

## Лекція 26. ФУНКЦІЇ ЗОРОВОЇ СЕНСОРНОЇ СИСТЕМИ

### Вступ

#### Значення зорової сенсорної системи

Зорова сенсорна система дозволяє орієнтуватися в просторі, вивчати оточуючий світ, навчатися, брати участь у творчій діяльності. Це можливо тому, що зорова сенсорна система забезпечує отримання до 90% усієї інформації про навколишній світ.

#### Характеристика параметрів світла

Подразником для зорової системи є світло. Світло, що надходить на сітківку ока, являє собою суміш променів, що мають різну довжину хвилі. Це світло називають білим світлом. Воно складається з фотонів (квантів). **Фотон – пакет електромагнітних коливань, енергія яких дорівнює  $4-7 \times 10^{-10}$  ерг/с.**

Око людини сприймає світлові промені частотою від  $4 \times 10^{14}$  до  $7 \times 10^{14}$  Гц, довжина хвиль, відповідно складає від 400 до 700 нм ( $1 \text{ нм} = 10^{-9} \text{ м}$ ).

**Поріг сприйняття зорової сенсорної системи** дуже малий і складає 1–6 квантів світла для паличок. Це відповідає 1кд (кендел – свічка), тобто світло однієї свічки на відстані 100 км. Часові параметри зору залежать від двох показників: часової сумачії та критичної частоти миготіння. Якщо стимул триває менше 20 мс, то потрібно посилення його інтенсивності. Слідові процеси в зоровій системі зберігаються 150–200 мс. Тому переривчасте світло сприймається як безперервне (світло електричної лампочки). Критична частота світлових миготінь – частота, при якій світлові імпульси сприймаються не роздільно, а разом. Для паличкового зору вона складає 22–25/с, а для колбочкового – 80/с. На цьому базується частота кадрів, потрібних для сприйняття кінофільму.

Світлові хвилі, що мають довжину меншу за 400 нм, ультрафіолетові, у значній частині не проходять крізь атмосферу. Частина променів, що пройшли атмосферу, затримується деякими структурами ока – кришталіком, склоподібним тілом. Кришталік у результаті цього поступово жовтіє. Світлові хвилі, що мають довжину хвилі більшу ніж 700 нм, інфрачервоні, не сприймаються сітківкою, вона до них не чутлива, Це дуже добре, оскільки в іншому разі око сприймало б лише власне випромінювання.

#### Функції зорової сенсорної системи:

ми:

- розрізнення світла й темряви;
- визначення кольору предметів і явищ оточуючого світу;
- оцінка інтенсивності світла й кольору;
- оцінка віддаленості видимих предметів;
- оцінка об'ємності й глибини розташування предметів;
- оцінка знаходження джерела світла;
- формування відчуттів, уявлень, образів.

**Зорова сенсорна система включає три функціональних частини:**

- 1) світлопровідну й заломлюючу частину ока;
- 2) руховий апарат ока;
- 3) власну сенсорну частину, що включає, рецепторний, провідниковий і корковий відділи, які забезпечують сприйняття та аналіз світлових сигналів.

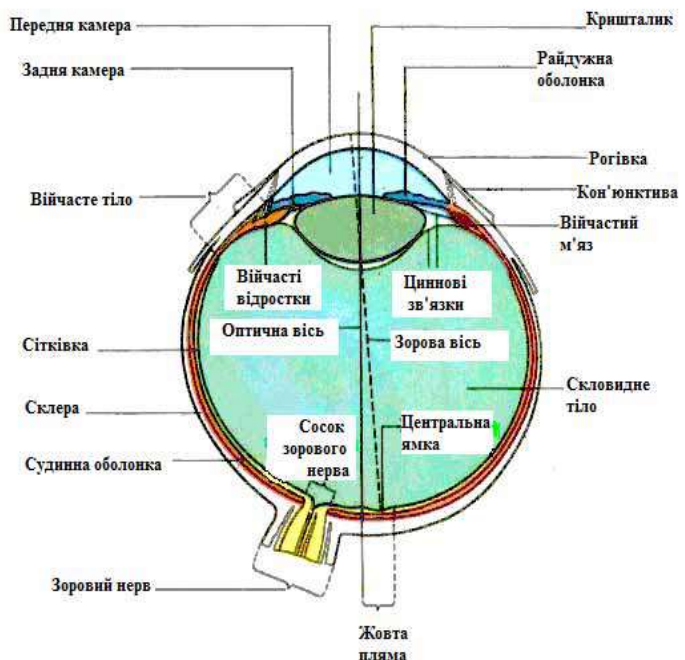
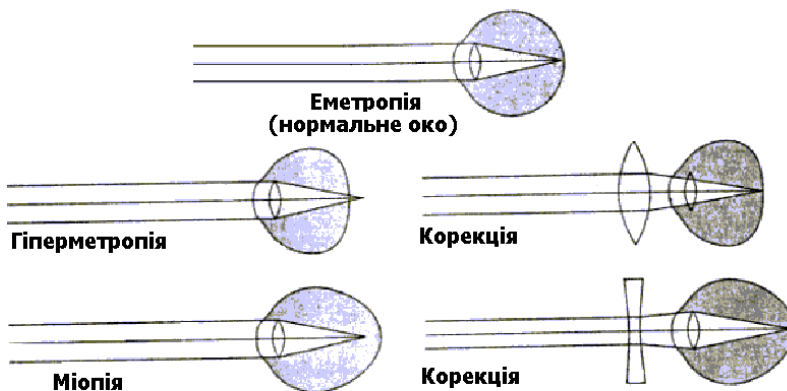


Рис. 12.4. Будова ока людини.

## Рефракція ока

**Рефракційний (заломлюючий) апарат ока** представлений прозорими середовищами ока, через які заломлюючись проходять світлові промені. Заломлюючий апарат ока включає рогівку, вологу передньої та задньої камер ока, кришталик, склоподібне тіло (рис. 12. 4).

Заломлююча здатність середовищ різна й кожне з них має свій рефракційний індекс. **Рефракційний індекс – відношення швидкості світла в повітряному середовищі (300000 км/с) до швидкості світла у відповідному середовищі.** В оці швидкість знижується до 200000 км/с. Рефракційний індекс рогівки становить 1,38, водянистої вологи – 1,33, кришталика – 1,4, склоподібного тіла – 1,34. Найсильніше заломлення світлових променів відбувається на межі контакту оптичних середовищ з найбільшою різницею між рефракційними індексами, тобто на межі повітря-рогівка. Заломлюючу здатність ока вимірюють в діоптріях. **Діоптрія – оптична сила лінзи з фокусною відстанню в 1 метр.** Вона є величиною, оберненою фокусній відстані. Таким чином, враховуючи, що задня фокусна відстань ока складає майже 17 мм, оптична сила ока складає 58,6 діоптрій.



Для спрощення аналізу заломлення світлових променів використовується модель “редукованого ока”, в якому всі середовища мають один і той же показник заломлення та єдину сферичну поверхню. Після того як світлові промені заломились, вони попадають на сітківку, де формується точкове зображення, перевернуте (зверху вниз, справа ліворуч), зменшене й дійсне (рис. 12.5).

**Рис. 12.5. Фокусування зображення на сітківці у нормальному**

(еметропічному), міопічному та гіперметропічному оці (з корекцією для двох останніх).

**Око, що має нормальну довжину (24,4 мм) і нормальну оптичну силу називають еметропічним.** У такому оці зображення створюється на сітківці.

### Аномалії рефракції ока

**1. Гіперметропія чи далекозорість.** Причини її виникнення дві: **вкорочення очного яблука** при нормальній оптичній силі чи **зменшення оптичної сили** ока при нормальній його довжині. Створення чіткого зображення в таких людей можливе поза сітківкою. (див. рис. 12.5). Корекція здійснюється з допомогою окулярів зі збиральними, двопоуклими лінзами, що збільшують кут заломлення і, як наслідок, додають оптичну силу, за що їх називають плюсовими лінзами.

**2. Міопія – короткозорість.** Міопією може хворіти 40% населення. Близорукість часто зустрічається у школярів і студентів. Причиною близорукості частіше за все є деформація ока в дитинстві. При читанні на близькій відстані в дитинстві очне яблуко видовжується, що може вплинути на здатність кришталика змінювати свою кривизну. Таким чином, міопія виникає при **збільшеній довжині ока** й нормальній оптичній силі чи при **збільшеній оптичній силі** й нормальній довжині ока. Внаслідок цього промені в міопів фокусуються перед сітківкою (див. рис. 12.5). Отже, для чіткого бачення фокус необхідно, „відсунути” назад, щоб чітке зображення створилося на сітківці. Для корекції зору міопам рекомендують двоввігнуті, розсіюючі лінзи, що зменшують кут заломлення та оптичну силу, тому їх називають мінусовими. Міопам необхідні окуляри для чіткого бачення віддалених предметів.

**3. Астигматизм – неможливість бачити чітко точкові зображення** (stigma – точка). Він обумовлений тим, що заломлююча здатність за різними меридіанами в рогівки або кришталика чи обох поверхонь різна. Частіше за все спостерігається вертикальний астигматизм. При цьому вертикальна площина має велику заломлюючу здатність, порівняно з горизонтальною і промені від цих площин заломлюються по різному.

Вертикальний астигматизм частіше є вродженим. Якщо його величина не більше 0,5 діоптрій, тоді та-

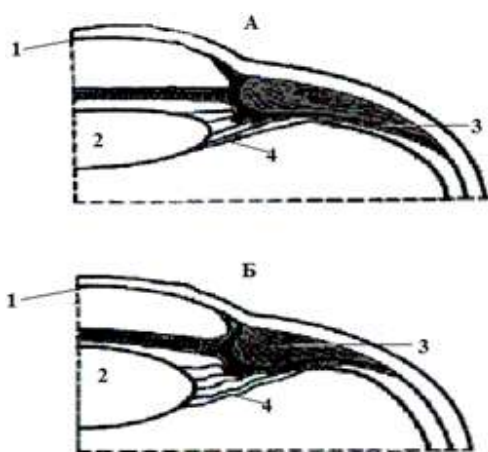
кий астигматизм називають фізіологічним, а при великих значеннях – патологічним. Патологічний астигматизм можливо виявити за допомогою таблиці Сівцева. У таких людей порушено сприйняття великих букв при нормальному сприйнятті мілких. Таке не спостерігається ні при міопії, ні при гіперметропії. Для корекції астигматизму використовують циліндричні лінзи, оскільки при астигматизмі значного ступеня поверхня заломлюючого середовища стає в деяких місцях майже циліндричною.

**4. Сферична аберация** – наслідок різної заломлюючої сили прозорих середовищ ока на периферичних і в центральних ділянках. Цей вид аномалії корегується природним шляхом - при звуженні зіниці. Звуження зіниці відсікає периферійні ділянки, що мають більшу заломлюючу здатність.

**5. Хроматична аберация** – характеризується різною заломлюючою здатністю середовищ ока для світлових хвиль різної довжини. «Сині» (короткі) хвилі заломлюються сильніше, ніж «червоні» (довгі) хвилі. Усунення хроматичної аберации здійснюється жовтим кришталіком, який затримує короткі ультрафіолетові промені й жовтою плямою сітківки, що поглинає промені синьо-фіолетової частини спектру.

### Акомодація ока

**Акомодація** – пристосування ока для чіткого бачення предметів на близьких відстанях (до 6 м). Максимальна акомодація забезпечує добавку 14 діоптрій, тому при розгляданні близьких предметів око молодої людини вже використовує не 59 діоптрій, а 73 діоптрій ( $59+14=73$ ). Апарат акомодації представлений кришталіком, його зв'язкою і війковим м'язом (рис. 12.6).



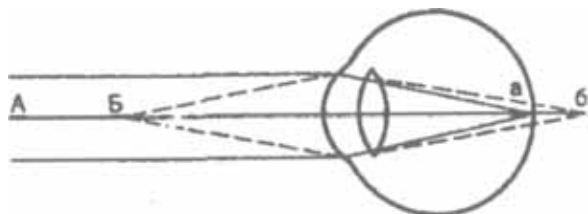
**Рис. 12.6. Апарат акомодації у стані спокою (А) та в активному стані (Б).**  
1 – рогівка, 2 – кришталік, 3 – війковий м'яз, 4 – цинова зв'язка кришталіка.

Нормальне око здатне чітко бачити віддалені великі предмети (наприклад багатоповерховий будинок), а також через секунду вже не менш чітко розрізняти букви друкованого тексту. Така здатність ока має велике значення, наприклад, при управлінні швидким транспортом.

При розгляданні віддалених предметів в око надходять паралельні світлові промені, тому для їх сприйняття достатньо оптичної сили ока без акомодації (рис. 12.7).

При розгляданні близьких предметів (тексту книжки) в око надходять промені, що розходяться. Їх необхідно зібрати, щоб вони створили чітке зображення на сітківці. Для цього необхідна додаткова оптична сила, яку забезпечує кришталік, який стає більш випуклим. При розгляданні віддалених предметів, близькі предмети видно розмито, оскільки фокусування променів, що йдуть від них, можливе за сітківкою, саме тому не можна одночасно чітко бачити предмети, які розташовані на різних відстанях.

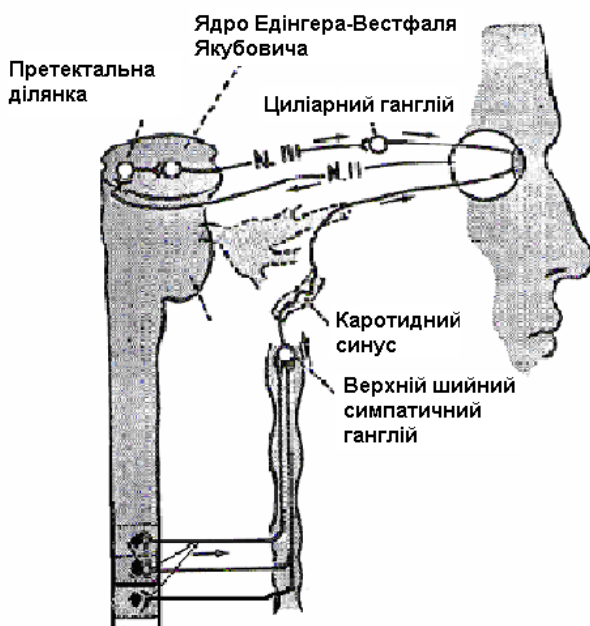
При розгляданні віддалених предметів, близькі предмети видно розмито, оскільки фокусування променів, що йдуть від них, можливе за сітківкою, саме тому не можна одночасно чітко бачити предмети, які розташовані на різних відстанях.



**Рис. 12.7. Хід променів від близько та далеко розташованих предметів.**  
А – далеко розташовані предмети,  
Б – близько розташовані предмети.

**Кришталік** – еластична структура, поміщена в капсулу, в якій він підвішений, як в гамаці. Зв'язка кришталіка - поясок з 70 нееластичних волокон, прикріплений з однієї сторони до капсули кришталіка радіально, а з іншої – до війкового тіла, в якому знаходиться війковий м'яз. Війковий м'яз містить волокна, які розташовані по колу навколо кришталіка. При скороченні війкового м'яза припиняється напруження волокон зв'язки кришталіка, і таким чином зменшується натяг капсули кришталіка. Кришталік стає більш опуклим. Це й призводить до збільшення заломлення, а як наслідок, і оптичної сили.

**Механізм акомодатії.** Рецептори знаходяться в сітківці ока. Подразнення виникає в результаті **Рис. 12.8. Рефлекторні дуги рефлексів**



нечіткого зображення на сітківці, що створюється променями, які розсіюються і надходять від близько розташованих предметів. Імпульси надходять від сітківки у складі зорового нерва (n. opticus) у середній мозок до чутливих ядер (III пара), від яких імпульс переключається на непарне вегетативне ядро ококорухового нерва (n. oculomotorius, III пара) (рис. 12.8).

Еферентні прегангліонарні парасимпатичні волокна в складі ококорухового нерва надходять до циліарного ганглія (g. ciliare), а постгангліонарні – до циліарного м'яза, діючи на його М-холінорецептори. Ступінь акомодатії залежить від ступеня скорочення циліарного м'яза.

Апарат акомодатії починає функціонувати при відстані до об'єкта ближче 5 – 6 метрів. Його дія завершується на різній відстані від ока у людей різного віку. Наприклад, у дитини вона складає 7 см, у студента – 10 см, а в людини у віці 70 років – 100 см.

Найближча відстань від ока, при якій ще чітко розрізняються предмети (літери), називається **точкою найближчого чіткого бачення** (punctum proximum). Відстань, з якої включається апарат акомодатії (6 м) називається точкою дальнього

чіткого бачення (punctum remotum).

Відстань між точками найближчого й дальнього чіткого бачення називається діапазоном акомодатії. У нашому прикладі діапазон акомодатії у дитини буде 593 см, у студента – 590 см, а у похилої людини 70 років – 500 см, тобто з віком діапазон акомодатії зменшується. У людей похилого віку кришталик піддається дегідратації, що зменшує його еластичність і погіршує можливості акомодатії. Цей стан отримав назву **пресбіопії** (presbys - старий). Корекція пресбіопії здійснюється, як і при гіперметропії, збиральними лінзами, що додають оптичну силу замість кришталика.

## Зіничний рефлекс

**Зіниця** - отвір в райдужній оболонці ока. У нормі діаметр зіниці коливається від 1,5 мм - при яскравому світлі й до 8 мм у темряві.

**Зіничний рефлекс** – зміна діаметру зіниці під дією різноманітних подразнень. За рахунок збільшення його діаметра надходження світлових променів до сітківки може збільшуватися в 30 разів.

**Розширення зіниці (мідріаз)** – спостерігається в темряві, при розгляданні віддалених предметів, при збудженні симпатичної системи, при болю, страху, асфіксії, блокаді парасимпатичної системи, під впливом хімічних речовин, наприклад атропіну, який блокує М-холінорецептори. Атропін використовується в клініці очних хвороб для розширення зіниці з метою ретельного дослідження очного дна.

**Звуження зіниці (міоз)** – спостерігається при дії яскравого світла, при розгляді близьких предметів (при читанні), при збудженні парасимпатичної системи, при блокаді симпатичної системи.

**Механізм зіничного рефлексу** рефлекторний і має різну рефлекторну дугу в залежності від освітлення. При дії яскравого світла збудження виникає в сітківці ока. Імпульси від неї надходять у складі зорового нерва до чутливих ядер (III пара) середнього мозку. Звідси до парного вегетативного ядра ококорухового нерва (Якубовича-Едінгера-Вестфалія). У складі його гілок імпульси прямують до циліарного ганглія, а постгангліонарні волокна - до м'яза, що звужує зіницю (m. sphincter pupillae) (див. рис. 12.8).

У темряві, навпаки, збуджуються симпатичні центри, закладені в бокових рогах  $C_8$  і  $T_{1,2}$  сегментів спинного мозку. Звідси імпульси прямують до верхнього шийного симпатичного ганглія. Постгангліонарні волокна в складі симпатичних нервів надходять до м'яза, що розширює зіницю (m. dilatator pupillae). Слід підкреслити, що робота м'язів, які звужують чи розширюють зіницю обох очей, узгоджена; при розширенні чи звуженні зіниці одного ока виникає **співдружня реакція** в іншому.

**Значення зіничного рефлексу.**

➤ Забезпечує усунення сферичної аберації. При звуженні зіниці відсікаються периферичні промені.

➤ Зіниця приймає участь в адаптації зорової системи до змін освітлення. У темряві зіниця розширюється, а при дії світла звужується.

➤ Приймає участь у забезпеченні чіткого бачення предметів, що розташовані на різних відстанях. При розгляданні близьких предметів (при читанні) зіниця звужується, а при розгляданні віддалених предметів – розширюється.

➤ Захисна функція. Звужуючись при дії яскравого світла зіниця забезпечує збереження пігментів сітківки від надлишкового руйнування.

➤ Клінічне значення. Стан зіниці свідчить про рівень збудливості стовбурових центрів головного мозку. У зв'язку з цим зіничним рефлексом користуються для контролю глибини наркозу. Він дозволяє діагностувати пошкодження центрів, в яких знаходяться ядра, що регулюють ширину зіниці, больові впливи тощо.

## Фізіологія сітківки ока

Гістологічно в сітківці розрізняють десять шарів, але функціональних, задіяних у сприйнятті світлових подразнень та їх переробці, менше. Найбільш віддаленим від світла є шар пігментного епітелію. Наступний, ближчий до світла, шар фоторецепторів - колбочок і паличок. Ще ближче до світла розташований шар біполярних, горизонтальних та амакринових клітин. Найближчий до світла - шар гангліозних клітин, аксони яких утворюють зоровий нерв.

**Пігментний шар** є зовнішнім шаром сітківки (рис. 12.9). Його назва пов'язана з тим, що він містить чорний пігмент меланін.

Завдяки наявності меланіну промені світла не відбиваються, а поглинаються. Значення пігментного шару пов'язане також з наявністю в ньому вітаміну А, який надходить із нього в зовнішні сегменти фоторецепторів. Там вітамін А використовується для ресинтезу зорових пігментів. У випадку недостатньої кількості вітаміну А розвивається захворювання – куряча сліпота – **гемералопія (або нікталопія)**. Зір у таких людей різко понижується в сутінках.

Важливість пігментного шару полягає також у тому, що він забезпечує (завдяки тісному зв'язку з судинною оболонкою) перенесення  $O_2$  і поживних речовин до рецепторних клітин.

### Функціональні шари сітківки

В сітківці розрізняють 3 функціональних шари:

- шар фоторецепторних клітин;
- шар біполярних, горизонтальних і амакринових клітин;
- шар гангліозних клітин.

**Рис. 12.9.** Будова сітківки ока.

### Роль фоторецепторних клітин

Розрізняють 2 типи фоторецепторних клітин: колбочки й палички. Вони мають загальний план будови. Як колбочки, так і палички складаються з наступних частин: зовнішнього сегмента, сполучної ніжки, внутрішнього сегмента та ядерної частини з синаптичним закінченням (рис. 12.10).

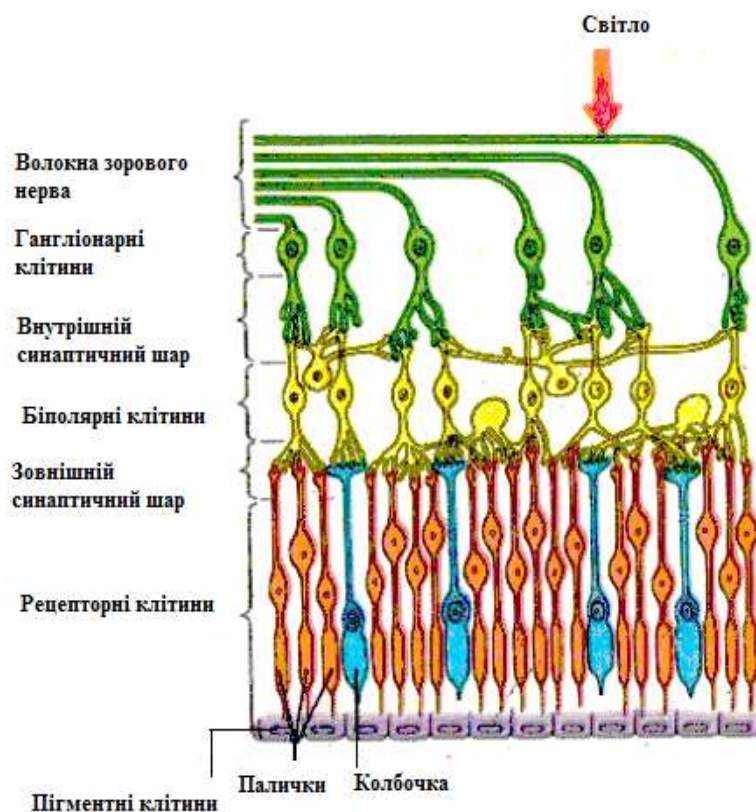
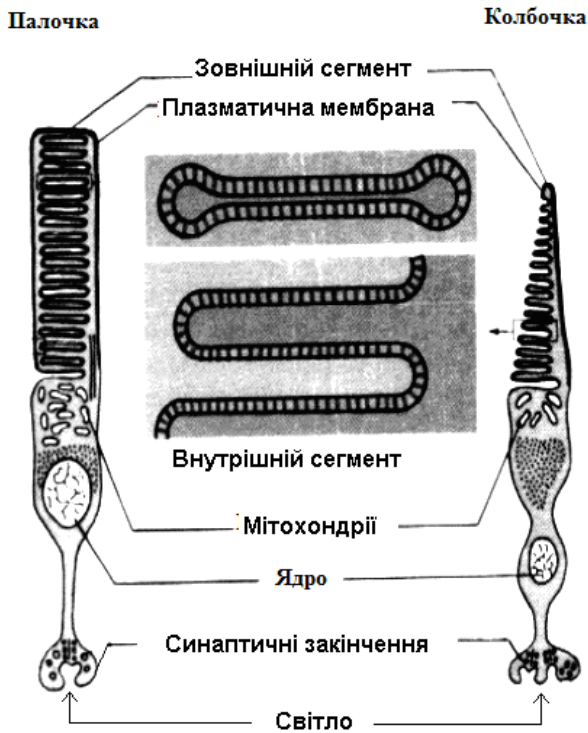


Рис. 12.10. Схема будови колбочок та паличок.



У зовнішніх сегментах паличок знаходиться родопсин, а у колбочок – йодопсин. Паличок налічується до 123 млн., а колбочок лише 6–7 млн. У ділянці центральної ямки знаходяться лише колбочки, на периферії їх мало й у крайніх ділянках сітківки вони відсутні. Палички в більшій мірі знаходяться на периферії, особливо у віддалених від центральної ямки ділянках.

### Фотохімічні та електричні процеси в сітківці

Фотохімічні процеси, які відбуваються в сітківці, пов'язанні з перетворенням ряду речовин, які відбуваються на світлі або в темряві. У зовнішніх сегментах рецепторних клітин містяться **пігменти** – речовини, які поглинають певну частину променів світла, які падають на них, і відбивають інші промені. Поглинання променів світла відбувається групою хромофорів, які містяться в зорових пігментах. Таку роль виконують альдегіди спиртів вітаміну А.

Зоровий пігмент колбочок, йодопсин (**jodos** – фіолетовий) складається з білка фотопсина (**photos** – світло) і 11-цис-ретиная, пігмент паличок – родопсин (**rodos** – пурпуровий) – із білка скотопсину (**scotos** – темрява) і також 11-цис-ретиная. Таким чином, відмінність пігментів рецепторних клітин полягає в особливостях білкової частини. Більш детально вивчені процеси, які відбуваються в паличках, тому наступний аналіз буде стосуватись саме них.

тально вивчені процеси, які відбуваються в паличках, тому наступний аналіз буде стосуватись саме них.

### Фотохімічні процеси, які відбуваються в паличках на світлі

Під впливом кванта світла, поглинутого родопсином, відбувається фотоізомеризація хромофорної частини родопсину. Цей процес полягає в зміні форми молекули – зігнута молекула 11-цис-ретиная перетворюється у випрямлену молекулу повністю-транс-ретиная. Починається процес від'єднання скотопсину. Молекула пігменту знебарвлюється. На цій стадії закінчується знебарвлення пігменту родопсину. Знебарвлення однієї молекули сприяє закриттю 1 000 000 пор ( $\text{Na}^+$ -каналів) (Хьюбел).

### Фотохімічні процеси в паличках у темряві

Перша стадія – ресинтез родопсину – перехід повністю-транс-ретиная в 11-цис-ретинаяль. Для здійснення цього процесу необхідна метаболічна енергія і фермент ретинаяльізомераза. Як тільки утворюється 11-цис-ретинаяль, він з'єднується з білком скотопсином, що призводить до утворення родопсину. Ця форма родопсину стабільна до дії наступного кванта світла (рис. 12.11). Частина родопсину підлягає прямій регенерації, частина ретинаялю, за наявності НАДН відновлюється ферментом алкогольдегідрогеназою до вітаміну А<sub>1</sub>, який, відповідно, взаємодіє зі скотопсином для формування родопсину.

### Фотохімічні та електричні процеси в сітківці

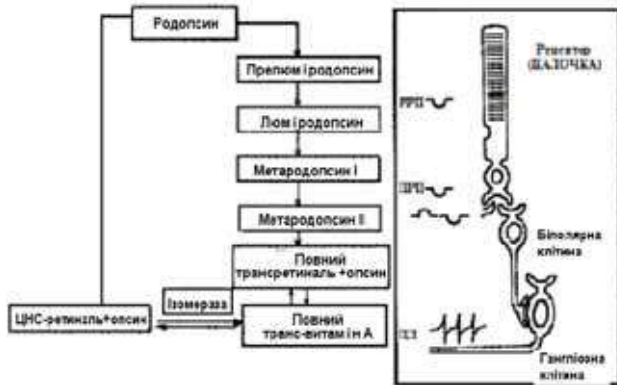


Рис. 12.11. Фотохімічні та електричні процеси в сітківці.

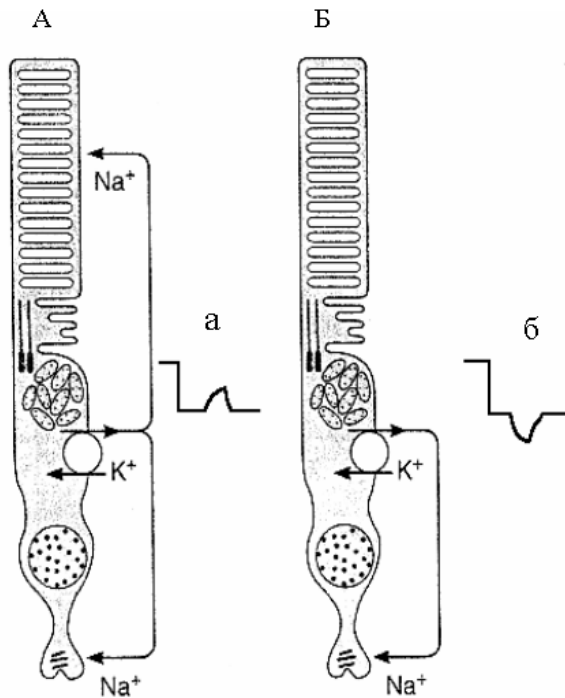
Якщо людина тривалий час (місяці) не отримувала вітаміну А, розвивається куряча сліпота або **гемералопія**. Її можна лікувати - вже через годину після внутрішньом'язової ін'єкції вітаміну А вона зникає. Молекули ретинаялю є альдегідами, тому їх називають ретинаялями, а вітаміни групи А – спирти, тому їх називають ретинолами. Для утворення родопсину за участю вітаміну А необхідно, щоб 11-цис-ретинаяль перетворився в 11-транс-ретиноль.

## Електричні процеси в сітківці

### Особливості.

1. МП фоторецепторів є дуже низьким (25-50 мВ).

2. На світлі у зовнішньому сегменті  $\text{Na}^+$ -канали закриваються, а в темряві – відкриваються. Відповідно на світлі в фоторецепторах відбувається гіперполяризація, а в темряві – деполяризація. Закриття  $\text{Na}^+$ -каналів зовнішнього сегмента викликає гіперполяризацію за рахунок  $\text{K}^+$ -струму, тобто виникнення гальмівного рецепторного потенціалу (до 70 – 80 мВ) (рис. 12.12). Унаслідок гіперполяризації зменшується або припиняється виділення гальмівного медіатора – глутамату, що сприяє активації біполярних клітин.



**Рис. 12.12.** Вплив темноти (А) та світла (Б) на транспорт йонів  $\text{Na}^+$  у фоторецепторних клітинах сітківки.

Канали зовнішнього сегмента в темряві відкриті за рахунок цГМФ (А).

При дії світла за рахунок 5-ГМФ вони частково закриваються (Б). Це призводить до гіперполяризації синаптичних закінчень фоторецепторів.

а – деполяризація; б – гіперполяризація.

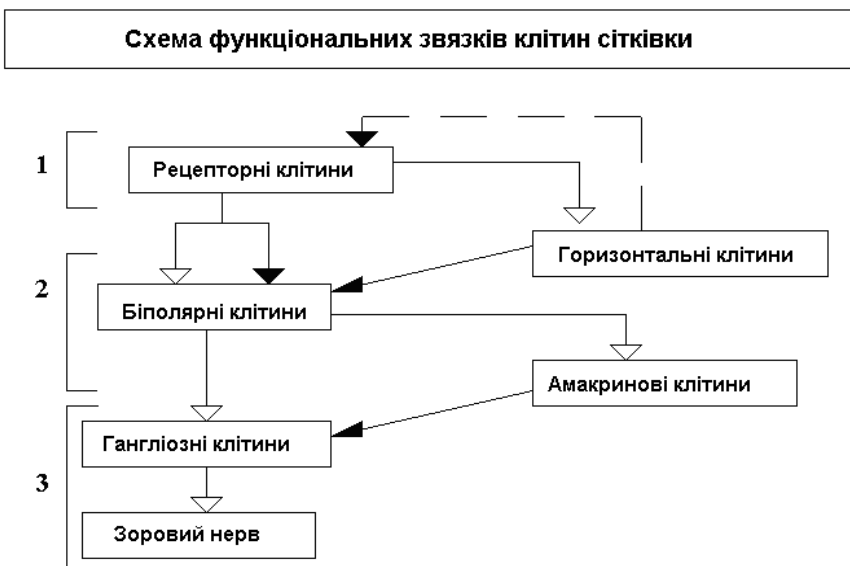
3. У темряві  $\text{Na}^+$ -канали зовнішніх сегментів відкриваються.  $\text{Na}^+$  входить у середину зовнішнього сегмента й деполяризує мембрану фоторецептора (до 25–50 мВ). Деполяризація фоторецептора призводить до виникнення збудливого потенціалу й підсилює виділення фоторецептором медіатора глутамата, котрий є гальмівним медіатором, тому активність біполярних клітин буде гальмуватися. Таким чином, клітини другого функціонального шару сітківки при дії світла мають можливість активувати клітини наступного шару сітківки, тобто гангліозні.

### Біполярні клітини та їх роль у проведенні збудження

Біполярні клітини, як і рецепторні (палички й колбочки) і горизонтальні, не генерують потенціали дії, а лише локальні потенціали. Синапси між рецепторними й біполярними клітинами є двох типів – збуджувальні та гальмівні, тому локальні потенціали, які продукуються ними, можуть бути як деполяризаційними – збуджувальними, так і гіперполяризаційними – гальмівними. Біполярні клітини отримують гальмівні синапси від амакринових клітин (рис. 12.13).

### Роль клітин другого функціонального шару

Горизонтальні клітини збуджуються під дією рецепторних клітин, але самі гальмують біполярні клітини. Цей тип гальмування називається латеральним (див. рис. 12.13).



**Рис. 12.13.** Схема функціональних зв'язків клітин сітківки.

1 – шар фоторецепторів  
2 – шар біполярних, горизонтальних, амакринових клітин  
3 – шар гангліозних клітин  
Чорні стрілки – гальмівний ефект, білі – збуджуючий.

**Амакринові клітини** – третій вид клітин другого функціонального шару сітківки. Їх активують біполярні клітини, а вони гальмують гангліозні клітини (див. рис. 12.13). Вважають, що амакринових клітин

більше 20 видів і, відповідно, вони виділяють велику кількість різних медіаторів (ГАМК, гліцин, дофамін, індоламін, ацетилхолін та ін.). Реакції цих клітин також різноманітні. Одні реагують на вмикання світла, інші – на вимикання, треті – на рух плями по сітківці тощо.

### **Роль третього функціонального шару сітківки**

**Гангліозні клітини** – єдині класичні нейрони сітківки, які завжди генерують потенціали дії, вони розташовані в останньому функціональному шарі сітківки. Вони мають постійну фонову активність частотою від 5 до 40 за 1 хвилину (Гайтон). Усе, що відбувається в сітківці між різними клітинами, впливає на гангліозні клітини. Вони отримують сигнали від біполярних клітин, крім того, на них чинять гальмівний вплив амакринові клітини. Вплив від біполярних клітин є двояким у залежності від того, який локальний потенціал виникає в біполярних клітинах. Якщо деполяризаційний, то така клітина буде активувати гангліозну й у ній буде збільшуватися частота потенціалів дії. Якщо локальний потенціал у біполярній клітині буде гіперполяризаційним, тоді ефект на гангліозну клітину буде протилежним, тобто зменшення частоти її фонові активності.

Таким чином, у зв'язку з тим, що більшість клітин сітківки продукують тільки локальні потенціали й проведення до гангліозних клітин є електротонічним, це забезпечує можливість оцінки інтенсивності освітлення. Потенціали дії, які здійснюються за принципом „все або нічого” не змогли б це забезпечити.

У гангліозних, як і в біполярних і горизонтальних клітинах, є рецепторні ділянки. **Рецепторна ділянка - сукупність рецепторів, які надсилають сигнали до даної клітини через один або більшу кількість синапсів.** Рецепторні ділянки цих клітин мають концентричну форму. У них розрізняють центр і периферію з антагоністичною взаємодією. Клітини, які активуються при освітленні центру називають “оп”-клітинами, а клітини, які гальмуються при освітленні периферії – “off”-клітинами. Розміри рецепторних ділянок гангліозних клітин можуть бути різними в залежності від того, яка ділянка сітківки посилає до них сигнали; вони будуть менші від рецепторів центральної ямки, у порівнянні з сигналами від периферії сітківки.

Гангліозні клітини з “оп”-центром при освітленні центру активуються, а при освітленні периферії гальмуються. Навпаки, гангліозні клітини з “off”-центром при освітленні центру гальмуються, а при освітленні периферії – активуються.

За рахунок зміни частоти імпульсів гангліозних клітин буде змінюватися вплив на наступний рівень зорової сенсорної системи.

### **Теорії сприйняття кольору, їх докази**

**Кольоровий зір – здатність по-різному реагувати на випромінювання різної довжини світлових хвиль незалежно від їхньої інтенсивності.** Ще в 1702 р. Ньютон, використовуючи дві призми, показав, що за їхньою допомогою можна розкласти біле світло на його складові частини й знову отримати біле світло. Видатний російський вчений Ломоносов, вивчаючи виробництво кольорового скла, дійшов висновку, що в очах міститься 3 системи, які забезпечують сприйняття кольору. Юнг в 1802 р. сформулював трьохкомпонентну теорію сприйняття кольорів, з якою пізніше погоджувався Гельмгольц. Тому трьохкомпонентну теорію ще називають теорією Ломоносова–Юнга–Гельмгольца.

### **Трьохкомпонентна теорія сприйняття кольорів.**

Згідно трьохкомпонентної теорії в сітківці ока є 3 типи колбочок, чутливих до різних довжин хвиль: перші – до довжини хвиль 570 нм, другі до – довжини хвиль 535 нм, треті – до довжини хвиль 445 нм. Відповідно перші називають умовно „червоними”, другі – „зеленими”, треті – „синіми” колбочками. Таким чином, суть цієї теорії полягає в різній спектральній чутливості трьох типів колбочок. Яким же чином у відповідності з цією теорією виникає відчуття різних кольорів? Білий колір ми сприймаємо в тому випадку, коли активуються три типи колбочок, тому що у складі білого кольору містяться всі вище згадані довжини хвиль. Чорний колір, як відомо, усі промені поглинає і в сітківку ока від нього не потрапляє жодних променів. Такі кольори як оранжевий, жовтий, бузковий та інші сприймаються завдяки різному ступеню активації різних типів колбочок у комбінації по два або три типи.

### **Докази трьохкомпонентної теорії**

1. У трьох типах колбочок встановлено різні пігменти. У “червоних” колбочках - еритролаб, у „зелених” – хроролаб, у „синіх” – ціанолаб, які чутливі до світлових променів різної довжини хвиль.

2. За допомогою мікроелектродної техніки було встановлено, що різні колбочки продукують рецепторні потенціали при дії світлових хвиль різної довжини. Одні – при дії хвиль довжиною 570 нм, другі – 535 нм, треті – 445 нм.

3. Спектрофотометрично було виявлено колбочки, які поглинають світлові промені різної довжини (570 нм, 535 нм, 445 нм відповідно).



4. У клініці виявлено 3 види кольорової сліпоти. Люди, які мають всі 3 типи колбочок сприймають кольори нормально й називаються трихроматами, які мають 2 типи колбочок – дихроматами, один тип колбочок – монохроматами. Люди, які не розрізняють кольори – ахромати.

Серед дихроматів виділяють 3 групи.

1. **Протанопи**, які не мають в сітківці “червоних” колбочок і, відповідно, не сприймають червоний колір. Даних дихроматів інколи називають дальтоніками, оскільки вперше такий різновид патології виявив у себе Дальтон.

2. **Дейтеранопи**, які не мають в сітківці “зелених” колбочок, не сприймають зелений колір і плутають його з червоним.

3. **Тританопи**, які не мають в сітківці “синіх” колбочок, не сприймають синій колір.

Якщо **функція** сприйняття **лише послаблена** за рахунок недостатності відповідних колбочок, то, відповідно, таких людей називають **протаномалами, дейтераномалами і тританомалами**.

Патологія сприйняття кольорів є спадковою хворобою передається жінкою через x-хромосому, а виявляють її переважно в чоловіків (до 8%). Для виявлення патології сприйняття кольорів використовуються кольорові нитки або поліхроматичні таблиці Рабкіна (Україна) або Ішігара (за кордоном). У першому випадку людині, яка проходить обстеження, пропонують із набору ниток різного кольору вибрати нитки певних кольорів. У другому – принцип визначення полягає в тому, що серед таблиць є такі, в яких цифри та літери, що складають із кружків одного кольору, які намальовані на фоні кружків іншого кольору, але такої ж інтенсивності. Люди, які мають патологію сприйняття кольорів орієнтуються не за кольором, а за інтенсивністю забарвлення і, відповідно, не бачать цих цифр.

Трьохкомпонентна теорія, однак, не може пояснити деякі моменти. Наприклад, вона не пояснює, як виникає сприйняття коричневого кольору. У зв'язку з цим була запропонована інша теорія.

### Опонентна теорія сприйняття кольорів (контрасту)

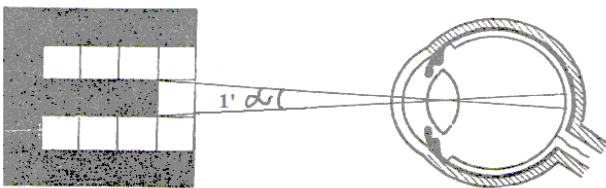
Вона була висунута Герінгом. На основі психологічних досліджень з явищами одночасного й послідовного контрасту, він дійшов висновку про існування в сітківці трьох кольороспецифічних механізмів, які пов'язані парами: «червоно–зеленого», «жовто–синього», «біло–чорного». Кожна система реагує так, що при дії одного кольору клітина деполяризується, а при дії іншого – гіперполяризується. Наприклад, при дії червоного, жовтого та білого кольорів виникає деполяризація, а при дії опонентних зеленого, синього й чорного кольорів – гіперполяризація. Теорія Герінга дозволяє пояснити й кольори, які не входять до складу райдуги. Наприклад, коричневий колір у відповідності до теорії Герінга – суміш чорного й жовтого або оранжевого. При цьому, як він вважає, працюють хоча б дві опонентні системи – «чорно–біла» і «жовто–синя».

**Зонна теорія сприйняття кольорів** була запропонована Крісом і полягає в тому, що, на його думку, обидві теорії – трьохкомпонентна й опонентна мають право на існування з певним виправленням. Перша має більше застосування до процесів, які відбуваються в сітківці, а друга – до тих процесів, які забезпечує ЦНС.

**Роботи Граніта.** За допомогою мікроелектродів він відводив імпульси від окремих гангліозних клітин при дії різними довжинами світлових хвиль. У більшості з цих нейронів спостерігав активацію при дії будь-якої довжини хвилі видимого спектру. Їх Граніт назвав домінаторами. В інших гангліозних клітинах імпульси виникали лише при освітленні хвилями певної довжини. Їх він виявив 7 видів і назвав модуляторами.

### Гострота зору. Методи оцінки у клініці. Вікові особливості

**Гострота зору** - здатність очей бачити дві максимально зближені точки окремо. Це відбувається в тому випадку, коли зображення потрапляє **на 2 колбочки, які розділені однією не збудженою колбочкою**. Така можливість здійснюється за умови, якщо точки знаходяться під кутом в 1 хвилину (кут альфа) (рис. 12.14). При цьому зображення точок на сітківці знаходиться на відстані 4-4,5 мкм.



**Рис. 12.14. Схема напрямку променів в оці від деталі (штриха) букви.**

Штрих людина бачить з відстані 5 м під кутом в 1 хвилину, а всю букву – під кутом в 5 хвилин.

Гострота зору (візус) оцінюється у відносних величинах і в нормі дорівнює одиниці. Пониженою гострота вважається у тому випадку, якщо вона менша 0,9, збільшеною - при 1,4-2,0.

Для визначення гостроти зору використовуються чорно-білі таблиці, освітлені світлом не менше 100 люкс. За кордоном використовуються таблиці Снел-

лена, на Україні – таблиці Головина, які складені з таблиць Сивцева та кіл Ландольта (для неосвічених). Для визначення гостроти зору в дітей Гетьманом розроблена таблиця з зображенням фігурок. Усі таблиці побудовані за таким принципом, що деталі знаків (літер, кіл) або штрихи помітні під кутом у 1 хвилину, (кут альфа), а весь знак – у 5 хвилин (див. рис. 12.14). Під деталлю знаку розуміють і проміжки між штрихами.

Таблиця Сивцева являє собою зображення літер різного розміру, які розташовані в 12 рядах. Ліворуч від кожного ряду вказана відстань, з якої людина, яка проходить обстеження, має бачити букви цього ряду при гостроті зору 1.0. Праворуч – гострота (візус) для відповідного ряду, при обстеженні на відстані 5 м (за кордоном 6 м). Таблиці розміщують на рівні очей людини, яка проходить обстеження. Відстань 5-6 м наближається до точки безкінечності, тому світлові промені при цьому йдуть паралельно й око не акомодує. Якщо відстань зменшується, то світлові промені розходяться, що потребує участі апарата акомодатії. У діапазоні від найвіддаленішої і найближчої точок чіткого бачення гострота зору постійна.

Дослідження кожного ряду обов'язкове, оскільки при астигматизмі людина, яка проходить обстеження, може робити помилки у верхніх рядках, а в нижніх читати літери правильно. Обстежується кожне око окремо, інше в цей час повинне бути повністю закрито щитком. Якщо приміщення не забезпечує відстань у 5 м, можна використовувати формулу Снеллена:  $V = d/D$ , де  $V$  – візус,  $d$  – відстань, з якої людина бачить,  $D$  – відстань, з якої вона повинна бачити літери цього ряду.

## Подвійність сітківки

Подвійність обумовлена наявністю в сітківці фоторецепторних клітин двох типів (колбочок і паличок), які відрізняються не лише структурно, але й функціонально.

1. **Колбочки** забезпечують **центральный, а палички периферійний зір**.

2. **Колбочки** є рецепторами денного або **фотопічного зору, а палички** – нічного або **скотопічного зору**. Це зумовлено відмінністю білкової частини зорових пігментів у колбочок і паличок. У колбочках білок фотопсин, а в паличках – скотопсин.

3. **Колбочки** забезпечують **хроматичний, а палички – ахроматичний** (безбарвний) зір. Увечері, коли працюють палички, ми погано розрізняємо кольори. Тому, мабуть, виникло прислів'я: "Увечері всі коти сірі".

4. **Колбочки** забезпечують **чіткий, а палички нечіткий зір**. Це зумовлено тим, що рецепторні ділянки гангліозних клітин від колбочок значно менші (не більше 50 мкм), ніж від паличок (до 250 мкм). Крім того, від центральної ямки йдуть від колбочок шляхи, які забезпечують зв'язки за принципом 1:1, тобто одна рецепторна клітина контактує з однією біполярною, а одна біполярна з однією гангліозною. Таке співвідношення зберігається між клітинами до кори великих півкуль.

5. Чутливість **паличок** до світла в 30-300 разів більша, ніж у колбочок, тому при ураженні колбочок розвивається світлобоязнь; людина бачить при слабкому світлі, але спігне при яскравому освітленні.

## Поле зору. Метод визначення. Бінокулярний зір

**Монокулярне поле зору – простір, який видно нерухомим оком**. Воно відрізняється за розмірами у різних напрямках. Найбільше воно в латеральному напрямку ( $90^\circ$ ), менше – у нижньому напрямку ( $70^\circ$ ) і ще менше – в медіальному й верхньому напрямках ( $60^\circ$ ).

Поле зору для кольорових тест-об'єктів менше, ніж для чорно-білих. Ця функціональна кольорова „сліпота” зумовлена тим, що на периферії сітківки дуже мало колбочок, а в її крайніх межах вони відсутні.

**Бінокулярне поле зору – простір, який видно двома нерухомими очима**. При розгляданні предмета двома очима в центральній частині є загальне поле зору для обох очей. Разом з цим, у кожному оці, при цьому, є ділянка поля зору яку видно одним оком і, все-таки, людина бачить один предмет. Це зумовлено тим, що зображення від предмета попадає на ідентичні (кореспондуючі) точки сітківки. Якщо легким натисканням змістити одне око, то в ньому зображення буде вже на неідентичних (диспаратних) точках сітківки. Це призводить до роздвоєння предмета або **диплопії**.

У клініці визначення поля зору проводять окремо для кожного ока за допомогою периметра Форстера. Принцип визначення зводиться до того, що при фіксованому погляді на білій точці периметра, людина, яка проходить обстеження, повинна бачити тест-об'єкт, який зміщується по дуговій поверхні периметра. Важливо відмітити, що зміщення тест-об'єкта проводиться повільно й у напрямку від периферії до центра дуги. За мітками, які знаходяться на дузі периметра визначають величину в градусах. За отриманими даними визначають межі поля зору в різних меридіанах (8-12) з інтервалом в  $30^\circ$ .

Визначення поля зору дуже важливе, оскільки дозволяє виявити ділянку сітківки, яка не сприймає світлові сигнали. Таку ділянку називають скотою. Її наявність може бути зумовлена ураженням певної ділянки сітківки та й інших ділянок зорової сенсорної системи.

Бінокулярний зір, тобто зір двома очима, сприяє сприйняттю глибини простору й пропорцій предметів.

Забезпечення бінокулярного зору пов'язано з центральними ділянками зорової сенсорної системи. Відомо, що в зорових ділянках кори, поряд з окодомінантними, є нейрони, які активуються одночасно від двох очей, що сприяє злиттю зображень в одну картину.

### Адаптація зорової сенсорної системи

**Здатність зорової сенсорної системи пристосовуватися до бачення при різній освітленості називається адаптацією.** Існує два основних типи адаптації. В одному випадку - адаптація до світла - відбувається збільшення порогу сприйняття, а у другому - адаптація до темряви - зменшення порогу сприйняття. Адаптація до світла й темряви відбувається за рахунок двох механізмів: біохімічного та нейрогенного.

**1. Біохімічний механізм** полягає в розпаді зорових пігментів на світлі та їх ресинтезі в темряві.

На світлі відбувається розпад родопсину і йодопсину, що знижує чутливість сітківки й збільшує поріг подразнення. При дії світла середньої яскравості встановлюється динамічна рівновага між синтезом зорових пігментів та їх розпадом. При яскравому освітленні переважає розпад зорових пігментів, а в темряві переважає їх ресинтез.

У темряві за рахунок переважання ресинтезу пігментів чутливість сітківки зростає, а поріг понижується. Швидше ресинтезується пігмент колбочок – йодопсин. Його ресинтез короткотривалий (триває не більше 10 хвилин) і забезпечує підвищення чутливості сітківки лише в 50–80 разів. Ресинтез родопсину починається пізніше, але триває 1-2 години. Внаслідок ресинтезу родопсину чутливість сітківки зростає в кінцевому результаті в 1250000 разів (Гайтон).

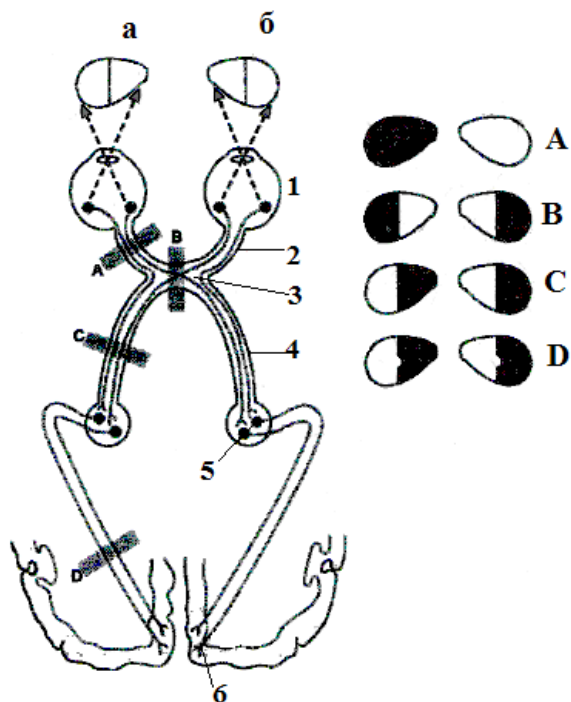
**2. Нейрогенні механізми адаптації** не дають такого великого ступеня адаптації як біохімічні, але також мають важливе значення.

*Перший механізм* забезпечується за рахунок зіничного рефлексу. На світлі зіниця звужується, таким чином зменшуючи надходження світлових променів до сітківки. У темряві, навпаки, зіниця розширюється, збільшуючи кількість світлових променів, що потрапляють на сітківку. За рахунок зіничного рефлексу надходження світлового потоку до сітківки змінюється в 17 разів.

*Другий механізм* забезпечується за рахунок зміни меж рецепторних ділянок. На світлі рецепторні ділянки зменшуються за рахунок латерального гальмування, а в темряві вони збільшуються за рахунок зменшення латерального гальмування.

*Третій нейрогенний механізм* адаптації забезпечується за рахунок центральних відділів нервової системи. Так, ретикулярна формація змінює провідність у синапсах на шляху від рецепторних клітин до кіркового відділу зорової сенсорної системи. Симпатична нервова система через еферентні шляхи збільшує провідність у синапсах між біполярними й гангліозними клітинами. У латеральних колінчастих тілах відбувається взаємодія сигналів, які потрапляють від сітківки через аферентний шлях і від кори – через еферентний шлях.

### Провідниковий та кірковий відділи зорової сенсорної системи



#### Специфічний шлях

Аксони гангліозних клітин утворюють зоровий нерв. У складі зорового нерва 1250000 волокон, хоча рецепторних клітин 130 млн. Це свідчить про значну конвергенцію на рівні сітківки. Зоровий нерв у ділянці турецького сідла робить перехрест медіальних ділянок й утворює зоровий тракт, 2/3 волокон якого надходять до наступного нейрона, який знаходиться в латеральних колінчастих тілах таламуса. Від латеральних колінчастих тіл шлях прямує до проекційної ділянки кори, яка розташована на медіальній поверхні півкуль у потиличній ділянці краями борозни пташиної шпори (ділянка 17 за Бродманом) – стріарна кора (рис. 12.15).

**Рис. 12.15. Схема зорових шляхів у головному мозку людини.**

Носова частина (а) і темпоральна частина (б) поля зору.  
1 – праве око; 2 – зоровий нерв; 3 – хіазма; 4 – правий зоровий тракт; 5 – латеральне колінчасте тіло; 6 – зорова кора (ділянка 17 за Бродманом).

А В С D - місця, пошкодження яких може викликати випадіння поля зору.

Проекція сітківки в стріарній корі організована фототопічно, більша її частина (у 35 разів) отримує сигнали від центральної ямки, менша – від інших ділянок сітківки.

#### **Асоціативний шлях**

Частина волокон зорового шляху на рівні таламуса переключається від латеральних колінчастих тіл до подушки – асоціативного ядра таламуса. Від нього імпульси йдуть в асоціативні ділянки кори півкуль (18 і 19 ділянки за Бродманом), які розташовані навколо проекційної ділянки. Крім того, до асоціативних ділянок зорової кори надходить інформація від проекційної ділянки. Частина волокон йде до претектальної ділянки, покрівлі середнього мозку, до верхніх горбиків чотирьохгорбикової пластинки й у рухову ділянку кори (ділянка 8 за Бродманом). Ці зв'язки мають значення для здійснення рефлексу акомодатції, звуження зіниці, саккадичних рухів очей.

Певна частина волокон зорового шляху надходить до гіпоталамусу, в якому знаходяться ядра (супрахіазматичне), які беруть участь у регуляції циркадного (добового) ритму.

#### **Особливості обробки інформації зорових сигналів у корі великих півкуль**

Інформація від правих половин обох очей надходить у праву півкулю, а від лівих половин – у ліву.

У проекційній ділянці зорової кори також знаходяться нейрони з концентричними рецепторними ділянками з "on" і "off"-зонами. У цю ділянку надходять сигнали від усіх ділянок сітківки. Сюди надходить інформація про колір, світло, контраст і рухи. У зоровій корі, як і в інших сенсорних і моторних ділянках кори, нейрони організовані в колонки, переважно окодомінантні. Одні колонки відповідають за просторову орієнтацію, інші - за сприйняття кольору.

В асоціативних ділянках рецепторні ділянки в нейронів складного типу. Вони реагують на межі між світлими й темними смугами певної орієнтації, на розриви меж, на однорідні межі предметів, на точковий контур, як ахроматичний, так і кольоровий.

Проекційні ділянки кори великих півкуль містять мономодальні клітини й забезпечують інформацію про фізичні параметри видимих предметів. Асоціативні ділянки забезпечують різносторонню інформацію про видимі предмети, оскільки в них переважно полісенсорні нейрони.

При ураженні зорових проекційних ділянок відбувається порушення сприйняття світлових сигналів від предметів **за типом геміанопсії**, оскільки кожна проекційна ділянка отримує інформацію від половин сітківки свого боку (протилежної половини поля зору). При ураженні асоціативних ділянок порушується впізнавання предметів, хоча хворий їх бачить. Це зорова агнозія (gnosis - знання).

Між висковою і потиличною частинами кори в людини є зона, яка відповідає за сприйняття обличчя, деталей обличчя. Ураження цієї ділянки викликає прозопагнозію (prosop - обличчя).

## **Лекція 27. СЛУХОВА СЕНСОРНА СИСТЕМА. ВЕСТИБУЛЯР-НА СЕНСОРНА СИСТЕМА**

### **Слухова сенсорна система**

#### **Значення слухової сенсорної системи. Характеристика параметрів звуку**

Функції слухової сенсорної системи мають велике значення для:

- більш повного пізнання оточуючого світу;
- зв'язку з оточуючим середовищем і для орієнтування в ньому, що особливо важливо для позбавлених зору людей.

Подразником слухової сенсорної системи є звук. Відповідно ця система є *екстероцептивною, механорецептивною, дистантною*. Вона знаходиться в постійному збудженні.

Звуки, які сприймаються людиною, мають фізичні й психологічні параметри. **До фізичних параметрів** відносять **частоту й амплітуду** (інтенсивність) звукових коливань. Частота вимірюється в герцах (Гц). **Вухо людини сприймає** звукові коливання з частотою **від 20 до 20 000 Гц у дорослих, та до 30 000 Гц у новонароджених**. З віком верхня границя частоти звуків, що сприймаються, поступово знижується й люди похилого віку часто не чують високих тонів. Частота нижче 20 Гц – інфразвуки, а вище 30 000 Гц – ультразвуки, їх людина не сприймає. Інфразвуки, наприклад, сприймають слони, а ультразвуки - дельфіни.

Найнижчі пороги сприйняття звукових коливань знаходяться для людини в діапазоні від 1000 до 4000 Гц - за даними одних авторів, і від 2000 до 6000 Гц – за даними інших. Частотний поріг в оптимальному діапазоні (1000 Гц) складає приблизно 3 Гц.

Тембр (якість звуку) визначається тим, що на основну частоту звукових коливань накладаються низка

гармонійних коливань (обертонів).

Фізичний параметр амплітуди або інтенсивності звукових коливань – **бел** (б). Бел рівний відношенню десятичного логарифму діючої сили звуку до її порогової сили ( $1б = 10 \lg(I:I_0)$ ). Сила звуку – це кількість енергії, що приходиться на одиницю поверхні за одиницю часу. Весь діапазон звуків від порогової сили до більшого відчуття у вухах, складає 12 белів. Відповідно бел має значну величину. У практиці використовується її десята частина – **децибел** (дб). Пороги сприйняття інтенсивності звукових коливань відрізняються в залежності від частоти, тривалості дії та навіть від методу їх дослідження. Так, при звуку 1000 Гц поріг коливається в межах 6,5 – 7 дб.

Психологічною одиницею частоти звуку є фон - звук частотою 1000 Гц при рівній інтенсивності, тобто звук 1000 Гц і 70 дб – викликає відчуття гучності рівне 70 фонам.

Психологічна одиниця інтенсивності звуку – сон. Один сон рівний тону 1000 Гц інтенсивністю 40 дб.

Для того, щоб уявити гучність різних звуків, необхідно навести наступні приклади:

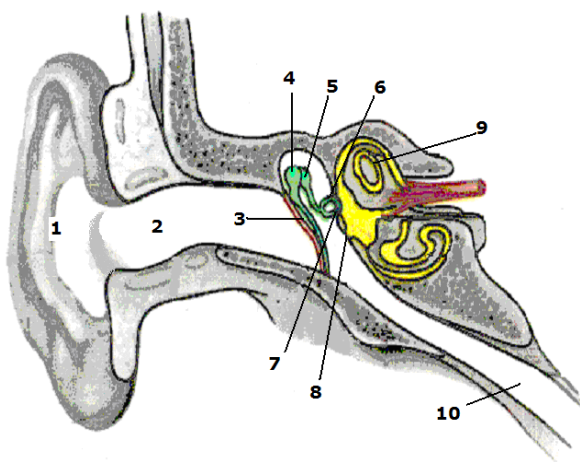
- робота годинника – 20 дб;
- неголосна розмова – 40 дб;
- крик – 80 дб;
- телевизор – 95 дб;
- робота відбійного молотка шахтаря – 120 дб;
- старт космічного корабля - 200 дб.

Больовий поріг сприйняття звуків великої сили становить 130-140 дб.

## Периферичний відділ слухової сенсорної системи

Периферичний відділ слухової сенсорної системи включає зовнішнє, середнє і внутрішнє вухо (рис. 12.16).

**Зовнішнє вухо** - представлено вушною раковиною і зовнішнім слуховим проходом, який закінчується барабанною перетинкою. Вона має еліпсоподібну форму й увігнута в середину. Її верхівка отримала назву пупка.



**Рис. 12.16. Слуховий апарат.**

1 - вушна раковина, 2 - зовнішній слуховий прохід, 3 - барабанна перетинка, 4 - молоточок, 5 - коваделко, 6 - стремінце, 7 - овальне вікно, 8 - кругле вікно, 9 - півколові канали, 10 - евстахієва труба.

### Функції зовнішнього вуха:

- вловлювання звуків, особливо у тварин з рухомою вушною раковиною, яка обертається в напрямку звуку;
- збільшення інтенсивності звуку приблизно на 15 дб (Гельфанд – за рахунок резонансу стінок);
- забезпечення оцінки напрямку на джерело звуку за рахунок сприйняття звуку двома вухами (бінаурально).

### Середнє вухо – повітряна порожнина, яка

відокремлена від зовнішнього вуха барабанною перетинкою. Від внутрішнього вуха вона відмежована овальним і круглим вікнами. У середині внутрішнього вуха знаходиться система слухових кісточок: молоточок (malleus), коваделко (incus), стремінце (stapes). У середнє вухо відкривається отвір евстахієвої труби (див. рис. 12.14). Евстахієві труби виконують наступні функції: вентиляційну, дренажну (відтік рідини з порожнини середнього вуха), захисну тощо.

Молоточок зрощений з барабанною перетинкою в ділянці її пупка. Рукоять молоточка постійно натягується м'язом (m. tensor tympani), що зумовлює можливість передачі звукових коливань молоточку. Молоточок іншим кінцем зв'язаний з коваделком за допомогою суглоба й зв'язок. Коваделко, у свою чергу, зв'язане зі стремінцем також за допомогою суглоба, зв'язок і стремінцевого м'яза (m. stapedius).

**Функціональна роль слухових кісточок** полягає в тому, що вони проводять звукові коливання від зовнішнього вуха до внутрішнього. Крім того, вони змінюють їх; амплітуда звукових коливань зменшується, а їх інтенсивність збільшується. Це зумовлено двома причинами:

1) поверхня барабанної перетинки має більшу в 17 разів площу, ніж площа овального вікна; при проведенні звукових коливань з більшої площі на меншу їх інтенсивність збільшується;

2) звукові коливання з довгого важеля рукояті передаються на короткий важіль стремінця; це збільшує інтенсивність звуку в 1,3 рази.

Вцілому інтенсивність звуку в середньому вусі збільшується в 22 рази або на 39,7 дБ.

При відсутності слухових кісточок проведення звуку зберігається, але чутливість до звуку зменшується на 15–20 дБ. У цьому випадку звукові коливання проходять через повітря середнього вуха й діють безпосередньо на мембрану круглого вікна.

#### Функціональна роль м'язів середнього вуха

1. Забезпечують захист завитка від пошкоджуючої дії звуків великої інтенсивності й низької частоти. Скорочення стремінцевого м'яза й м'яза, що натягує барабанну перетинку, послаблюють звукові коливання. Послаблюючий рефлекс може знижувати інтенсивність звуку на 30–40 дБ, тобто забезпечує таку різницю в сприйнятті, як між голосним звуком і звуком шепоту. За рахунок скорочення цих м'язів забезпечується максимальне пригнічення низькочастотних звуків навколишнього середовища (менше 1000 Гц) що, дозволяє зосередитися на звуках, які відповідають частоті людської мови.

2. Ці м'язи забезпечують зменшення чутливості до власної мови. Суть полягає в тому, що під час розмови людина чує не лише себе але й інших. Коли людина розмовляє, то рефлекторно виникає скорочення м'яза стремінця, який обмежує його рух. Це виникає в ту мить, коли мозок активує голосовий механізм. При відсутності цього механізму людина не могла б чути іншу людину при розмові з нею.

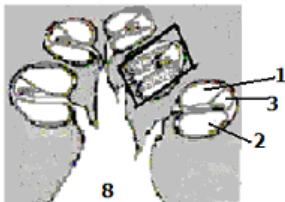
#### Функціональна роль отворів євстахієвих труб

Забезпечують сполучення середнього вуха з навколишнім середовищем через носоглотку, що дозволяє вирівняти тиск на барабанну перетинку із зовні та з боку середнього вуха. Отвори євстахієвих труб відкриваються при ковтанні, жуванні, позіханні. Саме тому на літаках при підйомі на велику висоту радять пити воду невеликими ковтками, або смоктати кислі цукерки, які викликають виділення слини. При її ковтанні виникає вирівнювання тисків, виключаючи больові подразнення в ділянці барабанних перетинки.

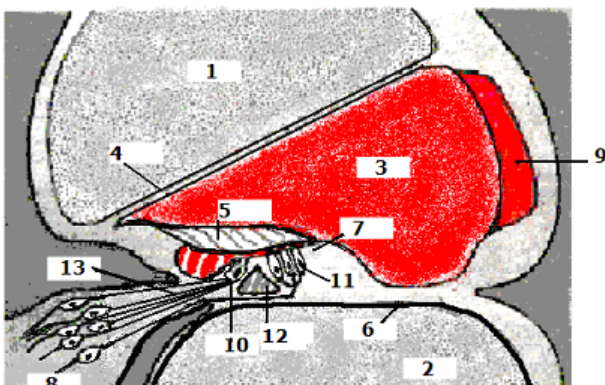
### Структурно – функціональна характеристика внутрішнього вуха

Внутрішнє вухо представлене завиткою, яка складається з трьох спіральних закручених трубок. На поперечному розрізі видно три драбини розташовані одна над другою. Перша (верхня) вестибулярна (scala vestibule), середня драбина (scala media) і нижня – барабанна драбина (scala tympani) (рис. 12.17).

Драбини мають кістковий і перетинчастий лабіринти. Вестибулярна й барабанна драбини сполучаються між собою на верхівці завитки через отвір, який називається гелікотремою (helicotrema). Вестибулярна й барабанна драбини в середині містять перилімфу, а середня драбина – ендолімфу. Перилімфа являється продуктом плазми крові й містить менше в 100 разів  $K^+$  і більше в 10 разів  $Na^+$ , ніж ендолімфа. Ендолімфа є продуктом клітин судинного сплетення завитки. Завдяки різниці концентрації йонів між середньою драбиною – з одного боку, та вестибулярною і барабанною – з іншого, забезпечується різниця потенціалів у 85 мВ, що важливо для покращення сприйняття звуків.



**Рис. 12.17. Схема будови поперечного зрізу завитки.** 1 - вестибулярна драбина, 2 - барабанна драбина, 3 - середні сходи, 4 - мембрана Рейснера, 5 - покривна мембрана, 6 - базальна мембрана, 7 - орган Корті, 8 - спіральний ганглії, 9 - судинна смужка, 10 - зовнішні волоскові клітини, 11 - внутрішні волоскові клітини, 12 – тунель, 13 - нервові волокна.



Вестибулярна й середня драбини відокремлені одна від іншої тонкою рейснеровою мембраною і функціонують як одна при коливанні рідини. Середня драбина від барабанної відокремлена основною або базальною мембраною, на якій розташовується орган Корті. Над кортієвим органом розташована покривна мембрана (m. tectoria).

#### Проведення звукових коливань до внутрішнього вуха

Розрізняють три типи проведення звукових коливань:

1. Кісточкове
2. Повітряне
3. Кісточкове

**Кісточкова провідність – передача звукових коливань від зовнішнього вуха через барабанну перетинку, систему слухових кісточок на овальне віконце й на перилімфу вестибулярної драбини, а також ендолімфу середньої драбини. Рух овального віконця в середину викликає коливання рідини.**

При русі стремінця всередину рідина вестибулярної і середньої драбини також коливається в середину, при коливанні стремінця до зовні – рідина коливається до зовні. Коливання рідини викликає коливання базальної мембрани.

**Повітряна провідність – передача звукових коливань через повітря середнього вуха на мембрану круглого вікна.** Цей різновид передачі в нормі не відіграє суттєвої ролі. Роль повітряної провідності збільшується при відсутності проведення через кісточку середнього вуха.

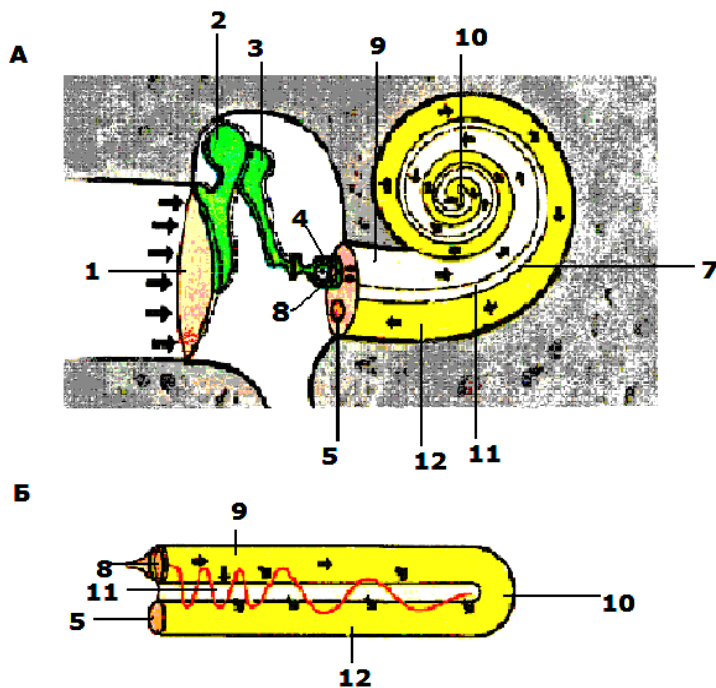
**Кісткова провідність звуків – передача звукових коливань із зовнішнього середовища до рідин внутрішнього вуха через кістки черепа.** Це можливо завдяки тому, що завиток знаходиться в скроневій кістці черепа. Наявність кісткової провідності ілюструється дослідженням з камертоном. Якщо ніжку камертона, що вібрує, помістити на ділянку соскоподібного відростка на черепі, то **людина почує його звук**. Все ж таки, **кісткова провідність значно гірша кісточкової**. Це доводить дослід Рінне. Якщо камертон, що вібрує, розмістити на соскоподібний відросток й дочекатися коли припиниться сприйняття звуку через кістки черепа, а потім піднести камертон до вуха, то ще протягом якогось часу буде чутний його звук.

**Дослід Вебера** – ніжку камертона, що звучить, приставляють до середини тім'я; визначають чутність звуку в обох вухах; затуляють зовнішній слуховий прохід одного вуха ватним тампоном; в закритому вусі звук голосніший. Це пов'язано з тим, що маскувальний ефект навколишніх шумів не діє на затулене вухо. За допомогою досліда Вебера можна встановити, що причиною глухоти на одне вухо є порушення кісточкового проведення.

Слід відмітити, що в нормі людина сприймає свій голос як через кісточку, так і через кістки черепа. Саме тому вона не впізнає свій голос, записаний на магнітофон. У випадку з магнітофоном сприйняття звуку іде лише через повітря на слухові кісточку, а кісткова провідність виключається.

### Передача звукових коливань у завитці

При русі основи стремінця в бік вестибулярної драбини, мембрана круглого вікна випинається назовні, оскільки завитка обмежена з усіх сторін кістковими стінками. При дії звукових коливань, які потрапляють на овальне вікно, виникає також випинання базальної мембрани основи завитки донизу в напрямку круглого вікна. Одночасно хвиля тиску в рідині "біжить" уздовж базальної мембрани в напрямку до гелікотреми (рис. 12.18).



**Рис. 12.18. Проведення звукових коливань.**

А - середнє та внутрішнє вухо.

Б - розповсюдження звукових коливань у завитці.

1 - барабанна перетинка, 2 – молоточок, 3 – коваделко, 4 – стремінце, 5 - кругле вікно, 6 - евстахієва труба, 7 - базальна мембрана, 8 - овальне вікно, 9 - вестибулярна драбина, 10 – гелікотрема, 11 - середня драбина, 12 - барабанна драбина.

### Функціональна роль органа Корті

Орган Корті знаходиться всередині середньої драбини й розташований на базальній мембрані. Він містить рецепторний орган, який генерує нервові імпульси. **Слухові рецептори** представлені двома типами **волоскових клітин**: внутрішні, розташовані в один ряд (3500-3800 клітин) і зовнішні розташовані в 3 - 4 ряди (12000-20000)

(див. рис. 12.17). Основа й бокові поверхні цих клітин містять синапси. Верхня частина рецепторних клітин містить до 100 волосків - **стереоцилій**, довжина яких поступово зменшується. Їх кінці в зовнішніх рецепторних клітин занурені в покривну мембрану, у той час, як волоски внутрішніх рецепторних клітин не досягають покривної мембрани. Верхівки рецепторних клітин пронизані стійким утворенням, яке називається ретикулярна пластинка. Вона прикріплена до базальної мембрани трикутними стовпами Корті. При русі основної мембрани догори – ретикулярна пластинка відхиляється вгору і до середини,

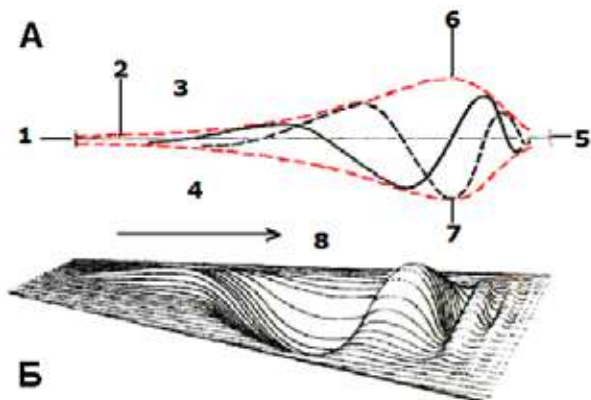
при русі базальної мембрани вниз – ретикулярна пластинка відхиляється донизу й назовні. Як внутрішній, так і зовнішній рух призводять до сильного **відхилення волосків** рецепторних клітин. Їх **відхилення в бік довгого стереоцилія призводить до зменшення мембранного потенціалу**, який у спокої становить 60 мВ. Таким чином в рецепторній клітині виникає рецепторний потенціал і з неї в синаптичну щілину виділяється медіатор, вважають, що **глутамат**. Медіатор діє на мембрану закінчень нервової клітини, закладеної в спіральному ганглії завитки. Це викликає підвищення проникності її мембрани для  $\text{Na}^+$ , який входить у середину клітини. **У закінченнях нервових волокон слухового нерва виникає генераторний потенціал (ГП)**. На базі ГП, **при досягненні критичного рівня деполяризації, виникає ПД** і, відповідно, частота ПД у слуховому нерві зростає.

Якщо **стереоцилії відхиляються в бік коротких**, то в рецепторній клітині збільшується мембранний потенціал, тобто **виникає гіперполяризація**, яка призводить до закриття  $\text{Na}^+$  каналів і зниження частоти ПД.

## Теорії сприйняття звуків різної частоти

**Теорія просторового кодування Бекеші.** Її ще називають теорією **гідродинамічною, пересувної хвилі, місця**. Теорією місця її називають тому, що сприйняття звуку певної частоти пов'язують з певною ділянкою базальної мембрани. Гідродинамічну назву вона отримала в зв'язку з тим, що збудження рецепторних клітин пов'язане з рухом рідини. Нарешті, теорію пересувної хвилі її називають у зв'язку з формуванням хвиль рідини, які поширюються вздовж ендокохлеарного каналу на різні відстані в залежності від частоти звукових коливань. **Суть теорії полягає в тому, що зміщення ендолімфи викликає формування хвилі, яка розповсюджується вздовж ендолімфатичного каналу. Оскільки стремінце**

**весь час коливається, тому постійно виникають пересувні хвилі. Кожна хвиля спочатку слабка, згодом досягає максимуму й зникає. Максимум пересувної хвилі для різних частот знаходиться в різних ділянках базальної мембрани завитки. Для хвиль, що викликані звуками високих частот – поблизу основи завитки, для середніх частот – у середній частині й для низьких частот – на верхівці завитки.** Таким чином, при дії звуків високої частоти, пересувна хвиля коротка, при дії середніх частот – більш довша та найдовша хвиля буде при дії звуків низьких частот – вона поширюється на протязі всього ендокохлеарного каналу (рис. 12.19).



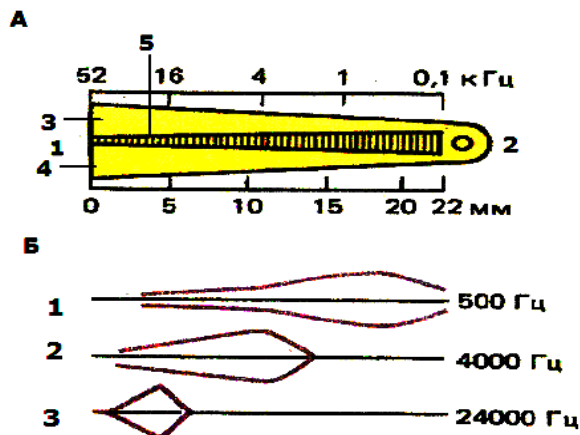
**Рис. 12.19. Розповсюдження пересувної хвилі.**

**А** - огинаюча показує максимальну амплітуду хвилі, викликану дією постійної частоти, у різних ділянках завитки.

**Б** - тривимірна реконструкція хвилі.

1 – стремінце, 2 - базальна мембрана, 3 - вестибулярні сходи, 4 - барабанні сходи, 5 – гелікотрема, 6 - максимальна амплітуда хвилі, 7 - огинаюча хвиля, 8 - напрямок пересувної хвилі.

Причина цього - жорсткість базальної мембрани. Вона найбільша для основи завитки й поступово знижується в напрямку до гелікотреми. Відому роль відіграють і пружні сили каналу, заповненого рідиною (рис. 12.20).



**Рис. 12.20. Розташування пересувної хвилі (хвиля, що біжить) при дії звуків різної частоти.**

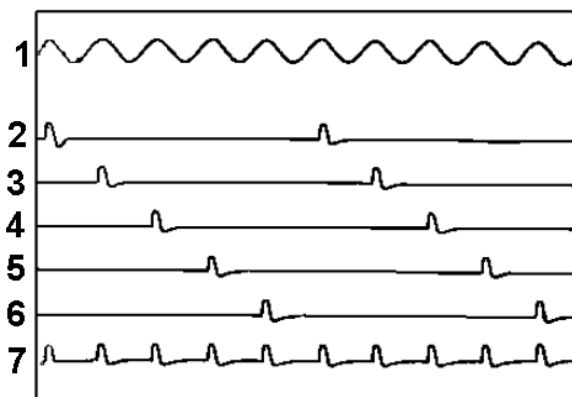
**А** – хід завитки в горизонтальному плані: 1 – базальна частина розвернутої завитки; 2 – апікальна частина розвернутої завитки.

**Б** – ділянки розташування максимуму пересувної хвилі на базальній мембрані завитки при різних частотах: 1 – 500 Гц, 2 – 4000 Гц, 3 – 24000 Гц.

## Теорія часового кодування (теорія залпів Вевера)

Лабільність волокон слухового нерва складає 1000/с. Тому, у відповідності з принципом залпів Вевера, передача звукового сигналу високої частоти





ти забезпечується групою слухових волокон. Разом вони здатні передавати такий сигнал (рис. 12.21).

Волокна реагують групами, тому в сумарній відповіді групи знаходяться спайк, що відповідає кожному циклу стимула. Відповідь кожного нейрона розділена певним інтервалом. На малюнку інтервал кожного нейрона складає 5 циклів, тому волокно „2” реагує на цикли 1 і 6; волокно „3” – на 2 і 7 і так решта волокон.

**Рис. 12.21. Схематичне зображення принципу частотного кодування згідно теорії залпів Вевера (Wever).**

1 – звуковий сигнал, 2-6 – реакції різних волокон, 7 – сумарна відповідь волокон слухового нерва, що повторює частоту звуку.

У сумарній відповіді цих волокон буде відповідність ПД кожному циклу слухового сигналу високої частоти, оскільки нейрони збуджуються з відповідними інтервалами. На наведеному малюнку це проходить через кожні 5 циклів звукової синусоїди у відповідній послідовності; частина з них збуджується при дії першого і шостого звукових коливань, інші – при дії другого і сьомого, треті – при дії третього і восьмого, четверті при дії четвертого і дев'ятого тощо. Таким чином, завдяки збудженню багатьох волокон можуть сприйматися звуки високих частот.

### “Телефонна” теорія Резерфорда

Теорія Резерфорда може бути використана для пояснення сприйняття звуків низьких частот (до 1000 Гц). У відповідності з цією теорією, звукові коливання меншої частоти ніж 1000 Гц можуть проводитись одним волокном, оскільки його лабільність становить 1000/с. При цьому частота ПД буде відповідати частоті звукових коливань, якщо вони не перевищують 1000 Гц.

*Підсумовуючи важливо підкреслити, що для пояснення сприйняття людиною звукових коливань низьких частот більш суттєве значення має частотний механізм кодування. У той же час для пояснення сприйняття звукових коливань високих частот головну роль відіграє механізм просторового кодування. Сприйняття звуків нижчих за 200 Гц частот не може пояснити теорія просторового кодування. Отже для сприйняття всіх діапазонів звукових коливань, що сприймає людина важлива взаємодія цих механізмів.*

### Кодування інтенсивності звуку

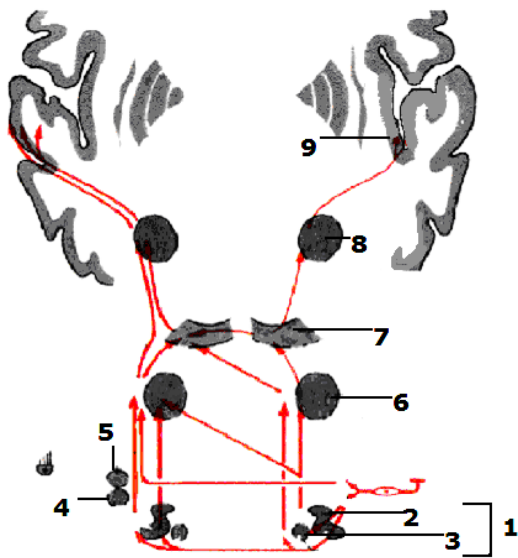
Інтенсивність звуку кодується, по-перше, кількістю збуджених нейронів. При малій силі звуку збуджуються лише низькопорогові нейрони, а при наростанні сили звуку збуджуються і високопорогові нейрони. Пороги подразнення внутрішніх волоскових клітин більші ніж зовнішніх. При великій силі звуку збуджується більша кількість внутрішніх волоскових клітин.

По-друге, кодування інтенсивності звуку залежить від частоти ПД слухового нерва; чим більша інтенсивність звуку, тим більша частота ПД.

### Провідникові й коркові відділи слухової сенсорної системи

Волокна слухового нерва (30-40 тисяч) від кортієвого органа ідуть до тіла **1-го нейрона**, розташованого в спіральному ганглії завитки. Звідки слуховий шлях іде в довгастий мозок – до тіла **2-го нейрона**, який знаходиться в дорсальному й вентральному ядрах. Тут усі волокна утворюють синапси. Волокна другого рівня ідуть, головним чином, на протилежний бік (контралатерально). Невелика частина з них іде в ядра верхнього оливального комплексу. Більша частина потрапляє в середній мозок до тіла **3-го нейрона**, який розташований у нижніх горбиках чотирьохгорбикової пластинки. Тіло **4-го нейрона** розташоване в медіальних колінчастих тілах таламусу. Звідки слухові шляхи ідуть у стріарну кору або в верхню скроневу звивину Гешля, у ділянку 41 за Бродманом, тобто проекційну ділянку слухової кори (рис. 12.22).

**Первинна або проекційна слухова кора** має достатньо велику територію. Вона охоплює надскроневу ділянку верхньої скроневої звивини й навіть латеральну частину тім'яної кори. Усе це ділянка 41. До первинної стріарної кори імпульси потрапляють від перемикаючих ядер таламусу – медіальних колінчастих тіл. Вважають, що в цій ділянці кори нараховують 6 зон локалізації нейронів, що мають специфічну функцію. Одна зона забезпечує сприйняття звуків високої частоти, друга - звуків низької частоти, третя забезпечує визначення напрямку, з якого потрапляє звук, четверта - реагує на появу звуку тощо. Вторинна або асоціативна кора займає ділянку 42 - (за деякими даними й 52) поряд з проекційною ділянкою 41.



**Рис. 12.22. Спрощена схема головного слухового шляху.**

1 - оліварний комплекс, 2 - латеральна верхня олива, 3 - медіальна верхня олива, 4 - вентральне кохлеарне ядро, 5 - дорсальне кохлеарне ядро, 6 - ядро латерального лемніска, 7 - нижній горбик, 8 - медіальне колінчасте тіло, 9 - первинна слухова кора (ділянка 41 за Бродманом).

У більшості випадків асоціативна кора не відповідає на специфічні звукові частоти, які сприймає вухо, а її нейрони забезпечують зв'язок звукової інформації з інформацією від інших сенсорних систем, наприклад, від соматосенсорної системи.

Деструкція обох ділянок первинної слухової кори в людини знижує чутливість слуху, але глухота не виникає. При ураженні асоціативної кори людина не розуміє кому належить звук, хоча його добре чує. Не в змозі пояснити значення слів, хоча їх добре чує. Останнє спостерігається при ураженні зони Верніке, яка розташована позаду від первинної проекційної ділянки слухової кори у верхній скроневій звивині.

Таким чином, ураження скроневих часток утруднює сприйняття мови, просторову локалізацію звуку, ідентифікацію часових характеристик звуку, але не впливають на здатність розрізняти частоту й інтенсивність звуку.

Встановлено асиметрію сприйняття звукових сигналів. У сприйнятті мовних сигналів провідним є ліве вухо, для решти сигналів провідним є праве вухо. Це пов'язано з домінуванням лівої півкулі для мови, а правої – для інших звукових сигналів.

## Бінауральний слух

**Бінауральний слух – сприйняття звукових сигналів двома вухами.** Він має ряд переваг у порівнянні з моноауральним сприйняттям:

- забезпечує сприйняття звуків меншої інтенсивності, оскільки поріг подразнення при цьому нижчий;
- забезпечує просторову локалізацію звуку.

Бінауральний слух у людини забезпечує просторове сприйняття звуків з точністю до 1 кутового градуса. Просторове сприйняття звуків стає можливим завдяки тому, що в одне вухо звукові хвилі, як правило, приходять раніше ніж в інше й мають більшу інтенсивність.

При сприйнятті звуків низьких частот (до 1500 Гц) розрізнення забезпечується, головним чином, за рахунок різниці в часі потрапляння сигналів до вух. При низьких частотах хвиля може огинати голову (довжина хвилі більша ніж відстань між правим і лівим вухами). При цьому звук надходить в одне вухо раніше. Хвиля, що огинає голову, прийде пізніше в друге вухо завдяки чому й буде встановлено напрям на джерело звуку. Джерело звуку на боці того вуха, до якого раніше надійшов сигнал.

Для сприйняття напрямку на джерело звуку високої частоти використовується, головним чином, інший механізм – розрізнення за інтенсивністю сигналу в одному вусі в порівнянні з іншим. Це пов'язано з тим, що при дії звуків високої частоти звукові хвилі віддзеркалюються від голови, оскільки довжина їх хвиль надто мала й вони не здатні огинати таку перешкоду, якою є голова. І у вусі, що знаходиться на протилежному від джерела звуку боці, сила звуку менша.

У бінауральному сприйнятті звуків суттєва роль належить ЦНС, оскільки на різних рівнях слухового шляху наявні перехрестя. Є нейрони, які сприймають розбіжності в часі надходження сигналів в обидва вуха. Крім того, у слуховій корі є нейрони, які активуються при відповідному розташуванні звукового джерела.

## Вестибулярна сенсорна система

### Вступ. Характеристика подразників вестибулярного апарата. Пороги сприйняття

Життя людини відбувається на планеті Земля, яка створює гравітаційне поле.

**Гравітація – перша сила, яка діє на людину шляхом прямолінійних вертикальних прискорень, тобто тяжінням до центру Землі.**

**Друга сила**, що здійснює вплив на людину - це **прямолінійне горизонтальне прискорення**, котре виникає при умові зміни швидкості пересування (початок руху, зупинка, рух зі зміненою швидкістю). Дія прямолінійних прискорень відбувається також під час тряски, гойдання, вібрації, при зміні положення голови - нахилах "уперед - назад", "праворуч - ліворуч".

**Третя сила** - це кутове прискорення, або прискорення обертального руху. Це може відбуватися при природному обертанні голови в площині того або іншого півколового каналу, при дослідженні у спеціальному кріслі Барані, на центрифугах при тренуванні космонавтів тощо.

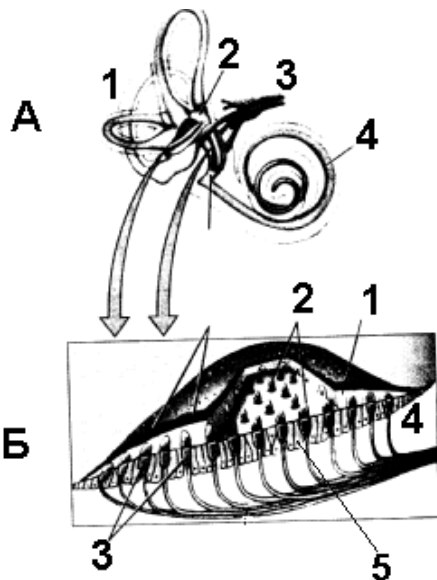
Усі ці впливи є адекватними подразниками для вестибулярної системи.

#### Функції вестибулярної системи:

- оцінка положення голови в просторі (стосовно вектора гравітації),
- оцінка лінійного прискорення,
- оцінка кутового прискорення.

Пороги подразнення при дії прямолінійних прискорень складають  $2 \text{ см/с}^2$ , при обертальних прискореннях -  $2-3^\circ/\text{с}^2$  - при нахилах голови "уперед-назад" -  $1^\circ$ , "праворуч-ліворуч" -  $1,5-2^\circ$ .

Вестибулярна сенсорна система - екстероцептивна, механорецептивна, оскільки **безпосереднім фактором виникнення рецепторного потенціалу є механічне зрушення волосків рецепторних клітин**. Ця система є також фоновоактивною, тому що виникає постійне подразнення вертикальними прямолінійними прискореннями, що створюється земним тяжінням. У **вестибулярній сенсорній системі дуже слабка адаптація**.



#### Периферійний відділ вестибулярної сенсорної системи

Периферійний відділ вестибулярної сенсорної системи представлений п'ятьма частинами з кожного боку, розташований у скроневій кістці - кістковому лабіринті, заповненому перилімфою. В середині кісткового знаходиться перетинчастий лабіринт, заповнений ендолімфою. Він має присінкову частину мішечка (sacculus) і маточки (utricle). Другою є частина, розташована в ампулах півколових каналів: переднього й заднього вертикальних та горизонтального чи латерального (рис. 12.23).

**Рис. 12.23 Будова вестибулярного апарата.**

**А - загальний вигляд:** 1 - півколові канали, 2 - присінок (мішечок і маточка), 3 - нервові волокна, 4 - завитка.

**Б - будова статолітового апарата:** 1 - желеподібна мембрана зі статолітами, 2 - цилії, 3 - сенсорні клітини, 4 - волокна вестибулярного нерва, 5 - підтримуючі клітини.

#### Структурно-функціональні особливості рецепторів присінка (vestibulum)

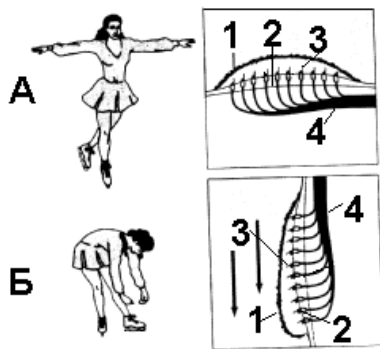
Присінковий апарат отримав назву статолітового або отолітового (від грецького otolithus - вушний камінь), оскільки має кристали кальциту (вуглекислого кальцію). Рецепторний апарат як у мішечку, так і в маточці має вид "плям" (macula) з діаметром до двох міліметрів. Пляма маточки розташована горизонтально, пляма мішечка - вертикально (рис. 12.24). У зв'язку з цим, перша відіграє більшу роль при визначенні положення голови відносно дії сили тяжіння у вертикальному положенні людини, друга - у горизонтальному положенні.

Над кожною плямою нависає желеподібна мембрана, обтяжена великою кількістю кристалів вуглекислого та фосфорнокислого кальцію. Саме під мембраною розташовані рецептори й опорні клітини. Перші з них зветься волосковими: на їх апікальній поверхні є волоски - цилії. Серед них один довгий - кіноцилій і багато (50 - 80) стереоцилій, які вкорочуються в напрямку від кіноцилія. Клітини за формою поділяються на циліндричні та колбоподібні. Їх оплітають волокна вестибулярного нерва й утворюють на них своїми закінченнями синапси. На клітинах є також закінчення еферентних волокон від вестибулярних ядер. (рис. 12.25) Є думка про значення останніх у регуляції збудливості аферентних волокон вестибулярного нерва, наприклад, зниження їх активності, тобто загальмовування, зокрема в стані сну.

#### Причини та механізми збудження статолітового апарата

Рецептори статолітового апарата збуджуються **при нахилах голови** "уперед-назад", "ліворуч-праворуч", **на початку й в кінці руху**, чи при зміні його швидкості (що відбувається, наприклад, у транспорті), **при розкачуванні, трясці**.

**Рис. 12.24. Різниця розташування та функціонального значення утрикулюса (маточки) і сакулюса (мішечка).**



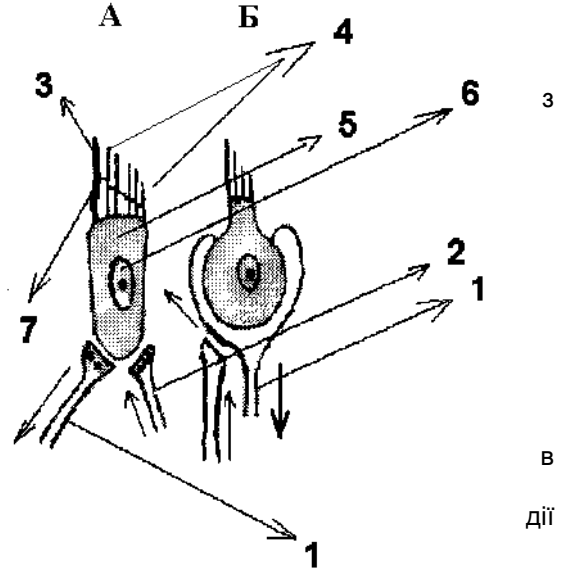
Горизонтально розташований утрикулюс забезпечує сприйняття положення людини відносно гравітаційного поля Землі при вертикальному положенні (А).

Вертикально розташований сакулус має більше значення при переході людини в горизонтальне положення (Б).

- 1 – желеподібна мембрана зі статолітами,
- 2 – сенсорні клітини,
- 3 – волоски сенсорних клітин,
- 4 – волокна вестибулярного нерва.

При нахилі голови наперед відбувається зісковзування желеподібної статолітової мембрани в той же бік, але

запізненням, оскільки її густина в 2,2 рази більша ніж у ендолімфи. Разом з цим зрушуються волоски рецепторних клітин. Між собою вони зв'язані тонкими нитками - філаментами й тому зрушення всіх їх буде односпрямованим. **Якщо зрушення волосків відбувається в бік кіноцилія, тоді в рецепторних клітинах виникає рецепторний потенціал (РП), тобто деполяризація, яка обумовлюється відкриттям  $Na^+$  каналів у мембрані кожного волоска** (рис.12.26). Наслідком буде виділення рецепторною клітиною медіатора ацетилхоліну, котрий після дифузії через синаптичну щілину діятиме на закінчення волокон вестибулярного нерва й викликати їх генераторний потенціал (ГП). При досягненні критичного рівня деполяризації (КРД) якого й виникне потенціал (ПД). У частині волокон вестибулярного нерва має місце постійна імпульсна активність (до 200/с).



**Рис. 12.25. Будова волоскових клітин двох типів.**

А – клітини першого типу.

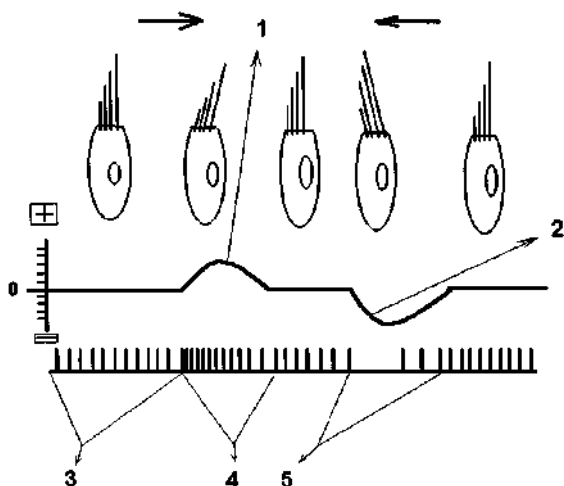
Б – клітини другого типу.

На А і Б: 1 – закінчення волокон вестибулярного нерва, 2 – закінчення волокон вестибулярних ядер, 3 – кіноцилій, 4 – стереоцилії, 5 – тіло клітини, 6 – ядро клітини, 7 – філаменти, що пов'язують цилії між собою.

**Зрушення волосків в бік стереоцилій супроводжується закриттям  $Na^+$  каналів і гіперполяризацією, що призводить до зниження частоти імпульсної активності в складі волокон вестибулярного нерва.**

**Рис.12.26. Збуджуючі й гальмівні реакції, котрі виникають у залежності від напрямку відхилення волосків рецепторних клітин.**

1 - деполяризація, 2 - гіперполяризація, 3 - розряд спокою, 4 - збудження, 5 – гальмування.



При дії лінійних прискорень, як у вертикальному напрямку (рух у ліфті, у літаку, на парашуті), так і горизонтальних (поїздка в автомобілі, на потязі), зрушення отолітової мембрани відбувається порізному. Але завдяки підвищеній її густині, у порівнянні з ендолімфою, рух отолітової мембрани завжди відстає в часі від руху ендолімфи як на початку руху, так і з його припиненням. Саме цей механізм і викликає відхилення волосків рецепторних клітин.

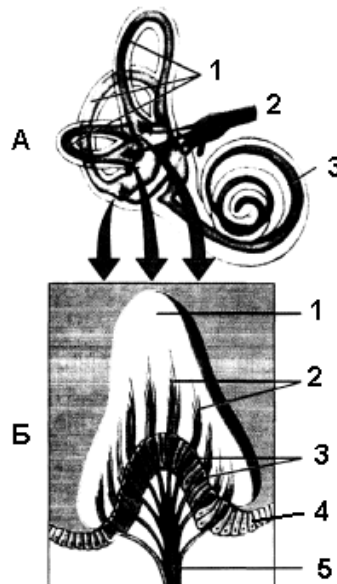
Слід зауважити, що в кожній макулі є клітинні

“поляризації”, тобто одні стимулюються від руху голови вперед, другі при руху голови назад, а треті – у боки. Це призводить до того, що при різних рухах голови виникають різні моделі збудження, що спрямовані від макул до ЦНС, де відбувається їх оцінка.

### Структурно-функціональні особливості рецепторного апарату півколових каналів

У лабіринті від маточки відходить 3 півколових канали (Canales semicirculares). Кожний має вузьку частину й ампулоподібне розширення. Ампули всіх трьох півколових каналів обернені до маточки. Ампули латерального каналу, як і переднього вертикального, розташовані спереду, а заднього вертикального - ззаду. Вертикальні канали між собою утворюють літеру V. ний з них нахилений на 45°; один наперед, другий на- Горизонтальний канал лежить на 30° вище горизонтальної площини. Отже, рецептори каналів запечують оцінку в трьох площинах - горизонтальній, сагітальній і фронтальній. Рецепторний апарат півколових каналів розташований в ампулах на гребінцях (crista ampullaris), у вигляді горбиків (cupula terminalis) і тому зветься купулярний апарат. Він містить такі ж клітини, як і статолітовий апарат (чутливі волоскові клітини).

Верхня частина купули також має желеподібну консистенцію, але густина її близька до густини ендолімфи. Принциповою відмінністю є відсутність кристаліків кальциту. У желеподібну речовину занурені кіноцилії і стереоцилії. Колбоподібні клітини розташовані в центрі гребінців, циліндричні - по периферії. До закруглених основ клітини підходять закінчення вестибулярного нерва. Між рецепторними клітинами є підтримуючі.

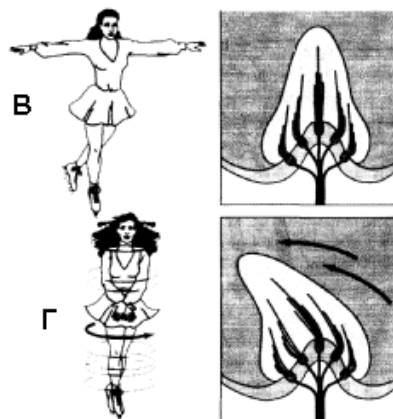


Кож-  
зад.  
без-

### Механізм збудження рецепторного апарату ампул

Оскільки желеподібна мембрана має таку ж густина, ендолімфа (кристаліків кальциту немає), механізм дження рецепторного апарату ампул відрізняється від го в статолітовому апараті. Цей рецепторний апарат збуджується лише при створенні кутових або обертальних прискорень, відповідно розташування каналів у взаємоперпендикулярних площинах (рис. 12.27).

Рецепторний апарат має певну морфологічну орієнцію. У горизонтальних каналах кіноцилії розташований ближче до утрікулюса, або маточки (рис. 12.28), а у тикальних далі від утрікулюса. У стані спокою (до обертання), коли кутові прискорення відсутні, разом з головою рухається і купула.



як й  
збу-  
так-  
таль-  
трьох  
та-  
вер-  
тан-

**Рис. 12.27. Будова ампулярного рецепторного апарату та його функціональне значення.**

**А – загальний вид:** 1 – півколові канали, 2 – вестибулярний нерв, 3 – завитка.

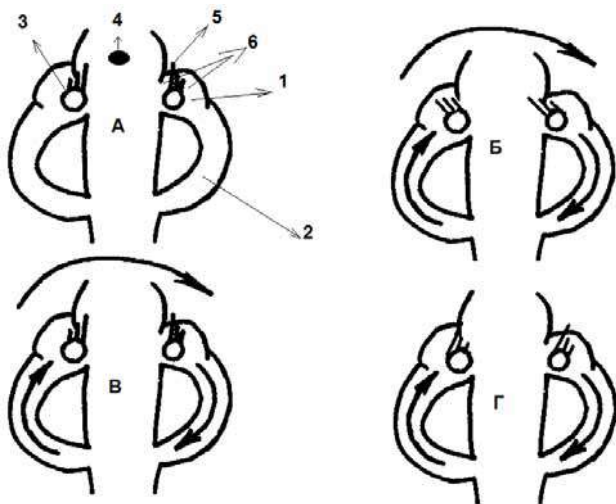
**Б – будова ампулярного апарату:** 1 – купула,

2 – волоскові сенсорні клітини, 3 – підтримуючі клітини, 4 – недиференційовані клітини, 5 – волокна вестибулярного нерва.

**В – ампулярний рецепторний апарат у стані спокою.**

**Г – ампулярний апарат при збудженні за рахунок кутових прискорень.**

У перші частки секунди після початку обертання ендолімфа залишається нерухою в силу інерції. Купула, яка почала рухатися, наштовхується на нерухому ендолімфу, що викликає відхилення волосків у бік, протилежний обертанню.



**Рис. 12.28. Механізм збудження горизонтальних каналів.**

1 – ампула правого півколового каналу, 2 – вузька частина півколового каналу, 3 – рецепторна клітина, 4 – утрикулус, 5 – кіноцилій, 6 – стереоцилії.

**А.** Стан спокою.

**Б.** З початком обертання людини праворуч, разом з головою обертається праворуч і купула. Ендолімфа в перші частки секунди залишається нерухомою в силу інерції. Купула, яка почала рухатися, наштовхується на нерухому ендолімфу, що викликає відхилення волосків ліворуч, тобто в бік, протилежний обертанню.

**В.** Рівномірне обертання. Купула й ендолімфа рухаються з однаковою швидкістю; волоски повертаються у вихідне вертикальне положення. Немає ні збудження, ні гальмування.

**Г.** Повна зупинка. Разом із головою зупиняється купула, у той час як ендолімфа, знов-таки, у силу інерції

продовжує рухатись. Це викликає зрушення волосків у бік обертання.

Ендолімфа в півколових каналах, розташованих у горизонтальній площині, до початку обертання, нерухома, а у вертикальних каналах рухається з рівномірною швидкістю; отже подразнення немає. Для подразнення рецепторного апарату горизонтальних каналів обстежувана людина повинна сісти так, щоб голова була нахилена донизу на  $30^\circ$ , (тоді горизонтальні канали розташовуються фактично горизонтально). Обертання проводиться навколо горизонтальної осі.

**При обертанні праворуч** (праворуч рухатиметься голова, а разом і гребінець горизонтального каналу). Ендолімфа, у силу інерції, у перші частки секунди залишається нерухомою. Це призводить до того, що гребінець наштовхується на нерухому ендолімфу й відхиляється ліворуч, тобто в бік, протилежний напрямку обертання (див. рис. 12.28). Оскільки обертання відбувається праворуч, а кіноцилії розташовані ближче до маточки, то відхилення купули спричинить деполаризацію, оскільки волоски зрушуються лише в бік кіноцилія, тобто **утрикулопетально**. Але це буде лише однобічно, (тільки в правому півколовому каналі); у каналі протилежної сторони (лівому) кіноцилії відхилятимуться в бік стереоцилій, що спричинить гальмування.

Далі у рецепторному апараті „збудженого каналу” події розвиваються подібно тому, як це відбувається в статолітовому апараті. У рецепторних клітинах виділяється медіатор, а в закінченнях волокон вестибулярного нерва виникає ГП, котрий при досягненні КРД викликає потенціал дії (ПД). Викликані потенціали дії розповсюджуються волокнами вестибулярного нерва. У той самий час у другому (лівому) горизонтальному півколовому каналі створюється протилежний стан, оскільки зрушення волосків відбувається в бік стереоцилій, тобто **утрикулофугально**. У волоскових клітинах виникає гіперполяризація і тому потенціал дії у волокнах лівого вестибулярного нерва не виникає, що, у свою чергу, призведе до зменшення частоти ПД у вестибулярному нерві.

При продовженні обертання, після припинення дії інерційних сил, купула правого горизонтального півколового каналу, разом з ендолімфою, відновлює вихідне положення, властиве стану спокою, тобто починає рухатися разом з ендолімфою, а волоски займають центральне положення. Тому подразнення ампулярного апарату припиняється.

При зупинці обертання, купула разом з головою зупиняється, а ендолімфа, знов-таки, у силу інерції, продовжує деякий час рухатись. Це викликає в правому й лівому горизонтальних каналах протилежні зміни. У лівому каналі волоски зрушуються в бік кіноцилія, що викликає деполаризацію і збудження. У правому буде гіперполяризація і пригнічення активності. Відповідно частота ПД зросте в лівому вестибулярному нерві, а в правому зменшиться.

На відміну від горизонтальних каналів, у вертикальних каналах збудження виникає при утрикулофугальному зрушенні волосків, а гальмування – при утрикулопетальному, оскільки в них ближче до утрикулуса знаходяться стереоцилії.

## Провідниковий і корковий відділи вестибулярної сенсорної системи

ПД, які генеруються в закінченнях волокон вестибулярного нерва, розповсюджуються в його складі до ганглія Скарпа. Там знаходяться тіла перших нейронів. Їх центральні відростки досягають довгастого мозку з обох боків і закінчуються у вестибулярних ядрах своєї сторони, де закладені тіла другого нейрона. Вестибулярні ядра – перший рівень центральної нервової системи, в якому іде обробка інформації про

рухи, або зміну положення тіла в просторі. Вестибулярні ядра створюють бульбарний вестибулярний комплекс. З кожного боку чотири вестибулярних ядра: латеральне – Дейтерса, медіальне – Швальбе, верхнє – Бехтерева, нижнє – Роллера. Центральні відростки тіл других нейронів, закладених у вестибулярних ядрах, прямують до таламуса (до третього нейрона). Тут утворюється два шляхи: перший – **прямий, вестибуло-таламічний**, перемикається через дорсо-медіальну частину (nucleus ventro-postero-medialis), **другий – непрямий, вестибуло-церебелло-таламічний**, проходить через медіальну частину (nucleus ventralis lateralis).

Існує думка, що у людини центри, до яких надходить інформація від вестибулорецепторів, розташовані в середніх частинах середньої та верхньої скроневих звивин, що відповідає ділянці С<sub>m</sub>-2. Саме в корі цієї ділянки забезпечується оцінка стану рівноваги, положення тіла й голови та їх рухів у просторі. Відбувається усвідомлення схеми тіла. Це можливо завдяки інтеграції імпульсів, що надходять до кори великих півкуль не лише від вестибулярного апарата, а й від рецепторів шийних м'язів. Імпульси лише від вестибулярного апарата не можуть забезпечити точне уявлення про положення тіла в просторі, тому, що кут повороту голови не завжди відображає відповідне положення тіла.

### Додаткові зв'язки вестибулярних ядер з іншими центрами

Корекція положення тіла та голови після надходження імпульсів від вестибулорецепторів до вестибулярних ядер забезпечується за рахунок чисельних зв'язків їх з іншими центрами головного й спинного мозку.

**Вестибуло-спинальна система.** Вестибулярні ядра Дейтерса, отримуючи імпульси від статолітового апарата, через **латеральний вестибуло-спинальний тракт** надсилають команди до альфа- і гамма-мотонейронів спинного мозку. При цьому активуються м'язи-розгиначі й гальмуються мотонейрони, пов'язані зі згиначами. Саме вестибуло-гамма-мотонейронні зв'язки забезпечують швидкі, невідкладні термінові рухові реакції.

*Друга частина шляху – медіальний вестибуло-спинальний тракт*, започаткований від ядер Швальбе, отримуючи інформацію від рецепторів півколових каналів, закінчується на мотонейронах шийного відділу спинного мозку. Ці зв'язки важливі для організації співвідношення в положенні голови та тулуба, оскільки за рахунок рухомості шиї воно не завжди має стабільне положення. Латеральний шлях має збуджувальний вплив, а медіальний як збуджуючий, так і гальмівний.

Вестибулярні ядра однієї сторони мають зв'язки з такими протилежного боку, що є необхідним для узгодження рухових актів обох сторін.

**Вестибуло-мозочкова система.** Виключне значення мають двобічні зв'язки вестибулярних ядер з мозочком, особливо флокуло-нодулярною часткою (архіцеребелумом). Аферентні зв'язки від вестибулярних ядер прямують до мозочка, еферентні, церебелофугальні – до вестибулярних ядер. Головне функціональне спрямування їх є гальмівним стосовно лабіринтних та міотатичних рефлексів. *Переконливою ілюстрацією такої ролі мозочка є рухові розлади, які виникають при його ураженнях (атаксія, астазія, дистонія, спонтанний ністагм), як наслідок надмірного збудження вестибулярних ядер.*

**Вестибуло-окулярна система.** Зв'язки ядер Бехтерева з ядрами III, IV, VI пар черепних нервів та РФ обумовлюють рухові реакції очних яблук при збудженні вестибулярного апарата. Завдяки цим зв'язкам вестибулярна система відіграє суттєву роль у регуляції рухів очей, що важливо для підтримки стабільності зображення на сітківці ока.

**Вестибуло-ретикулярна система.** Ядра Роллера через зв'язки з ретикулярною формацією стовбура мозку й опосередковано, через ретикуло-спинальні полісинаптичні шляхи, можуть забезпечувати вплив не тільки на соматичні, але й на автономні функції організму. Останнє, зокрема, за рахунок зв'язків з ядром блукаючого нерва.

Вплив на автономні функції може здійснюватися також за рахунок зв'язків вестибулярних ядер із гіпоталамусом – вищим підкорковим вегетативним центром.

### Реакції організму при подразненні вестибулярних ядер

Як наслідок зв'язків з іншими центрами ЦНС вестибулярних ядер, при їх подразненні можуть виникати своєрідні комплекси реакцій:

- вестибуло-сенсорні
- вестибуло-моторні
  - а) з боку тулуба та кінцівок
  - б) з боку очних яблук
- вестибуло-автономні

**Вестибуло-сенсорні реакції** супроводжуються відчуттям запаморочення при подразненні вестибулярних ядер (хоча це можливо й з інших причин, наприклад, у зв'язку з перерозподілом крові при швидких змінах положення тіла). Після припинення обертання в кріслі Барані ендолімфа в півколових каналах

у здорової людини продовжує рухатись, що призводить до розбалансування між зоровими подразненнями від оточуючих нерухомих предметів і вестибулярними подразненнями протягом 25-30 с (при надмірній збудливості вестибулярного апарата до 35-90 с). Проявом вестибуло-сенсорних реакцій можуть бути також нудота, потемніння в очах.

### **Вестибуло-моторні реакції**

Чисельність зв'язків вестибулярних ядер з багатьма руховими центрами нервової системи забезпечує підтримку положення тіла, тону м'язів, а також рухів очних яблук. На вертикальну позу та ходьбу впливає головним чином статолітовий апарат. При інтенсивному його подразненні виникають рухові реакції у вигляді статичних та статокінетичних рефлексів, котрі викликають перерозподіл м'язового тону та зміну рухів (рефлекси випрямлення, ліфту). Після обертання в кріслі Барані, завдяки підсиленню тону розгиначів, обстежуваний „виїжджає” з крісла. При цьому виникають реакції відхилення тулуба та голови назад, порушується ходьба. Усі ці реакції є наслідком зміненої взаємодії ядер вестибулярної сенсорної системи з руховими центрами (спинним мозком, стовбуром, мозочком).

Особливим типом рухів є **вестибуло-окуло-моторні реакції** або **ністагм**. Слово „ністагм” – від грецького „nystagma”, що означає в перекладі „сон”, „дрімота”. Під час сну періодично спостерігаються рухи очних яблук. Мабуть звідси й пішла назва. Ністагм полягає в ритмічних чергуваннях протилежно спрямованих повільних і швидких рухів очних яблук, котрі виникають при подразненнях вестибулярних ядер (прямих чи через рецептори півколових каналів рефлекторно), а також зорових рецепторів. Ністагм після обертання в кріслі Барані зветься **післяобертовим**. Саме за цією реакцією оцінюється ністагм як показник збудливості вестибулярного апарата в медичній практиці.

Ністагм складається з двох компонентів – **повільного**, спрямованого у бік, протилежний напрямку руху, і **швидкого** – у напрямку руху. **Оцінку здійснюють за швидким компонентом**.

Дослідження ністагму має велике практичне значення при професійному відборі (до льотного або морського складу), а також у клініці отоларингології та нервових хвороб.

Вестибулярний післяобертний ністагм буває горизонтальним, вертикальним та ротаторним.

За сучасними уявленнями ністагм спрямований на забезпечення не стільки функцій вестибулярного апарата, скільки на обслуговування окорухової системи. Зоровий аналізатор не може самостійно забезпечити оцінку руху об'єктів. Тому зорова сенсорна система потребує додаткової інформації про систему координат, у рамках якої починається рух, про його траєкторію та про завершення руху. Цю інформацію забезпечують вестибулярні рецептори та пропріорецептори шиї (рецептори м'язів, зв'язок, суглобів шийних хребців). Окорухова система має вхід, тобто пусковий сигнал (це аферентація від сітківки) та вихід - команди від рухових центрів на окорухові м'язи та м'язи шиї.

Таким чином, вестибулярна аферентація є вторинною по відношенню до аферентації від сітківки та м'язів; тому в ізольованому вигляді не може визначати рухів очей. Стосовно окорухової системи слід вести мову не про вестибуло-окулярні реакції, а про окуло-вестибулярні взаємодії в процесі організації дорсо-окуло-сенсорних реакцій.

**Вестибуло-автономні реакції** у зв'язку з надмірним збудженням вестибулярного апарата отримали назву хвороби руху або **кінетозів**. Серед проявів є зміни частоти серцевих скорочень, тону судин, артеріального кров'яного тиску, частоти дихання, потовиділення. Також може підсилюватися моторика шлунково-кишкового тракту і, як наслідок, виникати блювота. Такі реакції обумовлені наявністю зв'язків вестибулярних ядер через ретикулярну формацію з автономними центрами стовбура, зокрема з ядром блукаючого нерва, а також з гіпоталамусом.

Кінетози можуть виникати й на морі під час шторму від хитавиці (бортової, кілевої, вертикальної) і в такому разі зветься **морською хворобою**. Якщо такі стани виникають під час польоту в літаку, то зветься **висотною хворобою**. У деяких людей, при надмірній збудливості вестибулярного апарата, явища кінетозу можуть відзначитися навіть під час їзди в наземному транспорті.

У космонавтів при першому перебуванні в космосі також є прояви **космічної хвороби**: нудота, блювота та інші. Через три-чотири доби вони проходять, але повертаються знову в умовах земного тяжіння, що пов'язано з підсиленням гравітації.

### **Адаптація вестибулярної сенсорної системи**

Як вже було зазначено, здатність вестибулярної сенсорної системи до адаптації низька. Однак доведено, що у 2/3 волокон вестибулярного нерва, внаслідок тривалого подразнення з кутовими прискореннями, спостерігається зменшення частоти ПД, тобто певна адаптація можлива. Завдяки тренуванню деяка адаптація спостерігається в моряків, пілотів, спортсменів, космонавтів, акробатів, балерин.

Разом з тим відомо, що у 5% здорових людей адаптації не відбувається, незважаючи на тренування.

Для полегшення автономних розладів, пов'язаних з подразненням вестибулярного апарата, рекомендовано ряд фармакологічних засобів (аерон, дімедрол, діменгідринат та ін.).