

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра анатомии и физиологии

БИОФИЗИКА СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Методические рекомендации

*Витебск
ВГУ имени П.М. Машерова
2019*

УДК 612.821.8+159.93(075.8)
ББК 28.071я73+88.251.1я73
Б63

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 1 от 28.10.2019.

Составитель: доцент кафедры анатомии и физиологии ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук
М.В. Шилина

Рецензент:
доцент кафедры экологии и охраны природы ВГУ имени П.М. Машерова,
кандидат биологических наук *И.А. Литвенкова*

Биофизика сенсорных систем : методические рекомендации /
Б63 сост. М.В. Шилина. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2019. –
39 с.

В данном издании содержится справочный теоретический материал по биофизике сенсорных систем, рассматриваются современные представления о биофизических механизмах функционирования сенсорных систем (органов чувств) человека и животных, приводятся сведения о трансдукции в зрительной и слуховой сенсорных системах.

Методические рекомендации предназначены для студентов биологического факультета и позволят оптимизировать их самостоятельную работу в процессе изучения курса.

УДК 612.821.8+159.93(075.8)
ББК 28.071я73+88.251.1я73

© ВГУ имени П.М. Машерова, 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1 Сенсорные системы. Общие представления о сенсорных системах. Преобразование информации в сенсорных системах	5
1.1 Отличия между понятиями «сенсорная система» и «анализатор»	5
1.2 Общие принципы работы сенсорных систем	6
1.3 Рецепторы: понятия, классификация, основные свойства и особенности, механизм возбуждения, функциональная мобильность ..	7
Глава 2 Механорецепция	10
2.1 Назначение, функции механорецепторов. Устройство и принцип работы	10
2.2 Энергозависимость рецепторов и их технический аналог	15
Глава 3 Биофизические основы зрения	15
3.1 Оптическая система глаза	15
3.2 Недостатки оптической системы глаза	19
3.3 Диоптрический аппарат животных	20
3.4 Фоторецепторы. Зрительные пигменты животных	21
3.5 Закон Вебера и психофизиологический закон Вебера-Фехнера	23
3.6 Изомеризация ретиналя. Механизм возникновения электрического потенциала	24
Глава 4 Биофизические основы слуха	30
4.1 Наружное ухо и среднее ухо	30
4.2 Процесс преобразования механических колебаний в нервные импульсы	34
4.3 Механизм локализации источников звука	35
4.4 Определение направления источника звука	38
Рекомендуемая литература	38

ВВЕДЕНИЕ

Биофизика – важнейший раздел современной биологии, представляющий собой неотъемлемую часть профессиональной подготовки студентов биологических, медицинских, фармацевтических и других специальностей вузов.

Биофизика – наука, находящаяся на стыке биологии, физики, химии, математики и медицины. Все биологические процессы очень тесно связаны с химией и физикой, ведь жизнь биологических объектов осуществляется главным образом за счет передвижения биологических молекул и ионов совместно с протеканием электрических импульсов.

Основными разделами биофизики являются:

– молекулярная биофизика, изучающая структурную организацию и механизмы функционирования биомакромолекул и их комплексов;

– биофизика клеточных процессов, исследующая физико-химические основы процессов, протекающих в отдельных клеточных системах;

– биофизика фотобиологических процессов. Изучает механизмы фотоэнергетических и фоторецепторных систем, выясняет роль и механизмы участия электронно-возбужденных состояний в биологических процессах;

– биофизика органов чувств. Изучает функционирование этих систем в физических и биологических аспектах и исследует превращение энергии, которые происходят при восприятии внешних раздражений.

– радиационная биофизика, исследующая процессы взаимодействия ионизирующего излучения с биосистемами, развитие лучевого поражения на молекулярном, клеточном и организменном уровнях;

Для подготовки квалифицированных биологов и экологов, обладающих высоким интеллектуальным уровнем творческого характера в решении профессиональных задач, необходимо постоянное совершенствование учебного процесса на основе фундаментализации знаний. С другой стороны, знания, умения и навыки по фундаментальным дисциплинам представляют собой ценность для будущего специалиста только тогда, когда они вписываются как элемент в систему знаний по данной специальности.

В издании изложены современные представления о биофизических механизмах функционирования сенсорных систем (органов чувств) человека и животных. Представлены сведения о трансдукции в зрительной и слуховой сенсорных системах. Содержится теоретический материал. Данное издание предназначено для самостоятельной работы, выполнения контрольных заданий и решения тестовых заданий по курсу.

ГЛАВА 1

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ. ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СЕНСОРНЫХ СИСТЕМАХ. ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ИНФОРМАЦИИ В СЕНСОРНЫХ СИСТЕМАХ

Сенсорная система – совокупность периферических и центральных структур нервной системы, ответственных за восприятие сигналов различных модальностей из окружающей среды или внутренней среды. Сенсорные системы – это «информационные входы» организма для восприятия им характеристик окружающей среды, а также характеристик внутренней среды самого организма. В физиологии принято делать ударение на букву «о», тогда как в технике – на букву «е». Поэтому технические воспринимающие системы – сЕнсорные, а физиологические – сенсОрные.

Сенсорная система состоит из:

- а) рецепторов;
- б) нейронных проводящих путей;
- в) отделов головного мозга, ответственных за обработку полученных сигналов.

Наиболее известными сенсорными системами являются зрение, слух, осязание, обоняние, вкус, хеморецепция, вестибулярный аппарат. Сенсорные системы также называют анализаторами

Восприятие – это перевод характеристик внешнего раздражения во внутренние нервные коды, доступные для обработки и анализа нервной системой (кодирование), и построение нервной модели раздражителя (сенсорного образа).

Восприятие позволяет строить внутренний образ, отражающий существенные характеристики внешнего раздражителя. Образ не может полностью соответствовать реальному раздражителю и всегда будет отличаться от него хотя бы в некоторых деталях.

Понятие сенсорная система *шире*, чем анализатор. Она включает в себя дополнительные приспособления, системы настройки и системы саморегуляции. Сенсорная система предусматривает обратную связь между мозговыми анализирующими структурами и воспринимающим рецептивным аппаратом. Для сенсорных систем характерен процесс адаптации к раздражению.

Адаптация – это процесс приспособления сенсорной системы и ее отдельных элементов к действию раздражителя.

1.1 Отличия между понятиями «сенсорная система» и «анализатор»

1. Сенсорная система **активна**, а не пассивна в передаче возбуждения.

2. В состав сенсорной системы входят *вспомогательные структуры*, обеспечивающие оптимальную настройку и работу рецепторов.

3. В состав сенсорной системы входят нервные центры, которые не просто передают сенсорное возбуждение дальше, а меняют его характеристики и разделяют на несколько потоков, посылая их по разным направлениям.

4. Сенсорная система имеет *обратные связи* между последующими и предшествующими структурами, передающими сенсорное возбуждение.

5. Обработка и переработка сенсорного возбуждения происходит не только в коре головного мозга, но и в нижележащих структурах.

6. Сенсорная система активно подстраивается под восприятие раздражителя и приспосабливается к нему, т.е. происходит её **адаптация**.

7. Сенсорная система сложнее, чем анализатор.

Сенсорная система = анализатор + низшие нервные центры + система регуляции

1.2 Общие принципы работы сенсорных систем

Преобразование силы раздражения в частотный код импульсов – универсальный принцип действия любого сенсорного рецептора.

Во всех сенсорных рецепторах преобразование начинается с вызванного стимулом изменения свойств клеточной мембраны. Под действием стимула (раздражителя) в мембране клеточного рецептора должны открыться (а в фоторецепторах, наоборот, закрыться) стимулируемые ионные каналы. Через них начинается поток ионов и развивается состояние деполяризации мембраны.

Топическое соответствие – поток возбуждения (информационный поток) во всех передаточных структурах соответствует значимым характеристикам раздражителя. Это означает, что важные признаки раздражителя будут закодированы в виде потока нервных импульсов и нервной системой будет построен внутренний сенсорный образ, похожий на раздражитель – нервная модель стимула. «Топическое» – означает «пространственное».

Детекция – это выделение качественных признаков. Нейроны-детекторы реагируют на определенные признаки объекта и не реагируют на все остальное. Нейроны-детекторы отмечают контрастные переходы. Детекторы придают сложному сигналу осмысленность и уникальность. В разных сигналах они выделяют одинаковые параметры. К примеру,

только детекция поможет вам отделить контуры маскирующей камбалы от окружающего её фона.

Искажение информации об исходном объекте на каждом уровне передачи возбуждения.

Специфичность рецепторов и органов чувств. Их чувствительность максимальна к определенному типу раздражителя с определенной интенсивностью.

Закон специфичности сенсорных энергий: ощущение определяется не стимулом, а раздражаемым сенсорным органом. Ещё точнее можно сказать так:

ощущение определяется не раздражителем, а тем сенсорным образом, который строится в высших нервных центрах в ответ на действие раздражителя.

Например, источник болевого раздражения может находиться в одном месте тела, а ощущение боли может проецироваться на совсем другой участок. Или же: один и тот же раздражитель может вызывать очень разные ощущения в зависимости от адаптации к нему нервной системы и/или органа чувств.

Обратная связь между последующими и предшествующими структурами. Последующие структуры могут менять состояние предшествующих и менять таким способом характеристики приходящего к ним потока возбуждения.

Адекватный раздражитель – это раздражитель, дающий максимальную ответную реакцию, при минимальной силе раздражения.

1.3 Рецепторы: понятия, классификация, основные свойства и особенности, механизм возбуждения, функциональная мобильность

Рецептор – это специализированная структура (клетка или окончание нейрона), которая в процессе эволюции приспособилась к восприятию соответствующего раздражителя внешнего или внутреннего мира.

Рецепторами называются специальные образования, трансформирующие энергию внешнего раздражения в специфическую энергию нервного импульса.

Классификация рецепторов

По положению в организме

Экстерорецепторы (экстероцепторы) – расположены на поверхности или вблизи поверхности тела и воспринимают внешние стимулы (сигналы из окружающей среды).

Интерорецепторы (интероцепторы) – расположены во внутренних органах и воспринимают внутренние стимулы (например, информацию о состоянии внутренней среды организма).

Проприорецепторы (проприоцепторы) – рецепторы опорно-двигательного аппарата, позволяющие определить, например, напряжение и степень растяжения мышц и сухожилий. Являются разновидностью интерорецепторов.

По способности воспринимать разные стимулы

Мономодальные – реагирующие только на один тип раздражителей. Полимодальные – реагирующие на несколько типов раздражителей.

По адекватному раздражителю:

Хеморецепторы – воспринимают воздействие растворенных или летучих химических веществ.

Механорецепторы – воспринимают механические стимулы (прикосновение, давление, растяжение, колебания воды или воздуха и т.п.)

Фоторецепторы – воспринимают электромагнитную волну видимого диапазона и ультрафиолетовый свет.

Терморецепторы – воспринимают понижение (холодовые) или повышение (тепловые) температуры.

По структурным особенностям

Первично-чувствующие рецепторы – это окончания чувствительных биполярных клеток, тело которых находится вне ЦНС, один отросток подходит к воспринимающей раздражение поверхности, а другой направляется в ЦНС.

Раздражитель действует на дендрит сенсорного нейрона, изменяется проницаемость клеточной мембраны к ионам (в основном к Na^+), образуется локальный электрический потенциал (рецепторный потенциал), который электротонически распространяется вдоль мембраны к аксону. На мембране аксона образуется потенциал действия, передаваемый далее в ЦНС.

Сенсорный нейрон с первично-чувствующим рецептором представляет собой биполярный нейрон, на одном полюсе которого располагается дендрит с ресничкой, а на другом – аксон, передающий возбуждение в ЦНС. Примеры: проприорецепторы, терморецепторы, обонятельные клетки.

Вторично-чувствующие рецепторы представлены специализированными рецепторными клетками, которые расположены между чувствительным нейроном и точкой приложения раздражителя.

В них раздражитель действует на рецепторную клетку, в ней возникает возбуждение (рецепторный потенциал). На мембране аксона рецепторный потенциал активирует выделение нейромедиатора в синапс, в результате чего на постсинаптической мембране второго нейрона (чаще всего биполярного) образуется генераторный потенциал, который и приводит к образованию потенциала действия на соседних участках постсинаптической мембраны. Далее этот потенциал действия передается в ЦНС. Примеры: волосковые клетки уха, вкусовые рецепторы, фоторецепторы глаза.

Свойства рецепторов

Избирательность – чувствительность к адекватным раздражителям

Возбудимость – минимальной величиной энергии адекватного раздражителя, которая необходима для возникновения возбуждения, т.е. порогом возбуждения.

Низкая величина порогов для адекватных раздражителей.

Адаптация (может сопровождаться как понижением, так и повышением возбудимости рецепторов. Например, при переходе из светлого помещения в темное происходит постепенное повышение возбудимости фоторецепторов глаза, и человек начинает различать слабо освещенные предметы — это так называемая темновая адаптация.)



Рис. 1 – Первично-чувствующие и вторично-чувствующие рецепторы

- 1) тело чувствительного (афферентного) нейрона;
- 2) дендрит чувствительного (афферентного) нейрона;
- 3) аксон чувствительного (афферентного) нейрона
- 4) глиальная капсула;
- 5) рецептирующая клетка;
- 6) синапс между рецептирующей клеткой и чувствительным нейроном.

Принцип многоканальности

Возбуждение передается от рецепторов в кору всегда по нескольким параллельным путям. Потoki возбуждения частично дублируются, и частично разделяются. По ним передается информация о различных свойствах раздражителя.

Пример параллельных путей зрительной системы:

1-й путь: сетчатка – таламус – зрительная кора.

2-й путь: сетчатка – четверохолмие (верхние бугры) среднего мозга (ядра глазодвигательных нервов).

3-й путь: сетчатка – таламус – подушка таламуса – теменная ассоциативная кора.

При повреждении разных путей и результаты получаются различные. Например: если разрушить наружное коленчатое тело таламуса (НКТ) в зрительном пути 1, то наступает полная слепота; если разрушить верхнее двуххолмие среднего мозга в пути 2, то нарушается восприятие движения предметов в поле зрения; если разрушить подушку таламуса в пути 3, то пропадает узнавание предметов и зрительное запоминание.

Во всех сенсорных системах обязательно существуют три пути (канала) передачи возбуждения:

1) специфический путь: он ведет в первичную сенсорную проекционную зону коры,

2) неспецифический путь: он обеспечивает общую активность и тонус коркового отдела анализатора,

3) ассоциативный путь: он определяет биологическую значимость раздражителя и управляет вниманием.

В эволюционном процессе усиливается многоэтажность и многоканальность в структуре сенсорных путей.

ГЛАВА 2 МЕХАНОРЕЦЕПЦИЯ

2.1 Назначение, функции механорецепторов. Устройство и принцип работы

Механорецепция входит в чувство осязания, и вместе с вестибулярным аппаратом, позволяет наиболее полно представить организму и сознанию положение конечностей и тела в пространстве.

Функции

Анализатор механорецепции, как и любой другой анализатор, включает три пространственно-функциональных части:

а) рецептор (получение и трансформация механического воздействия в электрический импульс);

б) проводниковые пути (передача импульса);

в) нервный центр (анализ полученной информации и формирование эфферентного ответа).

Все эти части обеспечивают:

восприятие механических воздействий на кожу: локализация, направление движения, скорость деформирующего источника, его вибрации (тактильная рецепция);

восприятие механических сдвигов внутри органов и мышц с целью определения положения конечностей и тела в пространстве (проприоцепция);

восприятие воздействий на волосяной покров;
трансформацию сигнала из механического в электрический, который может быть передан по нейронам;
передачу импульсов с высокой или низкой скоростью к нервному центру;
формирование в сознании общей картины положения тела и конечностей в пространстве;
обеспечение вегетативной нервной системы информацией о положении тела и его контроль (поддержание вертикального положения тела при возможном засыпании в таком положении, информация о глазодвигательных движениях во сне)

Устройство и принцип работы

Типичные механорецепторы, как правило, представляют собой инкапсулированные образования. Некоторые из них называют поверхностными концевыми органами, т.к. они в коже расположены поверхностно. Это диски Меркеля, тельца Мейснера, тельца Фатера-Пачини, тельца Догеля, колбы Краузе, тельца Руффини, нервно-сухожильные веретена, нервно-мышечные веретена и прочие (рис. 2).

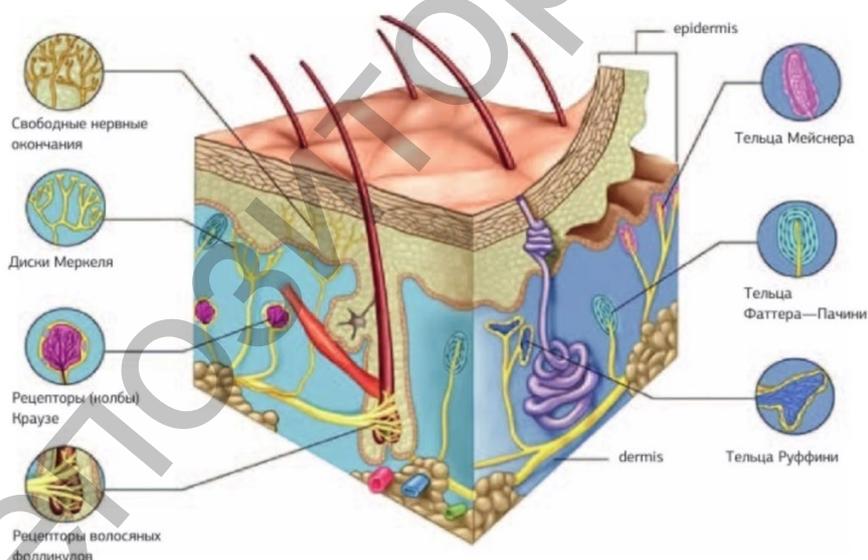


Рис. 2 – Расположение в коже различных механорецепторов

Тельца Фатера-Пачини (пластинчатые тельца) располагаются в соединительной ткани внутренних органов и глубоких слоях кожи, особенно на подушечках пальцев, на брыжейке, в молочной железе, кишечнике и других внутренних органах. Имеют вид округлых образований.

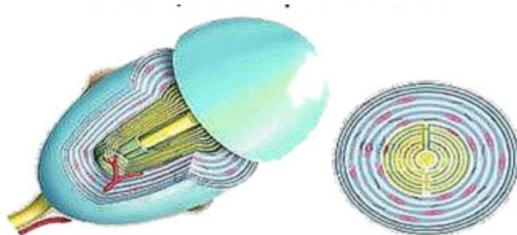


Рис. 3 – Тельца Фатера-Пачини (0,5–5 мм)

Структурными компонентами являются:

- внутренняя колба (луковица), образованная видоизмененными лейкоцитами, в которую проникают нервные волокна;
- наружная колба – слоистая соединительнотканная капсула из фибропластов и коллагеновых волокон, образующих concentricкие пластины, между которыми имеется жидкость.

Внутренняя часть капсулы содержит плоские, concentricки расположенные нейроглиальные клетки, ограничивающие внутреннюю колбу. Рецепторное волокно входит во внутреннюю колбу с одного его полюса и образует контакты с глиальными клетками. Терминальная часть рецепторного волокна содержит мелкие сферические митохондрии и светлые синаптические пузырьки. Внешний слой капсулы состоит из мощной соединительнотканной оболочки, образованной из плоских серповидных клеток и соединительнотканых волокон, между которыми находится интерстициальная жидкость.

Тельца Фатера-Пачини воспринимают ощущение вибрации, натяжения, давления на органы и внутриорганное давление. Принцип работы телец Фатера-Пачини на сегодня плохо изучен. Полагают, что местом возникновения потенциала действия в тельцах Пачини является область первого перехвата Ранвье. Тельца Фатера — Пачини находятся преимущественно в подкожной жировой клетчатке. Иногда они бывают настолько велики, что их можно рассмотреть невооруженным глазом.

Их основная функция – определение скорости и интенсивности действия объекта, контактирующего с кожей. Именно с помощью этих рецепторов мы можем ощутить силу и глубину давления на нас извне. Кроме того, тельца Пачини помогают нам ощущать вибрацию.

Тельца Мейснера (осязательные) размещаются в сосочковом слое дермы, имеют эллипсоидную форму и небольшие размеры. Это тактильные рецепторы, реагирующие на прикосновение. Присутствует в дерме кожи, особенно часто в кончиках пальцев, подошвах, сосках, веках, губах и половых органах. В центре тельца Мейснера располагается спирально свёрнутое безмиелиновое разветвление миелинового волокна, которое проходит через поперечно расположенные овальные клетки, напоминающие шванновские клетки. Снаружи тельце покрыто

соединительнотканной капсулой. Внутренняя колба состоит из глиальных клеток, лежащих перпендикулярно длинной оси тельца, между которыми располагаются веточки дендритов. Снаружи находится очень тонкая, переходящая в перинеurit слоистая капсула – наружная колба. Незначительная деформация капсулы передается глиоцитам и далее на дендриты.



Рис. 4 – Тельца Мейснера (50–140 мкм)

Тельца Мейснера правильной овальной (или эллипсоидной) формы, размерами 40–60 мкм. Располагаются они в отдельных сосочках дермы. Сверху эти клетки покрыты тонкой соединительнотканной капсулой, внутри которой расположены особые чувствительные элементы.

Тельца Мейснера обеспечивают восприятие ощущения от давления на кожу какого-либо предмета, служат для определения скорости и направления действующего агента.

Тельца Руффини находятся глубоко в дерме, а также в подкожной клетчатке. Они необходимы для измерения времени действия на кожу раздражающего стимула – чем оно продолжительнее, тем дольше работают рецепторы. Благодаря им мы узнаем, что на нашу кожу извне все еще продолжает действовать какой-то раздражитель, или он уже больше не активен. Например, если взять остро заточенный карандаш и несильно прислонить его к любому участку кожи, тельца Мейснера сразу же определяют, под каким углом наносится воздействие, с какой стороны оно направлено; тельца Руффини будут активно вырабатывать нервные импульсы до тех пор, пока мы не уберем карандаш – об этом моменте мы также узнаем от телец Руффини.

Является терморцептором.

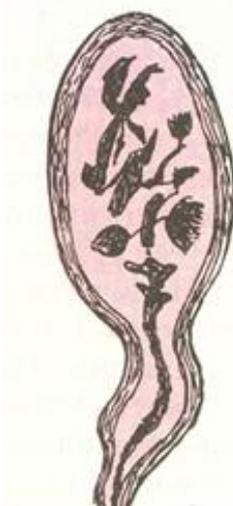


Рис. 5 –
Тельца
Руффини
(1–2 мм)

Клетки Меркеля расположены под эпидермисом, обладают крупными неправильной формы ядрами и микроворсинками, простирающимися к эпидермальным клеткам. У их оснований располагаются дисковидные окончания сенсорных аксонов (диски Меркеля). Группа из 10–20 клеток Меркеля образует синаптические контакты с окончаниями одного сенсорного аксона (тельца Пинкуса-Игго). Клетки Меркеля реагируют на внезапные смещения кожи, например при поглаживании.

Колбы Краузе – мелкие округлые тельца, являющиеся механорецепторами и холодowymi рецепторами. Они лежат в дерме кожи, слизистой оболочке полости рта, подгортанника, в конъюнктиве глаза. Внутренняя колба образована плоскими глиоцитами между которыми тонкие ветви дендрита образуют сплетения в виде клубочка. Наружная капсула очень тонкая.



Концевая
колба Краузе

Рис. 6 – Концевая колба Краузе (40–150 мкм).

Концевые колбы Краузе имеют овальную форму; они находятся непосредственно под сосочками дермы, состоят из нервного волокна, свернутого в виде клубка. Размер колб Краузе невелик – до 100–120 мкм. Основная функция этих рецепторов – восприятие механического раздражения. Имеются также данные, что колбы Краузе ответственны и за восприятие холода.

На фильтрацию сенсорных сигналов оказывают влияние такие нейромедиаторы как ацетилхолин, дофамин, эндорфины и другие.

2.2 Энергозависимость рецепторов и их технический аналог

Так как весь анализатор механорецепции является производным нервной ткани, то энергозависимость особенно высокая. Нейроны снабжаются питательными веществами и кислородом через нейроглию и расположенные в ней кровеносные сосуды. При гипоксии и тромбах может нарушаться питание отдельных участков (кожи или органов), начнётся ретроградная дегенерация нейронов (в некоторых случаях возможно восстановление функций волокна через некоторое время после восстановления питания) и утрату рецепции на участке. Однако гипоксия в мозге может привести к гораздо худшим последствиям, утратой функций целых отделов или полей коры мозга.

Аналогом механорецепторов являются устройства, основанные на пьезоэффекте. Тельца Руффини в своём составе имеют коллагеновые волокна, а они проявляют пьезоэлектрические свойства. Пьезоэлектрический эффект (пьезоэффект) состоит в том, что при механических деформации некоторых кристаллов в определённых направлениях на их гранях появляются электрические заряды противоположных знаков, т.е. механические воздействия трансформируются в напряжение. Получается, что тельца Руффини функционируют как своеобразные пьезоэлектрические устройства, поскольку в них между нервной терминалью и коллагеновым волокном нет какой-либо иной ткани. В технике часто используется обратный пьезоэффект, когда электрический ток преобразуется в механические колебания – например, для генерации ультразвука.

ГЛАВА 3

БИОФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЗРЕНИЯ

3.1 Оптическая система глаза

Глаз человека является оптическим прибором, имеет не совсем правильную сферическую форму. Его вертикальный, горизонтальный и осевой размеры равны соответственно 23,4; 23,6; 24,3 мм. Свет попадает в глаз через роговицу. Показатель преломления вещества 1,376, радиус кривизны передней поверхности 7,7, задней – 6,8 мм. Эта часть глаза обладает наибольшими преломляющими свойствами: оптическая сила ее передней поверхности – 50 дптр. За роговицей находится хрусталик, представляющий собой двояковыпуклую линзу с радиусом кривизны передней поверхности 10, задней – 6 мм.

Хрусталик состоит из пластинчатых слоев, неодинаковых как по радиусу кривизны, так и по показателю преломления. Общий показатель преломления вещества хрусталика 1,414–1,424, оптическая сила в наиболее уплотненном состоянии 19,1 дптр. Пространство между роговицей и хрусталиком заполнено водянистой влагой, а внутренняя часть глаза – стекловидным телом – прозрачной гелеобразной массой, состоящей из внеклеточной жидкости с коллагеном и гиалуроновой кислотой в коллоидном растворе. Водянистая влага и стекловидное тело имеют показатель преломления 1,336.

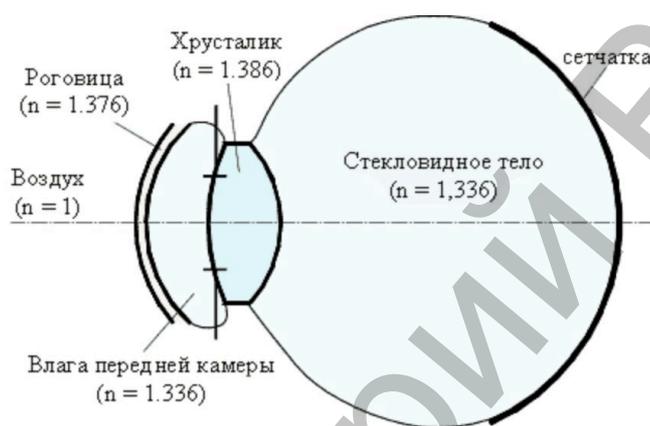


Рис. 7 – Оптическая система глаза
(biofaile.ru)

Внутренний слой глаза, содержащий зрительные элементы, называется **сетчаткой**. К сетчатке подходит зрительный нерв, отводящий нервные импульсы в зрительный центр головного мозга. В области примыкания зрительного нерва к сетчатке находится **слепое пятно**, нечувствительное к свету, а в середине сетчатки – область, где острота зрения при дневном освещении максимальна – **желтое пятно**.

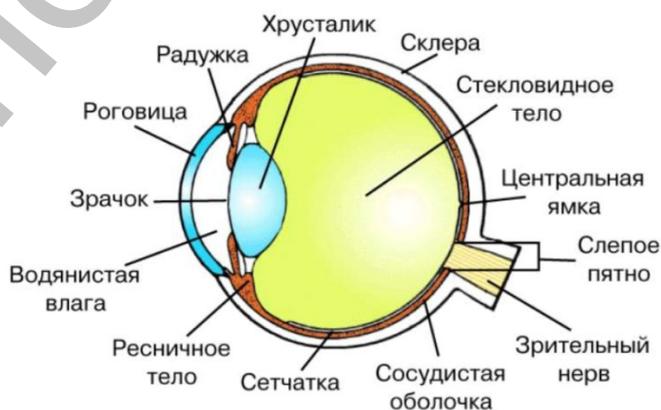


Рис. 8 – Строение глаза
(biofaile.ru)

Через геометрический центр роговицы и хрусталика проходит *главная оптическая ось*, а через центр хрусталика и желтое пятно – *зрительная ось*. Зрительная ось совпадает с направлением наилучшей светочувствительности

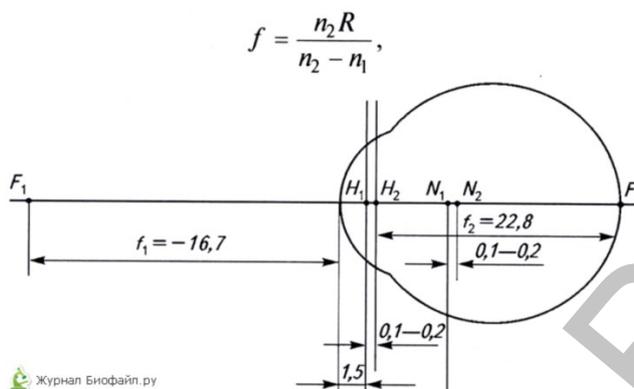


Рис. 9 – **Оптические системы глаза**

где: F_1 и F_2 – фокусы; f_1 и f_2 – фокусные расстояния;

H_1 и H_2 – главные точки; N_1 и N_2 – узловые точки.

Расстояния даны в мм (biofaile.ru).

Фокусные расстояния f_1 и f_2 не равны. Для сферической поверхности фокусные расстояния, как со стороны предметов, так и со стороны изображения могут быть вычислены по формуле:

$$f = n_2 R / (n_2 - n_1),$$

где n_1 – показатель преломления первой среды (из которой исходят параллельные лучи); n_2 – показатель преломления второй среды; R – радиус кривизны поверхности раздела двух сред. Соответственно оптическая сила сферической поверхности равна:

$$D = 1/f = (n_2 - n_1) / n_2 R.$$

Оптическая сила линзы с двумя преломляющими поверхностями:

$$D = D_1 + D_2 - d/n \cdot D_1 D_2,$$

где D_1 и D_2 – оптическая сила передней и задней поверхностей линзы соответственно; d – расстояние между ними; n – показатель преломления заключенной между ними среды.

Главные плоскости оптической системы глаза, перпендикулярные главной оптической оси и проходящие через главные точки H_1 и H_2 , не совпадают.

H_1 и H_2 – это точки, для которых линейное увеличение равно +1:

$$\Gamma = a_2: a_1 = +1,$$

где a_1 – расстояние от предмета до линзы; a_2 – расстояние от линзы до изображения.

С главными плоскостями не совпадают плоскости, перпендикулярные главной оптической оси и проходящие через узловые точки N_1 и N_2 .

Для этих точек угловое увеличение равно 1:

$$Z = \operatorname{tg}\varphi_2 / \operatorname{tg}\varphi_1 = 1,$$

где φ_1 – угол раскрытия пучка лучей точки предмета; φ_2 – угол раскрытия пучка лучей для сопряженной точки изображения.

Глаз имеет четыре преломляющие поверхности, образованные роговицей, водянистой влагой и хрусталиком. Снаружи эта оптическая система ограничена воздухом, изнутри – стекловидным телом. Часто для упрощения вычисления всю оптическую систему глаза представляют линзой, которая со стороны пространства предметов окружена воздухом, а со стороны пространства изображений – жидкостью с показателем преломления 1,336, главные H_1 и H_2 и узловые N_1 и N_2 точки совмещают.

Оптическая сила такой системы составляет 58,6 дптр, а сама система называется **приведенным редуцированным глазом**.

Чем дальше предмет удален от глаза, тем меньше его изображение на сетчатке. Наименьший угол зрения, при котором человек ещё способен видеть отдельно две различные точки предмета (**угловая разрешающая способность**), составляет примерно одну минуту. При расположении предмета на расстоянии 25 см линейная разрешающая способность человеческого глаза составляет 70 мкм, а размер изображения этих точек на сетчатке – 5 мкм, что, в свою очередь, равно среднему расстоянию между колбочками.

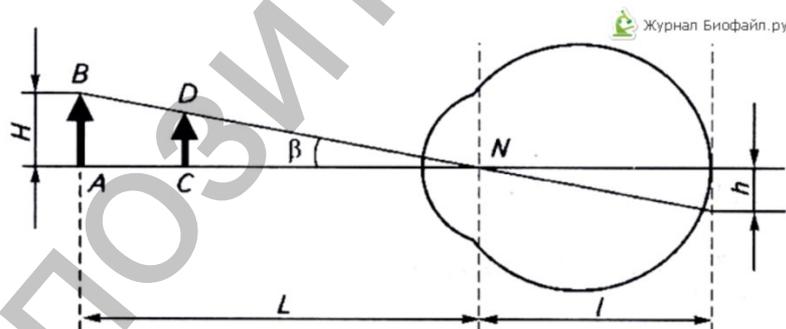


Рис. 10 – Построение изображения предмета на сетчатке глаза (biofile.ru)

Возможность фокусирования на сетчатке изображений различно удаленных предметов за счет изменения кривизны хрусталика, особенно его передней поверхности, называется **аккомодацией**. Чем ближе расположен предмет, тем больше должна быть кривизна хрусталика и его оптическая сила.

Хрусталик заключен в капсулу, которая по краям переходит в волокна цилиарной связки. Эти волокна всегда натянуты. Поэтому

в расслабленном состоянии хрусталик максимально растянут, и его оптическая сила минимальна. В этом состоянии глаз способен различать предметы, находящиеся только на очень далеком расстоянии. Механическое напряжение волокон цилиарной связки регулируется цилиарной мышцей. При сокращении мышцы, иннервируемой парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва, натяжение цилиарной связки уменьшается, и хрусталик за счет своей эластичности принимает более выпуклую форму. С возрастом в результате обезвоживания эластичность хрусталика уменьшается, в результате чего ограничивается возможность регуляции его радиуса кривизны, развивается так называемая **старческая дальнозоркость**. При этом рассматривание близких предметов, требующее для аккомодации малых радиусов кривизны хрусталика, затруднено, а далеко расположенные предметы видны по-прежнему хорошо.

У здорового молодого человека аккомодация не вызывает напряжения при рассматривании предметов, находящихся на расстоянии более 25 см. Это наименьшее расстояние называется **расстоянием наилучшего видения**.

Точка ближайшего видения – способность ясно видеть в фокусе близлежащий предмет – отдалается в течение жизни. В десятилетнем возрасте она приблизительно равняется 9–10 см и отдалается до 83 см в возрасте 60 лет. Эта регрессия точки ближайшего видения возникает в результате уменьшения эластичности хрусталика и потери аккомодации.

3.2 Недостатки оптической системы глаза

Оптическая система глаза имеет ряд недостатков. Роговица и хрусталик чаще всего имеют неправильную сферическую форму и напоминают собой сегмент эллипсоида вращения. Это приводит к явлению **астигматизма**. При этом оптическая сила в вертикальной плоскости не равна оптической силе в горизонтальной плоскости (обычно первая несколько больше второй), то есть глаз по вертикали может быть близоруким, а по горизонтали – дальнозорким. Астигматизм присущ в небольшой степени почти всем людям. Если разница в оптических силах не превышает 0,5 дптр, то астигматизм называют «физиологическим» и не корректируют очками. При большей степени дефекта зрение корректируется цилиндрическими линзами, а при «нерегулярном» астигматизме – только контактными линзами.

Сферическая абберация возникает из-за того, что фокусное расстояние центральной части и роговицы, и хрусталика больше фокусного расстояния периферической части. Этот недостаток почти не проявляется при малых значениях диаметра зрачка, когда вклад периферических отделов оптической системы в построение изображения

невелик. С увеличением диаметра зрачка изображение становится все более нерезким.

Хроматическая абберация возникает вследствие явления дисперсии белого света: показатель преломления света зависит от его длины волны, чем она короче, тем больше показатель преломления. Поэтому синие предметы, требующие меньшей аккомодации, кажутся более удаленными, чем расположенные на том же расстоянии красные предметы. Этот эффект широко использовался при создании витражей готических храмов: фон делался синим, а все остальные предметы и фигуры окрашивались в другие цвета. В результате плоское изображение приобретало объем.

3.3 Диоптрический аппарат животных

Минимальный диаметр наружных сегментов палочек и колбочек ограничен физическими характеристиками электромагнитного излучения видимого спектра. Они не могут быть меньше 2 мкм в поперечнике. Животные с хорошим зрением должны иметь большие глаза – и не просто относительно размеров тела, но и в абсолютном значении. Глаза мелких воробьиных, таких как лесная завирушка или зяблики – ради высокого качества зрения достигают большего размера. Сравнительно маленькие глаза ночных и сумеречных грызунов – крыс и мышей – указывают на малую остроту их зрения. Можно отметить множество адаптаций, приспособляющих их к различным условиям обитания и способу существования.

У глубоководных рыб для различения большего количества деталей глазное яблоко не увеличивается в диаметре (оно бы в черепе не поместилось), а удлиняется в одном измерении, откуда и старое название – «телескопический глаз». Глаз имеет огромный хрусталик и длинный цилиндрический глазной бокал с хорошо развитой сетчаткой в дне. Дополнительная сетчатка простирается на стенке трубки. Хотя хрусталик и имеет некоторый контроль фокусировки, оптика глаза предполагает, что он всегда близорук. Предполагали, что дополнительная сетчатка на стенке бокала позволяет получать изображение удаленных объектов, однако более поздние работы показывают, что это маловероятно. Дополнительная сетчатка в основном связана с обнаружением диффузного света, в частности испускаемого фотофорами других обитателей глубин моря.

Хрусталик глаза южноамериканской четырехглазкой *Anableps tetraphthalmus*, которая плавает, выставив глаза наполовину на воздух, наполовину, оставляя их в воде, имеет такую форму, что свет сверху (из атмосферы) фокусируется на одном сегменте сетчатки, а свет снизу (из водного окружения) – на другом. Роговица сходным образом специализирована для фокусирования света на разных сетчатках. В результате четырехглазка *Anableps* имеет по две оптических системы

в каждом глазу. Хрусталики рыб по сравнению с хрусталиком человека огромны и имеют более сферическую форму. Это обусловлено тем, что фокусировка глаза рыбы (и вообще водных животных) осуществляется именно хрусталиком, а роль роговицы минимальна. Это находится в резком контрасте с глазами, функционирующими в воздушной среде, как наши собственные, в которых две трети оптической силы приходится на роговицу. В этом случае хрусталик лишь уточняет фокусировку.

Дополнительным усложнением некоторых «воздушных» глаз является наличие очков перед роговицами. Они развиваются у некоторых ящериц и змей из слившихся век. Их основная роль состоит в защите роговицы от абразивных свойств окружающей среды, но у некоторых видов они играют важную роль в преломлении света. Роговица рыб, напротив, настолько незначительна для оптики глаза, что часто имеет неправильную форму, что было бы фатально для нормального зрения наземных позвоночных, таких как мы сами. Хрусталики рыб, к тому же, лежат обычно непосредственно за роговицей, так что передняя камера либо мала, либо отсутствует, и таким образом достигается максимальное фокусное расстояние от сетчатки и большой угол зрения.

3.4 Фоторецепторы. Зрительные пигменты животных

Зрительные пигменты животных, состоящие изопсинов и соединенных через шиффову связь с хромофорами, формируются из витамина А. Различают два типа хромофоров – ретиналь 1 и ретиналь 2 (3,4 – дегилроретиналь). Когда к опсину присоединяется ретиналь 1, образуется **родопсин**, когда ретиналь 2 – **порфиросин**. Родопсин и порфиросин различаются по λ_{\max} . Средняя λ_{\max} порфиросина сдвинута в красную сторону на 20 нм по сравнению с λ_{\max} родопсина. Полагали, что этот сдвиг отражает адаптацию к жизни в загрязненных водах, где коротковолновая часть белого света рассеивается в большей степени. По этой причине распространение порфиросина ограничено в основном палочками пресноводных рыб, а у рыб поверхностного слоя – родопсин.

Колбочки, работающие при высоких уровнях освещения, образуют систему дневного зрения и обеспечивают цветоразличение. Палочки – рецепторы сумеречного зрения – в 20–100 раз чувствительнее колбочек. Обновление фоторецепторной мембраны осуществляется постоянно при помощи клеток пигментного эпителия, которые «откусывают и переваривают» старые (наружные) диски фоторецепторной мембраны. Новые диски (или складки у колбочек) нарастают от основания наружного сегмента. В сетчатке макаки-резуса палочка производит в день 80–90 новых дисков. Каждая клетка пигментного эпителия контактирует с 25–40 наружными сегментами. Таким образом, каждая такая клетка должна «откусить и переварить» примерно 2000 дисков в день. Обновление

фоторецепторных дисков у всех позвоночных животных подчинено циркадному ритму: обновление палочковых дисков идет днем, а колбочковых – ночью. Существует врожденное генетическое заболевание, когда пигментный эпителий не способен удалять отработанные части палочек и колбочек, и они скапливаются в щели между сетчаткой и пигментным эпителием, что в конечном счете приводит к слепоте.

Адаптация зрения к условиям освещения

У разных животных разные наборы палочек и колбочек. У строго дневных ящериц только колбочковая сетчатка. У животных, активных в сумерки, в сетчатке преобладают палочки. У животных, активных и днем, и в сумерки, сетчатка содержит и палочки, и колбочки. После заката солнца у таких животных идет «перестройка» сетчатки с колбочкового зрения на палочковое — так называемая темновая адаптация. Так, человек в сумерки перестает различать цвета («ночью все кошки серы»): красные цветы мака становятся черными, а сине-фиолетовые — очень светлыми. Это происходит потому, что максимум спектральной чувствительности у палочек сдвинут относительно колбочек в голубой конец спектра. Это явление носит название сдвига Пуркинье (по имени чешского естествоиспытателя Я. Пуркине).

В сетчатке млекопитающих темновая адаптация идет за счет перестройки нервных связей внутри сетчатки, у рыб — за счет движения рецепторов в сетчатке: при большой яркости освещения палочки выдвигаются и «прячутся» от света в отростках клеток пигментного эпителия, а в эти отростки заходят гранулы темного экранирующего пигмента меланина. В сумерки, напротив, колбочки уползают от света, а палочки приближаются. Это так называемая ретиномоторная реакция. Колбочки низших позвоночных, содержащие разные зрительные пигменты, имеют и разное строение. Они располагаются в сетчатке регулярно, образуя разные мозаичные картины, характерные для данного вида животных. У рептилий (кроме змей и гекконов) и дневных птиц в колбочках между наружным и внутренним сегментами, т. е. на пути света, находится жировая капля, окрашенная каротиноидными пигментами, из-за чего сетчатка ящерицы или черепахи под микроскопом выглядит как ткань в красный, оранжевый и желтый горошек. Эти внутри колбочковые фильтры изменяют реальную спектральную чувствительность колбочки. Возможно, они служат линзами, фокусирующими свет на наружном сегменте, или предохраняют наружные сегменты от повреждающего действия ультрафиолета. У млекопитающих все колбочки одинаковой формы. В сетчатке человека и обезьян колбочки, содержащие разные зрительные пигменты, расположены хаотически.

Сетчатка состоит из нескольких слоев клеток. Ближе всего к свету расположены слои нервных клеток, отводящие электрические сигналы от палочек и колбочек в мозг. Далее располагаются сами фоторецепторные

клетки. Каждая из них имеет два сегмента: наружный и внутренний, соединенные между собой тонкой ножкой. Своим наружным сегментом, содержащим зрительные пигменты, эти клетки ориентированы в сторону, противоположную свету. Зрительные пигменты имеют в своем составе хромофор, который поглощает свет. Таким образом, свет, прежде чем попасть на зрительные пигменты, должен пройти через роговицу, хрусталик, стекловидное тело и несколько слоев клеток. При этом поглощается не более 50% света. Дополнительные потери возникают в связи с тем, что одна часть света отражается от роговицы, а другая, прошедшая мимо светочувствительных элементов, поглощается клетками эпителия глаза. И только 10% квантов света, попавших на глаз, поглощаются зрительными пигментами в палочках.

У человека наружный слой сетчатки покрыт слоем, в состав которого входит пигмент фуксин, обладающий большим коэффициентом поглощения. В отсутствие отражения и рассеяния света четкость изображения повышается. У некоторых ночных животных между зрительными элементами и пигментным слоем имеется отражающий слой, благодаря которому на зрительные пигменты попадают не только прямые, но и отраженные лучи. В результате в условиях дефицита освещенности повышается возможность восприятия света. За счет отражения падающего света у таких животных глаза в темноте светятся.

3.5 Закон Вебера и психофизиологический закон Вебера-Фехнера

Минимальная яркость светового пятна, которую способен воспринять глаз на абсолютно черном фоне при полной световой адаптации, называется **абсолютным порогом чувствительности**. Для человека эта величина составляет $(2,1-5,7) \cdot 10^{-17}$ Дж. Это соответствует 58–148 квантам сине-зеленого цвета. Минимальная обнаруживаемая разность между яркостью освещенного фона и яркостью светового пятна называется **разностным порогом чувствительности**. Отношение минимальной обнаруживаемой разности к яркости освещенного фона называется **дифференциальным порогом**.

Согласно **закону Вебера**, дифференциальный порог остается постоянным при изменении яркости фона. Таким образом, величина разностного порога чувствительности увеличивается с увеличением яркости фона.

Зависимость между интенсивностью ощущения и интенсивностью света описывается **законом Вебера-Фехнера**: если интенсивность света возрастает по логарифмическому закону, то интенсивность ощущения света растет линейно:

$$\psi = k \cdot \ln I/I_0,$$

где I – интенсивность света; I_0 – абсолютный порог чувствительности; k – константа.

Этот закон носит также название *психофизического закона Вебера-Фехнера*. Он пригоден для описания любых сенсорных процессов, кроме процессов, идущих при очень слабой стимуляции.

3.6 Изомеризация ретиналя. Механизм возникновения электрического потенциала

Изомеризация ретиналя является первичным фотохимическим процессом. Лучше всего фотопроцессы изучены в палочках. В ответ на поглощение квантов света их мембраны, содержащие зрительный пигмент родопсин, генерируют электрический сигнал.

Родопсин является хромопротеином. Он состоит из белковой части – опсина и небелковой – ретиналя (половины молекулы β -каротина). Ретиналь является хромофором родопсина. Он имеет множество изомеров, но в зрительных пигментах встречается только 11-цис-ретиналь, а в некоторых редких случаях 9-цис-ретиналь.

Ретиналь связан с опсином ковалентной протонированной альдиминовой связью. Эта связь располагается между альдегидной группой ретиналя и ϵ -аминогруппой лизина молекулы опсина.

В молекуле опсина выделяются большой гидрофобный участок, погруженный в фосфолипидную мембрану, и меньший гидрофильный, выступающий над её поверхностью. Фоторецепторная мембрана отличается крайне низкой вязкостью вследствие высокого содержания полиненасыщенных жирных кислот. Это способствует быстрой вращательной и латеральной диффузии молекул родопсина и облегчает их конформационные превращения после поглощения света.

Изолированный ретиналь имеет максимум поглощения в области 370–380, а опсин – в области 278 нм. Их взаимодействие сдвигает максимум спектра поглощения родопсина в видимом диапазоне в область 500 нм. Это явление называется *батохромным сдвигом*. Кроме этого, родопсин имеет ещё один максимум поглощения – на длине волны 350 нм (ультрафиолетовая область). Благодаря преимущественному поглощению зеленых и голубых лучей, изолированный родопсин имеет красный цвет. Со спектром поглощения родопсина совпадает спектр поглощения палочек, который близок к кривой спектральной чувствительности скотопического зрения.

В темноте ретиналь находится в цис-конфигурации, что обеспечивает его полное стерическое соответствие молекуле опсина. Поглощение фотона π -электронами сопряженных двойных связей переводит молекулу ретиналя в возбужденное состояние и вызывает разрыв π -связи. Тогда одна часть молекулы поворачивается вокруг

оставшейся σ -связи, и ретиналь переходит в полностью транс-конфигурацию. После ряда превращений, в ходе которых происходит депротонирование и изменение конформации опсина, связь между ретиналем и опсином разрывается. Выделившийся при этом ретиналь находится в транс-конфигурации. Этот процесс называется **фотолизом родопсина**.

Обратное превращение транс-ретиналя в 11-цис-ретиналь происходит с помощью фермента ретинальизомеразы, после чего 11-цис-ретиналь присоединяется к опсину с образованием родопсина.

Для возникновения сигнала, передающего информацию о зрительном ощущении в мозг, необходимо изменение трансмембранного потенциала палочки.

В состоянии покоя цитоплазматическая мембрана наружного сегмента палочек проницаема в основном для натрия, а не для калия. Поэтому в отличие от всех других известных клеток, цитоплазма наружного сегмента палочек заряжена положительно.

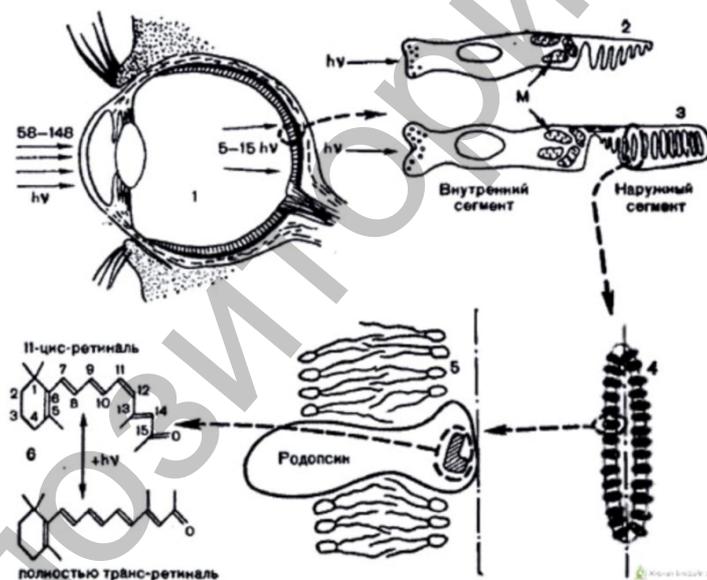


Рис. 11 – Структура органа зрения

1 – разрез глаза; 2 – колбочки;
3 – палочки (М-скопление митохондрий); 4 – диск наружного сегмента палочки; 5 – фрагмент мембраны диска со встроенной в неё молекулой родопсина; 6 – хромофорная группировка родопсина – ретиналь в 11-цис и полностью транс-конфигурациях.

Поглощение кванта света и следующие за ним фотопревращения родопсина приводят к тому, что проницаемость палочек для натрия уменьшается. Каждый поглощенный квант вызывает блокаду 100–

300 натриевых каналов. Предполагается, что механизмом передачи информации о фотолизе родопсина натриевым каналам является блокада, вызываемая внутриклеточными медиаторами, которые появляются при воздействии света на зрительные пигменты. Этими медиаторами являются ионы кальция и циклический 3'-5'-гуанозинмонофосфат (цГМФ).

При возбуждении изменяется только проницаемость мембраны для натрия, для других ионов эта величина остается на прежнем уровне. Поэтому в условиях блокады натриевых каналов на первое место выступают калиевые. Диффузия K^+ наружу из клетки в сторону меньшей концентрации вызывает появление там положительного заряда, а в клетке, наоборот, - отрицательного.

Сразу после поглощения кванта света возникает **ранний рецепторный потенциал** (РРП) продолжительностью 1 мс. Предполагается, что РРП вызывается перемещением молекулы родопсина в мембране при конформационных превращениях в нем. Молекула родопсина содержит фиксированные заряды, и их смещение относительно липидного бислоя приводит к формированию РРП. Амплитуда РРП зависит от интенсивности вспышки, но не превышает 5 мВ. Чем меньше квантов света падает на сетчатку, тем выше вероятность их взаимодействия с молекулами невыцветшего родопсина и соответственно выше амплитуда РРП.

Через 1 мс после РРП возникает **поздний рецепторный потенциал** (ПРП), вызываемый уже не конформационными перестройками молекулы родопсина, а транспортом ионов через мембрану.

Амплитуда ПРП растет с увеличением интенсивности света по закону

$$A = \alpha \cdot I / I + kI_s,$$

где I_s – интенсивность светового стимула (число фотонов, падающих за единицу времени на единицу площади); α и k – константы, зависящие от длины падающего света.

Зрительный пигмент колбочек отличается от такового для палочек. В качестве хромофора по-прежнему выступает 11-цис-ретиналь, а белковая часть образована светочувствительным элементом йодопсином. Существуют три вида йодопсинов, имеющих максимумы поглощения при 445 нм (синий цвет), 535 нм (зеленый) и 570 нм (оранжевый). Каждая колбочка имеет только один вид этих молекул. Согласно трехкомпонентной теории зрения, сформулированной в 1801 году Т. Юнгом и развитой затем Г. Гельмгольцем, всякий цвет оказывает воздействие на каждый тип колбочек, но в разной степени. Комбинация полученных сигналов передается в головной мозг, где анализируется. В результате возникает ощущение того или иного цвета. В настоящее время эта теория работает только для колбочек, однако на уровне сетчатки

и нейронов действуют другие механизмы, которые еще до конца не изучены.

Иногда вследствие генетических заболеваний нарушается синтез красного или зеленого йодопсина. Нарушение восприятия какого-либо цвета называется **дальтонизмом**. Так как информация о патологии цветового восприятия передается по наследству как рецессивный признак, сцепленный с X-хромосомой, то дальтонизмом чаще всего страдают мужчины (примерно 8%) и гораздо реже женщины (менее 0,4%).

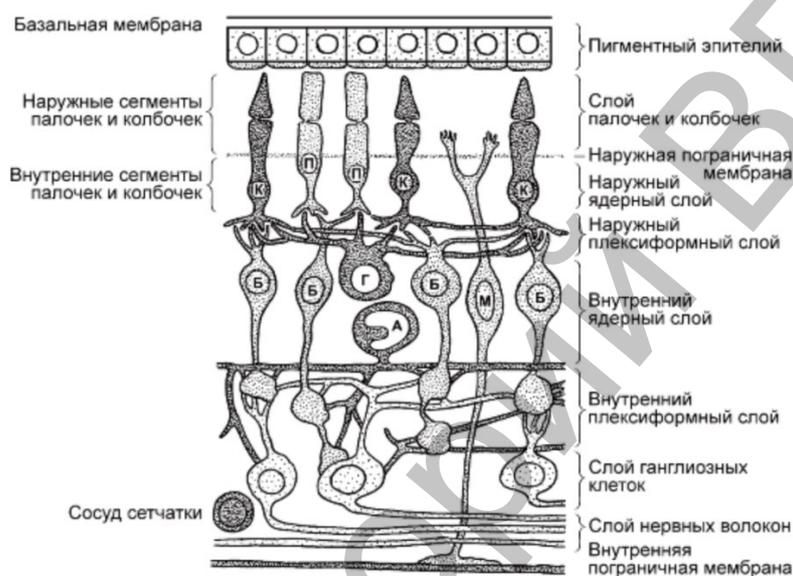


Рис. 12 – Строение сетчатки.

К – колбочки, П – палочки, Б – биполярные клетки,
А – амакринные, Г – горизонтальные

Различные клетки сетчатки (фоторецепторы, биполярные, горизонтальные, амакринные, а также дендритная зона ганглиозных нейронов) генерируют **локальные потенциалы**, но не ПД (рис. 12). Из всех клеток сетчатки ПД возникают только в аксонах ганглиозных клеток (Г). Суммарные электрические потенциалы сетчатки – **электроретинограмма (ЭРГ)**. ЭРГ регистрируют так: один электрод накладывают на поверхность роговицы, другой – на кожу лица. ЭРГ имеет несколько волн, связанных с возбуждением различных структур сетчатки и суммарно отражает интенсивность и длительность действия света. Данные ЭРГ могут использоваться в диагностических целях при заболеваниях сетчатки

Фоторецепторы образуют синапсы с биполярными нейронами. В области центральной ямки расположены преимущественно колбочки. Каждая колбочка центральной ямки образует синапс только с одним биполярным нейроном.

Биполярные нейроны синаптически связаны с ганглиозными и амакринными клетками. Популярна концепция о том, что ограниченное

число биполярных клеток передает информацию 16 типам ганглиозных клеток при участии не менее 20 типов амакринных клеток.

Горизонтальные клетки формируют синаптические контакты с отростками фоторецепторов. Горизонтальные клетки получают информацию от колбочек и передают её также колбочкам. Соседние горизонтальные клетки связаны между собой щелевыми контактами.

Амакринные клетки. Их перикарионы находятся во внутренней части внутреннего ядерного слоя в области синапсов между биполярными и ганглиозными клетками. Эти клетки получают информацию от биполярных нейронов и передают её ганглиозным нейронам. Функции десятков подтипов амакринных клеток полностью не выяснены. Часть клеток участвует в формировании пути палочкового зрения в сетчатке, другие отвечают за начало и окончание световых сигналов, третьи следят за правильностью движения светового пятна. В целом амакринные клетки выполняют функцию вставочных нейронов, осуществляющих первоначальный анализ световых сигналов.

Ганглиозные клетки – крупные мультиполярные нейроны многих разновидностей. Биполярные и амакринные клетки образуют синапсы на ганглиозных нейронах. Их аксоны образуют зрительный нерв.

Мюллеровские клетки. Кроме нейронов, сетчатка содержит крупные клетки радиальной глии – мюллеровские клетки. Их ядра расположены на уровне центральной части внутреннего ядерного слоя. Наружные отростки заканчиваются микроворсинками, образуя наружный пограничный слой. Внутренние отростки имеют расширение (ножку) во внутреннем пограничном слое на границе со стекловидным телом. Глиальные клетки играют важную роль в регуляции ионного гомеостаза сетчатки. В частности, они снижают концентрацию K^+ во внеклеточном пространстве, где концентрация этих ионов при световом раздражении резко увеличивается. Плазматическая мембрана мюллеровских клеток в области ножки характеризуется высокой проницаемостью для ионов K^+ . Мюллеровская клетка захватывает K^+ из наружных слоёв сетчатки и направляет поток этих ионов через свою ножку в жидкость стекловидного тела.

Нейромедиаторы. Нейроны сетчатки синтезируют ацетилхолин, дофамин, *L*-глутаминовую кислоту, глицин, ГАМК. Некоторые нейроны содержат серотонин и нейропептиды. Палочки и колбочки в синапсах с биполярными клетками секретируют глутамат. Разные амакринные клетки выделяют глицин, дофамин, ацетилхолин и ГАМК, оказывающие тормозные эффекты. Нейромедиаторы для биполярных и горизонтальных не идентифицированы.

Ответы палочек, колбочек и горизонтальных клеток являются гиперполяризирующими, ответы биполярных клеток либо гиперполяризирующие, либо деполяризирующие. Амакринные клетки создают деполяризирующие потенциалы.

Характеристики цвета.

Цвет имеет три основных показателя: *тон* (оттенок), *интенсивность* и *насыщенность*. Для каждого из цветов существует *дополнительный* (комплементарный) цвет, который, будучи должным образом перемешан с исходным цветом, дает ощущение белого цвета. Чёрный цвет является ощущением, создаваемым отсутствием света. Восприятие белого цвета, любого цвета спектра и даже дополнительных цветов спектра может быть достигнуто смешением в различных пропорциях красного (570 нм), зелёного (535 нм) и голубого (445 нм) цветов. Поэтому красный, зелёный и голубой – *первичные (основные) цвета*. Восприятие цвета зависит в какой-то мере от цвета других объектов в поле зрения. Например, красный объект кажется красным, если поле освещается зелёным или голубым цветом, и этот же красный объект будет казаться бледно-розовым или белым, если поле будет освещаться красным цветом.

Цветовосприятие – функция колбочек. Существует три типа колбочек, каждый из которых содержит только один из трёх разных (красный, зелёный и синий) зрительных пигментов.

Трихромазия – возможность различать любые цвета – определяется присутствием в сетчатке всех трёх зрительных пигментов (для красного, зелёного и синего – первичные цвета).

Дихромазии (цветовая слепота, или дальтонизм) – дефекты цветового восприятия (преимущественно у мужчин; например, в Европе разные дефекты у мужчин составляют 8% общей популяции) по одному из первичных цветов – подразделяют на протанопии (красный), дейтанопии (зелёный) и тританопии (синий).

Протанопия (страдает восприятие красного, примерно 25% случаев цветовой слепоты) развивается при связанном с хромосомой X наследовании генного дефекта.

Дейтанопия (цветовая слепота по восприятию зелёного, около 75% всех случаев; связанное с хромосомой X наследование, полиморфизм гена).

Тританопия (страдает преимущественно восприятие фиолетового цвета, дефектное зрение по синему и жёлтому). Аутомное доминантное наследование дефектного гена.

Полная цветовая слепота – ахромазия – встречается крайне редко. При ахромазии поражается весь колбочковый аппарат, и человек видит все предметы в разных оттенках серого.

ГЛАВА 4

БИОФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЛУХА

4.1 Наружное ухо и среднее ухо

Наружное ухо человека состоит из ушной раковины и наружного слухового прохода, имеющего длину 2,7 см, закрытого барабанной перепонкой. Известно, что резонанс наблюдается только тогда, когда длина резонатора составляет $\frac{1}{4}$ длины волны. Поэтому наружный слуховой проход имеет резонансную частоту 3 кГц, что соответствует максимальной чувствительности слуха. Так прослеживается связь между геометрией наружного уха и максимальной чувствительностью слуха в области 1–4 кГц.

Среднее ухо является устройством, предназначенным для трансформации звуковых колебаний воздуха в звуковые колебания жидкой среды внутреннего уха, то есть среды, имеющей большую инерцию, чем воздух. Чтобы привести в движение инерционную жидкость, нужно получить выигрыш в давлении. Это достигается за счет двух факторов. Во-первых, косточки среднего уха работают как рычаг, обеспечивающий выигрыш в силе в 1,3 раза. Во-вторых, площадь барабанной перепонки человека значительно больше площади перепонки овального окна внутреннего уха, поэтому обе мембраны и связывающие их косточки выполняют функцию трансформации давления.

Другой важной функцией среднего уха является защита внутреннего уха от чрезмерных механических нагрузок при воздействии очень громких звуков. Это достигается за счет изменения характера колебаний стремечка в зависимости от силы звука. При пороговых значениях звукового давления стремечко колеблется как поршень. Абсолютные значения смещения очень малы и повторяют движения барабанной перепонки. При возрастании силы звука характер колебаний стремечка меняется. При средней силе звука стремечко начинает совершать колебательные движения вокруг вертикальной оси у одного конца овального окна (подобно открываемой и закрываемой двери). А при очень громком звуке стремечко начинает совершать вращательные движения вокруг горизонтальной оси овального окна, так что, когда один конец стремечка вдавливаются в овальное окно, другой движется в противоположную сторону. Таким образом предотвращаются избыточно сильные движения жидкости во внутреннем ухе. Такое изменение характера движений стремечка имеет решающее значение для защиты внутреннего уха от механических повреждений при резких внезапных звуках, например, взрывах, когда не успевает осуществиться любой рефлекторный механизм защиты.



Рис. 13 – Строение слухового анализатора

Внутреннее ухо

Внутреннее ухо в отличие от наружного и среднего заполнено жидкостью. Для слуха важна только улитковая часть внутреннего уха, имеющая форму спирали и образующая у человека два с половиной витка. Длина развернутой улитки 35 мм, а её объём – 100 мкл. В улитке располагаются три параллельных наполненных жидкостью канала. Вестибулярный и барабанный каналы заполнены перелимфой и соединены в вершине улитки маленьким отверстием – геликотремой. Эти два канала отделены друг от друга не сообщающимся с ними улитковым каналом. Улитковый канал заполнен эндолимфой и отделен от вестибулярного канала тонкой мембраной Рейснера, а от барабанного канала – базилярной мембраной. На базилярной мембране расположен кортиев орган, содержащий рецепторные клетки и нервные окончания.

Между эндолимфой и перилимфой существует электрический потенциал – около +80 мВ (внутриулитковый, или эндокохлеарный потенциал).

Эндолимфа – вязкая жидкость, заполняет перепончатый канал улитки и соединяется через специальный канал (*ductus reuniens*) с эндолимфой вестибулярного аппарата. Концентрация K^+ в эндолимфе в 100 раз больше, чем в спинномозговой жидкости (ликворе) и перилимфе; концентрация Na^+ в эндолимфе в 10 раз меньше, чем в перилимфе.

Перилимфа по химическому составу близка к плазме крови и ликвору и занимает промежуточное положение между ними по содержанию белка.

Эндокохлеарный потенциал. Перепончатый канал улитки заряжен положительно (+60–+80 мВ) относительно двух других лестниц. Источник этого (эндокохлеарного) потенциала – сосудистая полоска. Волосковые клетки поляризованы эндокохлеарным потенциалом до критического уровня, что повышает их чувствительность к механическому воздействию.

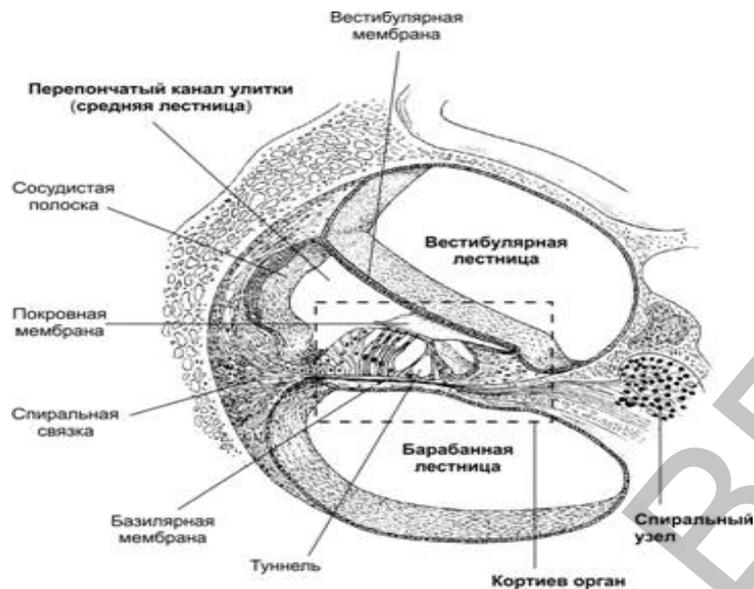


Рис. 14 – Перепончатый канал и кортиев орган

Характер колебаний базилярной мембраны зависит от частоты. При очень низких частотах волны давления, передаваемые стремечком от барабанной перепонки, заставляют перелимфу двигаться вперед и назад через геликотрему, вызывая колебания круглого окна. Такие низкочастотные колебания почти не приводят в движение базилярную мембрану. При более высоких частотах, например 30 Гц, волны давления из-за инерционности жидкости стремятся распространиться прямо через базилярную мембрану, приводя её в движение. Базилярная мембрана неоднородна по длине. От овального окна к вершине улитки она расширяется и утолщается. Рядом со стремечком она уже, легче и имеет примерно в 100 раз большее значение модуля упругости, чем у вершины. Благодаря неоднородным механическим свойствам базилярной мембраны волны разной частоты приводят в движение различные её участки. Низкие частоты (менее 100 Гц) вызывают колебания наиболее массивной части мембраны около геликотремы. Высокие частоты (8000 и более Гц), наоборот, приводят в движение участок мембраны вблизи овального окна. Для частоты 1600 Гц максимум колебаний лежит около середины улитки. Восприятие звуковых частот определяется локализацией максимальных колебаний базилярной мембраны. Механические колебания базилярной мембраны вызываются только вибрацией овального окна. Остальные структуры, прилегающие к базилярной мембране, нужны для преобразования её механических колебаний в соответствующие нервные импульсы.

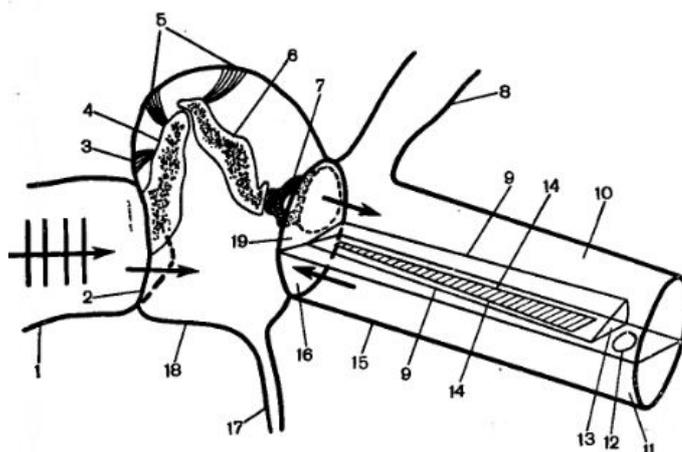


Рис. 15 – Схема строения органа слуха человека

1 – наружный слуховой проход; 2 – барабанная перепонка; 3 – мышца, натягивающая барабанную перепонку; 4 – молоточек; 5 – связки; 6 – наковальня; 7 – стремечко, давящее на овальное окно; 8 – вестибулярная часть внутреннего уха; 9 – мембрана Рейснера; 10 и 11 – вестибулярный и барабанный каналы (соответственно), заполненные перилимфой; 12 – геликотрема; 13 – улитковый канал, заполненный эндолимфой; 14 – базилярная мембрана; 15 – улитка (развернута); 16 – круглое окно внутреннего уха; 17 – евстахиева труба; 18 – среднее ухо; 19 – овальное окно внутреннего уха.

В биоакустике используются следующие понятия:

Интенсивность звука – количество энергии, проходящей через единицу площади поверхности, перпендикулярно к направлению распространения звуковой волны.

Звуковое давление – используется при решении практических задач, когда сложно измерить энергию колебаний. Регистрируется с помощью микрофона и выражается в Паскалях. Звуковое давление линейно связано с амплитудой звуковых колебаний, и поэтому его квадрат пропорционален энергии звука.

Порог слышимости чистого тона при частоте 1 кГц принято считать равным $2 \cdot 10^{-5}$ Па, хотя могут наблюдаться многократные индивидуальные колебания порога слышимости (в пределах 30 Дб). Кроме того, порог слышимости значительно меняется с частотой. Может также сильно различаться и наивысшая воспринимаемая частота (от 8 до 25 кГц).

Ощущение громкости – по закону Вебера-Фехнера связано с создающим его физическим раздражением логарифмической зависимостью. Измеряется в единицах громкости децибелах.

Диапазон частот, который воспринимает человек, включает около 10 октав музыкальной шкалы (от 16 Гц до 20 кГц). Этот диапазон постепенно уменьшается с возрастом за счёт снижения восприятия высоких частот. *Различение частоты звука* характеризуется минимальным

различием по частоте двух близких звуков, которое ещё улавливается человеком.

Абсолютный порог слуховой чувствительности – минимальная сила звука, которую слышит человек в 50% случаев его предъявления. Порог слышимости зависит от частоты звуковых волн. *Максимальная чувствительность слуха человека располагается в области от 500 до 4000 Гц.* В этих границах воспринимается звук, имеющий чрезвычайно малую энергию. В диапазоне этих частот располагается область звукового восприятия речи человека.

Чувствительность к звуковым частотам ниже 500Гц прогрессивно снижается. Это предохраняет человека от возможного постоянного ощущения низкочастотных колебаний и шумов, производимых собственным телом.

4.2 Процесс преобразования механических колебаний в нервные импульсы

Звук колеблет барабанную перепонку и передаёт энергию колебаний по системе слуховых косточек перилимфе вестибулярной лестницы. Если бы не существовало барабанной перепонки и слуховых косточек, звук мог бы достигать внутреннего уха, но значительная часть звуковой энергии отражалась бы обратно из-за разницы акустических сопротивлений (*импедансов*) воздушной и жидкой сред. *Поэтому важнейшая роль барабанной перепонки и цепи слуховых косточек заключается в создании соответствия между импедансами внешней воздушной среды и жидкой среды внутреннего уха.* Амплитуда движений подошвы стремени во время каждого звукового колебания составляет всего лишь три четверти от амплитуды колебаний рукоятки молоточка. Следовательно, колебательная рычажная система косточек не увеличивает размах движений стремечка. Вместо этого рычажная система уменьшает размах колебаний, но увеличивает их силу примерно в 1,3 раза. К этому следует добавить, что площадь барабанной перепонки составляет 55 мм², в то время как площадь подошвы стремени равна 3,2 мм². Разница в системе рычагов в 17 раз приводит к тому, что давление на жидкость в улитке в 22 раза выше, чем давление воздуха на барабанную перепонку. Выравнивание импедансов между звуковыми волнами и звуковыми колебаниями жидкости улучшает чёткость восприятия звуковых частот в пределах от 300 до 3000Гц.

Нервные импульсы в слуховом нерве возникают следующим образом. Движения базилярной мембраны вызывают деформацию волосковых клеток кортиева органа. Деформация волосковых клеток приводит к частичной деполяризации их цитоплазматических мембран. Эти изменения потенциала действуют на немиелинизированные дендриты афферентных нейронов, находящихся в контакте с боковой поверхностью

и основанием волосковых клеток. В результате возбуждаются слуховые нервы. Звук определенной частоты приводит в движение и вызывает нервные потенциалы от определенной, но достаточно протяженной части базилярной мембраны. В центральной нервной системе имеется механизм, обостряющий ощущение звуковой частоты так, что в диапазоне 60–1000 Гц человеческое ухо может различать частоты, отличающиеся на 2–3 Гц.

Слуховой аппарат человека исключительно чувствителен. Пороговые колебания барабанной перепонки составляют 10^{-11} м, то есть меньше радиуса атома, поэтому кортиева орган не имеет кровеносных сосудов, чтобы пульсации кровяного давления не приводили в движение волосковые клетки и не вызывали слуховых ощущений.

Цепочка передачи звукового давления выглядит следующим образом: барабанная перепонка молоточек наковальня стремя мембрана овального окна перилимфа базилярная и текториальная мембраны мембрана круглого окна (рис.16). При смещении стремени перилимфа перемещается по вестибулярной лестнице и затем через геликотрему по барабанной лестнице к круглому окну. Жидкость, сдвинутая смещением мембраны овального окна, создаёт избыточное давление в вестибулярном канале. Под действием этого давления базилярная мембрана смещается в сторону барабанной лестницы. Колебательная реакция в виде волны распространяется от базилярной мембраны к геликотреме. Смещение текториальной мембраны относительно волосковых клеток при действии звука вызывает их возбуждение. Возникающая электрическая реакция (*микрофонный эффект*) повторяет форму звукового сигнала.

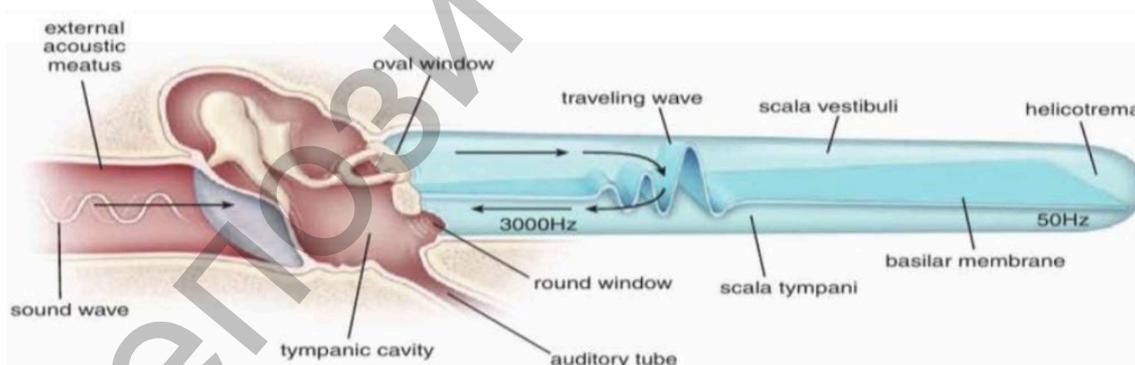


Рис. 16 – Передача звука на базилярную мембрану

4.3 Механизм локализации источников звука

Локализация источников звука основана на двух механизмах. Во-первых, при низких частотах ухо способно чутко улавливать разность фаз звуковой волны в левом и правом ухе. Во-вторых, при высоких частотах ухо главным образом реагирует на разность интенсивностей

звука, достигшего левого и правого уха. Вокруг головы есть звуковая «тень» и если разница интенсивности достигает 1 дБ, то этого уже достаточно для примерной локализации источников звука. При высоких частотах из-за звуковой «тени» вокруг головы различие в интенсивности звука может достигать 30 дБ, что позволяет локализовать источник с точностью до 10°. Частота 3000 Гц, чувствительнее всего воспринимаемая ухом человека, неоптимальна для осуществления обоих механизмов, поэтому при этой частоте трудно локализовать источник звука.

Функциональная роль мышц среднего уха заключается в уменьшении воздействия громких звуков на слуховую систему. При действии громких звуков на передающую систему и поступлении сигналов в ЦНС через 40–80 мсек возникает звукопонижающий рефлекс, вызывающий сокращение мышц, прикрепленных к стремечку и молоточку. Мышца молоточка тянет ручку молоточка вперед и вниз, а мышца стремечка тянет стремечко наружу и вверх. Эти две противоположно направленные силы увеличивают ригидность рычаговой системы косточек, уменьшая проведение низкочастотных звуков, особенно звуков частотой ниже 1000 Гц.

Звукопонижающий рефлекс может уменьшать интенсивность передачи низкочастотных звуков на 30–40 дБ, в то же самое время не затрагивая восприятия громкого голоса и шепотной речи. Значение этого рефлекторного механизма двояко: *защита улитки* от повреждающего вибрационного действия низкого звука и *маскировка низких звуков* в окружающей среде. Кроме того, мышцы слуховых косточек уменьшают чувствительность слуха человека к его собственной речи в момент, когда мозг активизирует голосовой механизм.

Костная проводимость. Улитка, заключенная в костную полость височной кости, способна воспринимать вибрации ручного камертона или звучание электронного вибратора, прикладываемого к выступу верхней челюсти или сосцевидному отростку. Костная проводимость звука в нормальных условиях не активизируется даже громким звуком, передаваемым по воздуху.

Проекционные области слуховой коры располагаются не только в верхней части верхней височной извилины, но и простираются на наружную сторону височной доли, захватывая часть островковой коры и теменной покрышки.

Первичная слуховая кора непосредственно получает сигналы от внутреннего (медиального) коленчатого тела, в то время как **слуховая ассоциативная область** вторично возбуждается импульсами из первичной слуховой коры и таламических областей, граничащих с медиальным коленчатым телом.



Рис. 17 – Проекционные зоны коры головного мозга

Тонотопические карты. В каждой из 6 тонотопических карт звуки высокой частоты возбуждают нейроны в задней части карты, в то время как звуки низкой частоты возбуждают нейроны в передней её части. Предполагают, что каждая отдельная область воспринимает свои специфические особенности звука. Например, одна большая карта в первичной слуховой коре почти целиком дискриминирует звуки, которые субъекту кажутся высокими. Другая карта используется для определения направления поступления звука. Некоторые области слуховой коры выявляют специальные качества звуковых сигналов (например, неожиданное начало звуков или модуляции звуков).

Диапазон звуковой частоты, на которую отвечают нейроны слуховой коры уже, чем для нейронов спирального ганглия и мозгового ствола. Это объясняется, с одной стороны, высокой степенью специализации нейронов коры, а с другой стороны — феноменом латерального и возвратного торможения, усиливающего разрешающую способность нейронов воспринимать необходимую частоту звука.

Многие нейроны слуховой коры, особенно в слуховой ассоциативной коре, отвечают не только на специфические звуковые частоты. Эти нейроны «ассоциируют» звуковые частоты с другими видами сенсорной информации. В самом деле, теменная часть слуховой ассоциативной коры перекрывает соматосенсорную область, что создаёт возможность ассоциации слуховой информации с соматосенсорной информацией.

4.4 Определение направления источника звука

Два уха, работающие в унисон, могут обнаруживать источник звука по разнице в громкости и времени, которое ему требуется, чтобы достичь обеих сторон головы. Человек определяет звук, идущий к нему, двумя путями.

Время задержки между поступлением звука в одно ухо и в противоположное ухо. Сначала звук поступает к уху, находящемуся ближе к источнику звука. Звуки низкой частоты огибают голову в силу их значительной длины. Если источник звука находится по средней линии спереди или сзади, то даже минимальный сдвиг от средней линии воспринимается человеком. Такое тонкое сравнение минимальной разницы во времени прихода звука осуществляется ЦНС в точках, где осуществляется конвергенция слуховых сигналов. Этими точками конвергенции являются верхние оливы, нижнее двуххолмие, первичная слуховая кора.

Различие между интенсивностью звуков в двух ушах. При высоких частотах звука размер головы заметно превышает длину звуковой волны, и волна отражается головой. Это приводит к возникновению разницы в интенсивности звуков, приходящих к правому и левому уху.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Биофизика: учебник для студентов высш. учеб. заведений / под ред. В.Ф. Антонова. – 2-е изд., испр. и доп. – М.: ВЛАДОС, 2003. – 287 с.
2. Ремизов А.Н. Медицинская и биологическая физика: учебник для вузов / А.Н. Ремизов, А.Г. Максина, А.Я. Потапенко. – М., 2003.
3. Артюхов В.Г. Биофизика: учеб. пособие / В.Г. Артюхов, Т.А. Ковалева, В.П. Шмелев. – Воронеж, 1994.
4. Орлов Р.С. Нормальная физиология: учебник / Р.С. Орлов, А.Д. Ноздрачев. – 2-е изд., испр. и доп. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2010. – 832 с.
5. Антонов В.Ф. Физика и биофизика: учебник / В.Ф. Антонов, Е.К. Козлова, А.М. Черныш. – 2-е изд., испр. и доп. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2015. – 472 с.
6. Самойлов В.О. Медицинская физика: учебник для вузов / В.О. Самойлов. – 3-е изд. испр. и доп. – СПб.: СпецЛит, 2013. – 591 с.
7. Смит, К.Ю.М. Биология сенсорных систем / К.Ю.М. Смит; пер. с англ. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2013. – 583 с.

Учебное издание

БИОФИЗИКА СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Методические рекомендации

Составитель

ШИЛИНА Марина Владимировна

Технический редактор

Г.В. Разбоева

Компьютерный дизайн

Л.Р. Жигунова

Подписано в печать 24.12.2019. Формат 60x84^{1/16}. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 2,27. Уч.-изд. л. 2,29. Тираж 40 экз. Заказ 166.

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий

№ 1/255 от 31.03.2014 г.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.