

# Глава 14

# ФИЗИОЛОГИЯ

# АНАЛИЗАТОРОВ

На животное постоянно влияют множество раздражителей: свет различной силы и спектра, всевозможные звуки, запахи, колебания температуры, давления, прикосновения.

Ощущения возникают в результате воздействия внешнего мира на органы чувств, имеющих свои особенности, субъективные качества. Но ощущения — это лишь первичные источники познания окружающей действительности. Воспринимающая способность органов чувств ограничена, и информация, доставляемая ими, проверяется и дополняется опытом, накапливаемым в процессе жизни.

Чем совершеннее анализатор, тем полнее и объективнее будут познаваться явления внешнего мира. Органы чувств многих животных способны более совершенно, чем у человека, воспринимать информацию из окружающей среды.

Разнообразнейшие воздействия внешнего мира воспринимаются органами чувств, благодаря которым и осуществляется связь организма с окружающей его средой. Но органы чувств дают информацию не только о внешнем мире, но и о состоянии мышц, суставов, внутренних органов, о положении тела в пространстве.

## ОБЩИЕ СВОЙСТВА АНАЛИЗАТОРОВ

И. П. Павлов предложил название «орган чувства» заменить термином «анализатор», так как укоренившиеся понятия: глаз — орган зрения, ухо — орган слуха и прочие — не соответствуют действительности. Ведь глаз или ухо — это лишь воспринимающая, или рецепторная, часть, кроме которой существует еще проводящая часть (центроостремительный нервный путь), передающая информацию от рецепторов в

кору больших полушарий головного мозга, где и происходит переработка нервных сигналов в ощущения зрительные, слуховые, обонятельные и пр. Таким образом, каждый анализатор представляет собой систему, состоящую из трех звеньев: рецепторного, или периферического, отдела, проводящего и центрального, или коркового, отделов.

Механизм возникновения возбуждения рецепторов следующий. Внешний фактор, действуя на рецептор, вызывает деполяризацию его поверхностной мембраны — рецепторный, или генераторный, потенциал. Рецепторный потенциал зависит от силы раздражителя, способен суммироваться при влиянии быстро действующих друг за другом раздражений. Наличие рецепторного потенциала составляет сущность начальной стадии возбуждения (см. гл. «Физиология возбудимых тканей»).

Развитие анализаторов тесно связано с образом жизни животных. Так, губки, неподвижно прикрепленные на одном месте, имеют лишь контактные рецепторы, действующие только при непосредственном соприкосновении с раздражителем. Животные, свободно плавающие в воде, обладают и дистантными анализаторами, воспринимающими удаленные раздражители: свет, звук, запах. Водная среда не препятствует развитию обонятельного аппарата. На-

пример, у акул сильно развиты обонятельные доли переднего мозга. Некоторые рыбы способны обнаруживать стомиллиардную часть грамма пахучего вещества в 1 л воды.

У животных, ведущих наземный образ жизни, дистантные анализаторы достигают большого совершенства. Информация, воспринимаемая издалека, позволяет лучше приспособиться к постоянно меняющимся условиям среды, получить сигналы о наличии воды или корма, приближении врага и пр.

По своему морфологическому строению и функциональной организации рецепторы делят на первично чувствующие (первичные) и вторично чувствующие (вторичные).

В первичных рецепторах восприятие и трансформация энергии раздражителя в энергию возбуждения происходит в самом чувствительном (сенсорном) нейроне. К первично чувствующим рецепторам относят обонятельные, тактильные и проприорецепторы.

Во вторичных рецепторах между раздражителем и чувствительным нейроном расположены высокоспециализированные рецепторные клетки, то есть сенсорный нейрон возбуждается не непосредственно, а через рецепторную клетку. К вторично чувствующим рецепторам принадлежат рецепторы вкуса, зрения, слуха, вестибулярного аппарата.

В первичных рецепторах под действием раздражителя изменяется проницаемость мембраны для ионов натрия и возникает местный процесс начальной деполяризации — образуется рецепторный, или генераторный, потенциал. Если генераторный потенциал достигает определенного порогового уровня, то в афферентном нервном волокне, являющемся продолжением первичного рецептора, образуются распространяющиеся потенциалы действия.

Во вторичных рецепторах процессы трансформации осуществляются в рецепторной клетке, где и

возникает рецепторный потенциал (РП). Под влиянием РП из рецепторной клетки выделяются кванты медиатора, которые действуют на нервные окончания чувствительного нейрона и вызывают в них локальные электрические ответы — постсинаптический потенциал, названный генераторным потенциалом (ГП). Если последний оказывает деполяризационное воздействие на отходящее нервное волокно, в нем образуются импульсы возбуждения. Во вторичных рецепторах локальная деполяризация возникает дважды: в рецепторной клетке и в сенсорном нейроне.

**Общие свойства анализаторов:** чувствительность, специфичность, способность к ответу на длящееся раздражение, сенсibilизация, воспроизведение последовательных образов, адаптация.

Важнейшее свойство рецепторов — их чрезвычайная *чувствительность*, то есть очень низкий порог раздражения, определяемый минимальной энергией, необходимой для возникновения ощущения. Однако этот порог будет низким не для всех раздражителей, а только для адекватных, соответствующих данному рецептору. Например, глаз человека, находящегося в темноте, может воспринять очень слабый свет.

Рецепторы глаза могут реагировать и на другие, неадекватные раздражители. Применяя неадекватный для глаза раздражитель, например электрический ток или удар, можно вызвать ощущение света. Но в данном случае для получения эффекта берется значительно более сильное воздействие, а полученный эффект будет весьма слабым, так как не возникнет какой-либо зрительный образ в цвете и перспективе, а только, как говорится, «искры из глаз посыплутся». Следовательно, второе свойство рецепторов, непосредственно связанное с первым, — их *специфичность*, избирательность, дифференцированный ответ на энергию определенного вида. И еще одно важ-



ное свойство есть у рецепторов — это их *способность к ответу на длительное раздражение*. Нервное волокно отвечает на раздражение лишь однократным возбуждением, а рецептор посылает сигналы до прекращения действия раздражителя. Это свойство информирует о длительности воздействия на анализатор, о том, что данный раздражитель все еще воздействует на организм.

К общим свойствам анализаторов относится также *сенсibilизация* — повышение возбудимости под влиянием многократных раздражителей.

*Последовательные образы* — это явления, образующиеся в анализаторе вслед за прекращением действия раздражителей. Например, после того как оркестр перестал играть, звуки слышны еще некоторое время.

Восприятие определенного вида энергии свойственно не только рецепторной части анализатора, но и мозговой. При операциях на мозге под местным наркозом подводили электрический ток к его различным областям. Если раздражение наносили на затылочную долю коры, то испытуемый видел мелькающие пятна света, при раздражении височной доли он слышал короткие монотонные звуки.

Ощущения, возникающие в ответ на действие раздражителя, имеют четыре свойства: качество, интенсивность, протяженность и длительность. Например, свет красный — это его качество. Но красный свет может различаться по интенсивности. Протяженность — объем ощущения будет неодинаковым, если смотреть на освещенный кружок величиной с копеечную монету или на круг, диаметр которого едва помещается на большом киноэкране. Если в горячую воду опустить палец, то ощущение ожога будет меньше, чем при опускании всей руки, то есть протяженность ощущения в обоих последних случаях будет больше. Вспышка света, корот-

кий звук, укол вызовут кратковременное ощущение; солнце на безоблачном небе, непрерывный ветер, долгий звук повлекут за собой длительное ощущение.

Качество ощущения связано с родом физического стимула. Электромагнитные волны в зависимости от их длины вызывают ощущение того или иного цвета, механические колебания в диапазоне от 20 до 20 000 в секунду воспринимаются человеком как тон той или иной высоты. Интенсивность ощущения зависит от энергетической величины раздражителя. Протяженность и длительность ощущения зависят от пространственной величины раздражителя и его длительности. Однако бывают исключения. Например, белый квадрат на черном фоне кажется больше, чем черный на белом фоне, — это так называемые обманы зрения.

Раздражения неодинаковой силы вызывают и разной силы ощущения. Величина, на которую необходимо изменить силу раздражения, чтобы вызвать заметное увеличение ощущения, связана с первоначальной силой раздражителя (закон Вебера — Фехнера), то есть прирост должен составлять определенную долю раздражителя. Например, если на кожу руки давит груз массой 100 г, то для усиления ощущения веса давления нужно прибавить гирю массой 3 г, а если на кожу давит груз в 200 г, то для ощущения увеличения груза надо добавить 6 г.

Важное свойство анализаторов — *адаптация* — привыкание (приспособление) к определенным раздражителям. Адаптация может быть положительной в том случае, когда привыкание понижает порог раздражения для данного анализатора. Например, при переходе из света в темноту световая чувствительность повышается, то есть порог раздражения понижается. При отрицательной адаптации, наоборот, порог увеличивается, а чувствительность рецептора понижается. На-

пример, посетитель зоопарка, подойдя к клеткам с хищниками, ощущает резкий, неприятный запах; постояв некоторое время у клетки, он уже не так сильно чувствует его, а служитель, ежедневно убирающий клетки, может совсем не ощущать этот запах.

## КОЖНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Кожа представляет собой чувствующую поверхность, посредством которой животное контактирует с внешней средой, ощущая температурные, тактильные и болевые раздражения. Роль кожи как органа чувств у животных обычно недооценивается, так как у человека по сравнению с другими анализаторами она занимает второстепенное место, и лишь у слепых, и особенно у слепоглухонемых, кожное осязание развивается чрезвычайно сильно. Однако иногда и у зрячих встречается необыкновенное развитие этого анализатора.

В коже находится ряд рецепторов, воспринимающих различные раздражения. Различают четыре типа кожной чувствительности: тепловую, холодовую, тактильную (подразделяющуюся на чувство прикосновения и чувство давления) и болевую. Осязанием называют весь комплекс ощущений, возникающих при соприкосновении кожи с различными телами.

Восприятие различных кожных ощущений осуществляется разными проводящими путями. Нервные волокна рецепторных клеток, воспринимающих прикосновение и давление, идут по дорсальным столбам спинного мозга без перерыва до продолговатого мозга, откуда второй нейрон проходит к зрительным буграм. Нервные волокна рецепторов, связанных с болевой и температурной чувствительностью, входят в серое вещество задних рогов спинного мозга. Здесь начинаются вторые нейроны, аксоны которых переходят че-

рез переднюю комиссуру на противоположную сторону спинного мозга, вступают в белое вещество боковых столбов и в составе спинно-таламического латерального тракта идут к таламусу, где лежат тела третьих нейронов, аксоны которых направляются в кору больших полушарий. У животных корковый конец кожного анализатора совпадает с двигательной областью.

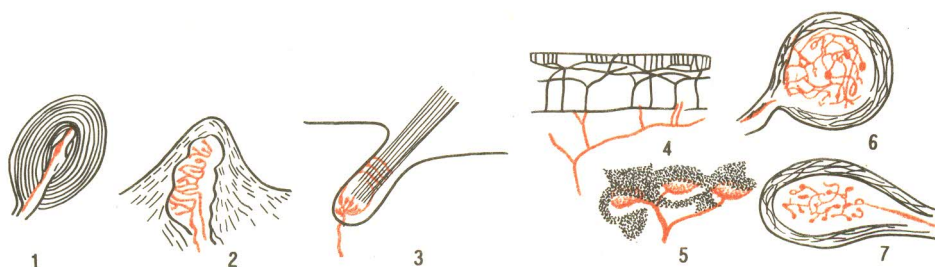
Распределение различных рецепторов в коже неравномерно. Так, на 1 см<sup>2</sup> кожи приходится 12—13 холодовых точек и лишь 1—2 тепловых. На чувствительность кожного анализатора влияют температура кожи и состояние кровообращения в ней.

**Тактильная чувствительность.** Механорецепция обеспечивается четырьмя видами рецепторов: нервными сплетениями, осязательными тельцами Мейсснера, дисками Меркеля и тельцами Пачини (рис. 87).

Прикосновение к волосам кожи вызывает раздражение нервных сплетений вокруг волосяных луковиц, причем волос служит рычагом, усиливающим раздражение рецептора. У животных имеются специальные осязательные волоски — вибриссы, очень упругие и толстые. Обычно они расположены на морде, а у лазающих животных — на брюхе. У лошадей и коров вибриссы — это длинные, торчащие волосы на морде, а у кошек, собак и у прочих хищников их называют усами.

Осязательные тельца Мейсснера имеют овальную форму и покрыты оболочкой из плоских клеток. К тельцу подходит нервное волокно, образующее внутри него большое число волоконцев. Диски Меркеля в большом числе имеются на губах. Тельца Пачини овальной формы, но они значительно крупнее мейсснеровых, и, кроме нервного волокна, в каждое из них входит артерия. Эти тельца воспринимают самую незначительную деформацию кожи при соприкосновении с различными предметами и почвой.





## 87 Рецепторы кожи:

1 — тельца Пачини и 2 — тельца Мейсснера; 3 — нервное сплетение вокруг волосистой луковицы; 4 — свободные нервные окончания; 5 — тельца Меркеля; 6 — колба Краузе; 7 — тельца Фатера — Пачини

Механизм тактильной рецепции можно представить следующим образом: механический стимул (давление) ведет к деформации свободного нервного окончания и других видов механорецепторов, сопровождающейся растяжением поверхностной мембраны и увеличением ее проницаемости для ряда ионов ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  и др.). В результате образуются ионные токи и возникают потенциалы действия, передаваемые к нервным центрам.

Тактильный раздражитель вызывает ощущение прикосновения или давления лишь в том случае, если он деформирует поверхность кожи. Различные участки кожи обладают неодинаковой тактильной чувствительностью, так как рецепторы этого вида распределены неравномерно. Чувствительность кожи к тактильным раздражителям не всегда одинакова, она увеличивается при нагревании и уменьшается при охлаждении.

При тактильных раздражениях воспринимается не только прикосновение или давление, но также и место воздействия раздражителя. Способность к локализации тактильных раздражений определяют особым циркулем с тупыми концами. Ощущение двух прикосновений можно получить в том случае, когда ножки циркуля раздвинуты на опре-

деленное расстояние, причем это расстояние неодинаково на различных частях тела. Выше всего чувствительность на кончике языка, где раздельно воспринимаются точки, находящиеся на расстоянии 1,1 мм одна от другой, и наименьшая чувствительность на спине, где для ощущения двух раздельных касаний ножки циркуля нужно развести на 65—70 мм.

Тактильные рецепторы могут быстро адаптироваться, поэтому ощущается только изменение давления, а не само давление. Наиболее быстро адаптируются рецепторы, расположенные у корней волос, и тельца Пачини.

**Температурная рецепция.** Информация о температуре окружающей среды воспринимается двумя видами терморецепторов. Для восприятия холодовых раздражений в коже имеются особые тельца — колбы Краузе, а для восприятия тепловых раздражений — сосочковые кисти Руффини. Однако существует и другое мнение, что отдельных рецепторов кожи для ощущения тепла и холода не существует. Различия температурных ощущений обусловлены различной глубиной залегания в толще кожи единичных температурных рецепторов. Холодовые рецепторы находятся ближе к поверхности.

На интенсивность ощущения тепла или холода влияет величина раздражаемого участка. Эффект температурного раздражителя тем сильнее, чем больше раздражаемый участок кожи.

Рецепторы кожи обладают способностью к адаптации. При раздражителях небольшой силы тактильные рецепторы адаптируются чрезвычайно быстро и ощущение легкого прикосновения или надавливания исчезает. Адаптацию к теплу и холоду можно проследить в простом опыте: в три сосуда наливают воду с температурой 15 °, 30 и 45 °С. Одну руку опускают в воду с температурой 15 °С, а другую — в воду с температурой 45 °С. Подержав руки некоторое время в разных сосудах, погружают их одновременно в один, содержащий воду, нагретую до 30 °С. При этом одной рукой вода ощущается как горячая, а другой — как холодная. Этот опыт показывает, что на температурные ощущения влияет не только температура сама по себе, но и адаптация к ней.

**Болевая рецепция.** Болевое ощущение имеет большое биологическое и клиническое значение. Животные стремятся избегать раздражений, приносящих боль, и тем самым охраняют себя от повреждений. К болевым раздражениям наиболее чувствительны кожа и слизистые оболочки рта, носа, глаз, половых органов. Рецепторы, воспринимающие болевые раздражения, представляют собой свободные нервные окончания. Порог их возбуждения довольно высок, ощущение боли возникает лишь при значительно большей интенсивности раздражения.

Свободные, неинкапсулированные нервные окончания, воспринимающие болевые раздражения, находятся в поверхностных и глубоких слоях кожи и в определенных внутренних органах, таких как надкостница, стенки артериальных сосудов, перикард и т. д.

Болевые импульсы передаются по волокнам групп А и С. Волокна группы А, ответственные за передачу боли, проводят возбуждение со скоростью около 20 м/с, а болевые

волокна группы С передают импульсы со скоростью 0,6—2 м/с. Соответственно разной скорости проведения нервных импульсов в волокнах групп А и С возникает двойное ощущение боли (феномен двойной боли): вначале четкая по локализации и короткая, а затем более длительная, разлитая и сильная (жгучая).

Боль может появиться при действии самых разных факторов (температурных, механических, химических, электрических). Она ощущается и при воздействии на другие рецепторы, если раздражители чрезмерно сильны, например, боль в ушах при очень громких звуках, боль в глазах при чрезмерно ярком свете и т. д.

При заболевании внутренних органов ощущение боли может локализоваться не в самом пораженном органе, а в другой части тела, например на поверхности кожи. Такие боли называют отраженными. Боль — это результат центральных суммационных процессов, возникающих при интенсивных раздражениях рецепторов.

Возбудителями болевых ощущений могут быть химические реагенты, образующиеся в самом организме при нарушении тканевого обмена. К таким веществам относят гистамин, ацетилхолин, серотонин, ионы калия и др.

Центральные процессы играют исключительную роль в восприятии болевых раздражений. Кора больших полушарий влияет на интенсивность восприятия болевых ощущений. В результате длительного раздражения рецепторов, воспринимающих боль, может наступить их адаптация.

## **ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР**

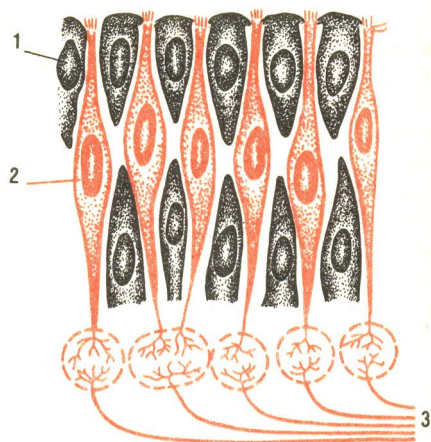
Обонятельный анализатор реагирует на находящиеся в воздухе молекулы летучих веществ. Поскольку адекватным раздражителем для него являются химические вещества,



его называют также химическим анализатором. Обонятельный анализатор филогенетически один из наиболее древних, он есть уже у низших позвоночных. У высших позвоночных обоняние имеет очень большое значение, с его помощью животное на расстоянии может обнаружить других особей, когда это невозможно сделать при помощи слуха или зрения. У большинства животных обоняние развито очень хорошо, и для многих из них оно играет роль важнейшего дистантного анализатора, так как именно благодаря ему животное получает значительную часть информации об окружающем мире. Затаившегося врага, не выдающего себя ни звуком, ни движением, животное может обнаружить при помощи обоняния. Обонянием пользуются животные, идущие по следу, разыскивающие корм, воду и т. д.

Животных с хорошо развитым обонянием называют *макросоматиками*. К ним принадлежат почти все млекопитающие. Слабо развито обоняние у птиц, а из млекопитающих — у китов, обезьян и человека — это *микросоматики*.

Периферическая часть обонятельного анализатора находится в носовой полости, в области верхнего носового хода и в задней верхней части носовой перегородки. Слизистая оболочка обонятельной области утолщена и окрашена в более темный цвет: от желто-бурого до темно-коричневого. Обонятельная область выстлана эпителием, состоящим из опорных и обонятельных клеток (рис. 88). Рецепторы обоняния, или обонятельные клетки, представляют собой биполярные нейроны диаметром 5—10 мкм, расположенные вокруг цилиндрических опорных клеток. У немецкой овчарки число таких нейронов достигает 224 млн, у человека — 10 млн. На поверхности периферического конца каждого нейрона найдено большое количество тонких ресничек, или выростов, диаметром 0,1 и высотой 1—2 мкм, за счет



**88** Обонятельный эпителий носовой полости:

1 — опорные и 2 — обонятельные клетки;  
3 — волокна обонятельного нерва

чего во много раз увеличивается возможность соприкосновения пахучего вещества с обонятельной клеткой.

Опорные клетки выполняют не только поддерживающую функцию, но и участвуют в обмене веществ рецепторных клеток. В глубине эпителия лежат базальные клетки. Они обеспечивают клеточный резерв, из которого образуются рецепторные и опорные клетки. Поверхность эпителия обонятельной области покрыта слизью, которая защищает эпителий от высыхания у наземных животных и от излишнего смачивания — у водных. Кроме того, слизь служит источником ионов, необходимых для возникновения потенциалов действия, а также участвует в удалении остатков пахучих веществ по окончании их действия. Слизь — это среда, где происходит взаимодействие пахучих веществ с обонятельными рецепторными клетками.

Другой конец рецепторной клетки, выполняющий функцию аксона, объединяется с другими такими же аксонами, образуя нервные нити, которые проходят через отверстия решетчатой кости и несут полученную информацию в обонятельную луку-



вицу, играющую роль обонятельного центра. Небольшая часть нервных путей направляется в аммонов рог и в одну из извилин височной доли.

**Механизм обоняния.** Запаховые вещества проникают в обонятельную область при вдыхании воздуха через нос или через хоаны при попадании воздуха через рот. При спокойном дыхании почти весь воздух проходит через нижний носовой ход и мало соприкасается со слизистой обонятельной области, расположенной в верхнем носовом ходу. Обонятельные ощущения при этом являются лишь результатом диффузии между вдыхаемым воздухом и воздухом обонятельной области. Слабые запахи при таком дыхании не ощущаются. Для того чтобы запаховые вещества достигли обонятельных рецепторов, необходимо более глубокое дыхание или несколько коротких дыханий, быстро следующих одно за другим. Именно так животные принимают, увеличивая ток воздуха в верхнем носовом ходе. Во время еды рецепторы обонятельного анализатора раздражаются воздухом, проходящим через хоаны. Ощущение запаха вызывают молекулы вещества, непрерывно отделяющиеся от различных пахучих тел. Эти частицы чрезвычайно летучи и специфичны для каждого вещества. Проникая в верхний носовой ход, они действуют на обонятельные клетки, которые благодаря своей специфичности позволяют животному отличить один запах от другого и даже уловить какой-либо определенный запах в смеси нескольких запахов. Запаховые вещества с током воздуха могут далеко распространяться от их источника. Животные способны уловить источник запаха на большом расстоянии от него. Интенсивный запах воспринимается обонятельными клетками сильнее и подавляет более слабые запахи.

Молекулы пахучего вещества соприкасаются и взаимодействуют с клетками обонятельного эпителия.

Они адсорбируются на небольшом участке мембраны обонятельного рецептора, изменяя ее проницаемость для отдельных ионов. Это ведет к развитию генераторного потенциала, и рецептор возбуждается.

Ответы разных рецепторных клеток неодинаковы. Выявлена совокупность обонятельных рецепторов, обладающих различными спектрами чувствительности, что позволяет производить анализ запахов.

Характер ответов клеток луковицы более многообразен, чем просто возбуждение и торможение. Установлена определенная специфичность ответов на разные запахи. У млекопитающих выявлены разнообразные центробежные влияния на активность луковицы. Полагают, что центробежные сигналы участвуют в переработке луковицей сенсорной импульсации.

У обонятельного анализатора имеется ряд особенностей по сравнению с другими сенсорными органами. У млекопитающих отсутствует переключение обонятельной афферентации в таламусе и не обнаружено специального представительства в новой коре. Ранее считали, что высший центр обоняния расположен в группе структур переднего мозга. В последующем было установлено, что роль этих структур не ограничивается собственно обонятельной функцией и связана с соматовегетативными реакциями, управлением эмоциональным состоянием, мотивацией поведения и т. п.

Обонятельная луковица — единственный отдел мозга, двустороннее удаление которого всегда приводит к полной потере обоняния. Обонятельный тракт, выходящий из обонятельной луковицы, включает несколько пучков, которые направляются в разные отделы переднего мозга: переднее обонятельное ядро, обонятельный бугорок, перепериформную кору, периамигдаллярную кору и ядра миндалевидного комплекса.



**Классификация запахов.** Точная классификация запахов не разработана. Запахи обозначают названием тех веществ, которые служат их источником, например: запах чеснока, розы, уксуса и т. д. Первые попытки классификации запахов основывались на их субъективной оценке и были весьма искусственны. Затем Х. Хеннинг предложил классифицировать запахи на основании химической структуры запаховых веществ. Однако оказалось, что вещества различной химической структуры могут обладать одинаковыми запахами. Позднее специалист по органической химии Д. Эймур попытался определить основные группы запахов. Он исследовал запахи тысяч различных веществ и пришел к выводу, что существует семь основных запахов: камфарный, мускусный, цветочный, мятный, эфирный, острый и гнилостный.

Д. Эймур считал, что, смешивая эти запахи в определенных пропорциях, можно получить любой сложный запах. Он выяснил, что молекулы всех веществ, обладающих камфарным запахом, имеют шаровидную форму, молекулы веществ с запахом мускуса — форму диска, а молекулы веществ с эфирным запахом — форму палочек. Однако не все запахи связаны с формой молекул, они зависят также от электрического заряда молекул. Если заряд положительный — запах острый, отрицательный — гнилостный.

Предложено классифицировать запаховые вещества на основании их физических свойств, а именно на различной способности поглощать ультрафиолетовые лучи. Каждому запаховому веществу свойствен свой спектр поглощения. Выделено семь основных групп запахов.

В числе запаховых веществ особое сигнальное значение имеют пахучие вещества, выделяемые животными. Эти вещества названы телергонами, что в переводе с греческого означает «действующие вда-

ли». Многие телергоны обладают очень высокой специфической активностью. Например, выделения мандибулярных желез одной пчелиной матки тормозят развитие яичников у всех рабочих пчел улья.

Телергоны делят на гомо- и гетеротелергоны. Для гомотелергонов предложен другой термин — феромоны. Это запаховые вещества, образующиеся и выделяемые животными в окружающую среду и вызывающие у других особей того же вида специфическую реакцию.

У млекопитающих секреты кожных желез, имеющие специфический запах, служат средством общения особей одного вида. Сигнализация с помощью запахов осуществляется как на расстоянии, так и во времени. При помощи обонятельного анализатора происходит узнавание пола, возраста, функционального состояния, индивидуальных особенностей особи. Пахучие метки, оставляемые на различных предметах при маркировке животными территории, сохраняются довольно длительное время. Во время течки самки выделяют запахи, возбуждающие самцов.

**Острота обоняния.** Все вышеупомянутые классификации запахов предложены для сильно пахнущих веществ, различаемых человеком, который является микросоматиком. В жизни животных-макросоматиков роль обоняния огромна. Необыкновенно сильно развито обоняние у некоторых видов бабочек. Самец может найти самку, находящуюся от него на расстоянии 8-10 км, ориентируясь по запаху, выделяемому половой железой самки. Собака может определить присутствие одной молекулы запахового вещества в 1 л воздуха. Бизоны чуют приближающегося врага на расстоянии 1 км. Охотничьи собаки легавых пород скачут по болоту с большой скоростью и среди многих запахов пахучих трав, застоявшейся воды, почвы и прочего могут дифференцировать запах гаршнепа — птицы

немногим крупнее воробья, и даже не только запах самой птицы, но и места, где она сидела. Общеизвестна способность служебных собак обнаруживать наркотики (марихуана, гашиш и др.). Служебные собаки различают индивидуальные запахи следов людей и животных, хотя к запаху следа человека примешивается запах смазки обуви, дубильных веществ, раздавленных растений, асфальта и пр.

**Чувствительность обоняния.** Порог раздражения определяется минимальным количеством запахового вещества, необходимого для ощущения запаха. На чувствительность обонятельного анализатора влияют факторы внешней среды: во влажном воздухе порог раздражения снижается так же, как и в чистом, содержащем незначительное количество молекул других пахучих веществ. Повышаются пороги раздражения в жаркий сухой день и сильный мороз. При насморке набухание слизистых оболочек препятствует прониканию молекул к рецепторным клеткам, в связи с чем порог раздражения резко повышается и обоняние временно исчезает.

При длительном раздражении рецепторных клеток одним и тем же запаховым раздражителем обонятельный анализатор адаптируется к данному запаху и он более не ощущается. Способность воспринимать другие запахи при этом не нарушается. Изменение порога чувствительности обычно связано с процессами, происходящими в мозговом отделе анализатора, а не в рецепторном.

Домашние животные — макросоматики, они обладают хорошим обонянием. Лошади не выносят резких и дурных запахов. Они отказываются поедать корм и пить воду, если от кормушки пахнет дезсредствами. Рогатый скот тонко различает запахи трав и издали чувствует хищников. Но наибольшего развития обоняние достигло у собак. Путем направленного подбора и отбора со-

зданы породы охотничьих собак с чрезвычайно сильно развитым обонятельным анализатором.

**Теории запахов.** Существует две теории запахов: химическая и физическая. Согласно первой из них в основе запаха вещества лежит строение молекулы. Однако с точки зрения химической теории трудно объяснить случаи сильного развития обоняния у животных.

Физическая теория запахов предполагает, что причина запаха кроется не в форме молекулы, а в электромагнитных колебаниях, вызванных низкочастотными вибрациями молекул веществ; причем у каждого вещества свой спектр. Повидимому, эти волны и улавливаются обонятельным анализатором животных с высокоразвитым обонянием.

Эти теории отнюдь не исключают одна другую. Молекулы, сходные по своему строению, вероятно, и вибрируют одинаково, поэтому спектры их излучения близки один к другому.

Установлено, что основную роль в восприятии запаха играют сульфгидрильные группы белков обонятельного эпителия. При изменении количества сульфгидрильных групп в эпителии меняется и электрический импульс, возникающий при раздражении эпителиальных клеток запахом. Снижая количество сульфгидрильных групп, удается ослабить биотоки и даже свести их до нуля.

Исследования, проведенные в Лаборатории рецепции Института биофизики АН СССР, показали, что в процессе восприятия пахучих веществ участвует система мембранных белков, характеризующихся высокой чувствительностью и избирательностью, так называемых белковых рецепторов. Кроме них, в обонятельном эпителии животных присутствуют нуклеопротейиды. Их концентрация в обонятельном эпителии в несколько раз выше, чем белковых рецепторов, а специфичность по отношению к пахучим веществам значи-



тельно ниже. Полагают, что нуклео-протеиды усиливают ток слизи и таким образом обеспечивают очистку обонятельного эпителия от различных пахучих веществ по окончании их действия, что необходимо для восприятия других запахов.

## ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

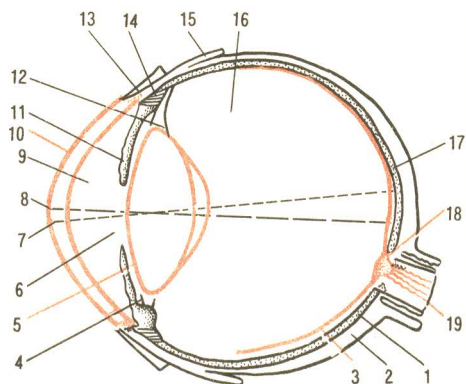
Зрительный анализатор состоит из трех основных частей: периферической (глаз), проводниковой (зрительные нервы и все промежуточные центры) и корковой (затылочный отдел коры больших полушарий).

Глаз — это орган, способный воспринимать световые волны. При помощи зрения животное ориентируется в окружающем мире, воспринимая силу света, цвет, форму предметов, расстояние до них и перемещение предметов в пространстве.

Фоторецепторы (рецепторы, чувствительные к свету) имеются почти у всех животных. У низших позвоночных фоторецепторы представляют собой отдельные, содержащие пигмент клетки, расположенные на поверхности тела. Иногда они объединяются в группы и образуют так называемые глазные пятна.

У млекопитающих глаза (глазные яблоки) расположены в углублении костей черепа — глазнице и имеют форму, близкую к шару. Глаз состоит из оптической и фоторецепторной частей и имеет оболочки: белочную, сосудистую и сетчатую. Оптическая система глаза состоит из роговицы, передней и задней камер глаза, зрачка, хрусталика и стекловидного тела (рис. 89).

Световые лучи, прежде чем попасть на фоторецепторные клетки, проходят через сложную оптическую систему прозрачных сред. Роговица — это часть белой наружной оболочки глаза — *склеры*. Роговица напоминает слегка выпуклое часовое стекло; в отличие от склеры она лишена кровеносных сосудов и совершенно прозрачна. Пройдя через



89 Схема строения глаза:

1 — сосудистая и 2 — белочная оболочки; 3 — сетчатка; 4 — задняя камера глаза; 5 — хрусталик; 6 — зрачок; 7 — зрительная ось; 8 — оптическая ось; 9 — передняя камера глаза; 10 — роговица; 11 — радужная оболочка; 12 — цилиарная связка; 13 — конъюнктив; 14 — цилиарная мышца; 15 — сухожилие прямой мышцы глаза; 16 — стекловидное тело; 17 — центральная ямка — желтое пятно; 18 — слепое пятно; 19 — зрительный нерв

роговицу, луч света попадает в *переднюю камеру глаза* — в пространство между роговицей и хрусталиком. Оно заполнено жидкостью, называемой камерной или водянистой влагой. К внутренней части склеры прилегает вторая оболочка глаза — *сосудистая*, богатая артериальными и венозными кровеносными сосудами. В передней части глаза сосудистая оболочка переходит в *радужную*, содержащую пигмент, придающий цвет глазу: у крупного рогатого скота он темно-коричневый, у лошади — темно- и светло-коричневый, у овцы — желто-бурый, у козы — голубоватый или желтый, у собаки — от темно-коричневого до желтого, иногда голубого цвета, у кошки — желтый или зеленый, иногда голубой. У пегих животных глаза часто бывают разного цвета. Лишь у альбиносов, в организме которых пигмент вообще отсутствует, радужная оболочка не окрашена, сквозь нее просвечивают кровеносные сосуды, и поэтому зрачок кажется красным.



Радужная оболочка регулирует количество света, попадающего в глаз. В середине радужной оболочки находится отверстие — *зрачок*, сквозь которое луч света проникает в заднюю часть глаза. Зрачок окружают два вида мышц: кольцевые и радиальные. Кольцевые мышцы иннервируются парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва, а радиальные — симпатическими нервами.

Пройдя через зрачок, луч света попадает в хрусталик — прозрачное тело, похожее на маленькое, двояково-выпуклое увеличительное стекло. Передняя поверхность хрусталика более плоская, чем задняя. По краю всей окружности хрусталика к нему прикреплена связка, называемая *цинновой*. Хрусталик заключен в капсулу и с помощью цинновой связки крепится к ресничной мышце.

Изменение размеров зрачка и выпуклости хрусталика обеспечивается сложным механизмом при помощи симпатических и парасимпатических нервных волокон. Повышение тонуса парасимпатических нервов ведет к сокращению циркулярно расположенных мышечных волокон, отчего зрачок сужается. При этом сокращаются гладкие мышечные волокна ресничного тела, что сопровождается ослаблением цинновых связок, снижением давления на хрусталик и увеличением его выпуклости. При возбуждении симпатических нервов, иннервирующих радиально расположенные клетки мышц радужной оболочки, происходит расширение зрачка и уменьшение выпуклости хрусталика вследствие снижения тонуса ресничного тела.

Пройдя через хрусталик, световой луч попадает в *стекловидное тело* глаза, которое в основном заполняет глазное яблоко. Оно прозрачное, образовано тончайшими волокнами, составляющими его остов, между которыми находится жидкость.

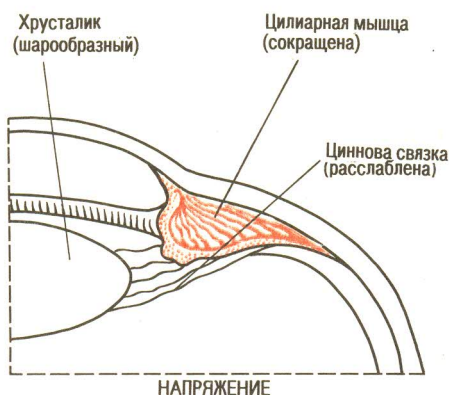
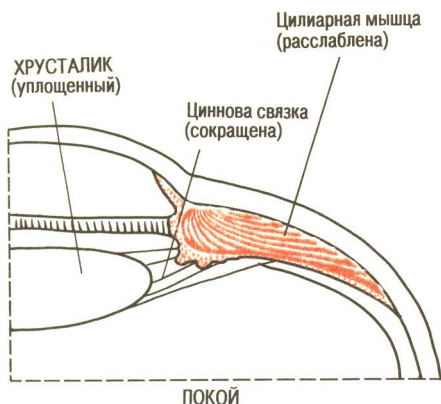
**Механизм аккомодации.** В нормальном глазу, находящемся в покое,

то есть при расслаблении ресничной мышцы и натяжении цинновой связки, хрусталик имеет более плоскую форму и попадающие в него лучи фокусируются на сетчатке. При таком состоянии глаз хорошо видит предметы, находящиеся вдали, но предметы, расположенные на близком расстоянии, кажутся расплывчатыми. При фиксировании глазами близких предметов напрягается ресничная мышца, тяга цинновой связки ослабляется и хрусталик вследствие своей упругости приобретает более выпуклую форму, в связи с чем изменяется его показатель преломления (рис. 90). Данное свойство глаза, позволяющее одинаково хорошо видеть предметы, находящиеся вблизи и вдали, называется *аккомодацией*.

У различных животных механизм аккомодации может быть различным, но сущность его одинаковая: обеспечение фокусировки световых лучей, проникающих в глаз, на сетчатке. У рыб глаз в покое установлен на ясное видение предметов, находящихся вблизи. При необходимости видеть далекие предметы хрусталик отодвигается назад сокращением специальной мышцы.

Величину, на которую изменяется преломляющая сила глаза при наибольшей аккомодации по сравнению с состоянием покоя, называют силой аккомодации, а пространство между дальней и ближней точкой ясного видения — областью аккомодации. Сила аккомодации не всегда одинакова: она изменяется в зависимости от общего состояния организма и при утомлении уменьшается. Острота зрения зависит и от возраста. У старых животных хрусталик теряет свою эластичность и его выпуклость при расслаблении связок почти не увеличивается. В результате развивается *дальнозоркость*, то есть способность ясно видеть удаленные предметы и хуже различать предметы, находящиеся вблизи. Это объясняется сокращением передне-





## 90 Механизм аккомодации глаза

заднего диаметра глазного яблока, в связи с чем параллельные лучи после преломления в глазу сходятся не на сетчатке, а позади нее. Для того чтобы они сошлись на сетчатке, глаз должен аккомодировать, причем ближняя точка ясного видения все же будет находиться дальше, чем для нормального глаза. Иногда дальнозоркость бывает вследствие недостаточной преломляющей силы глаза. При обратном явлении, *близорукости*, происходит увеличение переднезаднего диаметра глазного яблока и параллельные лучи сходятся раньше, чем достигают сетчатки. В некоторых случаях близорукость может быть вызвана чрезмерной преломляющей силой глаза. Близорукость и дальнозоркость довольно часто наблюдают у лошадей, но наиболее близорукими могут быть овцы, особенно культурных пород.

### Структура и функции сетчатки.

К стекловидному телу прилегает третья оболочка — сетчатая, в которой расположены фоторецепторы — палочки и колбочки, воспринимающие световые лучи, и нервные клетки с многочисленными отростками. Наружный слой сетчатки, прилегающий к сосудистой оболочке, состоит из пигментных клеток, содержащих пигмент фусцин, который, препятствуя отражению и рас-

сеиванию световых лучей, способствует четкости зрительного восприятия. От внутренней поверхности пигментного слоя в глубину примыкающего слоя фоторецепторов отходят отростки (бороды), окружающие светочувствительные клетки. При сильном освещении зерна пигмента перемещаются из эпителиальных клеток и заслоняют палочки и колбочки от яркого света. Считают, что пигментные клетки участвуют в обмене веществ фоторецепторов при синтезе зрительных пигментов.

У ночных животных между пигментными клетками и фоторецепторами расположен слой, отражающий свет и состоящий из особых кристаллов или нитей. В результате отражения света от кристаллов у ночных животных при внешнем освещении светятся глаза. В этом случае на фоторецепторы действуют не только прямые лучи, но и отраженные, что в условиях слабой освещенности повышает возможность восприятия света.

Палочки и колбочки состоят из двух члеников — наружного и внутреннего. Наружный членник содержит зрительный пигмент, чувствительный к действию света, а внутренний имеет ядро и митохондрии, обеспечивающие энергетические процессы в клетке. Светочувствительные членники фоторецепторов обращены в сторону, противоположную свету.

Светочувствительный членник

каждой палочки представляет собой стопку тонких пластинок и дисков (от 400 до 800) диаметром 6 мкм. Каждый диск — это двойная мембрана, состоящая из двух мономолекулярных слоев липидов, помещающихся между двумя слоями молекул белка. С этими молекулами белка связан *ретилен*, входящий в состав зрительного пигмента — *родопсина*, или *зрительного пурпура*.

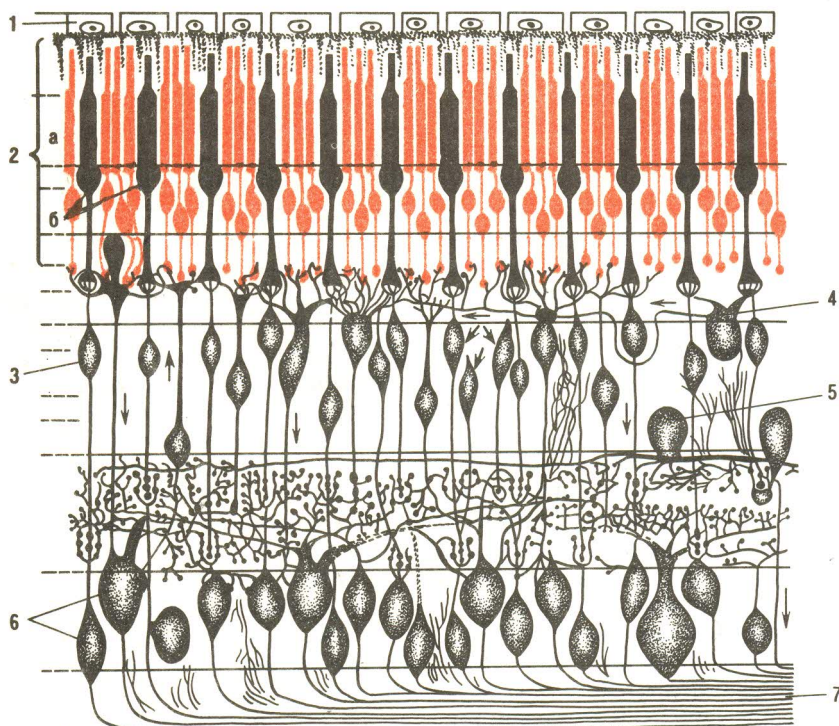
Наружный сегмент фоторецепторной клетки отделен от внутреннего мембраной, через которую проходит пучок из 16—18 тонких фибрилл. Внутренний сегмент оканчивается отростком, по которому возбуждение передается с фоторецептора на контактирующую с ним биполярную клетку.

К слою биполярных клеток при-  
мыкает слой ганглиозных нервных  
клеток, отростки которых составляют  
волокна зрительного нерва (рис. 91).  
Свет, проникающий через стекловид-  
ное тело и внутренние слои сет-  
чатки, не оказывает на них дей-  
ствия и воздействует только тогда,  
когда доходит до палочек и колбочек.  
В результате возникает нервный им-  
пульс, передающийся через цепь кле-  
ток, которые миновал луч света, и по  
зрительному нерву направляется в  
головной мозг. Наибольшее возбуж-  
дение от действия света наблюдают  
в тех случаях, когда направление  
луча совпадает с длинной осью  
палочки или колбочки.

Возбуждение от фоторецепторов  
передается на волокна зрительного  
нерва через два слоя нервных кле-  
ток — биполярных и ганглиозных,  
контактирующих при помощи синап-  
сов. Передача импульса с клеток  
одного слоя на другой совершается  
посредством выделения ацетилхо-

## 91 Схема строения сетчатки:

1 — пигментный слой; 2 — слой палочек  
(а) и колбочек (б); 3 — биполярные ней-  
роны; 4 — горизонтальная клетка; 5 —  
амириновая клетка; 6 — ганглиозные  
клетки; 7 — волокна зрительного нерва





лина, а механизм передачи возбуждения с фоторецептора на биполярную клетку выяснен пока недостаточно.

Некоторые биполярные нейроны связаны со многими палочками, а ганглиозные клетки контактируют со многими биполярными клетками. В результате группа фоторецепторов, соединенных с одной ганглиозной клеткой, образует рецептивное поле для этой клетки. Кроме того, в сетчатке имеются еще горизонтальные (звездчатые) и амикриновые клетки с ветвящимися отростками, соединяющими по горизонтали биполярные и ганглиозные клетки. Одна ганглиозная клетка может быть связана с десятками тысяч фоторецепторов, причем рецептивное поле этой клетки составляет площадь диаметром 1 мм.

Иначе происходит передача импульса в мозг с колбочек. Каждая колбочка передает сигнал биполярной клетке, связанной только с ней одной. Следовательно, если импульсы от рядом находящихся палочек сливаются, то сигналы от двух рядом расположенных колбочек передаются отдельно.

При рассматривании задней стенки глазного яблока, так называемого глазного дна (что можно сделать при помощи вогнутого зеркала — офтальмоскопа), виден бледноокрашенный участок, от которого расходятся кровеносные сосуды. Этот участок называют *слепым пятном*, так как в нем нет светочувствительных клеток. Со всей сетчатки к слепому пятну сходятся нервные волокна, образующие зрительный нерв. У сельскохозяйственных животных зрительные нервы перекрещиваются на вентральной поверхности головного мозга, причем нерв от правого глаза идет к левому полушарию, а от левого — к правому. Однако некоторое количество волокон не перекрещивается.

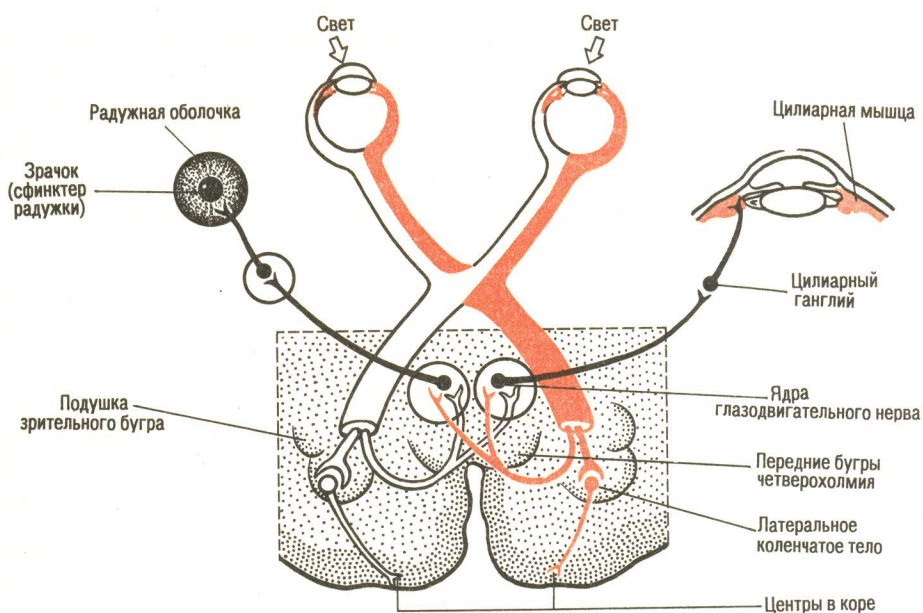
Биполярные нейроны сетчатки и ганглиозные клетки, образующие

своими аксонами зрительный нерв, выполняют функции проводникового аппарата. Волокна зрительного нерва идут без перерыва к ядрам наружного (латерального) коленчатого тела, а также к ядрам передних бугров четверохолмия, где расположены центры ориентировочной реакции на зрительные раздражители. В наружные коленчатые тела передаются импульсы, точно соответствующие реакциям фоторецепторов сетчатки. Отсюда по аксонам последнего нейрона зрительного пути импульсы идут в затылочную область коры больших полушарий — корковый центр зрительного анализатора (рис. 92).

По направлению к наружному краю глаза от слепого пятна на оптической оси сетчатки находится центральное поле, имеющее вид светлой полосы — *место наилучшего видения*. В середине полосы расположено углубление, называемое *центральной ямкой*, в которой светочувствительные клетки состоят почти исключительно из колбочек. По мере удаления от нее количество палочек возрастает, колбочек же становится все меньше.

**Фотохимические реакции и электрические явления в сетчатке.** Рецепторы сетчатки содержат светочувствительные вещества: палочки — родопсин, колбочки — йодопсин. Родопсин и йодопсин — высокомолекулярные соединения белковой природы. Родопсин на свету теряет свою красную окраску и становится желтым, а затем обесцвечивается. Распадаясь на свету, он образует каротиноид ретинен и специфический белок — опсин. В темноте осуществляется ресинтез родопсина. Для его восстановления необходим ретинол (витамин А), который содержится в пигментном слое.

Световая энергия превращает родопсин, содержащий ретинен в форме свернутой молекулы — в цис-форме, в люмиродопсин — неустойчивое соединение, в которое ретинен



## 92 Зрительные пути (связь зрительных путей с управлением шириной зрачка и процессом аккомодации)

входит в транс-форму с выпрямленной боковой цепью, то есть происходит изомеризация. Благодаря этому связь ретинена с белком нарушается и люмиродопсин превращается в метародопсин, а затем в свободный ретинен и в опсин. После этого транс-форма ретинена (альдегида витамина А) под действием фермента редуктазы переходит в витамин А (ретинол). Вновь идет процесс изомеризации — превращение в цис-форму, и только после этого формируется цис-ретинен, который в темноте с белком опсином вновь образует родопсин, который участвует в циклическом процессе.

Структура йодопсина близка к родопсину. Но в йодопсине ретинен соединен с другим белком, который отличается от опсина палочек. Степень поглощения света родопсином и йодопсином различна. Родопсин максимально поглощает лучи в сине-зеленой части спектра. Эти лучи в темноте кажутся наиболее яркими. Йодопсин в наибольшей степени поглощает желтый свет.

Если с яркого солнечного света войти в темное помещение, то сначала ничего не видно, но по мере восстановления родопсина чувствительность палочек к свету возрастает и глаза начинают различать окружающую обстановку. Этот процесс приспособления называют *темновой адаптацией*. При недостатке ретинола восстановление родопсина задерживается, глаз теряет способность к темновой адаптации (куриная слепота).

Фотохимические реакции зрительных пигментов при действии света составляют начало возбуждения зрительных рецепторов. Процесс возбуждения рецепторов сетчатки и возникновение импульсов в зрительном нерве зависят от ионов, которые образуются при распаде зрительных пигментов. В зрительных рецепторах и в зрительном нерве возникают электрические потенциалы, которые можно зафиксировать в виде электроретинограммы.

**Световая чувствительность и острота зрения.** Фоторецепторы сетчатки могут реагировать на очень малую величину света с чрезвычайно экономным расходом энергии



зрительных пигментов. Палочки более чувствительны (в 1000 раз), чем колбочки. При малой интенсивности освещения восприятие света происходит при помощи палочек. Они расположены в основном по периферии сетчатки, и поэтому в сумерки лучше видны предметы, расположенные по сторонам. При ярком освещении восстановление родопсина не поспевает за его распадом в палочках и восприятие света осуществляется колбочками.

Способность к ясному различию мелких предметов и их деталей свойственна больше колбочкам, чем палочкам. Максимальную способность различать отдельные предметы называют *остротой зрения*. Ее определяют по наименьшему расстоянию между двумя точками, которые глаз видит отдельно, а не слитно. Максимальной остротой зрения обладает желтое пятно, к периферии от него острота зрения значительно ниже.

**Бинокулярное зрение.** Зрительный орган — парный, глаза расположены симметрично. Одновременное видение предметов двумя глазами — бинокулярное зрение — значительно увеличивает поле зрения, то есть ту область, которую можно видеть при определенном положении глаз. У животных с боковым расположением глаз (лошадь, заяц) поле зрения больше, чем у животных, глаза которых находятся на передней поверхности головы (кошка).

При бинокулярном зрении изображение предмета возникает на сетчатках обоих глаз, причем одна и та же точка поля зрения падает на определенные точки в обеих сетчатках. Такие точки называются соответствующими или идентичными. Клетки, расположенные на идентичных участках сетчатки, тесно связаны между собой функционально и находятся в одинаковом состоянии возбуждения, в связи с чем и возникает один образ предмета. Если же изображение падает на неидентич-

ные, или диспаратные, точки сетчатки, то предмет начинает двоиться.

Поскольку между глазами есть расстояние, каждый глаз видит предмет несколько сбоку и изображение на сетчатке получается не совсем одинаковым. Чем ближе находится предмет, тем больше будет разница в изображении, и в мозге, получающем соответствующие сигналы, создается представление о том или ином расстоянии до предмета.

**Цветовое зрение.** У животных, ведущих ночной образ жизни, в сетчатке преобладают палочки (летучая мышь, сова, крот, кошка, еж), а у дневных животных — колбочки (голуби, куры, ящерицы). На основании этих наблюдений был сделан вывод, что колбочки связаны с дневным зрением, а палочки в основном приспособлены для сумеречного зрения и не воспринимают цвета. Однако кошки прекрасно видят днем, а содержащиеся в неволе ежи легко приспосабливаются к дневному образу жизни; змеи, в сетчатке которых находятся главным образом колбочки, хорошо ориентируются в сумерках. Функции палочек и колбочек у разных животных мало изучены. Лошади и рогатый скот хорошо различают цвета, в отношении собак имеются противоречивые данные.

Цветовое зрение у животных изучено крайне недостаточно. Можно предположить, что животные обладают высокоразвитым цветовым зрением, иначе невозможно объяснить широко распространенное в природе явление мимикрии, или покровительственной окраски, — один из видов приспособления животных к окружающей среде. Она жизненно необходима для них. Хищнику трудно поймать добычу, если он резко выделяется на фоне окружающей местности; многие животные спасаются от опасности, затаиваясь в полной неподвижности, так как именно движение делает их заметными на фоне, с которым сливается цвет их шкуры (горные козлы и бараны, пят-

нистые олени, выводковые птицы и т. д.).

Общепринята так называемая трехкомпонентная теория цветового зрения. Впервые идею о «трех материях дна ока» высказал М. В. Ломоносов еще в 1751 г. На эту мысль его навел тот факт, что при смешении в определенном соотношении трех цветов спектра — красного, синего и зеленого — можно получить любой цвет. В середине XIX в. Г. Гельмгольц развил идею М. В. Ломоносова. Он предположил, что в сетчатке имеются три вида колбочек: одни высокочувствительны к красным лучам, другие — к зеленым, третьи — к фиолетовым. Лучи различных частей спектра неравномерно возбуждают различные виды колбочек, в связи с чем возникает ощущение цвета. Однако эта теория не получила практического подтверждения.

Считают, что в колбочках содержатся три различных светочувствительных вещества. Одно из них распадается при действии главным образом красного цвета, другое — зеленого, а третье — синего. Следовательно, в каждой колбочке имеется три приемника света и каждый из трех компонентов цветоощущения передается по своей системе сигналов (коду), отличной от других компонентов. Комбинацией излучений этих основных цветов можно получить все оттенки спектра, воспринимаемого зрением. Если одновременно и в одинаковой степени раздражаются все три типа цветовоспринимающих элементов колбочек, то возникает ощущение белого цвета.

**Защитный аппарат глаза.** У млекопитающих животных глаз защищен веками, верхним и нижним, которые рефлекторно закрываются при раздражении роговицы. По краям век расположены железы, выделяющие глазную смазку, которая при мигании расплывается по глазному яблоку и предохраняет его от высыхания. У копытных жи-

вотных есть еще мигательная перепонка, или третье веко. У млекопитающих животных в углу глаза имеется слезный бугорок, выделяющий слезы, которые увлажняют глаз, омывают его от пыли. В слезах содержится фермент лизоцим, обладающий бактерицидным действием и охраняющий глаз от попавших на роговицу микробов.

На глаз воздействуют не только внешние неблагоприятные факторы, но и внутренние. Нарушение питания глаза ведет к расстройству зрения, а питание его осуществляется иначе, чем других тканей организма. К клеткам других тканей питательные вещества доставляются кровью, но если бы светопреломляющий аппарат глаза, то есть роговица, хрусталик и стекловидное тело, был снабжен кровеносными сосудами, он был бы непрозрачным и, следовательно, зрение было бы невозможно. Указанные питательные вещества к указанным частям глаза поступают из водянистой влаги передней и задней камер глаза. В радужной оболочке и ресничном теле, богатых кровеносными сосудами, питательные вещества из крови переходят в камеры глаза. Но через стенки сосудов проникают лишь те вещества, которые входят в состав водянистой влаги, а состав ее отличается от состава крови. Например, аскорбиновой кислоты в водянистой влаге в несколько раз больше, чем в крови, белков же нет совсем. Данное свойство стенок кровеносных сосудов глаза пропускать одни вещества и задерживать другие называется *гематоофтальмическим или глазным барьером*. Этот барьер осуществляет защитную функцию глаза от вредных для него веществ, которые могут попасть в него изнутри. Белки, яды, микробы, клетки крови в норме не проникают через барьер.

Водянистая влага постоянно пополняет камеры глаза, она появляется в виде мельчайших капелек на



поверхности радужной оболочки и ресничного тела.

## СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР

В процессе эволюции у животных появился высокочувствительный орган, воспринимающий и анализирующий звуковые излучения, — слуховой анализатор. Периферический отдел слухового анализатора у млекопитающих и человека состоит из наружного, среднего и внутреннего уха.

**Функции уха.** У млекопитающих имеется звукоулавливающий аппарат, или наружное ухо, состоящее из ушной раковины и наружного слухового прохода. У многих животных ушная раковина подвижна, что дает возможность лучше улавливать звук; для этого животное направляет ушную раковину в сторону источника звука. Очень подвижны ушные раковины у лошадей, у некоторых пород собак (лаек) и у кошек. У некоторых домашних животных ушные раковины достигают больших размеров и опущены вниз, например у некоторых пород свиней, овец, кроликов и собак.

*Наружный слуховой проход* представляет собой узкую, несколько искривленную трубку, по которой звуковые волны проникают в глубь уха. В коже, покрывающей наружный слуховой проход, и у основания ушной раковины находятся железы, выделяющие так называемую ушную серу. Этот секрет предохраняет ухо от загрязнения и препятствует высыханию барабанной перепонки, которая отделяет наружное ухо от среднего. Она образована из кольцевых и радиальных волокон.

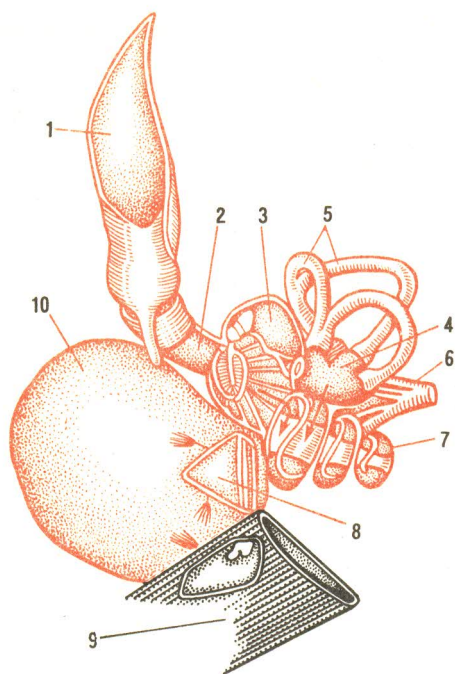
Барабанная перепонка крепится на внутреннем костном конце наружного слухового прохода, толщина ее равна 0,1—0,2 мм. Назначение барабанной перепонки — передавать дошедшие до нее по наружному слуховому проходу звуковые волны, точно воспроизводя их силу и частоту ко-

лебаний. Для этого необходимо, чтобы барабанная перепонка не имела собственных колебаний и не резонировала в ответ на дошедшие до нее колебания. Поэтому отдельные участки барабанной перепонки натянуты неодинаково; она поставлена косо, и середина ее конусообразно втянута внутрь.

За барабанной перепонкой находится *среднее ухо* — барабанная полость, в которой расположены три *слуховые косточки*, образующие систему рычагов, — молоточек, наковальня, стремечко. Ручка молоточка прикреплена к барабанной перепонке, а стремечко — к *овальному окну*, открывающемуся в полость преддверия (внутреннее ухо). Колебания барабанной перепонки передаются через косточки. Благодаря специальному сочленению косточек давление на мембране овального окна сильнее в 20 раз и больше, чем на барабанной перепонке. Сила звуковых колебаний увеличивается еще и потому, что поверхность основания стремечка намного меньше поверхности барабанной перепонки. В общем сила звуковых колебаний увеличивается приблизительно в 40—60 раз.

При очень сильных звуках мышцы барабанной полости сокращаются, натяжение барабанной перепонки возрастает, в связи с чем сила передаваемого звука уменьшается. В случае повреждения барабанной перепонки или даже полного удаления ее слух лишь снижается, но не утрачивается полностью. Это объясняется тем, что мембрана круглого окна способна воспринимать звуковые колебания воздуха, находящегося в барабанной полости, и передавать их во внутреннее ухо.

Барабанная полость не замкнута, она сообщается с наружным воздухом через слуховую, или *евстахиеву трубу*, наружное отверстие которой расположено в стенке носоглотки (рис. 93). Обычно оно закрыто и открывается только во время глотания.



### 93 Строение органа слуха лошади:

1 — ушная раковина; 2 — костный слуховой проход; 3 — барабанная полость; 4 — преддверие; 5 — полукружные каналы; 6 — слуховой нерв; 7 — улитка; 8 — евстахиева труба; 9 — глотка; 10 — воздухоносный мешок.

Евстахиева труба имеет очень большое значение для предохранения барабанной перепонки от повреждения при значительной разнице давления в барабанной полости и в окружающем воздухе. Такая разница может возникнуть при попадающей в ухо сильной звуковой волне (например, при близкой артиллерийской стрельбе) и при быстром изменении давления (при взлете и посадке самолета). Раскрытие евстахиевой трубы способствует выравниванию давления, снимает неприятные ощущения и предупреждает разрыв барабанной перепонки.

Стенки барабанной полости, слуховые косточки и евстахиева труба выстланы слизистой оболочкой, покрытой мерцательным эпителием. У однокопытных эта оболочка в области евстахиевой трубы образует воздухоносный мешок (емкость 450 см<sup>3</sup>).

В костной перегородке, отделяющей среднее ухо от внутреннего, кроме овального окна, имеется также круглое окно, или *окно улитки*. Оно затянуто тонкой соединительнотканной мембраной и может служить как бы дублирующим, аварийным приспособлением в случае повреждения барабанной перепонки и слуховых косточек. Мембрану круглого окна называют вторичной барабанной перепонкой, имеющей большое значение в передаче звуковых колебаний во внутреннее ухо.

*Внутреннее ухо* — орган, воспринимающий звуки. Оно состоит из *костного* и *перепончатого лабиринтов*. Перепончатый лабиринт заключен в костный, который по форме тождествен перепончатому и служит как бы его футляром. Между перепончатым лабиринтом и костным находится пространство, заполненное жидкостью — *перилимфой*. Перепончатый лабиринт также заполнен жидкостью — *эндолимфой*.

Звуковые колебания воздействуют на слуховой нерв следующим образом. Через наружный слуховой проход звуковая волна достигает барабанной перепонки и вызывает ее колебания. Молоточек, укрепленный на барабанной перепонке, передает эти колебания на наковальню, затем на маленькую чечевицеобразную косточку и на стремечко, основание которого укреплено в овальном окне. Стремечко колеблется подобно язычку колокольчика, оно то вдавливается в окно, то оттягивается назад, вызывая колебания в жидкости внутреннего уха. Поскольку все жидкости несжимаемы, колебания эти были бы невозможны, если бы не мембрана круглого окна, которая выпячивается при надавливании основания стремечка на овальное окно и принимает исходное положение при прекращении давления.

В лабиринте, или внутреннем ухе, расположены два органа различного физиологического назначения. Один из них, состоящий из преддверия



и улитки, выполняет слуховую функцию, а другой, состоящий из двух мешочков преддверия и трех полукружных каналов,— орган равновесия, или *вестибулярный аппарат*,— ответствен за равновесие тела.

Преддверие находится в каменистой кости и представляет собой небольшую полость, наружная стенка которой обращена к барабанной полости. Передняя часть преддверия сообщается с улиткой, а задняя — с полукружными каналами. На медиальной стенке преддверия есть два небольших углубления, в которых расположены два мешочка преддверия: овальный и круглый. В овальный мешочек открываются отверстия полукружных каналов, которые относятся к вестибулярному аппарату. Круглый мешочек связан с каналом органа слуха — *улиткой* — костным каналом, спирально изогнутым вокруг оси и имеющим несколько завитков. В средней части улитки на основной мембране расположен рецептор слухового анализатора — *кортиева орган*, содержащий рецепторные волосковые клетки, которые трансформируют звуковые колебания в процесс нервного возбуждения (рис. 94).

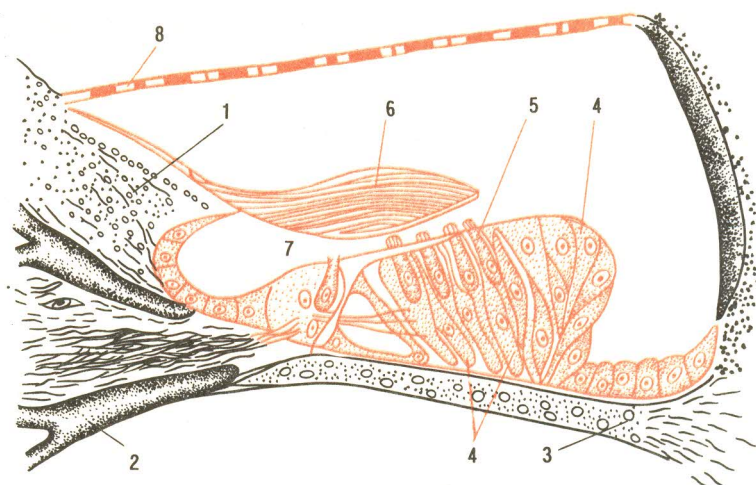
К слуховым клеткам подходят концевые волокна слухового нерва и образуют вокруг них тончайшую сеть. Над кортиевым органом расположена *покровная пластинка*, прикрепленная одним краем к костной пластинке. Второй ее край омывается эндолимфой. В соответствии с частотой и силой звуковых волн изменяется давление, воспринимаемое перилимфой. В результате изменения давления происходят колебания основной пластинки вместе с расположенными на ней слуховыми клетками. Волоски слуховых клеток воспринимают изменение давления со стороны покровной пластинки, в связи с чем возникает возбуждение, которое передается на окончания нервных волокон.

К слуховым клеткам подходят от-

ростки (дендриты) нервных клеток, которые располагаются в спиральном нервном ганглии улитки и имеют здесь тончайшие нервные сплетения. Аксоны биполярных чувствительных клеток спирального ганглия образуют улитковую (кохлеарную) часть слухового нерва и заканчиваются у кохлеарных ядер в продолговатом мозге. Здесь лежат тела нейронов второго порядка слухового пути. Клетки третьего нейрона слухового пути находятся в задних буграх четверохолмия (центры ориентировочных реакций на звук) и в медиальном (внутреннем) коленчатом теле таламической области. Коровая часть слухового анализатора расположена в височной доле больших полушарий, где воспринимаются и анализируются звуки, идущие от обеих ушей.

**Механизм восприятия звуков различной частоты.** Костный канал улитки широкий у основания, постепенно суживается по направлению к вершине улитки, а основная пластинка, наоборот, наиболее широкая на уровне вершины и постепенно суживается к основанию улитки. Таким образом, поперечные волокна, из которых состоит основная пластинка, у основания короче и натянуты сильнее, чем в вершине улитки, где они длиннее и натянуты слабее. В связи с этим основная пластинка не реагирует на звуки как единое целое. В ее отдельных участках возникают колебательные движения в зависимости от частоты воспринимаемых звуков.

Г. Гельмгольц пришел к заключению, что поперечные волокна основной пластинки отвечают на звуки неодинаковой частоты по принципу резонанса. Различные участки основной пластинки резонируют в зависимости от периода колебаний воспринимаемого звука, причем при низких тонах резонируют более длинные и менее натянутые волокна верхней части улитки, а при высоких — короткие и сильно натянутые волокна в нижней части улитки.



## 94 Кортиев орган:

1 — ось улитки; 2 — спиральная пластинка; 3 — основная мембрана с кортиевым органом на ней; 4 — опорные клетки кортиева органа; 5 — чувствительные клетки; 6 — кортиева мембрана; 7 — внутренние волосковые клетки; 8 — мембрана Рейснера (вестибулярная мембрана)

Высказанная Г. Гельмгольцем в 1863 г. резонансная теория слуха долгое время была общепринята. Впоследствии в эту теорию были внесены существенные изменения и дополнения. Установлено, что при действии тонов определенной частоты колеблется не одно волокно основной мембраны, а целый участок ее. Резонирующим субстратом служит не волокно основной мембраны, а столб жидкости определенной длины: чем выше звук, то есть чем больше частота колебаний, воспринимаемых ухом, тем меньше длина колеблющегося столба жидкости в каналах улитки и тем ближе к основанию улитки и овальному окну максимальная амплитуда колебания. При звуках низкой частоты столб колеблющейся жидкости удлиняется, а максимальная амплитуда колебания приходится на вершину улитки. При колебаниях жидкости в каналах улитки реагируют не отдельные волокна основной мембраны, а большие или меньшие ее участки и, следовательно, возбуждается разное количество

рецепторных клеток, расположенных на мембране.

**Слуховая чувствительность.** Высота звука зависит от числа колебаний в секунду: чем чаще колеблется звучащее тело, тем выше издаваемый им звук. Ухо человека воспринимает от 16 до 20 000, ухо собаки — до 80 000 Гц. Слух лошадей и рогатого скота острее, чем у человека, но у домашних овец слух, как правило, понижен.

Чувствительность к звукам возрастает в условиях полной тишины. Если же длительное время раздается звук неизменной высоты и силы, то он воспринимается ухом как менее громкий. Этот механизм приспособления чувствительности к звукам различной силы и высоты носит название *адаптации слуха*. Такое временное повышение или понижение чувствительности слуха — нормальное физиологическое явление. Через 10—15 с после прекращения звучания восстанавливается прежняя чувствительность. Если же звуковой раздражитель действует на слух длительное время (часами), то слуховая чувствительность понижается в связи с перенапряжением слуховых клеток. В этом случае наступает утомление, то есть временное функциональное нарушение чувствительности слухового анализатора.

**Локализация звука.** Животные,



обладающие двумя ушами, могут точно определить направление, откуда доносится звук. Это явление называют *бинауральным* или *двуушным эффектом*. При расположении источника звука сбоку ухо, находящееся ближе к нему, воспринимает звуковые волны раньше и сильнее, чем противоположное. Если источник звука перемещается вперед, эта разница уменьшается, а при положении его точно впереди разница исчезает, так как звуковые волны доходят до обоих ушей одновременно. Прислушиваясь, животные поворачивают голову и шевелят ушами, ловя звуковые волны. В коре обоих полушарий головного мозга звуковые волны анализируются, и создается представление о направлении звука. При двустороннем разрушении слуховой коры пространственный слух нарушается.

Если животное или человек определяют местоположение самого звучащего объекта, происходит так называемая *первичная локализация*. Если же воспринимаются звуковые волны, отраженные от различных объектов, то наступает *вторичная локализация звука*, или *эхолокация*. С помощью эхолокации ориентируются летучие мыши, дельфины.

## ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ АППАРАТ

Вестибулярный аппарат позволяет организму ориентироваться в пространстве и сохранять равновесие. Формой пространственного равновесия, ориентировки служит сохранение нормального положения тела относительно гравитационного поля земли. Импульсы от рецепторов вестибулярного аппарата поступают в центральную нервную систему и обуславливают образование рефлексов, необходимых для установления равновесия тела.

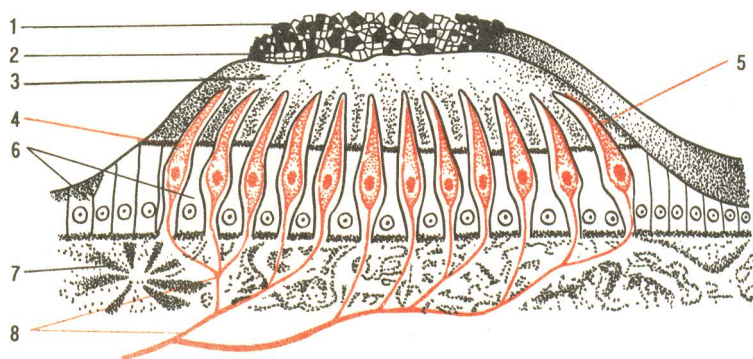
Полости полукружных каналов лабиринта внутреннего уха расположены в трех плоскостях, примерно под прямым углом друг к другу, что

позволяет осуществлять контроль за различными поворотами головы в любой плоскости. Полукружные каналы соединяются с полостью преддверия, которое сообщается с улиткой.

В каждой мешочке преддверия имеются возвышения — пятна, где размещены рецепторные клетки. Одна половина каждой клетки цилиндрическая, другая сужена и снабжена одним подвижным и 60—80 склеенными неподвижными волосками. Они находятся в студенистой массе, покрывающей все рецепторное пятно. Эта масса названа покровной или *отолитовой перепонкой*. Она имеет вид войлокообразной студенистой ткани, в петлях которой расположено большое количество микроскопических кристаллов шестиугольной формы из фосфорно-углекислого кальция, называемых *отолитами* (рис. 95). Отолитовый слой, или отолитовая мембрана, тяжелее остальной ткани и может оказывать давление на волоски рецепторных клеток.

Рецепторный аппарат преддверия раздражается при ускоряющемся или замедляющемся прямолинейном движении тела, тряске, наклоне тела или головы. В таких случаях отолитовая мембрана своей тяжестью либо растягивает волоски, либо давит на них. Изменения в натяжении волосков воспринимаются рецепторными клетками и передаются в центральную нервную систему. Таким образом, отолитовый аппарат воспринимает как раздражения от ускорения или замедления прямолинейного движения, так и изменения в положении головы, вызывающие смещение отолитовой мембраны.

В перепончатых полукружных каналах рецепторные клетки находятся только в одном конце каждого канала, в его расширении — *ампуле*. В ней расположен так называемый *гребешок*, состоящий из опорных и рецепторных клеток с длинными волосками. Клетки погружены в полупрозрачную студенистую массу,



## 95 Схема структуры отолитового аппарата:

1 — отолит; 2 — отолитовая мембрана; 3 — желатинозная масса; 4 — рецепторные клетки; 5 — волоски рецепторных клеток; 6 — опорные клетки; 7 — слой мостовидных клеток; 8 — волокна лабиринтного нерва

которая так же, как отолитовая мембрана, покрывает весь гребешок. Но воспринимающий прибор полукружных каналов не содержит отолитов, и механизм его действия иной. Эндолимфа, заполняющая внутренний канал полукружных каналов, оказывает равномерное влияние на покровную перепонку, если голова находится в покое или если животное движется равномерно и прямолинейно. Если же голова поворачивается в сторону, то давление эндолимфы на стенки полукружных каналов меняется. Вследствие инерции эндолимфа в канале смещается и сильнее давит на сторону, противоположную движению. Воспринимающие клетки реагируют на это изменение и посылают в мозг соответствующую информацию. Следовательно, воспринимающие клетки полукружных каналов реагируют на угловое ускорение, то есть на перемену направления движения, если даже скорость его остается постоянной. Они воспринимают также вращательное ускорение и замедление.

К рецепторным клеткам вестибулярного аппарата подходят отростки нервных биполярных клеток, образующих вестибулярный ганглий. Между рецепторной клеткой и дендритом биполярного нейрона имеется

синапс. Передача возбуждения в нем происходит посредством ацетилхолина. Вторые отростки биполярных нейронов образуют вестибулярную ветвь слухового нерва. По его волокнам импульсация передается в вестибулярные ядра продолговатого мозга. Здесь осуществляется первичная обработка поступившей информации о движении и положении тела и головы в пространстве. Пройдя вестибулярный комплекс продолговатого мозга, афферентные пути вестибулярного аппарата перекрещиваются на уровне трапециевидного тела и направляются к вентробазальному комплексу таламуса, откуда афферентная импульсация идет к височной области коры больших полушарий.

Вестибулярный аппарат функционирует во взаимодействии с другими сенсорными системами и имеет большое значение для движения животного. При сильном раздражении полукружных каналов у животных возникает ряд вегетативных рефлексов, проявляющихся потоотделением, рвотой, изменением деятельности сердечно-сосудистой системы. Эти реакции могут быть выражены в различной степени, и, если организм обладает высокой чувствительностью вестибулярного аппарата, они настолько сильны, что ведут к болезненному состоянию (морской болезни).

При двустороннем разрушении вестибулярного аппарата у животных развиваются глубокие двигательные расстройства, которые через



некоторое время могут компенсироваться за счет других анализаторов.

При космических полетах в условиях невесомости сила притяжения земли уравновешена центробежной силой, направленной от земли. Невесомым становится весь организм человека или животного, в том числе и его отолиты. Невесомые отолиты перестают давить на рецепторные клетки, и мозг не получает информации о том, где верх и низ. Оtolиты отстают от движения головы и при резких ее поворотах вызывают необычные раздражения чувствительных клеток, что ведет к сильной головной боли, рвоте и пр.

## ВКУСОВОЙ АНАЛИЗАТОР

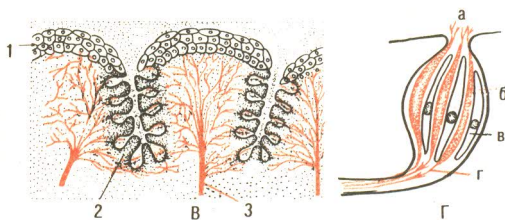
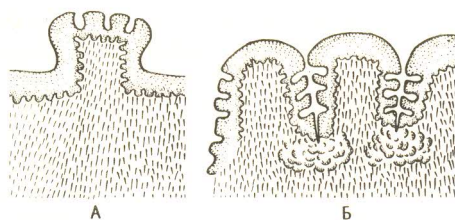
Органы вкуса информируют животных о характере веществ, поступающих в рот с кормом. Вкусовой анализатор, так же как и обонятельный, является контактным. Рецепторы вкуса — *хеморецепторы* — расположены в сосочках языка, мягком нёбе, задней стенке глотки, миндалинах и надгортаннике. Они представляют собой особые образования — *вкусовые луковицы* (вкусовые почки). Сосочки имеют различную форму и разделяются на грибовидные, желобовидные и листовидные. *Грибовидные сосочки* выступают над поверхностью языка и по форме напоминают гриб, *желобовидные* погружены в толщу слизистой и отделены от нее кольцевидным желобком; *листовидные* состоят из нескольких вертикальных складок, расположенных параллельно, в виде листочков (рис. 96). Вкусовые луковицы достигают поверхности эпидермиса, проникая через всю его толщу, и открываются наружу небольшим отверстием — *вкусовой порой*. Вкусовые луковицы овальной формы и состоят из веретенообразных вкусовых клеток, поддерживаемых опорными клетками цилиндрической формы. Верхушка вкусовой клетки имеет микрореснички.

В каждом сосочке расположено несколько вкусовых луковиц, причем их больше всего в желобовидных сосочках. Сосочки разных видов находятся на различных участках языка. Желобовидные лежат ближе к основанию языка, на его спинке. У жвачных их много — 8—17; у лошади, свиньи и собаки всего 2—4. Грибовидные сосочки присутствуют на спинке языка и по его краям; больше всего их у жвачных. Листовидных сосочков у жвачных нет, у собак они развиты очень слабо. В слизистой оболочке языка имеются также рецепторы, воспринимающие температуру, боль, прикосновение, давление.

**Рецепция вкуса.** Во вкусовую пору луковицы со слюной проникают химические вещества, взаимодействующие с микроворсинками вкусовых клеток. Происходят сложные биохимические и биоэлектрические процессы, в результате которых возбуждаются рецепторы вкусовых клеток.

Импульсы от рецепторов вкуса по афферентным волокнам ветвей тройничного, языкоглоточного, блуждающего и лицевого (барабанная струна) нервов направляются в начальный центр вкуса (ядро одиночного пучка) в продолговатом мозге. Оттуда импульсы идут по аксонам нейронов II порядка, образующим перекрест, поднимаются в составе медиальной петли до дугообразного ядра таламуса, а затем к коре больших полушарий. Считают, что корковый конец вкусового анализатора расположен в нижней части соматосенсорной коры (нижний конец центральной извилины около сильвиевой борозды) (И. Пфаффлин, 1959; Р. Бенъямин, 1963).

До недавнего времени считали, что существует четыре вида веществ, воздействующих на вкусовые рецепторы: горькие, соленые, кислые и сладкие. Затем к ним стали добавлять и вкус воды, так как найдены нервные волокна, передающие информацию только в тех случаях, когда вкусовые рецепторы языка



## 96 Вкусовые сосочки:

А — грибовидные; Б — листовидные; В — желобовидные; 1 — поверхностный эпителий; 2 — вкусовые луковички; 3 — нервы; Г — вкусовая луковичка: а — поры луковички; б — вкусовая клетка; в — опорная клетка; г — нервные волокна

ощущают обыкновенную питьевую воду.

Кислый вкус определяется наличием свободных водородных ионов, соленый вкус дают некоторые соли, а горький и сладкий — вещества разного строения. Одни вкусовые луковички реагируют только на горькие вещества, другие — на соленые, третьи — на кислые, четвертые — на сладкие. Если провести точечное воздействие на отдельный сосочек, то он бывает резко чувствителен лишь к одному из четырех видов раздражителей. Большей частью сосочки реагируют на два, три, а иногда на все четыре вида раздражителей. Это объясняется тем, что в одном сосочке находятся луковички с различными рецепторами. Рецепторы, чувствительные к разным веществам, неравномерно распределены на поверхности языка.

При длительном воздействии на вкусовые рецепторы одним веществом чувствительность к нему постепенно снижается, иногда даже полностью исчезает ощущение вкуса.

То, что обычно называют вкусом какого-либо вещества, определяется не только раздражением вкусовых рецепторов, но и ряда других, находящихся в полости рта и носа. Для формирования вкусового ощущения имеет значение и раздражение обонятельных рецепторов, а также тактильных, болевых и температурных рецепторов рта; они обуслов-

ливают возникновение вяжущего, терпкого вкуса.

Органы вкуса и деятельность желудка тесно связаны между собой. Вкусовая чувствительность меняется в зависимости от функционального состояния желудочно-кишечного тракта. Сигналы с интерорецепторов слизистой желудка идут в центральную нервную систему, которая регулирует возбудимость вкусовых рецепторов. При голоде вкусовые рецепторы активны, а при сытости многие из них выключаются из работы и теряют способность определять вкус поедаемых веществ.

У травоядных вкусовой анализатор развит очень хорошо. На пастбище животное встречается с большим разнообразием трав, из которых одни содержат многие вещества, необходимые для нормальной жизнедеятельности организма; другие могут быть менее питательными или даже ядовитыми, и поедание их вызывает отравление. Пасущиеся коровы едят не всю траву подряд, некоторые растения они обходят. Точно так же зимой они перебирают сено и иногда выкидывают из кормушек стебли несъедобных трав. Крупный рогатый скот и овцы хорошо различают кислое, горькое, соленое и сладкое. Существенной разницы в скорости образования условных рефлексов на то или иное вещество у них не установлено.

У хищных вкусовой анализатор развит значительно хуже. Корм хищника более однообразен: мясо животных в нормальных условиях не может принести ему вреда, поэтому и не возникает необходимости тонко различать его вкус. Однако не все части тела животного равноценны по пи-



тательности. Крупные хищники, убив добычу, прежде всего разрывают ей брюхо и поедают печень, желудок, кишки вместе с содержимым и лижут кровь. Таким образом, они обеспечивают себя комплексом витаминов и другими жизненно важными веществами. Затем уже поедают мышцы.

Вкусовой анализатор — первое звено в сложном аппарате пищеварения. Вещества, растворенные в воде или в слюне, попадая на вкусовые рецепторы языка, рефлекторно вызывают функционирование пищеварительных желез. Ощущение вкуса возбуждает пищеварительный центр мозга, и появляется чувство аппетита. Возбуждение пищевого центра стимулирует деятельность желез пищеварительного тракта. Поэтому очень важно, чтобы животное поедало корм с аппетитом, так как при этом питательные вещества, находящиеся в нем, лучше усваиваются. Питательность рациона можно повысить, если изменить порядок скармливания входящих в него кормов, разнообразить количественное соотношение их и т. д.

Животные неодинаково относятся к различным вкусовым веществам. Неприятный человеку горький вкус не вызывает у них отрицательного ощущения. Зайцы и лоси любят грызть осину, кора которой очень горькая. Любят осину также лошади и кролики. Менее приятно для животных кислое. Например, лимон отвергают и лошади, и коровы, и собаки. У овец легко образуются условные рефлексы на все категории вкусовых веществ.

## **ИНТЕРОРЕЦЕПТИВНЫЙ И ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОРЫ**

Регуляция функции внутренних органов и сосудов осуществляется при помощи расположенных в них рецепторов, сигнализирующих в центральную нервную систему о состоянии внутренней среды организма. Интерорецепторы имеются в пище-

варительном тракте, в сердечно-сосудистой и дыхательной системах, в почках, печени и в других органах.

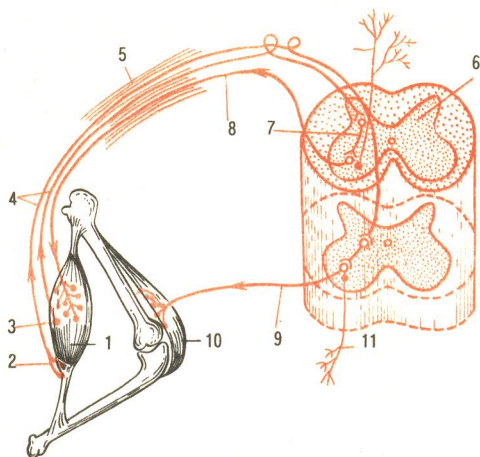
Висцерорецепторы обладают большой чувствительностью, специфически реагируют на различные раздражители и играют большую роль в поддержании гомеостаза организма и саморегуляции вегетативных функций. В соответствии с воспринимаемыми раздражениями интерорецепторы делятся на барорецепторы, механорецепторы, хеморецепторы и осморецепторы. Рецепторные клетки представляют собой свободные нервные окончания, колбы Краузе, тельца Фатера — Пачини, в некоторых случаях они имеют очень сложную структуру.

Импульсы от рецепторов внутренних органов вызывают рефлексы, регулирующие кровообращение, дыхание, пищеварение и пр. Химические раздражители влияют на сульфгидрильные группы белков, изменяя белковый обмен.

На раздражение интерорецепторов можно выработать условные рефлексы, из чего следует, что импульсы от них доходят до коры. Однако сигналы, поступающие в кору от внутренних органов, не формируют дифференцированных ощущений. Здоровый организм не чувствует своего сердца, желудка, печени. Но сигналы, поступающие от интерорецепторов, несмотря на свою определенность, влияют на кору, определяют ее тонус и отражаются на общем самочувствии.

Двигательный анализатор постоянно получает информацию о положении тела в пространстве, степени сокращения мышц и о передаче этой информации в центральную нервную систему. Все многообразие движений координируется посредством двусторонних связей между центральной нервной системой и мышцами тела. Большую роль в этом играет мозжечок.

В мышцах, сухожилиях, связках и на поверхности суставов находятся



## 97 Проприорецептивная взаимосвязь в мышцах конечностей:

1 — мышца-сгибатель; 2 — рецепторы сухожилия (тельца Гольджи); 3 — мышечные рецепторы; 4 — центrostремительные волокна; 5 — смешанный нерв; 6 — спинной мозг; 7 — промежуточный нейрон; 8 — моторные волокна, иннервирующие мышцы-сгибатели; 9 — моторные волокна, иннервирующие мышцы-разгибатели; 10 — мышца-разгибатель; 11 — соединительные волокна мозга

проприорецепторы, при помощи которых воспринимаются пассивные и активные движения отдельных частей тела и осуществляется координация движений (рис. 97).

Координация движений осуществляется разными путями. В различных отделах нервной системы, начиная со спинного мозга, возбуждение может переходить через промежуточные нейроны с афферентных путей на эфферентные. Проводниковый отдел двигательного анализатора может посылать импульсы в различные скопления серого вещества и вызывать двигательные реакции различной сложности.

Импульсы, идущие от проприорецепторов, непрерывно и точно сигнализируют о степени сокращения или расслабления каждой мышцы, о степени натяжения каждого сухожилия. Все эти импульсы, взятые вместе, сообщают о малейшем изменении положения тела или любой его части. Данное чувство положения частей тела в пространстве И. М. Сеченов

назвал «темным». И действительно, можно точно охарактеризовать раздражители экстерорецепторов, например зрительного (свет — яркий, слабый; цвет — красный, желтый) или слухового (звук — высокий, низкий) и прочих, но возбуждение проприорецепторов вызывает лишь смутное неопределенное ощущение. Однако это ощущение позволяет животному даже в темноте, без контроля зрительного анализатора, принять любую позу, прикоснуться лапой к кончику носа, уху и т. д.

В продолговатом мозге и в других пунктах головного мозга происходит взаимодействие не только между различными участками двигательного анализатора, но и между разными анализаторами. У животных слуховой анализатор тесно связан с двигательным. Например, у лошадей движения легко согласуются с ритмичным звуковым раздражителем, причем для этого не нужно никакого специального обучения. Данные связи возникают легко потому, что такие движения, как ходьба и бег, сами по себе являются ритмичными.

## ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ АНАЛИЗАТОРОВ

Все рецепторы имеют представительство в коре головного мозга, где и возникает ощущение воспринятого и переданного раздражения. Для каждого анализатора в коре существует собственная зона. Однако эти зоны нечетко отграничены одна от другой, они соприкасаются, заходят друг на друга, перекрещиваются.

В зрительном центре головного мозга обнаружены клетки двух родов. Одни из них отвечают только на раздражение светом, другие воспринимают сигналы и от других анализаторов, и с них даже в полной темноте можно снять электрический импульс, причем на свет эти клетки реагируют неодинаково, а в зависимости от того, какие еще рецепторы в данный момент посылают сигналы



в мозг. Предполагают, что и в других нервных центрах имеются клетки двух родов. Свойство рецептора реагировать лишь на адекватные раздражители отнюдь не препятствует действию анализаторов друг на друга. Организм получает сигналы от всех анализаторов одновременно и реагирует на них целесообразными действиями. Сложные акты поведения у высших млекопитающих осуществляются в результате взаимодействия разных корковых анализаторов. Условные рефлексy, выработанные на зрительные раздражители, протекают с участием ядра коркового зрительного анализатора и других проекционных и ассоциативных полей. То же происходит и при проявлении условных рефлексов, образующихся на звуковые и другие раздражители.

Примеров взаимодействия анализаторов можно привести очень много. Известно, что зрение связано с работой вестибулярного аппарата. Человек, стоящий на краю пропасти и смотрящий в нее, испытывает головокружение, но если этого же человека подвести к краю пропасти с завязанными глазами — голова у него не закружится. На вестибулярный аппарат может влиять желтый цвет. Если человек продолжительное время находится в комнате, где все желтое: стены, потолок, мебель, окна, — то у него появляются головокружение и тошнота, то есть развивается морская болезнь, которая является характерным нарушением функций вестибулярного аппарата. Многие люди теряют равновесие в красных очках. Такой же эффект можно получить при взаимодействии анализатора равновесия и слухового; высокие звуки заставляют человека пошатываться.

Факт взаимосвязи звукового и зрительного анализаторов хорошо демонстрируется в следующем опыте: если на экране в кино показать неподвижный световой круг и затем включить вибрирующий звук, то мно-

гие зрители увидят, что круг то увеличивается, то уменьшается. Известно также, что при воздействии на глаза зеленым светом слуховой порог понижается. Чувствительность зрения в темноте повышается, если перед выходом из освещенной комнаты в темноту сделать зарядку или несколько глубоких вдохов и выдохов или обтереть лицо и шею холодной водой.

Влияние обонятельного анализатора на вкусовую общеизвестно. Приятно пахнущее блюдо кажется вкуснее, а дурно пахнущая еда — невкусной. Но вкусовой анализатор связан также и со зрительным: при ярком свете на языке работает больше вкусовых клеток.

Бывают случаи, когда раздражители, казалось бы, адекватные для одного рецептора, воздействуют на другой. Так, ультразвук, лежащий вне пределов восприятия звукового анализатора, влияет на зрительный. У человека, находящегося возле источника ультразвука, повышается острота зрения, то есть снижается порог восприятия зрительных раздражителей. Ультрафиолетовые лучи, которые лежат за пределами порогов рецепторов человека, понижают способность различать цвета, причем не нужно воздействовать этими лучами на глаза. Способность различать цвета понижается и в том случае, если пучок ультрафиолетовых лучей направить на кожу в любом месте тела.

Все вышеприведенные примеры касаются человека. Вопросы взаимодействия анализаторов у животных изучены мало. Поскольку у них пороги раздражения некоторых анализаторов значительно ниже, чем у человека, выяснение этих явлений позволит получить много интересных данных. Это удастся сделать методом условных рефлексов. От животного можно получить сведения о том, что оно видит, слышит, обоняет, нужно лишь подобрать соответствующую методику. Если у человека

с очень хорошим слухом порог раздражения лишь в 2—4 раза выше средней силы давления, вызываемого движением молекул воздуха, и если эти колебания, эти флюктуации находятся почти на уровне порога его слуха, то кошка или собака, у которых слух много тоньше, вероятно, могут слышать непрерывный шорох, вызываемый колебаниями частиц воздуха.

Пороги раздражения некоторых анализаторов животных точно еще не установлены, так же как нет и достаточных данных об их способности к тонким дифференцировкам. Между тем посредством анализаторов осуществляется связь организма с внешней средой. Анализаторы определяют

реакцию на то или иное воздействие, благодаря им происходит уравнивание организма со средой, иными словами, анализаторы играют большую роль в эволюции животного мира.

### **Контрольные вопросы**

1. Учение И. П. Павлова об анализаторах и современные представления.
2. Общие свойства анализаторов.
3. Кожный анализатор, температурная и болевая реакции.
4. Обонятельный анализатор и механизм обоняния.
5. Зрительный анализатор, цветовое зрение и мимикрия.
6. Слуховой анализатор.
7. Вестибулярный аппарат.
8. Вкусовой анализатор.
9. Взаимодействие анализаторов.