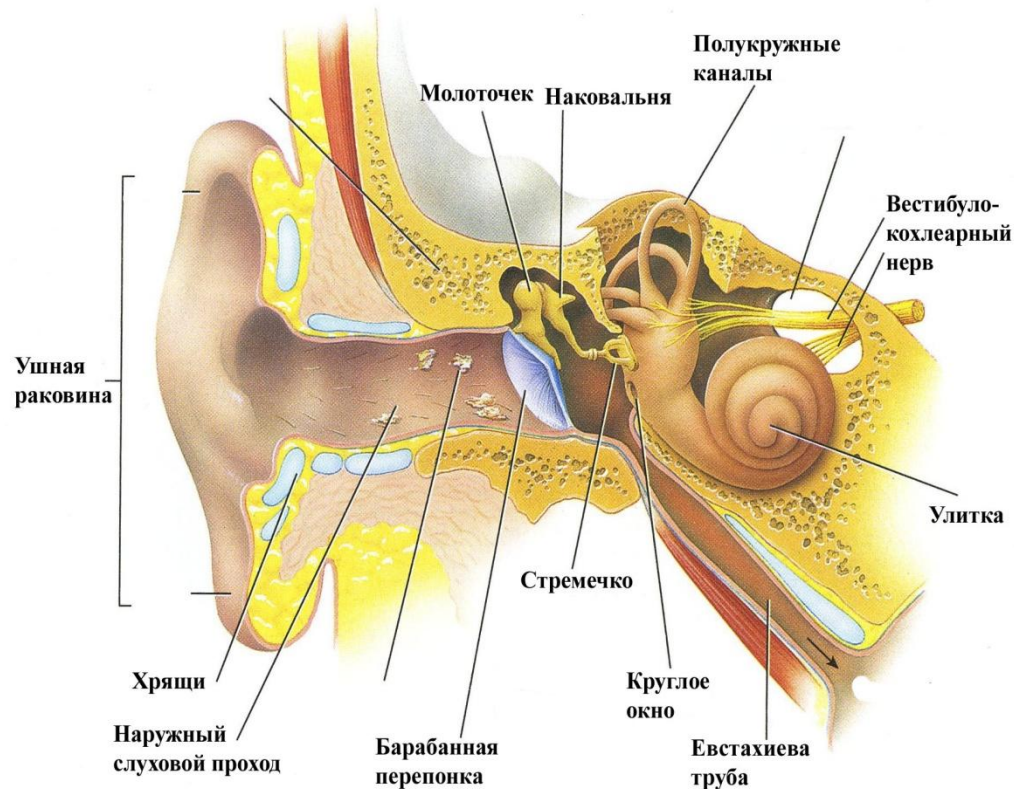
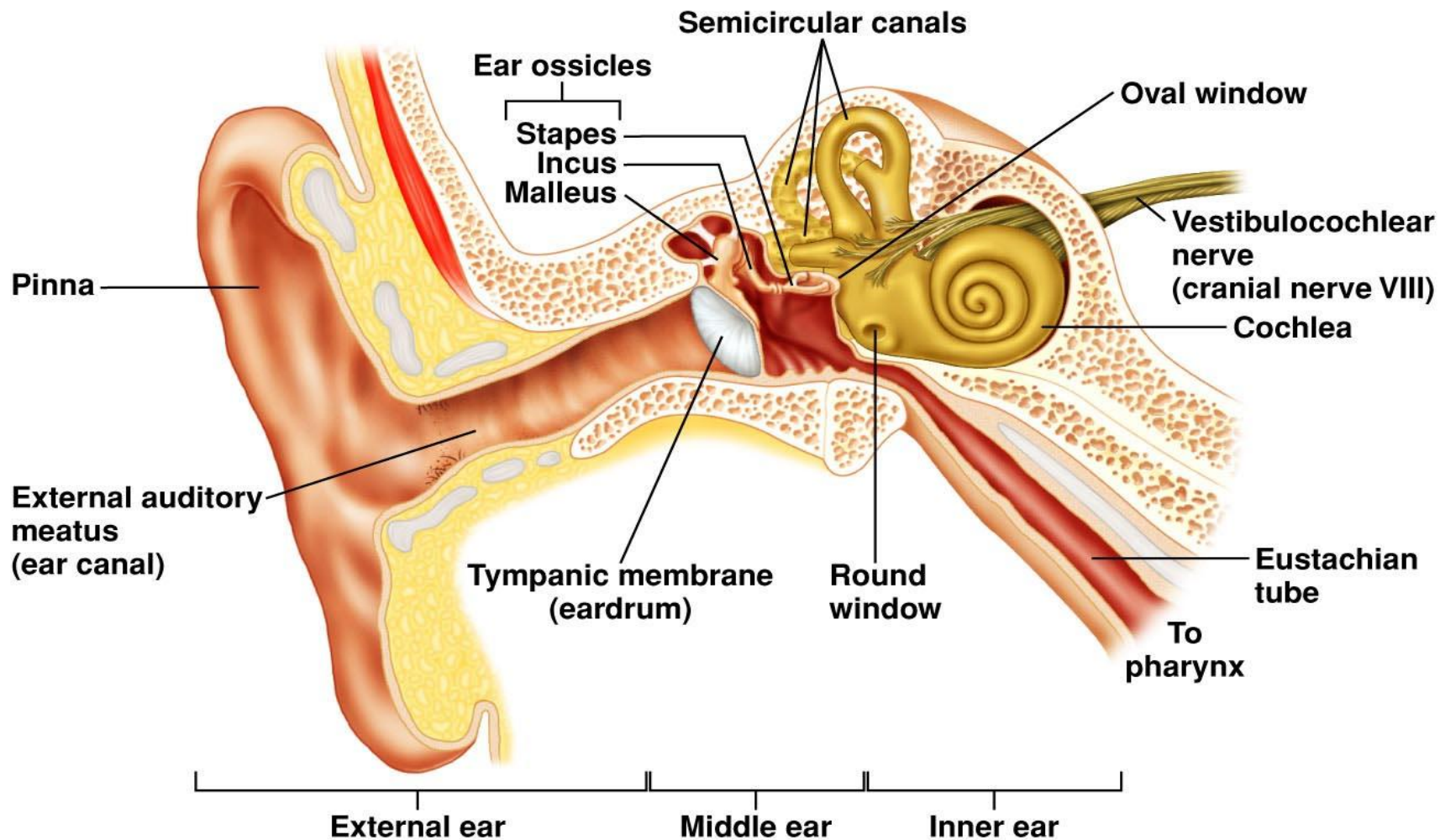


Слуховой анализатор

Второй по значению и объему информации, после зрительного.

Эволюционно, он возник и развивался вместе с вестибулярным аппаратом. Поэтому в их строении есть много схожих структур.





Copyright © 2008 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings

- защитная
- резонаторная
- локализация источника звука

- выравнивание давления
- обеспечение проведения звука

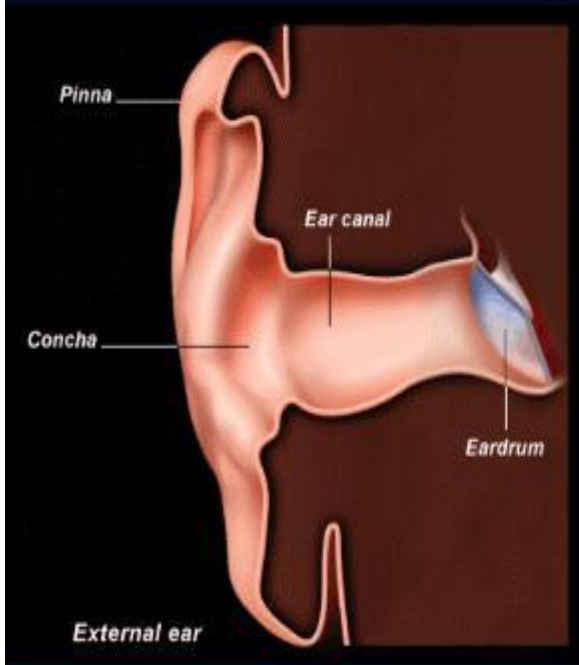
- рецепция звука

Наружное ухо представлено ушной раковиной и наружным слуховым проходом.

Ушная раковина — эластичский хрящ сложной формы, покрытый кожей, на дне которого находится наружное слуховое отверстие. Форма ушной раковины способствует тому, чтобы направлять звук в наружный слуховой проход.

Наружный слуховой проход — слепая трубка длиной 2,5 см, заканчивающаяся у барабанной перепонки.

Внутренние части прохода находятся в височной кости и содержат модифицированные потовые железы — **церуминозные железы**, которые производят восковидный секрет — ушную серу — для защиты кожи прохода: фиксации пыли и бактерий.



Наружное ухо

1. Ушная раковина
2. Наружный слуховой проход

1) защитная функция;

2) трансмиссионная функция

(проведение звуков к барабанной перепонке)

3) усиление высокочастотных звуков:

резонансная частота ушной раковины 5000 Гц,
наружного слухового прохода – 2500 Гц

для 3000 Гц суммарное усиление составляет 20дБ;

4) локализация источника звука (ототопика)

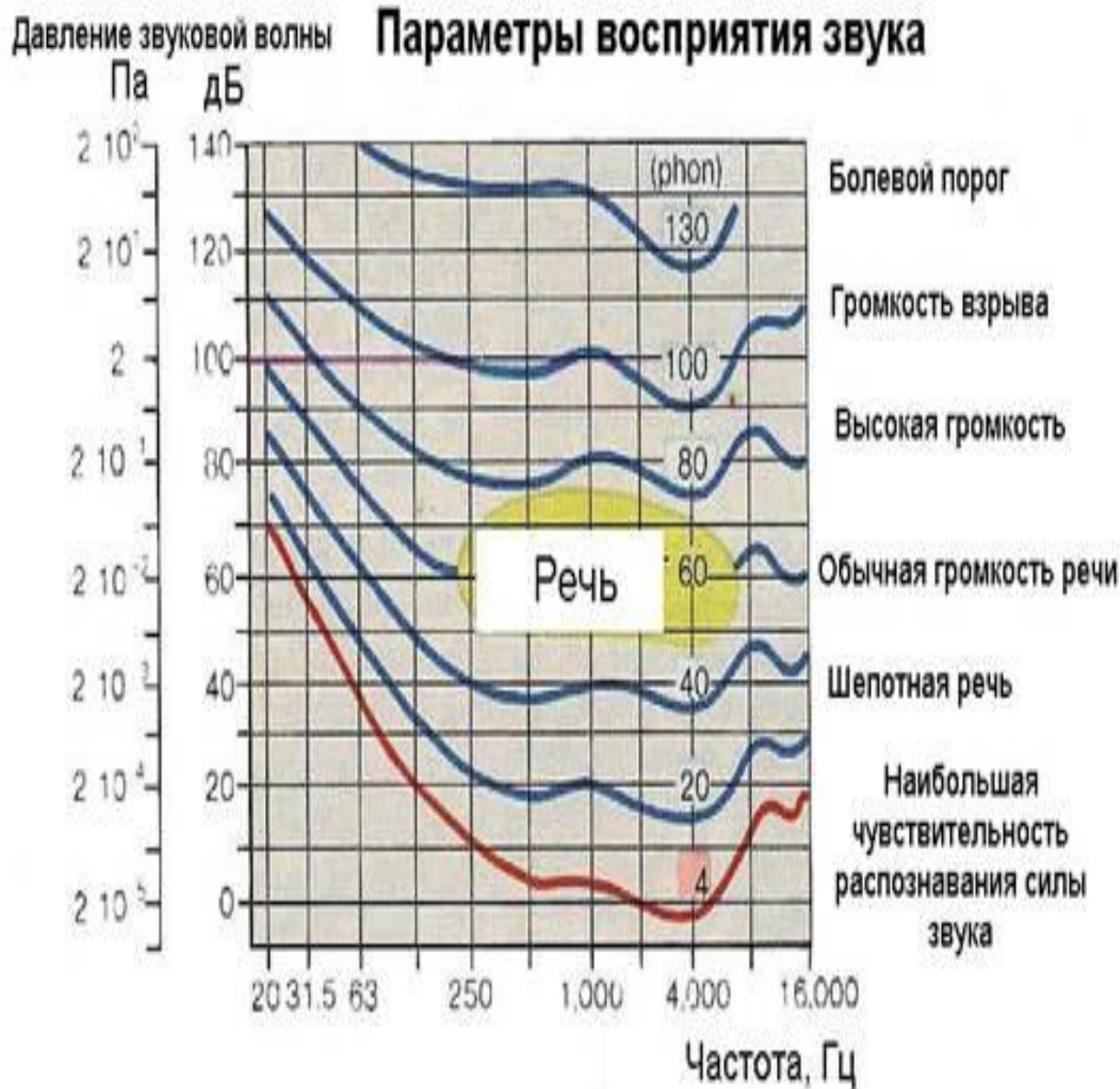
передача и усиление звука в среднем ухе

- Барабанная перепонка, воспринимая звуковые колебания, передает их на систему косточек, расположенных в среднем ухе (молоточок, наковальня, стремечко). Через них колебания передаются на мембрану овального окна.
- Система косточек усиливает колебание звуковой волны: этому эффекту оказывает содействие разность площадей стремечка (около $3,2 \times 10^{-6} \text{ м}^2$) и барабанной перепонки ($7,0 \times 10^{-5} \text{ м}^2$).
- Этим объясняется чрезвычайно высокая чувствительность слухового анализатора: звук воспринимается уже тогда, когда мембрана завитка перемещается на расстояние, которое меньше диаметра атома водорода.

защитный акустический рефлекс

- При громком звуке коэффициент передачи среднего уха резко снижается, благодаря сокращению двух мышц среднего уха:
мускул, натягивающий барабанную перепонку (прикреплён к ручке молоточка),
стапедиальный мускул (крепится к стремечку).
Их функция состоит в уменьшении колебаний барабанной перепонки и косточек при громком звуке (90 дБ и более).

защитный акустический панель



Внутреннее ухо

- Внутреннее ухо - лабиринт и каналы, заполненные жидкостью.
- Улитка (спирально закрученный костный канал имеет 2,5 оборота) включает:
- **Верхний канал** улитки, или **вестибулярная лестница**, начинается от овального окна и идет к вершине улитки.

Здесь она через отверстие (геликотрему) соединяется с **нижним каналом** (**барабанная лестница**), которая начинается от круглого окна, закрытого мембраной.

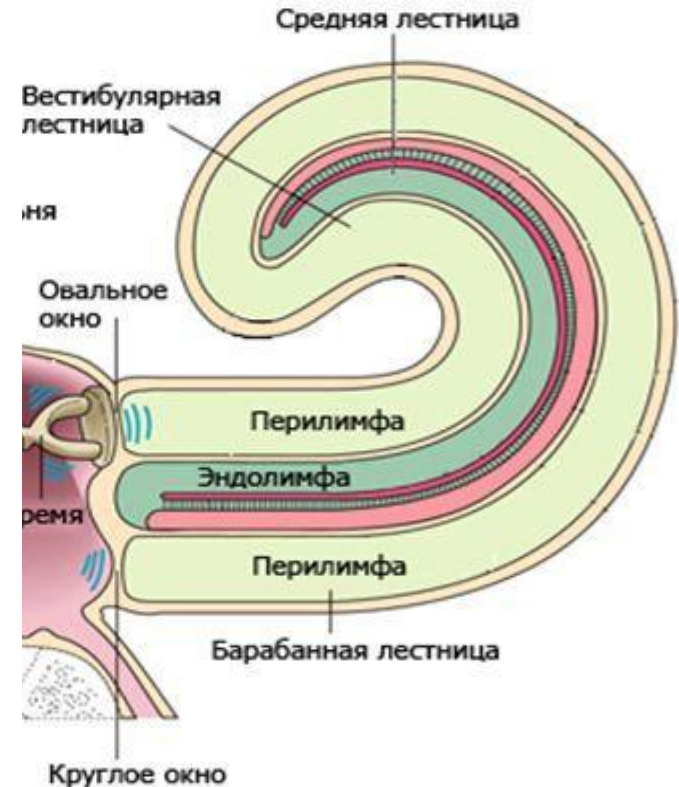
- **Средняя лестница**, в которой находится рецепторный аппарат – Кортиев орган, заполнена эндолимфой.

Внутреннее ухо

- Внутреннее ухо - лабиринт и каналы, заполненные жидкостью.
- Улитка (спирально закрученный костный канал имеет 2,5 оборота) включает:
- **Верхний канал** улитки, или **вестибулярная лестница**, начинается от овального окна и идет к вершине улитки.

Здесь она через отверстие (геликотрему) соединяется с **нижним каналом** (барабанная лестница), которая начинается от круглого окна, закрытого мембраной.

- **Средняя лестница**, в которой находится рецепторный аппарат – Кортиев орган, заполнена эндолимфой



Жидкости внутреннего уха

- **Эндолимфа** средней лестницы сообщается с **эндолимфой** вестибулярного органа и имеет тот же состав.

Секретируется она сосудистой полоской, расположенной на наружной стенке средней лестницы.

Вестибулярная и **барабанная** **лестницы** заполнены **перилимфой** - **внеклеточной жидкостью**, отличающейся по своему составу от **эндолимфы**.

Жидкости внутреннего уха



Эндокохлеарный потенциал

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

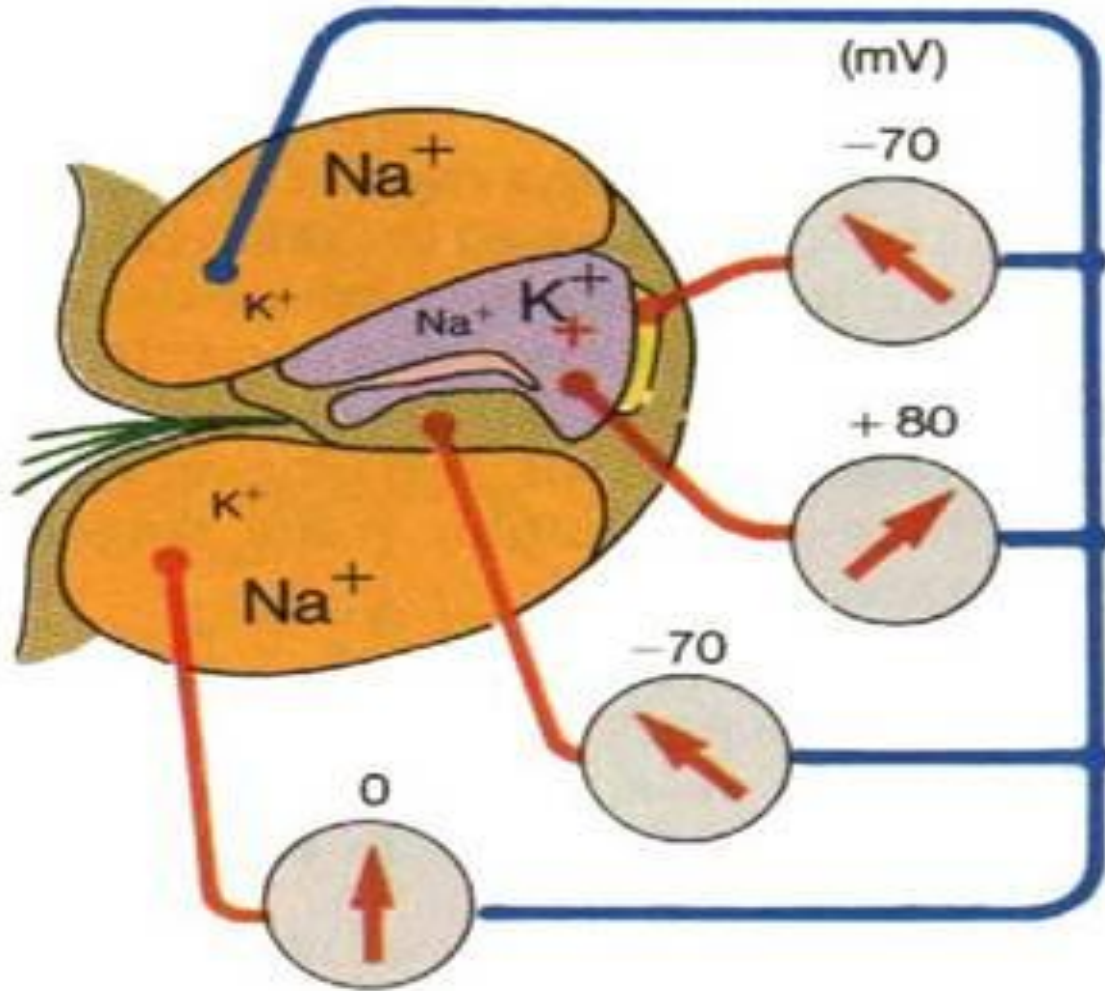
Перепончатый канал улитки заряжен положительно (+80 мВ) относительно двух других лестниц. Источник этого эндокохлеарного потенциала — сосудистая полоска.

Эндокохлеарный потенциал

Волосковые клетки поляризованы эндокохлеарным потенциалом до критического уровня, что повышает их чувствительность к механическому воздействию.

Сами волосковые клетки имеют внутриклеточный потенциал -70 -80 мВ.

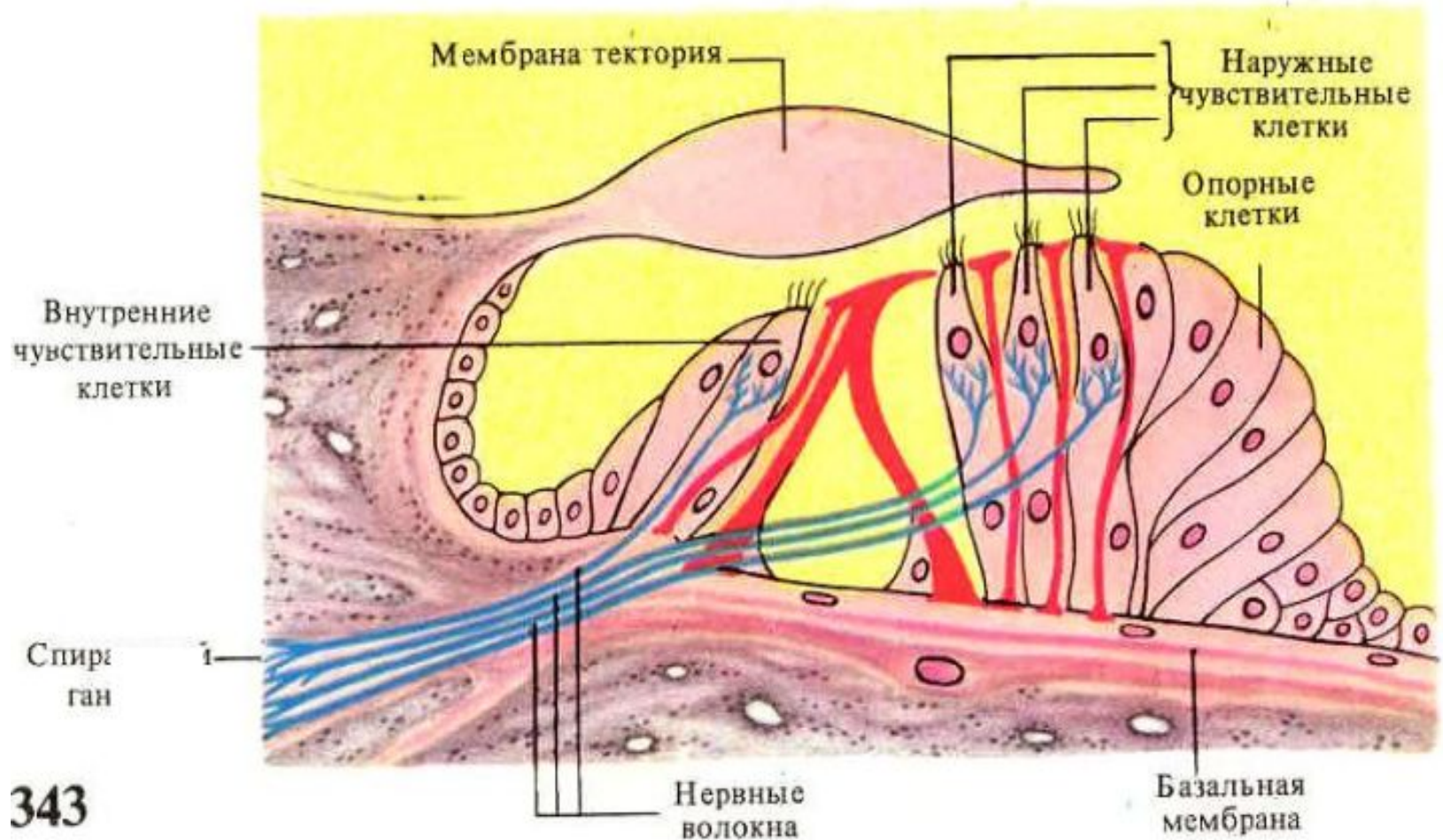
Эндокохлеарный потенциал



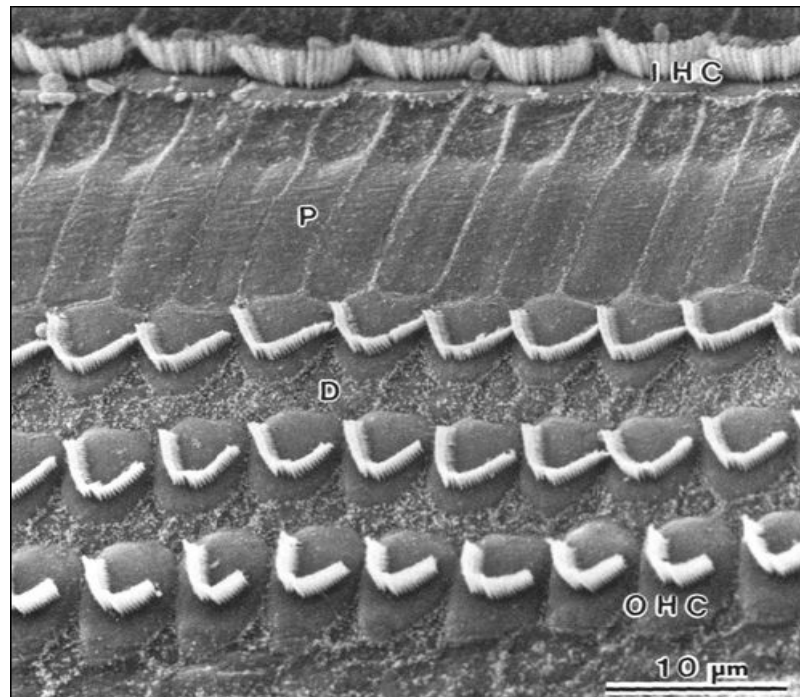
Кортиев орган

- **Основная мембрана**, в развёрнутом виде, имеет в длину - 3,5 см. Её ширина возрастает по направлению от овального окна к вершине.
- На мембране находится Кортиев орган, в состав которого входят вторичные рецепторные клетки (механорецепторы), представленные волосковыми клетками. Клетки (всего их – около 25 тыс.) имеют до сотни волосков (стереоцилий). Волосковые клетки разделены **туннельным каналом** на 2 слоя: внутренний и внешний.
- **Внутренний слой** содержит 1 ряд (3-3,5 тыс.) клеток, а **наружный слой** 3 ряда (20 тыс.) клеток.

Кортиев орган

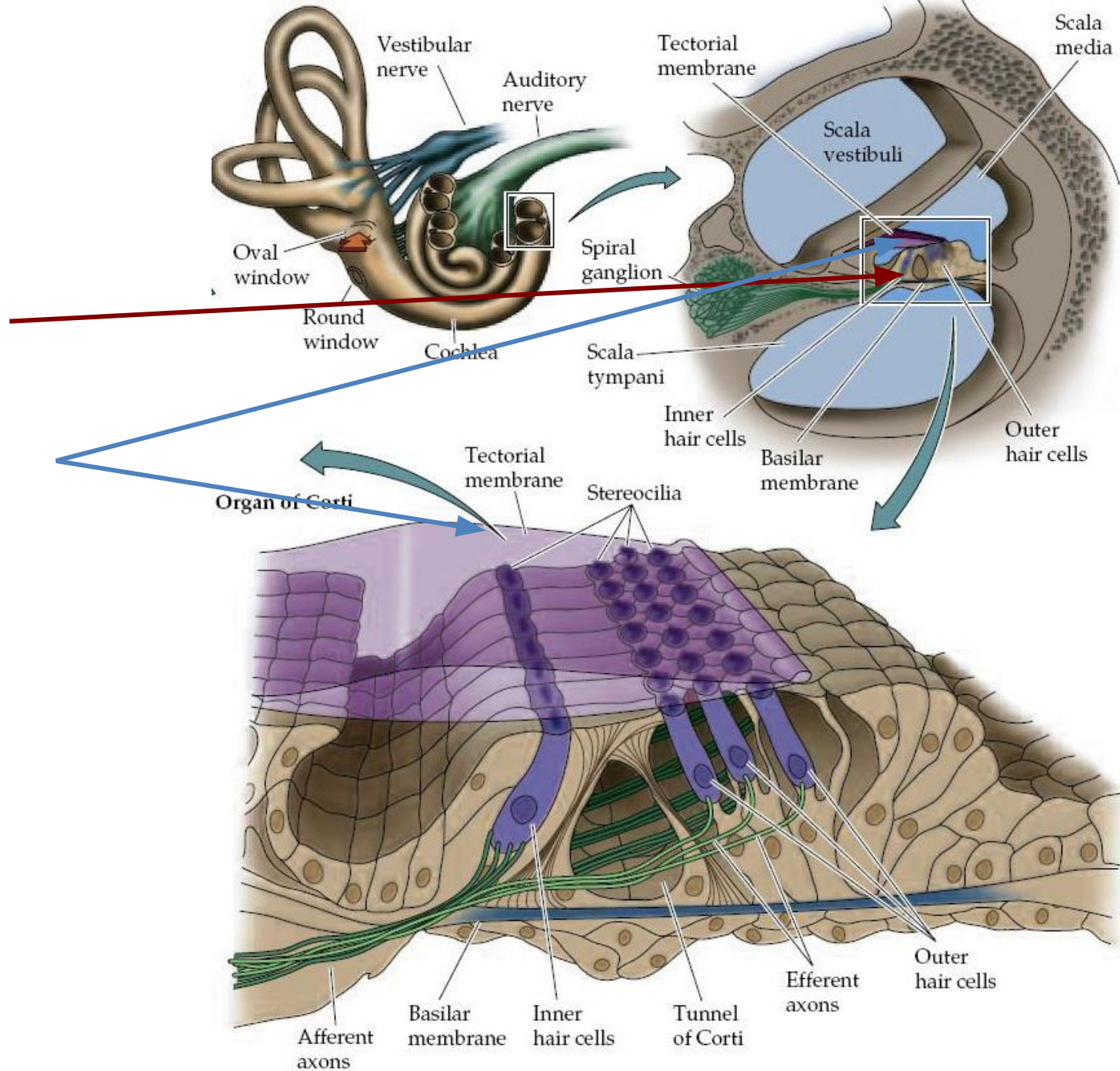


Текториальная мембрана



**БАЗИЛЯРНАЯ
МЕМБРАНА**

**Текториальная
мембрана**



Рецепторный потенциал

- Волосковые клетки контактируют с текторальной мембраной. При передаче звука – базальная мембрана движется и покровная мембрана скользит по стереоцилиям, вызывая открытие ионных каналов.
- Благодаря высокому уровню K^+ , в эндолимфе создается высокий положительный заряд (+80 мВ). Поэтому, в состоянии покоя - величина мембранного потенциал составляет около 160 мВ (внутриклеточный заряд у **волосковых клеток** -80 мВ).

Рецепторный потенциал

- Это увеличивает электрический градиент между вне- и внутриклеточной средой и вызывает движение K^+ внутрь рецепторной клетки (по **электрическому градиенту**).
- При деформации стереоцилий, обусловленной прикосновением их к покровной мембране, проницаемость клеток для K^+ и Ca^{2+} повышается и возрастает частота ПД в нервных волокнах, которые отходят от данных рецепторов.

Такая значительная, исходная мембранная поляризация волосковых клеток, обеспечивает их высокую чувствительность к слабым звуковым колебаниям.

Изменение положения одного волоска открывает 200-300 K^+ - каналов и приводит к деполяризации.

При деполяризации волосковых клеток, открываются Ca^{2+} -каналы и входящий Ca^{2+} - способствует дальнейшему развитию потенциала действия, а также секреции медиатора.

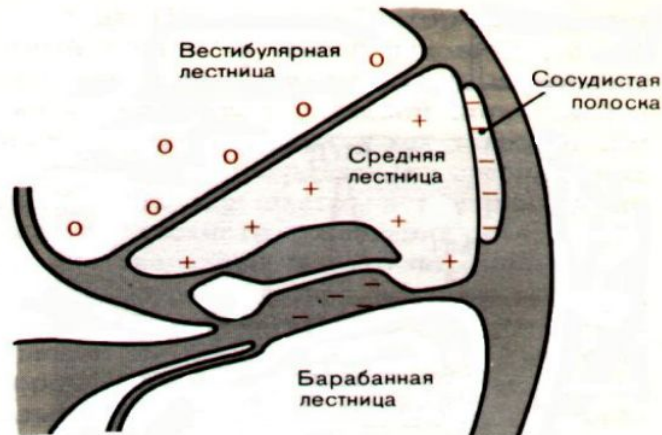
Таким образом, РП (медиатор - глутамат) вызывает генерацию ПД в нейроне спирального ганглия.

Электрические явления в улитке

- Представлены в форме **5 потенциалов**:
- **1) МП рецепторной клетки** (волосковой) и **2) потенциал эндолимфы** – не связаны с восприятием звука.
- **3) микрофонный потенциал** улитки, **4) суммарный потенциал** и **5) потенциалы слухового нерва** возникают под влиянием звуковых раздражений.

Постоянные потенциалы улитки

Потенциал улитки



1. МП волосковой клетки (-80 мВ)
2. Потенциал эндолимфы (+80 мВ)

Ионы	Перилимфа, мМ	Эндолимфа мМ
Na ⁺	154	1
K ⁺	3	161
Cl ⁻	128	131

Микрофонный эффект

- Если ввести в улитку электроды, соединить их с динамиком через усилитель и подействовать на ухо звуком, то динамик точно воспроизведет этот звук.
- Описываемое явление называют микрофонным эффектом улитки, а регистрируемый электрический потенциал называется **кохлеарным микрофонным потенциалом**. Он генерируется на мембране волосковой клетки в результате деформации волосков. Частота микрофонных потенциалов соответствует частоте звуковых колебаний

Суммационный потенциал (СП)

- В ответ на сильные звуки большой частоты (высокие тоны) отмечают стойкий сдвиг исходной разности потенциалов. Это явление получило название СП. СП представляет собой совокупность микрофонных потенциалов, возникающих при действии сильных звуков с частотой выше 4000 — 5000 Гц.
- Различают положительный и отрицательный суммационные потенциалы. Их величины пропорциональны интенсивности звукового давления и силе прижатия волосков рецепторных клеток к покровной мембране.

- Микрофонный и суммационный потенциалы рассматривают как суммарные рецепторные потенциалы волосковых клеток.
- Имеются данные, что отрицательный СП генерируется **внутренними**, а микрофонный и положительный СП — **наружными волосковыми клетками**.

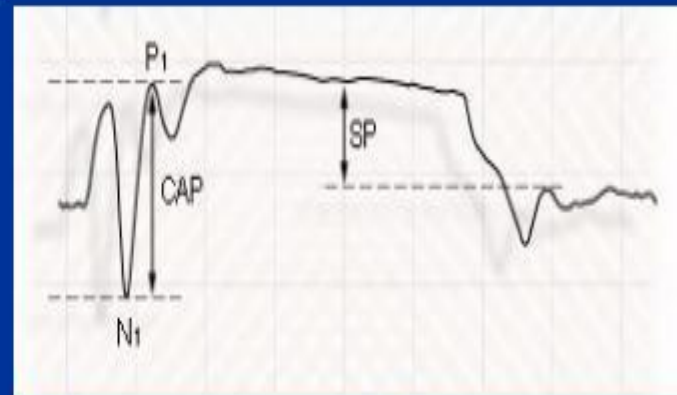
Микрофонный потенциал –

потенциал с наружных волосковых клеток (он отводится с круглого окна и представляет собой аналог первичного сигнала).



Суммационный потенциал –

отводится с внутренних волосковых клеток (содержит не детальную, а общую информацию о сигнале).



потенциал слухового нерва ПД

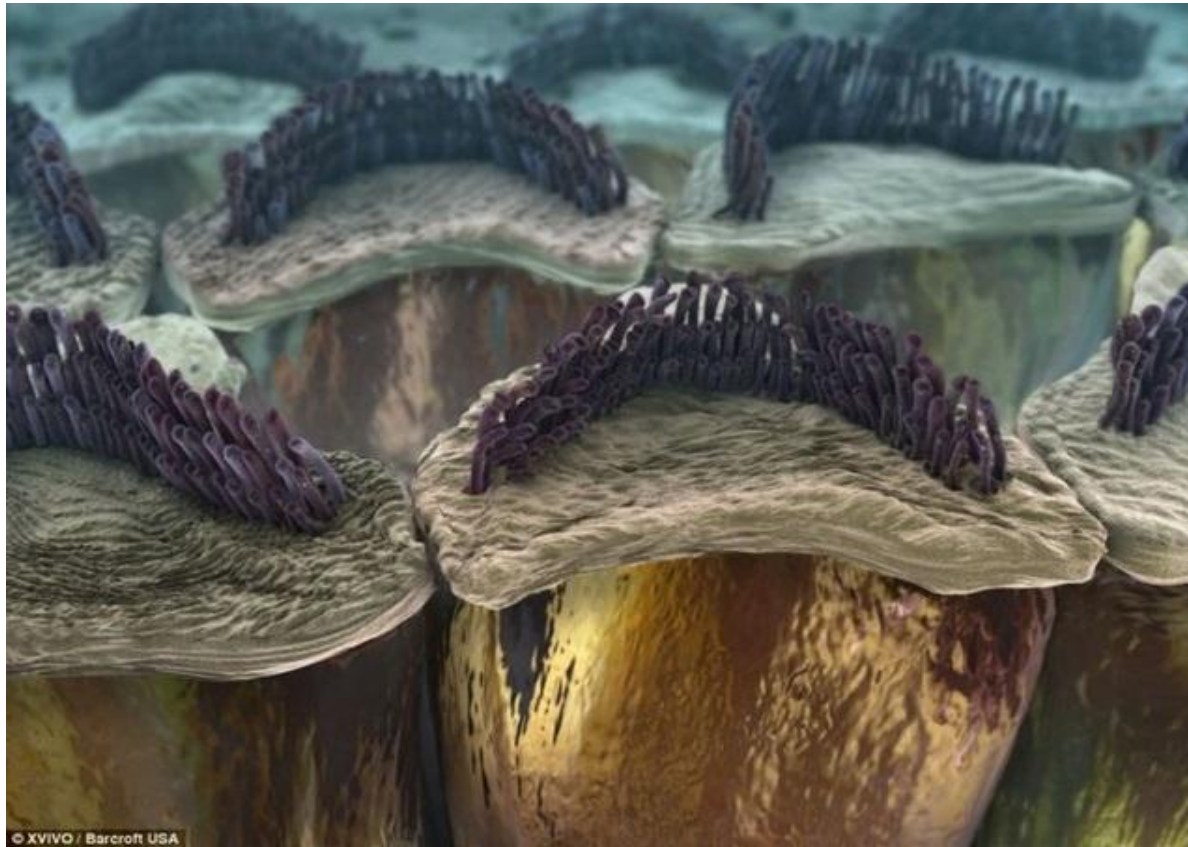
- ПД регистрируются при отведении от волокон слухового нерва.
- Их частота зависит от высоты звука. Если эта частота не выше 1000 в секунду, то в слуховом нерве возникают импульсы такой же частоты (**временное кодирование**).
- При более высокой частоте - частота ПД в слуховом нерве становится ниже, чем частота звуковых колебаний (**пространственное кодирование**).
- ПД является результатом передачи возбуждения в нервных элементах кортиева органа с участием медиатора (глутамата).

Электрокохлеография

- Метод регистрации вызванной активности улитки и слухового нерва, возникающей после предъявления короткого акустического стимула.
- Регистрируют пресинаптические микрофонный (МП) и суммационный (СП) потенциалы и постсинаптический потенциал действия интракохлеарной порции слухового нерва.
- Используется для выявления эндолимфатического гидропса.



ВОЛОСКОВАЯ КЛЕТКА



Каждая волосковая клетка настроена на определённую частоту, клетки настроенные **на низкую частоту** – располагаются **в верхней части улитки**. **На высокие частоты** – **в нижней**.

Когда волосковые клетки гибнут – человек теряет способность воспринимать звуки соответствующих частот.

Особенности функций ВОЛОСКОВЫХ КЛЕТОК

Собственно рецепторами (звука) являются **внутренние волосковые клетки**, от них отходят 95 % волокон слухового нерва (медиатор в нейрорецепторных синапсах — глутамат).

наружные волосковые клетки могут изменять свою длину: укорачиваются при гиперполяризации и удлиняются при деполяризации. Это влияет на колебательный процесс, что улучшает восприятие звука внутренними волосковыми клетками. На них оканчиваются возбуждающие и тормозные эфферентные волокна (медиаторы в синапсах, соответственно – АХ и ГАМК).

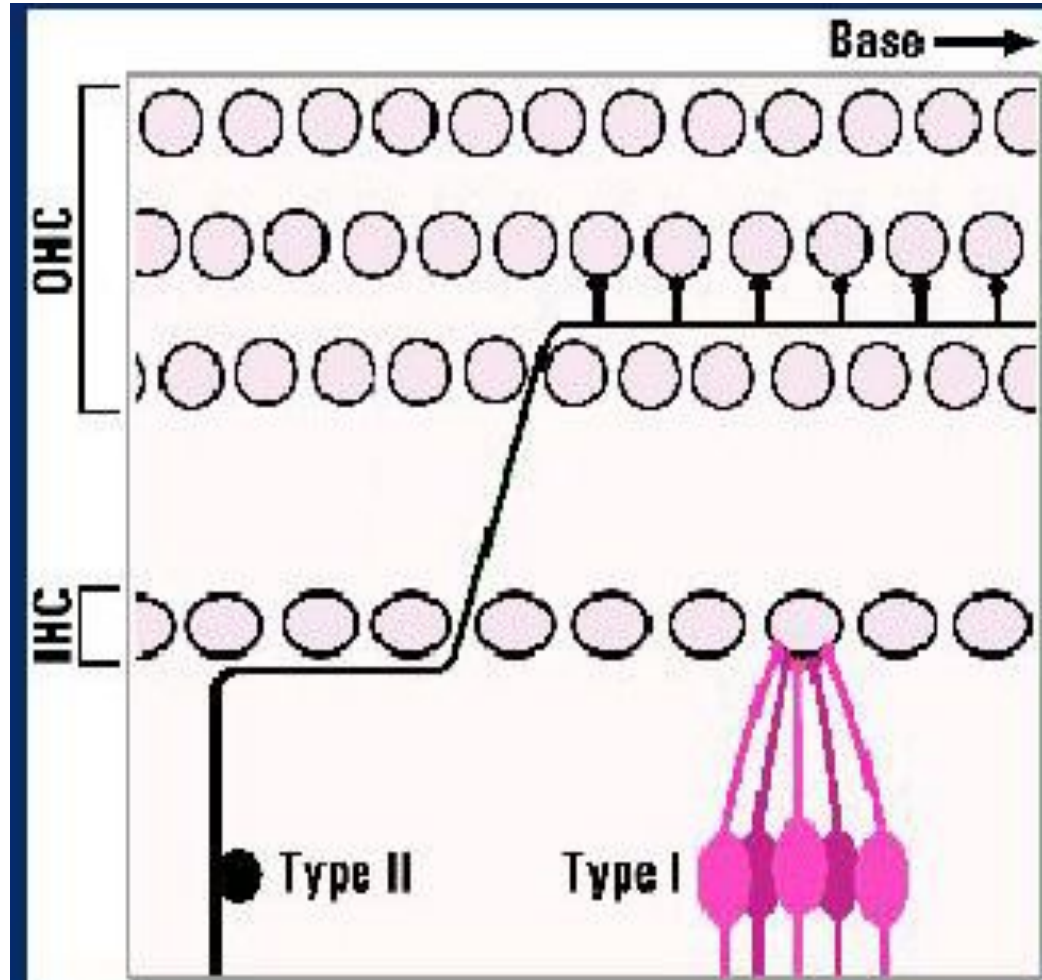
Последовательность сенсорного преобразования в органе слуха:

1. Колебания овального окна передаются на жидкости и мембраны внутреннего уха.
2. Вместе с основной мембраны колеблются и волосковые клетки; их волоски, упирающиеся в покровную мембрану и при этом сгибаются.
3. Деформация волосков приводит к открыванию ионных каналов волосковых клеток.
4. Возникает **рецепторный потенциал**.
5. Этот потенциал вызывает выделение волосковыми клетками медиатора.
6. Медиатор деполяризует чувствительные нервные окончания нейрона спирального ганглия .

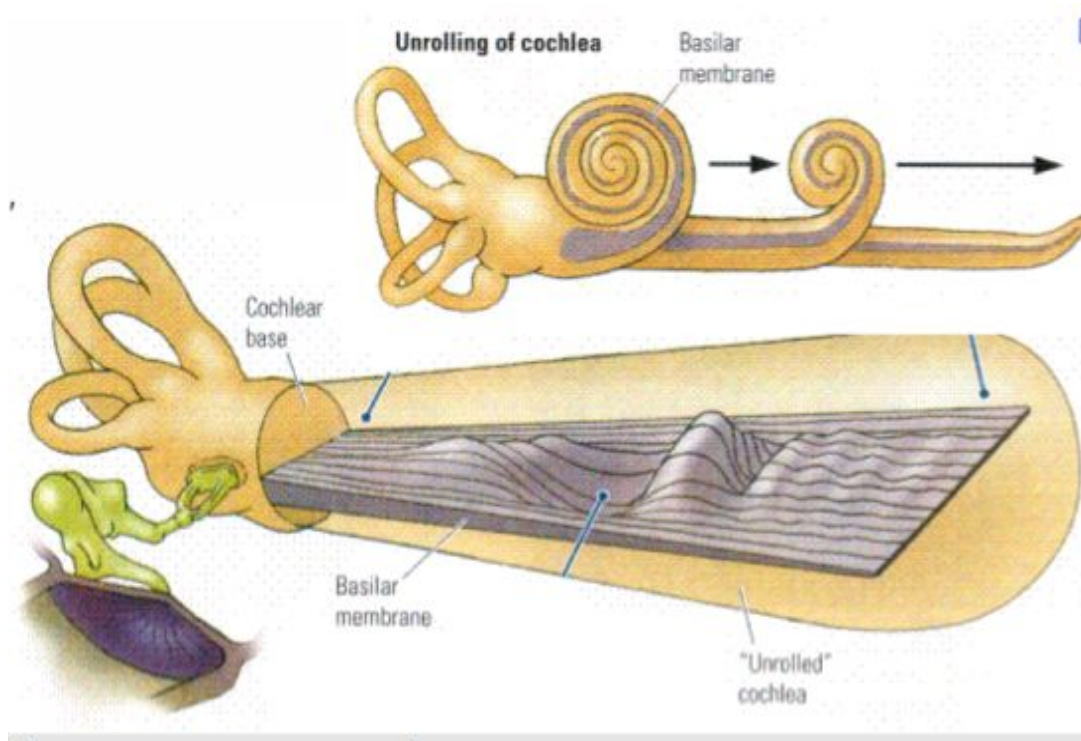
Афферентная иннервация волосковых

- 12 500 наружных волосковых клеток иннервированы 2 500 нейронами 2 типа спирального ганглия, каждый нейрон контактирует с 6-100 рецепторными клетками.
- 3 500 внутренних волосковых клеток плотно иннервированы (около 20 окончаний на клетку) 30 000 нейронами 1 типа спирального ганглия.
- Каждый нейрон контактирует только с одной рецепторной клеткой.

Афферентная иннервация волосковых клеток



Базиллярная мембрана



Длина
базиллярной
мембраны –
3,5 см.

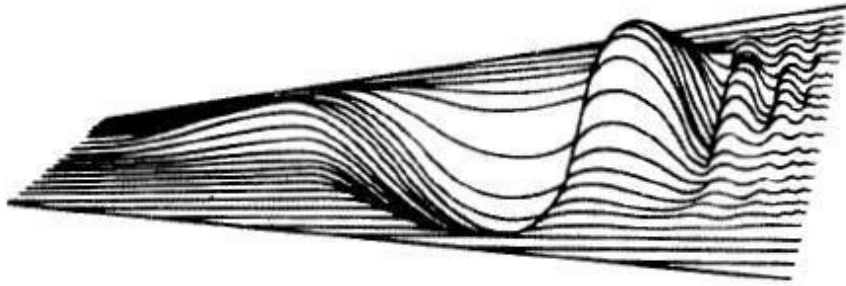
Базиллярная мембрана

Градиент жёсткости базиллярной мембраны определяет её способность к фильтрации низкочастотных звуков.

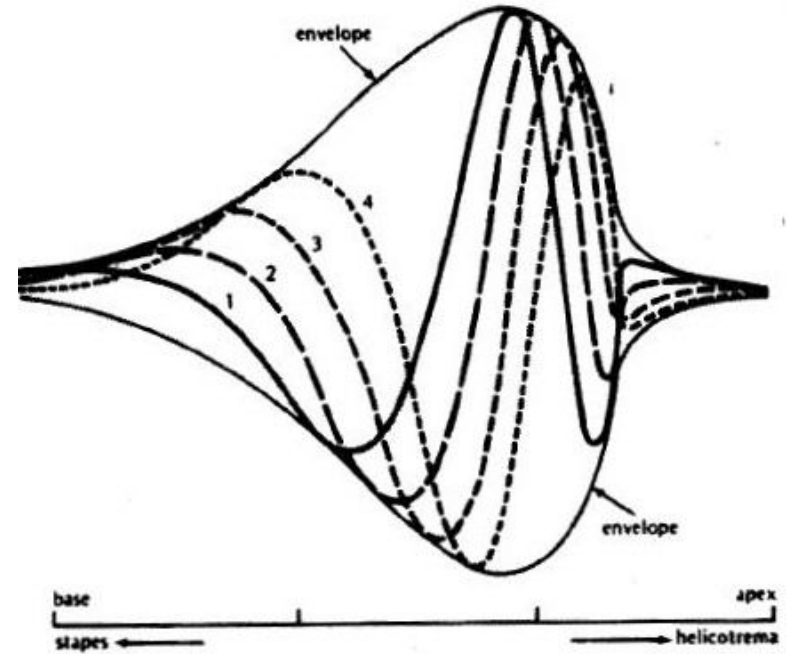
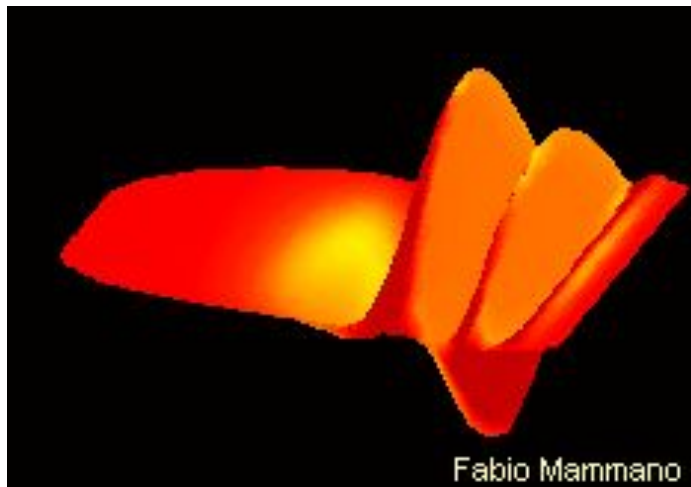
Жесткость мембраны снижается по мере увеличения расстояния от овального окна к вершине улитки (плотность волокон уменьшается в 500 раз). Поэтому, вначале – жёсткость мембраны больше в 100 раз, чем у вершины улитки.

Возникающие колебания, в течение всего времени представляют собой бегущую волну, которая перемещается от более коротких эквивалентов (высоких частот) к более длинным (низким частотам).

Бегущая волна

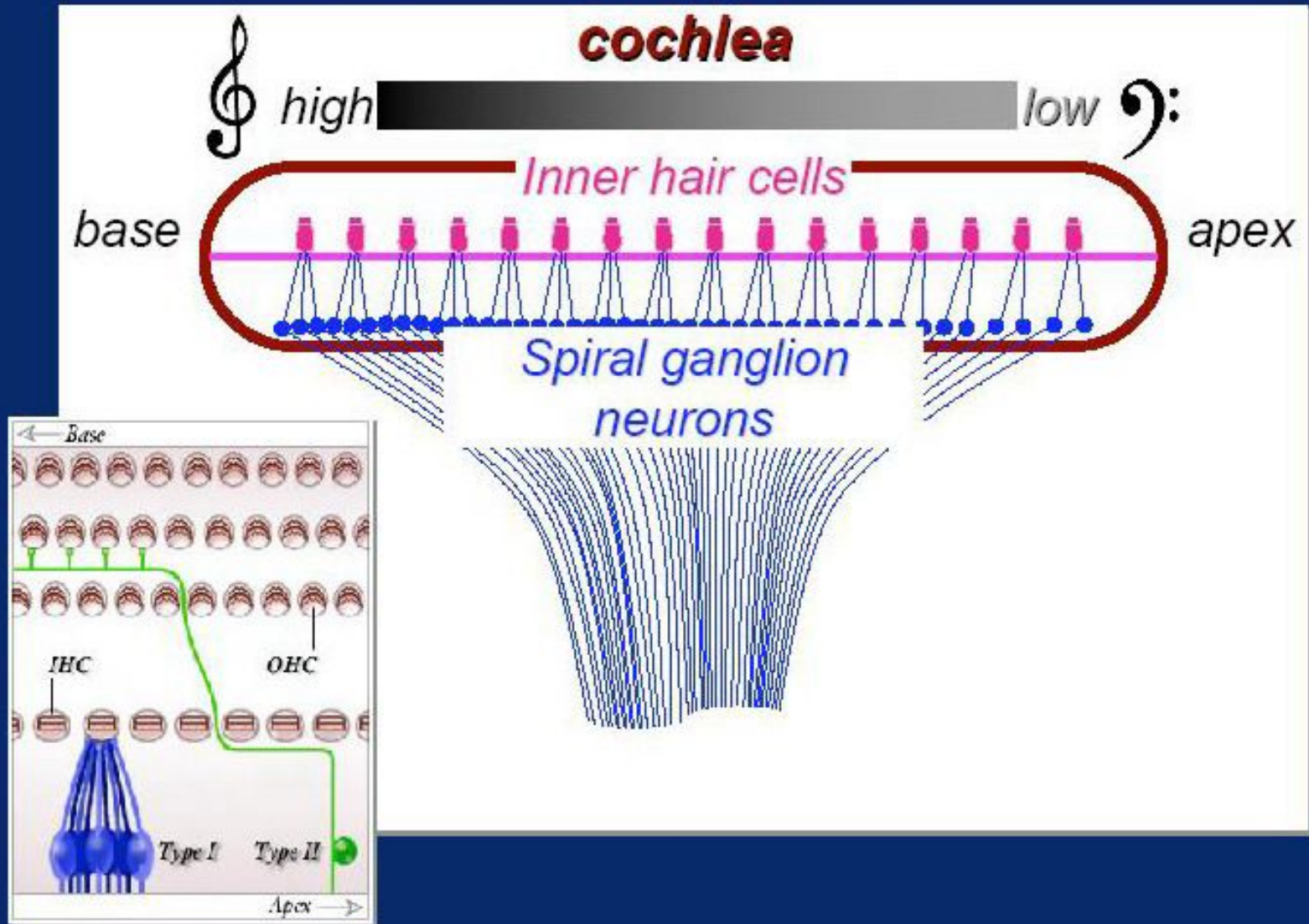


Из-за условий фиксации базилярная мембрана движется в продольном и поперечном направлениях



Пространственный принцип кодирования

Частоты Frequency encoded as location

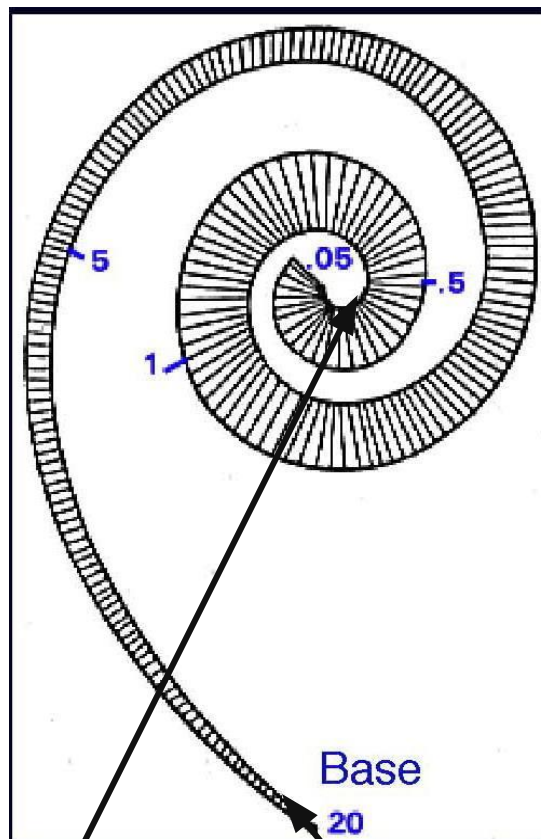


Базиллярная мембрана

**высокочастотные
колебания
пробегают
очень короткое
расстояние**

**длинные волны
распространяются
далеко**

Механика базилярной мембраны



Basilar membrane traveling waves

250 Hz

Base



Apex

1 kHz

Base



Apex

4 kHz

Base



Apex

Принцип «места»

НИЗКИЕ ЧАСТОТЫ

ВЫСОКИЕ ЧАСТОТЫ

Высота звука — это субъективное восприятие частоты звуковых колебаний.

Человеческое ухо воспринимает частоты в диапазоне примерно от 20 Гц до 22 кГц .

Высота звука кодируется 2 способами:

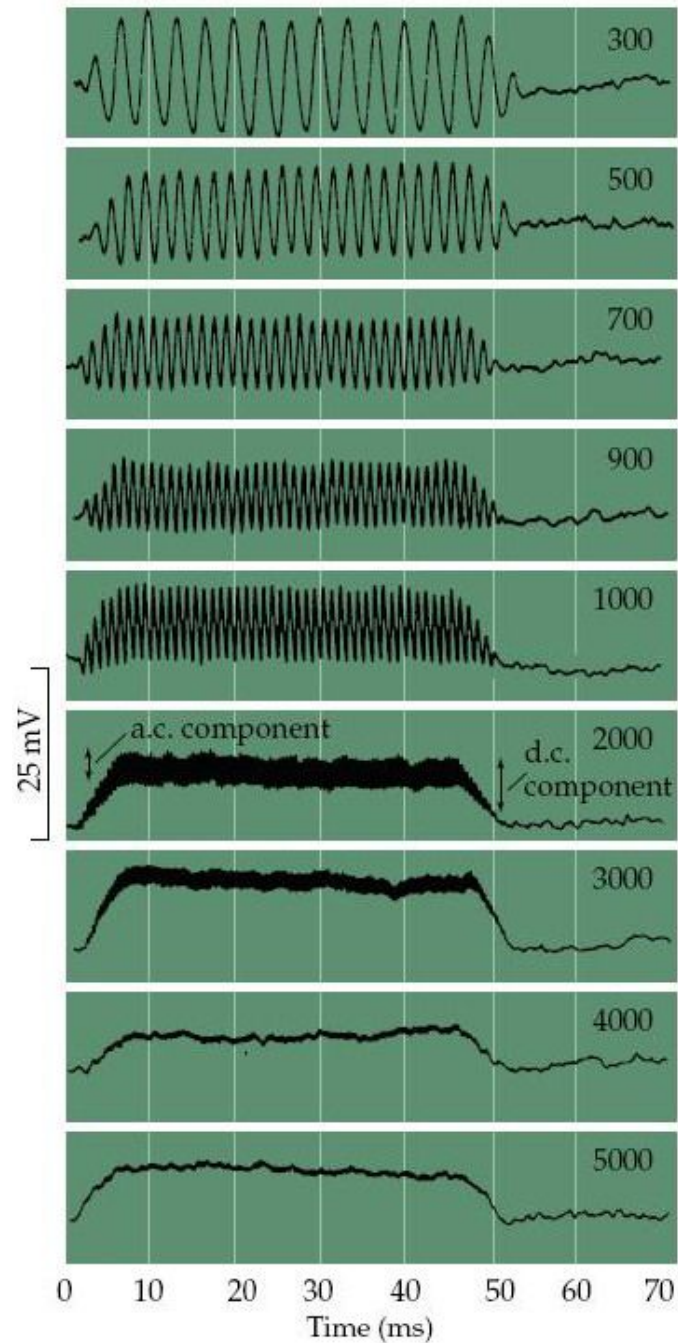
Временным способом кодируются звуки низкой частоты - от 20 до 1000 Гц.

Информация кодируется – частотой импульсации в нервных волокнах, соответствующей частоте звукового колебания (такое возможно только при низких частотах).

Пространственным способом кодируются звуки высокой частоты - от 1000 Гц до 22 кГц.

Чем ближе к основанию улитки расположены волосковые клетки, тем выше частота, которую они воспринимают (чем выше частота, тем короче длина волны и, соответственно, меньше расстояние от овального окна, на котором эта волна «укладывается», вызывая колебания основной мембраны).

Рецепторные потенциалы волосковых клеток



СЛУХОВЫЕ ОЩУЩЕНИЯ

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

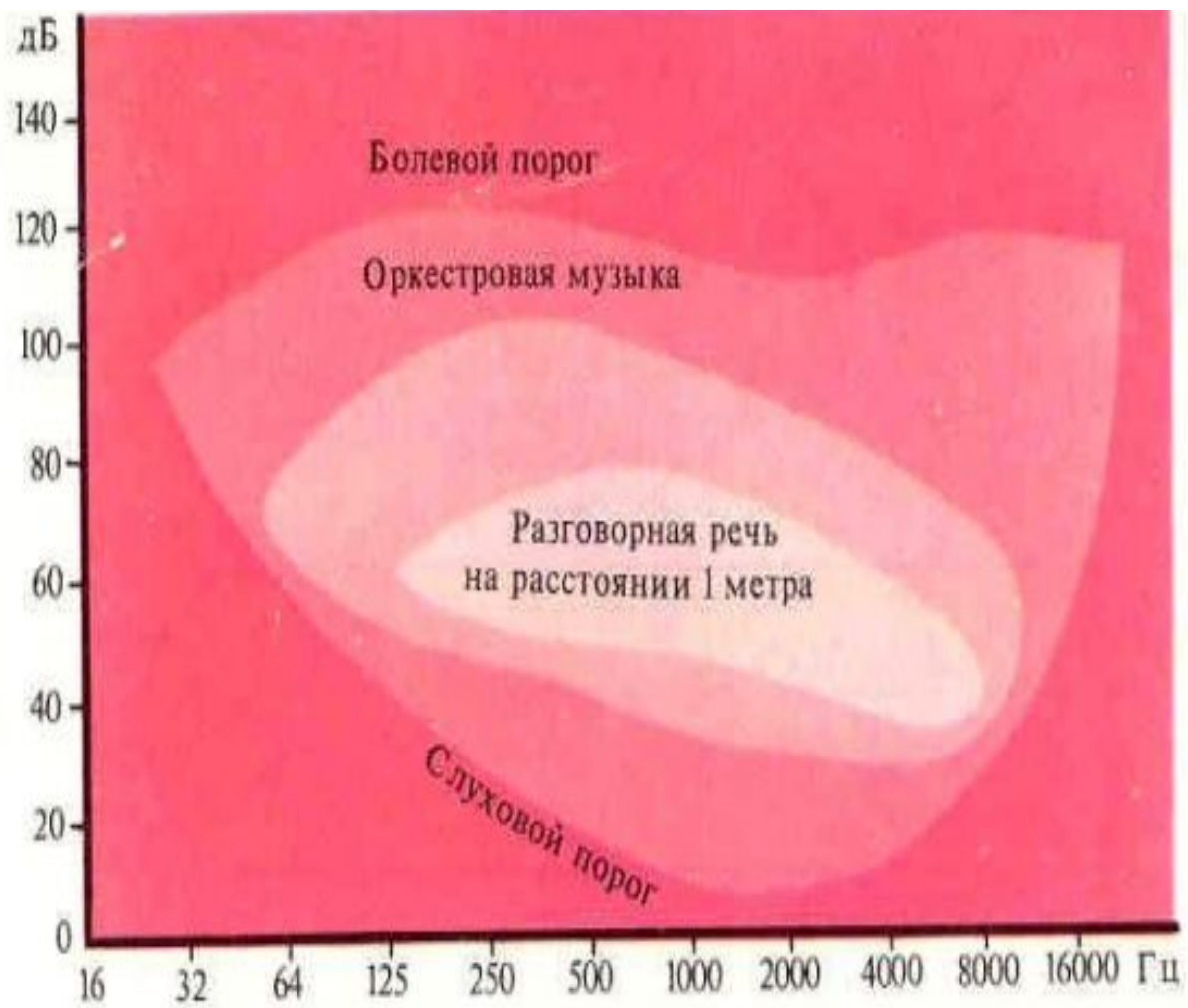
Различение частоты звука характеризуется минимальным различием по частоте двух близких звуков, которое ещё улавливается человеком.

Абсолютный порог слуховой

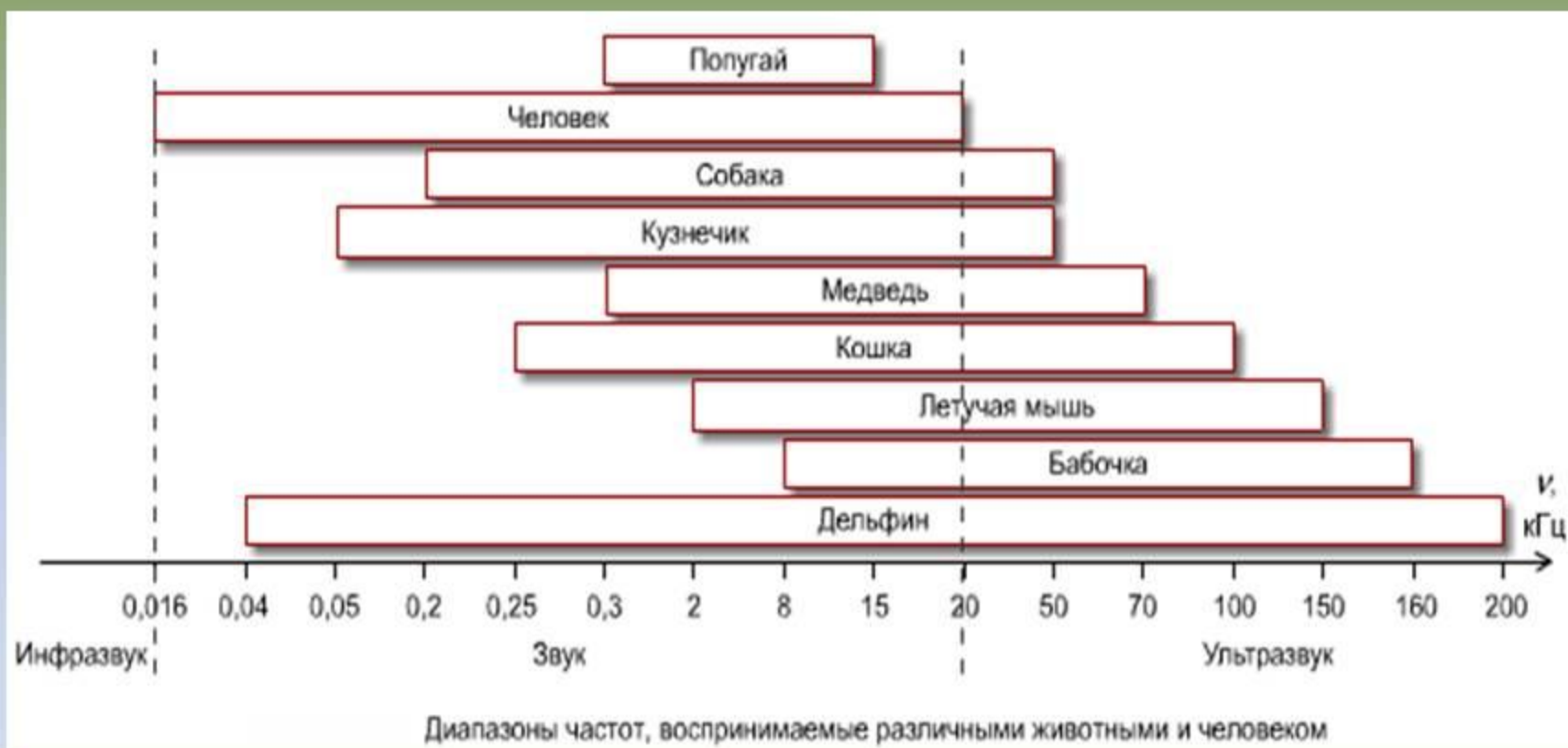
чувствительности — минимальная сила звука, которую слышит человек в 50% случаев его предъявления. Порог слышимости зависит от частоты звуковых волн.

*Максимальная чувствительность слуха человека располагается в области от **500 до 4000 Гц**. В диапазоне этих частот располагается область звукового восприятия речи человека.*

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



Диапазоны слышимых звуков



Динамика диапазона «стареющего» уха

Дети	20 лет	35 лет	50 лет
16 – 22000 Гц	16 – 20000 Гц	25 – 15000 Гц	30 – 12000 Гц

Сила звука

Диапазон силы звука, воспринимаемый человеческим ухом, огромен (болевого порог в 10^{13} раз выше порога слышимости).

Силу звука оценивают в относительных логарифмических единицах — **белах**: 1 бел представляет собой десятичный логарифм отношения интенсивности данного звука к порогу слышимости. Т.о. возрастание силы звука на 1 бел означает повышение звукового давления в 10 раз.

Для удобства силу звука чаще оценивают в дБ: Повышение силы звука на 1 дБ означает, что звуковое давление выросло в 1,26 раза.

Сила звука кодируется как пространственным (изменением числа возбужденных волосковых клеток), так и временным (изменением частоты импульсации в нервных волокнах) способами.

Регуляция чувствительности к отдельным частотам осуществляется благодаря **наружным волосковым клеткам**

- при раздражении волосков в ответ на звуковое колебание наружные волосковые клетки дополнительно раскачивают основную мембрану в области их расположения, тем самым усиливая колебания внутренних волосковых клеток и, следовательно, чувствительность к звуку определенной частоты.

СЛУХОВЫЕ ПУТИ И ЦЕНТРЫ

Афферентные нервные волокна от улитки входят в спиральный ганглий 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 второго порядка**, аксоны которых частью переходят на **противоположную сторону к ядрам верхней оливы**, а частью оканчиваются на **ядрах верхней оливы этой же стороны**.

СЛУХОВЫЕ ПУТИ И ЦЕНТРЫ

От ядер верхней оливы слуховые пути поднимаются вверх через **латеральный лемнисковый путь**; часть волокон оканчивается в **латеральных лемнисковых ядрах**, а большинство аксонов минует эти ядра и следует до **нижнего двухолмия**, где все или почти все слуховые волокна образуют синапсы.

СЛУХОВЫЕ ПУТИ И ЦЕНТРЫ

Далее слуховой путь следует к **медиальным коленчатым телам (МКТ)**, где все волокна заканчиваются синапсами.

МКТ вместе с нижним холмиком крыши среднего мозга является подкорковым центром слуха.

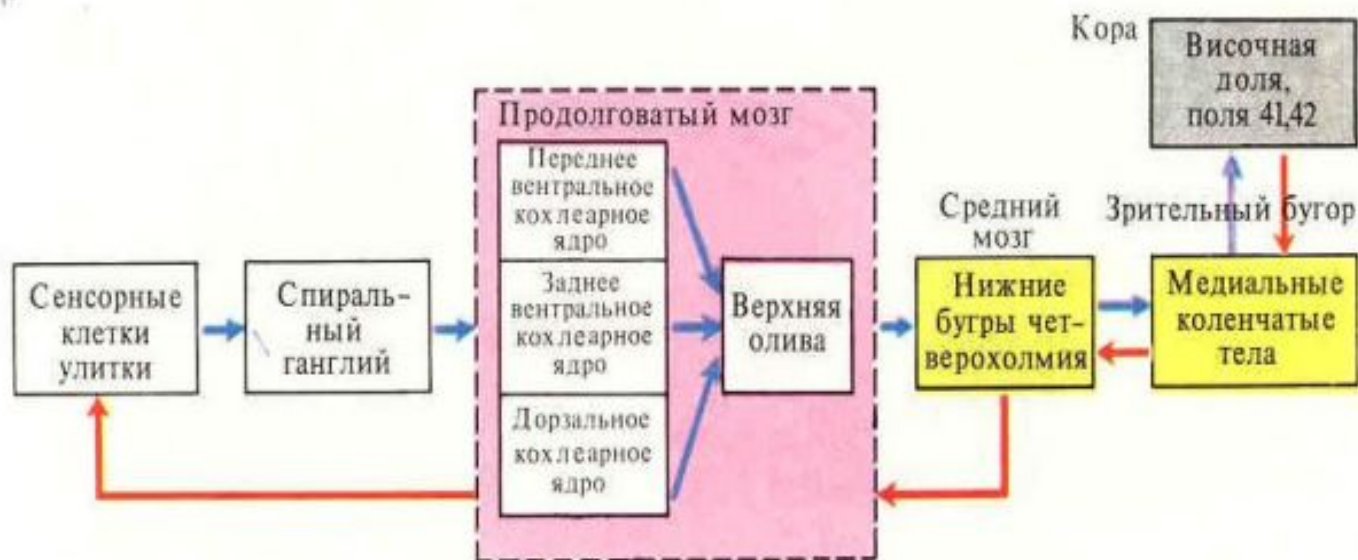
Окончательно слуховой путь завершается в слуховой коре, располагающейся главным образом в **верхней извилине височной доли**.

СЛУХОВЫЕ ПУТИ И ЦЕНТРЫ

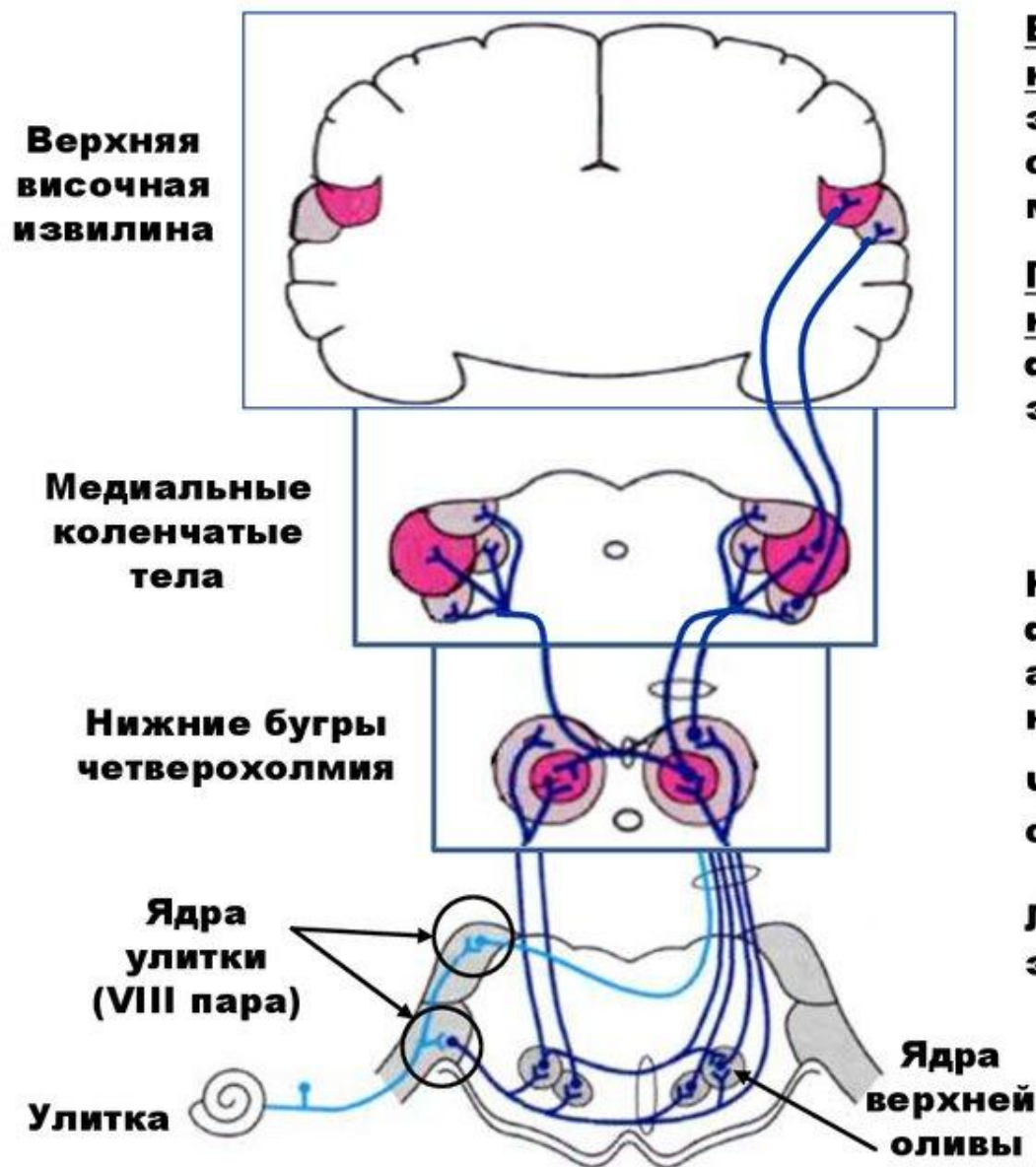
Базиллярная мембрана улитки на всех уровнях слухового пути представлена в форме определённых проекционных карт различных частот.

Уже на уровне среднего мозга появляются нейроны, детектирующие на принципах латерального и возвратного торможения несколько признаков звука.

Блок-схема слухового анализатора



ОСНОВНЫЕ СЛУХОВЫЕ ПУТИ



Вторичная слуховая кора – ассоциация звуковых, зрительных, соматосенсорных модальностей

Первичная слуховая кора – восприятие, формирование звукового образа

Коллатерали к ретикулярной формации, к червю мозжечка – активация всей ЦНС в ответ на сильные, внезапные звуки.

Четверохолмный сторожевой рефлекс.

Локализация источника звука

(учитывается разница во времени, разница громкости, деформация звуковых волн ушной раковиной)

СЛУХОВАЯ КОРА

Первичная слуховая кора непосредственно получает сигналы от внутреннего (медиального) коленчатого тела.

Слуховая ассоциативная область вторично возбуждается импульсами из первичной слуховой коры и таламических областей, граничащих с медиальным коленчатым телом.

Каждая отдельная область воспринимает свои специфические особенности звука (частота, направление поступления звука, неожиданное начало звуков или модуляция звуков).

В каждой из 6 тонотопических карт звуки высокой частоты возбуждают нейроны в задней части карты, в то время как звуки низкой частоты возбуждают нейроны в передней её части.

Предполагают, что каждая отдельная область воспринимает свои специфические особенности звука. Например, одна большая карта в первичной слуховой коре почти целиком дискриминирует звуки, которые субъекту кажутся высокими. Другая карта используется для определения направления поступления звука. Некоторые области слуховой коры выявляют специальные качества звуковых сигналов (например, неожиданное начало звуков или модуляции звуков).

СЛУХОВАЯ КОРА

Первичная слуховая кора непосредственно получает сигналы от внутреннего (медиального) коленчатого тела.

Слуховая ассоциативная область вторично возбуждается импульсами из первичной слуховой коры и таламических областей, граничащих с медиальным коленчатым телом.

Каждая отдельная область воспринимает свои специфические особенности звука (частота, направление поступления звука, неожиданное начало звуков или модуляция звуков).

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

Тонотопические карты

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 (неожиданное начало звуков или модуляции звуков).

Тонотопические карты

Диапазон звуковой частоты, на которую отвечают нейроны слуховой коры уже, чем для нейронов спирального ганглия и мозгового ствола.

Это объясняется, с одной стороны, высокой степенью специализации нейронов коры, а с другой стороны — феноменом латерального и возвратного торможения, усиливающего разрешающую способность нейронов воспринимать необходимую частоту звука.

Тонотопические карты

Многие нейроны слуховой коры, особенно в слуховой ассоциативной коре, отвечают не только на специфические звуковые частоты.

Эти нейроны «ассоциируют» звуковые частоты с другими видами сенсорной информации. В самом деле, теменная часть слуховой ассоциативной коры перекрывает соматосенсорную область II, что создаёт возможность ассоциации слуховой информации с соматосенсорной информацией.

Бинауральный слух

Человек определяет звук, двумя путями:

1. *Временем задержки между поступлением звука в одно ухо и в противоположное ухо:*

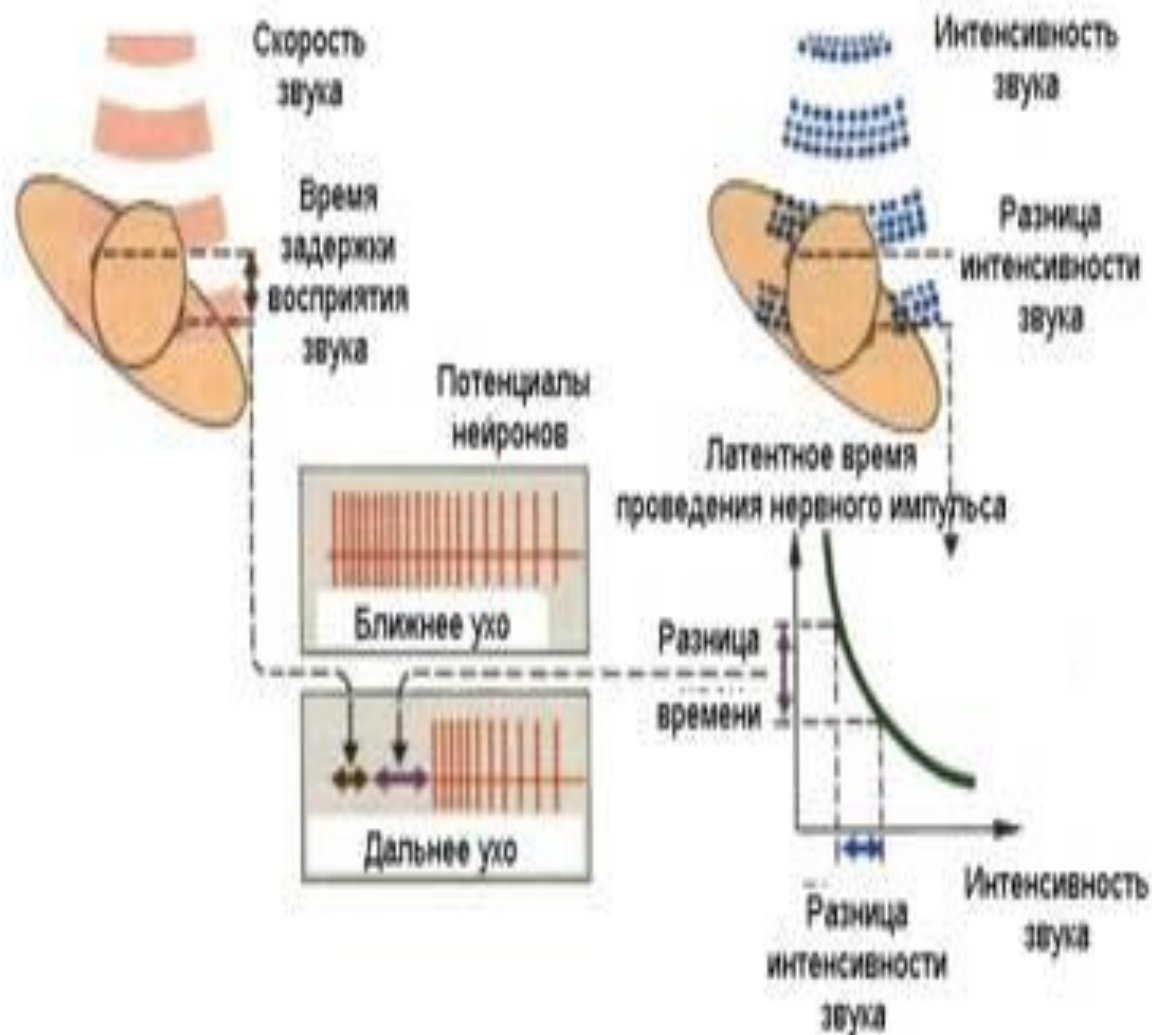
если источник звука находится по средней линии спереди или сзади, то даже минимальный сдвиг (до 1 углового градуса) от средней линии, улавливается человеком.

Бинауральный слух

2. Различием между интенсивностью звуков в двух ушах:

при высоких частотах звука размер головы заметно превышает длину звуковой волны, и волна отражается головой, что приводит к возникновению разницы в интенсивности звуков, приходящих к правому и левому уху.

Слуховая ориентация в пространстве



- Такое тонкое сравнение минимальной разницы во времени прихода звука осуществляется ЦНС в точках, где осуществляется конвергенция слуховых сигналов. Этими точками конвергенции являются верхние оливы, нижнее двуххолмие, первичная слуховая кора.

Инфразвук \rightarrow Звук \rightarrow Ультразвук
До 20 Гц 20 Гц-20 кГц От 20 кГц



ультразвук

Очень высокий звук не
воспринимаемый человеческим ухом.
Применяется в медицине с лечебной целью

Звук

Воспринимаемый
человеческим
ухом

инфразвук

Очень низкий звук не воспринимаемый
человеческим ухом. Вызывает чувство
усталости, страха, повышенную раздражимость

СИМПТОМЫ.

- *Колебания средней интенсивности* могут стать причиной расстройства пищеварения, сердечно-сосудистой, дыхательной систем, нарушения психики с самыми неожиданными последствиями.

Инфразвук высокой интенсивности, влекущий за собой резонанс, из-за совпадения частот колебаний внутренних органов и инфразвука, приводит к нарушению работы практически всех внутренних органов, возможен смертельный исход из-за остановки сердца, или разрыва кровеносных сосудов;

Источник инфразвука	Характерный частотный диапазон инфразвука	Уровни инфразвука
Автомобильный транспорт	Весь спектр инфразвукового диапазона	Снаружи 70-90 дБ, внутри до 120 дБ
Железнодорожный транспорт и трамваи	10-16 Гц	Внутри и снаружи от 85 до 120 дБ
Промышленные установки аэродинамического и ударного действия	8-12 Гц	До 90-105 дБ
Вентиляция промышленных установок и помещений, то же в метрополитене	3-20 Гц	До 75-95 дБ
Реактивные самолеты	Около 20 Гц	Снаружи до 130 дБ
Тракторы на резиновом ходу , грузовики	1.5 – 3 Гц	
Гусеничные тракторы	5 Гц	

Инфразвук в воде

«Голос моря» может предупредить о приближающемся шторме. Своеобразными индикаторами шторма являются медузы. На краю «колокола» у медуз расположены примитивные слуховые колбочки, способные воспринимать инфразвуки с частотой 8-13 Гц. Они слышат шторм за сотни километров и за 20 часов до того, как он достигнет этой местности, и уходят на глубину.



Вестибулярный анализатор



Вестибулярный

анализатор

Совокупность ~~механорецепторов и нервных~~ структур, обеспечивающих восприятие и анализ ориентации тела в пространстве.

Рефлексы, вызываемые вестибулярными раздражителями,

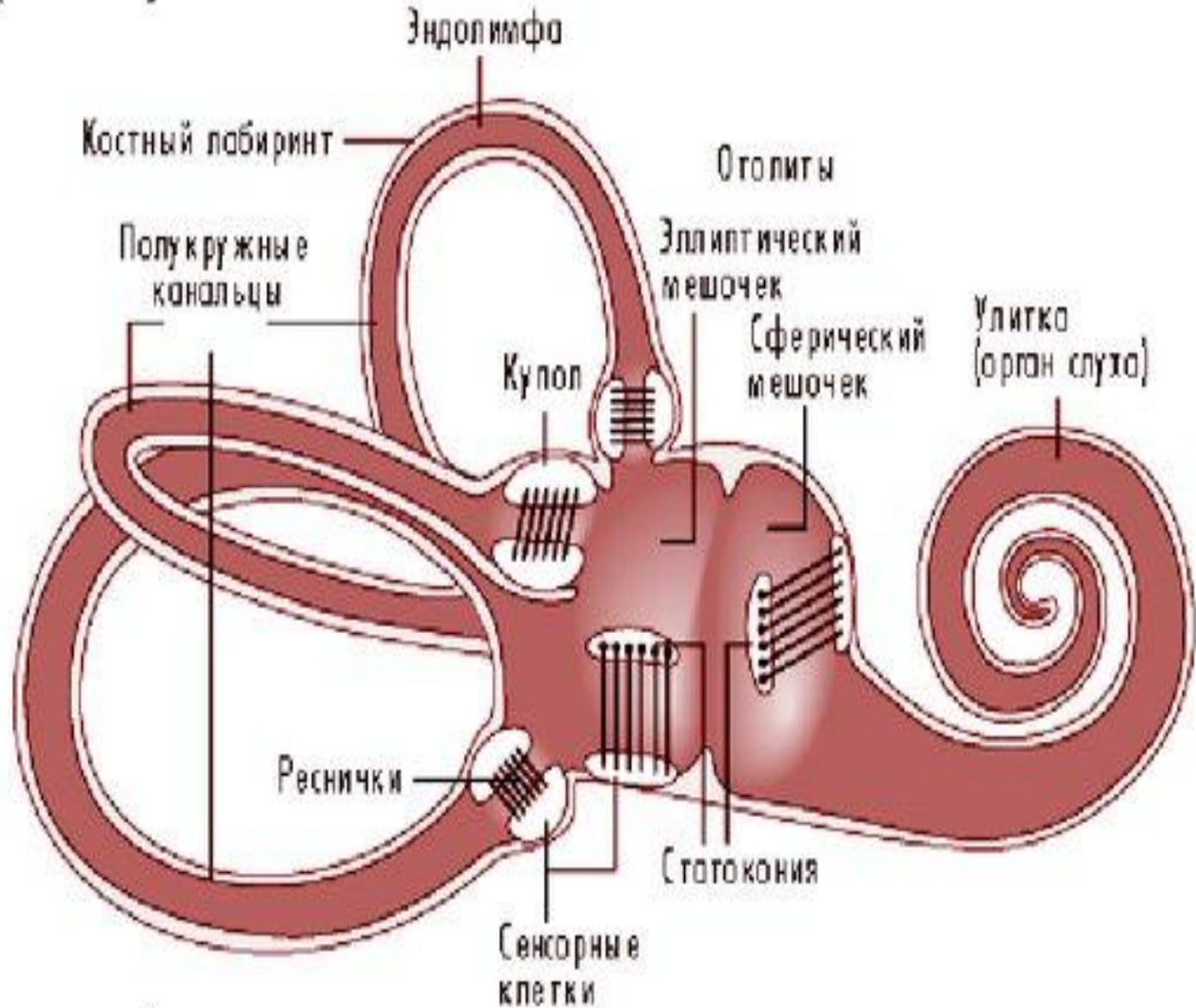
делятся на *статические* и *статокинетические*.

Статические рефлексы поддерживают равновесие при положении тела стоя и разных углах наклона: обеспечиваются **отолитовыми органами маточки и мешочка** преддверия внутреннего уха.

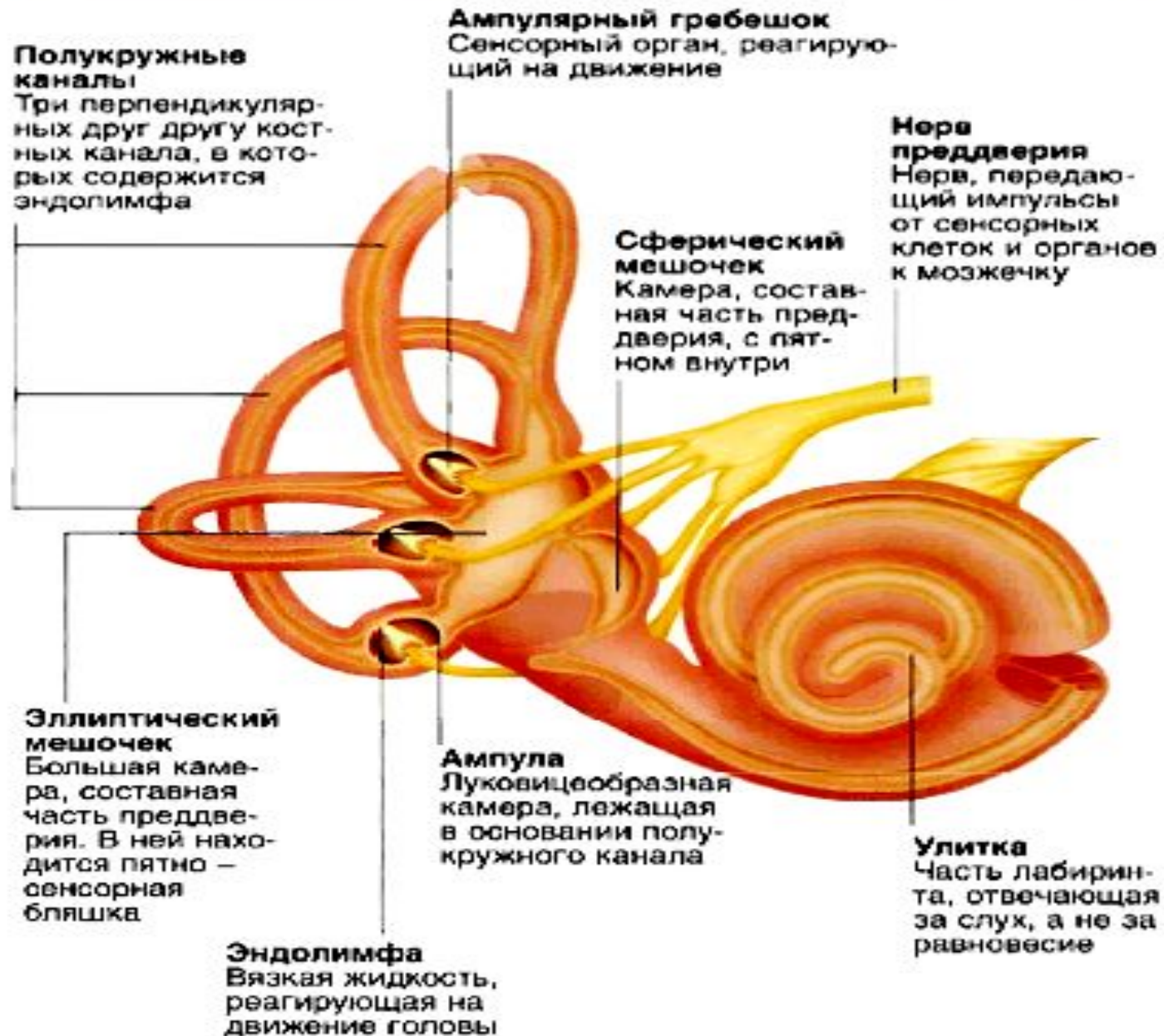
Статокинетические рефлексы реализуются во время движений и обеспечиваются как **отолитовыми органами**, так и **ампулярными гребешками** полукружных каналов.

Вестибулярный

аппарат



Вестибулярный аппарат



Рецепторный аппарат

- В преддверии находится 2 мешочка – **круглый** (sacculus) и **эллиптический** (маточка, utriculus).

В них располагается **отолитовый аппарат** – скопление **рецепторных (волосковых)** клеток.

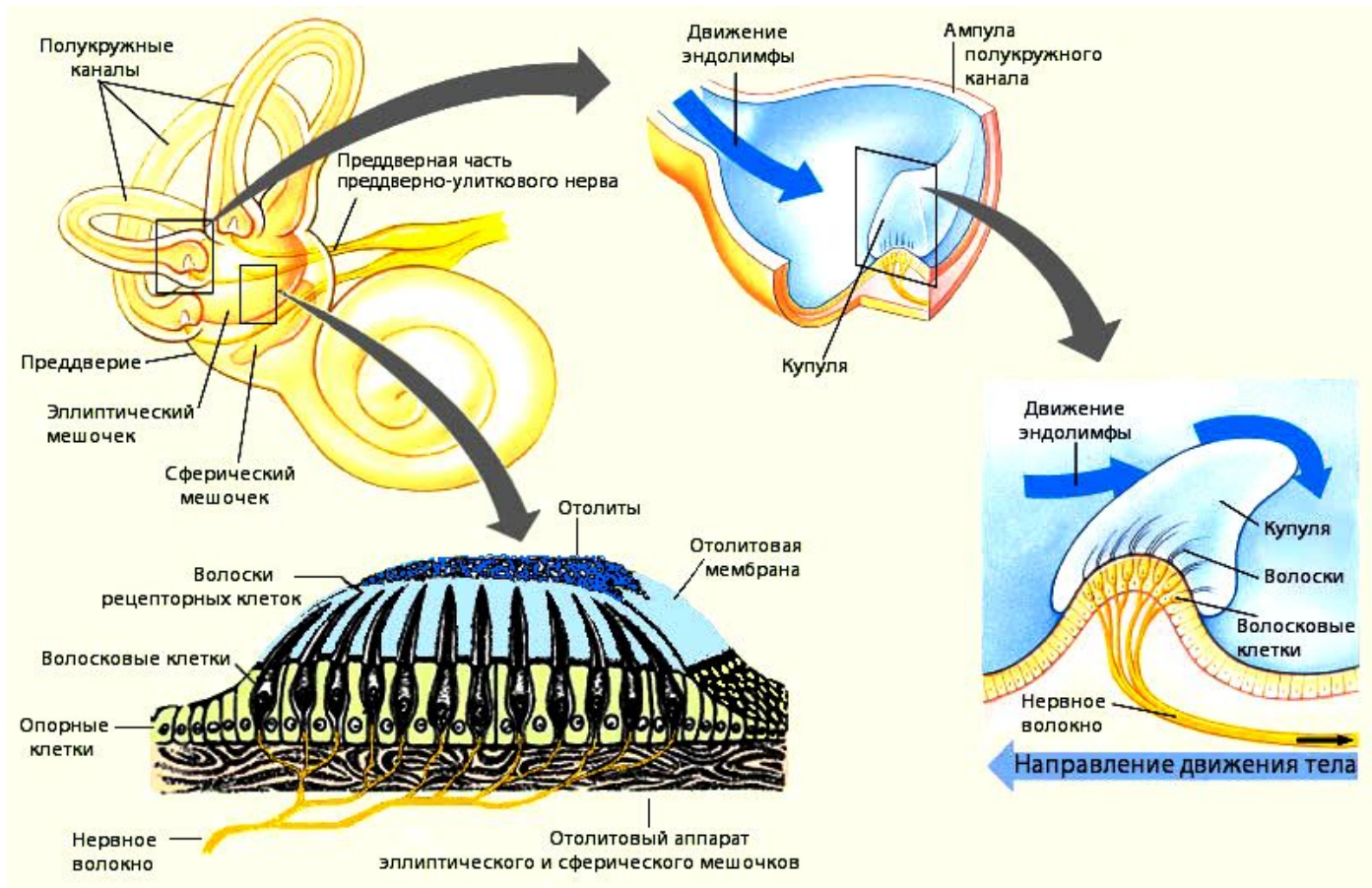
Волосковые рецепторные клетки в апикальной части содержат 40–110 неподвижных волосков (**стереоцилии**) и одну подвижную ресничку (**киноцилия**), расположенную на периферии пучка стереоцилий. Они пронизывают желеобразную мембрану, которая содержит кристаллы **карбоната Ca^{2+}** – **отолиты**.

Рецепторный аппарат

Возбуждение клеток происходит при скольжении отолитовой мембраны по волоскам, то есть их сгибании.

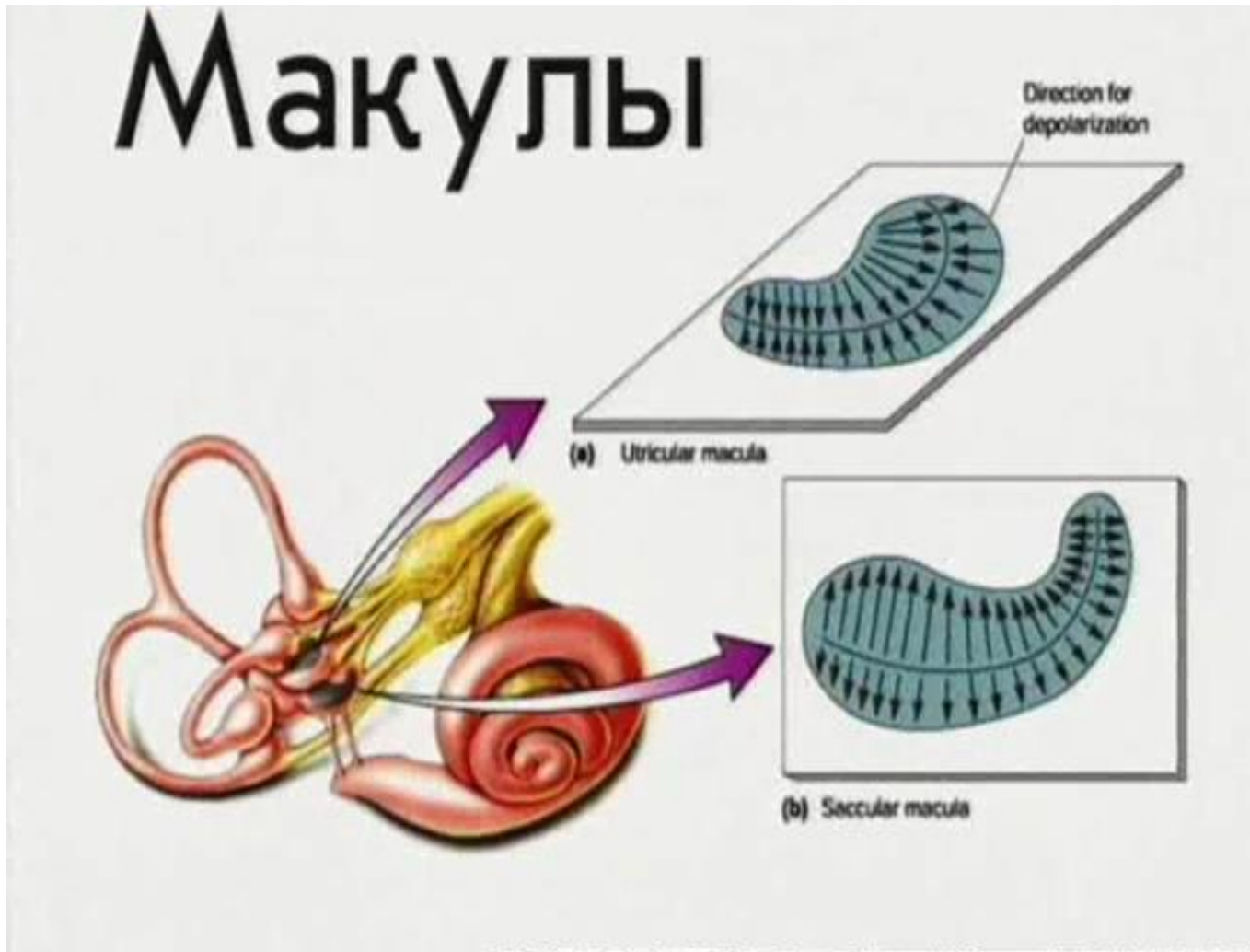
Рецепторные клетки находятся, также, в **гребешках ампул полукружных каналов**, но погружены они в **куполу**.

Полукружные каналы, как и весь лабиринт, заполнены **эндолимфой**.



Гребешки и пятна — воспринимающие области вестибулярного органа — содержат рецепторные волосковые клетки. В полукружных каналах происходит регистрация вращательных движений (*угловое ускорение*), в маточке и мешочке — *линейное ускорение*.

В утрикулисе и саккулисе комплексы волосковых клеток собраны в группы овальной формы – макулы.



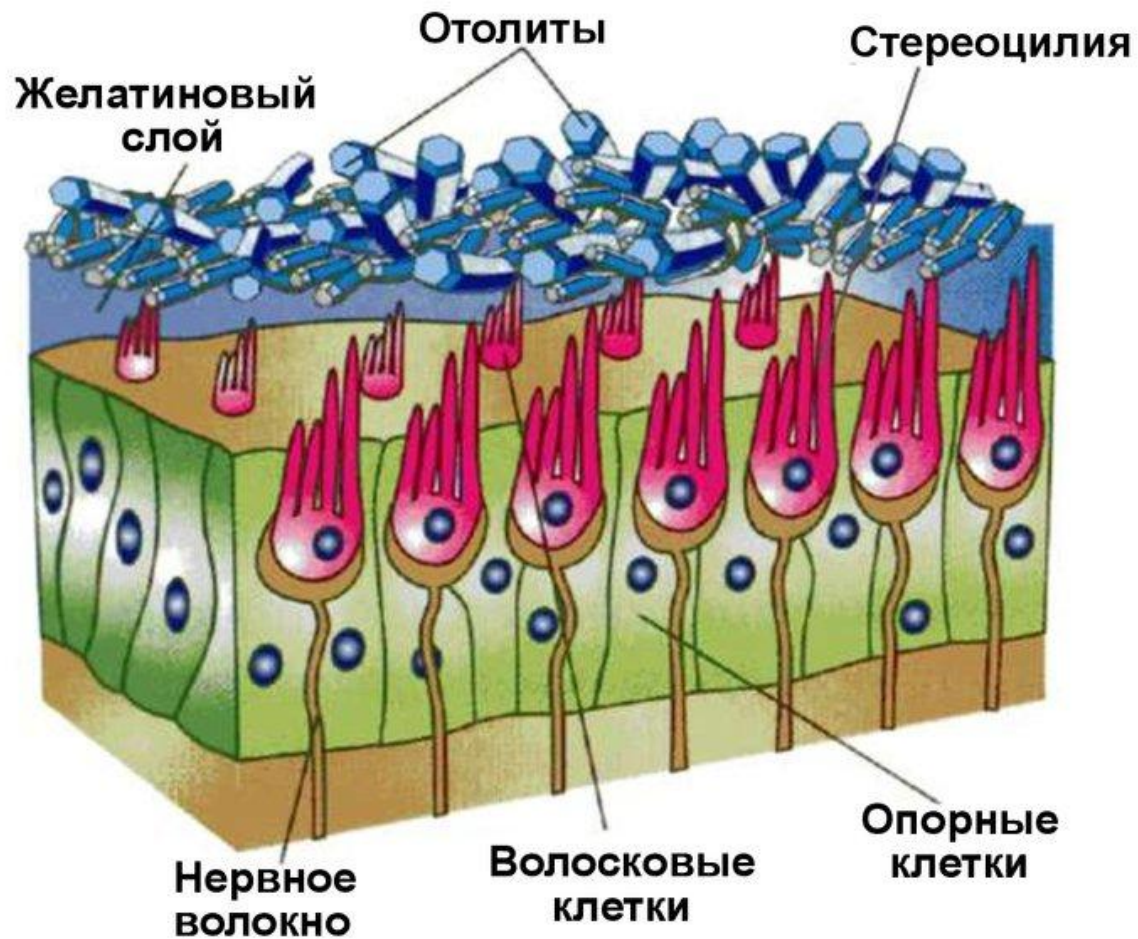
Пятно эллиптического мешочка лежит горизонтально и обеспечивает информацию при **движении головы из стороны в сторону.**

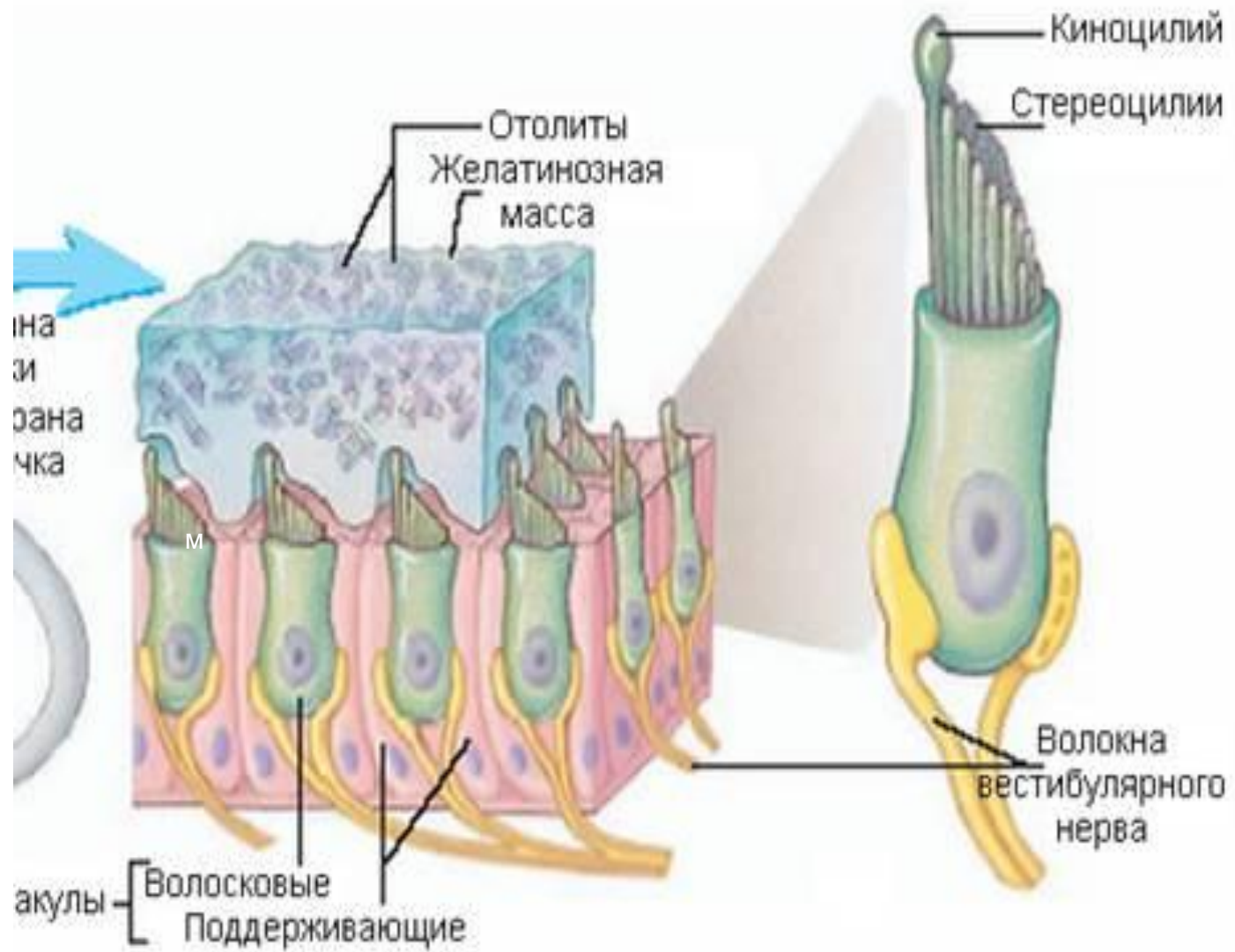
Пятно сферического мешочка реагирует на **наклон головы назад и вперед.**

Вместе они контролируют все возможные положения головы.

Отростки волосковых клеток погружены в отолитовую мембрану

ОТОЛИТОВ АППАРАТ





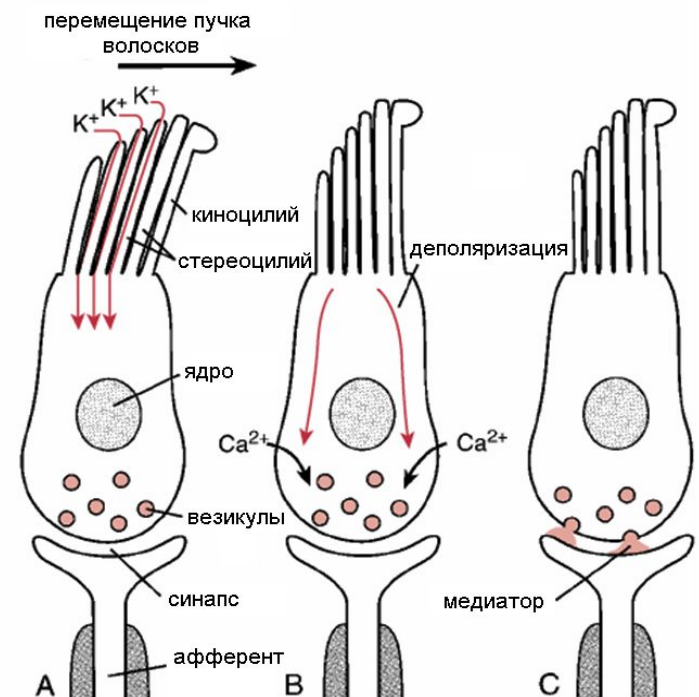
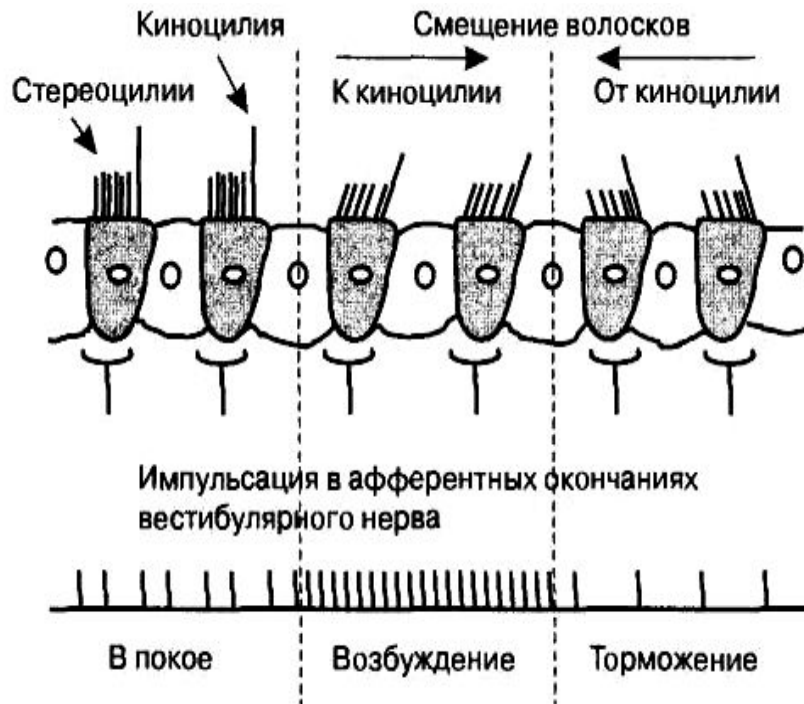
Сила инерции, которая возникает при линейных ускорениях: во время движений "вверх - вниз", "вперед-назад" действует на эндолимфу и отолитовую мембрану по-разному. Более тяжёлая, и иннерционная мембрана отстает от эндолимфы в начале движения и позднее останавливается в случае торможения.

Поэтому, именно, в эти моменты и создаются условия для возникновения возбуждения.

При направлении раздражающего воздействия от стереоцилий к киноцилии волосковая клетка возбуждается (происходит **деполяризация**).

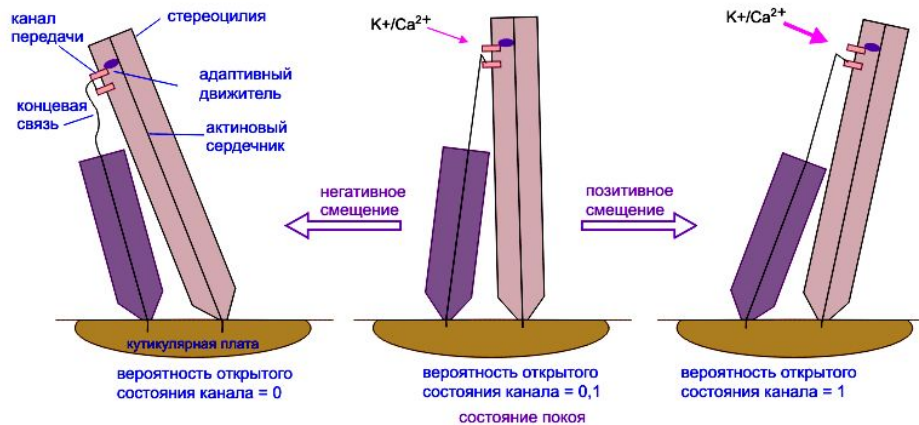
При противоположном направлении стимула происходит угнетение ответа (**гиперполяризация**).

При возбуждении в волосковых клетках генерируется РП и происходит выброс АХ, который и активирует афферентные окончания вестибулярного нерва.

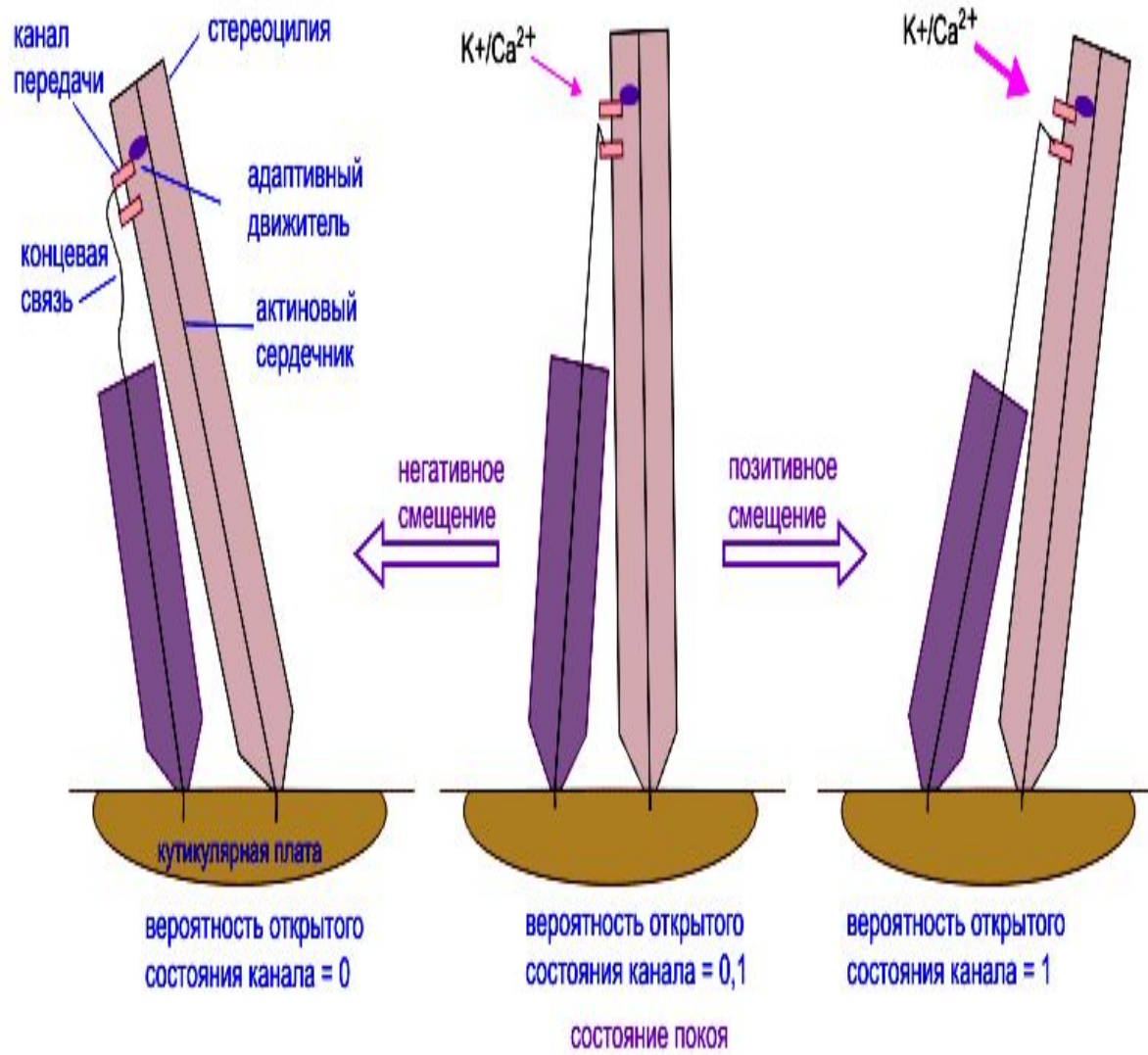


Развитие рецепторного потенциала происходит при изгибе волосков в правильном направлении.

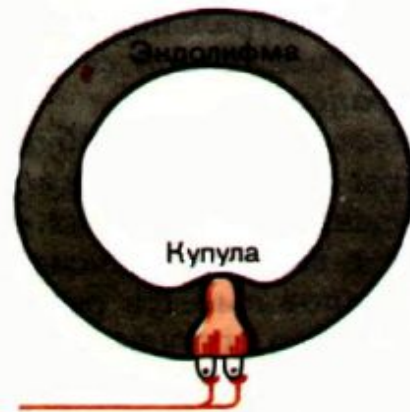
При этом возникает активация механочувствительных калиевых каналов.



ионы	Перилимфа, мМ	Эндолимфа мМ
Na ⁺	154	1
K ⁺	3	161
Cl ⁻	128	131



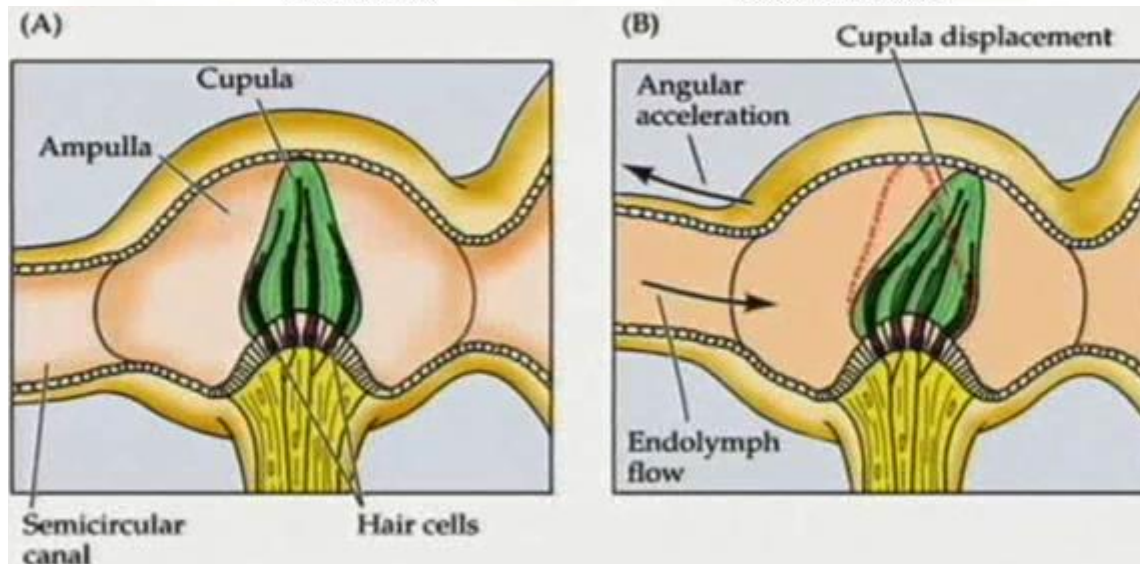
ПОЛУКРУЖНЫЕ КАНАЛЫ



В ПОКОЕ



УСКОРЕНИЕ



- Полукружные каналы детектируют поворот или вращение головы.
- Когда голова начинает поворачиваться в каком-либо направлении, - эндолимфа в полукружных каналах, в силу её большой инерционности, остаётся некоторое время в стационарном состоянии.
- Полукружные каналы в это время продолжают движение, что вызывает ток эндолимфы в направлении, противоположном повороту головы.
- Это приводит к активации окончаний вестибулярного нерва, и частота нервных импульсов превышает частоту спонтанных ПД в состоянии покоя.

Реакции организма, вызванные стимуляцией полукружных каналов

Стимуляция полукружных каналов вызывает субъективные ощущения в виде головокружения, тошноты и других реакций, связанных с возбуждением вегетативной нервной системы.

К этому добавляются объективные проявления в виде изменения тонуса глазных мышц (нистагм) и тонуса антигравитационных мышц (реакция падения).

Вестибулярная ветвь VIII нерва образована отростками примерно 19 тыс. биполярных нейронов, образующих чувствительный ганглий.

Периферические отростки этих нейронов подходят к волосковым клеткам каждого полукружного канала, маточки и мешочка, а центральные отростки направляются в **вестибулярные ядра продолговатого мозга.**

Аксоны нервных клеток второго порядка связаны со спинным мозгом (преддверно–спинномозговой путь, оливо–спинномозговой путь) и поднимаются в составе медиальных продольных пучков к двигательным ядрам черепных нервов, осуществляющих контроль движений глаза.

Имеется также путь, проводящий импульсы от вестибулярных рецепторов через таламус к коре больших полушарий мозга.

ПРОЕКЦИОННЫЕ ПУТИ ВЕСТИБУЛЯРНОГО АППАРАТА

- Есть два основных пути поступления вестибулярных сигналов в кору : 1) **прямой** — через дорсомедиальную часть вентрального постлатерального ядра; 2) **непрямой** (вестибуло-церебелло-таламический путь) - через медиальную часть вентролатерального ядра. В КБП основные афферентные проекции вестибулярного аппарата локализованы в **задней части постцентральной извилины**.
- В моторной зоне коры спереди от нижней части центральной борозды обнаружена **вторая вестибулярная зона**.

При сильных и длительных нагрузках на вестибулярный аппарат появляется патологический симптомокомплекс (морская болезнь) – изменение сердечного ритма, сосудистых реакций, сокращения желудка, головокружение, тошнота.

Есть две очень малочисленные группы людей, которые прямо противоположны друг другу по восприимчивости морской болезни — одни её вообще не чувствуют, организм других в принципе не может адаптироваться к условиям моря, и морская болезнь у них длится всё время нахождения в море. Известным примером последнего типа людей является английский адмирал Нельсон.



- К вестибулосоматическим реакциям относят вестибулярный нистагм - ритмические скачкообразные движения глазных яблок.

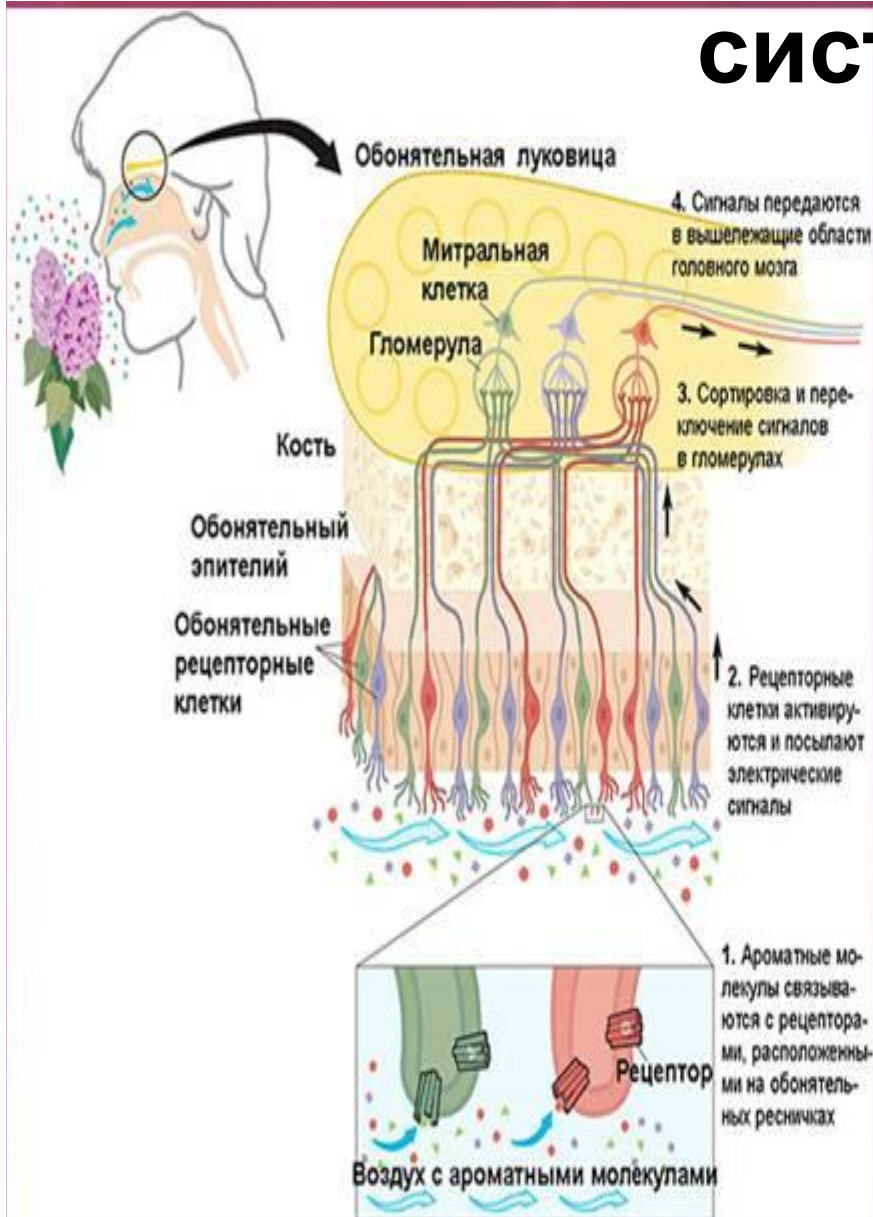
Он возникает вследствие раздражения **рецепторов полукружных каналов**.

Раздражение горизонтальных каналов вызывает горизонтальный нистагм, сагиттальных - вертикальный, фронтальных - ротаторный.

- Раздражение **отолитового аппарата** тормозит проявления нистагма и активирует рефлексы поперечнополосатых мышц.

Обонятельная сенсорная система

система



Обонятельная луковица отвечает за первичную переработку электрического сигнала.

4. В передней части головного мозга находится **лимбическая система**, в которой анализируются и запахи, и эмоции.

2. **Обонятельный эпителий** покрыт слоем слизи толщиной около 20 микрон.

1. **Пахучие молекулы** через ноздри попадают на эпителий носовой полости.

2а. В верхней части обонятельной клетки находятся **аксоны**, которые передают информацию дальше в головной мозг.

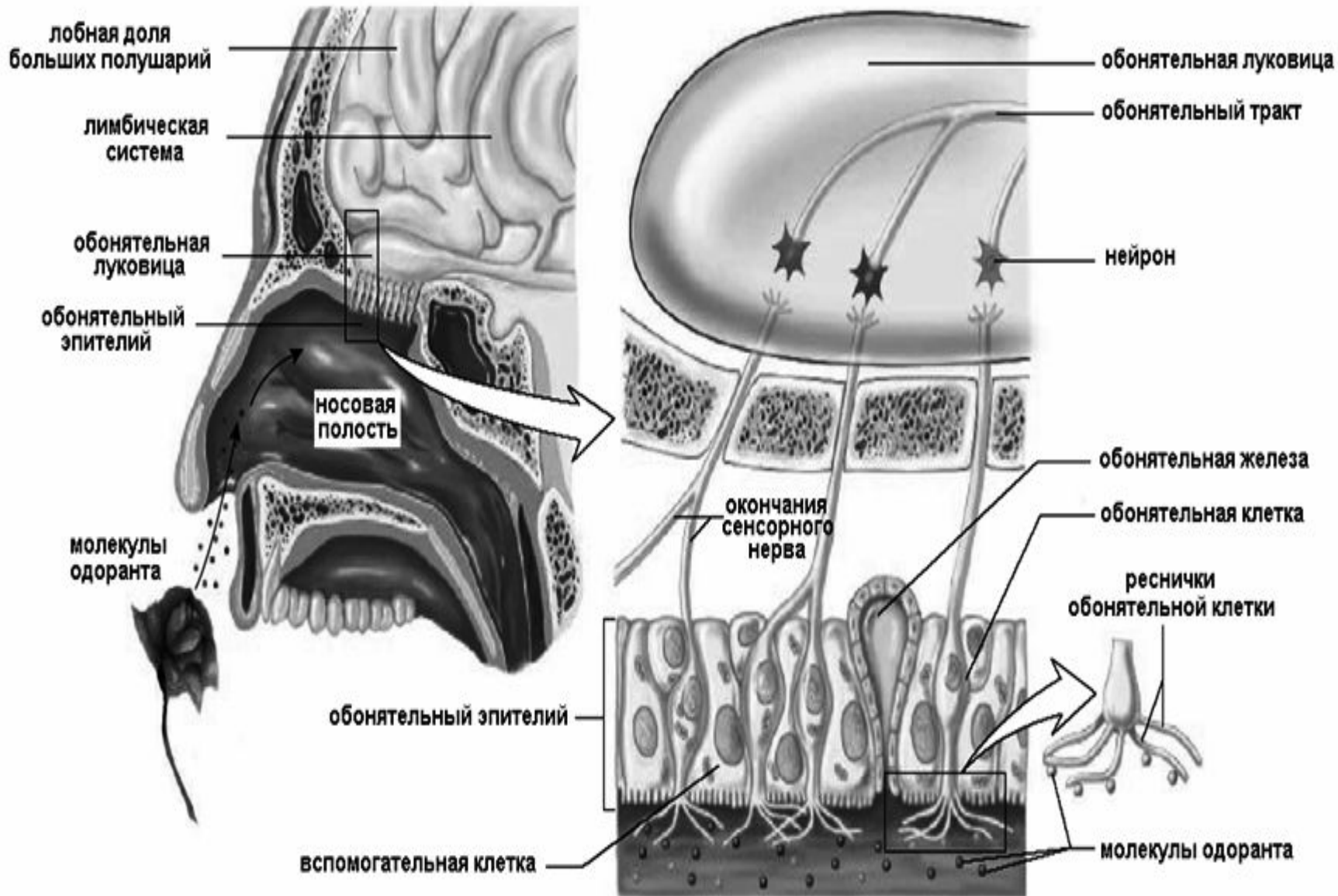
2б. На нижнем уровне нервной клетки располагаются **белки-рецепторы**.



Первичные или основные:

- камфорный - (камфора, 1,8-цинеол)
- острый или едкий - (уксусная или муравьиная кислоты)
- мятный - (масляная или изовалериановая к-ты)
- цветочный - (альфа-ионон, бета-фенилэтиловый спирт)
- мускусный - (циклические кетоны - цибетон. мускусный кетон)
- эфирный - (1,2-дихлорэтан, бензилацетат)
- гнилостный - (сероводород, этилмеркаптан)

Вторичные или сложные (до 10 тысяч)



вентируется. Обычно воздух спокойно движется над носовыми раковинами во время каждого дыхательного движения.

Количество воздуха, достигающего обонятельной области, заметно возрастает при интенсивном втягивании воздуха (принюхивание). Это происходит за счёт сокращения нижней части ноздрей, прижимающихся ближе к носовой перегородке и помогающих отклонить струю воздуха вверх.

Втягивание воздуха — полурефлекторный акт, возникающий в случаях, когда внимание привлечено новым запахом.

Обонятельный эпителий содержит опорные эпителиальные клетки и расположенные между ними примерно 100 млн рецепторных обонятельных клеток — биполярных обонятельных нейронов. Короткий и толстый дендрит (периферический отросток, направленный к поверхности обонятельной выстилки) каждого рецепторного нейрона имеет расширяющийся



От булавки отходит от 8 до 40 тонких обонятельных волосков — ресничек. Именно в эти погружённые в слизь волоски «вмонтированы» обонятельные молекулярные рецепторы. Под эпителием и в самой эпителиальной выстилке расположено множество обонятельных (боуменовых) желёз. Секретируемая ими слизь покрывает поверхность обонятельной выстилки. Слизь содержит воду,



Продолжительность жизни обонятельных клеток — 30–35 дней. Они относятся к обновляющейся клеточной популяции.

Предшественники обонятельных рецепторных клеток — базальные клетки эпителия обонятельной выстилки.



В обонятельной луковице человека различают шесть слоев, которые располагаются концентрически, считая от поверхности:

I слой - волокна обонятельного нерва;

II – слой обонятельных клубочков, сферических образований диаметром 100-200 мкм, в которых происходит первое синаптическое переключение волокон обонятельного нерва на нейроны обонятельной луковицы;

III - наружный сетевидный, содержащий пучковые клетки; дендрит такой клетки, как правило, вступает в контакт с несколькими клубочками

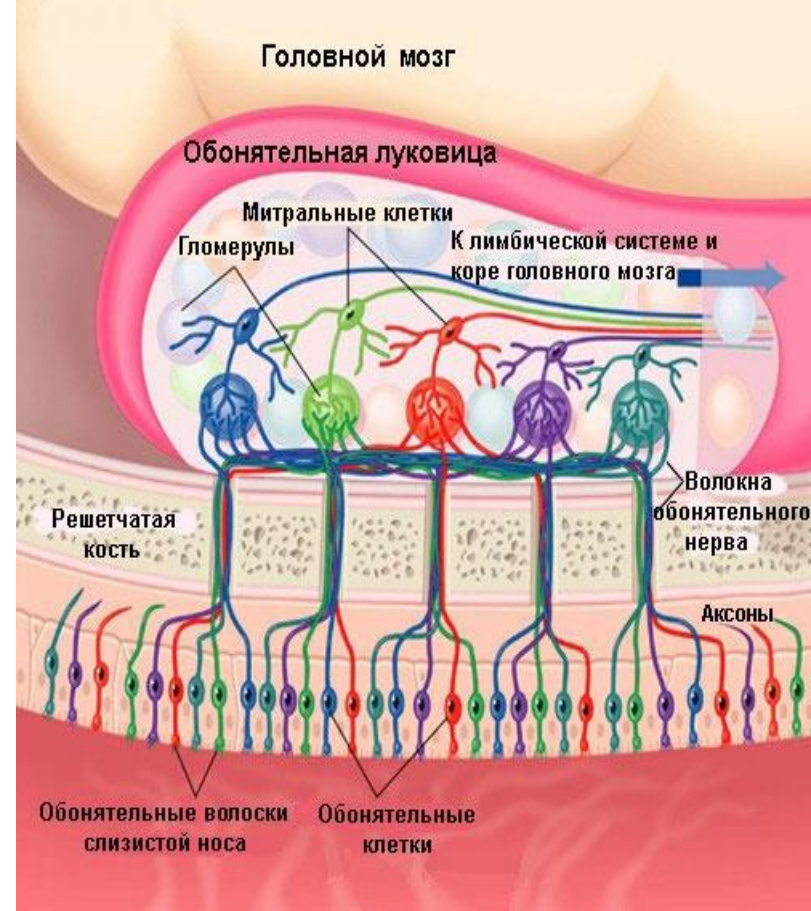
IV слой – тел митральных клеток. Это крупные нейроны (диаметр сомы не менее 30 мкм) с хорошо развитым апикальным дендритом большого диаметра, который связан только с одним клубочком. Их аксоны образуют *обонятельный тракт*, в состав которого входят также аксоны пучковых клеток. В пределах обонятельной луковицы аксоны митральных клеток отдают многочисленные коллатерали, образующие синаптические контакты в различных слоях обонятельной луковицы;

V слой - (внутренний сетевидный);

VI слой - зернистый слой, переходит в клеточные массы так называемого переднего обонятельного ядра, которое относят к обонятельным центрам 3-го порядка.

В обонятельной луковице аксоны рецепторных клеток образуют синапсы с дендритами митральных и пучковых клеток, формируя характерные комплексы — обонятельные клубочки.

В каждый клубочек конвергирует 25 т. аксонов рецепторных клеток, тех, которые 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,

