

**Волгоградский государственный
медицинский университет
Кафедра нормальной физиологии**

ЛЕКЦИЯ № 9

Общая и частная физиология анализаторов

Доцент, к.м.н. Е.В.Лифанова

План:

- Учение И.П.Павлова об анализаторах. Значение анализаторов в познании мира.
- Рецепторный отдел анализаторов.
- Функциональные свойства и особенности рецепторов.
- Зрительный анализатор. Роль зрительного анализатора в восприятии световых ощущений.
- Рецепторный аппарат зрительного анализатора.
- Фотохимические процессы в сетчатке глаза при действии света.
- Слуховой анализатор. Роль слухового анализатора в восприятии звуков. Теория восприятия звуков (Гельмгольц, Бекеша).

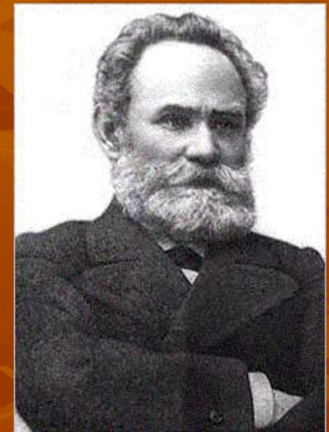
Учение Павлова об анализаторах.

Значение анализаторов в познании мира

- Информацию о внешней и внутренней среде организма человек получает с помощью сенсорных систем (анализаторов). Термин «анализатор» был введен в физиологию И.П.ПАВЛОВЫМ в 1909г. и обозначал системы чувствительных образований, воспринимающих и анализирующих различные внешние и внутренние раздражения.
- В соответствии с современными представлениями **сенсорные системы - это специализированные части НС, включающие**
- периферические рецепторы (сенсорные органы или органы чувств),
- отходящие от них нервные волокна (проводящие пути) и
- клетки ЦНС (сенсорные центры).

Учение об анализаторах было создано И. П. Павловым.

- **АНАЛИЗАТОРОМ** И.П.Павлов считал совокупность нейронов, участвующих в восприятии раздражений, проведении возбуждения, а также анализе его свойств клетками коры большого мозга.



- Каждая область мозга, в которой находится сенсорный центр и осуществляется переключение нервных волокон образует **уровень серной системы**. Происходят последовательные переключения вплоть до коры головного мозга - экранной структуры, где находятся первичные проекционные зоны анализатора, окруженные вторичными сенсорными и ассоциативными полями коры.
- В сенсорных органах происходит преобразование энергии внешнего стимула в нервный сигнал - **рецепция**.
- Рецепторный потенциал трансформируется в импульсную активность - ПД (**кодирование**).
- По проводящим путям ПД достигают сенсорных ядер, на клетках которых происходит переключение нервных волокон и преобразование нервного сигнала (**перекодирование**).
- На всех уровнях сенсорной системы, одновременно с кодированием и анализом стимулов осуществляется **декодирование сигналов**, т.е. считывание сенсорного кода. Декодирование осуществляется на основе связей сенсорных ядер с двигательными и ассоциативными отделами мозга.
- В сенсорных системах, таких как, зрение и слух, важная функциональная роль принадлежит дорецепторному звену (или уровню), (в зрении - оптическая система глаза, в слухе – наружное и среднее ухо, в коже - капсулы, окружающие нервные волокна).

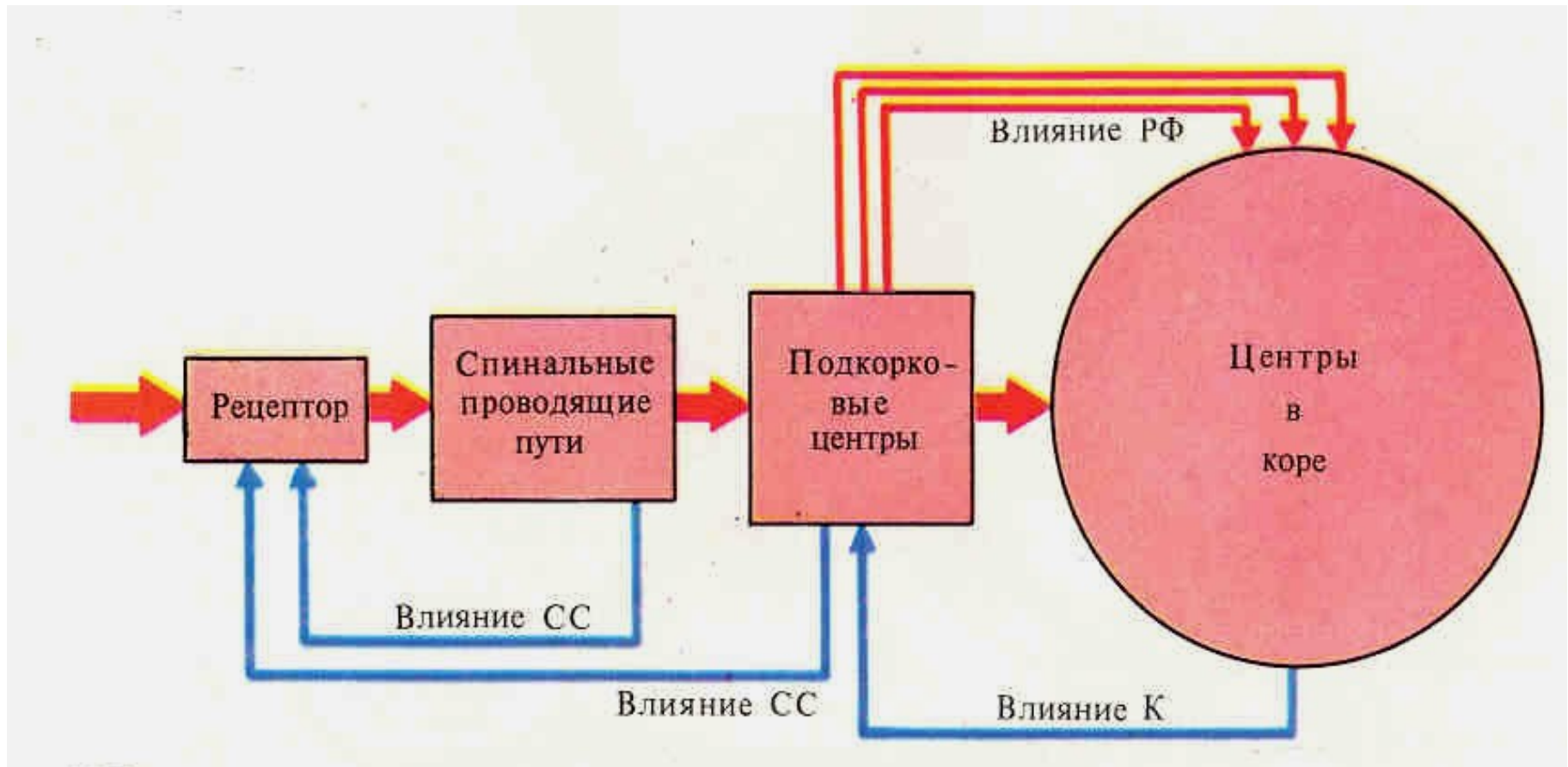
Функции дорецепторного звена:

- усиление,
- фильтрация,
- фокусирование,
- увеличение направленности стимула.

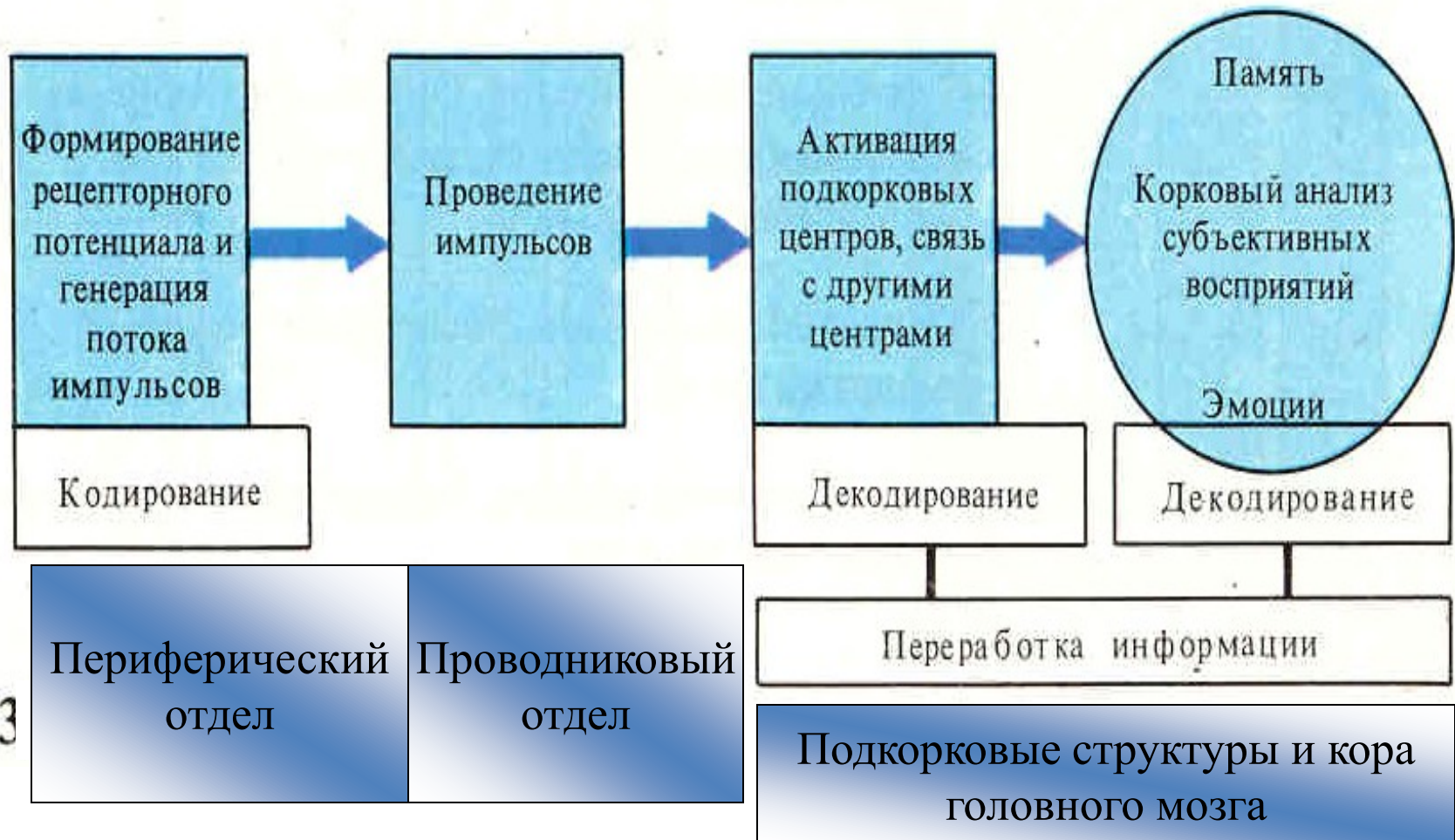
Основными функциями сенсорных систем являются:

- 1.рецепция сигнала,
- 2.преобразование рецепторного потенциала в импульсную активность нервных путей,
- 3. передача нервной активности к сенсорным ядрам,
- 4.преобразование нервной активности в сенсорных ядрах на каждом уровне,
- 5.анализ свойств сигнала,
- 6. идентификация свойств сигнала,
- 7.классификация и опознание сигнала (принятие решения).
- Большинство функций осуществляется на последовательных уровнях сенсорных систем и завершается в первичных проекционных зонах коры.
- Идентификация и классификация сигнала требует участия вторичных анализаторных и ассоциативных зон мозга.
- Результат идентификации и классификации приводит к опознанию сигнала на основе принятия решения и всегда выражается в какой-либо реакции организма (двигательной, вегетативной).

Структура анализаторной системы



Этапы деятельности анализатора



Рецепторный отдел анализаторов. Функциональные свойства и особенности рецепторов. Закон Вебера-Фехнера и его современная трактовка. Адаптация анализатора.

- **Рецепторы** - это специализированные чувствительные образования, воспринимающие и преобразующие раздражения из внешней и внутренней среды организма в специфическую активность НС.
- **Адекватные раздражители** – это те раздражители, к энергии которых рецепторы наиболее чувствительны.
- Рецепторы подразделяются на
 - механо-
 - фото-
 - термо-
 - хеморецепторы, реагирующие на соответствующие стимулы.



По качеству вызываемых раздражителями ощущений рецепторы классифицируются на

- слуховые,
- зрительные,
- обонятельные,
- вкусовые,
- тактильные,
- температурные,
- болевые.

По дальности расположения воспринимаемого стимула рецепторы делятся на

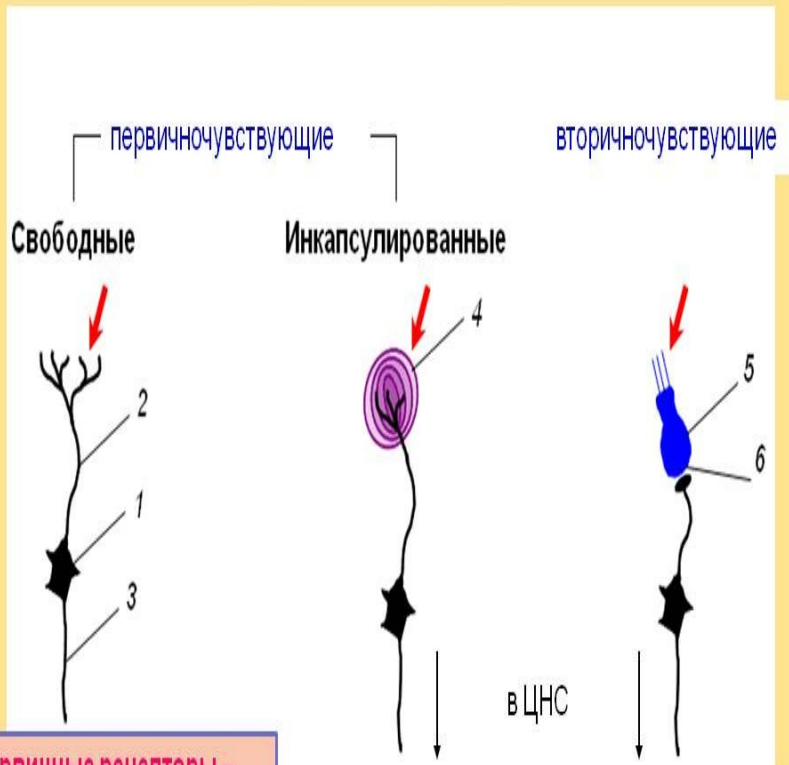
- дистантные (слух, зрение) и
- контактные (осязание, обоняние, вкус).
- Рецепторы, воспринимающие раздражители из внутренней среды организма называются **интерорецепторами**.

По месту приложения раздражителя рецепторы являются

- первичночувствующими (тактильные, обонятельные, интеропрорецепторы) и
- вторичночувствующие (зрительные, слуховые, вестибуляторные, вкусовые).

- **Первичночувствующие** рецепторы трансформируют энергию стимула в нервную активность непосредственно в сенсорном нейроне и по его аксону передается к сенсорному ядру (первый сенсорный уровень).
- **Вторичночувствующие** рецепторы – это высокоспециализированные эпителиальные клетки, к которым подходят нервные волокна (сенсорные) периферического сенсорного ганглия, образуя с клетками синаптические контакты, т.е. нервная активность возникает лишь после синаптического преобразования рецепторного потенциала высокоспециализированных клеток, а не в самой нервной клетке.

Классификация рецепторов по способу передачи сигнала в ЦНС



Первичные рецепторы – кожные, обонятельные, суставные

Вторичные рецепторы – все остальные

- Первичные и вторичные рецепторы**
- 1 – тело чувствительного нейрона;
 - 2 – периферический отросток чувствительного нейрона (дендрит);
 - 3 – центральный отросток чувствительного нейрона (аксон);
 - 4 – соединительнотканная капсула;
 - 5 – рецептор;
 - 6 – синапс между рецептором и чувствительным нейроном.

- **Рецепторный потенциал** – возникает при действии внешнего стимула, который в результате появления ионных токов вызывает изменения ПП рецептора. Проницаемость мембраны рецептора к ионным токам, в основном к токам Na^+ , в меньшей степени K^+ , Ca^{++} , Cl^- меняется. Под действием стимула белковые молекулы белково-липидного слоя мембраны рецептора изменяют свою конфигурацию, а проводимость мембраны для мелких ионов повышается.

- При достижении рецепторного потенциала порогового значения возникает нервный импульс - распространяющееся возбуждение. Такой рецепторный потенциал называется **генераторным**.

- **В первичночувствующих** рецепторах рецепторный и генераторный потенциалы не имеют различий и фактически идентичны, поскольку у них нервный импульс возникает в самой чувствительной части мембраны рецепторной клетки и распространяется по аксону к 1 сенсорному уровню.

Строение и механизм возбуждения рецепторов

1. Первичночувствующих:

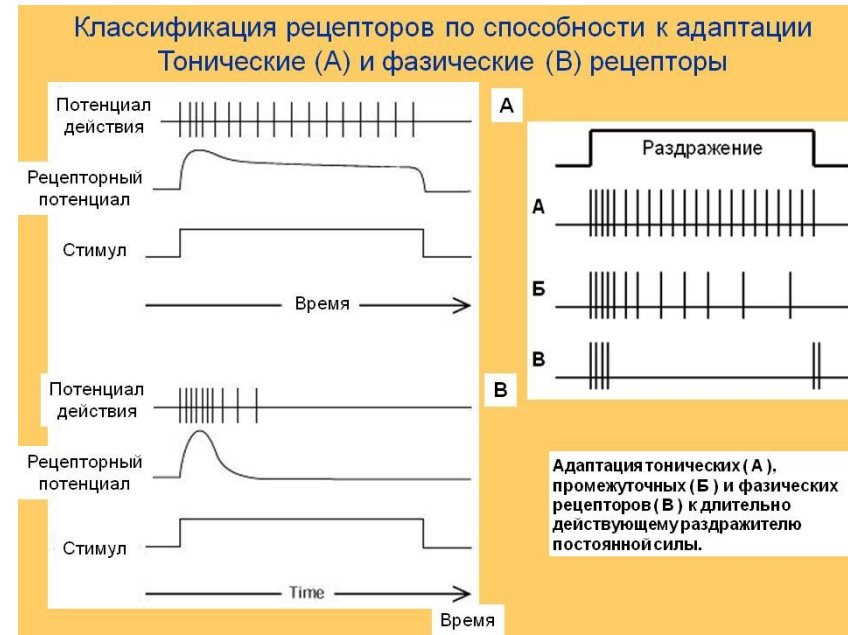


- **Вторичночувствующие** рецепторы отличаются механизмом трансформации стимула в нервную активность. Изменение электрического рецепторного потенциала высокоспециализированного рецептора под воздействием раздражителя приводит к выделению медиатора в область пресинаптической щели, расположенной между рецептором и окончанием нейрона. Вследствие изменения проницаемости постсинаптической мембраны нервных окончаний, подходящих к сенсорной клетке, появляется их деполяризация, которая приводит к развитию генераторного потенциала, зависящего от силы и длительности внешнего стимула, распространяется электротонически, с затуханием. Лишь при достижении порогового уровня запускает распространяющиеся импульсы.



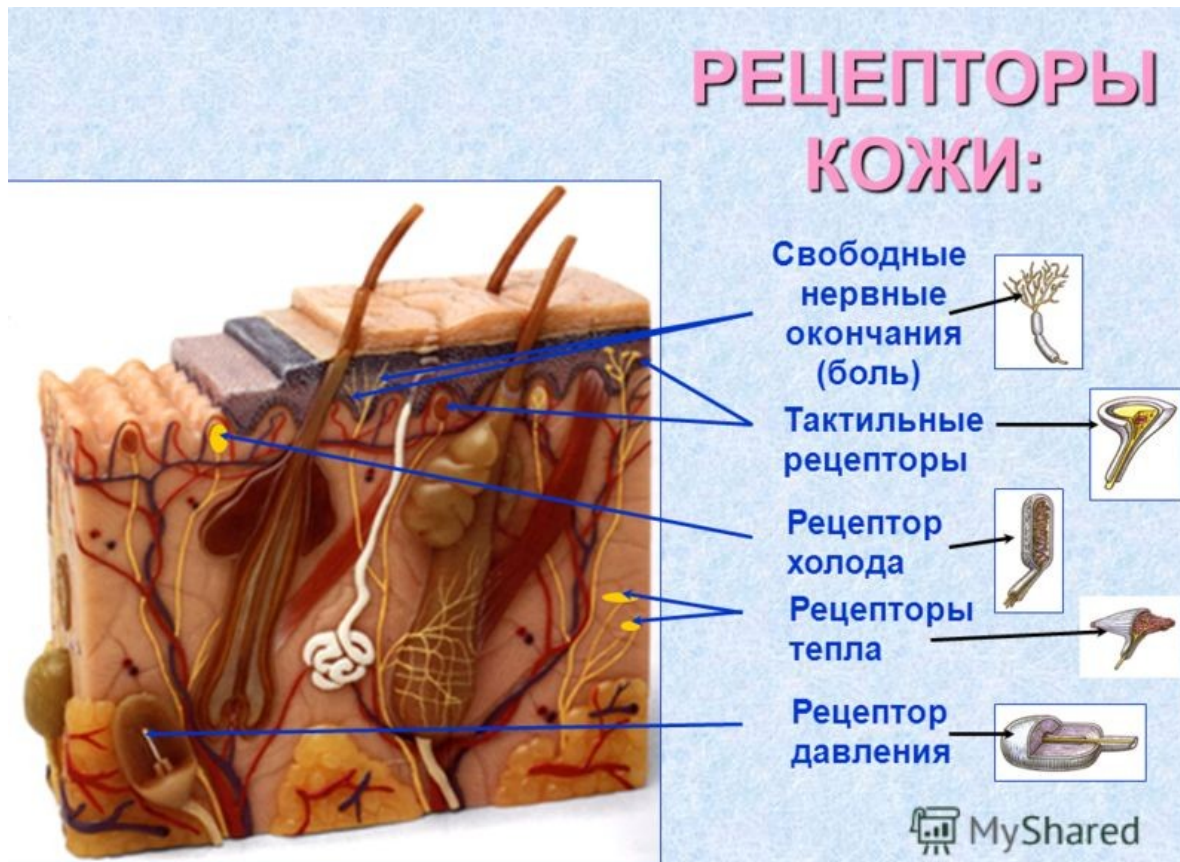
По функциональным характеристикам рецепторы

- моно-и полимодальные,
- спонтанноактивные и молчащие.
- **Адаптация рецепторов** - это уменьшение уровня их возбуждения под действием постоянно действующего раздражителя. При адаптации рецепторов к постоянно действующему стимулу, они теряют некоторое количество сведений о стимуле, например, о его продолжительности. Однако, чувствительность адаптированного рецептора к изменениям стимула возрастает. Любое усиление стимула действует на адаптированный рецептор, как новый раздражитель.



Чувствительность рецептора – это способность воспринимать раздражитель, т.е. минимальная величина стимула, вызывающего возбуждение рецептора (абсолютный порог чувствительности).

Порог – это величина, обратно пропорциональная чувствительности, является важной характеристикой как отдельного рецептора, так и сенсорной системы, поскольку чувствительность рецептора значительно выше, чем чувствительность системы, а в естественных условиях имеется много шумов внешних и внутренних.



- **В 1834г. Э.Вебер сформировал закон:** ощущаемый прирост раздражения (порог различения) должен превышать раздражение, действовавшее ранее, на определенную долю. Полученная зависимость выражается формулой $\frac{1}{I} = \text{const}$, где I - раздражение, ΔI - ощущаемый прирост (порог различения).
- **Пример:** ощущение давления на кожу руки возникало лишь в случае, когда накладываем дополнительный груз, составляющий определенную часть груза, положенного ранее. (если раньше лежала гирька массой 100г., то добавить надо было 3г., а если лежала гирька в 200г., то ощутимая добавка составляла 6г).
- **Объяснение:** при повышении уровня интенсивности основного длительно действующего раздражителя увеличивается не только ответная реакция на него, но и «шумы системы», а также углубляется адаптационное торможение. Чтобы вновь добиться надежного различения добавок к этому раздражителю, надо их увеличивать до тех пор, пока они не превысят колебания этих шумов и не превзойдут уровень торможения.
- **Ощущение увеличивается пропорционально логарифму интенсивности раздражения.**

Закон Вебера

В 1834 г. Вебер показал, что для различения веса двух предметов их разница должна быть больше, если оба предмета тяжёлые и меньше, если оба предмета лёгкие.

Согласно закону Вебера, величина дифференциального порога ощущения прямо пропорциональна силе действующего стимула.

Измерение чувствительности



В 1834 году вышла работа физиолога Э.Г.Вебера об экспериментальном изучении кожной и мышечной чувствительности, в которой он с математической точностью рассчитал зависимость между физическими стимулами и сенсорными реакциями.

- **Спонтанная активность**
- Характерна для части первичных нейронов всех сенсорных систем.
- Является результатом выделения квантов медиатора в область рецепторно - нервного соединения при отсутствии внешнего стимула.
- Функциональное значение состоит в том, что рецепторы фиксируют действие внешнего стимула на фоне «шума» усилением или уменьшением частоты разряда.
- **Молчащие нейроны** обычно наиболее чувствительны: имеют самый низкий порог и отражают максимальные возможности сенсорной системы.
- Передача нервной активности от рецепторов к сенсорным ядрам осуществляется в импульсной форме.
- **Скорость проведения импульсов** в сенсорных волокнах зависит от толщины волокна.
- Толщина сенсорных волокон от 2 до 20мм для миелинизированных и от 0,5 до 2 мм для немиелинизированных.
- Скорость проведения в чувствительных нервах от 0,5 до 120 м/с в зависимости от d .
- **Интенсивность стимула.** В сенсорных нервах кодируется 2 способами:
- 1-передача числом ПД нервного волокна в единицу времени,
- 2- числом нервных волокон, вовлеченных в реакцию.
- Возможно сочетание обоих способов кодирования. Зависимость между раздражителем и реакцией волокна наиболее близка к линейной, логарифмической или степенной, в зависимости от принадлежности волокна к тому или иному органу чувств.

- Общим свойством импульсного кода для всех сенсорных систем, отражающим процессы, происходящие на рецепторном уровне, является то, что чем больше интенсивность стимула и, соответственно, количество импульсов в разряде, тем меньше возрастание импульсации с увеличением стимула.
- Максимальное количество импульсов в нервных волокнах сенсорных систем примерно 2000 сек. Такая частота удерживается после начала действия стимула недолго - обычно 50-100мсек.
- Импульсация в одиночных сенсорных волокнах является необходимым, но недостаточным условием для передачи сведений о стимуле в ЦНС.
- Чем выше интенсивность стимула, тем большее количество нейронов со все более высокими порогами включаются в реакцию.
- Таким образом, реализуется кодирование числом нейронов.
- Преобразование нейронной активности в сенсорных ядрах мозга происходит в областях синаптических переключений на каждом уровне сенсорной системы.
- Наряду с возбуждением в сенсорных ядрах происходит торможение, благодаря функции тормозных синапсов, расположенных на дендритах и теле клеток. Тормозные процессы осуществляют фильтрацию и дифференциацию нейронной активности.

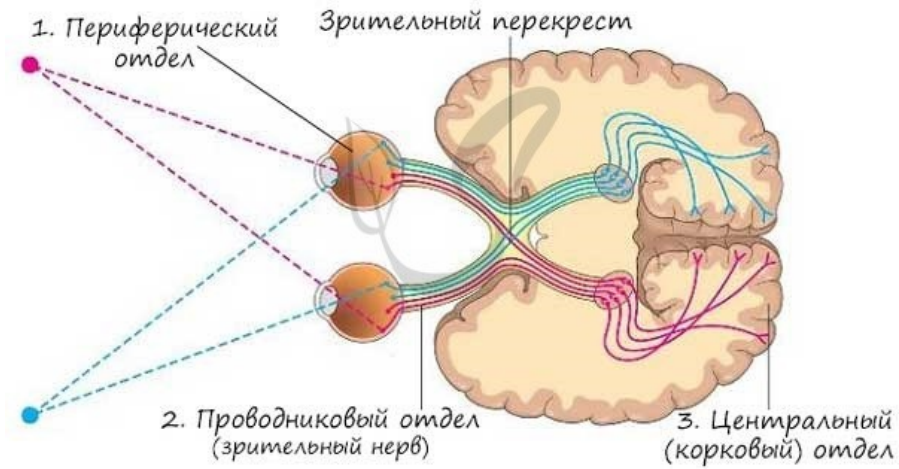
- Поступающий в сенсорное ядро импульсный поток – код пресинаптических волокон - преобразуется из двоичного в аналоговую форму.
- Каждый нейрон ядра является нелинейным суммирующим устройством, в котором возбуждающие процессы складываются, а тормозные вычитаются.
- Преобразование, которое осуществляется в сенсорных ядрах бывает пространственным и временным.
- **Пространственное преобразование** заключается в том, что применяется объем проекции центральной ямки сетчатки в зрительных центрах мозга или увеличивается количество проекций частоты наилучшей слышимости в центрах слуховой системы. Непропорционально большим становится представление руки и лица в соматосенсорной области коры Г.М.
- **Временное преобразование** в ядрах сенсорных систем выражается в уменьшении частоты разряда нейронов более высоких уровней и превращении более длительной импульсации в короткие пачки импульсов.
- **Надежность функции** сенсорных систем обеспечивается дублирующими свойствами нейронов предыдущего уровня.

- **Сенсорные сообщения передаются 2 типами нейронов –**
тоническими и фазическими.
- *Реакции тонических нейронов* длительные, медленно адаптирующиеся с преобладанием возбуждающих процессов.
- Передают сведения о множестве одновременных и неизменных стимулов.
- *Реакции фазических нейронов* кратковременные, быстроадаптирующиеся, с преобладанием тормозных процессов.
- Передают сведения о быстрых изменениях параметров стимуляции, ее расположения, перемещений.
- Идентификация свойств стимула осуществляется на высших уровнях сенсорных систем- в коре Г.М.

В сенсорных ядрах происходят процессы:

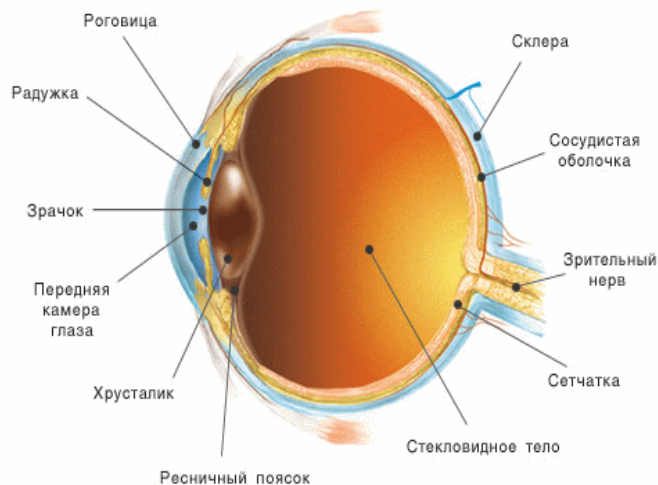
- переключения,
 - усиления,
 - фильтрации,
 - абстрагирования.
-
- **Переключение** контролирует направление импульсного потока- он проходит в высшие уровни сенсорной системы или направляется в двигательные, ассоциативные, эмоциогенные стр. мозга (основа декодирования).
 - **Усиление** изменяет объем импульсного потока или за счет числа участвующих нейронов, или за счет частоты разряда в каждом из них.
 - **Фильтрация** снижает шум, т.е. соотношение спонтанной и вызванной активности нейронов, благодаря различным формам торможения.
 - **Абстрагирование** извлекает часть свойств сигнала путем исключения др. свойств (детекция признаков).
 - В сенсорном ядре входящий импульсный поток либо вызывает реакцию, либо отправляется на хранение в те области мозга, которые связаны с памятью и содержат замкнутые сенсорные цепи.
 - Для осуществления сложных сенсорных функций необходим механизм контроля сенсорной импульсации, который позволяет устранять несущественные, избыточные сигналы.

Отделы зрительного анализатора



Зрительный анализатор.

Роль зрительного анализатора в восприятии световых ощущений.



- **Зрительный анализатор и его роль в восприятии световых ощущений. Рецепторный аппарат зрительного анализатора. Фотохимические процессы сетчатки глаза при действии света**
- Зрительный анализатор представляет собой совокупность защитных, оптических, рецепторных и нервных структур, воспринимающих и анализирующих световые раздражители. Через зрительную систему человек получает более 80% информации о внешнем мире.

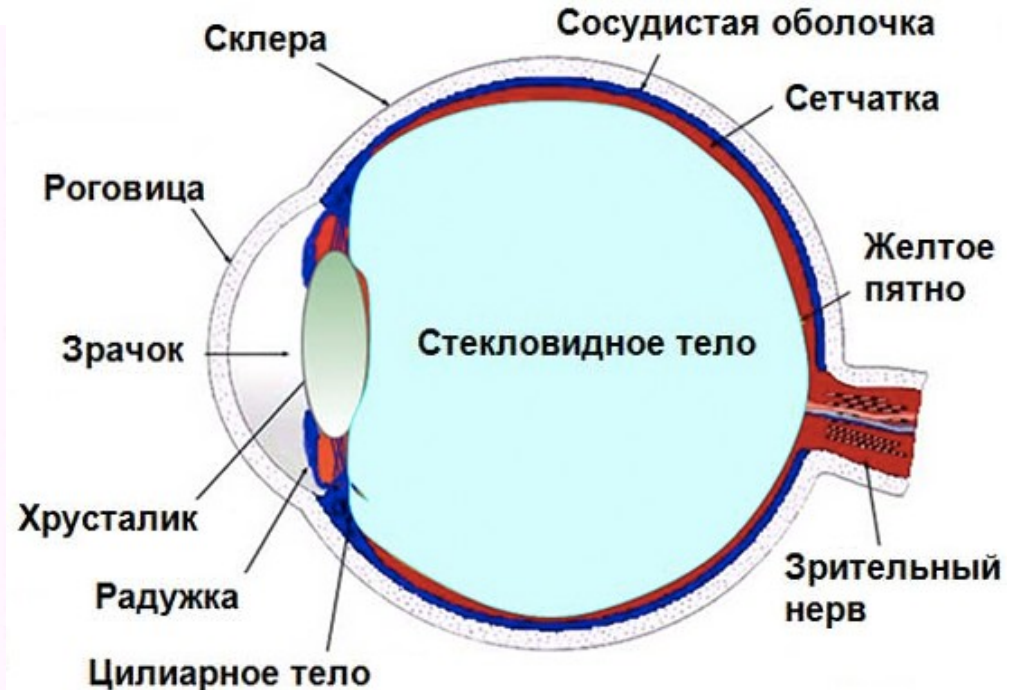
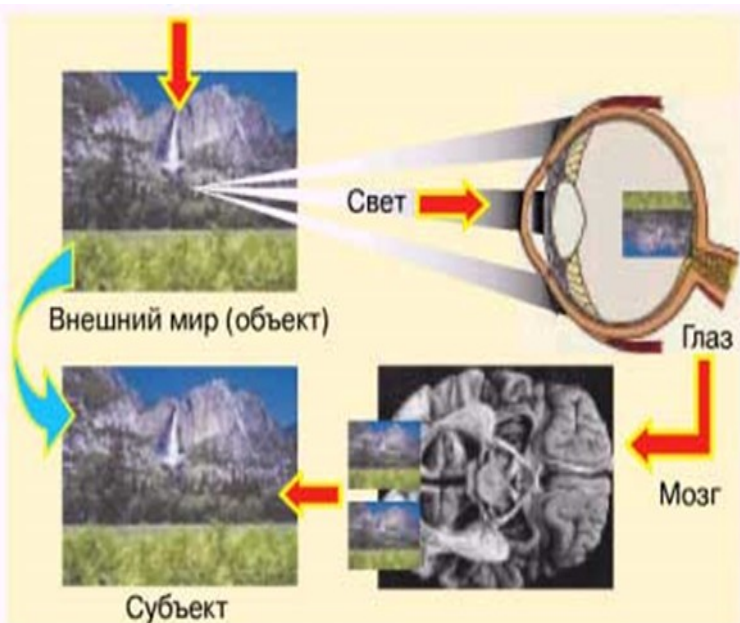


Рис. 2. Схема зрительного восприятия

Зрительный анализатор - совокупность защитных, оптических, рецепторных и нервных структур, воспринимающих и анализирующих световые раздражители.

Световые раздражители – электромагнитное излучение с различными длинами волн - от коротких (**красная** часть спектра) до длинных (**синяя** часть спектра) и характеризуются частотой (определяет окраску цвета) и интенсивностью (яркость).

Зрительный анализатор обеспечивает получение более **80%** информации о внешнем мире за счёт:

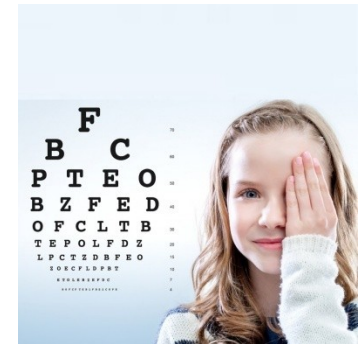
- Пространственной разрешающей способности (острота зрения)
- Временной разрешающей способности (время суммации и критическая частота мельканий)
- Порога чувствительности, адаптации, способности к восприятию цветов, стереоскопии (восприятие глубины и объема)

Острота зрения - минимальное различимое глазом угловое расстояние между 2 объектами

- Нарушения остроты зрения определяются с помощью специальных таблиц, где изображены буквы или цифры.
- Для взрослого человека используются таблицы с буквами, для ребенка, еще не умеющего читать, с символами.
- Норма — когда хорошо видна и читаема 10-я строка из 12-ти.

Основные правила проверки:

- Человек сидит на расстоянии пяти метров от таблицы.
- Изображения располагаются от окна с противоположной стороны.
- 10-я строка схемы находится строго напротив глаз.
- Таблица должна быть освещенной специальными лампами.
- Каждый глаз диагностируется по отдельности – один открыт, другой прикрыт, но не зажмурен (это влияет на остроту симптомов и правдивость результатов).
- Распознать букву или знак нужно в течение 2-3 секунд – большее время уже будет свидетельствовать об отклонении.

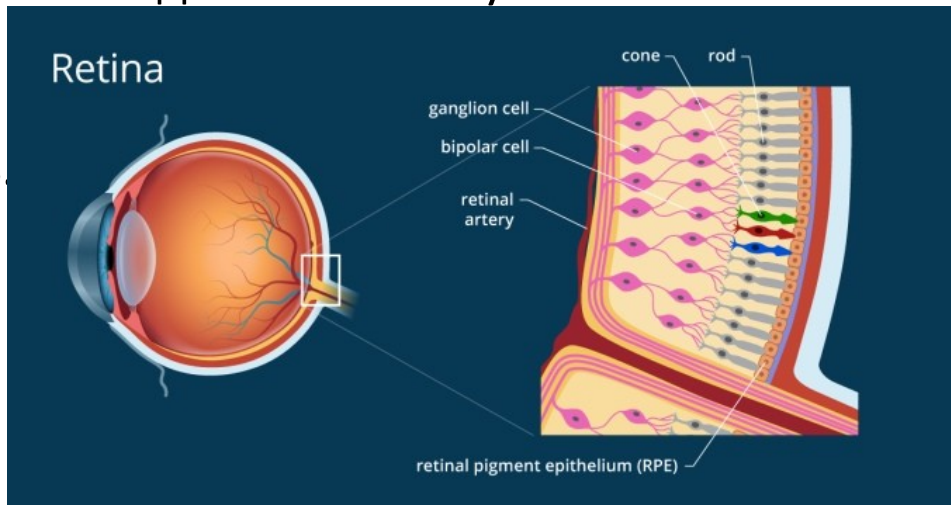


- **Зрительная система обладает определенной инерционностью:** после включения стимула необходимо время для появления зрительной реакции (оно включает время, требующееся для развития химических процессов в рецепторах).
- Исчезает зрительное впечатление не сразу, а через некоторое время после прекращения действия на глаз света или изображения, поскольку для восстановления зрительного пигмента сетчатке глаза требуется время.
- Чем короче зрительный стимул, тем большую интенсивность он должен иметь, чтобы вызвать зрительное ощущение.
- Таким образом, для возникновения зрительного ощущения имеет значение суммарное количество световой энергии.

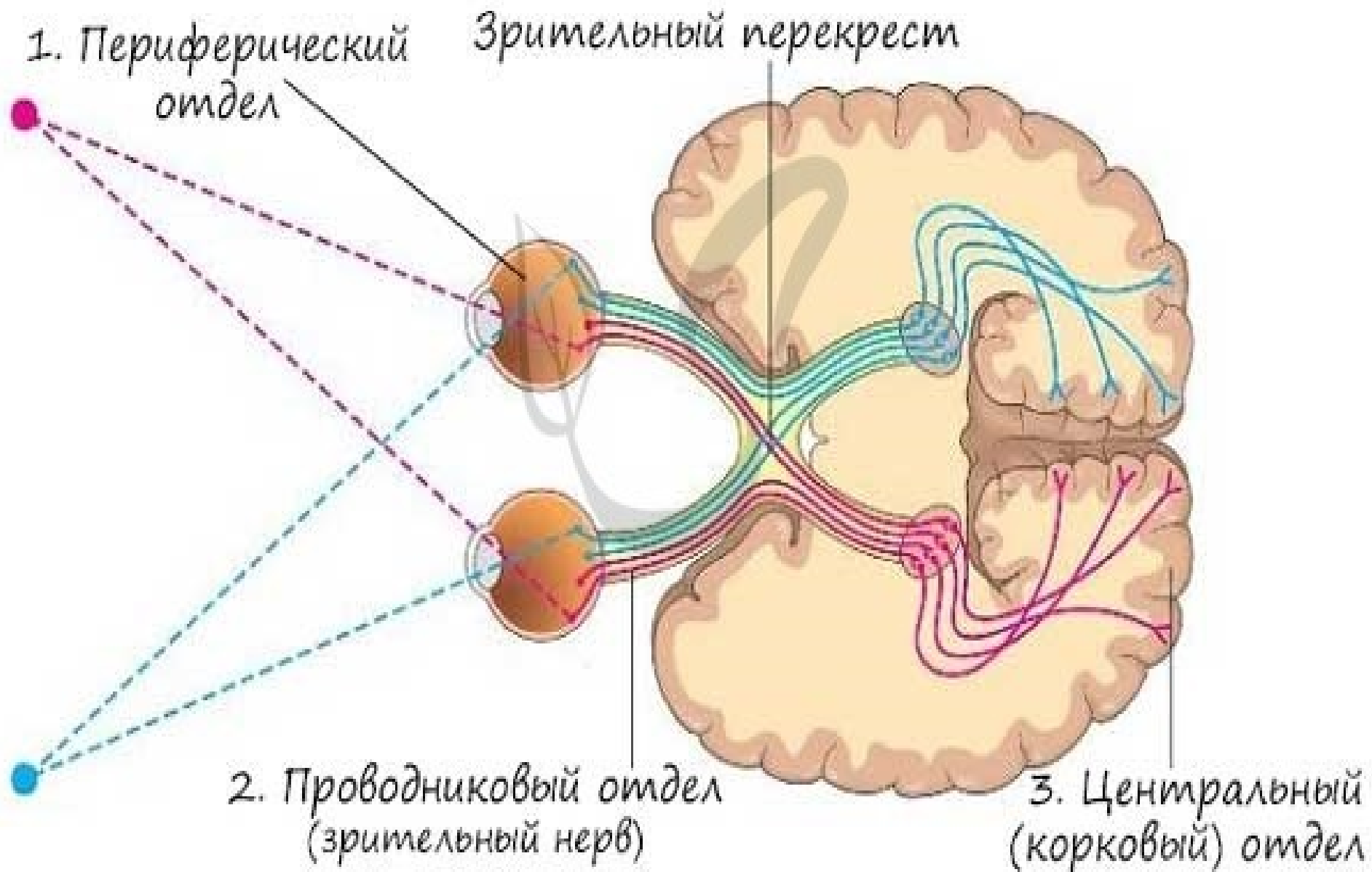
Эта связь между длительностью и интенсивностью сохраняется лишь при коротких стимулах - до 20 м сек.

Для более длительных сигналов (от 20 до 250 мсек) полная компенсация пороговой интенсивности (яркости) за счет длительности уже не наблюдается.

При больших длительностях решающей становится интенсивность.

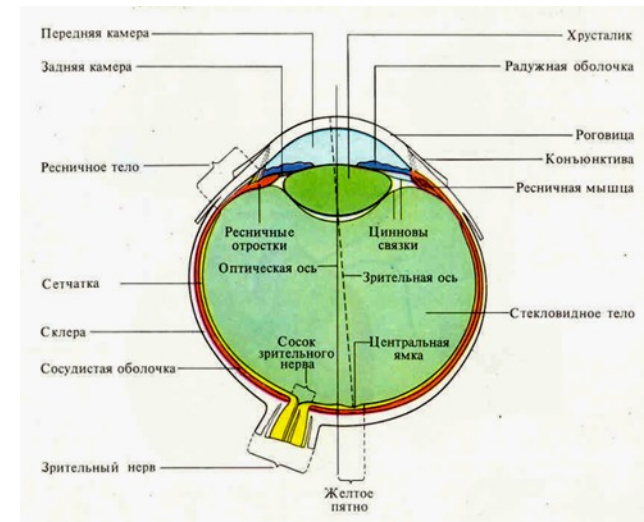


Отделы зрительного анализатора



Периферический отдел зрительной системы

- Снаружи глаз виден как сферическое образование прикрытое верхним и нижним веком и состоящее из склеры, конъюнктивы, роговицы и радужки.
- Склера – соединительная ткань белого цвета, окружающая глазное яблоко.
- Конъюнктивa- прозрачная ткань, снабженная кровеносными сосудами, которые на переднем полюсе глаза соединяются с роговицей.
- Роговица – прозрачное защитное наружное образование, кривизна поверхности которого определяет особенности преломления света.
- Радужная оболочка находится позади роговицы, ее цвет зависит от пигментации составляющих ее клеток и их распределения.
- Между роговицей и радужкой находится передняя камера глаза, наполненная водянистой влагой. В центре радужки находится зрачок, пропускающий внутрь глаза свет после его прохождения через роговицу.



Строение глаза

Орган зрения включает **оптическую систему глаза и рецепторный аппарат сетчатки.**

Оптическая система включает радужную оболочку, роговицу, глазные среды и хрусталик.

Радужная оболочка - определяет количество попадающего в глаз света.

Роговица, глазные среды и хрусталик образуют эффективную систему фокусировки, создающую изображение на светочувствительной сетчатке.

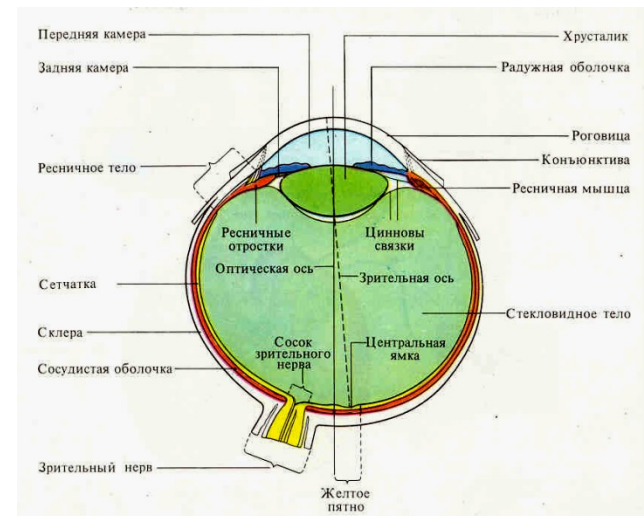


Схема анатомической структуры глаза

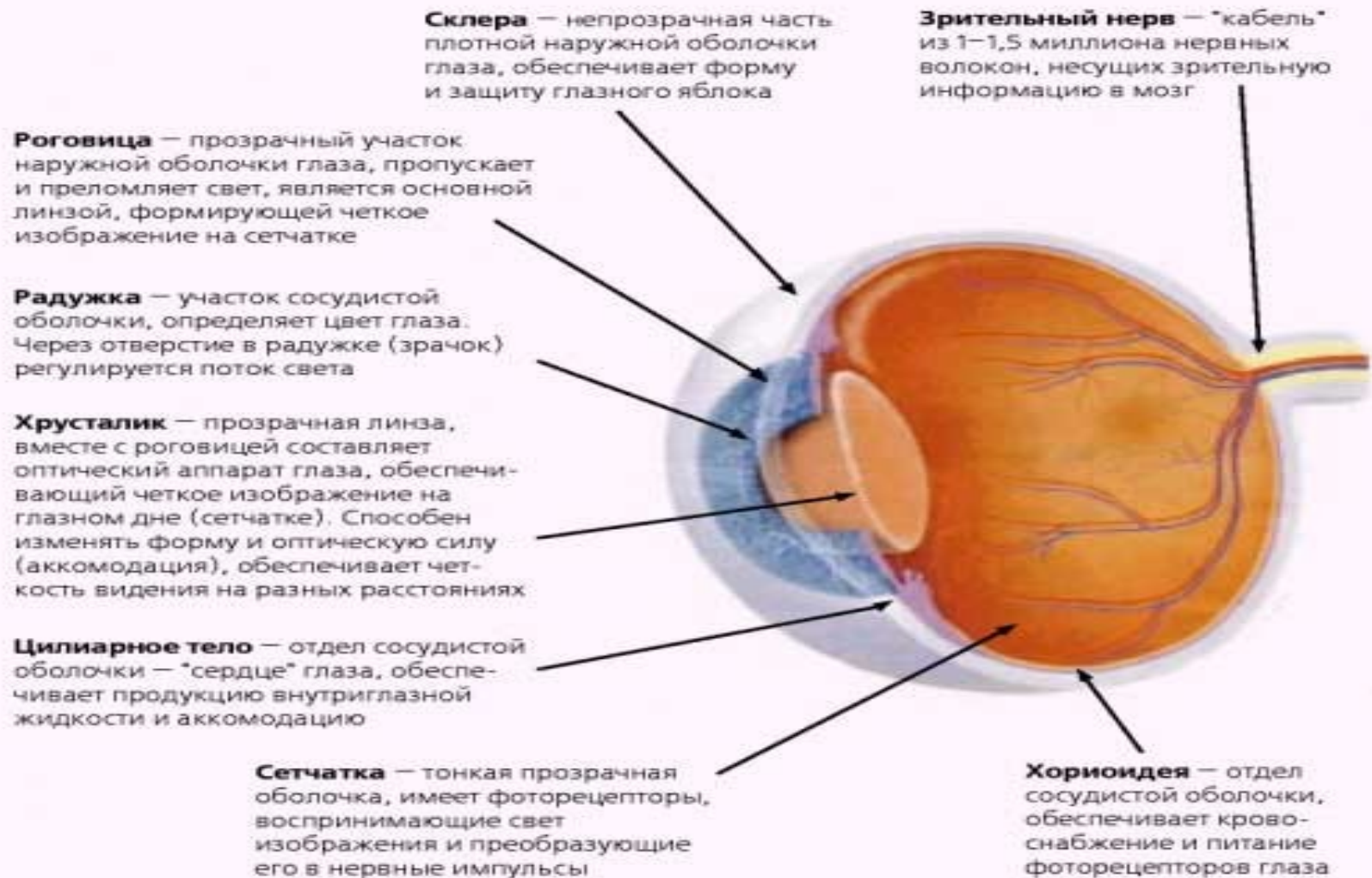
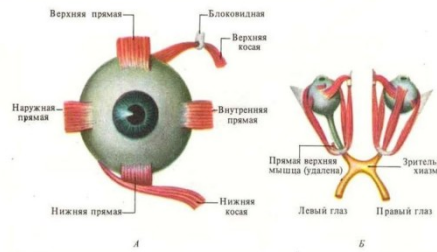


Рис 1. Схема анатомической структуры глаза

Мышцы глаза

Мышцы глаза. А – вид спереди, Б – вид сверху



- Вокруг глаза расположены три пары глазодвигательных мышц. Одна пара поворачивает глаз влево и вправо, другая - вверх и вниз, а третья вращает его относительно оптической оси.
- Сами глазодвигательные мышцы управляются сигналами, поступающими из мозга. Эти три пары мышц служат исполнительными органами, обеспечивающими автоматическое слежение, благодаря чему глаз может легко сопровождать взором всякий движущийся вблизи и вдали объект

Зрачок – это круглое отверстие в центре радужки глаза

Благодаря способности изменять свой диаметр, зрачок регулирует поток лучей света, идущих в глаз и падающих на сетчатку.

Мышцы зрачка: **Мышцы-сфинктеры**, размещены в виде концентрических кругов вокруг зрачка и ответственны за его сужение. Сфинктеры имеют сложнейшее переплетение волокон, которые расположены в 3 измерениях.

Мышцы-дилататоры располагаются радиально. Они расходятся от зрачкового сфинктера и работают на расширение зрачка и контролируют степень освещенности сетчатки. Дилататоры представляют собой систему специальных клеток эпителия.

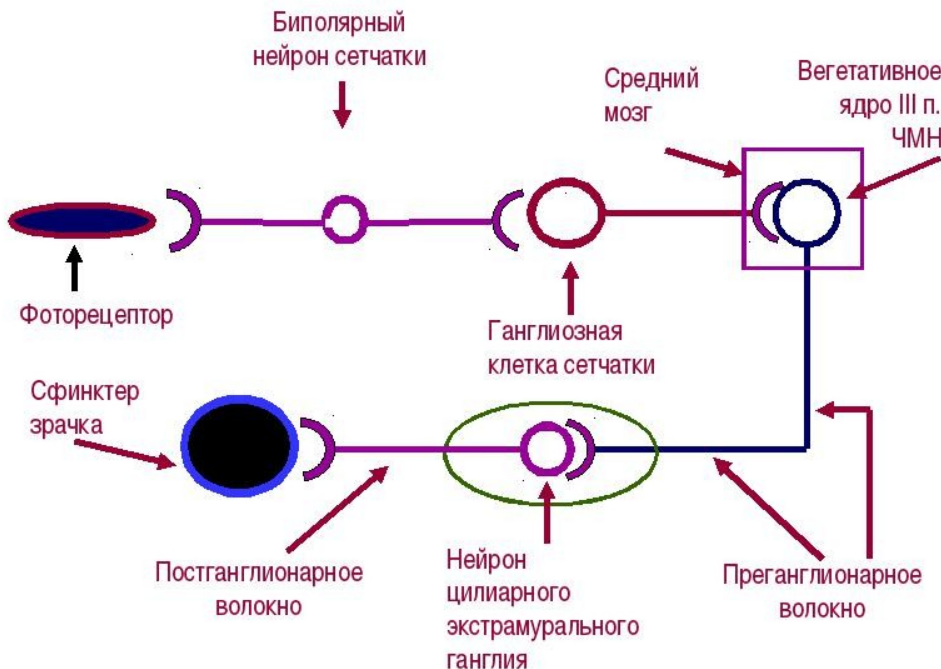
Принцип этой работы напоминает диафрагму фотоаппарата: при ярком свете и сильном освещении диаметр диафрагмы уменьшается, за счет чего возникает более четкое изображение, благодаря отсечению слепящих световых лучей.

При недостаточной освещенности, напротив, требуется расширение диафрагмы. Действительно, эта функция зрачка называется диафрагмирующей. Именно эта функция обеспечивается **зрачковым рефлексом**.

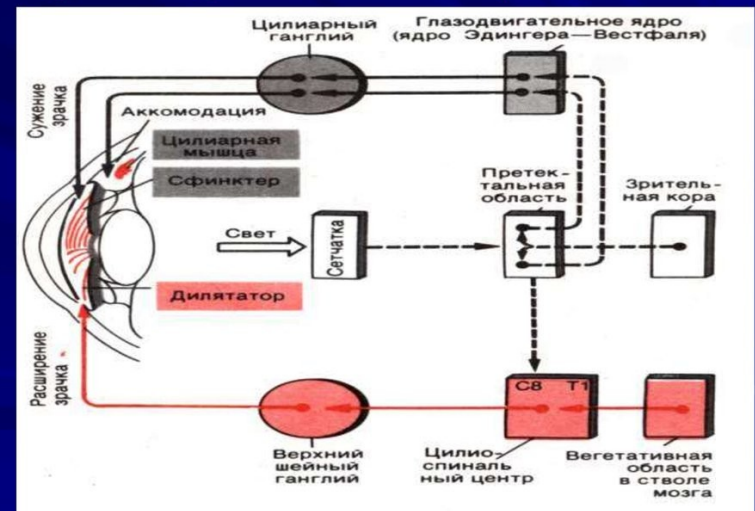
Размеры зрачков глаза в норме при обычном освещении ~ 3 мм, могут в зависимости от света меняться от 2 до 8 мм.

У новорожденных и детей до года зрачки маленькие и не превышают 2 мм. На свет они реагируют мало, но это норма.

Основные функции зрачка глаза – это его расширение (мидриаз) и сужение (миоз), благодаря которым регулируется поток поступающего в глаз света. При слабом освещении зрачок расширяется и наоборот. Таким способом зрачок поддерживает остроту зрения. Кроме того, этот рефлекс – защитный, поскольку предохраняет глаза от пагубного слишком яркого света и не дает получить ожог.



Путь зрачкового рефлекса



Зрачковый рефлекс

Функция зрачка, регулирующая освещенность сетчатки, называется диафрагмирующей.

Именно эта функция обеспечивается **зрачковым рефлексом**.

Рефлекс возникает при изменении освещенности сетчатки, а именно, палочек и колбочек, передающих информацию далее в нервные центры: **центр парасимпатического отдела** вегетативной нервной системы для сфинктера зрачка и **симпатического отдела** для дилататора.

Таким образом, регулирование величины зрачков происходит бессознательно в зависимости от степени внешней освещенности.

Зрачковый рефлекс или реакция зрачков на свет реализуется благодаря 2 мышцам, о которых уже было сказано. Они иннервируются волокнами 3 пары черепно-мозговых нервов - глазодвигательный нерв.

Сужение происходит под действием парасимпатической нервной системы и медиатора ацетилхолина, а

расширение – за счет симпатической нервной системы и медиатора норадреналина. Реакция зрачка на свет – это норма. Только у незрячих (амавроз) он на свет не реагирует.

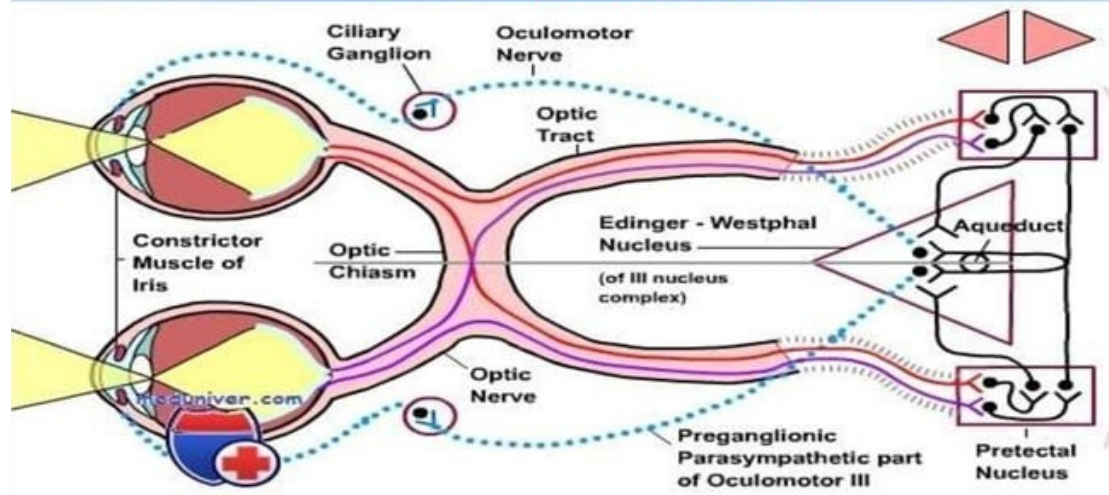
У каждого рефлекса есть два пути:

первый – чувствительный, по которому информация о каком-то воздействии передается в нервные центры, и второй – двигательный, передающий импульсы от нервных центров к тканям, за счет чего возникает определенная реакция в ответ на воздействие.

При освещении происходит сужение зрачка в исследуемом глазу, а также в парном глазу, но в меньшей степени. Сужение зрачка обеспечивает ограничение поступающего в глаз слепящего света, а значит более качественное зрение.

Рефлекторная дуга зрачковой реакции на яркий свет

Она начинается у фоторецепторов сетчатки (I), получивших световое раздражение. Сигнал передается по зрительному нерву и зрительному тракту в переднее двухолмие мозга (II). Здесь заканчивается эфферентная часть дуги зрачковой реакции. Отсюда импульс на сужение зрачка пойдет через ресничный узел (III), расположенный в цилиарном теле глаза, к нервным окончаниям сфинктера зрачка (IV)



Дуга зрачкового рефлекса

рефлексы зрачков начинаются **рецепторами** - чувствительными к свету клетками внутри глаза - в центральной части сетчатки. Отростками этих клеток начинается зрительный нерв (2-я пара черепных нервов).

Далее сигнал ведет в ЦНС (**афферентный путь**) – в соответствующие структуры головного мозга.

Центр рефлексов зрачков – это ядра глазодвигательного нерва (клетки Якубовича-Вестфалья). Находятся они в среднем мозге.

Исполнительный путь (эфферентный) для сфинктера образован отростками этих ядер и они обособленным пучком в составе глазодвигательного нерва направляются назад к глазу и заканчивается дуга в мышечных клетках сфинктера зрачка. Они и регулируют размер зрачка.

Эта функция зрачка называется диафрагмирующей и работает она благодаря зрачковому рефлексу. Регулирование размеров зрачков происходит на уровне подкорки, бессознательно и зависит только от силы света.

Повреждение какого-либо звена дуги приводит к патологиям зрачка.

Зрачок может реагировать не только на источник света, но и на другие вещи. Например, когда человек пытается рассмотреть близкие предметы – зрачок сузится.

Тогда свет попадет на центр сетчатки и острота зрения будет наилучшей. Если же предметы далеко – зрачок расширится, чтобы на сетчатку попало больше света. Это называется конвергенцией и аккомодацией.

Реакция зрачков на свет может быть прямой, если непосредственно освещается исследуемый глаз, или **содружественной**, которая наблюдается в парном глазу без его освещения. Содружественная реакция зрачков на свет объясняется частичным перекрестом нервных волокон зрачкового рефлекса в области хиазмы.

Кроме реакции на свет,

возможно также изменение величины зрачков при работе

- **конвергенции**, то есть напряжения внутренних прямых мышц глаза, или
- **аккомодации**, то есть напряжении цилиарной мышцы, что наблюдается при изменении точки фиксации с далеко расположенного объекта на близкий.

Оба этих зрачковых рефлекса возникают при напряжении, так называемых проприорецепторов соответствующих мышц, и в конечном итоге обеспечиваются волокнами, поступающими к главному яблоку с глазодвигательным нервом.

Сильное эмоциональное волнение, испуг, боль также вызывают изменение величины зрачков – их расширение.

Сужение зрачков наблюдается при раздражении тройничного нерва, пониженной возбудимости.

Сужение и расширение зрачков встречается также за счет применения лекарственных препаратов, которые оказывают влияние непосредственно на рецепторы мышц зрачка.

Методы диагностики заболеваний зрачкового рефлекса

Внешний осмотр – величина и симметричность зрачков на обоих глазах.

Оценка прямой и содружественной реакции зрачков на свет.

Оценка реакции зрачков на конвергенцию и аккомодацию.

Пупиллометрия.

Симптомы при заболеваниях зрачкового рефлекса

Анизокория.

Изменения формы зрачка.

Абсолютный афферентный зрачковый дефект или амавротический зрачок.

Пупиллометрия.

Синдром Арджил-Робертсона.

Синдром Горнера.

Гиппус – приступообразные изменения величины зрачков, длящиеся несколько секунд.

«Прыгающие зрачки» - переменное расширение зрачков в обоих глазах, при нормальной реакции зрачков на свет.

Мидриаз

-расширение зрачка, бывает физиологическим и патологическим.

Физиология – это расширение в ответ на радость, боль, резкие внезапные звуки, повышенную активность, страх, испуг, сексуальное возбуждение; эмоциональные всплески, смена настроения, воздействие некоторых препаратов (атропин). В полной темноте зрачок расширяется вообще в 2 раза.

При устранении фактора зрачки сужаются очень быстро. Все остальные варианты – патологии. Самая зловещая причина расширенного зрачка, который на свет не реагирует, – смерть.

Мидриаз может наблюдаться в случаях, когда человек попадает в экстремальную ситуацию, в гневе, агрессии, злости. Это объяснимо выбросом адреналина в таких случаях. Также адреналин с вытекающими последствиями выделяется в результате концентрации человека на одной задаче, когда он полностью погружен в ее решение.

Интересно и то, что расширенными зрачки становятся при повышенном интересе к кому- или чему-либо, при разглядывании эротических картин. Поэтому, если у вашего знакомого визави расширены зрачки – это проявление интереса к вам или результат сексуального влечения.

Миоз

Это сужение зрачка. Он также бывает физиологическим и патологическим.

Физиологические причины:

- сильная освещенность;
- сон;
- детский возраст;
- переутомление;
- дальнозоркость;
- действие некоторых препаратов (пилокарпин).

Миоз — сужение зрачков. Дуга этого рефлекса замыкается на коре головного мозга и действует, пока кора мозга остается живой. До смерти, в состоянии комы или смерти клинической миоз сохраняется. Поэтому проверка наличия миоза – это первое, что делают врачи скорой, если человек без сознания.

Причины сужения зрачков в норме

Глазные щели в норме уменьшены у новорожденных и стариков. У стариков это объясняется снижением всех видов активности. Также миоз возникает у представителей некоторых профессий - у тех, кто пользуется моноклем – ювелиров, часовщиков.

Анизокория или односторонний мидриаз

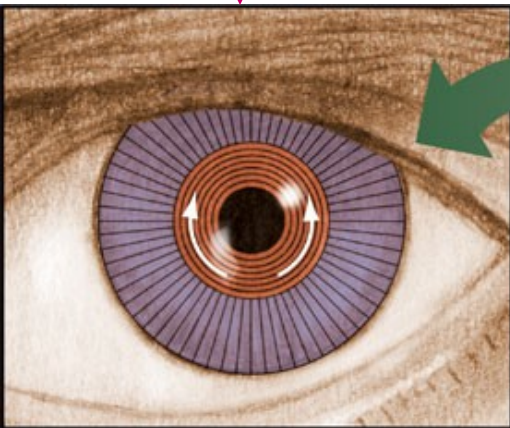
Это состояние разных размеров зрачков глаз. Редко это является нормой. Чаще это признак заболевания глаз, мозга, травм и пр. Нередко дети рождаются с анизокорией, которая позже проходит. Если даже не проходит, на зрение она не влияет. Только если ухудшается самочувствие, нужен визит к врачу.

- **Размер зрачка** зависит от освещенности и контролируется нервными волокнами, заканчивающимися в мускулатуре радужки.
- Сфинктер - круговая мышца, суживающая зрачок, иннервируется парасимпатическими волокнами.
- Дилататор – мышца, расширяющая зрачок, иннервируется симпатическими волокнами.
- Реакция расширения зрачка очень медленная, в диаметре до 7,5 мм, длится 5 мин.



Parasympathetic stimulation

+

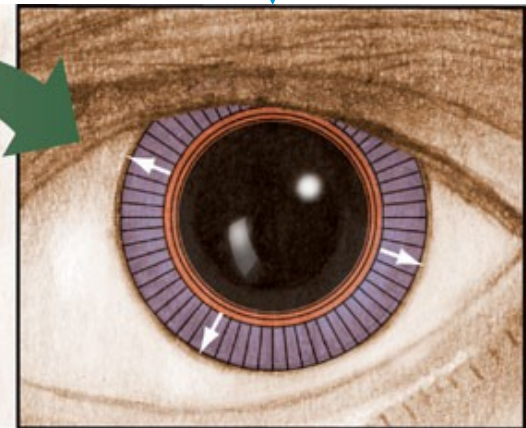


Circular (constrictor) muscle runs circularly

Pupillary constriction

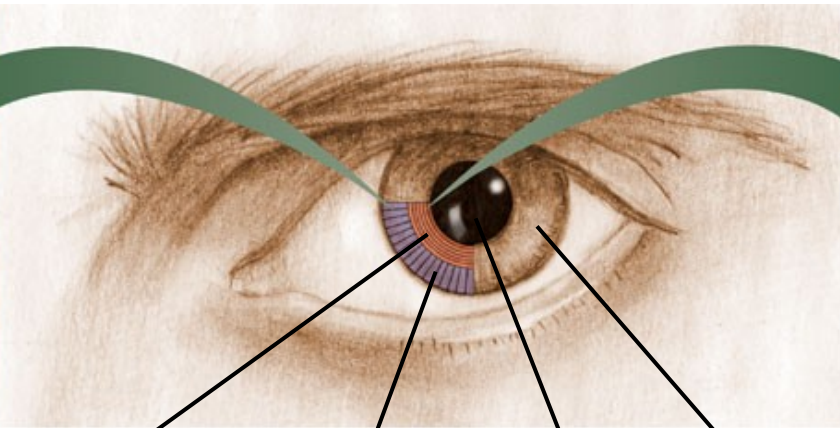
Sympathetic stimulation

+



Radial (dilator) muscle runs radially

Pupillary dilation



Circular muscle of iris

Radial muscle of iris

Pupil

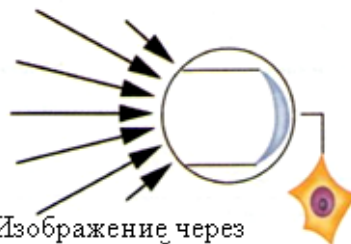
Iris

- **Порог световой чувствительности** - это наименьшая интенсивность света, которую человек способен увидеть. В реальных условиях на величину порога существенно влияет процесс адаптации - изменения чувствительности зрительной системы в зависимости от исходной освещенности.
- При низкой интенсивности света в окружающей среде развивается **темновая адаптация зрительной системы**. По мере развития темновой адаптации чувствительность зрения возрастает. **Длительность полной темновой адаптации составляет 30 мин.**
- При увеличении освещенности окружающей среды происходит **световая адаптация, которая завершается за 15-60 сек.**
- Различия темновой и световой адаптации связаны со скоростью химических процессов распада и синтеза пигментов сетчатки.

Слабое освещение, зрачок расширен



Палочка



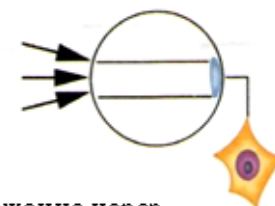
Изображение через расширенный зрачок проецируется на более обширную область сетчатки

Много зрительного пигмента

Яркое освещение, зрачок сужен



Палочка



Изображение через суженный зрачок проецируется в основном на макулярную область сетчатки

Мало зрительного пигмента

Глаз, глазное яблоко имеет почти шаровидную форму примерно 2,5 см в диаметре.

Состоит из нескольких оболочек, из них три - основные:

- склера - внешняя оболочка,
- сосудистая оболочка - средняя,
- сетчатка - внутренняя.

Оболочки глазное яблока

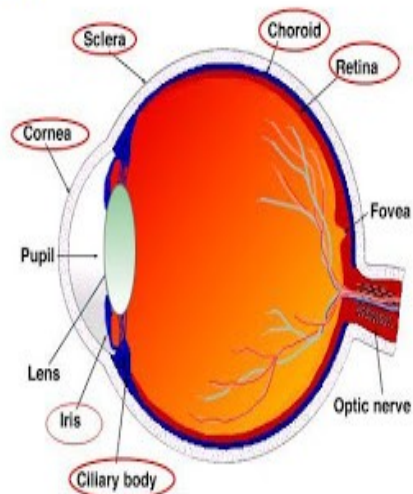
⌘ Фиброзная оболочка:

- роговица
- склера

⌘ Сосудистая оболочка*:

- собственно сосудистая оболочка
- ресничное тело
- радужка

⌘ Сетчатка



* Син.: увеальный тракт

MyShared

СТРОЕНИЕ ГЛАЗА

ПРЕЛОМЛЯЮЩИЕ СРЕДЫ ГЛАЗА

Роговица

Жидкость передней (и задней) камеры

Хрусталик

Стекловидное тело

ОБОЛОЧКИ ГЛАЗНОГО ЯБЛОКА

Наружная - фиброзная оболочка (склера и роговица)

Средняя - сосудистая оболочка (к ней относится также ресничное тело и радужка)

Внутренняя оболочка - сетчатка

Общая преломляющая сила = 59 диоптрий (из них ХРУСТАЛИК - 20 дптр)

Передняя камера

заполнена водянистой влагой (находится между роговицей и радужной оболочкой)

Склера

(белочная оболочка) защитная, формообразующая

Роговица

преломление световых лучей

Зрачок

пропускает и регулирует количество световых лучей

Хрусталик

фокусировка, преломление световых лучей

Радужная оболочка

(пигментированная мышечная структура) регуляция прохода света через зрачок

Задняя камера

заполнена водянистой влагой (находится между радужной оболочкой и хрусталиком)

Сосудистая оболочка

(сосуды + нервы) снабжение питанием клетки сетчатки

Сетчатка

восприятие света (палочки и колбочки) и переработка в нервный импульс

Желтое пятно

область наибольшей остроты зрения (там только колбочки)

Зрительный нерв

передача нервного импульса в КБП

Слепое пятно

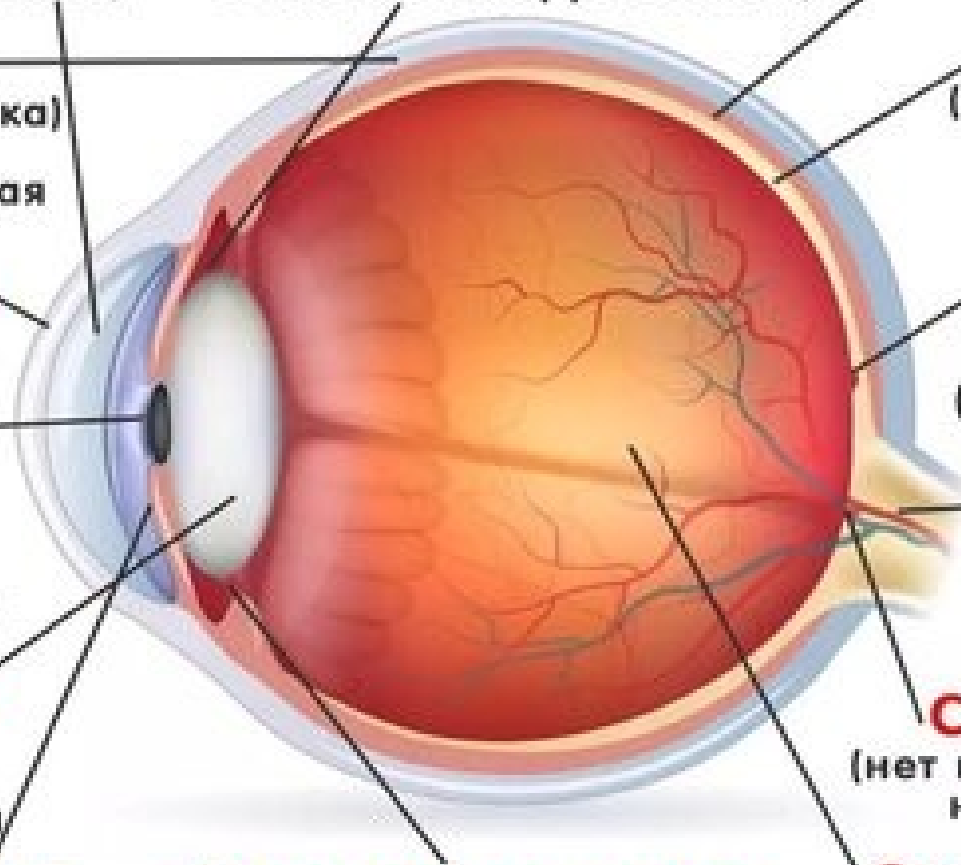
(нет палочек и колбочек) ничего не видно

Стекловидное тело

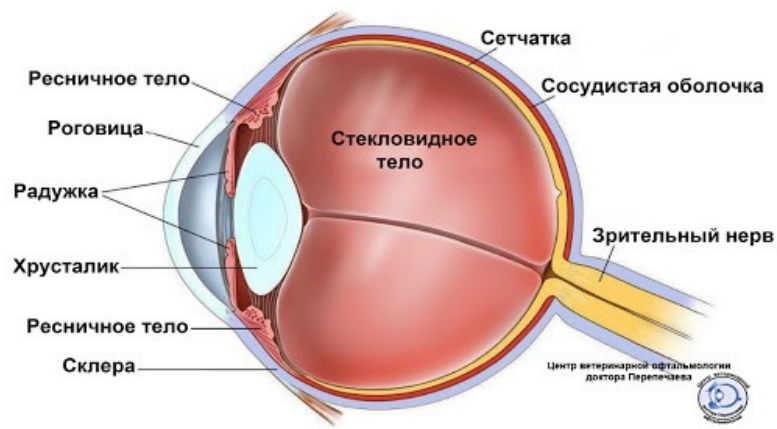
поддерживает объем глазного яблока, проведение лучей света к сетчатке

Поддерживающая связка

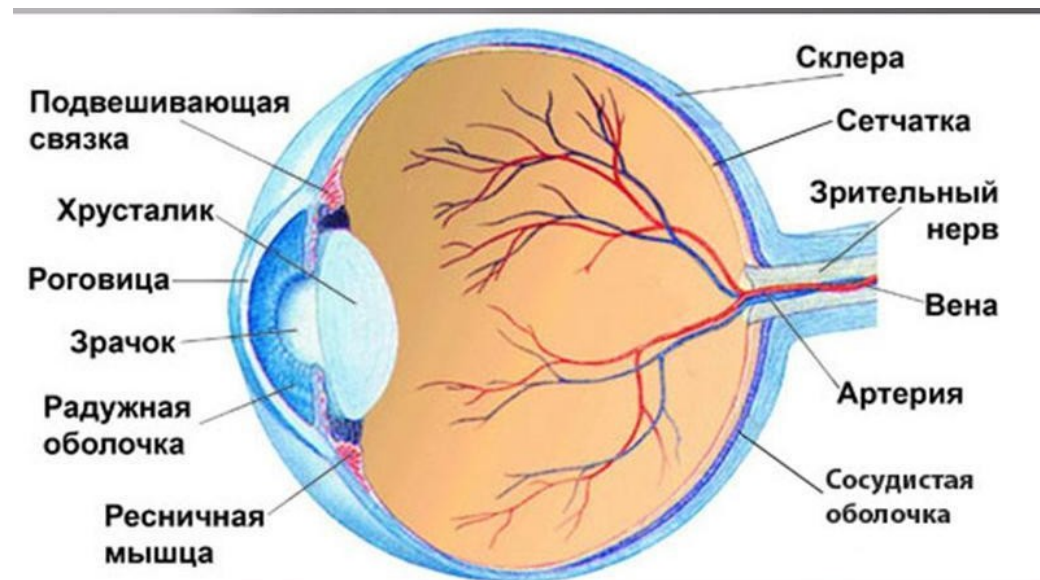
позволяет менять форму хрусталика при аккомодации



- Склера имеет белый цвет с молочным отливом, кроме передней ее части, которая прозрачна и называется роговицей. Через роговицу свет поступает в глаз.
- Сосудистая оболочка, средний слой, содержит кровеносные сосуды, по которым кровь поступает для питания глаза. Прямо под роговицей сосудистая оболочка переходит в радужную оболочку, которая и определяет цвет глаз. В центре ее находится зрачок. Функция этой оболочки - ограничивать поступление света в глаз при его высокой яркости. Это достигается сужением зрачка при высокой освещенности и расширением - при низкой.
- За радужной оболочкой расположен хрусталик, похожий на двояковыпуклую линзу, который улавливает свет, когда он проходит через зрачок и фокусирует его на сетчатке.
- Вокруг хрусталика сосудистая оболочка образует ресничное тело, в котором заложена мышца, регулирующая кривизну хрусталика, что обеспечивает ясное и четкое видение



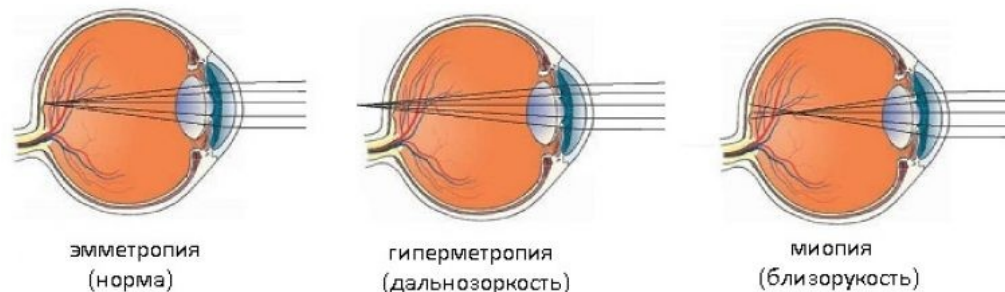
- Хрусталик в глазу "подвешен" на тонких радиальных нитях, которые охватывают его круговым поясом. Наружные концы этих нитей прикрепляются к ресничной мышце.
- Когда эта мышца расслаблена (в случае фокусировки зрения на удаленном предмете), то кольцо, образуемое ее телом, имеет большой диаметр, нити, держащие хрусталик, натянуты, и его кривизна, а следовательно и преломляющая сила, минимальна.
- Когда же ресничная мышца напрягается (при рассматривании близко расположенного объекта), ее кольцо сужается, нити расслабляются, и хрусталик становится более выпуклым и, следовательно, более сильно преломляющим. Это свойство хрусталика менять свою преломляющую силу, а вместе с этим и фокусную точку всего глаза, называется **аккомодацией**.



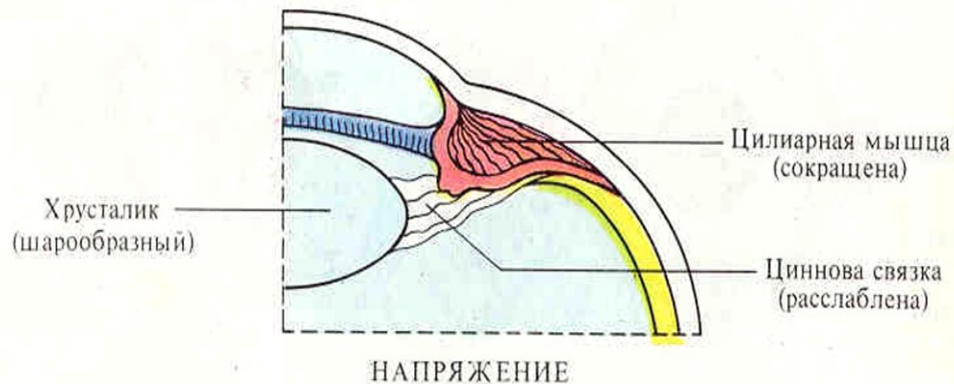
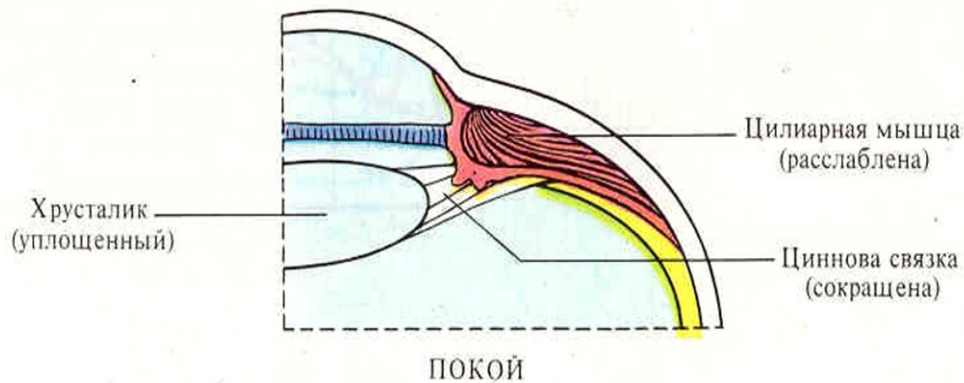
Ход лучей через оптическую систему глаза определяется: **радиусом преломляющих поверхностей и показателем преломления сред глаза.** Преломляющая сила тем больше, чем короче фокусное расстояние. Приспособление глаза к четкому видению различно удаленных предметов или фокусирование глаза осуществляется при помощи механизмов **аккомодации**, которые обеспечиваются нейрональными элементами подкорковых и корковых зрительных центров, чувствительных к четкости контуров изображения и регулируется за счет изменения тонуса цилиарной мышцы.

При рассмотрении далёких предметов реснитчатая мышца расслаблена, циннова связка натянута, в результате чего происходит сдавливание (спереди назад) и растягивание хрусталика. В результате лучи фокусируются на сетчатку.

При рассмотрении близких предметов происходят обратные процессы. В нормальном глазе (**эмметропический глаз**) при полностью расслабленной аккомодации изображение достаточно удаленных предметов фокусируется на сетчатке, что обеспечивает их четкое видение.



Схематическое представление механизма аккомодации

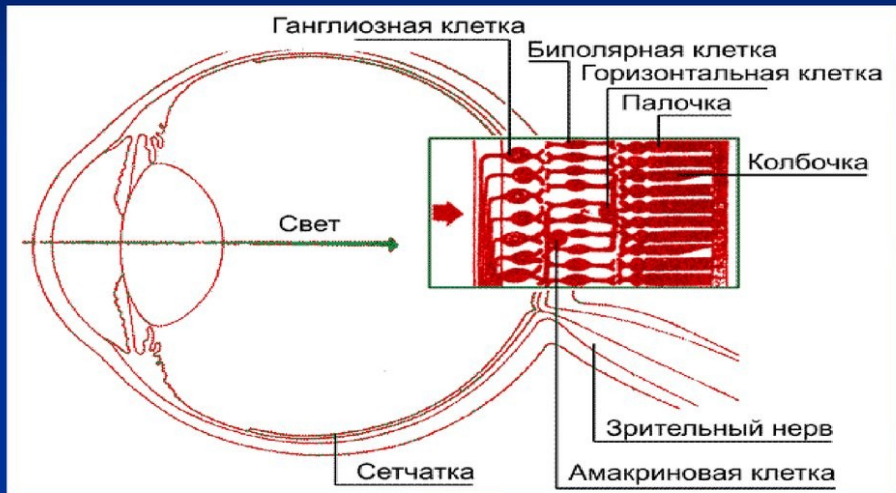


- слева-фокусировка вдаль;
- справа-фокусировка на близкие предметы.



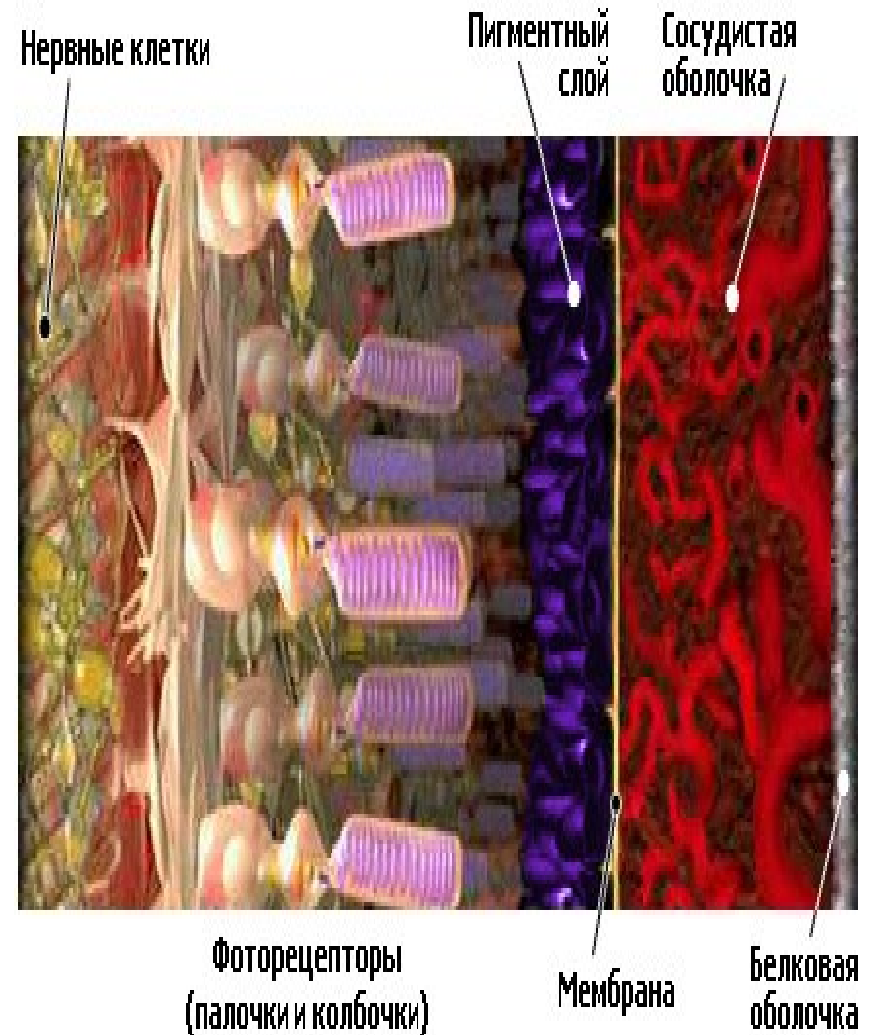
- Лучи света фокусируются оптической системой глаза на особом рецепторном (воспринимающем) аппарате - сетчатой оболочке.
- **Сетчатка глаза** - передний край мозга, сложное как по структуре, так и по функциям образование. В сетчатке позвоночных обычно различают 10 слоев нервных элементов, связанных между собой не только структурно - морфологически, но и функционально.
- Главным слоем сетчатки является тонкий слой светочувствительных клеток - фоторецепторов. Они бывают двух видов: отвечающие на слабый свет (палочки) и отвечающие на сильный свет (колбочки).

Сетчатка глаза



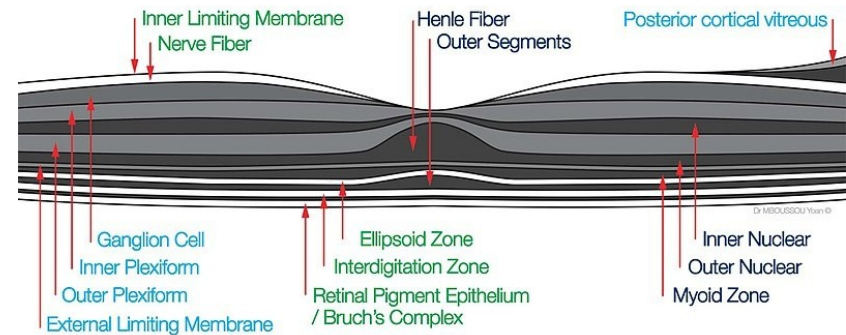
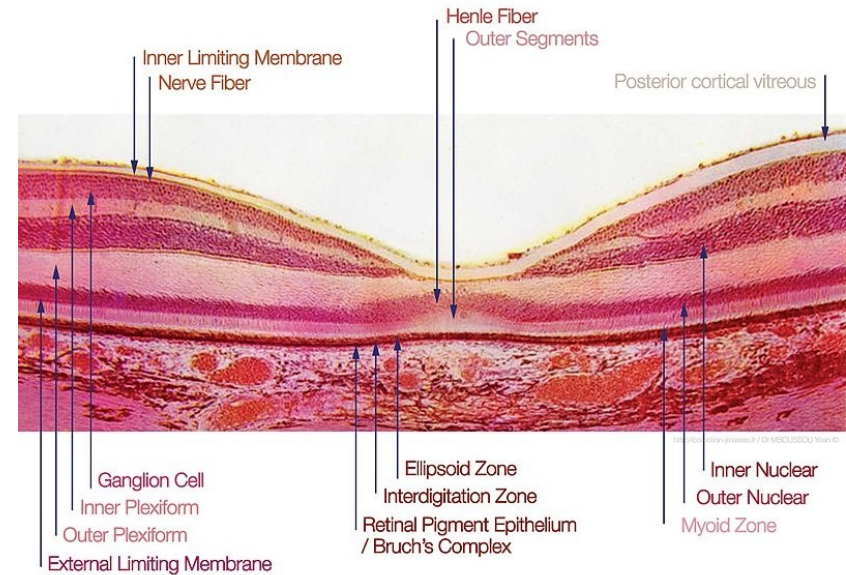
Строение сетчатки глаза

- это тонкий слой нервной ткани, расположенный с внутренней стороны задней части глазного яблока. Сетчатка отвечает за восприятие изображения, которое проецируется на нее при помощи роговицы и хрусталика, и преобразовывает его в нервные импульсы, которые затем передаются в головной мозг.
- Наиболее прочно сетчатка связана с подлежащими оболочками глазного яблока по краю диска зрительного нерва. Толщина сетчатки на разных участках неодинакова: у края диска зрительного нерва она составляет 0,4–0,5 мм, в центральной ямке 0,2–0,25 мм, в ямочке всего 0,07–0,08 мм, в области зубчатой линии около 0,1 мм.



Строение сетчатки глаза

- Сложнейшая структура позволяет сетчатке первой воспринимать свет, обрабатывать и трансформировать световую энергию в раздражение — сигнал, в котором закодирована вся информация о том, что видит глаз.
- Важнейшей частью сетчатки является макула (макулярная область, желтое пятно). Макула отвечает за центральное зрение, так как в ней находятся большое количество фоторецепторов — колбочек. Именно они дают нам возможность видеть хорошо при дневном освещении. Заболевания макулы могут значительно понижать зрение.

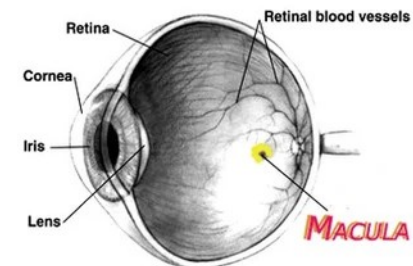


Макула или желтое пятно — это центральная часть сетчатки

- Здесь сконцентрированы фоторецепторы, благодаря которым мы имеем четкое, ясное, цветное зрение.
- Желтое пятно располагается в центральной зоне сетчатой оболочки глаза. В центре же самой макулы находится ямка — углубление, размером около полутора миллиметров.
- Желтым пятном описываемую часть глаза назвали из-за большого скопления количества в ней особого пигмента желтого цвета. Пигменты — лютеин и зеаксантин — не вырабатываются в нашем организме, а поступают в него с пищей и специальными препаратами. Основная функция данных пигментов — защита фоторецепторов сетчатой оболочки от различных негативных воздействий.
- Сосуды в макуле отсутствуют, потому ее питание происходит благодаря прилегающей хориоидеи (сосудистой оболочке).
- Роль желтого пятна в наших глазах очень велика: оно отвечает за четкое центральное зрение и цветовосприятие. Способность видеть мелкие предметы и оттенки цветов обеспечивают специальные клетки — колбочки.
- Симптоматика заболеваний макулы. **При патологии макулярной зоны**

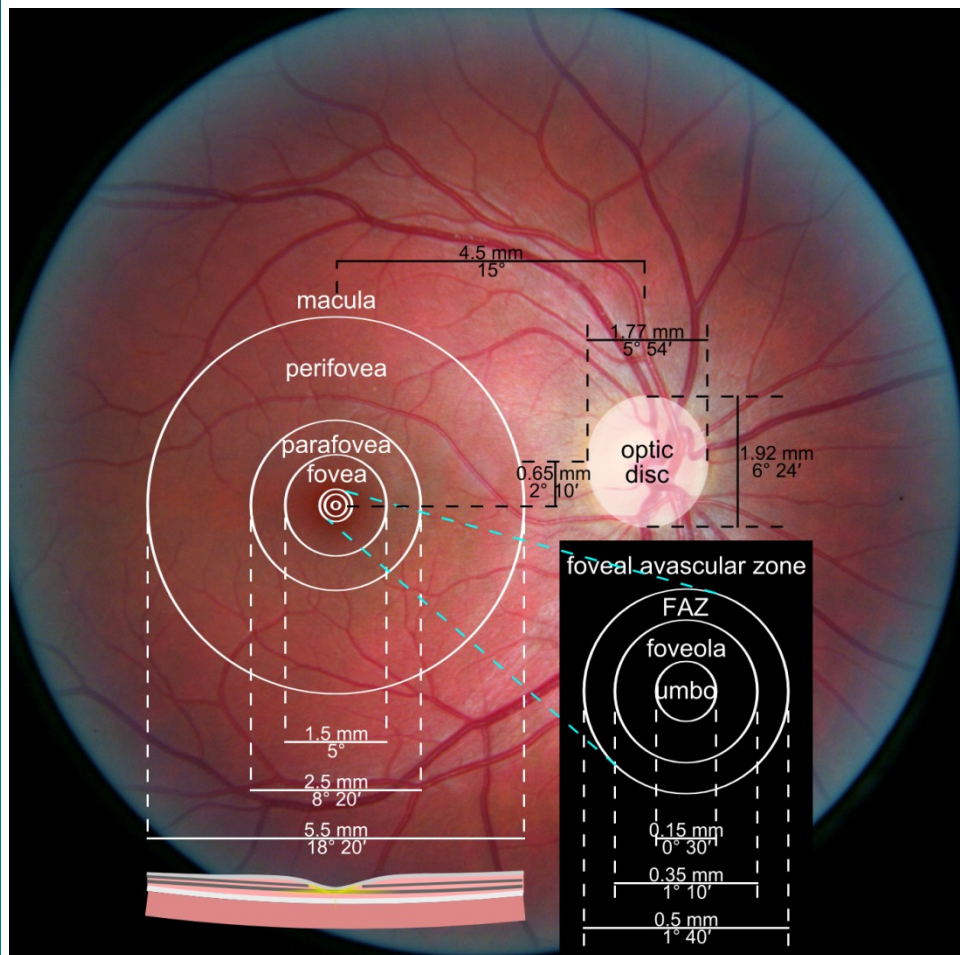
у Пациента возникает ряд характерных признаков:

- Снижение яркости изображения
- Искажение формы и размеров видимых предметов
- Появление пятна в центральной области зрения.



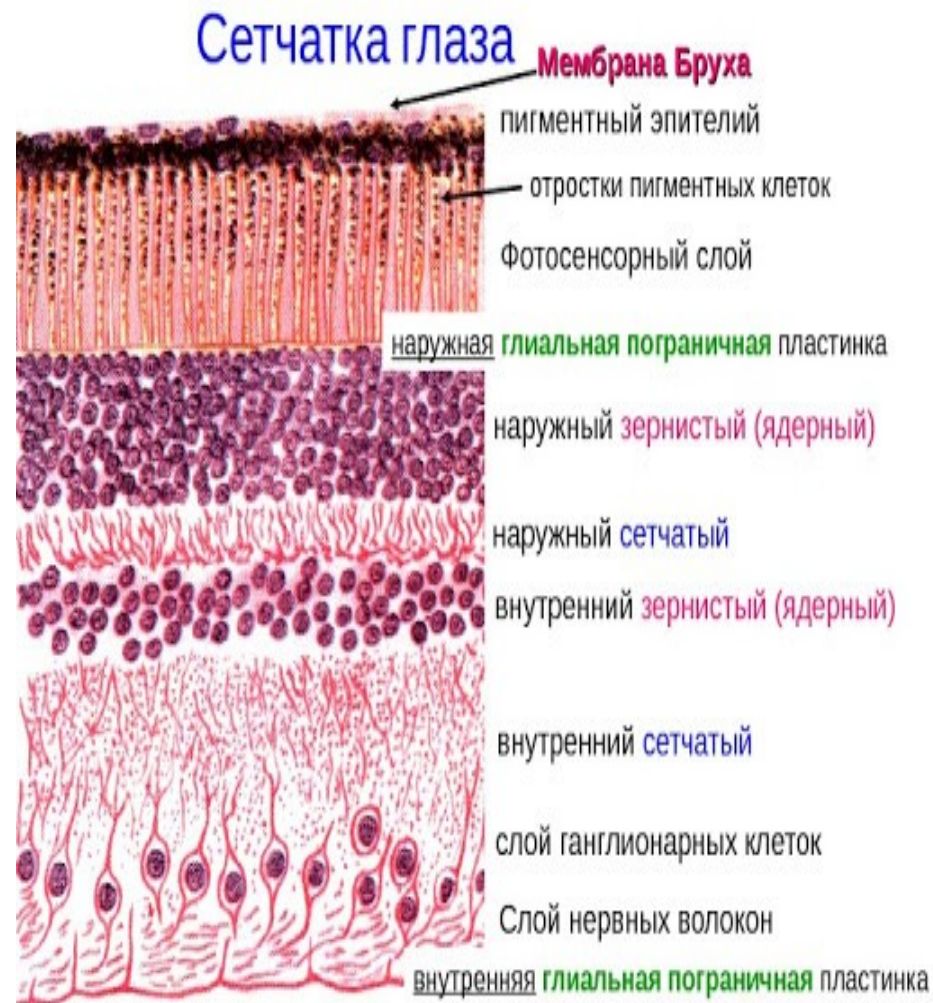
Макула (синонимы: макулярная область, желтое пятно)

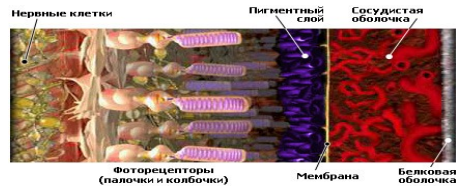
- имеет форму горизонтального овала с диаметром около 5,5 мм
- В центре располагается углубление – центральная ямка (fovea), а на дне последней – ямочка (foveola)
- Фовеола располагается с височной стороны от диска зрительного нерва, на расстоянии приблизительно 4 мм.
- Особенность фовеолы заключается в том, что этой зоне плотность фоторецепторов максимальна и отсутствуют кровеносные сосуды.
- Эта область ответственна за цветовосприятие и высокую остроту зрения.
- Только изображение, фокусирующееся в макуле, может быть воспринято мозгом четко и ясно.



Структура сетчатки глаза

- Сетчатка представляет достаточно сложную структуру. Микроскопически в сетчатке различают 10 слоев, счет которых ведется снаружи внутрь. Основные слои — пигментный эпителий и светочувствительные клетки (фоторецепторы).
- Затем идет наружная пограничная мембрана, наружный ядерный слой, наружный сетчатый (синаптический) слой, внутренний ядерный слой, внутренний сетчатый слой, ганглионарный слой, слой нервных волокон, внутренняя пограничная мембрана.





- **Первый слой — пигментный эпителий**
- Пигментный эпителий простирается на всем протяжении оптической части сетчатки и непосредственно граничит с подлежащей сосудистой оболочкой, имея связь со стекловидной пластинкой.
- Пигментный эпителий представляет собой один слой плотно расположенных клеток, содержащих большое количество пигмента. Клетки пигментного эпителия имеют форму шестигранной призмы и расположены в один ряд. Такие клетки являются частью так называемого гематоретинального барьера, который обеспечивает избирательное поступление тех или иных веществ из кровеносных капилляров сосудистой оболочки в сетчатку.
- **Второй слой — светочувствительные клетки (фоторецепторы)**
- Колбочкоподобные и палочкоподобные клетки, а проще говоря, – палочки и колбочки, получили такое название из-за формы наружного сегмента. Данный вид клеток считается первым нейроном сетчатки.
- Палочки представляют собой правильное цилиндрически образования длиной от 40 до 50 микрон. Общее число палочек во всей сетчатке около 130 млн. Они обеспечивают зрение при слабом освещении, например, ночью, и обладают очень высокой световой чувствительностью.
- Колбочек в сетчатке человеческого глаза 7 млн и действуют они только в условиях яркого освещения. Они отвечают за центральное форменное зрение и цветоощущение.

- **Сетчатка** – слоистая структура, объединяющая рецепторы и нейроны.
- **Фоторецепторные клетки – палочки и колбочки** расположены в пигментном слое, наиболее удаленном от хрусталика.
- Светочувствительные концы спрятаны в промежутках между сильно пигментированными эпителиальными клетками. Эпителиальные пигментные клетки участвуют в метаболизме фоторецепторов и синтезе зрительных пигментов. Все нервные волокна, выходящие из сетчатки, лежат в виде переплетенного пучка на пути света, создавая препятствие на пути его попадания в рецепторы. Место выхода нервных элементов из сетчатки к мозгу получило название слепого пятна из-за отсутствия здесь светочувствительных элементов.
- **«Дефект изображения»** происходит из-за того, что свет, попадающий на сетчатку в области слепого пятна не воспринимается элементами сетчатки, но это компенсируют высшие зрительные центры.

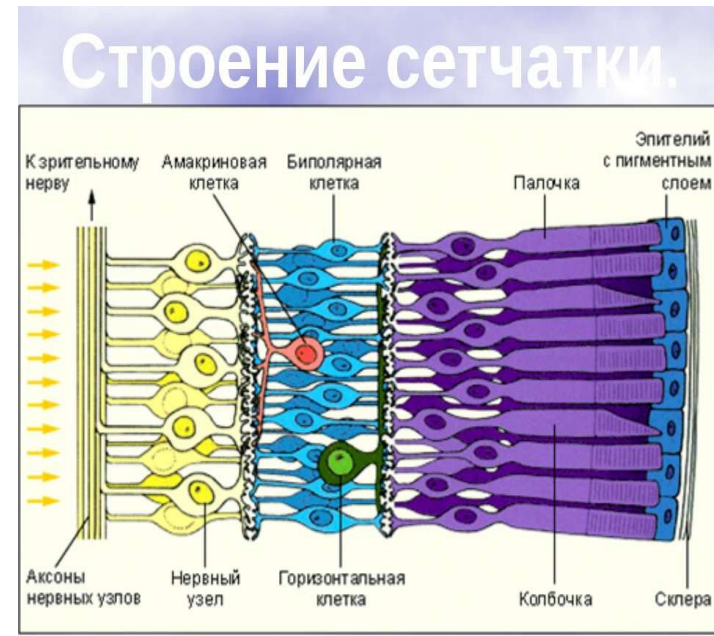
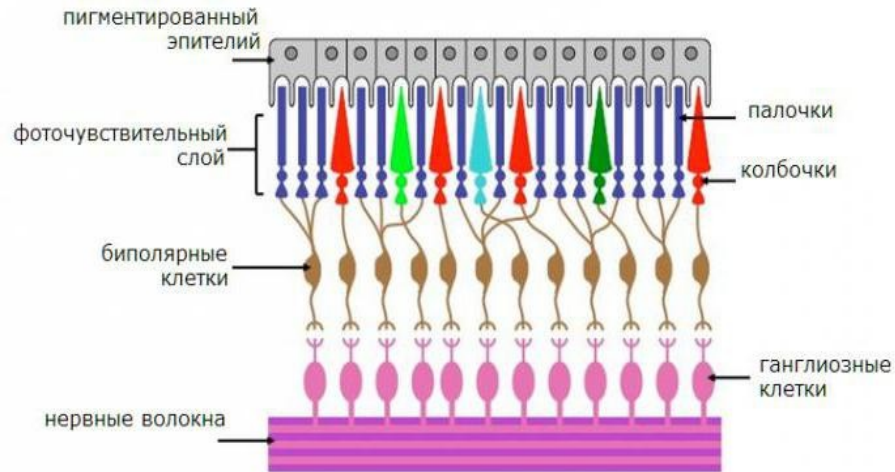
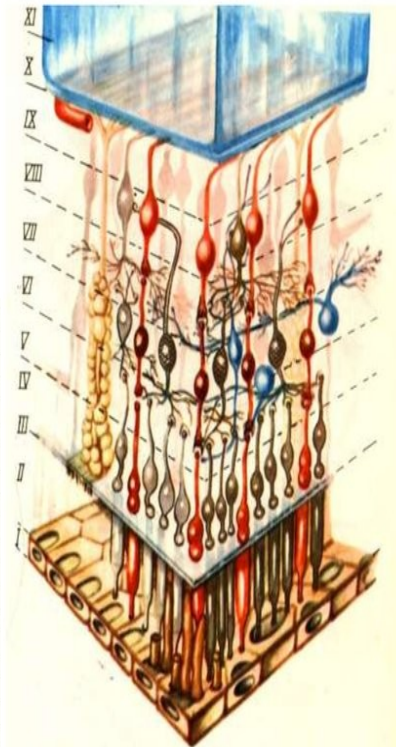


Схема строения сетчатки

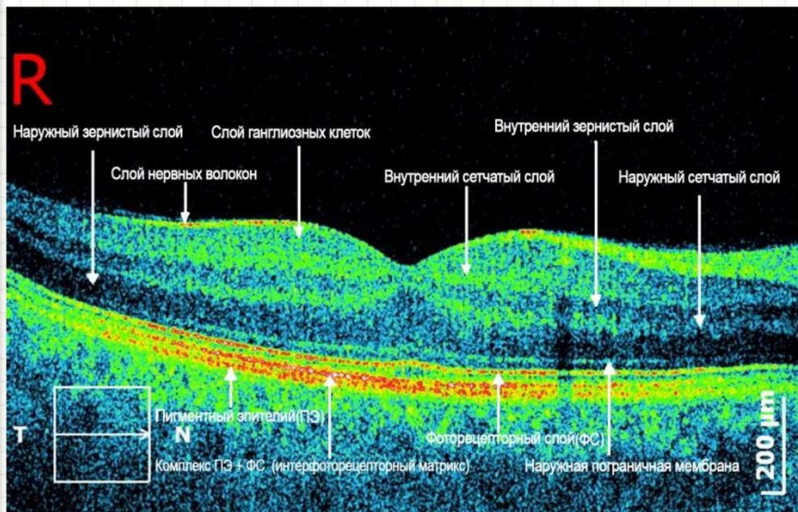


Строение сетчатки



- 11.Стекловидное тело
- 10.Внутренняя пограничная мембрана
- 9.Слой нервных волокон
- 8.Ганглионарный слой
- 7.Внутренний сетчатый слой
- 6.Внутренний зернистый слой
- 5.Наружный сетчатый слой
- 4.Наружный зернистый слой
- 3.Наружный пограничный слой
- 2.Слой палочек и колбочек
- 1.Пигментный эпителий

Рис. 1. Структуры сетчатки видимые при оптической когерентной томографии.

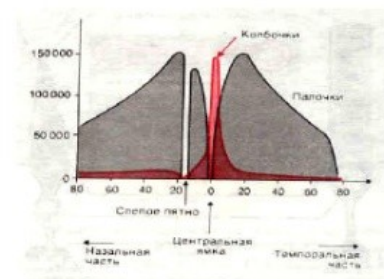


Распределение палочек и колбочек в сетчатке.

Палочки расположены по всей сетчатке, кроме самого центра. Благодаря им обнаруживаются предметы на периферии поля зрения, в том числе при низкой освещенности.

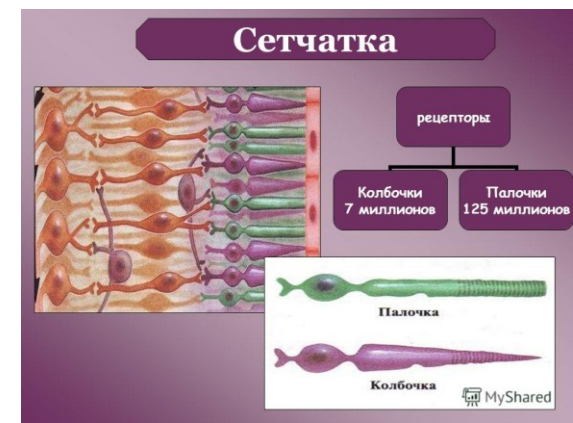
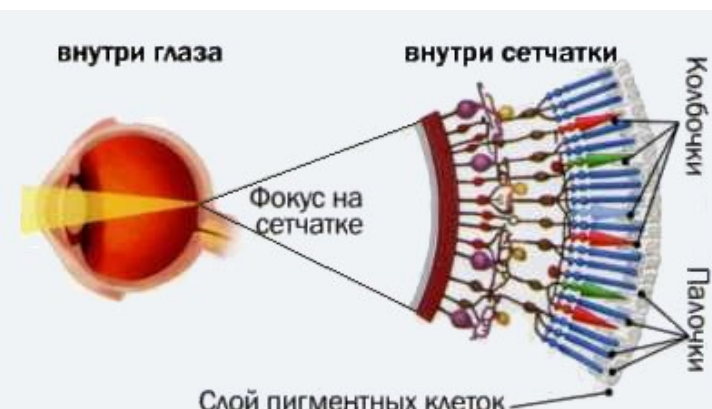
- **Колбочки** расположены главным образом в центральной зоне сетчатки, в так называемом "желтом пятне". Сетчатка здесь максимально утончается, отсутствуют все слои, кроме слоя колбочек. "Желтым пятном" человек видит лучше всего: вся световая информация, попадающая на эту область сетчатки, передается наиболее полно и без искажений. В этой области возможно лишь дневное, цветное зрение, при помощи которого воспринимаются цвета окружающего нас мира.
- От каждой светочувствительной клетки отходит нервное волокно, соединяющее рецепторы с центральной нервной системой. При этом каждую колбочку соединяет свое отдельное волокно, тогда как точно такое же волокно "обслуживает" целую группу палочек.

Распределение палочек и колбочек в сетчатке



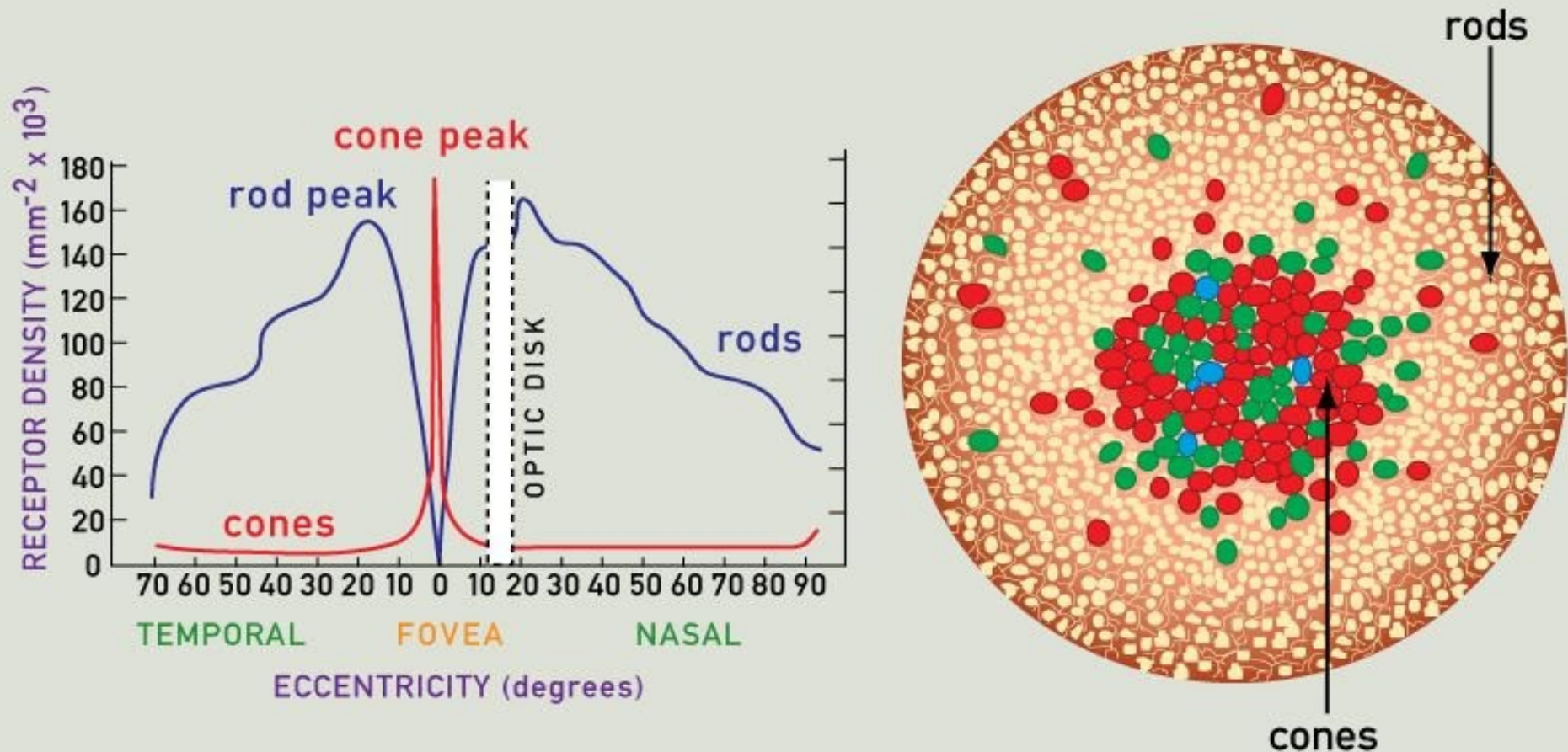
В глазу человека 6 млн. колбочек и 120 млн. палочек.

- Плотность колбочек наиболее высока в центре сетчатки и падает к периферии.
 - В центре сетчатки находятся только колбочки- центральная ямка (плотность их расположения 150000 на 1 мм² – поэтому острота зрения здесь максимальная).
 - Палочек в центре сетчатки мало, их больше на периферии, но острота «периферического зрения» при хорошей освещенности невелика.
 - В условиях суммарного освещения преобладает периферическое зрение, а острота зрения в области центральной ямки пропадает.
 - Таким образом, колбочки функционируют при ярком свете и выполняют функцию восприятия света, палочки воспринимают свет и обеспечивают зрительное восприятие при слабой освещенности.
 - Первичный процесс зрительной рецепции – **фотохимическая реакция**. Фотоны поглощаются молекулами зрительных пигментов.
- Каждая молекула пигментов поглощает один фотон (квант света) и переходит на более высокий энергетический уровень.



В глазу человека 6 млн. колбочек и 120 млн. палочек.

- Плотность колбочек наиболее высока в центре сетчатки и падает к периферии.
- В центре сетчатки находятся только колбочки- центральная ямка (плотность их расположения 150000 на 1 мм² – поэтому острота зрения здесь максимальная).
- Палочек в центре сетчатки мало, их больше на периферии, но острота «периферического зрения» при хорошей освещенности невелика.



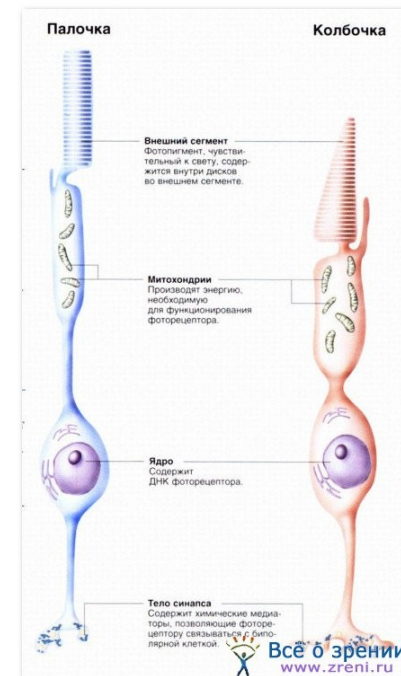
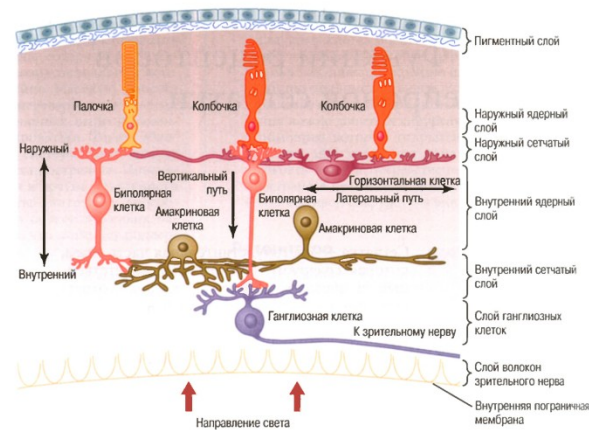
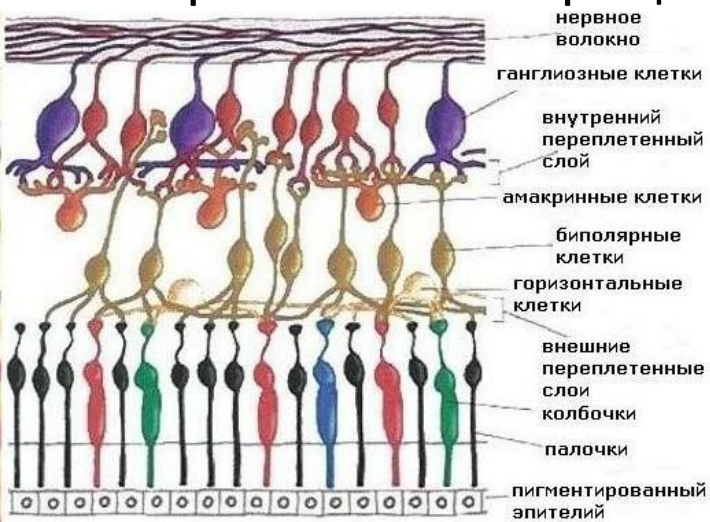
Палочки и колбочки отличаются структурно и функционально.

Зрительный пигмент (родопсин) содержится только в палочках.

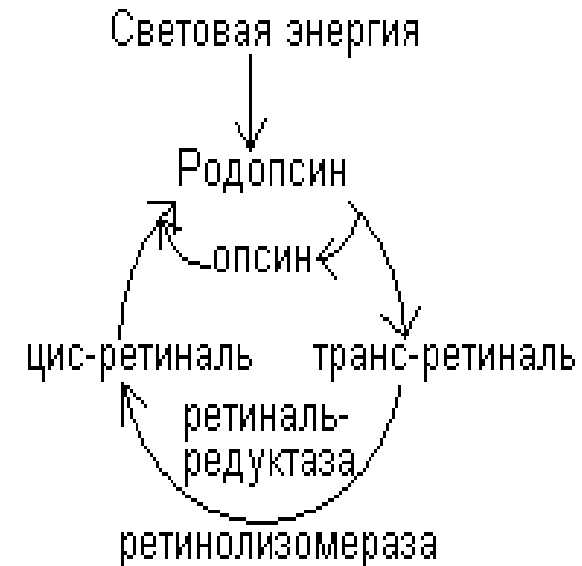
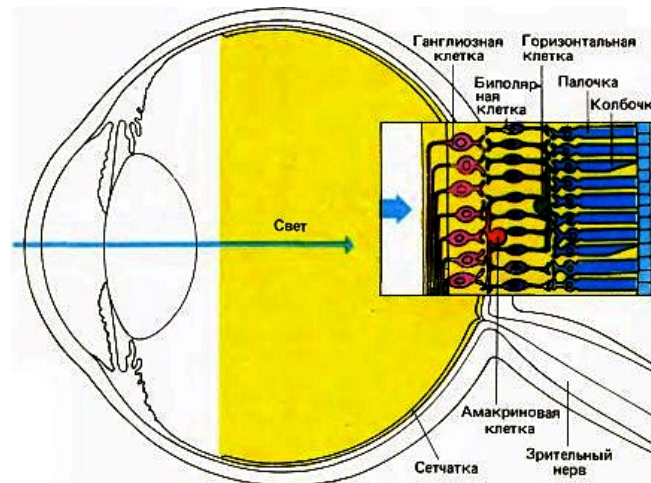
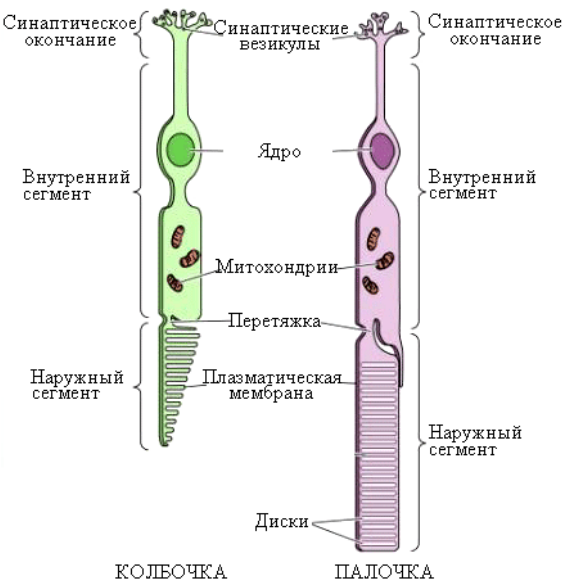
В колбочках находится другие зрительные пигменты – иодопсин, хрололаб, эритлаб, необходимы для цветового зрения.

Палочка в 500 раз чувствительнее к свету, чем колбочка, но не цветочувствительнее.

Зрительные пигменты расположены в наружном сегменте палочек и колбочек. Во внутреннем сегменте находятся ядро и митохондрии, принимающие участие в энергетических процессах, при действии света.



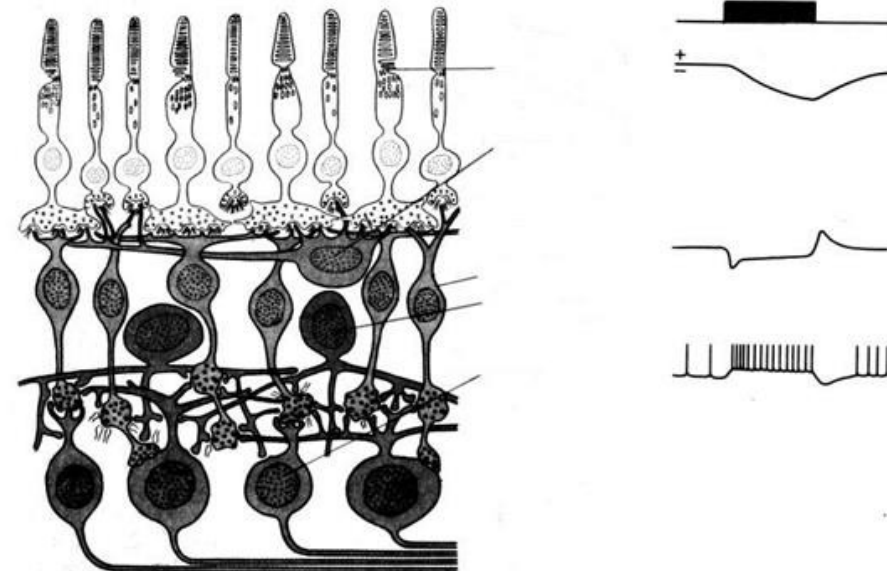
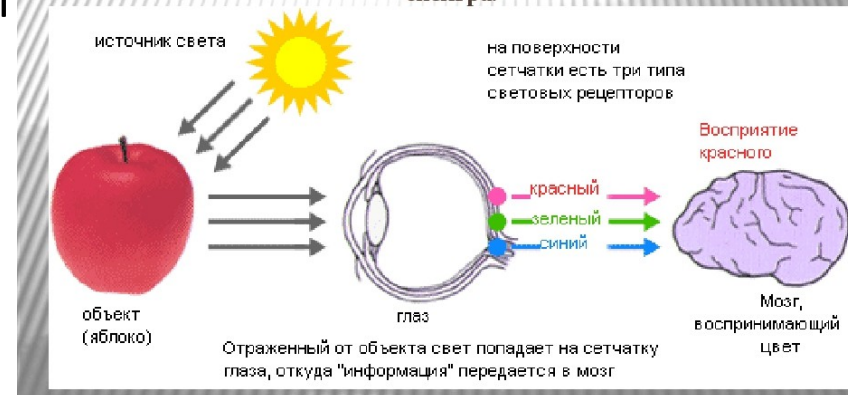
- **Поглощение кванта света фоторецептором запускает многоступенчатый процесс распада молекул пигмента**
- *Родопсин* – зрительный пигмент палочек, состоит из белка (опсина) и ретиналя (альдегида витамина А).
- *Иодопсин* – основной пигмент колбочек, состоит из опсина и ретиналя.
- Каждая палочка в сетчатке человека содержит 1 пигмент, каждая колбочка – 3 разных пигмента. Восстановление пигментов осуществляется в темноте, в результате цепи химических реакций (ресинтез), протекающих с поглощением Е.
- Ретиналь ресинтезируется на основе цис-изомера витамина А, поэтому при недостатке в организме витамина А, возникает недостаточность сумеречного зрения. Если освещение постоянно и равномерно, то фотохимический распад пигментов находится в равновесии с их ресинтезом, что обеспечивает светотемновую адаптацию.



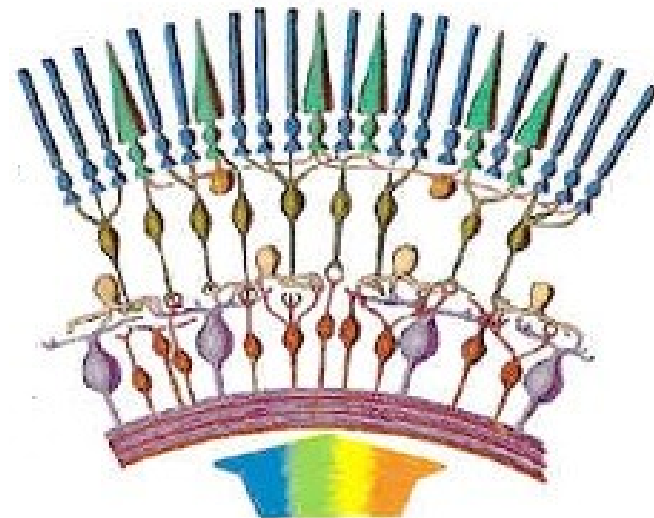
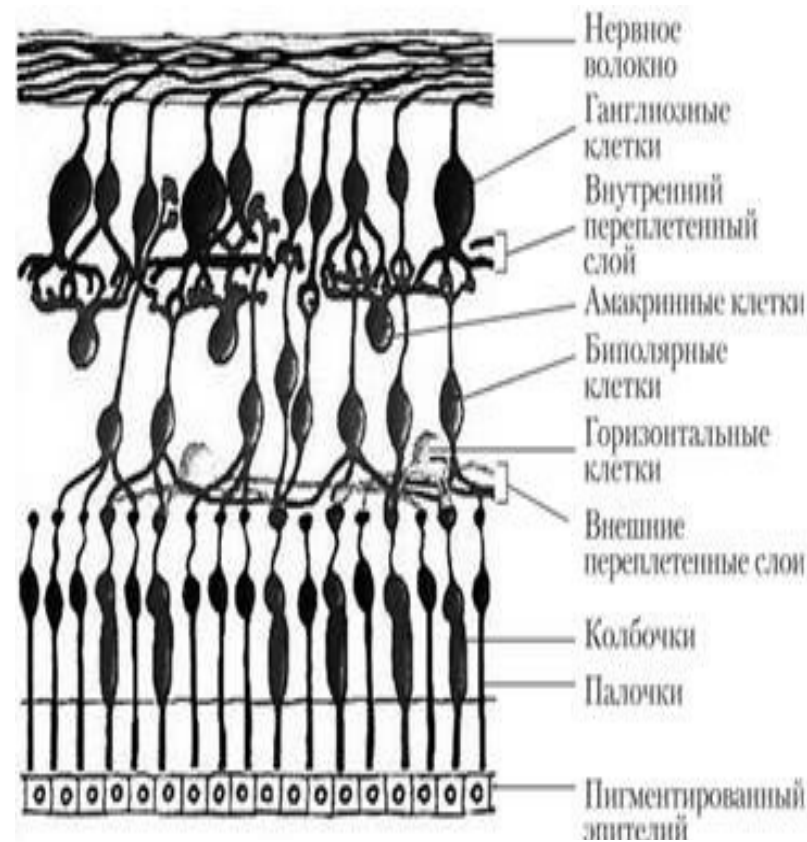
- **Фотохимическая реакция** происходит экономно, при действии даже очень яркого света расщепляется только небольшая часть родопсина в палочках.
- При освещении фоторецептора возникает увеличение электроотрицательности потенциала внутри клетки по отношению к внеклеточному пространству, что уменьшает трансмембранный ток в рецепторах.
- На свет в фоторецепторах возникает гиперполяризационный ответ.
- Амплитуда рецепторного зрительного потенциала увеличивается при увеличении интенсивности света и зависит также от длины волны света (максимум ответа палочек проявляется при длине волны максимального поглощения родопсина - 500нм. (синезеленая часть спектра), колбочек – 560, 570 нм. (поглощает желтый свет).

Восприятие цвета

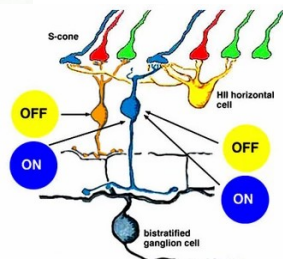
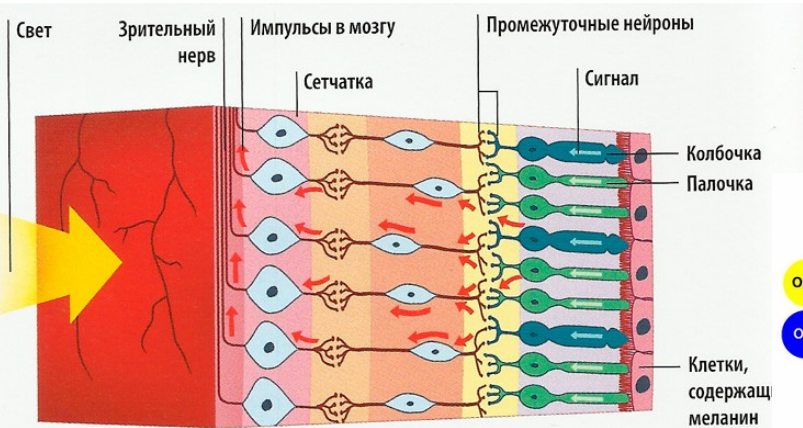
Как же мы воспринимаем цвета? Говоря просто, отраженный от поверхности объекта свет попадает в глаза, информация о нем передается в мозг, который воспринимает цвет. Яблоко имеет красный цвет, потому что его поверхность отражает красную составляющую и поглощает остальную часть светового спектра.



- **Фотохимические изменения в рецепторах** представляют собой начальное звено в цепи трансформации световой E в нервное возбуждение. Вслед за ним в рецепторах, а затем в нейронах сетчатки генерируются электрические потенциалы, отражающие параметры действующего света.
- Палочки и колбочки соединены с биполярными нейронами сетчатки, которые образуют с ганглиозными клетками синапсы, выделяющие ацетилхолин. Аксоны ганглиозных клеток сетчатки в составе зрительного нерва идут к различным мозговым структурам.
- Около 130 млн. фоторецепторов связаны с 1,3 млн. волокон зрительного нерва, что свидетельствует о конвергенции зрительных структур и сигналов.
- Только в центральной ямке каждая колбочка связана с 1 биполярной клеткой, а она с 1 ганглиозной.
- К периферии от центральной ямки на 1 биполярной клетке конвергируют множество палочек и несколько колбочек, а на ганглиозной – множество



- Функционально такая система обеспечивает переработку первичного сигнала, повышающую вероятность его обнаружения за счет широкой конвергенции связей от периферических рецепторов к ганглиозной клетке, посылающей сигналы в мозг.
- **2 типа тормозных нейронов** – горизонтальные и амакриновые клетки.
- Горизонтальные и биполярные клетки сетчатки не генерируют ПД, основной формой их активности являются градуальные гиперполяризации и деполяризации.
- Ганглиозные клетки генерируют ПД, которые проводятся по их длинным аксонам, составляющим зрительный нерв.
- Зрительный нерв содержит 800 тыс. волокон ганглиозных клеток сетчатки. Зрительные нервы обоих глаз перекрещиваются в области основания черепа, где 500000 волокон зрительного нерва переходят на противоположную сторону, остальные 300000 волокон вместе с перекрещенными аксонами второго зрительного нерва образуют зрительный тракт.



Фоторецепторами являются палочки и колбочки, расположенные в наружном слое сетчатки. Палочки и колбочки сходны по своему строению, они состоят из четырех участков:

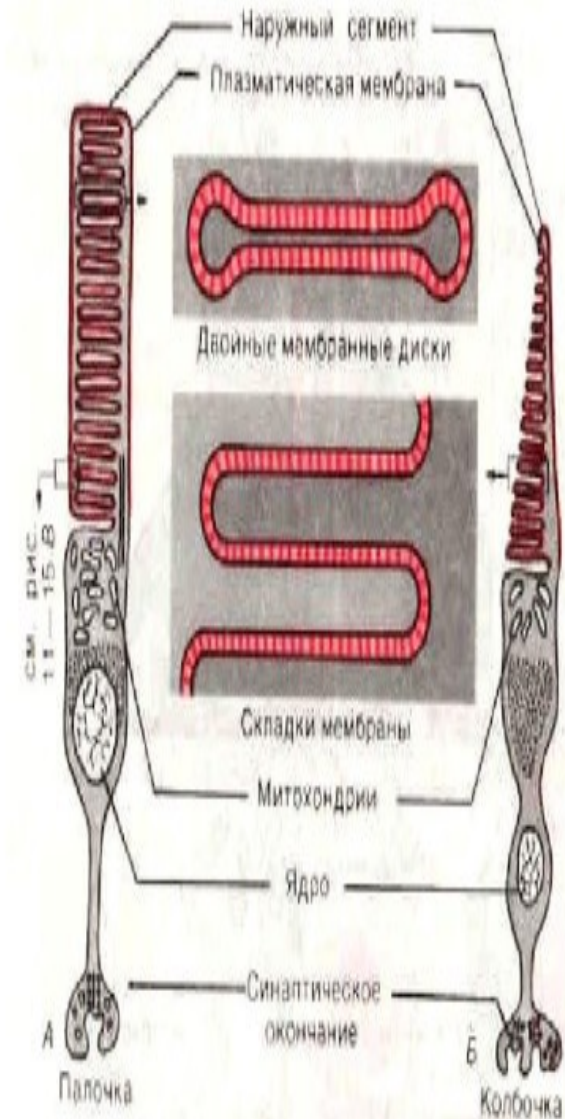
- **Наружный сегмент** - светочувствительный участок, где световая энергия преобразуется в рецепторный потенциал.

Наружный сегмент заполнен мембранными дисками, образованными плазматической мембраной. В палочках в каждом наружном сегменте содержится 600 - 1000 дисков, которые представляют собой уплощенные мембранные мешочки, уложенные как столбик монет. В колбочках мембранных дисков меньше, они представляют собой складки плазматической мембраны.

- **Перетяжка** - место, где наружный сегмент почти полностью отделен от внутреннего впячиванием наружной мембраны. Связь между двумя сегментами осуществляется через цитоплазму и пару ресничек, переходящих из одного сегмента в другой.

- **Внутренний сегмент** - область активного метаболизма, заполненная митохондриями.

2 вида фоторецепторов

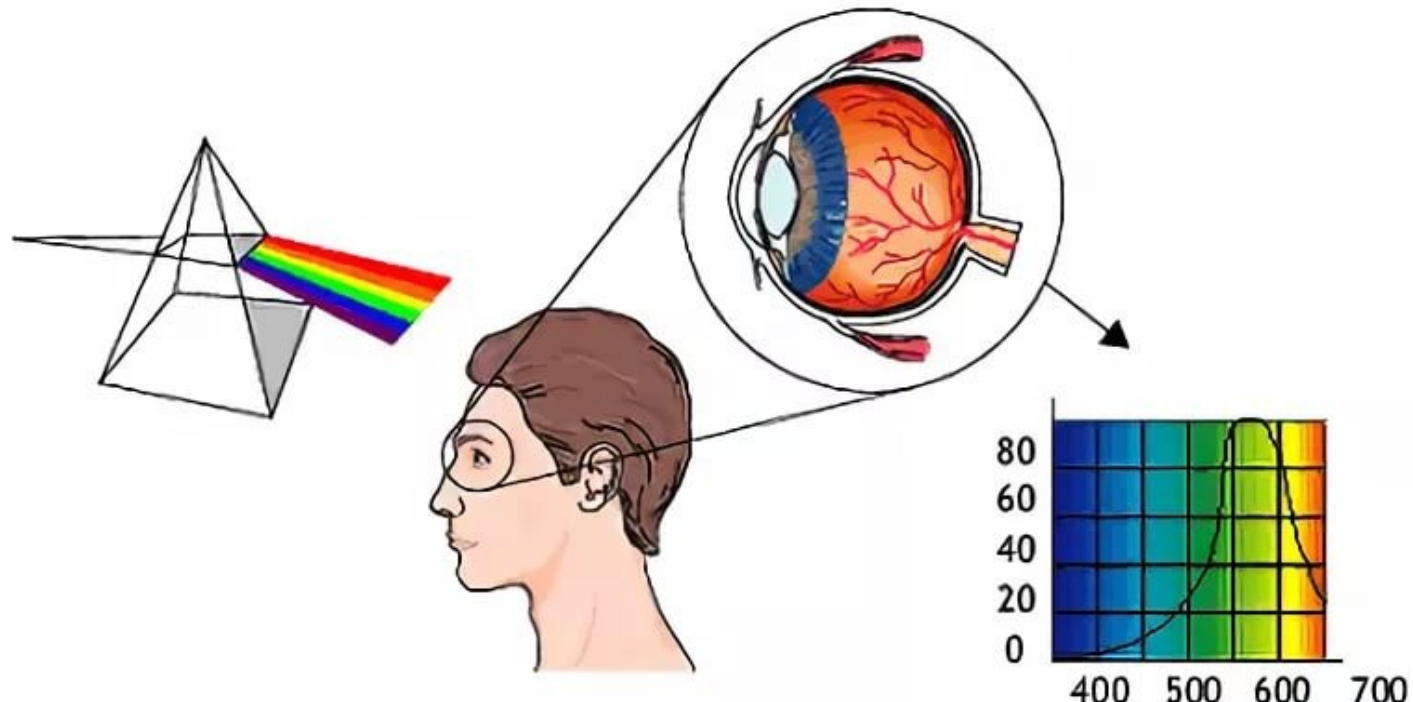


- Конформационное изменение молекулы пигмента "активирует" ионы кальция или же вторичные внутриклеточные молекулы-переносчики, которые посредством процесса диффузии достигают натриевого канала в клеточной мембране наружных сегментов фоторецепторов.
- В результате взаимодействия между молекулами-переносчиками и молекулами липопротейна в ионных натриевых каналах эти каналы закрываются и натриевая проводимость мембраны снижается.
- По сравнению с другими нервными клетками мембрана фоторецептора имеет в темноте сравнительно высокую натриевую проводимость, поэтому темновой ток через мембрану определяется потоком ионов натрия .
- При освещении натриевая проводимость и темновой ток уменьшаются, в результате чего генерируется **гиперполярирующий** рецепторный потенциал.

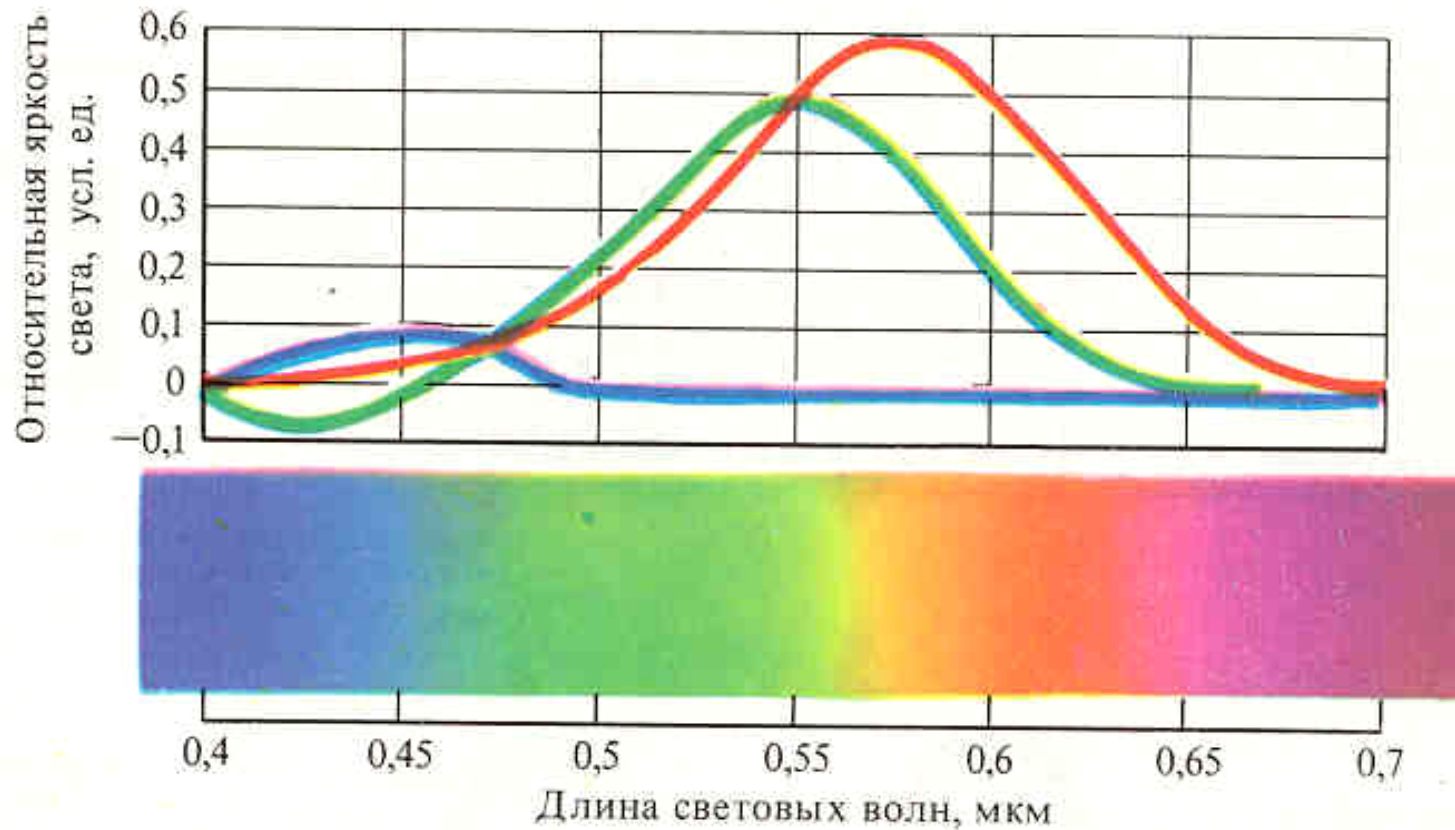
- Зрительная система сохраняет следы светового раздражения в течение 150-200мсек после его включения.
- Глаз воспринимает прерывистый свет, как непрерывный, при определенных интервалах между вспышками.
- Частота вспышек, при которой ряд последовательных вспышек воспринимается как непрерывный свет, называется **критической частотой мельканий**, которая составляет при средней интенсивности света 16-20 раз в 1 сек.



- **Восприятие света** зависит от длины волны света, попадающего в глаз (справедливо лишь для монохроматических лучей).
- Белый свет содержит все длины световых волн.
- Существует 3 основных цвета:
- Красный – 700 нм,
- Зеленый – 546 нм,
- Синий – 435 нм.
- В результате их смешивания можно получить любой цвет.



Восприятие цвета

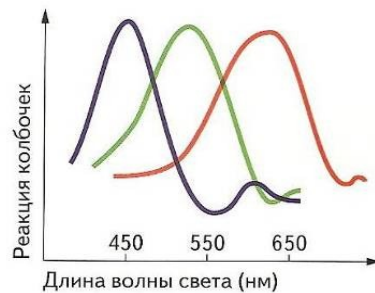


Объясняют цветное зрение

- на основе предположения о существовании в сетчатке глаза фоторецепторов 3-х различных типов, чувствительных к различным длинам волн света, соответствующих основным частям спектра (синий, зеленый, красный).

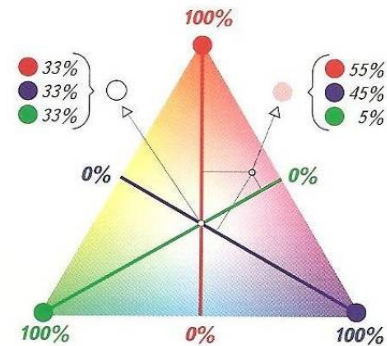
ЦВЕТОВОЕ ЗРЕНИЕ

Цвет определяется длиной световой волны. В сетчатке существуют три типа колбочек, каждый из которых наиболее чувствителен к свету определенной длины волны: синему, зеленому или красному (рис. 6). Любому другому цвету соответствует та или иная комбинация этих трех основных цветов (рис. 7). Анализируя реакции разных типов колбочек, головной мозг определяет, свет какого цвета действует на сетчатку.



6 Реакция трех типов колбочек на свет разной длины волны (цвета).

7 Цветовой треугольник: как получить любой цвет из трех основных.



- Нарушение восприятия цвета называют **цветовой слепотой** (дальтонизмом страдают в основном мужчины - около 10% в связи с отсутствием определенного гена в X- хромосоме).
- Известны 3 типа нарушений светового зрения:
- протанопия** – отсутствие чувствительности к красному цвету,
- дейтеранопия** -к зеленому цвету,
- tritанопия** - к синему цвету.
- Полная цветовая слепота - **монохроматия** встречается редко.

Трехцветная теория Гельмгольца наиболее удовлетворительно объясняет феномен цветового зрения

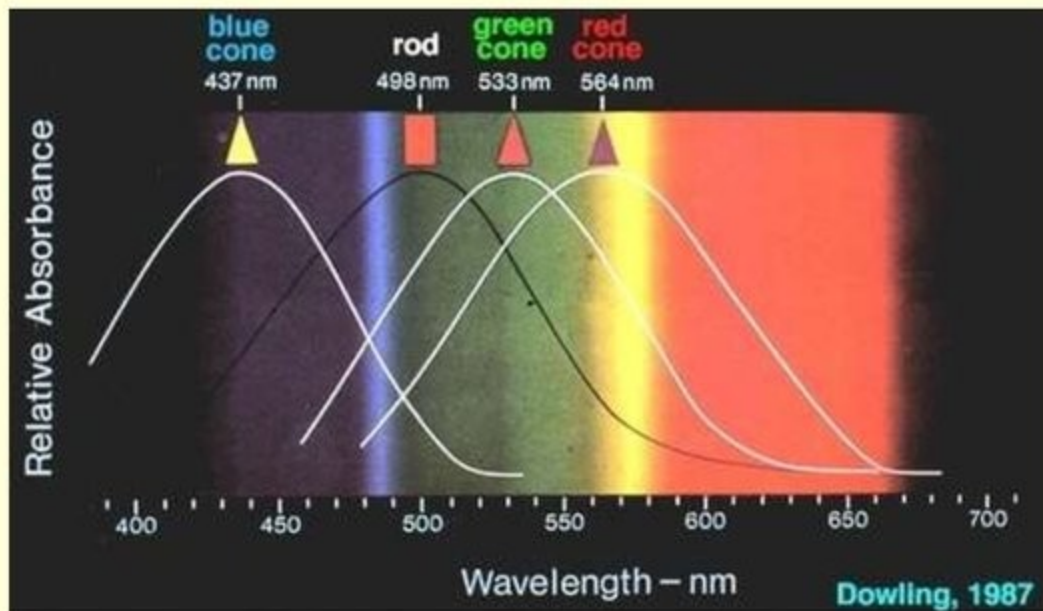
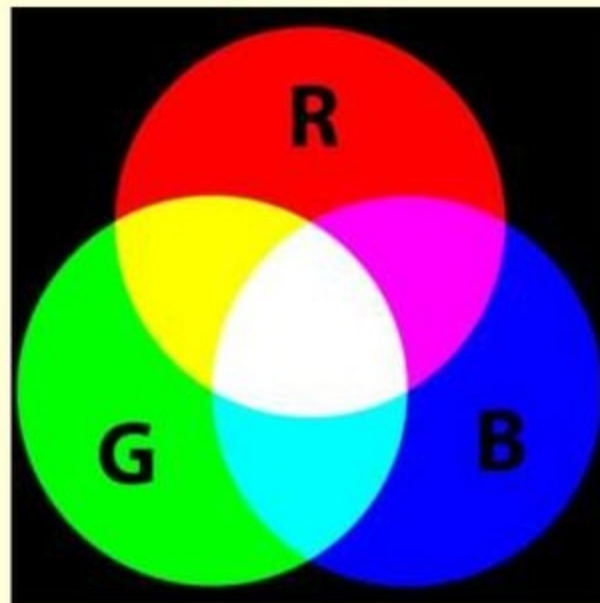


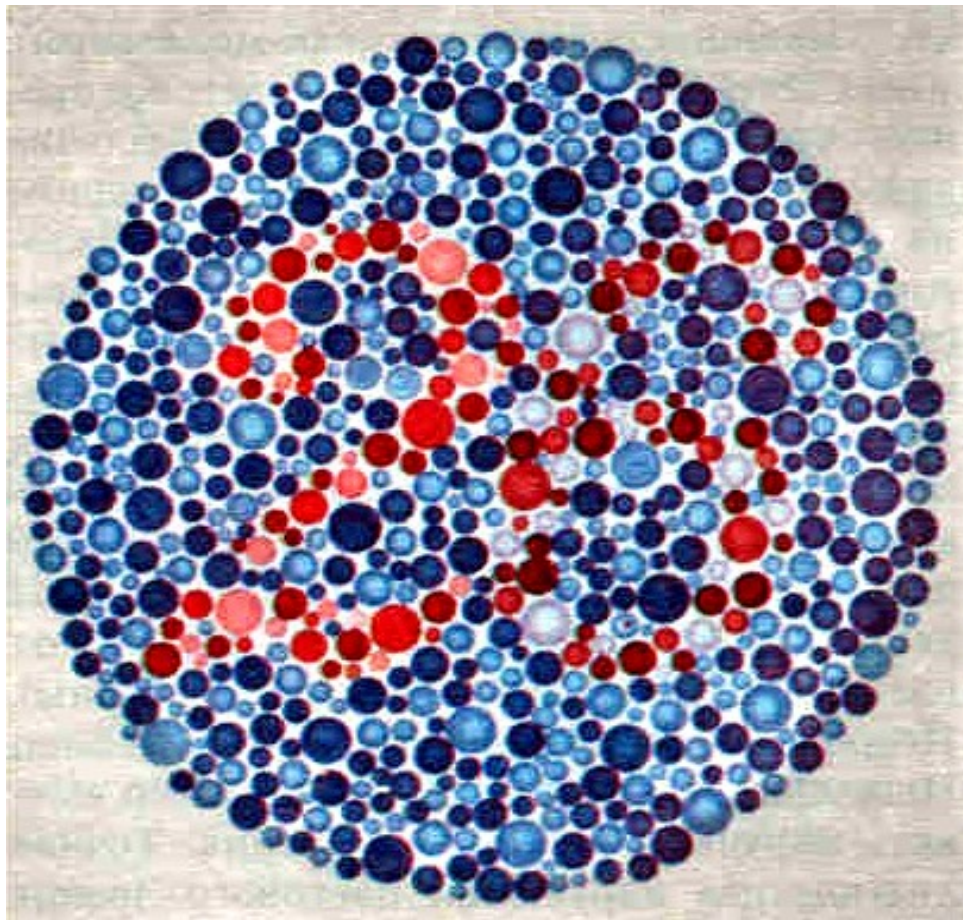
Fig. 14. The peak spectral sensitivities of the the 3 cone types and the the rods in the primate retina (Brown and Wald, 1963). From Dowling's book (1987).



- Возможность получения лучей любого оттенка смешением излучений красного, зеленого и сине-фиолетового цветов есть следствие существования в сетчатке глаза трех светочувствительных приемников, для которых характерны различные области спектральной чувствительности.
- Смешивая в разных количествах излучения трех цветов, зрительный анализатор способен создавать практически любую комбинацию возбуждений трех приемников, а это и значит получать восприятие любых цветов

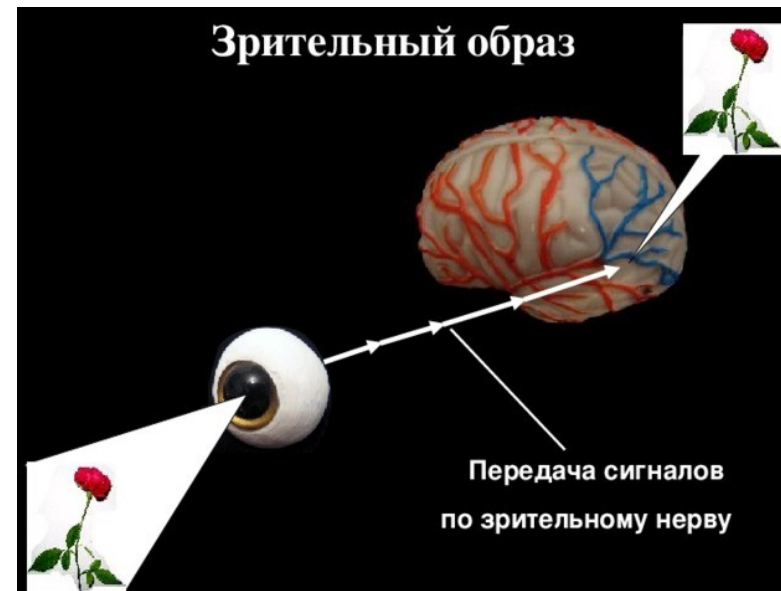
Исследование цветового зрения с помощью таблиц Рабкина

Испытуемый с нормальным цветовым зрением видит 26, протаноп -6, а дейтераноп м-2



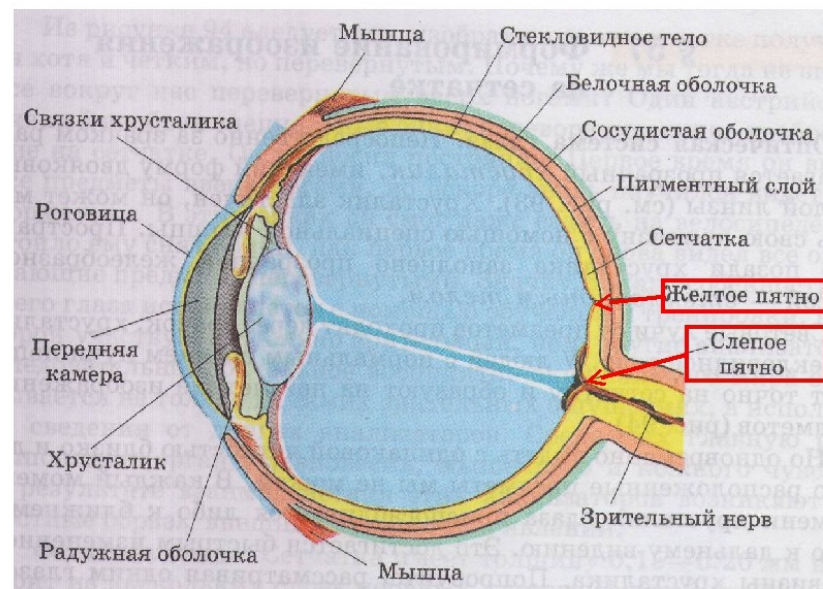
Формирование зрительного образа

- Под воздействием световых лучей в фоторецепторах происходит фотохимическая реакция (распад зрительных пигментов), в результате которой выделяется энергия (электрический потенциал), несущая зрительную информацию. Эта энергия в виде нервного возбуждения передается в другие слои сетчатки - на клетки-биполяры, а затем на ганглиозные клетки.
- При этом, благодаря сложным соединениям этих клеток, происходит удаление случайных "помех" в изображении, усиливаются слабые контрасты, острее воспринимаются движущиеся предметы.



- Нервные волокна со всей сетчатки собираются в зрительный нерв в особой области сетчатки - "**слепом пятне**". Оно расположено в том месте, где зрительный нерв выходит из глаза, и все, что попадает на эту область, исчезает из поля зрения человека.
- Зрительные нервы правой и левой стороны перекрещиваются, причем у человека перекрещиваются лишь половина волокон каждого зрительного нерва.
- В конечном счете вся зрительная информация в кодированном виде передается в виде импульсов по волокнам зрительного нерва в головной мозг, его высшую инстанцию - кору, где и происходит формирование зрительного образа .

Желтое пятно и слепое пятно



- **Нервные волокна зрительного тракта подходят 4 структурам мозга:**
 1. ядрам верхних бугров 4 холмия- средний мозг,
 2. ядрам латерального коленчатого тела – таламус,
 3. супрахиазмальным ядрам гипоталамуса,
 4. к глазодвигательным нервам.
- **Зрительные пути** прослеживаются к лобной коре, они примыкают к ассоциативной коре. От уровня к уровню зрительной системы происходит усложнение рецептивных полей нейронов. Все рецептивные поля организованы в виде возбуждательных и тормозных зон.
- **Движение глаз** управляются центрами, которые находятся в области РФ мозга и среднего мозга, в верхних буграх 4-холмия и в претектальной обл. Все подкорковые центры координируются сигналами из зрительной теменной и лобной коры, ответственными за программирование движений тела и оценки его положения в пространстве. Существенное влияние мозжечка в регуляции глазодвигательных функций.
- **На высших уровнях зрительной системы** параллельно функционируют **2 системы анализа**: одна определяет место предмета в пространстве, другая описывает его признаки.
- **Конечные результаты** параллельных процессов интегрируются и возникает законченный зрительный образ внешнего мира.

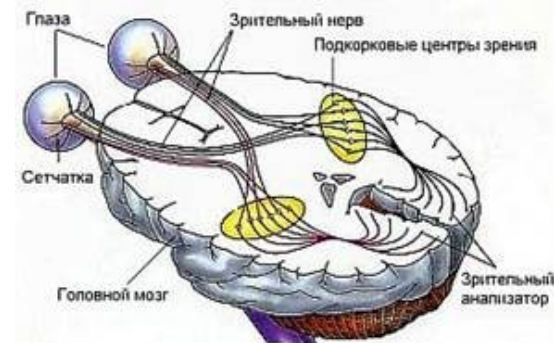
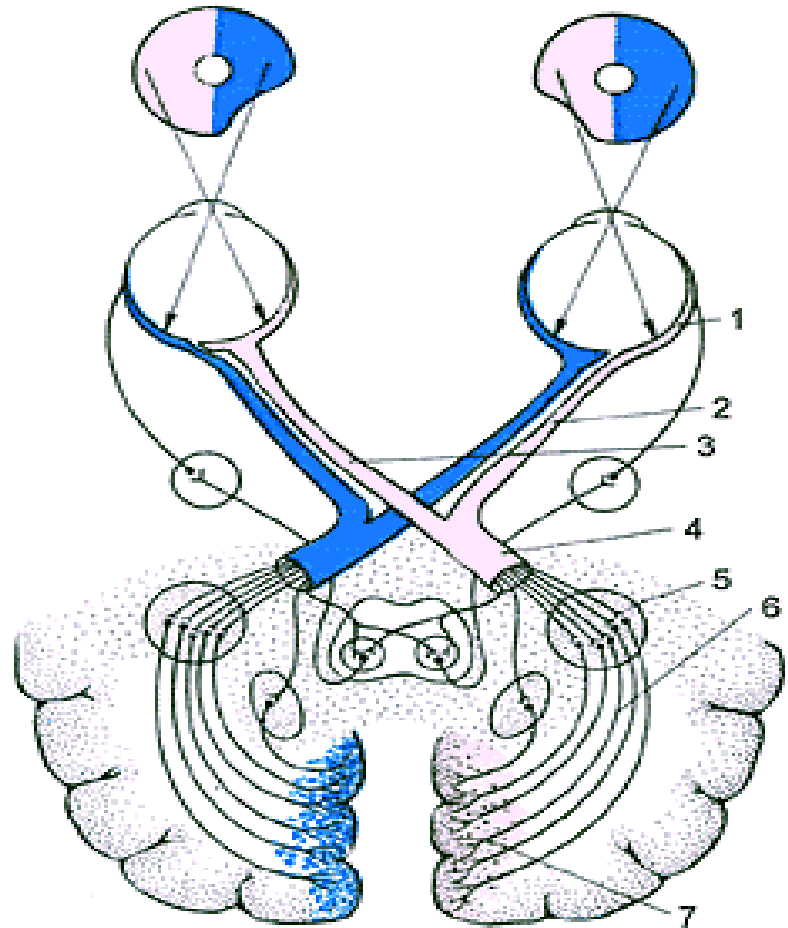


Схема строения зрительного анализатора

- 1-сетчатка,
- 2-неперекрещенные волокна зрительного нерва,
- 3-перекрещенные волокна зрительного нерва,
- 4-зрительный тракт,
- 5-наружное коленчатое тело,
- 6-radiatio optici,
- 7-lobus opticus,



Проведение возбуждения в нервные центры осуществляется по зрительному нерву в продолговатый мозг (мигательный защитный рефлекс).

В передних буграх четверохолмия среднего мозга находятся первичные зрительные центры, которые обеспечивают *зрительные ориентировочные рефлексы, рефлекторные движения глаз, зрачковый рефлекс, аккомодацию глаз, сведение зрительных осей.*

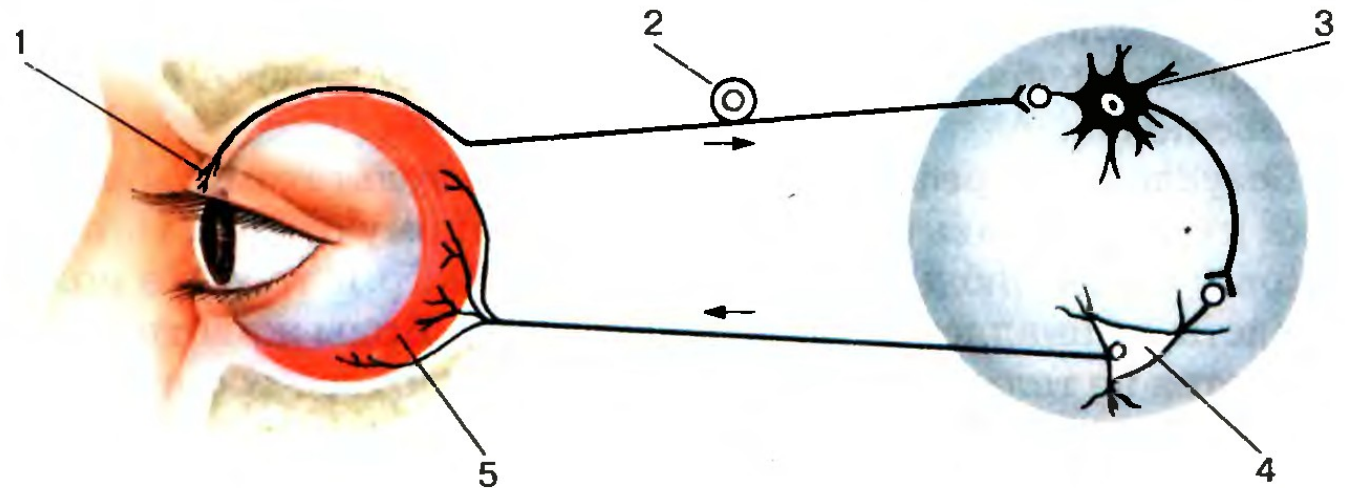


Рис. 17. Схема рефлекторной дуги мигательного рефлекса: 1 — рецептор; 2 — чувствительный нейрон, находящийся в нервном узле; 3 — вставочный нейрон; 4 — двигательный нейрон; 5 — круговая мышца глаза, смыкающая веки

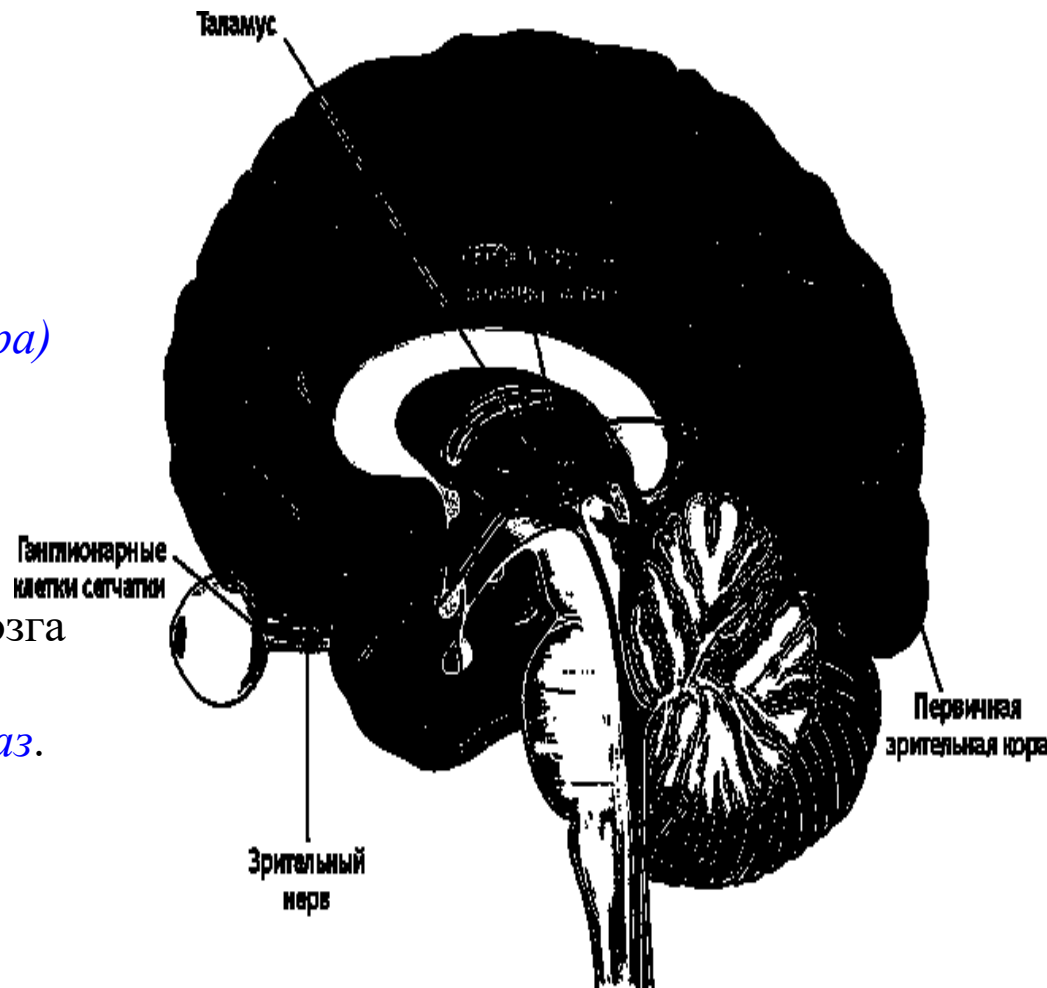
В передних буграх четверохолмия среднего мозга находятся первичные зрительные центры, которые обеспечивают зрительные ориентировочные рефлексы, рефлекторные движения глаз, зрачковый рефлекс, аккомодацию глаз, сведение зрительных осей.

В задней доле мозжечка находятся центры, отвечающие за *движения глаз*.

В зрительных буграх гипоталамуса находятся ядра, отвечающие за *расширение (задние ядра) зрачков и глазных щелей и сужение (передние ядра) зрачков и глазных щелей*.

В таламусе (латеральное коленчатое тело) находится *переключающее ядро зрительных сигналов*.

В затылочной доле коры головного мозга находится зрительная зона, где осуществляется *проекция сетчатки глаз*.

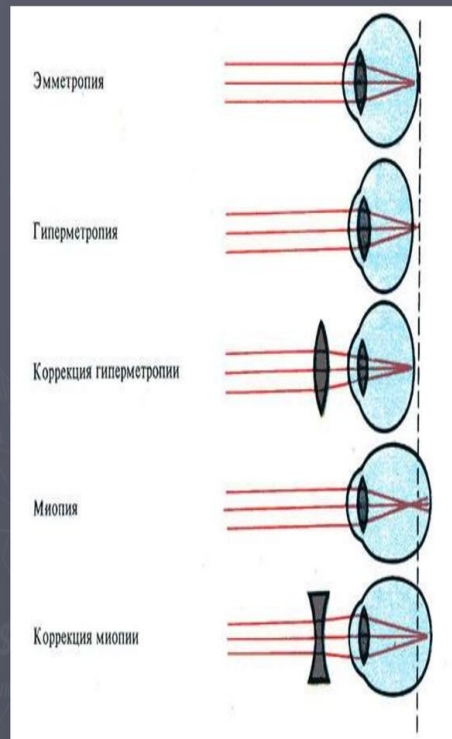


- Окружающий нас мир мы видим ясно, когда все отделы зрительного анализатора "работают" гармонично и без помех. Для того, чтобы изображение было резким, сетчатка должна находиться в заднем фокусе оптической системы глаза.
- Различные нарушения преломления световых лучей в оптической системе глаза, приводящие к расфокусировке изображения на сетчатке, называются **аномалиями рефракции (аметропиями)**.

К ним относятся

- близорукость (миопия),
- дальнозоркость (гиперметропия),
- возрастная дальнозоркость (пресбиопия) и
- астигматизм .

Аномалии рефракции и их коррекция.



Н ось глаза –
22,5-23мм

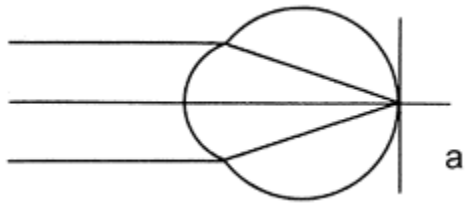
Ось глаза < 22,5-23мм

Двоковыпуклые
линзы

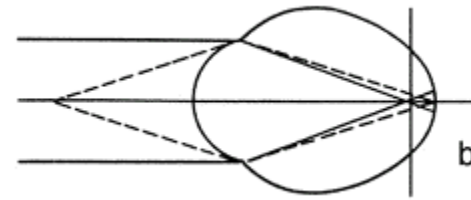
Ось глаза > 22,5-23мм

Двоковогнутые линзы

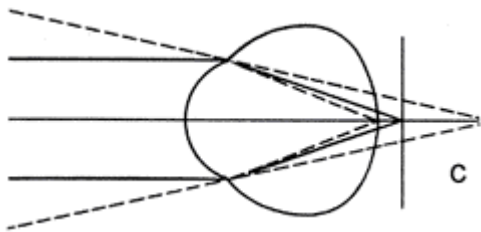
Ход лучей при различных видах клинической рефракции глаза



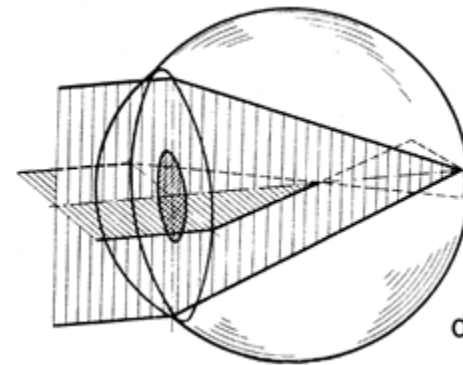
а-эметропия (норма)



б-миопия (близорукость)



с-гиперметропия (дальнозоркость)



д-астигматизм

- Максимальное сокращение диаметра, при диаметре равном 1,8 мм достигается быстрее, всего за 5 сек.
- *Основная функция зрачка* состоит в том, чтобы пропускать лишь тот свет, который попадает на центральную часть хрусталика, где фокусировка наиболее точная.
- *Сужение зрачка* направлено на сохранение наиболее возможной, при данных условиях освещенности, глубины резкости.
- Роговица и конъюнктива покрыты пленкой слезной жидкости, секретлируемой в слезных железах, расположенных над глазным яблоком в височной части глазницы.
- Позади радужки расположены задняя камера глаза и хрусталик.
- *Хрусталик* – двояковыпуклая линза, расположенная в сумке, волокна которой соединены с ресничными мышцами и наружным сосудистым слоем сетчатки. Хрусталик может менять свою кривизну в зависимости от расстояния между глазом и объектом.
- Внутри глаза, позади хрусталика, находится стекловидное тело (коллоидный раствор гиалуроновой кислоты во внеклеточной жидкости).
- Аккомодация хрусталика может быть недостаточной, чтобы спроецировать изображение точно на сетчатку.
- Если расстояние между хрусталиком и сетчаткой больше, чем фокусное расстояние хрусталика, то возникает **близорукость (миопия)**.
- Если сетчатка расположена слишком близко к хрусталику и фокусировка хороша только при р/м далеко расположенных предметов, возникает **дальнозоркость (гиперметропия)**.
- Близорукость и дальнозоркость корректируются очками с вогнутыми и выпуклыми линзами соответственно.

Близорукость (миопия)

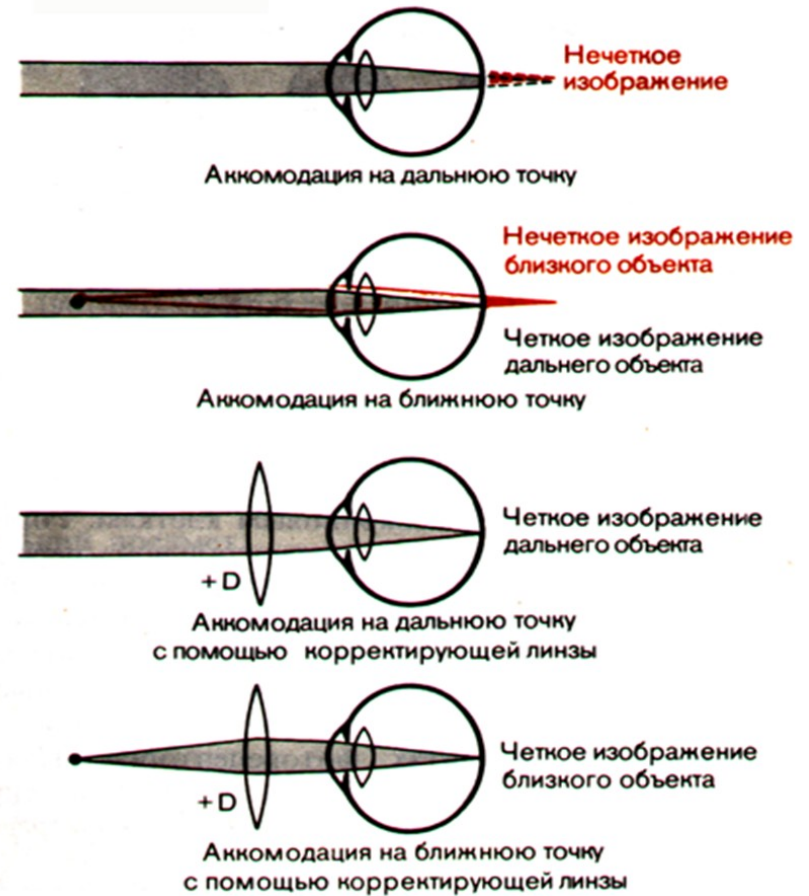
- большей частью наследственно обусловленное заболевание, когда в период интенсивной зрительной нагрузки (учебы в школе, институте) вследствие слабости цилиарной мышцы, нарушения кровообращения в глазу происходит растяжение плотной оболочки глазного яблока (склеры) в передне-заднем направлении.

Глаз вместо шаровидной приобретает форму эллипсоида. Вследствие такого удлинения продольной оси глаза изображения предметов фокусируется не на самой сетчатке, а перед ней, и человек стремится все приблизить к глазам, пользуется очками с рассеивающими ("минусовыми") линзами для уменьшения преломляющей силы хрусталика.



Дальнозоркость

- В отличие от близорукости, это не приобретенное, а врожденное состояние - особенность строения глазного яблока: это либо короткий глаз, либо глаз со слабой оптикой.
- Лучи при этом состоянии собираются за сетчаткой. Для того, чтобы такой глаз хорошо видел, перед ним нужно поместить собирающие - "плюсовые" очки. Это состояние может долго "скрываться" и проявиться в 20-30 лет и более позднем возрасте; все зависит от резервов глаза и степени дальнозоркости.
- Правильный режим зрительного труда и систематические тренировки зрения позволят значительно отодвинуть срок проявления дальнозоркости и пользования **ОЧКАМИ**.

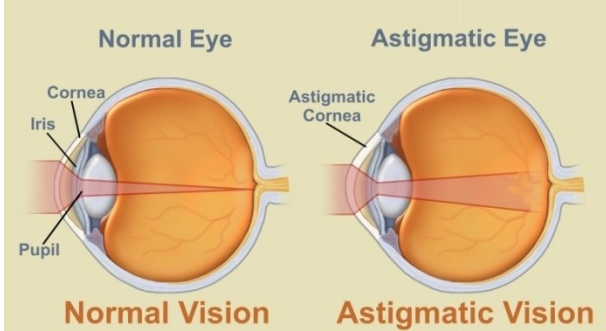


Пресбиопия

(возрастная дальнозоркость)

- С возрастом сила аккомодации постепенно падает, за счет уменьшения эластичности хрусталика и цилиарной мышцы. Наступает состояние, когда мышца уже неспособна к максимальному сокращению, а хрусталик, потеряв эластичность, не может принять максимально шаровидную форму - в результате человек теряет возможность различать мелкие, близко расположенные предметы, стремится отодвинуть книгу или газету от глаз (чтобы облегчить работу цилиарных мышц).
- Для коррекции этого состояния назначаются очки для близи с "плюсовыми" стеклами.
- При систематическом соблюдении режима зрительного труда, активном занятии тренировкой глаз можно значительно отодвинуть время пользования очками для близи на многие годы.

- **Астигматизм**- особый вид оптического строения глаза.
- Явление это врожденного или, большей частью приобретенного характера.
- Обусловлен астигматизм чаще всего неправильностью кривизны роговицы; передняя поверхность ее при астигматизме представляет собой не поверхность шара, где все радиусы равны, а отрезок вращающегося эллипсоида, где каждый радиус имеет свою длину. Поэтому каждый меридиан имеет особое преломление, отличающееся от рядом лежащего меридиана. Признаки болезни могут быть связаны с понижением зрения как вдаль, так и вблизи, снижением зрительной работоспособности, быстрой утомляемостью и болезненными ощущениями при работе на близком расстоянии.

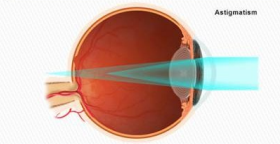
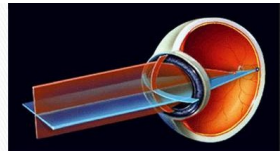


▶ Астигматизм – искажение изображения оптической системой глаза из-за неоднородной кривизны роговицы или хрусталика, в результате чего преломление лучей в различных сечениях проходящего светового пучка неодинаково.

▶ Световые лучи фокусируются в нескольких точках, изображение искажается.

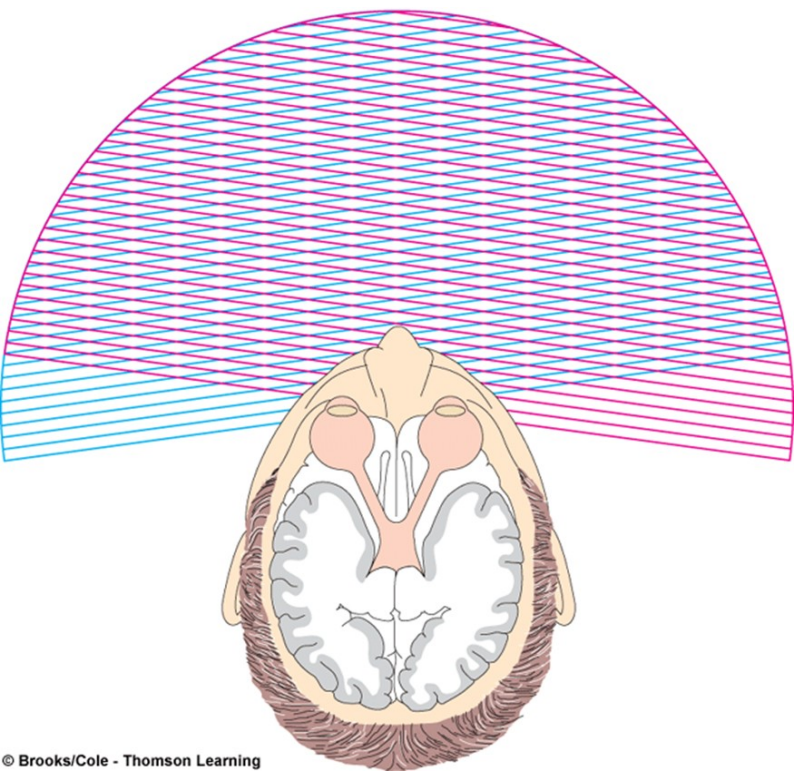


Картинка при астигматизме искажается и становится размытой

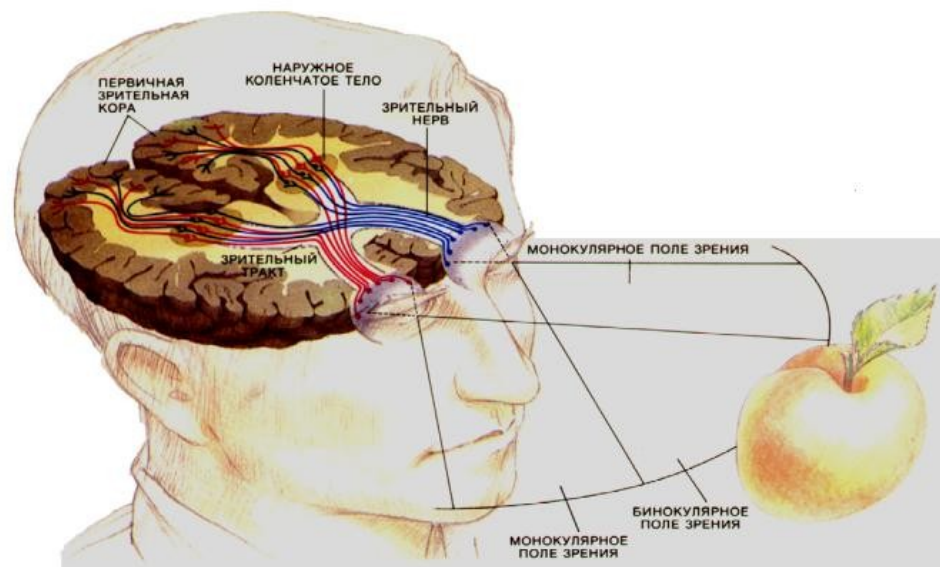


Компенсируется очками с цилиндрическими линзами

- **Биноккулярное зрение**– участие обоих глаз в формировании зрительного образа – создается за счет объединения 2-х монокулярных изображений объектов, усиливая впечатление пространственной глубины.



БИНОКУЛЯРНОЕ ЗРЕНИЕ

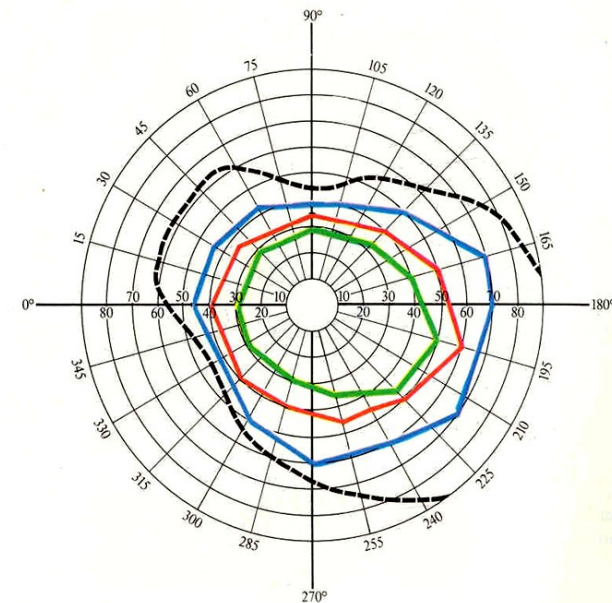


Периметрия

— метод исследования полей зрения, то есть того пространства, которое воспринимает глаз при неподвижном взоре. С помощью периметрии есть возможность выявить искажение полей зрения и определить место патологических процессов.

Кроме сужения границ полей зрения, может возникать также скотома – выпадение некоторых участков. Поле зрения может изменяться при дефектах сетчатки, зрительных путей и зрительных центров головного мозга.

Тест поля зрения — офтальмологическое обследование, для выявления и оценки функциональных изменений в центральном и(или) периферическом зрении.



Наиболее распространенные методики исследования полей зрения:

Кинетическая периметрия (дает возможность диагностировать нарушения в работе глаз, заболевания головного мозга). Кинетическая периметрия проводится с помощью настольного дугового периметра (чаще всего – периметра Ферстера). Суть методики: пациент внимательно следит за движущейся точкой, а аппарат в это время фиксирует реакцию глаза при ее возникновении и исчезновении.

Статистическая, компьютерная периметрия (дает возможность определить показатели чувствительности глаз, выявить патологии, в т.ч. обнаружить глаукому). Суть методики: пациент внимательно смотрит на неподвижный предмет, а аппарат постоянно варьирует освещенность, до того момента, пока глаз не зафиксирует в поле зрения предмет. Компьютерное исследование проводится на специализированном компьютеризированном периметре. Пациент фиксирует взгляд на световой точке, рядом с ней появляются световые метки разной яркости и размера, при возникновении которых человек должен нажать кнопку на джойстике.

Расшифровка результатов

Результаты периметрии записываются в виде карты, на которой отмечаются крайние границы поля зрения. Нормальные показатели: верхняя граница поля зрения – 50° , нижняя – 60° , внутренняя граница – 60° , наружная – более 90° . Выпадение больше положенной зрительной функции в некоторых участках поля зрения свидетельствует о патологии зрения. По состоянию скотом можно диагностировать глаукому.

Поле зрения для объектов разного цвета.

Пунктир – белый цвет

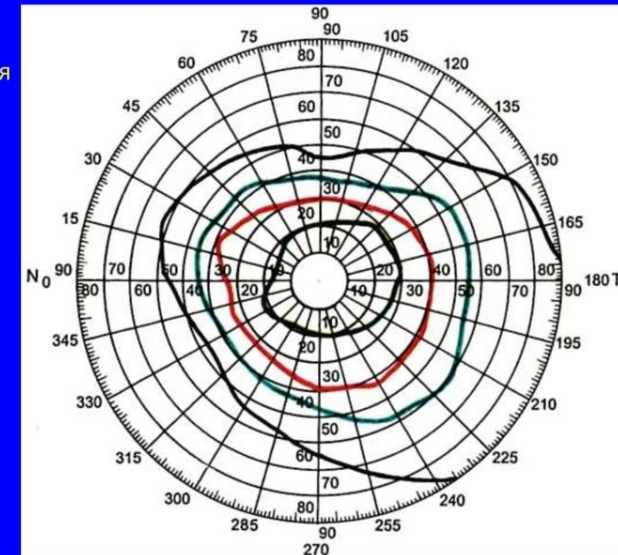
Расшифровка результатов

- Результаты периметрии записываются в виде карты, на которой отмечаются крайние границы поля зрения. Нормальные показатели: верхняя граница поля зрения – 50° , нижняя – 60° , внутренняя граница – 60° , наружная – более 90° . Выпадение больше положенной зрительной функции в некоторых участках поля зрения свидетельствует о патологии зрения. По состоянию скотом можно диагностировать глаукому.

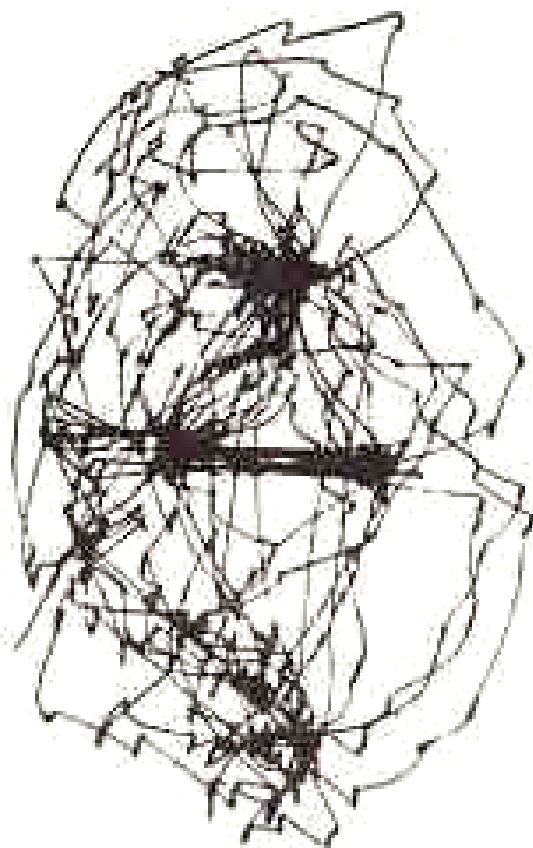
Нормальные границы поля зрения на цвета

Нормальные границами поля зрения на белый цвет:

кнаружи – 90° ,
книзу кнаружи – 90° ,
книзу – 60° ,
книзу кнутри – 50° ,
кнутри – 60° ,
кверху кнутри – 55° ,
кверху – 55° ,
кверху кнаружи – 70°



Движения глаз при рассматривании лица



Движения глаз — необходимая составляющая работы зрительного анализатора

Движения глаз могут быть классифицированы по различным основаниям.

Существует деление на

- быстрые движения глаз, такие как саккады, тремор и дрейф, и
- медленные, такие как медленное прослеживание и вергентные движения глаз.
- Другие авторы разделяют движения глаз на согласованные и несогласованные. Саккады относят к согласованным, а вергентные движения глаз, тремор и дрейф — к несогласованным движениям глаз.
- Движение глаз осуществляется мышцами, иннервируемыми глазодвигательным, блоковым и отводящим нервами.

При этом движения глаз могут быть как

- произвольными, так и непроизвольными,
- нормальными и патологическими.

Движения глаз

- **1. Верзионные движения** – *односторонние движения*, в одну и ту же сторону – вправо, влево, вверх, вниз.



- **2. Вергентные** – *противоположные движения* (в разные стороны). Например к носу – **конвергенция** (сведение зрительных осей) или к виску – **дивергенция** (разведение зрительных осей). Когда один глаз поворачивается вправо, другой влево.



- Изолированные движения одного глаза независимо от другого у здорового человека невозможны, оба глаза всегда двигаются одновременно, то есть всегда сокращается пара глазных мышц. Так, например, при взгляде вправо участвуют прямая латеральная мышца (лат. *m. rectus lateralis*) правого глаза иннервируемая отводящим нервом (лат. *nervus abducens*) (VI нерв) и медиальная прямая мышца (лат. *m. rectus medialis*) левого глаза иннервируемая глазодвигательным нервом (лат. *nervus oculomotorius*) (III нерв).
- Сочетанные произвольные движения глаз в различных направлениях — функция зрения — обеспечиваются системой медиального продольного пучка (лат. *fasciculus longitudinalis medialis*).
- От этих ядер медиальный продольный пучок идёт с обеих сторон параллельно средней линии от покрышки среднего мозга вниз к шейной части спинного мозга. Он связывает ядра двигательных нервов глазных мышц и получает импульсы из шейной части спинного мозга (обеспечивающей иннервацию задних и передних мышц шеи), от ядер вестибулярных нервов, из ретикулярной формации, контролирующей «центры зрения» в мосту и среднем мозге, от коры большого мозга и базальных ядер.
- Движения глазных яблок могут быть как произвольными, так и рефлекторными, но при этом только содружественными, то есть сопряжёнными, во всех движениях участвуют все мышцы глаза, либо напрягаясь (агонисты), либо расслабляясь (антагонисты).
- За непроизвольные движения глаз ответственна кора затылочной доли больших полушарий мозга, а за произвольные — лобных.

Рефлекс фиксации

Направление глазных яблок на объект осуществляется произвольно. Но всё же большинство движений глаз происходит рефлекторно. Если в поле зрения попадает какой-нибудь предмет, на нём непроизвольно фиксируется взгляд. При движении предмета глаза непроизвольно следуют за ним, при этом изображение предмета фиксируется в точке наилучшего видения на сетчатке, то есть в зоне ямок жёлтых пятен.

Когда мы произвольно рассматриваем интересующий нас предмет, взгляд автоматически задерживается на нём, даже если мы сами или предмет движется. Таким образом, произвольные движения глаз основаны на непроизвольных рефлекторных движениях. Этот рефлекс — фиксирование изображения интересующего объекта на сетчатке в зоне наиболее чёткого видения — называется рефлексом фиксации.

Афферентный путь (чувствительные волокна) этого рефлекса идёт от сетчатки по зрительным путям к зрительной коре (поле 17 — затылочная доля). Оттуда импульсы передаются в зоны 18 и 19 (затылочная доля).

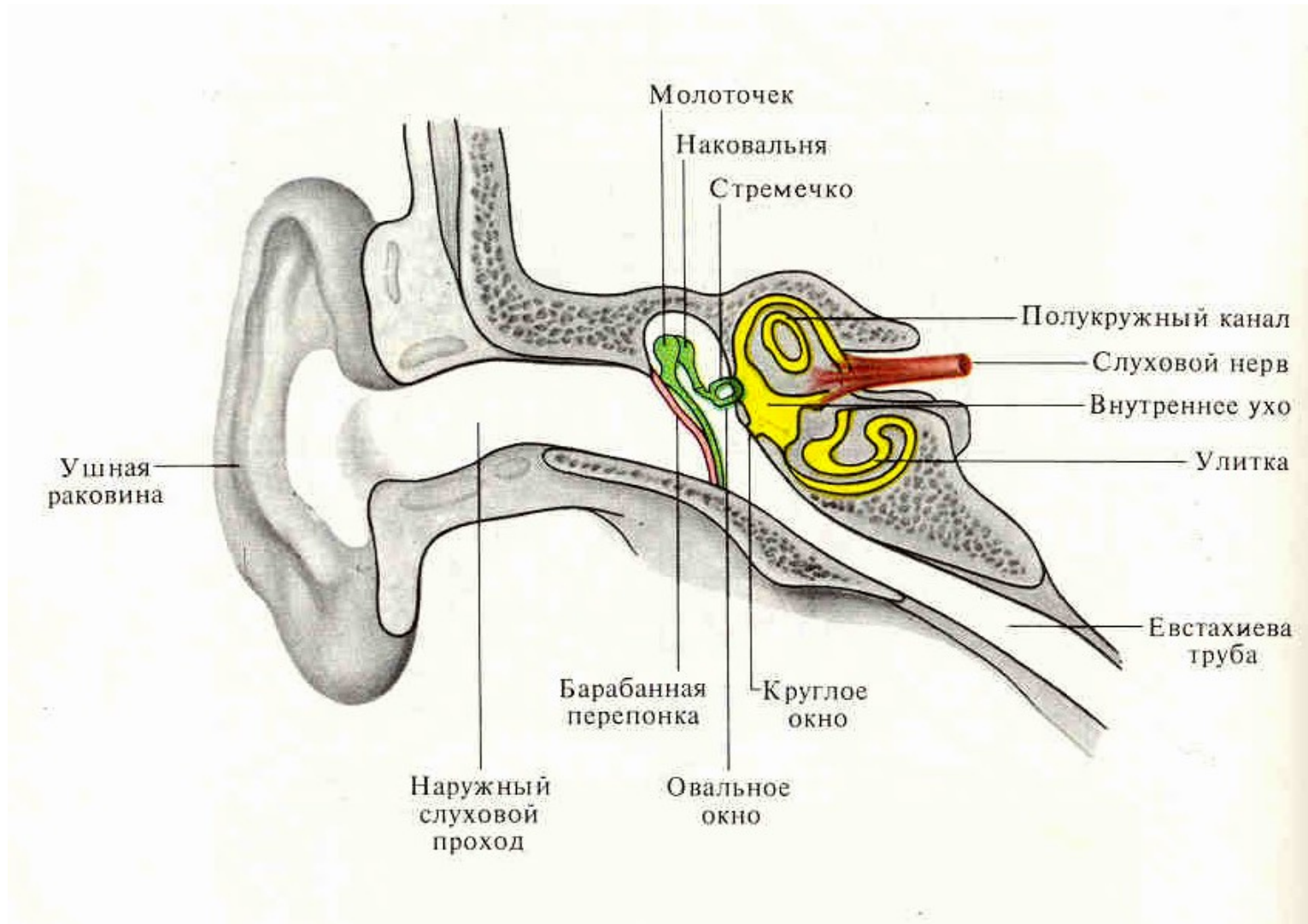
Эфферентные (двигательные) волокна, вероятно, возникают именно в этих зонах, затем временно присоединяются к волокнам зрительной лучистости, следуя к контралатеральным глазодвигательным центрам моста и среднего мозга. Отсюда волокна идут к соответствующим ядрам двигательных нервов глаза. Вероятно, некоторые эфферентные волокна идут прямо к глазодвигательным центрам.

Произвольные движения глаз

Импульсы, вызывающие произвольные движения глаз, исходят из лобного центра зора, находящегося в 8-м поле Бродмана, а также возможно, из определённых участков полей 6 и 9. Наиболее частым ответом на стимуляцию вышеуказанных областей являются содружественные движения глазных яблок в противоположную сторону (содружественное отведение); больной «отворачивается от очага раздражения». Иногда движения глазных яблок сопровождаются движениями головы по направлению к противоположной стороне. Унилатеральная деструкция поля 8 приводит к доминированию соответствующей зоны на противоположной стороне, проявляющейся содружественными движениями в сторону поражения (больной «смотрит» на очаг поражения). Со временем это отклонение зора ослабевает.

При поражении моста наблюдается обратная ситуация, поскольку корково-мостовые через которые идут импульсы к ядрам глазодвигательных нервов, перекрещиваются. Паралич зора, обусловленный поражением моста, редко восстанавливается полностью.

Слуховой анализатор



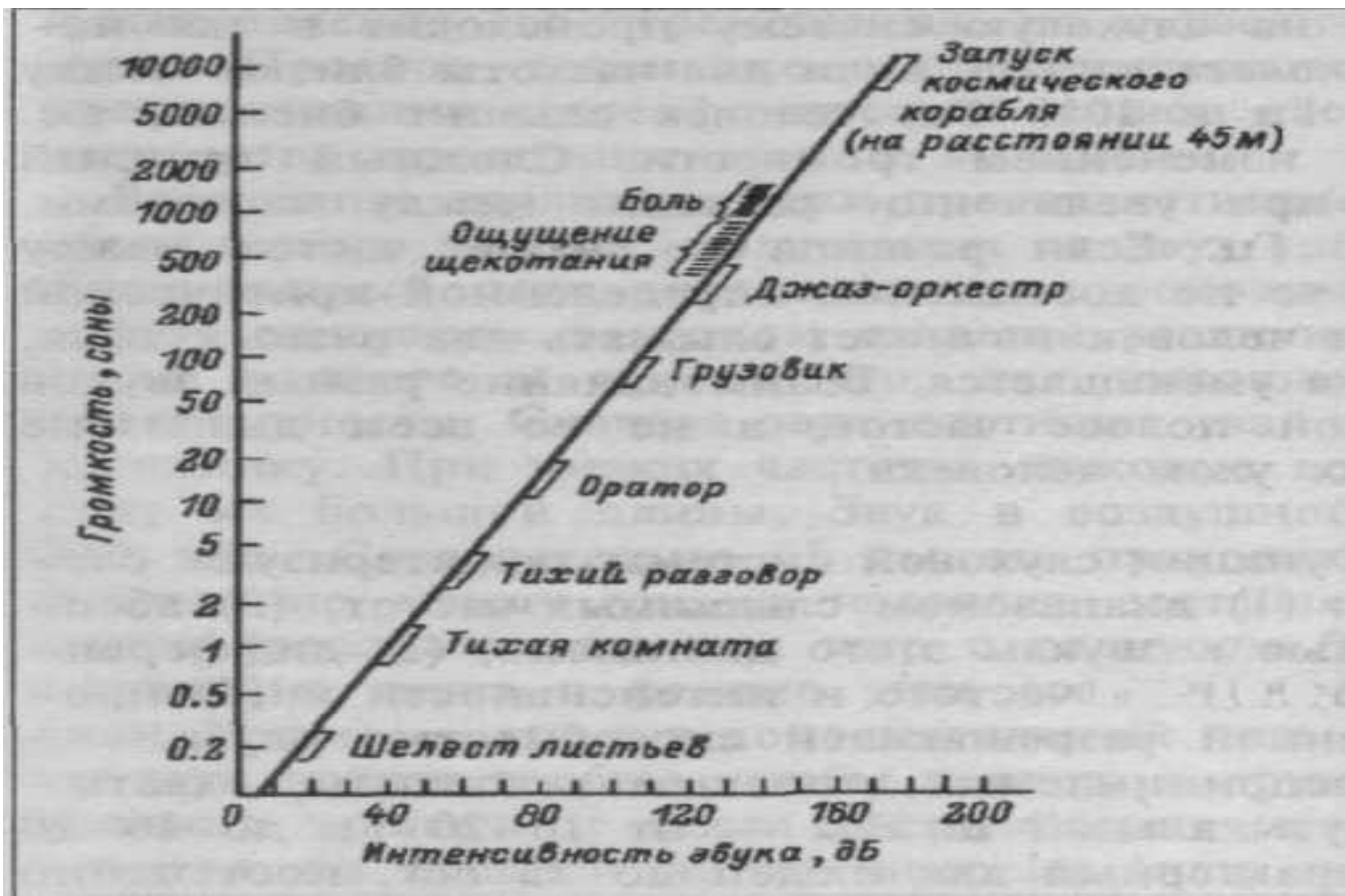
Физиология слухового анализатора

- **Слуховой анализатор** представляет собой совокупность механических, рецепторных и нервных структур, воспринимающих и анализирующих звуковые колебания.
- **Функции слуховой системы** характеризуют следующими показателями:
 - диапазоном слышимых частот;
 - абсолютной чувствительностью к звукам этого диапазона;
 - дифференциальной чувствительностью по частоте и интенсивности;
 - пространственной и временной разрешающей способностью слуха.
- **Диапазон частот, воспринимаемых взрослым человеком от 16-20 Гц до 16 кГц.** Наибольшая чувствительность слуха на частоте от 1 до 4 кГц.
- В пределах области слухового восприятия человек ощущает около 300 000 различных по силе и высоте звуков.
- Малая чувствительность слуха к звукам низкочастотного диапазона предохраняет человека от постоянного ощущения низкочастотных колебаний и шумов собственного тела (движения мышц, суставов, шум крови в сосудах).

Слуховое поле



Соотношение интенсивности звука (физическая единица) и его громкости (единица ощущения)



Слуховой анализатор

Характеристики звука:

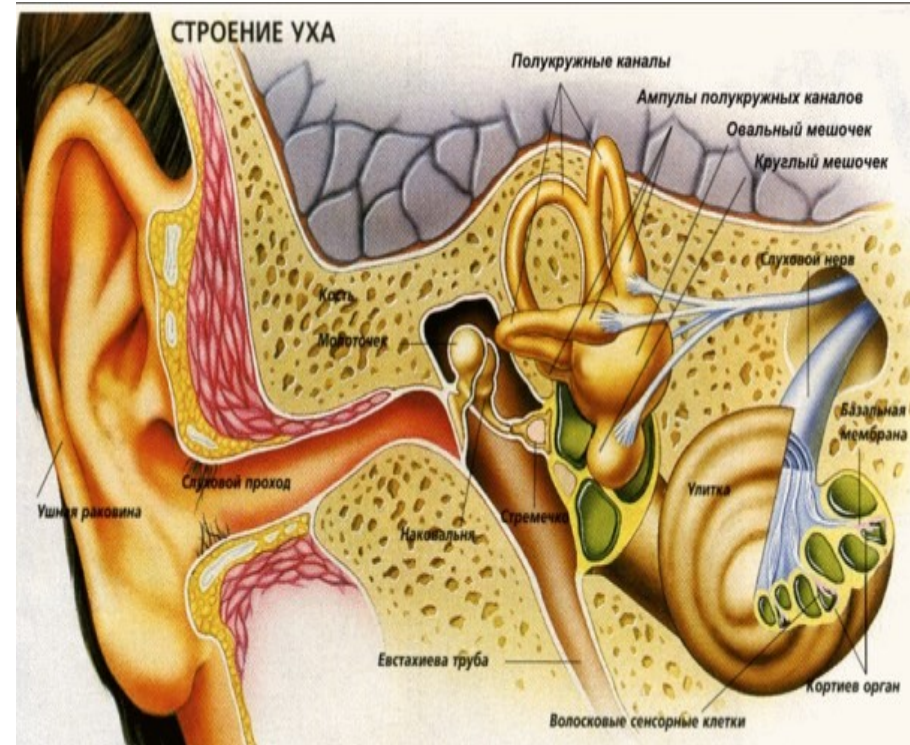
- Частота
- Амплитуда
- При суперпозиции этих двух параметров образуются комплексные волны

Им соответствуют **ощущения**:

- Громкость
- Высота
- Тембр

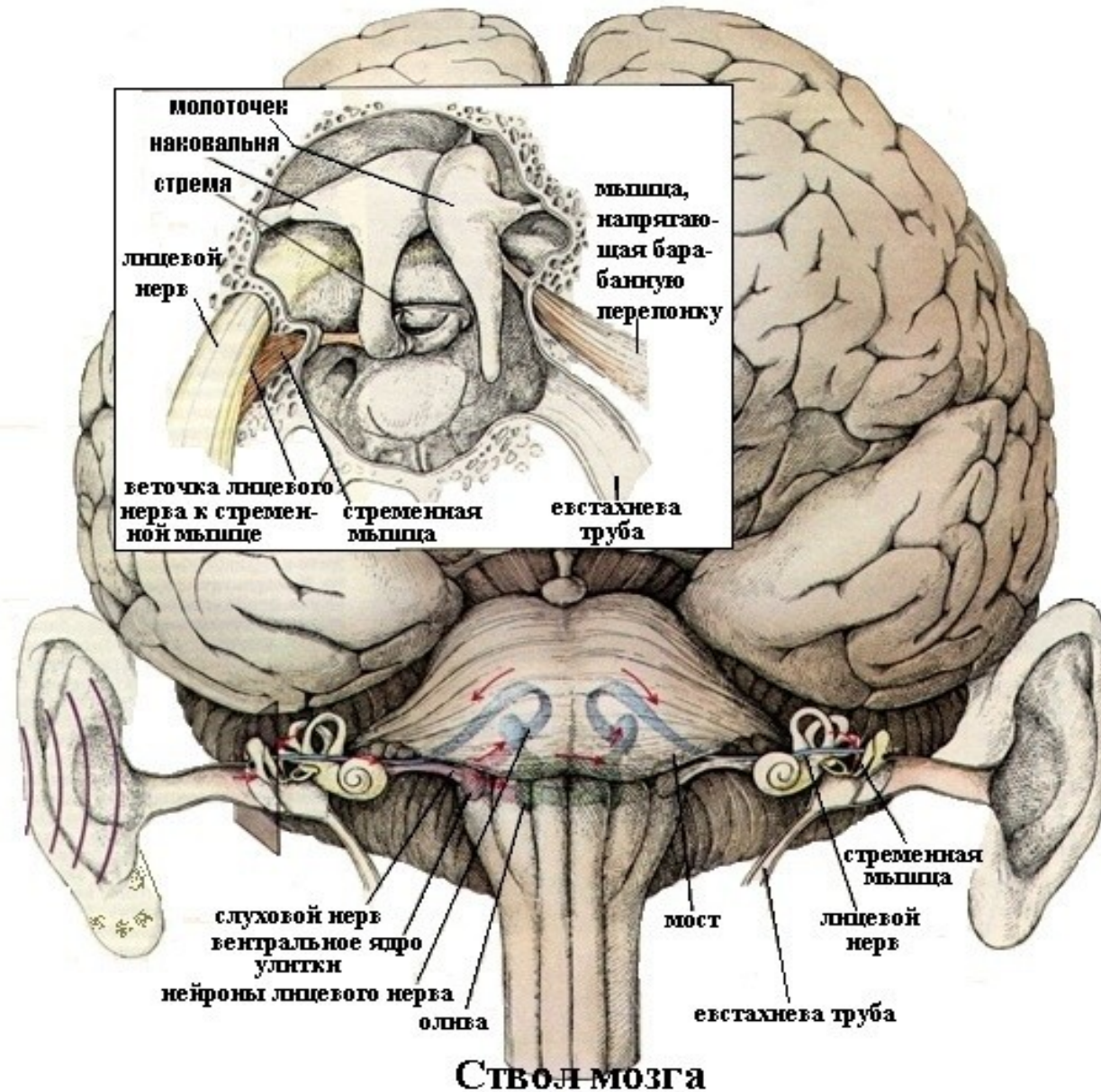
Синусоидальное колебание одной частоты — тон.

- Комплексные тоны.
- основной тон и гармоники.



- **Дифференциальная чувствительность слуха** человека характеризует способность отличать минимальные изменения параметров звука (интенсивности, частоты, длительности) в области средних уровней интенсивности (порядка 40-50 дБц над порогом слышимости) к частоте =500-2000 Гц дифференциальный порог по интенсивности составляет всего 0,5-1 дБц по частоте 1 %.
- Различия сигналов по длительности, которые воспринимаются слуховой системой - менее 10 %, а изменение угла расположения источника высокочастотного тона с точностью до 1-3%.
- Временные характеристики пространственного слуха базируются на данных бинаурального слуха. Бинауральный слух определяют **2 основных условия**.
- **Для низких частот** основным фактором является различие во времени попадания звука в левое и правое ухо,
- **для высоких частот** - различия в интенсивности. Сначала звук достигает уха, расположенного ближе к источнику.
- **При низких частотах** звуковые волны «огибают» голову в силу из большей длины.
- Если источник звука находится по средней линии впереди (или сзади), то звук достигает обеих ушей одновременно.
- Малейший сдвиг вправо или влево от средней линии (даже менее 30), уже воспринимается человеком. А это значит, что значимая для анализа мозгом разница между приходом звука на правое и левое ухо составляет меньше 30 мсек.
- = > физическая пространственная размерность воспринимается за счет уникальных способностей слуховой системы как анализатора времени.
- Такое сравнение небольшой разницы во времени возможно лишь в структурах ЦНС, где импульсация от правого и левого ушей сходится на одной нервной клетке.

Слуховая система



Орган слуха включает **звукоулавливающий**, **звукопроводящий** и **рецепторный** аппарат.

Он состоит из 3 частей (наружного, среднего, внутреннего уха)

Наружное ухо:

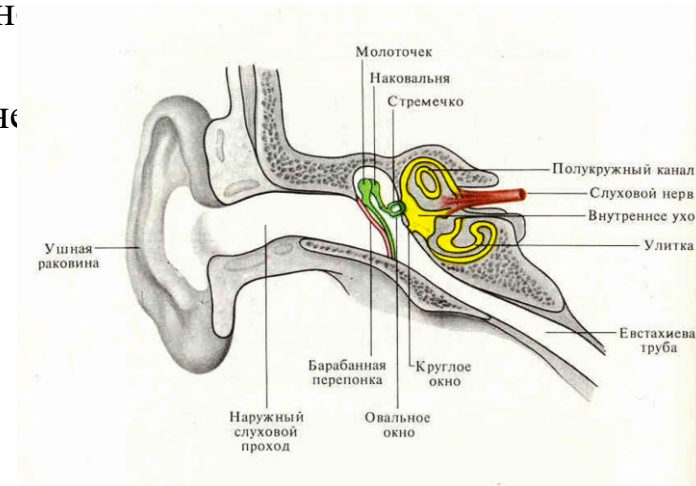
- 1. Ушную раковину** - выполняют функцию звукоулавливателя
- 2. Наружный слуховой проход** обеспечивает проведение звуковых колебаний к барабанной перепонке и выполняет роль резонатора с собственной частотой колебаний 3000 Гц
- 3. Барабанную перепонку**, которая представляет собой мало податливую и слабо растяжимую мембрану, связанную со средним ухом через рукоятку молоточка.

Среднее ухо:

цепь соединенных между собой косточек:

молоточек, наковальню и стремечко (связано через свое основание с овальным окном, а через него с внутренним ухом)

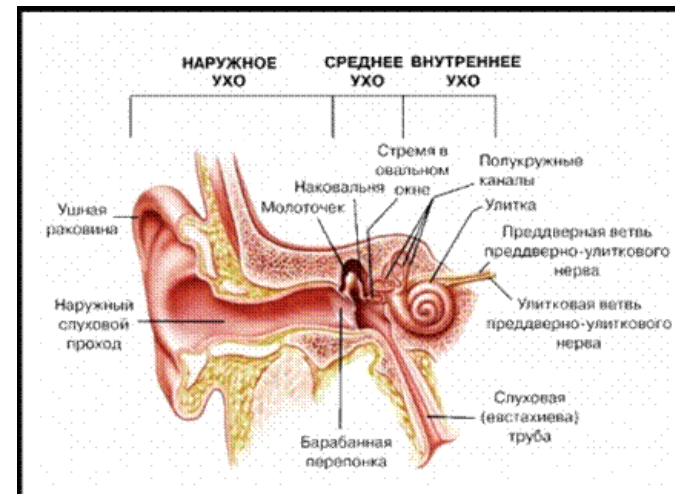
Содержит специальный механизм, предохраняющий внутреннее ухо от повреждений при чрезмерных воздействиях.



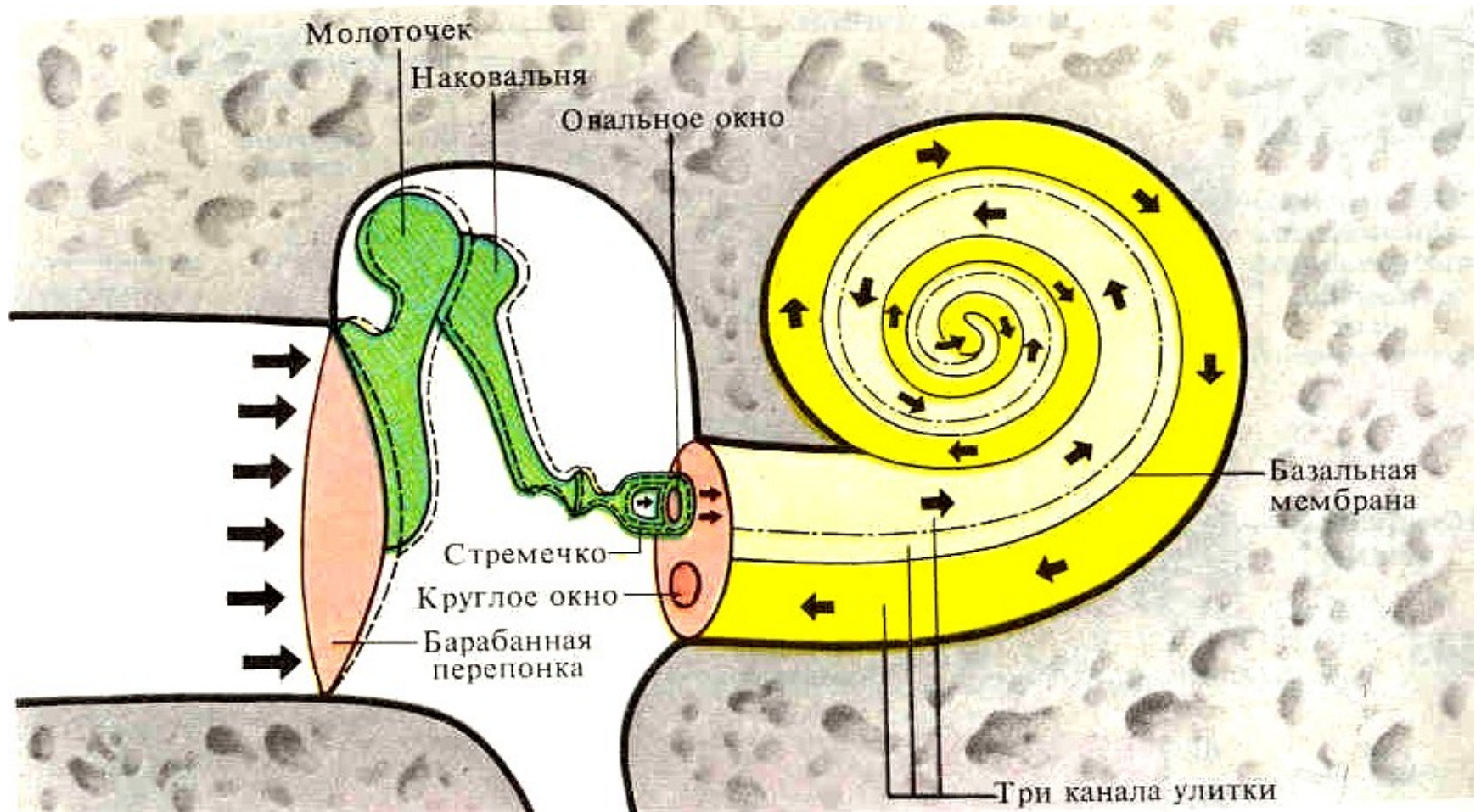
Периферический отдел слуховой системы

Состоит из наружного, среднего и внутреннего уха.

- **Функции наружного уха** (ушная раковина, наружный слуховой проход, внешняя сторона барабанной перепонки) сводятся к обеспечению направленного приема звуковых волн.
- **Ушные раковины** способствуют концентрации звуков, исходящих из разных участков пространства в направлении наружного слухового прохода, а также ограничивают поток звуковых сигналов, поступающих с тыльной стороны головы.
- **Структуры наружного уха** несут также защитную функцию, охраняя барабанную перепонку от механических и термических воздействий, обеспечивая постоянную t и влажность в этой области.
- Наружный слуховой проход заканчивается **перепонкой**, которая передает колебания воздуха в наружном ухе системе косточек среднего уха.
- **Барабанная перепонка**, $S=66-69,5$ мм² является границей между наружным и средним ухом, имеет форму конуса с вершиной, направленной в полость среднего уха.
- **Ее задача** - передача звуковых колебаний в среднее ухо. Среднее ухо соединяется с задней частью глотки евстахиевой трубой.



Среднее и внутреннее ухо в разрезе



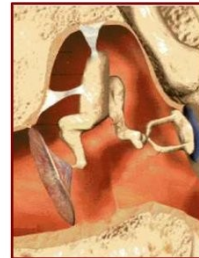
- **Функция евстахиевой трубы** - уравнивание давления в среднем ухе с давлением наружной воздушной среды.
- Колебания барабанной перепонки приводят в движение молоточек (ручка которого прикреплена к барабанной перепонке), присоединяющуюся к молоточку наковальню и стремечко.
- Основание стремечка, укрепленное в овальном окне улитки приводит в движение перилимфу, заполняющую вестибулярный и барабанный ход улитки. Звуковое давление у круглого окна улитки благодаря передаточной функции слуховых косточек, усиливается в 20 раз. Такое усиление несет большую функциональную роль, т.к. жидкость внутреннего уха обладает значительно большим акустическим сопротивлением, чем воздух.
- Среднее ухо человека имеет полосу пропускания без ослабления сигналов до 1 кГц.
- При высоких интенсивностях звука коэффициент передачи среднего уха также резко снижается, благодаря сокращению мышц среднего уха.
- **В среднем ухе имеются 2 мышцы:** мускул, натягивающий барабанную перепонку и прикрепленный к ручке молоточка, и стапедиальный мускул, прикрепленный к стремечку.
- **Их функция** состоит в уменьшении амплитуды колебаний барабанной перепонки и косточек и снижении коэффициента передачи уровня звукового давления во внутреннее ухо.

Сокращения мышц возникают при больших интенсивностях звуков - больше 90 дБ и несут защитную функцию.

Сокращения мышц, особенно стапедиального мускула происходят при действии нового акустического раздражителя, при глотании, жевании и зевании, а также при речевой деятельности.

Мышцы среднего уха участвуют:

- в защитном акустическом рефлексе,
- в ориентировочной реакции и
- в реализации обратной связи от речевой системы к слуховому входу: когда человек говорит или поет, m. Stapedius сокращается и низкочастотные звуки подавляются, а высокочастотные проходят среднее ухо без искажения.
- Важнейшую функцию рецепции звука несет **улитка** - костная структура внутреннего уха, закрученная в виде спирали. При попадании в ухо звуковой волны, приводящей в движение барабанную перепонку, а затем цепь слуховых косточек среднего уха, основание стремечка вдавливают эластичную мембрану овального окна, передавая давление в полость улитки через движение жидкости - перелимфы.



ФУНКЦИИ СРЕДНЕГО УША

1. Передача звуковых колебаний из воздушной среды на жидкость внутреннего уха.
2. Усиление звукового давления в 22 раза (в 17 раз - за счет большей площади барабанной перепонки по сравнению с площадью овального окна, и ещё в 1,3 раза - за счёт системы рычагов слуховых косточек).
3. Ослабление звука путем сокращения мышц, что необходимо для защиты улитки от разрушения под действием сильных вибраций.

Сокращение мышц улучшает восприятие речи, так как больше всего снижается сила звуков частотой до 1000 Гц (т.е. шумовой фон)

Внутреннее ухо содержит:

1. Рецепторный аппарат

- а) вестибулярного анализатора (преддверие и полукружные каналы)
- б) слухового анализатора (улитка с кортиевым органом)

Внутреннее ухо представлено улиткой

- костная структура в виде спирали длиной около 35 мм, это составляет 2,5 завитка

- разделена двумя мембранами (*вестибулярной и основной*) на три канала: **верхний** (*вестибулярная лестница*), **средний** (*улиточный ход*) и **нижний** (*тимпаническая лестница*)

- верхний и нижний каналы связаны с помощью геликотремы у вертушки улитки и заканчиваются круглым окном

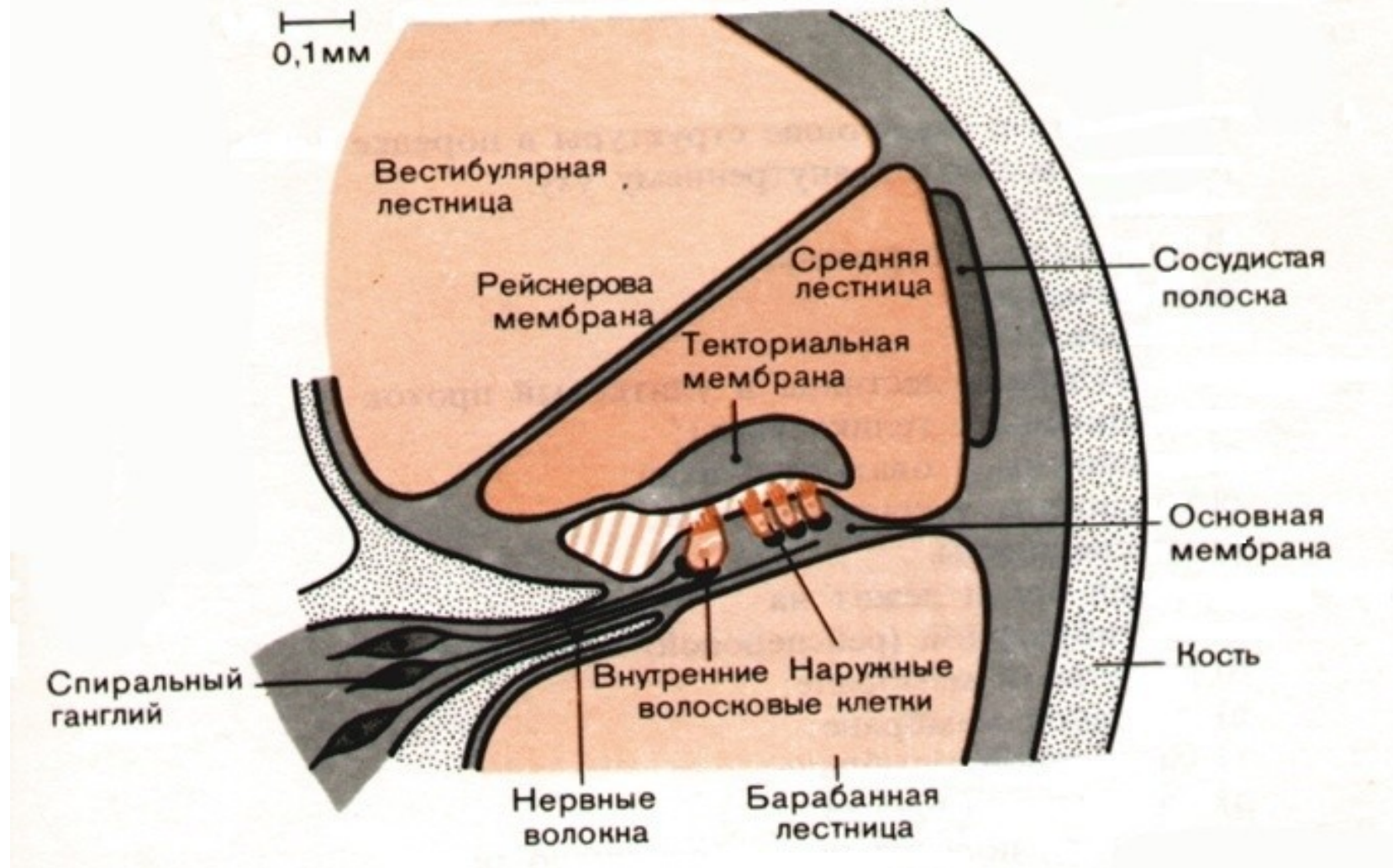
- заполнены перилимфой, которая по химическому составу приближается к плазме крови и церебральной жидкости (преобладает содержание натрия

- средний канал заполнен эндолимфой, которая по химическому составу приближается к внутриклеточной жидкости (высокое содержание калия)

- он содержит (на основной мембране) рецепторный аппарат – кортиев орган, который образован механорецепторами (содержат 4 ряда волосковых клеток). они покрыты текториальной (покровной) мембраной

- она имеет свободный край и при передаче звука сгибает волоски рецепторных клеток, что преобразует **акустические сигналы в потенциалы нервной системы.**

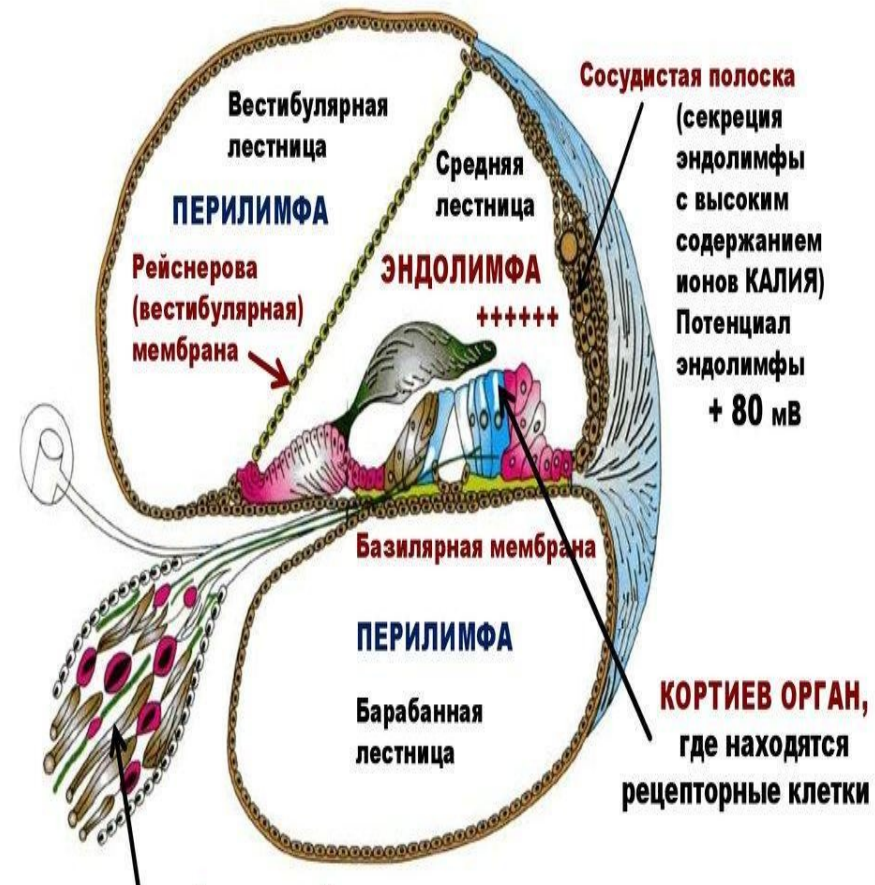
Разрез улиткового хода



Внутри улитки, по всей ее длине, проходят 2 мембраны - основная и рейснерова, разделяющие улитку на 3 части, т.н. лестницы:

- вестибулярная
- барабанная
- средняя, заполненные несжимаемыми жидкостями.
- **Средняя лестница**, в которой находится рецепторный аппарат - орган Корти, заполнена эндолимфой. Эндолимфа средней лестницы сообщается с эндолимфой вестибулярного органа и имеет тот же состав.
- **Вестибулярная и барабанная лестницы** заполнены перилимфой – внеклеточной жидкостью др. состава, чем эндолимфа. Состав эндолимфы обеспечивает секреторная функция сосудистой полоски, расположенная на наружной стенке средней лестницы.

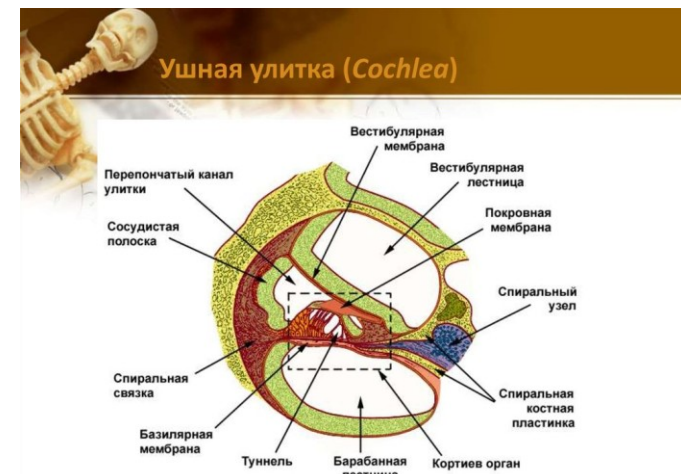
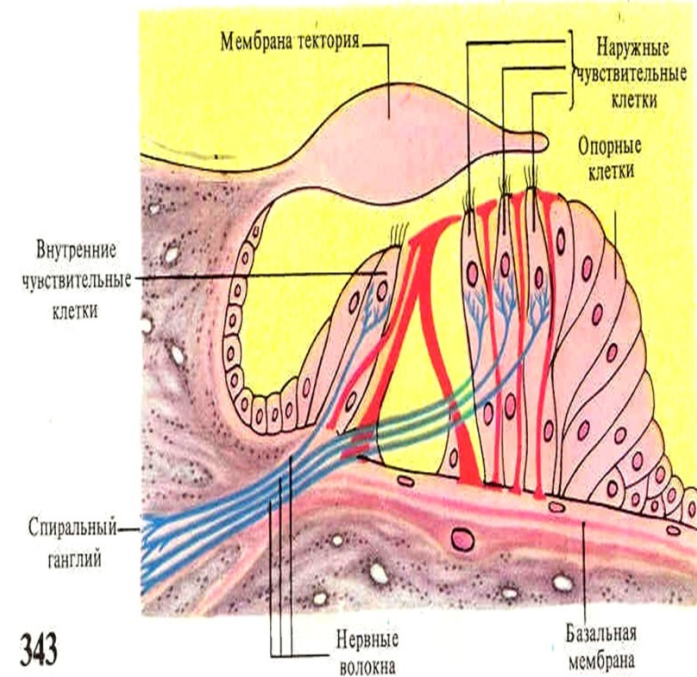
СТРОЕНИЕ УЛИТКИ



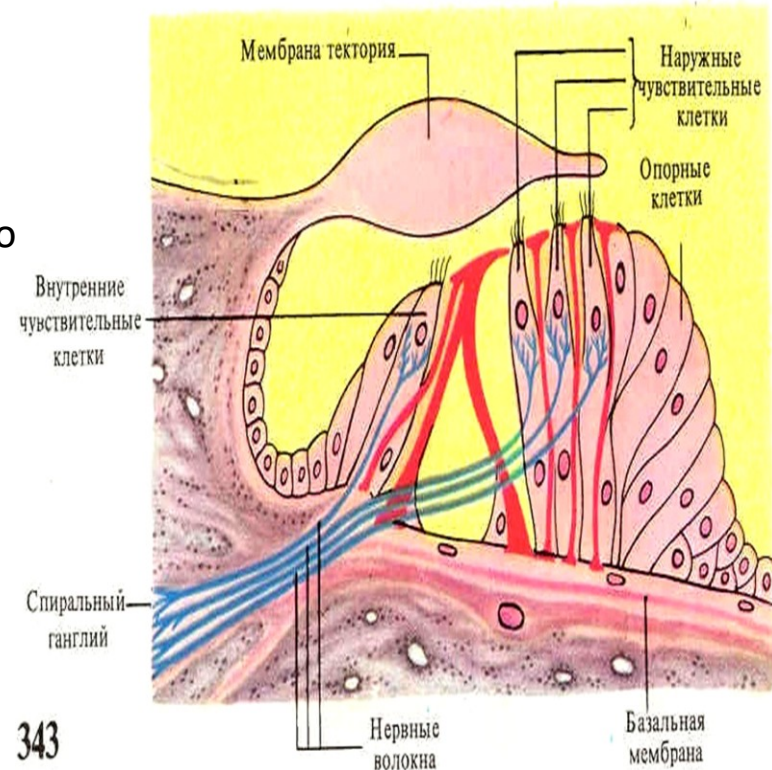
СПИРАЛЬНЫЙ ГАНГЛИЙ – чувствительные нейроны, синаптически связанные с рецепторными клетками (1-ый нейрон слухового пути)

- **Основная мембрана** имеет в развернутом виде около 3,5 см в длину, а ширина ее возрастает по направлению от овального окна к вершине. На основной мембране находится скопление чувствительных рецепторных клеток, входящих в состав органа Корти - **фонорецепторов** - это механорецепторы, представленные волосковыми клетками. Клетки (≈ 25 тыс.) имеют до сотни волосков. Волосковые клетки располагаются в 2 слоя, разделенные между собой каналом небольшого размера - кортиевым туннелем. Внутренний слой содержит один ряд, а наружный 3-5 рядов клеток.
- Общее число наружных клеток достигает почти 20 тыс, а внутренних - около 3,5 - 5 тыс.
- Волосковые клетки покрыты сверху покровной или текториальной мембраной соединительно-тканного происхождения. У покровной мембраны закреплен только один край, второй – свободен, поэтому она скользит по структурам, расположенным под ней - особенно когда двигается основная мембрана при передаче звука во внутреннем ухе.

343



- **Покровная мембрана** сгибает волоски рецепторных клеток, погруженные в ее вещество.
- Движение основной мембраны с расположенным на ней рецепторным аппаратом вызывает деформацию волосков волосковых каналов органа Корти, причем воздействие на наружные волосковые клетки оказывается сильнее, чем на внутренние, поскольку основная мембрана закреплена. В результате деформации волосков возникает активность рецепторных клеток и связанных с ними нервных окончаний.
- Волокна основной мембраны улитки внутреннего уха настроены на колебания различных звуковых частот:
 - лежащие у основания улитки резонируют при воздействии высоких частот, а
 - лежащие у ее вершины - низких частот.
- Место максимального отклонения мембраны связано с частотой звука:
 - для звуков высокой частоты оно расположено у овального окна,
 - для звуков низкой частоты - у вершины улитки.
- В результате, разные звуковые частоты преобразуются в амплитуды отклонения мембраны, локализованные в разных ее частях. Однако, место максимального отклонения мембраны улитки, приводящее к возбуждению отдельных локально расположенных групп рецепторных волосковых клеток, недостаточно для восприятия информации о звуке.



- На уровне рецепторных клеток происходит трансформация механического процесса в электрический, преобразование акустических сигналов, поступающих из внешней среды, в формы активности, присущие нервной системе -
- медленные электрические потенциалы и
- короткие импульсы.
- В улитке существует **3 типа электрических потенциалов:**
- 1) микрофонный
- 2) суммационный
- 3) эндокохлеарный
- **Микрофонный потенциал** - результат деформации волосковых клеток Кортиева органа, полностью воспроизводит форму и частоту звуковых волн. Следует частоте звуковых стимулов до 4000 - 5000 Гц.
- **Суммационный потенциал** - проявляется при частотах стимула, превышающих 4000-5000 Гц. Величина потенциала пропорциональна интенсивности звука.
- Микрофонный и суммационный потенциалы являются рецепторными потенциалами, при этом микрофонные потенциалы считаются результатом электрического возбуждения рецепторных клеток, а суммационные - окончаний волокон слухового нерва (дендритов биполярных клеток спирального ганглия, распределенных между волосковыми клетками улитки).

- **Эндокохлеарный** - постоянный потенциал улитки. Величина его на 80 мВ больше, чем средняя величина потенциала в любой части организма.
- Верхушка рецепторных клеток, покрытая волосками, омывается эндолимфой, богатой K^+ и бедной Na^+ . Их мембрана поддерживает крутой градиент потенциала, т.к. она отделяет эндолимфу с зарядом + 80 мВ от цитоплазмы рецепторов с зарядом - 80 мВ.
- Эта разность потенциалов является резервуаром E для процесса преобразования воздействия раздражителя в нервной процесс.
- Звук, даже при очень малых интенсивностях влияет на проводимость ионных каналов, по которым проходят токи, следуя электрохимическому градиенту.
- Под воздействием звука изменяется проводимость ионных каналов рецепторов и развиваются микрофонный и суммационный потенциалы, приводя к возбуждению волокон слухового нерва в результате выделения медиатора - ацетилхолина.

Последовательность процессов трансформации акустических процессов в электрические:

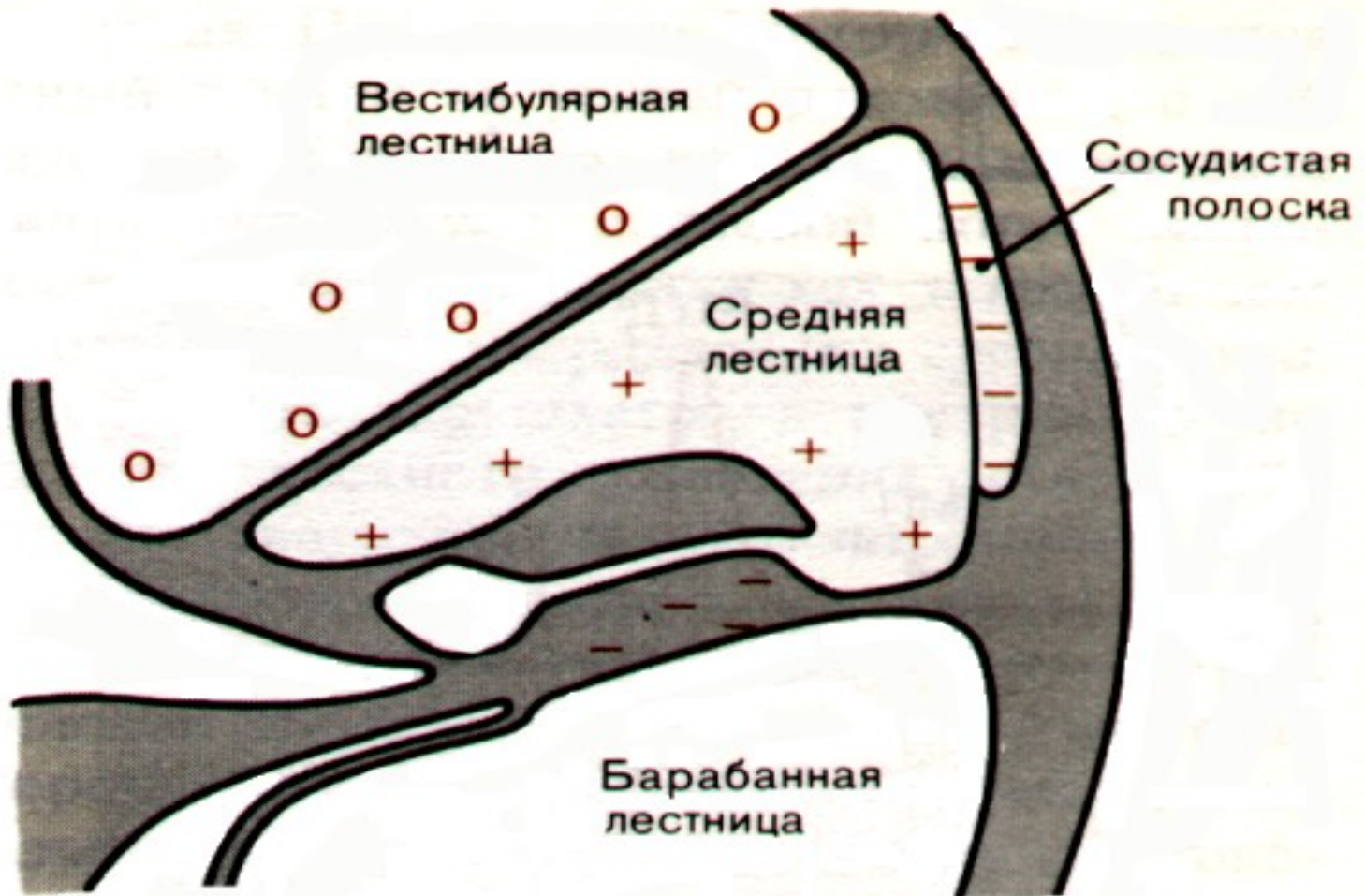
1. Механическая (звуковая) волна, воздействуя на систему слуховых косточек среднего уха, вызывает колебательное движение мембраны овального окна.
2. Волнообразное перемещение перилимфы верхнего и нижнего каналов приводит к смещению базальной мембраны.
3. Возникающий наклон волосков вызывает физико-химические изменения в микроструктурах рецепторных клеток.

Следствием является возбуждение волокон слухового нерва.

Функция клеток органа Корти



Потенциал улитки



Различия ионного состава эндолимфы (155 ммоль/л ионов калия)
и перилимфы (140 ммоль/л ионов натрия)



эндокохлеарный потенциал (+80 мВ)



между эндолимфой и внутриклеточной средой → разность потенциалов 160 мВ

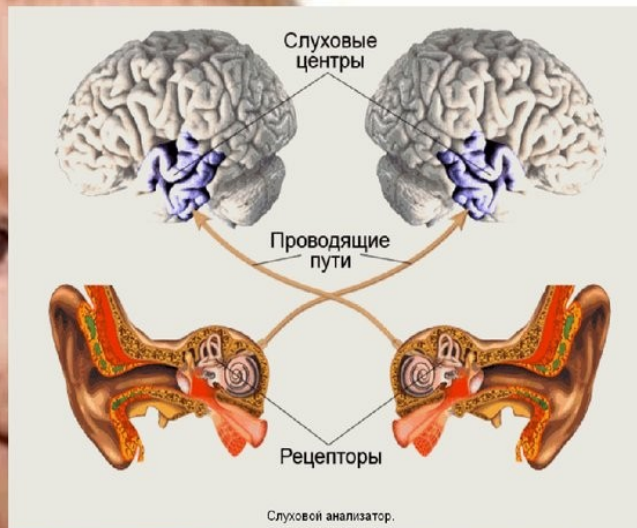


возбуждение волосковых клеток даже при действии слабых звуковых
сигналов

Вблизи овального окна жесткость основной мембраны примерно в 100 раз
выше, чем в завитках улитки —————> возле овального окна волны
Распространяются с максимальной скоростью и с минимальной
амплитудой.

Центральный отдел
слухового
анализатора
расположен в коре
височных долей.

Центральный отдел
одного полушария
связан с
периферическими
рецепторами обеих
сторон.



*Функции центрального отдела
слухового анализатора:*

Обработка

Анализ

Запоминание

Хранение

*Интерпретация звуковой
речевой информации*



Упрощенная схема бинаурального слуха.

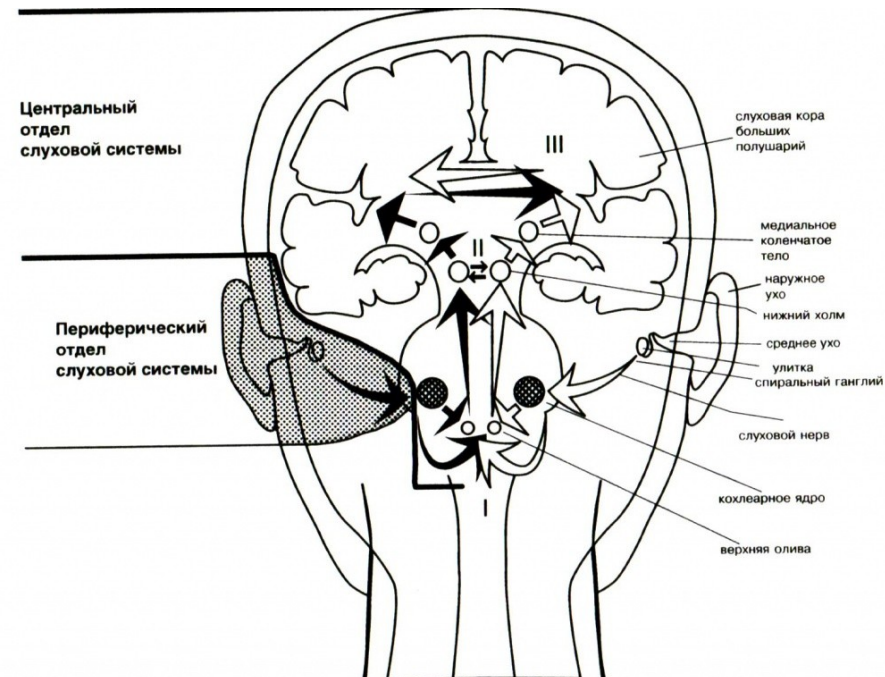
Составлено к.б.н. Ю.К. Соколовым на основе рисунка из Интернета и данным научной литературы.

Центральный отдел слуховой системы

Центральный отдел включает подкорковые и корковые слуховые центры. Функциями слуховых центров мозга являются обработка, анализ, запоминание, хранение и интерпретация звуковой и речевой информации.

- Информация о звуковом потоке, попадающем в диапазон возможностей рецепторной части органа слуха, по аксонам нервных клеток спирального ганглия, подходящих к рецепторным клеткам, передается в слуховой центр продолговатого мозга - **кохлеарные ядра**, в форме коротких электрических импульсов. Они распространяются с частотой = 0,5-100 м/с в зависимости от толщины волокон.
- Путь электрических стимулов от рецепторов к слуховой коре БП содержит 3-5 уровней переключения и не менее 3-х перекрестов.
- После переключения на клетках кохлеарных ядер электрические импульсы поступают к следующему клеточному скоплению - **ядрам верхней оливы**. Здесь **1 перекресток слуховых путей**: меньшая часть волокон в пределах полушария, на стороне которого расположен периферический слуховой рецептор, а большая часть идет в противоположное полушарие ГМ. В обл. основания мозга где расположена данный перекрест - имеется группа ядер - ядра трапецевидного тела.
- В них также осуществляется частичное переключение волокон клеток кохлеарных ядер.
- Небольшая часть этих волокон направляются не переключаясь, в средний мозг, заканчиваясь на клетках нижних холмов.

- Большинство волокон от клеток кохлеарных ядер переключается на клетках нижних холмов, после чего волокна следующего порядка либо переходят в противоположное полушарие (**II крупный перекрест**), либо идут непосредственно к ближайшим подкорковым слуховым центрам - **медиальным коленчатым телам**. Только небольшая часть волокон проходит мимо нижних холмов, не переключаясь в них и заканчивается прямо в медиальном коленчатом теле.
- Практически все волокна, идущие от нижележащих слуховых центров, переключаются в медиальном коленчатом теле, отростки клеток которого идут к слуховым зонам коры данного полушария ГМ.
- **III перекрест волокон** осуществляется уже на **корковом уровне**. Здесь часть волокон в составе мозолистого тела, объединяющего полушария мозга, идет на противоположенную сторону, в первичную проекционную зону коры.



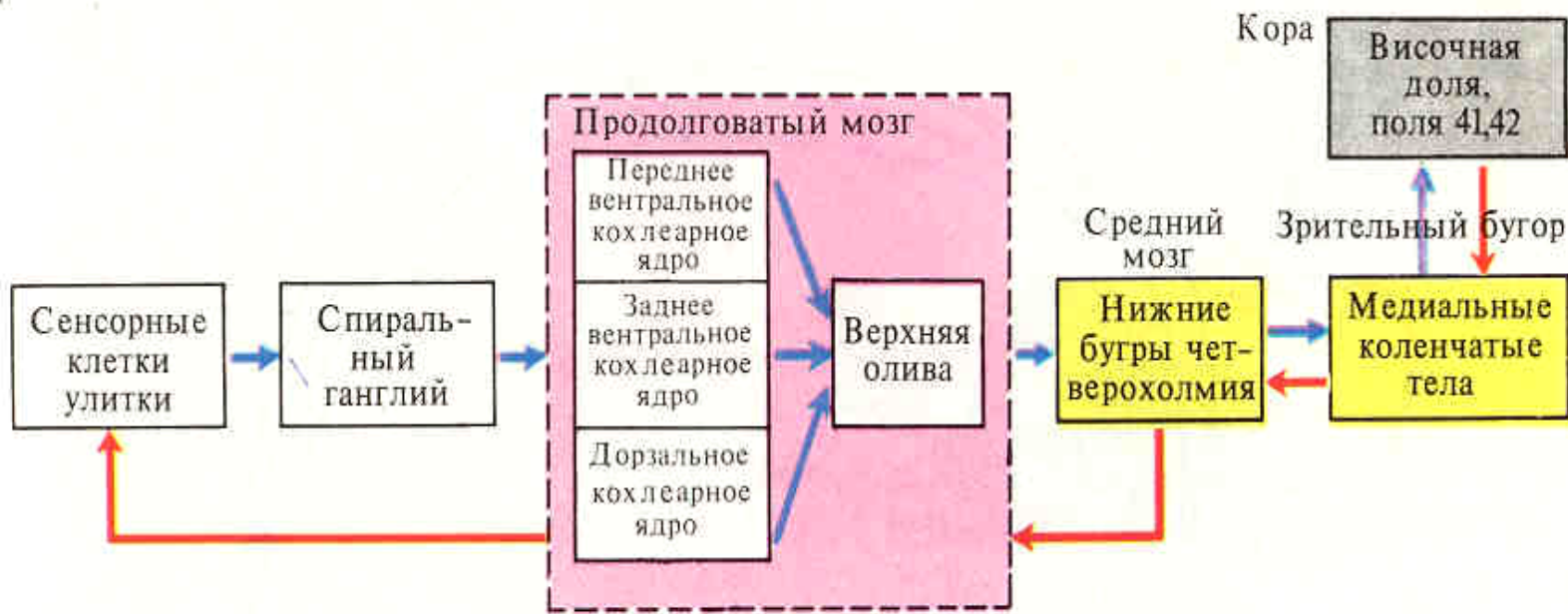
Основных уровней конвергенции в классической слуховой системе не менее 3-х

- - верхнеоливарный комплекс;
- - нижний холм
- - слуховая кора
- Дополнительные места конвергенции находятся внутри каждого уровня, например, межхолмовые и межполушарные связи.

Разрешающая способность слуха по времени характеризуется 2 показателями:

- **Во-первых**, время, в течение которого длительность стимула влияет на порог ощущения звука;
- - степень этого влияния, т.е. величина изменения порога реакции.
- У человека продолжит времен. суммации ≈ 150 мсек.
- **Во - вторых**, это минимальный интервал между двумя короткими раздражителями (звук. импульсами.) который различается ухом. Его величина 2-5 мсек.

Блок-схема слухового анализатора



Проведение возбуждения в нервные центры осуществляется через **спиральный ганглий улитки**, где расположены **нейроны первого порядка**.

Его отростки образуют **слуховой** или **кохлеарный** нерв, который направляется в **кохлеарные ядра продолговатого мозга**, где расположены **нейроны второго порядка**.

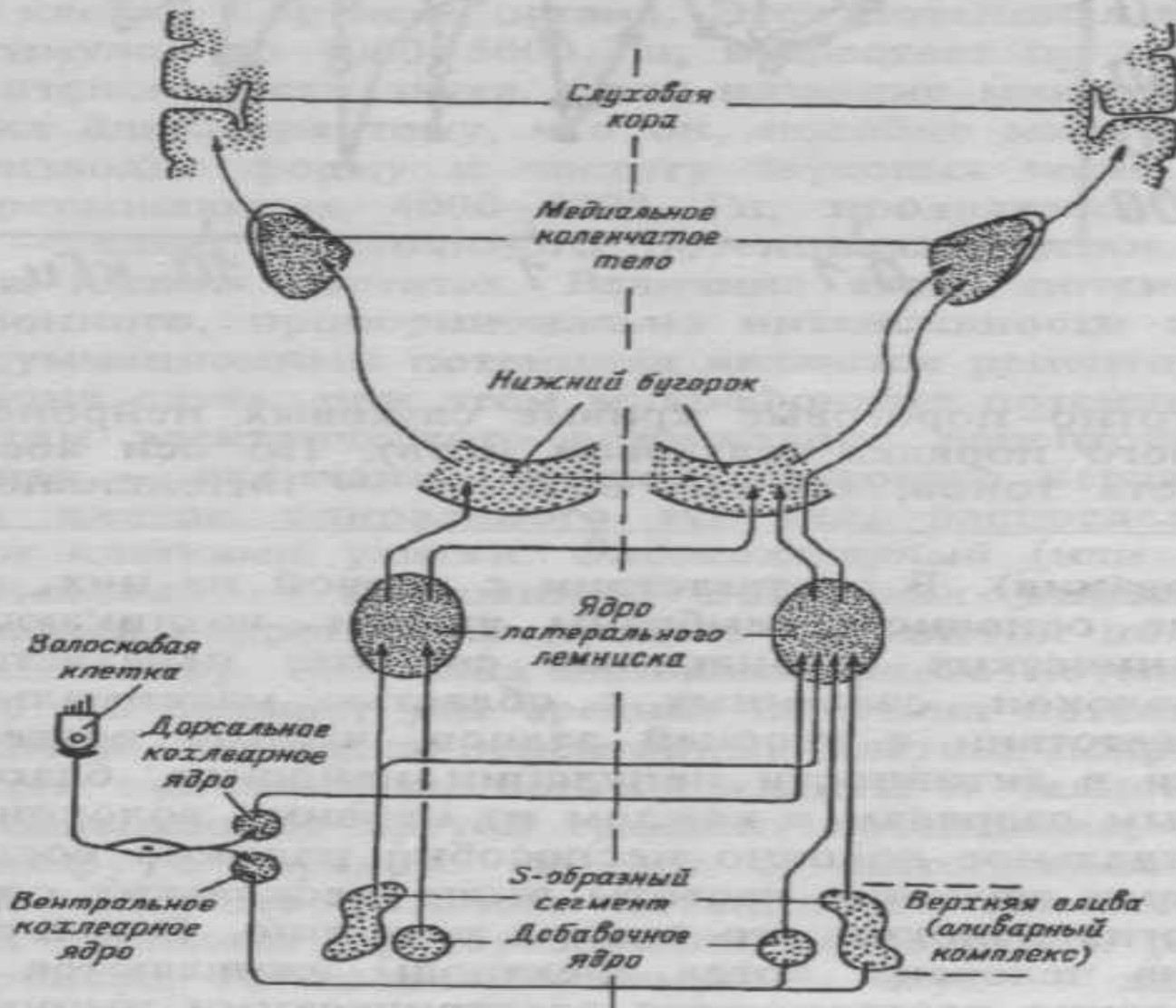
По их отросткам возбуждение направляется к **верхней оливе**, где происходит **первый перекрест слуховых путей**.

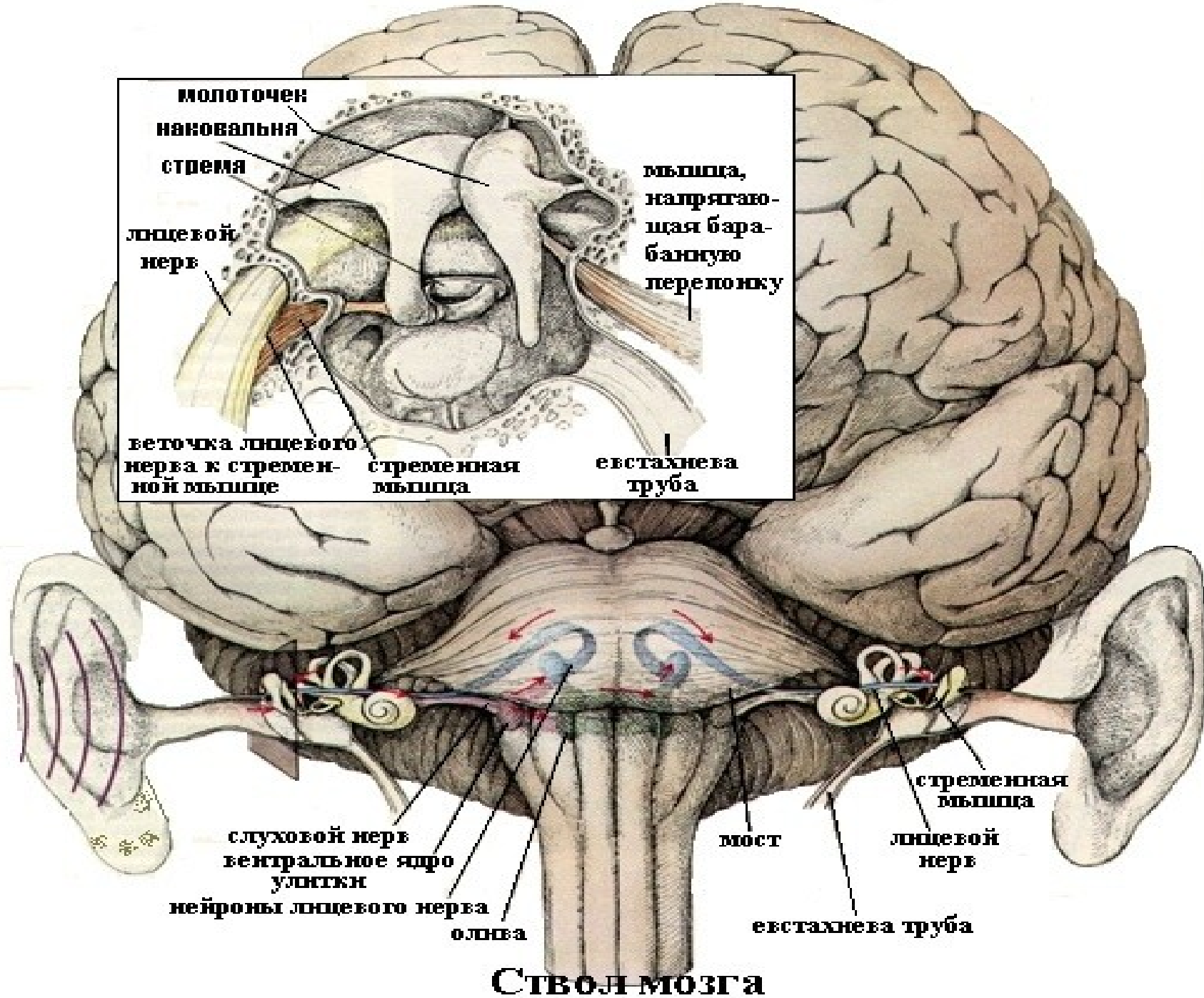
Далее возбуждение поступает в **задние бугры четверохолмия** (**второй перекрест слуховых путей**), к **внутренним коленчатым телам** и **слуховой коре**, которая расположена в *верхней части височной доли*, и где происходит **третий перекрест слуховых путей**.

Отдельные части слуховой проводящей системы обеспечивают определенные функции:

- **Слуховой нерв** - восприятие звуков на высоких и низких частотах
- **Нижние бугры** четверохолмия - воспроизведение ориентировочного рефлекса на звуковые раздражители (поворот головы на звук)
- **Слуховая кора** - анализ коротких звуковых сигналов, дифференцировку звуков, фиксацию начала звука, различение длительности звука, пространственную локализацию звука комплексное представление о звуковом сигнале, поступающем в оба уха одновременно.

Упрощенная схема путей и центров слуховой системы.





молоточек
наковальня
стремя
лицевой нерв
веточка лицевого нерва к стременной мышце
стременная мышца
евстахиева труба
мускула, напругаюшая барабанную перепонку

слуховой нерв
центральный ядро тройничного нерва
нейроны лицевого нерва
олива
мост
евстахиева труба
лицевой нерв
стременная мышца

Стол мозга

- Существует **2 теории передачи с периферии органа слуха в ЦНС информации о частоте воздействующих токов:**
- это теория места (резонанса) и
- теория залпов (частотного кодирования).
- В соответствии с резонансной теорией, максимальное отклонение основной мембраны улитки, возникающее в => ее механических резонансных свойств, передается в узоре возбуждения волокон, связанных с областью максимального резонанса.
- В соответствии с теорией залпов, частота воздействующего тона передается в активности популяции нейронов, благодаря синхронизированным разрядам в каждом из нервных волокон.
- Считают, что имеет место **двойственность механического кодирования:**
- в области высоких частот реализуется «принцип места», и
- в области низких - «принцип залпов».

- **Теории восприятия звуков (Гельмгольц, Бекеша)**
- Изучение слуховой системы сопровождалось появлением разнообразных теорий слуха, которые можно подразделить на 2 основных вида - пространственные (резонансные) и частотные (временные, периодичности) наряду с комбинированной пространственно - частотной теорией.
- Современные варианты пространственной теории берут начало с **резонансной теории Гельмгольца**. В своей теории Гельмгольц в значительной мере использовал слуховой закон Ома и доктрину Мюллера о специфичности нервных энергий.

- **Механизм пространственной теории, предложенный Гельмгольцем**, относительно простой и упорядоченный. Она допускает, что базилярная мембрана состоит из серии сегментов, каждый из которых резонирует в ответ на воздействие определенной частоты звукового сигнала.
- Входящий стимул, т.о. приводит к вибрации тех участков базилярной мембраны, естественные частоты которых соответствуют компонентам стимула.
- Так как резонаторы пространственно распределены вдоль всей поверхности улитки, точное место вибрирующего сегмента должно указывать на существование частотной компоненты в звуке, соответствующей естественной частоте этого участка.
- Нелинейные искажения, вводимые ухом (комбинация тонов в результате взаимодействия двух стимулирующих тонов), генерируется нелинейным ответом механизма среднего уха. Результаты этих искажений передаются улитке и вызывают колебания в тех местах ее, резонансные частоты которых соответствуют частоте комбинированного тона.
- Таким образом, результат искажения воспринимается таким, каким он существует в оригинальном сигнале.

- Согласно этой теории для объяснения точной частотной регулировки внутреннего уха различные сегменты базилярной мембраны должны находиться в различной степени натянутости по аналогии с натяжением различных струн пианино. Однако Бекеши установил, что базилярная мембрана не находится под каким - либо натяжением.
- Сущность и стройность пространственной теории нарушается соотношением между точностью настройки системы и задержкой ее ответа.
- Для того, чтобы в ухе происходило тонкое различение частоты, разные элементы базилярной мембраны д.б. соответствующим образом настроены. Сегменты не должны отвечать на более высокие или более низкие частоты, иначе необходимые различения будут невозможны. Проблема в том, что такая узко-настроенная система должна иметь очень слабое затухание: ее ответ займет относительно много времени до полного исчезновения после остановки стимула.
- Т.е. если бы тонкая настройка резонаторов наблюдалась по всей базилярной мембране, их ответы угасали бы в течение длительного времени после исчезновения стимула. Эта ситуация вызвала бы бесконечное эхо в ушах, исключая какой - либо функционально полезный слух.

- С другой стороны, если бы резонаторы были менее точно настроены, у них не было бы проблемы затухания, но они бы не имели и возможности поддерживать необходимое тонкое и точное частотное различие звука.
- Согласно пространственной теории, искажения относятся к среднему уху. Однако результаты научных исследований показали, что ответ среднего уха поразительно линейный и что большая часть нелинейных искажений относится к улитке, что противоречит стройной пространственной теории.
- Особый интерес представляет **теория движущейся волны лауреата Нобелевской премии Бекеша**, который установил, что базилярная мембрана не находится под каким-либо натяжением. В действительности ее эластичность в различных участках довольно одинакова, в то время как ширина мембраны увеличивается по направлению от основания к верхушке. Расширение мембраны приводит к увеличению жесткости вдоль улиткового протока, так что жесткость мембраны \approx в 100 раз больше у стремени, чем у геликотремы. Ввиду этого градиента жесткости стимулирование улитки приводит к образованию волнообразного давления, распространяющегося от основания к верхушке. На самом деле бегущая волна распространяется вверх к геликотреме независимо от того, куда приложен стимул.

Причины возникновения бегущей волны:

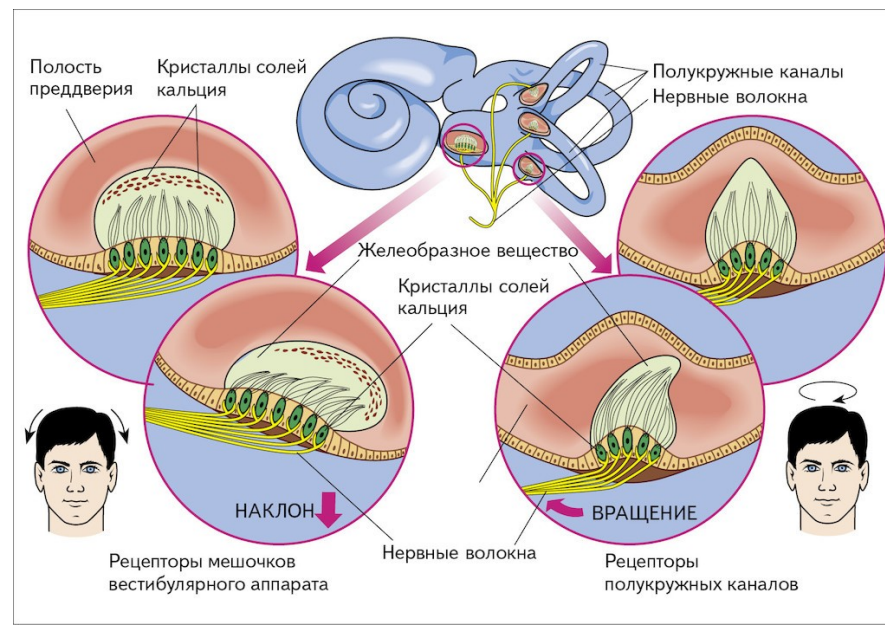
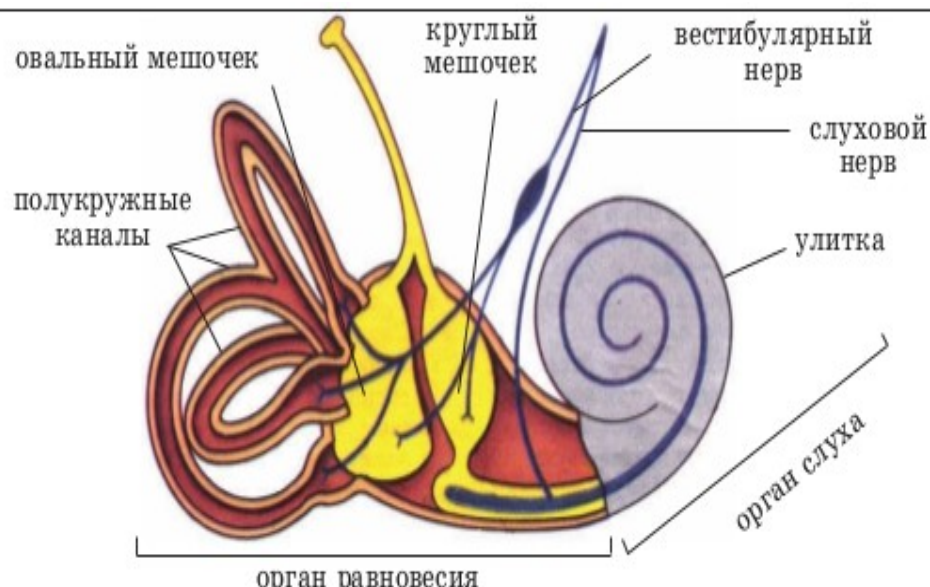
- Длина волн слышимых звуков намного превышает длину вытянутой улитки. В результате давление, оказываемое на улитковую мембрану, одинаково по всей ее длине.
- Градиент жесткости базилярной мембраны побуждает ее действовать подобно серии фильтров, пропускающих низкие частоты.
- В связи с этим независимо от места приложения только последовательно более высокие частоты могут вызывать колебания улиткового хода ближе к основанию (где они затухают в пределах проходящей полосы частот).
- Поскольку импеданс мембраны составлен компонентами жесткости и сопротивления в направлении к основанию и по существу только резистансом в направлении к вершущке, то бегущая волна распространяется вверх по мембране от места наибольшего к месту наименьшего импеданса.
- Скорость бегущей волны уменьшается с увеличением расстояния от стремления по мере своего продвижения кверху по улитковому ходу.
- Так как жесткость базилярной мембраны снижается по мере увеличения расстояния от стремени, а волна движется в направлении уменьшения жесткости то => колебания в течение всего времени и представляют собой бегущую волну, которая перемещается от более коротких эквивалентов (более высокая частота) к более длинным (более низкая частота).
- Стоячие волны не возникают потому, что по существу отсутствует какое-либо отражение от верхушечного конца улиткового хода. На очень низких частотах вся мембрана. (50 Гц) вибрирует по фазе, так, что бегущей волны не возникает. На более высоких частотах нарастание фазы запаздывает по мере увеличения расстояния от стремени, что отражает увеличение времени прохождения и укорочение длины волны по мере ее продвижения кверху.

Физиология вестибулярного анализатора

- **Вестибулярная система** является органом равновесия и играет ведущую роль в ориентации человека в пространстве.
- **Функции:**
- воспринимает информацию о положении,
- линейных и угловых перемещениях тела и головы, как активных, так и пассивных.
- Вестибулярная система, как и слуховая, относится к числу механорецепторных систем.
- Чувствительность вестибулярной системы очень велика как к линейным ускорениям (2 смсек^2), так и к угловым вращениям ($2\text{-}3^\circ \text{ сек}^2$).
- Дифференциальный порог наклона головы вперед-назад составляет около 2° , а влево-вправо — 1° .

Вестибулярный анализатор

Вестибулярный анализатор имеет важное значение в регуляции положения тела в пространстве и его движений. Периферический отдел вестибулярного анализатора является частью внутреннего уха и состоит из полукружных каналов, размещенных в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, и из статоцистных органов – двух мешочков – овального (маточки) и круглого, который расположен ближе к улитке. Оба мешочка располагаются в общей полости лабиринта, которая называется преддверием, а полукружные каналы – позади преддверия. Один конец каждого полукружного канала расширяется, образуя ампулу.



Вестибулярный анализатор

В ампулах полукружных каналов находится по костному гребешку серповидной формы. К нему непосредственно прилегает перепончатый лабиринт и скопление двух рядов клеток: поддерживающих, или опорных, и чувствительных, волосковых, имеющих на верхнем конце 10-15 длинных волосков, склеенных желатинообразным веществом в кисточку, или заслонку. Полукружные каналы заполнены эндолимфой.

Овальный и круглый статоцистные мешочки преддверия выстланы изнутри плоским эпителием, за исключением некоторых участков, называемых пятнышками. Пятнышки состоят из цилиндрического эпителия, где располагаются опорные и чувствительные волосковые клетки. Опорные клетки образуют большое количество волокон, напоминающих войлок и склеенных желатинообразной массой, в которую включены известковые камешки – статолиты, или отолиты, прилегающие к волосковым клеткам. Как и полукружные каналы, мешочки заполнены эндолимфой.

Волосковые клетки гребешков полукружных каналов и пятнышек статоцистных мешочков связаны с волокнами биполярных нейронов, находящихся в вестибулярном узле Скарпа, расположенном в глубине внутреннего слухового прохода

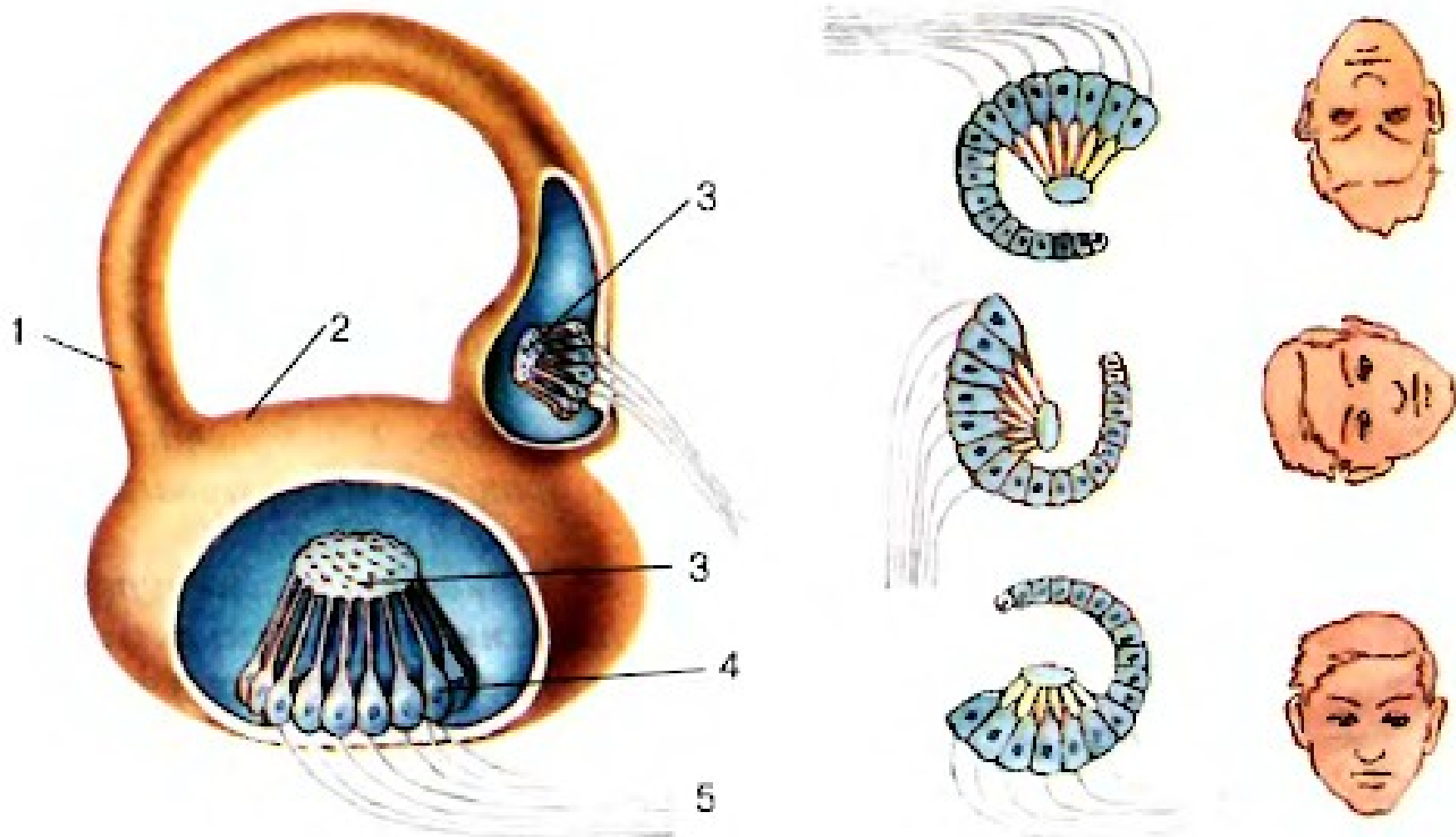
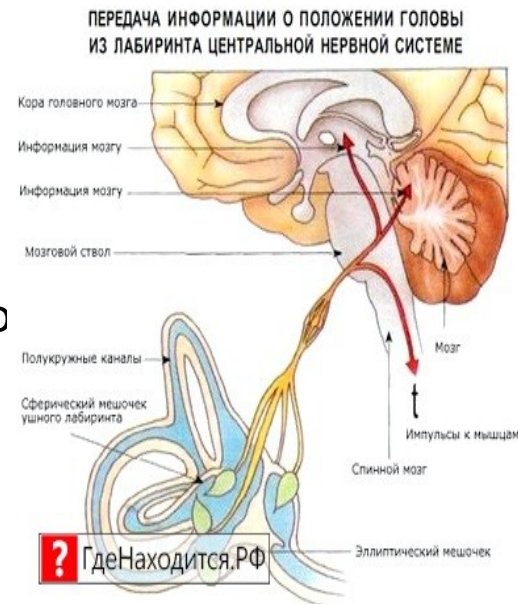


Рис. 109. *Строение и функции вестибулярного аппарата: 1 — полукружный канал; 2 — мешочек; 3 — известковые кристаллики; 4 — волосковые клетки; 5 — нервные волокна; с п р а в а — изменения в органах равновесия при разном положении головы*

Аксоны биполярных нейронов вестибулярного узла образуют вестибулярный нерв, который, сливаясь с улитковым нервом, образует слуховой нерв. После выхода из внутреннего слухового прохода слуховой нерв направляется к продолговатому мозгу, где снова делится на ветви – улитковый и вестибулярный нервы. После вступления в продолговатый мозг в мостомозжечковом углу вестибулярный нерв распадается на восходящую и нисходящую ветви, заканчивающиеся в вестибулярных ядрах продолговатого мозга. Вестибулярные ядра связаны волокнами с мозжечком, с центрами вегетативной нервной системы в продолговатом и промежуточном мозге, с ядрами глазодвигательных нервов III и IV в среднем мозге, со спинным мозгом и височными долями больших полушарий. Эти волокна входят в состав вестибуло-спинального, вестибуло-мозжечкового, рубро-спинального, вестибуло-ретикулярного, вестибуло-кортикального путей и заднего продольного пучка, связывающегося с ядрами двигательных нервов глазных мышц.



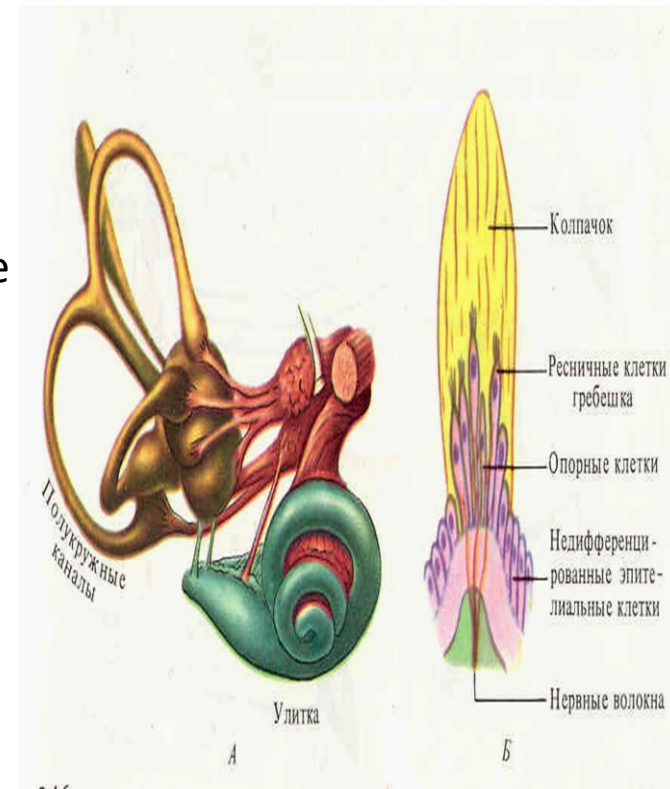
При движениях головы происходит перемещение эндолимфы и отолитов, раздражающее волосковые клетки полукружных каналов и статоцистных мешочков, что вызывает возникновение центростремительных импульсов, которые по вестибулярному нерву передаются в продолговатый мозг, а затем в мозжечок, средний мозг, промежуточный мозг и височные доли больших полушарий. **Полукружные каналы** раздражаются в начале и в конце равномерного вращательного движения и угловых ускоренных или замедленных вращательных движениях головы в одной плоскости. Следовательно, они регулируют главным образом координацию движений.

Статоцистные мешочки воспринимают начало и конец равномерного прямолинейного движения, прямолинейное ускорение и замедление, изменение силы тяжести и центробежной силы, тряску, качку – они в основном регулируют позу. Порог различения ускорения при прямолинейном движении составляет от 2 до 20 см/с, наклоны головы и тела вперед и назад при закрытых глазах – около $1,5-2^\circ$, в стороны – около 1° ; порог повышается при вибрациях. Эти перемещения головы и тела изменяют относительно постоянное давление эндолимфы и отолитов на чувствительные клетки пятнышек. Изменения давления воспринимаются волосками чувствительных клеток и вызывают центростремительные импульсы в вестибулярных нервах.

При надавливании отолитов овального мешочка рефлекторно повышается тонус сгибателей шеи, рук, ног и туловища и понижается тонус разгибателей. При отставании отолитов, наоборот, понижается тонус сгибателей и повышается тонус разгибателей. Так регулируется движение туловища вперед и назад.

Периферический отдел вестибулярной системы

- (орган гравитации, орган равновесия, вестибулярный аппарат) расположен в височной кости, рядом с рецептором звуковых колебаний — улиткой внутреннего уха.
- Включает в себя два отолитовых органа — *утрикулус* (овальный мешочек) и *саккулус* (круглый мешочек), и три *полукружных канала* — *горизонтальный*, *передний вертикальный* и *задний вертикальный*, находящиеся в трех взаимно перпендикулярных направлениях. На одном из концов каждого канала находится расширение — *ампула*.
- Утрикулус, саккулус и полукружные каналы состоят из тонких перепонок, образующих замкнутые трубки — *перепончатый лабиринт*.



- Внутри перепончатого лабиринта находится эндолимфа, связанная с эндолимфой улитки. Кроме того, он окружен перилимфой, также переходящей в перилимфу органа слуха. Улитка и вестибулярный аппарат заключены в костный лабиринт.
- Вестибулярный аппарат состоит из 10 частей — по 5 с каждой стороны головы (два мешочка и три полукружных канала).
- **Функция ОТОЛИТОВЫХ органов** — утрикулуса и саккулуса — восприятие линейных ускорений.
- Эффективным стимулом для них является *сила тяжести*.
- Утрикулус и саккулус слева и справа расположены относительно черепа в определенных положениях.
- При прямом положении тела и головы утрикулус находится в горизонтальном, а саккулус — в вертикальном положении.
- Наклон головы приводит к смещению мешочков — утрикулуса и саккулуса — на некоторый угол между горизонтальным и вертикальным положением.

- Внутри мешочков расположен *сенсорный эпителий* — чувствительные пятна мешочков (*макулы*) — содержащие рецепторные волосковые клетки, поддерживаемые опорными клетками.
- На поверхности рецепторной клетки, обращенной в просвет перепончатого лабиринта, находятся волоски (*цилии*). Наиболее длинный волосок — *киноцилия* — самый подвижный.
- Остальные волоски — *стереоцилии* — более короткие, менее подвижные и многочисленные (порядка 60) на клетке.

Внутри костных лабиринтов —> перепончатые лабиринты, заполнены эндолимфой.

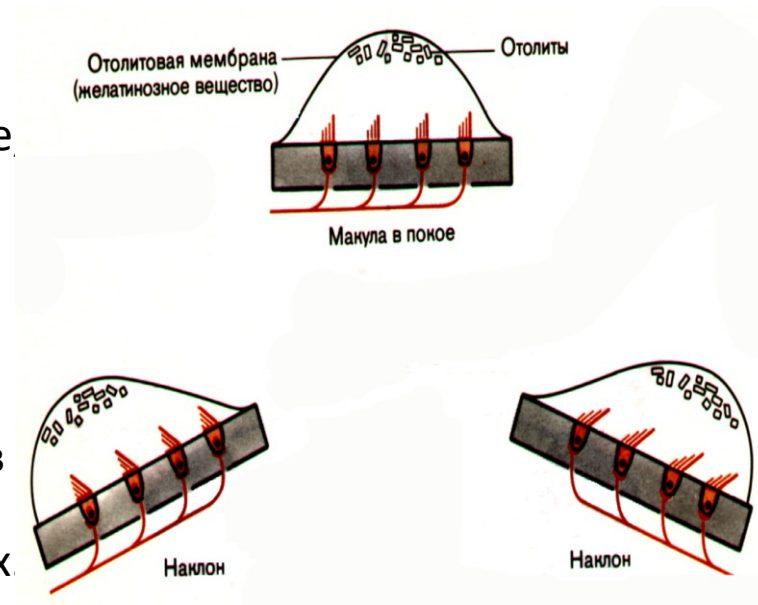
Лабиринт состоит из двух **отолитовых органов** и **трех полукружных каналов**. Все три канала соединены в полости преддверия.

В месте соединения с преддверием – расширения в виде ампул, где расположен рецепторный эпителий (в форме гребня или кресты).

Кресты покрыты купулой – аморфное желеподобное вещество, скрепленное множеством фибриллярных волокон.

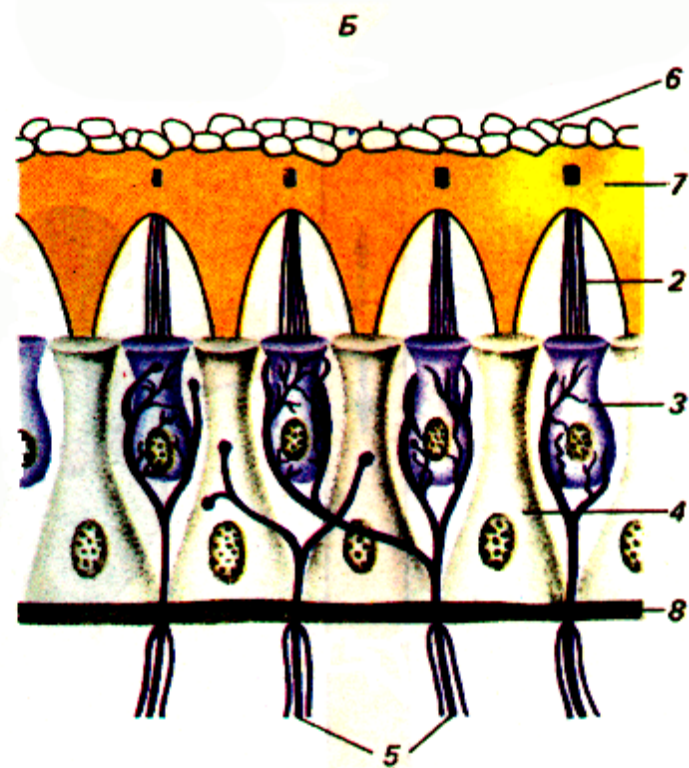
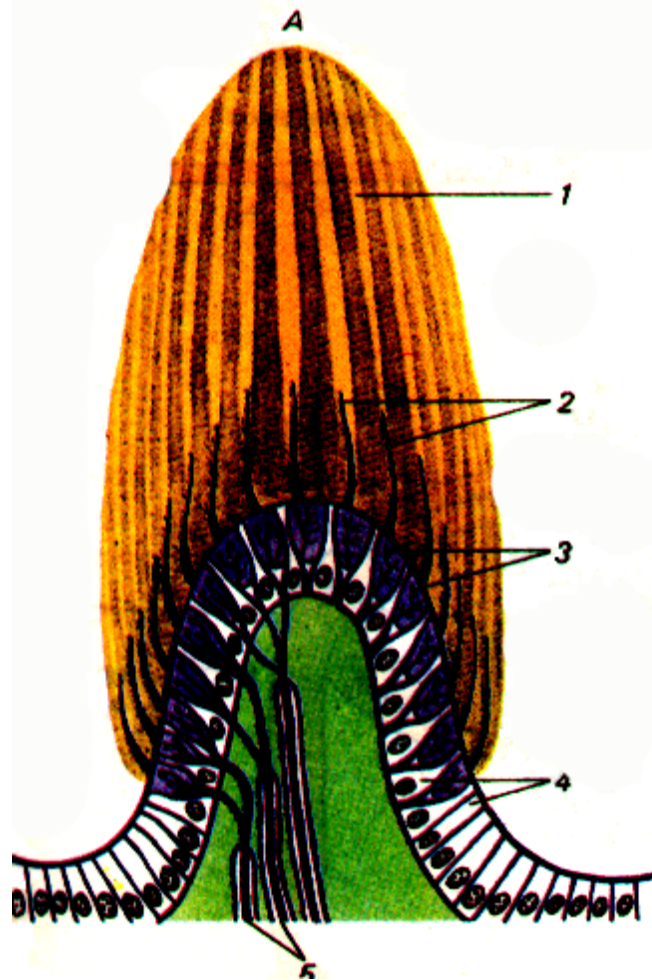
Угловое ускорение —> в силу инерции —> сдвиг эндолимфы —>
смещение купулы —> деформация погруженных в нее рецепторных
клеток —> рецепторный потенциал

- Волоски (цилии) рецепторных клеток чувствительных пятен (макул) мешочков погружены в желатинообразную массу, *отолитовую мембрану*, содержащую мелкие но тяжелые гранулы — *отолиты*, представляющие собой кристаллы карбоната кальция.
- При наклоне головы сила тяжести отолитов смещает эту мембрану относительно сенсорного эпителия и цилии, погруженные в мембрану с отолитами, сгибаются благодаря скольжению отолитовой мембраны вдоль них.
- Направление сгибания в сторону самой длинной цилии — киноцилии, построенной иначе, чем остальные волоски, является решающим фактором в появлении импульсного разряда вестибулярных афферентных нервных волокон, связанных с рецептором у его основания.
- Вестибулярный аппарат обеспечивает возбуждение рецепторных клеток.



- Волокна вестибулярного нерва находятся в состоянии *постоянной спонтанной активности* (импульсация без воздействия раздражителя), => всякое смещение волосков приводит к увеличению или снижению частоты этого спонтанного разряда.
- Если смещение цилий направлено к киноцилии, то происходит усиление импульсной активности афферентного волокна,
- при смещении в противоположную сторону — от киноцилии — частота спонтанного разряда афферентного волокна снижается.
- Рецепторы утрикулуса наиболее чувствительны к изменениям положения головы и тела, рецепторы саккулуса наиболее чувствительны к вибрациям в диапазоне частот до 2000 Гц. Следовательно, утрикулус участвует в оценке положения головы и тела и его вращения, а саккулус — в восприятии вибраций.

КУПУЛА (А) И МАКУЛА (Б)



В полости преддверия – два расширения мешочек (sacculus) и маточка (utricle) и отолитовые органы.

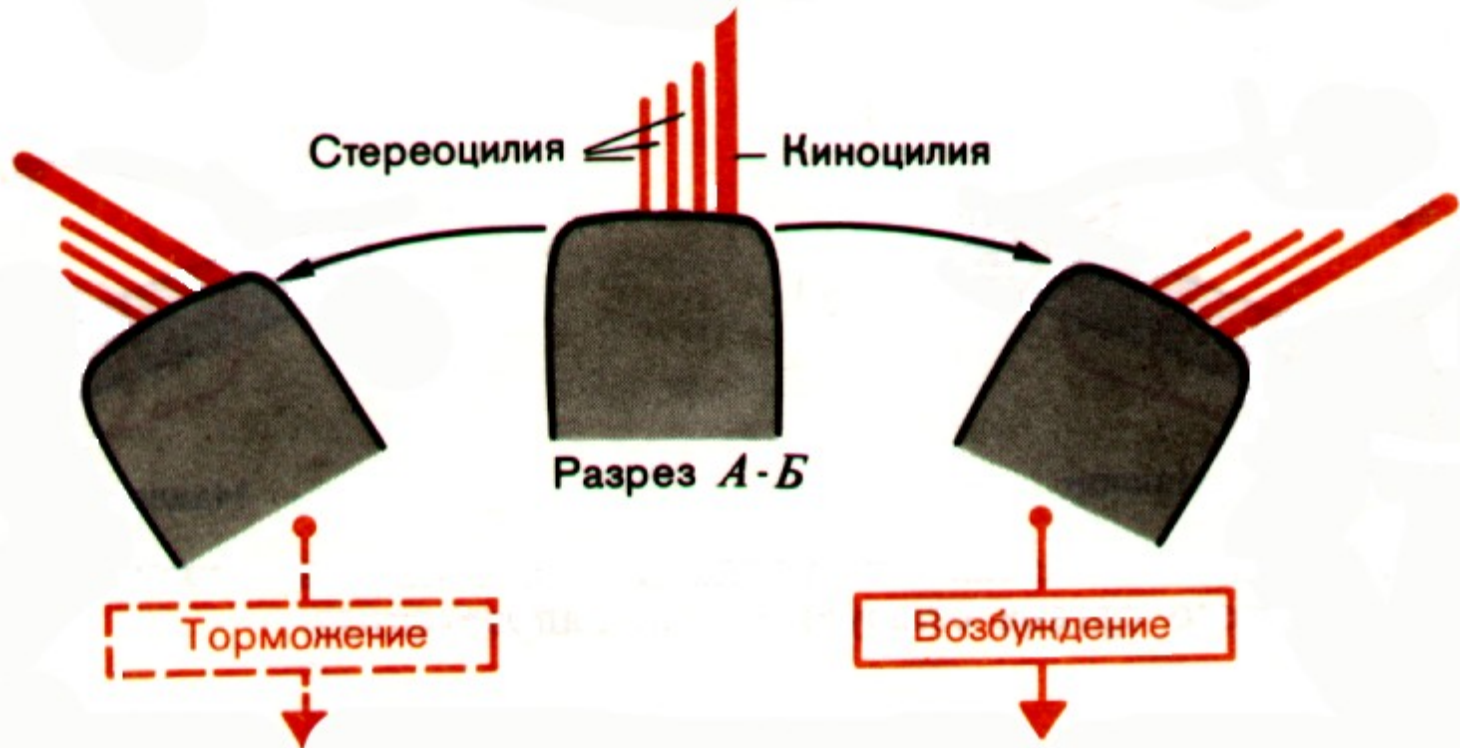
Рецепторный эпителий расположен на небольших возвышениях, макулах, покрытых отолитовой мембраной —> слоистое строение и множество мелких, но тяжелых кристаллов карбоната кальция —> отолиты или отокинии.

Маточка ориентирована в горизонтальной плоскости, мешочек в вертикальной.

Вестибулярный аппарат обеспечивает возбуждение рецепторных клеток сила тяжести и прямолинейное ускорение.

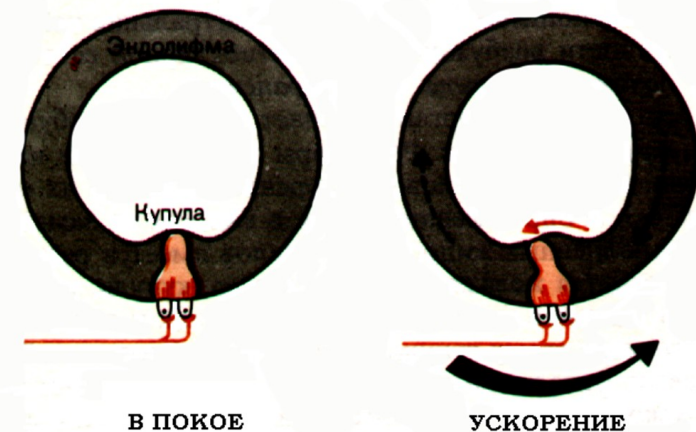
Отклонение стереоцилий и киноцилий —> деполяризация и гиперполяризация.

ФУНКЦИИ ВОЛОСКОВЫХ КЛЕТОК ВЕСТИБУЛЯРНОГО АППАРАТА

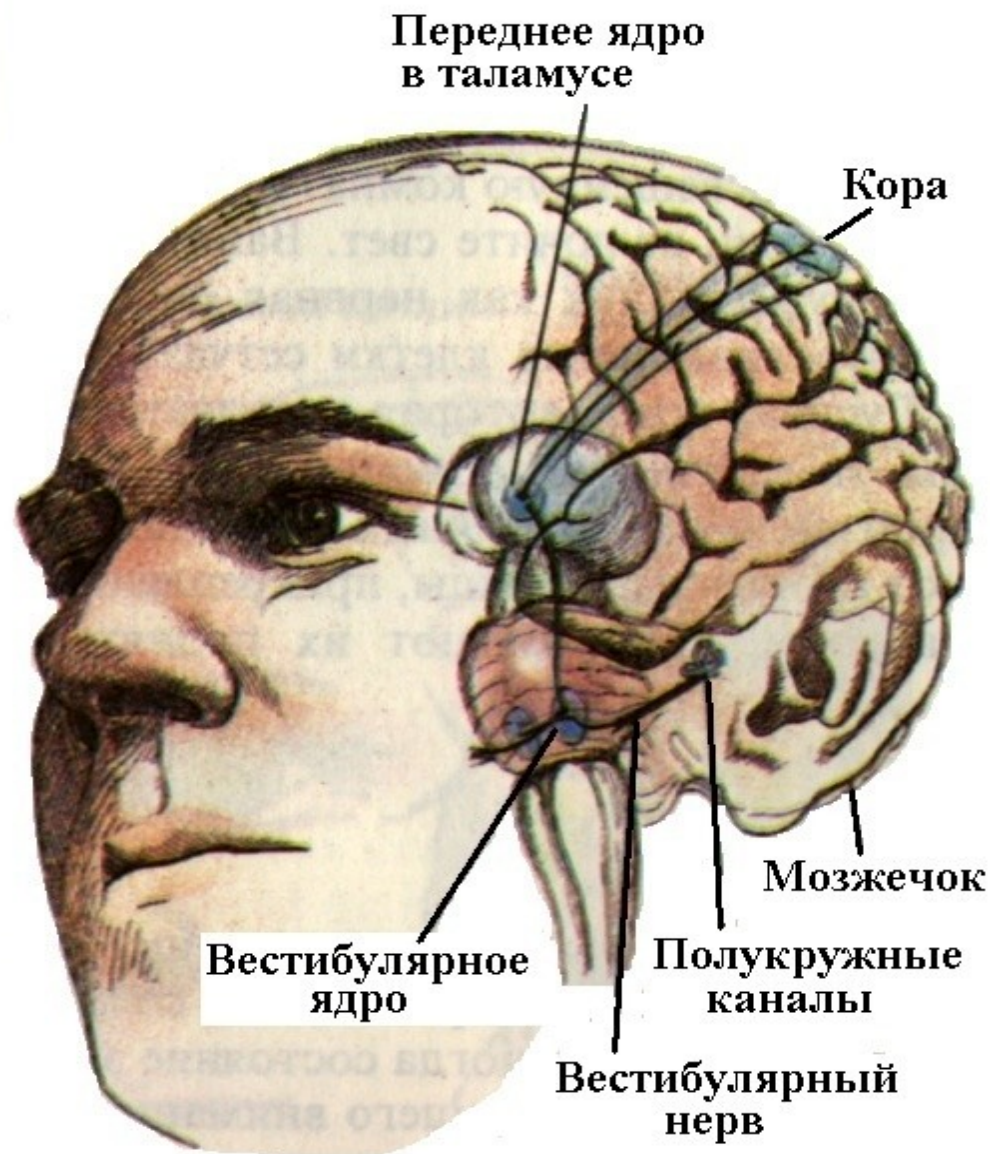


- В отличие от отолитовых органов, воспринимающих линейные ускорения, рецепторы в полукружных каналах отвечают на угловые ускорения. Человеку необходима способность определять положение в пространстве:
- (1) при повороте головы и туловища вокруг вертикальной оси,
- (2) при наклоне головы вперед или назад и
- (3) при наклоне головы влево и вправо.
- Информацию об угловых ускорениях при движении вокруг этих осей и всех возможных комбинациях двигательной активности обеспечивают полукружные каналы, по одному для каждой оси вращения.

- **В каждом полукружном канале** имеется расширение — *ампула*, в которой находится желатинообразное образование — *купула*, вдающееся в эндолимфу.
- При повороте головы, эндолимфа сохраняет прежнее положение, а свободный конец купулы, прикрепленной другим концом к стенке канала, отклоняется в направлении, противоположном повороту. При сгибании купулы, погруенные в нее цилии рецепторных клеток оказываются под действием смещения. Это смещение является адекватным стимулом для рецепторов полукружных каналов. Например, в горизонтальном полукружном канале волокна нерва возбуждаются, когда купула смещается в сторону утрикулуса. Рецепторный потенциал волосковых клеток возникает при смещении волосков, передается к нервным окончаниям (дендритам) биполярных клеток вестибулярного ганглия, подходящим к основанию рецепторных клеток, минуя опорные. Стимуляция окончаний вестибулярных волокон происходит благодаря выделению в области синаптического контакта рецептор-волокно медиатора ацетилхолина.



Центральная часть вестибулярного аппарата



Центральное представительство рецепторов вестибулярной системы

- обеспечивает переработку информации, связанной с оценкой положения головы и траекторий ее передвижения.
- Аfferентные нервные волокна — аксоны — передают возбуждение от рецепторов => по терминальным дендритным волокнам биполярных клеток вестибулярного ганглия => к вестибулярным ядрам в продолговатом мозге, => затем к мозжечку, => ядрам глазодвигательных мышц, => к вестибулярным ядрам противоположной стороны, => прямо к мотонейронам шейного отдела спинного мозга, => через вестибуло-спинальный тракт к мотонейронам мышц-разгибателей, => к ретикулярной формации, => гипоталамусу => и таламическим ядрам => к задней постцентральной извилине коры большого мозга (информация об изменениях положения головы и тела).

Центральные аксоны первичных сенсорных нейронов вестибулярного ганглия
————→ нейроны вестибулярных ядер: **верхнее ядро** (ядро Бехтерева), **нижнее ядро** (ядро Роллера), **латеральное ядро** (ядро Дейтерса) и **медиальное ядро** (ядро Швальбе) —————→ единый функциональный комплекс, где собирается информация от вестибулярных ганглиев и от проприоцепторов.

Вестибулярные ядра – подкорковые центры **познотонических** и **статокинетических** рефлексов, **глазодвигательных** рефлексов и **вестибуловисцеральных** реакций (*кинетозы – морская болезнь*)

Пути поступления информации: **прямой и непрямой**.

Прямой путь – первичная проекционная область находится в задней центральной извилине (преимущественно на той же стороне тела как и вестибулярный аппарат)

Непрямой путь – через мозжечок и далее к проекционной коре.

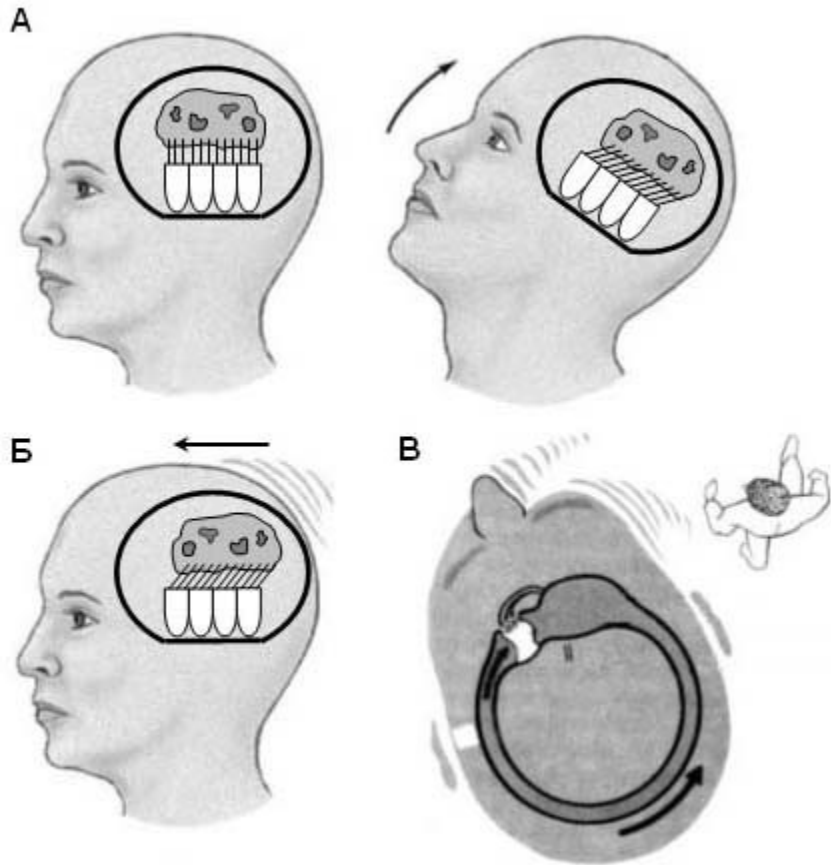
Так же имеется проекция, расположенная во вторичной моторной коре.

- **Функциональное значение этих связей** — *автоматический контроль* (без участия сознания) равновесия тела, поддерживаемый врожденными рефлексам.
- **Функциональная роль таламо-кортикальной** проекции состоит в *сознательном анализе* положения тела в пространстве, а также в восприятии перемещений (скорость, ориентация и т.д.).
- Кроме того, вестибулярное представительство существует в моторной коре кпереди от нижней центральной извилины. Сюда афферентация поступает через вестибуло-мозжечково-таламический путь, который переключается в медиальной части вентрального ядра таламуса. Функция этого опосредованного мозжечком пути — поддержание тонических реакций, связанных с оценкой позы и со схемой тела.

Схема, иллюстрирующая механизм восприятия положения головы в пространстве (А), линейные (Б) и угловые (В) ускорения

При вертикальном положении головы макула утрикулуса располагается горизонтально. Когда голова наклоняется в сторону, утяжеленная оттолитами желатинообразная мембрана под действием силы тяжести соскальзывает в сторону наклона. Это скольжение приводит к изгибанию стереоцилей волосковых клеток. Наклон стереоцилей сопровождается (в зависимости от направления) повышением или снижением частоты нервных импульсов в чувствительных нейронах вестибулярного ганглия (рис. А). Макула саккулуса располагается вертикально и действует так же, как макула утрикулуса.

При резком линейном ускорении тела купула саккулуса или утрикулуса за счет сил инерции смещается в направлении, противоположном направлению движения, что также приводит к изменению электрической активности рецепторов (рис.Б)

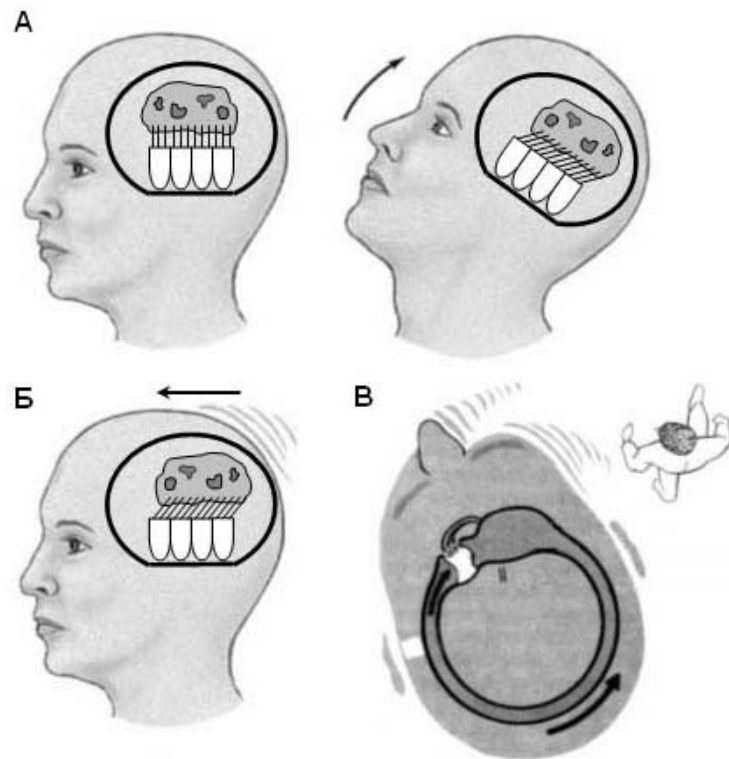


Восприятие углового ускорения

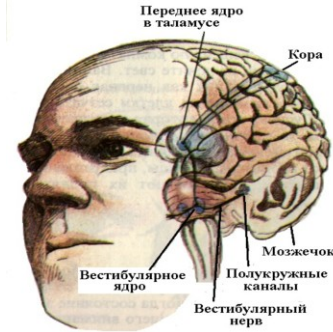
Полукружной канал действует как замкнутая трубка, заполненная эндолимфой. В расширенной части канала его внутренняя стенка выстлана волосковыми клетками, а расположенная над ними купула полностью перекрывает просвет канала.

При повороте головы полукружные каналы поворачиваются вместе с ней, а эндолимфа в силу своей инерции в первый момент времени остается на месте. В результате этого возникает разность давлений по обе стороны купулы, и она прогибается в направлении, противоположном движению. Это вызывает деформацию стереоцилей и изменение активности афферентных нейронов (рис. В).

При вращении головы только в горизонтальной, сагитальной или фронтальной плоскости активируются рецепторы только одного соответствующего канала. При сложном вращении головы активируются рецепторы всех трех каналов. Информация от них поступает в ЦНС и на основании ее анализа реконструируется истинная картина перемещения головы.



Чувство равновесия



- Схема тела и представление о положении тела и головы в пространстве является комплексным восприятием, которое определяют как *чувство равновесия*.
- Схема тела в текущий момент строится мозгом на основе интеграции движений головы, туловища и конечностей.
- В процессе интеграции афферентной информации в центрах мозга участвуют сигналы от органа равновесия и идущая параллельно информация от проприорецепторов о положении суставов и мышц.
- Нервная модель схемы тела и положения головы в поле земного тяготения, а особенно в сочетании со зрительным контролем, лежат в основе ориентировки человека в пространстве.

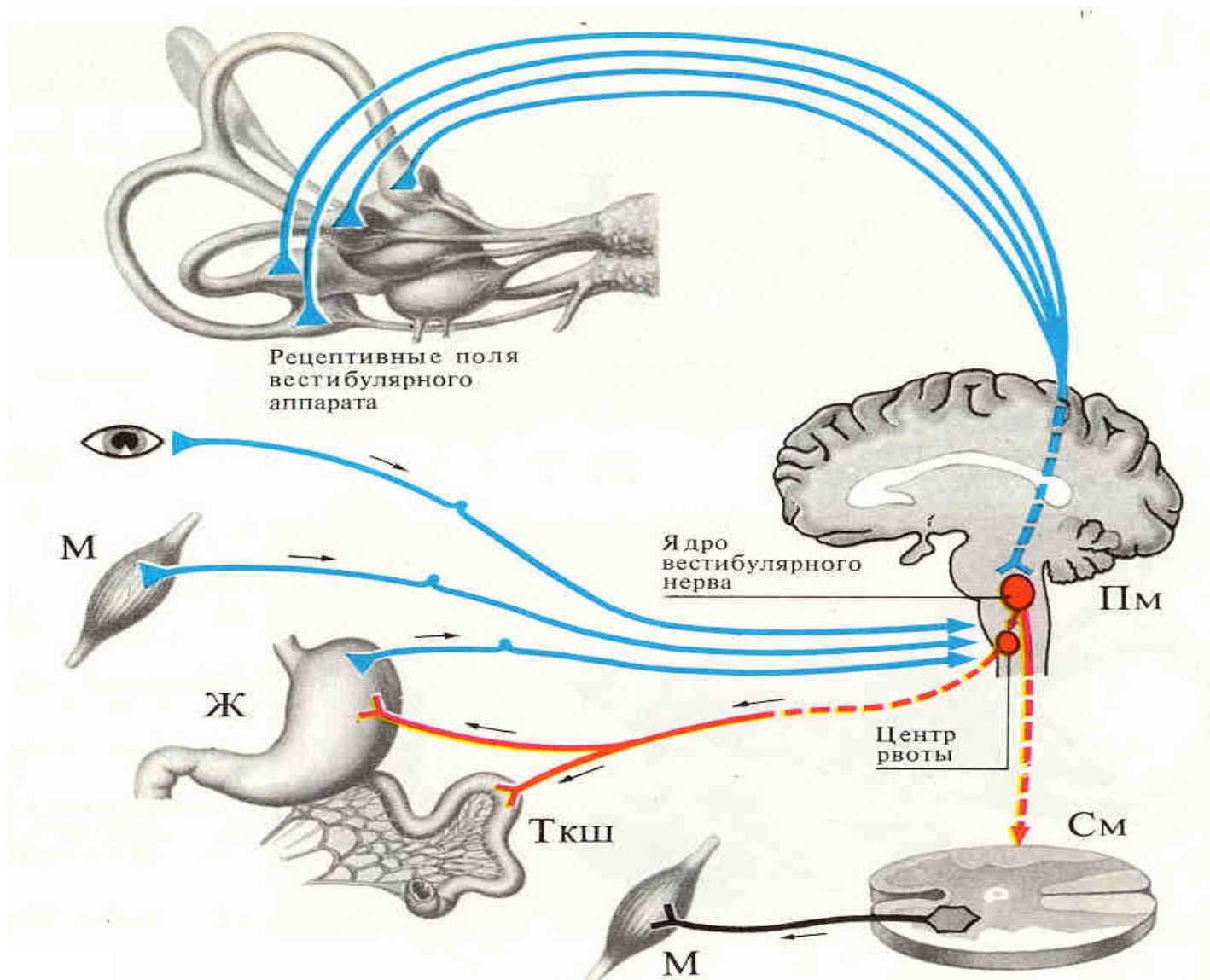
Рефлексы, вызываемые вестибулярными раздражениями

- подразделяются на статические и статокинетические.
- *Статические рефлексы* поддерживают равновесие при положениях тела стоя и разных углах наклона, осуществляются с участием отолитовых органов (утрикулус и саккулус).
- *Статокинетические рефлексы* реализуются во время движений (например, поворот тела при свободном падении и усилении тонуса разгибателей). Статокинетические рефлексы обеспечиваются как статолитовыми органами, так и полукружными каналами.
- Среди статокинетических рефлексов особое значение имеет *вестибулярный нистагм* (вестибуло-окуломоторная реакция - серия последовательных движений глаз в сторону, противоположную вращению тела).
- Направление взгляда сохраняется неизменным и, тем самым, поддерживается стабильная картина внешнего мира.

Роль вестибулярной системы

- в регуляции и контроле моторных реакций.
- *вестибулоспинальные* и *вестибуловисцеральные* реакции.
- Вестибулоспинальные реакции имеют отношение к перераспределению мышечного тонуса и поддержанию равновесия, осуществляются через вестибуло-рубро- и ретикулоспинальные тракты на сегментарном уровне. Вестибулоспинальные реакции быстрые, срочные, находятся под контролем мозжечка.
- Вестибуловисцеральные реакции проявляются в нарушениях работы желудочно-кишечного тракта (тошнота, рвота), сердечно-сосудистой системы (дизритмии), возникающих при нагрузках на вестибулярную систему — качание, повороты и т.д. (болезнь движения, морская болезнь). В их осуществлении принимают участие структуры продолговатого мозга, ствола и среднего мозга.

Афферентные и эфферентные связи вестибулярного аппарата



Компенсаторные вестибулярные реакции

- **Одностороннее повреждение лабиринта** (травма, кровоизлияние) вызывает комплекс типичных вестибулярных реакций: спонтанный глазной нистагм, тоническое отклонение глаз, поворот головы к поврежденному уху с сопутствующим наклоном головы вниз. Человек с поврежденным лабиринтом может упасть на сторону поврежденного уха, его передвижение нестабильно и осуществляется с трудом.
- Через несколько дней после одностороннего повреждения лабиринта первыми уменьшаются спонтанный нистагм и поворот головы к поврежденному уху и прекращаются падения. Тонический поворот глаз и головы уменьшается, но сохраняется длительное время.
- Если второй лабиринт повреждается после первого через несколько дней, все симптомы вестибулярных нарушений проявляются вновь, но направление постуральных и глазных асимметрий приобретает такой вид, как будто поврежден только второй лабиринт. Постепенно симптомы повреждения уменьшаются, хотя процесс этот более длительный и менее эффективный по сравнению с компенсацией вестибулярных нарушений при одностороннем повреждении.

Взаимодействие мозжечка и вестибулярной системы

- необходимо для ориентации человека в пространстве.
- Прямые структурно-функциональные связи, установленные между вестибулярной системой и мозжечком — его флокулонодулярной долей и телом, и мозжечковый центрифугальный контроль вестибулярной афферентации лежит в основе регулировки вестибулярных рефлексов. В этот процесс включены также корковые зоны червя мозжечка, которые не получают первичных или вторичных вестибулярных проекций.

Взаимодействие мозжечка и вестибулярной системы

- Возбуждающие влияния на вестибулярные ядра осуществляются через первичные вестибулярные афференты и фастиговестибулярные пути.
- Тормозные влияния на вестибулярные ядра реализуются с помощью клеток Пуркинье, которые проецируются на ядра Дейтерса — важное звено вестибулярной системы.
- Утрата тормозных воздействий, возникающая при различных нарушениях функции мозжечка, ведет к появлению усиленного и спонтанного нистагма, утрате равновесия, избыточной амплитуде движений при ходьбе. Таким образом, при повреждении мозжечка страдает вестибулярная функция организма.

Взаимодействия вестибулярной системы

- Вестибуло-спинальные взаимодействия координируют позу и локомоцию, являясь активатором бульбарной ретикулярной формации и нейронов пирамидного тракта. Эти взаимодействия представляют собой один из механизмов компенсации нарушений ориентировки в пространстве.
- Существенная роль в регуляции и компенсации нарушений локомоции и позы принадлежит взаимодействию вестибулярной и проприоцептивной систем, которое осуществляется на уровне таламуса и их коркового представительства в роландовой области, преимущественно в первичной сомато-сенсорной зоне (SI).

Спасибо за внимание!