

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ
УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ
«ГОМЕЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МЕДИЦИНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Кафедра нормальной физиологии
Кафедра оториноларингологии с курсом офтальмологии
Кафедра гистологии, цитологии и эмбриологии

Н. И. ШТАНЕНКО, И. Л. КРАВЦОВА
И. Д. ШЛЯГА

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Учебно-методическое пособие
для студентов медицинских вузов лечебного,
медико-диагностического факультета и факультета по подготовке
специалистов для зарубежных стран, клинических ординаторов,
аспирантов, врачей-стажеров

Гомель
ГомГМУ
2012

УДК 612.821.8(072)

ББК 52.527.9

Ш 87

Рецензенты:

доктор медицинских наук, профессор кафедры морфологии человека
Белорусского государственного медицинского университета

А. А. Артишевский;

кандидат медицинских наук, доцент,

доцент кафедры гистологии, цитологии и эмбриологии

Гомельского государственного медицинского университета

Е. К. Солодова

Штаненко, Н. И.

Ш 87 Морфо-функциональные особенности сенсорных систем: учеб.-метод. пособие для студентов медицинских вузов лечебного, медико-диагностического факультета и факультета по подготовке специалистов для зарубежных стран, клинических ординаторов, аспирантов, врачей-стажеров / Н. И. Штаненко, И. Л. Кравцова, И. Д. Шляга. — Гомель: учреждение образования «Гомельский государственный медицинский университет», 2012. — 84 с.

ISBN 978-985-506-358-3

В основу учебно-методического пособия положены курсы лекций, читаемые авторами для студентов лечебного, медико-диагностического факультета и факультета по подготовке специалистов для зарубежных стран. Представлены современные сведения о морфофизиологических особенностях сенсорных систем, а также о некоторых патологических процессах, возникающих в них. Отличается использованием новейших достижений для лучшего усвоения материала: оригинальной графической информации, многочисленных цветных рисунков. Обилие иллюстрированного материала делает процесс обучения интересным и привлекательным, способствует отличному усвоению материала.

Предназначено для студентов медицинских вузов лечебного, медико-диагностического факультета и факультета по подготовке специалистов для зарубежных стран, клинических ординаторов, аспирантов, врачей-стажеров.

Утверждено и рекомендовано к изданию Центральным учебным научно-методическим советом учреждения образования «Гомельский государственный медицинский университет» 28 июня 2011 г., протокол № 7.

УДК 612.821.8(072)

ББК 52.527.9

ISBN 978-985-506-358-3

© Учреждение образования
«Гомельский государственный
медицинский университет», 2012

ЧАСТЬ I
ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ
ГЛАВА 1
ПОНЯТИЕ ОБ ОРГАНАХ ЧУВСТВ, АНАЛИЗАТОРАХ,
СЕНСОРНЫХ СИСТЕМАХ

Для обеспечения нормальной жизнедеятельности организма необходимы постоянство его внутренней среды, связь и приспособление к непрерывно меняющимся условиям окружающей среды. Информацию о состоянии внешней и внутренней среды организм получает с помощью сенсорных систем, которые анализируют (различают) эту информацию, обеспечивают формирование представлений и образов, а также специфических форм приспособительного поведения.

***Анализатор** — совокупность возбудимых структур центральной и периферической нервной системы, осуществляющих восприятие и анализ воздействий окружающей среды и воздействий, исходящих из самого организма.*

***Орган чувств** — это периферический отдел, воспринимающий и частично анализирующий изменения внешней среды организма, возбуждение которых ведет к возникновению ощущений.*

***Ощущение** — это простейший психический процесс, состоящий в отражении определенных свойств предметов или явлений, непосредственно воздействующих в данный момент на органы чувств.*

Это могут быть и отражения внутреннего состояния организма. Ощущения возникают как реакции на раздражитель и имеют рефлекторный характер. Физиологической основой ощущений являются нервные процессы, возникающие при действии раздражителя на адекватный анализатор. Физиологическим аппаратом ощущений служит *анализатор*. Способы осознания или чувствительности зависят с какими частями мозга связан анализатор (например, зрительные ощущения — затылочная область коры).

Классификация ощущений исходит из свойств раздражителей и рецепторов, которые их воспринимают: ***экстеро-, интеро-, проприорецептивные***. Сенсорные ощущения подразделяются на 3 физиологических класса: *механорецептивные, температурные и болевые*. Механорецептивные ощущения включают *тактильные* (прикосновение, давление, вибрация) и *проприорецептивные* (ощущение позы, статического положения и положения при движении).

Переработка сенсорной информации может сопровождаться, но может и не сопровождаться осознанием стимула. Всякое ощущение имеет качество, силу и длительность. Для возникновения ощущения необходимо, чтобы раздражение достигло определенной величины. Ощущения зависят от порога — т. е. раздражитель должен достигнуть определенной величины.

Совокупность ощущений, обеспечиваемых каким-либо одним анализатором, обозначают термином **модальность**, которая может включать различные качественные типы ощущений. Модальностями являются, например зрение, слух, вкус. Качественные типы модальности — **субмодальности** (например: зрения — различные цвета; вкуса — кислое, сладкое, соленое, горькое).

Ощущения входят в структуру восприятия. **Восприятие** — это (чувственно-образное) отражение в сознании человека предметов или явлений при непосредственном воздействии на органы чувств. В отличие от ощущений, в которых отражаются отдельные свойства раздражителей, восприятие отражает предмет в целом, это качественно новая ступень познания.

Понятие **сенсорная система** появилось позже и стало заменять понятие анализатор, дополнив его включением механизмов регуляции различных его отделов. Под **сенсорной системой** понимают **совокупность органов и структур, обеспечивающих восприятие различных раздражителей, действующих на организм; преобразование и кодирование внешней энергии в нервный импульс, передачу по нервным путям в подкорковые и корковые центры, где происходит анализ поступившей информации и формирование субъективных ощущений**. Таким образом, сенсорные системы создают каждому из нас собственный субъективный мир.

Сенсорная система — это анализаторы внешней и внутренней среды, которые обеспечивают адаптацию организма к конкретным условиям.

В физиологии выделяют 4 основные группы анализаторов — **внешние, внутренние, положения тела и болевой анализатор**.

1. Внешние анализаторы воспринимают и анализируют изменения внешней среды.

К ним относятся: **зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой, тактильный и температурный** анализаторы, возбуждение которых воспринимается субъективно в виде ощущений.

2. Внутренние (висцеральные) анализаторы воспринимают и анализируют изменения внутренней среды организма. Колебания показателей внутренней среды в пределах физиологической нормы у здорового человека обычно не воспринимаются субъективно, в виде ощущений. Так, мы не можем субъективно определить величину артериального давления, особенно если оно нормальное, состояние сфинктеров и др. Однако изменение некоторых констант внутренней среды организма может восприниматься субъективно в виде эмоционально окрашенных ощущений (жажда, голод, половое влечение), формирующихся на основе биологических потребностей. Информация, идущая из внутренней среды, играет важную роль в регуляции функций внутренних органов, обеспечивая приспособление организма к различным условиям его жизнедеятельности.

3. Анализаторы положения тела воспринимают и анализируют изменения тела в пространстве и частей тела друг относительно друга. К ним следует отнести вестибулярный и двигательный (кинестетический) анализаторы.

4. Болевой анализатор информирует организм о повреждающих действиях. Болевые ощущения могут возникать при раздражении как экстеро-, так и интерорецепторов.

Методы исследования анализаторов

При изучении сенсорных систем используют электрофизиологические, нейрохимические, поведенческие (метод условных рефлексов), морфологические исследования на животных, а также методы моделирования и протезирования.

Для анализа восприятия у здорового и больного человека применяют два методических подхода: **объективный и субъективный** (психофизиологический). Когда мы наблюдаем и анализируем параметры раздражителя его силу, продолжительность импульсации и локализацию в пространстве, биоэлектрические потенциалы, биологическую значимость и т. д., мы используем **объективные** методы. Если мы применяем научный анализ к ощущениям и представлениям, возникающих у испытуемого, с учетом его собственного опыта и опыта других, то в этом случае мы используем психофизиологические — **субъективные** методы.

ГЛАВА 2 ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ АНАЛИЗАТОРОВ

2.1 Учение И. П. Павлова об анализаторах

Учение об анализаторах впервые было создано в 1909 г. **И. П. Павловым**, который выделял 3 отдела анализатора:

1. Периферический отдел анализатора представлен рецепторами. В нем происходит восприятие раздражения и их первичный анализ изменений внешней и внутренней сред организма. Восприятие раздражения осуществляется путем трансформации энергии раздражения в нервный импульс (рисунок 1).

2. Проводниковый отдел анализатора включает афферентные и промежуточные нейроны ствольных и подкорковых структур ЦНС. Этот отдел обеспечивает проведение возбуждения от рецепторов в кору головного мозга. Этот отдел характеризуется следующими принципами построения: многослойностью, многоканальностью, неодинаковым числом элементов в соседних слоях, дифференциацией по вертикали и горизонтали. Проведение возбуждения по проводниковому отделу осуществляется 3 афферентными путями. **Специфический проекционный путь** идет от рецептора по **строго обозначенным специфическим путям** с переключением на различных уровнях ЦНС (на уровне спинного и продолговатого мозга, в зрительных буграх) в проекционные ядра коры. Со специфическим каналом связывают передачу физических

параметров раздражителя. **Неспецифический путь** включает *ретикулярную формацию*, при этом афферентные возбуждения теряют свои специфические свойства (сенсорную модальность) и изменяют возбудимость корковых нейронов. За счет коллатералей в процесс возбуждения включаются гипоталамус и другие отделы лимбической системы, а также двигательные центры. Все это обеспечивает поддержание общего уровня возбудимости мозговых структур, а также вегетативный, двигательный и эмоциональный компоненты сенсорных реакций. **Ассоциативный путь** — в ассоциативные системы мозга, с которыми связывают передачу о биологической значимости раздражителя.

3. Коровый отдел анализатора является высшим уровнем обработки сенсорных сигналов. В соответствии с цитоархитектоническими и нейрофизиологическими данными выделяют **проекционные** и **ассоциативные** зоны коры. В проекционных зонах различают *первичные, вторичные и третичные зоны*. По И. П. Павлову, под ядром анализатора понимают зону коры, в которой после соответствующих переключений в подкорковых ядрах имеет место детальное представительство периферического отдела анализатора. Возбуждение от соответствующих рецепторов направляется в первичные зоны по быстропроводящим путям, тогда как активация вторичных и ассоциативных зон коры происходит по полисинаптическим путям. Кроме этого, корковые поля связаны между собой многочисленными ассоциативными волокнами. В корковых проекциях сенсорных систем соблюдается принцип **топии**, например, в зрительной системе ретинотопия — проекция сетчатки — в поле 17 (первичная проекция), поле 18 (вторичная) и поле 19 (третичная). Принцип этот состоит в том, что сетчатка образует проекцию на соответствующую область коры в некотором масштабе. При этом объем корковой проекции пропорционален плотности рецепторов в данном месте сетчатки. Благодаря этому *fovea* (зрительная ямка) сетчатки в корковой проекции представлена большей площадью, чем периферия сетчатки. Поражение первичных зон сенсорных систем всегда сопровождается грубыми нарушениями соответствующей сенсорной или моторной функции. В отличие от этого поражение вторичных или третичных зон вызывает расстройство аналитико-синтетической деятельности мозга (ПРИЛ, рис.1).

2.2 Принципы строения сенсорных систем

Всем сенсорным системам свойственны основные принципы строения:

1. Многослойность — наличие нескольких слоев нервных клеток. Первый слой связан с рецепторами, последний слой — с нейронами ассоциативных отделов коры больших полушарий. Такое строение анализаторов способствует специализации разных слоев по переработке отдельных видов информации и позволяет организму **более быстро реагировать** на простые сигналы, анализируемые уже на промежуточных уровнях.

В сенсорной системе выделяют следующие уровни восприятия сигналов:

1) рецепторный;

- 2) *стволовой*;
- 3) *таламический*;
- 4) *корковый*.

2. **Многоканальность** — обеспечивает сенсорной системе *точность и детальность анализа сигналов и большую надежность* (нервные элементы одного слоя связаны с множеством элементов следующего слоя). Высокая надежность обеспечивается более сложным путем благодаря частичному взаимному перекрытию нейронов в связи с процессами мультипликации и конвергенции. В результате возникает возбуждательное или тормозное взаимодействие между нейронами благодаря иррадиации или латеральному торможению.

3. **Наличие сенсорных «воронки»** (по Шеррингтону) — неодинаковое число элементов в соседних слоях. Примером может служить зрительная система, где слой фоторецепторов в каждой из 2-х сетчаток имеет **130 млн** элементов, которые благодаря конвергенции связываются со слоем выходных — ганглиозных клеток сетчатки, которых оказывается **всего 1 млн. 250 тыс.** нейронов. Это пример *суживающей «воронки»*. На более высоких уровнях зрительной системы за счет дивергенции формируется *расширяющая «воронка»*, число нейронов в первичной проекционной области зрительной коры в тысячу раз больше, чем в подкорковом зрительном центре.

В слуховом и ряде других анализаторов представлена только расширяющаяся «воронка» по направлению от рецепторов к коре.

Физиологический смысл явления *суживающихся «воронки»* заключается в уменьшении количества информации передаваемой в мозг, а в *расширяющихся «воронках»* — в обеспечении более дробного и сложного анализа разных признаков сигнала (рисунок 2).

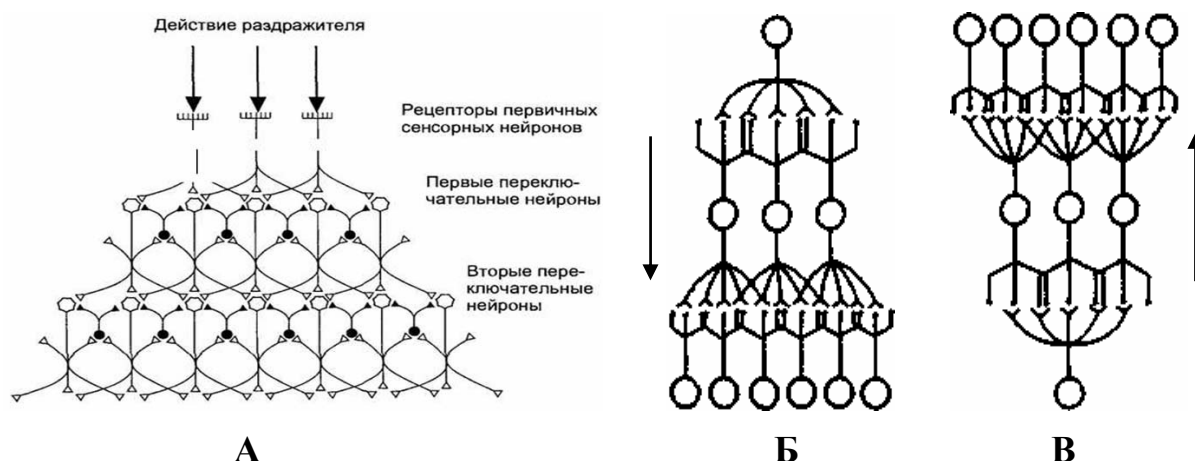


Рисунок 2 — Сенсорные воронки: АБ — расширяющиеся; В — суживающиеся

4. Дифференциация анализаторов по вертикали и по горизонтали:

а) **дифференциация по вертикали** — обеспечивает образование отделов, состоящих из того или иного числа нервных элементов. Отдел — более крупное морфофункциональное образование, чем слой элементов

(например: обонятельные луковицы, кохлеарные ядра, коленчатые тела) они имеют определенную функцию;

б) дифференциация по горизонтали — обеспечивает специализацию структур на уровне одного слоя. Она зависит от свойств рецепторов и нейронов и связывает их в пределах каждого слоя (например: в зрении работают два параллельных нейронных канала, идущих от фоторецепторов к коре большого мозга и по-разному перерабатывающих информацию, поступающую от центра и периферии сетчатки; биполяры — амакриновые — горизонтальные клетки сетчатки).

2.3 Свойства анализаторов

2.3.1 Высокая возбудимость

Общие характеристики рецепторных клеток:

1. *Стимуляция специфическим видом энергии.*
2. *Высокая чувствительность к специфическому виду энергии.*
3. *Получение специфической информации, ее обработка и передача в нервные центры.*
4. *Способность к саморегуляции на клеточном и молекулярном уровнях.*
5. *Обладают энергетической автономностью.*

Основное физиологическое значение рецепторов состоит в обеспечении поступления в ЦНС информации о состоянии внешней и внутренней среды, что создает условия для осуществления нервной системой взаимодействия организма и среды. Этому способствует **высокая возбудимость** рецепторов. Например, для возбуждения фоторецептора сетчатки достаточно одного кванта света, для обонятельного рецептора — одной молекулы пахучего вещества, волосковые рецепторы внутреннего уха способны обнаружить движение мембраны, равное диаметру атома водорода. Возбудимость различных рецепторов неодинакова и зависит от их чувствительности и специфичности.

Чувствительность анализатора к адекватным раздражителям определяется: **порогом ощущения, порогом различения, а также интенсивностью ощущения**, поскольку она зависит от возбудимости самого анализатора на всех его уровнях.

Количественной мерой чувствительности сенсорного рецептора является **абсолютный порог чувствительности** — минимальная сила раздражителя, способная вызвать возбуждение рецептора.

Порогом ощущения — называют минимальную силу адекватного раздражителя, вызывающую возбуждение рецепторов, которое воспринимается субъективно в виде ощущений.

Чувствительность и порог — обратные понятия. Между абсолютной чувствительностью и ее порогом — обратно пропорциональная зависимость, **чем меньше величина порога, тем выше чувствительность и наоборот, чем ниже чувствительность, тем выше порог.**

У интерорецепторов внутренних органов (висцерорецепторов) возбудимость ниже, чем у экстерорецепторов. Низкую возбудимость имеют болевые рецепторы, эволюционно приспособленные к ответу на действие чрезвычайных по силе раздражителей.

Верхний порог чувствительности — это наибольшая величина раздражителя, при которой сохраняются ощущения. Возбудимость рецепторов находится под нейрогуморальным контролем целостного организма.

Большинство рецепторов приспособлены для восприятия только одного вида раздражителей (только одной модальности). **Специфичность** таких мономодальных рецепторов не является абсолютной, так как практически любой рецептор реагирует на разные раздражители. Однако, пороговая сила того раздражителя, к восприятию которого рецептор приспособлен, значительно ниже таковой для всех прочих раздражителей. Рецепторы одной и той же модальности могут подразделяться на несколько групп, в зависимости от характеристик воспринимаемого раздражителя. Например, колбочки сетчатки глаза распадаются на 3 подгруппы — колбочки с максимальной чувствительностью к свету с длиной волны 450, 530 и 560 нм.

2.3.2 Инерционность

Инерционность — относительно медленное возникновение ощущения после включения раздражителя и медленное исчезновение ощущений после выключения раздражителя (например: продолжение световосприятия после выключения света).

Сохранение на некоторый период ощущений после выключения раздражителя объясняется явлением последействия в ЦНС, в основном циркуляцией возбуждения. Так зрительное ощущение не возникает и не исчезает мгновенно. Латентный период зрительного ощущения равен 0,1 с, время последействия — 0,05 с. Быстро следующие одно за другим световые раздражения (мелькания) могут давать ощущение непрерывного света (феномен «слияния мельканий»). Максимальная частота вспышек света, которые воспринимаются еще раздельно, называют критической частотой мельканий. Она тем больше, чем сильнее яркость стимула и выше возбудимость ЦНС, и составляет **20** мельканий в **1 с**. Наряду с этим, если 2 неподвижных стимула последовательно с интервалом в 20–200 мс проецировать на разные участки сетчатки, возникает ощущение движения объекта. Это явление получило название **«фи-феномена»**. В силу инерционности восприятия зрительное ощущение от одного кадра длится до появления другого, отчего и возникает иллюзия непрерывного движения. Эти два феномена лежат в основе кинематографии. Обычно такой эффект возникает при быстром последовательном предъявлении неподвижных изображений на экране со скоростью **18–24** кадра в секунду.

2.3.3 Индукционное взаимодействие

Индукционное взаимодействие — изменение возбудимости одного анализатора при возбуждении другого, сопровождаемое изменением степени выраженности ощущений (например: световые эффекты восприятия музыки; вкусовые ощущения будут усиливаться, если будут сопровождаться какими-либо приятными запахами; шум ухудшает зрительное восприятие; прослушивание музыки при стоматологических процедурах вызывает обезболивание).

2.3.4 Адаптация

Адаптацией называют явление ослабления возбуждения в рецепторе при действии длительного (фонового) раздражителя постоянной силы, т. е. ответ (частота генерации потенциала действия) на постоянный стимул с течением времени уменьшается. Адаптация проявляется в снижении абсолютной и повышении дифференциальной чувствительности (например: мы со временем не замечаем непрерывного давления на кожу одежды или кольца, действия пахучих веществ).

В сенсорных системах присутствует несколько форм адаптации. В зависимости от скорости адаптации рецепторы подразделяют на **тонические** и **фазные**:

- **Тонические (пропорциональные)** — **медленно адаптируемые**, постоянно посылающие информацию в мозг о положении тела, его отдельных частей и состоянии внутренней среды. Эти рецепторы генерируют нервные импульсы в течение всего времени действия раздражителя. После высокочастотного залпа в начале действия раздражителя, частота нервных импульсов устанавливается на постоянном уровне. К таким рецепторам относятся: мышечные веретена, сухожильные органы Гольджи, барорецепторы сосудов, часть болевых рецепторов (рисунок 3).

- **Промежуточные (фазно-тонические)** — **эти рецепторы адаптируются со средней скоростью**, они генерируют нервные импульсы в течение всего времени действия раздражителя, однако, их частота существенно уменьшается. Со средней скоростью адаптируются фоторецепторы сетчатки, терморецепторы кожи.

- **Фазные (дифференциальные) рецепторы** — **быстро адаптируемые рецепторы**. Они генерируют нервные импульсы в начальный (*ON*-ответ) и конечный (*OFF*-ответ) период действия раздражителя. Когда действие постоянного раздражителя прекращается, чувствительность анализаторов повышается (адаптация к свету, темноте, звуку, запаху, воздействиям на тактильные рецепторы). Адаптация начинается на уровне рецепторов и охватывает все уровни сенсорной системы. В зависимости от выраженности процесса адаптации различают **быстро** (*позические и динамические*) и **медленно** (*тонические и статические*) адаптирующиеся сенсорные рецепторы. Так, тельца Пачини

адаптируются исключительно быстро, за доли секунды. Рецепторы суставных сумок и рецепторы мышечных веретен адаптируются медленно. Еще медленнее адаптируются механорецепторы, расположенные в стенке крупных сосудов (для механорецепторов аорты и каротидного синуса время полной адаптации составляет 2-е суток — неадаптируемые сенсорные рецепторы).



Рисунок 3 — Адаптация к длительно действующему раздражителю постоянной силы: А — тонических; Б — промежуточных; В — фазных рецепторов

ГЛАВА 3 ФУНКЦИИ АНАЛИЗАТОРОВ

Анализаторы выполняют большое количество функций или операций с сигналами (рисунок 4).

Важнейшие из них:

3.1 Обнаружение сигналов. Рецепция.

3.2 Различение сигналов

3.3 Передача и преобразование сигналов

3.4 Кодирование

3.5 Детектирование тех или иных признаков сигналов

3.6 Оpozнание образов

3.1 Обнаружение сигналов. Рецепция

Для выживания организму необходима максимальная информация о том, что происходит, поэтому он развил целый арсенал сенсорных датчиков. Сенсорные детекторы специализированы для того, чтобы отвечать на определенный тип изменений окружающей среды. Информация передается при помощи сигналов благодаря рецепторам. Многообразие рецепторов позволяет воспринимать различные стимулы.

Информация — обозначение содержания сигналов (сообщений), полученных из внешнего мира в процессе приспособления к нему нас и наших органов чувств.

Сигнал — разнообразные виды вещества и энергии, передающие информацию.

Виды информационных сигналов, поступающих из внешней и внутренней среды

1. Химической природы: молекулы вкусовых веществ, молекулы пахучих веществ, гормоны, нейромедиаторы, цитокины, факторы роста, эйкозаноиды и др.

2. Физической природы: свет, звук, давление, температура, электрический потенциал.

3. Физико-химической природы: осмотическое давление, напряжение кислорода, напряжение CO_2 , концентрация некоторых ионов.

4. Сигналы, обозначающие сложные события: сочетание звуков, цветов, запах и др.; слово как сигнал сигналов.

Соответственно, мы можем классифицировать основные сенсорные системы как: **механорецептивную, хеморецептивную и фоторецептивную**.

Для деятельности целостного многоклеточного организма, с развитой нервной системой в оценке информационных потоков принимают участие различные сенсорные системы, рецепторный аппарат которых представляет собой специализированные клетки или клеточные ансамбли с более или менее сложными вспомогательными структурами. Задачей таких рецепторов является преобразование биологически значимой информации, носители которой имеют различную физико-химическую природу, в универсальный язык нервной системы — совокупность нервных импульсов.

Рецепцией называют процесс восприятия и трансформации (преобразования) энергии внешнего или внутреннего раздражителя в энергию нервного импульса или в сложную последовательность внутриклеточных химических процессов.

Рецептор — понятие **морфологическое** (макроуровень) и **молекулярнобиологическое**.

Предназначены:

- 1) для специфического взаимодействия сигналов;
- 2) для ощущения восприятия, трансформации и передачи информации;
- 3) для инициации каскада биохимических и (или) физико-химических процессов, составляющие основу конкретной ответной клетки-мишени.

На клеточном уровне организации функции рецепторов могут выполнять отдельные молекулы (например, рецепторные молекулы, участвующие в процессах внутриклеточной сигнализации) или надмолекулярные комплексы, которые, чаще всего, связаны с клеточной мембраной.

Рецептор — **генетически детерминированные макромолекулярные сенсоры** (белки, глико-, липопротеиды), **локализованные в специализированных частях клетки** (плазматическая мембрана, цитоплазма, ядро) и **специализирующиеся на восприятии биологически значимых специфических сигналов химической, физической и другой природы**.

Роль клеточных рецепторов играют специфические белковые молекулы, которые могут быть расположены **на поверхности клетки, в цитоплазме или в ядре**.

Классификация молекулярных клеточных рецепторов по их локализации:

- **рецепторы плазматической мембраны;**

- **внутриклеточные рецепторы:**

- а) ядерные рецепторы;

- б) цитоплазматические рецепторы.

Клеточная рецепция обеспечивает возможность обмена информации между клетками, который осуществляется при помощи биологически активных веществ (гормонов, медиаторов). Обязательным этапом такого межклеточного взаимодействия является связывание молекул вещества с соответствующей молекулой клетки-мишени, называемой клеточным *рецептором*. Специфичность воздействия сигнальных молекул определяют присутствующие в клетках-мишенях рецепторы, связывающие только собственные **лиганды**. **Лиганд** — вещество, сигнальная молекула, взаимодействуя с рецептором образует **лиганд-рецептивный комплекс** (ЛР-комплекс).

В мембранах рецепторных клеток (точнее — их антенн) свои рецепторы — т. е. белковые группы, способные изменяться под воздействием: кванта света, звуковой волны, либо комплементарны к определенным молекулам пахучих веществ и т. д. У фоторецепторных клеток — это молекулы родопсина, в микроворсинках вкусовых клеток — молекулы сладко-и горько-чувствительного белка, в жгутиках обонятельных клеток — молекулы ольфакторных белков, в киноцилиях слуховых клеток — ацетилхолинэстераза. Энергия внешнего стимула меняет конформацию этих интегральных белков, а, следовательно, и ее связи с соседними молекулами, что, в конце концов, приводит к изменению проницаемости мембраны и возникновению рецепторного потенциала, т. е. нервного импульса.

3.1.1 Мембранные сигнальные системы

Классификация мембранных рецепторов в зависимости от их структуры

Различают 3 типа рецепторов:

- 1) **лиганд-зависимые ионные каналы;**

- 2) **односегментные трансмембранные;**

- 3) **семисегментные трансмембранные.**

1. **Лиганд-зависимые ионные каналы.** Эти рецепторы 1-го типа являются **олигомерными мембранными белками, образующими лиганд-активируемый ионный канал**. Связывание лиганда ведет к открыванию канала для ионов Na^+ , K^+ или Cl^- . По такому механизму осуществляется действие нейромедиаторов, таких как **ацетилхолин** (никотиновые рецепторы: Na^+ - и K^+ -каналы) и **γ -аминомасляная кислота** (А-рецептор: Cl^- -канал).

2. Односегментные трансмембранные. Рецепторы 2-го типа являются белками, имеющими *одну трансмембранную полипептидную цепь*. Это аллостерические ферменты, активный центр которых расположен на внутренней стороне мембраны. Многие из них являются тирозиновыми *протеинкиназами*. К этому типу принадлежат рецепторы **инсулина, ростовых факторов и цитокинов**. Связывание сигнального вещества ведет к димеризации рецептора. При этом *происходит активация фермента и фосфорилирование остатков тирозина в ряде белков*. В первую очередь фосфорилируется молекула рецептора (автофосфорилирование). С фосфотирозином связывается **SH2-домен** белка-переносчика сигнала, функция которого состоит в передаче сигнала **внутриклеточным протеинкиназам**.

3. Семисегментные трансмембранные рецепторы 3-го типа, сопряженные с **ГТФ-связывающими белками**. *Полипептидная цепь* этих белков **включает 7 трансмембранных тяжей**. Такие рецепторы передают сигнал с помощью **ГТФ-связывающих белков** на белки-эффекторы, которые являются сопряженными ферментами или ионными каналами. Функция этих белков заключается в изменении концентрации ионов или вторичных мессенджеров. Таким образом, связывание сигнального вещества с мембранным рецептором влечет за собой 1 из 3-х вариантов внутриклеточного ответа: **рецепторные тирозинкиназы активируют внутриклеточные протеинкиназы, активация лиганд-активируемых ионных каналов ведет к изменению концентрации ионов и активация рецепторов, сопряженных с ГТФ-связывающими белками, индуцирует синтез веществ-посредников, вторичных мессенджеров**. Все три системы передачи сигнала взаимосвязаны. Так, например, образование вторичного мессенджера цАМФ (сАМР) приводит к активации протеинкиназ А [ПК-А (PK-A)], вторичный мессенджер диацилглицерин [ДАГ (DAG)] активирует [ПК-С (PK-C)], а вторичный мессенджер инозит-1,4,5-трифосфат [ИФ3 (InsP3)] вызывает повышение концентрации ионов Ca^{2+} в цитоплазме клетки.

Последовательность событий, возникающих при взаимодействии лиганда (Л) с соответствующим рецептором (Р)

Лиганд-зависимый ионный канал: Л-Р-комплекс → открытие ионного канала → изменение проницаемости мембраны для Na^+, K^+ → изменение величины мембранного потенциала.

Односегментный трансмембранный рецептор (1-ТМС): Л-Р-комплекс → активация собственной протеинкиназной активности рецептора → регуляция активности ключевых ферментов.

Семисегментный трансмембранный рецептор (7-ТМС): Л-Р-комплекс → активация G-белка → активация аденилатциклазы → образование ц-АМФ → активация протеинкиназы А → регуляция активности ключевых ферментов.

Функциональные особенности различных типов рецепторов представлены в таблице 1.

Таблица 1 —Функциональные особенности различных типов рецепторов

Функциональная особенность мембранного рецептора	Тип рецептора
1. Непосредственно регулирует ионную проницаемость	<i>Лиганд-зависимый ионный канал</i>
2. Сам обладает протеинкиназной активностью	<i>1-ТМС-рецептор</i>
3. Связан с G-белками, регулирует активность протеинкиназ через изменение уровня вторичных посредников	<i>7-ТМС-рецептор</i>

Мембранные рецепторы регистрируют наличие лиганда (пептидного гормона, производных аминокислот, нейромедиаторов, цитокинов) и передают сигнал внутриклеточным химическим соединениям, опосредующим конечный эффект — **вторичным посредникам** (**G-белки**, циклические нуклеотиды — **цАМФ** и **ЦГМФ**, ионы **Ca²⁺**, **ИТФ** и др.)

Основные вторичные посредники пострецепторной передачи сигнала:

- 1) **ц-АМФ**;
- 2) **ц-ГМФ**;
- 3) **инозитол-3-фосфат ИТФ**;
- 4) **цитозольный Ca²⁺**;
- 5) **ДАГ — диацилглицерол**.

Функции вторичных посредников:

- 1) передачи информации с рецептора на пострецепторные структуры;
- 2) активирование или ингибирование деятельности ключевых ферментов.

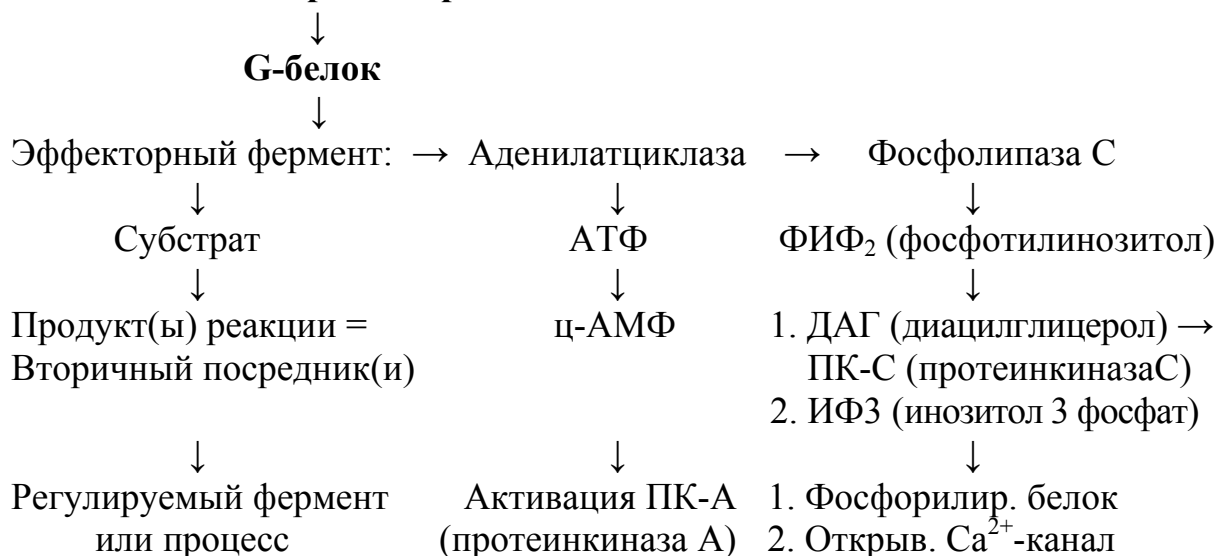
Значение G белков

Рецепторы, связанные с **G-белком** — полипептидные цепочки, расположенные в плазматической мембране клетки-мишени таким образом, что полипептид пронизывает мембрану 7 раз, образуя при этом по 3 находящихся снаружи и кнутри от мембраны петли. Внеклеточный (**N-конец**) полипептида содержит **связывающий лиганд** участок, внутриклеточный (**С-конец**) расположен в цитозоле, а одна из обращенных внутрь клетки петель **связывает G-белок**.

Когда семидоменная рецепторная молекула, локализованная в мембране сенсорной клетки, активируется какими-то изменениями во внешней среде, она претерпевает конформационные изменения, которые детектируются **G-белками**, связанными с мембраной.

G-белки, участвующие в передаче сигнала, являются членами гуанин-связывающих белков. **G-белки** — это регуляторы, включающие или выключающие активность других молекул. Например: они «включаются» при связывании с **ГТФ** и «выключаются» гидролизом **ГТФ** до **ГДФ**. Этот гидролиз катализируется ГТФ-азной активностью самих **G-белков**.

Лиганд + 7-ТМС-рецептор



3.1.2 Многообразие и классификация рецепторов

Сенсорная рецепцией называют процесс восприятия и преобразования энергии раздражителей внешней и внутренней среды организма в энергию нервных импульсов, передаваемую по чувствительным нервам в ЦНС. Сенсорные рецепторы являются начальными звеньями любой рефлекторной дуги, а также участвуют в оценке параметров полезного приспособительного результата в функциональных системах организма. Сенсорный рецептор представляет собой нервную клетку или комплекс нервной и эпителиальной клетки, специально приспособленный для восприятия определенного типа раздражителей. Сенсорные рецепторы чрезвычайно вариабельны по форме и происхождению. Выделяют следующие группы сенсорных рецепторов:

1. **Свободные нервные окончания** (боль и температура).
2. **Несвободные нервные окончания** (Тельца Пачини, колбы Краузе и др.): **инкапсулированные и неинкапсулированные**.
3. **Нейросенсорные клетки** (обонятельные, колбочковые и палочковые клетки) — первичночувствующие.
4. **Сенсоэпителиальные клетки** (вкус, слух, гравитация) — **вторичночувствующие клетки**.

Морфологические типы чувствительных рецепторов в коже

Свободные нервные окончания состоят только из осевого цилиндра — дендрита чувствительного нейрона. Когда немиелинизированные волокна входят в эпидермис, некоторые из них теряют шванновскую оболочку. Термин «свободное» достаточно условен, так как ветвления осевого цилиндра сопровождаются вспомогательными клетками, аналогичными шванновским. Варианты взаимодействия вспомогательных клеток с осевым цилиндром мо-

гут быть различны. Такая клетка может покрывать только часть поверхности осевого цилиндра, а другая часть может быть окружена лишь базальной мембраной. Нервная терминаль иногда формирует пальцевидные выросты, проникая в окружающую ткань. Осевые цилиндры распространяются между клеточными мембранами эпителиоцитов базального и шиповатого слоев. В областях кожи с высокой тактильной чувствительностью терминали достигают зернистого слоя. Свободные нервные окончания воспринимают болевые раздражения (ноцицепция) и температурные. Имеются также рецепторы, способные определять изменения рН, парциального давления кислорода и углекислого газа. Сходные свободные нервные окончания в сосочковом слое дермы лежат не перпендикулярно поверхности кожи, а параллельно дермо-эпидермальной границе. Здесь они более извилисты, чем свободные окончания в эпидермисе.

Некоторые свободные нервные окончания в соединительной ткани имеют билатеральную организацию: в центре расположена нервная терминаль эллиптической формы, а снаружи — вспомогательные клетки.

Прикосновения, даже самые нежные, в первую очередь, воспринимаются чувствительными нервными окончаниями, оплетающими корни волос. Корзинчатые структуры из свободных нервных окончаний окружают волосные фолликулы, причем проникают в наружное корневое влагалище, в особенности, в чувствительных волосках (усы у кошки, длинные волосы на морде у животных). Эти окончания реагируют на смещение волосков, являясь механорецепторами.

Комплекс клетки Меркеля с нервной терминалью. Эти окончания обнаруживаются в глубоких слоях эпидермиса на ладонях и подошвах. Здесь свободные нервные окончания прикрепляются к видоизмененным клеткам эпидермиса — клеткам Меркеля. Эти клетки крупнее соседних кератиноцитов, с которыми связаны десмосомами. Имеют округлую или вытянутую формы, ядро вытянутое или дольчатое, а в цитоплазме отсутствуют скопления промежуточных филаментов, характерные для кератиноцитов. В цитоплазме содержатся в небольшом количестве митохондрии, ЭПС, лизосомы, комплекс Гольджи. Для клеток Меркеля характерны специфические осмиофильные гранулы размером 80–200 нм. Они сосредоточены в участках цитоплазмы, обращенных к нервной терминали. Немиелинизированные ветви афферентных нервных волокон проникают по отдельности в базальный слой эпидермиса, расширяются, образуя дисковидные концевые структуры, связанные с основаниями клеток Меркеля. Они синтезируют специфические для нервных клеток маркеры и нейропептиды, что позволяет рассматривать их как компонент диффузной эндокринной системы. Клетки Меркеля синтезируют: мет-энкефалин, вещество Р, пептид гистидин-изолейцин, VIP, нейроноспецифическую энолазу, хромогранин А. Мет-энкефалин стимулирует иммунные реакции организма. Тактильные эпителиоциты участвуют в распознавании формы объекта, его краев, текстуры поверхности. Клетки Меркеля воспринимают прикосновения, считаются механорецепторами и несут позиционную информацию для опреде-

ления места окончательной локализации терминали периферического отростка чувствительного нейрона в нейрогенезе или при регенерации нерва.

Тельца Руффини лежат в глубоких слоях дермы кожи, например, в области подошвенной поверхности стоп. Диаметр — до 1 мм. Крупное миелинизированное афферентное волокно образует наподобие кустика из немиелинизированных веточек, которые оканчиваются уплощенными терминалями, ветвящимися между пучками коллагеновых волокон в сердцевине тельца. Видоизмененных шванновских клеток, подобных тем, что встречаются в тельцах Фатер-Пачини и Мейснера, здесь нет. Нервные окончания в тельцах Руффини возбуждаются при смещении коллагеновых волокон, с которыми они переплетаются. Капсула тельца относительно тонкая и переходит в эндоневрий афферентного волокна. Между тельцами Руффини и сухожильными органами Гольджи имеется поразительное сходство, поэтому предполагают, что они являются механорецепторами, реагирующими на смещение коллагеновых волокон, подобно сухожильным органам, реагирующим на натяжение сухожилия.

Концевые колбы Краузе располагаются в конъюнктиве, языке, наружных половых органах. Диаметр — до 150 мкм. Описаны 2 подтипа телец; для обоих характерна очень тонкая соединительнотканная капсула. Простое по строению афферентное миелинизированное волокно оканчивается единственным немиелинизированным колбовидным расширением у дистального конца слабо выраженной капсулы. Афферентное миелинизированное волокно более сложного строения повторно ветвится под слабо развитой капсулой, образуя систему немиелинизированных окончаний. Являются механорецепторами.

Тельца Мейснера. Располагаются в коже пальцев рук и ног на ладонной и подошвенной поверхностях, на губах, веках, наружных половых органах и сосках молочных желез. Они располагаются сразу же под границей между эпидермисом и дермой в сосочковом слое дермы. Тельце имеет овальную форму с диаметром около 100 мкм, лежит перпендикулярно поверхности кожи. Состоит из уплощенных клеток, которые являются видоизмененными шванновскими клетками, образуя внутреннюю колбу вокруг концевого утолщения чувствительного волокна. Расширенные нервные окончания лежат параллельно поверхности кожи. Миелинизированное нервное волокно, достигая тельца, теряет миелин и ветвится. В основание тельца входят от 2 до 9 веточек. Конечные ветви располагаются в виде спирали. В пространствах между нервными окончаниями и уплощенными шванновскими клетками располагаются нервные волокна. Вокруг сердцевины тельца, состоящего из уплощенных клеток и расширенных нервных окончаний, располагается соединительнотканная капсула. Эта капсула переходит непосредственно в эндоневрий афферентного волокна. Тельца Мейснера расположены в областях, где выражена тактильная чувствительность.

Тельца Пачини. Обнаружены в подкожном слое в области пальцев, стенке мочевого пузыря, капсулах внутренних органов, в капсулах суставов, брыжейке кишки, наружных половых органах и др. Диаметр — до 1 мм. Тельце Пачини

представляет собой образование овальной формы. К нему подходит длинное миелинизированное нервное волокно. Внутри наружной капсулы оно образует несколько перехватов Ранвье, подойдя к внутренней колбе рецептора, нервное волокно теряет миелин. Затем волокно проходит сквозь тельце, расширяясь на конце с образованием нескольких булавовидных отростков, переходя в чувствительную нервную терминаль. Внутри тельца нервное волокно покрыто многочисленными концентрическими слоями уплощенных клеток, поэтому на продольном срезе имеет вид разрезанной луковицы. Сердцевина состоит из внутренней и наружной колб. Внутренняя колба содержит видоизмененные шванновские клетки, которые чередуются друг с другом по противоположным сторонам нервного волокна, образуя ряд концентрически лежащих полукругов. Уплощенные клетки внутренней лежат очень плотно. Клетки наружной колбы образуют 60 полных концентрических слоев. Все клетки, образующие сердцевину тельца, связаны десмосомоподобными контактами, причем в межклеточных пространствах, которые их разделяют, находятся отдельные коллагеновые волокна, тканевая жидкость. Кнаружи от сердцевины лежит соединительнотканная капсула. Ее толщина варьирует от нескольких слоев до 30. Состоит из множества уплощенных фибробластов и коллагеновых волокон. Тельца Пачини обеспечивают реакцию на механическое смещение кожи, вызванное давлением, воспринимают вибрацию.

При действии на органы осязания и давления в механорецепторах кожи энергия раздражителя трансформируется в нервное возбуждение, которое по цепи нейронов передается от периферической части кожного анализатора в его корковую часть — в заднюю центральную извилину. В верхней части ее проецируется чувствительность кожи ног, в средней — рук и туловища, а в нижней — кожи головы.

Классификация рецепторов

По расположению сенсорные рецепторы подразделяют на:

- **экстерорецепторы** — воспринимают раздражители из внешней среды организма к ним относятся — слуховые, зрительные, обонятельные, вкусовые, осязательные рецепторы;

- **интерорецепторы** — воспринимают раздражители из внутренней среды организма это *висцерорецепторы* (сигнализирующие о состоянии внутренних органов), *вестибуло- и проприорецепторы* (рецепторы опорно-двигательного аппарата) рецепторы сосудов и ЦНС. Если одна и та же разновидность рецепторов (например, хеморецепторы к CO₂) локализованы как в ЦНС (продолговатый мозг), так и в других местах (сосуды), то такие рецепторы подразделяются на **центральные и периферические**.

По характеру контакта со средой экстерорецепторы подразделяют на:

- **дистантные**, которые получают информацию на некотором расстоянии от источника раздражения (зрительные, слуховые, обонятельные);

- **контактные** — возбуждаются при непосредственном соприкосновении с раздражителем. Благодаря большому их разнообразию, человек способен воспринимать стимулы разных модальностей.

По разнообразию воспринимаемых раздражителей сенсорные рецепторы подразделяют на:

- **мономодальные** — приспособлены для восприятия только одного вида раздражителя, она особенно характерного для экстерорецепторов (зрительных, слуховых, вкусовых);

- **полимодальные** — приспособлены для восприятия различных видов раздражителей, например, механического и температурного или механического, химического и болевого. К полимодальным рецепторам относятся ирритантные рецепторы легких, воспринимающие как механические (частицы пыли), так и химические (пахучие вещества) раздражители во вдыхаемом воздухе.

По модальности (по виду воспринимаемой энергии) сенсорные рецепторы подразделяют на:

- **хеморецепторы** — воспринимают химические изменения внешней и внутренней среды организма. К ним относятся вкусовые и обонятельные рецепторы, а также рецепторы, реагирующие на изменение состава крови, лимфы, межклеточной и цереброспинальной жидкости (газовый состав крови, осмотическое давление, рН крови, уровня глюкозы и др.);

- **фоторецепторы** — в сетчатке глаза воспринимают световую (электромагнитную) энергию воспринимают световые раздражители;

- **механорецепторы** — возбуждаются при механической деформации. Они воспринимают давление, вибрацию, перемещение, степень растяжения (*слуховые, гравитационные, вестибулярные, тактильные рецепторы, рецепторы опорно-двигательного аппарата, барорецепторы сердечно-сосудистой системы*);

- **терморецепторы** — воспринимают изменения температуры. Они подразделяются на тепловые и холодные рецепторы и находятся в коже, сосудах, внутренних органах, гипоталамусе, среднем, продолговатом и спинном мозге и внутренних органах, а также центральные термочувствительные нейроны.

- **ноцицепторы** — их возбуждение сопровождается болевыми ощущениями (болевые рецепторы). Раздражителями этих рецепторов являются механические, термические и химические (гистамин, брадикинин, K^+ , H^+ и др.) факторы. Болевые стимулы воспринимаются свободными нервными окончаниями, которые имеются в коже, мышцах, сосудах, дентине, внутренних органах.

По скорости адаптации (приспособление к стимулу) рецепторы подразделяются на:

- **медленноадаптирующиеся** (тонические и статические);

- **быстроадаптирующиеся** (фазические, динамические).

По строению рецепторы подразделяют на первичные и вторичные:

- К **первичным** относят такие сенсорные рецепторы, у которых действие раздражителя воспринимается непосредственно периферическими отростками чувствительного нейрона (нервными окончаниями), которые

могут быть: *свободными*, т. е. не имеют дополнительных образований (рисунок 5 А); *инкапсулированными*, т. е. окончания чувствительного нейрона заключены в особые образования, осуществляющие первичное преобразование энергии раздражителя (рисунок 5 Б, В).

• К **вторичным** относят такие сенсорные рецепторы, у которых действие раздражителя воспринимается специализированной рецептирующей клеткой ненервного происхождения. Возбуждение, возникшее в рецептирующей клетке, передается через синапс на чувствительный нейрон (рисунок 5 Г). Тело чувствительного нейрона располагается за пределами ЦНС — в спинномозговом или вегетативном ганглии.

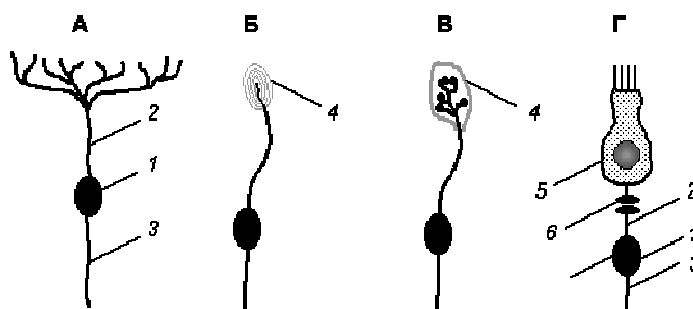


Рисунок 5 — Рецепторы:

А — свободное нервное окончание; Б, В — инкапсулированные нервные окончания:

Примечание. Б — тельце Пачини, В — тельце Мейснера; Г — рецепторная клетка органа слуха;

1 — тело чувствительного нейрона; 2 — периферический отросток чувствительного нейрона; 3 — центральный отросток чувствительного нейрона (следует в ЦНС); 4 — капсула; 5 — рецепторная клетка; 6 — синапс между рецепторной клеткой и чувствительным нейроном.

По физиологическим характеристикам все рецепторные аппараты подразделяют на:

1. Первичночувствующие (первичные) — воспринимающая зона представляет собой окончание дендрита чувствительного нейрона:

- а) развиваются из нервной пластинки;
- б) эволюционно более древние;
- в) имеют периферический отросток со стереоцилиями (это гомолог дендрита), а также аксон, образующий синапсы на нейронах соответствующих центров;
- г) в строении их нервного компонента (сетчатка, обонятельные луковицы) отражается принцип экранного послойного строения.

Первичные — все кожные рецепторы (тактильные) и рецепторы внутренних органов, проприорецепторы, рецепторы обоняния, зрения, термо- и хеморецепторы ЦНС.

2. Вторичночувствующие (вторичные) — воспринимающей зоной является специализированная рецепторная клетка, синаптически связанная с окончанием дендрита чувствительного нейрона:

а) развиваются из эктодермы;
 б) более молодые в эволюционном плане;
 в) на апикальном полюсе имеют стереоцилии и киноцилии;
 г) на базальном полюсе синапсы с дендритами чувствительных нейронов;
 д) на сенсорноэпителиальных клетках образуют синапсы, отростки псевдоуниполярных нейронов спинальных ганглиев, эти клетки только снимают и кодируют информацию, а передают ее нейроны.

Вторичные: рецепторы вкуса, слуха и равновесия.

3.1.3 Механизм возбуждения рецепторов

При действии стимула на рецепторную клетку происходит преобразование энергии внешнего раздражения в рецепторный сигнал. Этот процесс включает в себя 3 основных этапа:

1) взаимодействие стимула, т. е. кванта света (зрение) молекулы пахучего или вкусового вещества (обоняние, вкус) или механической силы (слух, осязание) с рецепторной белковой молекулой, которая находится в составе клеточной мембраны рецепторной клетки;

2) усиление сенсорного сигнала и его передача внутри рецепторной клетки;

3) открытие или блокирование находящихся в мембране рецепторов ионных каналов, через которые начинает или прекращается течь ионный ток, что, в свою очередь, приводит к деполяризации или гиперполяризации этой мембраны (возникает так называемый рецепторный потенциал).

В первичночувствующих рецепторных клетках происходит преобразование энергии внешнего стимула в возбуждение непосредственно на мембране рецептора. Примером может служить тельце Пачини (рисунок 6). Рецептор представляет собой немиелинизированное окончание дендрита, одетого соединительнотканной капсулой. При сдавливании рецептора от него микроэлектродом можно зарегистрировать деполяризационный потенциал, который называют **рецепторным потенциалом**. Деполяризация рецептора приводит к импульсному ответу.

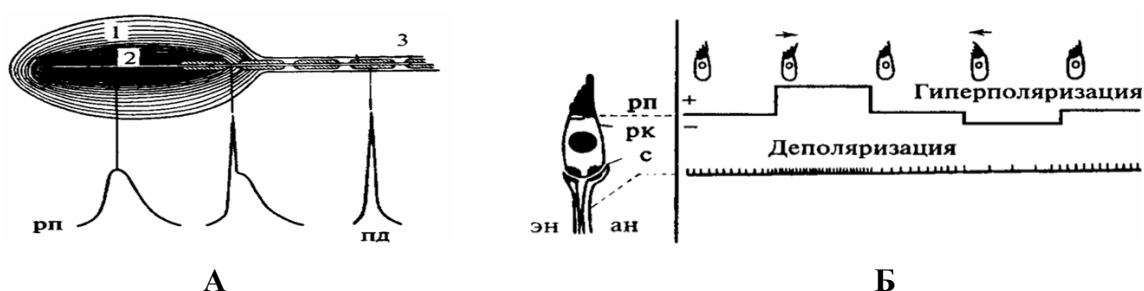


Рисунок 6 — Схематическое изображение ответов первичного (А) и вторичного (Б) рецепторов на стимуляцию:

А — тельце Пачини

Примечание. 1 — капсула рецептора; 2 — немиелинизированная часть нервного окончания; 3 — миелинизированное нервное волокно);

Б — волосковый механорецептор

Примечание. рк — рецептирующая клетка; ан — афферентное волокно; эн — эфферентное волокно; с — синапс; рп — рецепторный потенциал; пд — потенциал действия).

Во вторичночувствующих рецепторных клетках внешний стимул также вызывает генерацию рецепторного потенциала. Афферентное волокно образует на рецепторе синапс. Рецепторный потенциал вызывает выделение медиатора из пресинаптического окончания рецепторной клетки в синаптическую щель. Медиатор действует на мембрану чувствительного нейрона, вызывая ее деполяризацию — возникает ПСП (постсинаптический потенциал) его называют **генераторным потенциалом**. Он приводит к генерации импульсного ответа. Генераторный потенциал может быть как «де» так и «гиперполяризационный» и, соответственно, вызывать или тормозить импульсный ответ волокна.

Таким образом, в первичных рецепторах: **рецепторный потенциал — потенциал действия**; во вторичных: **рецепторный потенциал — выделение медиатора — генераторный потенциал — потенциал действия**.

Для большинства рецепторов характерна фоновая импульсация. Фоновая импульсация — спонтанно выделяется медиатор в отсутствие всяких раздражителей. Возникают шумы — в результате спонтанного выделения квантов медиатора. Шумы затрудняют обнаружение сигналов.

Рецептивное поле. Рецептивным полем нейрона называют множество рецепторов, функционально связанных с этим нейроном. Рецептивное поле нейрона представляет собой динамическое образование — один и тот же нейрон в различные моменты времени может оказаться функционально связанным с различным количеством рецепторов. Максимальная величина рецептивного поля какого-либо нейрона соответствует количеству рецепторов, которые связаны с этим нейроном морфологически, а минимальная величина может ограничиваться всего одним рецептором (рисунок 7).

Перекрытие рецептивных полей. У первичных рецепторов зоны ветвления периферических отростков чувствительных нейронов могут перекрывать друг друга (рисунок 8 А). У вторичных рецепторов одна рецептирующая клетка может контактировать с несколькими чувствительными нейронами, т. е. может входить состав рецептивных полей различных нейронов (рисунок 8 Б).

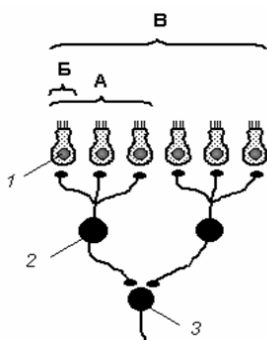


Рисунок 7 — Рецептивные поля нейронов.
Примечание. А — максимальное рецептивное поле нейрона 2; Б — минимальное рецептивное поле нейрона 2; В — рецептивное поле нейрона 3; 1 — рецептирующая клетка.

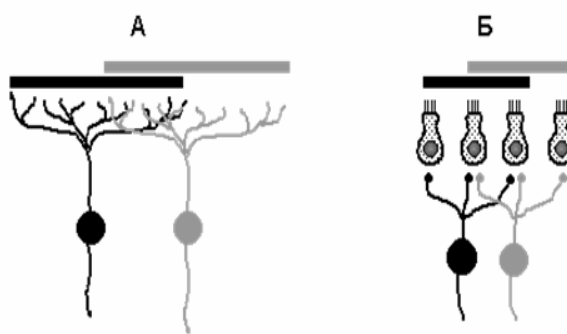


Рисунок 8 — Перекрытие рецептивных полей чувствительных нейронов:
А — первичных рецепторов; Б — вторичных

Взаимодействие рецепторов в рецептивном поле. При одновременном раздражении нескольких рецепторов, входящих состав рецептивного поля одного нейрона, в этом нейроне можно получить ответ только от одного рецептора. В других рецептивных полях имеют место более сложные взаимодействия. Например, в сетчатке глаза существуют тормозные взаимодействия между рецепторами, расположенными в центральной и периферической части рецептивного поля.

3.2 Различение сигналов

Рецепторные элементы специализированы к восприятию определенного параметра свойств раздражителя в весьма узком диапазоне и реагируют лишь на узкую область, например, частот или длины световой волны — модальность и субмодальности.

В оценке раздражителей участвуют все элементы анализатора от рецептора до высших отделов. Различие сигналов начинается в рецепторах. Анализаторы способны обнаруживать изменения сигнала:

- 1) *интенсивности силы стимула;*
- 2) *временные показатели;*
- 3) *пространственные признаки.*

Порог различения — минимальное изменение параметров действующего раздражителя, которое воспринимается субъективно. Пороги различения силы, пространства и времени действия раздражителя.

Различают *абсолютный* и *дифференциальный* (разностный) пороги.

Абсолютным порогом считают минимальную силу адекватного стимула, при которой возникает возбуждение рецептора.

Под дифференциальным порогом понимают минимальный прирост силы стимула, который вызывает заметное изменение реакции рецептора (например, слабо соленое — сильно соленое).

Для возникновения ощущения прироста силы действующего раздражителя его сила должна возрасти на определенную величину.

Порог различения силы раздражителя практически всегда выше ранее действующего раздражения на определенную величину (**закон Вебера**).

Так усиление давления на кожу руки ощущается, если увеличить груз на 3 % (например: к 100 г гирьке + 3 г или к 200 г + 6 г).

Закон Вебера о пороге силы действующего раздражителя (формула 1):

$$\Delta I / I = \text{const} \quad (1)$$

где **I** — сила раздражителя; **ΔI** — ощутимый прирост силы действующего раздражителя.

Зависимость интенсивности ощущения от силы раздражения выражается законом Вебера-Фехнера: «Интенсивность ощущений пропорциональна логарифму силы раздражения» (формула 2):

$$E = k \times \log (I / I_0) \quad (2)$$

где E — интенсивность ощущения; k — константа; I — сила раздражения; I_0 — порог ощущения.

Пространственное различие сигналов основано на различиях в пространственном распределении возбуждения в слое рецепторов и в нервных слоях. Для пространственного различия необходимо, чтобы между 2 возбуждаемыми рецепторами находился хотя бы 1 невозбужденный рецепторный элемент.

Для **временного различия 2-х раздражителей** необходимо, чтобы вызванные ими нервные процессы не сливались во времени, чтобы сигнал, вызываемый последующим стимулом, не попадал в рефрактерный период от предыдущего.

3.3 Передача и преобразование сигналов

После преобразования в рецепторах энергии физического или химического раздражителя в процессе нервного возбуждения начинается цепь процессов по преобразованию и передаче полученного сигнала. Цель их — передача информации в раздражителе в высшие отделы мозга.

Проводниковый отдел обеспечивает доставку информации от рецепторов в центральный отдел анализатора и частичную переработку в нейронах на «станциях переключения».

Преобразования сигналов могут быть условно разделены на **пространственные и временные**.

Среди **пространственных преобразований** сигналов — изменение их масштаба в целом, искажение различных пространств, частей (например, это может происходить в зрительной и соматосенсорных системах на корковом уровне — искажение геометрических пропорций объекта).

Временные преобразования информации — ее сжатие в отдельные импульсные послышки, разделенные паузами и интервалами. В целом, тоническая импульсация преобразуется в физическую.

Существенным моментом преобразования информации является **ограничение избыточной информации** и выделение лишь существенных признаков сигналов.

Имеются следующие приемы ограничения:

1. Сжатие афферентной информации благодаря наличию суживающихся сенсорных «воронок».
2. Подавление несущественной информации.

3.4 Кодирование

Преобразование поступающей информации в условную форму (код) осуществляется во всех отделах анализатора. Для одного и того же призна-

ка сигнала (например, интенсивности) в анализаторе одновременно используется несколько различных вариантов нервных кодов.

Кодируются следующие характеристики раздражителя: *качество* (вид), *количество* (сила), *пространство* (область действия), *время* действия раздражителя.

1. **Качество (вид) раздражителя** кодируется наличием различных видов рецепторов, обладающих наибольшей чувствительностью к определенному (адекватному виду раздражителя, за исключением болевого).

2. **Сила раздражителя** — за счет изменения числа возбужденных рецепторов и изменения частоты импульсации.

3. **Время действия** — с помощью возбуждения рецепторов при включении раздражителя и прекращении их возбуждения после выключения раздражителя, а также в связи с наличием *on*, *off* и *on-off* рецепторов.

Имеются нейроны, отвечающие только на включение стимула («*on*»-нейроны), выключение («*off*»-нейроны), включение-выключение «*on-off*» — т. е. нейроны выделяющие наиболее информативные временные интервалы.

Удельный вес каждого из этих кодов (частота импульсации в отделах нейронных каналов, число возбужденных элементов их локализация — «адрес» в нервном слое) может изменяться на разных уровнях анализатора, но их параллельность сохраняется. Принципиальная особенность нервного кодирования — ***множественность и перекрытие кодов***.

3.4.1 Принципы кодирования

В корковом анализаторе информация кодируется с помощью частотно-пространственного кодирования (импульсы поступают от рецепторов в определенные зоны коры с определенным интервалом). В нейронах происходят структурные и биохимические изменения (механизмы памяти).

1. ***Частотное кодирование***. Передача и преобразование сигнала происходит путем импульсов, которые поступают в виде отдельных пачек.

В анализаторных системах кодирование информации о характере сигнала происходит двоичным кодом, т. е. наличием или отсутствием залпа импульсов (пачек), изменением характера импульсации — частоты и числа импульсов в залпах, интервалов между залпами. Пространственно-временные распределения активности нервных волокон называют **pattern** — «*временной рисунок*».

2. ***Кодирование интенсивности стимулов*** — количеством нейронных элементов. Разные пороги и разные диапазоны при увеличении силы стимула будут вовлекать все большее количество нервных элементов.

3. ***Принцип меченой линии или тонического позиционного кодирования*** — суть в том, что определенный признак раздражителя вызывает возбуждение определенного нейрона или группы нейронов, расположенных в строго определенном месте того или иного нервного слоя. Этот вид кодирования — наиболее высокий отмечается у высших животных в корковом отделе анализатора.

Отличие физиологического кодирования *не происходит декодирования*, т. е. восстановления стимула в его первоначальной форме.

Еще одна особенность — зашумленность кодов (т. е. добавление фоновой импульсации). Кодирование должно происходить быстро, чтобы избежать задержки реакции организма на принимаемый сигнал. *Методов, доказывающих, что именно это и есть принципы кодировки пока нет — это гипотеза.*

3.5 Детектирование тех или иных признаков сигналов

Это специальный вид избирательного анализа отдельных признаков раздражителя и их конкретного биологического значения. Детектирование сигналов — формируется в онтогенезе — свойства заданные генетически. Для избирательного анализа отдельных признаков раздражителя существуют специализированные нейроны-*детекторы*, которые расщепляют афферентный сигнал. Совокупность таких нейронов, оценивающих разные стороны одного и того же признака (например, цвет или запах предмета), составляют *систему детекции* этого признака.

3.6 Оpozнание образов

Опознание образов — конечная и наиболее сложная операция анализатора.

В процессе этой операции происходит целостное восприятие раздражителя, отнесение сигнала к определенному классу сигналов, записанному в аппарате памяти, т. е. происходит определение биологической значимости раздражителя в соответствии с собственными потребностями.

То есть в корковом отделе происходит: *анализ* — различение всех действующих на организм раздражителей, *синтез* — восприятие (формирование) образов, узнавание предметов и явлений. В процессе опознания образов происходит «*построение модели раздражителя*» и выделение ее из множества других моделей. Опознание образов связано с взаимодействием, интеграцией сигналов различной модальности, которая происходит в ассоциативных и двигательных зонах коры. В этих зонах находятся *полисенсорные нейроны*, которые на основе множественных связей с нижележащими уровнями анализаторов и неспецифических систем приобрели способность отвечать на сложные комбинации сигналов разной природы. Предполагают, что они формируют *высшие детекторы — нейронные ансамбли-модули, в которые включаются и пирамидные нейроны*, являющиеся общим конечным путем для зрительных, слуховых, тактильных и других сенсорных сигналов. Операция опознания образов требует дополнительного участия внесенсорных структур мозга, к которым относятся таламокортикальные ассоциативные структуры мозга. В них происходит оценка «новизны» и биологической значимости стимула в соответствии с доминирующей потребностью и мотивацией, сигналами внешней среды и

прошлым жизненным опытом. Оpozнание образов сопряжено с выходом на эффекторные аппараты мозга для выполнения основной деятельности организма. *Опознание образа заканчивается принятием решения о том, с какой ситуацией или объектом встретился организм.*

ЧАСТЬ II

ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ. СЛУХ И РАВНОВЕСИЕ

Регистрация 2-х сенсорных модальностей — слуха и равновесия — происходит в ухе (рисунок 9). Оба органа (слуха и равновесия) формируют в толще височной кости преддверие (*vestibulum*) и улитку (*cochlea*) — преддверно-улитковый орган. Слуховая часть внутреннего уха (улитка) в ходе эволюции развилась из вестибулярной, являясь, таким образом филогенетически более новой. Рецепторные (волосковые) клетки органа слуха расположены в перепончатом канале улитки (кортиев орган), а органа равновесия (вестибулярный аппарат) в структурах преддверия — полукружных каналах, маточке (*utricle*) и мешочке (*sacculus*).

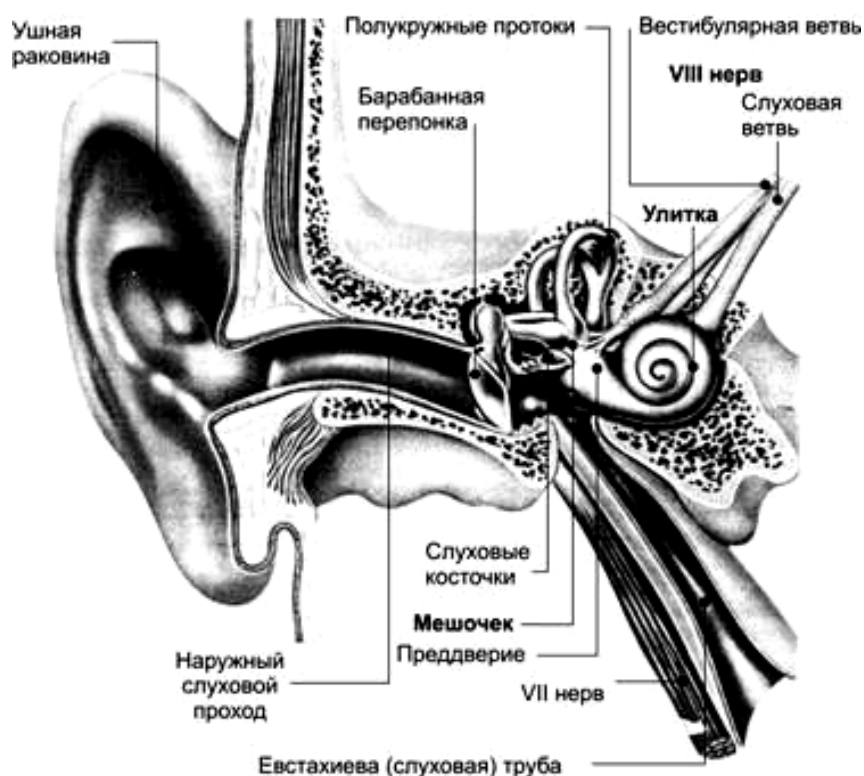


Рисунок 9 — Органы слуха и равновесия.

Примечание. Наружное, среднее и внутреннее ухо, а также отходящие от рецепторных элементов органа слуха (кортиев орган) и равновесия (гребешки и пятна) слуховая и преддверная (вестибулярная) ветви преддверно-улиткового нерва (VIII пара черепных нервов).

ГЛАВА 1

СЛУХОВАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

1.1 Анатомические и морфологические особенности строения и свойств звукопроводящего и звуковоспринимающего аппаратов, обеспечивающих функцию слуха

Периферическим отделом слухового анализатора, превращающим энергию звуковых волн в энергию нервного возбуждения, являются рецепторные волосковые клетки кортиева органа (орган Корти), находящегося в улитке. Слуховые рецепторы (фонорецепторы) относятся к механорецепторам, являются вторичными и представлены внутренними и наружными волосковыми клетками.

Внутреннее (звуковоспринимающий аппарат), а также среднее и наружное ухо (звукопроводящий аппарат) объединяются в понятие орган слуха. Таким образом, орган слуха состоит из **3-х** отделов — **наружного, среднего и внутреннего уха.**

Периферический отдел представлен ушной раковиной, наружным слуховым проходом и барабанной перепонкой.

Наружное и среднее ухо — это вспомогательные сенсорные структуры, обеспечивающие проведения звука к слуховым рецепторам в улитке.

Ушная раковина — эластический хрящ сложной формы, покрытый кожей, на дне которого находится наружное слуховое отверстие. Форма ушной раковины способствует тому, чтобы улавливать и направлять звук в наружный слуховой проход, т. е. выполняет функцию ототопика. Некоторые люди могут двигать ушами при помощи слабых мышц, прикрепленных к черепу.

В коже имеются корни пушковых волос, сальные и потовые железы. Нижняя часть ушной раковины, мочка, состоит из жировой ткани с тонкими прослойками соединительной ткани. В ней хорошо развита капиллярная сеть и мало нервных окончаний.

Наружный слуховой проход — слепая трубка длиной 2,5 см, заканчивающаяся у барабанной перепонки. Выстлан многослойным плоским эпителием, переходящим в эпителий кожи. Наружная треть прохода состоит из эластического хряща, являющегося продолжением ушной раковины, и покрыта тонкими защитными волосами. Внутренние части прохода покрыты кожей и находятся в височной кости и содержат корни щетинковых волос, сальные железы и модифицированные потовые железы — **церуминозные железы**, которые производят восковидный секрет — ушную серу — для защиты кожи прохода и фиксации пыли и бактерий. Их протоки открываются прямо на поверхность прохода или в протоки сальных желез. Секрет сальных желез и ушная сера могут задерживать звуковые волны. Во внутренних 2/3 слухового прохода железы, выделяющие серу, имеются только в его крыше.

Барабанная перепонка — анатомическое образование толщиной **0,1 мм**, напоминает направленную внутрь воронку, волокна входящие в ее состав

располагаются в различных направлениях. Барабанная перепонка начинает колебаться при действии звуковых колебаний. Чтобы барабанная перепонка колебалась необходимо наличие евстахиевой трубы, благодаря которой выравнивается атмосферное давление (она соединяет барабанную полость с носоглоткой). Барабанная перепонка представляет собой пластинку овальной формы, состоящую в основном из коллагеновых и частично эластических волокон, образующих 2 слоя: наружный — из радиально расположенных волокон, внутренний — из циркулярно расположенных. Между волокнами находятся фибробласты. Наружная поверхность барабанной перепонки покрыта тонким эпидермисом, внутренняя — тонкой слизистой оболочкой, выстланной однослойным плоским или кубическим эпителием. Верхняя часть перепонки тонкая и ненатянутая из-за отсутствия коллагеновой прослойки. Поэтому, она называется вялой или перепонкой Шрапнелля.

Среднее ухо представлено барабанной полостью, с системой слуховых косточек, слуховой трубой и сосцевидным отростком (рисунок 10.). Среднее ухо (звукопроводящий отдел). Колебания барабанной перепонки передаются через заполненную воздухом полость среднего уха по цепи из 3-х маленьких слуховых косточек (**молоточка, наковальни и стремечка**) на овальное окно. Рукоятка молоточка вплетена в барабанную перепонку, а стремечко прикрепляется к мембране овального окна. Площадь барабанной перепонки (**70 мм²**), значительно больше площади овального окна (**3,2 мм²**), благодаря чему происходит усиление давления звуковых волн на мембрану овального окна примерно в **25** раз.

В стенке, отделяющей среднее ухо от внутреннего кроме овального, есть еще круглое окно, закрытое мембраной (вторичной барабанной перепонкой). Колебания жидкости улитки, возникающие у овального окна, прошедшие по ходам улитки, достигают, не затухая, круглого окна.

Барабанная полость по форме напоминает поставленный на ребро эритроцит. Выстлана тонкой слизистой оболочкой, покрытой однослойным эпителием, кое-где переходящим в кубический и призматический. Собственная пластинка очень тонкая, плотно прилежит к кости. На некоторых участках эпителиоциты могут лежать в несколько слоев. В случае хронической инфекции этот эпителий может стать ресничным или многослойным плоским. Латеральной стенкой барабанной полости является барабанная перепонка. На медиальной стенке имеется овальное окно, закрытое тонкой соединительнотканной связкой, к которой прикрепляется основание стремечка, и круглое окно, закрытое тонкой мембраной. Овальное окно отделяет барабанную полость от вестибулярной лестницы, круглое — от барабанной лестницы улитки. Сзади барабанная полость сообщается с варьирующим числом альвеолярных пространств в кости, воздушных ячеек сосцевидного отростка.

Слуховая труба соединяет барабанную полость с носоглоткой. Ее диаметр 1–2 мм, выстлана слизистой оболочкой, покрытой многорядным

эпителием, среди клеток которого имеются бокаловидные экзокриноциты. Кубический эпителий трубы при хронических воспалительных процессах может трансформироваться в многослойный плоский. В собственной пластинке слизистой находятся многочисленные слизистые железы. В слизистой оболочке и костных стенках среднего уха проходят ветви (лицевого, языкоглоточного, блуждающего) нервов. С помощью слуховой трубы выравнивается давление, что улучшает звукопроводение. Обычно слизистые поверхности трубы соприкасаются и открывается она только при глотании. Глоточное отверстие трубы закрыто и открывается только при глотании, что уравнивает давление на барабанную перепонку. При воспалительных процессах в носоглотке происходит отек слизистой оболочки вокруг отверстия и во время глотания оно не раскрывается и развивается, т. н. тубоотит. Это ведет к втяжению барабанной перепонки в сторону полости, нарушению подвижности косточек и к временному или стойкому снижению слуха, развивается т. н. кондуктивная форма тугоухости.

Слуховые косточки связаны друг с другом при помощи суставов: ручка молоточка жестко прикреплена к барабанной перепонке и проводит колебания к наковальне, которая, в свою очередь, передает их стремени, основание стремечка прикрепляется к связке, закрывающей овальное окно и передает их перелимфе преддверия. Косточки расположены так, что образуют рычаг. Они представляют собой атипичные длинные кости без эпифизов; достигают своей окончательной длины в эмбриогенезе. В молоточке и наковальне есть небольшие полости, а в стремени — нет. Косточки подвешены на связках. Надкостница покрыта слизистой оболочкой среднего уха. С косточками связаны мелкие поперечнополосатые мышцы.

Мышцы среднего уха. Функциональная роль мышц среднего уха заключается в уменьшении воздействия громких звуков на слуховую систему. В среднем ухе имеется специальный защитный механизм, который представлен двумя мышцами — мышцей напрягающей барабанную перепонку (тимпанальная), т. е. ограничивают ее колебание при сильных звуках и мышцей фиксирующей стремечко (стременная), которая фиксирует стремечко и тем самым ограничивает его движения. Сокращение этих мышц изменяется при разной амплитуде звуковых колебаний и осуществляется рефлексно. 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 2 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. Кроме воздушной передачи звука через барабанную перепонку и слуховые косточки, возможна передача звуков через кости черепа. Звучащее тело вызывает колебание костей черепа, которые вовлекают в колебание слуховой рецепторный аппарат. В повседневной жизни костное проведение играет роль только при слушании собственного голоса. Костная проводимость звука в нормальных условиях не активизируется даже громким звуком, передаваемым по воздуху.

Внутреннее ухо располагается в каменистой части височной кости, включает костный и перепончатый лабиринты, формы которых повторяют друг друга. Перепончатый лабиринт — это замкнутая система трубочек, мешочков, заполненная жидкостью — эндолимфой. Между перепончатым и костным лабиринтами находится перилимфатическое пространство, заполненное перилимфой. Перепончатый лабиринт делится на слуховую и вестибулярную части. Последняя состоит из 3-х полукружных каналов и 2-х отолитовых органов — эллиптического и сферического мешочков.

Слуховая часть представлена улиткой, в которой находится рецепторный аппарат. Она представляет собой костный спиральный, постепенно расширяющийся канал, образующий у человека **2,5** витка, который разделен основной мембраной и мембраной Рейснера на 3 узкие части (лестницы). Верхний канал (вестибулярная лестница) начинается от овального окна, соединяется с нижним каналом (барабанной лестницей) через геликотрему (отверстие в верхушке) и заканчивается круглым окном.

Таким образом, верхние и нижние каналы представляют собой единый канал, начинающийся овальным окном и заканчивающийся круглым. Верхний и нижний каналы заполнены перилимфой (похожа на спинномозговую жидкость по составу), в которой много Na^+ и мало K^+ . В средней лестнице или перепончатом канале в эндолимфе — в **100 раз** больше K^+ и в **10 раз** меньше Na^+ , поэтому эндолимфа заряжена положительно по отношению к перилимфе. Это является причиной разности потенциалов. Внутри среднего канала улитки на основной мембране расположен звуковоспринимающий аппарат — спиральный Кортиев орган.

Основная мембрана вблизи овального окна по ширине составляет **0,04 мм**, затем по направлению к вершине она постепенно расширяется, достигая у геликотреммы **0,5 мм**. Здесь располагаются 2 вида рецепторных волоско-

вых клеток: внутренние и наружные, отделенные друг от друга кортиевыми дугами. Внутренние волосковые клетки располагаются в один ряд (общее число их достигает **3,5 тыс.**), наружные волосковые клетки располагаются в **3–4 ряда** (общее число от **12** до **20 тыс.**). Каждая волосковая клетка имеет удлинённую форму. Один полюс клетки лежит в углублении фаланговых клеток, фиксированных на основной мембране, второй находится в полости перепончатого канала улитки. На конце этого полюса рецепторной клетки имеются волоски (**30–40**) на внутренней клетке они очень короткие (4–5 мкм), на наружной клетке число волосков больше — от **65** до **120**, они тоньше и длиннее.

Эмбриогенез внутреннего уха

Источник развития парных утолщений эктодермы — **слуховые плакоды**. Путём их инвагинации образуются слуховые пузырьки. Сначала они связаны с внешней средой узкими эндолимфатическими каналами, а в последствии этот канал замыкается. Внутри пузырек выстлан многорядным эпителием, который секретирует эндолимфу — жидкость, заполняющую полость пузырька.

По мере роста **слуховой пузырек** превращается в **перепончатый лабиринт**, перетягиваясь на 2 отдела: верхний состоит из полости — утрикуллюса, от которой отходят 3 полукружных канала с ампулами; нижний отдел — это мешковидное выпячивание — саккуллюс. На конце саккуллюса слепой вырост, который удлиняется и закручивается в улитковый канал. Из мезенхимы, которая окружает слуховой пузырек, сначала развивается хрящевая капсула, повторяющая сложную форму внутреннего уха. Позже хрящевая ткань замещается костной, формируется костный лабиринт. Медиальная стенка слухового пузырька контактирует со слуховым ганглием. В процессе развития слуховой ганглий и слуховой пузырек делятся на вестибулярную и кохлеарную (улитковую) части. От улитковой части слухового пузырька начинается рост перепончатого канала, который внедряется в формирующийся костный канал. Одновременно развивается и вестибулярный аппарат. В процессе его развития формируются мешочек, маточка и три полукружных канала.

Улитка — спирально закрученный канал. Костный канал делает **2,5** оборота вокруг костной оси, длина канала составляет **3,5 см**. От костной оси в костный канал улитки на всем его протяжении вдается спиральная костная пластинка. В её толще расположен спиральный нервный ганглий, состоящий из биполярных нейронов. Спиральная пластинка покрыта утолщённой надкостницей, которая называется лимбом или спиральным гребешком, выстланным однослойным плоским эпителием, секретирующим жидкость. В спиральном гребешке 2 губы. Губа, обращённая в сторону вестибулярной лестницы называется вестибулярной, в сторону барабанной лестницы — барабанной губой. Между губами проходит центральная бороздка, выстланная крупными уплощёнными эпителиоцитами.

Перепопчатый лабиринт повторяет ход костного. На поперечном срезе улитковый канал имеет форму треугольника, вершиной обращенного к центральному костному стержню улитки. По всей длине тянутся две натянутые соединительнотканые мембраны — **базиллярная и вестибулярная (Рейснерова)**. Они делят канал на 3 лестницы: верхняя — **вестибулярная лестница** и нижняя — **барабанная лестница** (рисунок 11) на вершине улитки соединяются узким отверстием (геликотрема). Обе заполнены перилимфой. А **средняя лестница** называется перепопчатым каналом улитки. Она изолирована от других лестниц и заполнена эндолимфой.

Стенки образованы:

- 1) **базиллярной мембраной;**
- 2) **вестибулярной мембраной;**
- 3) **сосудистой полоской.**

Сосудистая полоска представлена многоядным глиальным эпителием с кровеносными капиллярами. Эпителий сосудистой полоски состоит из 4-х видов клеток:

1. Базальные клетки уплощенной или неправильной формы, имеют базальные и апикальные отростки. Базальными отростками они контактируют с соседними клетками и фибробластами спиральной связки, а апикальными — с промежуточными и краевыми клетками. Являются камбиальными элементами эпителия сосудистой полоски.

2. Промежуточные клетки имеют звездчатую форму и своими отростками окружают капилляры полоски.

3. Краевые клетки на апикальной поверхности имеют микроворсинки и контактируют с эндолимфой, а в цитоплазме — многочисленные митохондрии. В плазмолемме этих клеток содержатся ионные насосы. Благодаря транспорту ионов натрия и калия обеспечивается необходимый для волосковых клеток состав эндолимфы: в 100 раз большее, чем в перилимфе содержание ионов калия и в 10 раз меньшее содержание натрия.

4. Нейроэндокринные клетки APUD-серии, вырабатывающие серотонин, мелатонин, адреналин и др., которые участвуют в регуляции объема эндолимфы. Здесь же идут многочисленные кровеносные капилляры. Сосудистая полоска регулирует объем, ионный состав и насыщение кислородом эндолимфы, необходимой для нормальной функции волосковых клеток.

Вестибулярная мембрана (Рейснерова) — соединительнотканная пластинка, состоящая из коллагеновых волокон, погруженных в аморфный матрикс. Покрыта со стороны вестибулярной лестницы — эндотелием, а со стороны улиткового канала однослойным плоским (глиальным) эпителием.

Базиллярная мембрана содержит тонкие коллагеновые волокна — слуховые струны. Общее число достигает 24 тыс. Они располагаются между спиральной костной пластинкой, отходящей от осевого стержня улитки, и спиральной связкой, расположенной на наружной стенке улитки. Длина

струн неодинакова: у основания — короче (100 мкм), на вершине в 5 раз длиннее. Короткие струны реагируют на высокий звук, длинные — на низкий звук. Струны погружены в аморфный матрикс. Со стороны барабанной лестницы мембрана покрыта эндотелием, со стороны улиткового канала покрыта базальной мембраной, на которой располагаются клетки слухового анализатора — *кортиева органа* (рисунок 12). Он также состоит из *рецепторных* и *опорных* клеток. Все клетки делят на *внутренние* и *наружные*.

Рецепторные волосковые клетки лежат своими основаниями в углублениях на поверхностях фаланговых клеток и отделены друг от друга фаланговыми отростками. *Внутренние сенсорные эпителиоциты* имеют *амфорообразную форму*. Их ядра лежат в базальной части, на апикальной поверхности находится кутикула, от которой отходит около 30–60 неподвижных ресничек (стереоцилий), расположенных в 3–4 ряда полукругом или в виде буквы V. Они имеют длину 2–5 мкм. Общее число внутренних сенсорных клеток — **3,5 тыс.** Они располагаются в один ряд. В цитоплазме имеются органеллы общего назначения и актиновые и миозиновые филаменты.

Наружные волосковые клетки имеют *цилиндрическую форму*. Лежат в виде 3-х (иногда 5) рядов. Общее число внутренних сенсорных клеток **12–20 тыс.** На апикальной поверхности имеется кутикула, от которой отходят слуховые волоски — стереоцилии. Они образуют щеточку, располагаясь несколькими рядами. Киноцилии отсутствуют, но от них сохраняются базальные тельца. Слуховые волоски содержат актиновые микрофиламенты, миозин и кальмодулин, благодаря которым волоски выпрямляются после сокращения с базальной мембраной. Кончики стереоцилий связаны между собой тонкими пептидными нитями, которые находятся под некоторым натяжением. Своими вершинами стереоцилии прикрепляются к внутренней поверхности покровной мембраны из прозрачного основного вещества, нависающей над ними. Слуховые волоски движутся как жесткие тела — вращаясь вокруг своего основания. Округлым основанием наружные волосковые клетки опираются на поддерживающие (фаланговые) эпителиоциты, контактируя с чувствительными нервными волокнами нейронов спирального ганглия. Наружные сенсорные клетки воспринимают звуки большой интенсивности, внутренние — слабые звуки

К базальной поверхности рецепторных клеток подходят афферентные волокна спирального ганглия и эфферентные оливо-кохлеарных путей, образуя синапсы. Внутренние сенсорные эпителиоциты имеют, преимущественно, афферентную иннервацию, а наружные — преимущественно, эфферентную иннервацию. Роль последней заключается в торможении и модуляции нервного импульса.

Опорные клетки основаниями лежат на базальной пластинке базилярной мембраны. Их несколько видов: *клетки-столбы, фаланговые, пограничные*.

Клетки-столбы (наружные и внутренние) косо наклонены друг к другу, их верхушки соприкасаются и образуют туннель, заполненный эн-

долимфой. В туннеле идут дендриты нейронов спирального ганглия. Эти опорные клетки очень упруги, т. к. в них много тонофибрилл.

Рядом с наружными столбами идут **3 ряда наружных фаланговых клеток**. Эти клетки на верхушке имеют чашевидное (пальцевидное) вдавление и тонкий пальцевидный (фаланговый) отросток, который заканчивается фаланговой пластинкой. Фаланговые пластинки соседних клеток соединяются, образуя сетчатую мембрану, которая разделяет сенсорные эпителиоциты.

За фаланговыми клетками идут **пограничные клетки** (Гензена, Беттхера, Клаудиуса) которые постепенно уменьшаются в высоте и затем переходят в эпителий сосудистой полосы. В их цитоплазме кроме органелл присутствуют включения гликогена. Внутренние опорные клетки располагаются симметрично, только фаланговых клеток не 3 ряда, а 1. В отличие от волосковых эпителиоцитов все опорные клетки непосредственно прилежат к базальной мембране, где обнаруживаются многочисленные полудесмосомы. Через всю цитоплазму фаланговых клеток проходит пучок фибрилл, начинающийся от полудесмосом и образующий на апикальной поверхности расширенную пластинку.

1.2 Механизм слуховой рецепции

Звуковой сигнал, распространяясь по наружному слуховому проходу, вовлекает в колебательные движения **барабанную перепонку — молоточек — наковальню — стремечко — мембрану овального окна — перилимфу — текториальную и базилярную мембраны — мембрану круглого окна**. При смещении стремени частицы перилимфы перемещаются по вестибулярной лестнице, а затем через геликотрему по перелимфе барабанной лестнице к круглому окну. Жидкость, сдвинутая смещением мембраны овального окна, создает избыточное давление в вестибулярном канале. Под действием этого давления базальный участок основной мембраны смещается в сторону барабанной лестницы. Колебательная реакция в виде волны распространяется от базальной части основной мембраны к геликотреме. При звуковом воздействии колебания перилимфы передаются на вестибулярную мембрану, а затем на эндолимфу и базилярную мембрану. При каждой высоте звука будет колебаться определенная длина базилярной мембраны.

Над кортиевым органом лежит текториальная мембрана, один край которой закреплен, второй — свободен. Смещение текториальной мембраны относительно волосковых клеток при действии звука вызывает их возбуждение. При действии звука основная мембрана начинает колебаться, длинные волосковые клетки (стереоцилии) деформируются. Волоски рецепторных клеток смещаются относительно покровной мембраны, в которую погружены их кончики. Это приводит к возбуждению сенсорных эпителиоцитов, к открытию ионных каналов в мембране волосковой клетки — начинает течь калиевый ионный ток. Происходит деполяризация преси-

наптического окончания волосковой клетки, что приводит к выходу в синаптическую щель нейромедиатора (*глутамата или аспартата*), и изменению импульсации в афферентных нервных окончаниях.

Возникающая электрическая реакция, названная микрофонным эффектом, по своей форме повторяет форму звукового сигнала. Импульсы передаются на нейроны спирального ганглия.

Оказалось, что все стериоцилии одного рецептора связаны между собой в пучок тонкими поперечными нитями. Поэтому, когда сгибаются один или несколько более тонких волосков, они тянут за собой все остальные волоски. Это вызывает генерацию электрических (импульсов) или потенциалов, а затем через синапсы — возбуждение слухового нерва, который несет информацию в ЦНС.

1.3 Электрические явления в улитке

При отведении электрических потенциалов от разных частей улитки обнаружили 5 различных электрических феноменов.

Различают 5 биопотенциалов:

1. Мембранный потенциал слуховой рецепторной клетки.

2. Потенциал эндолимфы.

3. Микрофонный потенциал.

4. Суммационный потенциал.

5. Потенциал слухового нерва.

1. Мембранный потенциал слуховой рецепторной клетки характеризует состояние покоя. Регистрируется при введении электрода в рецепторную клетку. Разность потенциалов составляет 160 мВ. Такая большая разность потенциалов облегчает восприятие слабых звуковых колебаний.

2. Потенциал эндолимфы или эндокохлеарный регистрируется при введении одного электрода в перепончатый канал, а другого — в область круглого окна, обусловлен деятельностью сосудистого сплетения и зависит от окислительных процессов эндолимфы, в результате чего, возникает разность потенциалов (80 мВ) между перилимфой среднего канала улитки (потенциал имеет положительный заряд) и содержимым верхнего и нижнего каналов.

3. Микрофонный потенциал (эффект) улитки был получен в эксперименте на кошках. Если ввести в улитку электроды, соединить их с усилителем и громкоговорителем и если рядом с ухом кошки произнести различные слова, то их можно услышать, находясь у громкоговорителя в другом помещении. Этот потенциал генерируется на мембране волосковой клетки в результате деформации волосков при соприкосновении с текториальной мембраной. Это явление называли микрофонным эффектом улитки, а регистрируемый электрический потенциал называли — кохлеарным микрофонным потенциалом. Частота микрофонных потенциалов соответствует частоте звуковых колебаний, а амплитуда потенциалов в определенных границах пропорциональна интенсивности звуков речи.

4. Суммационный потенциал возникает в ответ на сильные звуки большой частоты (высокие тона), при этом отмечается высокий сдвиг исходной разности потенциалов. Различают отрицательный и положительный потенциал, которые генерируются, соответственно, внутренними и наружными волосковыми клетками.

Микрофонный и суммационный потенциалы связывают с деятельностью волосковых клеток и рассматривают как рецепторный потенциал.

5. Потенциал слухового нерва. В результате возникновения микрофонного и суммационного потенциалов, происходит импульсное возбуждение волокон слухового нерва. Потенциал действия в нервных окончаниях регистрируется через 0,5–1 мс после возникновения микрофонного эффекта, что свидетельствует о синаптической передаче возбуждения с волосковой клетки на волокно слухового нерва.

1.4 Механизмы восприятия звука. Кодирование

В улитке сочетаются 2 типа кодирования — *амплитудное и частотное*.

Анализ частоты звука. Звуковые колебания вовлекают в колебательный процесс перилимфу верхнего и нижнего каналов улитки. Колебательная реакция основной мембраны, передаваемая на эндолимфу, имеет характер бегущей волны, а локализация амплитудного максимума зависит от частоты звука.

Существуют 2 теории восприятия звука: в 1863 г. А. Гельмгольц предположил «резонансную» теорию слуха, согласно которой разные частоты кодируются своим точным положением вдоль базилярной мембраны. Базилярная мембрана может действовать как набор натянутых поперечно эластичных резонирующих полос (подобно струнам рояля). Самые короткие — резонируют на высокие частоты, а те, что лежат ближе к вершине — на самые низкие.

В 1951–1960 гг. Бекеши опроверг эту теорию. Он доказал, что базилярная мембрана не натянута в поперечном направлении и что она имеет механическую связь по всей длине. Бекеши предложил **теорию «бегущей волны»**. Эта теория получила всеобщее признание. Основная мембрана расширяется от основания улитки к ее вершине примерно в 10 раз (у человека от 0,04 до 0,5 мм). Предполагается, что основная мембрана закреплена только по одному краю, остальная ее часть свободно скользит, что соответствует морфологическим данным. Было установлено, что базилярная мембрана жестче всего у основания улитки, т. е. там, где она уже. По направлению к вершине ее жесткость постепенно уменьшается. При колебаниях мембраны волны бегут от ее основания к вершине. Волны двигаются от овального окна. **Высокочастотные колебания** продвигаются по базилярной мембране лишь **на короткое расстояние**, а **длинные низкочастотные распространяются далеко**. Таким образом, энергия коротковолновых колебаний рассеивается — они затухают недалеко от основания, а длинные волны проходят весь путь до вершины. Соединив все точки мак-

симального перемещения колеблющейся мембраны, можно получить воображаемую поверхность, которую называют огибающей колебания. **Амплитудный максимум волны располагается в зависимости от частоты.** Чистые тоны имеют огибающие с одним максимумом.

В современной интерпретации **резонансный механизм лежит в основе теории места**, согласно которой в состояние колебаний вступает вся мембрана. При увеличении частоты звуковых колебаний максимальное отклонение основной мембраны смещается к основанию улитки, где располагаются внутренние волосковые клетки. Таким способом осуществляется пространственный тип кодирования.

Пространственное кодирование (область действия). В зрительной и слуховой системах удалось выделить афферентные каналы, пространственно разнесенные в центральных структурах и связанные с обработкой информации о локализации источника и его перемещении, а также о хроматических и частотных качествах сигнала.

Временное кодирование (длительность действия раздражителя) **определяется группой равномерно следующих импульсов.**

Анализ силы звука (интенсивность звучания). Сила звука кодируется **числом возбужденных нейронов и частотой их импульсации.** Пороги возбуждения внутренних и наружных рецепторных клеток неодинаковы. Поэтому в зависимости от интенсивности звукового раздражения изменяется соотношение числа возбужденных рецепторов. Возбуждение внутренних волосковых клеток происходит при большой силе звукового раздражителя.

Опознавание заключается в классификации образа, отнесении его к тому или иному классу объектов, с которыми ранее встречался организм (построение мозгом модели раздражителя и его выделению из множества). Опознавание завершается принятием решения о том, с каким объектом или ситуацией встретился организм.

1.5 Слуховые пути и центры

Афферентные нервные волокна от улитки входят в спиральный ганглий (первые нейроны) и от него поступают в **дорсальные (задние) и вентральные (передние) улитковые ядра**, расположенные в верхней части продолговатого мозга. Здесь восходящие нервные волокна образуют синапсы с нейронами 2-го порядка, аксоны которых частью переходят на противоположную сторону **к ядрам верхней оливы**, а частью оканчиваются на ядрах верхней оливы этой же стороны. От ядер верхней оливы слуховые пути поднимаются вверх через **латеральный леминисковый путь**; часть волокон оканчивается в латеральных леминисковых ядрах, а большинство аксонов минует эти ядра и следует до **нижнего четверохолмия**, где все или почти все слуховые волокна образуют синапсы (рисунок 13).

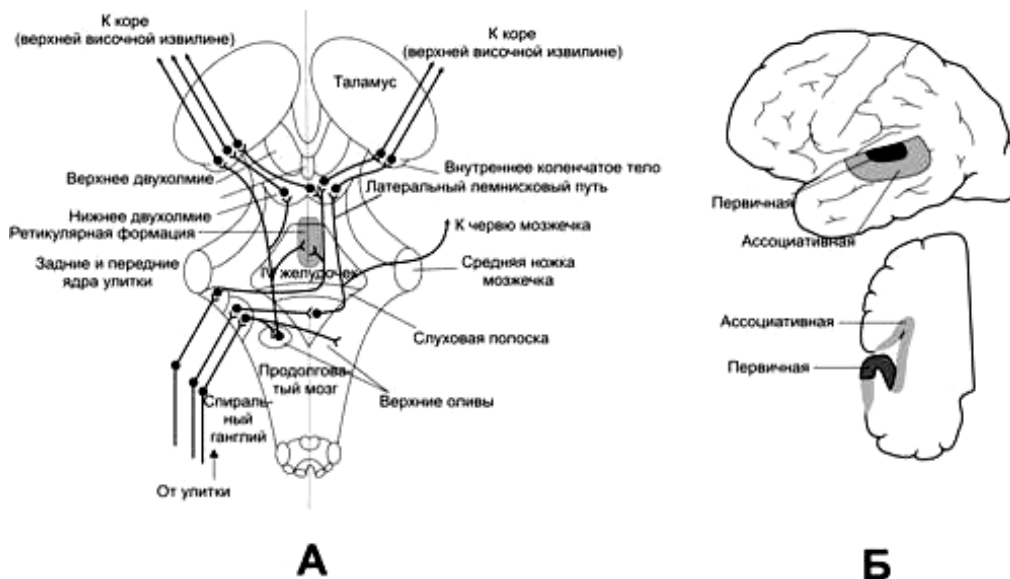


Рисунок 13 — Основные слуховые проекции:

А — основные слуховые пути (вид на ствол мозга сзади); Б — слуховая кора

Отсюда слуховой путь проходит к **медиальным коленчатым телам**, где все волокна заканчиваются синапсами. Окончательно слуховой путь завершается в слуховой коре, располагающейся, главным образом, **в верхней извилине височной доли**. Базилярная мембрана улитки на всех уровнях слухового пути представлена в форме определенных проекционных карт различных частот. Уже на уровне среднего мозга появляются нейроны, детектирующие на принципах латерального и возвратного торможения несколько признаков звука.

Слуховая кора. 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 покрывки**.

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.

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 ее 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).

1.6 Слуховые ощущения

Слух представляет собой функцию организма, которая неразрывно связана по своему происхождению со звуком.

Физические характеристики звука

В акустике звуковых сигналов выделяют 3 категории:

1. *Дозвуковые колебания или инфразвуки* с частотой меньше 20 Гц.
2. *Звуковые или собственно звуки* с частотой от 20 до 20 000 тыс. Гц (20 кГц).
3. *Сверхзвуковые или ультразвуки с частотой выше 20 кГц.*

Тональность (частота) звука. **Диапазон частот**, который воспринимает человек, включает около 10 октав музыкальной шкалы (от 16 до 20 тыс. Гц).

С возрастом эта граница снижается за счет снижения восприятия высоких частот. Звук, характеризующий одной частотой — называется тоном.

Абсолютная слуховая чувствительность (порог) — это минимальная сила звука, слышимого человеком в половине (50 %) случаев его предъявления.

Слуховой порог — звуковое давление, при котором тон едва слышен, зависит от частоты звуковых волн. **Максимальная чувствительность от 500–4000 Гц** (в этих пределах слышен звук, имеющий ничтожную энергию). В диапазоне этих частот располагается область звукового восприятия речи человека. При звуках ниже 1000 Гц и выше 4000 Гц чувствительность резко уменьшается. Чувствительность к звуковым частотам ниже 500 Гц прогрессивно снижается. Это предохраняет человека от возможного постоянного ощущения низкочастотных колебаний и шумов, производимых собственным телом.

Различение частоты звука характеризуется минимальным различием по частоте 2-х близких звуков, которое еще улавливается человеком.

Громкость звука — единицей громкости звука является **БЕЛ** — это десятичный логарифм отношения действующей интенсивности звука к его пороговой интенсивности. **Максимальный уровень громкости**, когда звук вызывает болевое ощущение от 130–140 дБ (необратимая утрата слуха — тугоухость). Таким образом, громкость звучания определяется интенсивностью (сила) и высотой тона (частота).

Адаптация слухового анализатора зависит от длительности, силы звука и его частоты. В механизмах адаптации принимают участие мышцы среднего уха. В адаптации также принимает участие ретикулярная формация.

Определение направления звука

Направление 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, 2 путями:

— *временем 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 двухолмие, первичная слуховая кора.

— *различием между интенсивностью звуков в 2-х 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.

Реактивность тканей органа слуха и равновесия. Большие дозы стрептомицина повреждают внутренние, а большие дозы хинина — наружные волосковые клетки. Звуки высокой интенсивности могут вызывать тугоухость. Сочетание шума, вибрации, взрывных волн, сотрясений приводят к кровоизлияниям в барабанную полость, полукружные каналы, область пятна и т. д. При этом происходят дегенеративные и деструктивные изменения, что проявляется в слуховых и вестибулярных расстройствах.

Глухота — 3 причины нарушения слуха:

1. Нарушение проведения звука (кондуктивная форма тугоухости) — поражение происходит на уровне наружного, среднего и части внутреннего уха (серные пробки, наружные, средние отиты, евстахеиты, отосклероз, болезнь Меньера и др.).

2. Нарушение восприятия звука (нейросенсорная форма) — в результате повреждения волосковых клеток кортиева органа.

3. Ретрокохлеарные повреждения (внутреннее и среднее ухо интактно) — повреждены афферентные слуховые волокна или центральные отделы слухового анализатора (травмы, инсульты, опухоли, кисты и т. д.)

1.7 Субъективные и объективные методы оценки состояния слуха

Информация о состоянии слуха необходима не только для диагностики заболеваний уха и решения вопроса о методах консервативного и (или) хирургического лечения, но и при профессиональном отборе, подборе слухового аппарата. Очень важным является исследование слуха у детей с целью выявления начальных расстройств функции для последующей профилактики тугоухости.

Исследование слуха проводят поэтапно в определенной последовательности и начинают с уточнения *жалоб* (затруднено общение на работе, в быту, в шумной обстановке, при волнении), анализ которых позволяет ориентировочно оценить степень тугоухости, наличие и характер субъективного шума в ушах, аутофонии, ощущения переливающейся жидкости в ухе и т. д.

Анамнез позволяет предположить причину снижения слуха и шума в ушах, выяснить изменение слуха в динамике болезни, наличие сопутствующих заболеваний, влияющих на слух, уточнить применявшиеся по поводу тугоухости методы консервативного и хирургического лечения и их результативность.

Затем выполняют *речевое исследование слуха* — определяют восприятие шепотной и разговорной речи.

Исследование камертонами

Следующий этап оценки слуха — исследования камертонами. Их проводят с целью дифференциальной экспресс-диагностики поражения звукопроводящего или звуковоспринимающего отделов слухового анализатора.

Исследование воздушной проводимости выполняют камертонами C_{128} и C_{2048} . Начинают исследование низкочастотным камертоном C_{128} . Удерживая камертон за ножку 2 пальцами, его приводят в колебание ударом браншей о тенар ладони. Звучащий камертон подносят к наружному слуховому проходу пациента на расстояние 1 см и удерживают таким образом, чтобы бранши совершали колебания в плоскости оси слухового прохода. После того, как обследуемый перестает слышать звук, камертон отдают от уха и вновь приближают, не возбуждая его повторно. Длительность восприятия звучания камертона отмечают секундомером по последнему ответу.

Аналогично проводят исследование камертоном C_{2048} , с той лишь разницей, что высокочастотный камертон C_{2048} приводят в колебание отрывистым сдавливанием браншей двумя пальцами или ударом ногтем, щелчком. Таким образом определяют длительность восприятия звука по воздуху.

Костную проводимость исследуют только камертоном C_{128} . Это связано с тем, что вибрация камертонов с более низкой частотой ощущается кожей, а камертоны с более высокой частотой могут быть услышаны через воздух ухом. Звучащий камертон C_{128} ставят ножкой на площадку сосцевидного отростка перпендикулярно к ней. Продолжительность восприятия также измеряют секундомером, ведя отсчет времени от момента возбуждения камертона.

При нарушении звукопроводения (кондуктивной тугоухости) у пациентов ухудшается восприятие по воздуху камертона C_{128} ; при исследовании костного проведения звук они слышат дольше.

Поражение звуковоспринимающего аппарата (нейросенсорная тугоухость) сопровождается нарушением восприятия по воздуху высокого камертона C_{2048} .

Опыт Ринне (R) служит для сравнения длительности воздушной и костной проводимости. После прекращения восприятия звука по кости, камертон, не возбуждая, подносят к наружному слуховому проходу. Если об-

следуемый продолжает слышать звучание камертона по воздуху, опыт Ринне расценивается как положительный (R+). Если же пациент по прекращении звучания камертона на сосцевидном отростке у наружного слухового прохода его не слышит, опыт Ринне расценивают как отрицательный (R-).

При положительном опыте Ринне воздушная проводимость звука в 1,5–2 раза выше костной, при отрицательном — наоборот. *Положительный опыт Ринне считается нормой, отрицательный — свидетельствует о поражении звукопроводящего аппарата, т. е. о кондуктивной тугоухости.* При сенсоневральной тугоухости опыт Ринне остается положительным.

Опыт Вебера (W) позволяет оценить латерализацию звука. Звучащий камертон C₁₂₈ приставляют к темени обследуемого так, чтобы ножка находилась посередине головы. Бранши камертона должны совершать колебания во фронтальной плоскости.

В норме обследуемый слышит звук камертона в середине головы или одинаково в обоих ушах ($\leftarrow W \rightarrow$). *При одностороннем поражении звукопроводящего аппарата звук латерализуется в больное ухо (например, влево $W \rightarrow$), при одностороннем поражении звуковоспринимающего аппарата (например, слева) — в здоровое ухо (в данном случае вправо $\leftarrow W$).*

Опыт Желле (G) позволяет выявлять нарушение звукопроведения, связанное с неподвижностью стремени в окне преддверия. Этот вид патологии наблюдается, в частности, при отосклерозе. Звучащий камертон приставляют к темени и одновременно пневматической воронкой сгущают воздух в наружном слуховом проходе.

В момент компрессии *исследуемый с нормальным слухом почувствует снижение восприятия*, что связано с ухудшением подвижности звукопроводящей системы вследствие вдавления стремени в нишу окна преддверия — *опыт Желле положительный (G+)*. *При неподвижности стремени никакого изменения восприятия в момент сгущения воздуха в наружном слуховом проходе не произойдет — опыт Желле отрицательный (G-)*. При заболевании звуковоспринимающего аппарата произойдет такое же ослабление звука, как и в норме (G+).

Опыт Федеричи служит для сравнения длительности восприятия звучащего камертона с сосцевидного отростка и с козелка при obturации им наружного слухового прохода.

Опыт Федеричи положительный (звучание с козелка воспринимается дольше, чем с сосцевидного отростка) бывает в норме и при нарушении звуковосприятия; отрицательный — при нарушении звукопроведения.

Результаты исследования слуха живой речью и камертонами заносят в **слуховой паспорт** (рисунок 14), в конце которого на основании полученных результатов врач делает предварительное заключение.

**Слуховой паспорт больного
с правосторонней кондуктивной тугоухостью**

Правое ухо (AD) (AS)	Тесты	Левое ухо
+	СШ	—
1м	ШР	6м
5м	РР	> 6м
35 с	С128 (В=90 с)	90 с
52 с	С128 (К=50 с)	50 с
23 с	С2048 (40 с)	37 с
-- (отр.)	Опыт Ринне (R)	+
←	Опыт Вебера (W)	
-- (отр.)	Опыт Желле (G)	+

Заключение: Имеется снижение слуха справа по типу нарушения звукопроводения.

Рисунок 14 — Слуховой паспорт больного с правосторонней кондуктивной тугоухостью

Углубленное исследование функции слухового анализатора проводят с использованием электроакустической аппаратуры.

Аудиометрическое исследование

Аудиометрия — исследование слуха с помощью специальной электроакустической аппаратуры. Аудиометрические методы принято разделять на субъективные (психоакустические) и объективные (аппаратные).

Психоакустические (субъективные) методы включают:

- тональную пороговую аудиометрию;
- надпороговую аудиометрию;
- речевую аудиометрию.

К **объективным методам** аудиометрического исследования относят:

- акустическую импедансометрию (тимпанометрию и регистрацию акустического рефлекса стременной мышцы);
- регистрацию слуховых вызванных потенциалов;
- регистрацию отоакустической эмиссии.

Психоакустические методы

Тональную пороговую аудиометрию выполняют с помощью аудиометров, выпускаемых многими фирмами. Обычно используют частоты от 125 до 8000 Гц, однако в некоторых аудиометрах введены дополнительные частоты — 10, 12 и 16 Гц. Звуковым стимулом служит чистый тон или узкополосный шум. Сигналы подают в интервале от 0 дБ — *нормального порога слышимости* (нПС) — до 110 дБ, постепенно (с шагом в 5 дБ) увеличивая их интенсивность.

Аудиометры оснащены 2 воздушными телефонами, вибратором для исследования костного звукопроводения, кнопкой пациента и микрофоном и имеют «вход» для подключения магнитофона, необходимого для проведения речевой аудиометрии. Исследование выполняют в специальном звукозаглушенном помещении.

В результате проведенных измерений получают *аудиограмму* — графическое отражение способности испытуемого слышать чистые тоны различных частот. Вертикальные линии на аудиограмме отражают частоты подаваемых сигналов; горизонтальные — их интенсивность в дБ: от 0 дБ — в верхней части аудиограммы до 110 дБ — у ее основания. Сплошной линией обозначают восприятие звуков по воздушной проводимости, прерывистой — по кости.

В норме пороги воздушного и костного звукопроведения совпадают и находятся в пределах 5–10 дБ. Аудиограмма нормального слуха приведена на рисунке 15.

При *кондуктивной тугоухости* определяют разницу между значениями порогов слышимости при воздушном и костном звукопроведении — так называемый «костно-воздушный интервал», который иногда обозначается как «резерв улитки» (рисунок 16). Это объясняется тем, что при патологии среднего уха нарушается передача звуковых сигналов от наружного уха к внутреннему, и пороги слышимости при воздушном проведении в той или иной мере повышаются, а восприятие через кость остается неизменным.

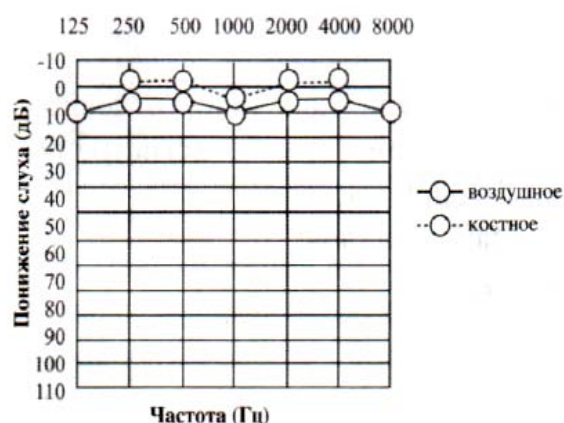


Рисунок 15 — Аудиограмма при нормальном слухе

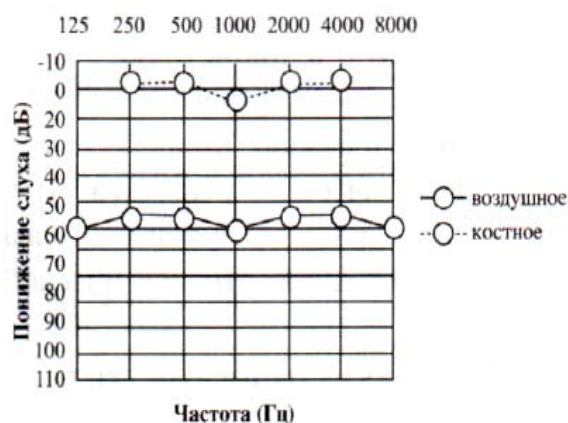


Рисунок 16 — Аудиограмма при кондуктивной тугоухости

При *сенсоневральной тугоухости* воздушная и костная проводимость нарушены в одинаковой степени, поэтому пороги слышимости по воздушному и костному звукопроведению совпадают, а костно-воздушный разрыв отсутствует (рисунок 17). Кроме того, нарушено восприятие преимущественно высоких тонов, на что указывает нисходящая кривая аудиограммы.

При *смешанной тугоухости* (рисунок 18) наряду с повышением порогов костного проведения имеется костно-воздушный разрыв. Потеря слуха при воздушной проводимости превосходит потерю при костном проведении. К тому же развивается нарушение восприятия высоких тонов.

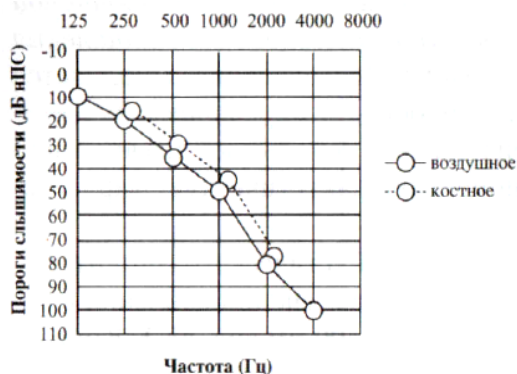


Рисунок 17 Аудиограмма при нейросекреторной тугоухости

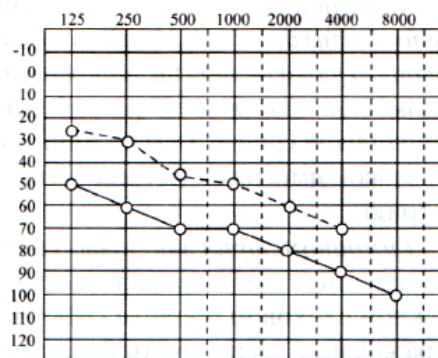


Рисунок 18 — Аудиограмма при смешанной тугоухости

Тональная надпороговая аудиометрия позволяет выявлять феномен ускоренного нарастания громкости (ФУНГ — в отечественной литературе и *феномен рекрутирования* — в зарубежной). Наличие этого феномена свидетельствует о поражении рецепторных клеток спирального органа, т. е. внутриулитковом поражении слухового анализатора. У больного с нейро-сенсорной тугоухостью развивается повышенная чувствительность к громким (надпороговым) звукам, в результате он отмечает неприятные ощущения в хуже слышащем ухе, если с ним громко разговаривают. У такого больного уже при исследовании шепотной и разговорной речи отмечают диссоциацию: он совсем не воспринимает шепотную речь у ушной раковины, и в то же время разговорную речь слышит на расстоянии 2 м и более.

Существует более 30 методов надпороговой аудиометрии. К наиболее распространенным среди них можно отнести:

- опыт Люшера (определение дифференциального порога восприятия интенсивности звука);
- выравнивание громкости по Фовлеру (при односторонней тугоухости);
- индекс малых приростов интенсивности (чаще обозначаемый как SiSi-тест).

В норме *дифференциальный порог восприятия интенсивности звука* равен 0,8–1 дБ, при его уменьшении ниже 0,7 дБ ФУНГ является положительным.

При *речевой аудиометрии* используют регулируемый живой голос и специальные наборы слов, записанные на пленке и компакт-дисках и предъявляемые пациенту через головные телефоны или в свободном звуковом поле динамики. Интенсивность звучания регулируют при помощи аудиометра. Каждое правильно повторенное слово при определении разборчивости речи соответствует 2 % при использовании списка из 50 слов или 4 % — при использовании списка из 25 слов.

У больного с кондуктивной тугоухостью (рисунок 19) наблюдается повышение порогов слышимости по воздушному звукопроводению, при этом динамический диапазон не претерпевает изменений, и пациент слышит все слова разборчиво. При сенсоневральной тугоухости наблюдают бо-

лее выраженное повышение порогов слышимости на высоких частотах, кривая при этом приобретает нисходящий характер. Одновременно с повышением порогов резко снижается динамический диапазон, поэтому при сенсоневральной тугоухости обычно не достигается 100 % разборчивость речи.

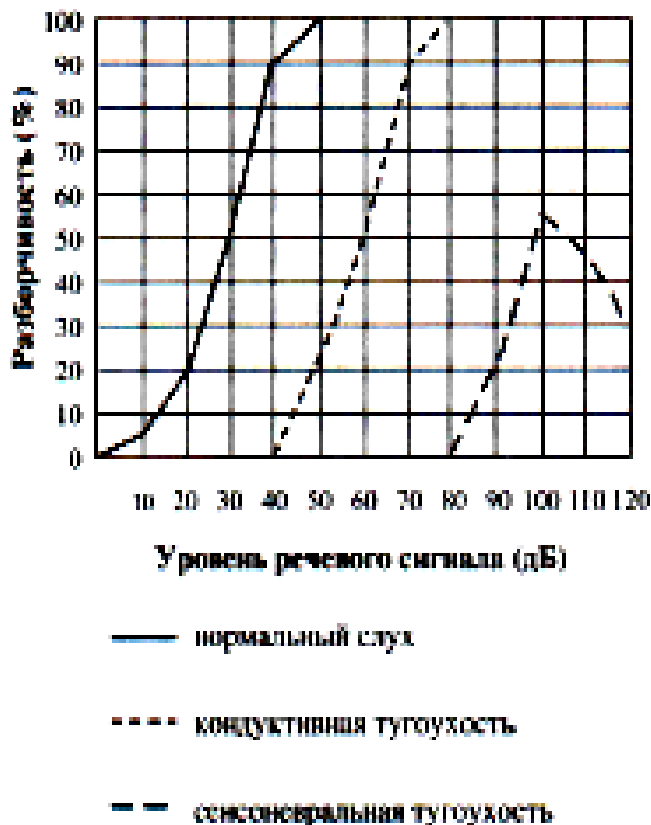


Рисунок 19 — Речевые аудиограммы пациента с нормальным слухом и больных с кондуктивной и сенсоневральной тугоухостью

Объективные аудиометрические исследования

Акустическая импедансометрия — один из методов объективной оценки слуха, основанный на измерении акустического сопротивления среднего уха в ответ на звуковое воздействие. Исследование выполняется с помощью специально разработанного прибора — *акустической импедансометра* (рисунок 20). В клинической практике используют 2 вида акустической импедансометрии — тимпанометрию и акустическую рефлексометрию.

Тимпанометрия заключается в регистрации акустического сопротивления или податливости системы среднего уха при изменении давления в наружном слуховом проходе (обычно от +200 до –400 мм вод. ст.). Кривая, отражающая зависимость сопротивления от давления, получила название *тимпанограммы* (рисунок 21). Различные типы тимпанометрических кривых отражают нормальное или патологическое состояние среднего уха.

Наибольшее распространение получила *классификация тимпанограмм*, предложенная в 1970 г. J. Jerger (рисунок 22).

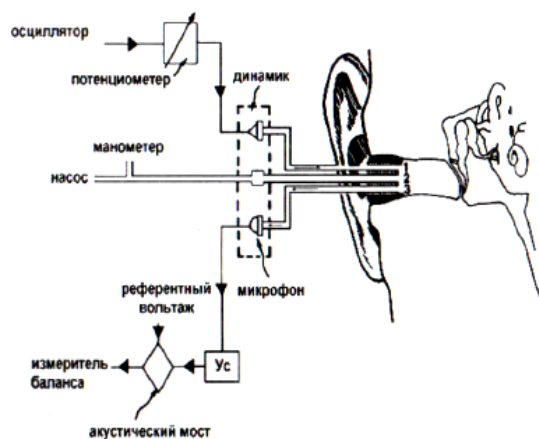


Рисунок 20 — Схема акустического импедансометра

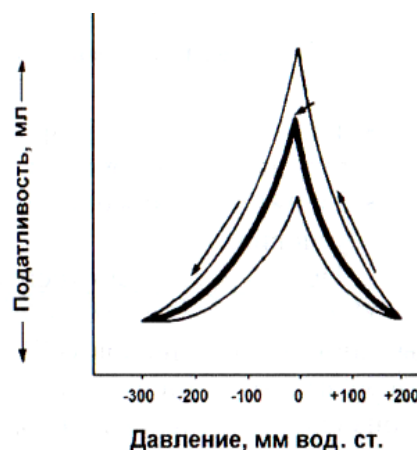


Рисунок 21 — Тимпанограмма

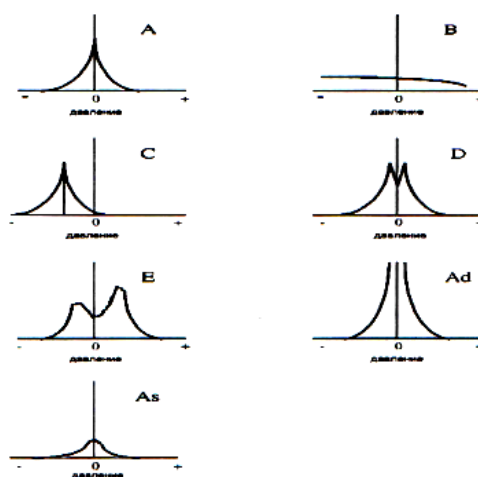


Рисунок 22 — Основные типы тимпанограмм по классификации Jarger

- Тип «А» — тимпанограмма, наблюдаемая при нормально функционирующей слуховой трубе и отсутствии патологии среднего уха.
- Тип «В» — при наличии экссудата в среднем ухе.
- Тип «С» — при нарушении проходимости слуховой трубы, после того как в среднем ухе было создано отрицательное давление.
- Тип «D» — при наличии рубцов и атрофических изменений барабанной перепонки, что приводит к увеличению ее податливости.
- Тип «Ad» — при разрыве цепи слуховых косточек (что выявляется при подаче высокой частоты зондирующего тона).
- Тип «E» — также при разрыве цепи слуховых косточек (при тех условиях).
- Тип «As» — при отосклерозе.

Метод слуховых вызванных потенциалов. В основе метода слуховых вызванных потенциалов (СВП) лежит измерение электрической активности мозга, вызванной акустической стимуляцией. При регистрации СВП производят выделение нужного сигнала из шума, обусловленного фоновой активностью мозга, мышечной активностью и электрическими наводками.

В зависимости от места расположения генератора (источника электрической активности) и времени возникновения ответного сигнала СВП подразделяют на классы: коротколатентные, среднелатентные и длиннолатентные (рисунок 23).

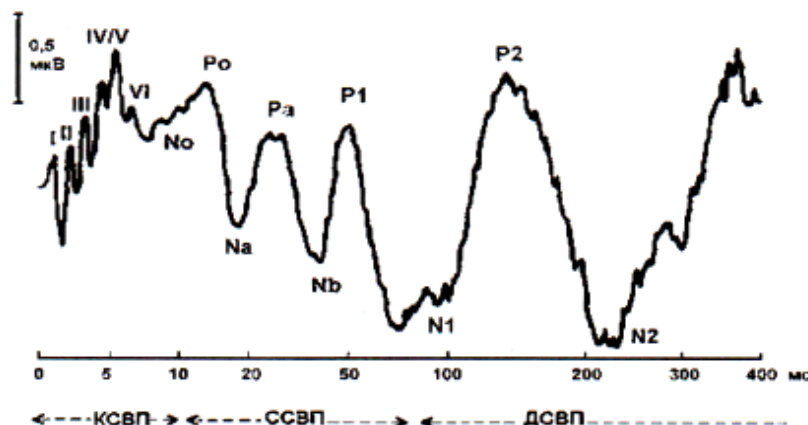


Рисунок 23 — Различные классы слуховых вызванных потенциалов (СВП)

Коротколатентные СВП, к которым относят регистрируемые при электрокохлеографии потенциалы улитки и слухового нерва и потенциалы структур ствола мозга (стволомозговые СВП), появляются во временном окне 1–15 мс. *Среднелатентные СВП* отражают потенциал медиального коленчатого тела и первичной слуховой коры и возникают во временном окне 10–50 мс. *Длиннолатентные СВП* обусловлены активностью первичной и вторичной слуховой коры, их регистрируют в интервале 50–400 мс.

Итак, выше были описаны лишь некоторые, имеющие наибольшее применение на практике, методы оценки функции слухового анализатора, которые позволяют оценить выраженность тугоухости, ее характер и локализовать место поражения слухового анализатора.

ГЛАВА 2 ВЕСТИБУЛЯРНАЯ СИСТЕМА

2.1 Структурно-функциональная организация

Вестибулярная система играет наряду со зрительной и соматосенсорной системами ведущую роль в пространственной ориентации человека. Она получает, передает и анализирует информацию об ускорениях или замедлениях, возникающих в процессе прямолинейного или вращательного движения, а также при изменении положения головы в пространстве. При равномерном движении или в условиях покоя рецепторы вестибулярной сенсорной системы не возбуждаются. Импульсы от вестибулорецепторов вызывают перераспределение тонуса скелетной мускулатуры, что обеспе-

чивает сохранение равновесия тела. Эти влияния осуществляются рефлекторным путем через ряд отделов ЦНС.

Вестибулярный (преддверный) аппарат или орган равновесия (рисунок 24) расположен в каменистой части височной кости и состоит из костного и перепончатого лабиринтов. **Костный лабиринт** — система полукружных протоков (*canales semicirculares*) и сообщаемая с ними полость — преддверие (*vestibulum*). **Перепончатый лабиринт** — система тонкостенных трубок и мешочков, расположенная внутри костного лабиринта. В костных ампулах перепончатые каналы расширяются. В каждом ампулярном расширении полукружного канала находятся **гребешки** (*crista ampullaris*). В преддверии перепончатого лабиринта образуется две сообщающихся между собой полости: **маточка**, в которую открываются перепончатые полукружные каналы, и **мешочек**. Чувствительные области этих полостей — **пятна**. Перепончатые полукружные каналы, маточка и мешочек заполнены эндолимфой и сообщаются с улиткой, а также с расположенным в полости черепа эндолимфатическим мешком. Гребешки и пятна — воспринимающие области вестибулярного органа — содержат рецепторные волосковые клетки.

2.1.1 Периферический (рецепторный) отдел вестибулярного анализатора представлен волосковыми клетками вестибулярного органа, расположенного, как и улитка, в лабиринте пирамиды височной кости.

Вестибулярный орган (орган равновесия, орган гравитации) состоит из 3-х полукружных каналов и преддверия.

Полукружные каналы расположены в 3-х взаимно перпендикулярных плоскостях: **верхний** — во фронтальной, **задний** — в сагиттальной и **наружный** — в горизонтальной. Преддверие состоит из 2-х мешочков — **круглого (саккулюс)**, расположенного ближе к улитке, и **овального (утрикулюс)** расположенного ближе к полукружным каналам.

Полукружные каналы своими устьями открываются в преддверие и сообщаются с ним 5 отверстиями (колена 2-х каналов: верхнего и заднего — соединены вместе). Один конец каждого канала имеет расширение, которое называется ампулой. Все эти структуры состоят из тонких перепонки и образуют перепончатый лабиринт, внутри которого находится **эндолимфа**. Вокруг перепончатого лабиринта и между ним и костным его футляром имеется **перилимфа**, которая переходит в перилимфу органа слуха. В каждом мешочке преддверия имеются небольшие возвышения, называемые **пятнами**, а в ампулах полукружных каналов — **гребешками**. Рецепторные области пятен и гребешков состоят из 2-х видов клеток: сенсоэпителиальных рецепторных и расположенных между ними опорных. Вся остальная часть вестибулярного перепончатого лабиринта выстлана плоским эпителием, который располагается на базальной мембране.

Рецепторные клетки имеют на свободной поверхности волоски (реснички), которые разделяются на 2 группы: тонкие (их много) — стереоцилии и один более толстый и длинный на периферии пучка — киноцилия (рисунок 25).

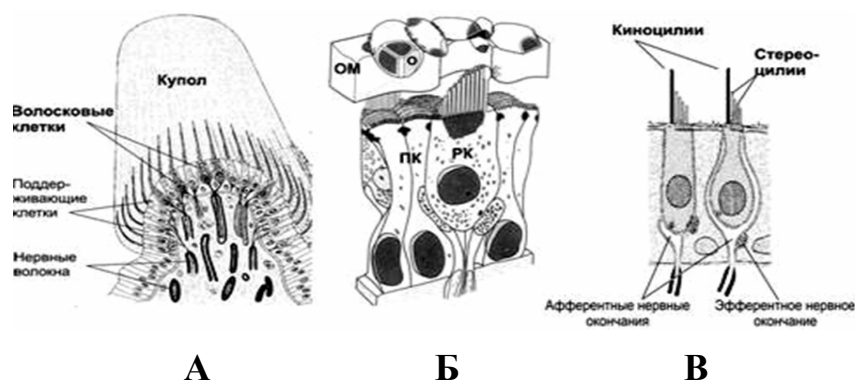


Рисунок 25 — Рецепторная область органа равновесия:

А — вертикальные срезы через гребешок; Б, В — пятна.

Примечание. ОМ — отолитовая мембрана, О — отолиты, ПК — поддерживающая клетка, РК — рецепторная клетка.

Волосковые клетки представляют собой рецепторы вестибулярного анализатора и являются вторичными. Различают 2 типа волосковых клеток (рисунок 26). Клетки типа I обычно расположены в центре гребешков, тогда как клетки типа II — по их периферии. **Клетки типа I** имеют форму амфоры с закругленным дном и размещены в бокалообразных афферентных нервных окончаниях. Эфферентные волокна образуют синаптические окончания на афферентных волокнах, связанных с клетками типа I. **Клетки типа II** имеют вид цилиндров с округлым основанием. В базальной части располагаются точечные нервные окончания: афферентными (большинство) и эфферентными. Ядра рецепторных клеток — светлые округлые, в цитоплазме — хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть, митохондрии, комплекс Гольджи. Опорные клетки имеют призматическую форму и многочисленные микроворсинки на апикальной поверхности. Ядра их более мелкие и темные, чем волосковых клеток, в цитоплазме хорошо развит синтетический аппарат.

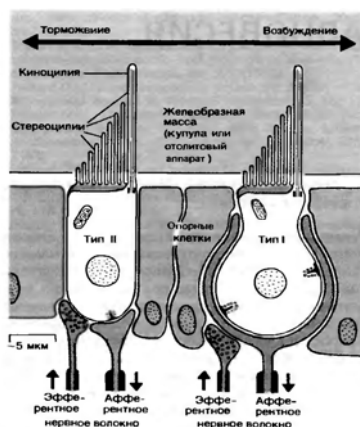


Рисунок 26 — Схема 2-х рецепторных клеток сенсорного эпителия вестибулярного органа и их нервных волокон.

Примечание. При наклоне пучка ресничек в сторону киноцилии частота импульсации в афферентном нервном волокне повышается, а при наклоне в противоположную сторону — снижается.

Рецепторные клетки (рисунок 27 Б) преддверия покрыты желеобразной массой, состоящей в основном из мукополисахаридов; благодаря содержанию в ней значительного количества кристаллов карбоната кальция она получила название **отолитовой мембраны**. В ампулах полукружных каналов желеобразная масса не содержит солей кальция и называется **листовидной мембраной** (купула — рисунок 27 А).

Волоски рецепторных клеток пронизывают эти мембраны. Волосковые рецепторные клетки в апикальной части содержат 40–110 неподвижных волосков (*стереоцилии*) и одну подвижную ресничку (*киноцилия*), расположенную на периферии пучка стереоцилий. Самые длинные стереоцилии находятся вблизи киноцилии, а длина остальных уменьшается по мере удаления от киноцилии.

В эпителии пятен киноцилии распределены особым образом. Здесь волосковые клетки образуют группы из нескольких сот единиц. Внутри каждой группы киноцилии ориентированы одинаково, но ориентация киноцилий между разными группами различна. Возбуждение волосковых клеток происходит вследствие скольжения мембраны по волоскам, изгибания волосков (стереоцилии) в сторону киноцилий. Это связано с тем, что механическое управление ионными каналами мембраны волоска с помощью микрофиламентов зависит от направления сгиба волоска: **отклонение в одну сторону приводит к открыванию каналов и деполяризации волосковой клетки, а отклонение в противоположном направлении вызывает закрытие каналов и гиперполяризацию рецептора**.

В волосковых клетках преддверия и ампул при их сгибании генерируется рецепторный потенциал, который усиливает выделение ацетилхолина и через синапсы активизирует окончания волокон вестибулярного нерва.

Этот эффект проявляется в усилении постоянной спонтанной активности вестибулярного нерва.

Для **волосковых клеток преддверия** адекватными раздражителями являются **ускорение** или **замедление прямолинейного движения тела**, а также **наклоны головы**. Под действием ускорения отолитовая мембрана скользит по волосковым клеткам, а при изменении положения головы меняет позицию по отношению к ним. Это вызывает отклонение ресничек и возникновение возбуждения в рецепторных волосковых клетках (рисунок 28 Б). Порог различения ускорения равен **2–20 см/с**. Порог различения наклона головы в сторону составляет около **1°**, а вперед и назад — около **2°**. При сопутствующих раздражениях (вибрация, качка, тряска) происходит снижение чувствительности вестибулярного аппарата. Так, вибрации, имеющие место в самолетах, повышают порог различения наклона головы вперед и назад до **5°**, при наклонах в стороны — до **10°**.

Для **волосковых клеток полукружных каналов** адекватным раздражителем является **ускорение или замедление вращательного движения** в какой-либо плоскости. Поскольку полукружные каналы заполнены эндо-

лимфой, имеющей такую же плотность, как купула ампул, линейные ускорения не оказывают влияния на соотношение ресничек и купулы. В состоянии покоя наблюдается баланс частоты нервных импульсов от ампул обеих сторон головы. При поворотах головы или вращении тела, т. е. при появлении углового ускорения, эндолимфа в них в силу своей инерции в 1-й момент остается неподвижной или потом движется, но с иной скоростью, нежели полукружные каналы. Углового ускорения порядка $0,5^\circ$ в секунду достаточно для смещения купола и сгибания ресничек. Угловое ускорение регистрируется благодаря инерции эндолимфы. При повороте головы эндолимфа остается в прежнем положении, а свободный конец купола отклоняется в сторону, противоположную повороту (рисунок 28). Это вызывает сгибание ресничек рецепторов в купуле и возбуждение их. В зависимости от характера вращательного ускорения или замедления происходит неодинаковое раздражение рецепторов различных полукружных каналов. По картине импульсов, приходящих в центральные структуры вестибулярного анализатора, из полукружных каналов с каждой стороны мозг получает информацию о характере вращательного движения. Рецепторы полукружных каналов дают возможность различать угловое ускорение, равное в среднем, $2-3^\circ$ в 1 секунду (порог различения вращения).

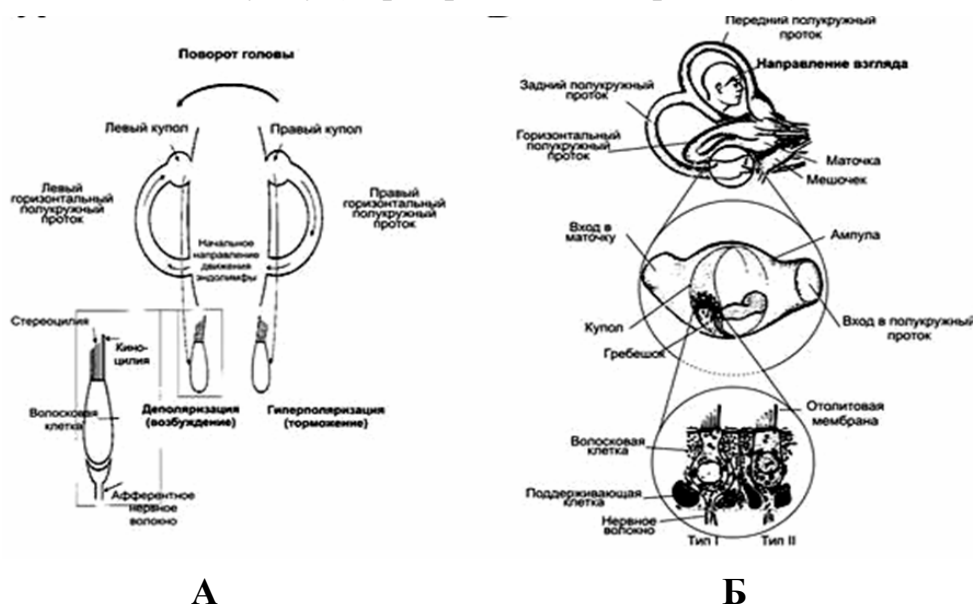


Рисунок 28 — Физиология регистрации углового ускорения:

А — различная реакция волосковых клеток в гребешках ампул левого и правого горизонтальных полукружных каналов при повороте головы; **Б** — последовательно увеличивающиеся изображения воспринимающих структур гребешка

2.1.2 Проводниковый и центральные отделы

Вестибулярная ветвь *VIII* черепного нерва образована отростками примерно 19 тыс. биполярных нейронов, образующих чувствительный ганглий, расположенный во *внутреннем слуховом проходе (1-й нейрон)* (рисунок 29).

Периферические отростки этих нейронов подходят к волосковым клеткам каждого полукружного канала, маточки и мешочка, а центральные отростки направляются в вестибулярные ядра продолговатого мозга, формируют **вестибулярный корешок предверно-улиткового нерва (VIII пара)**. Вестибулярные ядра продолговатого мозга (*верхнее* — **ядро Бехтерева**, *медиальное* — **ядро Швальбе**, *латеральное* — **ядро Дейтерса** и *нижнее* — **ядро Роллера**) получают дополнительную информацию по афферентным нейронам от проприорецепторов; мышц или от суставных сочленений шейного отдела позвоночника. Эти **ядра**, где расположен **2-й нейрон** вестибулярного анализатора, тесно связаны с различными отделами ЦНС. Аксоны 2-го нейрона идут по нескольким направлениям: 1 — **ядра мозжечка** (*вестибуломозжечковый тракт*); 2 — **мотонейроны спинного мозга** (*предверно-спинномозговой тракт*); 3 — **ядра глазодвигательных нервов (III, I, VI пары черепных нервов)**. Благодаря этому обеспечиваются контроль и управление эффекторными реакциями соматического, вегетативного и сенсорного характера. Эти связи обеспечивают контроль и управление различными двигательными реакциями, являются основой для рефлексов, обеспечивающих равновесие, а также сохранение положения глазных яблок при изменениях положения тела.

Третий нейрон расположен в **ядрах зрительного бугра**, откуда возбуждение направляется в **кору большого полушария**. Аксоны зрительного бугра далее следуют к **коре височной и теменной долей**, которые являются корковым концом статокинетического анализатора.

Центральный отдел вестибулярного анализатора локализуется в **височной области коры большого мозга**, несколько кпереди от слуховой проекционной зоны (**21–22-е поля по Бродману, 4-й нейрон**).

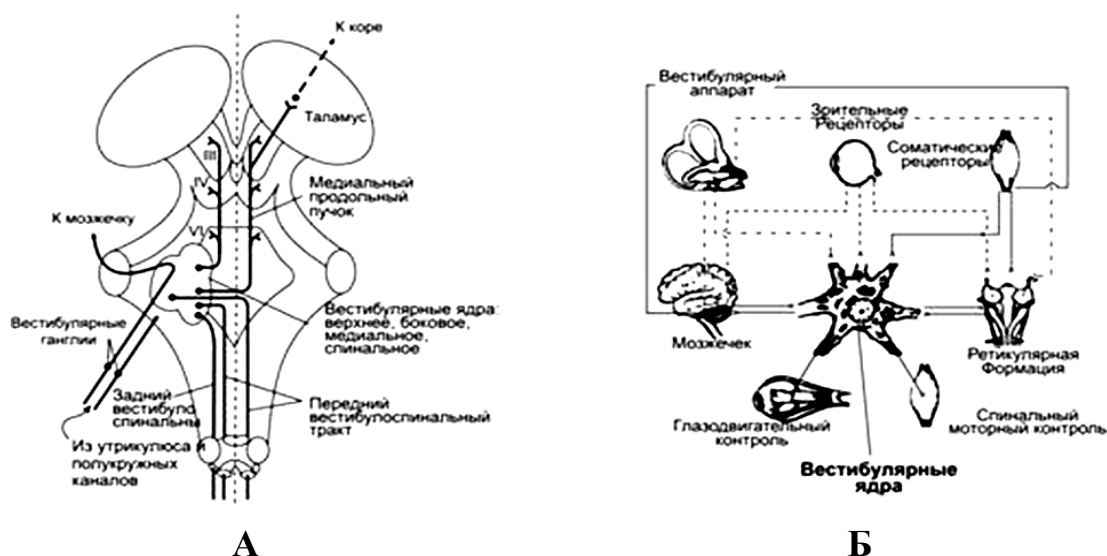


Рисунок 29 — Проводниковый отдел вестибулярного аппарата:

А — восходящие пути (вид сзади, мозжечок и кора больших полушарий удалены);

Б — мультимодальная система пространственной ориентации тела

Нервные волокна, выходящие из вестибулярных ядер, образуют связи с другими отделами ЦНС важнейшими из них являются следующие: **вестибуло-спинальные, вестибуловегетативные и вестибулоглазодвигательные.**

Нервные волокна, выходящие из вестибулярных ядер, образуют связи с другими отделами ЦНС важнейшими из них являются следующие: **вестибуло-спинальные, вестибуловегетативные и вестибулоглазодвигательные.**

1. **Вестибулоспинальный тракт**, волокна которого в конечном итоге оказывают влияние в основном на γ -мотонейроны мышц-разгибателей, хотя часть волокон оканчивается и на α -мотонейронах.

2. Связи с мотонейронами **шейного отдела спинного мозга**, входящие, главным образом в вестибулоспинальный тракт.

3. Связи с ядрами **глазодвигательного нерва**, которые опосредуют движения глаз, вызываемые вестибулярной активностью; эти волокна проходят в составе медиального продольного пучка. Функцию статолитового аппарата можно тестировать, наблюдая глазодвигательные реакции при наклонах головы.

4. Тракты, направляющиеся в **вестибулярные ядра противоположной стороны мозга**, благодаря которым афферентация с обеих сторон тела может обрабатываться совместно.

5. Связи с **ретикулярной формацией**, посредством которых обеспечивается воздействие на ретикулоспинальный тракт, являющийся еще одним (полисинаптическим) путем к α - и β -мотонейронам.

6. Тракты, проходящие через **таламус** в **постцентральной извилину** коры головного мозга, обеспечивающие сознательную обработку вестибулярной информации и, таким образом, сознательную ориентацию в пространстве.

7. Волокна, направляющиеся в **гипоталамус**, которые в основном участвуют в возникновении кинетозов (укачивания).

8. Связи с **мозжечком**, в особенности с *archicerebellum* (вторичные вестибулярные афференты). Мозжечок, может получать некоторые первичные вестибулярные афференты (так называемый прямой сенсорный мозжечковый путь). И первичные, и вторичные вестибулярные афференты у млекопитающих оканчиваются в мозжечке мшистыми волокнами на клетках-зернах флоккуло-нодулярной доли (относящейся к *archicerebellum*) и частично клетках *uvula* и *paraflocculus* (*paleocerebellum*). Клетки-зерна оказывают возбуждающее действие на клетки Пуркине в этих областях, а аксоны последних проецируются опять-таки в вестибулярные ядра. Такая цепь осуществляет тонкую регулировку вестибулярных рефлексов. При нарушениях функции мозжечка вследствие различных заболеваний эти рефлексы утрачивают тормозной компонент, что проявляется в возникновении таких симптомов, как усиленный или спонтанно возникающий нистагм, утрата равновесия, проявляющаяся в неустойчивой походке, избыточной амплитуде движений, особенно при ходьбе («петушиный шаг»). Эти симптомы являются частью синдрома **мозжечковой атаксии**.

Это множество связей, лишь основные из которых перечислены выше, дают возможность вестибулярной системе играть центральную роль в

формировании моторных эфферентов, обеспечивающих поддержание позы и соответствующие глазодвигательные реакции.

2.2 Влияние на соматические функции

При возбуждении вестибулярного анализатора возникают соматические реакции, которые осуществляются благодаря *вестибулоспинальным связям* при участии *вестибулоретикулярных и вестибулоруброспинальных трактов*. При этом происходит перераспределение тонуса скелетной мускулатуры и рефлекторные реакции, необходимые для сохранения равновесия тела в пространстве. Рефлексы, обеспечивающие данную функцию, подразделяют на 2 группы — *статические и статокINETические*.

Равновесие поддерживается рефлекторно, в т. ч. и без участия сознания. Вестибулярные рецепторы и соматосенсорные афференты, особенно приходящие от проприоцепторов области шеи, связаны с теми и другими. *Статические рефлексы* обеспечивают взаиморасположение конечностей по отношению друг к другу, а также положение тела в пространстве — позы и позиционные рефлексы соответственно. Афферентным звеном вестибулярного аппарата для статических рефлексов являются *макулярные органы*. Статическим рефлексом, легко наблюдаемым у кошки благодаря вертикальной форме ее зрачка, является компенсаторное вращение глазного яблока, которое возникает при повороте головы вокруг длинной оси тела (например, левым ухом вниз). Глазные яблоки вращаются в направлении, противоположном вращению головы, так что зрачки сохраняют положение, очень близкое к вертикальному. Этот рефлекс имеется и у человека. *СтатокINETические рефлексы* представляют собой реакции на двигательные стимулы и сами выражаются в движениях. Они могут быть вызваны возбуждением *рецепторов полукружных каналов и макулярных органов*. Одним из примеров таких рефлексов является известное всем падение кошек обязательно на все 4 лапы.

Один из статокINETических рефлексов — *вестибулярный нистагм (головы или глаз)* имеет большое клиническое значение. Нистагм возникает в условиях быстрого перемещения тела или его вращения. Так, *глазной нистагм проявляется сначала в ритмическом медленном движении глаз в сторону, противоположную вращению, а затем — быстрым движением глаз (скачком) в обратном направлении*. Следует напомнить, что *медленная фаза нистагма вызывается вестибулярной системой, а быстрое возвратное движение создает ретикулярная формация моста*. Реакции такого типа обеспечивают возможность обзора пространства в условиях перемещения тела. Важным моментом является связь вестибулярного аппарата с мозжечком, благодаря чему осуществляется тонкая регуляция моторных вестибулярных рефлексов. При нарушениях функции мозжечка эти рефлексы утрачивают тормозной компонент, что проявляется

в возникновении таких симптомов, как усиленный или спонтанно возникающий нистагм, утрата равновесия, избыточная амплитуда движений. Эти симптомы являются частью синдрома мозжечковой атаксии. Благодаря *связям вестибулярных ядер с вегетативной нервной системой* проявляются вестибуловегетативные реакции сердечно-сосудистой системы, желудочно-кишечного тракта и других органов. Они могут проявляться в изменениях сердечного ритма, тонуса сосудов, артериального давления, усилении моторики желудка и кишечника, саливации, тошноте, рвоте и т. д. В условиях невесомости (в космосе) возникает такой тип афферентной импульсации с вестибулярного аппарата, который никогда не встречается на Земле. Однако, привыкание к условиям невесомости во время космических полетов происходит быстро. При этом следует учитывать, что космонавты проходят напряженный курс тренировки, чем и объясняется их малая подверженность влиянию условий невесомости.

2.3 Нарушения со стороны вестибулярной системы

Сильные раздражения вестибулярной системы часто связаны с возникновением неприятных ощущений, головокружением, рвотой, усиленным потоотделением, тахикардией и т. д. В таких случаях говорят о кинетозе (укачивание — «морская болезнь»). Укачивание, вероятно, является следствием комплекса стимулов, необычных для организма (например, в море). Действие кориолисова ускорения особенно сильно проявляется в условиях расхождения между зрительным восприятием и сигналами вестибулярного аппарата. У новорожденных, а также больных, не имеющих лабиринта, укачивания не наблюдается.

Острое одностороннее нарушение функции лабиринта вызывает тошноту, рвоту, потливость, головокружение и иногда нистагм, направленный в здоровую сторону. У больных наблюдается тенденция к падению на ту сторону тела, где нарушена лабиринтная функция. Очень часто, однако, клиническая картина осложнена неопределенностью направления головокружения, нистагма и падений. При некоторых заболеваниях, таких, как синдром Меньера, иногда возникает избыточное давление эндолимфы с одной из сторон, при этом первым последствием раздражения рецепторов оказываются симптомы, противоположные по направлению вызываемым описанной выше деструкцией рецепторов. В противоположность грубым проявлениям острых вестибулярных заболеваний *хроническое выпадение функции лабиринта* компенсируется сравнительно хорошо. Деятельность центральной вестибулярной системы может перестраиваться таким образом, чтобы ослабить реакцию организма на патологическую афферентацию. Поэтому патологические проявления, связанные с хроническими вестибулярными расстройствами, более выражены, например, в темноте.

Острое двустороннее нарушение у человека встречается редко. В опытах на животных возникающие нарушения выражены намного сильнее, чем при одностороннем разрушении; если предотвратить афферентацию в вестибулярные ядра с обеих сторон, наблюдаются симметричные симптомы.

Такая регуляция особенно точна, когда другие сенсорные, например, зрительные или тактильные каналы обеспечивают корректирующие афферентные импульсы.

2.4 Методы исследования вестибулярного анализатора

Функциональное исследование вестибулярного анализатора включает:

- оценку субъективных ощущений;
- исследование спонтанного нистагма (SpNy);
- выполнение указательных проб (пальце-пальцевой и пальце-носовой);
- прослеживание реакции спонтанного отклонения рук (пробы Фिशера-Водака);
- исследование устойчивости в позе Ромберга;
- выполнение пробы на диадохокinez;
- исследование походки с открытыми глазами;
- исследование фланговой походки;
- выполнение прессорной пробы.

Оценку вестибулярной функции выполняют с целью дифференциальной диагностики поражений внутреннего уха, а также при проведении профессионального отбора и трудовой экспертизы. В зависимости от цели исследования применяют различные методики. Так, в клинической практике специалиста больше интересует функциональное состояние полукружных каналов, а при профотборе большее внимание обращают на функцию отолитовых рецепторов.

Обследование больного всегда начинается с выяснения *жалоб* и сбора *анамнеза* заболевания. Наиболее характерны жалобы на головокружение, расстройство равновесия, проявляющееся нарушением походки и координации, тошноту, рвоту, обморочные состояния, потливость, изменение цвета кожных покровов и т. д.

Вестибулометрия включает выявление спонтанной симптоматики. К спонтанным вестибулярным симптомам относятся спонтанный нистагм, изменение тонуса мышц конечностей, нарушение походки.

Спонтанный нистагм (SpNy) исследуют в положении «сидя» либо в положении «лежа на спине». При этом пациент следит за пальцем врача, удаленным от его глаз на расстояние около 60 см. Палец перемещают последовательно в горизонтальной, вертикальной и диагональной плоскостях. Отведение глаз не должно превышать 40–45°, так как перенапряжение глазных мышц может сопровождаться подергиванием глазных яблок. При наблюдении нистагма для устранения влияния фиксации взора целе-

сообразно использовать очки большого увеличения (+20 диоптрий), например, специальные очки Френцеля или Бартельса.

Еще более четко спонтанный нистагм выявляется при электронистагмографии.

При исследовании больного в положении «лежа на спине» голове и туловищу придают различное положение, при этом у некоторых больных наблюдают появление нистагма, обозначаемого как *позиционный нистагм (нистагм положения)*. Позиционный нистагм может иметь центральный генезис, но в ряде случаев его связывают с нарушением состояния отолитов, от которых отрываются мельчайшие частички, попадающие в ампулы полукружных каналов и вызывающие появление патологических импульсов шейных рецепторов.

Тонические реакции отклонения рук исследуют при выполнении *указательных проб* (пальце-носовой, пальце-пальцевой) и *пробы Фишера-Водака*.

Исследование устойчивости в позе Ромберга позволяет выявить *статическую атаксию*. Во время этого исследования пациент стоит, сблизив ступни так, чтобы их носки и пятки соприкасались, его руки при этом вытянуты вперед на уровне груди, пальцы рук раздвинуты, глаза закрыты. При нарушении функции лабиринта пациент будет отклоняться в сторону, противоположную нистагму.

Следует учесть, что при патологии мозжечка также может происходить отклонение туловища в сторону поражения. Поэтому исследование в позе Ромберга дополняют поворотами головы обследуемого вправо и влево. При поражении лабиринта эти повороты сопровождаются изменением направления падения, при поражении мозжечка направление отклонения не зависит от поворота головы и остается неизменным.

Исследование походки

А. При исследовании походки по прямой линии пациент с закрытыми глазами делает 5 шагов по прямой линии вперед и затем, не поворачиваясь, 5 шагов назад. При нарушении функции вестибулярного анализатора он отклоняется от прямой линии в сторону, противоположную нистагму; при мозжечковых расстройствах — в сторону поражения.

Б. *Фланговую походку* исследуют следующим образом. Обследуемый отставляет вправо правую ногу, затем приставляет левую и делает таким образом 5 шагов вправо, потом аналогичным образом делает 5 шагов в левую сторону. При нарушении вестибулярной функции пациент хорошо выполняет фланговую походку в обе стороны, при поражении мозжечка не может выполнить ее в сторону пораженной доли мозжечка.

Для дифференциальной диагностики нарушения вестибулярной функции и поражения мозжечка выполняют также *пробу на диadoхокинез*. Пациент, закрыв глаза, вытянутыми вперед обеими руками производит быструю смену

пронации и супинации (чередующихся противоположных по направлению движений рук). При нарушении функции мозжечка у него можно наблюдать *адиадохокинез* — резкое отставание движений руки на больной стороне.

Вестибулярные пробы позволяют не только определить наличие нарушений функции анализатора, но и дать качественную и количественную характеристики их особенностям. Сущность этих проб составляет возбуждение вестибулярных рецепторов с помощью адекватных или неадекватных дозированных воздействий.

Как уже было сказано, для ампулярных рецепторов адекватным раздражителем являются угловые ускорения, которые и лежат в основе дозированной вращательной пробы на специальном вращающемся кресле (рисунок 30). Неадекватным раздражителем для тех же рецепторов является воздействие дозированным калорическим стимулом, когда вливание в наружный слуховой проход воды различной температуры приводит к охлаждению или нагреванию жидких сред внутреннего уха, что по закону конвекции вызывает перемещение эндолимфы в горизонтальном полукружном канале, находящемся ближе всего к среднему уху. Неадекватным раздражителем для вестибулярных рецепторов является также воздействие гальваническим током. Для отолитовых рецепторов адекватным раздражителем является прямолинейное ускорение в горизонтальной и вертикальной плоскостях, которое используется при выполнении пробы на четырехштанговых качелях.



Рисунок 30 — Выполнение вращательной пробы

Вращательная проба получила распространение благодаря исследованиям Я. Пуркинье, Р. Барани, отечественных ученых С. Ф. Штейна, В. И. Войчека, М. М. Левашова и др.

Специальное кресло и методика для проведения вращательной пробы впервые были предложены австрийским отоларингологом Р. Барани в 1906 г. Обследуемого усаживают в кресло таким образом, чтобы спина его плотно прилегала к спинке кресла, ноги располагались на подставке, а руки — на подлокотниках. Голову пациент наклоняет вперед и вниз на 30°, глаза должны быть закрыты. Кресло приводят в движение, в течение 20 с производят 10 вращений, после чего кресло резко останавливают, пациента просят открыть глаза и наблюдают за нистагмом.

Этот нистагм является *поствращательным*, он связан с раздражением ампулярных рецепторов горизонтальных полукружных каналов и, в соответствии с законами Эвальда, направлен в сторону, противоположную вращению. При проведении вращательной пробы оценивают основные параметры индуцированного нистагма: продолжительность, плоскость, силу, амплитуду, частоту. Нормой считают поствращательный горизонтально-ротаторный нистагм I–II степени, средне- или мелкоамашистый, живой, продолжительностью 25–35 с.

Если изучают функциональное состояние рецепторов фронтальных полукружных каналов, то испытуемый сидит в кресле Барани с головой, запрокинутой назад на 60°; если же изучают функцию сагиттальных каналов, то голову наклоняют к противоположному плечу на 90°.

Описанный метод вращения со скоростью 180°/с представляет собой грубое надпороговое раздражение для ампулярных рецепторов. В современной клинике применяют щадящую методику с дозированным вращением на специальном электровращающемся стенде, при котором создают угловые ускорения, равные 15, 30, 60°/с и т. д. Оценку отдельных параметров индуцированного нистагма (скорости медленной и быстрой фаз нистагма, амплитуды, соотношения реакций при раздражении, преимущественно, правого и левого лабиринтов и т. п.) осуществляют в настоящее время с использованием компьютерной технологии.

Для исследования вестибулярной функции в настоящее время широко применяют также **калорическую пробу**. Она была разработана Р. Барани в 1904 г. и состоит во введении в наружный слуховой проход холодной или теплой воды. Под воздействием температуры в полукружных каналах возникают сдвиги эндолимфы, вызывающие раздражение ампулярных рецепторов. При выполнении калорической пробы происходит более слабое, чем при вращении, искусственное раздражение рецепторов, преимущественно, горизонтального полукружного канала. Важным достоинством этого исследования является возможность изолированно раздражать ампулярные рецепторы правой и левой стороны.

Перед выполнением водной калорической пробы следует убедиться в отсутствии сухой перфорации в барабанной перепонке исследуемого уха, так как попадание воды в барабанную полость может вызвать обострение хронического воспалительного процесса. В этом случае может быть проведена воздушная калорическая проба (рисунок 31).

Существуют различные варианты выполнения калорической пробы: а) вливание в исследуемое ухо в течение 10 с 100 мл воды температурой 25–30 °С и 42–45 °С (методика Н. С. Благовещенской); б) вливание небольшого (5 мл) количества холодной воды (метод Кобрака); в) битермальная калоризация по Холпайку и т. д.



Рисунок 31 — Выполнение воздушной калорической пробы

При калоризации по методике Н. С. Благовещенской испытуемый сидит с запрокинутой на 60° назад головой; при этом горизонтальный полукружный канал располагается вертикально.

В наружный слуховой проход исследуемого уха в течение 10 с вливают 100 мл воды, направляя струю воды по его задневерхней стенке. Измеряют время от момента окончания вливания воды в ухо до появления нистагма — это так называемый *латентный период*, в норме равный 25–30 с. Затем регистрируют длительность индуцированного нистагма, в норме она должна быть равна 50–70 с. После воздействия холодом нистагм (его быстрый компонент) бывает направлен в сторону, противоположную испытуемому уху; после воздействия тепла в сторону раздражаемого уха. Для характеристики нистагма после калоризации используют те же параметры, что и при вращательной пробе.

Как уже было сказано, во время исследования голова пациента наклонена на 60° назад, поэтому горизонтальный полукружный канал занимает в этот момент такое положение, когда его ампула располагается вверху, а ножка — внизу. Охлажденные частички эндолимфы опускаются вниз, при этом возникает ток эндолимфы от ампулы к ножке, т. е. *ампулофугально*. В соответствии с законом Эвальда это приводит к уменьшению потока им-

пульсов от исследуемого лабиринта, в то же время поток импульсов от противоположного лабиринта сохраняется на прежнем уровне. Возникшая асимметрия проявляется нистагмом, направленным в сторону, противоположную холодовой калоризации. При тепловой калоризации, напротив, *амбулопетальный ток* эндолимфы приводит к повышению активности исследуемого лабиринта, и нистагм направлен в его сторону.

Прессорная (она же пневматическая, или фистульная) проба служит для выявления фистулы в области лабиринтной стенки (чаще всего — в области ампулы горизонтального полукружного канала) у больных хроническим гнойным средним отитом. Ее проводят путем сгущения и разрежения воздуха в наружном слуховом проходе либо давлением на козелок, либо с помощью резиновой груши. Если в ответ на сгущение воздуха возникает нистагм и другие вестибулярные реакции, то прессорную пробу оценивают как положительную, что свидетельствует о наличии фистулы.

Исследование функции отолитового аппарата проводят в основном при профотборе, в клинической практике методы прямой и непрямой отолитометрии широкого распространения не получили. С учетом взаимозависимости и взаимовлияния отолитового и купулярного отделов анализатора В. И. Воячеком была предложена методика, названная им «двойным опытом с вращением» и известная в литературе как «отолитовая реакция (ОР) по Воячеку».

При исследовании ОР исследуемый сидит в кресле Барани и наклоняет голову вместе с туловищем на 90° вперед и вниз. В таком положении его вращают 5 раз в течение 10 с, затем кресло останавливают, ожидают 5 с, после чего предлагают открыть глаза и выпрямиться. В этот момент наступает реакция в виде наклона туловища и головы в сторону. Функциональное состояние отолитового аппарата оценивают по углу отклонения головы и туловища от средней линии в сторону последнего вращения. Учитывают также выраженность вегетативных реакций.

При отборе в авиации и космонавтике для исследования чувствительности обследуемого к кумуляции вестибулярного раздражения широкое распространение получила предложенная еще в 1933 г. *методика укачивания на четырехитанговых (двухбрусковых) качелях* К. Л. Хилова. Площадка качелей совершает колебания не как у обычных качелей по дуге, а оставаясь постоянно параллельной полу. Испытуемый находится на площадке качелей лежа на спине или на боку, а тонические движения его глаз регистрируют с помощью методики электроокулографии. Модификация этого метода, при которой используют небольшие дозированные по амплитуде качания и регистрируют компенсаторные движения глаз, получила название **прямой отолитометрии**.

Непрямая отолитометрия основана на феномене «последовательного зрительного образа». Методика была предложена М. Фишером в 1930 г. Во время этого исследования больной сидит на кушетке в темной комнате;

на уровне его глаз на расстоянии 25 см находится щелевая лампа.

Дают яркую вспышку света в виде вертикальной полоски шириной 2 мм, при этом на сетчатке его глаз возникает последовательный зрительный образ в виде такой же полоски, сохраняющийся в течение 1–3 мин. Затем пациент медленно ложится на бок. Такая перемена положения тела и головы (со смещением на 90°) вызывает раздражение отолитового аппарата и противовращение глаз, что приводит к смещению последовательного зрительного образа на сетчатке. Обследуемый открывает глаза и устанавливает подвижную стрелку круга, находящегося перед ним и разделенного на 360 делений, параллельно видимому ему зрительному образу. Так определяют угол смещения зрительного образа. Непрямую отолитометрию применяют не только при экспертизе и профотборе, но и в клинической практике.

Стабилометрия — объективный метод оценки статического равновесия, основанный на регистрации центра давления (тяжести) тела пациента, стоящего на специальной стабилометрической платформе (рисунок 32). Колебания тела регистрируют отдельно в сагиттальной и фронтальной плоскостях, затем рассчитывают целый ряд показателей, объективно отражающих функциональное состояние системы равновесия.

С применением компьютерных технологий стабилометрия позволяет оперативно, в течение буквально секунд, выполнять анализ получаемой информации и не только оценивать различные параметры стабиллограммы, но и учитывать их изменение при выполнении отдельных функциональных проб (рисунок 33). Этот метод исследования называют функциональной компьютерной стабилометрией. Его ценность определяется тем, что совокупность постурографических показателей отражает различные аспекты функционирования системы равновесия.



Рисунок 32 — Стабилометрия

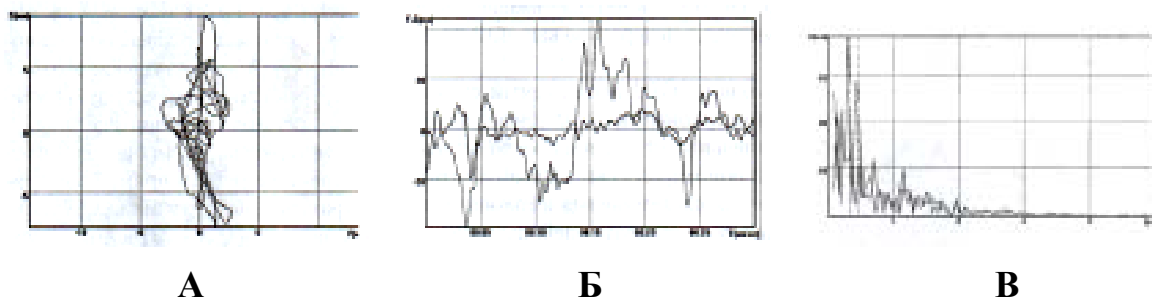


Рисунок 33 — Образцы регистрации результатов стабилотграмм

Стабилометрию выполняют для своевременного выявления расстройства равновесия, что дает возможность начать лечение вызвавшего его заболевания на самой ранней стадии и, тем самым, предотвратить его прогрессирование. Метод позволяет оценить выраженность нарушения функции равновесия и осуществлять объективный контроль динамики патологического процесса, явившегося причиной этого расстройства.

Стабилометрию используют для диагностики отдельных патологических состояний, сопровождающихся нарушением функции вестибулярного анализатора. Она находит применение в дифференциальной диагностике заболеваний, сопровождающихся расстройством равновесия. Например, функциональная проба с поворотом головы позволяет на ранней стадии дифференцировать патологии, обусловленные поражением внутреннего уха от вызванных вертебробазилярной недостаточностью. Метод успешно используют для реабилитации больных с расстройством равновесия.

ГЛАВА 3 ВКУСОВОЙ АНАЛИЗАТОР

Роль вкусового (химического) анализатора в жизнедеятельности организма изолированно определить трудно, так как адекватный для него раздражитель (пища) является сложным и многокомпонентным. В связи с этим возникающее чувство вкуса связано не только с раздражением химических, но и механических, температурных и даже болевых рецепторов слизистой оболочки полости рта, а также обонятельных рецепторов. Вкусовой анализатор обеспечивает формирование вкусовых ощущений.

3.1 Структурно-функциональная организация вкусового анализатора

Слизистая оболочка рта богато иннервирована. Количество нервных структур значительно превосходит число основных ощущений, возникающих при адекватных раздражителях. По характеру информации, поступающей из полости рта, различают не менее 6 видов чувствительности: вкусовую, холо-

довую, тепловую, тактильную, болевую и проприорецептивную.

Периферический отдел. По специфике функционирования все рецепторы полости рта можно разделить на **3 группы: хеморецепторы** (вкусовые), **соматосенсорные рецепторы** (тактильные, тепловые, холодовые, болевые) и **проприорецепторы**. Каждая из этих групп рецепторов является началом соответствующего анализатора.

Вкусовая чувствительность — специфическая сенсорная функция слизистой оболочки полости рта. Периферическая часть вкусового анализатора — **вкусовые почки** — расположены в слизистой оболочке полости рта, переднего отдела глотки, пищевода и гортани мягком небе, миндалинах, надгортаннике. Основная масса вкусовых почек (> 90 % их общего количества — до 10 тыс.) находится в хемочувствительных сосочках языка — **листовидных, грибовидных и желобоватых** (рисунок 34). Вкусовые рецепторы выполняют функции контактной хеморецепции и служат для ориентации на близком расстоянии и оценки веществ, попадающих в ротовую полость.

Развитие — существует 2 взгляда на гистогенез вкусовых почек. Согласно первому из них клетки вкусовых почек развиваются за счет трансформации базального слоя эпителия языка под воздействием подрастающих нервных волокон. По второму взгляду вкусовые почки формируются из элементов эмбриональной нервной глии — нейролеммоцитов терминальных окончаний нервных волокон язычного, языкоглоточного и блуждающего нервов.

Вкусовые почки (вкусовые луковицы) — тельца в форме эллипса со средним размером 50–70 мкм, расположены перпендикулярно в пласте многослойного плоского неороговевающего эпителия, занимая всю толщу пласта, от базальной мембраны эпителия до его поверхности (рисунок 35). Клетки во вкусовой луковице лежат наподобие ломтиков апельсина в количестве 30–60 штук. Вершина почки сообщается с поверхностью эпителия языка при помощи отверстия — вкусовой поры, которое ведет в небольшое углубление, называемое вкусовой ямкой. Вкусовой канал заполнен аморфным веществом. Каждая вкусовая почка содержит 2 основных типа клеток: рецепторные поддерживающие.



Рисунок 35 — Вкусовая почка

Вкусовые сенсоэпителиальные клетки имеют вытянутую форму со светлой или темной цитоплазмой. В цитоплазме в околоядерной зоне и базальной частях находятся пузырьки с электронно-плотным содержимым, митохондрии, развитая агранулярная ЭПС.

На апикальной поверхности расположены 40–50 тонких микроворсинок — вкусовых штифтиков. Длина их 3–5 мкм. В мембрану штифтиков встроены хеморецепторные белки. Для возникновения вкусового ощущения необходимо, чтобы растворенные молекулы питательных веществ проникли во вкусовые поры и адсорбировались на хеморецепторах. В базальной части клеток формируются синапсы с афферентными волокнами (1–6 на одну клетку). Каждая вкусовая почка иннервирована примерно 50 нервными волокнами, а каждый чувствительный нейрон получает сигналы примерно от 5 вкусовых луковиц. Во вкусовых почках обнаружены клетки, содержащие *серотонин*, и клетки, образующие *гистамин*. Эти и другие вещества играют определенную роль в формировании чувства вкуса. Некоторые исследователи выделяют еще один вид клеток, которые впервые обнаружили во вкусовых луковицах кроликов. Он характеризуется тем, что в базальных отделах клеточной мембраны имеются пресинаптические уплотнения и синаптические пузырьки, связанные с мембраной. Нервные окончания, с которыми эти клетки образуют синапсы, не имеют утолщений. Считают, что этот тип клеток соответствует истинному хеморецептору.

Поддерживающие клетки имеют округлое светлое ядро, светлую или темную цитоплазму, в которой хорошо развиты органеллы белкового синтеза. Форма клеток различна. На апикальной поверхности есть микроворсинки. Они выполняют трофическую, опорную и секреторную функции, выделяя секрет во вкусовую пору. Не имеют синаптических связей с нервными волокнами.

Базальные эпителиоциты имеют небольшие размеры, цитоплазма и органеллы развиты слабо. Они не достигают вкусовой поры и не имеют синаптических связей с нервными волокнами. Участвуют в физиологической регенерации сенсоэпителиальных и опорных клеток. Обновление клеток идет непрерывно путем перемещения из периферических участков в центральную часть луковицы. Важным условием для регенерации вкусовых клеток является сохранение чувствительной иннервации той области слизистой оболочки, где расположены вкусовые луковицы. Время жизни клеток вкусовой луковицы составляет 10 суток. С возрастом количество вкусовых клеток уменьшается.

Регенерация. Во вкусовом рецепторе происходит постоянное обновление клеток. Из периферической области вкусовой почки клетки перемещаются в центральную ее часть со скоростью 0,06 мкм/ч. Средняя продолжительность жизни клеток вкусового рецепторного органа составляет 250 ± 50 ч.

После повреждения нервов, иннервирующих вкусовые почки, последние дегенерируют, а при регенерации нервов происходит их восстановление.

Вкусовые зоны языка

Отдельные вкусовые почки являются *полимодалными образованиями*, так как *могут воспринимать различные виды вкусовых раздражителей*. Вкусовые почки в виде отдельных включений находятся *на задней стенке глотки, мягком небе, миндалинах, гортани, надгортаннике и входят также в состав вкусовых сосочков языка как органа вкуса*.

Установлено, что кончик языка и передняя его треть наиболее чувствительны к сладкому, где расположены грибовидные сосочки, боковые поверхности — к кислому и соленому (листовидные сосочки) и корень языка — к горькому (желобоватые или вкусовые сосочки, окруженные валом), рисунок 36.

Проводниковый и центральный отделы. Внутри вкусовой почки входят нервные волокна, которые образуют рецепторно-афферентные синапсы. Вкусовые почки различных областей рта получают нервные волокна от разных нервов: *вкусовые почки передних 2/3 языка — от барабанной струны, входящей в состав лицевого нерва; почки задней трети языка, а также мягкого и твердого неба, миндалин — от языкоглоточного нерва; вкусовые почки, расположенные в области глотки, надгортанника и гортани, — от верхнегортанного нерва, являющегося частью блуждающего нерва*. Эти нервные волокна являются периферическими отростками биполярных нейронов, расположенных в соответствующих чувствительных ганглиях (узловой, каменистый и коленчатый), представляющих 1-й нейрон проводникового отдела вкусового анализатора.

Пути вкусовой чувствительности представлены на рисунке 37.

Центральные отростки этих клеток входят в состав *одионого пучка продолговатого мозга*, ядра которого представляют 2-й нейрон. Отсюда нервные волокна в составе медиальной петли подходят к зрительному бугру (3-й нейрон). Аксоны нервных клеток ядра таламуса в составе лучистого венца (*corona radiata*) направляются к вентральной части постцентральной извилины (4-й нейрон). Представительство вкуса не имеет отдельной корковой проекционной области, оно представлено в участке постцентральной извилины, получающем проекции кожной чувствительности лица. **Центральный, или корковый, отдел** вкусового анализатора локализуется в *нижней части соматосенсорной зоны коры в области представительства языка*. Большая часть нейронов этой области мультимодална, т. е. реагирует не только на вкусовые, но и на температурные, механические и ноцицептивные раздражители. Для вкусовой сенсорной системы характерно то, что каждая вкусовая почка имеет не только афферентные, но и эфферентные нервные волокна, которые подходят к вкусовым клеткам из ЦНС, благодаря чему обеспечивается включение вкусового анализатора в целостную деятельность организма.

3.2 Механизм вкусового восприятия

Чтобы возникло вкусовое ощущение, раздражающее вещество должно находиться в растворенном состоянии. Сладкое или горькое вкусовое вещество, растворяющееся в слюне до молекул, проникает в поры вкусовых лукович, вступает *во взаимодействие с гликокаликсом и адсорбируется на клеточной мембране микроворсинки, в которую встроены «сладкочувствующие» или «горькочувствующие» рецепторные белки*. При *воздействии соленых или кислых вкусовых веществ изменяется концентрация электролитов около вкусовой клетки*. Во всех случаях повышается проницаемость клеточной мембраны микроворсинок, возникает движение ионов натрия внутрь клетки, *происходят деполяризация мембраны и образование рецепторного потенциала*, который распространяется и по мембране, и по системе микротрубочек вкусовой клетки к ее основанию. В это время во вкусовой клетке образуется *медиатор (ацетилхолин, серотонин, а также, возможно, гормоноподобные вещества белковой природы)*, который в рецепторно-афферентном синапсе ведет к *возникновению генераторного потенциала*, а затем *потенциала действия* во внесинаптических отделах афферентного нервного волокна.

Человек различает *4 первичных вкуса (сладкий, кислый, горький и соленый)*, а также «*умами*» (от японского «изысканный», вкус глутамата натрия). Вкус воды, острый и жгучий вкус. Сходным вкусом могут обладать вещества, различные по своей химической структуре. Разным вкусом обладают оптические изомеры одинаковых химических веществ. Несовпадение между вкусовыми свойствами и химическим строением имеет место, преимущественно, для веществ, обладающих сладким и горьким вкусом. Что касается соленого и кислого вкуса, то они свойственны, как правило, веществам определенного химического состава. Так, *ощущение сладкого вызывают полисахариды, дисахариды (сахароза, мальтоза, лактоза), моносахариды (глюкоза, фруктоза, галактоза), двухатомные и многоатомные спирты*. Сладким вкусом обладают сахарин и другие вещества, используемые как заменители сахара. *Ощущение горького вызывают все алкалоиды, а также глюкозиды, пикриновая кислота, эфир и такие вещества, как хинин, морфин, стрихнин, пилокарпин*. *Ощущение соленого связано с присутствием в растворе анионов хлора, йода и брома*, поэтому соленый вкус вызывают *хлориды натрия, калия, лития, аммония и магния*. *Ощущение кислого* возникает при раздражении вкусовых рецепторов свободными ионами кислот и кислых солей.

Существуют карты топографической привязанности преимущественного восприятия основных вкусов, но необходимо иметь в виду, что такие карты справедливы *только для низких концентраций тестируемых вкусовых веществ*. Так, при низких концентрациях деполяризуются и формируют рецепторный (генераторный) потенциал лишь отдельные вкусовые клетки. Некоторые вкусовые клетки и вкусовые луковички отвечают, преимущественно, на горькие стимулы, в то время как другие — на сладкие,

кислые или соленые. При регистрации импульсов в отдельных афферентных волокнах обнаружено, что многие из них отвечают только на определенные вкусовые вещества (сахар, соль, кислота, хинин), что свидетельствует о связи этих волокон с определенным видом вкусовых рецепторов, т. е. **они обладают специфичностью**. Часть вкусовых клеток и луковицы в целом отвечают на 2 или 3 вкусовые модальности, а иные даже на все. При увеличении же концентрации вкусовых веществ происходит возбуждение практически во всех вкусовых луковицах самой различной локализации.

Вкусовой порог. Пороги вкусовой чувствительности у разных лиц заметно различаются. Наиболее значительные различия наблюдают между веществами, создающими ощущение горького и всех остальных первичных вкусов. Так, ощущение соленого возникает при воздействии вещества в концентрации **0,01 М**, а **наличие хинина** можно выявить при его концентрации в **миллион раз меньшей**. Способность человека различать интенсивность вкусовых ощущений сравнительно груба. Так, **20 %-ный** раствор сахара ощущается как максимально сладкий, **10 %-ный** раствор поваренной соли как максимально соленый и т. д.

Значительное влияние на чувствительность оказывает состояние организма (например, стресс, беременность, голодание). Так, в условиях голода или насыщения оно различно: натошак отмечают повышенную чувствительность к различным вкусовым веществам и высокий уровень мобилизации вкусовых рецепторных элементов (вкусовых сосочков), а после приема пищи вкусовая чувствительность снижается и происходит демобилизация вкусовых воспринимающих структур.

Вкусовое восприятие изменяется под влиянием различных видов социальной деятельности. У студентов перед экзаменом значительно уменьшается способность воспринимать различные вкусовые вещества. С возрастом происходит снижение вкусовой чувствительности, снижается и способность к различению отдельных вкусовых веществ. На вкусовое восприятие оказывают влияние различные патологические процессы. Снижают вкусовую чувствительность заболевания полости рта (стоматит, глоссит), заболевания желудочно-кишечного тракта, органов дыхания, болезни крови и ЦНС.

Под воздействием различных факторов возможно расстройство вкусового восприятия. Часто наблюдают «вкусовую слепоту» (классический пример — производные тиомочевины, например, фенилтиокарбамид, присутствие которого не чувствует каждый пятый). Различают **агевзию** — **потерю**; **гипогевзию** — **понижение**; **гипергевзию** — **повышение**; **парагевзию** — **извращение вкусовой чувствительности**; **дисгевзию** — **расстройство тонкого анализа вкусовых веществ**; **вкусовые галлюцинации**, а также **вкусовую агнозию**, когда **человек чувствует, но не узнает вкус вещества**.

Адаптация к воздействию вкусового вещества **развивается медлен-**

но (минуты) и *пропорциональна его концентрации*. К сладкому и соленому адаптация развивается быстрее, чем к горькому и кислому.

ГЛАВА 4 ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Нос человека способен различать тысячи различных пахучих веществ, но эта способность скромна по сравнению с возможностями других организмов.

Человек относится к плохо обоняющим существам (микросматик). Например, у ряда животных — собаки, крысы, кошки и др. — обонятельная система значительно более развита (макросматики).

Орган обоняния — является хеморецептором. Это самый древний вид рецепции.

Обонятельный анализатор способствует ориентации организма в окружающем пространстве и процессу познания внешнего мира. Он оказывает влияние на пищевое поведение, принимает участие в апробации пищи на съедобность, в настройке пищеварительного аппарата на обработку пищи (по механизму условного рефлекса), а также на оборонительное поведение, поскольку помогает избежать опасности благодаря способности различать вредные для организма вещества. Обоняние и вкус относят к висцеральным чувствам, поскольку они в значительной степени связаны с функцией пищеварения (например, ароматы пищи обычно сочетаются с ее вкусом) и дыхания. Воспринимающие структуры органов обоняния и вкуса — хеморецепторы, они возбуждаются молекулами вкусовых веществ и одорантами.

4.1 Структурно-функциональная организация обонятельного анализатора

Обонятельную систему человека можно разделить *на 3 отдела: периферический — обонятельную область носовой полости (нейроэпителий, выстилающий верхние отделы полости носа), промежуточный (обонятельная луковица и переднее обонятельное ядро) и центральный (палеокорковая, таламическая, гипоталамическая и неокорковая проекции).*

Периферический отдел

В зависимости от особенностей строения слизистой оболочки и функционального назначения, полость носа делится на 2 отдела — **респираторный (дыхательный)** и **обонятельный**.

Слизистая оболочка **респираторного отдела** носа покрывает стенки полости носа от дна до уровня нижнего края средней носовой раковины (рисунок 38). Ее основу составляет многорядный цилиндрический мерцательный эпителий с бокаловидными клетками.

Обонятельная область (regio olfactoriae) расположена в верхних отделах полости носа, выше так называемой **обонятельной щели (rima olfactoriae)** — пространства между медиальной поверхностью средней носовой раковины и противолежащим участком перегородки носа. Эпителиальный покров слизистой оболочки в обонятельной области состоит из

обонятельных биполярных клеток (рисунок 39), среди которых различают **веретенообразные, базальные и поддерживающие**. Местами встречаются клетки мерцательного эпителия, выполняющие здесь очистительную функцию. Обонятельные клетки являются периферическим нервным рецептором, имеют длинную нитевидную форму с утолщением посередине, в котором находится круглое ядро. От обонятельных клеток отходят около 20 **тонких нитей (filae olfactoriae)**, которые через решетчатую пластинку решетчатой кости вступают в **обонятельную луковицу (bulbus olfactorius)**, а затем в **обонятельный нерв (n. olfactorius)**.

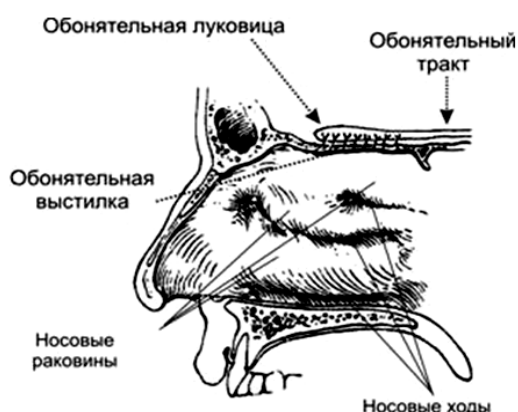


Рисунок 38 — Топография обонятельной выстилки, обонятельной луковицы и обонятельного тракта

Поверхность обонятельного эпителия покрыта специфическим секретом, вырабатываемыми **трубчато-альвеолярными железами** (Боуменовы железы) (**g. olfactoriae**) и способствующим восприятию обонятельного раздражения. Этот секрет, являясь универсальным растворителем, поглощает из вдыхаемого воздуха пахучие вещества (одоривекторы), растворяет их и образует комплексы, которые проникают в обонятельные клетки и формируют электрический сигнал, передаваемый в обонятельную зону мозга. Обонятельный анализатор человека может различать более 200 естественных и искусственных запахов.

Количество обонятельных рецепторов весьма велико и в значительной степени определяется площадью, занимаемой обонятельным эпителием и плотностью рецепторов в нем. Всего в обонятельной области у человека на площади около 10 см² содержится приблизительно 10⁷ рецепторов. Число их у других позвоночных может быть и гораздо больше (например, у немецкой овчарки — 2,2×10⁸). Обонятельные клетки, подобно вкусовым, регулярно замещаются; при этом, по-видимому, не все они функционируют одновременно.

Развитие. В ходе эволюции перикарионы нервных клеток мигрировали в более центрально расположенные и лучше защищенные участки в cerebro-спинальных ганглиях. Орган обоняния представляет исключение из правила, потому что в обонятельных зонах клеточные тела афферент-

ных нейронов лежат на поверхности тела. Расположение тел нейронов на поверхности тела является для них более опасным, так как при поражении слизистой оболочки в результате травмы или заболевания могут разрушиться и тела нейронов. Поэтому обоняние часто нарушается, причем приблизительно 1 % объема функциональной информации, передаваемой через нервные волокна обонятельных нервов, утрачивается каждый год жизни. Практически же в результате разрушения обонятельного эпителия при инфекционных процессах, которым слизистая оболочка носовой полости подвержена, может быть полностью утрачена функция обонятельных рецепторов.

Источник развития — выпячивание стенки промежуточного мозга (обонятельные плакоды). На 4 месяце эмбриогенеза клетки плакод дифференцируются на: **нейросенсорные, поддерживающие, базальные.** Часть клеток идет на построение обонятельной (Боуменовой) железы.

Слизистая оболочка имеет желтоватый цвет из-за наличия пигмента. Она начинается спереди от переднего конца верхней раковины (раковины имеют вид пластинок, покрытых слизистой оболочкой, которые тянутся внутрь латеральной стенки каждой полости носа). Отсюда обонятельная полость простирается на 1 см.

С крыши каждой полости она спускается по обеим сторонам почти по всей верхней раковине, по медиальной — приблизительно на 1 см вниз по носовой перегородке. Обонятельная выстилка периферической части обонятельного анализатора находится на верхней и частично средней раковинах носовой полости.

Обонятельная область имеет эпителиоподобное строение в виде многорядного эпителиального пласта (рисунок 40), общая площадь ее около **10 см²**. От подлежащей соединительной ткани рецепторная часть отграничена толстой базальной мембраной. В собственной пластинке находятся многочисленные кровеносные сосуды и в некоторых местах они напоминают эректильную ткань.

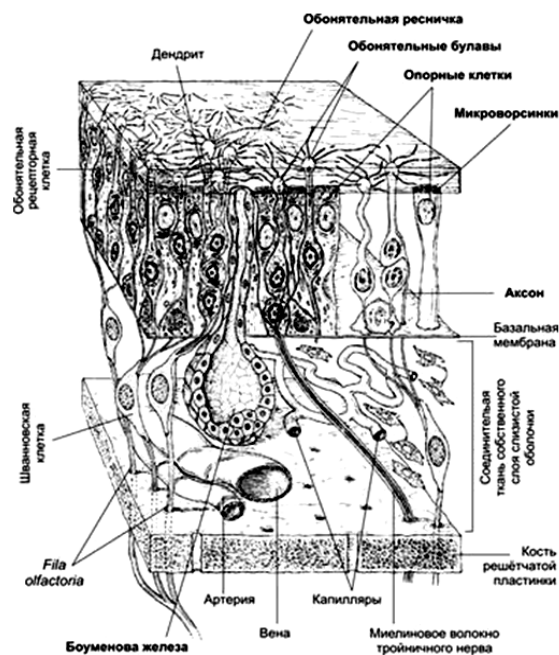


Рисунок 40 — Строение обонятельного эпителия

Боуменовы железы располагаются только в обонятельных областях, поэтому, если их обнаруживают в других участках, то считается, что они ранее были обонятельными областями, но утратили эту функцию в связи с повреждением. Боуменовы железы имеют трубчатое строение. Состоят из секреторных и миоэпителиальных клеток. Железистые клетки содержат в цитоплазме хорошо развитую гладкую эндоплазматическую сеть. Прозрачный, водянистый секрет напоминает слизь. Он омывает реснички и растворяет пахучие вещества, которые взаимодействуют с рецепторно-трансдукторной системой ресничек нейросенсорной клетки.

Поддерживающие клетки располагаются в виде многорядного эпителиального пласта. Секретируют по апокриновому типу жидкий секрет, в котором растворяются пахучие вещества. Имеют призматическую форму, лежат на базальной мембране. Апикальная поверхность покрыта многочисленными микроворсинками. В цитоплазме содержится коричнево-желтый пигмент, сходный с липофусцином, который придает обонятельной области ее желтый цвет, заметный невооруженным глазом. Овальные светлые ядра располагаются в центре клеток, в цитоплазме хорошо развит синтетический аппарат. Некоторые обладают фагоцитарной активностью.

Базальные клетки — кубической или конической формы являются малодифференцированными. Они не достигают поверхности рецепторного слоя. За их счет происходит обновление обонятельных клеток каждые 30 суток.

Обонятельные клетки — нейроны. Располагаются перпендикулярно поверхности слизистой. Имеют веретенообразную форму с 2 отростками. По форме они делятся на палочковидные и колбачковидные. Общее число обонятельных клеток у человека достигает 400 млн при значительном преобладании палочковидных. Дендрит длиной 15–20 мкм заканчивается

утолщением — булавой диаметром 1–2 мкм, которая покрыта 6–12 ресничками (10 мкм), на плазмолемме которых есть рецепторные белки, воспринимающие запахи. Обонятельная булава соединяется с поддерживающими клетками плотными контактами (рисунок 41). Антенны имеют ультраструктуру, характерную для ресничек, т. е. содержат 9 пар периферических и 2 центральные протофибриллы, отходящие от базальных телец. Антенны погружены в жидкую среду и совершают непрерывные автоматические движения маятникообразного типа. Пахучие вещества, переносимые вдыхаемым воздухом, вступают в контакт с мембраной ресничек — наиболее вероятное место взаимодействия между стимулирующей молекулой и рецептором. Растворенные молекулы пахучих веществ запускают химические реакции, вызывающие изменение проницаемости цитолеммы и возникновение импульса.

Тело обонятельной клетки содержит многочисленные митохондрии, цистерны ЭПС с рибосомами, комплекс Гольджи, лизосомы.

Центральный отросток обонятельной клетки — немиелинизированный аксон направляется вниз, в собственную пластинку слизистой и соединяется с другими аксонами, образуя пучки волокон по 10–15 волокон (обонятельные нити — *filea olfactoriae*) обонятельного нерва. Последние проходят через отверстия решетчатой кости и достигают обонятельных луковиц (овальных образований, которые развиваются в виде передних выростов обонятельной области мозга), образуя синапсы в виде клубочка с митральными нейронами.

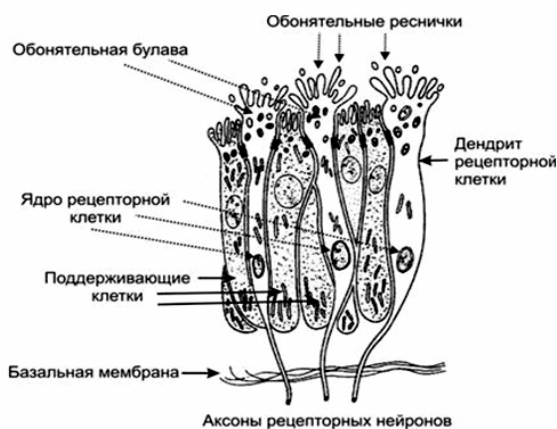


Рисунок 41 — Строение рецепторной клетки

Рецепторные клетки обонятельной выстилки регистрируют 25–35 первичных запахов. Их комбинации образуют много миллионов воспринимаемых запахов. Обонятельные рецепторные клетки в ответ на адекватную стимуляцию деполяризуются.

Продолжительность жизни обонятельных клеток 30–35 дней. Обонятельные рецепторные клетки составляют исключение среди нейронов: они постоянно обновляются за счет клеток-предшественниц.

Промежуточный отдел. Обонятельная луковица

Гистологически обонятельная луковица подразделяется на несколько слоев: 1) **слой обонятельных клубочков**; 2) **наружный зернистый слой**; 3) **молекулярный слой**; 4) **слой митральных клеток**; 5) **внутренний зернистый слой**; 6) **слой центробежных волокон**, в которых располагаются клетки специфической формы, снабженные отростками определенного типа с типичными видами связей между ними. В обонятельной луковице (рисунок 42) аксоны рецепторных клеток образуют синапсы с дендритами митральных и пучковых клеток, формируя характерные комплексы — обонятельные клубочки. В каждый клубочек входит (конвергирует) в среднем 25 тыс. аксонов рецепторных клеток, но не любых, а только тех, что имеют идентичные обонятельные рецепторы.

В каждом обонятельном клубочке с аксонами рецепторных клеток контактируют дендриты примерно 25 митральных и 60 пучковых клеток. В следующем слое обонятельной луковицы дендриты митральных, зернистых и пучковых клеток образуют реципрокные синапсы. Эти синаптические связи осуществляют контроль за исходящей из обонятельной луковицы информацией, вероятно, закодированной в спектрах потенциалов действия.

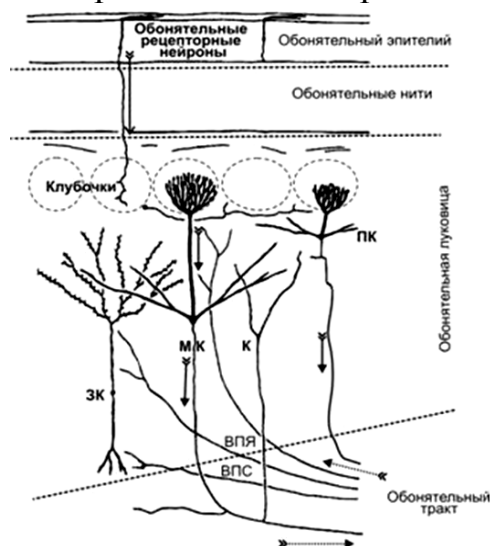


Рисунок 42 — Архитектоника нейронов и связей в обонятельной луковице

Примечание. ПК — пучковая клетка, МК — митральная клетка с возвратными коллатеральными (К), ЗК — зернистая клетка, ВПЯ — нисходящие в обонятельную луковицу нервные волокна из переднего обонятельного ядра, ВПС — комиссуральные нервные волокна передней спайки мозолистого тела (*commissura anterior*). Прерывистые линии — границы между анатомическими структурами.

Основными чертами обработки информации в обонятельной луковице являются:

1) заметная **конвергенция** чувствительных клеток на митральных клетках; 2) выраженные **тормозные механизмы** и 3) **эфферентный контроль** импульсации, входящей в луковицу.

В обонятельную луковицу поступает также импульсация от контралатеральной обонятельной луковицы и нисходящая импульсация из отделов мозга, имеющих отношение к обонянию. Так, к обонятельной луковице идут сигналы из ипси- и контралатеральных передних обонятельных ядер. Стимуляция этих ядер уменьшает электрическую активность обонятельной луковицы.

Проводниковый отдел обонятельного анализатора начинается нейросенсорными клетками (**1-е нейроны**), аксоны которых, проходя в полость черепа через отверстие в решетчатой кости, контактируют с крупными митральными клетками обонятельных луковиц, представляющими **2-й нейрон**. Эти клетки имеют главный дендрит, дистальные веточки которого образуют с аксонами нейросенсорных обонятельных клеток синапсы, называемые гломерулами. Центральные отростки клеток обонятельных луковиц в составе обонятельного тракта направляются к обонятельному треугольнику, переднему продырявленному веществу и прозрачной перегородке, где и заканчиваются (**3-и нейроны**). Аксоны 3-х нейронов заканчиваются в крючке **гиппокампа**, который является корковым концом обонятельного анализатора.

Однако одни авторы считают, что волокна обонятельного тракта отдельными пучками идут прямо в кору большого мозга, минуя зрительные бугры. Другие авторы считают, что отростки 2-го нейрона могут направляться и в передние ядра зрительного бугра.

Слизистая оболочка носа, кроме того, содержит **свободные окончания тройничного нерва**, часть которых также способна реагировать на запахи. Эти ноцирецепторы стимулируют раздражающие вещества, и этот раздражающий компонент — часть характеристики «запаха» ряда веществ (аммиака, хлорной извести и др.). Другими словами, эти болевые нервные окончания ответственны за чихание, слезы, задержку дыхания и другие рефлексы, вызванные раздражением слизистой оболочки носа.

В области глотки обонятельные стимулы способны возбуждать волокна **языкогло-точного (IX) и блуждающего (X) нервов**.

Структура и функция центрального отдела обонятельного анализатора

Центральный отдел **органа обоняния локализуется в гиппокампе и в гиппокамповой извилине коры больших полушарий**, куда направляются аксоны митральных клеток и формируют синаптические связи с нейронами.

В составе обонятельного мозга различают **медиальную и латеральную обонятельные области**. Аксоны **митральных клеток** образуют **латеральный обонятельный тракт**. **Волокна латерального обонятельного тракта** оканчиваются в различных отделах переднего мозга: в **переднем обонятельном ядре, латеральной части обонятельного бугорка, препирформной и периамигдаллярной областях коры**, а также в прилегающей к ней **кортико-медиальной части миндалевидного комплекса**, включая **ядро латерального обонятельного тракта**, в которое, как полагают, при-

ходят также волокна из добавочной обонятельной луковицы. Синапсы с нейронами высших порядков обеспечивают связь с *гиппокампом*, а через амигдаллярный комплекс — с *вегетативными* ядрами *гипоталамуса*. Связи обонятельной луковицы с гиппокампом, энторинальной областью пириформной коры и другими отделами обонятельного мозга у млекопитающих осуществляются через одно или несколько переключений.

Нейроны *медиальной обонятельной области (ядра перегородки)* проецируются в *гипоталамус* и другие области, контролирующие поведение. От первичной обонятельной коры нервные волокна направляются к медиовентральному ядру таламуса, к которому имеется также прямой вход от вкусовой системы. Волокна *медиовентрального ядра таламуса*, в свою очередь, направляются к *фронтальной области новой коры, которая рассматривается как высший интегративный центр обонятельной системы.* Волокна от *препириформной коры* и *обонятельного булбарка* идут в каудальном направлении, входя в состав *медиального пучка переднего мозга*. Окончания волокон этого пучка обнаруживаются в *латеральном преоптическом ядре, в латеральной области гипоталамуса*. Из описания этих связей становится понятной тесная связь обоняния с пищевым и половым поведением млекопитающих. Эксперименты на животных также показали, что реакции нейронов обонятельного тракта могут быть изменены инъекцией тестостерона. Таким образом, возбуждение обонятельных нейронов находится под влиянием половых гормонов.

Нейроны, отвечающие на обонятельные стимулы, обнаружены также в *ретикулярной формации среднего мозга*. Связь с *лимбической системой* объясняет присутствие эмоционального компонента в обонятельном восприятии. Запах может вызывать ощущение удовольствия или отвращения (гедонические компоненты ощущения), при этом меняется состояние организма.

4.2 Восприятие запахов. Последовательность событий

Молекулы пахучего вещества взаимодействуют со специализированными белками, встроенными в рецептор нейросенсорных клеток. При этом происходит адсорбция раздражителей на хеморецепторной мембране. Согласно стереохимической теории, этот контакт возможен в том случае, если форма молекулы пахучего вещества соответствует форме рецепторного белка в мембране («ключ — замок»). Слизь, покрывающая поверхность хеморецептора, является структурированным матриксом. Слизь содержит воду, гликозаминогликаны, связывающие молекулы одорантов белки, ферменты и полностью обновляется в течение 10 мин. Она контролирует доступность рецепторной поверхности для молекул раздражителя и способна изменять условия рецепции. Слой слизи, покрывающий обонятельный эпителий и предохраняющий его от высыхания, постоянно возобновляется благо-

даря секреции и движению киноцилий окружающего эпителия.

Современная теория обонятельной рецепции предполагает, что начальным звеном этого процесса могут быть 2 вида взаимодействия: *1-е — контактный перенос заряда при соударении молекул пахучего вещества с рецептивным участком, и 2-е — образование молекулярных комплексов и комплексов с переносом заряда.* Эти комплексы обязательно образуются с белковыми молекулами рецепторной мембраны, активные участки которых выполняют функции доноров и акцепторов электронов. Существенным моментом этой теории является положение о *многоточечных взаимодействиях молекул пахучих веществ и рецептивных участков*. Вслед за этим взаимодействием изменяется форма белковой молекулы, обонятельный белок активирует, как и в случае фоторецепции, ГТФ-связывающий белок (G-белок), а тот, в свою очередь, — фермент аденилатциклазу, синтезирующую цАМФ (рисунок 43). Активируются натриевые каналы, происходит деполяризация мембраны рецептора и генерируется рецепторный потенциал, который, достигнув критической величины, обеспечивает возникновение ПД в аксонном холмике нейросенсорной клетки.

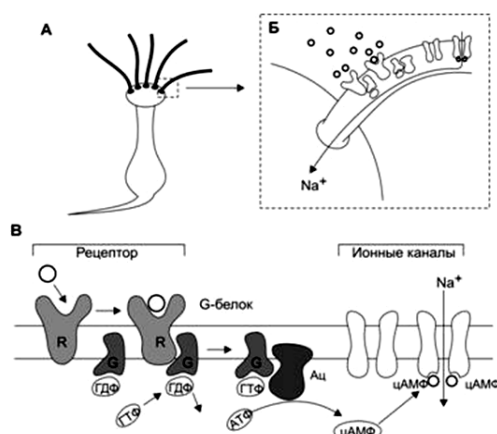


Рисунок 43 — Трансформация сигнала в обонятельном рецепторе:

А — рецепторный обонятельный нейрон; Б — вход Na^+ в клетку;

В — пахучие молекулы соединяются с рецептором (R).

Примечание. Рецептор активирует G-белок, G-белок активирует аденилатциклазу (Ац), образующийся цАМФ открывает Na^+ -каналы.

Система инозитолтрифосфата (ИТФ) также имеет отношение к механизму хемовосприятия в органе обоняния. При действии некоторых пахучих веществ быстро возрастает уровень ИТФ, который взаимодействует с Ca^{2+} -каналом в плазмолемме обонятельных рецепторных нейронов.

Таким образом, *системы вторичных посредников цАМФ и ИТФ взаимодействуют между собой, обеспечивая лучшее различение запахов.* Суммарный электрический потенциал, регистрируемый от поверхности

обонятельного эпителия, называется электроольфактограммой.

Особенности кодирования обонятельной информации. Отдельная нейросенсорная клетка способна реагировать на значительное число различных пахучих веществ. В связи с этим различные обонятельные рецепторы (так же, как и вкусовые) имеют перекрывающиеся профили ответов. Каждое пахучее вещество дает специфическую картину возбуждения в популяции чувствительных клеток, при этом уровень возбуждения зависит от концентрации вещества.

У человека обоняние очень чувствительно, хотя и известно, что у некоторых животных этот аппарат более совершенен. При действии очень малых концентраций веществ **ощущение неспецифично**; в несколько более высоких концентрациях запах не только выявляется, но и **идентифицируется**. Например, запах скатола в низких концентрациях не так неприятен, тогда как при превышении некоего порога проявляется типичный для этого вещества отталкивающий запах. Таким образом, необходимо различать **порог выявления** запаха и **порог его распознавания**.

В волокнах обонятельного нерва при электрофизиологическом исследовании обнаружена непрерывная импульсация, обусловленная подпороговым воздействием пахучих веществ. При пороговой и сверхпороговой концентрациях различных пахучих веществ возникают разные типы (паттерны) электрических импульсов, которые приходят одновременно в различные участки обонятельной луковицы. При этом в обонятельной луковице создается своеобразная мозаика из возбужденных и невозбужденных участков. Предполагают, что это лежит в основе кодирования информации о специфичности запахов.

4.3 Классификация пахучих веществ и запахов

Человек способен различать запах нескольких тысяч различных веществ.

Первая группа пахучих веществ — **ольфактивные вещества**, которые раздражают только обонятельные клетки. К ним относятся **запах гвоздики, лаванды, аниса, бензола, ксилола**.

Вторая группа — такие вещества, **которые одновременно с обонятельными клетками раздражают свободные окончания тройничных нервов в слизистой оболочке носа**. К ним относятся **запах камфоры, эфира, хлороформа**.

На основании некоторых психофизиологических наблюдений восприятия запахов человеком выделяют **7 первичных запахов: мускусный, камфорный, цветочный, эфирный, мятный, острый и гнилостный**.

Единой и общепринятой классификации запахов не существует. Мы не можем охарактеризовать запах, не называя вещества или предмета, которому они свойственны. Так, мы говорим о запахе камфоры, роз, лука, в некоторых случаях обобщаем запахи родственных веществ или предметов, например, цветочный, фруктовый запах и др. Считают, что возникающее многообразие различных запахов является результатом смешения «первичных запахов».

На остроту обоняния влияют многие факторы, например голод, который повышает остроту обоняния; беременность, когда возможно не только обострение обонятельной чувствительности, но и ее извращение.

Особенности адаптации обонятельного анализатора. Адаптация к действию пахучего вещества в обонятельном анализаторе согласно одних авторов происходит сравнительно медленно (в течение 10 секунд или минут, других достаточно быстро (50 % в течение 1 с)). Она зависит от скорости потока воздуха над обонятельным эпителием и концентрации пахучего вещества. Обычно адаптация проявляется по отношению к одному запаху.

4.4 Нарушения обоняния

Различают следующие нарушения обоняния:

1) **аносмия** — отсутствие обонятельной чувствительности. При этом заболевании порог для определенных пахучих веществ повышается; по крайней мере, в некоторых случаях это обусловлено генетически. Вредные температурные и химические воздействия в зависимости от их природы и типа действия могут вызывать обратимую или необратимую острую или хроническую anosmia или гипосмию;

2) **гипосмия** — понижение обоняния. Эти ощущения, не связанные с обонятельным нервом, сохраняются и при нарушениях функции обонятельного эпителия в результате, например, инфекции (гриппа), опухолей (и связанных с этим операций на мозге) или черепно-мозговых травм. При гипофизарном гипогонадизме (синдроме Кальмана) обоняние осуществляется за счет только этих черепно-мозговых нервов, поскольку при этом врожденном заболевании наблюдается аплазия обонятельных луковиц;

3) **гиперосмия** — повышение обоняния;

4) **паросмия** — неправильное, извращенное восприятие запахов;

5) **нарушение дифференцировки**;

6) **обонятельные галлюцинации**, когда возникают обонятельные ощущения при отсутствии пахучих веществ, или **паросмия** — неправильное восприятие запаха. Обонятельные галлюцинации неприятного характера (какосмия) проявляются, главным образом, при шизофрении, беременности.

7) **обонятельная агнозия**, когда человек ощущает запах, но его не узнает. С возрастом в связи с преобладанием инволютивных процессов наблюдается, в основном, снижение обонятельной чувствительности, а также другие виды функциональных расстройств обоняния.

Нарушение обоняния может быть *первичным*, когда оно связано с поражением рецепторных клеток, проводящих путей или центральных отделов обонятельного анализатора, и *вторичным* — при нарушении притока воздуха к обонятельной области. Наиболее частая причина нарушения обоняния — механическое препятствие притоку воздуха к обонятельной зоне вследствие обтурации обонятельной щели при отеке слизистой оболочки, при полипах в носовых ходах и т. д. Поражение самих клеток обонятельного нейроэпителия

может произойти при различных вирусных инфекциях, вышележащие отделы анализатора поражаются при травмах, опухолевых процессах и др.

4.5 Обоняние, половое поведение и память

У основания носовой перегородки формируется **вомероназальный (Якобсонов)** орган — участок слизистой оболочки носовых ходов, аналогичный обонятельной выстилке). Представляет собой дополнительный орган обоняния в виде 2-х трубок. Вомероназальный орган развит в эмбриогенезе, но встречается и у взрослых. Сильно развит у животных. Он обеспечивает влечение ребенка к матери. Влияет на половое поведение и на эмоциональное состояние. Нейросенсорные клетки реагируют на феромоны.

Между запахом и половой функцией у многих видов животных существует тесная взаимосвязь (скорее всего, реализуемая через сошниковую — вомероназальный — орган Якобсона), а использование духов дает достаточные основания считать, что подобная взаимосвязь существует и у людей (однако, орган Якобсона у человека отсутствует). Обоняние у женщин развито сильнее, и оно обостряется еще больше в период овуляции. Запах и (в меньшей степени) вкус обладают уникальной способностью оживлять воспоминания, заложенные в долговременной памяти. Этот факт отмечен писателями и экспериментально доказан психологами.

СОДЕРЖАНИЕ

ЧАСТЬ I. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ 3

Глава 1. Понятие об органах чувств, анализаторах, сенсорных системах.....	3
--	---

Глава 2. Общие принципы структурно-функциональной организации анализаторов	5
---	---

2.1 Учение И. П. Павлова об анализаторах	5
2.2 Принципы строения сенсорных систем	6
2.3 Свойства анализаторов	8
2.3.1 Высокая возбудимость	8
2.3.2 Инерционность	9
2.3.3 Индукционное взаимодействие	10
2.3.4 Адаптация	10

Глава 3. Функции анализаторов	11
--	----

3.1 Обнаружение сигналов. Рецепция.....	11
3.1.1 Мебранные сигнальные системы	13
3.1.2 Многообразие и классификация рецепторов	16
3.1.3 Механизм возбуждения рецепторов	22
3.2 Различение сигналов	24
3.3 Передача и преобразование сигналов	25

3.4 Кодирование	25
3.4.1 Принципы кодирования	26
3.5 Детектирование тех или иных признаков сигналов	27
3.6 Оpozнание образцов.....	27
ЧАСТЬ II. ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ.	
СЛУХ И РАВНОВЕСИЕ	28
Глава 1. Слуховая сенсорная система.....	29
1.1 Анатомические и морфологические особенности строения и свойств звукопроводящего и звуковоспринимающего аппаратов, обеспечивающих функцию слуха.....	29
1.2 Механизм слуховой рецепции	36
1.3 Электрические явления в улитке	37
1.4 Механизмы восприятия звука. Кодирование	38
1.5 Слуховые пути и центры	39
1.6 Слуховые ощущения.....	41
1.7 Субъективные и объективные методы оценки состояния слуха.....	42
Глава 2. Вестибулярная система.....	50
2.1. Структурно-функциональная организация	50
2.1.1 Периферический (рецепторный) отдел	51
2.1.2 Проводниковый и центральные отделы	54
2.2 Влияние на соматические функции.....	57
2.3 Нарушения со стороны вестибулярной системы.....	58
2.4 Методы исследования вестибулярного анализатора.....	59
Глава 3. Вкусовой анализатор	66
3.1 Структурно-функциональная организация вкусового анализатора	66
3.2 Механизм вкусового восприятия.....	69
Глава 4. Обонятельный анализатор.....	72
4.1 Структурно-функциональная организация обонятельного анализатора	72
4.2 Восприятие запахов. Последовательность событий.....	79
4.3 Классификация пахучих веществ и запахов.....	81
4.4 Нарушения обоняния	81
4.5 Обоняние, половое поведение и память	82

ISBN 978-985-506-358-3



Учебное издание

**Штаненко Наталья Ивановна
Кравцова Ирина Леонидовна
Шляга Ирина Дмитриевна**

**МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ**

**Учебно-методическое пособие
для студентов медицинских вузов лечебного,
медико-диагностического факультета и факультета по подготовке
специалистов для зарубежных стран, клинических ординаторов,
аспирантов, врачей-стажеров**

**Редактор *О. В. Кухарева*
Компьютерная верстка *С. Н. Козлович***

Подписано в печать 15.05.2011.
Формат 60×84¹/₁₆. Бумага офсетная 80 г/м². Гарнитура «Таймс».
Усл. печ. л. 4,88. Уч.-изд. л. 5,3. Тираж 1000 экз. Заказ № 112.

Издатель и полиграфическое исполнение
Учреждение образования
«Гомельский государственный медицинский университет»
ЛИ № 02330/0549419 от 08.04.2009.
Ул. Ланге, 5, 246000, Гомель.