

Слуховой и вкусовой анализаторы

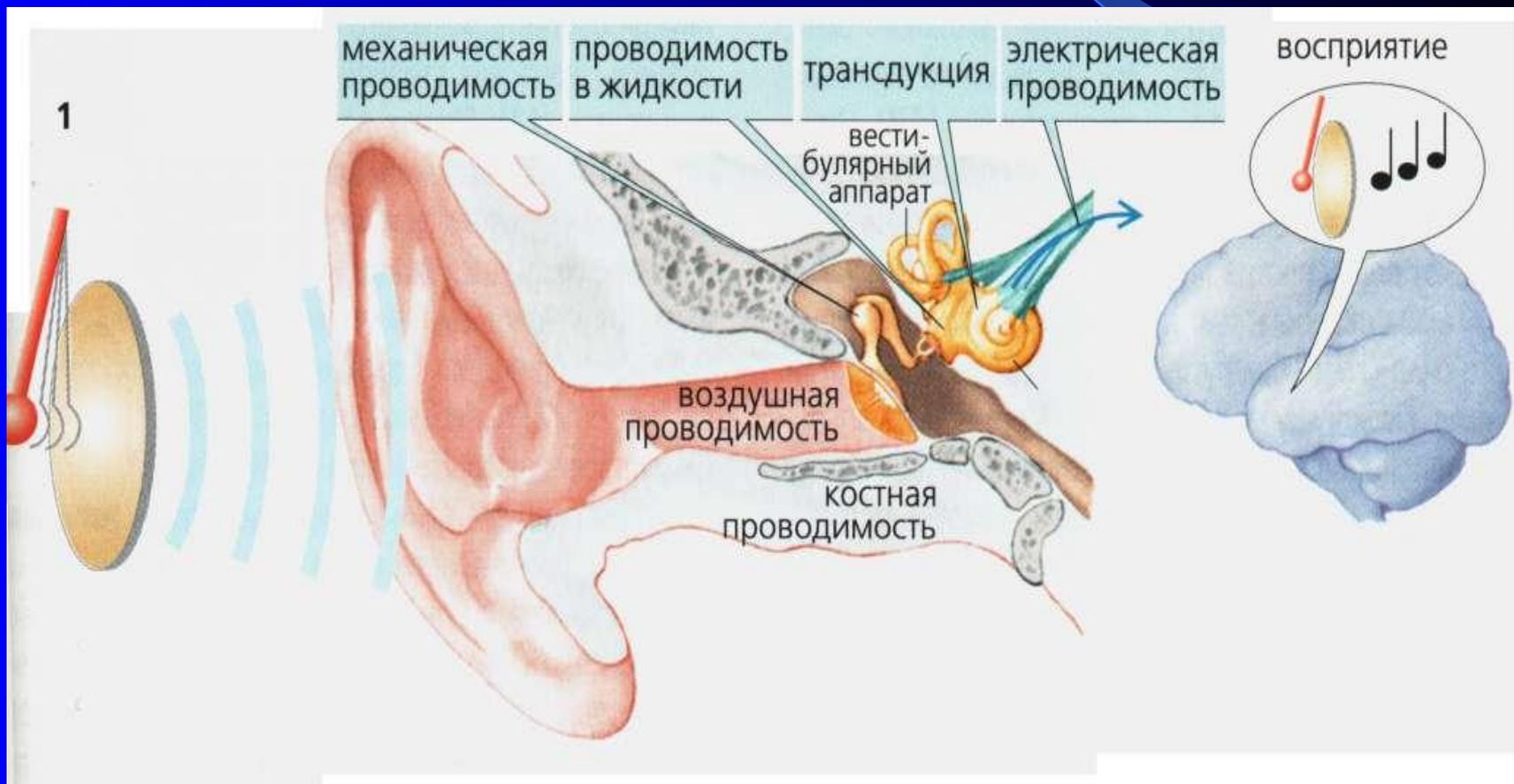
Периферические отделы анализаторов
Центральные отделы анализаторов

Звук

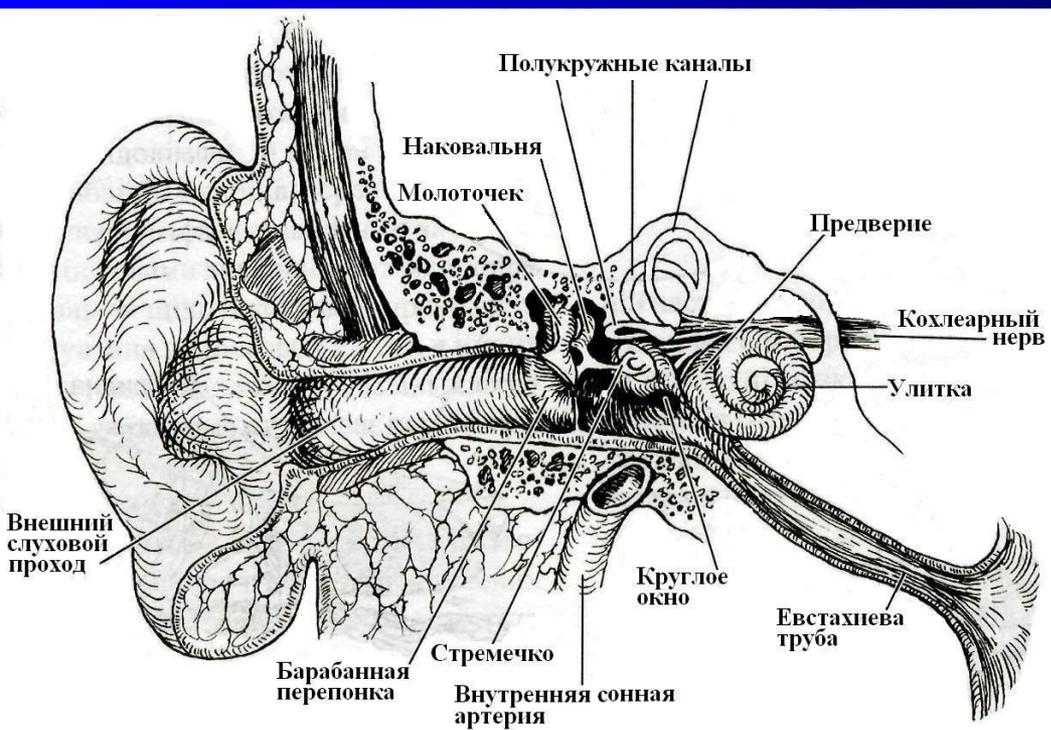
- Звук можно представить как колебательные движения упругих тел, распространяющиеся в различных средах в виде волн. Для восприятия звуковой сигнализации имеется рецепторный орган, который формировался рядом с вестибулярным аппаратом и поэтому в их строении есть много схожих структур.
- Костный и перепончатый каналы слухового анализатора образуют 2,5 витка (рис. далее). Слуховая сенсорная система для человека является второй после зрения по значимости и объему информации, получаемой от внешней среды.

Схема отделов уха

- Ухо человека способно воспринимать звук при колебании воздуха в диапазоне от 16 до 20.000 Гц.

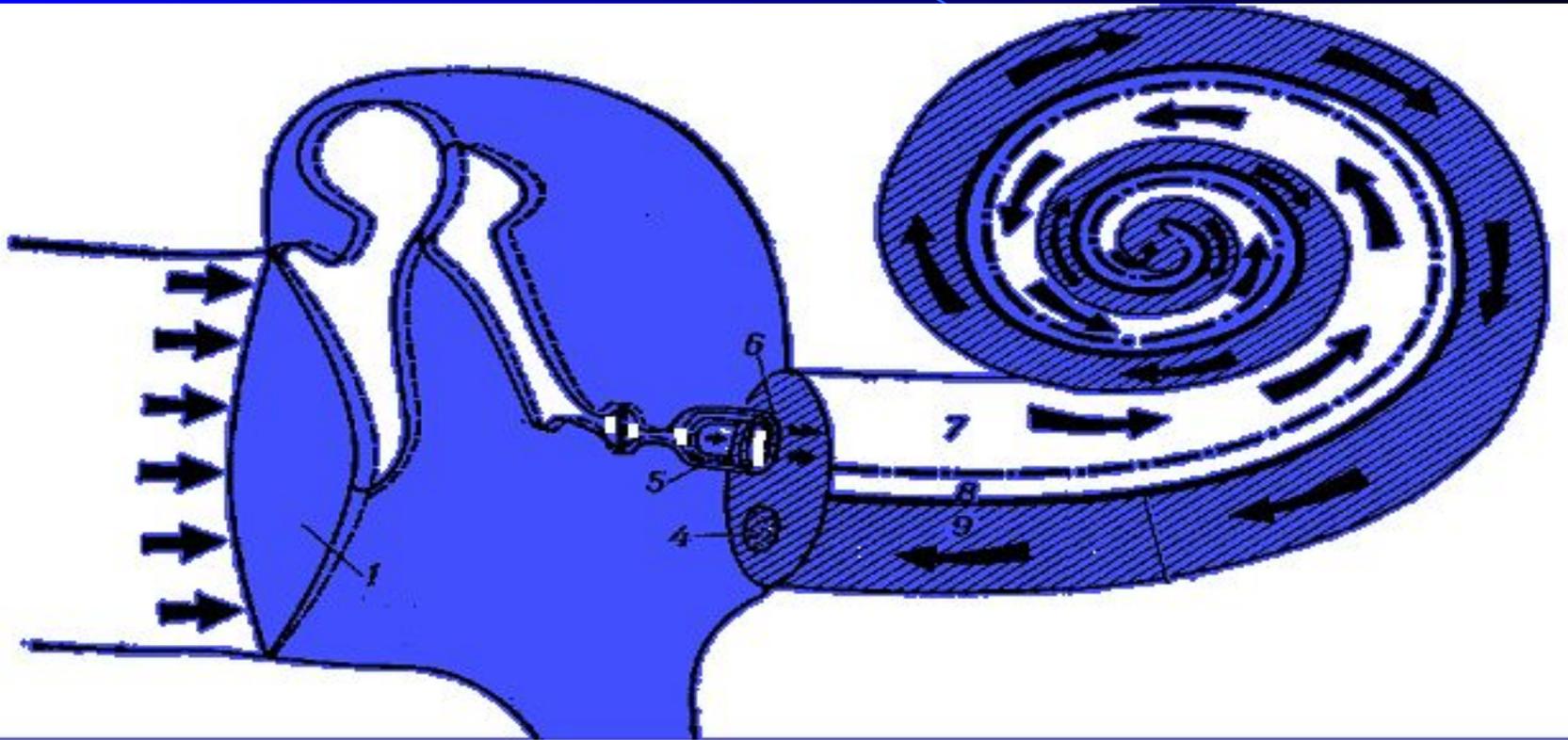


Наружное ухо



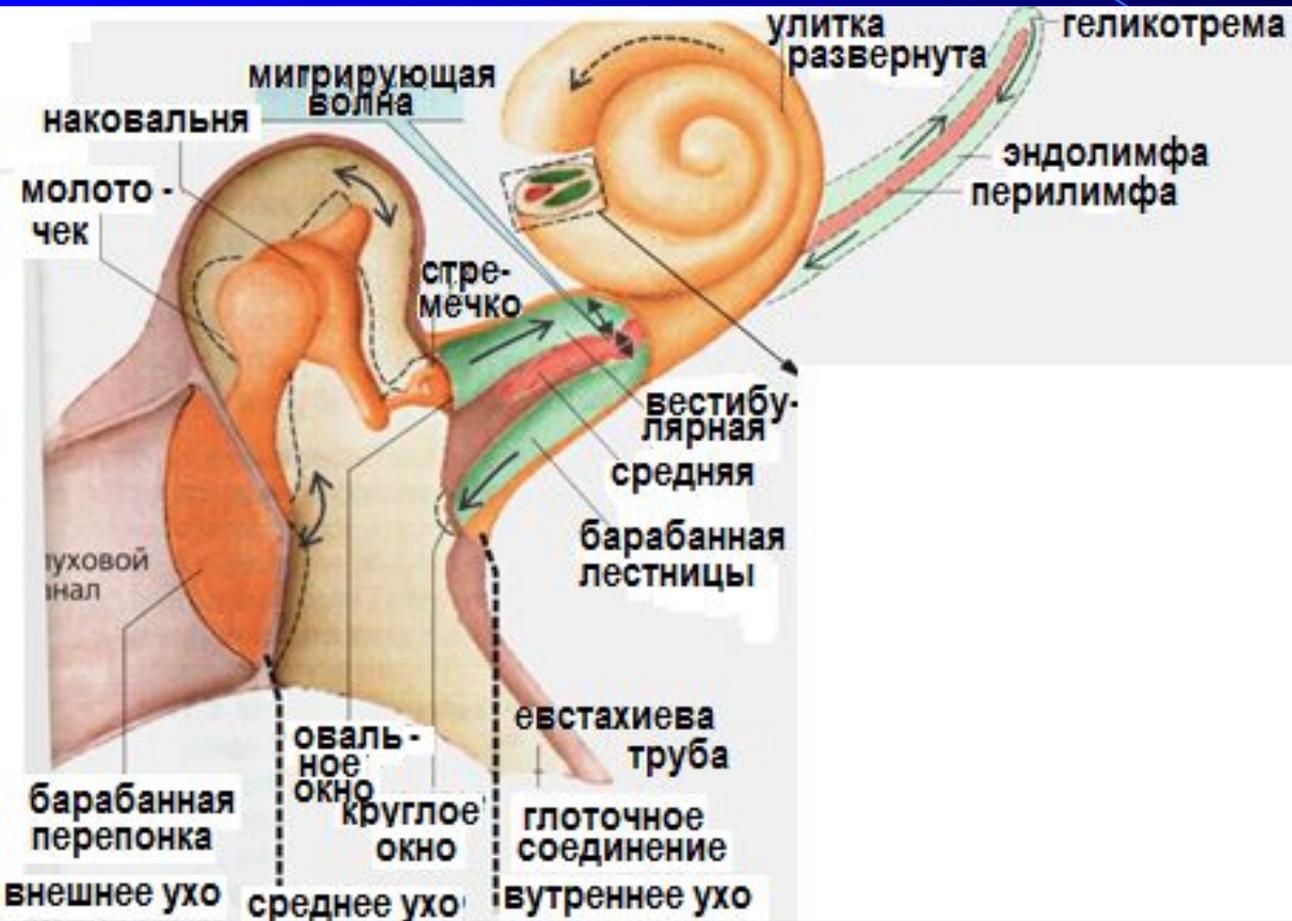
- Наружное ухо служит для улавливания звуковых колебаний,
- его направленности, поддержания постоянства влажности и температуры у барабанной перепонки.
- Ушные раковины, являясь рупорами, способствуют концентрированию звуков, а также ограничивают поток звуковых сигналов с тыльной стороны головы.

Схема распространения звуковой волны



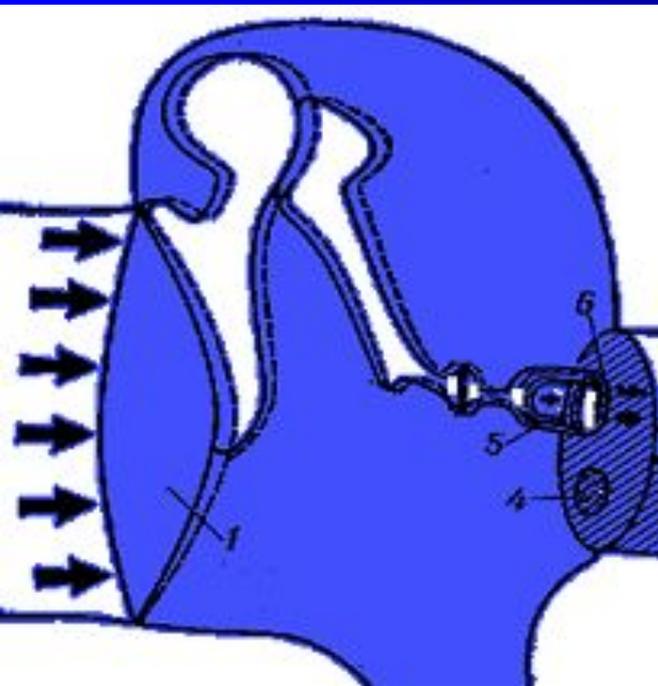
- Звук, распространяющийся в различных средах в виде волн, которые вначале воспринимаются барабанной перепонкой. Затем с помощью системы косточек колебательные волны передаются на перепонку овального окна.

Среднее ухо



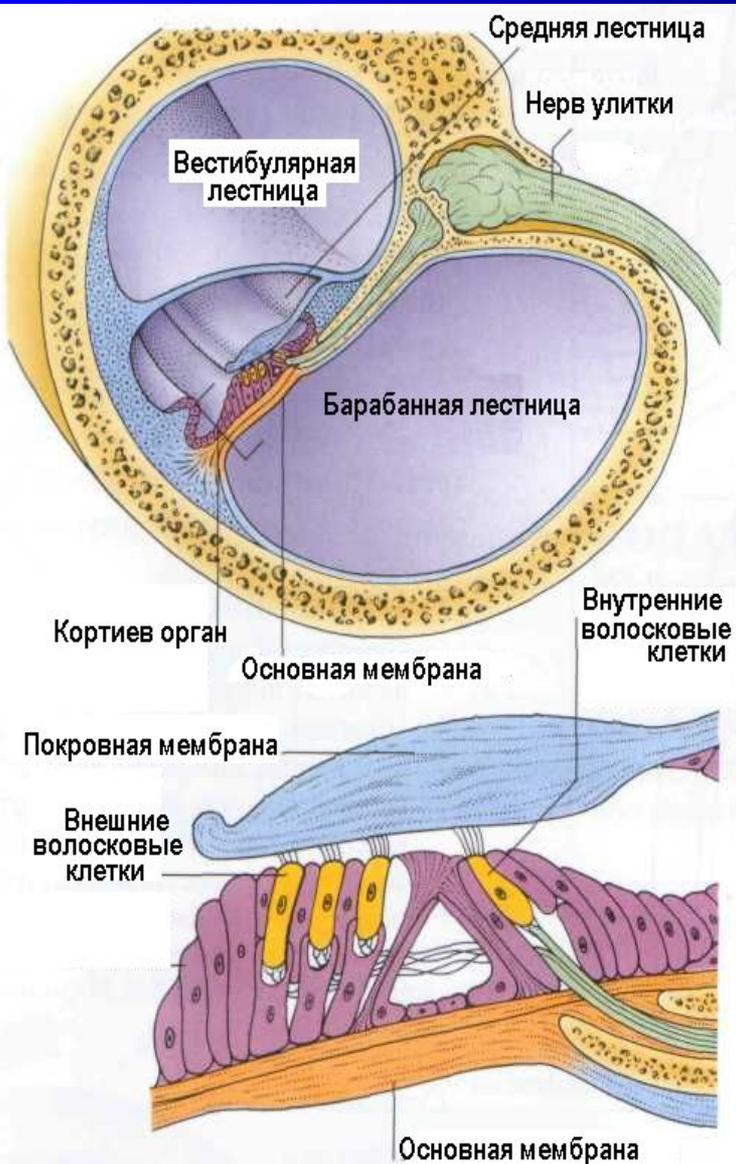
- Евстахиева труба, соединяя полость среднего уха с носоглоткой, служит для уравнивания давления (равного атмосферному) с обеих сторон от барабанной перепонки.

Среднее ухо



- Косточки не только передают колебания на мембрану овального отверстия, но и усиливают колебания звуковой волны. Происходит это в силу того, что в начале колебания передаются более длинному рычагу, образованному рукояткой молоточка и отростком наковальни. Во-вторых, этому же способствует различие поверхностей барабанной перепонки ($7 \cdot 10^{-5}$) и стремечка (около $3,2 \cdot 10^{-6} \text{ м}^2$).
- В результате звук воспринимается даже при перемещении мембраны на расстояние меньше диаметра атома водорода (при давлении на барабанную перепонку с силой $0,0001 \text{ мг/см}^2$).

Кортиев орган

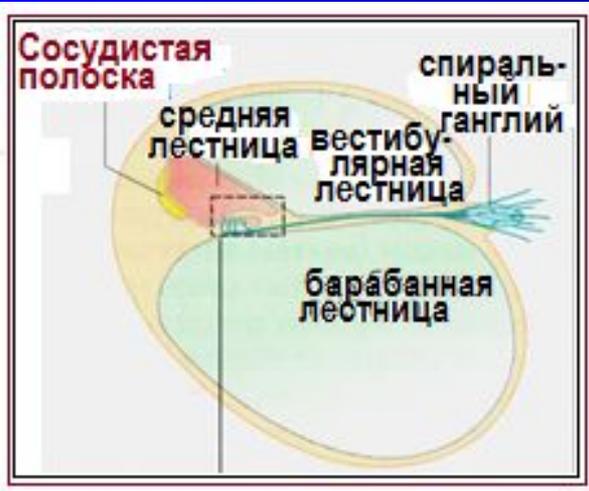


- На основной мембране кортиева органа располагаются рецепторные клетки двух типов: *внутренние* в один ряд, а *наружные* - в 3-4 ряда.
- Внутренние клетки на наружной мембране имеют 30-40 относительно коротких (4-5 мкм) волосков, а у наружных клеток имеется 65-120 более тонких и длинных волосков.

Эндо- и перилимфа внутреннего уха

- Пространство средней лестницы заполнено *эндолимфой*. Над вестибулярной и под основной мембранами пространство соответствующих каналов заполнено *перилимфой*. Она сообщается не только с перилимфой вестибулярного тракта, но и с субарахноидальным пространством мозга. Состав ее весьма близок ликвору.
- Эндолимфа отличается от перилимфы, в первую очередь тем, что в ней в 100 раз больше K^+ и в 10 раз меньше Na^+ . То есть, по концентрации указанных ионов эти жидкости отличаются как внутриклеточная от межклеточной.

Секреция эндо- и перилимфы



Эти и другие отличия эндолимфы являются результатом *активной функции эпителия сосудистой полоски*, находящейся на боковой стенке средней лестницы.

Большую роль в поддержании ионного состава эндолимфы играет функция ионных насосов сосудистой полоски.

Их функциональная активность сходна с эпителием почечных канальцев, так что применение некоторых мочегонных препаратов может приводить к нарушению ионного состава эндолимфы и глухоте.

Такой состав эндолимфы способствует повышению чувствительности рецепторного аппарата и поэтому снижение активности этих клеток приводит к ухудшению слуха.

«Струны» основной мембраны

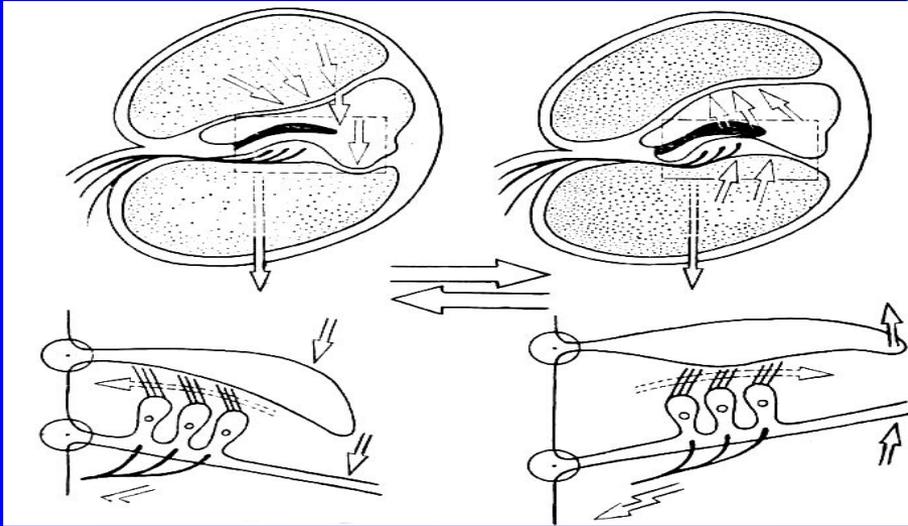
- Рецепторные волосковые клетки образуют кортиева орган, находящийся в улитке внутреннего уха на *основной мембране*, длина которой около 3,5 см. Она состоит из 20000 - 30000 волокон. Эти волокна напоминают струны музыкальных инструментов.
- Длина волокон, начиная от овального отверстия, постепенно увеличивается (примерно в 12 раз), в то время как их толщина уменьшается (примерно в 100 раз).



Волосковые клетки

- Внутренние клетки (около 3.500) образуют около 90% синапсов с афферентами слухового (кохлеарного) нерва; в то время как от 12.000 – 20.000 наружных клеток отходит лишь 10 % нейронов.
- Кроме того, клетки первого и особенно *среднего витков улитки* снабжены нервными окончаниями волосковые более богато, чем вершечного витка. Именно здесь наибольшая чувствительность кортиева органа, который реагирует на колебания в пределах от 1000 до 4000 Гц, а это диапазон человеческого голоса. (Поэтому повреждение данных отделов приводит к речевой глухоте).
- В пределах области слухового восприятия человек может ощущать около 300.000 различных по силе и высоте звуков.

Механизм передачи колебаний эндолимфы на покровную мембрану и рецепторные клетки кортиева органа.



- Возникающая волна приводит в движение основную и покровную мембраны кортиева органа. Это обеспечивает касание покровной мембраны волосков рецепторных клеток, что и приводит к зарождению в них *рецепторного потенциала (РП)*. Между рецепторными клетками и афферентами кохлеарного нерва имеются синапсы и передача сигнала здесь опосредуется медиатором. В результате появляется ПД.

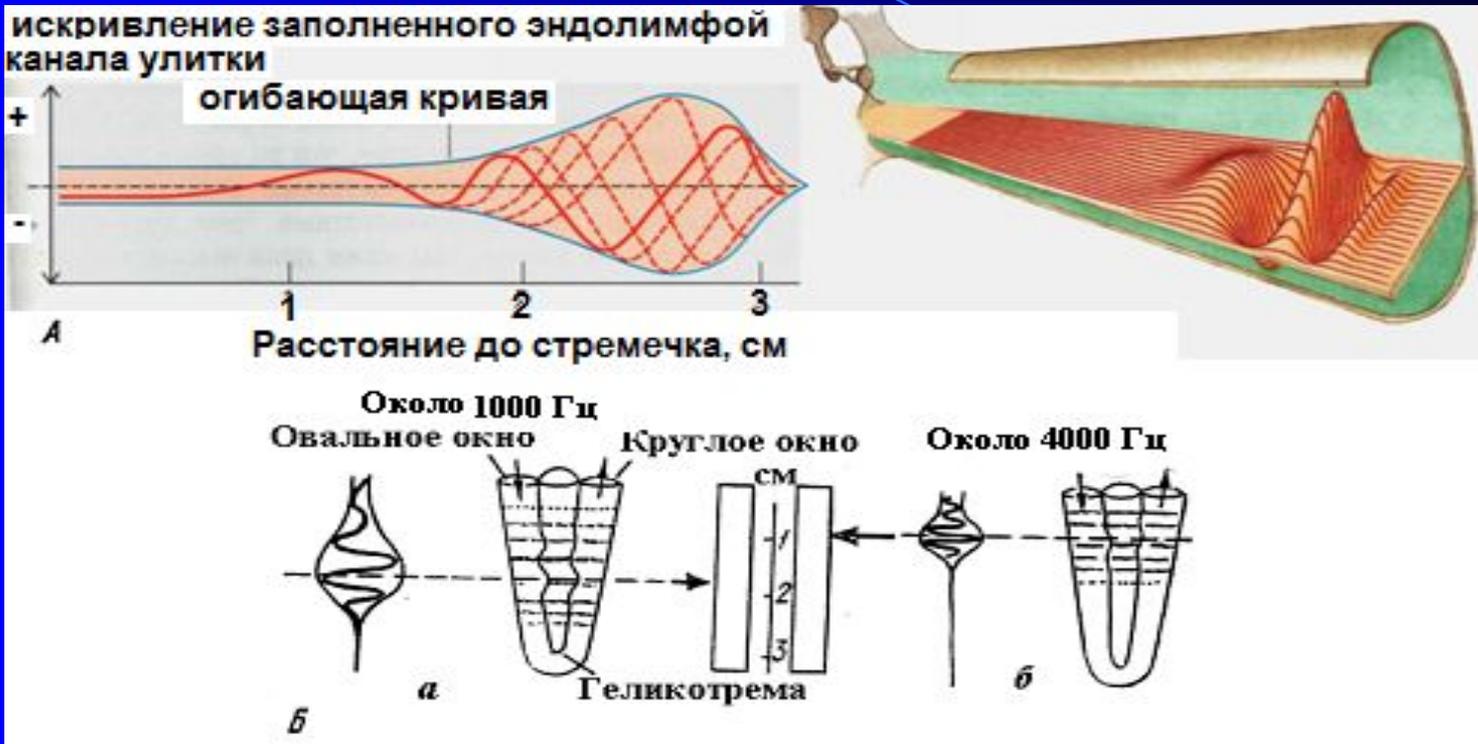


Êîëååàîèÿ âîëîñêîâ-àíãë-YouTube.wmv

Амплитудный максимум

- Основной механизм различения *высоты тонов* обусловлен тем, что бегущая волна колебаний молекул воздуха, передаваясь на эндолимфу и основную мембрану, между местом возникновения и затухания имеет участок, где амплитуда колебаний максимальна (рис. далее). Местонахождение этого *амплитудного максимума* зависит от частоты колебания: при более высоких частотах он ближе к овальной мембране, а при низких частотах - к вершине (геликотреме).

Частотный (амплитудный) максимум



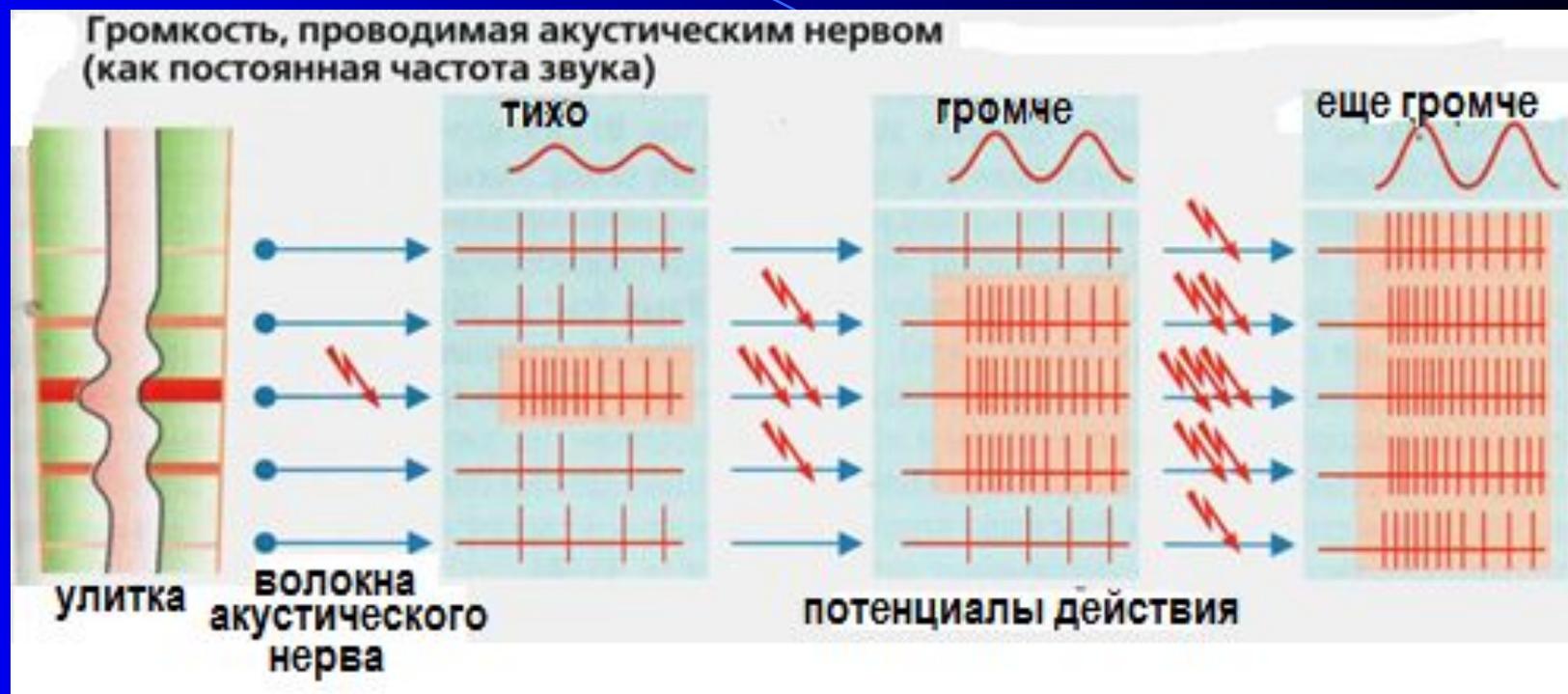
Схемы механизмов передачи звуковой волны по структурам кортиева органа:

А - распространение звуковой волны по улитке,

Б - частотный максимум в зависимости от длины волны:

а - 1000 гЦ (23 мм), *б* - 4000 гЦ (10 мм).

Различение громкости (а)



- Диапазон амплитуды колебаний эндолимфы сопряжен с *амплитудой колебания мембран*. В результате с ростом амплитуды увеличивается число возбужденных рецепторных клеток и к находящимся на амплитудном максимуме клеткам присоединяются соседние клетки.

Различение громкости (б)

- В пределах наиболее высокой чувствительности различения силы звука (1000 - 4000 Гц) человек слышит звук, имеющий ничтожно малую энергию (до $1 \cdot 10^{-9}$ эрг/с·см²). В то же время чувствительность уха к звуковым колебаниям в другом диапазоне волн значительно ниже и на границах слышимости (ближе к 20 или 20000 Гц) пороговая энергия звука должна быть не ниже 1 эрг/с·см².
- Слишком громкий звук может вызвать *ощущение боли*. Уровень громкости, при котором человек начинает ощущать боль, равняется 130-140 дБ над порогом слышимости.

Сильный звук и реакция мышц среднего уха

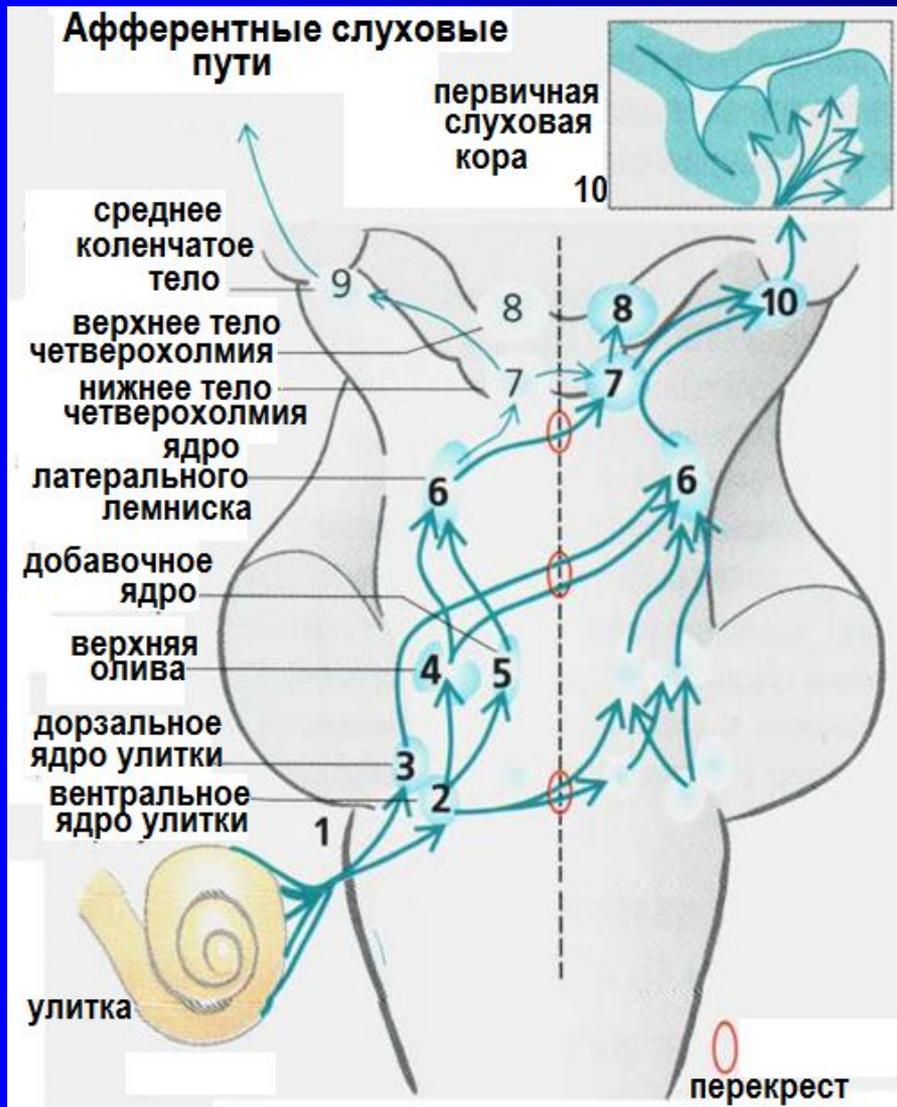
Сильный звук может вызвать нежелательные последствия как для слухового аппарата (вплоть до повреждения барабанной перепонки и волосков рецепторных клеток, нарушения микроциркуляции в улитке), так и в целом для ЦНС. Поэтому для предотвращения указанных последствий рефлекторно уменьшается натяжение барабанной перепонки (мышцы!). В результате, с одной стороны, снижается возможность травматического разрыва барабанной перепонки, а с другой - снижается интенсивность колебания косточек и расположенных за ними структур внутреннего уха. *Рефлекторная реакция мышц* наблюдается уже через 10 мс после начала действия сильного звука и проявляется при звуке выше 30 - 40 децибел. Этот рефлекс замыкается на уровне *стволовых отделов мозга*.

Предвокализационный рефлекс

- Имеется еще один механизм, знание которого может помочь человеку предохранить ухо от повреждения при действии таких звуков - это *предвокализационный рефлекс*. Дело в том, что когда человек говорит, то рефлекторно начинается сокращение стременной мышцы, напрягающей костное сочленение. Поэтому разговор (крик) во время действия громкого звука весьма полезен, так как он обеспечивает указанное выше предохранение.

Физиологическое же назначение предвокализационного рефлекса заключается в обеспечении возможности слышать голос другого человека во время звучания своего. Если бы этого рефлекса не было, то человек "глох" бы от своего голоса, особенно когда он звучит

Центральные отделы слуховой сенсорной системы



От медиального кохлеарного ядра афференты идут в оба полушария.

От латерального кохлеарного ядра афференты поступают в противоположное полушарие.

Значит большинство путей от уха поступает в противоположное полушарие.

Анализ звуковых колебаний в ЦНС

- Информация, содержащаяся в звуковом стимуле, пройдя все указанные ядра переключения, многократно (по крайней мере, не менее 5-6 раз) "переписывается" в виде нейронного возбуждения. При этом, на каждом этапе происходит ее соответствующий анализ, причем, нередко с подключением сенсорных сигналов других - "неслуховых" отделов ЦНС. В результате могут возникать рефлекторные ответы, характерные для соответствующего отдела ЦНС.

- Нейроны вентрального ядра еще воспринимают *чистые тона*, то есть возбуждение в них возникает при действии строго определенных тонов.
- В дорсальном же ядре лишь небольшая часть нейронов возбуждается чистыми тонами. Другие - реагируют на более *сложный стимул*, например, на переменные частоты, на прекращение звука и т.п.
- На более высоких уровнях постепенно увеличивается количество отдельных нейронов, специфически реагирующих на *сложные звуковые модуляции*. Так, одни нейроны возбуждаются лишь при меняющейся амплитуде звука, другие - меняющейся частоте, третьи - при варьировании длительности расстояния от источника, его перемещении.
- Таким образом, каждый раз при действии, реально существующих в природе сложных звуков, в нервных центрах возникает своеобразная мозаика одновременно возбуждающихся нейронов. Происходит запоминание этой *мозаичной нейронной карты*, связанной с поступлением соответствующего звука.

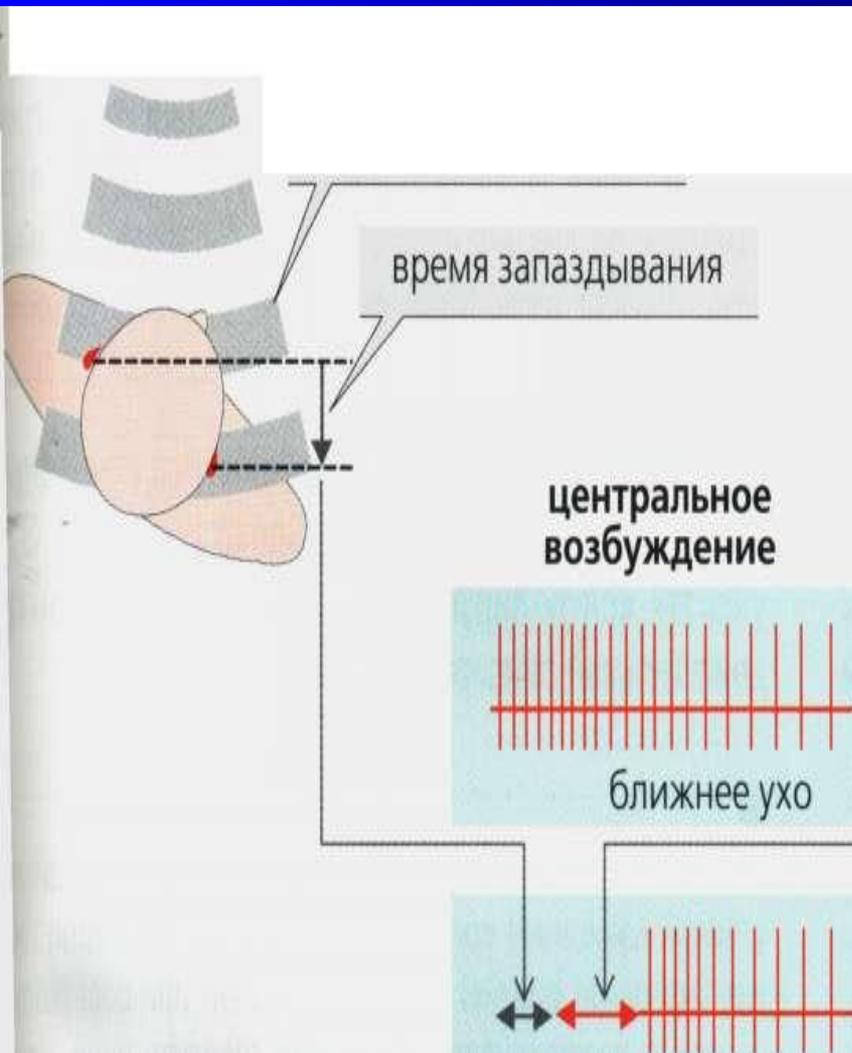
Центры коры

- При одновременном возбуждении множества нейронов подкорковых центров и височных отделов коры постепенно формируются процессы, обеспечивающие узнавание звука.
- При соответствующей предварительной тренировке (обучении) в корковых отделах происходит осознанная оценка различных свойств звука. Здесь нейроны возбуждаются, как правило, целыми звуковыми группами. Повреждение этих отделов ЦНС затрудняет восприятие речи, пространственную локализацию источника звука.

Центры коры и их связи

- Кроме того, от височной слуховой области коры отходят и *нисходящие* пути практически ко всем подкорковым слуховым ядрам. Такие же пути идут и от каждого вышележащего подкоркового отдела к нижележащему.
- Широкие двусторонние связи слуховых областей ЦНС, с одной стороны, служат для улучшения обработки слуховой информации, а с другой - для взаимодействия с другими сенсорными системами и образования различных рефлексов. К примеру, при возникновении резкого звука происходит бессознательный поворот головы и глаз в сторону источника его и перераспределение мышечного тонуса (стартовая позиция).

Слуховая ориентация в пространстве



- Слуховая ориентация в пространстве достаточно точно возможна лишь при **бинауральном слухе**. При этом большое значение имеет то обстоятельство, что, как правило, уши находятся на различном расстоянии от источника. Учитывая, что в воздушной среде звук распространяется со скоростью 330 м/с, то 1 см он проходит за 30 мс и малейшее отклонение источника звука от средней линии (даже менее 3°) обоими ушами уже воспринимается отставлено во времени.

Вкусовой анализатор

- Расположенные на языке вкусовые рецепторы несут информацию о характере и концентрации веществ, поступающих в ротовую полость.
- **Вкус**, так же как и обоняние, основан на *хемотрецепции*. Но эти рецепторы, как правило, являются мультиמודальными, то есть в них вкусовые ощущения вызываются в совокупности с ощущением температуры, давления и запаха. Последнее обусловлено сообщением полостей рта и носа.

Расположение вкусовых рецепторов на языке



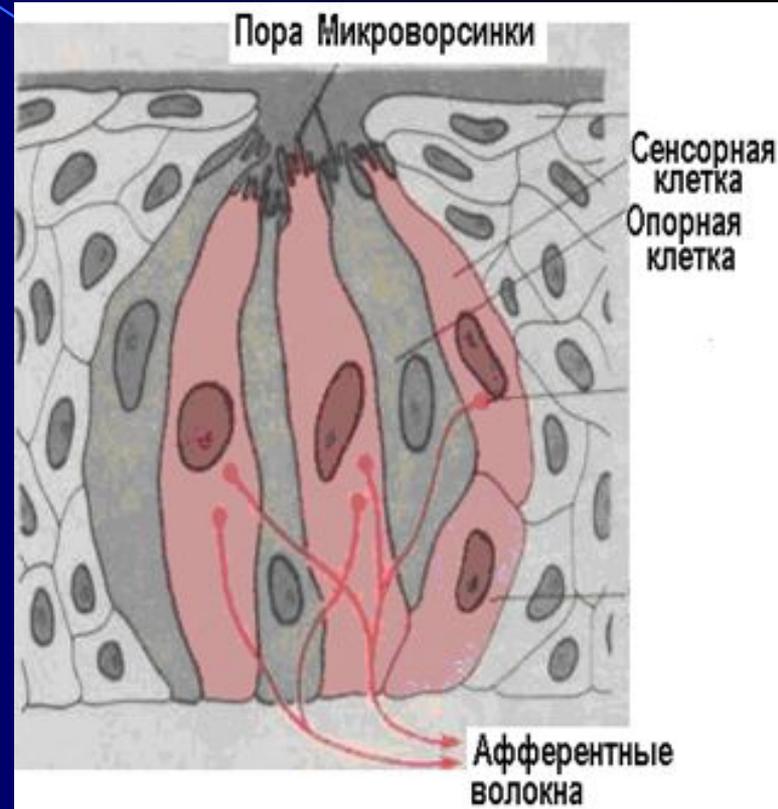
- Распределение рецепторов по месту не случайно. Соленое и сладкое свойство пищи соответствуют наиболее предпочитаемым свойствам вкусной пищи.
- Горькое (чаще всего различные алкалоиды) – как правило, свидетельствует о нежелательности проглатывания, так как ядовитые вещества чаще всего горькие.

Физиологическое назначение вкусовой рецепции

- Возбуждение вкусовых рецепторов запускает сложную цепь реакций разных отделов мозга, приводящих к стимуляции секреторных и моторных процессов системы пищеварения или удаления вредных для организма веществ, попавших с пищей, то есть, рефлексов как соматической, так и вегетативной нервной системы.

Рецепторные клетки

- Каждая из рецепторных вкусовых клеток длиной $1-2 \cdot 10^{-5}$ м, шириной $3-4 \cdot 10^{-6}$ м имеет на конце, обращенном в просвет поры, 30-40 тончайших микроворсинок - $2 \cdot 10^{-7}$ м длиной $1-2 \cdot 10^{-6}$ м.
- В области микроворсинок расположены активные центры - стереоспецифические участки рецептора, избирательно адсорбирующие разные вещества. Находящиеся между сосочками железы секретируют жидкость, промывающую вкусовые почки.
- Вкусовые клетки весьма активно регенерируют: продолжительность жизни их около 10 дней



Рецепторный потенциал и потенциал действия

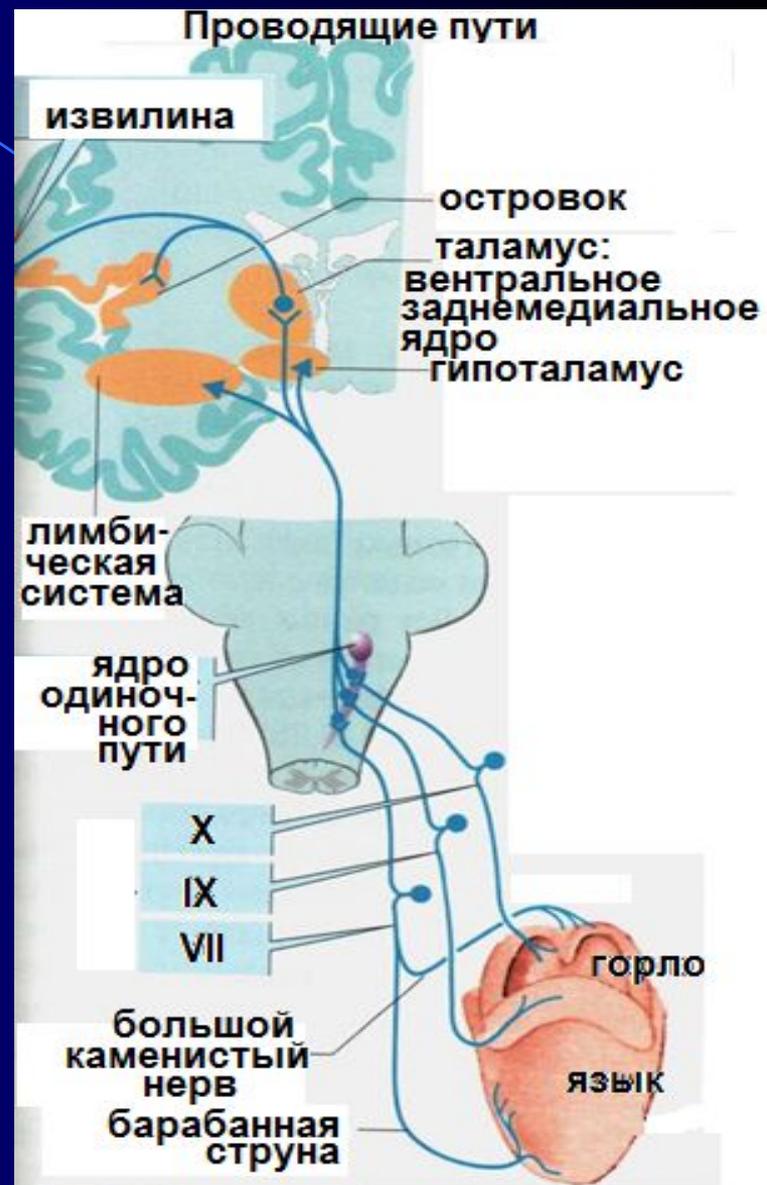
- Вкусовые рецепторы являются типичными *вторично-чувствующими рецепторами*. Под влиянием химического раздражителя в рецепторной клетке образуется *рецепторный потенциал*, который через синапс с помощью медиатора передает возбуждение афферентным волокнам черепно-мозговых нервов (лицевого и языкоглоточного), где и возникает *ПД*. Возбуждение возникает при деполяризации рецептора, а при гиперполяризации возникает торможение.

Возникновение рецепторного потенциала

- При действии NaCl происходит прямое поступление Na^+ через каналы, что и приводит к деполяризации мембраны и возникновению РП. Хотя Cl^- также вносит свою долю.
- Глюкоза взаимодействует с рецептором мембраны, что через вторые посредники способствует возникновению РП.
- Кислое опосредуется ионами H^+ .
- Другие соединения также действуют через рецепторы и вторые посредники.

Центральные отделы

Вкусовые афферентные сигналы поступают в *ядро одиночного пучка* ствола мозга. От ядра одиночного пучка аксоны вторых нейронов в составе *медиальной петли* восходят до *дугобразного ядра таламуса*, где расположены *третьи нейроны*, дающие аксоны к *корковым центрам вкуса* (**теменная область**, прилежащая к *постцентральной извилине*, где *зона языка*).



Особенности вкусовой рецепции



Информация о всех 4-х типах вкусовой рецепции кодируется различной частой импульсации в больших группах нейронов.

Имеется зависимость восприятия от количества субстрата: так малая концентрация соли создает эффект сладкого, соленость при увеличении концентрации, а высокая концентрация может дать эффект горького.

Пороговая характеристика вкуса

- У разных людей *абсолютные пороги вкусовой чувствительности* к различным веществам могут существенно отличаться вплоть до "*вкусовой слепоты*" к отдельным агентам (например, к креатину). Кроме того, абсолютные пороги вкусовой чувствительности во многом зависят от состояния организма (они изменяются при голодании, беременности, эмоциях).
- При измерении абсолютной вкусовой чувствительности возможны две ее оценки: *возникновение неопределенного вкусового ощущения (отличающегося от вкуса дистиллированной воды)* или *возникновение определенного вкусового ощущения*. Порог возникновения *определенного* ощущения выше.