то время как сигналы от нескольких наружных волосковых клеток конвергируют на одном волокне. Помимо афферентных волокон, спиральный орган иннервируется эфферентными волокнами, идущими из ядер верхнеоливарного комплекса (оливокохлеарные волокна). При этом эфферентные волокна, приходящие к внутренним волосковым клеткам, оканчиваются не на самих этих клетках, а на афферентных волокнах. Счи-

тают, что они оказывают тормозное воздействие на передачу слухового сигнала, способствуя обострению частотного разрешения. Эфферентные волокна, приходящие к наружным волосковым клеткам, воздействуют на них непосредственно и, возможно, регулируя их длину, управляют чувствительностью как их самих, так и внутренних волосковых клеток.

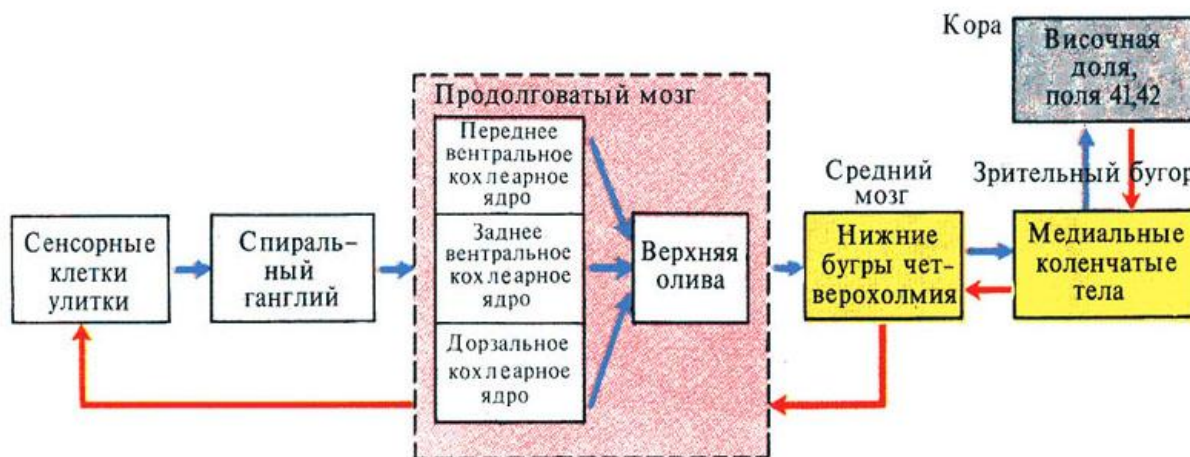


Рис. 30. Проводящие пути и центры слухового анализатора. В спиральном ганглии низкие и высокие частоты имеют разное представительство. Нижние бугры четверохолмия отвечают за ориентировочный рефлекс (поворот головы в сторону источника звука). Слуховая кора отвечает за переработку звуковой информации в процессе узнавания звуков, а также за бинауральный слух.

Электрическая активность путей и центров слуховой системы.

Даже в тишине по волокнам слухового нерва следуют спонтанные импульсы со сравнительно высокой частотой (до 100 имп/сек). При звуковом раздражении частота импульсации в волокнах нарастает и остается повышенной в течение всего времени, пока действует звук. Степень учащения разрядов различна в разных волокнах и обусловлена интенсивностью и частотой звукового воздействия. В центральных отделах слуховой системы много нейронов, возбуждение которых длится в течение всего времени действия звука. На низких уровнях слуховой системы сравнительно немно-

го нейронов, отвечающих лишь на включение и выключение звука (нейроны on-, off- и on-off-типа). На высоких уровнях системы процент таких нейронов возрастает. В слуховой зоне коры большого мозга много нейронов, вызванные разряды которых длятся десятки секунд даже после прекращения звука.

На каждом из уровней слуховой системы с помощью макроэлектродов можно зарегистрировать характерные по форме вызванные потенциалы, отражающие синхронизированные реакции (ВПСП, ТПСР и импульсные разряды) больших групп нейронов и волокон.

Анализ частоты звука (высота тона). Звуковые колебания разной частоты вовлекают в колебательный процесс основную мембрану улитки на всем ее протяжении неодинаково. Локализация амплитудного максимума бегущей волны на основной мембране зависит от частоты звука. Таким образом, в процесс возбуждения при действии звуков разной частоты максимально вовлекаются разные рецепторные клетки спирального органа. В улитке сочетаются два типа кодирования, или механизма различения, высоты тонов: пространственный и временной. *Пространственное кодирование* основано на определенном расположении возбужденных рецепторов на основной мембране. Однако при действии низких и средних тонов, кроме пространственного, осуществляется и *временное кодирование*: информация передается по определенным волокнам слухового нерва в виде импульсов, частота следования которых повторяет частоту звуковых колебаний. О настройке отдельных нейронов во всех уровнях слуховой системы на определенную частоту звука свидетельствует наличие у каждого из них специфической частотно-пороговой характеристики – зависимости пороговой интенсивности звука, необходимой для возбуждения нейрона, от частоты звуковых колебаний. Для каждого нейрона существует оптимальная, или характеристическая, частота звука, на которую порог реакции нейрона минимален, а в обе стороны по диапазону частот от этого оптимума порог резко возрастает. При надпороговых звуках характеристическая частота да-

ет и наибольшую частоту разрядов нейрона. Таким образом, каждый нейрон настроен на выделение из всей совокупности звуков лишь определенного, достаточно узкого участка частотного диапазона. Частотно-пороговые кривые разных клеток не совпадают, а в совокупности перекрывают весь частотный диапазон слышимых звуков, обеспечивая полноценное их восприятие.

Анализ интенсивности звука. Сила звука кодируется частотой импульсации и числом возбужденных нейронов. Увеличение их числа при действии все более громких звуков обусловлено тем, что нейроны слуховой системы отличаются друг от друга по порогам реакций. При слабом стимуле в реакцию вовлекается лишь небольшое число наиболее чувствительных нейронов, а при усилении звука – все большее число дополнительных нейронов с более высокими порогами реакций. Кроме того, пороги возбуждения внутренних и наружных рецепторных клеток неодинаковы: возбуждение внутренних волосковых клеток возникает при большей силе звука, поэтому в зависимости от его интенсивности меняется соотношение числа возбужденных внутренних и наружных волосковых клеток.

Тональность (частота) звука. Человек воспринимает звуковые колебания с частотой 16–20 000 Гц. Этот диапазон соответствует 10–11 октавам. Верхняя граница частоты воспринимаемых звуков зависит от возраста человека: с годами она постепенно понижается, и пожилые люди часто не слышат высоких тонов. Различение частоты звука характеризуется тем минимальным различием по частоте двух близких звуков, которое еще улавливается человеком. При низких и средних частотах человек способен заметить различия в 1–2 Гц. Встречаются люди с абсолютным слухом: они способны точно узнавать и обозначать любой звук даже при отсутствии звука сравнения.

Слуховая чувствительность. Минимальную силу звука, слышимого человеком в половине случаев его предъявления, называют абсолютным порогом слуховой чувствительности. Эти пороги зависят от частоты звука.

В области частот 1000–4000 Гц слух человека максимально чувствителен. В этих пределах слышен звук, имеющий ничтожную энергию. При звуках ниже 1000 и выше 4000 Гц чувствительность резко уменьшается: например, при 20 и при 20 000 Гц пороговая энергия звука в миллион раз выше.

Усиление звука может вызвать неприятное ощущение давления и даже боль в ухе. Звуки такой силы характеризуют верхний предел слышимости и ограничивают область нормального слухового восприятия. Внутри этой области лежат и так называемые речевые поля, в пределах которых распределяются звуки речи.

Громкость звука. Кажущуюся громкость звука следует отличать от его физической силы. Ощущение нарастания громкости не идет строго параллельно нарастанию интенсивности звучания. Единицей громкости звука является бел. Она представляет собой десятичный логарифм отношения действующей интенсивности звука I к пороговой его интенсивности I_0 . В практике в качестве единицы громкости обычно используют децибел (дБ), т. е. 0,1 бела. Дифференциальный порог по громкости в среднем диапазоне слышимых частот (1000 Гц) составляет всего 0,59 дБ, а на краях шкалы частот доходит до 3 дБ. Максимальный уровень громкости звука, вызывающий болевое ощущение, равен 130–140 дБ над порогом слышимости человека (рис. 31). Громкие звуки (рок-музыка, рев реактивного двигателя) приводят к поражению волосковых рецепторных клеток, их гибели и к снижению слуха. Таков же эффект хронически действующего громкого звука даже не запредельной громкости.

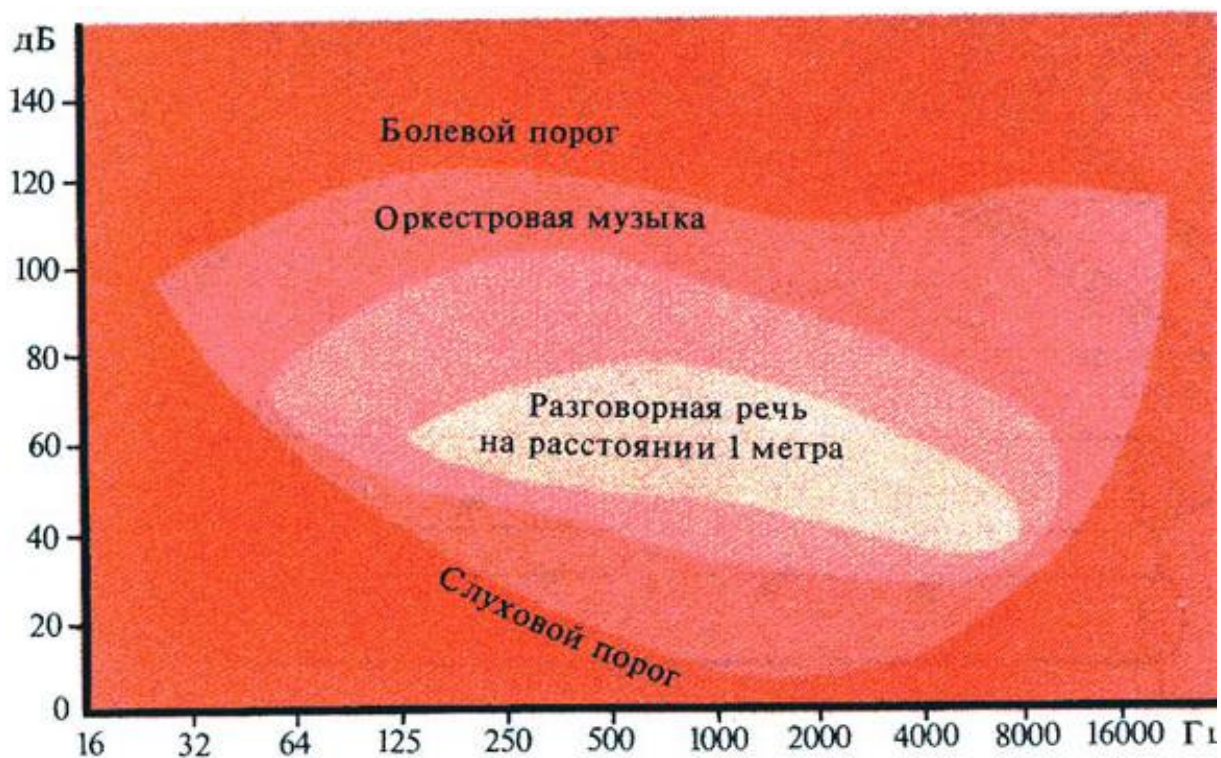


Рис. 31. Слуховое поле.

Адаптация. Если на ухо долго действует тот или иной звук, то чувствительность к нему падает. Степень этого снижения чувствительности (адаптация) зависит от длительности, силы звука и его частоты. Механизмы адаптации в слуховой системе изучены не полностью. Участие в слуховой адаптации нейронных механизмов типа латерального и возвратного торможений несомненно. Известно также, что сокращения *m. tensor tympani* и *m. stapedius* могут изменять силу сигнала, передаваемого на улитку. Кроме того, раздражение определенных зон ретикулярной формации среднего мозга приводит к угнетению вызванной звуком электрической активности улиткового ядра и слуховой зоны коры.

Бинауральный слух. Человек и животные обладают пространственным слухом, т. е. способностью определять положение источника звука в пространстве. Это свойство основано на наличии бинаурального слуха, или слушания двумя ушами. Для него важно и наличие двух симметричных половин на всех уровнях слуховой системы. Острота бинаурального слуха у человека очень высока: положение источника звука определяется с точно-

стью до 1 углового градуса. Основой этого служит способность нейронов слуховой системы оценивать интерауральные (межушные) различия во времени прихода звука на правое и левое ухо и в интенсивности звука на каждом ухе. Если источник звука находится в стороне от средней линии головы, звуковая волна приходит на одно ухо несколько раньше и имеет большую силу, чем на другом ухе. Оценка удаленности источника звука от организма связана с ослаблением звука и изменением его тембра.

При отдельной стимуляции правого и левого уха через наушники задержка между звуками уже в 11 мкс или различие в интенсивности двух звуков на 1 дБ приводят к кажущемуся сдвигу локализации источника звука от средней линии в сторону более раннего или более сильного звука. В слуховых центрах есть нейроны с острой настройкой на определенный диапазон интерауральных различий по времени и интенсивности. Найдены также клетки, реагирующие лишь на определенное направление движения источника звука в пространстве.

2.7. Вестибулярная система

Вестибулярная система наряду со зрительной и соматосенсорной системами играет ведущую роль в пространственной ориентировке человека. Она получает, передает и анализирует информацию об ускорениях или замедлениях, возникающих в процессе прямолинейного или вращательного движения, а также при изменении положения головы в пространстве. При равномерном движении или в условиях покоя рецепторы вестибулярной сенсорной системы не возбуждаются. Импульсы от вестибулорецепторов вызывают перераспределение тонуса скелетных мышц, что обеспечивает сохранение равновесия тела. Эти влияния осуществляются рефлекторным путем через ряд отделов ЦНС.

Строение и функции рецепторов вестибулярной системы. Периферическим отделом вестибулярной системы является *вестибулярный аппарат*, расположенный в лабиринте пирамиды височной кости. Он состоит из преддверия и трех полукружных каналов. Кроме вестибулярного аппарата, в лабиринт входит улитка, в которой располагаются слуховые рецепторы (рис. 32). Полукружные каналы располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: верхний – во фронтальной, задний – в сагиттальной и латеральный – в горизонтальной. Один из концов каждого канала расширен (ампула).

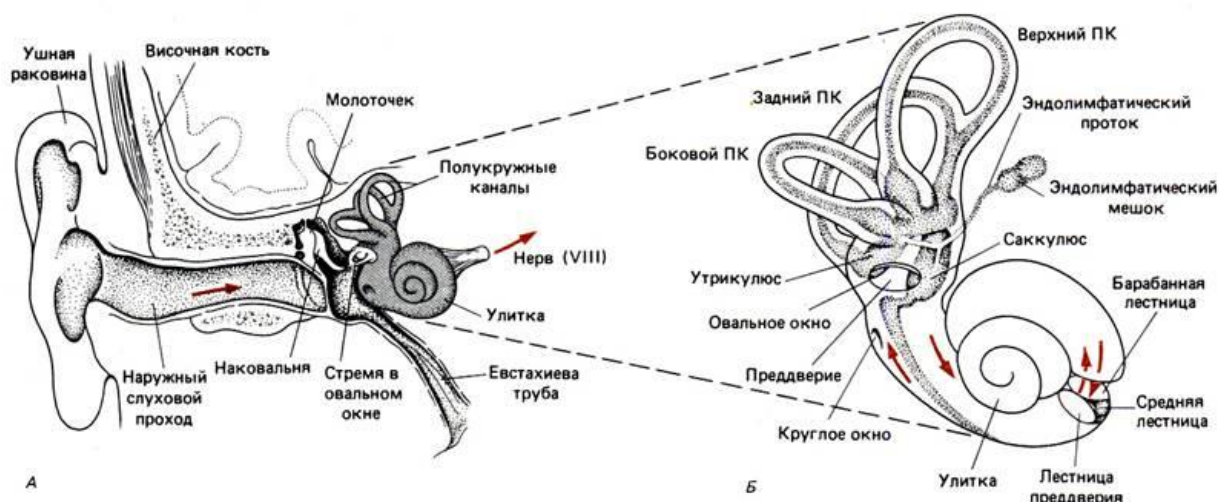
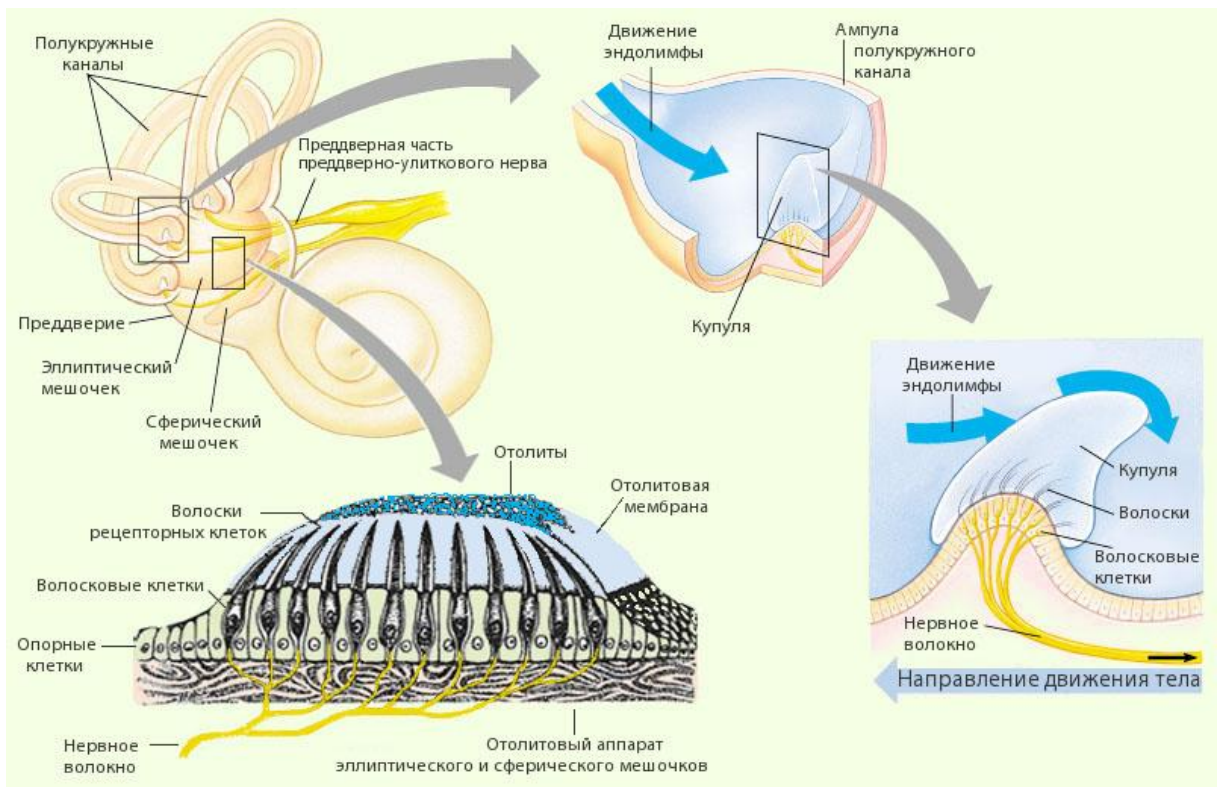


Рис. 32. Слуховая система человека (А), полукружные каналы и улитка (Б). Стремя удалено, чтобы было лучше видно овальное окно. Стрелками показаны пути распространения слуховых сигналов.

Вестибулярный аппарат включает в себя также два мешочка: сферический и эллиптический, или маточку. Первый из них лежит ближе к улитке, а второй – к полукружным каналам. В мешочках преддверия находится *отолитовый аппарат* – скопление рецепторных клеток (вторично-чувствующие механорецепторы) на возвышениях, или пятнах. Выступающая в полость мешочка часть рецепторной клетки оканчивается одним более длинным подвижным волоском и 60–80 склеенными неподвижными волосками. Эти волоски пронизывают желеобразную мембрану, содержащую кристаллики карбоната кальция – *отолиты*. Возбуждение волосковых клеток преддверия происходит вследствие скольжения отолитовой мембраны по волоскам, т. е. их сгибания (рис. 33).



Отолитовый аппарат преддверия воспринимает прямолинейное движение, ускорение или замедление, наклоны головы и тела в сторону, а также тряску и качку.

Раздражители рецепторов полукружных каналов - вращательные движения вокруг своей оси, их угловое ускорение или замедление.

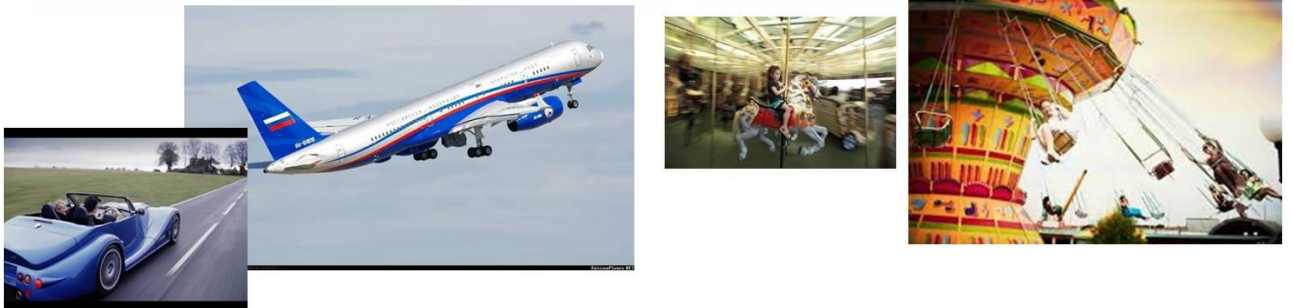


Рис. 33. Строение и функции отолитового аппарата и ампул полукружных каналов.

В перепончатых полукружных каналах, заполненных, как и весь лабиринт, плотной эндолимфой (ее вязкость в 2–3 раза больше, чем у воды), рецепторные волосковые клетки сконцентрированы только в ампулах в виде крист (рис. 33). Они также снабжены волосками. При движении эндолимфы во время угловых ускорений, когда волоски сгибаются в одну сторону, волосковые клетки возбуждаются, а при противоположно направленном

движении – тормозятся. Это связано с тем, что механическое управление ионными каналами мембраны волоска с помощью микрофиламентов, зависит от направления сгиба волоска: отклонение в одну сторону приводит к открыванию каналов и деполяризации волосковой клетки, а отклонение в противоположном направлении вызывает закрытие каналов и гиперполяризацию рецептора. В волосковых клетках преддверия и ампулы при их сгибании генерируется рецепторный потенциал, который усиливает выделение ацетилхолина и через синапсы активирует окончания волокон вестибулярного нерва.

Волокна вестибулярного нерва (отростки биполярных нейронов) направляются в продолговатый мозг. Импульсы, приходящие по этим волокнам, активируют нейроны бульбарного вестибулярного комплекса, в состав которого входят ядра: преддверное верхнее, или Бехтерева, преддверное латеральное, или Дейтерса, Швальбе и др. Отсюда сигналы направляются во многие отделы ЦНС: спинной мозг, мозжечок, глазодвигательные ядра, кору большого мозга, ретикулярную формацию и ганглии автономной нервной системы.

Электрические явления в вестибулярной системе. Даже в полном покое в вестибулярном нерве регистрируется спонтанная импульсация. Частота разрядов в нерве повышается при поворотах головы в одну сторону и тормозится при поворотах в другую (детекция направления движения). Реже частота разрядов повышается или, наоборот, тормозится при любом движении. У две трети волокон обнаруживают эффект адаптации (уменьшение частоты разрядов) во время длящегося действия углового ускорения. Нейроны вестибулярных ядер обладают способностью реагировать и на изменение положения конечностей, повороты тела, сигналы от внутренних органов, т. е. осуществлять синтез информации, поступающей из разных источников.

Комплексные рефлексы, связанные с вестибулярной стимуляцией. Нейроны вестибулярных ядер обеспечивают контроль и управление раз-

личными двигательными реакциями (рис. 34). Важнейшими из этих реакций являются вестибулоспинальные, вестибуловегетативные и вестибуло-глазодвигательные. Вестибулоспинальные влияния через вестибуло-, ретикуло- и рубро-спинальные тракты изменяют импульсацию нейронов сегментарных уровней спинного мозга. Так осуществляется динамическое перераспределение тонуса скелетных мышц и включаются рефлекторные реакции, необходимые для сохранения равновесия. Мозжечок при этом ответствен за фазический характер этих реакций: после его удаления вестибулоспинальные влияния становятся по преимуществу тоническими. Во время произвольных движений вестибулярные влияния на спинной мозг ослабляются.

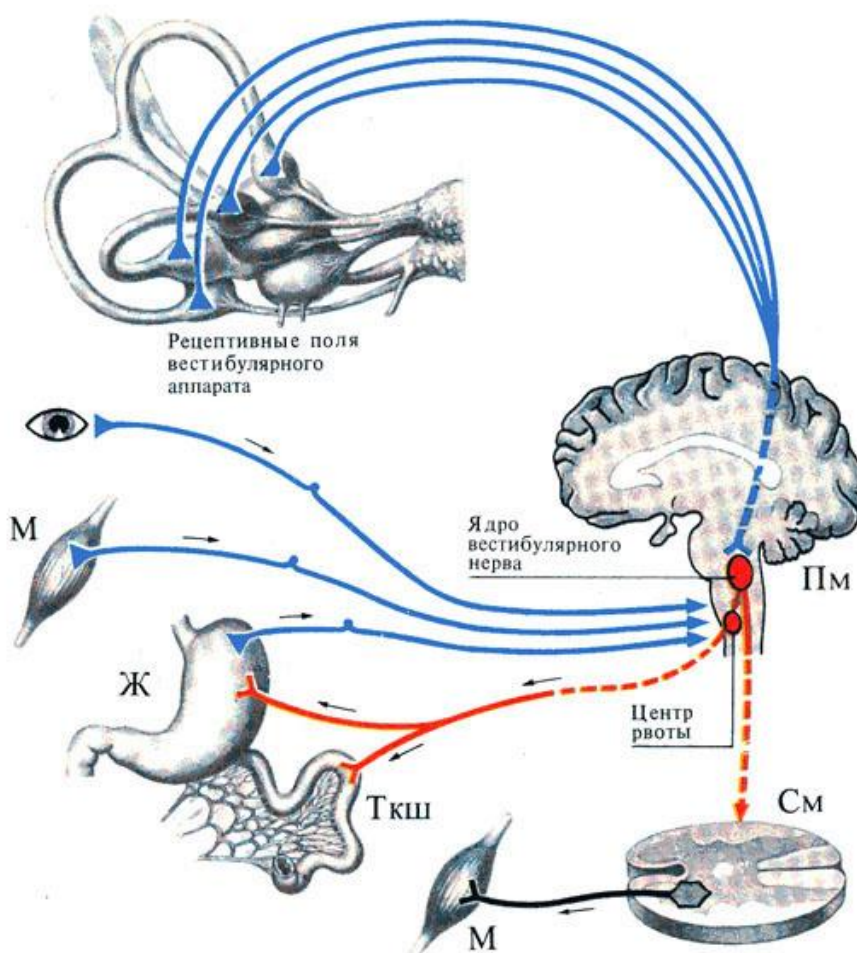


Рис. 34. Афферентные и эфферентные связи вестибулярного аппарата.

В вестибуловегетативные реакции вовлекаются сердечно-сосудистая система, пищеварительный тракт и другие внутренние органы. При сильных и длительных нагрузках на вестибулярный аппарат возникает патологический симптомокомплекс, названный болезнью движения, например морская болезнь. Она проявляется изменением сердечного ритма (учащение, а затем замедление), сужением, а затем расширением сосудов, усилением сокращений желудка, головокружением, тошнотой и рвотой. Повышенная склонность к болезни движения может быть уменьшена специальной тренировкой (вращение, качели) и применением ряда лекарственных средств.

Вестибулоглазодвигательные рефлексы (глазной нистагм) состоят в медленном движении глаз в противоположную вращению сторону, сменяющемся скачком глаз обратно. Само возникновение и характеристика вращательного глазного нистагма – важные показатели состояния вестибулярной системы; они широко используются в морской, авиационной и космической медицине, а также в эксперименте и клинике.

Основные афферентные пути и проекции вестибулярных сигналов.

Есть два основных пути поступления вестибулярных сигналов в кору большого мозга: прямой – через дорсомедиальную часть вентрального постлатерального ядра и не прямой – вестибуло-церебеллоталамический путь через медиальную часть вентролатерального ядра. В коре большого мозга основные афферентные проекции вестибулярного аппарата локализованы в задней части постцентральной извилины. В моторной зоне коры спереди от нижней части центральной борозды обнаружена вторая вестибулярная зона.

Функции вестибулярной системы. Вестибулярная система помогает организму ориентироваться в пространстве при активном и пассивном движении. При пассивном движении корковые отделы системы запоминают направление движения, повороты и пройденное расстояние. Следует подчеркнуть, что в нормальных условиях пространственная ориентировка

обеспечивается совместной деятельностью зрительной и вестибулярной систем. Чувствительность вестибулярной системы здорового человека очень высока: отолитовый аппарат позволяет воспринять ускорение прямолинейного движения, равное всего 2 см/с^2 . Порог различения наклона головы в сторону – всего около 1° , а вперед и назад – $1,5\text{--}2^\circ$. Рецепторная система полукружных каналов позволяет человеку замечать ускорения вращения $2\text{--}3 \text{ }^\circ/\text{с}^2$ (рис. 33).

2.8. Обонятельная система

Рецепторы обонятельной системы расположены в области верхних носовых ходов. Обонятельный эпителий находится в стороне от главного дыхательного пути, он имеет толщину $100\text{--}150 \text{ мкм}$ и содержит рецепторные клетки диаметром $5\text{--}10 \text{ мкм}$, расположенные между опорными клетками. Общее число обонятельных рецепторов у человека около 10 млн. На поверхности каждой обонятельной клетки имеется сферическое утолщение – обонятельная булава, из которой выступает по $6\text{--}12$ тончайших ($0,3 \text{ мкм}$) ресничек длиной до 10 мкм . Обонятельные реснички погружены в жидкую среду, вырабатываемую обонятельными (боуменовы) железами. Наличие ресничек в десятки раз увеличивает площадь контакта рецептора с молекулами пахучих веществ (рис. 35).

Обонятельная рецепторная клетка – биполярная; на апикальном полюсе ее находятся реснички, а от базальной части отходит безмиелиновый аксон. Аксоны рецепторов образуют обонятельный нерв, который пронизывает основание черепа и вступает в обонятельную луковицу. Подобно вкусовым клеткам и наружным сегментам фоторецепторов, обонятельные клетки постоянно обновляются, продолжительность их жизни около 2 мес.

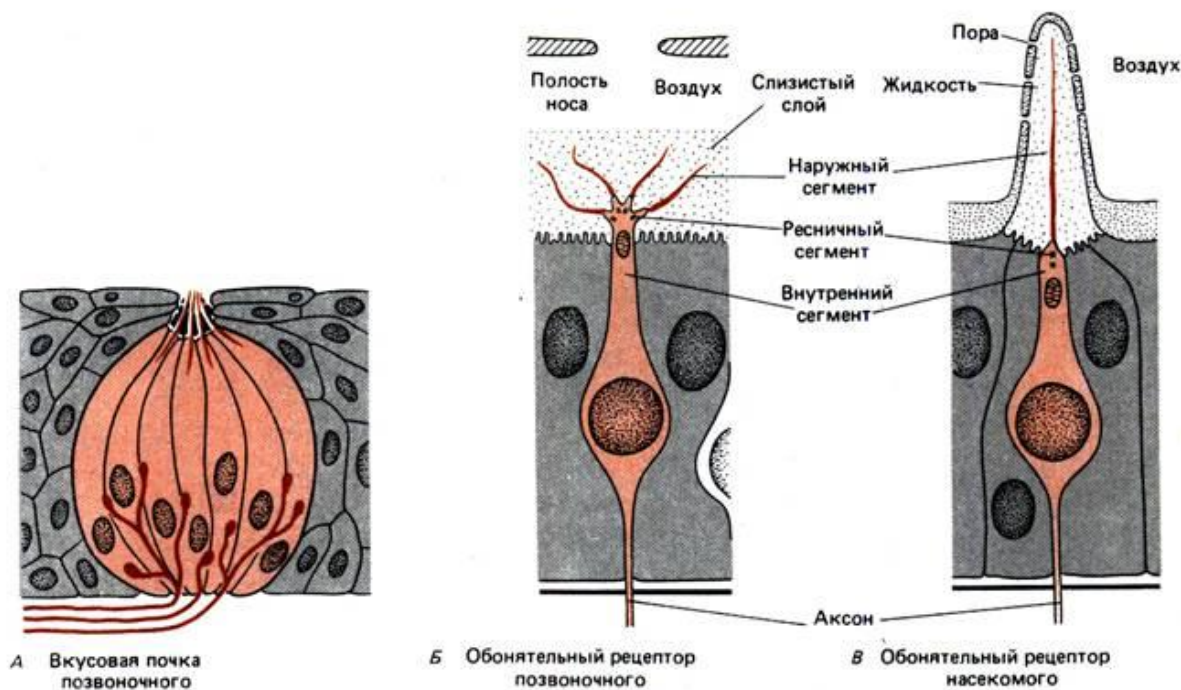


Рис. 35. Три типа хеморецепторов. А – вкусовая почка языка позвоночного со вторичными аксонами, иннервирующими первичные рецепторные клетки. Обонятельные рецепторы позвоночных (Б) и насекомых (В) посылают первичные афференты в центральную нервную систему. Тонкие отростки рецепторов всех трех типов находятся в слое слизи.

Молекулы пахучих веществ попадают в слизь, вырабатываемую обонятельными железами, с постоянным током воздуха или из ротовой полости во время еды. Принюхивание ускоряет приток пахучих веществ к слизи. В слизи молекулы пахучих веществ на короткое время связываются с обонятельными нерцепторными белками. Некоторые молекулы достигают ресничек обонятельного рецептора и взаимодействуют с находящимся в них обонятельным рецепторным белком. В свою очередь обонятельный белок активирует, как и в случае фоторецепции, ГТФ-связывающий белок (G-белок), а тот – фермент аденилатциклазу, синтезирующую цАМФ. Повышение в цитоплазме концентрации цАМФ вызывает открывание в плазматической мембране рецепторной клетки натриевых каналов и как следствие – генерацию деполяризационного рецепторного потенциала. Это

приводит к импульсному разряду в аксоне рецептора (волокно обонятельного нерва).

Обонятельные клетки способны реагировать на миллионы различных пространственных конфигураций молекул пахучих веществ. Между тем каждая рецепторная клетка способна ответить физиологическим возбуждением на характерный для нее, хотя и широкий, спектр пахучих веществ. Существенно, что эти спектры у разных клеток сходны. Вследствие этого более чем 50 % пахучих веществ оказываются общими для любых двух обонятельных клеток.

Раньше считали, что низкая избирательность отдельного рецептора объясняется наличием в нем множества типов обонятельных рецепторных белков, однако теперь выяснено, что каждая обонятельная клетка имеет только один тип мембранного рецепторного белка. Сам же этот белок способен связывать множество пахучих молекул различной пространственной конфигурации. Правило «одна обонятельная клетка – один обонятельный рецепторный белок» значительно упрощает передачу и обработку информации о запахах в обонятельной луковице – первом нервном центре переключения и обработки хемосенсорной информации в мозге.

Наличие всего одного обонятельного белка в каждом рецепторе обусловлено не только тем, что каждая обонятельная клетка экспрессирует только один из сотен генов обонятельных белков, но и тем, что в пределах данного гена экспрессируется только одна из двух аллелей – материнский или отцовский. Вероятно, что генетически обусловленные индивидуальные различия в порогах восприятия определенных запахов связаны с функциональными отличиями в механизмах экспрессии гена обонятельного рецепторного белка.

Кодирование обонятельной информации. Как показывают исследования с помощью микроэлектродов, одиночные рецепторы отвечают увеличением частоты импульсации, которое зависит от качества и интенсивности стимула. Каждый обонятельный рецептор отвечает не на один, а на

многие пахучие вещества, отдавая «предпочтение» некоторым из них. Считают, что на этих свойствах рецепторов, различающихся по своей настройке на разные группы веществ, может быть основано кодирование запахов и их опознание в центрах обонятельной сенсорной системы. При электрофизиологических исследованиях и при оптической регистрации активности обонятельной луковицы выявлено, что ее электрический ответ на действие запаха зависит от пахучего вещества: при разных запахах меняется пространственная мозаика возбужденных и заторможенных участков луковицы. Предполагают, что это может служить способом кодирования обонятельной информации.

Центральные проекции обонятельной системы. Особенность обонятельной системы состоит, в частности, в том, что ее афферентные волокна не переключаются в таламусе и не переходят на противоположную сторону мозга. Выходящий из луковицы обонятельный тракт состоит из нескольких пучков, которые направляются в разные отделы переднего мозга (рис. 36): переднее обонятельное ядро, обонятельный бугорок, препириформную кору, периамигдаллярную кору и часть ядер миндалевидного комплекса. Связь обонятельной луковицы с гиппокампом, пириформной корой и другими отделами обонятельного мозга осуществляется через несколько переключений. Показано, что наличие значительного числа центров обонятельного мозга не является необходимым для опознания запахов, поэтому большинство нервных центров, в которые проецируется обонятельный тракт, можно рассматривать как ассоциативные центры, обеспечивающие связь обонятельной сенсорной системы с другими сенсорными системами и организацию на этой основе ряда сложных форм поведения – пищевой, оборонительной, половой и др.

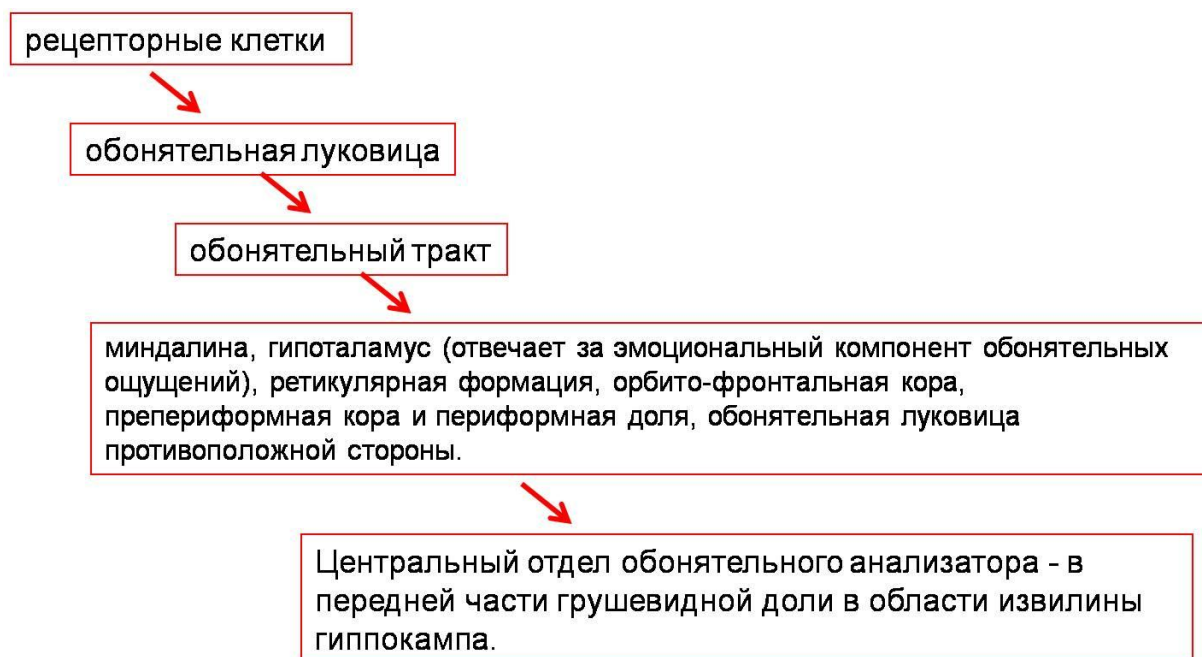


Рис. 36. Проводящие пути и центры обонятельного анализатора.

Чувствительность обонятельной системы человека чрезвычайно велика: один обонятельный рецептор может быть возбужден одной молекулой пахучего вещества, а возбуждение небольшого числа рецепторов приводит к возникновению ощущения. В то же время изменение интенсивности действия веществ (порог различения) оценивается людьми довольно грубо (наименьшее воспринимаемое различие в силе запаха составляет 30–60 % от его исходной концентрации). У собак эти показатели в 3–6 раз выше. Адаптация в обонятельной системе происходит сравнительно медленно (десятки секунд или минуты) и зависит от скорости потока воздуха над обонятельным эпителием и от концентрации пахучего вещества.

2.9. Вкусовая система

Вкус, как и обоняние, основан на хеморецепции. Вкусовые рецепторы несут информацию о характере и концентрации веществ, поступающих в рот. Их возбуждение запускает сложную цепь реакций разных отделов моз-

га, приводящих к различной работе органов пищеварения или к удалению вредных для организма веществ, попавших в рот с пищей.

Рецепторы вкуса (вкусовые почки) расположены на языке, задней стенке глотки, мягком небе, миндалинах и надгортаннике. Больше всего их на кончике, краях и задней части языка (рис. 37). Каждая из примерно 10 000 вкусовых почек человека состоит из нескольких (2–6) рецепторных клеток и, кроме того, из опорных клеток (рис. 35). Вкусовая почка имеет колбовидную форму, у человека ее длина и ширина около 70 мкм. Вкусовая почка не достигает поверхности слизистой оболочки языка и соединена с полостью рта через вкусовую пору.



Рис. 37. Вкусовые зоны языка.

Вкусовые клетки – наиболее коротко живущие эпителиальные клетки организма: в среднем через каждые 250 ч старая клетка сменяется молодой, движущейся к центру вкусовой почки от ее периферии. Каждая из рецепторных вкусовых клеток длиной 10–20 мкм и шириной 3–4 мкм имеет на конце, обращенном в просвет поры, 30–40 тончайших микроворсинок тол-

щиной 0,1–0,2 мкм и длиной 1–2 мкм. Считается, что они играют важную роль в возбуждении рецепторной клетки, воспринимая те или иные химические вещества, адсорбированные в канале почки. В области микроворсинок расположены активные центры – стереоспецифические участки рецептора, избирательно воспринимающие разные адсорбированные вещества.

Электрические потенциалы вкусовой системы. В опытах с введением микроэлектрода внутрь вкусовой почки животных показано, что суммарный потенциал рецепторных клеток изменяется при раздражении языка разными веществами (сахар, соль, кислота). Этот потенциал развивается довольно медленно: максимум его достигается к 10–15-й секунде после воздействия, хотя электрическая активность в волокнах вкусового нерва начинается значительно раньше.

Проводящие пути и центры вкуса. Проводниками всех видов вкусовой чувствительности служат барабанная струна и языкоглоточный нерв, ядра которых в продолговатом мозге содержат первые нейроны вкусовой системы (рис. 38). Многие из волокон, идущих от вкусовых рецепторов, отличаются определенной специфичностью, так как отвечают учащением импульсных разрядов лишь на действие соли, кислоты и хинина. Другие волокна реагируют на сахар. Наиболее убедительной считается гипотеза, согласно которой информация о 4-ех основных вкусовых ощущениях: горьком, сладком, кислом и соленом кодируется не импульсацией в одиночных волокнах, а разным распределением частоты разрядов в большой группе волокон, по-разному возбуждаемых вкусовым веществом.

Вкусовые афферентные сигналы поступают в ядро одиночного пучка ствола мозга. От него аксоны вторых нейронов восходят в составе медиальной петли до дугообразного ядра таламуса, где расположены третьи нейроны, аксоны которых направляются в корковый центр вкуса.

Вкусовые ощущения и восприятие. У разных людей абсолютные пороги вкусовой чувствительности к разным веществам существенно отличаются вплоть до «вкусовой слепоты» к отдельным агентам (например, к

креатину). Абсолютные пороги вкусовой чувствительности во многом зависят от состояния организма (они изменяются в случае голодания, беременности и др.). При измерении абсолютной вкусовой чувствительности возможны две ее оценки: возникновение неопределенного вкусового ощущения (отличающегося от вкуса дистиллированной воды) и осознанное опознание определенного вкуса. Порог восприятия, как и в других сенсорных системах, выше порога ощущения.

В диапазоне средних концентраций веществ пороги различения минимальны, но при переходе к большим концентрациям резко повышаются. 20 % раствор сахара воспринимается как максимально сладкий, 10 % раствор натрия хлорида – как максимально соленый, 0,2 % раствор соляной кислоты – как максимально кислый, а 0,1 % раствор хинина сульфата – как максимально горький. Пороговый контраст (dI/I) для разных веществ значительно колеблется.

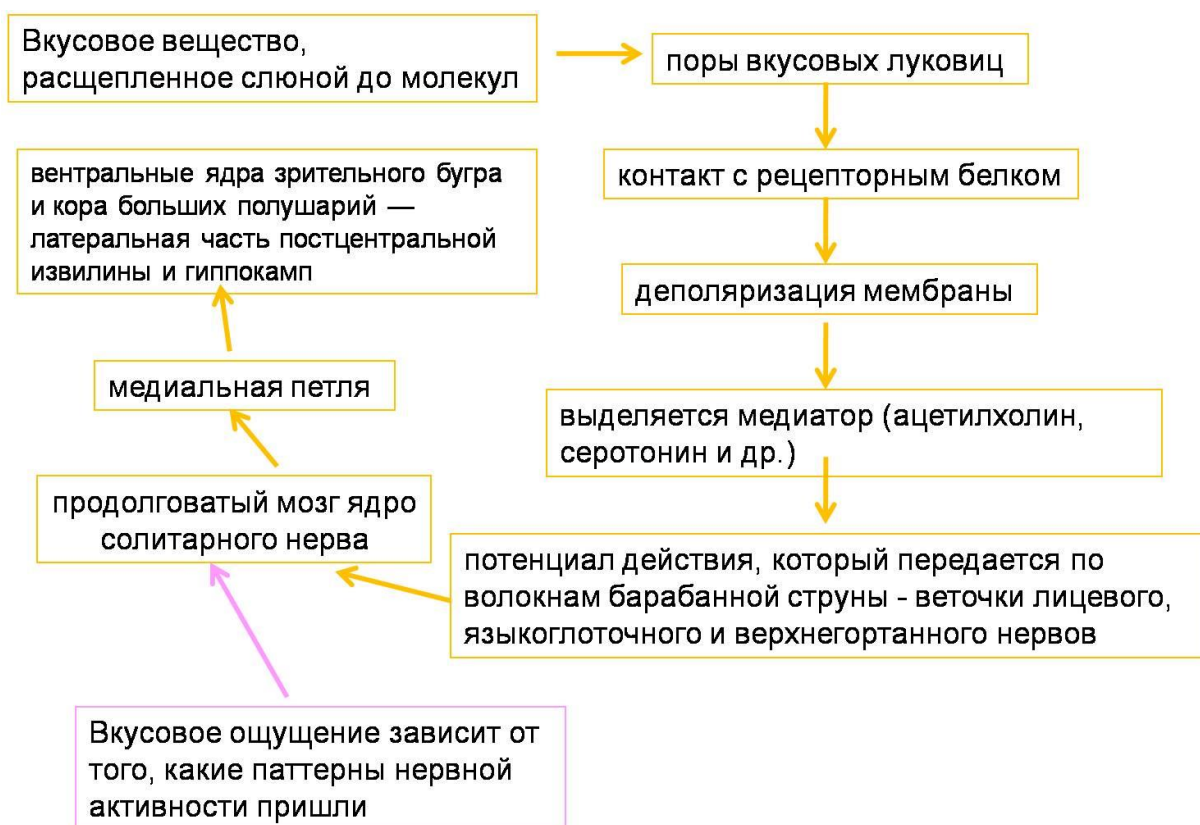


Рис. 38. Механизм вкусовой рецепции.

Вкусовая адаптация. При длительном действии вкусового вещества наблюдается адаптация к нему (снижается интенсивность вкусового ощущения). Продолжительность адаптации пропорциональна концентрации раствора. Адаптация к сладкому и соленому развивается быстрее, чем к горькому и кислому. Обнаружена и перекрестная адаптация, т. е. изменение чувствительности к одному веществу при действии другого. Применение нескольких вкусовых раздражителей одновременно или последовательно дает эффекты вкусового контраста или смешения вкуса. Например, адаптация к горькому повышает чувствительность к кислому и соленому, а адаптация к сладкому обостряет восприятие всех других вкусовых стимулов. При смешении нескольких веществ может возникнуть новое вкусовое ощущение, отличающееся от вкуса составляющих смесь компонентов.

3. ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ

3.1. Аккомодация глаза

Аккомодация глаза - способность к ясному видению разноудаленных предметов. В основе аккомодации лежит способность глаза изменять преломляющую силу за счет изменения кривизны хрусталика. Для ясного видения предмета лучи каждой его точки должны быть сфокусированы на сетчатке. Если смотреть вдаль, то близкие предметы видны неясно, так как лучи от ближних точек фокусируются за сетчаткой. Одновременно одинаково ясно видеть разноудаленные от глаза предметы невозможно.

Ход работы:

1. Определите дальнюю точку аккомодации (ДТА) для каждого глаза: ладонью закройте один глаз; установите текст (любой) на расстоянии 1,5 м и медленно приближайте его к глазам испытуемого, измерьте расстояние, на котором текст хорошо читается. ДТА определите для каждого глаза отдельно. В норме ДТА составляет 1,0 м и более.

2. Определите ближайшую точку аккомодации (БТА) для каждого глаза. При оценке БТА текст медленно приближают к глазам до момента, когда он начинает расплываться. В норме БТА составляет 8–12 см. С возрастом БТА отдаляется от глаза.

3. Рассчитайте показатель области аккомодации (Обл.Ак.), пользуясь формулой:

$$\text{Обл. Ак.} = \text{ДТА} - \text{БТА}.$$

4. Определите, в каком диапазоне меняется преломляющая сила хрусталика. Для этого необходимо ДТА и БТА выразить в диоптриях. Нужно 1 м разделить на значение БТА или ДТА, выраженное в метрах. Например, если БТА = 10 см (т.е. 0,1 м), то $1,0 \text{ м} : 0,1 \text{ м} = 10 \text{ дптр}$.

В диоптриях выражается и ДТА. Разница между ними определяется как объем аккомодации, который отражает способность хрусталика изменять свою преломляющую силу. Объем аккомодации можно вычислить по формуле:

$$\text{Объем Ак.} = \text{ДТА} - \text{БТА}.$$

3.2. Слепое пятно (опыт Мариотта)

Место выхода зрительного нерва из глазного яблока – диск зрительного нерва – называют **слепым пятном**. При попадании изображения в область слепого пятна оно становится невидимым.

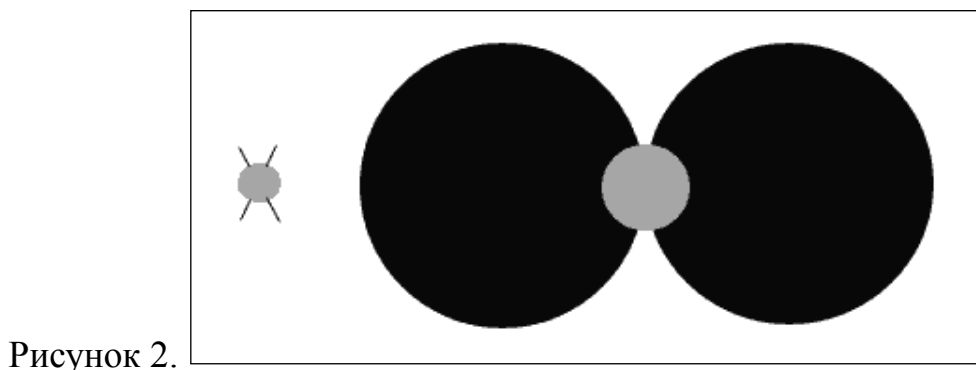
Ход работы:

1. Возьмите в руки рисунок 1 и, закрыв левый глаз ладонью, смотрите правым глазом на крест с расстояния вытянутой руки, медленно приближая рисунок к глазу. На расстоянии примерно 15–25 см от глаза черный круг исчезнет.



Объясните, почему найденный участок сетчатки не реагирует на действие светового раздражителя.

2. Держите рисунок 2 на расстоянии 30 см от правого глаза, закрыв левый, и смотрите на крестик, расположенный слева на рисунке. Медленно приближайте рисунок к глазу, не прекращая смотреть на крестик. Наступит момент, когда серый круг справа совсем исчезнет, а обе черные окружности будут хорошо видны.



3.3. Освоение упражнений для профилактики зрительного утомления

Гимнастика для глаз (проводится стоя)

1. Посмотреть вправо – влево, активно поворачивая голову, туловище и глаза. Повторить 5–6 раз.
2. Посмотреть вверх – вниз, активно поднимая и опуская голову, следить за сохранением равновесия. Повторить 5–6 раз.
3. Произвести вращение глазами, головой, по часовой стрелке (5–6 раз) и против часовой стрелки (5–6 раз).

Упражнения для снятия зрительного утомления (при необходимости выполняются сидя)

1. Крепко зажмурить глаза на 3–5 секунд. Затем открыть глаза на 3–5 секунд. Повторить 6–8 раз. Укрепляет мышцы век, способствует улучшению кровообращения и расслаблению мышц глаз.
2. Быстро моргать в течение 1–2 минут. Способствует улучшению кровообращения.
3. Посмотреть на кончик собственного носа в течение 2–3 с, затем по-

смотреть вдаль 3–4 секунды. Повторить 6–8 раз. Другой вариант: смотреть на кончик собственного пальца, находящегося на расстоянии 30 см от глаз, или метку на стекле и переводить взгляд вдаль. Тренируются аккомодационные мышцы, улучшается кровообращение.

4. Движение глазами вправо – влево (6–8 раз), вверх – вниз (6–8 раз), вращение глазами по часовой стрелке (6–8 раз) и против часовой стрелки (6–8 раз). Помогает снять утомление глазных мышц, улучшает кровообращение.

5. Соединить пальцы рук в центре лба и ладонями накрыть глазные впадины, полностью преграждая доступ света, но при этом ладонями не прижимать глазные яблоки (дать возможность свободно двигать веками). Проведение процедуры в течение 2 мин позволяет почти полностью восстановить свойства «утомленной» сетчатки.

3.4. Обманы зрения

Поместите один глаз (закрыв другой) приблизительно в той точке, где пересекаются продолжения этих линий. Вы увидите ряд булавок, как будто воткнутых в бумагу. При легком перемещении рисунка из стороны в сторону булавки кажутся качающимися.

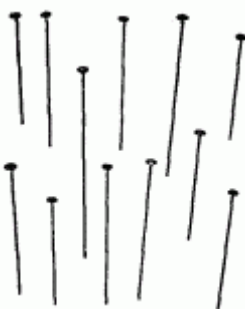


Рис. 39. Булавки в бумаге.

Эта иллюзия объясняется законами перспективы: линии начерчены так, как должны были бы проектироваться на бумагу отвесно торчащие воткнутые булавки, когда на них смотрят описанным выше образом.

Особенно эффектно иллюзии рисунках 40 и 41 с линиями на сетчатом фоне: глаз отказывается верить, что буквы на рис. 40 поставлены прямо. Еще труднее поверить тому, что на рис. 41 перед нами не спираль.



Рис. 40. Буквы поставлены прямо!

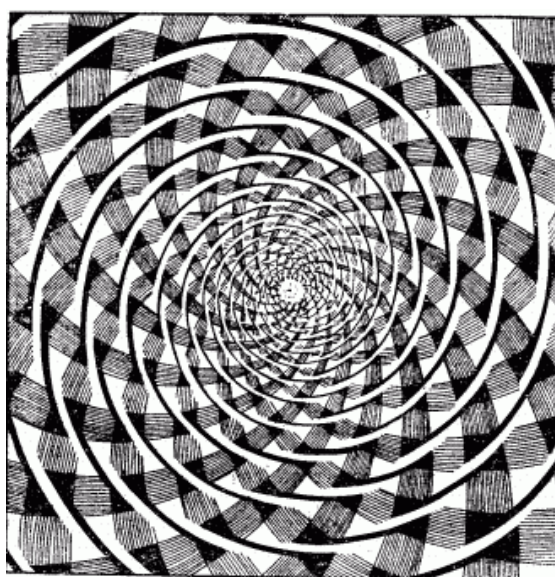


Рис. 41. Кривые линии этой фигуры кажутся спиралью; между тем это окружности, в чем легко убедиться, проследив по ним карандашом.

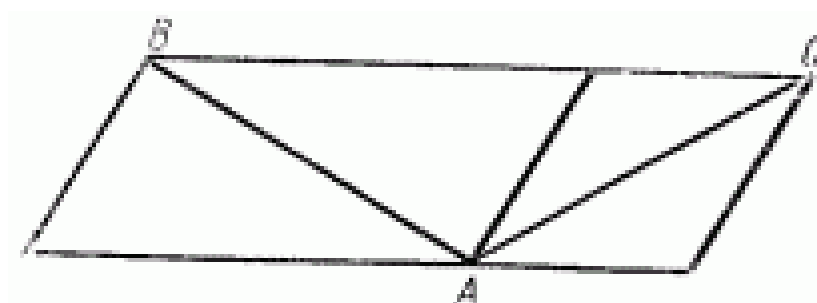


Рис. 42. Расстояния АВ и АС равны, хотя первое кажется больше.



Рис. 43. Косая линия, пересекающая полосы, кажется изломанной.



Рис. 44. Белые и черные квадраты равны, так же как и круги.

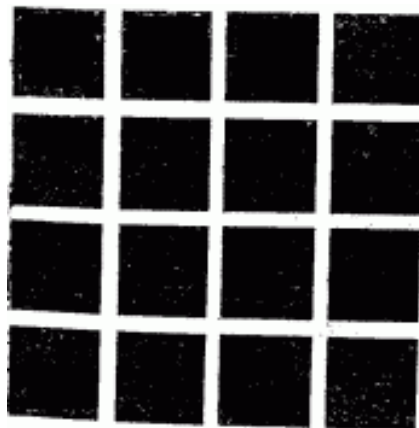


Рис. 45. На пересечении белых полос этой фигуры появляются и исчезают, словно вспыхивая, сероватые квадратные пятнышки.

Но полосы совершенно белые по всей длине, в чем легко убедиться, закрыв бумагой прилегающие ряды черных квадратов. Это - следствие контрастов.

3.5. Объемное зрение

Сверните в тонкую трубочку лист бумаги (из тетради) и посмотрите в нее правым глазом на свою руку. Левый глаз тоже должен оставаться открытым! Подождите несколько секунд...



Через пару секунд вы увидите, что в вашей руке дырка!

В чем дело? Каждый глаз видит свою картинку, а мозг старательно совмещает их. Таким образом формируется объемное зрение, и мы можем различать на каком расстоянии от нас находятся разные предметы.

Ваш левый глаз видит окружающие руку предметы, правый - видит только маленький участок вашей руки, а мозг сопоставляет эти картинки. Вот и дырка в руке!

3.6. Определение пространственного порога тактильной чувствительности

В коже человека находятся рецепторы тактильной, болевой и температурной чувствительности. Тактильные рецепторы располагаются на поверхности тела неравномерно – больше всего их на кончиках пальцев, на ладонях, кончике языка, меньше всего на спине.

Цель работы: освоить методику и провести измерение пространственного порога тактильной чувствительности.

На всей поверхности тела человека в коже заложены рецепторные образования тепловой, болевой и тактильной чувствительности. Способность различать два стимула, нанесенных на кожу одновременно или последовательно, не равномерна и соответствует плотности распределения осязательных точек. Пространственным порогом тактильной чувствительности считается минимальное расстояние между ножками эстеziометра (циркуля Вебера), при котором различаются два прикосновения.

Для работы необходимы: эстеziометр (циркуль с закругленными кончиками).

Ход работы: Испытуемого, сидящего на стуле, просят закрыть глаза. Эстеziометром (циркулем) с максимально сведенными ножками (расстояние между ножками 1 мм) прикасаются к различным участкам кожи (кончики пальцев рук, ладони, шея, спина, нос). При этом следят за тем, чтобы обе ножки прибора прикасались к коже одновременно и с одинаковым давлением. Затем постепенно раздвигают ножки эстеziометра (прибавляя каждый раз по 1 мм) и продолжают прикосновение к участкам кожи испытуемого в заранее избранной последовательности. Отмечают, при каком расстоянии между ножками и на каком участке кожи испытуемый впервые различает двойное прикосновение. Таким образом устанавливают пространственный порог тактильной чувствительности и, определив его в различных участках кожи, заносят полученные данные в табл. 1.

Таблица 1.

Пространственный порог тактильной чувствительности различных участков кожи

Участок кожи	Пространственный порог чувствительности (расстояние между ножками эстеziометра), мм
Пальцы рук	
Ладони	
Шея	
Спина (плечо)	
Нос	

В завершении делают вывод о плотности распределения тактильных рецепторов на различных участках тела человека.

3.7. Локализация тепловых и холодových рецепторов (термоэстезиометрия)

Цель работы: освоить методику исследования температурной чувствительности (термоэстезиометрия) и определить плотность тепловых и холодových рецепторов на различных участках кожи человека.

У человека и других млекопитающих установлено существование терморепцепторов. Для них характерна постоянная пульсация при постоянных температурах кожи с частотой, пропорциональной ее температуре. Терморепцепторы делятся на воспринимающие холод (холодových) и воспринимающие тепло (тепловых). Индивидуальные максимумы активности одиночных холодových рецепторов лежат между 17 и 36 °С, тепловых – между 41 и 47 °С. Холодových рецепторы располагаются в поверхностных слоях кожи (на глубине 0,16 мм), общее их число достигает 250 000. Тепловых рецепторов значительно меньше – около 30 000. Они располагаются в более глубоких слоях кожи (в среднем на глубине 0,3 мм). Распределение рецепторов в коже крайне неравномерно: больше всего их на конечностях, наименьшее количество – на лице.

Для работы необходимы: термоэстезиометр – небольшой полый конус из металла с высокой теплопроводностью (медь). В вершину конуса впаян медный стержень. Бумажный трафарет с квадратным отверстием площадью 1 см², горячая вода, лед.

Ход работы: для определения плотности холодových точек термоэстезиометр заполняют льдом. Металлическим стержнем прикасаются к выбранному участку кожи площадью 1 см². Всего делают 50 касаний по всей

площади, начиная с левого верхнего угла и заканчивая правым нижним. При каждом прикосновении испытуемый сообщает о характере ощущения: прикосновение или холод. Подсчет тепловых точек производят аналогичным образом, заполнив термоэстезиометр водой, подогретой до 50–60 °С. Данные подсчета заносят в табл. 2.

Таблица 2.

Число холодových и тепловых точек на разных участках тела

Участок кожи	Холодовые рецепторы	Тепловые рецепторы
Пальцы рук		
Ладони		
Предплечье		
Спина (плечо)		
Лицо		

В завершении делают вывод о плотности распределения температурных рецепторов на различных участках тела человека.

3.8. Электроокулограмма

Одной из важнейших функций, присущей глазам, является то, что они могут «фиксироваться» или «сосредотачиваться» на конкретных объектах. Когда вы «останавливаетесь» на объекте, вы изменяете положение глаз таким образом, что его изображение проецируется на сетчатку в область наибольшей остроты, в центральной ямке. Мышечный контроль глаз помогает удерживать изображение в ямке, независимо от того, неподвижен ли объект или перемещается.

Есть два основных механизма, позволяющих фиксировать объекты в поле зрения без движений головы.

1. **Произвольный механизм фиксации** позволяет направлять зрительное внимание и закрепляться на выбранном объекте.

2. **Непроизвольный механизм фиксации** позволяет принудительно удерживать выбранный объект в поле зрения после того, как он был найден.

В случае произвольного типа движения глаз вы можете фиксировать взгляд на человеке, стоящем в другом углу переполненной комнаты. Произвольная фиксация требует сознательного усилия движения глаз. Этот механизм необходим для первичного выбора объектов (позволяет первично выбрать объекты) в поле зрения, и когда они уже выбраны, мозг «пассивно» начинает непроизвольную фиксацию.

Даже когда вы фиксируетесь на статическом объекте, ваши глаза не неподвижны, а непроизвольно двигаются, что, однако, мало выражено. Существует три типа непроизвольных движений: тремор, плавающее и резкое движения.

- *Тремор* – небольшое дрожание глаз сериями с частотой около 30–80 Гц (циклов/сек).
- *Плавающие движения* – непроизвольные движения, проводящие к небольшому смещению глаз. Даже если объект неподвижен, изображение смещается вдоль ямки.
- *Резкие движения* – если изображение смещается к краю ямки, третий непроизвольный механизм вызывает резкое перемещение глазного яблока таким образом, что изображение вновь проецируется в ямке.

Плавающее и резкое движения имеют разные (противоположные) направления. Если происходит плавное движение влево, то резкое движение будет вправо, но оно может не быть на 180° противоположно плавному движению.

Когда вы хотите следовать взглядом за движущимся объектом, вы используете большие медленные движения или **движения слежения**, которые являются непроизвольными.

Другие типы движений используются, когда вы читаете или когда объекты проносятся мимо вас, например, когда вы смотрите из окна едущего

поезда. В большей степени, чем движения слежения, чтение обычно включает большие произвольные движения, известные как **саккады** (быстрое скачкообразное движение глаз), или фиксирование на серии точек в быстрой последовательности. При этом взгляд прыгает от точки к точке со скоростью около 3 скачков в секунду. В течение скачков, или саккад, мозг подавляет воспринимаемые изображения, таким образом вы "не видите" промежуточных изображений между точками фиксации.

Обычно глаз затрачивает около 10 % времени на перемещение с одной точки фиксации на другую, тогда как остальные 90 % времени затрачиваются на фиксацию на словах, но эти показатели сильно варьируются.

Движения глаз могут быть зарегистрированы как **электроокулограмма** – кривая, отражающая изменения биопотенциалов глаза при его движениях. Как электрический прибор глаз является сферической «батареей» с положительным полюсом впереди в роговице и отрицательным полюсом позади в сетчатке глазного яблока. Напряжение между передней и задней стенкой глазного яблока около 0,4–1,0 мВ. Помещая электроды с каждой стороны глаза, можно измерить движение глаза до $\pm 70^\circ$, если 0° – прямо перед собой, а $\pm 90^\circ$ – сбоку и вертикально от глаза. Электроды измеряют изменение потенциала при смещении роговицы ближе или дальше от записывающих электродов. Когда глаз смотрит прямо вперед, расстояние до электродов одинаково и сигнала не будет (по существу ноль). Когда наружная оболочка глазного яблока, роговица, ближе к положительному электроду, регистрируется положительная разность потенциалов.

Цели работы:

- 1) сравнить движения глаз при фиксации на неподвижном и движущемся объектах;
- 2) измерить длительность саккад и фиксаций во время чтения;
- 3) *по желанию*: записать положения в пространстве движений глаз во время визуальной оценки материалов (предметов).

Оборудование и материалы: ВІОРАС набор электродных проводов (SS2L), количество – 2; ВІОРАС одноразовые виниловые электроды (EL503) – 6 электродов на человека; ВІОРАС электродный гель (GEL1) и губки абразивные, очищающее средство для кожи или спиртосодержащий препарат; персональный компьютер; программное обеспечение Віорас Student Lab версия 3.7 для PC; ВІОРАС основной блок MP35.

Ход работы

Когда вы приступите к разделам «Методика проведения эксперимента» (Установка, Калибровка и Регистрация) и «Анализ», вам могут понадобиться следующие инструменты и/или опции дисплея. На образце экрана (рис. 46) показаны три канала данных и четыре графы измерений каналов, но дисплей вашего экрана может изменяться в различных работах.

Метки и текст к ним отображается в верхней части окна данных, большинство из них автоматические.



Рис. 46. Образец экрана в программе Віорас Student Lab и необходимые опции

Включите компьютер, подключите наборы электродных проводов SS2L к каналу CH1 (горизонтальное отведение) и к каналу CH2 (вертикальное отведение) (рис. 47). Включите основной блок MP35.

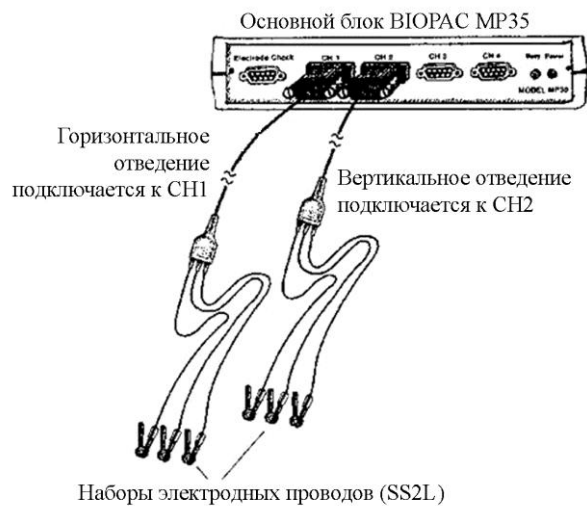


Рис. 47. Схема подключения электродных проводов к основному блоку BIOPAC MP35

Расположение электродов

Прикрепите один электрод над правым глазом и другой под ним так, чтобы оба находились на одной линии (рис. 48).

Прикрепите третий электрод справа от правого глаза и один слева от левого так, чтобы они находились на одной горизонтальной линии.

Два других электрода – это заземление, и их расположение на линии не является обязательным.

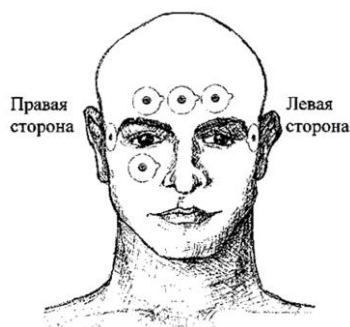


Рис. 48. Схема расположения электродов на лице испытуемого

Для наилучшего прилегания электродов, их следует разместить на коже как минимум за 5 минут до начала процедуры калибровки. Из-за близости расположения электродов к глазам будьте осторожны при использовании спиртосодержащих средств для очищения кожи.

Присоедините электродные провода (SS2L) для вертикального отведения (подключенные к каналу 2) к электродам, следуя схеме на рис. 49.



Рис. 49. Схема присоединения электродных проводов к электродам для вертикального отведения

Присоедините электродные провода (SS2L) для горизонтального отведения (подключенные к каналу 1) к электродам, следуя схеме на рис. 50. Рекомендуется, чтобы провода уходили за уши, как показано на рисунке, это обеспечит нормальное натяжение проводов.



Рис. 50. Схема присоединения электродных проводов к электродам для горизонтального отведения

Попросите испытуемого сесть и смотреть в центр экрана компьютера так, чтобы он мог видеть весь экран компьютера без поворота головы. Рекомендуется положить голову на подголовник для минимизации движений. Соедините зажим электродного кабеля (место соединения кабеля с тремя

проводами разных цветов) с подходящим местом (например, с одеждой). Это ослабит его натяжение. Испытуемый не должен касаться никаких металлических предметов (кранов, труб и т. д.) и обязан снять любые браслеты (на руках и ногах).

Запишите расстояние от глаз до экрана компьютера, это значение понадобится в дальнейшем.

Запустите программу Biopac Student Lab, затем выберите работу L10-EOG-1 и введите имя вашего файла.

Калибровка

Процедура калибровки устанавливает внутренние параметры оборудования (коэффициент усиления, отклонение, масштабирование) и необходима для оптимального функционирования прибора.

Очень важно, чтобы испытуемый не двигал головой на протяжении всей процедуры калибровки.

Нажмите на **Calibrate**. При нажатии на кнопку ОК точка начнет круговое движение по экрану против часовой стрелки. Испытуемый должен следить за ней только глазами, не поворачивая голову. Процедура калибровки продлится 10 секунд и остановится автоматически. По окончании 10-секундной записи экран должен быть подобен рис. 51.

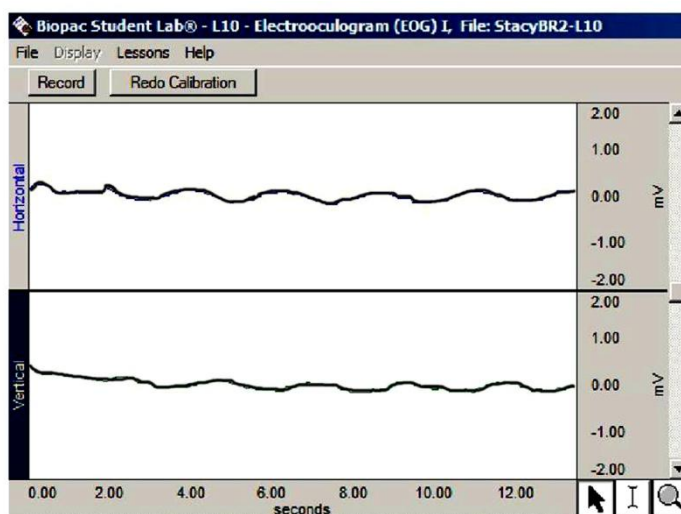


Рис. 51. Вид кривых после окончания процедуры калибровки

Должны быть колебания данных обоих каналов. Если испытуемый не следил за точкой или моргнул, тем самым вызвав сильные колебания данных или большие зубцы, или если электрод «отошел», вызвав сильные колебания базисной линии, тогда необходимо повторить калибровку, нажав на кнопку Redo Calibration и проделав вновь весь процесс.

Регистрация данных

Проверьте последнюю строку журнала и запомните количество времени, имеющегося в распоряжении для записи. Останавливайте каждый сегмент регистрации как можно скорее, чтобы избежать превышения отведенного времени (время – это память).

Рекомендации для получения оптимальных данных:

- 1) всегда следите за объектом только глазами, не двигая голову;
- 2) испытуемый должен сфокусироваться на одной точке объекта и сохранять фокус при слежении за ним;
- 3) испытуемый должен сидеть так, чтобы движения головы во время записи были минимизированы;
- 4) около испытуемого должно быть достаточно места для перемещения объекта на расстоянии около 25 см от его головы;
- 5) при перемещении объекта руководитель должен стараться не изменять расстояние от него до головы испытуемого;
- 6) во время записи испытуемый не должен моргать. Если это неизбежно, регистратор должен отмечать данные;
- 7) убедитесь, что электроды надежно закреплены и их ничто не тянет;
- 8) чем больше монитор, тем лучше результаты данных о слежении.

Во время регистрации испытуемый не должен смотреть на экран компьютера. Руководитель обязан держать ручку перед головой испытуемый на расстоянии около 25 см. Она должна находиться на уровне центра головы

испытуемого, так чтобы тот смотрел прямо вперед. Глаза испытуемого не должны двигаться вверх или вниз. В идеале они должны перемещаться только по горизонтали во время слежения за объектом.

Сегмент 1. Горизонтальное слежение

При нажатии на **Record** начнется запись и автоматически создастся метка добавления с текстом «Eyes tracking horizontally» («Горизонтальное слежение»).

Записывайте в течение 20 секунд. Испытуемый должен сфокусироваться на объекте и следить за ним, он должен постараться не моргать во время записи, хотя это может быть неизбежно.

Руководитель должен держать объект перед испытуемым на расстоянии 25 см в течение 5 секунд, затем переместить его по горизонтали $\pm 70^\circ$ влево от него, потом вправо и вернуть обратно в центр примерно за 3 секунды. Руководитель должен оглашать перемещения, чтобы регистратор знал, когда вставить метку (с помощью клавиши F9) и с каким текстом (направление). Метки и текст к ним могут быть вставлены и после регистрации данных.

Нажмите на **Suspend** (Приостановить). Запись должна приостановиться, давая вам время для просмотра данных. Если все выполнено верно, информация должна быть похожа на рис. 52.

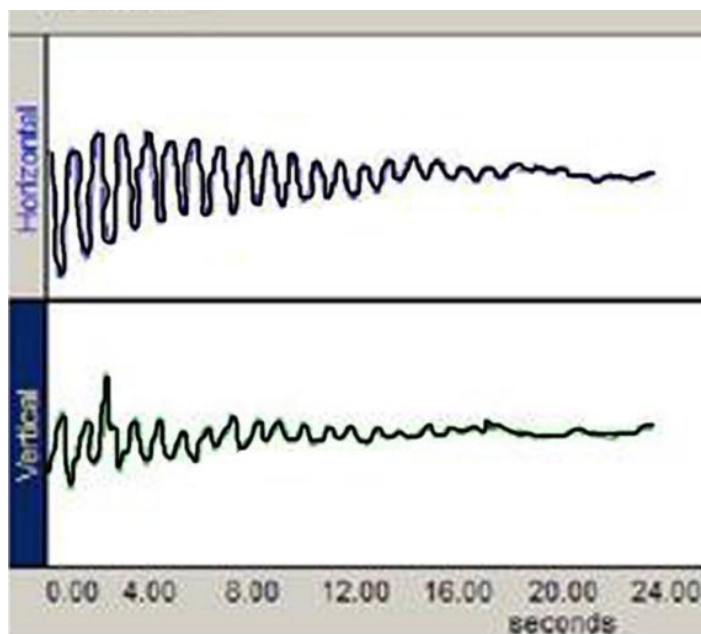


Рис. 52. Вид кривых после записи сегмента 1: горизонтальное отведение (СН 1) имеет большие колебания, а вертикальное (СН 2) – очень маленькие; кривая имеет положительное отклонение, когда испытуемый смотрел вправо и отрицательное – когда влево

Данные могут быть неверны, если:

- 1) каналы были подключены неправильно;
- 2) провода были прикреплены неверно (например, красный провод не был присоединен к правому виску испытуемого);
- 3) кнопка приостановки была нажата преждевременно;
- 4) электрод открепился и произошел большой сдвиг базовой линии;
- 5) испытуемый посмотрел в сторону или повернул голову.

Замечание: испытуемый мог моргнуть несколько раз (это может быть неизбежно и не требует повторной регистрации).

Если данные оказались неверными, нажмите на **Redo** (повторно выполнить), при этом зарегистрированные данные будут удалены.

Сегмент 2. Вертикальное слежение

Не исключено, что испытуемому будет необходимо моргнуть прежде, чем продолжить регистрацию данных. При этом он обязан не смотреть на экран компьютера.

Руководитель должен держать ручку перед головой испытуемого на расстоянии около 25 см. Ручка должна находиться на уровне центра головы испытуемого так, чтобы тот смотрел прямо вперед.

При нажатии на **Resume** (возобновить), запись продолжится и автоматически создастся метка добавления с текстом «Eyes tracking vertically» («Вертикальное слежение»).

Испытуемый должен следить за объектом только глазами (не поворачивая голову). Ему необходимо постараться не моргать во время записи. Руководитель должен держать объект перед испытуемым на расстоянии 25 см в течение 5 секунд, затем переместить его по вертикали (вверх и вниз) на угол поля зрения испытуемого. Чтобы вставить метку, нажмите F9.

Нажмите на **Suspend** (приостановить). Запись должна приостановиться, давая вам время для просмотра данных. Если все сделано верно, данные должны быть похожими на рис. 53.

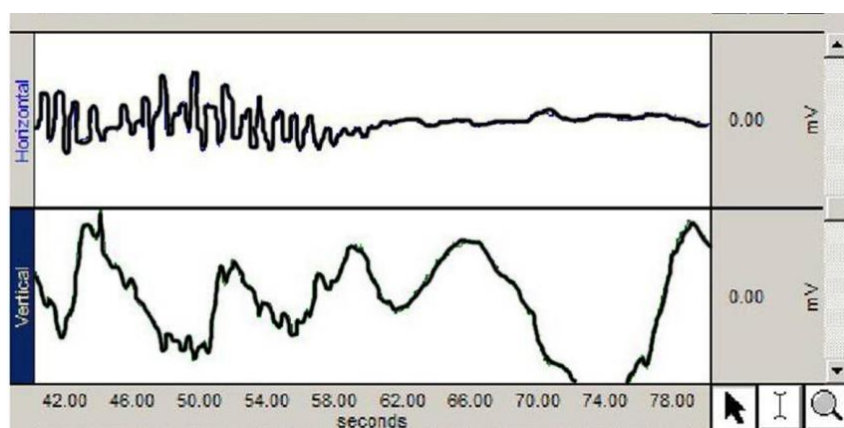


Рис. 53. Вид кривых после записи сегмента 2: вертикальное отведение (СН 2) имеет большие колебания, а горизонтальное (СН 1) – очень маленькие; нижняя кривая имеет положительное отклонение, когда испытуемый смотрел вверх и отрицательное – когда вниз

Сегмент 3. Чтение

Руководитель выбирает текст и располагает его перед испытуемым, тот в свое время готовится к чтению. Держите страницу перед испытуемым на расстоянии 25 см, с центром на линии взгляда.

При нажатии на **Resume**, запись продолжится и автоматически создастся метка добавления с текстом «Reading» («Чтение»). Испытуемый должен читать про себя, чтобы минимизировать электромиографический артефакт. Приблизительное время чтения – 20 секунд. Испытуемый может сигнализировать (вербально или жестом) регистратору, когда он начинает читать новую строчку, а тот может вставлять метки событий.

Нажмите на **Suspend**. Запись должна приостановиться, давая вам время для просмотра данных. Если все сделано верно, данные должны быть похожими на рис. 54.

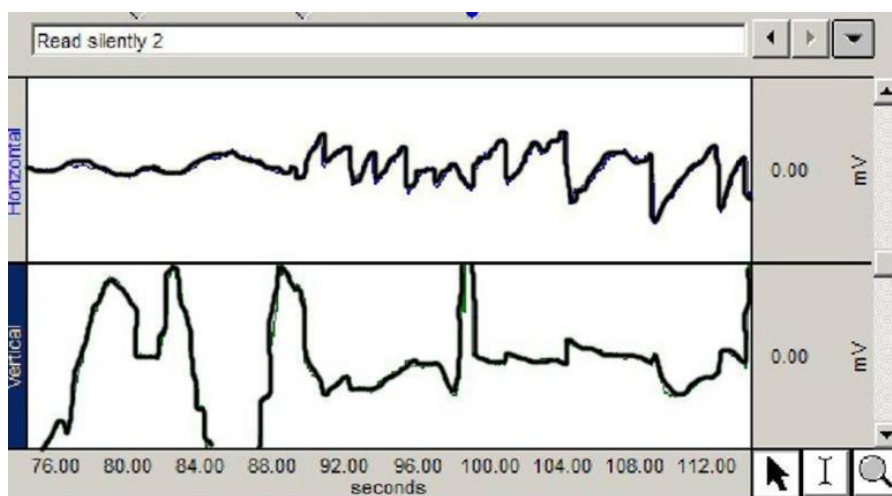


Рис. 54. Вид кривых после записи сегмента 3

Нажмите на **Stop**. При нажатии на эту кнопку всплывает диалоговое окно, предлагающее подтвердить желание остановить запись. Нажатие «Yes» завершит регистрацию сегмента данных, автоматически их сохранив. При нажатии на «No» Вы вернетесь к продолжению записи или опциям остановки. Это просто последняя возможность подтвердить, что вам не нужно провести еще раз регистрацию сегмента.

Дополнительно: сегмент 4. Демонстрация слежения

Эта часть регистрации представлена исключительно для общего интереса, и ее результаты не будут сохранены. Она показывает, насколько успешно электроокулограмма может использоваться как устройство для слежения за взглядом.

Глаза испытуемого должны находиться на уровне центра экрана, а расстояние от глаз до экрана должно быть таким же, как во время калибровки.

Нажмите на **Dot Plot**. Появится новое окно, похожее на окно калибровки. Испытуемый должен сосредоточиться на центре экрана и перемещать взгляд до тех пор, пока точка также не окажется в центре экрана, отображая место фиксации взгляда. Испытуемый должен сохранять положение головы и перемещать взгляд только с помощью глаз, также ему необходимо смотреть на различные точки в пределах окна данных.

Учтите, что из-за ограничений усилителя точка не может сохранять одно и то же положение очень долго и будет перемещаться к центру. При нажатии на **Stop** на экране отобразятся одновременно все позиции точки за последние 30 секунд. Данные этого сегмента не сохраняются. Вы можете повторно выполнить этот сегмент, нажав на **Redo**.

Нажмите на **Done**. Появится окно со списком опций. Сделайте свой выбор и продолжайте, следуя указаниям.

Отсоедините зажимные контакты электродных шнуров и отклейте электроды, обязательно выбросьте их (электроды ВЮРАС не допускают многократного использования). Смойте с кожи остатки электродного геля с помощью воды и мыла. После использования электродов на коже в течение нескольких часов могут оставаться слабые следы. Это нормально и не свидетельствует о каких-либо нарушениях.

Анализ данных

Войдите в режим просмотра сохраненных данных.

Сегмент 1 – это участок от метки добавления «Горизонтальное слежение» в начале отсчета времени до следующей метки добавления.

Установите каналы вычислений следующим образом: CH 40 – ΔT , CH 40 – p-p, CH 40 – slope. Эти каналы расположены выше полосы маркеров в окне данных. Каждый из них имеет три части: номер канала, тип измерения и результат. Первые два раздела являются выпадающими меню, которые активизируются при нажатии на них.

Краткое описание измерений:

ΔT : измерение промежутка времени – это разница между временем начала и конца выделенного участка, т. е. продолжительность данного участка.

p-p: измерение p-p (от пика до пика) отражает разницу между максимальным и минимальным значениями амплитуды на выделенном участке.

slope: находит отношение разницы амплитуд конечных точек к временному интервалу выделенной области; slope указывает относительную скорость движения глаз.

«Выделенный участок» – промежуток, обозначенный I-образным курсором (включая конечные точки).

Измерьте амплитуды и временные интервалы данных о горизонтальном слежении. Временной интервал будет различаться у разных людей. На рис. 55 представлен пример данных горизонтального слежения.

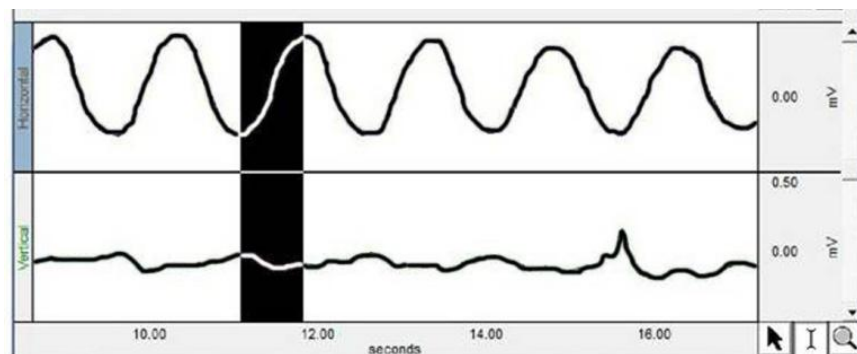


Рис. 55. Пример выделения фрагмента данных о горизонтальном слежении

Интерпретируя различные зубцы в данных, помните: большие *вертикальные зубцы* – моргания или вертикальные (вверх/вниз) движения глаз (переход вниз к следующей строчке при чтении). *Большие горизонтальные зубцы* – горизонтальные (вправо/влево) движения глаз (во время чтения при переходе к следующей строчке движение влево). *Маленькие зубцы* – это саккады (фиксации).

Увеличьте масштаб участка данных первых 5 секунд (до первой вставленной метки события), который отражает период фиксации взгляда прямо перед собой. Найдите участок данных с небольшим зубцом (рис. 56), указывающим на резкое движение глаз, и измерьте его продолжительность (ΔT) и наклон (slope).

Посчитайте количество резких движений в секунду для 1–4 секунд. Используйте горизонтальную линейку прокрутки для просмотра данных. И плавающие, и резкие – небольшие движения, поэтому используйте инструменты «изменить масштаб» (Zoom) и «автошкала по вертикали» (Autoscale waveforms). Резкие движения представляют собой более резко направленные (более крутой наклон) и менее продолжительные, чем плавающие движения, изменения.

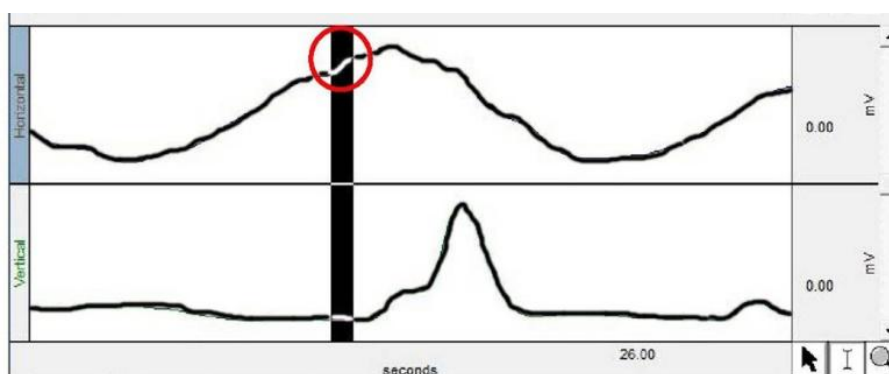


Рис. 56. Пример выделения участка данных с небольшим зубцом

Резкие движения сложно измерить. Если выделить их в данных слишком трудно, укажите это в отчете по результатам измерений

Установите каналы вычислений: CH 41 – ΔT , CH 41 – p-p, CH 41 – slope. Получите все необходимые измерения первых 5 секунд для резких движений во время фиксации.

Настройте окно дисплея для оптимального отображения результатов сегмента 3 («Чтение», рис. 57). Найдите участки данных, когда испытуемый переходил к чтению следующей строчки. Горизонтальное отведение ЭОГ отобразит движение глаз влево, и в то же время вертикальное зарегистрирует движение вниз. Найдите на графиках саккады. Вы можете занести измерения в журнал, чтобы записать данные каждой саккады на строчку текста.

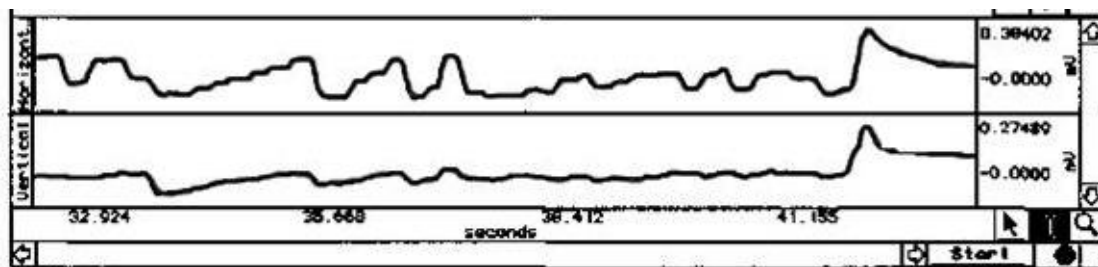


Рис. 57. Пример данных сегмента 3 («Чтение»).

Сохраните или распечатайте файл с данными. Выйдите из программы.

Полученные данные и вычисления

Заполните таблицу 3, используя данные сегмента 1. Будьте внимательны к единицам измерения (мсек или сек). Вам необходимо выбрать только один пример резкого движения. Заполните таблицу 4, используя данные сегмента 1.

Таблица 3.

Данные сегмента 1 о движениях глаза при различных положениях объекта

Положение объекта	Неподвижный объект	Движущийся объект		
Движение глаза	Фиксация	Слежение		
Измерение [CH #]	Резкое движение	Влево	Вправо	Влево
ΔT [CH 40]				
p-p [CH 40]				
slope [CH 40]				

Замечание: скорость может быть и отрицательной величиной, т. к. ее вектор имеет модуль и направление.

Таблица 4.

Данные о резких движениях глаз

Время	Количество Резких движений
0–1 сек	
1–2 сек	
2–3 сек	
3–4 сек	

Заполните таблицу 5, используя данные сегмента 2. *Замечание:* вам необходимо выбрать только один пример резкого движения.

Таблица 5.

Данные сегмента 2 о движениях глаза при различных положениях объекта

<i>Движение глаза</i>	<i>Неподвижный объект</i>	<i>Движущийся объект.</i>		
	Резкое движение	Слежение		
Измерение		Вверх	Вниз	Вверх
$\Delta T[CH41]$				
p-p[CH41]				
slope[CH41]				

Заполните таблицу 6, используя данные сегмента 3.

Замечание: у вас может быть меньше 5 саккад на строку.

Таблица 6.

Данные сегмента 3 (чтение)

Измерение (величина)	<i>Первая строка</i>	<i>Вторая строка</i>
Количество саккад		
Продолжительность саккад: #1	#2	
	#3	
	#4	
	#5	
	Общая продолжительность саккад на 1 строку	
Общее время чтения / число строк		
% времени саккад / общее время чтения		

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- 1) Брин В. Б. Физиология человека в схемах и таблицах / 2-е изд. Ростов-на-Дону: Феникс, 1999. 352 с.
- 2) Завьялов А. В. Нормальная физиология : учебник / под ред. А. В. Завьялова, В. М. Смирнова. М.: Медпресс-информ, 2009. 816 с.
- 3) Камкин А. Г., Каменский А. А. Фундаментальная и клиническая физиология / под ред. А. Г. Камкина, А. А. Каменского. М.: Академия, 2004. 1072 с.
- 4) Косицкий Г. И. Физиология человека : учебник / под ред. Г. И. Косицкого. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Медицина, 1985. 544 с.
- 5) Ноздрачев А. Д. Общий курс физиологии человека и животных : в 2-х т. / А.Д. Ноздрачев, Ю.И. Баженов, И.А. Баранникова и др. М. : Высшая школа, 1991. Т. 1 – 509 с., Т. 2 – 522 с.
- 6) Покровский В. М. Физиология человека : учебник / под ред. В. М. Покровского, Г. Ф. Коротько. 2-е изд., перераб. и доп. М. : Медицина, 2003. 656 с.
- 7) Смирнов В. М. Физиология человека: учебник / под ред. В. М. Смирнова. М.: Медицина, 2002. 608 с.
- 8) Ткаченко Б. И. Нормальная физиология человека : учебник / под ред. Б. И. Ткаченко. 2-е изд. М.: Медицина, 2005. 928 с.
- 9) Шеперд Г. Нейробиология : в 2-х т. / Г. Шеперд ; пер. с англ. М.: Мир, 1987. Т. 1 – 454 с., Т. 2 – 368 с.
- 10) Шмидт Р. Физиология человека : в 3-х т. / под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса ; пер. с англ. 3-е изд. М.: Мир, 2005. Т. 1 – 323 с., Т. 2 – 314 с., Т. 3 – 228 с.