

547.3:612](075.8)



М. В. БУРА, Д. І. САНАГУРСЬКИЙ

# БІОФІЗИКА СЕНСОРНИХ СИСТЕМ



577.3:612 J(075,8)  
Б91

Міністерство освіти і науки України  
Львівський національний університет імені Івана Франка



**М. В. Бура, Д. І. Санагурський**

# **БІОФІЗИКА СЕНСОРНИХ СИСТЕМ**

Навчальний посібник

*Рекомендовано*

*Міністерством освіти і науки України*



Львів  
2014

577.3:612.8](075.8)

УДК 577.3(075.8):616.8-009.83

ББК 28.706я73

Б 91

**Рецензенти:**

д-р біол. наук, проф. *М. Ю. Макарчук*

(Київський національний університет імені Тараса Шевченка);

д-р біол. наук, проф. *З. Д. Воробець*

(Львівський національний медичний університет імені Данила Галицького);

д-р біол. наук, проф. *Є. О. Гордієнко*

(Інститут проблем кріобіології і кріомедицини).

*Рекомендовано*

*Міністерством освіти і науки України*

*як навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів*

*(Лист № 1/11-17365 від 13 листопада 2013 р.)*

Б 91      **Біофізика сенсорних систем** : навч. посіб. : [для студ. вищ. навч. закл.] /  
[М. В. Бура, Д. І. Санагурський]. – Львів : ЛНУ імені Івана Франка, 2014. –  
192 с. – (Серія «Біологічні Студії»).

ISBN 978-966-613-752-7 (серія)

ISBN 978-617-10-0144-2

У навчальному посібнику викладено основний лекційний матеріал варіативного курсу для біологів-біофізиків “Біофізика сенсорних систем”. Розглянуто предмет, методи та завдання курсу. Охарактеризовано сучасні уявлення про біофізичні механізми функціонування сенсорних систем (органів чуття) людини і тварин. Висвітлено відомості про трансдукцію в зоровій, слуховій, вестибулярній, нюховій, смаковій, інтерорецептивній та ноциптивній сенсорних системах.

УДК 577.3(075.8):616.8-009.83

ББК 28.706я73

482194

ISBN 978-966-613-752-7 (серія)

ISBN 978-617-10-0144-2

© Бура М. В., Санагурський Д. І., 2014

© Львівський національний університет  
імені Івана Франка, 2014

**НТБ ВНТУ**  
**м. Вінниця**

# ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА .....	5
РОЗДІЛ 1. БІОФІЗИКА СЕНСОРНИХ СИСТЕМ.....	7
1.1. Загальні характеристики та принципи функціонування аналізаторів.....	7
1.1.1. Основні поняття та терміни. Методи дослідження .....	7
1.1.2. Властивості сенсорних рецепторів. Умови функціонування сенсорних систем .....	11
1.1.3. Різновиди рецепторів та відчуттів.....	14
1.1.4. Класифікація сенсорних рецепторів і органів чуття .....	15
1.1.5. Принципи функціонування сенсорних систем .....	18
1.1.6. Взаємодія аналізаторів.....	19
1.1.7. Функціональне дозрівання сенсорних систем .....	21
1.2. Основні біофізичні властивості сенсорних систем і рецепторів .....	22
1.2.1. Загальні властивості аналізаторів .....	22
1.2.2. Розпізнавання інтенсивності відчуття. Закон Вебера-Фехнера .....	23
1.2.3. Рецепторний потенціал. Властивості рецепторного та генераторного потенціалів.....	25
1.2.4. Адаптація. Спонтанна активність рецепторів.....	29
1.2.5. Одиниці відчуття та рецептивне поле.....	30
1.2.6. Кодування характеристик подразника .....	31
1.2.7. Регулювання діяльності сенсорних систем .....	33
РОЗДІЛ 2. БІОФІЗИКА ЗОРОВОГО АНАЛІЗАТОРА .....	37
2.1. Оптична система ока. Фоторецепторний орган.....	37
2.1.1. Еволюція фоторецепції.....	37
2.1.2. Оптична система ока .....	42
2.1.3. Рефракція. Аномалії рефракції .....	45
2.1.4. Зіничні реакції.....	48
2.1.5. Будова сітківки. Зорові рецепторні клітини .....	49
2.1.6. Методи дослідження зорового аналізатора .....	54
2.2. Сприймання світлових променів у зоровій сенсорній системі.....	57
2.2.1. Зорові пігменти. Фотохімія.....	57
2.2.2. Механізми фоторецепції у хребетних тварин .....	62
2.2.3. Роль кальцію у процесах світлової адаптації. Ресинтз цГМФ .....	66
2.2.4. Поширення електричного сигналу в сітківці .....	66
2.2.5. Організування рецептивних полів гангліозних нейронів.....	67
2.2.6. Адаптація до світла та темряви .....	69
2.2.7. Кольоровий зір. Теорії кольорового зору.....	70
2.2.8. Проекції сітківки до ЦНС .....	73
2.2.9. Бінокулярний зір .....	76
2.2.10. Основні типи очних рухів .....	77
РОЗДІЛ 3. БІОФІЗИКА СЛУХУ .....	81
3.1. Структурно-функціональна характеристика слухового аналізатора.....	81
3.1.1. Фізичні властивості звукових стимулів .....	81
3.1.2. Еволюція слухового аналізатора.....	87
3.1.3. Будова слухового аналізатора .....	89
3.2. Особливості функціонування слухового аналізатора .....	94
3.2.1. Функції середнього та внутрішнього вуха. Захисний акустичний рефлекс.....	94



3.2.2.	Сприйняття звуку у внутрішньому вусі. Резонансна теорія й “теорія місця” Бекеши .....	95
3.2.3.	Молекулярні механізми трансдукції звуку .....	99
3.2.4.	Характеристика провідникового та центрального відділів слухового аналізатора .....	101
3.2.5.	Хвороби вуха та гігієна слуху. Причини глухоти .....	103
РОЗДІЛ 4.	ВЕСТИБУЛЯРНА СЕНСОРНА СИСТЕМА .....	111
4.1.	Загальна будова вестибулярного аналізатора .....	111
4.2.	Периферичний відділ вестибулярного аналізатора .....	113
4.3.	Механізм механорецепції волоскових клітин вестибулярного органа .....	116
4.4.	Провідниковий і центральний відділи вестибулярного аналізатора .....	119
4.5.	Експериментальні дослідження вестибулярного аналізатора .....	122
4.6.	Вестибулярні порушення .....	124
РОЗДІЛ 5.	БІОФІЗИКА СМАКОВОГО СЕНСОРА .....	129
5.1.	Структурно-функціональна характеристика смакового сенсора .....	129
5.2.	Головні смакові відчуття та речовини, що їх зумовлюють .....	132
5.3.	Хеморецепція смакових подразників .....	133
5.4.	Центральний відділ смакового аналізатора та оброблення смакових сигналів .....	134
РОЗДІЛ 6.	НЮХОВА СЕНСОРНА СИСТЕМА .....	139
6.1.	Функціональна характеристика нюхового аналізатора .....	139
6.1.1.	Будова нюхового аналізатора та локалізація .....	139
6.1.2.	Нюхова цибулина – первинний центр нюхового аналізатора .....	142
6.1.3.	Хеморецепція нюхових подразників. Особливості кодування нюхової інформації .....	143
6.1.4.	Центральний відділ нюхового аналізатора .....	145
6.2.	Запахи. Поріг виявлення та поріг розпізнавання. Адаптація .....	146
6.3.	Теорії сприйняття запахів .....	149
РОЗДІЛ 7.	СОМАТОВІСЦЕРАЛЬНА СЕНСОРНА СИСТЕМА .....	153
7.1.	Соматична і вісцеральна сенсорні системи .....	153
7.1.1.	Тактильна система .....	153
7.1.2.	Температурна система .....	155
7.1.3.	Руховий (пропріорецептивний) аналізатор .....	156
7.1.4.	Інтерорецептивна аналізаторна система .....	158
7.2.	Оброблення соматовісцеральної сенсорної інформації .....	159
7.3.	Тактильні відчуття .....	160
РОЗДІЛ 8.	НОЦИЦЕПТОРНА СЕНСОРНА СИСТЕМА .....	161
8.1.	Больові рецептори та провідні шляхи чутливості .....	161
8.2.	Теорії больової чутливості .....	162
8.3.	Типи та проекції болю .....	163
8.4.	Антибольова система .....	164
ВІДПОВІДІ ДО ТЕСТОВИХ ЗАВДАНЬ .....		169
СЛОВНИК ТЕРМІНІВ, використаних у навчальному посібнику .....		170
ІМЕННИЙ ПОКАЖЧИК .....		183
ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК .....		185
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ .....		

## ПЕРЕДМОВА

*Запропонований читачеві навчальний посібник побудований з урахуванням завдань навчального курсу “Біофізика сенсорних систем”, які передбачені програмою номенклатурного курсу для студентів біологічних спеціальностей, зокрема, біофізиків.*

*У ньому детально охарактеризовано основні сенсорні аналізатори, їхню будову та локалізацію, розглянуто закономірності функціонування, біофізичні механізми трансдукції енергії подразника в енергію нервових імпульсів у сенсорних рецепторах, принципи кодування й оброблення інформації сенсорними системами, застосування різноманітних методів діагностування захворювань, подано основні типи патологій сенсорів.*

*Тривалий час студенти-біофізики користувалися підручниками з фізіології сенсорних систем для медичних закладів. Особливо популярними були підручники за редакцією А.Б. Когана (1984), Р. Шмідта, Г. Тевса (1996), Б.І. Ткаченка (1994). Однак усі вони видані російською мовою. Важливими подіями стали вихід у 2002 р. українського перекладу підручника В. Гангога “Фізіологія людини” для студентів-медиків, а у 2005 р. – навчального посібника “Фізіологія” за редакцією В.Г. Шевчука. Проте питання функціонування сенсорних систем людини висвітлювалося у підручниках лише у невеликому об’ємі. Крім цього, з’явилася велика кількість невідомих раніше фактів, відкриттів, розкрито механізми багатьох функцій сенсорів, сформульовано нові теорії. Тому доцільність і актуальність видання цього навчального посібника є очевидною.*

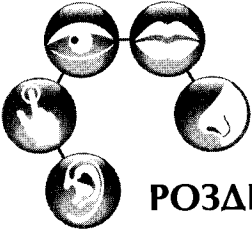
*Мета посібника – полегшити студентам засвоєння лекційного матеріалу з цього предмета, а також допомогти їм у належному застосуванні здобутих теоретичних знань і під час проходження навчальних практик, і під час майбутньої роботи як фахівців, і у разі формування грамотної поведінки суспільства.*

*Продумано рубрикацію розділів і підрозділів, чітко сформульовано основні положення, а також схеми і рисунки, які сприяють кращому засвоєнню знань.*

*В ілюстраціях відображені сучасні уявлення про біофізичні процеси, які протікають на тканинному і клітинному рівнях під впливом чинників зовнішнього середовища у сенсорних системах.*

*Відмінна риса цього навчального посібника – виключно чітке і послідовне викладення матеріалу. Авторському колективу вдалося розв'язати головне завдання – подати основні відомості та концепції в галузі біофізики сенсорів, зберігаючи єдність форми і стилю.*

*Висловлюємо щиро вдячність М. Ю. Макарчуку – докторові біологічних наук, професорові Київського національного університету імені Тараса Шевченка, завідувачу відділу загальної фізіології, директору НДІ фізіології імені академіка Петра Богача; З. Д. Воробцю – докторові біологічних наук, професорові кафедри медичної біології, паразитології та генетики Львівського національного медичного університету імені Данила Галицького; Є. О. Гордієнкові – докторові біологічних наук, професорові, завідувачу відділу низькотемпературного консервування Інституту проблем кріобіології і кріомедицини за рецензування навчального посібника. Значну допомогу в підготованні навчального посібника до друку надали І.М. Старунько та Л.М. Макітринська (Львівський національний університет імені Івана Франка).*



## РОЗДІЛ 1

# БІОФІЗИКА СЕНСОРНИХ СИСТЕМ

### 1.1. ЗАГАЛЬНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТА ПРИНЦИПИ ФУНКЦІОНУВАННЯ АНАЛІЗАТОРІВ

#### 1.1.1. Основні поняття та терміни. Методи дослідження

Життя живих організмів неможливе без інформації про внутрішнє та зовнішнє середовище, щоб зберегти цілісність і хімічну сталість внутрішнього середовища. Надходить інформація у нервову систему й аналізується сенсорними системами, або **аналізаторами** [за І.П. Павловим]. Робота будь-якої сенсорної системи розпочинається зі сприйняття зовнішньої для організму фізичної чи хімічної енергії, трансформації її у нервові сигнали та передання їх у мозок по нервових шляхах [Н.А. Агаджанян, В.М. Смирнов, 2007]. Процес передання сенсорних сигналів супроводжується багатократними перетвореннями і завершується вищим аналізом та синтезом, у результаті чого формується реакція-відповідь організму.

**Сенсорна система**, або **аналізатор**, – це анатомо-фізіологічний утвір, який сприймає, передає, трансформує, аналізує інформацію та створює специфічні відчуття. Відчуття, як результат впливу зовнішнього світу на органи чуття людини, мають свої якісні особливості (специфічність), свій суб'єктивний характер, але водночас у них відображаються об'єктивні властивості речей.

Сенсорні системи здатні перетворювати подразнення, що сприймається сенсорним рецептором, у збудження, що передається до центральної нервової системи (ЦНС) [К. Сміт, 2009]. Збудження передається нервовою тканиною, яка, як відомо, має властивість реагувати на вплив навколишнього середовища – генерувати та проводити потенціал дії (ПД).

В основі будови сенсорних систем вищих хребетних і людини є [А. Мюллер, 2002]:



1) **багатошаровість**, тобто наявність декількох рівнів нервових клітин, перший з яких безпосередньо пов'язаний з рецепторами, а останній – з нейронами моторних зон кори великих півкуль. Ця особливість дає можливість спеціалізувати й диференціювати нервові клітини на перетворення різних видів сенсорної інформації, що, своєю чергою, дає змогу організму швидко реагувати на прості сигнали, які аналізуються вже на перших рівнях сенсорної системи. Такі ж умови необхідні для вибіркового регулювання властивостей нервових шарів висхідним злиттям з іншими відділами мозку;

2) **багатоканальність** сенсорної системи, тобто наявність у кожному з рівнів великої кількості (від декількох тисяч до мільйонів) нервових клітин, пов'язаних з безліччю клітин наступного рівня. Така кількість паралельних каналів трансформації та передання інформації забезпечує сенсорній системі точність і детальність аналізу сигналів та високу надійність;

3) різне число елементів у сусідніх рівнях, що формує “**сенсорні плями**”. Наприклад, у сітківці ока людини нараховують 130 млн фоторецепторів, а у шарі гангліозних клітин сітківки нейронів у 100 разів менше (“звужена лійка”). На наступних рівнях зорового аналізатора формується “розширена лійка”: кількість нейронів у первинній проєкційній зоні зорової кори в тисячі разів більша, ніж гангліозні клітини сітківки. У слуховому та інших аналізаторах від рецепторів до кори великих півкуль формується “розширена лійка”. Біофізичний та фізіологічний зміст “звуженої лійки” полягає в зменшенні надлишковості інформації, а “розширеної” – в забезпеченні детального і складного аналізу різних ознак сигналу; диференціації сенсорної системи по вертикалі та горизонталі. *Диференціація по вертикалі* полягає у формуванні відділів, кожен з яких складається із декількох рівнів (шарів клітин). Отже, відділ становить собою більший морфофункціональний утвір, ніж шар нейронів. Кожен відділ (наприклад, нюхові цибулини чи колінчасті тіла) виконує певну, властиву лише йому, функцію. *Диференціація по горизонталі* полягає у відмінних властивостях рецепторів, нейронів і шляхів між ними у межах кожного із відділів. Наприклад, у зоровому аналізаторі працюють два паралельні нейронні канали, які починаються фоторецепторами і закінчуються корою великих півкуль та по-різному трансформують інформацію, що надходить від центру та периферії сітківки ока.

Аналізатор складається з трьох відділів (рис. 1.1):

- **периферичного** (сенсорний рецептор, чутливий нейрон, орган чуття);
- **провідникового** (аферентні (чутливі) нейрони);
- **центрального** (підкіркові центри та відповідні зони кори великих півкуль).

Відповідно до сучасних уявлень сенсорні системи – це певні частини нервової системи, що включають рецептори сенсорних органів (органів чуття) [А. Мюллер, 2002], нервові волокна (провідні шляхи), які відходять від них, і ділянки ЦНС, що утворюють сенсорні центри аж до кори великих півкуль.

*Периферичний відділ* аналізатора становить собою той чи інший рецепторний апарат, що сприймає переважно лише певний вид подразнення, і є спеціалізованим трансформатором зовнішньої енергії в нервовий процес. До периферичного відділу аналізатора належать усі органи чуття, спеціальні рецепторні апарати, закладені у внутрішніх органах і м'язах.

Отже, першою ланкою сенсорних систем є сенсорні рецептори [Н.А. Агаджанян, В.М. Смірнов, 2007], пристосовані до сприймання подразників різної модальності, реагуючи на різні форми енергії. Наприклад: механічну (дотик, тиск); температурну (ступені теплоти); електромагнітну (світло); хімічну (запах, смак, вміст кисню в крові).

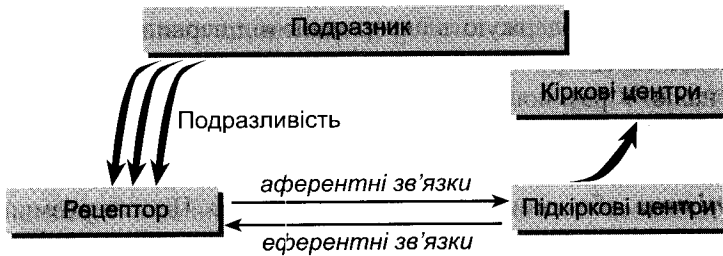


Рис. 1.1. Загальна схема організування сенсорної системи

**Сенсорні рецептори** – це спеціалізовані клітини, або специфічні ділянки чутливих нейронів, які, реагуючи на певну форму енергії, здатні сприймати механічні, хімічні, теплові та інші подразники та трансформувати характеристики подразників у сигнально-кодову діяльність нервових клітин (нервові імпульси). Сенсорний рецептор зазвичай г'язаний з клітинами, що не належать до нервових, які його оточують, утворюючи орган чуття [А.С. Батуєв, Г.А. Куліков, 1983]. Ці неречепторні клітини, або тканини, виконують допоміжні функції.

Завдяки вузькій спеціалізації кожен рецептор може надсилати в мозок певну інформацію про окрему властивість предмета, але образ предмета відтворюється в мозку на підставі показань багатьох рецепторів. У рецепторах сенсорних органів відбувається перетворення енергії зовнішнього подразника в нервовий імпульс. Провідними шляхами нервовий сигнал досягає сенсорних ядер головного мозку, у клітинах яких здійснюється інтерпретація властивостей сигналу.

**Мембранні рецептори** – це білкові молекули, які високоспецифічно зв'язують біологічно активні речовини, гормони, нейротрансмітери та ініціюють специфічну фізіологічну відповідь (сприймають та перетворюють хімічний сигнал у послідовність внутрішньоклітинних хімічних процесів).

Функцією *провідникового відділу* є проведення нервового збудження від рецепторного апарату до проміжних центрів спинного мозку і мозкового стовбура, де може здійснюватися рефлекторний зв'язок з різними еферентними системами.

*Мозковий, чи кірковий, відділ* є вищим відділом аналізатора. Тут нервові збудження набуває нових якостей і перетворюється у відчуття. Саме в корі відбувається той вищий, найтонший аналіз, нерозривно пов'язаний з синтезом, що визначається в кінцевому результаті зрівноважуванням організму із зовнішнім середовищем [В.О. Самойлов, 2010].

**Вищий аналіз інформації** проходить у чутливих ділянках кори півкуль головного мозку. Розрізняють три групи чутливих полів: первинні, вторинні, третинні.

**Первинні поля** – це ядерні зони аналізаторів, де аналізуються окремі подразники, інформація про які надходить від відповідних рецепторів.

**Вторинні поля** – це периферичні зони аналізаторів, розміщені поряд з первинними полями. Вони одержують інформацію від первинних полів і здійснюють більш складний аналіз. Тут відбувається усвідомлення світлових, звукових та інших сигналів. У разі пошкодження вторинних полів зберігається здатність виділяти предмети, чути звуки, але людина їх не розпізнає, не розрізняє їхнього значення.

**Третинні поля**, або зони перекриття аналізаторів. Ці поля розміщені в задній половині кори півкуль великого мозку на межі тім'яних, вискових, потиличної і лобної ділянок. Тут проходить процес вищого синтезу й аналізу інформації. З розвитком третинних полів у людини пов'язані функції мовлення, мислення (внутрішня мова можлива тільки тоді, коли будуть одночасно діяти різні чутливі системи). Якщо у новонародженої дитини недостатньо розвинуті третинні поля, вона не розвивається як особистість, не може опанувати мову, оволодіти найпростішими рухами.

Отже, органи чуття пристосовані нормально до тонкого диференціювання подразнень певного виду, можуть реагувати специфічним для них чином.

**Методи дослідження сенсорних систем.** Для дослідження сенсорних систем використовують електрофізіологічні, нейрохімічні, біофізичні, поведінкові та морфологічні експерименти на тваринах, психофізіологічний аналіз сприйняття у здорової та хворої людини, методи картування мозку. Сенсорні системи також моделюють та протезують. Моделювання сенсорних функцій дає можливість вивчати на біофізичних або комп'ютерних (математичних) моделях такі функції та властивості сенсорних систем, котрі недоступні для вивчення за допомогою експериментальних методів [Б.Г. Марченко, О.В. Мацюк, М.Є. Фриз, 2005]. Протезування сенсорних функцій практично перевіряє достовірність знань про аналізатори. Наприклад, електрофосфенові зорові протези, що відновлюють зорове сприйняття у сліпих людей різним поєднанням точкових електричних подразників зорової ділянки кори великих півкуль.

## 1.1.2. Властивості сенсорних рецепторів. Умови функціонування сенсорних систем

Сенсорна система виконує такі функції, або операції, з сигналами [А.С. Батуєв, Г.А. Куліков, 1983]:

- 1) виявлення сигналів;
- 2) розпізнавання;
- 3) передання та трансформація;
- 4) кодування;
- 5) детектування сигналів;
- 6) розпізнавання образів.

Виявляють та первинно розпізнають сигнали рецептори, а детектують і розпізнають образи – нейрони кори великих півкуль. Передання, трансформацію і кодування сигналів здійснюють нейрони всіх рівнів сенсорних систем.

**Виявлення сигналів.** Цей процес розпочинається в самому рецепторі – спеціалізованій клітині, еволюційно пристосованій до сприйняття подразників певної модальності з зовнішнього або внутрішнього середовища, і до трансформації їх з фізичної чи хімічної форми у зміни мембранного потенціалу рецепторних клітин.

*Подразниками*, або *стимулами*, називають чинники зовнішнього або внутрішнього середовища, що спричиняють перехід живого організму зі стану спокою в стан діяльності. Для того, щоб відбулося збудження сенсорних клітин, подразники мають відповідати якісним та кількісним умовам [Н.А. Агаджанян, В.М. Смірнов, 2007].

Рецептори в кожному органі чуття пристосовані відповідати на один з видів енергії подразника, а кількість цієї енергії має бути не нижчою певного порогового значення (**абсолютний поріг чутливості**). Подразник, до сприймання якого рецептор є спеціально пристосованим і характеризується надзвичайно високою чутливістю (має низький поріг збудження), – **адекватний подразник**. Адекватний подразник є природним для певного виду клітин, які спеціально пристосовані до його сприймання і характеризуються надзвичайно високою чутливістю до нього. У межах дії адекватного подразника для рецепторних клітин властива також вузька специфічність, тобто рецептори, що пристосовані до сприймання певних характеристик адекватного подразника, можуть поділятися на специфічні групи. Наприклад, адекватним подразником для фоторецепторів є промені світла, звук – для слухових рецепторів тощо. Зокрема, різні колбочки максимально поглинають три типи кольорів: червоні, зелені та сині промені. Більшість рецепторів здатні реагувати й на неадекватні подразники, до сприймання яких вони спеціально не пристосовані. Поріг подразнення неадекватним подразником є набагато вищим за абсолютний поріг чутливості до адекватного подразника. Здатність сенсорних рецепторів сприймати подразнення максимально наближена до фізичноможливої межі [С.П. Віхров, Е.В. Бігдай, В.О. Самойлов та ін., 1999].



Абсолютний поріг чутливості є кількісною мірою чутливості сенсорних рецепторів. Це мінімальна сила подразника, яка здатна збуджувати рецептор. Чутливість високодиференційованих рецепторів як, наприклад, ока, вуха, перевершує чутливість найбільш точних фізичних приладів. Брак відчуття під час подразнення не означає, що подразнення взагалі не зумовлює ніякої дії на рецептор, що подразнюється, і не веде ні до яких фізіологічних ефектів.

Чутливість рецепторних елементів до адекватних подразників, на сприйняття яких вони еволюційно пристосовані, гранично висока. Наприклад, нюховий рецептор може активуватися за дії одиною молекулою пахучої речовини, фоторецептор – одним квантом світла. Чутливість слухових рецепторів також обмежена: якщо б вона була вищою, ми б постійно відчували шум через тепловий рух молекул.

**Верхній поріг чутливості** – сила подразника, збільшення якої не підсилює інтенсивності відчуття (верхня ефективна границя чутливості).

Здебільшого пороговою силою стимулу вважають таку, ймовірність сприйняття якої дорівнює 0,5 або 0,75 (правильна відповідь на наявність стимулу в половині або  $\frac{3}{4}$  випадків його дії). Більш низькі значення інтенсивності називають *підпороговими*, а більш високі – *надпороговими*. Встановлено, що і в підпороговому діапазоні реакція на надслабкі подразники можлива, але вона неусвідомлена (не досягає порогу відчуття). Наприклад, якщо знизити інтенсивність спалаху світла настільки, що людина вже не може усвідомити, бачила вона світло чи ні, на руці людини можна зареєструвати невідчутну шкірно-гальванічну реакцію на цей сигнал.

**Розпізнавання сигналів.** Важливою характеристикою сенсорної системи є здатність розрізнати відмінність у властивостях одночасно чи послідовно діючих подразників. Розпізнавання розпочинається в рецепторах, але в цьому процесі беруть участь усі нейрони сенсорної системи.

**Диференційний поріг чутливості** – мінімальний приріст сили подразника, який спричиняє відчутну зміну відчуття.

**Передача та трансформація.** Процеси перетворення і передавання сигналів у сенсорній системі доносять до вищих центрів мозку найбільш важливу інформацію про подразник у формі зручній для його надійного та швидкого аналізу.

Перетворення сигналів умовно розділяють на *просторові* і *часові*. Серед просторової трансформації виділяють зміни співвідношення різних частин сигналу. Так, у зоровій та соматосенсорній системах на кірковому рівні значно спотворюються геометричні пропорції представництва окремих частин тіла або частин поля зору. В зоровій зоні кори збільшене представництво інформаційно найбільш важливої центральної ямки сітківки при відносному стисненні проєкції периферії поля зору (“око циклопа”). У соматосенсорній ділянці кори також переважають найбільш важливі для тонкого розпізнавання й організування поведінки зони – шкіра пальців рук і обличчя (“сенсорний гомункулос”).

Для часового перетворення інформації у всіх сенсорних системах характерне стиснення, часова компресія сигналів: перехід від тривалого (тонічного) генерування нейронів на нижніх рівнях до коротких (фазових) розрядів нейронів вищих рівнів.

**Обмеження надлишку інформації і виділення істотних ознак сигналів.** Зорова інформація, яку надсилають фоторецептори, могла б надзвичайно швидко наповнити всі інформаційні резерви мозку. Надлишок сенсорних повідомлень обмежується шляхом пригнічення інформації про менш важливі сигнали [В.О. Самойлов, 2010]. Наприклад, на сітківку ока тривалий час діє світловий промінь. Щоб не передавати постійно в мозок інформацію від усіх збуджених рецепторів, сенсорна система пропускає в мозок сигнали тільки на початку, а потім в кінці подразнення, причому до кори надходить інформація тільки від рецепторів, які знаходяться на периферії збудженого рецептивного поля.

**Кодування інформації.** Кодуванням називають перетворення інформації в умовну форму – код. У сенсорній системі сигнали кодуються подвійним кодом, наприклад, наявністю або браком електричного імпульсу у певний момент часу. Такий спосіб кодування надзвичайно простий і стійкий до перешкод. Інформація про подразнення і його параметри передається у вигляді поодиноких імпульсів, а також груп або “пачок” імпульсів. Амплітуда, тривалість і форма кожного імпульсу однакова, але кількість у пачці, частота їхнього виникнення, тривалість пачок й інтервалів між ними, а також часова характеристика різноманітні і залежать від характеристик стимулу [Н.А. Агаджанян, В.М. Смірнов, 2007]. Сенсорна інформація кодується і числом одночасно збуджених нейронів, і місцем збудження в нейронному шарі клітин.

**Особливості кодування в сенсорних системах.** На відміну від телефонних та телевізійних кодів, які декодуються відновленням первинного повідомлення у вихідній формі, в сенсорній системі такого процесу немає. Ще одна особливість кодування в нейронах – множинність і перекривання кодів. Для однієї і тієї ж властивості сигналу (наприклад, інтенсивності) сенсорна система використовує декілька кодів: частоту і число імпульсів у пачці, певну кількість збуджених нейронів та їхню локалізацію. У корі великих півкуль сигнали кодуються послідовністю включення паралельно активних нейронних каналів, синхронністю ритмічних імпульсних розрядів, зміною їхньої кількості.

Для периферичних відділів сенсорної системи характерне часове кодування ознак подразника, а на вищих рівнях – перехід до просторового (позиційного) коду.

**Детектування сигналів.** Це вибіркоче виділення сенсорними нейронами певної ознаки подразника, що має поведінкове значення. Такий аналіз здійснюють нейрони-детектори, вибірково реагуючи на певні параметри стимулу. Наприклад, нейрон зорової зони ділянки кори активується лише певною зорієнтованістю темної або світлої полоски, розміщеної в певній ділянці поля зору. Багато детекторів формуються в онтогенезі під впливом навколишнього середовища, а в деяких детекторні властивості закладено генетично.

**Розпізнавання образів.** Це кінцева й найбільш складна операція сенсорної системи. Вона полягає у віднесенні образів до певного класу об'єктів, з якими організм зустрічався раніше (класифікація образів).

Синтезуючи сигнали від нейронів-детекторів, вищий відділ сенсорної системи формує “образ” подразника і порівнює його з безліччю образів, які зберігаються в пам'яті. Розпізнавання завершується прийняттям рішення про те, з яким об'єктом чи ситуацією зустрівся організм. У результаті цього проходить сприйняття, тобто ми усвідомлюємо, чиє лице бачимо перед собою, кого чуємо, який запах відчуваємо. Розпізнавання образів часто проходить незалежно від різноманіття сигналів. Це свідчить про те, що сенсорна система формує незалежний від певних ознак сигналу сенсорний образ.

### 1.1.3. Різновиди рецепторів та відчуттів

Аналізатори під впливом подразнень з зовнішнього та внутрішнього середовища забезпечують формування в живих об'єктах певних відчуттів та уявлень. Наприклад, за дії на організм людини різних подразників, які сприймаються певними рецепторами, в неї виникають різні відчуття (табл 1.1).

Таблиця 1.1

**Різновиди відчуттів і рецепторів**

№ з/п	Різнovid відчуттів	Рецептор	Органи чуття
1	Зір	Палички та колбочки	Око
2	Слух	Волоскові клітини	Вухо (кортієвий орган)
3	Нюх	Нюхові нейрони	Нюхова слизова оболонка
4	Смак	Смакові рецепторні клітини	Смакові цибулини
5	Кутове прискорення	Волоскові клітини	Вухо (півколові канали)
6	Лінійне прискорення	Волоскові клітини	Вухо (маточка і мішечок)
7	Дотик-тиск	Нервові закінчення	Різні
8	Тепло	Нервові закінчення	Різні
9	Холод	Нервові закінчення	Різні
10	Біль	Вільні нервові закінчення	Різні
11	Положення і рух суглобів	Нервові закінчення	Різні
12	Довжина м'яза	Нервові закінчення	М'язове волокно
13	Артеріальний тиск крові	Нервові закінчення	Рецептори розтягнення в каротидному синусі й дузі аорти
14	Наповнення легень повітрям	Нервові закінчення	Рецептори розтягнення в паренхімі легень
15	pH спинномозкової рідини	Рецептори на вентральній поверхні довгастого мозку	-

Отже, перші 11 видів відчуттів – це усвідомленні відчуття, Крім того, є велика кількість рецепторів, інформація від яких не досягає свідомості. Деякі з них наведено в таблиці 1.1 – від пункту 12 до 15.

#### 1.1.4. Класифікація сенсорних рецепторів і органів чуття

Упродовж ХХ ст. неодноразово робилися спроби класифікації, упорядкування всього різноманіття відчуттів. Відома, наприклад, класифікація відчуттів **В. Вундта** (1832–1920), котрий поділив відчуття на три групи, залежно від того, які переважають характеристики зовнішнього середовища: просторові, тимчасові, просторово-часові. **А.А. Ухтомський** (1875–1942) запропонував розділити всі відчуття на дві групи: вищі і нижчі. До вищих він зараховував ті види відчуттів, які найбільш тонко й різноманітно, диференціюють і аналізують, наприклад, зорові, слухові. До нижчих – такі види відчуттів, які характеризуються меншою диференційованою чутливістю (больова, тактильна).

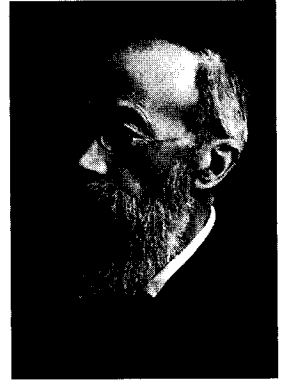
Однак найбільш загальноприйнятою сьогодні є класифікація **Ч.С. Шеррінгтона** (1857–1952), в основу якої покладено “принцип віднесеності рецепторного органа до рецепторного поля”, тобто враховується місцезнаходження рецептора і джерела подразнення. Відповідно всі відчуття поділено на три групи.

**Екстерорецептори** – рецептори поверхні тіла людини. Діяльність цих рецепторів спрямована на розпізнавання впливів зовнішнього світу, що має першочергове значення для відображення у свідомості людини об’єктивної дійсності. До цієї групи належать зір, слух, нюх, смак, тактильні, температурні, больові відчуття.

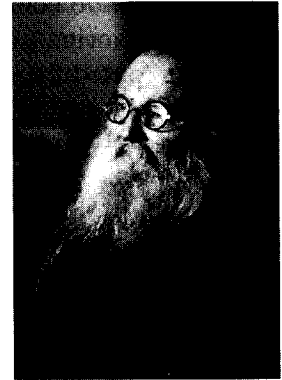
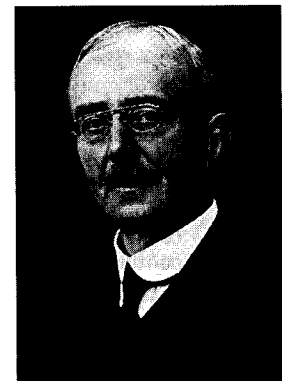
Другу групу рецепторів називають **пропріорецептори**. До неї належать органи чуття, що відображають рух і положення тіла в просторі. Вона включає м’язово-суглобові, або кінестетичні, вібраційні, вестибулярні (відчуття рівноваги і прискорення) рецептори.

Третя група – це рецептори, розміщені у внутрішніх органах, їх називають **інтерорецептори**.

Отже, є багато різних класифікацій органів чуття та рецепторів, але жодна з них не є вичерпною. Найпоширенішими є **традиційна класифікація** (за відчуттями, які виникають під час подразнення рецепторів) та класифікації за **модальністю подразника** (природою адекватного подразника).



Вільгельм Макс Вундт

Олексій Олексійович  
Ухтомський

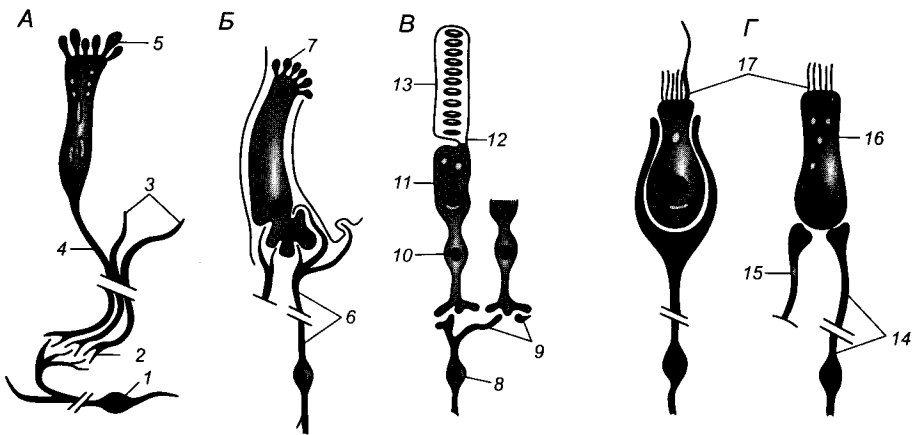
Чарльз Скот Шеррінгтон



За **модальністю подразника** розрізняють:

- **механорецептори** – рецептори, що реагують на тиск, вібрацію, переміщення, ступінь розтягнення (тактильні рецептори шкіри, рецептори опорно-рухового апарату, волоскові клітини кортієвого органа та органа рівноваги, барорецептори серцево-судинної системи);
- **хеморецептори** – рецептори, що реагують на зміну хімічного складу середовища, в якому вони розміщені (рецептори смаку, нюху, вісцерорецептори, чутливі до змін рН у плазмі крові, осмотичного тиску, судинні та тканинні рецептори);
- **терморецептори** – рецептори, що чутливі до змін температури (рецептори шкіри й внутрішніх органів, а також центральні термочутливі нейрони);
- **фоторецептори** – рецептори, що реагують на світлові подразнення;
- **ноцирецептори** (ноцицептори), або больові, – рецептори, які сприймають больове подразнення. Їхня назва походить від лат. *nocens* – шкідливий, оскільки біль ініціюється потенційно небезпечними або руйнівними подразниками;
- **електрорецептори** – рецептори, що чутливі до зміни напруги електричного поля.

За фізіологічними характеристиками всі сенсорні рецептори поділяють на дві групи (рис. 1.2):



**Рис. 1.2.** Спеціалізовані первинно- і вторинночутливі рецептори хребетних. А – нюховий рецептор; Б – смаковий; В – фоторецептор; Г – вестибулярний й слуховий рецептори: 1 – мітральна клітина; 2 – нюховий клубочок; 3 – нюхові нитки; 4 – аксон; 5 – війки; 6 – волокна *chorda turgida*; 7 – мікроворсинки; 8 – біполярний нейрон; 9 – волокна; 10 – ядро; 11 – внутрішній сегмент; 12 – рудимент війок; 13 – зовнішній сегмент; 14 – еферентне волокно; 15 – еферентний аксон; 16 – зовнішній волосковий рецептор; 17 – волоски

- **первичночутливі рецептори**, в яких інформацію сприймає безпосередньо певна ділянка чутливого нейрона і цей самий нейрон активно проводить збудження у вигляді потенціалів дії в напрямку ЦНС (див. рис. 1.2).

Це просте чутливе нервово закінчення біполярного нейрона, по центральному відростку якого збудження передається на вищий рівень чутливої системи. Ці клітини є одночасно і рецепторними, і чутливими нейронами I порядку. Рецепторні утворення нюхового, шкірного і рухового аналізаторів належать до первинних.

- **вторинночутливі рецептори**, в яких інформацію сприймає спеціалізована рецепторна клітина, що передає сигнал через синапс на чутливий нейрон, зазвичай через виділення нейромедіатора (див. рис. 1.2). Це спеціалізовані рецепторні клітини, які сприймають подразнення і передають збудження на нейрони I порядку. До вторинночутливих належать смакові, слухові, зорові, вестибулярні рецептори.

До первинночутливих належать, наприклад, шкірні рецептори, нюхові рецептори (у безхребетних усі рецептори первинно чутливі) (див. рис. 1.2). До вторинночутливих, які трапляються лише в хребетних тварин, належить, зокрема, фоторецептори, смакові та слухові сенсорні клітини.

У організмі деяких тварин взагалі немає рецепторів, наприклад, у облигатних паразитів стьожкових червів. У інших випадках організми можуть не сприймати ту чи іншу модальність або мають обмежений діапазон для її аналізу. Наприклад, у людини не виявлено електрорецепторів, які наявні у риб; немає рецепторів, які чутливі до інфрачервоних променів, як у змії; око людини не сприймає поляризацію світла, як очі більшості комах; рецептори вуха не відчувають ультразвукових коливань, як слуховий апарат кажанів та більшості нічних ссавців.

**Загальні механізми збудження рецепторів.** У разі взаємодії стимулу з рецепторною клітиною відбувається перетворення енергії зовнішнього подразника в рецепторний сигнал, або **трансдукція** сенсорного сигналу [В.О. Самойлов, 2010]. Цей процес включає три основні етапи:

- 1) взаємодія стимулу, тобто молекули пахучої чи смакової речовини (нюх та смак), кванта світла (зір) або механічної сили (слух, дотик) з рецепторною білковою молекулою, яка входить до складу клітинної мембрани рецепторної клітини;
- 2) внутрішньоклітинні процеси посилення і передання сенсорного стимулу в межах рецепторної клітини;
- 3) активація рецепторних іонних каналів, через які генерується іонний струм, що зазвичай веде до деполяризації клітинної мембрани рецепторної клітини (виникнення рецепторного потенціалу).

У первинночутливих рецепторах цей потенціал діє на найбільш чутливі ділянки плазмалеми, що здатні генерувати ПД – електричні нервові імпульси. У вторинночутливих рецепторах рецепторний потенціал (РП) зумовлює виділення квантів медіатора з пресинаптичного закінчення рецепторної клітини. Медіатор (наприклад, ацетилхолін), впливаючи на постсинаптичну мембрану першого нейрона, змінює її поляризацію (генерується постсинаптичний потенціал). Постсинаптичний потенціал першого нейрона сенсорної системи називають

генераторним потенціалом (ГП), оскільки він спричиняє генерування імпульсної відповіді. У первинночутливих рецепторах рецепторний і ГП – одне й те саме.

За місцем розміщення сенсорні рецептори класифікують як:

- **телерецептори** (дистантні) – сенсорні рецептори, що здатні переходити в стан збудження під час дії подразників (слухові, нюхові, зорові);
- **контактні** – якщо подразник спричиняє збудження рецепторних утворень за умови безпосереднього дотику з ними (наприклад, тактильні, температурні);
- **інтерорецептори** – рецептори, що пов'язані з внутрішнім середовищем (вестибуло- та пропріорецептори (рецептори опорно-рухового апарату), а також вісцерорецептори (контролюють стан внутрішніх органів));
- **пропріорецептори** – рецептори, які постачають інформацію про положення тіла в просторі в будь-який конкретний момент.

Залежно від специфічності до дії подразників рецептори поділяють на:

- **мономодальні** – пристосовані до дії одного подразника (рецептори сітківки ока – до дії світла);
- **поліmodalні** – можуть сприймати подразники різного походження (рецепторні утворення шкіри сприймають температуру, механічні подразники).

### 1.1.5. Принципи функціонування сенсорних систем

Загальними принципами функціонування сенсорних систем, або законами чутливості, є **закон специфічних нервових енергій** та **закон проекції**.



Йохансен Мюллер

**Й. Мюллер, Г. Гельмгольц** запропонували теорію зі спеціалізації рецепторів до певних видів подразників, яка свідчить про те, що ті самі подразники, впливаючи на різні органи чуття, можуть зумовити різні відчуття. Наприклад, сітківка ока дає світлові відчуття під час дії на неї як світлом, так і електричним струмом або тиском. Водночас механічний подразник може зумовити відчуття тиску, звуку або світла залежно від того, чи діє він на шкіру, вухо чи око. Спираючись на ці факти, **Й. Мюллер** (1801–1858) сформулював закон специфічної нервової енергії органів чуття.

За ідеєю Й. Мюллера, відчуття залежить не від якості подразника, а від специфічної енергії органа чуття, на який впливає цей подразник. Отже, за висновком Мюллера, немає схожості між нашими відчуттями і предметами зовнішнього світу.

**Закон специфічних нервових енергій:** на будь-яке подразнення орган чуття реагує тільки властивим йому видом відчуття (до якого рецептор спеціалізований), незважаючи на те, як і де протягом сенсорного шляху спричинено активність.

**Закон проєкції:** незалежно від того, де подразнюють чутливий тракт, – уздовж шляху до кори, – спричинене свідоме відчуття буде локалізоване в місці розміщення рецепторів.

### 1.1.6. Взаємодія аналізаторів

Три основні види відчуттів об'єднано на підставі того, що вони відображають: зовнішній світ, положення і рух тіла в цьому зовнішньому світі або діяльність внутрішніх органів. Звичайно, така класифікація відносна, оскільки багато відчуттів представлені рецепторами, наявними і на поверхні тіла, й у внутрішньому середовищі організму, як, наприклад, температурний, тактильний. Крім того, на характер чутливості практично всіх органів відчуття істотно впливає внутрішній стан організму. Особливо чітко це видно на прикладі смакової і нюхової чутливості, які найбільш тісно пов'язані з обмінними процесами. Експериментально доведено, що під час голодування різко підвищується чутливість до солодкого, менше до солоного; до гіркого і кислого чутливість, навпаки, знижується. Таку зміну чутливості пов'язують зі змінами вуглеводного і мінерального обмінів, що впливає на потребу в цукрі й солі та відповідно на чутливість до солодкого і солоного. Загальновідома зміна смакової і нюхової чутливості у вагітних жінок, у котрих відбувається перебудова всіх функцій організму. Вважають, що у вагітних значно підвищується органічна внутрішня чутливість і змінюється ставлення до свого тіла, як джерела життя майбутньої дитини. Власне тіло стає в цьому випадку предметом діяльності та пізнання, чим і пояснюється підвищення органічної чутливості. Отже, відчуття (смакові і нюхові) відображають не тільки хімічні властивості зовнішнього середовища, а й стан організму.

Дослідженнями американських психологів встановлено [А.Р. Мюллер, 2002], що різноманітність їжі збільшується зі збільшенням смакової чутливості. Наприклад, астеники, за класифікацією **Е. Кречмера**, мають більш високу чутливість до гіркого. Вони не споживають більшість продуктів, порівняно зі своїми антиподами – пікніками. Вибірковість смаку та нюху астеників і “всеїдність” пікніків визначається абсолютно різною побудовою всієї смакової системи цих типів і проявляється в організуванні поведінки, певному “життєвому стилі”, характерному для кожного з цих типів.

Прикладом взаємодії аналізаторів є **соместезія** – комплексне утворення, що об'єднує всі види шкірної рецепції, кінестезію, інтерорецепцію і зорові відчуття, та формує схему тіла. Механізми формування схеми тіла вивчені недостатньо, але саме схема тіла є “сенсорним джерелом особистості” за висловом І.М. Сеченова. Тут, очевидним є зв'язок сенсорної сфери з суб'єктивним життям людини, зі становленням і розвитком її самосвідомості.

Найважливішим чинником, що впливає на рівень чутливості, є взаємодія аналізаторів. Усі аналізатори функціонують не ізольовано, вони становлять собою єдину складну систему, всі частини якої найтіснішим чином взаємопов'язані.



Вплив подразника на будь-який аналізатор не тільки зумовлює його реакцію, а й веде до тих чи інших змін всіх інших аналізаторів. Відомо, наприклад, що кольорочутливість підвищується під час одночасного впливу на людину звуком: чутливість до червоно-помаранчевих кольорів знижується, до зелено-синіх підвищується. Слабка дія побічних подразників (наприклад, обтирання холодною водою обличчя, рук, потилиці або повільне розжовування кисло-солодкої таблетки) підвищує чутливість нічного зору. Слабкі больові відчуття підвищують чутливість практично всіх аналізаторів [Н.А. Агаджанян, 1999]. Отже, впливаючи на одні аналізатори, можна цілеспрямовано змінювати рівень чутливості інших. Разом з тим, загальним правилом може бути таке: внаслідок сильного стимулювання будь-якого аналізатора знижується рівень чутливості інших; слабкі (навіть підпорогові) подразники навпаки – підвищують.

Ще одним з проявів взаємодії відчуттів є **синестезія** – це виникнення під впливом подразнення одного аналізатора відчуттів, характерних для іншого аналізатора. Цей феномен особливо яскраво проявляється і його використовують в ефекті світломузики. “Колірним” слухом володіли такі відомі діячі мистецтва, як О.М. Скрябін і М. Чюрльоніс. У сучасних дослідженнях цей ефект вивчають як крос-модальну взаємодію та її різновид – крос-модальне перенесення. Найбільш повно він вивчений у зорово-дотиковій модальності. Досліджуючи зорово-відчутну взаємодію, психологи зіткнулися з ситуацією, яку можна розцінювати як конфліктну. Описаний феномен можна розглядати як внутрішньоособистісний конфлікт. У разі конфліктної взаємодії дотику і зору домінуюча модальність слугує основним джерелом інформації і пригнічує конкуруючу модальність. Час оброблення такої інформації значно збільшується, а якість знижується, що і свідчить про наявність конфлікту, причому цей конфлікт стосується не тільки пізнавальних структур, але і більш глобального рівня особистісних структур, оскільки виникає суб’єктивний дисонанс у процесі освоєння світу. Суть крос-модального перенесення полягає в тому, що інформація, отримана за допомогою одного з сенсорних каналів (наприклад, зорового), використовується потім певним чином в умовах функціонування іншого сенсорного каналу (наприклад, тактильного). Механізми, що реалізують крос-модальне перенесення, мають подвійну природу: базову інترمодальну інтеграцію і зв’язок, які утворюються в результаті життєвого досвіду.

Величезний вплив на зміну чутливості має практична та пізнавальна діяльність людини [А.С. Батуєв, Г.А. Куліков, 1983]. Зокрема, в процесі професійної діяльності виникає **сенсibiлізація**, тобто підвищення чутливості органів чуття під впливом вправи. Відомо, що у шліфувальників різко підвищується гострота зору і вони бачать просвіти до 0,05 мкм, тоді як нетреновані люди – всього до 0,1 мм. Професійні художники розрізняють до 40 відтінків чорного кольору, а сталевари за відтінками кольору гарячого металу можуть визначити температуру його плавлення. В процесі та під впливом діяльності, насамперед, змінюється різницева, диференційна чутливість, а абсолютна чутливість менше піддається тренуванню.

### 1.1.7. Функціональне дозрівання сенсорних систем

Сенсорні системи організму починають функціонувати в різні періоди онтогенетичного розвитку. У дітей органи чуття ще недосконалі та перебувають у процесі розвитку.

Вестибулярний апарат як філогенетично найдавніший дозріває ще у пренатальному періоді. Перші реакції на подразнення шкіри спостерігали в ембріона, що мав 7,5 тижнів, а на третьому місяці життя дитини тактильна чутливість майже така, як у дорослого.

Адекватні реакції на подразнення смакових рецепторів спостерігають на 9–10 днях життя. Тонкість диференціювання смакових відчуттів формується на третьому–четвертому місяці життя дитини. Вона підвищується до шести років, а у шкільному віці майже не відрізняється від смакової чутливості дорослої людини.

Функціонування органів нюху починається з моменту народження дитини. Диференціювання запахів відбувається на четвертому місяці життя.

Дозрівання органів чуття визначають за розвитком усіх ланок аналізатора. Периферичний відділ вважають сформованим до моменту народження дитини. Пізніше за інші формується периферична частина зорового аналізатора – сітківка ока, її розвиток закінчується до шести місяців. Мієлінізація нервових волокон з перших місяців життя збільшує швидкість проведення збудження. Пізніше за інші частини аналізаторів дозрівають їхні кіркові відділи, які й визначають функціональні особливості сенсорних систем у дитячому віці.

Найпізніше розвиваються зони проєкцій у корі слухового і зорового аналізаторів. Певний ступінь їхньої зрілості до моменту народження дає змогу відрізнити прості зорові та слухові стимули дитиною одразу після народження. У немовлят окремі елементи зображення ототожнюються з цілісним предметом, але тільки з 16 тижнів життя дитина сприймає цілісну конфігурацію, яка і стає ефективним поштовхом до виникнення умовної реакції. Через дозрівання кіркового відділу аналізаторів та вдосконалення зв'язків нейронів упродовж перших років життя дитини, аналіз зовнішньої інформації стає тонкішим і диференційованим. Дозрівання кіркової ланки аналізатора значно залежить від надходження інформації, тому очевидним стає значення сенсорного виховання в ранньому дитячому віці. Засобами його здійснення є різноманітні речі, які оточують дитину, яскраві іграшки, що привертають увагу своїми формами та кольорами.

Функціональне дозрівання сенсорних систем не закінчується в ранньому дитячому віці. Такі кіркові зони, як асоціативні відділи, що беруть участь в упізнанні стимулів та їхній класифікації, набувають своєї зрілості впродовж тривалого періоду розвитку, включно й у підлітковий вік. Поступовість їхнього дозрівання визначає специфіку процесу сприйняття в шкільному віці. Так, експериментально досліджено, що відповідь кори великих півкуль на складні структурні зорові стимули у дитини стає ідентичною дорослого у 11–12 років. Підтвердженням тому є отримані дані офтальмологів і психологів щодо вдосконалення сприйняття форм зображення в період навчання у школі.

Отже, для вдосконалення різних органів чуття у дітей велике значення має дотримання умов, необхідних для нормального розвитку сенсорних функцій школяра та належне їхнє тренування.

## 1.2. ОСНОВНІ БІОФІЗИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ СЕНСОРНИХ СИСТЕМ І РЕЦЕПТОРІВ

### 1.2.1. Загальні властивості аналізаторів:

1. **Висока чутливість** аналізаторів до адекватного подразника. Чутливість деяких органів обмежена, бо інакше мозок був би перевантажений неістотною для людини інформацією. Ми не відчуваємо впливу іонізуючого випромінювання, радіоактивного, а лише його наслідки – погіршення стану здоров'я.
2. **Адаптація** – здатність сенсорних систем пристосовувати рівень своєї чутливості до інтенсивності подразника. За високої інтенсивності подразника чутливість організму до нього знижується і навпаки. Аналізатори під впливом тривалих вправ здатні підвищувати свої можливості, тобто “тренуватися”: слух у музикантів, відчуття смаку та запахів у дегустаторів.
3. Для кожного аналізатора характерна наявність **рецептивного поля** (ділянка поверхні, що сприймає подразнення, в якій розгалужене аферентне волокно однієї нервової клітини). Співвідношення в корі великих півкуль мозку між рецептивними полями і певними ділянками кори визначають за порядком їхньої проекції “крапка в крапку”. Наприклад, кожна ділянка сітківки ока, що сприймає зображення, передає свої сигнали певній ділянці зорової області кори. Усі ділянки кіркового центру нагадують екран, який відображає розміщення рецепторів на периферії. Така впорядкованість рецептивних полів дає змогу мозку одержувати об'єктивну інформацію про стан простору.
4. **Гальмування** в рецептивних утвореннях органів чуття сприяє периферичному аналізу подразнень: у зоровому аналізаторі воно забезпечує контрастність зображення шляхом підкреслення ліній та контурів предметів.

Діяльність аналізаторів об'єднується ЦНС, тому в разі порушення одного аналізатора його функція заміщується іншими аналізаторами. Наприклад, за допомогою слуху, дотику можна створити уявлення (зорове) про форму, загальний вигляд предметів.

На базі інформації від сенсорних систем у людини формуються суб'єктивні відчуття, враження, свідомість, набувається досвід, розвивається розум [Н.А. Агаджанян, В.М. Смірнов, 2007]. Сенсорні системи забезпечують взаємодію організму з навколишнім середовищем.

## 1.2.2. Розпізнавання інтенсивності відчуття. Закон Вебера-Фехнера

Кожне відчуття характеризують такі основні властивості, як кількість та якість. Важливою кількісною характеристикою відчуття є його *інтенсивність* ( $I$ ), яка залежить від сили стимулу ( $S$ ) [В.Ф. Ганонг, 2002; Н.А. Агаджанян, 1999; П.Г. Костюк та ін., 2008, Клевець М. Ю. та ін., 2011]. Наприклад, будь-яка людина з нормальним зором легко може відзначити, що вона бачить перед собою, – блакитне небо чи білий пароплав. Для зору якісна характеристика полягатиме в розрізненні кольору та яскравості, а кількісною характеристикою буде ступінь яскравості.

Уперше таку залежність було виявлено А. Вебером у 1831 році під час проведення психофізичних досліджень. Він аналізував зміну відчуття зі зростанням ваги важків, покладених на руку, тобто він оцінював **диференційний поріг подразнення** – мінімальну зміну сили подразнення, яка спричиняє відчутну зміну відчуття.

**Е. Вебер** (1795–1878) з'ясував, що відношення приросту сили подразника ( $\Delta S$ ) до його початкової сили ( $S$ ) є величиною сталою:

$$\frac{\Delta S}{S} = \text{const}, \quad (1.1)$$

де  $\Delta S$  – приріст маси вантажу,  $S$  – вихідна маса.

Цю залежність називають **законом Вебера (закон різноманітної чутливості)**. Наприклад, якщо вихідна маса становила 200 г, розходження відчуття можна помітити в разі додавання 20 г, а в разі вихідної маси у 2 кг потрібно додати вже 200 г.

Для різних аналізаторів ця величина є різною. Для відчуття зміни звуку збільшення сили подразника становить 1/10, світла – 1/100. Подібна закономірність спостерігається і в разі зменшення сили подразника.

Для визначення різниці відчуттів формулу перетворюють:

$$R = \frac{k\Delta S}{S}, \quad (1.2)$$

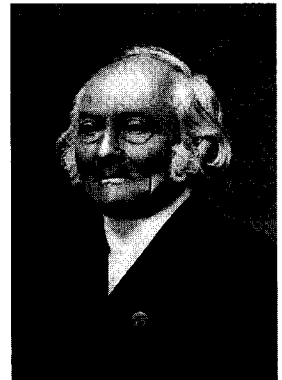
де  $R$  – ледь помітна різниця відчуттів,  $k$  – константа.

Згодом **Г. Фехнер** (1801–1887) інтегрував рівняння Вебера та довів, що інтенсивність відчуття прямо пропорційна логарифму сили подразнення:

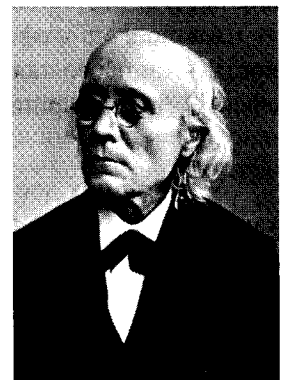
$$I = k \lg S, \quad (1.3)$$

де  $I$  – інтенсивність відчуття,  $k$  – коефіцієнт,  $S$  – сила подразника.

Цей вираз назвали **законом Вебера-Фехнера**, основним психофізичним законом, який дав змогу



Ернст Вебер



Густав Фехнер

проводити у психології точні кількісні виміри. Але експериментально встановлено, що ця логарифмічна залежність не достатньо точна, особливо за умов малої сили подразника, та не є справедливою для всіх сенсорних систем.

У повсякденному житті ми постійно стикаємося з проявом **закону Вебера-Фехнера**. Наприклад, тінь від свічки непомітна при світлі сонця, при сильному шумі не чуємо тихих звуків тощо. Така реакція людського організму зумовлена процесом тисячолітнього відбору, у ході якого наша свідомість виробила потужну систему самозбереження і самозахисту організму. Якби організм людини фіксував усі, без винятку, зовнішні подразники, то була б втрачена захисна реакція всієї нервової системи. Саме тому зовнішні подразники фіксують не за їхньою абсолютною величиною, а тільки за відносною.

Закон Вебера–Фехнера можна пояснити тим, що константи швидкості хімічних реакцій, які відбуваються за умов рецепції, нелінійно залежать від концентрації хімічних месенджерів, фізичних подразників чи хімічних подразників.

Поряд з якісними і кількісними характеристиками відчуття розрізняють також і просторові та часові характеристики. Просторові особливості відчуття можуть бути змінені **диференціальним просторовим порогом** – найменша віддаль між подразниками, за якої вони сприймаються як кожен окремо.

Водночас площа стимулу впливає на характер відчуття, тому це явище можна розглядати як **просторову сумачію** ефектів елементарних подразників у процесі формування відчуттів.

В ідеальному випадку добуток сили стимулу на його площу має бути величиною постійною:

$$I_S S = \text{const.} \quad (1.4)$$

Однак і для цієї характеристики в експерименті можливі варіації, тому вказана залежність не завжди справедлива.

Ситуація ускладнюється наявністю протилежних ефектів – послаблення інтенсивності і відчуття у разі одночасного подразнення сусідньої ділянки сприймаючої поверхні – **контраст**. Характерне це явище передусім для зорових відчуттів, а також і для інших сенсорних систем

Аналогічно з ефектом збільшення площі подразнення, збільшення тривалості останнього також впливає на інтенсивність відчуття – **часова сумачію** ефектів елементарних подразників в процесі формування відчуттів:

$$I_S t = \text{const.} \quad (1.5)$$

У наступних дослідженнях закон Вебера–Фехнера був доповнений американським ученим **С. Стівенсом** (1906–1973). Детально дослідивши залежність між інтенсивністю відчуття і розміром подразника, що безпосередньо впливає, він прийшов до висновку, що її можливо виразити степеневою кривою. Точніше залежність між подразненням і відчуттям описують за степеневою функцією, встановленою Стівенсом:

$$I = kS^n, n < 1, \quad (1.6)$$

де  $S$  – це різниця між інтенсивністю стимулу й пороговою силою  $S_0$ ,  $k$  – константа, яка залежить від обраної одиниці виміру,  $n$  – показник степеня, що залежить від виду відчуття.

Наприклад, показник степеневі функції для різних модальностей відчуття відмінний: для гучності звуку, частота якого становить 3000 Гц, цей показник становитиме 0,67; для електричного струму, який пропускають по пальцях, – 3,5.

За цю формулою також описують співвідношення між стимулом та інтенсивністю відчуття в дуже широких діапазонах. Крім того, степенева залежність знаходить своє підтвердження в процесах кодування інформації у сенсорних системах.

Дискусія про те, який закон більш повно відображає зв'язок інтенсивності відчуття і сили подразника, продовжується і нині. Проте, не заглиблюючись у тонкощі цієї дискусії, можна сказати, що за своїм змістом вони дуже подібні: 1) наявні кількісні відношення між інтенсивністю відчуття та інтенсивністю подразника; 2) відчуття змінюються не пропорційно до інтенсивності подразника; 3) інтенсивність відчуття зростає набагато повільніше, ніж сила подразника.



Стенлі Стівенс

### 1.2.3. Рецепторний потенціал.

#### Властивості рецепторного та генераторного потенціалів

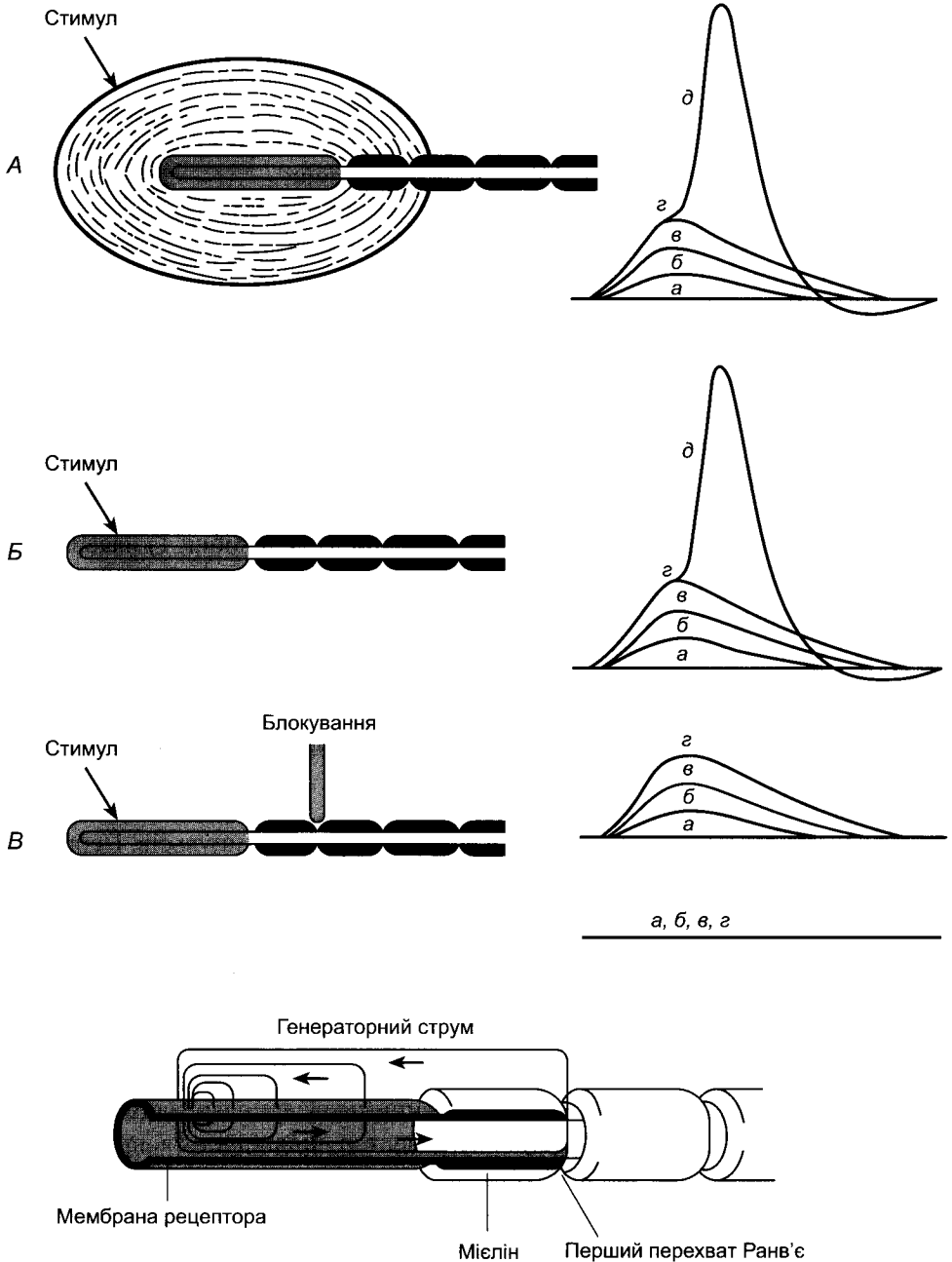
У первинно- та вторинночутливих рецепторах спостерігають такі етапи трансформування енергії подразника в енергію нервових імпульсів. Перші два етапи є однаковими для обох рецепторів:

*Перший етап* – взаємодія зі стимулом специфічних мембранних структур рецептора.

*Другий етап* – зміна мембранної провідності, тобто виникнення РП – універсальна реакція на подразнення для всіх рецепторів. Під впливом стимулу змінюються властивості іонних каналів, умонтованих у мембрану рецептора, що здебільшого запускає вхідний струм і деполяризацію мембрани, тільки як виняток у фоторецепторах на дію стимулу виникає гіперполяризація.

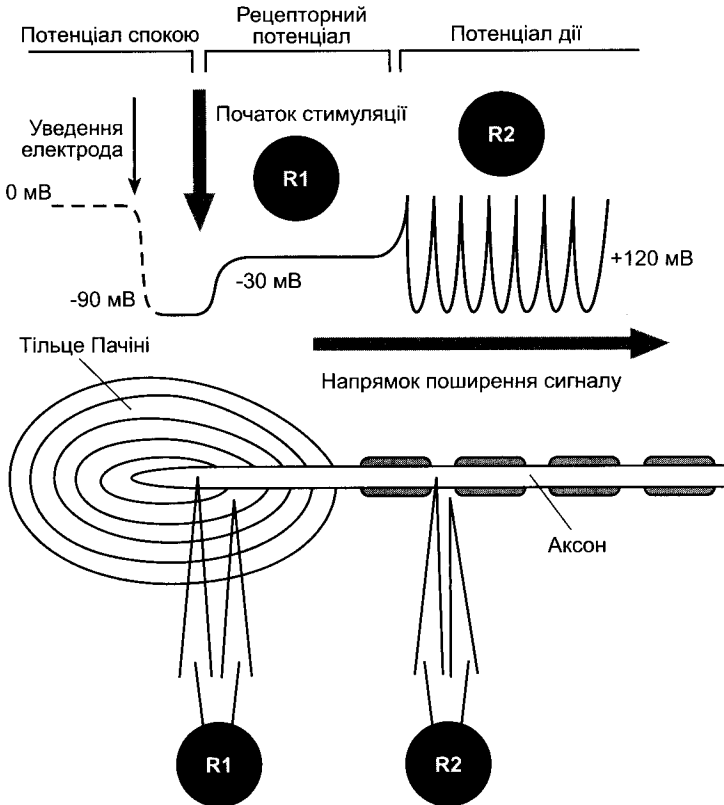
Під час подразнення на первинний рецептор підвищується проникність мембрани до іонів натрію, які входять у цитоплазму нервового закінчення; внаслідок деполяризації мембрани розвивається РП або ГП, оскільки він генерує в найближчій ділянці нервового закінчення ПД, або нервовий імпульс (рис. 1.3).

**Рецепторний потенціал** – це спричинена адекватним стимулом електротонічна зміна потенціалу мембрани рецепторної клітини, тобто відхилення від потенціалу спокою, зазвичай у напрямку деполяризації. Він є місцевим потенціалом (рис. 1.4), що подібний на збуджуючий постсинаптичний потенціал. Поширюється до сусідньої ділянки рецептора електротонічно, спричинюючи в ній (у першому перехваті Ранв'є мієлінового волокна) деполяризацію. Якщо



**Рис. 1.3.** Генераторний потенціал та потенціал дії тільця Пачіні: А – незначне подразнення ізолюваного рецептора (відмічено стрілкою) генерує рецепторні (генераторні) потенціали, амплітуда яких кодує інтенсивність стимулу (а–г). Надпорогові рецепторні потенціали запускають потенціал дії (д); Б – після усунення шарів, які оточують рецептор, під час механічного подразнення виникають генераторні потенціали; В – тиск, який прикладають до першого перехвату Ранв'є, блокує генерування потенціалів дії, що не впливає на рецепторний потенціал

ця деполаризація досягає критичного порогового або надпорогового рівня, то виникає потенціал дії (нервовий імпульс), який підкоряється закону “все або нічого”, розповсюджується по чутливому нервовому волокну до наступного нейрона ЦНС, передаючи відповідну інформацію шляхом переключення в синапсах (див. рис. 1.4).



**Рис. 1.4.** Генерування та поширення нервового імпульсу в тільці Пачіні та аферентному аксоні: R1 та R2 – положення електродів (внизу) й відповідні записи (вверху) – рецепторного (РП) й генераторного потенціалів (або потенціалу дії)

У рецепторах (крім фоторецепторів) енергія подразника приводить до відкриття натрієвих каналів і появи іонних струмів, серед яких основну роль відіграє вхідний натрієвий струм.

#### Властивості рецепторного потенціалу:

1. Генерується в *самих нервових закінченнях*, а не в сусідніх клітинах, які належать до структур сенсорних органів. Наприклад, у тільці Пачіні (рис. 1.3–1.4), аксон збуджується механічними стимулами, тоді як у більш проксимальній ділянці клітини, де генеруються ПД, мембрана аксона нечутлива до механічного стимулу;
2. *Градуальний*, оскільки стимулами різної інтенсивності більшість рецепторів деполаризується неоднаково. Мембрани рецепторів надзвичайно



чутливі до адекватних стимулів. Наприклад, у сітківці достатньо одного фотона на паличку, щоб виник іонний струм і ГП;

3. *Локальний*. Поширюється по мембрані електротонічно, а не проводить-ся активно;
4. Здатний до *просторової і часової сумачії*;
5. Розповсюджується з *декрементом*, тобто зі згасанням.

Отже, перший та другий етапи є спільними для двох типів рецепторів.

*Третій етап* – відбувається неоднаково для цих двох видів рецепторів. Для **первинночутливих рецепторів** (шкірні та нюхові) РП здатен сам генерувати ПД на мембрані нейрона на рівні першого перехвату Ранв'є або в аксонному горбику, тобто водночас сам є ГП, а це свідчить про те, що ділянка нейрона має більш низький поріг збудження і ПД генерується швидше, ніж в інших ділянках мембрани нейрона.

Для **вторинночутливих рецепторів** (зорові, слухові, смакові) РП передається електротонічно на нервові волокна, що обплітають рецептор або за допомогою медіатора, що виділяється рецептором у синаптичну щілину нервової клітини [К. Сміт, 2009].

Ці явища зумовлюють виникнення ГП – градуальної деполяризації мембрани, яка за умови досягнення критичного рівня спричиняє виникнення ПД у тілі нейрона, частота і кількість яких пропорційна силі ГП. На відміну від ПД РП, або ГП, не піддається закону “все або нічого”, не передаються на далеку відстань, їхня амплітуда пропорційна інтенсивності дії подразника.

У рецепторній клітині вторинного рецептора за описаним механізмом у рецепторній нервовій клітині виникає не ГП і не ПД, а РП, який через синапс трансформується у ГП нервового закінчення чутливого нейрона. ГП спричиняє виникнення ПД.

*Четвертий етап* – медіатор взаємодіє з мембранним рецептором постсинаптичної мембрани чутливого нейрона, зумовлюючи її деполяризацію та утворення постсинаптичного потенціалу або ГП.

**Медіатор** – хімічні речовини, молекули яких здатні взаємодіяти з специфічними рецепторами клітинної мембрани та змінювати її проникність для певних іонів, спричиняючи виникнення електротонічної відповіді та генерування ПД. Медіатори, що виділяються під впливом нервових імпульсів, задіяні у передаванні збудження (або гальмування) від одного нейрона (або сенсорного рецептора) до іншого нейрона або ж від нервового закінчення до робочого органа.

*П'ятий етап* – ГП, впливаючи на електрозбудливу мембрану аферентного нейрона, зумовлює генерування ПД.

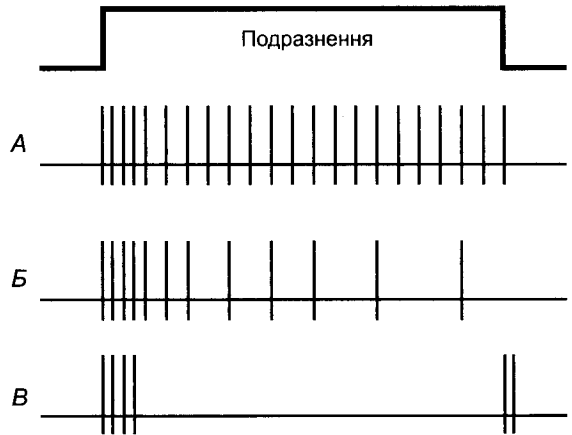
Отже, суть процесів трансформування стимулу в сенсорних рецепторах у нервову активність полягає у:

- 1) **трансдукції** – перетворення енергії подразників у електротонічні зміни мембранного потенціалу рецепторних клітин;
- 2) **синаптичному передаванні** та ГП (у випадку вторинночутливих рецепторів);
- 3) **генеруванні ПД**.

### 1.2.4. Адаптація. Спонтанна активність рецепторів

Більшості рецепторам властива адаптація, тобто пристосування до постійного подразника. Біологічна роль адаптації полягає у зменшенні чи усуненні незначної інформації. Знижуючи чутливість рецептора під час тривалого стимулювання, адаптація сприяє виявленню змін стимулу, оскільки органи чуття чутливіші до динамічних процесів ніж до статичних станів.

*Адаптацією*, або *десенситизацією*, називають процес зниження чутливості рецептора в разі тривалої дії подразника сталої сили [Н.А. Агаджанян, В.М. Смірнов, 2007]. Водночас знижується абсолютна та збільшується диференціальна чутливість.



**Рис. 1.5.** Адаптація тонічних (А), фазо-тонічних (Б) та фазних рецепторів (В) до тривалої дії подразника постійної сили

За швидкістю адаптації розрізняють такі рецептори (рис. 1.5):

- **фазові** – швидко адаптуються, можуть генерувати нервові імпульси у початковий (*on-відповідь*) та кінцевий (*off-відповідь*) період дії подразника;
- **фазово-тонічні** – адаптуються з середньою швидкістю. Здатні генерувати нервові імпульси протягом усього часу дії подразника, але їхня частота суттєво зменшується;
- **тонічні** – повільно адаптуються. Генерують нервові імпульси протягом усього часу дії подразника. Після високочастотного стимулу на початку дії подразника частота нервових імпульсів встановлюється на постійному рівні.

Адаптація проходить на всіх рівнях системи аналізатора, наприклад, і в центральних відділах аналізатора, причому нервові центри можуть регулювати чутливість периферичних рецепторів [В.О. Самойлов, 2008].

Адаптація проявляється зниженням частоти імпульсів рецептора впродовж його тривалого стимулювання, що зумовлено як зміною чутливості власне рецептора, так і реагуванням допоміжних апаратів рецепторної системи (розширення зіниці ока в темряві внаслідок зменшення освітленості).

Механізм розвитку адаптації більшості рецепторів ґрунтується на зміні проникності мембрани рецепторів для  $\text{Na}^+$  або  $\text{K}^+$ , унаслідок чого граничний

рівень деполаризації або відсувається далі, або наближається до рівня мембранного потенціалу.

Крім того, в адаптації низки рецепторів беруть участь допоміжні механізми. Наприклад, в око під час розширення або звуження зіниці може надходити більше або менше світлових променів [К. Сміт, 2009].

Розрізняють три різновиди цього явища:

- **повне зникнення** відчуттів у процесі тривалого впливу подразника. Наприклад, зникнення нюху пов'язують з будь-яким стійким запахом, тоді як чутливість до інших запахів зберігається;
- **притуплення відчуття** під впливом сильного подразника. Наприклад, світлова адаптація, пов'язана зі зниженням чутливості ока при інтенсивному світловому подразненні, коли з напівтемної кімнати людина потрапляє в яскраву освітлений простір;
- **підвищення чутливості** під впливом слабого подразника. Наприклад, для зорового аналізатора – це адаптація до темряви, а для слухового аналізатора – адаптація до тиші.

Процеси адаптації перебувають під ефекторним контролем вищих відділів ЦНС. Можна виділити, як мінімум, два механізми впливу: безпосередній вплив на нейрони або опосередкований – через зміну їхнього кровопостачання.

### 1.2.5. Одиниці відчуття та рецептивне поле

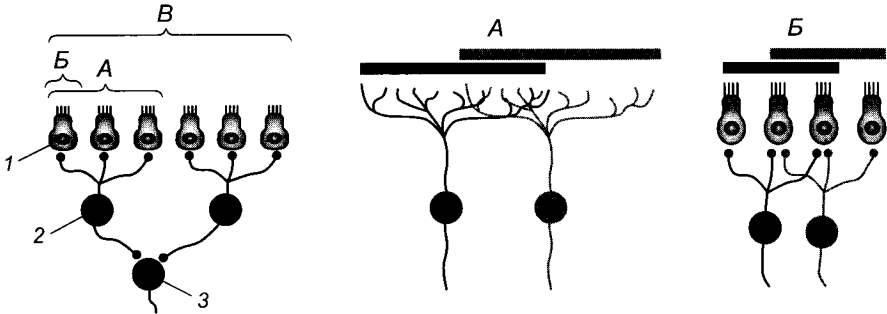
За трансформацію інформації в сенсорній системі відповідають процеси збуджувальної та гальмівної міжнейронної взаємодії. Збуджувальна взаємодія полягає в тому, що аксон кожного нейрона, перейшовши у вищий рівень сенсорної системи, контактує з кількома нейронами, котрі отримують сигнали від декількох клітин попереднього рівня [В. Розенблиз, 1964]. Для кожного аналізатора характерна наявність рецептивного поля (ділянка поверхні, що сприймає подразнення, в якій розгалужене аферентне волокно однієї нервової клітини).

**Рецептивне поле** – це множина рецепторів, функціонально пов'язаних з одним нейроном, яка в певний момент сприймає подразнення. Рецептивне поле нейрона є динамічним утвором: один і той самий нейрон у різні моменти часу може бути функціонально пов'язаний з різною кількістю рецепторів.

Загалом ділянки, що стосуються однієї сенсорної одиниці, перекриваються або перерозподілені між різними рецептивними полями нейронів інших сенсорних одиниць (рис. 1.6).

Співвідношення в корі великих півкуль великого мозку між рецептивними полями і певними ділянками кори визначено порядком їхньої проекції “крапка в крапку”. Кожна ділянка сітківки ока, що сприймає зображення, передає свої сигнали певній ділянці зорової ділянки кори. Усі ділянки коркового центру нагадують екран, який відображає розміщення рецепторів на периферії. Така впорядкованість представництва рецептивних полів дає можливість мозку одержувати об'єктивну інформацію про стан простору.

Рецептивні поля сусідніх нейронів частково перекриваються. У результаті такого організування зв'язку в сенсорній системі утворюється **нервова мережа** – структура, що складається з нейронних елементів. Завдяки їй підвищується чутливість систем до слабких сигналів, а також забезпечується висока пристосованість до змін навколишнього середовища.



**Рис. 1.6.** Перекриття рецептивних полів чутливих нейронів первинно- та вторинночутливих рецепторів: А – рецептивне поле нейрона 2; Б – мінімальне рецептивне поле нейрона 2; В – рецептивне поле нейрона 3 (1 – рецептор, 2, 3 – сенсорні нейрони)

**Сенсорна одиниця** – це термін, за допомогою якого, описують один чутливий нейрон й усі його периферичні гілки. Кожна сенсорна одиниця сприймає подразнення з її рецептивного поля.

Спонтанна активність рецепторів – це безперервне генерування ПД з певною частотою. Вона властива деяким сенсорним рецепторам. Стан постійної активності підвищує чутливість рецепторів, що дає змогу сприймати зміни адекватного подразника в бік його збільшення чи зменшення та реагувати на нього.

### 1.2.6. Кодування характеристик подразника

Аналізується інформація у всіх ланках аналізатора – від рецептора до центральної частини сенсорного аналізатора. Цей аналіз полягає насамперед в обмеженні надлишкової інформації, виділенні суттєвих ознак подразника.

Процес перетворення рецептором енергії стимулу на нервовий імпульс називається **сенсорним кодуванням інформації**. Цей процес розпочинається в рецепторах генерацією ПД, тобто нервового імпульсу. Специфічність подразнення передається у вигляді груп або залпів імпульсів, які відрізняються за кількістю імпульсів, частотою, тривалістю, інтервалами між ними. Разом з тим, вміст інформації залежить не від амплітуди імпульсів (вони підпорядковуються закону “все або нічого”), а частоти [В.О. Самойлов, 2008].

Дія будь-якого подразника (світла, звуку, хімічної речовини, механічної енергії) перекладається на єдину мову нервових імпульсів. Усі нервові імпульси однакові: специфічними провідними шляхами вони несуть до певних проекційних зон кори великих півкуль головного мозку в закодованому вигляді конкурентну інформацію про характер подразнення [П.Г. Костюк, 1977].

У сенсорних рецепторах трансформуються характеристики подразників у сигнально-кодову діяльність нервових клітин [Дж. Сомьєн, 1975]. Водночас кодуються такі характеристики подразника:

- **якісна** (наприклад, світло, звук завдяки специфічності рецепторів, тобто здатності сприймати адекватний подразник);
- **сила** подразника;
- **час дії** подразника;
- **простір**, тобто місце дії подразника й локалізація його в навколишньому середовищі.

**Частотне кодування** – процес кодування сили подразника, який визначається загальною кількістю ПД за одиницю часу, відбувається бінарним подвійним кодом, тобто наявністю чи браком стимулу. За цього кодування враховують не тільки частоту імпульсів, але також об'єднання їх у пачки, кількість імпульсів у пачці, інтервали між пачками.

**Просторово-позиційне кодування** – кодування місця дії подразника і локалізації його в оточуючому середовищі. Різні ділянки шкіри мають просторове представництво на різних ділянках кори великих півкуль, де формуються відчуття, тому ми знаємо, яка точка тіла подразнюється в певний момент часу.

**Часове кодування** – це кодування часу дії подразника. Воно забезпечується тим, що рецептор починає збуджуватися з початком дії подразника і припиняє збуджуватися одразу після вимкнення подразника.

**Он-рецептори** – рецептори, що збуджуються з початком дії подразника.

**Off-рецептори** – рецептори, що збуджуються в разі припинення дії подразника.

**Он-off-рецептори** – рецептори, що збуджуються як на початку дії подразника, так і наприкінці.

Нейрони кожного наступного рівня зібрані в структуру, що подібна до екрана: аферентні волокна, які надходять від різних рецепторних клітин, утворюють синаптичні з'єднання з певними клітинами цієї структури так, що просторове організування рецепторів проектується на нейрони наступного рівня. Кількість таких екранних структур варіює у різних сенсорних системах.

Такий рівень названо **провідниковим відділом** аналізатора, в якому кодування відбувається лише під час передавання сигналів від одного нейрона до іншого. Наприклад, у нервових волокнах інформація не кодується, а лише передається. Для збереження інформації в ЦНС кодування здійснюється за допомогою структурних змін у нейронах.

Мовою мозку є частотний код. Перетворення інформації, тобто переведення її з однієї частотної характеристики на іншу, проходить на кожному рівні аналізаторної системи шляхом зміни коду – перекодування. У вищій відділі ЦНС інформація надходить багатьма каналами, що функціонують паралельно, але про одне і теж саме. У вищих відділах відбувається перекривання кодів. Сприймання одних і тих же явищ навколишнього світу різними рецепторами і навіть різними чутливими системами та перекриття коду становить основу багатогранності відображення явищ нервовою системою.

Відомі додаткові механізми, які суттєво впливають на передавання інформації через певні рівні сенсорних сигналів [Дж. Сомьєн, 1975]:

1. Кожне аферентне волокно, що надходить до сенсорного ланцюга закінчується синаптичним кінцем не на одному нейроні, а охоплює низку клітин – явище називають **дивергенцією** – в результаті чого ділянка збудження після переключення розширена. Дивергенція сенсорних сигналів у ЦНС спричиняє те, що кожний сигнал від рецепторів передається по декількох каналах, що підвищує надійність передавання і дає змогу швидше перетворювати інформацію;
2. У результаті **дивергенції** до кожного нейрона надходить синаптична інформація не від одного аферентного волокна, а від декількох волокон водночас – **конвергенція**. У результаті конвергенції сенсорних сигналів встановлено, що для кожного сенсорного нейрона ЦНС є певне число рецепторів, здатних впливати на його активність;
3. Інформація до кожного нейрона може надходити паралельно;
4. За браком додаткового контролю явищ конвергенції та дивергенції на наступних рівнях переключення можливості просторового кодування інформації дорівнює нулю. Однак цьому протидіють обмежуючі механізми, що наявні у всіх структурах.

### 1.2.7. Регулювання діяльності сенсорних систем

Діяльність сенсорних систем контролюється як місцевими, так і центральними механізмами регулювання та здійснюється завдяки впливу на всі рівні сенсорних систем [П. Г. Костюк, 2008].

Обмеження поширення збудження відбувається за допомогою місцевих гальмівних нейронів, які активуються сигналами з аферентних нейронів і, своєю чергою, гальмують активність перемикаючих нейронів – механізм гальмування.

На нейронному рівні процеси регулювання реалізуються механізмами гальмування.

Найпоширенішими в нервовій системі є **латеральне (бічне)** гальмування та **зворотне** гальмування, що реалізується в нервових мережах, які мають як висхідний, так і низхідний характер. Крім того, механізми регулювання в сенсорних системах можуть відбуватись і завдяки гуморальним факторам. Наприклад, у разі подразнення механорецепторів шкіри вивільняється АТФ з нервових закінчень, що також відповідає за латеральне гальмування [К. Канг, 2005]. Синаптичний механізм забезпечує взаємозв'язок рецепторних одиниць у межах одного рецептивного поля, а гуморальний – у межах різних рецептивних полів.

**Латеральне гальмування** в нервових мережах забезпечується тим, що збудження певних нейронів передається через колатералі на вставні нейрони, які гальмують сусідні, бічні, нейрони. Завдяки цьому обмежуються рецептивні поля, тобто інформація фокусується.

**Зворотне гальмування** в нервових мережах здійснюється через вставний гальмівний нейрон, який утворює гальмівні синапси на тому самому нейроні,

що збуджується. Імпульси від нейрона, який збуджується, передаються вздовж аксона і через його колатераль на вставний гальмівний нейрон. Цей вставний нейрон зворотно гальмує нейрон, який збуджувався. Таке гальмування необхідне для обмеження верхньої межі частоти імпульсів (надмірної імпульсації) у разі збільшення інтенсивності стимулу на вході, що автоматично контролює підсилення реакції нейрона [І.А. Вартанян, 1999].

**Випереджуюче (паралельне) гальмування** в нервових мережах – гальмівні нейрони активуються безпосередньо через колатералі аферентних волокон і гальмування в ланцюзі виникає водночас зі збудженням цієї ланки клітин. Не залежить від рівня активності попередніх ланок, а відображає активність рецептивних клітин чи попередньої ланки.

Гальмівне перетворення сенсорної інформації ґрунтується на тому, що зазвичай кожний збудливий сенсорний нейрон активує гальмівний інтернейрон. Інтернейрон, своєю чергою, пригнічує імпульсацію як самого збудливого елемента (послідовне чи зворотне гальмування), так і сусідніх нейронів (бічне або латеральне). Сила гальмування тим більша, чим сильніший збудливий елемент, і чим ближче розміщена сусідня клітина. Більша частина операцій зі зниження надлишковості і виділення найбільш вагомих даних про подразник забезпечується латеральним гальмуванням.



1. Поясніть поняття: сенсорний рецептор, орган чуття, сенсорна система, подразники різної модальності.
2. Дайте визначення адекватного подразника, наведіть приклади. Що таке абсолютний поріг чутливості, диференційний поріг подразнення?
3. Які відчуття можуть виникати у людини за дії різних подразників та якими рецепторами сприймаються різні подразники? Наведіть приклади.
4. Поясніть різні класифікації органів чуття. Як класифікують рецептори за модальністю подразника?
5. Поясніть закон специфічних нервових енергій та закон проєкції.
6. Чим можна пояснити те, що подразнення холодних рецепторів навіть теплом спричиняє відчуття холоду? Поясніть поняття фантомна кінцівка.
7. Що таке диференційний поріг подразнення? Яку закономірність встановлено Вебером? Поясніть закон Вебера–Фехнера.
8. Формула Стівенса. Як визначають показник  $n$  для кожного типу рецепторів?
9. Яка залежність дає змогу точно оцінити співвідношення між інтенсивністю стимулу та частотою потенціалів дії в нейронах? Поясніть її.
10. Поясніть поняття рецепторний та генераторний потенціали. Де виникає рецепторний потенціал, які його властивості? Чому РП є причиною генерування ПД у нейронах?
11. Опишіть етапи трансформування енергії подразника в енергію нервових імпульсів у первинночутливих рецепторах.
12. Опишіть етапи трансформування енергії подразника в енергію нервових імпульсів у вторинночутливих рецепторах. Що таке генераторний потенціал?
13. Кодування інформації в сенсорних рецепторах.

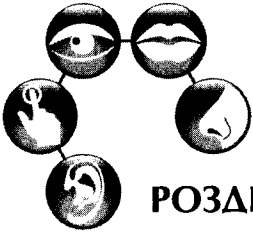
14. Де виникає рецепторний потенціал у первинно- та вторинночутливих рецепторах? Назвіть місце виникнення ПД у сенсорному нейроні? Нарисуйте схему та поясніть етапи перетворення енергії подразника в енергію нервових імпульсів у сенсорних рецепторах.
15. Дайте визначення процесу адаптації. Яким відділам сенсорної системи властива адаптація? Як класифікують сенсорні рецептори за швидкістю адаптації? Поясніть схематично.
16. Яким чином відбувається кодування сили подразника в сенсорних рецепторах? Які види кодування сенсорної інформації Ви знаєте?
17. Поясніть поняття сенсорна одиниця, рецептивне поле нейрона. Нарисуйте схематично та поясніть перекривання рецептивних полів первинночутливих нейронів.
18. Як відбувається кодування часу дії та місця дії подразника в сенсорних рецепторах?
19. Дайте визначення поняття рецептивне поле. Які є види рецептивних полів.
20. Що таке спонтанна активність рецепторів?
21. Поясніть загальні особливості кодування сенсорної інформації в рецепторах? Що відбувається з інформацією, яка надходить у кірковий відділ аналізаторів?
22. Що спільне в будові всіх аналізаторів?
23. Яку роль відіграють органи чуття у пізнанні навколишнього середовища?
24. Де відбувається первинний аналіз подразника в сенсорній системі?
25. Яке значення має адаптація сенсорних систем для життєдіяльності людини?

## ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ

- 1.1. Назвіть правильне розміщення ланок аналізаторів:
  - а) рецептори, відцентрові волокна, робочі органи;
  - б) рецептори, доцентрові волокна, нервові центри, робочі органи;
  - в) рецептори, центри кори великих півкуль;
  - г) рецептори, аферентні нервові шляхи, чутливі центри кори великих півкуль;
  - д) центри кори великих півкуль, відцентрові нервові шляхи, робочі органи.
- 1.2. Що забезпечує безпосередній інформаційний зв'язок організму людини з зовнішнім середовищем?
  - а) сенсорні системи;
  - б) вегетативна нервова система;
  - в) спинний мозок;
  - г) кора великих півкуль;
  - д) сенсорні рецептори.
- 1.3. Відмінність рецепторних клітин від інших клітин організму полягає у тому, що:
  - а) рецептор передає інформацію у вигляді подразнення мембрани клітини;
  - б) не здатні самостійно сприймати зовнішній подразник;
  - в) енергія подразника є лише стимулом для запуску процесів;
  - г) здатні сприймати подразнення різного типу;
  - д) це неспеціалізовані клітини.
- 1.4. Спеціалізованими клітинами, що сприймають сигнали з зовнішнього і внутрішнього середовища та трансформують їх у послідовність нервових імпульсів, називають:
  - а) синапси;
  - б) нейрони;
  - в) епітеліальними;
  - г) сенсорними рецепторами;
  - д) аналізаторами.



- 1.5.** У кожному аналізаторі виділяють три рівні, або відділи:
- а) сенсорний рецептор, рефлекторна дуга, кора великих півкуль;
  - б) чутливий нейрон, чутливі ганглії, ділянки кори великих півкуль;
  - в) рецепторні клітини, чутливий нейрон, ядра провідних шляхів;
  - г) ганглії, ядра і провідні шляхи, ЦНС;
  - д) мембранні рецептори, чутливі ганглії, ділянки кори великих півкуль.
- 1.6.** Абсолютний поріг індивідуального відчуття –
- а) пропорційний відносному збільшенню інтенсивності стимулу;
  - б) порушення функції сенсорної системи;
  - в) досягнення подразником критичної сили, що зумовлює реакцію організму;
  - г) мінімальна інтенсивність стимулу, що необхідна для мінімальної відповіді;
  - д) модальність сенсорних відчуттів.
- 1.7.** Аналізатори – це...
- а) органи чуття;
  - б) рецептори, які перетворюють різні види енергії подразників у нервові імпульси за участю всіх відділів ЦНС;
  - в) рецептори, чутливі нервові шляхи та чутливі зони кори великих півкуль;
  - г) рецептори, доцентрові нервові волокна, відповідні ділянки ЦНС, відцентрові нервові волокна і робочі органи;
  - д) рецептори, доцентрові нервові волокна, відповідні ділянки центральної нервової системи і відцентрові нервові волокна.
- 1.8.** У чому полягає суть адаптації сенсорних систем?
- а) дія подразника закінчується, а збудження в нервових центрах продовжується;
  - б) у разі порушення однієї сенсорної системи її функції частково виконують інші аналізатори;
  - в) за високої інтенсивності та тривалій дії подразника чутливість сенсорної системи знижується і, навпаки, у разі зниження інтенсивності її чутливість підвищується;
  - г) кожна сенсорна система сприймає лише специфічний вид подразника;
  - д) за високої інтенсивності та тривалій дії подразника чутливість сенсорної системи підвищується і, навпаки, у разі зниження інтенсивності її чутливість підвищується.
- 1.9.** Встановіть відповідність між видами модальностей та їхніми типами:
- |                          |                              |
|--------------------------|------------------------------|
| 1. Сенсорні модальності; | А. Відчуття тепла та холоду; |
| 2. Класичні модальності; | Б. Нюх;                      |
|                          | В. Відчуття вібрації;        |
|                          | Г. Зір;                      |
|                          | Д. Відчуття положення тіла;  |
|                          | Е. Біль;                     |
|                          | Є. Внутрішні відчуття;       |
|                          | Ж. Слух;                     |
|                          | З. Смак.                     |
- 1.10.** В якому коді подається кількість інформації?
- а) у потрійному;
  - б) в одиничному;
  - в) у множинному;
  - г) у бінарному;
  - д) у позитивному.



## РОЗДІЛ 2

# БІОФІЗИКА ЗОРОВОГО АНАЛІЗАТОРА

## 2.1. ОПТИЧНА СИСТЕМА ОКА. ФОТОРЕЦЕПТОРНИЙ ОРГАН

### 2.1.1. Еволюція фоторецепції

Основне призначення фоторецепторної системи живих організмів – забезпечення інформацією про умови навколишнього середовища, зокрема, інтенсивність світлового стимулу, просторові та часові характеристики, за допомогою яких організм здатний орієнтуватися відносно одного з найважливіших зовнішніх чинників – світла. Просторові та часові зміни інтенсивності та напрямку світлового потоку можуть спричинити відповідні зміни рухової та поведінкової активності цих організмів.

**Фоторецепція у комах.** Реакція на світло у комах здійснюється за допомогою двох складних очей і трьох простих (рис. 2.1). Складається **просте око** з прозорої лінзи, шару зорових клітин (близько 800) і зорового нерва. На сітківці простого ока не формується зорове зображення, водночас прості очі можуть сприймати такі параметри оптичного випромінювання, як інтенсивність, період і спектральний склад.

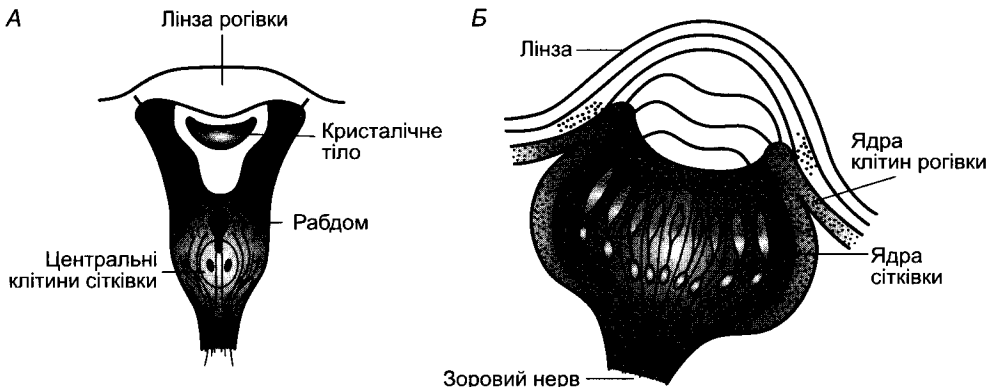


Рис. 2.1. Просте око комах: А – латеральне; Б – дорзальне

Вважають, що прості очі здатні реагувати на сутінки або світанок, забезпечуючи орієнтацію комахи в умовах зниженої освітленості.

**Складні очі** мають фасеткову структуру, що формує мозаїчну картину. Складається складне око з набору **оматид**, кількість яких становить 25 000 у жуків, 8 000–10 000 у бджіл, 4 000 у мух, 100–1 000 у мурашок. Основними елементами омаїд є кришталева лінза (*рогівка*), конус кришталіка, пігментні клітини, фоторецептор, **рабдом** (*ретинальна клітина*). Зовнішній вигляд складного ока зображено на рис. 2.2, А, а омаїда – на рис. 2.2, Б. У бджоли, наприклад, до внутрішнього кінця конуса кришталіка приєднано вісім радіально розмішених зорових клітин, завдяки яким комаха спроможна сприймати поляризацію відбитого сонячного випромінювання й орієнтуватися у просторі.

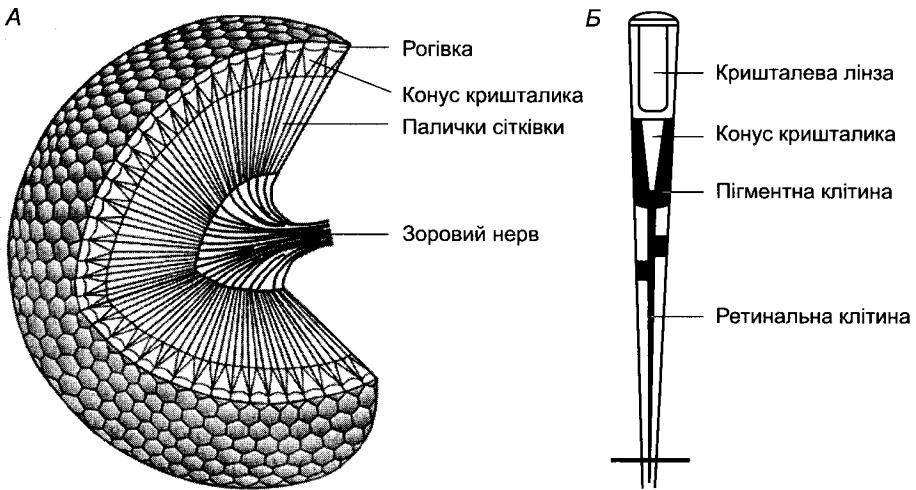


Рис. 2.2. Складне око бджоли: А – фасеткова структура складного ока; Б – структура омаїда

Щодо здатності комах сприймати колір, то зазначимо, що стимулювальною дією характеризуються довжини хвиль у діапазоні 250–700 нм. Вважають, що метелики, мухи і деякі жуки реагують на синій колір; бджоли – на червоний, жовтий, зелений і синьо-зелений. Крім того, комахам притаманна чутливість до ультрафіолетового випромінювання. Але можливим поясненням відвідування комахами кольорових квітів є їхня здатність розрізняти інтенсивність випромінювання, відбитого від різних частин квітки (див. рис. 2.2).

**Зоровий аналізатор риб.** Будову ока риби зображено на рис. 2.3. Для захисту рогівки від великого тиску і піску око має *оболонку* – тверде прозоре утворення. Коефіцієнти заломлення оболонки, рогівки і води приблизно однакові. Фокусування ока на об'єкт відбувається за допомогою *втягуючого м'яза*, який пересуває кришталік уздовж оптичної осі рогівки.

**Зоровий аналізатор птахів** призначений не лише для створення зорових зображень, функції його полягають також у формуванні кольорових образів,

що важливо з точки зору розпізнавання статевих партнерів, суперників і ворогів. Більшість птахів проводить увесь свій час у пошуках корму, але спосіб життя у них різний. Вони можуть вести денний або нічний спосіб життя; деякі з них літають високо над поверхнею землі. Все це позначається на будові та функції зорового аналізатора, що сформувався протягом еволюції.

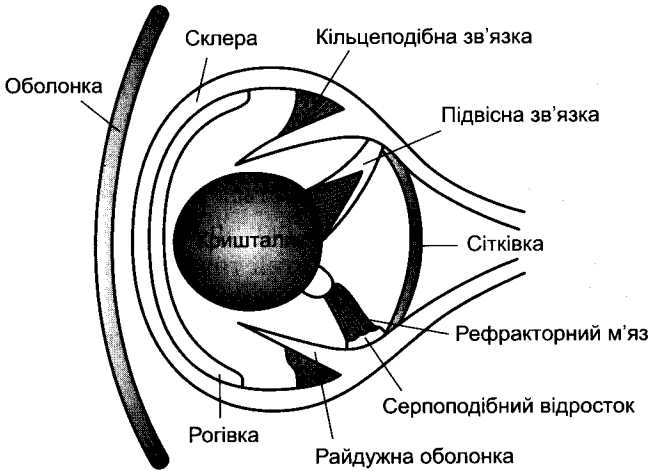


Рис. 2.3. Зоровий аналізатор риби

Можна розрізнити чотири основні типи будови ока у птахів (рис. 2.4): *рурчастий (циліндричний)* тип ока трапляється у сов; *плоский* – притаманний курам; *кулеподібний* – птахам-хижакам; *плоско-сферичний* – у співочих птахів.

Отже, птахи відрізняються не лише формою ока, а й його внутрішньою структурою. Очні яблука більшості птахів обладнані двома специфічними пристроями для підвищення гостроти зору – центральною ямкою і гребінцем.

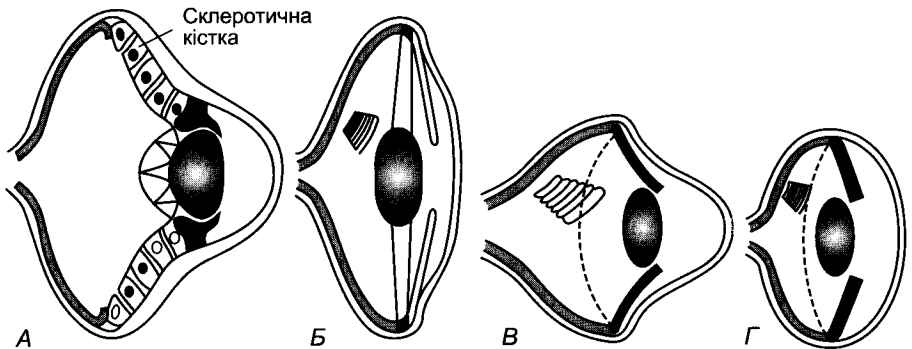


Рис. 2.4. Основні типи будови ока у птахів: А – рурчастий (циліндричний); Б – плоский; В – кулеподібний; Г – плоско-сферичний

**Зоровий аналізатор ссавців.** Сенсорна інформація щодо навколишнього середовища сприймається людиною або твариною у вигляді змін таких параметрів, як інтенсивність світла, довжина світлової хвилі, форма, розміри і положення об'єкта. Основний елемент *зорового аналізатора* (сенсорної системи, яка перетворює оптичні стимули в послідовність нервових імпульсів) – **око**; його призначення – фокусування зображення на сітківку, регулювання кількості світла, яке бере участь у формуванні зображення, перетворення зображення фоторецепторною системою ока і передавання інформації в мозок.

**Ембріональний розвиток** зорового аналізатора починається порівняно рано (на третьому тижні), і до моменту народження дитини зоровий аналізатор морфологічно в основному сформований, проте вдосконалення його структури відбувається і після народження й завершується в шкільні роки.

В умовах нормального ембріогенезу окремі структури ока плоду формуються у певній послідовності: третій–п'ятий тижні вагітності – утворюються очні ямки, лінза кришталика, диференціюється сітківка, зачатки зорового нерва; шостий–восьмий – утворення склистого тіла, рогівки, зачатків повік, склери; дев'ятий–дванатцятий тижні – утворення паличок і колбочок, райдужної оболонки, війчастого (ціліарного) тіла. Тератогенний вплив з другого по сьомий тиждень мають вірусні інфекції, іонізуюча радіація, шкідливі звички та вживання алкоголю.

Найінтенсивніше очне яблуко росте перші п'ять років життя, менш інтенсивно до дев'яти–дванадцяти років.

Усі новонароджені діти не мають пігменту в райдужній оболонці, тому очі в них завжди тьмяно-сірі (т.зв. молочні). Проте після першого року життя вони темнішають і набувають певного кольору, оскільки починає утворюватися пігмент меланін.

До п'яти років товщина рогівки у дітей зменшується, а радіус кривизни її майже не змінюється. З віком рогівка стає гущішою. Її заломлювальна сила зменшується. Також змінюється рефлекторне звуження зіниці на світло. В перший місяць життя дитини воно становить 0,9 мм, в 6–12 місяців – 1,2 мм, у віці від 2,5 до 6 років – 1,5 мм і тільки у старшому віці воно досягає величини дорослих – 1,9 мм. У віці 6–8 років зіниці широкі в результаті переваги тонусу симпатичних нервів, які іннервують м'язи райдужної оболонки. У 8–10 років зіниця знову стає вузькою і миттєво реагує на світло. До 12–13 років швидкість та інтенсивність реакції зіниці такі самі, як у дорослого.

До 9–12 років встановлюється залежність між заломлювальною силою (оптичний компонент) і довжиною осі (анатомічний компонент). Фіксування предметів формується у віці від п'яти днів і до трьох–п'яти місяців, у віці від трьох до семи років здатність довільно фіксувати очі вдосконалюється.

Новонароджені повертають очі в бік світлового подразнення, за дії сильних світлових подразників заплющують очі, в 1,5–2 місяці за умови швидкого наближення предмета до ока з'являється мигальний рефлекс.

У перші дні після народження рухи очей у дітей некоординовані. До другого місяця рухи очей і повік стають координованими. Новонароджена дитина плаче без сліз. Сльози у дітей під час плачу з'являються лише після 1,2–2 місяців.

Зорові умовні рефлекси виробляються з перших місяців життя дитини, проте чим менший вік дитини, тим потрібна більша кількість поєднань умовного зорового сигналу і безумовного подразника.

Відчуття кольорів розвивається у дітей поступово. Діти починають розрізняти кольори вже з трьох місяців (жовтий, зелений, червоний) і в три роки повністю розрізняють кольори. Діти шкільного віку спочатку звертають увагу на форму предмета, потім його розміри і, нарешті, колір.

Нічне бачення, тобто здатність паличок сітківки ока сприймати світлові подразнення, з віком змінюються. До 20 років воно зростає, а потім знижується.

Будову ока ссавців у вертикальній площині наведено на рис. 2.5.

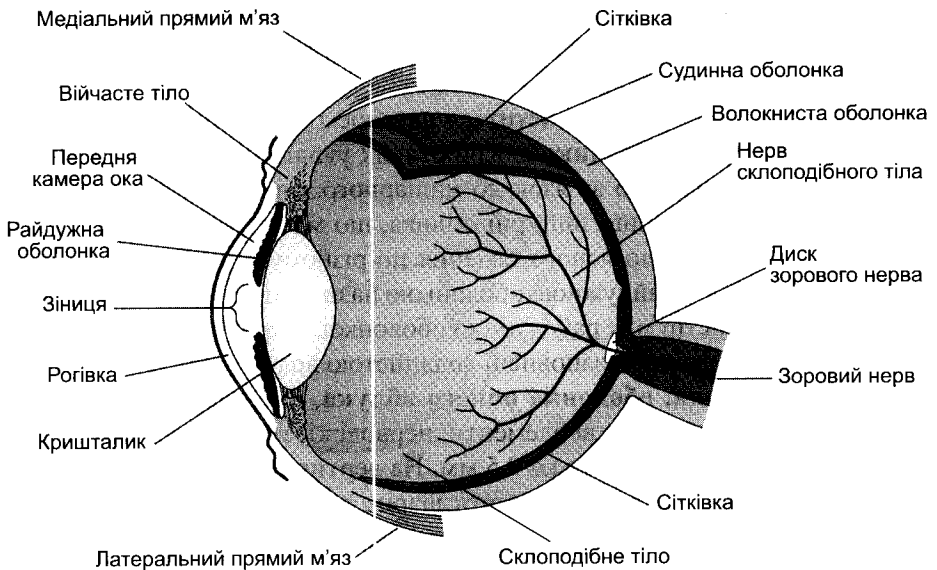


Рис. 2.5. Будова ока

#### Будова зорового аналізатора:

- **око** – фоторецептори у сітківці (*периферичний* відділ);
- **зоровий нерв** – II пара черепно-мозкових нервів (чутливі нерви – *провідниковий* відділ);
- **зорова зона** кори півкуль головного мозку – потилична доля (*центральный* відділ).

**Орган зору** (око) розміщений в очній ямці черепа. Око складається з **очного яблука** і **додаткових органів ока** (окорухових м'язів, повік, слізного апарату).

Стінка очного яблука має майже кулясту форму, складається з трьох оболонок, які розміщені одна над одною (див. рис. 2.5).

Оболонки утворюють щільну капсулу очного яблука, середина якої заповнена прозорою драглистою речовиною – **склисте тіло**.

Якщо розглядати очне яблуко, то на зовнішній поверхні його можна бачити **фіброзну оболонку**, названу **склерою**, чи білковою оболонкою. Передній відділ цієї оболонки утворює прозору **рогівку**. В ділянці заднього полюса очного яблука білкова оболонка охоплює вхідний в очне яблуко стовбур зорового нерва [А.В. Коробков, С.А. Чеснокова, 1985].

Під **склерою** лежить **судинна оболонка**, багата судинами і пігментом. Спереду вона поступово переходить у **війкове**, або **циліарне тіло**, в якому знаходяться гладкі м'язові волокна, що утворюють **війковий м'яз** [Н.А. Агаджанян, В.М. Смирнов, 2007]. Самий передній відділ судинної оболонки, що облямовує у вигляді кільцеподібної смужки зіницю, називається **райдужною оболонкою**. У райдужній оболонці є два шари м'язів: *колові* і *радіальні*. У разі скорочення колових м'язів звужується зіниця, а під час скорочення радіальних – розширюється. Отже, зіниця відіграє роль діафрагми, що регулює силу світла, що падає на світлочутливу оболонку ока. Наявність у райдужній оболонці пігментних клітин зумовлює колір очей.

За райдужною оболонкою міститься прозоре тіло, що має форму двоопуклої лінзи, назване **кришталіком**. Кришталік укладений у прозору капсулу, прикріплену за допомогою зв'язок до циліарного тіла. Скорочення війкових м'язів зумовлює зміну кривизни кришталіка, що має дуже важливе значення для пристосування ока до ясного бачення по-різному віддалених предметів. Простір між роговою і райдужною оболонкою називають **передньою камерою ока**. Невеликий простір між райдужною оболонкою і кришталіком – це **задня камера ока**. Обидві камери заповнені водянистою вологою.

Третя, **внутрішня, оболонка очного яблука**, чи **сітківка**, має складну будову і містить світлочутливі елементи, нервові клітини й опорні утворення (див. рис. 2.5). Її товщина близько 0,5 мм. На вертикальному розрізі сітчастої оболонки ока можна розрізнити десять шарів, з яких десятий шар межує зі склистим тілом ока, а перший шар дотичний до судинної оболонки ока [І.А. Вартанян, 1999].

### 2.1.2. Оптична система ока

Зоровий аналізатор є сукупністю структур, які сприймають світлову енергію, тобто електромагнітні хвилі, діапазон яких становлять від 400 до 750 нм. Ці коливання можуть відрізнитися за амплітудою, що сприймається оком як різниця яскравості, та за довжиною хвилі – як різниця кольору.

У еволюції становлення оптичної системи хребетних простежуються **дві тенденції**:

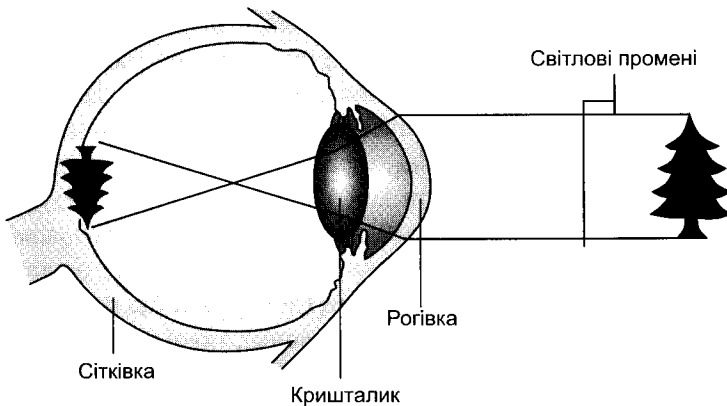
- 1) у риб, земноводних, плазунів і птахів сітківка аналізує значно більше інформації, ніж у ссавців (в яких простежується деяке зниження функції сітківки завдяки зростанню у центральній частині зорового аналізатора);

2) зір нижчих хребетних керує переважно автоматичними зоровими **рефлекторними реакціями**: у них добре розвинута природна здатність до аналізу розмірів і напрямку руху об'єктів, але погано розвинуте сприйняття цілісних предметів, оскільки бракує первинної кори, яка добре розвинута у ссавців та птахів.

У *периферичному* відділі зорового аналізатора, крім світлочутливого апарату, репрезентованого сітківкою, є складна система прозорих світлозаломлюючих середовищ, що створює можливість одержання на сітківці виразного зображення видимих предметів [В.М. Покровский, Г.Ф. Коротько, 2007]. Це т. зв. **оптична система ока**.

У хребетних тварин розрізняють **оптичну систему і фоторецепторний орган (сітківка)** займає внутрішню сенсорну поверхню задньої половини очного яблука, де також містяться всі інші нейрони сітківки).

**Оптична система ока – діоптричний апарат** – складна система, яка фокусує світлові промені лінз та формує на сітківці обернене та зменшене зображення предметів зовнішнього світу (рис. 2.6).



**Рис. 2.6.** Формування на сітківці зображення

Промені світла, що потрапляють на око, проходять крізь низку заломлюючих поверхонь, якими є передня і задня поверхні рогівки, кришталик і склисте тіло. Хід променів у цій оптичній системі визначається показником заломлення окремих середовищ, радіусом заломлюючих поверхонь, а також деякими іншими оптичними параметрами.

Чим більша заломлююча сила оптичної системи, тим коротша фокусна відстань, тобто відстань від оптичного центру системи до тієї крапки, в якій сходяться заломлені промені. В офтальмологічній практиці прийнято виражати заломлюючу силу в діоптріях. **Одна діоптрія (D)** відповідає заломлюючій силі лінзи, головна фокусна відстань якої дорівнює одному метру.

У процесі розглядання далеких предметів, *сумарна заломлююча сила* ока людини дорівнює 59 D, а на близькій відстані – 70,5 D. Зображення на сітківці



ока виходить зменшеним і оберненим. Ми бачимо предмети не в перевернутому, а в їхньому природному вигляді завдяки життєвому досвіду і взаємодії аналізаторів (рис. 2.7).

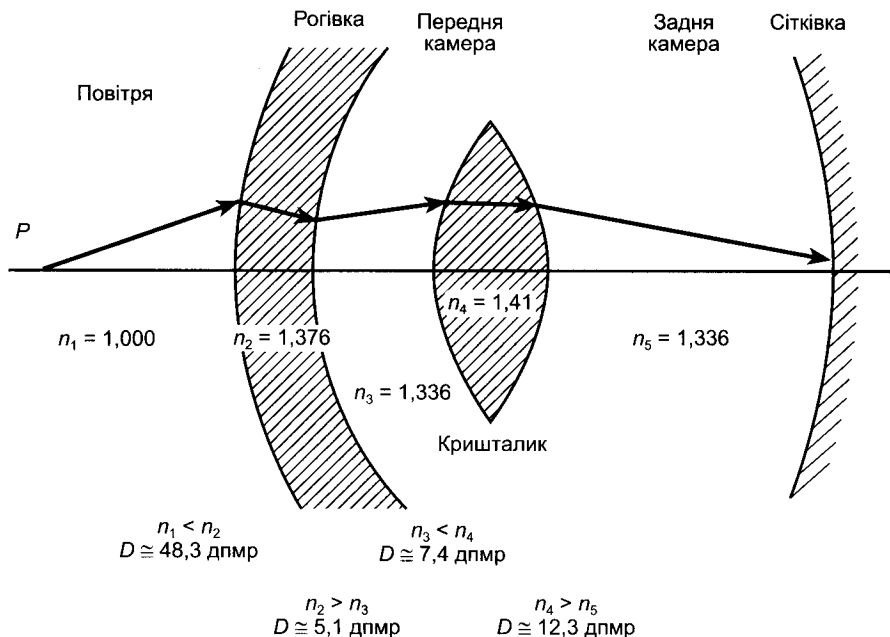


Рис. 2.7. Заломлювальна здатність ока

**Оптична система** ока складається з (див. рис. 2.5):

- **рогівки.** Тонка зігнута прозора оболонка, з якої починається процес фокусування світлових променів (має постійну кривизну і заломлює світло);
- **рідини передньої і задньої камер;**
- **райдужної оболонки.** Непрозора кольорова оболонка, що містить м'язові волокна, від натягу яких змінюється кількість світла, що потрапляє в око крізь розширення або звуження отвору, що міститься у її центрі, – зіницю;
- **кришталіка.** Еластичне прозоре тіло у вигляді двоопуклої лінзи, фокусує світлові промені на сітківці (складається з білків – кристалінів);
- **склистого тіла** – це прозорий гель, склиста волога і склиста строма – колоїдний розчин колагену й гіалуронової кислоти.

Оптичні середовища очей не тільки фокусують промені на рецепторних клітинах сітківки, але і фільтрують їх. Наприклад, рідина передньої камери ока практично повністю не пропускає всі інфрачервоні промені (з довжиною хвилі більше 760 мкм). Кришталік також поглинає інфрачервоні промені.

Ультрафіолетові промені поглинаються роگیлкою та іншими середовищами, тому ці промені не доходять до сітківки.

### 2.1.3. Рефракція. Аномалії рефракції

Промінь світла проходить крізь рогівку, вологу передньої камери, кришталик і склоподібне тіло з різною швидкістю. Якщо швидкість променя світла в повітрі дорівнює 300 000 км/с, то в середовищах ока вона знижується до 200 000 км/с. Унаслідок цього на поверхні, яка відокремлює ці середовища, відбувається заломлення світла, або **рефракція**.

Для чіткого бачення предмета необхідно, щоб промені від окремих точок були сфокусовані на сітківці. Цю функцію виконують очні м'язи, які повертають око, і заломлюють середовища очей. Око здатне пристосовуватися до чіткого бачення предметів, розміщених від нього на різній відстані.

**Акомодація** – зміна фокусної відстані оптичної системи ока для отримання на сітківці чітких зображень – завдяки зміні радіуса кривизни кришталіка. У молодій людини рефракційна здатність кришталіка може змінюватися від 15 до 29 D, тобто діапазон акомодації становить близько 14 D. Кришталік міститься в тонкій капсулі, котра переходить у зв'язку. Кривизна кришталіка залежить від взаємодії сил еластичності самого кришталіка і натягу капсули.

Для створення на сітківці чіткого зображення предметів, які відділені від ока на різних відстанях, оптична система ока має перефокусуватися. У процесі розглядання близьких предметів війковий м'яз скорочується і кришталік завдяки своїй еластичності стає більш опуклим, збільшується його заломлююча сила і зображення фокусується на сітківці – акомодація на близьку точку (рефракція збільшується). Під час розглядання предметів на далекій відстані, напруження війкового м'яза зменшується, війкове тіло натягується і капсула кришталіка зумовлює здавлювання кришталіка, його заломлююча сила зменшується – акомодація на дальню точку (рефракція зменшується).

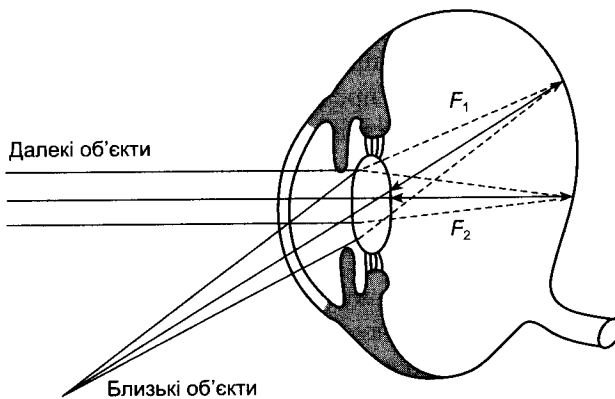


Рис. 2.8. Асиметрична форма очного яблука коня

Очне яблуко заломлює паралельні промені світла, фокусує їх на сітківці. Скорочення війкового м'яза розпочинається тоді, коли предмет наближається

на відстань 65 см, а максимум буває у разі його розміщення на відстані 7–14 см від ока. Найменша відстань, за якої предмет сприймається оком чітко, називається *найближчою точкою ясного бачення*. Далекі предмети здорове око розглядає без напруження акомодациї, тобто без скорочення війчастого м'яза. З віком еластичність кришталика зменшується і ця точка віддаляється. Для здорового ока дальня точка перебуває у безмежності, а близька – на відстані 15–20 см. Це означає, що предмети, розміщені ближче 15 см, не можна чітко побачити навіть за максимального скорочення війкового м'яза. Найближча точка ясного бачення значно змінюється з віком: до року вона міститься на відстані менше 7 см від ока, в 20 років – 8,3 см, в 30 років – 11 см, в 40 років – 17 см, у 50–60 років – 50 см, в 60–70 років – 80 см.

Цікаво розглянути властивості зорового аналізатора деяких тварин, які в процесі еволюції набули специфічні риси, наприклад коня. Очне яблуко коня асиметричне (рис. 2.8); рогівка міститься поблизу верхньої ділянки ока; сітківка посунута відносно оптичної осі ока.

Війчасті м'язи відіграють незначну роль у зміні радіуса кривизни кришталика. Здатність коня фокусувати зоровий аналізатор на об'єкти, що розміщені на різних відстанях, досягається простим нахилом голови. З кожною зміною положення голови коня змінюється фокусна відстань – від 40 до 45 мм. Ще однією особливістю зорового аналізатора коня є форма зіниці – у молодих коней вона кругла, після п'яти–шести років форма зіниці наближається до еліпсоїдної.

**Регулювання акомодациї.** У регулюванні натягу зв'язки головна роль відводиться **циліарному м'язу**. Під час скорочення м'яза послаблюється натяг капсули кришталика, і під дією еластичних сил кривизна його збільшується. Циліарний м'яз іннервується парасимпатичними волокнами окорухового нерва, і у разі їхнього збудження око починає чітко бачити близько розміщені предмети. Тому за тривалого читання очі починають “стомлюватися”. Якщо закапати в око лікарські препарати, які блокують медіаторне передавання сигналів парасимпатичного нерва (наприклад, атропіну сульфат), то око припиняє чітко “бачити” близько розміщені предмети.

**Рефракція кришталика** – це заломлювальна сила кришталика, що пов'язана з фокусною відстанню ( $f$ ) таким способом:

$$D(\text{кришталика}) = \frac{1}{f}, \quad (2.1),$$

де  $f$  – відстань позаду кришталика в метрах, на якій паралельні промені світла перебувають в одній точці, вимірюють у діоптріях. Для того, щоб визначити заломлювальну силу лінзи, необхідно 1 м розділити на її фокусну відстань, середня величина якої вважається 17 мм (0,017 м).

Відношення швидкості променя світла в повітрі до відповідного прозорого середовища називають **рефракційним індексом**. Рефракційний індекс рогівки становить – 1,38, водянистої вологи – 1,33, кришталика – 1,4, склистого тіла – 1,34.

Якщо одне середовище перебуває під кутом до світла, яке проходить у іншому середовищі, напрям променя світла змінюється. Кут його зміни залежить як від кута падіння світла, так і від рефракційного індексу.

Найбільш поширеними аномаліями рефракції (рис. 2.9) (**еметропія** – нормальний зір) є:

- **міопія – короткозорість** – це такий вид порушення рефракції, за якого промені від предмета після проходження крізь світлозаломлювальний апарат фокусуються не на сітківці, а попереду неї. Це спричинено або збільшенням передньо-заднього діаметра очного яблука, або значною заломлювальною силою ока. Близькі предмети короткозора людина бачить без акомодатії, а віддалені – розпливчасто й нечітко. Для корегування використовують окуляри з двоввігнутими лінзами, які зумовлюють розходження світлових променів перед їхнім потраплянням на рогівку (-D).

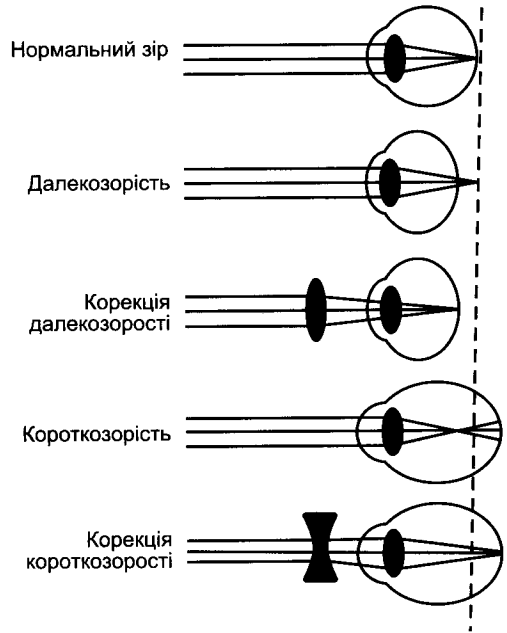


Рис. 2.9. Порушення зору та його корекція

- **гіперметропія – далекозорість** – це порушення рефракції, за якого промені від предмета після проходження через світлозаломлювальний апарат фокусуються позаду сітківки. Причина – очне яблуко коротше від нормального або слабка заломлювальна здатність ока. Для корегування використовують окуляри з двоопуклими лінзами, які збільшують рефракцію ока та вкорочують фокусну відстань (+D).
- **астигматизм** – це спотворення зображень, пов'язане з неправильною кривизною рогівки, оскільки форма рогівки не ідеально сферична, її кривизна більша в одному напрямку. Для корегування зору використовують циліндричні лінзи. Невеликий ступінь астигматизму (до 0,5 D) майже не погіршує зір, тому його називають фізіологічним астигматизмом;
- **пресбілія – вікова далекозорість** (втрата акомодатії) – кришталік втрачає еластичність і відповідно здатність до акомодатії. Люди старшого віку не можуть читати друковані букви на тій самій віддалі, що в молодому віці.

У період раннього дитинства більшість дітей далекозорі, оскільки повздовжня вісь їхнього ока коротка. Приблизно з чотирьох–п'яти років очні яблука

починають інтенсивніше рости і у більшості дітей формується функціональна короткозорість, яка звично триває до віку 10–12 років.

Під час статевого дозрівання спостерігається нова хвиля нерівномірності росту очних яблук: вони швидше починають рости у ширину, повздовжня вісь очей стає короткою і виникає функціональна далекозорість. Лише у 15–17 років, за нормального розвитку зорового аналізатора, встановлюється нормальна рефракція очей. Отже, впродовж усього періоду шкільного навчання відбувається розвиток зору і тому (за умови порушення гігієни зору) у дітей дуже високий ризик виникнення патологічних відхилень у стані зору. Наприклад, за даними І.М. Маруненко зі співавт. (2004), за шкільний період кількість короткозорих дітей зростає у 15 разів.

Ознаками початку розвитку короткозорості у школярів є поява скарг, що вони почали погано бачити написане на дошці і просять пересадити на одну з передніх парт. Такі діти близько підносять книжку до очей, коли читають, а також дуже нахиляються під час письма. Для короткозорих дітей характерне примружування очей під час розглядання предметів [І.А. Вартанян, 1999].

У новонародженої дитини зоровий аналізатор здебільшого морфологічно сформований, проте остаточне вдосконалення його структури завершується, як було вказано, у шкільні роки. В умовах нормального ембріогенезу окремі структури ока плоду формуються у певній послідовності: впродовж перших трьох–п'яти тижнів вагітності утворюються очні ямки, лінза кристалика, відбувається диференціація сітківки і виникають зачатки зорового нерва; впродовж шести–восьми тижнів утворюється склисте тіло, рогівка, зачатки повік і склери; впродовж дев'яти–дванадцяти тижнів утворюються палички і колбочки, райдужка, війчасті (циліарні) тіла. Негативний вплив на розвиток зорового аналізатора (особливо в період з другого до сьомого тижня розвитку плоду) можуть спричинити вірусні інфекції, іонізуюча радіація, тютюнопаління матері та вживання нею алкоголю.

Найбільш прискорено очне яблуко росте в перші п'ять років життя, а далі цей процес уповільнюється та триває до дев'яти–дванадцяти, а іноді і до чотирнадцяти років.

#### 2.1.4. Зіничні реакції

**Зіничні реакції** на світло забезпечують оптимальне освітлення сітківки та захищають око від перенавантаження (рис. 2.10).

Зіниця подібно до діафрагми у фотокамері визначає кількість світла, що проходить крізь неї (змінюється у межах 1,5÷8 мм). Звужується зіниця внаслідок збільшення освітленості та під час переведення фокусу з дальнього предмета на близький. Розширюється зіниця, коли зменшується освітлення і під час нервового або психічного збудження.

Діаметр зіниці змінюється в межах приблизно від 15 мм за максимального звуження до 8 мм за максимального розширення. Оскільки яскравість світла на сітківці збільшується пропорційно квадрату діаметра зіниці, діапазон світлової

та темної адаптації, який може здійснюється зіничним рефлексом, становить близько 30 : 1, тобто кількість світла, що потрапляє в око, завдяки зіниці може змінюватися в 30 разів.

У регулюванні зіничного рефлексу беруть участь парасимпатичні волокна очорухового нерва, що зумовлюють звуження зіниці завдяки скороченню м'яза-замикача, і симпатичні волокна, що надходять разом з очною артерією і забезпечують її розширення під час скорочення м'яза.

У здорової людини наявна сумарна реакція на світло: коли освітити одне око, його зіниця звужується одночасно з зіницею неосвітленого ока.

Зіничні реакції на світло забезпечують оптимальне освітлення сітківки та захищають око від перенавантаження.

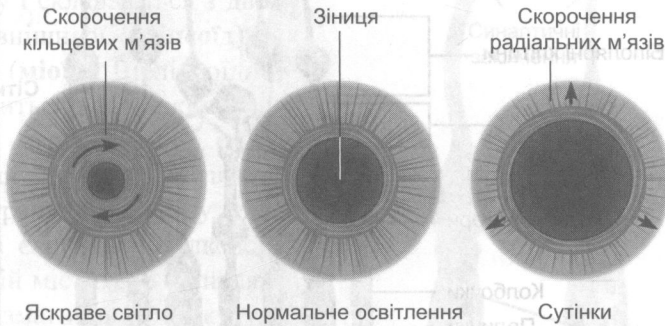


Рис. 2.10. Зіничні реакції

Як і в усіх лінз, у рогівки й кришталика різні ділянки мають різну фокусну відстань: вона більша у центральній частині, ніж у периферійній. Унаслідок цього виникає явище сферичної аберації, яке робить зображення нечітким. Крім сферичної, оптичні середовища ока людини зумовлюють ще й хроматичну аберацію. Вона виникає внаслідок того, що найкоротші хвилі (сині кольори) заломлюються сильніше, ніж довгі (червоні кольори). Аберация зменшується завдяки функції зіниці. Що менший діаметр зіниці, то меншою мірою беруть участь периферичні відділи оптичної системи ока в побудові зображення, а отже, й менше спотворення його. За умови появи непрозорих включень у оптичних середовищах ока спостерігається дифракційна аберация завдяки огинанню перешкоди світловими променями і їхнього розсіювання. Рефракція ока може відрізнитись у різних меридіанах, унаслідок чого на сітківці не формується точкове зображення.

### 2.1.5. Будова сітківки. Зорові рецепторні клітини

**Сітківка** – це винесений на периферію нервовий центр (*периферичний відділ зорового аналізатора*), в якому відбувається оброблення зорових сигналів і передавання їх у головний мозок. **Сітківка** є фоторецепторним органом ока, в якому відбувається перетворення світлового подразнення у нервові збудження та первинне оброблення сигналу (рис. 2.11).

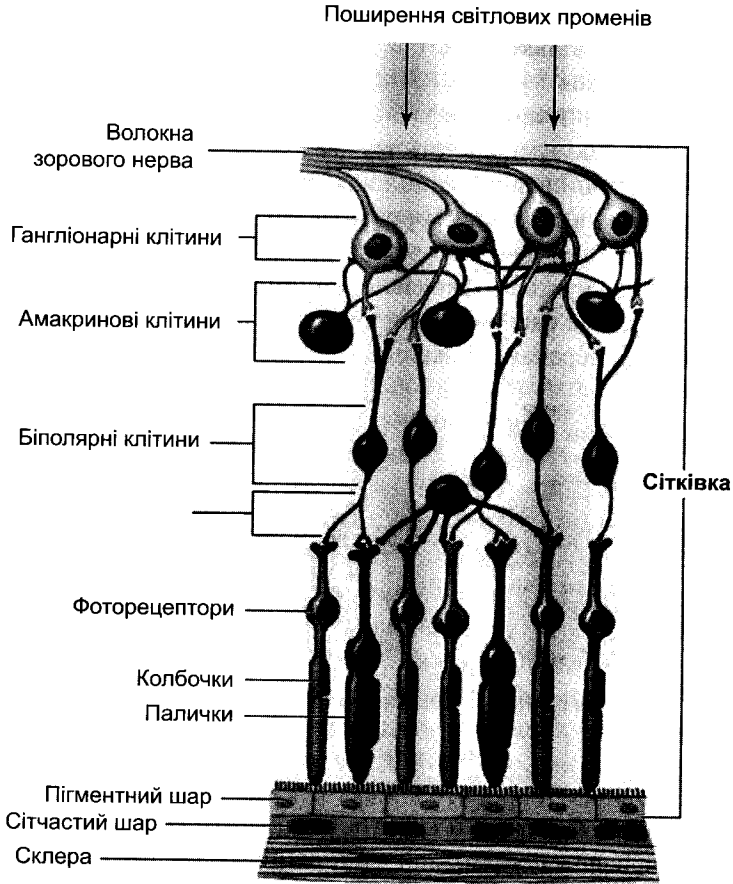


Рис. 2.11. Будова сітківки

Сітківка складається з таких типів клітин:

- **фоторецепторів** (колбочки та палички);
- чотирьох різних класів **нервових клітин** (біполярних, гангліозних, горизонтальних, амакринових);
- **гліальних клітин** (мюллерівські опорні клітини);
- **пігментних клітин**.

Світлочутлива частина сітківки має шар фоторецепторів. В оці людини розрізняють морфологічно два класи фоторецепторів: **палички** (близько 120 млн, містять один пігмент родопсин) і **колбочки** (близько 6 млн, містять три пігменти) [Т. Кук, К. Десплан, 2001]. Різниця між функціями паличок і колбочок лежить в основі феномену подвійного зору.

Кожна паличка (рецептори монохроматичного або безколірного сутінкового світла) та колбочка (рецептори кольорового або хроматичного денного світла) має **зовнішній сегмент** (рис. 2.12), **внутрішній сегмент**, який охоплює ядерну частину клітини та синаптичну зону [Е. Робертс, 1960].

Виділяють такі частини у фоторецепторах:

- 1) **зовнішній і внутрішній сегменти**, які разом формують апікальний відросток фоторецептора;
- 2) **зовнішні волокна** – короткий відросток, що з'єднує зовнішній та внутрішній сегменти фоторецепторів з тілом клітини;
- 3) **тіло** клітини, що містить ядро;
- 4) **внутрішні волокна**, що з'єднують тіло клітини з синаптичними закінченнями фоторецептора;
- 5) **синаптичне закінчення** – “ніжка” палички і сферула колбочки.

Внутрішні сегменти обох видів фоторецепторів мають циліндричну форму і складаються з двох частин – зовнішньої (**еліпсоїд**) та внутрішньої (**міоїд**). В еліпсоїдній частині міститься велика кількість мітохондрій, агранулярний ендоплазматичний ретикулум, вільні рибосоми і гранули глікогену. Міоїдна ділянка є центром білкового синтезу. В ній міститься гранулярний ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі, мікротрубочки, мікрофіламенти і гранули глікогену.

Зовнішні сегменти паличок паличкоподібні, а колбочок – конусоподібні. У паличок зовнішній сегмент складається з приблизно тисячі мембранних дисків, щільно укладених стопкою. А в колбочок диски утворені складками мембрани. Молекули зорових пігментів (які поглинають світло та ініціюють рецепторну реакцію) містяться в цих мембранних структурах досить упорядковано.

Синаптичний комплекс паличок складається з самої **сферули**, синаптичної стрічки і постсинаптичних відростків, які належать горизонтальним або біполярним клітинам. **Сферули** за допомогою щілинних з'єднань з'єднуються зі сферулами або “ніжками” інших паличок і колбочок. З однією сферулою палички може взаємодіяти кілька різних горизонтальних клітин і чотири біполярні клітини. Одна “ніжка” колбочки контактує з одною біполярною клітиною, яка, своєю чергою, має контакти з шістьма–вісьма горизонтальними клітинами. Кожна “ніжка” може мати з'єднання з двома карликовими і 15 дифузними біполярними клітинами.

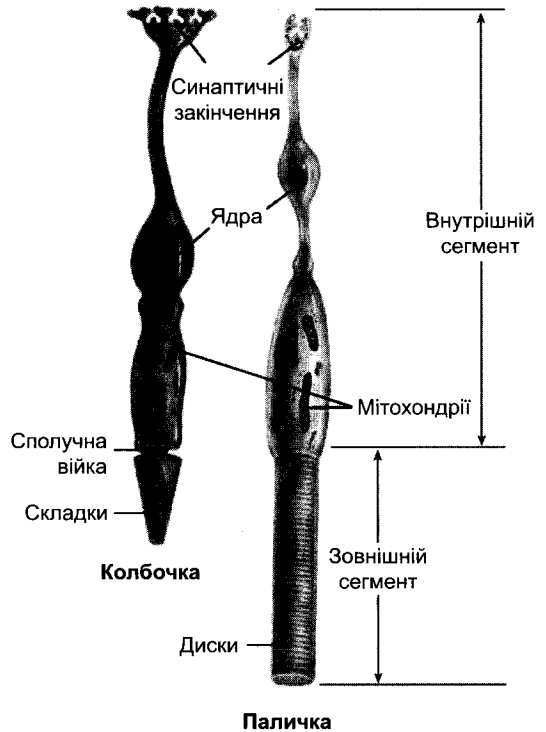


Рис. 2.12. Схематична будова зорових рецепторів



Сфери паличок і “ніжки” колбочок насправді є місцем синаптичних контактів фоторецепторів з біполярними і горизонтальними клітинами, а також одина з одною.

Зорові сигнали передаються послідовно (вертикально) ланцюгом з трьох типів клітин [В.Д. Глезер, І.І. Цуккерман, 1961], які розрізняють як за будовою, так і за функціями:

фоторецептори → біполярні клітини → гангліозні клітини → ЦНС.

**Біполярні нейрони** – утворюють синапси між колбочками й паличками та гангліозними нейронами; забезпечують сходження групових сигналів.

**Гангліозні клітини** – великі нейрони сітківки, аксон яких формує зоровий нерв; деякі клітини поглинають світло і контролюють діаметр зіниці.

**Горизонтальні та амакринові нейрони** – посилюють сприйняття контрасту, контури об’єктів, зміни інтенсивності світла.

Усі клітини з’єднані між собою синаптичними контактами. Сітківка містить також клітини, які забезпечують латеральні (горизонтальні) зв’язки між елементами певних рівнів:

- горизонтальні клітини – на рівні між фоторецепторами та біполярними клітинами;
- амакринові клітини – на рівні між біполярними та гангліозними клітинами.

Горизонтальні та амакринові клітини називають також **гальмівними нейронами**, оскільки вони забезпечують латеральне гальмування в певних ділянках шарів сітківки ( обмежують поширення сигналу всередині сітківки).

Загалом у сітківці переважає конвергенція. Інформація, отримана від майже 125 млн рецепторних клітин, надходить до майже одного мільйона гангліозних клітин, аксони яких утворюють зоровий нерв. Зоровий нерв виходить з очного яблука та передає інформацію в мозок. Місце, де збираються аксони гангліозних клітин, зовсім не містить світлочутливі елементи і тому його названо **сліпою плямою**. Пробіл у полі зору, пов’язаний з наявністю сліпої плями, звичайно не помітний, він компенсується діяльністю сусідніх ділянок сітківки.

Біполярні клітини сполучають кілька рецепторів. Здебільшого кожна гангліозна клітина на вході одержує імпульси від кількох біполярних клітин. Унаслідок цього виникає дивергенція зорових стимулів.

Ступінь конвергенції залежить від величини дендритного дерева і клітин, що контактують з нею. У здійсненні конвергенції головна роль належить горизонтальним і амакриновим клітинам, які відповідають за передавання сигналів латерального гальмування. Що ближче до периферії сітківки, то більше виражена конвергенція гангліозних клітин.

У центральній ямці і поблизу неї колбочки та палички через біполярні клітини контактують з індивідуальними гангліозними клітинами. Це забезпечує високу гостроту зору названого відділу сітківки. Інтенсифікація процесів конвергенції та дивергенції на периферії сітківки призводить до зниження гостроти зору, але водночас підвищується чутливість гангліозних клітин. На периферії

близько 300 паличок конвергують до однієї гангліозної клітини, що й забезпечує підвищення чутливості до слабкого світла. Сумарно в сітківці переважають процеси конвергенції над дивергенцією. Про це свідчить невідповідність кількості рецепторних клітин (125 млн) аферентним нейронам (1 млн).

На відстані близько 4 мм латерально від сліпої плями лежить ділянка найбільш чіткого бачення – **жовта пляма** (рис. 2.13), яка міститься у задньому полюсі ока, і є місцем найкращого бачення та складається переважно з колбочок [А.В. Коробков, С.А. Чеснокова, 1985]. Такий зір називають центральним. Середина його поглиблення – центральна ямка. Місце виходу зорового нерва з очного яблука, що не містить фоторецепторів, а тому й не сприймає світла, названа **сліпою плямою**.

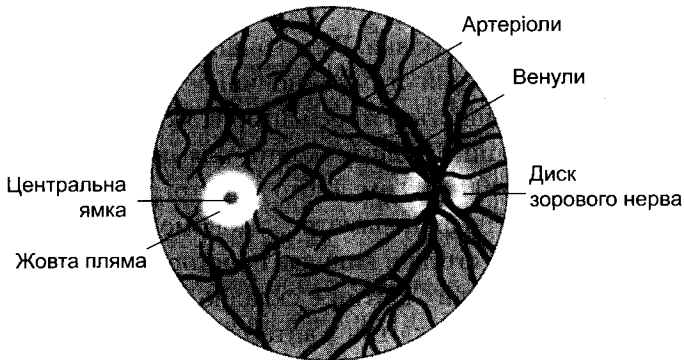


Рис. 2.13. Схема будови очного дна

Лінія, що з'єднує середину переднього поля ока з центральною ямкою, є оптичною віссю ока.

Для кращого бачення око за допомогою очорухових м'язів розміщується так, щоб предмет, який розглядається, і центральна ямка лежали на одній осі.

Рецепторний шар сітківки розміщений на пігментному епітелії, що прилягає до судинної оболонки. Світлові промені, перед тим, як потрапити на палички та колбочки, мають пройти крізь шари гангліозних та біполярних клітин. Пігментні клітини перешкоджають розсіюванню світлових променів і також виконують важливу функцію регулювання вмісту зорового пігмента в зовнішніх сегментах фоторецепторів.

Розміщення паличок і колбочок на сітківці нерівномірне. Для людини та приматів характерним є те, що зорова вісь перетинає сітківку в центральній ямці, незначному заглибленні сітківки, що містить лише колбочки. У цій ділянці колбочки укладені дуже щільно. Конвергенція не відбувається у разі передавання сигналів з цього місця, оскільки кожна колбочка утворює синаптичний контакт з однією біполярною клітиною, яка контактує з однією гангліозною клітиною, формуючи прямий шлях до мозку. Тому гострота зору (вимірюється тим мінімальним кутом, під яким мають потрапити на сітківку промені

для сприйняття їхньої окремішності) в центральних відділах сітківки є максимальною. До периферії сітківки число колбочок зменшується, а число паличок зростає, тому крайня периферія сітківки містить самі лише палички [В.Ф. Ганонг, 2002].

Гангліозні клітини передають сигнали у центральні відділи зорової системи за допомогою ПД. Якщо подразника немає, від біполярної клітини в гангліозній клітині виникає спонтанна деполяризація з частотою п'яти ПД за сек. Стимулювальний сигнал підвищує імпульсацію, а гальмівний – пригнічує. Біполярні клітини, які деполяризуються, передають пряме збудження від паличок до колбочок. Клітини, які гіперполяризуються, впливають на гангліозні клітини опосередковано.

Процеси конвергенції і дивергенції лежать в основі виникнення рецептивних полів гангліозних клітин сітківки. Рецептивні поля органа зору – це ділянка сітківки, у межах якої зоровий стимул спричиняє відповідний процес у гангліозних клітинах – це сукупність фоторецепторів, які посилають свої сигнали до однієї гангліозної клітини. Поблизу жовтої плями ці поля мають діаметр 7–200 нм, а на периферії – 400–700 нм. Тобто в центрі рецептивні поля маленькі, а на периферії – мають більший діаметр. За допомогою цих процесів у гангліозній клітині вже у власне сітківці виникає просторова сумація.

Рецептивні поля гангліозних клітин є складно організованими. У сітківці виявлено два класи гангліозних клітин з антагоністичною будовою рецептивних полів. Нейрони з **оп-центром** (включення) відповідають деполяризації на освітлення центру їхніх рецепторних клітин, що спричиняє збільшення імпульсної активності в гангліозній клітині. Разом з тим, освітлення периферії цих полів веде до гіперполяризації мембрани і зменшення частоти імпульсації. За умови одночасного освітлення центру і периферії реакція центру переважає, хоча сумарна відповідь буде зниженою.

У нейронах з **off-центром** (виключення) простежуються інші явища. Адекватним їхнім стимулом є зменшення освітлення центру поля або ж збільшення освітлення периферії. У гангліозних клітинах збудження нейронів сітківки проявляється значно краще, якщо промінь світла потрапляє поряд із межею “темне–світле”. Відповідь нейрона максимальна, якщо промені від точки надходять до нейрона з **off-центром** на кордон центр – периферія з неосвітленого боку, а до нейрона з **оп-центром** – з освітленого боку. Площа поля не постійна, вона може змінюватися під впливом латерального гальмування, за умови поліпшення освітлення предмета рецептивне поле зменшується.

## 2.1.6. Методи дослідження зорового аналізатора

**Електроретинограма.** У лікувальних лабораторіях записують сумарний електричний потенціал, що відводиться від сітківки. Його називають **електроретинограмою**. Записати її можна, наклеївши один електрод на поверхню

рогівки (ватний тампон, змочений фізіологічним розчином), а другий, порівнювальний (індиферентний), – прикладають на шкіру біля ока. У разі освітлення спалахом реєструється складна хвиля, яка відображає суму електричних потоків, які проходять крізь плазматичну мембрану пігментних клітин і фоторецепторів. Електроретинограму широко використовують у клініці очних хвороб для діагностування і контролю лікування різних захворювань ока, пов'язаних з ураженням сітківки.

**Дослідження органа зору за допомогою ультразвукових приладів.** Застосовують ехоофтальмометри на основі А-методу ехографії і В-методу ехографії. Ехоофтальмометр на основі А-методу ехографії призначений для визначення відстані між структурами ока, розмірів і форми очного яблука, для діагностування захворювань ока та орбіти, виявлення і встановлення локалізації стороннього тіла в оці [Б.Г. Марченко, О.В. Мацюк, М.Є. Фриз, 2005].

В-метод дає змогу оцінити відстань між структурами ока, розміри та форми очного яблука. З його допомогою діагностують захворювання ока та орбіти, виявляють і встановлюють локалізацію стороннього тіла в оці, розміри і топографію патологічних утворень в очному яблуці та орбіті.

Використовуючи **доплерографію**, оцінюють швидкість кровотоку та кровонаповнення судин ока, орбіти, мозку.

**Біомікроскопія з щільним освітленням.** Методика дає можливість проводити мікроскопію живих тканин кон'юнктиви і райдужної оболонки. Під час дослідження переднього відділу ока визначають також чутливість рогівки та реакцію зіниць на освітлення.

У темній кімнаті фокально освітлюють зіницю одного ока, стежачи за її скороченням (пряма реакція), потім повторюють освітлення та спостерігають за реакцією другого ока (співдружня реакція).

Для вимірювання гостроти зору розроблено спеціальні таблиці, на яких букви або символи видно під відповідним кутом з певної відстані.

#### **Визначення гостроти зору за таблицями Головіна-Сівцева:**

1. Посадити пацієнта на відстані 5 м від апарата Рота.
2. Ввімкнути апарат Рота.
3. Закрити непрозорим екраном ліве око пацієнта.
4. Показувати на таблиці знаки в п'ятому або в шостому рядах указкою, кінець якої має бути під знаком посередині відстані між рядами.
5. Ряд знаків вважається прочитаним, якщо всі букви (або кільця Ландольта) в рядах від першого до п'ятого названо без помилок, а в рядах від шостого і до кінця помилково названо не більше одного–двох знаків.
6. Якщо знаки п'ятого або шостого ряду прочитано правильно, то дослідження проводять по рядах, розміщених нижче. Якщо досліджуваний не читає п'ятий або шостий ряд, то по рядах, розміщених вище.
7. Якщо пацієнт не читає знаки першого ряду, то він підходить до таблиці на таку мінімальну відстань, з якої він може розпізнати його. Встановлюють відстань між таблицею і пацієнтом.

8. Гостроту зору розраховують за формулою:

$$V = \frac{d}{D}, \quad (2.2)$$

де  $V$  – гострота зору;  $d$  – відстань від ока обстежуваного до таблиці;  $D$  – відстань, з якої нормальне око має бачити чітко заданий рядок.

9. Записати результат обстеження в амбулаторну картку пацієнта у вигляді: Vis OD = ...; Vis OS = ...

**Визначення меж поля зору за допомогою периметра:**

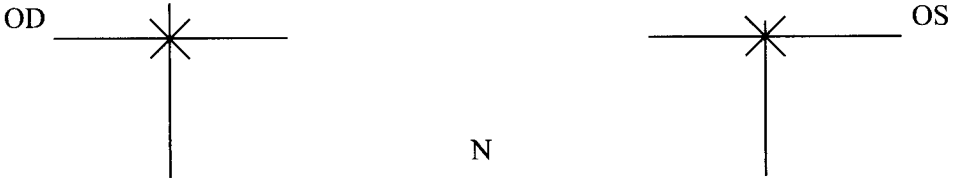
1. Посадити хворого спиною до вікна перед периметром Ферстера.
2. Попросити хворого розмістити підборіддя на лівій частині підставки для підборіддя. Підставку піднімати або опускати доти, доки півмісяцева вирізка на верхній частині металевої палички підставки для підборіддя не буде на рівні нижнього краю орбіти (основи нижньої повіки).
3. Закрити непрозорим екраном ліве око пацієнта.
4. Поставити дугу периметра Ферстера в горизонтальне положення.
5. Вибрати указку з об'єктом у вигляді білого кружка відповідно до гостроти зору пацієнта:

Таблиця 2.1

Гострота зору	Діаметр об'єкта
0,8–1,0	1 мм
0,5–0,7	3 мм
0,1–0,4	5 мм
менше, ніж 0,1	10 мм
Гострота зору дорівнює світлопроекції	Замість указки з об'єктом використати запалену свічку

6. Взяти паличку з вибраним об'єктом в праву руку і стати біля дуги периметра обличчям до пацієнта.
7. Повідомити досліджуваному, що він повинен постійно дивитися на точку в центрі периметра. Під час дослідження постійно дивитися на око хворого; якщо пацієнт не фіксує центр периметра, дослідження не проводити.
8. Об'єкт на указці встановити на краю дуги периметра і, повільно рухаючи його по дузі периметра від одного краю до іншого, просити пацієнта сказати, коли з'явиться друга біла пляма збоку, в полі зору, і коли вона зникне.
9. Точка появи і зникнення об'єкта відповідає межам поля зору досліджуваного. Визначити, яке число на ребрі дуги периметра відповідає цим точкам, і записати їх на схемі меж поля зору.
10. Провести дослідження за такою самою методикою для вертикального і двох косих меридіанів положення дуги периметра.
11. Аналогічно обстежити ліве око.
12. Результати дослідження оформити графічно у вигляді меж поля зору:

Зазначити погодні умови (ясно, сонячно, похмуро) та розмір і колір об'єкта, з яким проводили дослідження.



**Сферопериметр** – це повністю або напівавтоматизована модель периметра. Замість дуги тестовий об'єкт проектується на півсферичне поле зору. Обстежуваний фіксує погляд обстежуваного ока на центральній мітці, як у звичайному периметрі. Коли обстежуваний помічає тестовий об'єкт, він натискає клавішу. Прилад автоматично робить відмітку на тестовому бланку.

**Кампіметр.** Центральне поле зору в межах 30–40° від його центру досліджують методом кампіметрії. Перед пацієнтом на однометровій відстані розміщують чорну дошку, пропонуючи зафіксувати погляд на білій точці в її центрі. З периферії чорної площини дошки до центру переміщують об'єкти різного розміру, визначаючи випадіння їх з поля зору. Так виявляють центральні, позацентральні, абсолютні та відносні обмежені дефекти в полі зору (скотоми), межі сліпої плями. Сучасні автоматизовані кампіметри дають змогу швидко виявити дефекти центрального поля зору. Цей метод є інформативним для виявлення негативних скотом. У нормі абсолютну негативну скотому виявляють у зоні диску зорового нерва.

## 2.2. СПРИЙМАННЯ СВІТЛОВИХ ПРОМЕНІВ У ЗОРОВІЙ СЕНСОРНІЙ СИСТЕМІ

### 2.2.1. Зорові пігменти. Фотохімія

Кожен фоторецептор складається з двох сегментів: зовнішнього, що містить світлочутливий (світлореактивний) пігмент, і внутрішнього, де розміщені органи клітини [В.І. Філімонов, Ю.С. Петришин, О.Г. Мисаковець, 1994]. У паличках міститься пігмент пурпурного кольору (родопсин), а в колбочках – пігмент фіолетового кольору (родопсин, хлоран, еритролаб). Зорові пігменти – це високомолекулярні сполуки хромопротеїди, що складаються з окисненого вітаміну А (хромофор – альдегід вітаміну А, тобто **ретиаль**) та білка **опсину** (рис. 2.15).

Кожна паличка містить близько  $10^8$  молекул пігменту, які зібрані в кілька сотень дискретних дисків (наприклад, приблизно 750 у паличці мавп) і не пов'язані з зовнішньою мембраною.

У колбочках пігмент розміщений в особливих пігментних складках, які є продовженням зовнішньої клітинної мембрани фоторецептора. Молекули

пігменту становлять близько 80 % усіх білків диска. Колбочки в 30–300 разів менш чутливі, ніж палички, але навіть у цьому випадку можливий колірний зір за будь-якої інтенсивності світла (якщо вона більша, ніж дуже густі сутінки) [Р. Шмідт, 1986].

**Родопсин** ідентифіковано в паличках сітківки очей морських безхребетних, риб, майже всіх наземних хребетних і людини. Молекули родопсину пронизують ліпідний шар мембран зорових дисків. Через дуже низьку в'язкість ліпідного бішару молекули пігменту здатні до швидкої латеральної дифузії, а після поглинання кванта світла – проходять значні конформаційні перебудови. Низька в'язкість ліпідного шару зумовлена високим вмістом поліненасичених жирних кислот.

Специфічний спектр поглинання зорового пігменту визначають як за властивостями хромофора й опсину, так і за характером хімічного зв'язку між ними. Цей спектр має два максимуми – один в ультрафіолетовій ділянці (278 нм), зумовлений поглинанням опсину, та інший – у видимій ділянці спектра (близько 505 нм), – поглинанням хромофора (рис. 2.14).

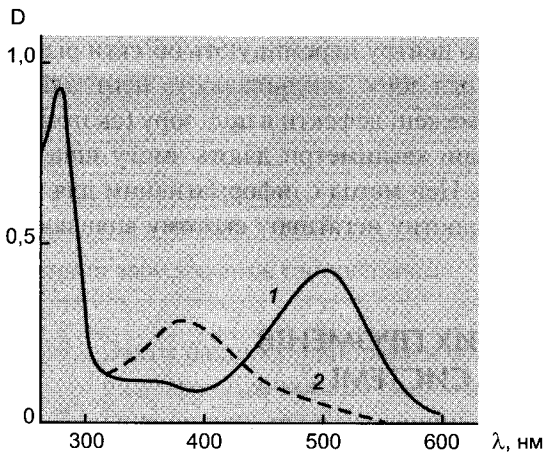


Рис. 2.14. Спектр поглинання молекули родопсину

Перетворення зорового пігменту під дією світла до кінцевого стабільного продукту складається з низки дуже швидких проміжних стадій. Досліджуючи спектри поглинання проміжних продуктів у екстрактах родопсину за низьких температур, за яких ці продукти стабільні, вдалося детально описати весь процес знебарвлення зорового пігменту.

У нативному оці поряд з розкладанням зорового пігменту, природно, постійно відбувається процес його регенерації (**ресинтез**). Під час темної адаптації цей процес закінчується тільки тоді, коли весь вільний опсин поєднався з ретиналем.

Фоточутливі речовини в колбочках мають майже такий же хімічний склад, як і в паличках. Розрізняють лише **білкові частини** – *опсин*, а саме: *йодопсин* у колбочках відрізняється від *скотопсину* паличок. На молекулярному рівні білок опсин складається з 348 амінокислотних залишків, утворює сім гідрофобних зон, кожна з яких містить у собі 20–25 амінокислот, формуючи сім трансмембранних сегментів. N-кінець молекули розміщений у позаклітинному просторі (тобто всередині диска палички), а C-кінець міститься у цитоплазмі (рис. 2.15).

Білок опсин сприяє швидкому переходу ретиналю не тільки у *цис*-форму, але й у зворотному напрямку – **фоторегенерація**, типова для безхребетних тварин.

У хребетних – основний шлях темної регенерації – *транс*-ретиналь відщеплюється від білка опсину і прямує до клітин пігментного шару сітківки, на його місце надходить нова молекула 11-*цис*-ретиналю.

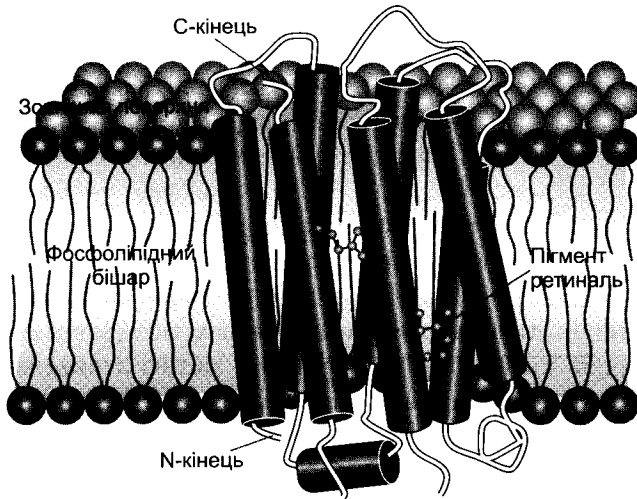


Рис. 2.15. Структура родопсину

Ретинальна частина всіх зорових пігментів і в колбочках, і в паличках спільна й репрезентована особливою формою – 11-*цис*-ретиналем, оскільки тільки ця *цис*-форма може зв'язуватися зі скотопсином для синтезу родопсину.

**Цис-транс-фотоізомеризація ретиналю.** Найважливіші конформації хромофора – це 11-*цис*- і повна форма *транс*-ретиналю, зображені на рис. 2.16. Молекула ретиналю містить шість подвійних сполучених зв'язків, унаслідок чого обертання навколо подвійного зв'язку неможливе, тому молекула хромофора плоска. Поглинання світла ретиналем зумовлює  $\pi \rightarrow \pi^*$ -електронний перехід. В органічних молекулах  $\pi$  орбіталі (не збуджений стан) екзергонічні, тобто утворення подвійного зв'язку супроводжується виділенням енергії. Навпаки,  $\pi^*$  орбіталі (електронно збуджений стан) ендергонічні, тобто їхнє перекивання потребує затрати енергії [Д.А. Бейлор, Т.Д. Лемб, К.В. Йяо, 1979]. В основному стані  $\pi$  орбіталі перекриваються і молекула ретиналю є плоскою.

У темряві обидва пігменти перебувають у неактивній формі. Під дією квантів світла вони миттєво розпадаються (“вицвітають”) і хромофорна група білка (11-*цис*-ретиналь) ізомеризується в *транс*-форму: ретиналь відщеплюється від опсину. Збудження зорового нерва відбувається у процесі фотолітичного розщеплення родопсину завдяки зміні йонного транспортування у фоторецепторі. Фотоактивація електронів у ретинальній частині родопсину веде до негайного перетворення *цис*-форми ретиналю у *транс*-форму, яка має таку ж хімічну структуру, що і *цис*-форма, але іншу фізичну структуру – пряму, а не вигнуту, молекулу.



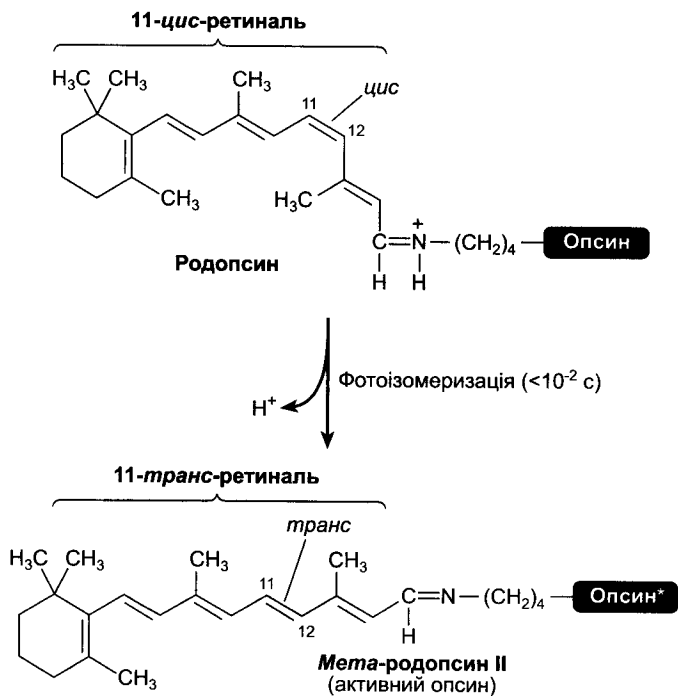


Рис. 2.16. Фотоізомеризація молекули родопсину

Після поглинання родопсином фотона  $\pi$ -зв'язок розривається і дві частини молекули ретиналю повертаються навколо  $\sigma$ -зв'язку. Повернення молекули в основний стан відбувається тоді, коли енергії основного і збудженого станів рівні, після чого молекула знову стає плоскою. Очевидно, що з такого стану можливий перехід збудженої молекули як у *цис*-, так і в *транс*-форму. За тривалого опромінення кожної з форм у системі встановлюються визначені концентрації обох ізомерів. Згодом родопсин відновлюється (регенерує) в результаті синтезу 11-*цис*-ретиналю й опсину або в процесі синтезу нових дисків зовнішнього шару сітківки.

Іншими словами, фотореакція *цис-транс*-ізомеризації ретиналю фотозворотна. По-перше, під дією світла не відбувається повного переходу 11-*цис*-у *транс*-форму, а по-друге, реакції *транс-цис*-ізомеризації відіграють важливу роль не тільки в сприйнятті світла, але й у регенерації зорового пігменту.

Отже, первинним процесом усіх зорових реакцій є **фотоізомеризація (*цис-транс*-ізомеризація)** – це первинний процес усіх зорових реакцій, спричинений квантами світла [Д.А. Бейлор, Т.Д. Лемб, К.В. Йяо, 1979].

**Фотоперетворення родопсину.** 11-*цис*-ретиналь точно вписується в центр зв'язування молекули опсину. Після фотохімічного утворення *транс*-форми сферична відповідність порушується, що приводить до цілої серії конформаційних перебудов у молекулі білка, супроводжуваних змінами в спектрі поглинання зорового пігменту.

Такі перебудови родопсину вперше досліджені Дж. Уолдом (1906–1997), який разом зі співавторами отримав Нобелівську премію в 1967 р. У досліджах Уолда і співроб. родопсин виділяли в темряві, заморожували в рідкому азоті за  $-196\text{ }^\circ\text{C}$  й опромінювали світлом.

Нагріваючи зразок до визначених температур, спостерігають зміни спектрів поглинання через послідовні переходи родопсину в його похідні. Водночас тільки перехід **родопсин–батородопсин** відбувається під дією світла, а інші стадії – у темряві.

Кожен конформер містить ретиналь у *транс*-формі і під дією квантів світла може регенерувати безпосередньо в родопсин. Імовірність такої регенерації зростає зі збільшенням часу життя конформера, тому що збільшується ймовірність зіткнення з ним кванта світла. Якщо родопсин освітити коротким спалахом світла і знову помістити в темряву, то можливість світлової регенерації родопсину усувається. У цьому разі приблизно через 100 с розпадається родопсин на опсин і *транс*-ретиналь. За таких умов регенерація родопсину теж відбується, але вже з участю ферментів (рис. 2.17).



Джордж Уолд

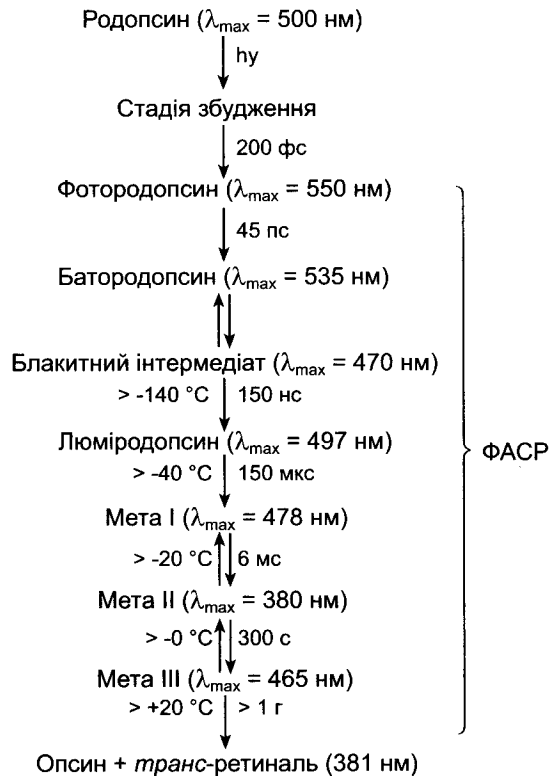


Рис. 2.17. Стадії фотоізомеризації молекули родопсину та проміжні продукти (ФАСР – фотоактивні стадії родопсину)

Безпосередній продукт реакції – **батородопсин** (прелюміродопсин) – частково розщеплений комплекс повної форми *транс*-ретиналю й скотопсину. Нестабільна речовина, що розпадається протягом наносекунд до **люміродопсину**.

Люміродопсин, своєю чергою, розпадається протягом мікросекунд до **метародопсину I**, який упродовж приблизно мілісекунд перетворюється в **метародопсин II**, і, нарешті, набагато повільніше (протягом кількох годин) розщеплюється на окремі продукти: скотопсин і повну форму *транс*-ретиналю.

Саме метародопсин II називають також **активованим родопсином**. Він зумовлює електричні зміни в паличках, які потім передають зорове зображення в ЦНС у формі ПД зорового нерва.

Фермент ретиналь-ізомераза перетворює *транс*-ретиналь у *11-цис*-ретиналь. Відразу після утворення *11-цис*-ретиналь автоматично з'єднується з скотопсином, знову формуючи родопсин, який залишається стабільним, поки знову не почнеться його розпад у процесі поглинання світлової енергії.

Відомий інший хімічний спосіб, за допомогою якого повна форма *транс*-ретиналю може перетворюватися в *11-цис*-ретиналь. Це відбувається за допомогою конверсії повної форми *транс*-ретиналю спочатку в повну форму *транс*-ретинолу – одну з форм вітаміну А. Потім під впливом ферменту ізомерази повна форма *транс*-ретинолу перетворюється в *11-цис*-ретинол, який ізомеризується в *11-цис*-ретиналь, що з'єднується з скотопсином, формуючи нову молекулу родопсину.

Вітамін А, наявний в цитоплазмі паличок, і в пігментному шарі сітківки, активно поглинається з крові. Отже, в нормі за необхідності він завжди доступний для формування нового *11-цис*-ретиналю. Ще одне, у разі надлишку ретиналю в сітківці він легко перетворюється на вітамін А, зменшуючи таким чином кількість світлочутливого пігменту.

Нестача вітаміну А є причиною “курячої сліпоті” (**гемералопія**), коли зменшується синтез родопсину та знижується чутливість очей до світла.

## 2.2.2. Механізми фоторецепції у хребетних тварин

Довгий час залишалося невирішеним питання, яким чином фотоперетворення родопсину ведуть до електричної відповіді рецепторної клітини? Відповідь на це питання дала можливість пояснити результати, отримані методами відведення потенціалів, і зведення за конформаційними перетвореннями родопсину.

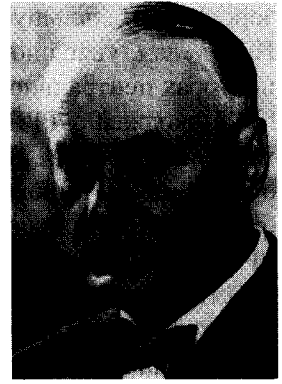
У 1933 р. **Р. Граніт** (1900–1991) опублікував результати детального дослідження компонентів електроретинограм кішки під наркозом після темної адаптації. Так було виявлено залежність поступових змін різних компонентів на різних рівнях анестезії [Р. Граніт, 1933].

Компонент РІ і РІІ (рис. 2.18) – рогівково-позитивні хвилі, остання хвиля виникає тільки під час дії світла. РІІІ – найбільш стійкий компонент до дії анестезії – рогівково-негативна хвиля, яку поділяють на дистальний (зарєстрований

у шарі фоторецепторів) та проксимальний (у внутрішньому ядерному шарі) компоненти [М. Марокамі, А. Канеко, 1966].

Реєструючи електроретинограми (екстраклітинне відведення потенціалів від сітківки), одержали РП, зображені на рис. 2.18.

Пізніше аналогічні потенціали безпосередньо на цитоплазматичній мембрані паличок і колбочок були отримані мікроелектродними методами [Б.Г. Марченко та ін., 2005; Р. Ткачук, В. Янець, 2008]. Реєструючи електроретинограми (екстраклітинне відведення потенціалів від сітківки), одержали РП (див. рис. 2.18). Пізніше аналогічні потенціали безпосередньо на цитоплазматичній мембрані паличок і колбочок були отримані мікроелектродними методами [Б.Г. Марченко та ін., 2005; Р. Ткачук, В. Янець, 2008].



Рагнер Граніт

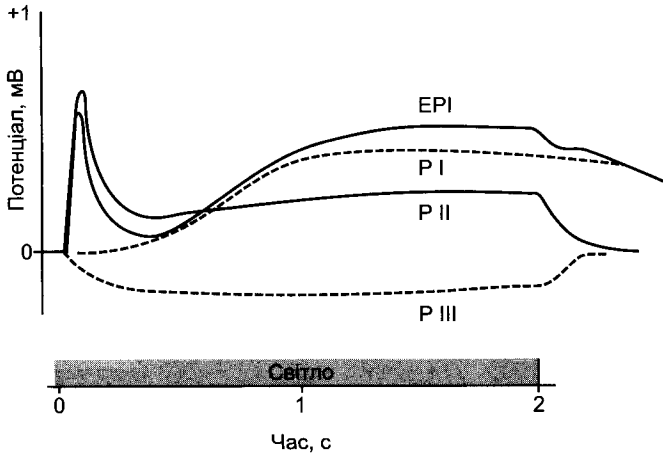


Рис. 2.18. Електроретинограма кішки – відповідь на світловий стимул тривалістю 2 с. Компоненти P I, P II, P III виділені відповідно до стадії анестезії [Р. Граніт, 1933]

Відразу після освітлення паличок коротким спалахом світла спостерігається тривалий (приблизно 1 мс) **ранній рецепторний потенціал (РРП)**, амплітуда якого росте зі збільшенням інтенсивності спалаху, але не перевищує 5 мВ. Потім, приблизно через 1 мс, розвивається **пізній рецепторний потенціал (ПРП)**. На відміну від всіх інших клітин на цитоплазматичній мембрані зовнішніх сегментів паличок потенціал має знак “плюс” усередині і знак “мінус” зовні.

Отже, внаслідок фотохімічних процесів у фоторецепторах ока при дії світла виникає РП, що супроводжується гіперполяризацією мембрани. Це відмінна риса зорових рецепторів, оскільки активація рецепторів інших органів чуття найчастіше виражається у вигляді депольоризації їхньої мембрани. Амплітуда

зорового РП збільшується у разі збільшення інтенсивності світлового стимулу. Наприклад, унаслідок дії червоних кольорів РП більше виражений у фоторецепторах центральної частини сітківки, а синього – у периферичній.

Походження РРП і ПРП відрізняється. Очевидно, РРП пов'язаний з переміщенням молекул родопсину під час конформаційних перебудов, зумовлених освітленням. На його молекулі є фіксовані заряди, положення яких відносно бішару ліпідів після поглинання квантів світла міняється, що і є причиною РРП. Разом з тим, за фоторецепторний потенціал відповідальні конформаційні перетворення родопсину до стадії метародопсин II, тобто саме вони відбуваються за час, аналогічний тривалості РРП. З моменту утворення метародопсину II починаються процеси зовсім іншої природи, у яких вирішальну роль відіграє рух іонів.

Особливістю зовнішніх сегментів паличок сітківки є те, що в спокої (у темряві) потенціал на їхній цитоплазматичній мембрані має натрієву природу, на відміну від потенціалів спокою нервових і багатьох інших клітин. Це пов'язано з тим, що в стані спокою коефіцієнт проникності для натрію значно перевищує значення таких коефіцієнтів для інших іонів (рис. 2.19).

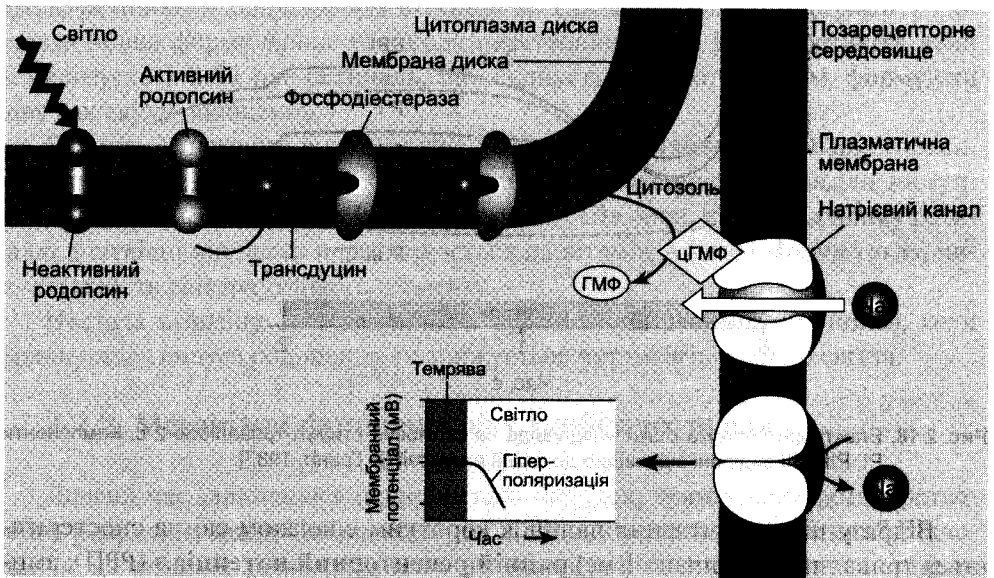


Рис. 2.19. Перетворення родопсину під впливом світла та індуковані зміни мембранної проникності у паличках сітківки ока [В.Ф. Ганонг, 2002]

Завдяки цьому за електрохімічним градієнтом усередину рухається постійний потік іонів натрію. Натрій, накопичуючись у цитоплазмі зовнішнього сегмента, а потім через “ніжку”, що з’єднує його з внутрішнім сегментом, пасивно дифундує у внутрішній сегмент. Тут іони натрію активно викачуються ферментом  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФ-азою у зовнішнє середовище. Коли з родопсину під дією світла утворюється метародопсин II, проникність цитоплазматичної мембрани для

натрію різко знижується, а для інших іонів не змінюється. За цих умов першо-черговою є проникність для калію, потенціал на мембрані стає калієвої природи і полярність його змінюється.

За останніми даними, інформація про фотовицвітання родопсину в дисках передається лігандкерованим натрієвим каналам у цитоплазматичній мембрані за допомогою медіаторів. Роль таких медіаторів відведена іонам кальцію і циклічним нуклеотидам (цГМФ і менше цАМФ).

За оптимальних умов поодинокий фотон світла (найменша квантова одиниця світлової енергії) може спричинити в паличці доступний для вимірювання РП, рівний приблизно 1 мВ. Достатньо всього 30 фотонів світла, щоб відбулося половинне насичення палички (РП становить половину максимально можливо-го). Як така невелика кількість світла зумовлює такий потужний ефект?

Нещодавно був з'ясований механізм гіперполяризації мембрани фоторецепторних клітин, який можна подати за такою схемою (див. рис. 2.19):

1. Фотон запускає фотоізомеризацію, що веде до утворення метародопсину II, тобто активної форми родопсину.
2. Активний родопсин функціонує як фермент, який активує багато молекул трансдуцину (G-білка, наявного в неактивній формі в мембранах дисків і мембрані паличок) – приблизно 500 молекул.
3. Відокремлення  $\alpha$ -субодиниць трансдуцину активує молекули цГМФ-фосфодіестерази (приблизно 500 молекул).
4. Активована фосфодіестераза гідролізує багато молекул циклічного мессенджера (цГМФ), руйнуючи його. До цього цГМФ був фіксовано зв'язаний з білком натрієвого каналу зовнішньої мембрани палички. Але на світлі, коли фосфодіестераза гідролізує цГМФ, ця фіксація припиняється, і натрієві канали інактивуються. Кілька сотень каналів інактивуються у відповідь на кожну активовану молекулу родопсину. Оскільки вхідний потік іонів  $\text{Na}^+$  через ці канали у темряві надзвичайно швидкий, закриття кожного каналу блокує вхід більше мільйона іонів  $\text{Na}^+$ . Саме це зменшення струму іонів  $\text{Na}^+$  крізь мембрану фоторецептора і зумовлює збудження палички.
5. Упродовж секунди інший фермент, який завжди наявний у паличці, – родопсинкіназа – інактивує активований родопсин (метародопсин II), і весь каскад реакцій повертається до вихідного стану, активуючи натрієві канали.

Отже, в паличках функціонує важливий хімічний каскад, який підсилює дію подинокого фотона світла, спричиняючи рух мільйонів іонів  $\text{Na}^+$ . Це пояснює надзвичайну чутливість паличок в умовах повної темряви.

Цікавим винятком з механізму фоторецепції, наведеного вище, є деякі рецептори хребетних.

У ящірок є третє око, розміщене на маківці і наповнене маленькими “колбочками”, що здатні сприймати зображення, схоже на те, яке сприймається основними (бічними) очима. Ці фоторецептори примітивні – вони деполаризуються

за умови освітлення. Канали, керовані нуклеотидами, мають подібну будову і функціонування з фоторецепторами інших хребетних, за одним винятком: активація фоторецептора і G-білка веде до збільшення концентрації цГМФ.

Канали зовнішнього сегмента відкриваються і катіони входять у клітину, формуючи “світловий” вхідний струм. Це відбувається завдяки пригніченню активності фосфодіестерази в темряві. У результаті в оці ящірки відбувається така послідовність подій: квант світла  $\rightarrow$  [цГМФ]  $\rightarrow$  відкриття катіонних каналів зовнішнього сегмента  $\rightarrow$  деполяризація мембрани.

### 2.2.3. Роль кальцію у процесах світлової адаптації. Ресинтез цГМФ

Ресинтез цГМФ проходить за участю йонів кальцію. Світло зменшує внутрішньоклітинну концентрацію йонів кальцію та натрію у фоторецепторах. Зниження рівня кальцію активує гуанілатциклазу (генерує утворення цГМФ з ГМФ) і пригнічує активність фосфодіестерази, що активована світлом. Наслідком цього є збільшення цГМФ, унаслідок чого відкриваються натрієві канали. Зниження рівня кальцію в цитоплазмі фоторецепторів під дією світла відіграє важливу роль у процесах зорової адаптації.

Зауважимо, що гіперполяризація мембрани фоторецепторів сітківки є станом їхнього активування (не гальмування). У спокої натрієві канали мембран фоторецепторів постійно відкриті, й унаслідок постійного надходження натрію до внутрішньоклітинного та зовнішнього сегмента фоторецепторів незначно деполяризується мембрана останнього, що зумовлює постійне стабільне вивільнення медіатора. Тобто фоторецептори спонтанно активуються і так підтримують біполярні клітини в збудженні.

### 2.2.4. Поширення електричного сигналу в сітківці

За дії світла відбувається гіперполяризація синаптичного закінчення фоторецептора і вивільнення трансмітера сповільнюється. Це свідчить про збудження фоторецептора, яке передається через нейронні клітин сітківки.

Периферія сітківки відрізняється великою чутливістю до незначного світла. Це, можливо, зумовлено тим, що до 600 паличок тут конвертують через біполярні нейрони на одну і ту ж гангліозну клітину. В результаті сигнали від величезної кількості паличок підсумовуються і стають причиною більш інтенсивної стимуляції біполярних нейронів.

У сітківці, крім вертикальних, простежують також латеральні нейронні зв'язки. Латеральна взаємодія рецепторів здійснюється горизонтальними клітинами. Біполярні і гангліозні нейрони взаємодіють між собою завдяки зв'язкам, утвореним колатераліями дендритів і аксонів самих цих клітин, а також за допомогою амакринових клітин. Біполярні клітини передають імпульси на дендрити горизонтальних клітин – гангліозні клітини започатковують зоровий нерв.

Горизонтальні нейрони також відіграють певну роль в обробленні зорової інформації. Вони просторово підсумовують сигнали від фоторецепторів у межах рецептивного поля. Горизонтальні клітини сітківки регулюють передавання імпульсів між фоторецепторами і біполярними нейронами, регулюючи цим сприйняття кольорів, а також адаптацію ока до різного рівня освітленості.

За характером сприйняття світлових подразнень горизонтальні клітини поділено на два типи:

- нейрони L відповідають за гіперполяризацію на дію світла будь-якої довжини хвилі;
- нейрони С (колірні) реагують на гіперполяризацію або деполяризацію залежно від довжини хвилі подразнюючого світла (наприклад, червоне світло дає деполяризацію, а синє – гіперполяризацію).

Під час передавання сигналів у нейронах сітківки відбуваються процеси конвергенції і дивергенції. Біполярні клітини сполучають кілька рецепторів. Зазвичай кожна гангліозна клітина на вході одержує імпульси від кількох біполярних клітин. Унаслідок цього виникає дивергенція зорових стимулів.

Ступінь конвергенції залежить від величини дендритного дерева і клітин, що контактують з нею. У здійсненні конвергенції головна роль належить горизонтальним і амакриновим клітинам, які відповідають за передавання сигналів латерального гальмування. Що ближче до периферії сітківки, то більше виражена конвергенція гангліозних клітин [Р. Шмідт, Г. Тевс, 1996].

У центральній ямці і поблизу неї колбочки та палички через біполярні клітини контактують з індивідуальними гангліозними клітинами. Це забезпечує високу гостроту зору зазначеного відділу сітківки. Інтенсифікація процесів конвергенції та дивергенції на периферії сітківки призводить до зниження гостроти зору, але водночас підвищується чутливість гангліозних клітин. На периферії близько 300 паличок конвергують до однієї гангліозної клітини, що й забезпечує підвищення чутливості до слабкого світла. Сумарно в сітківці переважають процеси конвергенції над дивергенцією. Про це свідчить невідповідність рецепторних клітин (125 млн) аферентним нейронам (1 млн).

Разом з тим, у всіх цих клітинах, окрім гангліозних, передавання сигналу відбувається завдяки локальним електротонічним змінам поляризації мембрани через синаптичні контакти, а ПД виникають лише в гангліозних нейронах, звідки сигнал у вигляді пачок імпульсів передається до ЦНС.

Кінцевий результат перероблення сигналу в сітківці відображається на функціональному організуванні рецептивних полів гангліозних нейронів сітківки (вихідних елементів сітківки).

### 2.2.5. Організування рецептивних полів гангліозних нейронів

Як уже було зазначено, на кожен гангліозну клітину конвертує велика кількість інших нейронів сітківки. Водночас сукупність рецепторів, які посилають сигнали до однієї гангліозної клітини, утворює її **рецептивне поле**.



Всі рецептивні поля мають концентричний вигляд (кола різного діаметра). У ділянці центральної ямки сітківки діаметр рецептивного поля найменший, а на периферії – набагато більший, тому в центральній ямці зона найкращого бачення (максимальна гострота зору). Рецептивні поля побудовані таким чином, (за участю, звичайно, гальмівних нейронів), що вони дають змогу, поперше, оцінити – в якій частині рецептивного поля перебуває світловий промінь, а по-друге, – що відбувається з сітківкою: освітлюється вона чи ні.

Рецептивні поля гангліозних нейронів організовані з антагоністичною характеристикою центру та периферії. Відомі два типи рецептивних полів гангліозних нейронів з антагоністичним організуванням (рис. 2.20):

- з **оп-центром** (збуджуються в разі освітлення центру поля й гальмують у разі освітлення периферії);
- з **off-центром** (збуджуються в разі затемнення центру, тобто з вимкненням світла). Збудження гангліозних клітин відбувається в разі затемнення центру або за освітлення периферії рецептивного поля. Освітлення центру або вимкнення світла на периферії рецептивного поля гангліозних клітин спричинює гальмування гангліозних клітин).

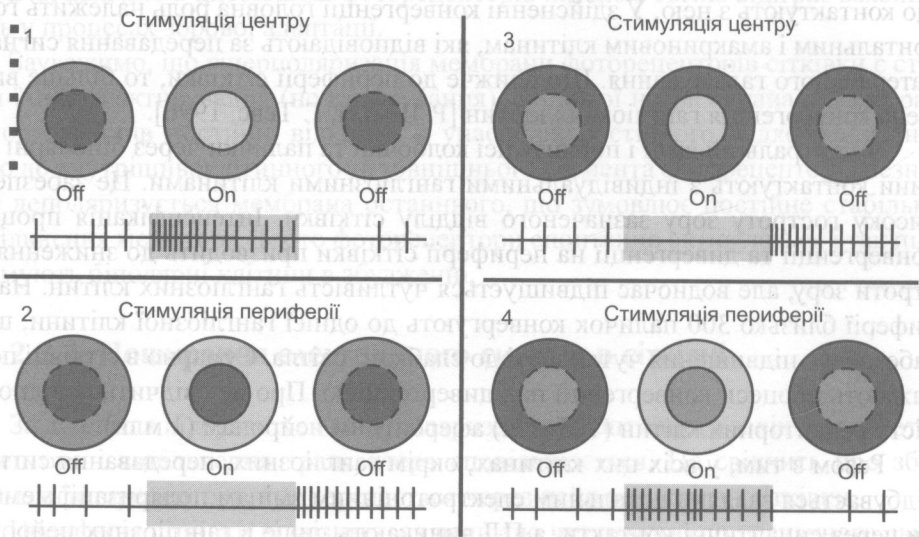


Рис. 2.20. Будова рецептивних полів зорового аналізатора

За умов одночасного освітлення центру та периферії рецептивних полів у них зазвичай переважає відповідь пов'язана з центром.

Подібне організування рецептивних полів зберігається на всіх рівнях зорової системи, і становить основу сприйняття світлих і темних об'єктів у полі зору вже на сітківці (механізм контрасту).

Передні або верхні горбики чотиригорбикового тіла і латеральне колінчасте тіло, як специфічне ядро таламуса, призначені для перероблення зорової інформації. У них вичленовується ця інформація і проявляються нові якості

недоступні сітківці. Отже, за допомогою явища конвергенції і дивергенції створюються більш складні рецептивні поля, а також з'являються більш “навчені” нейрони, що збуджуються на особливі сигнали, наприклад, на стимул, траєкторія руху якого має хвилеподібний характер.

У сітківці є гангліозні клітини, що реагують постійним збудженням (генерують безупинно ПД). Це нейрони, що повільно адаптуються. Інші нейрони збуджуються тільки у випадку, якщо стимул “рухається” – переміщується по сітківці. Завдяки складній будові і спеціалізації нейронів сітківки вже на цьому рівні відбувається визначення таких складних якостей світлового стимулу, як освітленість, колір, форма, рух сигналу.

### 2.2.6. Адаптація до світла та темряви

Пристосування ока до різних рівнів яскравості світла завдяки зміні світлової чутливості рецепторів називають *світловою адаптацією ока*. Вона захищає фоторецептори від перенапруження, і водночас забезпечує високу світлочутливість. Розрізняють світлову і темнову адаптацію.

*Світлова адаптація* – це адаптація до світла за умови підвищеного рівня освітленості. *Темнова адаптація* – до темноти за умови зниженого рівня освітленості.

За світлової адаптації чутливість ока знижується протягом хвилини, після чого вона вже не змінюється. У разі темновій адаптації чутливість ока зростає протягом 20–30 хв і досягає максимального рівня через 50–60 хв.

Механізми адаптації до змін освітленості поширюються як на рецепторний, так і на оптичний апарати ока. Це пояснює реакцією зіниці: вона звужується на світлі і розширюється у темряві. Внаслідок цього змінюється кількість рецепторів, на які падають промені світла: включення у сутінках паличок погіршує гостроту зору і сповільнює час темної адаптації [Т.Д. Лемб, Дж.Е. Пух, 2004].

Адаптація до темряви зумовлена збільшенням чутливості зорового аналізатора, а до світла, навпаки, зниженням. Процес адаптації до темряви є довшим за світлову адаптацію та повністю завершується протягом 20 хв, а до світла – протягом 5 хв.

Основу механізмів адаптації до світла та темряви утворюють два типи процесів:

- **фотохімічні процеси** у паличках та колбочках, що пов'язані з розщепленням на світлі та ресинтезом у темряві фотопігментів;
- **процеси функціональної мобільності**, пов'язані зі зміною організування рецептивних полів гангліозних нейронів, які регулюються ЦНС. Ці процеси зумовлені латеральним збудженням або гальмуванням, яке здійснюється за допомогою горизонтальних та амакринових нейронів сітківки, через конвергенцію і дивергенцію сигналів у структурних елементах рецептивних полів гангліозних нейронів.

Специфічною особливістю фоторецепторів є **темновий струм** катіонів крізь відкриті мембранні канали зовнішніх сегментів. Темновий струм катіонів деполаризує мембрану фоторецептора, стаючи причиною виділення медіатора в синаптичне закінчення.

Активовані поглинанням світла молекули зорового пігменту стимулюють активність фосфодіестерази – ферменту, що розщеплює цГМФ. Катіонні канали закриваються, і струм катіонів у клітину припиняється.

### 2.2.7. Кольоровий зір. Теорії кольорового зору

**Кольоровий зір** – це здатність ока визначати світлові промені різної довжини хвилі (кольори). Здійснюється це завдяки наявності в сітківці трьох типів клітин (колбочок), які реагують на певні частини спектра.

Різноманіття кольорів може бути поділене на дві групи: кольори ахроматичні, тобто “безбарвні”, і хроматичні, що мають певний колірний тон.

До ахроматичних кольорів можуть бути віднесені всі відтінки сірого кольору, разом з білим і чорним кольорами. Ці кольори відрізняються один від одного лише за кількістю відбитих променів. Чим більше світлових променів відбивається від тіла, тим воно світліше. Тіло є абсолютно чорним, якщо цілком поглинає всі падаючі на нього промені. Всі ахроматичні кольори можна розташувати за освітленістю у вигляді сірої шкали, починаючи від зовсім білого через різні відтінки сірого до чорного кольорів включно. Отже, світло можна визначити як більшу чи меншу світлонаближеність до білого.

Око сприймає світлові хвилі різної довжини, т. зв. хроматичні кольори. Звичайно в спектрі розрізняють вісім основних кольорів: червоний, оранжевий, жовтий, жовто-зелений, зелений, блакитний, синій і фіолетовий.

Спектри поглинання зорових пігментів вимірюють трьома способами:

- 1) зорові пігменти екстрагують з сітківки м'якими детергентами і потім вимірюють сумарний спектр поглинання всіх пігментів;
- 2) проводять мікроспектрофотометрію окремих фоторецепторних кліток *in situ*;
- 3) в інтактних тварин можна виміряти спектр відображення світла від задньої стінки ока до і після могутнього спалаху яскравого монохроматичного світла; переважно зумовлює вицвітання тієї форми пігменту, що поглинає світло певної довжини хвилі.

Під час вимірювання спектрів поглинання окремих колбочок з'ясовано, що кожна колбочка містить тільки один вид **йодопсину**, а типів колбочок є три. Йодопсини людини мають максимуми поглинання при 445, 535 і 570 нм. Поглинання світла йодопсинами веде до появи раннього РП у колбочках. Для вимірювання спектрів дії раннього РП у колбочки сітківки вводять мікроелектроди і реєструють РП, які викликаються короткими яскравими спалахами монохроматичного світла. У сітківці коропа таким способом виявлено три типи колбочок з максимумами спектрів дії (а отже, і спектри поглинання пігментів) при 462, 529 і 611 нм.

Згідно з теорією кольорового зору, яку вперше запропонував **М.В. Ломоносов** (1756), у сітківці ока містяться три види колбочок, у кожній з яких є особлива кольорореактивна речовина. Одним колбочкам властива збудливість до червоного, другим до зеленого, третім – до фіолетового кольорів. У зоровому нерві є три особливі групи нервових волокон, кожна з яких проводить аферентні імпульси від однієї з груп колбочок. Відчуття кольору виникає за дії на зоровий аналізатор електромагнітних хвиль певної довжини. У разі освітлення сітківки променями й одночасному відведенні потенціалів від окремих волокон зорового нерва найбільша електрична активність буде в ділянці оранжевого, зеленого і синьо-фіолетового. За звичайних умов промені діють не на одну групу колбочок, а на дві або три групи, водночас хвилі різної довжини збуджують їх різною мірою. Первинне розрізнення кольору відбувається у сітківці, але остаточний колір, який буде сприйнято, формується вже у вищих зорових центрах.

Згідно з *трикомпонентною теорією* кольорового зору **Юнга–Гельмгольца** в сітківці ока є три типи колбочок, які вибірково сприймають *червоний, зелений, синій кольори* завдяки наявності в них різних пігментів, максимально поглинаючих червоні (560 нм), зелені (530 нм), та сині (430 нм) промені. Кольорове відчуття в цьому разі визначається співвідношенням імпульсів від кожного з трьох типів колбочок.

Частково *трикомпонентна теорія* ґрунтувалася на законі специфічних нервових енергій Й. Мюллера. Відповідно до нього різноманітні сенсорні нервові волокна спеціалізовані до специфічних типів енергії з зовнішнього середовища (стимули) – тобто, це та сама концепція, що стала базою сучасного розуміння “адекватних стимулів”.

У 1959 р. теорію експериментально підтверджено Дж. Уолдом, Ф. Брауном, Е. Мак-Ніколом і В. Марксом, які виявили у сітківці лише три типи колбочок з максимумом спектральної чутливості за довжин світла 560, 530 і 430 нм. Недоліками теорії є те, що в ній не пояснено наявність кольорового контрасту, кольорової пам’яті, виникнення кольорових післяобразів, кольорової агнозії, а також можливість людини розрізняти різні відтінки одного кольору.

*Кольороопонентна теорія* кольорового зору **Е. Герінга** (1834–1918) – теорія контрастних (протилежних) кольорів підтверджена щодо передавання інформації про колір у послідовних відділах зорової сенсорної системи:

- гангліозних клітинах сітківки;
- бічних колінчастих тілах;
- кіркових центрах зору, де функціонують кольороопонентні рецептивні поля з центром і периферією.



Герман Гельмгольц



Карл Евальд Герінг

Теорія добре пояснює здатність людини розрізняти кольори, якщо взяти до уваги, що функцію розрізнення кольорів виконує нейрон, рецептивне поле якого організоване в такий спосіб: у центрі містяться колбочки, що сприймають, наприклад, червоний колір, а на периферії – колбочки, що нечутливі до нього. Коли промінь червоного кольору збуджує колбочки, що містяться в центрі рецептивного поля, нейрон збуджується і в нас виникає відчуття червоного. Якщо світло в основному поглинається колбочками на периферії рецептивного поля, то цей нейрон не збуджується, і в нас створюється відчуття зеленого.

Чорний і білий кольори виникають у результаті такого організування, коли центр сприймає всі кольори (колбочки чутливі до всіх кольорів – це дає відчуття білого кольору), а периферія – нечутлива до світла. Отже, будь-який колір може бути представлений сукупністю нейронів, що сприймають основні кольори. Гангліозні клітини жовто-синьої системи у разі монохроматичного стимулювання центру активуються жовтим кольором та гальмуються синім. На периферії, навпаки, жовтий колір гальмує, а синій збуджує. У результаті численних об'єднань нейронів на більш високому рівні (латеральне колінчасте тіло, кора) виникає відчуття всіх відтінків кольору. Отже, нейрони беруть участь у кодуванні інформації про колір.

Відповідно до теорії сприймання кольорів у зоровому аналізаторі задіяні три компонентні процеси для сприйняття:

- червоний і зелений;
- жовтий і синій;
- чорний і білий.

Яскравий клінічний доказ наявності кольороспецифічних колбочок – це люди з вродженою відсутністю колбочок. Синтез зелено- та червоночутливих пігментів залежить від генів, розміщених у X-хромосомі. Часткове порушення колірного зору названо *дальтонізмом* (в честь англійського хіміка Дж. Дальтона, який страждав на цю хворобу і перший її описав у 1794 р.). Дальтоніки (протанотропи) зазвичай не розрізняють червоні та зелені кольори, а синьо-блакитні промені здаються їм безбарвними. Частіше простежується в чоловіків (6–8 %), рідше у жінок (0,4–0,5 %). Значно рідше трапляються люди хворі на *дейтеранопію* – не розрізняють кольори зеленої гама. Ще рідше трапляються люди з *тританопією*, що не сприймають променів синього та фіолетового кольорів.

У разі повної колірної сліпоти людина бачить усі предмети забарвленими у сірий колір – повне ураження колбочкового апарату.

Визначають сприйняття кольорів у людини за допомогою анімалоскопів, або поліхроматичних таблиць Рабкіна. У мавп, більшості видів риб, земноводних, бджіл колірний зір є трихроматичним. У тварин сприйняття кольорів різне: кішки та собаки розрізняють шість кольорів, коні – лише чотири кольори, у мишей і кролів кольоровий зір не виявлено [Г. Шепард, 1987].

### 2.2.8. Проекції сітківки до ЦНС

Зорові нерви від обох очей з'єднуються при основі черепа, утворюючи **зоровий перехрест** (хіазму). Відростки гангліозних клітин збираються у правий і лівий зорові нерви. Волокна, що несуть інформацію від медіальних половин сітківки (збуджуються від латеральних половин полів зору), переходять на протилежний бік у складі зорового перехресту.

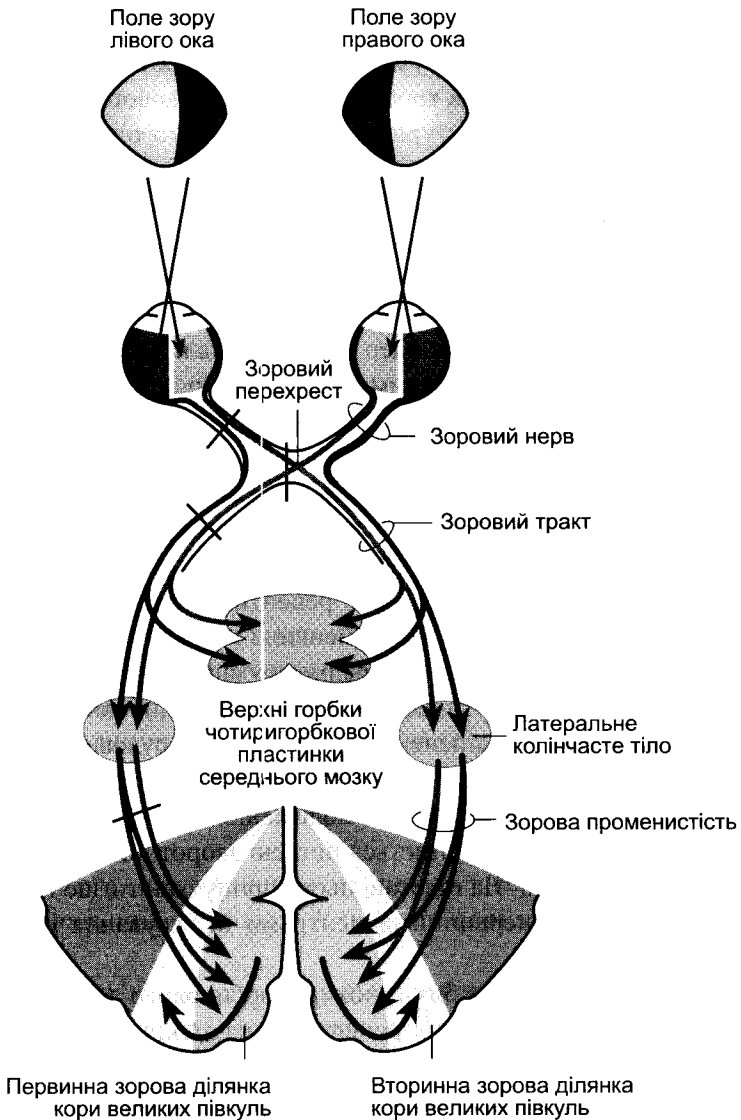


Рис. 2.21. Зорові шляхи

Волокна від латеральних половин сітківки, збуджені променями медіальних половин полів зору, не перехрещуються. Отже, після зорового перехресту, правий зоровий тракт несе у праву півкулю інформацію від правих половин сітківки кожного ока; а лівий зоровий тракт – від лівих половин сітківки кожного ока. Права півкуля опрацьовує інформацію про медіальну половину поля зору лівого ока та латеральну половину поля зору правого ока. Ліва півкуля аналізує інформацію від латеральної половини поля зору лівого ока та медіальної половини поля зору правого ока [В.М. Смірнов, 2010].

Зоровий тракт проходить через латеральні колінчасті тіла, проте частина волокон перед тим, як потрапити у латеральне колінчасте тіло, відгалужується у напрямку до нейронів верхніх горбиків чотиригорбкового тіла. Зоровий сигнал, пройшовши через ці структури й ядра допоміжного зорового тракту, потрапляє до нервової зорової кори. Поряд з нею лежать вторинна і третинна ділянки кори великого мозку. Ядро зорового аналізу письмових знаків (центр читання) розміщене в кутовій звивині. Досконалий аналіз зорової інформації можливий завдяки волокнам мозолистого тіла, які забезпечують обмін інформацією між півкулями [Г.М. Чайченко, 1993].

На рівні нейронів підкіркових ядер також можна помітити рецептивні поля, що забезпечують зв'язок з конкретними рецепторами сітківки. Рецептивні поля тут також круглі, хоч і менші за розміром, ніж на рівні гангліозних клітин.

У кожному з цих ядер відповідним чином обробляється зорова інформація, причому зорові нейрони активно взаємодіють з близькорозміщеними структурами ЦНС. Наприклад, у верхніх горбках чотиригорбкового тіла нейрони відповідають появою ПД переважно у відповідь на стимул, що рухається: одні нейрони реагують на рух зорового стимулу через рецептивне поле лише в певному напрямку, у інших спрямування виражене меншою мірою. У зв'язку з цим для виникнення реакції нейрона треба, щоб предмет рухався. Однак, коли предмет нерухомий, то потрібно, щоб рухались очні яблука. У глибоких шарах горбиків є нейрони, які забезпечують здійснення лише таких окоорухових рефлексів.

Поряд з зоровими сигналами нейрони верхніх горбиків чотиригорбкового тіла одержують інформацію про звуки, положення голови, а також перероблену зорову інформацію, що повертається петлею зворотного зв'язку від нейронів первинної зорової кори. На підставі цього припускають, що передні горбки чотиригорбкового тіла є первинними центрами інтегрування інформації для просторової орієнтації.

Вже на рівні передніх горбиків чотиригорбкового тіла простежується збереження топічного розміщення рецепторів на сітківці, а також наявність стовпчиків – вертикальних скупчень нейронів, призначених для розчленування інформації, що надходить від певної ділянки сітківки, на окремі складові. Наприклад, у латеральному колінчастому тілі вдалося виявити нейрони відповідальні за контраст або такі, що реагують на колір. Основний аналіз зорової інформації відбувається нейронами кори. У первинному проєкційному

полі 17 відбувається аналіз інформації, що надходить з обидвох очей. Як і в інших ділянках кори, в цій ділянці аналіз відбувається за участю стовпчиків нейронів. Є окодомінантні стовпчики, що аналізують інформацію, яка йде або з правого ока, або з лівого. Ці стовпчики розміщені поряд, тому, мабуть, між ними відбувається обмін інформацією, і це дає змогу бачити обома очима один предмет (*бінокулярний зір*).

Багато нейронів згруповані так, як і в сітківці, тобто у вигляді концентричних рецептивних полів. Можна виділити два класи нейронів: нейрони, які реагують на контраст, і нейрони, що реагують на світло й темряву. В обох групах нейронів є поля з **on-** і **off-центрами**. Деякі нейрони мають світлоспецифічні поля. Система нейронів сітківки і латерального колінчастого тіла аналізує зорові стимули, оцінюючи їхні кольорові характеристики, просторовий контраст і середнє освітлення різноманітних ділянок поля зору.

Відомі три типи гангліозних клітин сітківки. Близько 40 % клітин припадає на клітини з малим діаметром (до 10 мкм), котрі рівномірно розміщені по всій сітківці. Їхні нейрони проєктуються безпосередньо в передні горбки й сусідні ділянки, їхні імпульси надзвичайно важливі для визначення предмета, який рухається, і координат рухів ока.

Середнього розміру нейрони (10–15 мкм), яких є близько 55 %, одержують імпульсацію від центрально розміщених колбочок і паличок. Перехрестившись, їхні відростки несуть інформацію у латеральне колінчасте тіло й зорову кору.

Дуже великі гангліозні клітини (діаметр близько 35 мкм) становлять 5 % усіх клітин. Вони мають широкі дендритні поля в сітківці. Їхні відростки проєктуються в обидва латеральні колінчасті тіла й верхні горбки чотиригорбкового тіла.

Центральний зоровий шлях характеризується топографічним організуванням. Це свідчить про те, що просторовий розподіл збудження у шарі гангліозних клітин сітківки ніби “картується” просторовим розподілом збудження нейронів у бічному колінчастому тілі та зоровій корі. Але ця проєкція не є лінійною.

У кожній півкулі наявні лише контралатеральні частини полів зору обох очей. Нейрони, які надсилають інформацію від кожного ока, утворюють своєрідну смугастість.

У корі великого мозку нейрони згруповані у вертикальні колонки з однаковим функціональним значенням. У їхньому формуванні можна виділити дві особливості:

- 1) ділянка кори, що одержує інформацію від центральної ланки (зони найвищої гостроти зору), приблизно в 35 разів більша від ділянки такої ж величини на периферії сітківки;
- 2) у колонці зорової кори налічується понад 12 шарів клітин.

У первинній зоні кори лише незначна частина нейронів реагує на такі прості стимули, як світло чи темрява. Друга група нейронів відповідає на порівняно прості контури відповідної орієнтації, злами контурів.



Однак більшість нейронів кори великого мозку забезпечують розпізнавання складних і дуже складних РП. Для складних РП стимулом є межа між темним і світлим, але відповідної орієнтації, чи розриви кордонів з відповідною орієнтацією тощо. Дуже складні РП частини нейронів реагують на кордони між світлим і темним чітко визначеної орієнтації й обмеженої довжини, відповідні кути.

Асоціативні ділянки розташовані в тім'яній, скроневій і лобних ділянках кори. Якщо в хворого ушкоджені тім'яні асоціативні ділянки, то він перестає впізнавати навколишній світ. Це призводить до розвитку **зорової агнозії**.

Унаслідок цього в корі великого мозку, наприклад, для сприймання якої-небудь літери має збуджуватися багато нейронів, кожний з яких реагує на відповідну частину літери. Одночасне їхнє збудження спричиняє своєрідну нейронну мозаїку, яка в процесі вивчення дає змогу впізнати цю літеру як ціле. Процеси відбуваються у вторинній і третинній зорових ділянках кори великого мозку.

### 2.2.9. Бінокулярний зір

Зір обома очима і водночас отримання однієї цілісної зорової картини називають **бінокулярним**. Відіграє важливу роль у сприйнятті рівновіддалених предметів, глибини простору, пропорції.

У разі розглядання очима будь-якого предмета його зображення відображається на симетричних точках у сітківці обох очей, імпульси від яких на рівні кори головного мозку зливаються, тобто об'єднуються в кірковому відділі аналізатора, формується одне зображення. Ми не бачимо подвійного зображення. Це дає змогу відчувати рельєфне зображення предметів, бачити глибину і визначати відстань предмета від очей під час розгляду їх і правим і лівим очима. Стереоскопічність (об'ємність, рельєфність) спостережуваного обома очима об'єкта пояснюється тим, що поле зору одного ока накладається на поле зору іншого, і тим, що правим оком сприймається зображення дещо більшої частини правого боку, а лівим оком – протилежного.

Для оцінення відстані, величини предмета велике значення має порівняння його з іншими предметами, що стоять поряд, через що справжня форма предмета може інколи спотворюватися. Сприйняття й оцінення глибини одним оком можливі лише при відповідному тривалому тренуванні, тобто вони пов'язані з виробленням умовних рефлексів.

Найбільш інтенсивно стереоскопічний зір змінюється у дев'ять–десять років і досягає оптимального рівня у 17–22 роки. З шести років у дівчат гострота стереоскопічного зору вища, ніж у хлопців.

Розглядаючи предмет обома очима, на їхніх сітківках створюються два зображення. Проте у зоровій області кори головного мозку сприйняття подвійного зображення об'єднується в один образ і людина сприймає предмет як єдине ціле. Це відбувається тому, що зображення предмета виникає на ідентичних точках сітківки. Ідентичними точками сітківки двох очей називають зони

центральної ямок і всі точки, розміщені від неї на однаковій відстані і в одному й тому ж напрямку. Точки сітківки, які не збігаються, називають неідентичними. Якщо промені від предмета, що його розглядають, потрапляють на ідентичні точки сітківки, то зображення буде роздвоєним. Роздвоєння зображення предмета можна зумовити легким натисканням пальця збоку на око або ж надмірним наближенням предмета до очей. Роздвоєння зображення, або двоїння в очах, нерідко трапляється як патологічне явище. Прикладом цього може бути косоокість, яку частіше виявляють у дітей. Причинами її виникнення вважають: переляк, інфекційні хвороби, диспепсії, розлади або параліч нервово-м'язового апарату ока.

Глибинний зір поліпшується з віком. У віковому діапазоні від 6 до 17 років відмічено інтенсивне зростання показника гостроти глибинного зору. Максимальним він був у дев'ять років. У 17 років цей показник зрівнюється з показниками дорослого.

**Монокулярним полем зору** називають простір (див. рис. 2.21), який бачить око людини, коли воно зосереджено на одному об'єкті. Величина поля зору в різних людей різна і залежить від глибини розміщення та форми очного яблука, сітківки ока, функціонального стану організму.

Сукупність усіх точок простору, які сприймаються двома нерухомими очима, називають **загальним полем зору**. Поле зору є важливою характеристикою зорового аналізатора, яка визначає його пропускну здатність – кількість інформації, яку здатні зафіксувати органи зору за одиницю часу. Така властивість зорового аналізатора відіграє велике значення в ігровій, навчальній і трудовій діяльності учнів. Розміри поля зору не однакові в усіх людей, а мають індивідуальні особливості, зумовлені генетично, а також постійним тренуванням.

Розрізняють кольорове (хроматичне) та безколірне (ахроматичне) поля зору. Поля зору для різних кольорів неоднакові: для зеленого та червоного воно найменше, для білого – найбільше. У всіх людей найбільше поле зору для безколірних предметів, оскільки вони максимально охоплюють периферичним зором, пов'язаним з функцією паличок сітківки.

Поле зору особливо інтенсивно розвивається у дошкільному віці, до семи років воно становить близько 80 % поля зору дорослого. Розвиток поля зору має статеві відмінності: у шість років поле зору хлопчиків ширше ніж у дівчат, а у сім–вісім років навпаки. У наступні роки поля зору вирівнюються, а з 13–14 років його розміри збільшуються.

### 2.2.10. Основні типи очних рухів

До основних типів очних рухів належать сакадичні рухи, рухи плавного стеження, вестибулярні та конвергентні рухи. Вони забезпечують чітке бачення. Кожен тип руху контролюють різні нейронні системи, але між ними є спільні кінцеві ланки – мотонейрони окорухових м'язів.

**Сакадичні рухи** – це раптові рухи очей з однієї точки фіксації зору на іншу.

**Рухи плавного спостереження** – забезпечують відстежування рухомих об'єктів.

**Вестибулярні рухи** – коригують погляд з рухами голови у відповідь на стимули, які надходять від півколових каналів внутрішнього вуха.

**Конвергентні рухи** забезпечують сходження зорових осей під час перенесення погляду на близькі предмети.

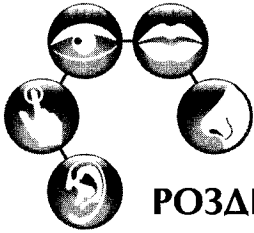


1. Опишіть еволюційні зміни фоторецепторної системи безхребетних та хребетних тварин.
2. Що входить до оптичної системи ока хребетних тварин? Поясніть будову та функції елементів ока, які входять до його оптичної системи.
3. Поясніть процес акомодатії ока. Які зміни відбуваються в оптичній системі ока, коли розглядаються предмети на близькій або далекій відстанях?
4. Що таке заломлювальна сила ока? Які Ви знаєте аномалії рефракції?
5. Поясніть зіничні реакції. Яка функція цих реакцій?
6. Сітківка. Будова та властивості, функції клітин, які входять до периферичного відділу зорового аналізатора.
7. Як передаються сигнали в сітківці?
8. Роль пігментного шару клітин сітківки.
9. Фоторецептори, їхня будова, функції та розміщення в сітківці.
10. Гострота зору. Методи дослідження.
11. Методи дослідження зорового аналізатора. Електроретинограма.
12. Етапи сприймання світлових променів у зоровому аналізаторі.
13. Зорові пігменти, особливості будови. Цис-транс-фотоізомеризація ретиналю.
14. Стадії механізму фоторецепції у хребетних тварин.
15. Роль кальцію у процесах світлової адаптації. Ресинтез цГМФ.
16. Поширення електричного сигналу в сітківці.
17. Особливості організування рецептивних полів гангліозних нервів.
18. Адаптація до світла і темряви. Механізми адаптації.
19. Кольоровий зір. Теорії кольорового зору.
20. Опишіть, як здійснюється проєкція сітківки до ЦНС.
21. Бінокулярний зір.
22. Основні типи рухів, характеристики та їхні функції.
23. Поясніть, чому в іншої людини помітити помилку простіше, ніж у себе?
24. Чому помилки рекомендується виправляти червоною пастою?
25. Чому в сутінках ми не розрізняємо колір предметів?
26. Чому нічні птахи погано бачать вдень?

**ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ**

- 2.1.** Які з нейронів формують зоровий нерв?
- а) амакринові нейрони;
  - б) горизонтальні нейрони;
  - в) уніполярні нейрони;
  - г) гангліозні нейрони;
  - д) біполярні нейрони.
- 2.2.** Установіть відповідність між типами клітин сітківки та фоторецепторними білками:
- |              |               |
|--------------|---------------|
| 1. Колбочки; | А. Родопсин;  |
| 2. Палички;  | Б. Йодопсин;  |
|              | В. Хлоролан;  |
|              | Г. Еритролаб. |
- 2.3.** У якій ділянці видимого світла абсорбуються промені родопсином?
- а) червоного (420 нм);
  - б) жовтого та синього (320 і 800 нм);
  - в) зеленого (256 нм);
  - г) синього та зеленого (500 нм);
  - д) синього (741 нм).
- 2.4.** Функція судинної оболонки ока зводиться до:
- а) захищення ока від механічних і хімічних впливів;
  - б) сприймання світла;
  - в) заломлення променів світла;
  - г) захищення ока від променів світла;
  - д) живлення ока.
- 2.5.** Функція кришталика ока зводиться до:
- а) регулювання кількості світла;
  - б) заломлення і фокусування променів світла, забезпечує акомодацию;
  - в) сприймання світла;
  - г) захищення ока від променів світла і пилу;
  - д) захищення ока від механічних і хімічних впливів.
- 2.6.** Жовта пляма складається переважно з:
- а) паличок;
  - б) колбочок;
  - в) паличок і колбочок;
  - г) сітківки;
  - д) пігментних клітин.
- 2.7.** Найінформативніша сенсорна система:
- а) зорова;
  - б) слухова;
  - в) нюхова;
  - г) смакова;
  - д) нейрогуморальна.

- 2.8.** Прозорість, безбарвність, колоїдний стан – ці ознаки характерні:
- а) рогівці;
  - б) кришталіку;
  - в) склистому тілу;
  - г) сітківці;
  - д) хіазмі.
- 2.9.** Первинним процесом усіх зорових реакцій, спричиненим квантами світла, називають:
- а) фотодимеризацію;
  - б) *цис-транс*-ізомеризацію;
  - в) *цис*-ізомеризацію;
  - г) квантову димеризацію;
  - д) полімеризацію.
- 2.10.** Натрієві канали, що беруть участь у гіперполяризації мембрани фоторецепторів, за типом управління належать до:
- а) хемочутливих;
  - б) механочутливих;
  - в) потенціалзалежних;
  - г) лігандкерованих;
  - д) іонотропних.



## РОЗДІЛ 3 БІОФІЗИКА СЛУХУ

### 3.1. СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА СЛУХОВОГО АНАЛІЗАТОРА

#### 3.1.1. Фізичні властивості звукових стимулів

Звук – це об’єктивне фізичне явище, що поширюється у вигляді повздовжньої хвилі у пружних середовищах, а ще суб’єктивне психологічне: щось, що було сприйняте слухом і зафіксовано у свідомості у вигляді особливого психічного образу. Отже, **звук** – слухове відчуття, спричинюване механічними коливаннями, те, що людина чує, сприймає органом слуху.

Звукову хвилю описують як хвилю з ділянками низького та високого тиску у повітрі.

Швидкість поширення звукових хвиль залежить від властивостей середовища. У повітрі швидкість звуку за нормальних умов становить 332 м/с. Зі зростанням температури повітря швидкість звуку збільшується приблизно на 0,6 м/с на кожен градус. У тканинах людського організму швидкість поширення звуку становить близько 1 500 м/с.

Фізичні характеристики (якості) звуку:

- **амплітуда** – величина зсуву повздовжньої хвилі;
- **гучність** звуку, або **сила звуку**, – залежить від амплітуди коливань тиску, яку характеризують за величиною звукового тиску ( $\text{Н/м}^2$  або Па);

На практиці використовують **рівень звукового тиску**, який діє на слуховий аналізатор:

$$L = 20 \lg \frac{p_x}{p_0}, \quad (3.1)$$

де  $L$  – рівень звукового тиску (вимірюється в белах (Б)),  $p_x$  – тиск, що діє;  $p_0$  – еталонний рівень тиску ( $2 \cdot 10^{-5} \text{ Н/м}^2$ , або 60 дБ).

- **частоту** – виражають у циклах, або Герцах (Гц). У високочастотних звуках довжина хвилі коротша ніж у низькочастотних.

Частота ( $f$ ), швидкість звуку ( $c$ ) та довжина хвилі ( $\lambda$ ) пов'язані так:

$$c = f\lambda. \quad (3.2)$$

- **висоту** звуку визначають за частотою коливання у пружному середовищі.

Звук, утворений коливаннями молекул однієї частоти, називають *чистим тоном*. Висота звуку тим більша, чим більша частота коливань.

Звуки, як хвилі, здатні до резонансу, можуть відбиватися, заломлюватися, абсорбуватися а також здатні до інтерференції (взаємовпливу) і розсіювання.

Одиниці вимірювання звуку:

- 1) *Герци* (Гц) – одиниця виміру частоти. 1 Гц еквівалентний одному циклу за секунду;
- 2) *Бели* (Б) – одиниця виміру фізичної інтенсивності звуку. Рівень інтенсивності вимірюють у белах. Бел (Б) – одиниця рівня інтенсивності, яка відповідає зміні інтенсивності в 10 разів. На практиці використовують у десять разів меншу одиницю, яку названо децибелом (1 дБ = 0,1 Б);
- 3) *Паскалі* (Па) – одиниця виміру рівня інтенсивності звуку.

За частотою всі акустичні коливання поділено на такі групи:

- 1) **інфразвукові**. Діапазон частот від 0÷16 Гц. Інфразвуки вкрай негативно діють на людський організм, тому їх використовують у військовій техніці. Інфразвук певної частоти зумовлює розлад мозку, сліпоту тощо. Інфразвукові хвилі шкідливі й для інших живих істот.
- 2) **звукові**. Діапазон частот 16÷ 20 000 Гц;
- 3) **ультразвукові**. Частота вище 20 000 Гц. Ультразвук прискорює проходження процесів дифузії і розчинення, впливає на швидкість хімічних реакцій. Ультразвук великої потужності спричиняє загибель вірусів і бактерій, що й використовують у разі стерилізації середовищ. За впливу ультразвукових хвиль малої потужності збільшується проникність клітинних мембран і активізуються процеси обміну в тканинах. У медицині ультразвук застосовують для лікування та діагностики. Здатність ультразвукових хвиль створювати механічну і теплову дію на тканини лежить в основі ультразвукової фізіотерапії. У хірургії для різання кісткової тканини застосовують “ультразвуковий” скальпель.

Людина здатна розрізняти звукові хвилі з частотою від 16 до 20 000 Гц. Найвищу чутливість слухова сенсорна система людини має до звуків з частотами від 1 000÷2 000 до 3 000÷4 000 Гц, коли слуховий поріг є найнижчим. Ці частоти відповідають людській мові, тому таку сукупність частот називано **мовною зоною**.

Дуже небезпечним є тривалий вплив звуку інтенсивністю понад 90 дБ, зокрема, дія шуму більше 90 дБ протягом 8 годин роботи і тривалого періоду призводить до ушкодження слуху.

Верхньою границею інтенсивності звукових коливань, які сприймаються людиною, є поріг болючого відчуття. Цей поріг менше залежить від частоти звуку і перебуває у межах 130÷140 дБ (табл. 3.1).

Таблиця 3.1

## Інтенсивність найпоширеніших звуків

Рівень звукового тиску, дБ	Джерело звуку, відчуття
160	Реактивний літак
140	Біль у вухах
120	Дискомфорт
100	Шум метро, "жива" рок-музика
80	Шум інтенсивного вуличного руху
70÷80	Грюкання дверими
70	Аплодисменти класу
40	Шепіт
40	Розмова однієї людини
3	Упускання паперового листка

Інтенсивність звуку (звуковий тиск), за якої виникає у вусі людини відчуття болю, називають **порогом больового відчуття**.

$$I_6 = 10 \text{ Вт/м}^2; p_6 = 63 \text{ Па.} \quad (3.3)$$

Відношення порогу больового відчуття до порогу відчуття за частоти 1 кГц становить:

$$\frac{I_6}{I_0} = \frac{10}{10^{12}} = 10^{13}. \quad (3.4)$$

За цим співвідношенням визначають **область відчуття**. Вона має дуже широкі межі, тому для зручності вимірювань використовують логарифмічну шкалу. Нульовим рівнем відчуття прийнято вважати рівень, що відповідає порогові відчуття. Інтенсивність кожного наступного рівня більша від попереднього в 10 разів.

Сприйняття звуку органом слуху залежить від того, які частоти входять до мовної зони. Людське відчуття звуку лімітоване межею частоти (Гц) і рівня тиску звуку (дБ). Вуху людини забезпечує слухове сприйняття зовнішнього середовища. У разі надмірно голосних звуків спрацьовує захисна реакція цього аналізатора. Два маленькі м'язи середнього вуха різко скорочуються, а три маленькі кісточки (молоточок, коваделко і стремінце) перестають коливатися. Отже, задіюється механізм блокування, і система кісточок не пропускає у внутрішнє вухо високих рівнів звукових коливань [Р. Шмидт, Г. Тевс, 1996].

Чисті звуки практично не трапляються в природі, природні звуки утворені накладанням (сумацією) декількох частот. Відомо безліч індивідуальних звуків, які відрізняються диференціальними та якісними характеристиками. Є багато комбінацій звуків з високою чи низькою частотою (висота), і великою чи малою амплітудою (гучність).

Звуки поділяють на **музичні тони, шуми та звукові удари**.

**Тон** – це звук, який характеризується лише однією частотою (наприклад, 2 000 Гц). Гучність тону будь-якої висоти визначають за амплітудою коливання.



Однак фактично у житті ідеально чистих тонів не буває. Звичайні звуки від музичних до гучних майже завжди складаються з багатьох частот. Людина володіє дуже тонкою здатністю розрізняти тони. Тони, які сприймає вухо людини, відрізняються висотою, тембром та гучністю. Це суб'єктивні характеристики звуку.

Тембр звуку визначають за його частотним складом, тобто він залежить від кількості обертонів та їхньої інтенсивності. **Тембр** – це забарвлення звуку, яке створюється в порожнинах гортані, носа, грудей та в дихальному горлі. Кожна з цих порожнин діє як резонатор, підсилюючи характерні для певної людини частоти, створюючи індивідуальний тембр.

Чутливість вуха характеризує його здатність до адаптації і залежить від частоти та інтенсивності (сили) звуку. Чутливість вуха людини максимальна в інтервалі частот 1 000–3 000 Гц і характеризується порогом чутності.

В оптимальному діапазоні приблизно до 1 000 Гц, людина здатна розрізняти частоти, що відрізняються одна від одної на 3 Гц – цю величину називають **частотним диференційним порогом**.

**Абсолютний частотний диференційний поріг** аналізатора людини становить приблизно 2–3 Гц. **Відносний диференційний поріг** становить 0,02 %.

**Музичні звуки** – це комбінація звуків, які складаються з однієї основної частини і кількох гармонік (обертонів). Більшість музики, яку людина слухає, утворена еталонами частот, названими музичною шкалою (музичні ноти). Музичні звуки можна розкласти на прості гармонійні коливання, частоти яких кратні до частоти основного тону.

**Акорд** – це одночасне звучання двох або кількох звуків. **Гармонічність** – це дослідження (вивчення розкладання коливальних процесів на суму елементарних коливань), як звуки мають співпрацювати разом, створюючи той ефект чи емоції, які хотів передати у музиці композитор. Коли ми чуємо більше ніж одну частоту звуку і комбінація звуків викликає позитивні емоції – це **консонанс** (співзвучність). Коли комбінація звуків незлагоджена чи тривожна, – **дисонанс**.

**Шум** – це аперіодична складна суміш звуків, спектр якої в певному інтервалі частот є безперервним. Складається з нез'язаних між собою частот.

**Диференціальні енергетичні пороги слухового аналізатора.** Значний вплив на пороги має тривалість сигналу. Часовий поріг чутливості акустичного аналізатора теж залежить від інтенсивності й частоти сигналу. За інтенсивності, більшої за 30 дБ, і частоті, більшої за 1 000 Гц, слухове відчуття виникає вже за тривалості сигналу протягом мілісекунди. Проте за зменшення інтенсивності звуку до 10 дБ (при тій же частоті) часовий поріг становитиме 50 мс.

Щоб оцінити якість сигналу, мінімальна його тривалість має бути 20–50 мс, при меншій тривалості – звук сприймається як клацання, тобто не розрізняється ні висота тону, ні його гучність. Крім того, на диференціювання двох звуків за частотою та інтенсивністю впливає не тільки їхня тривалість, а й тривалість інтервалів між ними.

Слуховий аналізатор забезпечує також відображення розміщення сигналу в просторі щодо його отримувача.

Коротку відстань, близько одного–двох метрів, оцінюють з точністю до 0,1 м. Зі збільшенням відстані до 3 м точність підвищується і становить уже 0,05 м. Зі зростанням відстані понад 4 м точність зменшується, але все ж вона більша, ніж за двометрової відстані.

Важливу роль в оціненні відстані до джерела сигналу відіграють його гучність і частота. Сигнал, гучність якого збільшується, сприймається як такий, що наближається, і навпаки. Відомо, що з наближенням джерела сигналу до його отримувача частота звукових коливань збільшується, а з віддаленням — зменшується (**ефект Доплера**, рис. 3.1). Це відображається у слухових відчуттях, а саме: як зміна висоти звуку або його тембру. Більш тембрований (складна форма висоти) звук оцінюють як більш віддалений.

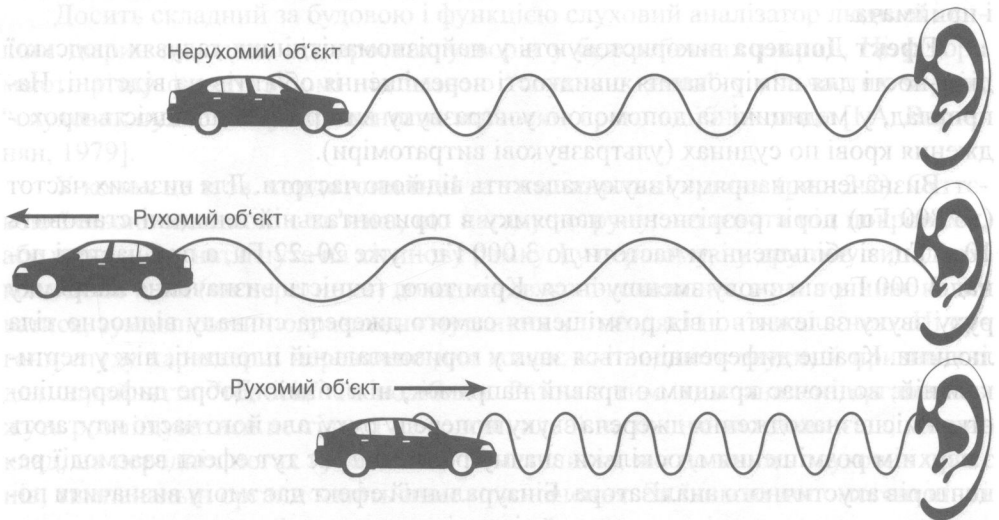


Рис. 3.1. Пояснення ефекту Доплера

Уперше **К. Доплер** (1803–1853) у 1842 р. звернув увагу на те, що під час переміщення тільки джерела або тільки приймача, або за їхнього одночасного переміщення щодо середовища, в якому поширюється звукова хвиля, частота коливань, яка реєструється приймачем, змінюється.

**Акустика** — це наука, яка вивчає звукові явища. Різке збільшення амплітуди (гучності) звуку в разі збігу частоти звукової хвилі з власною частотою системи, у якій поширюється звук, називають **акустичним резонансом**. Відбиття звуку від перешкоди і повернення його у вихідну точку названо **луною**. Цю властивість звуку використовують в ехолокації для визначення глибини океану. Ехолокацію використовують деякі тварини, наприклад, кажани, сови тощо.



Крістіан Доплер

**Ефектом Доплера** в акустиці називають зміну частоти звукових коливань, які реєструються приймачем коливань, порівняно з частотою, яку випромінює джерело звуку, внаслідок відносного руху джерела звуку і приймача. Ефект Доплера спостерігають, наприклад, у процесі руху повз нас автомашини чи тепловоза, на яких працює сирена. Під час наближення джерела сигналу (сирени) він сприймається таким, що має більш високий тон (більшу частоту), а в разі віддалення від нас сигнал сирени сприймається вухом (чи іншим приймачем звуку) з більш низьким тоном (меншою частотою).

Ефект Доплера ґрунтується на принципі незалежності рухів (принципі суперпозиції). Згідно з цим принципом, звукова хвиля, випромінювана джерелом, поширюється у середовищі абсолютно незалежно від руху джерела і приймача.

**Ефект Доплера** використовують у найрізноманітніших галузях людської діяльності для вимірювання швидкості переміщення об'єктів на відстані. Наприклад, у медицині за допомогою ультразвуку вимірюють швидкість проходження крові по судинах (ультразвукові витратоміри).

Визначення напрямку звуку залежить від його частоти. Для низьких частот (до 800 Гц) поріг розрізнення напрямку в горизонтальній площині становить 10–1 Гц, зі збільшенням частоти до 3 000 Гц – уже 20–22 Гц, а при частоті понад 3 000 Гц він знову зменшується. Крім того, точність визначення напрямку руху звуку залежить і від розміщення самого джерела сигналу відносно тіла людини. Краще диференціюється звук у горизонтальній площині, ніж у вертикальній; водночас кращим є правий напрямок, ніж лівий. Добре диференціюється місцезнаходження джерела звуку попереду руху, але його часто плутають з верхнім розміщенням, оскільки значну роль відіграє тут ефект взаємодії рецепторів акустичного аналізатора. Бінауральний ефект дає змогу визначити положення джерела звуку за рахунок різниці часу надходження звукових коливань до правого і лівого вух людини. Ось чому людина найкраще ідентифікує положення джерела сигналу, стоячи до нього перпендикулярно, тобто коли джерело сигналу знаходиться справа або зліва на 90° від осі її погляду.

На **диференційний поріг** суттєво впливають адаптація і бінауральність, або монауральність прослуховування, а також явище “маскування” чистих тонів на фоні білого шуму. У сприйманні окремих слів суттєву роль відіграють фонетичні характеристики, а вже у сприйманні речень перше місце мають синтаксичні залежності. Слухач схоплює синтаксичний зв'язок між словами, і це допомагає йому відновити повідомлення, яке було зруйноване шумом. Наприклад, односкладові слова правильно аудіюються лише в 12,5 % випадків, а шестискладові – в 40,6 %. Слово, що має більше складів, має і більшу кількість розпізнавальних ознак, що забезпечує йому точніше аудіювання. У сприйманні фраз слухач починає орієнтуватися не на окремі елементи, а на весь складний граматичний каркас.

На точність аудіювання впливають довжина та глибина фрази на фоні “білого шуму” (відношення сигналу до шуму 10 дБ). Доведено, що точність аудіювання суттєво не змінюється при довжині фрази до 11 слів. Зі збільшенням

кількості слів точність різко знижується. Глибина фрази має коливатись у межах  $7 \pm 2$  рівня, враховуючи неоднозначність інтерпретації повідомлення (“семантичний шум”). Відомо, що в разі сприйняття таких повідомлень операторові необхідно не тільки повторно звертатися до певних частин повідомлення, а й трансформувати фрази.

Отже, можна стверджувати, що аудіювання – багаторівневий процес, в якому поєднані фонетичний, синтаксичний і семантичний рівні, та особливості його перебігу враховують під час організування мовних повідомлень.

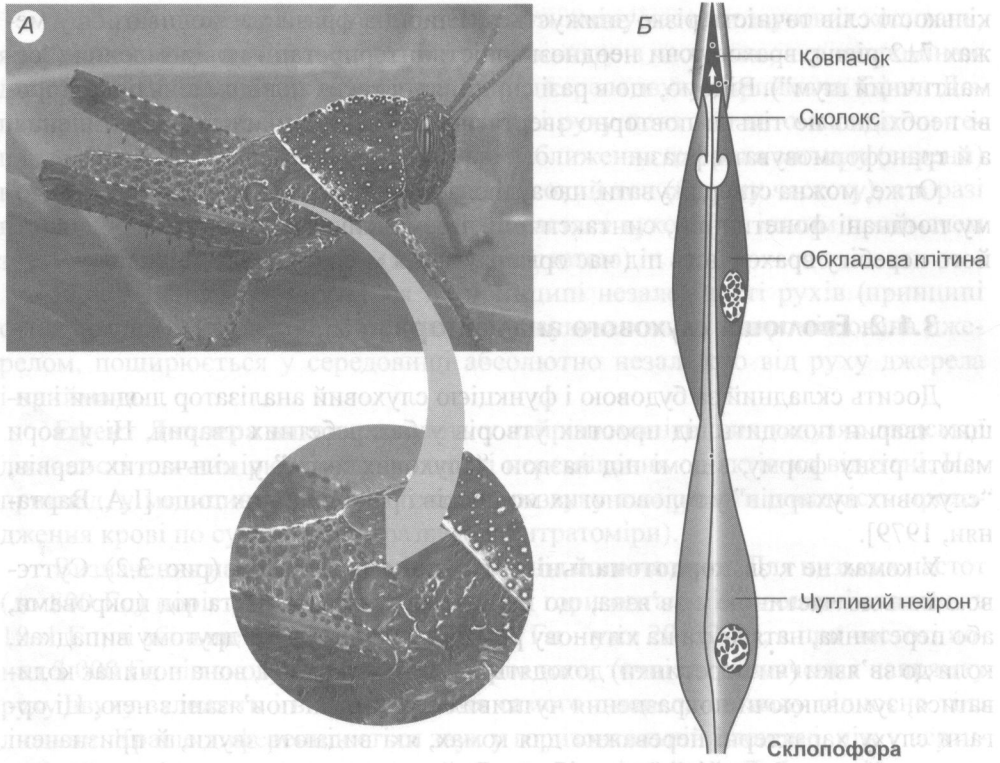
### 3.1.2. Еволюція слухового аналізатора

Досить складний за будовою і функцією слуховий аналізатор людини і вищих тварин походить від простих утворів у безхребетних тварин. Ці утвори мають різну форму, відомі під назвою “слухових ямок” у кільчастих черв'яків, “слухових пухирців” у головоногих молюсків і ракоподібних тощо [І.А. Вартанян, 1979].

У комах це т. зв. **хордотональні та тимпанальні органи** (рис. 3.2). Суттєвою їхньою частиною є зв'язка, що нагадує струну, натягнута під покровами, або перетинка, натягнута на хітинову рамку. І у першому, і у другому випадках, коли до зв'язки (чи перетинки) доходять звукові коливання, вона починає коливатися, зумовлюючи подразнення чутливих клітин, які пов'язані з нею. Ці органи слуху характерні переважно для комах, які видають звуки, й призначені для сприйняття “голосів” їм подібних. Разом з тим, тимпанальні органи можуть розміщуватися не тільки на голові, але й на інших частинах тіла, наприклад, на передніх ногах (у коників). У метеликів, які не мають звукових органів, тимпанальні органи мають інше призначення. За їхньою допомогою нічні метелики-совки сприймають звуки високої частоти, які видають кажани, що полюють за ними, і зразу ж припиняють свій політ.

У хребетних слуховий апарат розміщений у перетинчастому лабіринті, який є одночасно й органом рівноваги [І.А. Вартанян, 1979]. Ускладнення будови слухового аналізатора у цих тварин проходить не тільки по лінії диференціації різних відділів лабіринту, але і по лінії додаткових частин, які слугують для передавання звукових коливань. Ці додаткові частини обмежені середнім вухом, а у вищих хребетних – і зовнішнім.

Завитковий орган функціонує від дня народження. У людини зачаток слухового органа утворюється на четвертому тижні розвитку зародка у вигляді двох симетричних заглиблень ектодерми. У новонароджених спостерігається відносна глухота, пов'язана з особливостями будови їхнього вуха. Поступово орган слуху стає кулеподібним і перетворюється у слуховий пухирець. У подальшому відбувається диференціація верхнього і нижнього відділів пухирців: з верхнього утворюються зачатки півколових каналів, а з нижнього – зачаток каналу завитки. Паралельно з розвитком внутрішнього вуха (лабіринту) розвиваються зачатки середнього та зовнішнього вуха. Внутрішнє вухо утворюється з зовнішнього зародкового листка (ектодерми), середнє і зовнішнє – з першої зябрової щілини.



**Рис. 3.2.** Тимпанальний орган (А) та елемент хордотонального органу комах (Б)

У дітей до одного року зовнішній слуховий хід складається з хрящової тканини, і тільки у наступні роки основа зовнішнього слухового ходу костеніє. Барабанна перетинка у дітей товща, ніж у дорослого, і розміщена майже горизонтально.

Порожнина середнього вуха у новонароджених заповнена амніотичною рідиною, що утруднює коливання слухових кісточок. Поступово ця рідина розсмоктується, і замість неї із носоглотки через евстахієву трубу проникає повітря. Слухова труба у дітей ширша і коротша, ніж у дорослих, що створює особливі умови для потрапляння мікробів, слизу і рідини під час зригування, блювання, нежитю в порожнину середнього вуха, внаслідок чого виникає запалення (отит).

Цілком виразним слух у дітей стає на кінець другого, початку третього місяця. На другому місяці життя дитина диференціює якісно різні звуки, в три–чотири місяці розрізняє висоту звуку в межах від однієї до чотирьох октав, в чотири–п'ять місяців звуки стають умовно рефлекторними подразниками. До одного–двох років діти розрізняють майже всі звуки.

У дорослої людини поріг чутливості дорівнює 10–12 дБ, у дітей шести–дев'яти років 17–24 дБ, у 10–12 років – 14–19 дБ. Найбільш розвинений слух у дітей середнього і старшого шкільного віку. Низькі тони діти сприймають краще, ніж високі.

### 3.1.3. Будова слухового аналізатора

Слуховий аналізатор є структурою, що сприймає і диференціює звукові подразнення. Для людини другою після зорової за значенням і об'ємом інформації, одержуваної з навколишнього середовища, є сенсорна слухова система. Для сприйняття слухової сигналізації сформувався ще складніший, ніж вестибулярний, рецепторний орган. Формувався він одночасно з вестибулярним апаратом.

*Периферичний* рецепторний відділ слухового аналізатора став унаслідок еволюції чутливим до дії звукових хвиль, енергія яких трансформується у нервові збудження, що передається в центральний відділ аналізатора.

**Слуховий аналізатор** складається з *периферичного* відділу – органа слуху (рецепторний апарат, або **кортіїв орган**), *провідникового* відділу – слухового нерва і *центрального* відділу – слухової зони в скроневій частині кори головного мозку (рис. 3.3).

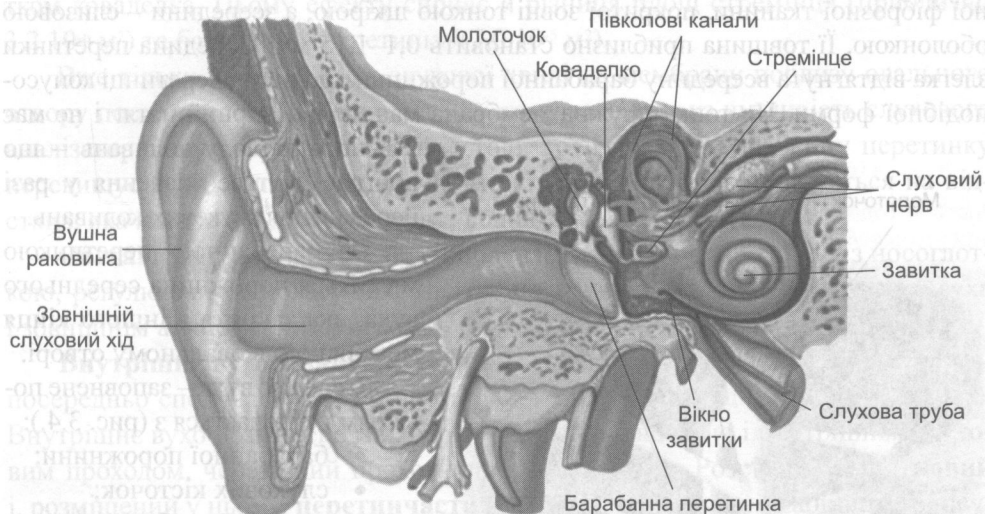


Рис. 3.3. Будова вуха

До *периферичного* відділу слухового аналізатора належать (див. рис. 3.3):

- **звукотворюючий апарат** – **зовнішнє вухо**;
- **звукотransмітний апарат** – **середнє вухо**;
- **звукотransмітний апарат** – **внутрішнє вухо** (завитка з кортіївим органом).

**Зовнішнє вухо** – це структура, що складається з вушної раковини, яка вловлює звукові коливання і спрямовує їх у зовнішній слуховий прохід, який закінчується барабанною перетинкою. Зовнішнє вухо загалом виконує й захисну функцію – захищає барабанну перетинку від механічних та температурних впливів зовнішнього середовища [А.В. Коробков, С.А. Чеснокова, 1985].



**Вушна раковина** утворена еластичним хрящем, зовні вкритим шкірою. У людини вушні м'язи розвинуті слабо, тому вушна раковина майже нерухома. Вушна раковина – вловлює звуки та концентрує їх у напрямку зовнішнього слухового ходу – виконує роль акустичної антени. Це складної форми пластинка еластичного хряща, вкрита тонкою шкірою, в якій є сальні залози.

**Зовнішній слуховий хід** – звук поширюється в напрямку барабанної перетинки (звуковід) у вигляді трубки (3 см), утвореної еластичним хрящем, а в глибині входу з кісткою. Шкіра зовнішнього слухового проходу покрита тонкими рідкими волосками. У слуховий прохід відкриваються протоки залоз (**церумінозні залози**), які виробляють вушну сірку. І волоски, і вушна сірка виконують захисну функцію. Вушна сірка потрібна для очищення і змазування епітелію каналу, а також захищає від води, бактерій, грибків і комах. Її надлишок може перетиснути барабанну перетинку і призвести до часткової втрати слуху.

**Барабанна перетинка** – розміщена на межі середнього вуха та утворює її латеральну стінку. Вона має круглу форму (діаметр 8–9 мм) і складається з щільної фіброзної тканини, покритої зовні тонкою шкірою, а зсередини – слизовою оболонкою. Її товщина приблизно становить 0,1–1,15 мм. Середина перетинки злегка відтягнута всередину барабанної порожнини, що надає перетинці конусоподібної форми. Ця тонка пружна мембрана має нерівномірний натяг і не має

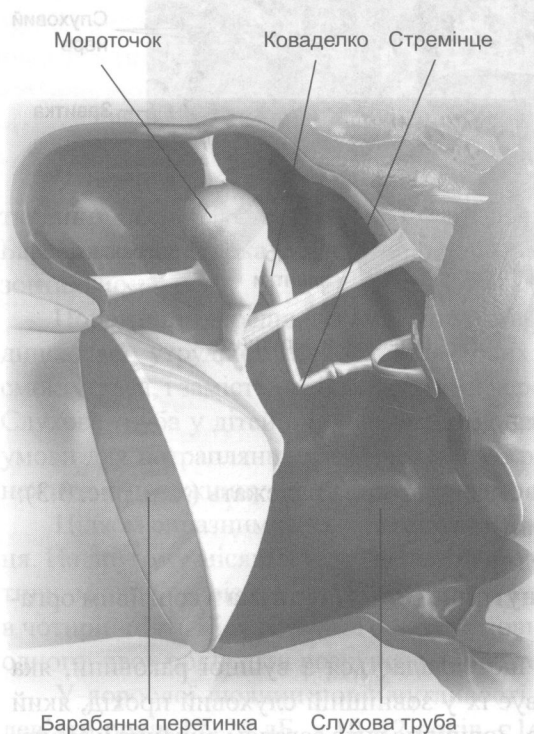
власного періоду коливань – що відіграє суттєве значення у разі передавання звукових коливань.

За барабанною перетинкою міститься порожнина середнього вуха, яка закрита з іншого кінця мембраною в овальному отворі.

**Середнє вухо** – заповнене повітрям і складається з (рис. 3.4.):

- барабанної порожнини;
- слухових кісточок;
- слухової труби.

**Барабанна порожнина** – циліндр, розміщений у скроневій кістці, заповнений повітрям і сполучений з носоглоткою **євстахієвою (слуховою) трубою**, яка переважно закрита, а відкривається у разі ковтання, позіхання та жування і слугує для вирівнювання тиску з обох боків барабанної перетинки. Порожнина середнього вуха складається з шести стінок, останні з яких мають отвори, т. зв. “вікна”.



**Рис. 3.4.** Розміщення системи слухових кісточок у середньому вусі

**Овальне вікно (верхнє)** – отвір у скронеvій кістці, закритий основою стремінця. Нижнє, **кругле, вікно** захищенє фіброзною мембраною, т. зв. второvннюю барабанною порожниною, веде у барабанні сходи.

Барабанна перетинка, сприймаючи звукові коливання, передає їх на систему кісточок, розмішєних у середньому вусі (молоточок, ковадло, стремінце). Через них коливання потрапляють на мембрану овального отвору. **Молоточок** має рухому голівку, що шийкою з'єднана з ручкою, і зрощєна з барабанною перетинкою. **Коваделко** – одним кінцем прилягає до молоточка, а другим до стремінця. **Стремінце** – складається з двох ніжок і кісткової пластинки, яка закриває овальне вікно і дотикається в ньому до присінкових сходів (див. рис. 3.4).

Система кісточок міститься у барабанній порожнині, вони зв'язані між собою гнучко, й утворюють рухомий ланцюжок; посилює коливання звукової хвилі, але знижує її амплітуду. Пояснюють явище тим, що коливання спочатку передаються довшому плечу важєля, утворєному ручкою молоточка і відростком коваделка. Цьому ефекту сприяє й різниця площ стремінця (приблизно  $3,2 \cdot 10^{-6} \text{ м}^2$ ) та барабанної перетинки ( $7,0 \cdot 10^{-5} \text{ м}^2$ ).

Вже тільки через це тиск звукової хвилі на мембрану поблизу овального отвору посилюється у 22 рази (70:3,2), тому така висока чутливість слухового аналізатора: звук сприймається вже тоді, коли тиск на барабанну перетинку перевищує  $0,0001 \text{ мГ/см}^2$ . Водночас мембрана завитка переміщується на відстань, яка менша від діаметра атома водню.

**Євстахієва (слухова) труба** – сполучає барабанну порожнину з носоглоткою, регулюючи рівновагу між тиском повітря у порожнині середнього вуха і зовнішнім атмосферним тиском.

**Внутрішнє вухо (завитка, лабіринт)** – міститься у скронеvій кістці, безпосередньо сполучається з органом рівноваги і має складну форму (рис. 3.5). Внутрішнє вухо розмішенє між барабанною порожниною і внутрішнім слуховим проходом, через який проходить слуховий нерв. Розрізняють **кістковий** і, розмішєний у ньому, **перетинчастий** лабіринти. Кістковий лабіринт є капсулою для перетинчастого лабіринту.

**Кістковий лабіринт** – система порожнин у скронеvій кістці, в якій міститься завитка і вестибулярні органи, складається з трьох частин:

- 1) **присінка** – утворює середню частину лабіринту (спєреду широким отвором сполучається з завиткою, ззаду п'ятьма отворами з півколовими каналами);
- 2) **трьох півколових каналів** – мають дугоподібну форму, розмішені у трьох взаємно перпендикулярних площинах, кожен канал закінчується двома ніжками, одна з яких перед впадінням розширюється й утворює т. зв. “ампулу” (їх є три);
- 3) **завитки** – кістковий канал.

Присінок і півколові канали до органа слуху не належать, а входять до вестибулярного апарату.



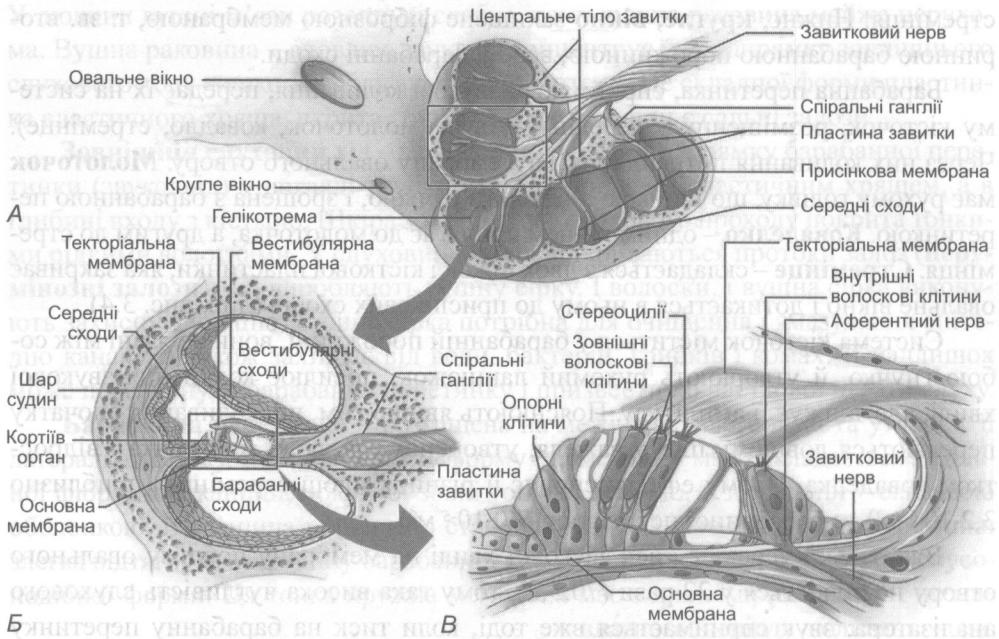


Рис. 3.5. Будова внутрішнього вуха: А – будова завитки; Б – поперечний переріз системи лабіринтів; В – будова кортієвого органа

**Перетинчастий лабіринт.** Як і кістковий, складається з трьох частин:

- 1) присінка (два перетинчасті утвори – еліптичний мішечок (**маточка**) і сферичний (**мішечок**));
- 2) трьох півколових проток, розміщених у півколових кісткових каналах;
- 3) протоки завитки, сполученої зі сферичним мішечком.

**Перетинчастий лабіринт** побудований з фіброзної тканини, повторює форму кісткового лабіринту і розміщений так, що між двома лабіринтами лишається просвіт, у якому міститься рідина – **перилімфа** – нею заповнені присінкові та барабанні сходи, містить багато іонів натрію, в тій ж концентрації, що і в позаклітинній рідині. Усередині перетинчастий лабіринт заповнений **ендолімфою** – нею заповнені середні сходи, містить багато іонів калію.

**Завитка** – це спірально зігнутий кістковий канал, який утворює 2,5 оберти навколо своєї осі, завдовжки 20–30 мм; поступово зменшується в діаметрі від основи до вершини завитки (див. рис. 3.5). По всій довжині каналу відходить спірально звита кісткова пластинка. Між вільним краєм спіральної пластинки і стінкою каналу натягнута тонка перетинка – основна мембрана. За допомогою такої сполучнотканинної перегородки канал завитки розділяється на дві камери, або сходи [Р. Шмідт, Г. Тевс, 1996].

Завитка складається з трьох паралельних, ніби згорнутих у котушку, каналів, які називають **сходами** (див. рис. 3.5, В):

- 1) **присінкові (вестибулярні);**
- 2) **середні;**
- 3) **барабанні.**

Верхні сходи сполучаються з присінком, простягаючись до верхівки завитки, а нижні, направляючись від верхівки, закінчуються круглим вікном. Поблизу верхівки завитки обидві сходинки сполучаються між собою за допомогою маленького отвору.

**Верхні сходи** розділені тонкою перетинкою (**рейснерова мембрана**) на дві нерівні порожнини. Менша з них названа **середніми сходами**, які йдуть по всій довжині каналу завитки до її верхівки, де закінчуються сліпим мішком. У середині середніх сходів знаходиться найважливіша частина завитки – **кортіїв орган**, розміщений уздовж усього ходу завитки на верхній поверхні **основної мембрани**, що складається з найтонших еластичних волокон, натягнутих між вільним краєм спіральної пластинки і стінкою кісткового каналу завитки.

**Кортіїв орган** – сенсорний апарат, який міститься на **базиллярній мембрані** середніх сходів завитки (див. рис. 3.5, *B*). Орган становить собою складний за структурою епітеліальний утвір, що містить **опорні** та **чутливі волоскові клітини**. Коливання рецепторних волоскових клітин перетворюються в нервові імпульси, що поширюються по волокнах слухового нерва.

Рецептори слухового аналізатора (**волоскові клітини**) належать до вторинно-чутливих рецепторів (див. рис. 3.5, *B*), отримали назву через наявність на апікальній мембрані субмікроскопічних, схожих на волоски, відростків (**стереоцилій**). Рецепторні клітини розміщені у завитці внутрішнього вуха на середніх сходах основної мембрани, яка складається з 20 000–30 000 волокон. Довжина волокон дорівнює ширині відповідної частини каналу: від основи діаметр каналу збільшується до її вершини від 0,04 до 0,5 мм.

Внутрішні рецепторні клітини кортієвого органу простягаються в один ряд, а зовнішні – три–чотири ряди. **Стереоцилії** зовнішніх волоскових клітин утворюють з текторіальною мембраною тісний контакт, а внутрішніх – не досягають цієї мембрани (див. рис. 3.5, *B*). На частині клітини, оберненої в бік текторіальної мембрани, біля внутрішніх рецепторних клітин міститься 30–40 відносно коротких (завдовжки 4–5 мкм) волосків. На кожній клітині зовнішнього ряду є 65–120 тонких і довгих відростків. Між окремими рецепторними клітинами немає функціональної рівності. Про це свідчить і морфологічна характеристика: порівняно невелика кількість (близько 3 500) внутрішніх клітин дає 90 % аферентів завиткового нерва, тоді як від 12 000–20 000 зовнішніх клітин відходить лише 10 % нейронів.

Утвір спірального органа завершує **текторіальна (покривна) мембрана** – тонка желатиноподібна мембрана, що вкриває волоскові клітини у кортієвому органі. Вона прикріплена до внутрішнього боку завитки, поблизу її осі.

## 3.2. ОСОБЛИВОСТІ ФУНКЦІОНУВАННЯ СЛУХОВОГО АНАЛІЗАТОРА

### 3.2.1. Функції середнього та внутрішнього вуха. Захисний акустичний рефлекс

*Периферичний* відділ слухового аналізатора виконує дві основні функції:

- **звукопроведення**, тобто доставляння звукової енергії до рецепторного апарату завитки;
- **звуквосприйняття** – перетворення фізичної енергії звукових коливань у нервові збудження.

**Повітряна провідність** – забезпечує поширення звукових коливань звичайним шляхом – через звукопровідний апарат слухової системи, тобто за участю барабанної перетинки, що відповідає на звук коливанням і передає енергію своїх коливань через ланцюг кісточок до внутрішнього вуха (перилімфи присінкових сходів).

Повітряний шлях поширення звукових хвиль у внутрішнє вухо є основним, однак наявний й інший шлях проведення звуків до кортієвого органу – кістково-тканинний (кістковий).

**Кісткова провідність** – це проведення звукових коливань із зовнішнього середовища до рідин внутрішнього вуха безпосередньо через кістки черепа (має важливе діагностичне значення).

Розрізняють *інерційний* і *компресійний* типи кісткового проведення. За впливу низьких звуків череп коливається як єдине ціле, і завдяки інерції ланцюга слухових кісточок відбувається відносно переміщення капсули лабіринту щодо стремінця, спричиняючи зсув стовпа рідини у завитці і збудження спірального органу. Це *інерційний* тип кісткового проведення звуків. **Компресійний** тип виникає під час передавання високих звуків, коли енергія звукової хвилі зумовлює періодичне стиснення хвилею капсули лабіринту, що спричиняє випинання мембрани вікна завитки і в дещо менше основи стремінця. Як і повітряна провідність, інерційний спосіб передавання звукових хвиль потребує нормальної рухливості мембран обох вікон. За компресійного типу кісткової провідності досить рухливості однієї з мембран.

Коливання кісток черепа можна спричинити дотиком до нього звучного камертона або кісткового телефону аудіометра. Кістковий шлях набуває особливого значення у разі порушення передавання звуків через повітря.

У слуховій сенсорній системі наявний складний механізм, який зменшує втрати звукової енергії через властивості звукової хвилі, зокрема відбиття:

- 1) площа барабанної перетинки значно більша площі основи стремінця. З передаванням звуку певної сили через кісточку середнього вуха саме різниця цих площин створює підсилення тиску поблизу овального вікна, порівняно з тиском на барабанну перетинку;
- 2) відростки кісточок так розміщені в ланцюгу, що діють як система важелів та ще більше підсилюють тиск.

**Барабанний (захисний) акустичний рефлекс** – рефлекторне скорочення м'язів середнього вуха (м'язів стремінця та натягача барабанної перетинки) у разі дії гучних звуків – це явище послаблює передавання звуку.

У разі великої інтенсивності звуку рефлекторно скорочуються тимпанальний м'яз і м'яз стремінця, що веде до зменшення звукового тиску, який передається внутрішньому вухові. Час рефлексу близько 10 мс, що недостатньо для ефективного захисту вуха від гучних раптових звуків. Проте за тривалого перебування в умовах дії шуму, скорочення цих м'язів має важливе захисне значення [В.М. Покровский, Г.Ф. Коротько, 2007]. Унаслідок цього, з одного боку, зменшується можливість травматичного розриву барабанної перетинки, а з іншого – знижується інтенсивність коливань кісточок і розміщених за ними структур. Однак у зв'язку з деяким відставанням рефлекторної відповіді у робітників певних галузей, котрі працюють в умовах інтенсивного шуму, розвивається глухота.

Ступінь скорочення м'язів залежить від сили звукових коливань. Барабанний рефлекс має захисне значення, запобігаючи надмірному стимулюванню слухових рецепторів сильними звуками. Час реакції барабанного рефлексу становить 40–60 мс, однак не може захистити від коротких інтенсивних звуків, наприклад, пострілу.

### 3.2.2. Сприйняття звуку у внутрішньому вусі. Резонансна теорія й “теорія місця” Бекеши

**Сприйняття звуку** відбувається по етапно (рис. 3.6):

- звукові хвилі крізь вушну раковину потрапляють у зовнішній слуховий прохід, зумовлюючи коливальні рухи барабанної перетинки;
- коливання барабанної перетинки передаються слуховим кісточкам, рухи яких спричиняють вібрацію основи стремінця, що закриває овальне вікно (розмах коливань зменшується, а їхня сила збільшується);
- рухи основи стремінця овального вікна коливають перилімфу, її коливання передаються ендолімфі (вона починає коліватися з тією ж частотою);
- коливання ендолімфи зумовлює коливання основної мембрани. Під час рухів основної мембрани й ендолімфи покривна мембрана всередині завиткової протоки з певною силою і частотою торкається мікрворсинок рецепторних клітин, які збуджуються;
- збудження передається з рецепторних клітин іншим нервовим клітинам, які лежать у спіральному вузлі завитки (їхні аксони утворюють слуховий нерв);
- імпульси волокнами **переддверно-завиткового нерва** надходять до ядер мосту.

Аксони клітин цих ядер направляються до підкіркових центрів слуху (нижні горбики середнього мозку). Вищий аналіз і синтез слухових подразнень відбувається у **кірковому центрі слухового аналізатора**, що розміщений у високій долі. Тут розрізняються звуки, їхня сила, висота тону.

Для пояснення того, як відбуваються у внутрішньому вусі процеси механорецепції звуків, розроблено різні теорії слуху.

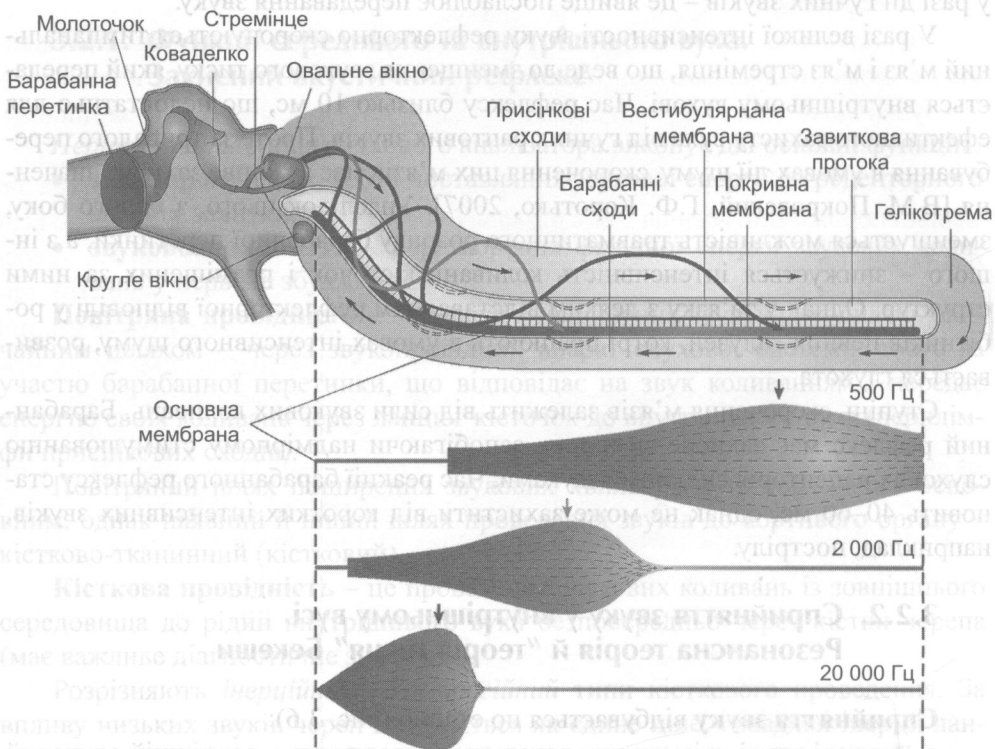


Рис. 3.6. Механізм просторового кодування звукової хвилі

**Просторова (резонансна) теорія** була запропонована Г. Гельмгольцем (1821–1894) ще в 1863 р. і заснована на уявленнях про периферичний аналіз звуку на рівні завитки. Згідно з цією теорією базиллярна мембрана складається з серії сегментів, кожен з яких резонує у відповідь на вплив певної частоти звукового сигналу. Вхідний стимул, отже, веде до вібрації тих ділянок базиллярної мембрани, власні частотні характеристики яких відповідають компонентам стимулу. За аналогією зі струнними інструментами звуки високої частоти приводять у коливальний рух (резонують) ділянку базиллярної мембрани з короткими волокнами поблизу основи завитки, а звуки низької частоти спричиняють коливання ділянки мембрани з довгими волокнами у верхівки завитки.

Відповідно до **резонансної теорії**, будь-який чистий тон має обмежену ділянку сприйняття на базиллярній мембрані. У разі надходження і сприйняття складних звуків одночасно починає коливатися кілька ділянок мембрани.

Вуху людини може сприймати звук під час коливання повітря в діапазоні від 16 до 20 000 Гц. Висловлюють припущення, що є два механізми розрізнення тонів. Звукова хвиля, створювана коливанням молекул повітря, поширюється

у вигляді повздовжньої хвилі тиску. Потрапляючи на перилімфу й ендолімфу, вона між пунктами виникнення затухання і має ділянку з максимальною амплітудою коливань. Розміщення цієї ділянки залежить від частоти коливань: при вищих частотах вона лежить ближче до овальної мембрани, а при низьких – ближче до **гелікотреми**. Внаслідок цього амплітудний максимум для кожної частоти проявляється у специфічній точці ендолімфатичного каналу. Розміщені тут сенсорні клітини збуджуються найсильніше.

**Резонансна теорія Г. Гельмгольца** була підтверджена клінічно. Гістологічне дослідження завиток померлих людей, котрі мали знижений слух, дало змогу виявити зміни спірального органа в ділянках, які відповідають втраченій частині завитки. Разом з тим, сучасні знання не підтверджують можливість резонування окремих “струн” базилярної мембрани.

**Теорія вуха** – можливість визначення висоти, гучності і тембру. Своєю часу ця теорія знайшла багато прихильників і до сьогодні її вважають класичною. Висновок Г. Гельмгольца про те, що в завитці первинно аналізуються звуки, підтверджено роботами **Л. А. Андрєєва** (1891–1941). Згідно з його даними, у разі руйнування верхівки завитки у собак спостерігали відсутність умовних рефлексів на низькі звуки, а під час руйнування її основного завитка – на високі звуки.

На цих даних ґрунтується т. зв. **просторова** теорія кодування висоти тону, який сприймається в самому рецепторі. Крім того, вважають, що при невеликій частоті коливань (до 1 000 Гц) може діяти телефонний принцип кодування: ПД у завитковому нерві виникає з частотою, яка є резонансною до частоти звукових коливань. У рецепторах тільки починається розрізнення звукової інформації. Оброблення завершується в нервових центрах.

Після теорії Гельмгольца з'явилося безліч інших просторових теорій. Особливий інтерес становить **теорія “пересувної хвилі”** лауреата Нобелівської премії **Г. Бекєши** (1899–1972) у 1961 р. “за відкриття фізичних механізмів стимулювання у вушній раковині”.

Безпосереднє вивчення механічних властивостей базилярної мембрани засвідчило, що їй не властива висока механічна вибірковість. Звукові хвилі різних частот спричиняють коливання мембрани на досить великих її ділянках. Звуки певної висоти зумовлюють “пересувну хвилю” на базилярній мембрані, верхівці якої відповідає найбільше зміщення мембрани на одній з її ділянок.

Локалізація цієї ділянки залежить від частоти звукових коливань. Найнижчі звуки прогинають мембрану у верхівці завитки, звуки високої частоти – в ділянці найвищого рівня завитки [Я.А. Альтман, 1990].

Базилярна мембрана найбільше зміщується на гребені “пересувної хвилі” і, коливаючись, спричиняє деформацію зсуву волосових клітин спірального органа над цією ділянкою мембрани. Негативним моментом цієї теорії є те, що



Георг Бекєши

з механічної точки зору неможливо пояснити здатність розрізняти вухом величезну кількість різних частот. У разі механічного подразнення волоскових клітин у них виникає хімічна реакція, сила якої залежить від кількості речовини (слухового пурпуру); водночас звільняються іони, які й генерують процес нервового збудження.

Згідно з теорією **Флетчера-Роафа**, величина інерції стовпа вушної лімфи нарівні з властивостями самої основної мембрани має вирішальне значення для вибіркової дії того або іншого звуку. Наприклад, за умови дуже повільних коливань мембрани спостерігається пересування всього стовпа рідини в обох сходах. Отже, розподіл тонів по основній мембрані такий, ніби виникає явище механічного резонансу [за А. А. Ухтомським, явище псевдорезонансу].

Спільним для цих теорій є те, що у них визнано просторове розміщення звуків (**монолокулярна** теорія), згідно з якою, будь-який чистий тон має певну ділянку на основній мембрані. Очевидно, сучасні теорії відповідають другому постулату Г. Гельмгольца.

Нові гіпотези не спростовують основних висновків з резонансної теорії Гельмгольца, а передусім доповнюють і уточнюють її з точки зору сучасної фізики. Просторова теорія звуків дає можливість пояснити сьогодні найбільше число фактів. Під час гістологічного дослідження завиток у людей, що страждали різними формами глухоти, і в яких незадовго до смерті досліджували слух, виявлено атрофію нервових елементів у певних місцях, відповідно до просторового розміщення звуків.

**I. Уівер** [I. Уівер, К.В. Брей, 1937] відводив у морської свинки струми з різних ділянок основної мембрани завитки і виявив, що найбільша реакція простежується під час тих звуків, які, згідно з **просторовою теорією**, локалізуються саме в цій ділянці мембрани.

Відповідно до цієї просторової теорії, кожен чистий тон мусить локалізуватися не тільки на основній мембрані, роздільній від усіх інших тонів, але таке ж роздільне від інших тонів просторове розміщення має зберігатися також у волокнах слухового нерва і центральних провідниках. Деякі автори припускають навіть відоме просторове розділення звуків у кірковій слуховій ділянці.

**Сучасна модифікована теорія** сприйняття висоти звуку об'єднує постулати двох теорій :

- низькі частоти звуку краще пояснити резонансною теорією;
- високі частоти звуку краще пояснити теорією місця.

Згідно з цією теорією, збудження волоскових клітин органа слуху відбувається в місцях досягнення максимумів пересувної хвилі.

Ці максимуми для звуків різних частот припадають на різні місця завитки. Відстань від основи стремінця до місця виникнення максимальної амплітуди звукової хвилі є меншою для високочастотних звуків і більшою для низькочастотних (рис. 3.7).

Одночасно зміщуються мембрани Рейснера, базилярна і текторіальна, що викривають кортіїв орган. Текторіальна та базилярна мембрани зміщуються

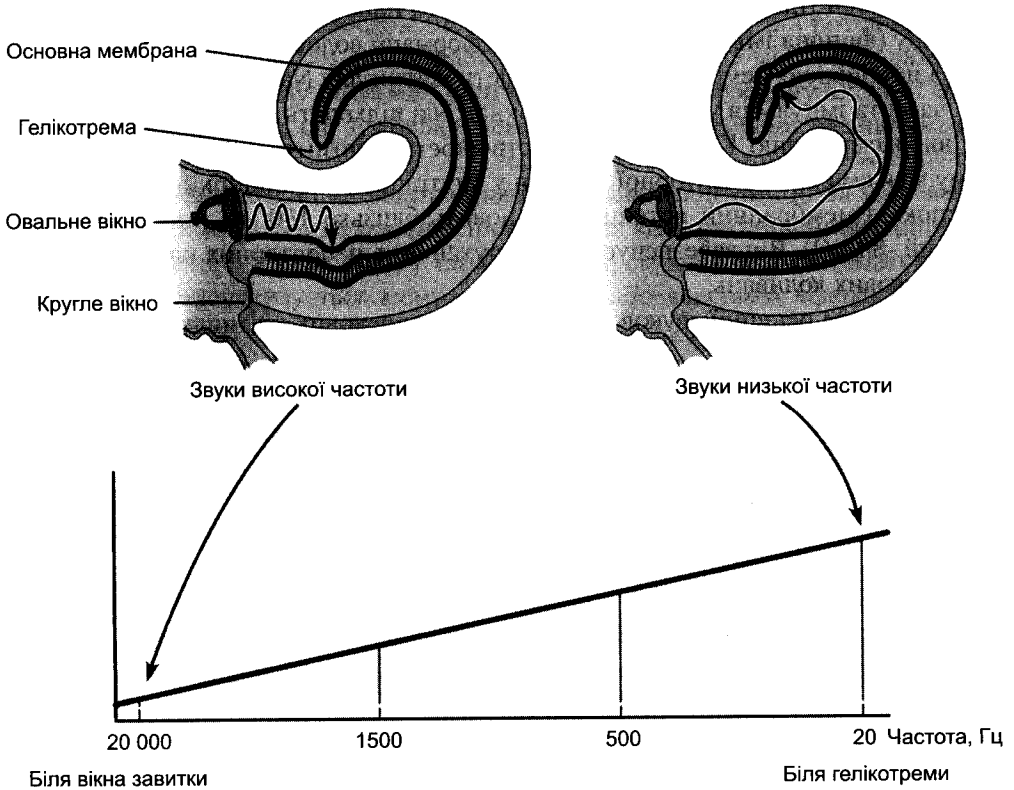


Рис. 3.7. Частота коливань різних ділянок основної мембрани завитки

одна щодо одної через різні точки свого обертання. Коливання базиллярної мембрани веде до зміщення волоскових клітин щодо текторіальної мембрани і до деполаризації мембрани волоскових клітин й збудження слухового нерва.

### 3.2.3. Молекулярні механізми трансдукції звуку

Коливання мембрани овального отвору передається перилімфі вестибулярних сходів і крізь присінкову мембрану – ендолімфі. Разом з ендолімфою коливається й основна мембрана, на якій розміщені рецепторні клітини, що контактують з покривною мембраною. Це призводить до їхньої деформації і виникнення РП. З рецепторними клітинами зв'язані аферентні волокна завиткового нерва, передавання імпульсу на які відбувається через медіатор.

Верхній канал завитки, або вестибулярні сходи, беруть початок від овального вікна і тягнуться до вершини завитки (гелікотреми). Сходи через гелікотрему сполучаються з нижнім каналом (барабанні сходи), який починається від круглого отвору, закритого мембраною. На мембрану надходять коливання від рідини (через перилімфу барабанних сходів). Якби мембрана втратила еластичність, то коливання були би неможливі, тому що рідина не стискується.



За умови тиші волокнами слухового нерва проводяться до 100 імпульсів за секунду (**фонова імпульсація**). У разі деформації волосків, зумовленій контактом з покривною мембраною, проникність клітин для  $\text{Na}^+$  підвищується і зростає частота імпульсів у нервових волокнах, які відходять від рецепторів. Завдяки високому рівню  $\text{K}^+$  у ендолімфі створюється позитивний заряд (+80 мВ), тому між вмістом рецепторної клітини у внутрішніх і зовнішніх ділянках у стані спокою мембранний потенціал становить близько 160 мВ (внутрішньоклітинний -80 мВ). Він забезпечує високу чутливість рецепторних клітин до слабких звукових коливань.

Механізм рецепції звукового стимулу у волоскових клітинах органа слуху є таким.

Дуже тонкі відростки, т. зв. **“верхівкові з’єднання”** (**tip link** – це білки філаментів, що зв’язують бокову стінку стереоцилії з механочутливим іонним каналом контактуючої стереоцилії (рис. 3.8, А)) сполучають верхівку кожної стереоцилії з бічною до верхньої, сусідньої вищої, стереоцилії волоскової клітини, яка в ділянці цього контакту містить механочутливі катіонові канали, що є низькоселективними.

Адекватним стимулом для волоскових клітин є згинання стереоцилій, за якого в місцях їхніх верхівкових з’єднань активуються описані канали. Коли нижні стереоцилії зміщуються в напрямку до вищих, то час перебування каналів у відкритому стані збільшується, і навпаки, зменшується в разі зміщення в протилежному напрямку.

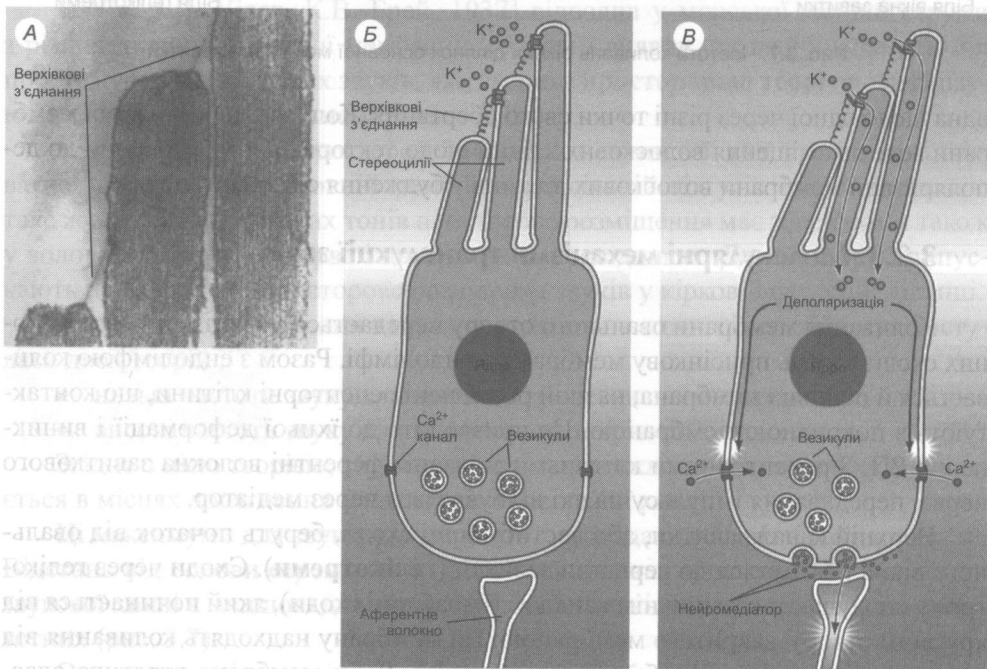


Рис. 3.8. Електричні явища у мембрані завитки

Потенціал спокою волоскової клітини становить  $-65$  мВ, а потенціал між середнім та присінковими, або барабанными, сходами  $-75$  мВ. Через зазначений градієнт потенціалу ( $-150$  мВ) іони  $K^+$  надходять у середину клітини крізь механочутливі канали, що зумовлює деполяризацію мембрани та виникнення РП (див. рис. 3.8, Б-В).

Рецепторний потенціал регулює надходження в клітину іонів  $Ca^{2+}$  через потенціалзалежні кальцієві канали. Проникнення кальцію спричиняє викидання нейромедіатора у синаптичну щілину (припускають, що глутамату), внаслідок чого деполяризується мембрана одного або декількох еферентних нейронів, які контактують з волосковою клітиною.

Після цього іони  $K^+$  рециклізують, тобто повертаються назад до ендолімфи. Спершу вони потрапляють до опорних клітин, далі – крізь щілинні контакти – до інших опорних клітин, і так досягають судинної смужки. Для клітин судинної смужки характерний високий рівень  $Na^+$ ,  $K^+$ -АТФ-азної активності, за допомогою якої іони  $K^+$  у зворотному напрямку транспортуються до ендолімфи.

Вважають, що **внутрішні волоскові клітини** є головними сенсорними клітинами. Їхнє збудження зумовлене згинанням стереоцилій, але через рух ендолімфи, оскільки вони не з'єднані своїми стереоциліями, як зовнішні волоскові клітини, з текторіальною мембраною [Я.А. Альтман, 1990].

Функція **зовнішніх волоскових клітин** полягає в збільшенні амплітуди вібрації базилярної мембрани, тонкі механізми цього процесу ще вивчені недостатньо, але відомо, що до зовнішніх волоскових клітин надходять сигнали аферентних нейронів, які виділяють ацетилхолін і спричиняють гіперполяризацію зовнішніх волоскових клітин. У разі гіперполяризації ці клітини видо-вжуються, а в разі деполяризації – стають нижчими.

Потенціал дії слухового нерва реєструється в його волокнах. Під час цього процесу частота імпульсів до  $1\ 000$  гЦ відповідає частоті звукових хвиль. Зі збільшенням рівня звукового тиску включаються додаткові волокна з частотами, наближеними до характеристичних частот кожного з них; або посилюється збудження певних волокон (збільшується частота ПД).

### 3.2.4. Характеристика провідникового та центрального відділів слухового аналізатора

*Периферичний* відділ слухового аналізатора з'єднується з *центральним* відділом *провідними* нервовими шляхами, які складаються з чотирьох нервів [Л.Н. Барсова, Л.С. Богословська, Б.Д. Васильєв, 1985].

До кортієвого органа надходять нервові волокна від спірального нервового вузла, розміщені в основі спірального кісткового гребеня завитки. Вузол складається з нервових клітин з двома відростками (біполярних клітин). Один з цих відростків йде до кортієвого органа, а другий – входить до складу слухового нерва.

Слуховий нерв складається з  $30\ 000$  нервових волокон, кожне з яких покрите мієліновою оболонкою. Отже, слуховий нерв нагадує за будовою телефонний

кабель, що складається з окремих ізольованих кабелів. Слуховий нерв виходить з внутрішнього вуха крізь внутрішній слуховий прохід і йде у порожнину черепа, в основу мозку. Звідси волокна слухового нерва переходять у слухові ядра довгастого мозку, де закінчується I нерв.

II нерв бере свій початок від слухових ядер і закінчується в оливах довгастого мозку. На цьому шляху частина волокон нерва йде прямо, а частина переходить на протилежний бік.

III нерв розпочинається оливами довгастого мозку, а закінчується підкірковими слуховими центрами – заднього двогорбкового і внутрішнього колінчастого тіл. Потім волокна заходять у метаталамус, і тільки після цього звукові шляхи потрапляють до первинної звукової ділянки кори. Поряд із нею містяться нейрони, які належать до вторинної звукової ділянки кори головного мозку (рис. 3.9).

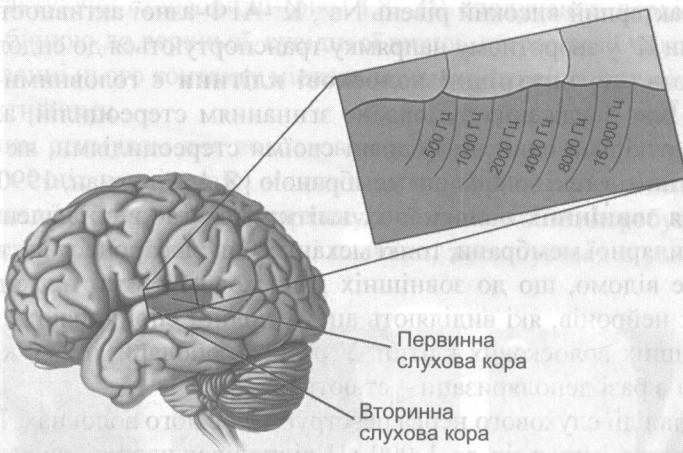


Рис. 3.9. Будова слухової кори

Звідси розпочинається останній, IV нерв, який закінчується в кірковому відділі слухового аналізатора. У цьому центрі звукові сигнали, що надходять з завитки внутрішнього вуха по слухових шляхах, сприймаються як звуки, що відрізняються за тоном, якістю і гучністю [В.І. Філімонов, Ю.С. Петришин, О.Г. Мисаковець, 1994].

Центральний відділ слухового аналізатора містяться у корі верхнього відділу скроневої доли кожної із півкуль головного мозку (слуховій ділянці кори) [Л.Н. Барсова, Л.С. Богословська, Б.Д. Васильєв, 1985].

Особливе значення у сприйнятті звукових подразнень мають поперечні скроневі звивини, або звивини Геля. Завдяки перехресту нервових волокон, який розміщений у довгастому мозку, кірковий центр слуху однієї півкулі пов'язаний з обома кортієвими органами. І, навпаки, кожен кортієв орган пов'язаний з обома кірковими слуховими центрами (двобічне представництво в корі головного мозку) [Я.А. Альтман, 1990].

Інформація, що міститься у звуковому стимулі, проходить крізь ядра перемикавання, багато разів (зазвичай не менше п'яти–шести) переписується у вигляді нейронного збудження. Водночас на кожному етапі вона аналізується, нерідко з підключенням сенсорних сигналів інших відділів ЦНС [Л.Н. Барсова, Л.С. Богословська, Б.Д. Васильєв, 1985]. Унаслідок цього можуть виникнути рефлекторні відповіді, характерні для певного відділу ЦНС. Але тільки у корі великого мозку з'являється відчуття певного звуку.

Нейрони вентрального ядра ще сприймають чисті тони, тобто збудження в них виникає за дії чітко визначених тонів. У дорсальному ж ядрі лише незначна частина нейронів збуджується чистими тонами. Інші нейрони реагують на складніший стимул, наприклад, на зміну частоти, зниження звуку тощо. На вищих рівнях у окремих нейронах поступово посилюється специфічність реагування на складні звукові модуляції. Наприклад, одні нейрони збуджуються тільки у разі зміни амплітуди звуку, інші – зміни частоти, ще інші – у разі варіювання відстані від джерела, його переміщенні.

Отже, кожного разу за дії реальних природних складних звуків у нервових центрах виникає своєрідна мозаїка збудження нейронів. Відбувається запам'ятовування цієї мозаїчної карти, зумовленої надходженням відповідного звуку. Люди можуть оцінювати різні властивості звуку тільки за умови відповідного тренування. Кіркові нейрони активізуються по-різному: одні – контрлатеральними, інші – іпсилатеральними стимулами, ще інші – тільки у разі одночасного стимулювання обох вух. Збуджуються кіркові нейрони переважно цілими групами звуків. Ушкодження цих відділів ЦНС погіршує сприйняття мови, просторову локалізацію джерела звуку.

### 3.2.5. Хвороби вуха та гігієна слуху. Причини глухоти

Найбільш поширеною хворобою вух вважають отит (запалення) середнього вуха. Це досить небезпечна хвороба, бо поряд з порожниною середнього вуха знаходиться головний мозок та його оболонки. Отит найчастіше виникає як ускладнення грипу, гострих респіраторних захворювань; інфекція з носоглотки може перейти по євстахієвій трубі до порожнини середнього вуха. Ознаками отиту є сильні болі у вусі, висока температура тіла, сильний головний біль, значне зниження слуху. Якщо ці ознаки наявні у хворого, необхідно негайно звернутися до лікаря. Профілактика отиту: лікування гострих та хронічних хвороб носоглотки (аденоїдів, нежитю, гаймориту).

**Глухота** – повна втрата слуху на одне або обидва вуха. Вона може бути **набутою** чи **вродженою**.

**Набута глухота** найчастіше є наслідком двобічного отиту середнього вуха, який супроводжувався розривом обох барабанних перетинок, або складного запалення внутрішнього вуха. Глухота може бути спричинена дистрофічними ураженнями слухових нервів, які часто пов'язані з професійними чинниками: шумом, вібрацією, дією пари хімічних речовин або з травмами голови (наприклад,

унаслідок будь-якого вибуху). Частою причиною глухоти є **отосклероз** – хвороба, за якої слухові кісточки (особливо стремінце) стають нерухомими. Ця хвороба була причиною глухоти у видатного композитора Людвіга Ван Бетховена. До глухоти може призвести безконтрольне застосування антибіотиків, які негативно діють на слуховий нерв.

**Вроджена глухота** пов'язана з вродженим порушенням слуху, причинами якого можуть бути вірусні хвороби матері під час вагітності (червоничка, кір, грип), безконтрольне вживання нею деяких ліків, особливо антибіотиків, вживання алкоголю, наркотиків, куріння. Народжена глухою дитина, ніколи не чує мови, стає глухонімою.

**Гігієна слуху** – система заходів, спрямована на охорону слуху, створення оптимальних умов для діяльності слухового аналізатора, що сприяє нормальному його розвитку і функціонуванню.

Розрізняють **специфічну** і **неспецифічну** дію шуму на організм людини. Специфічна дія виявляється у порушеннях слуху різного ступеня, неспецифічна – у різноманітних відхиленнях у діяльності ЦНС, розладах вегетативної реактивності, ендокринних розладах, функціональному стані серцево-судинної системи і травного тракту. У осіб молодого і середнього віку у разі рівня шуму 90 дБ, який триває протягом години, знижується збудливість клітин кори головного мозку, погіршуються координація рухів, гострота зору, стійкість ясно-го бачення, подовжується латентний період зорової і слухомоторної реакції. За такої ж тривалості роботи в умовах впливу шуму, рівень якого становить 96 дБ, спостерігають ще більш різкі порушення коркової динаміки, фазові стани, позамежове гальмування, розлади вегетативної реактивності. Погіршуються показники м'язової працездатності (витривалості, стомлюваності) і показники праці. Праця в умовах впливу шуму, рівень якого – 120 дБ, може спричинити порушення у вигляді астеничних неврастенічних проявів. З'являються роздратованість, головні болі, безсоння, розлади ендокринної системи. Можливі зміни в серцево-судинній системі: порушується тонус судин і ритм серцевих скорочень, зростає або знижується артеріальний тиск.

На дорослих, – і особливо дітей, надзвичайно негативний вплив (неспецифічний і специфічний) чинить шум у приміщеннях, де ввімкнені на повну гучність радіоприймачі, телевізори, магнітофони тощо.

Впливає дуже шум на дітей і підлітків. Зміна функціонального стану слухового та інших аналізаторів спостерігається у дітей під впливом “шкільного” шуму, рівень інтенсивності якого в основних приміщеннях школи коливається від 40 до 110 дБ. У класі рівень інтенсивності шуму в середньому становить 50–80 дБ, під час перерв може сягати 95 дБ.

Шум, який не перевищує 40 дБ, не зумовлює негативних змін у функціональному стані нервової системи. Зміни стають помітними під час шуму, рівень якого становить 50–60 дБ. Згідно з даними досліджень, у разі шуму гучністю 50 дБ учень потребує для розв'язання математичних задач на 15–55 % більше часу, ніж до дії шуму – 60 дБ на 81–100 %. Послаблення уваги школярів

в умовах впливу шуму цієї потужності сягало 16 %. Зниження рівнів “шкільного” шуму і його несприятливого впливу на здоров’я учнів досягається завдяки низці комплексних заходів: будівельних, технічних і організаційних.

Наприклад, ширина “зеленої зони” з боку вулиці має бути не менша ніж 6 м. Доцільно вздовж цієї смуги на відстані не менше 10 м від будівлі посадити дерева, крони яких затримуватимуть поширення шуму.

Важливе значення у зменшенні “шкільного” шуму має гігієнічно правильне розміщення навчальних приміщень у будівлі школи. Майстерні, спортивні зали планують на першому поверсі в окремому крилі або прибудові.

Гігієнічним стандартам, спрямованим на збереження зору і слуху учнів та вчителів, мають відповідати розміри навчальних приміщень: довжина (від дошки до протилежної стіни) та глибина класних кімнат. Довжина класної кімнати, що не перевищує 8 м, забезпечує учням з нормальною гостротою зору і слуху, які сидять на останніх партах, чітке сприймання мови вчителя й ясне бачення того, що написано а дошці. За першими і другими партами (столами) у будь-якому ряді відводять місця для учнів з послабленим слухом, оскільки мовлення сприймається від 2 до 4 м, а шепіт – від 0,5 до 1 м. Відновити функціональний стан слухового аналізатора і попередити зрушення в інших фізіологічних системах організму підлітка дають змогу невеликі перерви (10–15 хв.)

**Глухота** може бути зумовлена:

- порушенням передавання звуків у зовнішньому та середньому вусі;
- ушкодженням волоскових клітин, або провідних шляхів провідної сенсорної системи.

Для диференціального діагностування типів глухоти та ідентифікації форми патології за допомогою простих тестів з камертоном, зокрема, застосовують проби Ріне і Вебера, а також тест Швабаха [В.О. Самойлов, 2004].

**Проби Вебера** – це спосіб визначення в хворого (**кондуктивної глухоти**), котрий має однобічне порушення слуху, що уражено – середнє чи внутрішнє вухо. До середньої частини черепа притискають ніжку камертона (з частотою 250 Гц). Якщо уражено внутрішнє вухо, то хворий чує тон на неураженому боці. Якщо порушено проведення звуку крізь середнє вухо – на ураженому боці.

Будують аудіограму з метою підтвердження діагнозу:

- коли слуховий поріг зростає як за повітряного, так і за кісткового проведення, тоді порушений процес рецепції, тобто ушкоджене внутрішнє вухо;
- якщо поріг кісткового проведення залишається незмінним, це свідчить, що внутрішнє вухо функціонує, а порушується повітряне проведення звуків, тобто уражене середнє вухо.

**Тест Ріне.** Зазвичай у повітряному середовищі звук проводиться краще, ніж крізь кісткову тканину. На цьому факті ґрунтується проба Ріне: камертон (з частотою 256 або 512 Гц) підносять спочатку до соскоподібного відростка. Коли пацієнт перестає в цьому місці відчувати коливання, камертон підносять до його зовнішнього слухового ходу.

У нормі (**перцептивна глухота**) камертон біля вуха має звучати вдвічі довше, ніж біля соскоподібного відростка (проба Ріне позитивна).

За **кондуктивної глухоти** – повітряна провідність занижена або її немає (проба Ріне негативна).

**Тест Швабаха** застосовують у разі двобічної глухоти. Коливання камертона, який піднесений до соскоподібного відростка, пацієнт з **кондуктивною глухотою** буде відчувати вдвічі довше, ніж людина з нормальним слухом, а пацієнт з **перцептивною глухотою** коротше (або не відчуватиме взагалі).

Загалом порушення слуху виникає:

- під час втрати провідності звуку тоді, коли є проблема з провідністю звукової хвилі крізь зовнішнє вухо, барабанну перетинку чи середнє вухо (слухові кісточки). Пов'язане з надмірним виділенням вушної сірки, вродженою вадою барабанної перетинки чи артритом слухових кісточок;
- втрата слуху пов'язана із вадою слухового нерва (чутливий нерв) – це проблема вестибулярно-завиткового нерва (черепний нерв VIII), внутрішнього вуха чи порушення центрів головного мозку;
- після застосування аміноглікозидних антибіотиків (*стрептоміцин*, *гентаміцин*), які блокують механочутливі іонні канали в стереоциліях волоскових клітин і спричиняють сенсоневральну глухоту. Можуть зумовити дегенерацію волоскових клітин і порушення вестибулярної функції;
- професійній глухоті – ураження зовнішніх волоскових клітин унаслідок тривалої дії шуму;
- старечій глухоті (75 років), яка зумовлена поступовим відмиранням волоскових клітин;
- пухлинах присінково-завиткового нерва.

**Дослідження слуху та напрямки роботи з дітьми.** Найпростіше обстежити слух можна за допомогою мови шепітної і звичайної розмовної гучності. Слова підбирають з низькою і високою частотною характеристиками. Наприклад:

- санки–бабуся;
- шуба–ворона;
- пічка–лак;
- щітка–лампа.

За звичайних умов в обстановці відносної тиші сприйняття шепітної мови вважається нормою на відстані 6–7 м. Якщо дитина повторює слова невпевнено, необхідно наблизитися на метр. Потім фіксують відстань, за якої дитина повторює слова упевнено.

Якщо дитина не чує жодного слова, потрібно виявити її здібність до сприйняття голосних і приголосних звуків: м, н, р, д, г, у (низькочастотні); шиплячих; і, е (високочастотні). Високочастотні звуки чуються краще, ніж низькочастотні. У процесі обстеження необхідно враховувати загальний стан дитини: стомлюваність, увагу, готовність до виконання завдань. Дитина, що втомилася, легко

відволікається, не сприймає суть завдання. У таких випадках неточні відповіді стануть результатом несприятливого загального стану і не дадуть об'єктивної картини зниження слуху. Звідси виникають діагностичні помилки.

Якщо дитина не володіє усною мовою і не розуміє словесних доручень, рекомендують використовувати звучні (бубон, свисток) і озвучені іграшки (пташка, гавкаюча собачка тощо).

Під час обстеження необхідно дотримуватися певної умови: створювати таку обстановку, коли дитина була б зайнята справою (гра з мамою, іграшками, розглядання картинок) [В.О. Самойлов, 2004].

Кожну реакцію дитини на звуковий сигнал необхідно ретельно фіксувати: вона прислухається, повертає голову до джерела звуку, зовсім не звертає увагу на звук.

Пропоновані прийоми перевірки слуху не є достатньо точними й об'єктивними у визначенні дозування сили звуку, кінцевого оцінення результатів. Тому у разі виражених порушеннях слуху необхідно скеровувати дитину до фахівця-отоларинголога і провести аудіограметрію (дослідження слуху за допомогою спеціального приладу – аудіометра).

Адаптація до звуку здійснюється як за допомогою захисного акустичного рефлексу, так і зміни функції центральних нейронів. Якщо на вухо тривалий час діє звук, особливо голосний, поступово орган втрачає здатність до адаптації. До багатьох відділів оброблення слухової інформації, в т. ч. й до рецепторних клітин, підходять сферентні нерви, які можуть змінювати їхню чутливість.

**Тональна аудіометрія.** Обстежуваному одягають навушники (“червоний” на праве вухо, “синій” – на ліве). Кожне вухо обстежують по черзі. Регулятор частоти ставлять на мінімальне значення. Рівень гучності поступово знижують до 10 дБ. Фіксують мінімальну гучність (порогову) За такої гучності виконують все обстеження.

Результати вписують у таблицю:

Таблиця 3.2

### Слуховий паспорт

Праве вухо		Тест	Ліве вухо	
Результат	Норма		Норма	Результат
	6	Шепітна мова (м)	6	
	20	Тривалість звучання камертона через кістки (с)	20	
	40	Тривалість звучання камертона через повітря (с)	40	
	10/0,5 10/1,0 10/2,0 10/4,0 10/6,0	Аудіограма: гучність, у дБ / частота (кГц)	10/0,5 10/1,0 10/2,0 10/4,0 10/6,0	





1. Опишіть еволюційні зміни слухової системи безхребетних та хребетних тварин.
2. Ембріональний розвиток органа слуху.
3. Фізичні властивості звукових стимулів. Рівень звукового тиску. Аудіограма.
4. Поясніть відмінності між поняттями: звуковий тиск, рівень звукового тиску, поріг звукового відчуття.
5. Як виразити в децибелах рівень звукового тиску тону, коли  $p = 2 \cdot 10^{-4} \text{Н/м}^2$ ;  $p = 5 \cdot 10^{-6} \text{Н/м}^2$ ?
6. Будова та функції органа слуху.
7. Поясніть такі поняття: інтенсивність звуку, частота звуку, тон, шум, музичні звуки, мовна зона, частотний диференційний поріг.
8. Яку функцію виконує середнє вухо? Внутрішнє вухо? Опишіть механізм зменшення втрат звукової енергії при переході звукових хвиль з повітря в рідину.
9. Будова та функції кортієвого органа.
10. Як відбувається адаптаційний барабанний рефлекс і яке його значення?
11. Що є рецепторами органа слуху? Поясніть будову та функції рецепторних клітин органа слуху.
12. Як відбувається проведення збудження від рецепторних клітин органа слуху до ЦНС?
13. Де міститься кірковий відділ слухового аналізатора?
14. Що називають силою звуку? В яких одиницях її вимірюють? Чи однакова мінімальна сила звуку, яку сприймає вухо людини за різних частот?
15. Частота ультразвукових коливань, які застосовують для лікування, становить 500–1 000 кГц. Визначте інтервал довжин хвиль і відповідні періоди ультразвукових коливань, якщо швидкість поширення ультразвуку в повітрі дорівнює 340 м/с.
16. Великий німецький композитор Бетховен, коли став втрачати слух, знайшов оригінальний спосіб слухати музику. Він брав у зуби паличку, щільно притискав її до деки рояля та слухав звуки. Поясніть механізм прослуховування музики композитором?
17. Поясніть сприйняття високочастотних та низькочастотних звуків та звукового стимулу, що має кілька частот. Що таке характеристична частота нервового волокна?
18. Що таке частота, амплітуда та тембр звуків?
19. Які коливання називають ультразвуковими? Від чого залежить швидкість поширення ультразвуку в рідині? Наведіть приклади застосування ультразвуку в медицині.
20. Теорії сприйняття звуку у внутрішньому вусі.
21. Механізми механорецепції волоскових клітин.
22. Рецепторний потенціал волоскових клітин. Функції та відмінності між зовнішніми та внутрішніми волосковими клітинами.
23. Електричні явища у завитці. Мікрофонний потенціал завитки.
24. Поясніть застосування кісткової та повітряної провідностей у медицині.
25. Як звукові подразнення доходять до кори головного мозку? Розкажіть про кіркові центри слуху.
26. Як відбувається слухова орієнтація в просторі?
27. Причини глухоти. Проба Вебера. Тести Ріне і Швабаха.
28. Припустимо, що в будові вуха почергово не буде зовнішнього, середнього та внутрішнього вуха. Поясніть, як це відобразиться на будові всього слухового аналізатора?
29. Дайте рекомендації щодо збереження слуху людини.

**ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ**

- 3.1.** Розрізнення людиною сили, висоти і характеру звуку відбувається завдяки:
- а) подразненню м'язів вушної раковини і передачі збудження на барабанну перетинку;
  - б) виникненню збудження в ділянках барабанної перетинки, передачі їх у внутрішнє вухо;
  - в) подразненню слухових рецепторів, виникнення нервових імпульсів і передачі їх по слуховому нерву в мозок;
  - г) виникненню нервових імпульсів у вестибулярному апараті та передачі їх по нерву в мозок;
  - д) виникненню збудження у волоскових клітинах, передачі його у вестибулярний апарат.
- 3.2.** Установіть правильну послідовність передачі звукової хвилі:
- а) коливання слухових кісточок;
  - б) коливання барабанної перетинки;
  - в) коливання рідини завитки;
  - г) формування нервових імпульсів;
  - д) подразнення слухових рецепторів.
- 3.3.** Установіть, в якій послідовності розміщені відділи слухового аналізатора, крізь які звукові коливання досягають рецепторів органа слуху:
- а) зовнішнє вухо;
  - б) перетинка овального вікна;
  - в) слухові кісточки;
  - г) барабанна перетинка;
  - д) рідина в завитці;
  - е) вестибулярні клітини;
  - ж) рецептори органа слуху.
- 3.4.** Рецепторами слухової сенсорної системи є:
- а) слухові кісточки;
  - б) палички і колбочки;
  - в) волоскові клітини;
  - г) війчасті клітини;
  - д) кортіїв орган.
- 3.5.** Слухові рецепторні клітини містяться у:
- а) круглому й овальному мішечках присінка;
  - б) трьох півколових каналах;
  - в) завитці;
  - г) завитці й півколових каналах;
  - д) завитці та круглому й овальному мішечках присінка.
- 3.6.** Одиницею інтенсивності звуку є :
- а) м/с;
  - б) н<sup>2</sup>/с;
  - в) кГц;
  - г) дБ;
  - д) мМ.

**3.7.** Перилімфа – це ...

- а) рідина, якою заповнений перикард;
- б) рідина, якою заповнені присінкові та барабанні сходи;
- в) рідина, якою заповнені присінкові та середні сходи;
- г) рідина, якою заповнені вестибулярні сходи;
- д) рідина, якою заповнені барабанні та вестибулярні сходи.

**3.8.** Тонка желатиноподібна мембрана, що вкриває ряди волоскових клітин у кортієвому органі – це ...

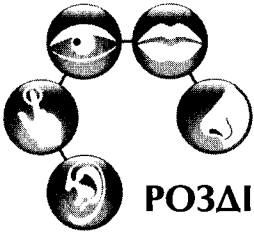
- а) текторіальна мембрана;
- б) базальна мембрана;
- в) плазмалемма;
- г) кортієва мембрана;
- д) вистеляюча мембрана.

**3.9.** Найвища чутливість слухової сенсорної системи людини лежить у діапазоні...

- а) 1÷2 кГц;
- б) 3÷4 Гц;
- в) 16÷20 кГц;
- г) 10 000÷15 000 Гц;
- д) 1 000÷2 000 та 3 000÷4 000 Гц.

**3.10.** небезпечним для людини є тривалий вплив звуку інтенсивністю понад:

- а) 90 дБ;
- б) 45÷50 дБ;
- в) 1 000 дБ;
- г) 3 дБ;
- д) 75÷120 дБ.



## РОЗДІЛ 4

# ВЕСТИБУЛЯРНА СЕНСОРНА СИСТЕМА

### 4.1. ЗАГАЛЬНА БУДОВА ВЕСТИБУЛЯРНОГО АНАЛІЗАТОРА

Вестибулярному аналізатору належить головна роль у просторовій орієнтації людини та збереженні поз її тіла. Вестибулярний апарат забезпечує відчуття рівноваги, яке виникає у разі лінійного та кутового прискорення тіла, а також у разі зміни положення голови. Отже, вестибулярний аналізатор пристосовує рухи тіла людини до постійного впливу земної гравітації. Інформація, що надходить через цю сенсорну систему використовується для підтримання адекватної функції скелетних м'язів, обміну речовин та їхнього автономного регулювання при зміні положення тіла у просторі та виконанні рухових програм.

Формування сенсорних клітин вестибулярного апарату закінчується раніше від інших типів рецепторів. У новонародженої дитини він розміщений майже так само, як у дорослої людини. Збудливість вестибулярного апарату і вестибулярного аналізатора в головному мозку започаткована від народження і вдосконалюється у процесі розвитку.

У внутрішньому вусі міститься не тільки рецепторна частина слухового аналізатора, але й рецептори аналізатора положення голови і тіла в просторі. Знаходяться вони у т. зв. **вестибулярному апараті**, який складається з присінка, утвореного маточкою і мішечком, та трьох півколових каналів, розміщених у трьох взаємно перпендикулярних площинах. Він виник для сприйняття складного впливу сил земного тяжіння. Фізіологічно та анатомічно вестибулярний орган є однією з частин перетинчастого лабіринту внутрішнього вуха. Перетинчастий лабіринт заповнений ендолімфою, яка має вищу компактність: в'язкість її у два–три рази більша, ніж води.

**Орган рівноваги** складається з п'яти частин [А.В. Коробков, С.А. Чеснокова, 1985], розміщених по обидва боки голови:

- 1) **трьох півколових каналів**, які лежать у трьох взаємно перпендикулярних площинах (наближаються при нормальному положенні голови до

фронтальної (передній), сагітальної (задній) і горизонтальної (латеральний) площин); мають дугоподібну форму, кожен канал закінчується двома ніжками, одна з яких перед впадінням розширюється й утворює т. зв. **ампулу** (їх є три);

- 2) **двох камер**;
- 3) **сакулуса (овального мішечка)**, який сполучається протокою з завиткою;
- 4) **утрикулуса (маточки)**, від якого відходять півколові канали (п'ять отворів, оскільки два канали з'єднані між собою).

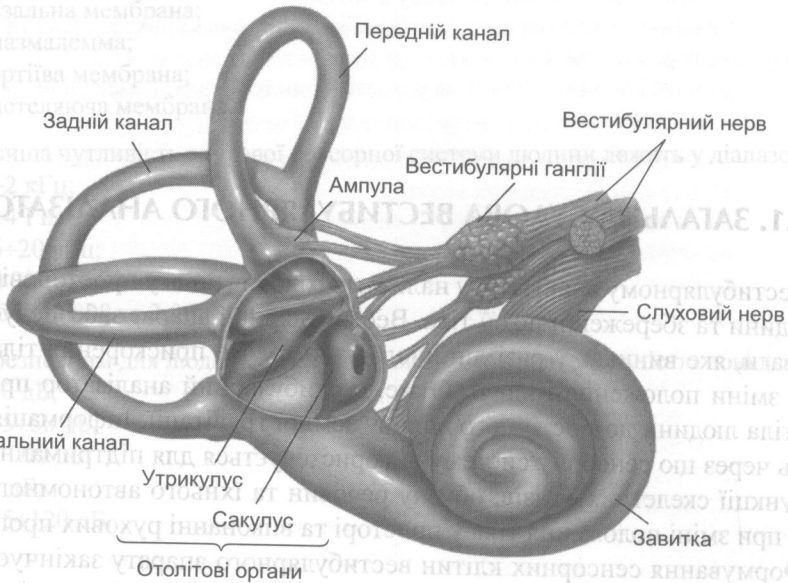


Рис. 4.1. Будова вестибулярного апарату

**Перетинчастим лабіринтом** – як і кістковим, називають систему трьох каналів, утрикулуса та сакулуса, що складаються з тоненьких перетинок, які утворюють замкнені трубки. Ця система заповнена ендолімфою, сполученою з ендолімфою завитки, а також перетинчастий лабіринт, оточений перилімфою, що переходить у перилімфу органа слуху [В.Г. Шевчук, Д.Г. Наливайко, 1995].

Перетинчастий лабіринт побудований з фіброзної тканини, загалом повторює форму кісткового лабіринту і розміщений так, що між двома лабіринтами лишається просвіт, у якому міститься рідина – *перилімфа* – нею заповнені присінкові та барабанні сходи, містить багато іонів натрію, в тій ж концентрації, що і в позаклітинній рідині. Перетинчастий лабіринт усередині містить також рідину – *ендолімфа* – нею заповнені середні сходи, містить багато іонів калію.

**Ембріологія та вікові особливості вестибулярного аналізатора.** Розвиток вестибулярного апарату починається раніше від інших аналізаторів, на шостому місяці ембріонального розвитку він повністю сформований. Зачаток

перетинчастого лабіринту з'являється на третьому тижні ембріонального розвитку, на шостому за допомогою складної диференціації зі слухового мішура формуються три півколові протоки, маточка і мішечок. У кожному утворенні розвивається спеціалізована ділянка: гребінці у півколових протоках, у маточці і мішечку – плями, що містять чутливі клітини нейроепітелію. На третьому місяці ембріогенезу із потовщення епітелію завиткового протоку утворюється покривна мембрана, під якою диференціюються волоскові сенсорні клітини.

Збудливість вестибулярного аналізатора у головному мозку розпочинається від народження і далі розвивається у процесі відпрацювання рухових навичок. У новонародженій дитини його розміщення майже таке саме, як і в дорослої людини, але новонароджена дитина не в змозі визначити положення свого тіла у просторі. У віці 13–14 років у хлопців та у 10–11 років у дівчат, функція вестибулярного апарату стає такою, як у дорослої людини [В.І. Філімонов, 2010].

## 4.2. ПЕРИФЕРИЧНИЙ ВІДДІЛ ВЕСТИБУЛЯРНОГО АНАЛІЗАТОРА

*Периферичний* (рецепторний) відділ вестибулярного органа – частина перетинчастого лабіринту внутрішнього вуха – складається з **отолітового апарату** (рецептори збуджуються зі зміною швидкості прямолінійного руху людини), утвореного маточкою і мішечком, і напівколових каналів.

Для первинноводних хребетних тварин (риб і амфібій) досить характерними є т. зв. органи бічної лінії – **латеральна лінія** вздовж їхнього тіла:

- містить механорецептори, що функціонально подібні до внутрішнього вуха ссавців;
- постачає інформацію в момент руху у воді.

Ці спеціалізовані шкірні органи сприймають рухи і коливання води. Під час цього процесу у товщі шкіри риб утворюються канали, що відкриваються отворами назовні. На стінках каналів розміщені окремі рецептори бічної лінії. У амфібій, що живуть у воді, ці органи становлять розміщені на поверхні або в особливих ямках чутливі клітини грушоподібної форми (рис. 4.2, А).

**Статоцисти** – це механорецептори, що функціонують у безхребетних як орган рівноваги. Функція статоцистів подібна до утрикули та сакули ссавців. Статоцисти виявлено у медуз, морських кільчастих червів і ракоподібних. Вони утворюють собою пухирець, розміщений у шкірі або пов'язаний з нею. Усередині містяться статоліти (див. рис. 4.2, В), або слухові камінці, які утворені з  $\text{CaCO}_3$ . Ці камінчики тиснуть на чутливі клітини, тим самим надаючи тварині можливість визначити положення свого тіла у просторі.

**Чутливі сенсиль** в комах розміщені на тілі волосків, що вібрують у відповідь на звукову хвилю (див. рис. 4.2, Б). Різні волоски реагують на різні частоти. Багато комах мають барабану перетинку, що розтягується як пуста камера.

Рецептори вестибулярного аналізатора належать до вторинночутливих механорецепторів [Е.П. Джармен, 2002], до складу яких, окрім чутливих нейронів,

входять й спеціальні рецепторні клітини. Збудливий РП виникає власне у цих клітинах. На аферентний нейрон збудження передається за допомогою медіатора ацетилхоліну, що виділяється з рецепторної клітини. До рецепторної клітини підходить і аферентне волокно, за допомогою якого регулюється функціональний стан клітини, а отже, її чутливість.

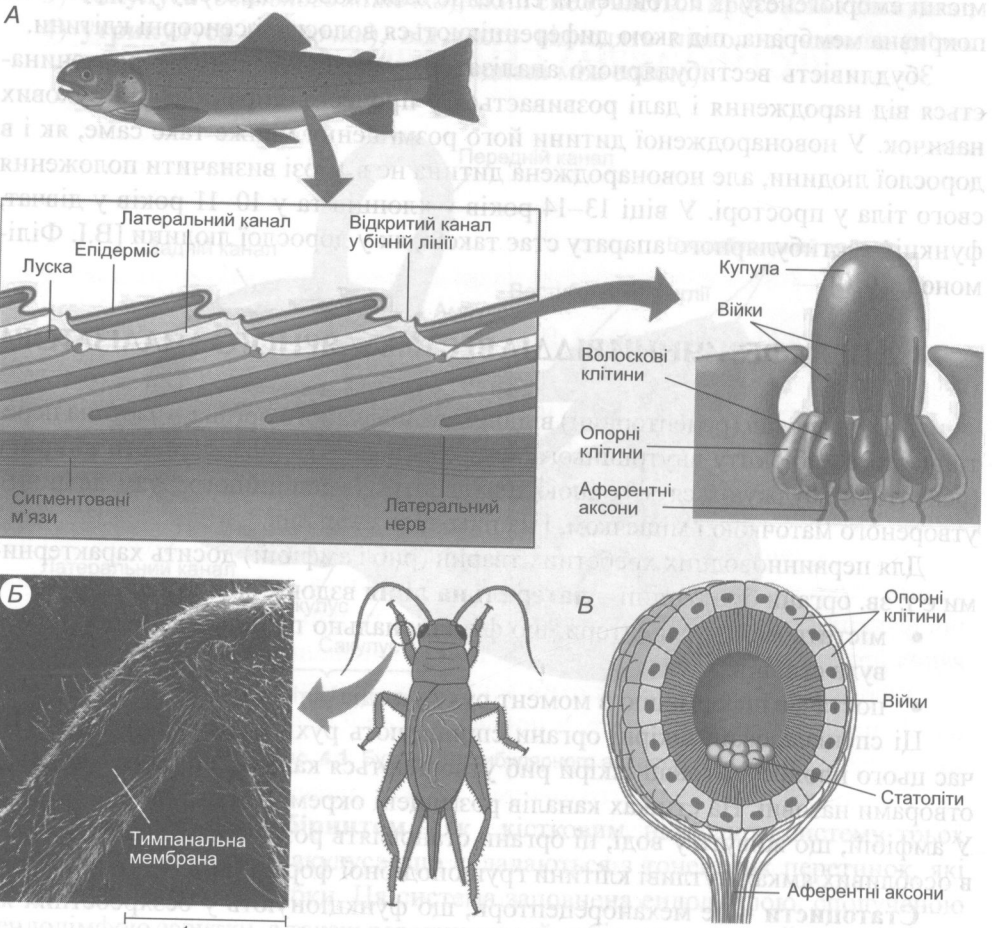


Рис. 4.2. Будова вестибулярних органів тварин: А – бічна лінія риб; Б – чутливі сенсори комах; В – статоліти безхребетних

**Отолітові органи** чутливі до сили тяжіння та до зміни швидкості прямолінійного руху, тобто до лінійного прискорення [В.М. Смірнов, 2010]. Скупчення волоскових клітин в **утрикулусі** та **сакулусі** відповідає за лінійне прискорення, спричинене гравітацією та рухами тіла.

Понад 30 000 волоскових клітин в утрикулусі та 16 000 волоскових клітин у сакулусі, локалізованих у спеціальній ділянці епітелію, називають **макулою**.

Розміщення:

- утрикулус (*utricle macula*) – паралельна до основи черепа;
- сакулус (*sacculus macula*) – перпендикулярна до основи черепа

Ці органи ще називають **плямами**, або **макулами**. Вони розміщені на внутрішній поверхні маточки та мішечка.

Кожна **макула** складається з волоскових та опорних клітин, над якими міститься **отолітова мембрана** (желатиноподібна речовина) з кристалами карбонату кальцію – **отолітами**. Відростки волоскових клітин занурені в отолітову мембрану, густина якої є більшою ніж густина ендолімфи.

За будь-якої можливої орієнтації черепа у просторі (нахил голови) дія сили тяжіння полягає в переміщенні отолітових мембран у певні положення щодо сенсорного епітелію, що веде до згинання волосків і виникнення РП на мембрані волоскових клітин. Механізм дії отолітового органа можна уявити на моделі “чаші з кулькою”.

**Півколові канали** – другий сенсорний утвір вестибулярного аналізатора, стимулом якого є кутове прискорення. В ампулі кожного з **півколових каналів** розрізняють ампульний гребінь. Кожен гребінь складається з волоскових та опорних клітин. Над клітинами розміщена желатиноподібна мембрана (**купула**, або купол), в яку входять відростки волоскових клітин – **стереоцилії** (50–60). Ця желатиноподібна мембрана має таку ж саму густину, як і ендолімфа, якою заповнені півколові канали.

**Кіноцилія** – справжня нерухома війка, один із відростків волоскових клітин. Кіноцилія є у волоскових клітинах органа рівноваги, але її немає в волоскових клітинах органа слуху дорослих ссавців (рис. 4.3). Інші відростки – **стереоцилії** – наявні в усіх, без винятку, волоскових клітинах, мають різну довжину, вона зростає від одного краю клітини до другого – у напрямку **кіноцилії**, яка є найдовшим відростком.

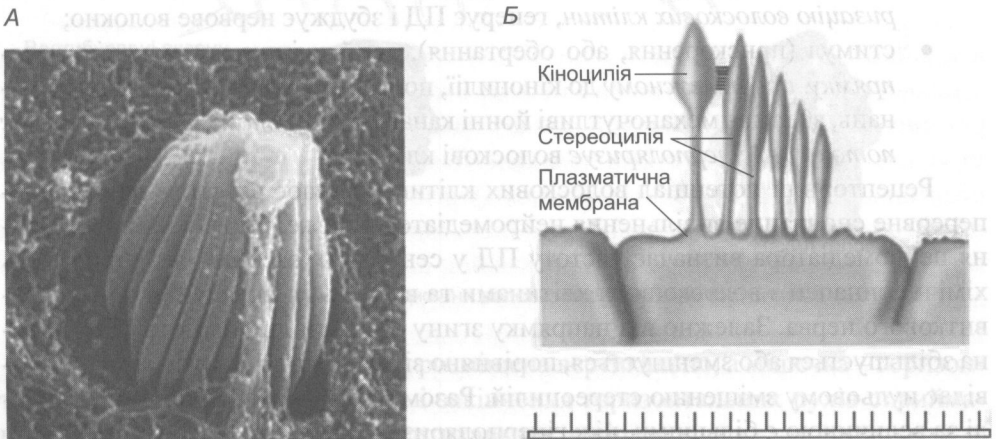


Рис. 4.3. Будова війок волоскових клітин органа рівноваги: А – скануюча електронна мікроскопія, Б – схема будови



Наявність трьох взаємно перпендикулярних каналів забезпечує виникнення відразу подразнення хоча б у одному з них у разі повороту голови. Принцип дії півколових каналів можна зрозуміти на моделі “склянки і чаю”.

### 4.3. МЕХАНІЗМ МЕХАНОРЕЦЕПЦІЇ ВОЛОСКОВИХ КЛІТИН ВЕСТИБУЛЯРНОГО ОРГАНА

Механізм виникнення РП у волоскових клітинах органа рівноваги є аналогічний механізму у волоскових клітинах органа слуху. Дуже тонкі відростки, т. зв. **верхівкові з'єднання**, сполучають верхівку кожної стереоцилії з бічною поверхнею сусідньої, вищої, стереоцилії волоскової клітини, яка в ділянці цього контакту містить механочутливі катіонні канали, що є низькоселективними (калієві) й активуються механічним натягом. За згинання стереоцилії у місцях їхніх верхівкових з'єднань активуються чутливі до механічних стимулів катіонні канали [В.Ф. Ганонг, 2002]. Функцію механочутливого каналу може виконувати  $\alpha$ -субодиниця  $\text{Na}^+$ -каналу епітеліоцитів, яка сама утворює низькоселективний катіонний канал. Вважають, що стан напруження кожного каналу регулює “адаптаційний мотор”, утворений міозином вищої стереоцилії.

Волоскові клітини чутливі до напрямку механічного зміщення стереоцилій (трансформують напрямок та розмір зміщення стереоцилій у зміни мембранного потенціалу волоскових клітин). **Tip link** – це білки філаментів, що зв'язують бокову стінку стереоцилії з іонним каналом контактуючої стереоцилії [Дж. Есед, 1991]. Згинання стереоцилій у бік кіноцилії веде до деполаризації мембрани волоскової клітини, а в протилежний бік – до виникнення гіперполяризуючого РП:

- стимул (прискорення, або обертання), який зміщує стереоцилію у *напрямок* до кіноцилії натягненням верхівкових з'єднань, активує (відкриває) механочутливі йонні канали, зумовлюючи вхідний потік  $\text{K}^+$ , *деполяризацію волоскових клітин*, генерує ПД і збуджує нервово волокно;
- стимул (прискорення, або обертання), який зміщує стереоцилію у *напрямок, протилежному* до кіноцилії, послаблює *натяг* верхівкових з'єднань, зберігає механочутливі йонні канали у *закритому стані*, *запобігає потоку  $\text{K}^+$* , *гіперполяризує* волоскові клітини.

Рецепторний потенціал волоскових клітин модулює властиве для них неперервне спонтанне вивільнення нейромедіатора. Отже, швидкість вивільнення нейромедіатора визначає частоту ПД у сенсорних аксонах, які утворюють хімічні синапси з волосковими клітинами та входять до складу присінково-завиткового нерва. Залежно від напрямку згину стереоцилій, частота ПД у аксона збільшується або зменшується, порівняно зі спонтанним рівнем, який відповідає нульовому зміщенню стереоцилій. Разом з тим, деполаризаційні відповіді за величиною є більшими, ніж гіперполяризаційні.

Таким чином, волокно або збуджується, або гальмується. У пов'язаних з волосковими клітинами аферентних нервових волокнах створюється специфічне

співвідношення збуджень. Центральне нейронне оцінення цієї сукупності збуджень від вестибулярної системи надає інформацію про положення тіла в просторі.

Однак у обох типах рецепторів вестибулярного апарату механізм генерування потенціалу дещо відрізняється. Наприклад, у мішечку і маточці війки входять у структуру отолітової мембрани, що містить кристалики кальцію, тому питома вага отолітової мембрани вдвічі вища, ніж ендолімфи, яка через більшу інертність забезпечує виникнення збудження під час руху. Ці рецептори збуджуються зі зміною швидкості прямолінійного руху людини.

Сила інерції, яка виникає у разі **лінійного прискорення** (рис. 4.4) під час рухів “угору – вниз”, “вперед – назад”, діє на ендолімфу й отолітову мембрану по-різному. Важча, отже, й інерційніша мембрана, відстає від ендолімфи на початку руху і пізніше зупиняється у разі гальмування. Тому саме у ці моменти і створюються умови для виникнення збудження.

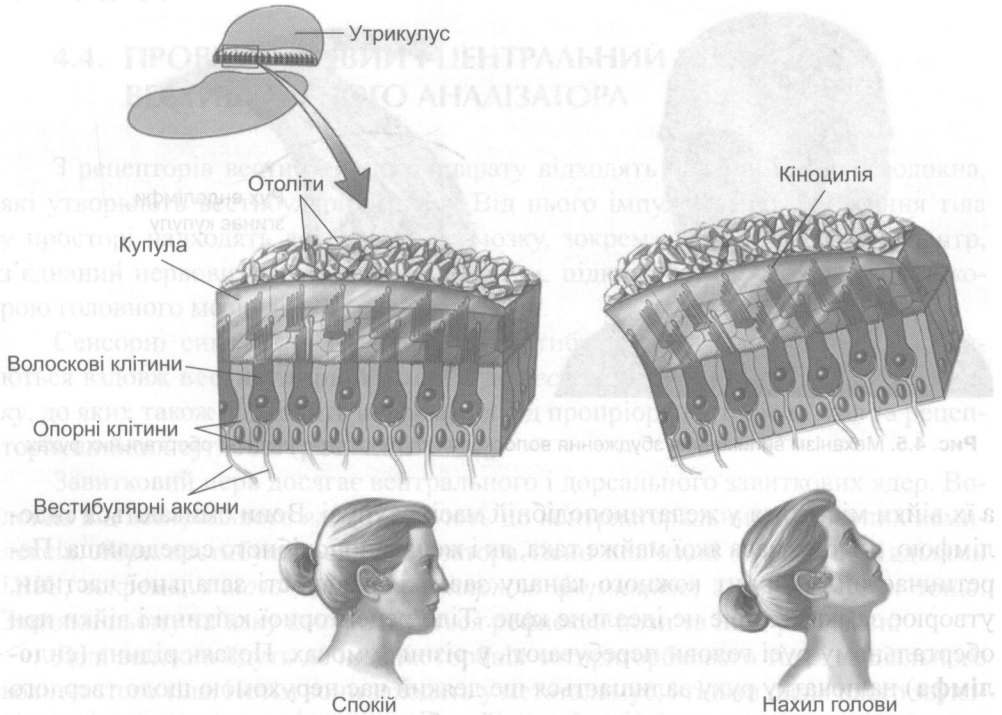


Рис. 4.4. Механізм виникнення збудження волоскових клітин при горизонтальних рухах

Отолітова мембрана маточки розміщена вертикально, а мішечка – горизонтально. У зв'язку з цим початок і закінчення горизонтальних рухів сприймаються рецепторами маточки, а вертикальних – мішечка.

Звичним стимулом для рецепторів напівколових каналів є **кутове прискорення** (рис. 4.5). Рецепторні клітини у кожному каналі згруповані в ампулу,

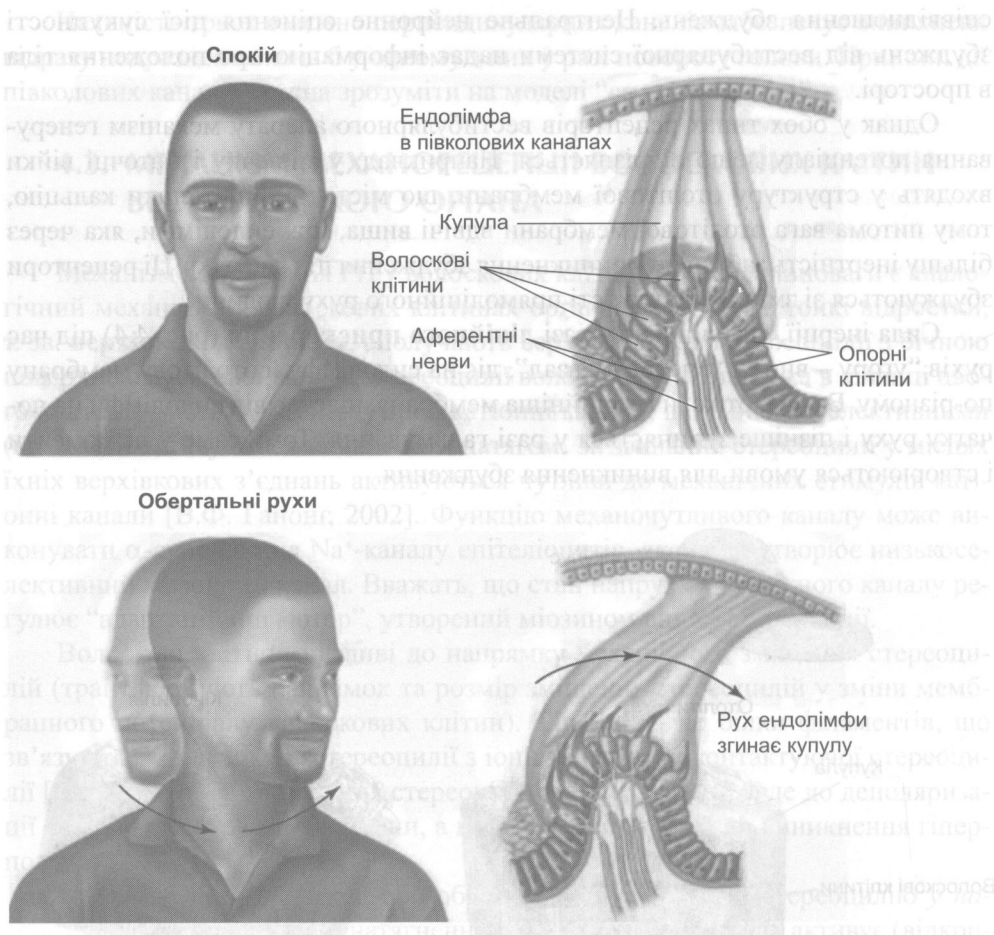


Рис. 4.5. Механізм виникнення збудження волоскових клітин збудження при обертальних рухах

а їх війки містяться у желатиноподібній масі – купулі. Вони омиваються ендолімфою, питома маса якої майже така, як і желатиноподібного середовища. Перетинчастий лабіринт кожного каналу завдяки наявності загальної частини, утворює замкнуте, але не ідеальне коло. Тіло рецепторної клітини і війки при обертальному русі голови перебувають у різних умовах. Позаяк рідина (**ендолімфа**) на початку руху залишається ще деякий час нерухомою щодо твердого матриксу, а зупиняється пізніше, рух війок більшою мірою залежить від руху лімфи, ніж рух власне клітин, які міцно сполучаються з матриксом. Подразнення у цих рецепторах виникає на початку і наприкінці обертальних рухів голови. Рецепторні клітини війчастого типу вестибулярного органа згруповані у трьох ампулах напівколових каналів і макулі мішечка. Природним стимулом рецепторної клітини є зсув пучка війок у бік кіноцилії волосини. Внаслідок цього в клітині підвищується проникність мембрани для іонів  $Na^+$ , що веде до виникнення збудливого РП. У відповідь на його появу в синапсі, що міститься між

клітиною й аферентним волокном, виділяється медіатор, під впливом якого у постсинаптичній мембрані, котра належить аферентному волокну, з'являється ГП. У разі сумації ГП переходить у ПД. Треба враховувати, що за звичайних умов від рецепторних клітин вестибулярного аналізатора з визначеною частотою постійно відводяться ПД, але під час нахилу війок у бік кіноцилії частота ПД збільшується, а у протилежний бік – зменшується.

У разі рівномірної швидкості обертання тіло клітини і її війки рухаються разом, і в цей час подразнення рецепторів не відбувається. Зміна фонові імпульсації вестибулярного нерва відзначається протягом 15–20 хв після початку обертання, а закінчується через 15–20 хв після зупинення. Хоча сили, які зумовлюють реакцію купули, пов'язані з кутовим прискоренням, природним стимулом рецепторних клітин є миттєва кутова швидкість.

Півколові канали лежать у трьох площинах (хоча горизонтальний канал піднятий приблизно на 30°), і рецептори кожного з них сприймають зміну напрямку руху у відповідній площині.

#### 4.4. ПРОВІДНИКОВИЙ І ЦЕНТРАЛЬНИЙ ВІДДІЛИ ВЕСТИБУЛЯРНОГО АНАЛІЗАТОРА

З рецепторів вестибулярного апарату відходять чутливі нервові волокна, які утворюють вестибулярний нерв. Від нього імпульси про положення тіла у просторі надходять до довгастого мозку, зокрема, у вестибулярний центр, з'єднаний нервовими шляхами з мозочком, підкірковими утвореннями та корою головного мозку й зоровими центрами.

Сенсорні сигнали від рецепторів вестибулярного аналізатора направляються вздовж **вестибулярного нерва** до *вестибулярних ядер довгастого мозку*, до яких також надходить інформація від пропріорецепторів м'язів та рецепторів шийних суглобів (рис. 4.6).

Завитковий нерв досягає вентрального і дорсального завиткових ядер. Волокна від вентрального ядра прямують до контрлатеральних оливарних комплексів. *Ядра* вестибулярного аналізатора тісно пов'язані з різними відділами ЦНС, зокрема, з *мозочком, ретикулярною формацією, гіпоталамусом* тощо. Завдяки цьому зв'язку контролюються рефлексії пози та інші рефлексії.

Далі волокна йдуть до нижніх горбків чотиригорбкового тіла і медіального колінчастого тіла. Потім вони заходять у метаталамус, і тільки після цього звукові шляхи потрапляють до первинної звукової ділянки кори. Поряд з нею містяться нейрони, які належать до вторинної звукової ділянки кори великого мозку. Проте самі собою аферентні імпульси від вестибулярних рецепторів не можуть дати точного уявлення про положення тіла у просторі, оскільки кут повороту голови через рухомість у шийному зчленуванні не завжди збігається з положенням корпусу. Тому під час зародження моторних рефлексів у центрах стовбура мозку (разом з рецепцією вестибулярних нервів) використовується аферентація шийних пропріорецепторів, які інформують про положення голови.

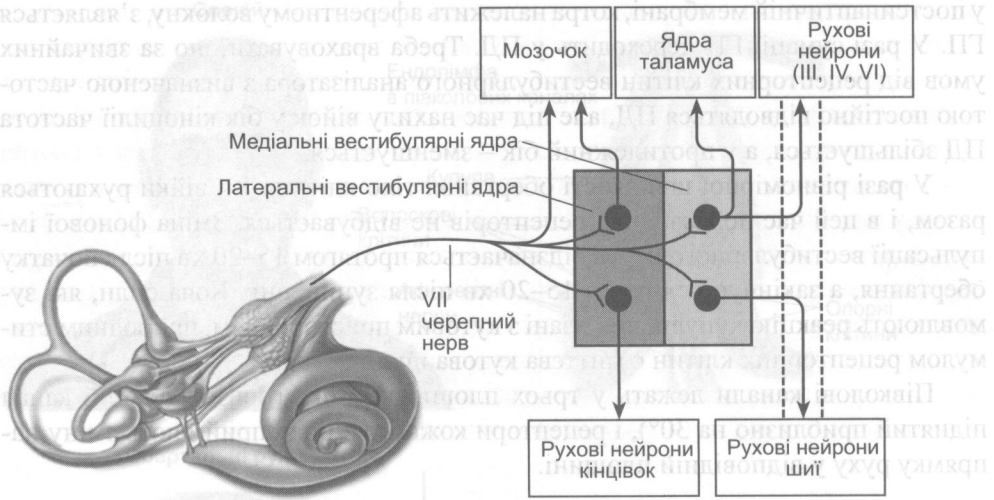


Рис. 4.6. Сенсорні шляхи вестибулярного аналізатора

Імпульси від вестибулярного апарату надходять до таламуса, а звідти до постцентральної звивини кори великого мозку, де аналізується інформація, яка надійшла, й усвідомлюється орієнтація в просторі.

Деякі волокна вестибулярних нервів ідуть до різних утворів мозочка. Нервові волокна присінкових ядер контактують з багатьма відділами ЦНС:

- $\alpha$ - і  $\gamma$ -мотонейронами м'язів-розгиначів хребта;
- ядрами окорухового нерва;
- мозочком;
- ретикулярною формацією;
- таламусом (через нього з сенсомоторними відділами кори півкуль);
- гіпоталамусом (зв'язок з регулюванням функцій внутрішніх органів).

Під час інтенсивного подразнення рецепторів вестибулярного аналізатора виникають не тільки відповідні моторні рефлекси, а й **ністагм** очей, вегетативні розлади (зміна частоти серцевих скорочень, звуження судин шкіри, посилене потовиділення, нудота тощо), що характерно для т. зв. морської хвороби.

У разі контакту нейронів вестибулярного нерва з руховими центрами стовбура мозку, мозочка зароджується багато моторних рефлексів, спрямованих на підтримку пози, проте самі собою аферентні імпульси від вестибулярних рецепторів не можуть дати точного уявлення про положення тіла у просторі, оскільки кут повороту голови через рухомість у шийному зчленуванні не завжди відповідає положенню корпусу тіла. Тому під час зародження моторних рефлексів у центрах стовбура мозку (разом з рецепцією вестибулярних нервів) використовується аферентація шийних пропріорецепторів, які інформують про положення голови.

*Центральний* відділ вестибулярного аналізатора локалізується у скроневій області кори великого мозку дещо попереду слухової зони (21–22 поле за *Бродманом*). Кора використовує інформацію від вестибулярного аналізатора (прямолінійного та кутового прискорення) для суб'єктивного сприйняття світу

**Вестибуловегетативні реакції.** Виникнення цих реакцій пов'язане з надмірним подразненням вестибулярних рецепторів, від яких імпульси надходять до асоціативних зон кори великих півкуль.

За тривалої та надмірної дії вестибулярних подразників можливий зрив адаптаційних механізмів автономної нервової системи. Це проявляється підвищенням тону парасимпатичної нервової системи. Внаслідок цього виникає пітливість, збліднення шкіри, нудота, блювота, зниження частоти серцевих скорочень, зниження артеріального тиску та ін.

Витривалість вестибулярних подразників можна підвищити за рахунок вестибулярних тренувань. Це система спеціальних вправ, які роблять вестибулярні подразники звичними для організму людини. Розрізняють активні, пасивні та змішані вестибулярні тренування. Активні тренування – це комплекс рухових вправ з використанням поворотів голови, рухів тулуба. У пасивних вестибулярних тренуваннях використовують спеціальні пристрої, які переміщують тіло тренуваної людини у просторі певним способом. У разі змішаного типу тренувань застосовують елементи активних і пасивних тренувальних заходів. У осіб, які не піддаються тренуванню і стан яких погіршується в процесі тренувань, для попередження вестибулярних реакцій рекомендується використовувати медикаментозні препарати.

Рефлекси, які забезпечують збереження рівноваги тіла в просторі, поділені на дві групи: **статичні** та **статокінетичні**. Вони здійснюються через вестибулоспинальні зв'язки [І.А. Вартанян, 1999].

Одним зі статокінетичних рефлексів є **вестибулярний ністагм** (голови або очей), який має *важливе клінічне значення*. Виникає за умови швидкого переміщення тіла або його обертання [Г.М. Чайченко, 1993]. Очний ністагм починається ритмічним повільним рухом очей у бік, протилежний до обертання, і закінчується швидким стрибкоподібним рухом очей у зворотному напрямку.

Під час подразнення вестибулярного аналізатора виникають різні рефлекси, які можуть бути зведені до трьох великих груп:

- **вестибуло-соматичні, або вестибуло-анімальні рефлекси.** Це рефлекси, які поширюються на м'язи шиї, тулуба, кінцівок і ока;
- **вестибуло-вегетативні рефлекси,** що впливають на всю гладку мускулатуру, особливо на судини головного мозку, м'яз серця, дихальну, травну й інші системи організму;
- **вестибуло-сенсорні рефлекси** у вигляді усвідомленого відчуття положення тіла в просторі, вестибулярної ілюзії протиобертання, запаморочення і порушення просторового відчуття.

Важливим моментом є зв'язок вестибулярного апарату з мозочком, завдяки чому здійснюється тонке регулювання моторних вестибулярних рефлексів.

З порушенням функції мозочка ці рефлексивні втрачають гальмівний компонент, що проявляється виникненням таких симптомів, як, наприклад, спонтанна поява ністагму, втрата рівноваги, надлишкова амплітуда руху.

Завдяки зв'язкам вестибулярних ядер з вегетативною нервовою системою проявляються вестибуло-вегетативні реакції серцево-судинної системи, шлункового-кишкового тракту та інших органів.

#### 4.5. ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНІ ДОСЛІДЖЕННЯ ВЕСТИБУЛЯРНОГО АНАЛІЗАТОРА

Теорія функції вестибулярного апарату, створена в останній чверті XIX ст., в основних рисах утрималася дотепер. Доведено, що адекватним подразником ампулярного апарату є кутове прискорення. Цей зовнішній чинник завдяки інерції спричиняє в півколових каналах зрушення ендолімфи, тобто зсув стовпа рідини щодо стінок. Током ендолімфи зміщується купула, в результаті чого виникає подразнення ампулярного рецептора. Наочним відображенням є схема дослідів Евальда.

Узагальнення результатів експериментів Евальда дало змогу сформулювати закони, які характеризують діяльність ампулярного рецептора:

- 1) рух ендолімфи в горизонтальному півколовому каналі від ніжки I до ампули (ампулопетальна течія) зумовлює ністагм у бік подразнюваного вуха. Рух ендолімфи від ампули до ніжки (ампулофугальна течія) зумовлює ністагм у протилежний бік від вуха, що подразнюється;
- 2) рух ендолімфи до ампули (ампулопетальна течія) є сильнішим подразником горизонтального півколового каналу, ніж напрямок ендолімфи від ампули (ампулофугальний);
- 3) для вертикальних каналів (фронтального і сагітального) ці закони зворотні.

На підставі експериментальних даних Евальда, Барані та інших вчених В.Г. Воячек (1915) сформулював два закони вестибулярних функцій, які були названі “залізними” тобто законами, які що мають високу достовірність як у здорових, так і у хворих.

Перший закон стосується **площини ністагму**. Найбільше подразнюється рецептор каналу, який знаходиться в площині обертання (горизонтальній). Під час дослідження функціонального стану рецепторів півколових каналів обертальною пробою (кутове прискорення) за допомогою крісла Барані необхідно досліджуваний канал встановити в площину обертання. Для того, щоб отримати ністагм від горизонтального півколового каналу, потрібно нахилити голову вперед на  $30^\circ$  – ністагм буде горизонтальним; щоб отримати ністагм від фронтального каналу, необхідно нахилити голову вперед на  $90^\circ$  – ністагм буде ротаційним; у разі нахилу голови до того або іншого плеча на  $90^\circ$  у площину обертання потрапляє сагітальний канал і ністагм буде вертикальним.

Другий закон стосується **напрямку ністагму**, який умовно визначають за його швидким компонентом. Оскільки повільний компонент ністагму завжди спрямований у бік руху ендолімфи в півколових каналах, то другий “залізний” закон вестибулярного ністагму формулюють так: ністагм завжди протилежний напрямку руху ендолімфи. Захисні рухи (відхилення тулуба, промахування руки при виконанні вказівки тощо) збігаються з напрямком руху ендолімфи, тобто в бік протилежний ністагму.

**Дослідження вестибулярного аналізатора в клініці.** Методи дослідження вестибулярного аналізатора відрізняються великою різноманітністю тому, що доводиться вивчати реакції з боку різних систем. У клініці вивчають спонтанні вестибулярні симптоми (запаморочення, спонтанний ністагм, тонічні рефлекси), а також вестибулярні симптоми після подразнення вестибулярного апарату обертанням, калоризацією, згушенням і розрідженням повітря у зовнішньому слуховому проході – пневматична проба.

Дослідження вестибулярної функції починається з виявлення скарг. Основною скаргою хворих з вестибулярними розладами є запаморочення.

Запаморочення може мати також рефлекторний характер і простежуватися у разі подразнення слухового, зорового, нюхового аналізаторів, шлунка, кишечнику. Це зумовлено високою чутливістю вестибулярного аналізатора і його великих зв'язків з різними відділами центральної і вегетативної нервової системи.

Під час подразнення отолітового апарату виникає хибне відчуття прямолінійного руху, “провалювання”, падання в прірву, а в разі подразнення купулярного апарату – відчуття обертання.

**Вестибулярним (систематизованим) запамороченням** називають уявний рух навколишніх предметів, або уявний рух власного тіла, або рух як власного тіла, так і оточуючих предметів навколо однієї з осей тривимірного простору. За умов несистематизованого запаморочення у хворих виникають утруднення в його описі: відчуття потемніння в очах або миготіння “мушок” перед очима, почуття сп'яніння, нестійкості тощо. У клінічній практиці проводять дослідження тонічних реакції рук, тулуба і очей.

Досліджують тонічні реакції рук за допомогою проби **Водака-Фішера і Барані**.

**Проба Водака-Фішера:** пацієнт сидить з закритими очима, втягнутими вперед і піднятими до рівня плечей руками, вказівні пальці витягнуті, інші стиснуті в кулак; лікар, який сидить навпроти, наближає свої пальці до вказівних пальців хворого. У нормі відхилення рук не відбувається. За умов ураження лабіринту обидві руки відхиляються в один бік; якщо є спонтанний ністагм, то в бік його повільного компонента. У разі ретролабіринтного ураження зазвичай одна рука (з боку ураження) відхиляється зовні.

**Вказівна проба, введена в практику Барані.** Дослідження виконують таким чином: пацієнт сидить, руки лежать на колінах, вказівні пальці витягнуті вперед, інші стиснуті в кулак; потім він піднімає руки і своїми вказівними



пальцями повинен торкнутися вказівних пальців лікаря; спочатку це робить з відкритими, а потім – з закритими очима. У нормі – пацієнт торкається пальців лікаря, при порушенні тонуусу м'язів – не може доторкнутися до них. За умов ураження лабіринту хворий промахує обома руками в один бік; промахування тільки однією рукою свідчить про патологію не лабіринту, швидше за все – за процес у задній черепній ямці. Ступінь промахування можливо виміряти за допомогою поділок, нанесених на лінійку, що розміщена перед хворим; відстань між поділками лінійки 5 см.

Пальценосову пробу виконують аналогічно описаній пробі: почергово торкаються вказівними пальцями кінчика носа, спочатку з відкритими очима, а потім – з закритими. Обстежуваний здоровий без утруднень виконує цю вправу. У разі патології лабіринту хворий промахує обома руками в бік повільного компонента ністагму (якщо такий є). Про процес у задній черепній ямці свідчить промахування тільки однією рукою (на боці ураження). Для дослідження вестибулярного аналізатора інформативним є виявлення адіадохокінезу (тип порушення координації руху у разі ураження мозочка, який виявляють при одночасній спробі виконання пронації (обертання кисті долонею вниз) та супінації (обертання кисті доленею вверх)). Проба виконується в позі **Ромберга**. Пацієнту рекомендують виконувати одночасно кистями обох рук обертальні рухи (пронацію і супінацію). Про локалізацію ураження в задній черепній ямці свідчить відставання кисті (з боку ураження).

У клінічній практиці для визначення стійкості статичної рівноваги використовують **пробу Ромберга**: досліджуваний стоїть, ноги зімкнуті, руки витягнуті вперед, пальці розставлені, очі закриті. Якщо у цьому разі порушення рівноваги не виявлено, проводять сенсibilізовану пробу Ромберга: пацієнт ставить одну ногу перед іншою, притискаючи п'яту передньої ноги до носка задньої. У нормі пацієнт зберігає рівновагу і в простій, і ускладненій позях Ромберга. Хворі з ураженням вестибулярного аналізатора нестійкі в простій позі Ромберга і падають під час сенсibilізованої проби.

Лікар визначає стабільність зберігання пози або відхилення тулуба від умовної вертикальної лінії, проводить лише якісне оцінення статичної стійкості без урахування кількісних параметрів.

Для кількісного оцінення застосовують *кефалографію*.

**Кефалографія** – графічна реєстрація функції рівноваги. Відомі різні конструкції кефалографів. В.Г. Базаровим з співавт. (1984) розроблений кефалограф, який складається з пневматичної системи, що викидає з каналу циліндра хімічний олівець, і фіксуючого пристрою у вигляді металевого радіотелефона.

## 4.6. ВЕСТИБУЛЯРНІ ПОРУШЕННЯ

Під час ушкодження (особливо однобічного) вестибулярного апарату спостерігають складні розлади руху і втрату здатності до збереження рівноваги. Такі ушкодження часто бувають у людей глухонімих від народження.

Порушення роботи вестибулярної системи відбуваються через появу запальних процесів і пухлин.

За умови ураження відділів вестибулярної системи хворий відчуває:

- запаморочення;
- сіпання ока (ністагм);
- порушення рівноваги;
- нудоту;
- зміну ритму дихання;
- збліднення або почервоніння обличчя і шії;
- коливання артеріального тиску;
- посилене потовиділення;

Запаморочення – одна з головних ознак порушень вестибулярної системи, однак воно може означати і наявність інших захворювань. З ним стикалося більшість людей у світі. Найчастіше воно виникає під час вживання алкоголю, катання на атракціонах, польоті в літаку тощо. Але якщо паморочиться голова постійно і без причини, це може свідчити про порушення вестибулярної системи. Якщо ж у разі запаморочення болить голова і болі наростають, то можлива наявність пухлини. Порушення кровообігу або інсульт супроводжуються не лише запамороченням, а й порушенням мови, координації рухів та іншими ознаками.

Якщо паморочиться голова, коли людина різко встає або повертається, це може означати, що наявна вегето-судинна дистонія. Коли під час запаморочення знижується слух і чути дзвін у вухах, це може бути ознакою отиту. Можливі й медикаментозні причини запаморочення, наприклад, побічні ефекти або передозування медпрепаратів. Є ще психологічний феномен – агорафобія. Це боязнь простору, публічних місць. Це захворювання може супроводжуватися запамороченням.

Синдром заколисування. Якщо людину “закачує” у транспорті, це може означати про наявність запальних захворювань слухового апарату, а також пошкодження нервової системи та органів шлунково-кишкового тракту. Хворому необхідно провести обстеження всього організму [В.О. Самойлов, 2004].

За наявності ознак порушення вестибулярної системи необхідно відвідати невропатолога та отоларинголога. Пацієнту необхідно виконати вестибулярні тести, а саме: калоричну пробу, обертальні тести. Крім цього, ще пройти **постурографію**. Це дослідження взаємодії вестибулярної, зорової та м’язової систем під час рівноваги.

У разі запаморочення необхідно присісти і постаратися сфокусувати погляд на певному предметі. Якщо серйозних порушень немає, запаморочення пройде. Якщо ж це явище супроводжується хворобливими відчуттями, наприклад, онімінням рук або ніг, сильним болем у животі та грудях, порушенням мови, це може бути ознакою інсульту. Потрібно негайно викликати лікаря.



## КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Особливості будови органа рівноваги у безхребетних і нижчих хребетних тварин.
2. Будова та функції вестибулярного (присінкового) аналізатора.
3. Поясніть такі поняття: перетинчастий лабіринт, кістковий лабіринт, отолітові органи, ампульний гребінь, салакулус, утрикулус, макула, купула.
4. Структура і функції отолітових органів вестибулярного аналізатора.
5. Структура і функції півколових каналів вестибулярного аналізатора.
6. Будова волоскових клітин органа рівноваги.
7. Механізм механорецепції волоскових клітин вестибулярного органа.
8. Як впливає напрямок механічного зміщення стереоцилій на функціонування волоскових клітин органа рівноваги?
9. Особливості сприймання сигналів волосковими клітинами органа рівноваги.
10. Оброблення інформації на вищих рівнях вестибулярного аналізатора та функціональні зв'язки цього органа.
11. Порівняйте особливості сприймання сигналів волосковими клітинами органа слуху та органа рівноваги.
12. Де у вестибулярному аналізаторі відбувається сприйняття кутового прискорення тіла, а де лінійного?
13. Які рефлекси виникають у разі адекватного подразнення вестибулярного аналізатора? Поясніть причини їхнього виникнення.
14. Які порушення виникають у разі ушкодження вестибулярного аналізатора?
15. Опишіть методи дослідження вестибулярного аналізатора в клініці.
16. Які типи запоморочення ви знаєте? Опишіть сучасні методи їх дослідження та клінічні проби ідентифікації.
17. Чому людині, яка щойно зійшла з гойдалки здається, що все навкруги продовжує крутитися?

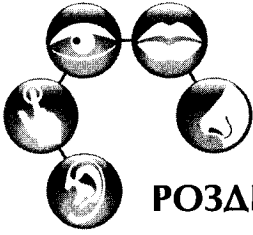


## ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ

- 4.1. Як називається один із відростків волоскових клітин, який є справжньою нерухомою війкою?
  - а) стереоцилія;
  - б) кіпоцилія;
  - в) кіноцилія;
  - г) отоцилія;
  - д) пропріоцилія.
- 4.2. Що є адекватним подразником для півколових каналів?
  - а) зміна положення голови і тулуба в просторі;
  - б) кутове прискорення;
  - в) прямолінійне прискорення;
  - г) прискорення сили земного тяжіння;
  - д) відцентрове прискорення.

- 4.3.** Які ви знаєте напівколові канали?
- а) латеральний, передній;
  - б) задній, фронтальний;
  - в) медіальний, задній, латеральний;
  - г) передній, задній, латеральний;
  - д) задній, фронтальний, вертикальний.
- 4.4.** У яких площинах простору розміщені півколові канали?
- а) діагональний, фронтальний, горизонтальний;
  - б) фронтальний, сагітальний, перпендикулярний;
  - в) фронтальний, сагітальний, горизонтальний;
  - г) горизонтальний, сагітальний, перпендикулярний;
  - д) вертикальний, горизонтальний.
- 4.5.** Що є адекватним подразником для отолітового апарату?
- а) прямолінійне прискорення;
  - б) зміна положення рук і тулуба в просторі;
  - в) кутове прискорення;
  - г) відцентрове прискорення;
  - д) прискорення сили земного тяжіння.
- 4.6.** Які сенсорні реакції можуть виникати у разі подразнення вестибулярного апарату?
- а) запаморочення;
  - б) відчуття переміщення тіла;
  - в) ністагм;
  - г) нудота;
  - д) промахування кінцівок.
- 4.7.** Які соматичні реакції можуть виникати у разі подразнення вестибулярного апарату?
- а) запаморочення;
  - б) ністагм;
  - в) промахування кінцівок;
  - г) зміна ходи;
  - д) нудота.
- 4.8.** Які вегетативні реакції можуть виникати у разі подразнення вестибулярного апарату?
- а) зміна роботи серцево-судинної системи і дихання;
  - б) ністагм;
  - в) нудота;
  - г) промахування кінцівок;
  - д) зміна ходи.
- 4.9.** Який буває ністагм (дайте повну відповідь)?
- а) спонтанний;
  - б) статичний;
  - в) калоричний;
  - г) пресорний;
  - д) постобертальний.

- 4.10.** Перерахуйте всі шляхи, якими з'єднано вестибулярний аналізатор: *(дайте повну відповідь)*
- а) вестибулоспінальний;
  - б) вестибулоретикулярний;
  - в) вестибулологітудинальний;
  - г) вестибулоцеребральний;
  - д) вестибулоцентральний.



## РОЗДІЛ 5 БІОФІЗИКА СМАКОВОГО СЕНСОРА

### 5.1. СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА СМАКОВОГО СЕНСОРА

Смак – процес сприйняття смакових властивостей речовин, що потрапляють на рецептори слизової і порожнини рота. Життєва роль смакових відчуттів, як і нюхових, менша, ніж зорових і слухових. Проте вони не втратили свого значення, оскільки забезпечують визначення якості споживаної їжі, сприяють поліпшенню апетиту.

До складу смакового аналізатора входять рецептори, що сприймають смакові подразнення, нервові волокна, які передають інформацію від цих рецепторів у ЦНС.

*Периферичний*, чи рецепторний, відділ смакового аналізатора міститься в порожнині рота, тобто на початку системи органів травлення. За допомогою смакового аналізатора відбувається опробування їжі у разі безпосереднього контакту її зі слизовою оболонкою порожнини рота. Крім того, з рецепторного поля порожнини рота за участі смакового аналізатора рефлекторно запускається складний механізм системи травлення [Р.Е. Бреслін, Л. Хуанг, 2006]. До *провідникового* відділу смакового аналізатора належить три нерви, довгастий мозок, гіпоталамус і таламус, а до *центрального* – скроневі долі кори головного мозку.

**Рецептори смаку (смакові сенсорні епітеліоцити)** – це вторинночутливі рецептори, які є елементом **смакових цибулин** [Е. Адлер та ін., 2000], що є органами смаку (рис. 5.1). У дорослої людини смакові цибулини розміщені переважно на кінчику язика, на бічній поверхні його (за винятком середньої частини), а також на передній і задній поверхнях надгортанника, на задній стінці глотки, на мигдалинах, на м'якому піднебінні та на губах. Найбільше смакових рецепторів на кінчику, краях і задній частині язика. Осідання частин їжі на смакові рецептори зумовлює їхнє збудження. Серед смакових рецепторів є ще й рецептори дотику, больові та температурні рецептори, подразнення яких може посилювати смакові відчуття.

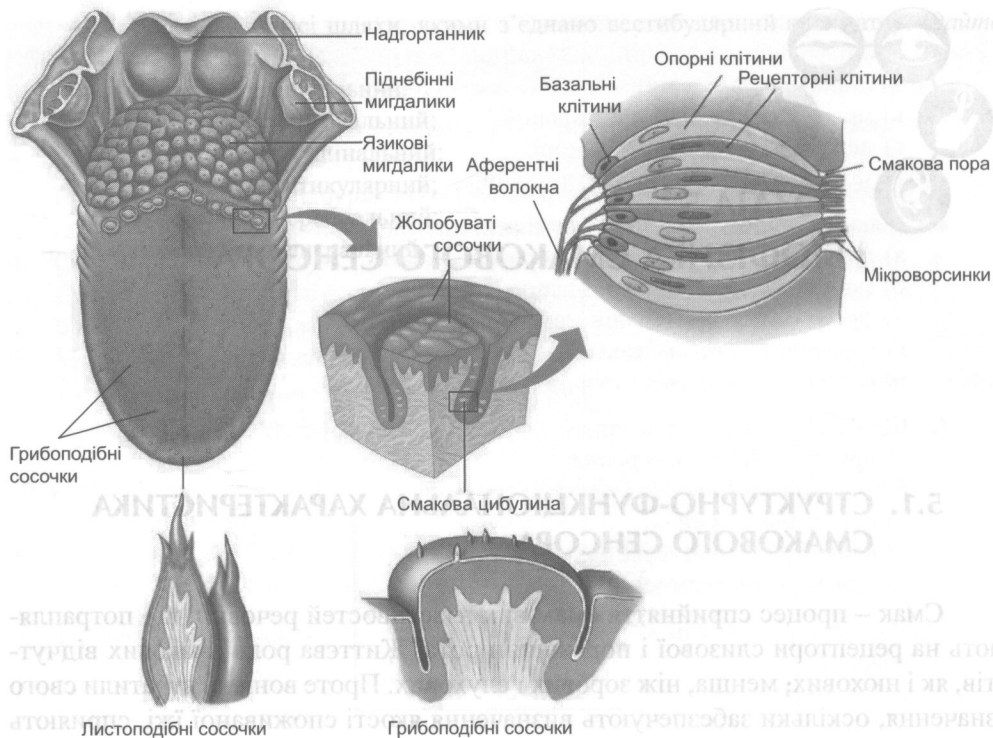


Рис. 5.1. Периферична частина смакового аналізатора

У дітей ділянка поширення смакових цибулин значно ширша, ніж у дорослих, а в старості їхня кількість зменшується. Смакова чутливість змінюється залежно від віку і є максимальною у 20–25 років. Оптимальна температура їжі для сприйняття смакових подразників – 35 °С, мінімальна – 10 °С. Холодна і гаряча їжа знижують смакові відчуття.

**Смакова цибулина (брунька)** має овальну форму та складається з трьох типів клітин – **смакових сенсорних епітеліоцитів** [Е. Адлер та ін., 2000], **підтримувальних** і **базальних клітин** (див. рис. 5.1). Вона утворена сорока витягнутими веретеноподібними клітинами, розміщеними у вигляді часток апельсина; і відокремленими одна від одної опорними клітинами. Апікальні поверхні клітин смакової цибулини з мікрроворсинками спрямовані у **смаковий пору** – отвір у епітелії язика [А.І. Фарбман, 1965]. Сенсорні епітеліоцити на поверхні містять мікрроворсинки з електроннощільною речовиною в міжворсинковому просторі. У складі цієї речовини є специфічні рецепторні білки, вибірково чутливі до солодкого, кислого та гіркого [Б. Ліндерман, 2001]. До бічної поверхні смакових сенсорних клітин надходять та утворюють синапси нервові закінчення чутливих нейронів.

**Підтримувальні (опорні) клітини** – вигнуті веретеноподібні клітини, які також містять мікрроворсинки; оточують і підтримують смакові рецепторні клітини (див. рис. 5.1).

**Базальні клітини** – це малодиференційовані клітини, що забезпечують регенерування двох інших типів клітин смакової цибулини (період життя смакових рецепторів становить 10 діб).

Загальна кількість смакових цибулин людини становить приблизно 10 000. Кожна смакова цибулина утворює зв'язки не лише з аферентними, але й еферентними нервовими волокнами, що надходять до смакових клітин з ЦНС. Кожну смакову цибулину іннервує близько 50 нервових волокон, а кожне аферентне нервове волокно сприймає імпульси в середньому від п'яти смакових цибулин. Нервові волокна входять у середину смакової цибулини і там вільно закінчуються; інша частина волокон розміщується між окремими смаковими цибулинами.

Аферентні волокна, що проводять відповіді від скупчень смакових цибулин, входять до складу трьох нервів:

- волокна від передніх двох третин поверхні язика проходять у складі гілки **лицьового** нерва;
- від задньої третини язика – у складі **язикоглоткового** нерва;
- від смакових цибулин позаязикової локалізації – у складі **блукаючого** нерва.

**Сосочки** – складки слизової оболонки язика, що формують певні опуклості. Розрізняють чотири види смакових сосочків: жолобуваті, листоподібні, грибоподібні та ниткоподібні. Розміщені смакові цибулини переважно на жолобуватих, грибоподібних і листоподібних сосочках язика [Р. Шмідт, 1986; Р. Шмідт, Г. Тевс, 1996].

**Грибоподібні** сосочки мають округлу форму, розсіяні по всій поверхні язика є найчисленнішими на кінчику язика (див. рис. 5.1). У кожному грибоподібному сосочку налічують до п'яти смакових цибулин, розміщених на верхівці сосочка. Всього їх близько 300–400. Сумарно ці сосочки містять 1 300 смакових цибулин [В.М. Покровский, Г.Ф. Коротько, 2007].

**Обмежені жолобом** (жолобуваті) сосочки мають великий розмір і локалізовані на межі між задньою та передньою третинами спинки язика у формі англійської букви “V”. Кожен з цих сосочків може містити до 100 смакових цибулин, які здебільшого локалізовані на бічній поверхні сосочка.

**Листоподібні** сосочки схожі на обмежені жолобом сосочки, лише менші за розміром. Вони утворюють тісні складки вздовж задніх бічних країв язика. Добре розвинуті в дітей та численні у дорослих.

**Ниткоподібні** сосочки – дрібні та численні сосочки, розміщені на поверхні язика, не містять смакових цибулин.

На формування смакових відчуттів впливають зір та нюх. Страви, що неприємно пахнуть, ніколи не здадуться смачними. Це зумовлено тим, що центри смаку і нюху у гіпоталамусі розміщені майже поряд і їхні нейрони тісно взаємопов'язані і легко обмінюються інформацією один з одним. Так само пов'язані між собою смаковий і зоровий центри. Коли людина щодня їсть одну і ту ж саму їжу, вона з часом стає несмачною, бо смакові рецептори звикають (адаптуються)



до однотипних подразників. Підвищують активність і збудливість смакових рецепторів різні спеції і приправи.

Смакові цибулини мають найкоротший вік серед інших рецепторів. Час їхнього існування усього 240 годин, після чого вони гинуть і замінюються на нові.

У новонародженої дитини орган смаку, порівняно з іншими органами чуття, розвинений найкраще. Наприклад, на подразнення солодким новонароджена дитина реагує смоктанням і ковтанням, на кисле, солоне, гірке – скороченням м'язів. Після народження дитини орган смаку продовжує розвиватися головню у напрямку детального розрізнення смаків. Кількість функціональних смакових сосочків на одиницю площі поверхні рота у дітей більша, ніж у дорослих.

## 5.2. ГОЛОВНІ СМАКОВІ ВІДЧУТТЯ ТА РЕЧОВИНИ, ЩО ЇХ ЗУМОВЛЯЮТЬ

Розрізняють **чотири типи** смакових відчуттів. Для того, щоб речовина могла спричинити збудження смакової цибулини, вона має розчинитися в рідкому середовищі ротової порожнини. У процесі накладання сухих кришталіків на суху поверхню язика смакові відчуття зовсім не виникають. Вважають, що відчуття спричинені зв'язуванням речовини з мембрани мікрворсинок рецепторних клітин. Унаслідок такого зв'язування відбувається зміна проникності мембрани і процес деполяризації [Б. Ліндерман, 2001].

Різні присмаки нашої їжі є результатом низки відчуттів, що виникають завдяки тому, що, крім специфічних смакових цибулин, на поверхні язика є чутливі закінчення іншого роду, що сприймають температурні, тактильні і больові подразнення – тому смак зазвичай є **мультимодальним** відчуттям. Отже, одночасно зі смаковим виникають інші відчуття, до яких приєднуються також відчуття запаху. У результаті складного комплексу подразнень виникають різні відтінки смакових відчуттів.

Поріг смакової чутливості для більшості речовин значно варіює, тому, розглядаючи смакові подразники, враховують діапазон порогових значень.

Комбіновані смакові відчуття з'являються при поєднанні чотирьох основних відчуттів. Хоча зони сприйняття різних смаків на поверхні язика значно перебиваються, встановлено, що найбільша чутливість до [Р.Е. Бреслін, Л. Хуанг, 2006]:

- **солодкого** – на кінчику язика та передній його третині;
- **кислого** – на бічних поверхнях язика;
- **солоного** – в місці передньої спинки язика;
- **гіркого** – на корені язика.

Відчуття **солодкого** виникає при потраплянні в ротову порожнину великої низки речовин: цукрів, гліколей, спиртів, альдегідів, кетонів, амідів, ефірів, амінокислот, сульфокислот, солей свинцю і берилію [Р.Ф. Маркгольські, 2002]. Солодкий смак має сахарин (штучний підсолоджувач, який в 600 разів солодший

від сахарози), хоча його структура суттєво відрізняється від будови цукрів. Інші смакові відчуття більше відповідають хімічній будові речовин.

**Солоний** смак завжди виникає за дії іонізованих неорганічних солей (наприклад, аніонів Cl<sup>-</sup>, Br<sup>-</sup>, J<sup>-</sup>). Відчуття **кислого** виникає переважно після подразнення смакових закінчень кислотами або кислими солями. Якщо концентрація водневих іонів однакова, відчуття кислого смаку виявляється теж однаковим. Дуже слабкі розчини кислот не зумовлюють відчуття кислого і за своїм смаком не можуть бути відрізнені від дистильованої води. Граничним смаковим подразником є розчини соляної кислоти й інших мінеральних кислот з моллярною концентрацією від 0,00125 до 0,001.

Типовим представником груп речовин, що спричиняють відчуття солоного, є кухонна сіль. Подібне смакове відчуття викликають хлориди калію, літію, аміаку і магнію. Відчуття солоного пов'язане з наявністю в розчині аніонів. Крім аніонів хлору, солоний смак можливий через наявність аніонів йоду і броду.

Гіркі речовини – це або алкалоїди, або органічні сполуки, які мають молекули з довгим ланцюгом. Неприємний гіркий смак може слугувати попередженням про небезпеку, тому що багато отруйних речовин містять алкалоїди [Р.Ф. Маркгольські, 2002].

Відчуття **гіркого** зумовлюють майже всі алкалоїди, а також багато інших речовин: глікозиди, пікринова кислота, ефір і деякі неорганічні солі (наприклад, сірчаноокисла магnezія й ін.). Типовими представниками групи гірких речовин є такі алкалоїди – хінін, морфін, кокаїн, пілокарпін, нікотин і стрихнін, що мають найбільш різко виражену здатність спричинити відчуття гіркого. Наприклад, 0,000005 г стрихніну в 5 мл розчину надають йому чітко гіркого смаку.

### 5.3. ХЕМОРЕЦЕПЦІЯ СМАКОВИХ ПОДРАЗНИКІВ

Смакові рецепторні клітини відносять до вторинночутливих хеморецепторів. Вони реагують на речовини, які розчинені у рідині (слині) ротової порожнини. Розчинені в слині речовини через смакові пори цибулини діють на мікроросинки смакових рецепторних клітин. Первинним процесом смакової хеморецепції є адсорбція молекул речовини (подразника) на клітинні мембрани мікроросинок, які містять рецепторні молекули (рис. 5.2). У результаті цієї взаємодії рецепторна молекула (білкового походження) змінює свою конформацію, спричиняючи зміни мембранної провідності мікроросинок. Процес супроводжується деполаризацією мембрани, тобто виникненням РП.

Збуджувальний РП поширюється вздовж мембрани та мікротубулярної системи смакових епітеліоцитів до їхньої основи. Це спричиняє виділення нейромедіатора (наприклад, ацетилхоліну або серотоніну), який у рецепторно-аферентному синапсі зумовлює виникнення ГП та генерує ПД в електрично-збудливій ділянці аферентного нервового волокна.

Механізми збудження смакових рецепторів відрізняються і схематично відображені у таблиці 5.1.

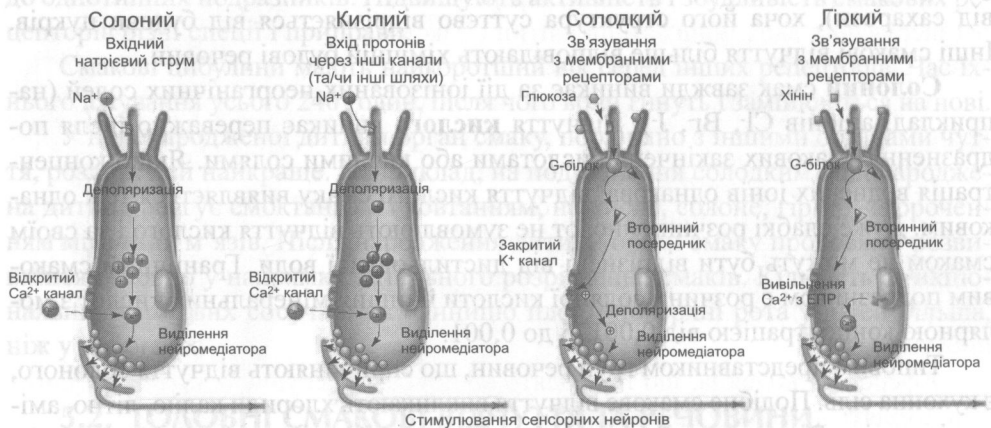


Рис. 5.2. Механізми смакової хеморецепції [P.A. Breslin, L. Huang, 2006]

Таблиця 5.1

Механізм хеморецепції смакових відчуттів

Смак речовини			
кислий	солоний	солодкий	гіркий
Рецепторний білок дегенерин-1 ссавців	Провідна роль належить іонам Na <sup>+</sup>	Провідна роль належить G-білку	Провідна роль G-білка (α-гусудцин)
↓	↓	↓	↓
Активування протонами водню катіонних каналів	Активування Na <sup>+</sup> -каналів	Активування аденілатциклази	Активування фосфодієстрази
↓	↓	↓	↓
Активування каналів	Деполаризація	Збільшення цАМФ	Зменшення цАМФ
↓		↓	↓
Деполаризація		Фосфорилування K <sup>+</sup> -каналів	Збільшення ДАГ, ІФ <sub>3</sub>
		↓	
		Деполаризація	

## 5.4. ЦЕНТРАЛЬНИЙ ВІДДІЛ СМАКОВОГО АНАЛІЗАТОРА ТА ОБРОБЛЕННЯ СМАКОВИХ СИГНАЛІВ

Збудження смакових клітин через синапси передається аферентним волокнам, волокнам барабанної струни, язикоглотковим і блукаючим нервами. З кожного боку смакові волокна об'єднуються в ядрі поодинокого шляху довгастого мозку, де утворюються синапси з нейронами другого порядку, а потім крізь медіальну петлю імпульси надходять до ядер вентрального таламуса [С.А. Сімон, І. Ерайжо, Р. Гут'єррес та ін., 2006]. У цій ділянці мозку закінчуються шляхи до-тикової, больової та температурної чутливості [Г.М. Чайченко, 1993].

Звідси аксони крізь внутрішню капсулу спрямовуються в нижню частину постцентральної звивини кори великого мозку. Смакові зони кори містяться в латеральній частині основи центральної завитки скроневої долі.

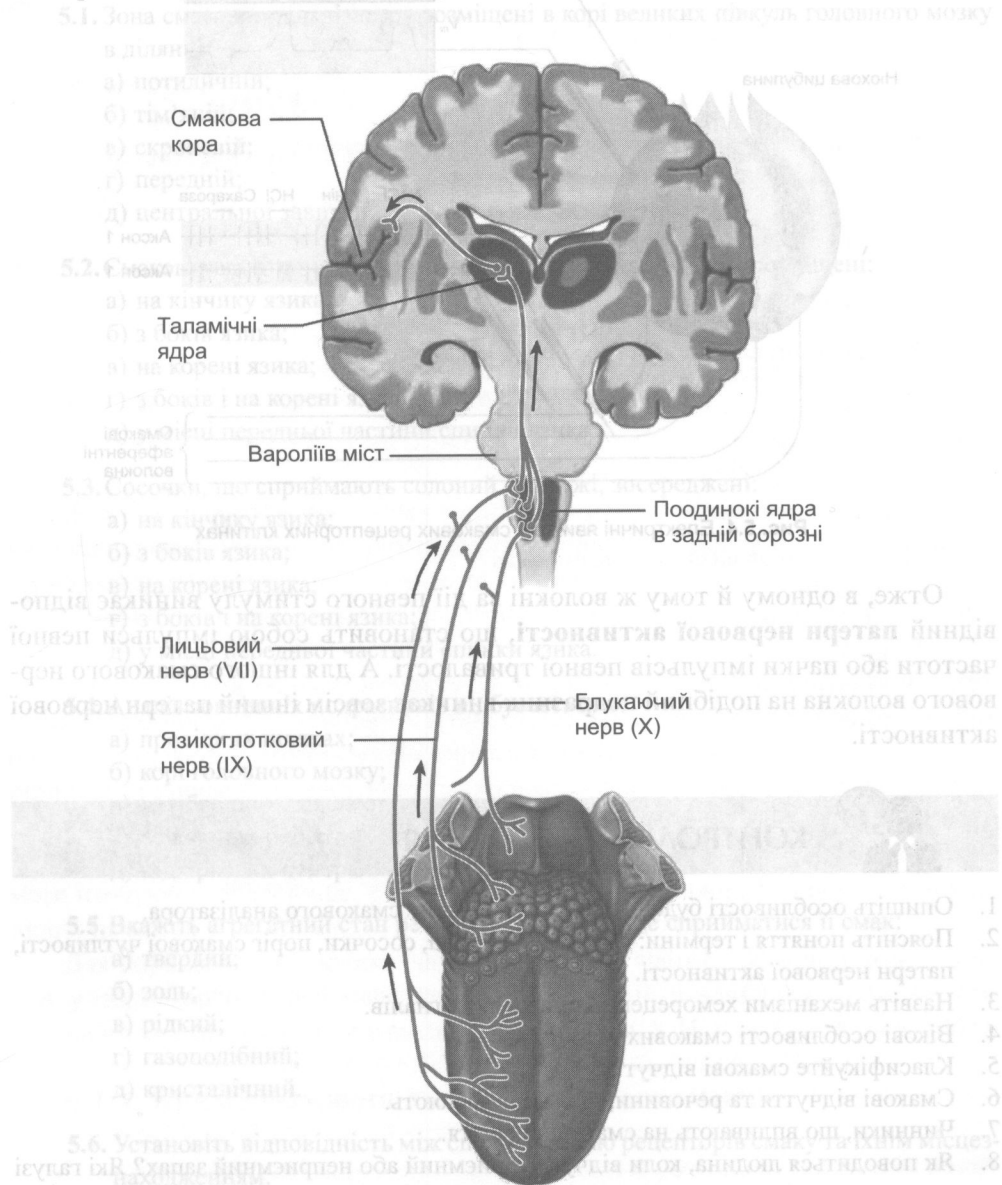


Рис. 5.3. Схема смакових шляхів до ЦНС

Смакові нервові волокна мають широкий спектр чутливості в межах кожної якості. За стимулювання різними смаковими речовинами у певній концентрації різні волокна активуються по-різному.

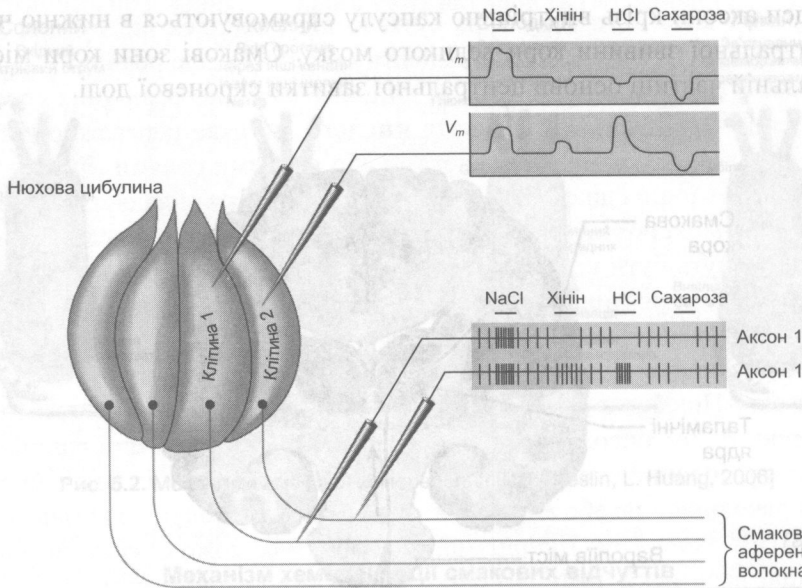


Рис. 5.4. Електричні явища у смакових рецепторних клітинах

Отже, в одному й тому ж волокні за дії певного стимулу виникає відповідний **патерн нервової активності**, що становить собою імпульси певної частоти або пачки імпульсів певної тривалості. А для іншого смакового нервового волокна на подібний подразник виникає зовсім інший патерн нервової активності.



## КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Опишіть особливості будови та характеристику смакового аналізатора.
2. Поясніть поняття і терміни: смакова цибулина, сосочки, поріг смакової чутливості, патерн нервової активності.
3. Назвіть механізми хеморецепції смакових сигналів.
4. Вікові особливості смакових відчуттів.
5. Класифікуйте смакові відчуття.
6. Смакові відчуття та речовини, що їх зумовлюють.
7. Чинники, що впливають на смакові відчуття.
8. Як поведеться людина, коли відчуває приємний або неприємний запах? Які галузі промисловості використовують різноманітні запахи?
9. Чому ми не можемо визначити смак гарячої їжі? Чому під час нежитю погано розрізняють смак їжі?
10. Охарактеризуйте центральний відділ смакового аналізатора й оброблення смакових сигналів.



## ТЕСТОУВАННЯ

- 5.1.** Зона смакового аналізатора розміщені в корі великих півкуль головного мозку в ділянці:
- а) потиличній;
  - б) тім'яній;
  - в) скроневій;
  - г) передній;
  - д) центральній завитки.
- 5.2.** Смакові рецептори, що сприймають відчуття солодкого, розміщені:
- а) на кінчику язика;
  - б) з боків язика;
  - в) на корені язика;
  - г) з боків і на корені язика;
  - д) у місці передньої частини спинки язика.
- 5.3.** Сосочки, що сприймають солоний смак їжі, зосереджені:
- а) на кінчику язика;
  - б) з боків язика;
  - в) на корені язика;
  - г) з боків і на корені язика;
  - д) у місці передньої частини спинки язика.
- 5.4.** Аналіз зовнішніх подразників відбувається в:
- а) провідних шляхах;
  - б) корі головного мозку;
  - в) мембранних рецепторах;
  - г) сенсорних рецепторах;
  - д) підкіркових центрах.
- 5.5.** Вкажіть агрегатний стан речовини, в якому буде сприйматися її смак:
- а) твердий;
  - б) золь;
  - в) рідкий;
  - г) газоподібний;
  - д) кристалічний.
- 5.6.** Установіть відповідність між спеціалізацією рецепторів смаку та їхнім місцезнаходженням:

### Рецептори

1. Гірке;
2. Солоне;
3. Солодке;
4. Кисле;

### Розміщення на:

- А) кінчику язика;
- Б) краях язика;
- В) корені язика;
- Г) корені і краях язика;
- Д) кінчику і краях язика.

5.7. Установіть відповідність між речовиною та її смаковим порогом у людини:

**Речовина**

1. Цукор;
2. Сіль;
3. Солянокислий хінін;
4. Лимонна кислота;

**Смаковий поріг**

- А)  $8 \cdot 10^{-8}$  моль/л;
- Б)  $9 \cdot 10^{-3}$  моль/л;
- В)  $5 \cdot 10^{-2}$  моль/л;
- Г)  $1 \cdot 10^{-2}$  моль/л;
- Д)  $5 \cdot 10^2$  моль/л.

5.8. Установіть правильну послідовність формування відчуття смаку:

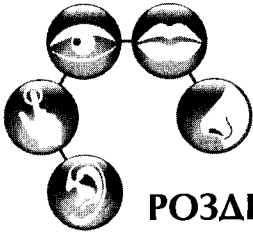
- а) їжа змочується слиною;
- б) смакові рецептори подразнюються;
- в) їжа потрапляє в ротову порожнину;
- г) в смаковій ділянці формується відчуття смаку;
- д) утворюється нервовий імпульс.

5.9. Період життя смакових рецепторів становить:

- а) 15 діб;
- б) один місяць;
- в) одну добу;
- г) десять діб;
- д) два–три тижні.

5.10. Який з іонів визначає кислий смак?

- а) калій;
- б) гідроген;
- в) барій;
- г) нітроген;
- д) оксиген.



## РОЗДІЛ 6

# НЮХОВА СЕНСОРНА СИСТЕМА

### 6.1. ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА НЮХОВОГО АНАЛІЗАТОРА

**Нюх** – це здатність організму сприймати запахи речовин. Орган нюху, ектодермального походження, розміщений у верхньому носовому ході в ділянці горизонтальної пластинки решітчастої кістки. Нюхова сенсорна система – система сприйняття подразнень у хребетних. Вона сприймає, передає й аналізує нюхові відчуття.

Представників тваринного світу за тим, як вони сприймають запахи, поділено на **макросматів** – тварини, в орієнтації яких сприйняття запахів має вирішальне значення, **мікросматів**, орієнтація яких у просторі відбувається переважно за допомогою зору і слуху (до них належить і людина), й **аносматів**, позбавлених нюху (кити, дельфіни) [Д.М. Лін, Дж. Нгаї, 1999].

Хоча людина і мікросмат, нюх дає змогу їй більш яскраво і всебічно сприймати оточуюче середовище, є чутливим і постійно діючим індикатором шкідливих домішок у середовищі.

Для порівняння: у кролика (зайця) налічують майже 100 млн нюхових клітин, у східноєвропейської вівчарки – понад 220 млн, завдяки чому їхня нюхова чутливість значно вища, ніж у людини [А. Кайседо, К.Н. Кім, С.Д. Рупер, 2002].

#### 6.1.1. Будова нюхового аналізатора та локалізація

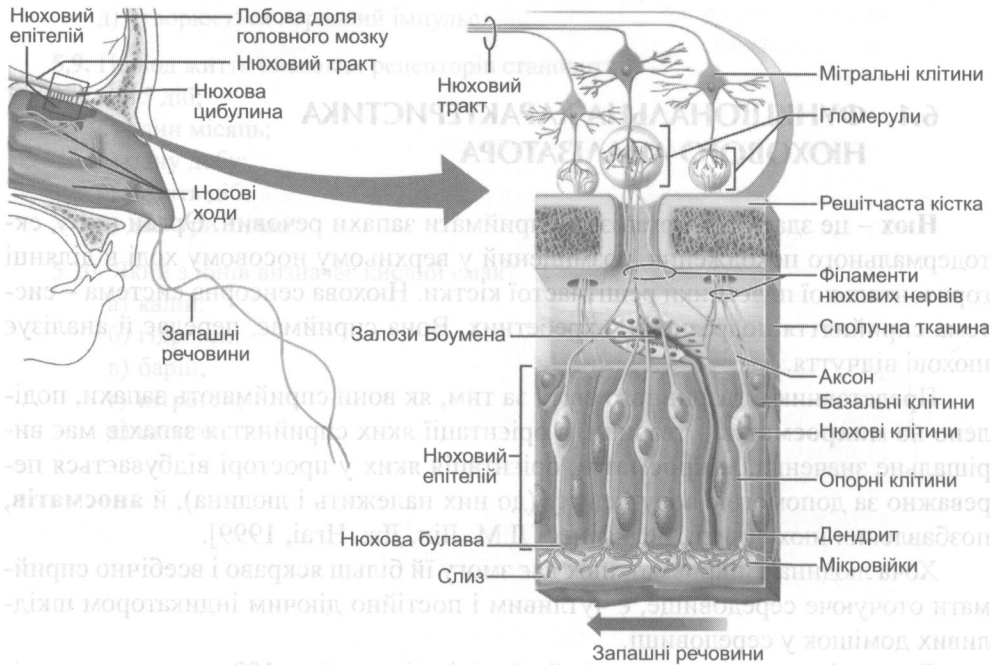
У людини в носовій порожнині одна над одною розміщені три **носові раковини**: верхня, середня та нижня. В ділянці верхнього носового ходу, а також у задній верхній частині носової перегородки як окремі острівці, у середній частині слизова оболонка відрізняється своєю товщиною і жовтувато-коричневим забарвленням – це т. зв. **нюхова слизова оболонка (нюховий епітелій)** [Д.М. Лін, Дж. Нгаї, 1999]. Товщина епітелію становить приблизно 100–150 мкм, діаметр розміщених між опорними клітинами рецепторних клітин – 5–10 мкм.



**Нюхова сенсорна система (аналізатор)** складається з таких основних відділів:

1. **Нюхової слизової оболонки** – нюхових нейронів (хеморецептори); (*нервиферичний* відділ).
2. **Нюхової цибулини** – нюховий тракт (*провідниковий* відділ).
3. **Центрального кіркового відділу** (нюхові провідні шляхи не зв'язані з таламусом і в новій корі немає проєкційних нюхових ділянок).

Вторинний центр оброблення нюхової інформації – первинні нюхові центри і додатковий орган (**вомер**, що сприймає феромони). Нюхові цибулини (рис. 6.1), тракти і трикутники разом з передньою речовиною утворюють *провідниковий* відділ нюхового мозку [Г. Барн, С. Одонелл, Ф. Манча та ін., 2004].



**Рис. 6.1.** Будова та положення нюхового аналізатора

До **центрального** відділу нюхового мозку відносять склепінчасту звинину з гачком, гіпокамп і деякі інші, межуюючі з ним, утвори мозку.

Елементи, що сприймають запахи речовин, розміщені в **нюховій слизовій оболонці** (епітелій) верхньої і частково середньої носових раковин.

Рецепторна ділянка (**нюховий епітелій**) – сенсорний орган нюху – займає 250–500 мм<sup>2</sup> – це одношаровий багатоядерний епітелій, який складається з трьох типів клітин [С.Д. Ліберлз, Л.Б. Бак, 2006; Г. Барн, С. Одонелл, Ф. Манча та ін., 2004]:

- **нюхові нейрони**, або нюхова нейросенсорна клітина, є первинночутливим нейроном веретеноподібної форми з довгими центральними

і короткими периферичними дендритами (первинні біполярні сенсорні клітини) (рис. 6.2), який закінчується розширенням – **нюхова булава**;

- **підтримувальні (опорні)** епітеліоцити лежать між нюховими нейронами і розділяють їх, мають багато мікрворсинок і здатні виділяти секрет;
- **базальні** епітеліоцити – слабодиференційовані клітини розміщені глибше, на базальній мембрані, оточують пучки аксонів рецепторних клітин. Ще глибше, під базальною мембраною, у пухкій сполучній тканині, є залозисті клітини – **залози Боумена**, які продукують слиз.

Кількість нюхових нейронів у людини становить майже 40 млн (дає змогу розрізнати понад 10 000 різноманітних запахів), тоді як у тварин їх налічують до 200 млн. Дендрит (периферичний відросток) нюхової клітини закінчується потовщенням (**нюхова булава**), на вершині якої є по 10–12 рухливих нюхових війок, занурених у шар слизу. Нюхові війки є своєрідними антенами центральних відростків, що активно взаємодіють з молекулами запахних речовин. Завдяки нюховим волоскам площа рецептора, який контактує з молекулами пахучих речовин, збільшується у десятки разів. Цілком можливо, що нюхові волоски мають і рухову функцію, водночас підвищується надійність захоплення молекул пахучих речовин й контакту з ними.

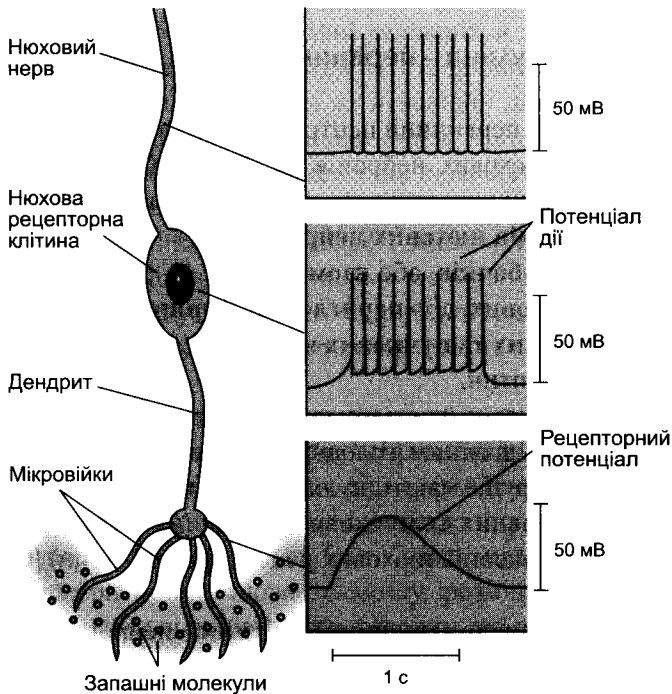


Рис. 6.2. Будова нюхового нейрона

На другому кінці нюхових клітин містяться аксони, які формують волокна **нюхового нерва** – аксони, що зібрані у нюхові нитки (20–40) і проходять крізь решітчасту кістку до нюхової цибулини мозку (нейроцити II порядку) [К. Морі, Х. Нагао, Ю. Йошіхара, 1999].

До того ж, ці волоски рухаються й активно “виловлюють” запашні молекули. Волоски занурені у слиз, який виробляють т. зв. **боуменові залози** слизової оболонки носа і короткі пальцеподібні вирости цитоплазми – **мікровілі**. Слиз відіграє роль фільтра: одні запашні молекули пропускає швидко, інші повільніше, деякі затримує на тривалий час.

У нюховому епітелії верхнього носового ходу у людини виявлено нюхові клітини двох видів: паличко- і колбочкоподібні; в зовнішніх відростках цих клітин виділяють міоїдні елементи, які дають можливість нюховим міхурам як підніматися над поверхнею нюхового епітелію, так і заглиблюватися в епітелій, перериваючи цей контакт. Внутрішній кінець кожної нюхової клітини продовжується у вигляді нервового волокна. Ці волокна, об'єднуючись в тонкі нитки, проходять у середину черепа і зв'язуються з нервовими клітинами нюхових цибулин. Їхні аксони утворюють нюховий тракт і йдуть до нюхового трикутника.

На кожні 160 нюхових нейронів припадає близько ста опорних клітин. На відміну від інших нейронів – нюхові нейрони постійно відновлюються з півперіодом у декілька тижнів.

### 6.1.2. Нюхова цибулина – первинний центр нюхового аналізатора

**Нюхова цибулина** – первинний центр нюхового аналізатора, до якої спрямовані пучки аксонів нюхових нейронів [К. Морі, Х. Нагао, Ю. Йошіхара, 1999]. У нюховій цибулині клітинні елементи розміщені такими шарами:

- 1) шар **пучків аксонів нюхових нейронів**;
- 2) шар **нюхових клубочків**, або **гломерул**;
- 3) шар **приклубочкових**, або **перигломерулярних**, клітин;
- 4) шар **тіл мітральних** та **пучкових** клітин;
- 5) шар **зернистих** клітин.

**Нюховими клубочками (гломерулами)** називають складні синапси аксонів нюхових нейронів з одним головним дендритом нейронів II порядку нюхового шляху. Гломерули мають кулясту форму завдяки значному галуженню дендритів мітральних та пучкових клітин (на кожен клубочок людини сходиться до 26 тис. аксонів нюхових рецепторних клітин) [С.Д. Ліберлез, Л.Б. Бак, 2006].

**Приклубочкові (перигломерулярні) клітини** – нейрони нюхової цибулини, що відповідають за латеральні зв'язки між клубочками, які формують дендро-дендритні синапси з мітральними клітинами сусідніх клубочків.

**Зернисті клітини** – нейрони нюхової цибулини, що утворюють латеральні синапси з вторинними дендритами різних мітральних клітин.

**Нюхова булава** є важливим цитохімічним центром нюхового аналізатора – у ній генерується РП.

У нюховій цибулині під час аналізу інформації широко задіяні явища конвергенції і гальмування. Тут же відбувається й аферентний контроль з вищеразміщених центрів або контралатеральної нюхової цибулини. Нюховий тракт складається з кількох пучків, які спрямовуються у різні відділи мозку: переднє нюхове ядро, нюховий горбик, препериформну кору, периамигдалярну кору і частину ядер мигдалеподібного комплексу. Зв'язок нюхової цибулини з гіпокампом, периформною корою та іншими відділами нюхового мозку здійснюється через кілька перемикачів. Більшість ділянок проєкції нюхового тракту можна розглядати як асоціативні центри, котрі забезпечують зв'язок нюхової системи з іншими сенсорними системами і формування на цьому ґрунті низки складних форм поведінки – харчової, захисної, статевої.

### **6.1.3. Хеморецепція нюхових подразників. Особливості кодування нюхової інформації**

Нюхові рецептори належать до хеморецепторів. Запавні речовини розчиняються в шарі гідрофільного слизу, а ліпофільні молекули, щоб досягти нюхових рецепторів, мають перейти через цей шар слизу.

Ці факти стали основою гіпотези про наявність одного або більшої кількості білків, які концентрують запавні речовини й доносять їх до рецепторів [В.Ф. Ганонг, 2002]. Разом з тим, молекули створюють низькочастотні електромагнітні коливання і, адсорбуючись на невеликій ділянці мембрани волосків нюхових клітин, спричиняють локальні зміни її проникливості для окремих іонів, що й зумовлює збудження рецепторів нюхового аналізатора.

Вважають, що молекули запахних речовин осідають на поверхні слизової носових раковин і розчиняються в секреті залоз, які також розміщені в слизовій носі. Вони взаємодіють із особливими мембранними молекулами нюхового рецептора, якими можуть бути і глікопротеїни мембран війок. Припускають також, що близькі за запахом речовини взаємодіють з однією і тією ж рецепторною молекулою.

Розчинені речовини подразнюють глікопротеїни мембранних нюхових волосків і кулясті потовщення нейронів. Усі рецептори запаху поєднані з гетеротримерними G-білками. Частина з них діє через АЦ та цАМФ, інші – через фосфоліпазу С та продукти гідролізу ІФ<sub>3</sub>. Більшість з них відкриває катіонні канали, зумовлюючи зворотний потік іонів Ca<sup>2+</sup>. Звідси імпульси по нюхових нервах надходять у центри нюху головного мозку, розміщені в проміжному мозку й корі. Там формується відчуття запаху речовин, які вдихаються (рис. 6.3).

Унаслідок складного, поки що не досить вивченого ланцюга реакцій, у рецепторі генерується РП, а потім – імпульсне збудження, яке передається волокнами нюхового нерва у нюхову цибулину – первинний нервовий центр нюхового аналізатора.



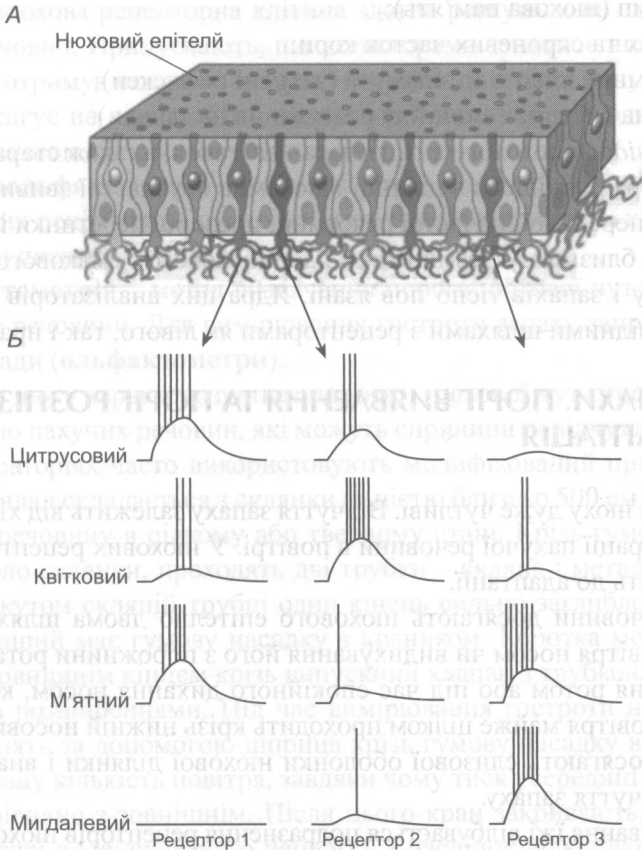


Рис. 6.4. Електричні явища в нюхових нейронах: А – нюховий епітелій; Б – реєстрація відповіді нейронів на певний тип молекул

### 6.1.4. Центральний відділ нюхового аналізатора

Зв'язок нюхового аналізатора з лімбічною системою забезпечує наявність емоційного компонента в нюховому сприйнятті. Запах може зумовлювати відчуття задоволення або відрази і, мабуть, відіграє певну роль у формуванні статевої поведінки (особливо це виражено у тварин). Чутливість нюхових нейронів перебуває під контролем статевих гормонів.

Від нюхової цибулини бере початок **нюховий тракт** (утворений аксонами мітральних та пучкових клітин), який переходить у **нюховий трикутник** і передню продірявлену речовину. Нюхові цибулини, тракти і трикутники разом з передньою продірявленою речовиною утворюють *периферичний* відділ нюхового мозку.

**Нюховий тракт** [Г. Барн, С. Одонелл, Ф. Манча та ін., 2004] безпосередньо або через інші зв'язки передає нюхові сигнали у велику кількість ділянок мозку, зокрема:

- гіпокамп (нюхова пам'ять);
- лобових та скроневих часток кори;
- автономних ядер гіпоталамуса (захисні рефлекси);
- лімбічна система (емоційне реагування на запахи).

*Кірковий відділ* нюхового аналізатора – це гачок, а також стара і стародавня кора. Стара кора розміщена в ділянці гіпокампа і зубчастої звивини, стародавня – в ділянці передньої дірчастої речовини, прозорої перетинки і нюхової звивини. Завдяки близькому розміщенню ядер нюхового і смакового аналізаторів відчуття смаку і запахів тісно пов'язані. Ядра цих аналізаторів обох півкуль пов'язані провідними шляхами з рецепторами як лівого, так і правого боків.

## 6.2. ЗАПАХИ. ПОРІГ ВИЯВЛЕННЯ ТА ПОРІГ РОЗПІЗНАВАННЯ. АДАПТАЦІЯ

Рецептори нюху дуже чутливі. Відчуття запаху залежить від хімічної структури і концентрації пахучої речовини в повітрі. У нюхових рецепторів дуже виражена здатність до адаптації.

Пахучі речовини досягають нюхового епітелію двома шляхами: під час вдихування повітря носом чи видихування його з порожнини рота крізь хоани. Під час дихання ротом або під час спокійного дихання носом, коли струмінь вдихуваного повітря майже цілком проходить крізь нижній носовий хід, пахучі речовини не досягають слизової оболонки нюхової ділянки і внаслідок цього не виникає відчуття запаху.

У разі вживання їжі відбувається подразнення рецепторів нюхового аналізатора також повітрям, видихуваним під час розжовування їжі [Р. Шмідт, 1986]. Отже, нюховий аналізатор диференціює запах не лише повітря, що надходить ззовні крізь носові порожнини, але й їжу, яка міститься в порожнині рота.

Деякі пахучі речовини не лише є адекватними подразниками нюхових клітин, але і подразнюють чутливі закінчення трійчастого нерва, закладені в слизовій оболонці порожнини носа. За дії таких речовин, особливо у разі їхньої значної концентрації, спостерігають деякі рефлекторні зміни в організмі, головню з боку дихання. Припинення дихання, що настає раптово на самому початку ефірного чи хлороформного наркозу, є одним із прикладів таких рефлекторних реакцій.

Під час вдихання через рот або спокійному диханні носом, коли потік вдихуваного повітря майже повністю проходить крізь нижній носовий хід, пахучі речовини не досягають слизової оболонки нюхового епітелію і тому не очищаються. Щоб одержати чітке відчуття запаху, необхідно зробити посилений вдих або кілька швидких і коротких вдихів.

Аналізатор нюху менш важливий для життя людини, ніж зір і слух. Втрата нюху проявляється в неможливості відчувати запахи речовин у повітрі (а вони можуть виявитися необхідним для здоров'я), розпізнавати зіпсовану їжу.

Окрема нюхова рецепторна клітина здатна реагувати на значну кількість запашних речовин. Припускають, що детекторами запахів є нюхові клубочки, кожен з яких отримує імпульси від рецепторів лише одного типу, але кожен тип рецептора реагує на різноманітні запашні речовини (тобто один стимул розпізнається значною кількістю рецепторів).

**Електроольфактограма** – крива реєстрації електричної активності в аксонах нюхових рецепторів і сумарних потенціалів від великої кількості рецепторів ділянки нюхового епітелію.

**Ольфактометрія** – метод визначення порога нюхової чутливості до певної запашної речовини. Для вимірювання гостроти запаху запропоновані спеціальні прилади (**ольфактометри**).

Гострота нюху характеризується **порогом нюхової чутливості** – мінімальною кількістю пахучих речовин, які можуть спричинити відчуття запаху. У клініках і лабораторіях часто використовують модифікований прилад Ельберга-Леві. Цей прилад складається з склянки ємністю близько 500 см<sup>3</sup>, в яку поміщають пахучу речовину в рідкому або твердому стані. Крізь гумову трубку, яка закриває горло склянки, проходять дві трубки – скляна і металева. У зігнутий під прямим кутом скляній трубці один кінець сильно заглиблений всередину склянки, а інший має гумову насадку з краником. Коротка металічна трубка з'єднана із зовнішнім кінцем крізь випускний клапан з трубкою, який закінчуються двома розширеннями. Під час вимірювання гостроти нюху всередину склянки вводять за допомогою шприца крізь гумову насадку в скляну трубку строго дозовану кількість повітря, завдяки чому тиск усередині склянки підвищується порівняно з зовнішнім. Після цього кран закривають, а розширення вводять у ніздрі досліджуваного пацієнта. Внаслідок відкривання випускного клапана вирівнюється тиск, і зі склянки в ніздрі потрапляє повітря, яке містить молекули запашної речовини, що діє на нюхові рецептори.

Гострота нюху щодо одної і тої ж запашної речовини широко варіює в різних людей. Вона змінюється також у однієї тієї ж людини в широких межах залежно від багатьох умов. Значний вплив на зміну нюхових порогів мають зовнішні чинники – волога, температура, атмосферний тиск тощо. Ще більше значення мають внутрішні, тобто ті зміни, що проходять в організмі. Наприклад, набрякання слизової оболонки середини носа при нежиттю знижує нюхову чутливість [В.О. Самойлов, 2004].

Особливо різко виражені зміни гостроти нюху, пов'язані з адаптацією. Добре відомо, що люди, котрі працюють з різними неприємними запахами, настільки швидко звикають до них, що перестають їх відчувати. У разі довгого вдихання пахучої речовини однією половиною носа адаптація настає не тільки на подразненій стороні, але й на протилежній. На основі цього можна зробити висновок, що процес має місце і в центральних відділах нюхового аналізатора. У разі повної адаптації до одного запаху, тобто за повного зникнення здібності відчувати його, гострота нюху до інших запахів може залишатися без змін [В.О. Самойлов, 2010].



Людина має різний ступінь нюху до різних запахних речовин. Чутливість до деяких речовин особливо висока. **Абсолютний поріг нюху** в людини вимірюється частками міліграма речовини на літр повітря. Зазначимо, що **диференціальний поріг** відчуття запаху людиною високий. У середньому він становить 38 %.

Залежно від розмірів нюхової ділянки та ступеня розвитку нюху організми поділяють на дві групи: мікро- та макросматиків. **Мікросматика** – організми, в яких площа нюхової ділянки невелика (наприклад, людина, в якій площа нюхової ділянки приблизно становить 5 см<sup>3</sup>). **Макросматика** – організми з високорозвинутим нюхом, наприклад, собаки.

Розрізняють *пори́г виявлення запаху* та *пори́г розпізнавання*. За дуже низьких концентрацій, які можуть спричинити відчуття запаху, людина зазвичай не може сказати, що це за запах, але відчуває, що чимось пахне. Лише в разі високих концентрацій запах речовини можна ідентифікувати.

За степеневим законом Стівенса, якщо побудувати графік залежності сили відчуття від концентрації речовини, то показник ступеня  $n$  (що визначає цей коефіцієнт нахилу) становитиме 0,5–0,6. Цей нахил досить невеликий, порівняно з іншими модульностями, тобто здатність до розрізнення інтенсивності запахів у людини розвинена доволі слабо: концентрація запахної речовини у повітрі має змінюватися щонайменше на 30 %, щоб ця зміна стала відчутною.

Запахи можуть сигналізувати людині про небезпеки, неполадки як у побутовій техніці, так і про порушення під час технологічних процесів. На сьогодні загальноприйнятої класифікації нюхових відчуттів немає.

Приємні запахи сприяють поліпшенню самопочуття людини, а неприємні можуть зумовити різні негативні реакції – аж до нудоти, блювоти, непритомності. Така реакція людини може бути спричинена, наприклад, під час вдихання сірководню, бензину й ін. Неприємні запахи також змінюють температуру шкіри, спричиняють відразу до їжі, загострюють чутливість нервової системи, ведуть до пригніченості, дратівливості. Виявлено, що запах бензолу значною мірою поліпшує слух, а індолу – погіршує. Запахи піридину і толуолу підвищують гостроту зору в сутінках. Запах камфори підвищує чутливість ока до зеленого кольору і знижує до червоного.

Зниження і втрата нюху часто виникають під час запальних і атрофічних процесів у слизовій оболонці носа. Інколи порушення нюху є також одним з істотних ознак ураження ЦНС. *Ушкодження нюхової зони* супроводжується *нюховою агнозією (аносмією)*, а її *збудження* – виникненням *нюхових галюцинацій*.

Оскільки загальноприйнятої класифікації запахів немає, для практичного застосування визначено деякі їхні якості та складено список класів. Запахи поділено на *квітковий, кислий, горілий, гнильний*. Кожний з них має величезну кількість різноманітних відтінків, які сприймають не лише нюхові закінчення, але також смакові, тактильні й інші рецептори.

Адаптація в аналізаторі нюху відбувається за десятки секунд і хвилин та залежить від швидкості потоку повітря над нюховим епітелієм і концентрації пахучої речовини. Можлива перехресна адаптація, яка полягає в тому, що за

тривалого надходження у орган нюху якої-небудь пахучої речовини підвищується поріг чутливості не тільки до неї, а й до інших речовин. Чутливість нюхового аналізатора людини надзвичайно велика: один нюховий рецептор може бути збуджений однією або кількома молекулами пахучої речовини, а збудження невеликої кількості рецепторів призводить до виникнення відчуття запаху. Однією з характерних особливостей нюхового аналізатора є те, що його аферентні волокна не перемикаються у таламусі і не переходять на протилежний бік кори великого мозку.

Вважають, що на цих властивостях рецепторів, які відрізняються за чутливістю до різних груп речовин, можуть ґрунтуватися шифрування нюхових подразників і їхнє розпізнання у центрах аналізатора нюху. Під час електрофізіологічних досліджень нюхових цибулин виявлено, що параметри електричної відповіді, які реєструється дією запахів, залежать від виду пахучої речовини. За різних запахів змінюється і просторова мозаїка збуджених і загальмованих ділянок нюхових цибулин. Чи слугує це засобом шифрування нюхової інформації, судити складно. Чутливість нюхового аналізатора людини надзвичайно велика: один нюховий рецептор може бути збуджений однією або кількома молекулами пахучої речовини, а збудження невеликої кількості рецепторів призводить до виникнення відчуття запаху. Водночас зміна інтенсивності впливу речовини (межа різниці) оцінюється людиною досить приблизно (найменша сприймальна різниця щодо сили запаху становить 30–60 % від її попередньої концентрації). У багатьох тварин, особливо у собак, ці показники у три–шість разів менші.

### 6.3. ТЕОРІЇ СПРИЙНЯТТЯ ЗАПАХІВ

Запах людина відчуває лише в той момент, коли вдихає, тому що під час видиху повітря не проходить крізь нюхову зону. Ступінь чутливості залежить від концентрації пахучої речовини і регулюється симпатичною нервовою системою. До сьогодні немає цілком вірної теорії сприйняття запахів. Невирішеними є два питання:

1. Чи має речовина безпосередньо взаємодіяти з нюховою клітиною?
2. Чи може пахуча речовина випромінювати хвилі?

Ще Р.Х. Райт справедливо відзначив, що єдиної теорії про природу і сприйняття запахів немає [Р.Х. Райт, 1966], унаслідок чого механізм сприйняття слідів запаху нюхом живих істот залишається гіпотезою. На основі цих питань сформовано декілька теорій, у кожній з яких наявні докази на її користь. Наприклад, згідно з теорією запаху Г. Цвардермакера (1857–1930), всі пахучі речовини поділено на дев'ять класів:

1. Ефірні – запахи фруктових есенцій, воску, ефіру.
2. Бальзамічні – кольорів, ванілі.
3. Амбро-мускусні – виділяються статевими органами.
4. Каприлові – сиру, поту, сперми, сечі.
5. Запах пригорілого – фенолу, бензолу, нафталіну, підсмаженої кави.

6. Неприємні – клопів, блекоти, наркотичних речовин.
7. Ароматні – гіркою мигдалю, лимона.
8. Часникові – бромю, смоли, йоду, хрому.
9. Нудотні – трупний запах, запах калу.

Усього, на думку Г. Цвардермакера, нараховують 50 чистих основних запахів, які у разі змішування утворюють усі інші запахи [Р.Х. Райт, 1966]. Недосконалість і умовність цієї теорії, на наш погляд, очевидні. Дуже багато практичних питань про природу й механізм сприйняття запаху залишаються в теорії Г. Цвардермакера відкритими, зокрема, яким чином нюхові аналізатори живих істот сприймають той або інший запах, який механізм утворення нових запахів на основі описаних груп чистих запахів.

Нарівні з цією теорією є й низка інших аналогічних теорій: **вібраційна теорія запаху** [Дайсон, 1938], **просторова**, або **стереохімічна** [Манкріф, 1949], **хвильова** [Бек, Майсл, 1949] і **адсорбційна** [Манкріф, 1955]. У кожній з них по-своєму пояснено природу, механізм утворення та сприйняття запаху, кожна має сильні й слабкі сторони [Р.Х. Райт, 1966].

**Вібраційна теорія Дайсона і Райта:** потоки хвиль в інфрачервоній ділянці спектра випромінюють віброуючі молекули пахучих речовин, що сприймають нюхові рецептори і перетворюють їх у запахи. На користь цієї теорії вчені наводили докази, наприклад, комахи можуть за 1 000 км відчувати запах квітів, і розповсюдження пахучої речовини на таку відстань, аж ніяк неможливе.

**Стереохімічна теорія** виникнення запаху пояснює будову пахучої речовини. Згідно з теорією, молекула має поверхню з випуклими напівсферами, якими вона входить у тісний контакт з поверхнею нюхового рецептора. Оскільки поверхня останнього складається з системи півсферичних заглиблень (лунок), то вигляд речовини і її запах залежать від кількості напівсфер молекули, що вмістилися в лунку нюхового рецептора. Під час взаємодії молекули з рецептором у нервовому закінченні генерується потенціал, який передається волокнами в нервові центри. Застосовуючи запахи різного типу, дослідники одержували різні електрофізіологічні патерни на запахи: камфорний, мускусний, квітковий, м'ятний, ефірний тощо.

Згідно з **хвильовою теорією**, клітини нюхових аналізаторів людини і тварин здатні випромінювати інфрачервоні хвилі. Хвиля по-різному поглинається речовинами рецепторів, що пов'язано з неоднаковим охолодженням нюхового епітелію.

І, нарешті, на підставі **адсорбційної теорії** виникнення запаху пояснюють процесом адсорбції молекул пахучої речовини клітинами нюхового епітелію живого організму, внаслідок чого вони нагріваються. Міра збудження рецепторів трансформується як певний запах.

**Теорія Бека і Майсла:** нюхові клітини, що випромінюють інфрачервоні хвилі, охолоджуються певними пахучими речовинами.

Наявні також захисні реакції в аналізатора нюху. Наприклад, чхання належить до групи захисних рефлексів носа і це не що інше, як форсований видих

повітря носом (при кашлі – форсований видих ротом). Завдяки високій швидкості та великому тиску цей повітряний струмінь виносить із порожнини носа всі сторонні тіла, що потрапили туди, і хімічно активні подразнюючі речовини.



## КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

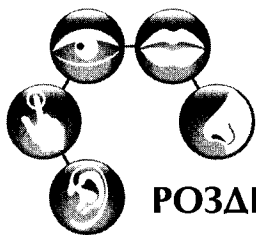
1. Поясніть поняття і терміни: нюхова слизова оболонка, гломерули, перигломерулярні клітини, мігральні, пучкові та зернисті клітини.
2. Опишіть периферичний, провідниковий та центральні відділи нюхового аналізатора.
3. Нюхова цибулина. Будова та функції клітин, які входять до складу нюхової цибулини.
4. Класифікація запашних речовин. Поріг виявлення та поріг розпізнавання запаху. Сила відчуття запаху й адаптація.
5. Яку участь у нюхових відчуттях беруть волокна трійчастого нерва?
6. Особливості сприймання та кодування нюхової інформації. Рецепція нюхових подразників.
7. Які ви знаєте теорії сприйняття запахів?
8. Поясніть поняття і терміни: ольфактометрія, поріг нюхової чутливості, поріг виявлення запаху та поріг розпізнавання запаху. Електроольфактограма.
9. Які ви знаєте теорії розпізнавання запаху?
10. Нюх у хижаків розвинений краще ніж у рослиноїдних тварин. Яке це має біологічне значення?
11. Чому при сухості у носі порушується відчуття запаху?



## ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ

- 6.1. Нюхові рецептори містяться:
  - а) у слизових каналах очей;
  - б) у слизовій оболонці носа;
  - в) на мигдаликах;
  - г) у півколових каналах;
  - д) у ротовій порожнині.
- 6.2. Нюхова сенсорна система – це система, що спеціалізується на :
  - а) сприйнятті механоподрозрень;
  - б) сприйнятті хімічних подразрень;
  - в) формуванні відчуття запаху;
  - г) розрізненні змін складу повітря;
  - д) формуванні смакових відчуттів.
- 6.3. Запахи, що діють заспокійливо:
  - а) лаванди;
  - б) евкалипту;
  - в) ромашки;
  - г) лимона;
  - д) перецю.

- 6.4.** Гострота нюху:
- залежить від чутливості рецепторів;
  - залежить від температури;
  - залежить від вологості;
  - залежить від часу знаходження в певному місці;
  - не залежить від жодного із чинників.
- 6.5.** Установіть правильну послідовність формування відчуття запаху:
- хеморецептори сприймають молекули пахучих речовин;
  - нервові імпульси передаються до проміжного мозку;
  - формується відчуття запаху;
  - нервові імпульси передаються до нюхового центру кори головного мозку;
  - виникають нервові імпульси.
- 6.6.** Нюхові нейрони постійно відновлюються на відміну від інших нейронів. З яким півперіодом?
- за кілька годин;
  - за кілька днів;
  - за кілька тижнів;
  - за кілька місяців;
  - протягом п'яти тижнів.
- 6.7.** Макросматики – це організми, що мають...
- нормальний нюх з великою площею нюхової ділянки;
  - малорозвинутий нюх з великою площею нюхової ділянки;
  - високорозвинутий нюх з великою площею нюхової ділянки;
  - не мають нюху;
  - нормальний смак з великою площею ділянки.
- 6.8.** Мікросматики – це організми, що мають ...
- нормальний нюх з великою площею нюхової ділянки;
  - малорозвинутий нюх з невеликою площею нюхової ділянки;
  - високорозвинутий нюх з великою площею нюхової ділянки;
  - не мають нюху;
  - нормальний смак з великою площею ділянки.
- 6.9.** Що таке аносмія?
- порог нюхової чутливості;
  - нюхових відчуттів немає;
  - погіршення нюхових відчуттів;
  - покращення нюхових відчуттів;
  - спотворення нюхових відчуттів.
- 6.10.** Встановіть походження органа нюху?
- ендодермального;
  - мезодермального;
  - мезогліального;
  - нервового;
  - ектодермального.



## РОЗДІЛ 7

# СОМАТОВІСЦЕРАЛЬНА СЕНСОРНА СИСТЕМА

### 7.1. СОМАТИЧНА І ВІСЦЕРАЛЬНА СЕНСОРНІ СИСТЕМИ

**Соматовісцеральна сенсорна система** об'єднує соматичну (тактильну, температурну, больову, пропріорецептивну) і вісцеральну (інтерорецептивну) сенсорні системи. Спільним для всіх цих систем є те, що рецептори, які забезпечують цю чутливість, не формують окремих органів чуття, а розміщені вздовж всієї поверхні та всередині тіла.

Соматовісцеральна чутливість ґрунтується на:

- **механорецепції** (через активування механочутливих каналів, зокрема, натрієвих каналів у тільцях Пачіні);
- **терморецепції** (механізм зумовлений залежністю роботи мембранних АТФ-аз від температури);
- **хеморецепції** (у збудженні рецепторів задіяні такі хімічні чинники, як гістамін, ацетилхолін, простогландини тощо).

Механізми рецепції у деяких випадках ще не відомі. Необхідно зазначити, що будь-яке нервово закінчення передає сигнал тільки про один різновид відчуття.

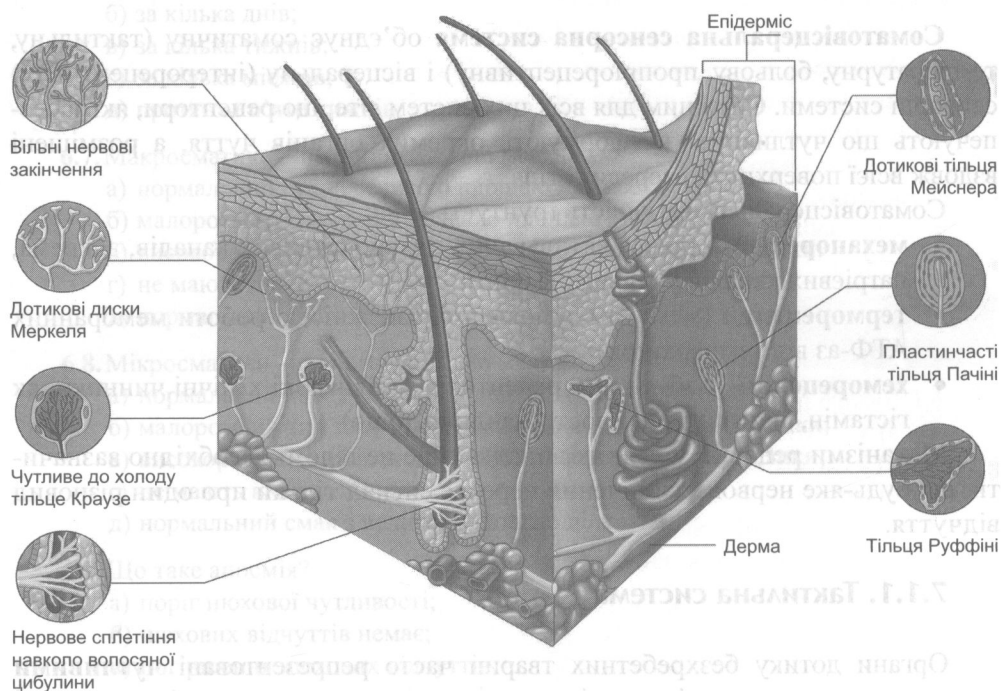
#### 7.1.1. Тактильна система

Органи дотику безхребетних тварин часто репрезентовані **чутливими сенсилами** – групами клітин, які виступають над поверхнею шкіри у вигляді невеликого горбка. У членистоногих через твердість їхніх зовнішніх покривів сенсила наділені чутливим волоском, щетинкою або подібним утворенням, що виступає над кутикулою, або ж розміщені у шкірі. Цікаво, що ці органи часто можуть виконувати й інші функції, наприклад, перетворюючись на органи хімічної чутливості – нюху чи смаку. Якщо сенсила споряджені волоском, то зміни його положення (при дотику або під дією руху повітря) передаються до чутливої клітини, де й виникає подразнення, що надходить відростками цієї клітини до нервового центру.

У хребетних тварин механічні подразнення можуть сприйматись органами типу вільних закінчень нервів у шкірі або спеціальними кінцевими органами, що складаються з сенсил. Роль органів дотику у ссавців відіграє також волосся, в сумці якого містяться чутливі клітини, й сітка нервових закінчень. Дуже ефективними органами дотику є довгі тверді волоски, наприклад, “вуса” хижих тварин – **вібриси**.

Гістологічно в шкірі людини розрізняють такі тактильні рецептори: вільні нервові закінчення, **тільця Пачіні**, **Мейснера** – це тактильні рецептори, що швидко адаптуються, а **тільця Руфіні** й **диски Меркеля** – тактильні рецептори, що повільно адаптуються.

*Периферичний відділ* шкірного аналізатора, як і всіх інших, репрезентований рецепторами (рис. 7.1). Рецептори шкіри бувають трьох видів: механорецептори, терморецептори, больові рецептори. Різні види рецепторів відрізняються за своєю будовою і розміщені в шкірі у вигляді своєрідної мозаїки.



**Рис. 7.1.** Будова шкіри та схематичне зображення рецепторів

**Механорецептори, або тактильні рецептори,** сприймають механічні подразнення, що супроводжуються відчуттям дотику, тиску, вібрації [К. Канг, 2005]. Вони мають форму видовжених цибулин, до яких підходять нервові закінчення. У шкірі вони розміщені на різній глибині й у різних її структурних утворах [О.Б. Ільїнський, 1975]. Більшість рецепторів є вільними нервовими закінченнями чутливих нервів. Частина з них міститься у різного роду

капсулах. У середньому на 1 см<sup>2</sup> шкіри припадає 25 тактильних рецепторів, а загальна їхня кількість становить близько 500 000. Найбільше їх у шкірі долонь, на кінцях пальців, на губах, кінчику язика. Найменше у шкірі спини і живота [Е.П. Джармен, 2002].

Механорецепція (дотик) має низку властивостей, зокрема відчуття тиску, дотику, вібрації і лоскотання. Вважають, що кожен вид відчуття має свої рецептори.

**Тільця Мейснера** – звивисте нервово закінчення, одягнене у капсулу (див. рис. 7.1); сприймають дотик. Тільця Мейснера є датчиками швидкості – реагують на подразнення під час руху об'єкта [А. Бейрас-Фернандез та ін., 2004]. Розміщені вони у позбавленій волосяного покриву шкірі (на пальцях, долонях, губах, язика, статевих органах, сосках грудей). Швидкість сприймають також вільні нервові закінчення, що містяться навколо волосяних цибулин.

Пластинчасті **тільця Пачіні** (див. рис. 7.1) є рецепторами тиску та вібрації. Складаються вони з нервового закінчення, оточеного сполучнотканинними пластинками, розміщені не тільки у шкірі, але й у сухожиллях, зв'язках, брижі. Відчуття вібрації виникає під час швидкої зміни стимулів.

**Диски Меркеля** сприймають дотик і силу тиску (див. рис. 7.1). Вони є поблизу волосяних цибулин, в епідермісі, судинах і глибоких шарах шкіри долонової поверхні кисті, особливо на кінчиках пальців, губах, сухожилках, очеревині, брижі кишківника тощо [Н. Боулес та ін., 2009].

Збудження, що виникає в тактильних рецепторах у разі контактів шкіри з предметами, надходить до мозкового кінця аналізатора (задньої центральної закрутки кори великих півкуль), де трансформується у відчуття дотику, тиску або вібрації. Завдяки тактильній чутливості людина відчуває форму, величину і характер поверхні навколишніх предметів [З. Хелата та ін., 2003].

**Колби Краузе** – понад 250 000 рецепторів, які сприймають холодіві подразнення, розміщені поверхнево в епідермісі й зразу під ним (див. рис. 7.1).

**Тільця Руффіні** – рецептори, що сприймають теплові подразнення і містяться у верхніх і середніх шарах власне шкіри, їхня загальна кількість становить понад 30 000 (див. рис. 7.1).

### 7.1.2. Температурна система

**Терморекцепцію** здійснюють вільні нервові закінчення. Механізм стимуляції терморекцепторів пов'язаний зі зміною їхнього метаболізму, залежно від дії відповідної температури. Людина здатна вловлювати різницю температур до 0,2 °С. Діапазон сприймання внутрішньошкірних температур становить від +10 до +44,5 °С.

**Терморекцептори** сприймають холодіві та теплові подразнення і беруть участь у регулюванні теплообміну. Вони містяться у шкірі, а також у слизовій оболонці носа, рота, гортані, стравоходу, шлунка і кишечнику і мають вигляд клубочків тонких нервових закінчень.



Інтенсивність відчуття, що виникає у разі температурного подразнення шкіри, перебуває у прямій залежності від площі ділянки, що подразнюється, – той самий подразник, прикладений до більшої поверхні шкіри, зумовлює сильніше відчуття. Сильне температурне подразнення спричиняє біль.

Найбільшу чутливість щодо тепла і холоду має шкіра обличчя, найменшу – шкіра нижніх кінцівок. **Диференціальний поріг**, тобто поріг розходження сили температурних подразників, залежить від температури досліджуваної області тіла, а також від розмірів поверхні шкіри, що піддається дії подразника. Мінімальна температурна величина, що розрізняється, близько 0,5–0,7 °С, на поверхні кисті при оптимальній температурі подразника до 28 °С. При високій або низькій температурі розходження втрачало визначеність. Відчуття тепла чи холоду може бути зумовлене за допомогою неадекватних подразників – механічним, хімічним чи електричним подразненням температурних точок шкіри.

При температурі менше +10 °С настає холодова блокада чутливості (один з засобів знеболювання). При температурі понад +44,5 °С відчуття гарячого змінюється відчуттям болю. Холодові рецептори швидше реагують на подразнення ніж теплові, оскільки інформація про дію низької температури передається у ЦНС з більшою швидкістю.

Зміна зовнішньої температури подразнює терморекцептори шкіри і по волоках спинноталамічного шляху передається у кору великих півкуль – у постцентральну звивину, зумовлюючи в мозковій частині аналізатора відчуття тепла або холоду. Внаслідок цього рефлекторно змінюється просвіт кровоносних судин шкіри, завдяки чому змінюється її кровопостачання і температура. Терморекцептори – необхідна ланка підтримання температури тіла, термостазу, вони сигналізують про зміну температури навколишнього середовища. Температурне чуття вже є у новонародженої дитини.

З'ясовано, що на шкірі людини найбільшою є кількість больових точок, ніж тактильних, а теплових і холодкових ще менша. Співвідношення больових з тактильними 9 : 1, а больових з холодковими і тепловими разом – 10 : 1.

### 7.1.3. Руховий (пропріорецептивний) аналізатор

**Руховий аналізатор** – це сукупність нервово-рецепторних утворень, які сприймають стан опорно-рухового апарату і забезпечують формування сенсорних відчуттів, що супроводжуються відповідними руховими і вегетативними рефлексами. Руховий апарат інформує організм про положення тіла та його частин у просторі, координує рухи.

До сприйняття стану окремих частин тіла задіяні й пропріорецептори – м'язові веретена, сухожильні органи і суглобні рецептори. За їхньою допомогою, без участі зору, можна досить точно визначити положення окремих частин тіла у просторі [Р. Шмідт, 1986]. Пропріорецептори задіяні в усвідомленні напрямку й швидкості руху кінцівок.

Під впливом механічної сили деформується мембрана рецепторів. Водночас збільшується проникність її для іонів натрію: виникає РП. Поширюючись на сусідні ділянки, він веде до виникнення ПД у суміжному перехваті Ранв'є. Ці процеси розвиваються всередині капсули пропріорецепторів.

*Периферичний відділ* рухового аналізатора репрезентований **пропріорецепторами** (м'язові веретена, рис. 7.2, А), що містяться в м'язах, сухожиллях і суглобах (рис. 7.2, Б). Імпульси, що виникають у пропріорецепторах під час рухів, доцентровими нервами надходять до мозочка і задньої центральної звинини кори півкуль головного мозку, де виникає відчуття зміни в положенні частин тіла. У результаті подразнення пропріорецепторів виникають рефлекторні скорочення тієї чи іншої групи м'язів, або змінюється їхній тонус. Це сприяє підтриманню або зміні руху, а також зумовлює позу тіла, яка забезпечує його рівновагу. За допомогою м'язово-суглобового чуття можливо під час піднімання предмета приблизно визначити його вагу [В.І. Філімонов, 2010].

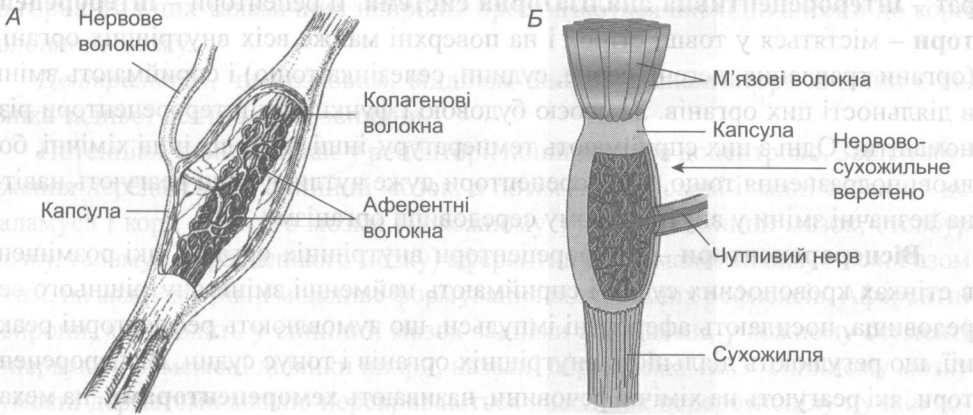


Рис. 7.2. Типи пропріорецепторів: А – м'язове веретено; Б – капсула сухожилля

Формування пропріорецепції починається з одного–трьох місяців ембріонального розвитку. До моменту народження пропріорецептори та кіркові відділи рухового аналізатора досягають високого ступеня морфологічної зрілості. Найбільш інтенсивно вдосконалюються всі відділи рухового аналізатора до шести–семи років. Від трьох до семи–восьми років швидко збільшується чутливість пропріорецепторів, відбувається дозрівання підкіркових відділів і кіркових зон. Формування пропріорецепторів, розміщених у суглобах і зв'язках, закінчується у віці 13–14 років, а тих, що у м'язах, – у 12–15 років.

Кінестетичні механізми регулювання парної діяльності рук і ніг інтенсивно розвиваються з 7–11 до 14–15 років. У школярів першого класу зауважено мінімальну збудливість пропріорецепторів, у школярів одинадцятого – максимальну, також вона підвищується в першій половині дня і знижується ввечері. У дні та години уроків праці, фізкультури, занять у спортивних секціях, ігор і прогулянок

на вулиці збудливість пропріорецепторів найбільша, а в години відносної нерухомості (під час уроків, виконання домашнього завдання) – найменша.

Інтенсивна рухова діяльність суттєво стимулює розвиток усіх відділів рухового аналізатора, сприяє його функціональному вдосконаленню. Як приклад, юні та дорослі спортсмени краще орієнтуються у просторі, більш точно координують рухи у часі та просторі, можуть виконувати складні рухові елементи без участі зорового контролю, тільки орієнтуючись на пропріорецептивні та вестибулярні відчуття.

#### 7.1.4. Інтерорецептивна аналізаторна система

Для попередження порушень гомеостатичних параметрів внутрішнього середовища (вмісту кисню, вуглекислого газу, осмотичного тиску, температури тощо), як необхідної передумови ефективної адаптації, є регуляторний апарат – **інтерорецептивна аналізаторна система**. Її рецептори – **інтерорецептори** – містяться у товщі стінок і на поверхні майже всіх внутрішніх органів (органи травлення, легені, серце, судини, селезінка тощо) і сприймають зміни в діяльності цих органів. За своєю будовою і функціями інтерорецептори різноманітні. Одні з них сприймають температуру, інші тиск, ще інші хімічні, больові подразнення тощо. Інтерорецептори дуже чутливі, вони реагують навіть на незначні зміни у внутрішньому середовищі організму.

**Вісцерорецептори** – інтерорецептори внутрішніх органів, які розміщені в стінках кровоносних судин і сприймають найменші зміни внутрішнього середовища, посилають аферентні імпульси, що зумовлюють рефлекторні реакції, що регулюють діяльність внутрішніх органів і тонус судин. Вісцерорецептори, які реагують на хімічні речовини, називають **хеморецепторами**, на механічні подразнення – **механорецепторами**, на тиск – **пресорецепторами**, на осмотичний тиск – **осморецепторами**, на біль – **ноцицепторами**.

**Вісцеровісцеральні** рефлекси виникають, коли збудження від внутрішнього органа передається на інший орган. **Вісцеровазомоторні** рефлекси виникають, коли збудження від внутрішніх органів передається на судинну систему.

У стані спокою і за умови звичайного рівня діяльності внутрішніх органів людина їх не відчуває. Імпульси, що надходять у ЦНС від інтерорецепторів, відіграють велике значення у регулюванні функцій різних органів. Завдяки цим імпульсам регулюється кров'яний тиск у судинах, обмін речовин, кровопостачання тканин, координується діяльність різних органів і систем. Інтерорецептори сигналізують у ЦНС про стан внутрішніх органів і про ті зміни, які в них виникають у процесі діяльності.

## 7.2. ОБРОБЛЕННЯ СОМАТОВІСЦЕРАЙНОЇ СЕНСОРНОЇ ІНФОРМАЦІЇ

Усередині ЦНС провідні шляхи чотирьох систем шкірної рецепції поділені строго за функціональною ознакою.

Нервові волокна, пов'язані з тактильною і м'язовою рецепцією, простягаються, не перериваючись, у задні стовпи спинного мозку (пучки Голля і Бурдаха) і по них доходять до довгастого мозку. У ядрах стовпів починається вторинний шлях, причому волокна перехрещуються і йдуть далі – до вентральних ядер зорового горба.

Нервові волокна, що належать до больової і температурної рецепції, доходять через задні корінці спинного мозку до клітин, що є початком другого аферентного нейрона. Звідси вони переходять на протилежний бік, з'єднуються з білою речовиною бічних стовпів, волокна яких закінчуються в ядрах зорового горба. Від цих таламічних нейронів простягаються висхідні аксони до кори головного мозку.

*Центральним*, чи мозковим, відділом шкірного аналізатора людини є ділянка задньої центральної звивини.

Потенціал, який виникає у рецепторі, поширюється доцентрово. Звідси збудження передається у спинний мозок, а потім через бокові і задні стовпи – до таламуса і кори великого мозку. На кожному з рівнів (спинний мозок, стовбур мозку, таламус, кора великого мозку) аферентна інформація аналізується. Разом з тим, на кожному рівні можливе формування відповідних рефлексів. Аферентні нейрони, які входять у спинний мозок задніми корінцями, у кожному сегменті іннервують обмежені ділянки шкіри, названі **дерматомами**. У спинному мозку суміжні дерматоми значно перекриваються внаслідок перерозподілу пучків волокон у периферичних сплетіннях, тому кожний периферичний нерв містить волокна від кількох задніх корінців, а кожний корінець – від різних нервів.

На рівні спинного мозку аферентні нейрони тісно взаємодіють як з мотонейронами, так і з вегетативними нервами, тому за дії подразника на шкіру можуть виникати рухові, або вегетативні рефлекси.

У кожній половині великих півкуль мозку є дві соматосенсорні ділянки: одна у задній центральній звивині (SI), друга – у верхньому відділі бокової борозни (SII), яка відокремлюєтім'яну частку від скроневої.

У SI репрезентована проекція протилежного боку тіла з добре вираженою соматотопічністю. Соматотопічність шкіри характерна і для SII, хоча тут вона виражена меншою мірою. Важливо й те, що у SII є представництво обох половин тіла у кожній півкулі. Соматотопічна карта кори великого мозку значно спотворює периферичні зв'язки: шкіра найважливіших для людини відділів – рук і органів мовлення (на периферії їхні рецептори розмішені дуже щільно) – має велику площу. Нейрони у соматосенсорній корі згруповані у вигляді вертикальних колонок діаметром 0,2–0,5 мм. Тут можна виявити чітку спеціалізацію,

виражену в тому, що колонки зв'язані з певним типом рецепторів. Низхідний вплив на таламус, ядра спинного мозку забезпечують еферентний контроль висхідної імпульсації.

Кіркове представництво соматичної чутливості становить собою дві соматосенсорні ділянки кори: зацентральну звивину та сильвієву борозну. Сенсорні ділянки кори, що сприймають імпульси від тулуба та спини, порівняно малі, тоді як ділянки, що сприймають імпульси від руки та частин ротової порожнини (пов'язані з мовою) дуже великі.

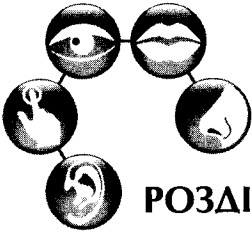
У корі великого мозку відбувається усвідомлення відчуття. За функцією ці ділянки нагадують рецептори вестибулярного аналізатора. Поряд з механо- і терморекцепторами шкіри, пропріорецептори дають змогу правильно оцінити не тільки положення окремих частин тіла, а й побудувати тривимірний відчуттєвий світ. Головним джерелом інформації тут слугує рука, якщо вона рухається, дотикаючись до предмета і обмацуючи його.

### 7.3. ТАКТИЛЬНІ ВІДЧУТТЯ

**Естезіометрія шкіри** – метод дослідження тактильної чутливості. Розрізняють *просторову чутливість*, яка характеризується просторовим порогом, і *чутливість*, що її визначають за силовим порогом.

**Просторовий поріг** тактильної чутливості є найменшою віддаллю між двома точками шкіри, за одночасного подразнення яких виникає відчуття двох дотиків.

**Термоестезіометрія шкіри** – метод дослідження температурної (теплової та холодової) чутливості. Він полягає у визначенні густини розміщення теплових та холодкових рецепторів на різних ділянках тіла та дослідженні функціональної мобільності терморекцепторів.



## РОЗДІЛ 8

# НОЦИЦЕПТОРНА СЕНСОРНА СИСТЕМА

### 8.1. БОЛЬОВІ РЕЦЕПТОРИ ТА ПРОВІДНІ ШЛЯХИ ЧУТЛИВОСТІ

Специфічні больові рецептори (**ноцицептори**) – це вільні нервові закінчення (див. рис. 7.1), які передають імпульси по А-дельта і С волокнах. Больові рецептори здатні збуджуватися від безпосереднього впливу медіаторів болю [Дж. Хауторн, К. Редмонд, 1999]. Ноцицептори також можуть бути механочутливими, хемочутливими та полімодальними. Біль передусім з'являється в тканинах, які містять тільки вільні нервові закінчення (рогівка, барабанна перетинка, пульпа зуба).

За механізмом збудження розрізняють:

- **механоноцирецепцію** – больову рецепцію, що виникає у разі надмірного стиснення, деформації структури;
- **хемоноцирецепцію** – больову рецепцію, що виникає у разі дії певного хімічного чинника;
- **полімодальну хемоноцирецепцію** – виникає у разі комбінованого впливу кількох чинників.

Хемоноцирецепція може зумовлювати зниження рН унаслідок ушкодження мембрани клітин чи токсичного термічного впливу. У разі ушкодження мембрани вивільняються протеолітичні ферменти, а також ті хімічні речовини, які безпосередньо подразнюють нервові закінчення. Наприклад, хімічним чинником може бути АТФ, яка активує іонні канали.

До ноцицептивної системи належать також різні хімічні речовини, зокрема медіатори і модулятори (анальгетики тощо), які мають важливе значення для походження больових відчуттів. Це субстанція Р, кініни (брадикінін, калідин, ентеротоксин), гістамін, серотонін, простагландин Е6, нейротензин, соматостатин, тканинні метаболіти, іони калію, водню, продукти запалення тощо. Ці речовини містяться у периферичних і центральних ноцицептивних структурах, у шкірі, залозах, ексудаті. Кініни виявлено також в отруті деяких змій, бджіл, ос, скорпіонів.

До аферентних ноцицептивних волокон належать мієлінізовані А- $\delta$  волокна і немієлінізовані С-волокна. А- $\delta$  волокна передають ранній біль, а С-волокна – пізній (імпульси в них проводяться значно повільніше, ніж у волокнах А- $\delta$ ).

У спинному мозку відчуття болю передається переважно спіноталамічними трактами, а також аферентними волокнами спіномезенцефалічного, спіноретиккулярного, спіноцервікоталамічного трактів і тракту, який простягається до ядер дорзальних стовпів.

Інформація про біль, який надходить від голови, обличчя, органів ротової порожнини, потрапляє у ЦНС також сенсорними волокнами низки черепних нервів, зокрема трійчастого, а від внутрішніх органів – переважно блукаючого нерва [І. Гілрон та ін., 2006].

Больова чутливість, на відміну від інших соматовісцеральних систем, не має представництва в корі великого мозку, тобто сприйняття болю не потребує наявності кори.

Вищим больовим центром є таламус, де 65 % нейронів відповідних ядер реагують на больові подразнення.

До центральних апаратів больової рецепції належать ядра таламуса, гіпоталамуса (вегетативний компонент – зміна вегетативних функцій, забезпечення формування захисних реакцій), рухові ядра (руховий компонент – включення мотонейронів, тобто формування рефлекторних реакцій), ретикулярна формація (емоційний компонент болю – формування негативних реакцій), центральна сіра речовина, кора великого мозку (соматосенсорні зони).

Доведено, що у таламусі є “больові ядра”. Це головні вентропостеролатеральні ядра (VPL), клітини яких реагують лише на надмірне подразнення [Дж. Хауторн, К. Редмонд, 1999]. Отже, I нейрон – розміщений у спинномозковому вузлі, II нейрон – у задніх рогах спинного мозку; III нейрон – у зоровому горбі, провідні шляхи йдуть через задню ніжку внутрішньої капсули до задньої центральної закрутки, де розміщена перша соматосенсорна ділянка. Від кори гальмування синаптичної передачі здійснюється як на рівні таламуса, так і на рівні задніх рогів спинного мозку [Ю.П. Лиманский, 1986].

У наш час таламус розглядають як головний підкірковий центр больової чутливості. Причому, якщо він є центром грубої, нічим не пом’якшеної чутливості, то кора великого мозку здатна диференціювати сигнали тонкої, епікритичної чутливості, здатної пом’якшувати і локалізувати відчуття болю. Кора великого мозку відіграє головну роль у прийнятті й усвідомленні болю.

## 8.2. ТЕОРІЇ БОЛОВОЇ ЧУТЛИВОСТІ

Відомі такі теорії больової чутливості:

1. **Теорія інтенсивності** (не специфічності). Її прихильники вважають, що в організмі немає спеціальних больових рецепторів. Біль виникає тоді, коли низькопорогові механо- і терморекцептори стимулюються з інтенсивністю, яка перевищує певний рівень. Якщо чинник діє з низькою або середньою інтен-

сивністю, то виникає тактильне або температурне відчуття, якщо ж інтенсивність висока – то відчуття болю;

**2. Теорія розподілу імпульсів.** Суть її полягає в тому, що больовий стимул спричиняє особливий хід нервових імпульсів, який відрізняється від розповсюдження розрядів, виникаючих за дії непошкоджуючих чинників.

До другої групи теорій належить “воротна теорія” болю [П.Д. Уолл, Р. Мельзак, 1996], яка дає можливість зрозуміти механізми формування больових відчуттів желатинної субстанції спинного мозку.

Нейрони SG здійснюють пресинаптичне гальмування, блокуючи проходження імпульсів в нейрони задніх рогів спинного мозку товстими і тонкими нервовими волокнами. Якщо нейрони SG збуджуються, відбувається пресинаптичне гальмування – “ворота” закриті. Якщо нейрони SG самі загальмовані, то пресинаптичне гальмування знімається – “ворота” відкриті.

Інтенсивне стимулювання товстих мієлінізованих нервових волокон зумовлює збудження нейронів SG – “ворота” закриваються і проведення імпульсів у спинний мозок зменшується.

За інтенсивного збудження тонких мієлінізованих волокон, які проводять біль, відбувається гальмування нейронів SG, знімається пресинаптичне гальмування і полегшується надходження імпульсів у задні роги спинного мозку.

**3. Теорія специфічності,** яка на сьогодні доведена багатьма фактами. У ній передбачена наявність специфічних больових рецепторів – ноцицепторів. Вони відповідають лише на інтенсивні стимули і таким чином беруть участь у формуванні больових відчуттів.

### 8.3. ТИПИ ТА ПРОЕКЦІЇ БОЛЮ

Розрізняють два типи болю, що їх пояснюють наявністю двох провідних шляхів у больовій системі [П.Д. Уолл, Р. Мельзак, 1996]:

- 1. Швидкий** (активуються мієлінові волокна типу А) – зумовлює чітке, різке локальне відчуття;
- 2. Повільний “ниючий” біль** (активуються немієлінові волокна типу С) – характеризуються тупим, інтенсивним, дифузним відчуттям, локалізацію якого складно зрозуміти.

Больові відчуття класифікують:

- *за клінічною характеристикою* (суб’єктивним відчуттям) біль може бути гострим і тупим, локалізованим і дифузним, мати характер пощипування, поколювання, жар тощо;
- *залежно від тривалості* больових відчуттів біль може бути **гострим і хронічним**. Гострий біль швидко проходить після припинення дії больових стимулів; хронічний є тривалим, спричиняє страждання хворого;
- *за значенням для організму* біль може бути **фізіологічним і патологічним**. Фізіологічний біль має захисне значення. Він сигналізує про пошкодження або сприяє включенню певних поведінкових реакцій,



спрямованих на ліквідування пошкодження, обмежує функції пошкодженого органа. Патологічний біль не сигналізує, він стає механізмом порушення життєдіяльності, в т. ч. і мозку, призводить до розладу функцій різних органів і систем;

- за механізмом розвитку розрізняють **соматичний і вісцеральний біль**. Соматичний біль підрозділяють на поверхневий і глибокий.

## 8.4. АНТИБОЛЬОВА СИСТЕМА

До **антиноцицептивної (антибольової) нейрогуморальної системи** належать нервові структури, сконцентровані, очевидно, переважно у стовбурі мозку. Сигналом для їхнього запуску є тривале й стійке збільшення інтенсивності больових впливів (наприклад, унаслідок глибокої механічної травми або опіку) [Ю.П. Лиманский, 1986].

Основоположне місце у антиноцицептивній системі відводять нейронам, які містять ендогенні опіати – опіоїдні пептиди (ендорфін, мет- і лейкефалін). Морфіноподібні (опіоїдні) пептиди чинять знеболювальний і заспокійливий вплив.

Вивчення молекул ендорфінів засвідчило, що у них є частина, спільна для всіх похідних морфіну. Саме вона потрібна для зв'язку із специфічними рецепторами нейронів (опіатними рецепторами), які виявлено у великій кількості у спинному мозку, медіальних ядрах таламуса, гіпоталамусі, лімбічних структурах, фронтальній корі й інших відділах ЦНС [В.М. Смірнов, 2010]. Подразнення цих ділянок ЦНС, як і введення в організм ендорфінів, зумовлює сильний знеболювальний ефект. Доведено, що опіоїдні пептиди є модуляторами (здебільшого, гальмівними) звільнення медіаторів у нейросекреторних структурах мозку і взаємодіють водночас як з нейромедіаторами, так і з нейропептидами. Є дані про кальційзалежне звільнення опіоїдних пептидів при деполяризації пресинаптичних закінчень. Доведено, що опіоїдні пептиди модулюють синаптичне передавання в спинному мозку, а саме: передавання сигналів, пов'язане з больовою чутливістю, і звільнення речовин (одного з гальмівних анальгетиків) із закінчень сенсорних нервів. Можливо, цей механізм лежить у основі теорії “воріт болю”.

**Антиноцицептивні механізми.** Антиноцицептивними, або **аналгезивними**, називають природні механізми, що відмежовують больові відчуття. Завдяки їм пригнічується проведення больових сигналів на всіх рівнях нервової системи, які беруть участь у формуванні почуття болю [П.Д. Уолл, Р. Мельзак, 1996].

Виділяють **нейрофізіологічні і нейрохімічні** антиноцицептивні механізми.

**Нейрофізіологічні** механізми пов'язані з групами нейронів, електричне стимулювання яких спричиняє пригнічення або повне виключення діяльності різних рівнів аферентних систем, які передають ноцицептивну інформацію у вищі відділи мозку.

**Нейрохімічні** механізми пов'язані з анальгезивною дією хімічних речовин – нейромодуляторів. До них відносять три групи речовин, які виробляються в ЦНС, шлунково-кишковому тракті:

- **опіюїдні речовини** (енкефаліни, ендорфіни, динорфіни, дерморфіни, В-ліпотропін);
- **неопіюїдні пептиди** (нейротензин, соматостатин, бомбезин, ангіотензин-2, вазопресин);
- **катехоламіни** (адреналін, норадреналін, дофамін).

Опіюїдні речовини, виділені вперше з тканин мозку, виробляються сірою речовиною мозку, гіпофізом, гіпоталамусом, наднирниками. За механізмом дії вони подібні до морфіну, мають здатність зв'язуватися з опіюїдними рецепторами та зумовлювати в них постсинаптичне гальмування, внаслідок чого виникає налгезія (зменшення болю) і пригнічується вироблення аллогенних речовин, які стимулюють виникнення болю. Опіюїди головню припиняють діяльність аферентних структур ноцицептивної системи: ноцирецепторів, передавання інформації чутливими шляхами.

Неопіюїдні пептиди гальмують проведення ноцицептивних сигналів по А- $\delta$  та С-волокнах. Механізм їхньої дії пов'язаний з впливом на желатинну субстанцію спинного мозку. **Р. Мельзак і П.Д. Уолл** (1965) створили модель пептидного механізму припинення болю. Суть моделі полягає в тому, що збудження желатинної субстанції спинного мозку припиняє потік сигналів болю по А- $\delta$  волокнах унаслідок розвитку пресинаптичного гальмування. Гальмування желатинної субстанції спричиняє полегшення передавання інформації ноцицептивного характеру до клітин задніх рогів, де розміщується другий нейрон цього шляху. Неопіюїдні пептиди стимулюють збудження желатинної субстанції – виникає **аналгезія**. Завдяки взаємодії нейрофізіологічних і нейрохімічних механізмів в організмі функціонують чотири антиноцицептивні (анальгезивні) системи:

1. **Нейронна опіатна анальгезивна система.** Її утворюють енкефалінергічні нейрони трьох рівнів: спинного, подовгастого і середнього мозку.
2. **Гормональна опіатна анальгезивна система.** Складається з п'яти рівнів: спинний мозок, подовгастий мозок, середній мозок, гіпоталамус, аденогіпофіз. В аденогіпофізі вивільняється  $\beta$ -ліпотропін, з якого утворюється  $\beta$ -ендорфін, який потрапляє в кров, досягає нервових структур і гальмує ноцицептивні нейрони спинного мозку і таламуса.
3. **Нейронна неопіатна анальгезивна система.** Репрезентована моноамінергічними структурами стовбура спинного мозку: серотонінергічними, норадреналінергічними, дофамінергічними. Ці структури містяться в ядрах шва, голубій плямі, центральній сірій речовині.
4. **Гормональна неопіатна анальгезивна система.** Активується за стрес-реакції. Важливим її елементом є вазопресин, який виділяється клітинами гіпоталамуса в нейрогіпофіз, кров, спинномозкову рідину, а також безпосередньо в різні структури мозку: таламус, гіпокамп, мозочок, мигдалеподібне тіло, чорну субстанцію, ретикулярну формацію.

**Поведінкові та вегетативні зміни, що спостерігаються при болю.** Відчуття болю зумовлює виникнення ланцюга рефлекторних реакцій, спрямованих на усунення небезпеки. Больові (ноцицептивні) рефлекси у більшості людей супроводжуються рухами, спрямованими на захист чи усунення впливу, який зумовлює біль [П.Д. Уолл, Р. Мельзак, 1996]. За больових рефлексів спостерігають різноманітні зміни в організмі: підвищення тону м'язів, прискорення серцебиття, звуження судин, підвищення кров'яного тиску, збільшення потовиділення, зменшення діурезу, розширення зіниць, підвищення вмісту цукру і міді у крові, прискорення гемостазу тощо. Більшість з цих реакцій – наслідок збудження гіпоталамо-гіпофізарно-симпатоадреналової системи. Вони відіграють роль мобілізації сил організму, що необхідно у разі ушкодження тканин, яке супроводжується больовим відчуттям [Т. Фолкс, Дж.Н. Вуд, 2008]. Саме біль, який позбавляє хворого спокою, змушує його звертатися до лікаря.

**Біологічне значення болю.** Біль є суб'єктивним сприйняттям системних процесів, які включають сенсорне оцінювання інформації про ноцицептивні (які порушують цілість тканин) стимули і про різноманітні рефлекторні реакції, спрямовані на захист організму від дії цих стимулів.

Біль, на відміну від інших сенсорних модальностей, інформує нас про небезпеку, яка загрожуватиме організмові.



1. Соматовісцеральна сенсорна система.
2. Особливості та типи рецепції соматовісцерального аналізатора.
3. Оброблення соматовісцеральної сенсорної інформації.
4. До якого типу належать сенсорні рецептори, що містяться на поверхні тіла людини?
5. Які шкірні відчуття спричиняють ці рецептори? Чи різні нервові закінчення в шкірі надсилають сигнали про один різновид відчуття?
6. Тактильні відчуття. Локалізація рецепторів і механізм рецепції. Особливості функціонування рецепторів дотику.
7. Терморекцепція. Особливості та провідні шляхи.
8. Поясніть поняття та терміни: екстезіометрія шкіри, просторовий поріг, термоестезіометрія шкіри.
9. Температурні відчуття. Локалізація рецепторів холоду та тепла. Механізм рецепції та особливості функціонування терморекцепторів.
10. Пропріорецепція. Локалізація рецепторів і механізм рецепції. Особливості функціонування пропріорецепторів.
11. Інтерорецепція. Локалізація рецепторів і механізм рецепції. Особливості функціонування інтерорецепторів.
12. Больова сенсорна система.
13. Теорії та механізми ноцицепції.
14. Поясніть особливості функціонування больової сенсорної системи та передавання больових стимулів до ЦНС.

15. Рецептори та провідні шляхи больової чутливості. Типи та проекції болю.
16. Антибольова система.
17. Що таке антиноцицептивні механізми? Чим вони репрезентовані?
18. Яке біологічне значення больових відчуттів?
19. Які поведінкові, вегетативні зміни спостерігають під час болю?
20. В медичній практиці й в побуті, ми часто користуємося анестезуючими речовинами з метою зменшення або позбавлення болю. Яким чином ці речовини знімають біль?
21. Яке значення дотику у різних видах діяльності людини?



## ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ

7.1. Тактильні відчуття людини пов'язані з:

- а) шкірною чутливістю;
- б) органом смаку;
- в) органом нюху;
- г) м'язовою чутливістю;
- д) суглобовою чутливістю.

7.2. Ноцирецептори розміщуються в:

- а) м'язах;
- б) стінках кровоносних судин;
- в) легенях;
- г) шкірі;
- д) волоссі.

7.3. У шкірі містяться рецептори:

- а) дотикові;
- б) терморецептори;
- в) больові;
- г) фоторецептори;
- д) інтерорецептори.

7.4. У шкірі найбільше рецепторів:

- а) больових;
- б) дотикових;
- в) холодних;
- г) теплових;
- д) фоторецепторів.

7.5. Установіть відповідність між характером відчуття і частотою дії подразника:

### Характер

1. Тиск;
2. Дотик;
3. Вібрація;
4. Холод;

### Частота дії подразника

- А) дія подразника короткочасна;
- Б) висока частота зміни дії подразника;
- В) довготривала дія низьких температур;
- Г) дія подразника довготривала;
- Д) короткочасна дія низької температури.

- 7.6. Установіть правильну послідовність формування відчуття дотику:
- а) утворення нервового імпульсу;
  - б) постійний тиск на певну ділянку шкіри;
  - в) збудження механорецепторів шкіри;
  - г) нервові імпульси передаються до центру кори головного мозку;
  - д) формування відчуття дотику.
- 7.7. Укажіть правильну послідовність дій за різкої зміни тиску в навколишньому середовищі.
- а) різка зміна тиску;
  - б) відчуття закладеності вух, погіршення слуху;
  - в) розтягнення барабанної перетинки;
  - г) відкрити рота та розмовляти;
  - д) відновлення нормального стану барабанної перетинки.
- 7.8. Що належить до соматичної нервової системи?
- а) нерви, що іннервують серце;
  - б) нерви, що іннервують залози внутрішньої секреції;
  - в) нерви, що іннервують скелетні м'язи й органи чуття;
  - г) нерви, що іннервують травний тракт;
  - д) нерви, що іннервують усі внутрішні органи.
- 7.9. Які рецептори належать до механорецепторів?
- а) пропріорецептори, рецептори розтягу, сенсорні рецептори;
  - б) рецептори розтягу, волоскові клітини, інкапсульовані механорецептори;
  - в) пропріорецептори, ноцицептори, тактильні;
  - г) рецептори розтягу, звукові рецептори, фоторецептори;
  - д) таких немає.
- 7.10. Тільця Руфіні та диски Меркеля – це...
- а) температурні рецептори;
  - б) механорецептори;
  - в) тактильні рецептори;
  - г) ноцицептори;
  - д) пропріорецептори.

## ВІДПОВІДІ ДО ТЕСТОВИХ ЗАВДАНЬ

### 1. Біофізика сенсорних систем

1.1. г; 1.2. а; 1.3. в; 1.4. г; 1.5. б; 1.6. г; 1.7. в; 1.8. в; 1.9. 1-б, г, ж, з, 2-а, в, д-є; 1.10. г.

### 2. Біофізика зору

2.1. г; 2.2. 1-б-г, 2-а; 2.3. г; 2.4. д; 2.5. б; 2.6. б; 2.7. а; 2.8. в; 2.9. б; 2.10. г.

### 3. Біофізика слуху.

3.1. б; 3.2. бавдг; 3.3. агвбдж; 3.4. в; 3.5. в; 3.6. г; 3.7. б; 3.8. а; 3.9. д; 3.10. а.

### 4. Вестибулярна сенсорна система

4.1. в; 4.2. б; 4.3. г; 4.4. в; 4.5. а; 4.6. б; 4.7. в; 4.8. а; 4.9. а, г; 4.10. а, б, г.

### 5. Смакова сенсорна система

5.1. г; 5.2. а; 5.3. д; 5.4. б; 5.5. в; 5.6. 1-в, 2-а, 3-д, 4-б; 5.7. 1-в, 2-г, 3-а, 4-б; 5.8. вабдг; 5.9. г; 5.10. б.

### 6. Нюхова сенсорна система

6.1. б; 6.2. б; 6.3. а, в; 6.4. г; 6.5. адбгв; 6.6. в; 6.7. в; 6.8. б; 6.9. б; 6.10. д.

### 7. Соматовісцеральна сенсорна система

7.1. а; 7.2. а, г; 7.3. а, б, в; 7.4. б; 7.5. 1-б, 2-г, 3-а, 4-д; 7.6. бвагд; 7.7. авбгд; 7.8. в; 7.9. б; 7.10. в.

## СЛОВНИК ТЕРМІНІВ, використаних у навчальному посібнику

**OFF-РЕЦЕПТОРИ** – рецептори, що збуджуються у разі припинення дії подразника.

**ON-РЕЦЕПТОРИ** – рецептори, що збуджуються з початком дії подразника.

**ON-OFF-РЕЦЕПТОРИ** – рецептори, що збуджуються як на початку дії подразника, так і наприкінці.

**АДАПТАЦІЯ** (*англ. adaptation*), або десенситизація, – здатність сенсорних систем пристосовувати рівень своєї чутливості до інтенсивності подразника. За високої інтенсивності подразника чутливість організму до нього знижується і навпаки:

- **а. світлова** (*англ. light adaptation*) – пристосування до світла за підвищеного рівня освітленості;
- **а. темнова** (*англ. dark adaptation*) – пристосування до темноти за зниженого рівня освітленості.

**АКОМОДАЦІЯ** (*англ. accommodation*) – зміна фокусної відстані оптичної системи ока для отримання на сітківці чітких зображень, відбувається через зміну кривизни кришталика.

**АКОРД** (*англ. acord*) – одночасне звучання двох або кількох звуків.

**АМПЛІТУДА ЗВУКУ** (*англ. sound vibration amplitude*) – величина зсуву поздовжньої хвилі або максимальна висота гучності чи глибина западини, виміряна відносно нульового рівня.

**АМПУЛА** (*англ. ampulla*) – розширення ніжки півкологового каналу.

**АНАЛІЗАТОР**, -и (*англ. analyzer*) – анатомо-фізіологічний утвір, який сприймає, передає, трансформує, аналізує інформацію та створює специфічні відчуття у ЦНС (*див.: сенсорна система*).

**АНОСМАТИ** (*англ. anosmat*) – позбавлені нюху тварини (морські ссавці-кити, дельфіни).

**АСТИГМАТИЗМ** (*англ. astigmatism*) – спотворення зображень, пов'язане з неправильною кривизною рогівки, оскільки форма рогівки не ідеально сферична, її кривизна більша в одному напрямку.

**БАРАБАННА ПЕРЕТИНКА** (*англ. tympanic membrane*) – сполучнотканинна пластинка овальної форми (11×9 мм), товщиною 0,1 мм, що відділяє просвіт зовнішнього слухового проходу від барабанної порожнини.

**БАРАБАННА ПОРОЖНИНА** (*англ. tympanic cavity*) – циліндр, розміщений у скроневій кістці, заповнений повітрям і сполучений з носоглоткою.

**БАРАБАННІ КІСТОЧКИ** (*англ. tympanic bones*) – низка слухових кісточок (молоточок, коваделко, стремінце) у барабанній порожнині. Крізь них коливання передаються на мембрану овального отвору завитки.

**БІЛКОВА ОБОЛОНКА** (англ. *sclera*) – див.: Склера.

**БІНОКУЛЯРНИЙ ЗІР** (англ. *binocular vision*) – зір обома очима і водночас отримання одного цілісного зорового сприйняття. Відіграє важливу роль у сприйнятті рівновіддалених предметів, глибини простору, пропорції.

**БІПОЛЯРНІ НЕЙРОНИ** (англ. *bipolar neuron*) – утворюють синапси між колбочками й паличками та гангліозними нейронами; забезпечують сходження групових сигналів.

**ВЕРХІВКОВІ З'ЄДНАННЯ** (англ. *tip link*) – білки філаментів, що зв'язують бокову стінку стереоцилії з механочутливим іонним каналом контактуючої стереоцилії.

**ВЕРХНЄ ОВАЛЬНЕ ВІКНО** (англ. *oval window*) – отвір у скроневій кістці, закритий основою стремінця.

**ВІБРИСИ** (англ. *vibrissa*) – ефективні органи дотику, наприклад, “вуса” хижих тварин.

**ВІЙКОВЕ ТІЛО** (англ. *ciliary body*), або цилиарне тіло, – частина середньої (судинної) оболонки ока, яка слугує для підвищування кришталика і забезпечення процесу акомодатції. Крім того, цилиарне тіло бере участь у продукуванні водянистої вологи камер ока, виконує роль теплового колектора ока.

**ВІКОВА ДАЛЕКОЗОРИСТЬ** (англ. *presbyopia*) – див.: Пресбіолія.

**ВІСЦЕРОРЕЦЕПТОРИ** (англ. *visceroreceptor*) – інтерорецептори внутрішніх органів, розміщені в стінках кровоносних судин, і сприймають найтонші зміни внутрішнього середовища, посилають аферентні імпульси, що зумовлюють рефлекторні реакції, регулюючи діяльність внутрішніх органів і тонус судин.

**ВОЛОСКОВІ КЛІТИНИ** (англ. *hair cell*) – рецептори слухового аналізатора належать до вторинно-чутливих рецепторів, на апікальній мембрані субмікроскопічних, схожих на волоски, відростків (стереоцилій).

**ВОМЕР** (англ. *bluntnose*) – додатковий орган тварин, що сприймає феромони.

**ВТОРИННЕ ПОЛЕ** (англ. *secondary field*) – периферичні зони аналізаторів, розміщені поряд з первинним полями.

**ВУШНА РАКОВИНА** (англ. *auricle*) – еластичний хрящ зовнішнього вуха, ззовні вкритий шкірою.

**ГАЛЬМІВНІ НЕЙРОНИ** (англ. *braking neuron*) – забезпечують латеральне гальмування в певних ділянках шарів сітківки, до них належать горизонтальні й амакринові клітини, оскільки вони обмежують поширення сигналу всередині сітківки.

**ГАНГЛІОЗНІ КЛІТИНИ** (англ. *ganglionic cell*) – великі нейрони сітківки, аксон яких формує зоровий нерв; деякі клітини поглинають світло і контролюють діаметр зіниці.

**ГАРМОНІЧНІСТЬ** (англ. *harmonicity*) – звуки мають створювати той ефект чи емоції, які хотів передати у музиці композитор.



**ГЕЛІКОТРЕМА** (англ. *helicotrema*) – вершина завитки.

**ГІПЕРМЕТРОПІЯ** (англ. *hypermetropia*), або далекозорість, – порушення рефракції, за якого промені від предмета пройшовши світлозаломлювальний апарат, фокусуються позаду сітківки.

**ГЛОМЕРУЛИ** (англ. *glomerule*) – див.: **Нюхові клубочки**.

**ГЛУХОТА** (англ. *deafness*) – стан неправильного передавання або сприйняття органом слуху звуків.

**ГОРИЗОНТАЛЬНІ НЕЙРОНИ** (англ. *horizontal neuron*) – елементи сітківки, що посилюють сприйняття контрасту, контури об'єктів, зміни інтенсивності світла.

**ГУЧНІСТЬ** (англ. *volume*), або сила звуку, – міра сили слухового відчуття, спричиненого звуком. Залежить від звукового тиску й чутливості вуха, яка неоднакова для звуків різної інтенсивності й частоти, амплітуди коливань тиску, яку характеризують за величиною звукового тиску ( $\text{Н/м}^2$  або Па).

**ДАЛЕКОЗОРИСТІТЬ** (англ. *hypermetropia*) – див.: **Гіперметропія**.

**ДИВЕРГЕНЦІЯ** (англ. *divergence*) – розходження аферетного волокна, не на одному нейроні другого ряду, а на кількох клітинах.

**ДИСКИ МЕРКЕЛЯ** (англ. *merkel's disk*) сприймають дотик і силу тиску. Розміщені поблизу волосяних цибулин, в епідермісі, судинах і глибоких шарах шкіри долоневої поверхні кисті, особливо на кінчиках пальців, губах, сухожилках, очеревині, брижі кишківника тощо.

**ДИСОНАНС** (англ. *dissonance*) – негармонійне поєднання декількох звуків.

**ДІОПТРИЧНИЙ АПАРАТ** (англ. *dioptric units*), або оптична система ока, – складна система, що фокусує світлові промені лінз і формує на сітківці обернене та зменшене зображення предметів зовнішнього світу.

**ДІОПТРІЯ** (англ. *dioptr*) – заломлююча сила лінзи, головна фокусна відстань якої дорівнює одному метру.

**ЕКСТЕРОРЕЦЕПТОР** (англ. *exteroceptor*) – особливі нервові або епітеліальні утворення на поверхні тіла людини, що сприймають подразнення зовнішнього середовища й перетворюють їх на нервові збудження, які передаються у вищі відділи центральної нервової системи, спричиняючи певні відчуття.

**ЕЛЕКТРООЛЬФАКТОГРАМА** (англ. *electroolfactologram*) – крива реєстрації електричної активності в аксонах нюхових рецепторів і сумарних потенціалів від великої кількості рецепторів ділянки нюхового епітелію.

**ЕЛЕКТРОРЕТИНОГРАМА** (англ. *electroretinogram*) – сумарний електричний потенціал, що відводиться від сітківки. Записують е., накладаючи один електрод на поверхню рогівки (ватний тампон, змочений фізіологічним розчином), а другий, порівнювальний (індиферентний), – прикладають на шкіру під оком.

**ЕЛЕКТРОРЕЦЕПТОРИ** (англ. *guitarreceptor*) – рецептори, що сприймають зміну напруги електричного поля.

- ЕЛІПСОЇД** (*англ. ellipsoid*) – зовнішня частина внутрішнього сегмента обох видів фоторецепторів, містить велику кількість мітохондрій, агранулярний ендоплазматичний ретикулум, вільні рибосоми та гранули глікогену.
- ЕМЕТРОПІЯ** (*англ. ametropia*) – нормальний зір.
- ЕНДОЛІМФА** (*англ. endolymph*) – рідина, якою заповнені середні сходи перетинчастого лабіринту, містить багато іонів калію.
- ЕСТЕЗИОМЕТРІЯ** (*англ. esthesiometry*) – метод дослідження тактильної чутливості.
- ЄВСТАХІЄВА ТРУБА** (*англ. eustachian tube*) – трубка носоглотки, яка переважно закрита, відкривається у разі ковтання, позіхання та жування і слугує для вирівнювання тиску з обох боків барабанної перетинки.
- ЖОВТА ПЛЯМА** (*англ. yellow spot*) – ділянка, яка міститься у задньому полюсі ока й є місцем найкращого бачення, забарвлена в жовтий колір, складається переважно з колбочок. Ж.п. розміщена латерально на відстані близько 4 мм від сліпої плями.
- ЗАВИТКА** (*англ. cochlea*), або лабіринт, – внутрішнє вухо розміщене у скроневій кістці, безпосередньо сполучається з органом рівноваги і має складну форму.
- ЗАГАЛЬНЕ ПОЛЕ ЗОРУ** (*англ. general visual field*) – сукупність усіх точок простору, які сприймаються двома нерухомими очима.
- ЗАЛОЗИ БОУМЕНА** (*англ. boumen's gland*) – залозисті клітини, які продукують слиз й розміщені під базальною мембраною у пухкій сполучній тканині нюхового епітелію.
- ЗЕРНИСТІ КЛІТИНИ** (*англ. granulosa cell*) – нейрони нюхової цибулини, що утворюють латеральні синапси з вторинними дендритами різних мітральних клітин.
- ЗІНИЦЯ** (*англ. pupil*) – отвір у центрі райдужки, контролює кількість світлових променів.
- ЗОВНІШНІЙ СЛУХОВИЙ ХІД** (*англ. acoustic meatus*) – трубка (3 см) з еластичного хряща, в глибині входу утворена кісткою.
- ЗОРОВИЙ ПЕРЕХРЕСТ** (*англ. optic chiasm*), або хіазма, – перехрест зорових нервів. З. п. розміщений на нижній поверхні мозку поблизу гіпофіза. Перехрещуються лише волокна, що йдуть від медіальної половини сітківки. Утворюється з.п. у результаті перехрещення зорових волокон, які несуть імпульси від фоторецепторних клітин медіальної половини сітківки протилежного ока і латеральної половини сітківки зі свого боку. Імпульси, перемикаючись у підкіркових зорових центрах, скеровуються в кіркові центри зору, розміщені в корі потиличних часток півкуль головного мозку.
- ІНТЕРОРЕЦЕПТОРИ** (*англ. interoreceptor*) – велика група рецепторів, які розміщені у внутрішніх органах і сигналізують про зміни, що відбуваються з ними. З їхнім подразненням пов'язані органічні відчуття: голод, спрага тощо.

**ІНФРАЗВУК** (*англ. infrasound*) – коливання в пружному середовищі, що мають однакову з шумом фізичну природу, але поширюються з частотою менше 20 Гц. Основними джерелами інфразвуку на виробництві є тихохідні масивні установки та механізми (вентилятори, поршневі компресори, турбіни, електроприводи та ін.), що здійснюють обертові та зворотно-поступальні рухи з повторенням циклу менше, ніж 20 разів за секунду (інфразвук механічного походження).

**ЙОДОПСИН** (*англ. iodopsin*) – пігмент червоних колбочок, відновлюється швидше родопсину в 530 разів, тому у разі нестачі вітаміну А насамперед порушується сутінковий зір.

**КЕФАЛОГРАФІЯ** (*англ. cephalography*) – графічна реєстрація функції рівноваги.

**КІНОЦИЛІЯ** (*англ. kinocilium*) – справжня нерухома війка, один з відростків волоскових клітин. К. є у волоскових клітинах органа рівноваги, але її немає у волоскових клітинах органа слуху дорослих ссавців.

**КІСТКОВИЙ ЛАБІРИНТ** (*англ. bony labyrinth*) – система порожнин у скроневій кістці, в якій міститься завитка та вестибулярні органи, складається з присінка, півколових каналів і завитки.

**КОВАДЕЛКО** (*англ. anvil*) – слухова кісточка, одним кінцем прилягає до молоточка, а другим до стремінця.

**КОДУВАННЯ** (*англ. encoding*) – перетворення інформації в умовну форму (код), що відбувається за певними правилами:

- **к. просторово-позиційне** (*англ. spatial-extensive encoding*) – кодування місця дії подразника і локалізації його в оточуючому середовищі;
- **к. часове** (*англ. hourly encoding*) – кодування часу дії подразника;
- **к. частотне** (*англ. frequency encoding*) – процес кодування сили подразника, який визначається загальною кількістю потенціалів дії за одиницю часу, відбувається за бінарним подвійним кодом, тобто наявністю чи відсутністю стимулу.

**КОЛБИ КРАУЗЕ** (*англ. krause's bulbs*) – рецептори сприймають холодіві подразнення, розміщені поверхнево в епідермісі й зразу під ним.

**КОЛБОЧКА** (*англ. cone cell*) – рецептор кольорового або хроматичного денного світла.

**КОЛЬОРОВИЙ ЗІР** (*англ. color vision*) – здатність ока визначати світлові промені різної довжини хвилі (кольори). Здійснюється це завдяки наявності в сітківці трьох типів клітин – колбочок, які реагують на відповідні частини спектра.

**КОНВЕРГЕНЦІЯ** (*англ. convergence*) – надхоження інформації не від одного аферентного волокна, а від декількох волокон.

**КОНСОНАНС** (*англ. consonance*) – гармонійне поєднання кількох звуків.

**КОНТРАСТ** (*англ. contrast*) – зміна інтенсивності та якості відчуттів під впливом попереднього, або паралельно діючого подразника.

**КОРОТКОЗОРИСТЬ** (англ. *shortsightedness*) – див.: Міопія.

**КОРТІВ ОРГАН** (англ. *spiral organ*) – сенсорний апарат, розміщений на базиліарній мембрані середніх сходів завитки.

**КРИШТАЛИК** (англ. *crystalline lens*) – лінза, розміщена одразу за зіницею для правильного фокусування зображення. К. невеликих розмірів, опуклий з обох боків, у центрі міститься ядро. Зовнішні шари (кора) нашаровуються на ядро ніби шари цибулини. Субстанція кришталіка міститься у капсулі, що має передню та задню частини. Єдиний орган в організмі людини, що росте протягом усього життя.

**КУПОЛА** (англ. *cupula*) – желатиноподібна мембрана, розміщена над волосковими та опорними клітинами ампулярного гребеня.

**ЛАБИРИНТ** (англ. *cochlea*) – див.: Завитка.

**ЛАТЕРАЛЬНА ЛІНІЯ** (англ. *lateral line*) – орган бічної лінії у первинноводних хребетних тварин (риб і амфібій).

**МАКРОСМАТИ** (англ. *macrosmat*) – тварини, в орієнтації яких сприйняття запахів має вирішальне значення. Для них характерна велика площа нюхового епітелію.

**МАКУЛА** (англ. *maculla*) – спеціальна ділянка епітелію, що в утрикулусі та сакулусі містить волоскові клітини.

**МАТОЧКА** (англ. *utricle*), або утрикулус, – еліптичний мішечок присінка, від якого відходять півколові канали.

**МЕДІАТОР** (англ. *mediator*), або нейротрансмітер, – речовина, що переносить збудження з нервового закінчення на робочий орган і з однієї нервової клітини на іншу.

**МЕМБРАННІ РЕЦЕПТОРИ** (англ. *membrane receptor*) – білкові молекули, які високоспецифічно зв'язують біологічно активні речовини, гормони, нейротрансмітери та ініціюють специфічну фізіологічну відповідь.

**МЕХАНОРЕЦЕПТОРИ** (англ. *mechanoreceptor*) – чутливе нервеве закінчення, що сприймає механічний зсув, виникаючий у результаті розтягування або стиснення тканини, і призводить до генерування нервового імпульсу, який передається чутливими нервами. До механорецепторів належать тактильні рецептори і пропріоцептори.

**МІКРОВІЛІ** (англ. *microvili*) – короткі, пальцеподібні вирости нюхових нейронів.

**МІКРОСМАТИ** (англ. *microsmat*) – тварини, що мають невелику площу нюхового епітелію (< 5 см<sup>2</sup>).

**МІОЇД** (англ. *mioid*) – внутрішня частина внутрішнього сегмента обох видів фоторецепторів, є центром білкового синтезу.

**МІОПІЯ** (англ. *myopia*), або короткозорість, – вид порушення рефракції, при якому промені від предмета після проходження крізь світлозаломлювальний апарат фокусуються не на сітківці, а попереду неї.

- МШЕЧОК ОВАЛЬНИЙ** (*англ. sacculus*), або сакулус, – еліптичний елемент присінка.
- МОЛОТОЧОК** (*англ. hammer*) – слухова кісточка, має рухому голівку, яка шийкою з'єднана з ручкою, і зрощена з барабанною перетинкою.
- МОНОКУЛЯРНИЙ ЗІР** (*англ. monocular vision*) – простір, який бачить око людини, коли її погляд фіксований на одному об'єкті. Величина поля зору в різних людей різна і залежить від глибини розміщення та форми очного яблука, сітківки ока, функціонального стану організму.
- МУЗИЧНІ ЗВУКИ** (*англ. musical sound*) – комбінація звуків, які складаються з однієї основної частини і кількох гармонік (обертонів).
- НЕЙРОТРАНСМІТЕР** (*англ. mediator*) – *див.:* Медиатор.
- НЕРВОВА МЕРЕЖА** (*англ. neural net*) – структура, що складається з нейронних елементів.
- НИЖНЄ КРУГЛЕ ВІКНО** (*англ. round window*), закрите фіброзною мембраною, т. зв. вторинною барабанною порожниною, веде у барабанні сходи.
- НИСТАГМ** (*англ. nystagmus*) – мимовільні швидкі ритмічні коливальні рухи очних яблук у той чи інший бік (тремтіння очей).
- НОЦИРЕЦЕПТОРИ** (*англ. nociceptor*), або больові рецептори, які спіймають больове подразнення.
- НЮХОВА БУЛАВА** (*англ. smelling mace*) – розширення периферичних дендритів нюхового нейрона.
- НЮХОВА ЦИБУЛИНА** (*англ. smelling bulb*) – первинний центр нюхового аналізатора, до якого прямують пучки аксонів нюхових нейронів.
- НЮХОВИЙ ЕПІТЕЛІЙ** (*англ. smelling epithelium*) – комплекс рецепторних, опорних і базальних клітин товщиною 100–150 мкм, містить близько 10 млн рецепторних клітин. Поверхня нюхового епітелію вкрита шаром слизу.
- НЮХОВИЙ ТРАКТ** (*англ. smelling tract*) – утворений аксонами мітральних та пучкових клітин.
- НЮХОВІ КЛУБОЧКИ** (*англ. smelling glomerule*), або гломерули, – складні синапси аксонів нюхових нейронів з одним головним дендритом нейронів II порядку нюхового шляху. Н.к. мають кулясту форму завдяки значному галуженню кінців дендритів мітральних і пучкових клітин.
- НЮХОВІ НЕЙРОНИ** (*англ. smelling neuron*), або нюхова нейросенсорна клітина, є первинно чутливим нейроном веретеноподібної форми з довгими центральними і короткими периферичними дендритами (первинні біполярні сенсорні клітини), який закінчується розширенням – нюховою булавою.
- ОБЕРТОН** (*англ. overtone*) – тон, що має вдвічі, втричі, вчетверо і т.д. більші частоти, називають вищим гармонійним тоном.
- ОЛЬФАКТOMETPIЯ** (*англ. olfactometry*) – метод визначення порога нюхової чутливості до певної запавної речовини. Для вимірювання гостроти запаху запропоновані спеціальні прилади (ольфактометри).

**ОМАТИДА** (*англ. omatid*) – елемент складного ока комах.

**ОПСИН** (*англ. opsin*) – фоточутливий мембранний білок, зв'язаний з G-білком, який разом з похідним вітаміну А (ретиналем) входить до складу фотопігменту родопсину.

**ОПТИЧНА СИСТЕМА** (*англ. optical system*) – *див.:* Діоптричний апарат.

**ОТИТ** (*англ. otitis*) – запалення середнього вуха.

**ОТОЛІТИ** (*англ. otoliths*) – кристали карбонату кальцію, розміщені в желатиноподібній отолітовій мембрані.

**ОТОЛІТОВІ ОРГАНИ** (*англ. otoconic apparatus*) – органи, чутливі до сили тяжіння та до зміни швидкості прямолінійного руху, тобто до лінійного прискорення.

**ОТОСКЛЕРОЗ** (*англ. otosclerosis*) – хвороба, за якої слухові кісточки (особливо стремінце) стають нерухомими.

**ПАЛИЧКА** (*англ. rods*) – рецептор монохроматичного або безколірного сутінкового світла.

**ПАТЕРН НЕРВОВОЇ АКТИВНОСТІ** (*англ. neural activity paternus*) – імпульси певної частоти або пачки імпульсів певної тривалості.

**ПЕРВИННЕ ПОЛЕ** (*англ. primary field*) – ядерні ділянки аналізаторів. Аналізують окремі подразники, інформація про які надходить від відповідних рецепторів.

**ПЕРЕТИНЧАСТИЙ ЛАБІРИНТ** (*англ. membranous labyrinth*) – побудований з фіброзної тканини, повторює форму кісткового лабіринту і розміщений так, що між двома лабіринтами залишається просвіт.

**ПЕРИГЛОМЕРУЛЯРНІ КЛІТИНИ** (*англ. periglomerular cell*) – нейрони нюхової цибулини, що відповідають за латеральні зв'язки між клубочками, які формують дендро-дендритні синапси з мітральними клітинами сусідніх клубочків.

**ПЕРИЛІМФА** (*англ. perilymph*) – рідина, якою заповнені присінкові та барабанні сходи, містить багато іонів натрію, в тій ж концентрації, що і в позаклітинній рідині.

**ПІВКОЛОВИЙ КАНАЛ** (*англ. semicircular canal*) – елемент кісткового каналу, має дугоподібну форму. П. к. розміщені у трьох взаємно перпендикулярних площинах, кожен канал закінчується двома ніжками.

**ПОДРАЗНИК** (*англ. stimulus*), або стимул, – чинник зовнішнього або внутрішнього середовища, що спричиняє перехід зі стану спокою в стан діяльності:

- **п. адекватний** (*англ. conditioned stimulus*) – фізіологічний подразник, який спричиняє вибіркове збудження рецепторів, до сприйняття якого вони спеціально пристосовані.

**ПОРІГ ЧУТЛИВОСТІ** (*англ. threshold of sensitivity*) – мінімальна сила подразника, що зумовлює за певних умов ледве помітне відчуття:

- **п. ч. больового відчуття** (*англ. pain sensitivity threshold*) – інтенсивність звука (звуковий тиск), коли у вусі людини виникає відчуття болю;
- **п. ч. абсолютний** (*англ. absolute threshold*) – порогове значення подразника, що зумовлює мінімальне відчуття;
- **п. ч. верхній** (*англ. higher sensitivity threshold*) – сила подразника, збільшення якої не підсилює інтенсивності відчуття;
- **п. ч. диференціальний** (*англ. differential sensitivity threshold*), або поріг розрізнення, – мінімальна різниця в силі двох подразників, яка зумовлює посилення або послаблення відчуття щодо його початкової інтенсивності;
- **п. ч. нюховий** (*англ. smelling sensitivity threshold*) – мінімальна кількість пахучих речовин, які можуть викликати відчуття запаху.

**ПОТЕНЦІАЛ** (*англ. potential*) – різниця потенціалів між зовнішньою та внутрішньою поверхнями мембрани в умовах, коли клітина не збуджена. Різниця потенціалів (напруга) для різних клітин має значення від  $-50$  до  $-200$  мВ (мінус означає, що всередині клітина негативно заряджена ніж ззовні). Мембранний потенціал спокою виникає на мембранах усіх клітин і збудливих (нервів, м'язів, секреторних клітин), і незбудливих:

- **п. генераторний** (*англ. generator potential*) – деполяризація мембрани, яка у разі досягнення критичного рівня спричиняє виникнення потенціалу дії у тілі нейрона;
- **п. дії** (*англ. action potential*) – швидкі коливні зміни мембранного потенціалу, в основі яких лежить короточасне перезарядження мембрани і подальше відновлення вихідного значення мембранного потенціалу. Таке коливання у нейронах триває  $1-5$  мс і досягає амплітуди  $120$  мВ, відображає активний, або діяльний, стан клітини;
- **п. рецепторний** (*англ. receptor potential*) – електротонічна зміна мембранного потенціалу рецептора, яка є безпосереднім результатом дії стимулу, що збуджує рецептор і не залежить від типу стимулу. Цей потенціал аналогічний збудливому постсинаптичному потенціалу.

**ПРЕСБОЛІЯ** (*англ. presbyopia*), або вікова далекозорість, – кришталик втрачає еластичність і, отже, здатність до акомодатії. Люди старшого віку не можуть читати друковані букви на тій самій віддалі, що в молодому віці.

**ПРИСІНОК** (*англ. vestibule*) – елемент кісткового лабіринту, утворює середню частину лабіринту (спереду широким отвором сполучається з завиткою, ззаду п'ятьма отворами з півколовими каналами).

**ПРОВІДНІСТЬ** (*англ. conduction*) – здатність тіла, речовини проводити тепло, звук, електрику іншу плинну речовину (газ, рідину) тощо:

- **п. кісткова** (*англ. bone conductivity*) – проведення звукових коливань з зовнішнього середовища до рідин внутрішнього вуха безпосередньо через кістки черепа;
- **п. повітряна** (*англ. air conduction*) забезпечує поширення звукових коливань звичайним шляхом – крізь звукопровідний апарат слухової системи,

тобто за участю барабанної перетинки, що відповідає на звук коливанням і передає енергію своїх коливань через ланцюг кісточок до внутрішнього вуха.

**ПРОПРІОРЕЦЕПТОР** (*англ. proprioceptor*) – специфічне сенсорне нервеве закінчення, яке сприймає подразнення в тканинах власного тіла, пов'язане з його рухом і м'язовою активністю. Пропріорецептори розміщені в м'язах, зв'язках, фасціях, кістках, суглобових капсулах і сухожиллях, де вони сприймають інформацію, яка передається в мозок і використовується для координування м'язової активності.

**РАБДОМ** (*англ. rhabdom*) – ретинальна клітина оматиди комах.

**РАЙДУЖКА** (*англ. iris*) – кільцева м'язова діафрагма ока, містить пігмент, що визначає колір, розділяє простір, заповнений водянистою вологою, на передню і задню камери й регулює кількість світла. У райдужці є отвір – зіниця – крізь нього світло проникає в око.

**РЕСИНТЕЗ** (*англ. resynthesis*) – процес зворотного відновлення вихідної складної сполуки з мономерів, які утворились у результаті її розпаду чи метаболізму.

**РЕТИНАЛЬ** (*англ. retinal*) – хромофор, похідне (альдегід) вітаміну А, який разом із білковою частиною (опсином) входить до складу фотопігментів.

**РЕФРАКЦІЙНИЙ ІНДЕКС** (*англ. refracting index*) – відношення швидкості променя світла в повітрі до відповідного прозорого середовища.

**РЕФРАКЦІЯ** (*англ. refraction*) – оптична установка ока у спокої акомодациї. У здоровому (еметропічному) оці під час акомодациї головний фокус оптичної системи ока містиється на сітківці.

**РЕЦЕПТИВНЕ ПОЛЕ** (*англ. receptive field*) – ділянка поверхні, сприймаюча подразнення, в якій розгалужене аферентне волокно однієї нервової клітини. Р.п. нейрона є динамічним утвором.

**РОГІВКА** (*англ. cornea*) – передня зовнішня прозора поверхня очного яблука, крізь яку проникає світло. Один з найголовніших елементів, які формують зображення, оскільки його вигнута поверхня, перебуваючи в безпосередньому контакті з зовнішнім середовищем, забезпечує найбільшу зміну коефіцієнта заломлення в оптичній системі ока. Дефекти заломлення, такі, як короткозорість, далекозорість або астигматизм, можуть бути наслідком зміни кривизни рогівки і коригуються лазерною хірургією.

**РОДОПСИН** (*англ. rhodopsin*) – фоточутливий рецептор паличок, представник родини А G-білокспряжених рецепторів (GPCR-рецепторів).

**РУХОВИЙ АНАЛІЗАТОР** (*англ. motor analyzer*), або пропріорецепторний, – сукупність нервово-рецепторних утворень, які сприймають стан опорно-рухового апарата і забезпечують формування сенсорних відчуттів, що супроводжуються відповідними руховими і вегетативними рефlekсами. Руховий апарат інформує організм про положення тіла та його частин у просторі, координує рухи.



**САКУЛУС** (англ. *sacculus*) – див.: Мішечок овальний.

**СЕНСИБІЛІЗАЦІЯ** (англ. *sensitization*) – підвищення чутливості нервових центрів за впливу подразника. При дії сенсорного стимулу с. маскується одночасним процесом адаптації. Співвідношення процесів адаптації та с. можна оцінити, паралельно досліджуючи чутливість до електричного та сенсорного подразників.

**СЕНСОРНА ОДИНИЦЯ** (англ. *sensory unit*) – специфічний рецептор у певній сенсорній системі, який об'єднує периферичну гілку аксона первинного сенсорного нейрона, тканинне закінчення і можливі претермінальні клітини, функціонально пов'язані з терміналом.

**СЕНСОРНА СИСТЕМА** (англ. *sensory system*) – див.: Аналізатор.

**СЕНСОРНЕ ПЕРЕТВОРЕННЯ** (англ. *transduction*) – див.: Трансдукція.

**СИЛА ЗВУКУ** (англ. *volume*) – див.: Гучність.

**СИНЕСТЕЗІЯ** (англ. *synesthesia*) – виникнення під впливом подразнення одного аналізатора відчуттів, характерних для іншого аналізатора. Найбільш розповсюдженим проявом с. є т. зв. кольоровий слух, за якого звук разом зі слуховим відчуттям зумовлює і кольорове. Наприклад, у багатьох людей жовтогарячий колір спричиняє відчуття тепла, а синьо-зелений – холоду.

**СІТКІВКА** (англ. *retina*) – внутрішня оболонка очного яблука, яка містить світлочутливі елементи, нервові клітини й опорні утвори.

**СКЛЕРА** (англ. *sclera*), або білкова оболонка, – непрозора сітка підтримувальних волокон, займає основну частину порожнини очного яблука.

**СЛІПА ПЛЯМА** (англ. *optic disc area*) – ділянка, де збираються аксони гангліозних клітин, які зовсім не містять світлочутливих елементів.

**СМАКОВА БРУНЬКА** (англ. *taste bud*) – див.: Смакова цибулина.

**СМАКОВА ПОРА** (англ. *taste pore*) – отвір у епітелії язика, в який спрямовані мікрворсинки клітин смакової цибулини.

**СМАКОВА ЦИБУЛИНА** (англ. *taste bulb*), або брунька, – орган смаку.

**СМАКОВІ СЕНСОРНІ ЕПІТЕЛІОЦИТИ** (англ. *gustatory sensory epithelial cell*) – вторинно чутливі рецептори, які є елементом смакових цибулин.

**СОМЕСТЕЗІЯ** (англ. *somesthesia*) – комплексне утворення, що об'єднує всі види шкірної рецепції, кінестезію, інтерорецепцію і зорові відчуття та формує схему тіла.

**СОСОЧКИ** (англ. *papilla*) – складки слизової оболонки язика, що формують певні опуклості. Розрізняють чотири види смакових сосочків: жолобуваті, листоподібні, грибоподібні та ниткоподібні.

**СТАТОЦИСТИ** (англ. *statocyst*) – механорецептори, що функціонують у безхребетних як орган рівноваги. Функція с. подібна до утрикули та сакули ссавців.

**СТЕРЕОЦИЛІЯ** (англ. *stereocilia*) – субмікроскопічні відростки волоскових клітин слухового аналізатора.

**СТРЕМІНЦЕ** (*англ. stapes*) – слухова кісточка, складається з двох ніжок і кісткової пластинки, яка закриває овальне вікно і дотикається в ньому до присінкових сходів.

**СФЕРУЛА** (*англ. spherule*) – елемент синаптичного комплексу паличок.

**СХОДИ** (*англ. canal*) завитки, сформовані з трьох паралельних (присінкові, вестибулярні, барабанні), ніби згорнутих у котушку, каналів:

- **с. барабанні** (*англ. tympanic canal of cochlea*) – направляючись від верхівки завитки, закінчуються круглим вікном;
- **с. вестибулярні** (*англ. vestibular canal*) – сполучаються з присінком і йдуть до верхівки завитки;
- **с. середні** (*англ. medium canal*) – менша порожнина завитки, яка розміщена по всій довжині каналу завитки до її верхівки, де закінчується сліпим мішком. Усередині середніх сходів міститься найважливіша частина завитки – кортіїв орган.

**ТЕМБР** (*англ. timbre*) – забарвлення звуку, що виникає в порожнинах гортані, носа, грудей та в дихальному горлі. Кожна з цих порожнин діє як резонатор, підсилюючи характерні для певної людини частоти, створюючи індивідуальний т.

**ТЕРМОРЕЦЕПТОРИ** (*англ. thermoreceptor*) – закінчення чутливого нерва, що сприймає тепло або холод. У великій кількості розсіяні в шкірі та слизовій оболонці порожнини рота і глотки.

**ТІЛЬЦЯ МЕЙСНЕРА** (*англ. meissner's body*) – мають вигляд одного звивистого нервового закінчення, одягненого у капсулу, сприймають дотик; датчики швидкості – подразнення сприймається під час руху об'єкта

**ТІЛЬЦЯ ПАЧІНІ** (*англ. pacini corpuscle*) – рецептор тиску та вібрації. Складаються з нервового закінчення, оточеного сполучнотканинними пластинками, розміщені не тільки у шкірі, але й у сухожиллях, зв'язках, брижі.

**ТІЛЬЦЯ РУФФІНІ** (*англ. ruffini corpuscle*) – рецептори, що сприймають теплові подразнення і містяться у верхніх і середніх шарах шкіри.

**ТОН** (*англ. tone*) – звук, який характеризується лише однією частотою або однаковими гармонічними коливаннями.

**ТРАНСДУКЦІЯ** (*англ. transduction*), або сенсорне перетворення, – процес, що забезпечує відповідь сенсорного рецептора на адекватний стимул.

**ТРЕТИННЕ ПОЛЕ** (*англ. tertiary field*), або зона перекриття аналізаторів, – розміщена в задній половині кори півкуль великого мозку.

**УЛЬТРАЗВУК** (*англ. ultrasound*) – коливання в пружному середовищі, що мають однакову з шумом фізичну природу, але поширюються з частотою більше 20 Гц. У широко використовують у багатьох галузях промисловості для інтенсифікації процесів хімічного травлення, нанесення металевого покриття, очищення, змивання та знежирення деталей і виробів, дефектоскопії (оцінення якості зварних швів, структури сплаву) тощо.

**УТРИКУЛУС** (*англ. utricle*) – *див.: Маточка.*

**ФОНОВА ІМПУЛЬСАЦІЯ** (*англ. background inflow*) – здатність волокон слухового нерва в тиші проводити до 100 імпульсів за секунду.

**ФОТОІЗОМЕРИЗАЦІЯ** (*англ. photoisomeration*) – *див.: Цис-транс-фотоізомеризація.*

**ФОТОРЕЦЕПТОРИ** (*англ. photoreceptor*) – світлочутливі сенсорні нейрони сітківки ока.

**ХЕМОРЕЦЕПТОРИ** (*англ. chemoreceptor*) – рецептори, що сприймають зміну хімічного складу середовища, в якому вони розміщені (рецептори смаку, нюху, вісцерорецептори, чутливі до змін рН у плазмі крові, осмотичного тиску, судинні та тканинні рецептори).

**ХІАЗМА** (*англ. chiasm*) – *див.: Зоровий перехрест.*

**ЦЕРУМІНОЗНІ ЗАЛОЗИ** (*англ. ceruminous gland*) – залози, протоки яких відкриваються у слуховий прохід і виробляють вушну сірку.

**ЦИЛІАРНЕ ТІЛО** (*англ. ciliary body*) – *див.: Війчасте тіло.*

**ЦИС-ТРАНС-ФОТОІЗОМЕРИЗАЦІЯ** (*англ. cis-trans-photoisomeration*), або фотоізомеризація, – конформаційні перебудови у молекулі білка родопсину, що супроводжуються змінами в спектрі поглинання зорового пігменту.

**ЧАСТОТНИЙ ДИФЕРЕНЦІЙНИЙ ПОРІГ** (*англ. differential frequency threshold*) – величина частоти (3 Гц), яку в оптимальному діапазоні приблизно до 1 000 Гц людина здатна розрізнити:

- **ч. д. п. абсолютний** (*англ. total differential frequency threshold*) – людини становить приблизно 2–3 Гц;
- **ч. д. п. відносний** (*англ. comparative differential frequency threshold*) – людини становить приблизно 0,02 %.

**ЧУТЛИВІ СЕНСИЛИ** (*англ. sensitive sensilla*) – в комах містяться на тілі волосків, що вібрують у відповідь на звукову хвилю. Різні волоски регулюють на різні частоти.

**ШУМ** (*англ. noise*) – складна суміш величезної кількості гармонійних коливань з різними частотами.

# ІМЕННИЙ ПОКАЖЧИК

- Агаджанян Н.А. 7, 11, 13, 20, 23, 29,42  
Адлер Е. [Adler E.] 129–130  
Альтман Я.А. 97, 101–102  
Андреева Л.А. [Андреева Л.А.] 97  
Базаров В.Г. 124  
Бак Л.Б.[Buck L.B.] 140, 142  
Барн Г. [Barnea G.] 140, 145  
Барсова Л.Н. 101–102  
Батуев А.С. [Батуев А.С.] 9, 20  
Бейлор Д.А. [Baylor D. A.] 59–60  
Бейрас-Фернандез А.  
[Beiras-Fernández A.] 155  
Бек А.Т. [Beck A.T.] 150  
Бекеші Г. [von Bekesy G.] 97  
Бігдай Е.В. [Бигдай Е.В.] 11  
Богословська Л.С. [Богословская Л.С.]  
101–103  
Боулес Н. [Boulais N.] 155  
Бреслін Р.Е. [Breslin P.A.] 132  
Брей К.В. [Bray C.W.] 98  
Вартанян І.А. [Вартанян И.А.] 34, 48, 87,  
121  
Васильев Б.Д. [Васильев Б.Д.] 101–103  
Вебер Е. [Weber A.] 23–24  
Віхров С.П. [Вихров С.П.] 11  
Воячек В.Г. 122  
Вуд Дж.Н. [Wood J.N.] 166  
Вундта В.М. [Wundt W.M.] 15  
Ганонг В.Ф. [Ganong W.F.] 23, 116, 143  
Гельмгольц Г. [von Helmholtz H.] 18, 71,  
96–98  
Герінг К.Е. [Goering C.E.] 71  
Гілрон І. [Gilron I.] 162  
Глезер В.Д. 52  
Граніт Р. [Granit R.] 62  
Гутьєррес Р. [Gutierrez R.] 134  
Дайсон О. [Dalson O.] 150  
Дальтон Дж. [Dalton J.] 72  
Джармен Е.П. [Jarman A.P.] 113  
Десплан К. [Desplan C.] 50  
Доплер К. [Doppler Ch.] 85–86  
Ерайжо І. [de Araujo I.E.] 134  
Есед Дж. [Assad J.A.] 116  
Ільїнський О.Б. [Ильинский О.Б.] 154  
Йошіхара Ю. [Yoshihara Y.] 142  
Йяо К. В. [Yau K. W.] 59–60  
Кайседо А. [Caicedo A.] 139  
Канг К. [Kung C.] 154  
Канеко А. [Kaneko A.] 63  
Кім К. Н. [Kim K.N.] 139  
Клевець М.Ю. 23  
Коробков А.В. 42, 53, 89, 111  
Коротько Г.Ф. 43, 95, 131  
Костюк П.Г. 23, 31, 33  
Кречмер Е. [Kretschmer E.] 19  
Кук Т. [Cook T.] 50  
Куліков Г.А. [Куликов Г.А.] 9, 11, 20  
Лемб Т.Д. [Lamb T.D.] 59–60, 69  
Лиманский Ю.П. 162, 164  
Ліберлез С.Д. [Liberles S.D.] 142  
Лін Д.М. [Lin D.M.] 139  
Ліндерман Б. [Lindemann B.] 130, 132  
Ломоносов М. В. 71  
Майсл К. [Maysle C.] 150  
Мак-Нікол Е. [McNichol E.F.] 71  
Манкріф [Mancriph] 150  
Манча Ф. [Mancia F.] 140, 145  
Маркгольскі Р.Ф.  
[Margolskee R.F.] 132–133  
Маркс В. [Marks W.B.] 71  
Мароками М. [Murokami M.] 63  
Маруненко І.М. 48  
Марченко Б.Г. 10, 55, 63  
Мацюк О.В. 10, 55  
Мельзак Р. [Melzack R.] 163, 165–166  
Мисаковець О.Г. 57, 102  
Морі К. [Mori K.] 142  
Мюллер А. [Moller A.] 8

- Мюллер Е. Р. [Moller Aage R.] 19  
 Мюллер Й. [Müller J.] 18, 71  
 Нагао Х. [Nagao H.] 142  
 Наливайко Д.Г. 112  
 Нгаі Дж. [Ngai J.] 139  
 Одонелл С. [O'Donnell S.] 140, 145  
 Павлов І.П. [Павлов И.П.] 7  
 Петришин Ю.С. 57, 102  
 Покровский В.М. 43, 95, 131  
 Пух Дж.Е. [Pugh Jr. E.N.] 69  
 Райт Р.Х. 149–150  
 Редмонд К. [Redmond K.] 161–162  
 Роаф Л.К [Roaph L.C.] 98  
 Робертс Е. [De Robertis E.] 50  
 Розенблиз В. [Rosenbliz W.] 30  
 Рупер С.Д. [Roper S.D.] 139  
 Самойлов В.О. 10–11, 13, 29, 31, 105,  
 107, 125, 147  
 Сімон С.А. [Simon S.A.] 134  
 Скрябін О.М. 20  
 Смірнов В.М. [Смирнов В.М.] 9, 13, 22,  
 29, 74, 114, 164  
 Сміт К. [Smith C.] 7, 28, 30  
 Сомьєн Дж. 32–33  
 Стівенс С. [Stevens S.] 24, 148  
 Сеченов І.М. [Сеченов И.М.] 19  
 Тевс Г. 5, 67, 83, 92, 131  
 Ткачук Р. 63  
 Уівер І. [Wever E.G.] 98  
 Уолд Дж. [Wald G.] 61, 71  
 Уолл П.Д. [Wall P.D.] 163, 165–166  
 Ухтомський А.А. [Ухтомской А.А.] 15  
 Фарбман А.І. [Farbman A.I.] 130  
 Фехнер Г.Т. [Fechner G.Th.] 23–24  
 Філімонов В.І. [Филимонов В.И.] 57,  
 102, 113, 157  
 Флетчер В. [Fletcher W.] 98  
 Фолкс Т. [Foulkes T.] 166  
 Фриз М.Є. 10, 55  
 Хауторн Дж. [Hawthorn J.] 161–162  
 Хелата З. [Halata Z.] 155  
 Хуанг Л. [Huang L.] 129, 132  
 Цвардемакер Г. [Zwaardemaker H.] 149–150  
 Цуккерман І.І. [Цуккерман И.И.] 52  
 Чайченко Г.М. 74, 121, 134  
 Чеснокова С.А. 42, 53, 89, 111  
 Чюрльоніс М. [Čiurlionis M.K.] 20  
 Шевчук В.Г. 112  
 Шепард Г. 72  
 Шеррінгтон Ч.С. [Sherrington Ch.S.] 15  
 Шмідт Р. [Шмидт Р.] 5, 58, 67, 131, 146,  
 156  
 Юнг Т. [Young T.] 71  
 Янець В. 63

## ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

- off-відповідь 29  
off-центр 54, 68, 75  
on-відповідь 29  
on-центр 54, 68, 75
- А**  
Адаптація 29, 30, 69, 86, 147–148, 170  
- світлова 30, 69, 170  
- темнова 69, 170  
Адекватний подразник 11, 32, 177  
Ампула 91, 112, 115, 117–118, 122, 170  
Аналізатор 7, 170  
Аномалії рефракції 47  
- астигматизм 47, 170  
- гіперметропія 47, 172  
- далекозорість 47, 172  
- короткозорість 47, 175  
- міопія 47, 175  
- пресбіопія 47, 178  
Аносмати 139, 170  
Аудиометр 94, 107
- Б**  
Багатоканальність 8  
Багатошаровість 8  
Барабанна перетинка 89–91, 94–95, 106, 113, 161, 170  
Барабанна порожнина 90, 170  
Барабанний (захисний) акустичний рефлекс 95  
Біомікроскопія 55
- В**  
Верхівкові з'єднання 100, 116, 171  
Вестибуловегетативні реакції 121  
Вестибулярні рефлекси 121  
- анімальні 121  
- вегетативні 121  
- статичні 121  
- статокінетичні 121  
- сенсорні 121  
- соматичні 121  
Вібриси 154, 171  
Війкове тіло, *див.*: Циліарне тіло  
Війковий м'яз 42, 45
- Відділи аналізатора 8  
- периферичний 8, 9  
- провідниковий 8, 9  
- центральний (кірковий) 8, 10  
Відчуття 7, 10, 1, 18–19, 22–25, 30, 32, 83, 121, 123, 132, 143, 148, 153, 156, 160  
- ділянка 83  
- мультимодальне 132  
- підвищення чутливості 30  
- повне зникнення 30  
- притуплення 30  
Вікно 91–93, 95–96, 99, 181  
- кругле (нижнє) 91–93, 96, 99, 176, 181  
- овальне (верхнє) 91–92, 95–96, 99, 171, 181  
Висока чутливість аналізаторів 22, 91  
Вомер 140, 171  
Волоскові клітини 16, 92–93, 116, 171  
- внутрішні 92, 101  
- зовнішні 92, 101  
- опорні 93  
- чутливі 93  
Вухо 83–84, 86–91, 94–95, 105–107, 173  
- внутрішнє 83, 87, 89, 91, 94–95, 105, 107, 173  
- зовнішнє 87, 89, 106  
- середнє 87, 89, 90, 105–106  
Вушна раковина 90, 95, 97
- Г**  
Гальмування 28, 33, 66, 68, 104, 117, 143, 162–163  
- бічне 33  
- випереджуюче 34  
- зворотнє 33  
- латеральнє 33, 52, 54, 67, 69, 171  
- паралельнє 34  
- постсинаптичне 165  
- пресинаптичне 163  
Геліотрема 92, 96–97, 99, 172  
Гемеролопія 62  
Гломерула 140, 142, 176

Глухота 87, 95, 103–105, 172

- вроджена 104
- кондуктивна 105–106
- набута 103
- перцептивна 106

**Д**есенситизація, *див.*: Адаптація

Дивергенція 33, 52, 67, 172

Диски Меркеля 154, 172

Диференціальний просторовий поріг 24

Діоптрія 43, 46, 172

Діоптричний апарат 43, 69, 172

Додаткові органи ока 41

Доплерографія 55

**Е**лектроретинограма 62–63, 172

Еметропія 47, 173

Ендолімфа 111–112, 115, 118

Ефект Доплера 85–86

Ехографія

- А-метод 55
- В-метод 55

**Ж**овта пляма 53–54, 173

**З**авитка 87, 89, 91–102, 112, 173

Залози Боумена 140–142, 173

Закон

- Вебера 23
- Вебера-Фехнера 23–24
- проєкції 19
- різноманітної чутливості 23
- специфічних нервових енергій 18
- степенева функція Стівенса 24

Звук 81–88, 176

- акорд 84, 170
- амплітуда 81, 170
- гармонічність 84, 171
- гучність 81, 172
- дисонанс 84, 172
- диференціальний поріг 182
  - абсолютний 84, 182
  - відносний 84, 182
  - частотний 84, 182
- інфразвук 82, 174
- консонанс 84, 174
- музичний тон 83, 181
- поріг больового відчуття 83, 178
- рівень звукового тиску 81
- сила звуку 81

- тембр 84, 181

- удар 83

- ультразвук 82, 181

- частота 81

- шум 8384, 182

Зіниця 40–42, 48–49, 173

Зіничні реакції 48

Зір

- бінокулярний 75–76, 171
- кольоровий 70, 174
- монокулярний 176

Зовнішній слуховий хід 89, 173

Зорова агнозія 76

Зоровий аналізатор 37–41

Зоровий нерв 41

Зоровий перехрест, *див.*: Хіазма

**Й**одопсин 58, 70, 174

**К**амера ока

- задня 41–42
- передня 41–42

Кампіметр 57

Класифікація рецепторів

- за місцем розміщення 18
- за модальністю подразника 15–16
- за швидкістю адаптації 29
- Кречмера 19
- специфічності до дії подразників 18
- традиційна 15
- Шеррінгтона 15

Клітини сітківки

- гліальні 50
- мюллерівські опорні 50
- пігментні 50

Кефалографія 124, 174

Кіноцилія 115–119, 174

Кодування інформації 11, 13, 25, 72, 143, 174

- просторово-позиційне 32, 174

- сенсорне 31

- часове 32, 174

- частотне 32, 174

Колбочки 11, 14, 48, 50–53, 57–59, 67, 69–70, 72, 174

Конвергенція 33

Контраст 24, 68, 71, 74, 172, 174

Кортіів орган 16, 89, 92–94, 98, 101, 175

Кришталик 38, 40, 42–48, 175

Купола 115, 118–119, 122, 175

**Лабіринт**

- кістковий 91, 112, 174
- перетинчастий 87, 91–92, 111–113, 174

Латеральна лінія 113, 175

**Макросмати** 139, 148, 175

Макула 114–115, 118, 175

Маточка 14, 92, 113, 175

Медіатор 17, 28, 46, 65–66, 99–101, 114, 116, 119, 133–134, 161, 164, 175–176

**Мембрана**

- базилярна 93, 96–101, 174
- основна 92–93
- покривна (текторіальна) 93, 95–96, 99–100, 113
- Рейснера 93, 98, 154–155

Мікрівілі 142, 175

Мікросмат 139, 148, 175

Мішечок 14, 92, 113, 175–176, 180

**Модель**

- “склянка і чай” 116
- “чаші з кулькою” 115

**Нейрони сітківки** 50

- амакринові 50, 52
- біполярні 16–17, 50–54, 66–67, 171
- гангліозні 50, 52, 54, 66–67, 171
- горизонтальні 50, 52, 67, 172

Нервова мережа 33–34, 176

**Нерв (-и)**

- блукаючий 131, 134, 145, 162
- вестибулярно-завитковий 92, 106
- лицьовий 131, 135
- нюховий 140–143
- язико-глотковий 131, 134–135

**Ністагм** 176

- вестибулярний 120–125, 176
- очей 120–121, 176

**Носові раковини** 140, 143

Нюхова булава 140–141, 143, 176

Нюховий клубочок, *див.*: Гломерула

Нюхова слизова оболонка, *див.*: Нюховий епітелій

Нюховий епітелій 139–140, 142, 144–147, 150

- базальні епітеліоцити 140, 176
- нюхові нейрони 140–141
- підтримувальні (опорні) клітини 140–141, 176

Нюхова цибулина 8, 136, 140, 142–145, 149, 173, 176

**Одиниці вимірювання звуку**

- бели 81–82
- герци 81
- паскалі 81–82

**Око** 40

- кулеподібне 39
- плоске 39
- просте 37
- рурчасте 39
- складне 38
- сферичне 39

Омагида 38, 177

Опсин 57–61, 177

Оптична система ока 42–45, 172, 177

Орган рівноваги 87, 91, 111, 113, 115

Отит 88, 103, 125, 177

Отоліти 115, 117, 177

Отолітові органи 112–115, 123, 177

Отосклероз 104, 177

**Очні рухи** 41, 77

- вестибулярні 78
- конвергентні 78
- плавного спостереження 78
- сакадичні 77–78

**Очне яблуко** 40, 42, 45–47

- оболонка
  - внутрішня 42
  - райдужна 42
  - судинна 42
  - фіброзна 42

**Палички** 48, 50–54, 57–59, 62, 64–65, 67, 69, 177

Перилімфа 92, 95, 97, 111–112

Півколові канали 112–113, 115–119, 122–123, 177

Подразник 9, 11–16, 18, 20, 22–25, 27–32, 41, 88, 121, 131–133, 136, 143, 146, 156, 177

**Поле**

- вторинне 10
- за Бродманом 121
- зору 57, 76–77
  - загальне 77
  - монокулярне 77
- первинне 10



- рецептивне 30–31, 54, 67, 72, 74
- третинне 10
- Поріг чутливості 177–178
  - абсолютний 11–12, 178
  - верхній 12, 178
  - диференціальний 12, 178
- Постурографія 125
- Потенціал
  - генераторний 18, 26–27
  - постсинаптичний 17, 25, 28
    - пізній 63
    - ранній 63
  - рецепторний 17, 25, 27, 101, 116, 141
- Присінок 91, 178
- Прискорення 15, 111, 116
  - лінійне 14, 114, 117, 121
  - кутове 14, 115, 119, 121–122
- Проба
  - Барані 123
  - Вебера 105
  - Водака-Фішера 123
  - Ріне 105–106
  - Ромберга 124
- Провідність 178
  - кісткова 94, 178
  - повітряна 94, 106, 178
- Рабдом** 37–38, 179
- Рогівка 38–41, 43–44, 46, 48, 161
- Родопсин 50, 57–62, 64–65, 179
  - батородопсин 61–62
  - люміродопсин 61–62
  - метародопсин I 61–62
  - метародопсин II 61–62
  - прелюміродопсин 61–62
- Рефракційний індекс 46–47, 179
- Рефракція 45–49, 179
- Рефлекси
  - вестибуло-анімальні 121
  - вестибуло-вегетативні 121
  - вестибуло-сенсорні 121
  - вестибуло-соматичні 121
  - статичні 121
  - статокінетичні 121
- Ретиналь 57–60, 177, 179
  - *транс*-форма 59–62
  - *цис*-форма 59–60, 62
- Рецептори
  - оп-рецептори 32
  - off-рецептори 32
  - on-off-рецептори 32
  - екстерорецептори 15, 172
  - вісцерорецептори 158
  - вторинночутливі 16–17, 25, 28, 31, 113, 133
  - дистантні 18
  - електрорецептори 16, 172
  - інтерорецептори 15, 18, 158, 173
  - контактні 18
  - мембранні 9, 28, 134, 175
  - механорецептори 16, 113, 154, 158, 175
  - монодальні 18
  - ноцицептори (ноцирецептори) 16, 158, 161, 176
  - первинночутливі 16–18, 25, 28, 31
  - полімодальні 18, 161
  - пропріорецептори 15, 18, 119, 156–157
  - сенсорні 18, 6 28, 31
  - смаку 129
  - телерецептори 18
  - терморецептори 16, 154–156, 160, 162, 181
  - тонічні 29
  - фазові 29
  - фазово-тонічні 29
  - фоторецептори 8, 12, 16–17, 25, 27, 38, 40–41, 43, 49–54, 57, 63, 65–66, 69–70, 182
  - хеморецептори 16, 140, 143, 182
- Сакулус** 112, 114, 175, 180
- Сенсibiliзація 20, 180
- Сенсорна одиниця 30–31, 180
- Сенсорна система 7, 13–14, 180
- Сенсорні плями 8
- Синестезія 20, 180
- Сітківка 8, 12–13, 18, 22, 30, 37–45, 47–50, 52–55, 59–60, 62–64, 66–71, 73–77, 171–173, 176, 180
- Склера 39, 50, 171, 180
- Скliste тіло 42–43, 48
- Скотопсин 58–59, 62
- Сліпа пляма 53, 180
- Слуховий аналізатор
  - звуковизначаючий апарат 89
  - звуковловлюючий апарат 89
  - звукопровідний апарат 89

- Слухові кісточки 83, 90, 94–95, 104, 106, 177
- коваделко 83, 90–91, 96, 174
  - молоточок 83, 90–91, 96, 174
  - стремінце 83, 90–91, 96, 181
- Слухові сходи 92–93, 96, 99, 181
- барабанні 91–93, 101, 112, 181
  - присінкові (вестибулярні) 91–94, 99, 112, 181
  - середні 92–93, 112, 181
- Смакове відчуття 129, 132, 134
- гіркий 132–133
  - кислий 132–133
  - солодкий 132
  - солоний 132–133
- Смакова пора 130, 180
- Смакова цибулина (брунька) 130, 180
- базальні клітини 130–131
  - підтримувальні клітини 130
  - сенсорні епітеліоцити 130, 180
- Соместезія 19, 180
- Сосочки 131, 180
- грибоподібні 131
  - жолобуваті 131
  - листоподібні 131
  - ниткоподібні 131
- Статоцисти 113–114, 180
- Стероцилія 115, 180
- Стимул 11–12, 17, 24, 26, 28, 177
- Структури фоторецептора 50
- внутрішні волокна 51
  - внутрішній сегмент 50–51
  - еліпсоїд 51
  - зовнішні волокна 51
  - зовнішній сегмент 50–51
  - міоїд 51
  - синаптичне закінчення 51
  - сферула 51, 181
  - тіло 51
- Сферопериметр 57
- Сумачія 83
- просторова 24, 28, 54
  - часова 24, 28
- Теорія**
- больової чутливості 162
  - “воротна” 163
  - інтенсивності 162
  - розподілу імпульсів 163
  - специфічності 163
  - запаху 150
  - адсорбційна 150
  - Бека і Майсла 150
  - вібраційна 150
  - просторова (стереохімічна) 150
  - хвильова 150
- зору 71
- кольорова 71
  - кольороопонентна 71
  - трикомпонентна 71
- слуху 96
- Бекеші (“пересувної хвилі”) 97
  - вуха 97
  - модифікована
  - монолокулярна 98
  - просторова (резонансна) 96–97
  - Флетчера-Роафа 98
- Тест**
- Ріне 105
  - Швабаха 105–106
- Тимпанальні органи 87–88
- Тільце
- Мейснера 154–155, 181
  - Пачіні 26–27, 153–155, 181
  - Руфіні 154, 181
- Трансдукція сигналу 17, 28, 181
- У**трикулус 112, 175, 181
- Фонова імпульсація** 100, 181
- Фотоізомеризація, *див.: Цис-транс-ізомеризація*
- Фоторегенерація 58
- Характеристика подразника** 32
- інтенсивність 23
  - простір 32
  - сила 32
  - час дії 32
  - якісна 23, 32
- Хіазма 73, 173
- Хордотональні органи 87–88
- Євстахієва (слухова) труба** 88, 91, 103
- Церумінозні залози** 90, 182
- Цилиарне тіло 42, 45, 171
- Цис-транс-ізомеризація* 59–61, 65, 182
- Чутливі сенсили** 113–114, 153–154, 182

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Агаджанян Н.А., Смирнов В.М. Нормальная физиология. – М.: Мед. информ. агенство, 2007. – 520 с.
- Агаджанян Н.А., Тель Л.З., Циркин В.И., Чеснокова С.А. Физиология человека: Учебник (курс лекций). – СПб.: СОТИС, 1999. – 528 с.
- Барсова Л.Н., Богословская Л.С., Васильев Б.Д. Слуховые центры продолговатого мозга наземных позвоночных. – М.: Наука, 1985. – 199 с.
- Базаров В.Г., Лисовский В.А., Мороз Б.С., Токарев О.П. Основы аудиологии и слухопротезирования. – М.: Медицина, 1984. – 256 с.
- Батуев А.С., Куликов Г.А. Введение в физиологию сенсорных систем. – М.: Высш. шк., 1983. – 247 с.
- Биофизика: Учебник / Под ред. П.Г. Костюка. – К.: Вища шк., 1988. – 504 с.
- Біофізика: Підручник / За ред. П.Г. Костюка. – К.: Обереги, 2008. – 567 с.
- Вартанян И.А. Физиология сенсорных систем: Руководство. – СПб, 1999. – С. 51–106, 113–157.
- Вартанян И. А. Эволюция слуховой системы у позвоночных животных // Эволюционная физиология. – Л.: Наука, 1979. – Ч. 1. – С. 426–472.
- Вихров С.П., Бигдай Е.В., Самойлов В.О., Чигирев Б.И. Сенсорные системы организма: Учеб. пособие. – Рязань: Изд-во РГРА, 2005. – 188 с.
- Ганонг В.Ф. Фізіологія людини / Пер. з англ. – Львів: БаК, 2002. – 784 с.
- Глезер В. Д., Цуккерман И.И. Информация и зрение. – Л.: Наука, 1961. – 183 с.
- Ильинский О.Б. Физиология сенсорных систем. – Ч. 3. Физиология механорецепторов. – Л.: Наука, 1975. – 559 с.
- Коробков А.В., Чеснокова С.А. Атлас по нормальной физиологии. – К.: Вища шк., 1986. – 396 с.
- Костюк П.Г. Физиология центральной нервной системы. – К.: Вища шк., 1977. – 320 с.
- Лиманский Ю.П. Физиология боли. – К.: Здоров'я, 1986. – 96 с.
- Марченко Б.Г., Мацюк О.В., Фриз М.Є. Математичні моделі й обробка сигналів в офтальмології; Монографія. – Тернопіль: Вид-во ТДТУ ім. І. Пулюя, 2005. – 183 с.
- Нормальная физиология / Под ред. В.М. Смирнова. – М.: Академия, 2010. – 468 с.
- Покровский В.М., Коротько Г.Ф. Физиология человека. – М.: Медицина, 2007. – 656 с.
- Посібник з нормальної фізіології / За ред. В.Г. Шевчука, Д. Г. Наливайка. – К.: Здоров'я, 1995. – С. 268–274.
- Райт Р. Х. Наука о запахах; Монография / Р. Х. Райт. – М.: Мир, 1966. – 224 с.
- Розенблиз В. Теория связи в сенсорных системах: Пер. с англ. / Под ред. Г.Д. Смирнова. – М.: Мир. 1964. – 509 с.
- Самойлов В.О. Биофизика сенсорных систем. – СпецЛит, 2008. – 288 с.
- Самойлов В.О. Избранные лекции по современной физиологии / Под ред. М.А. Островского, А.Л. Зефирова. – Казань: Арт-Кафе, 2010. – 332 с.
- Самойлов В.О. Медицинская биофизика: Учебник. – СПб, 2004. – 496с.
- Слуховая система / Под ред. Я.А. Альтман. – Л.: Наука, 1990. – 620 с.
- Смит К. Биология сенсорных систем. – Бином.: Лаборатория знаний, 2009. – 584 с.
- Сомьен Дж. Кодирование сенсорной информации в нервной системе млекопитающих / Пер. с англ. – М.: Мир, 1975. – 364 с.
- Ткачук Р., Янець В. Особливості електронних систем для дослідження потенціалів сітківки ока // Вимірвальна техніка та метрологія. – 2008. – № 68. – С. 92–94.
- Фізіологія людини і тварин (фізіологія нервової, м'язової і сенсорних систем): Підручник / М.Ю. Клевець, В.В. Манько, М.О. Гальків, та ін. – Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2011. – 304 с.
- Філімонов В. І. Фізіологія людини. – К.: Медицина, 2010. – 776 с.
- Філімонов В. І., Петришин Ю.С., Мисаковець О.Г. Нормальна фізіологія. – К.: Здоров'я, 1994. – 608 с.
- Шепард Г. Нейробиология: В 2 т. – М.: Мир, 1987. – Т.1. – 456 с; Т. 2. – 368 с.
- Шмидт Р. Основы сенсорной физиологии. – М.: Мир, 1984. – 271 с.
- Шмидт Р., Тевс Г. Физиология человека: В 3 т. – М.: Мир, 1996. – Т.1–3.
- Чайченко Г.М. Фізіологія вищої нервової діяльності. – К.: Либідь, 1993. – 176 с.

- Adler E., Hoon M.A., Mueller K.L. et al. A novel family of mammalian taste receptors // *Cell*, 2000. – Vol. 100. – P. 693–702.
- Assad J.A., Shepherd G.M., Corey D.P. Tip-link integrity and mechanical transduction in vertebrate hair cells // *Neuron*, 1991. – N 7. – P. 985–994.
- Barnea G., O'Donnell S., Mancía F. et al. Odorant receptors on axon termini in the brain // *Science*, 2004. – Vol. 304. – P. 1468.
- Baylor D.A., Lamb T.D., Yau K.W. Responses of retinal rods to single photons // *J. Physiol*, 1979. – Vol. 288. – P. 613–634.
- Beiras-Fernández A., Gallego R., Blanco M. et al. Merkel cells, a new localization of prepro-orexin and orexin receptors // *J. Anat*, 2004. – Vol. 204. – P. 117–122.
- Boulais N., Pennec J.P., Lebonvallet N. et al. Rat Merkel cells are mechanoreceptors and osmoreceptors // *PLoS One*, 2009. – P. 4.
- Breslin P.A., Huang L. Human taste: peripheral anatomy, taste transduction, and coding // *Adv. Otorhinolaryngol*, 2006. – Vol. 63. – P. 152–190.
- Caicedo A., Kim K.N., Roper S.D. Individual mouse taste cells respond to multiple chemical stimuli // *J. Physiol*, 2002. – Vol. 544. – P. 501–509.
- Cook T., Desplan C. Photoreceptor subtype specification: from flies to humans // *Semin. Cell Dev. Biol*, 2001. – Vol. 12. – P. 509–518.
- De Robertis E. Some observations on the ultrastructure and morphogenesis of photoreceptors // *J. Gen. Physiol*, 1960. – Vol. 43. – P.1–13.
- Farbman A.I. Fine structure of the taste bud // *J. Ultrastruct. Res*, 1965. – Vol. 12. – P. 328–350.
- Foulkes T., Wood J.N. Pain genes // *LoS Genet*, 2008. – P. 4.
- Gilron I., Watson C.P., Cahill C.M., Moulin D.E. Neuropathic pain: a practical guide for the clinician // *CMAJ*, 2006. – Vol. 175. – P. 265–275.
- Granit R. The components of the retinal action potential in mammals and their relation to the discharge in the optic nerve // *J. Physiol. (London)*, 1933. – Vol.77. – P. 207–239.
- Halata Z., Grim M., Bauman K.I. Friedrich Sigmund Merkel and his “Merkel cell”, morphology, development, and physiology: review and new results // *Anat. Rec. A Discov. Mol. Cell. Evol. Biol*, 2003. – Vol. 271. – P. 225–239.
- Hawthorn J., Redmond K. Pain: Causes and Management // *J. Psychiatric and Mental Health Nursing*, 1999. – Vol. 6. – P. 409–410.
- Jarman A.P. Studies of mechanosensation using the *fy* // *Hum. Mol. Genet*, 2002. – Vol. 11. – P. 1215–1218.
- Kung C. A possible unifying principle for mechanosensation // *Nature*, 2005. – Vol. 436. – P. 647–654.
- Lamb T.D., Pugh Jr. E.N. Dark adaptation and the retinoid cycle of vision // *Prog. Retin. Eye Res*, 2004. – Vol. 23. – P. 307–380.
- Liberles S.D., Buck L.B. A second class of chemosensory receptors in the olfactory epithelium // *Nature*, 2006. – Vol. 442. – P. 645–650.
- Lin D.M., Ngai J. Development of the vertebrate main olfactory system // *Curr. Opin. Neurobiol*, 1999. – Vol. 9. – P.74–78.
- Lindemann B. Receptors and transduction in taste // *Nature*, 2001. – Vol. 413. – P. 219–225.
- Margolskee R.F. Molecular mechanisms of bitter and sweet taste transduction // *J. Biol. Chem*, 2002. – Vol. 277. – P.1–4.
- Moller Aage R. *Sensory Systems: Anatomy and Physiology*: Academic Press; 1 edition, 2002. – 469 p.
- Mori K., Nagao H., Yoshihara Y. The olfactory bulb: coding and processing of odor molecule information // *Science*, 1999. – Vol. 286. – P. 711–715.
- Murokami M., Kaneko A. Subcomponents of PIII in cold-blooded vertebrate retinae // *Nature*, 1966. – N 210. – P. 103.
- Smith C. *Biology of Sensory Systems*. – Wiley, 2<sup>nd</sup> edition, 2009. – 534 p.
- Simon S.A., I.E. de Araujo, Gutierrez R. et al. The neural mechanisms of gustation: a distributed processing code // *Nat. Rev. Neurosci*, 2006. – Vol. 7. – P. 890–901.
- Wall P.D., Melzack R. *Textbook of Pain* (3<sup>rd</sup> edn), Edinburgh: Churchill Livingstone, 1994. –1425 p.
- Wever E. G., Bray C. W. The perception of low tones and the resonance-volley theory // *J. Psychol*, 1937. – N 3. – P.101–114.

Навчальне видання

Серія «Біологічні Студії»

БУРА Марта Володимирівна  
САНАГУРСЬКИЙ Дмитро Іванович

# БІОФІЗИКА СЕНСОРНИХ СИСТЕМ

Навчальний посібник

Редактор *Людмила Макітринська*  
Технічний редактор *Ігор Старунько*  
Комп'ютерна графіка та верстання *Ігор Старунько*  
Дизайн обкладинки *Ігор Старунько*

Формат 70×100/16. Умовн. друк. арк. 15,48. Тираж 500 прим.

Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Університетська, 1, Львів 79000, Україна

Свідоцтво  
про внесення суб'єкта видавничої справи до державного реєстру  
видавців, виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції.  
Серія ДК № 3059 від 13.12.2007 р.

Видруковано з готових діапозитивів у книжковій друкарні «Коло»  
(Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи до державного реєстру  
видавців, виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції.

Серія ДК № 498 від 20.06.2001 року).  
вул. Бориславська, 8, м. Дрогобич 82100, Україна  
тел. +380 3244 29060; ел. пошта: kolodruk@gmail.com  
Замовлення № кл-206



**БУРА Марта Володимирівна** – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біофізики та біоінформатики біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка, фахівець у галузі мембранології.

Наукові інтереси пов'язані з дослідженнями молекулярних механізмів взаємодії фізичних і хімічних чинників із біологічними мембранами зародків.

Співавтор понад 250 наукових праць, у тім числі двох наукових посібників.

Читає курс "Біофізика" та спецкурси "Біофізика сенсорних систем" і "Комп'ютерне моделювання в біології".

Член Українського біофізичного товариства й Українського біохімічного товариства.



**САНАГУРСЬКИЙ Дмитро Іванович** – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри біофізики та біоінформатики біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка.

Співавтор понад 400 наукових праць, у тім числі двох монографій та шести навчальних посібників.

Читає спеціалізовані курси "Біофізхімія" та "Біофізика складних систем" і загальний курс "Біофізика" для біологів.

Голова Львівського відділення Українського біофізичного товариства.

Член редколегії журналів "Біологічні студії / Studia Biologica" та біологічного "Вісника Львівського університету".

ISBN 978-617-10-0144-2



9 786171 001442 >