

Физиология сенсорных систем

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

- *Сенсорные системы* – это воспринимающие системы организма (зрительная, слуховая, обонятельная, осязательная, вкусовая, болевая, тактильная, вестибулярный аппарат, проприоцептивная, интероцептивная).
- Для обозначения аппарата восприятия существует и другое понятие – *анализатор*.
- Понятие сенсорная система *шире*, чем анализатор. Она включает в себя дополнительные приспособления - систему настройки и систему саморегуляции.
- Сенсорная система предусматривает обратную связь между мозговыми анализирующими структурами и воспринимающим рецептивным аппаратом.
- Для сенсорных систем характерен также процесс адаптации к раздражению. *Адаптация* – это процесс приспособления сенсорной системы и ее отдельных элементов к действию раздражителя.
- То есть сенсорная система в отличие от анализатора активна, а не пассивна в передаче возбуждения.

В анализаторе выделяют 3 звена:

- 1 - периферическую часть, представленную рецептором воспринимающим раздражение и преобразующим его в нервное возбуждение;
- 2 - центральную часть, образованную несколькими уровнями обработки в ЦНС, самым высоким из которых является кора больших полушарий;
- 3 - проводниковый отдел - нервные пути, которые связывают рецептор и центральную часть анализатора.

Рецепторы

```
graph TD; A([Рецепторы]) --> B[экстерорецепторы]; A --> C[интерорецепторы]; A --> D[проприорецепторы]; B --> E[дистантные]; B --> F[контактные]; E --> G[зрительные, слуховые, обонятельные]; F --> H[температурные, тактильные, вкусовые]; C --> I[сигнализируют о состоянии внутренних органов и изменениях химического состава тканевой жидкости, содержимого пищеварительного тракта]; D --> J[сигнализируют о состоянии опорно-двигательного аппарата];
```

экстерорецепторы

дистантные

зрительные,
слуховые,
обонятельные

контактные

температурные,
тактильные,
вкусовые

интерорецепторы

сигнализируют о
состоянии
внутренних
органов и
изменениях
химического
состава
тканевой жидкости,
содержимого
пищеварительного
тракта

проприорецепторы

сигнализируют
о состоянии
опорно-
двигательного
аппарата

Классификация рецепторов

Все рецепторы делятся по расположению на экстерорецепторы, интерорецепторы и проприорецепторы.

1. **Экстерорецепторы** воспринимают раздражение из внешней среды, расположены они в коже, в слизистых оболочках и в органах чувств.

2. **Интерорецепторы** воспринимают раздражение при изменении химического состава внутренней среды (хеморецепторы), а так же при изменении давления в тканях и органах (барорецепторы и механорецепторы).

3. **Проприорецепторы** - это рецепторы, которые воспринимают раздражение из мышц, сухожилий и связок, из фасций, костей, суставных капсул. Всё это О.Д.А. (опорно-двигательный аппарат).

По характеру раздражения рецепторы делят на **фоторецепторы, терморецепторы, механорецепторы, ноцирецепторы** и т.д.

Рецепторы

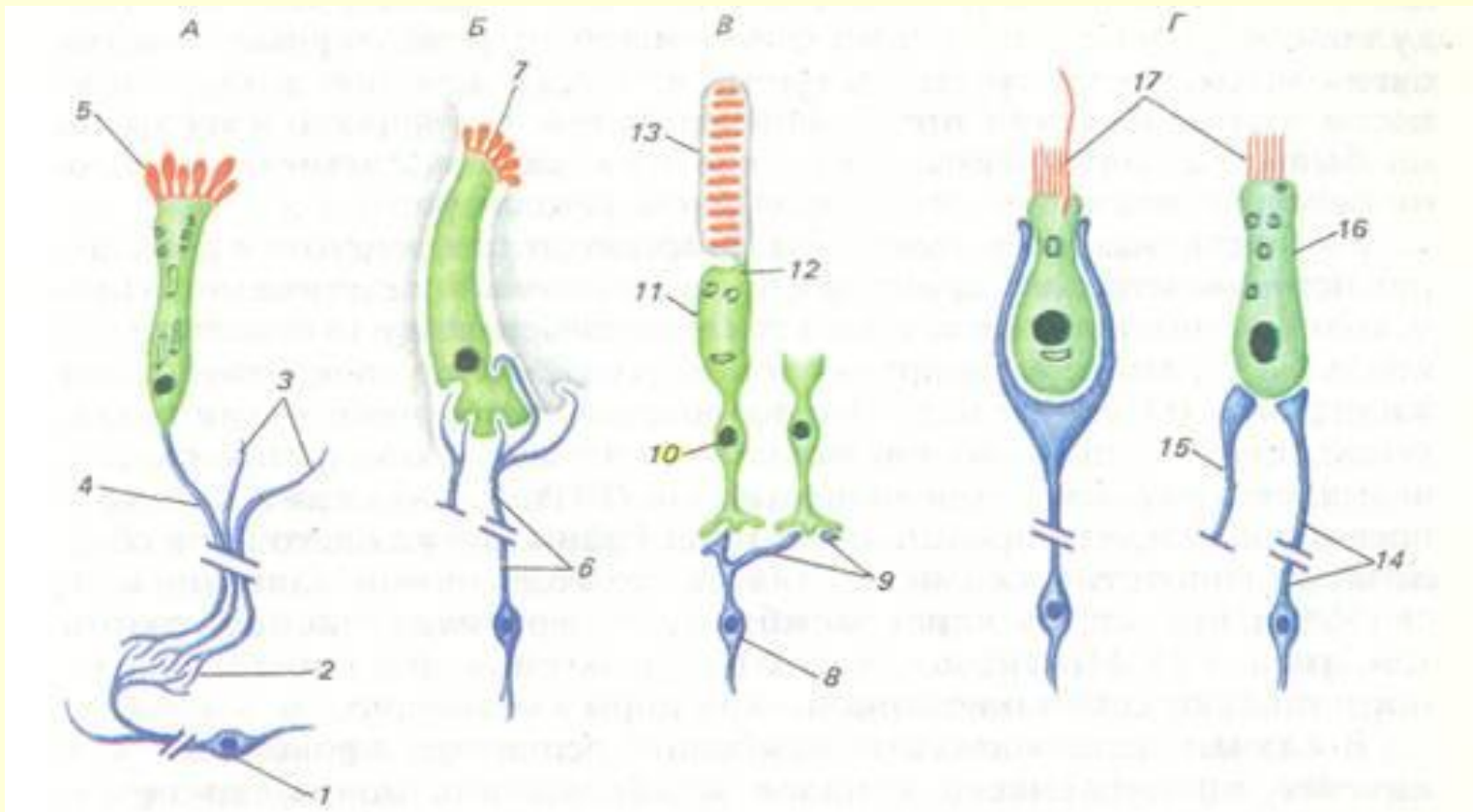
```
graph TD; A([Рецепторы]) --> B[первично-чувствующие]; A --> C[вторично-чувствующие];
```

первично-чувствующие

Являются отростками нейронов и преобразуют энергию внешнего стимула в возбуждение непосредственно на мембране рецептора, т.е. *могут сами генерировать потенциалы действия*

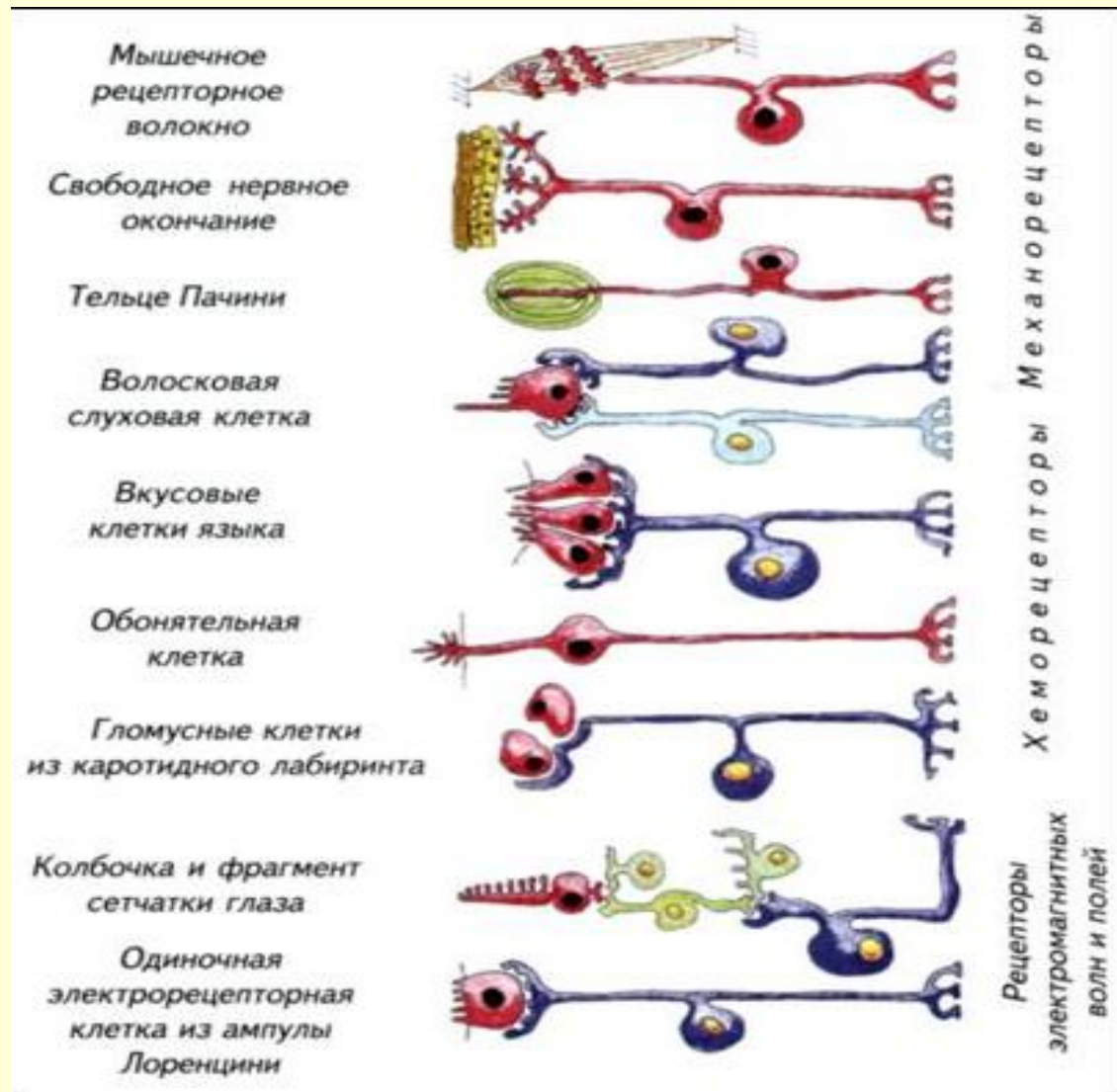
вторично-чувствующие

Имеется специальная клетка (эпителиальной или нейроэктодермальной природы), синаптически связанная с сенсорным нейроном. Во вторично-чувствующем рецепторе внешний стимул *вызывает лишь генерацию рецепторного потенциала*.

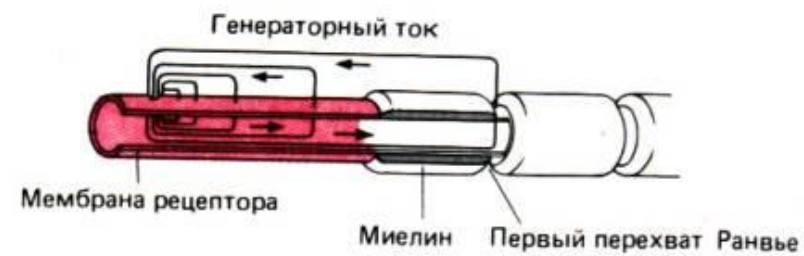
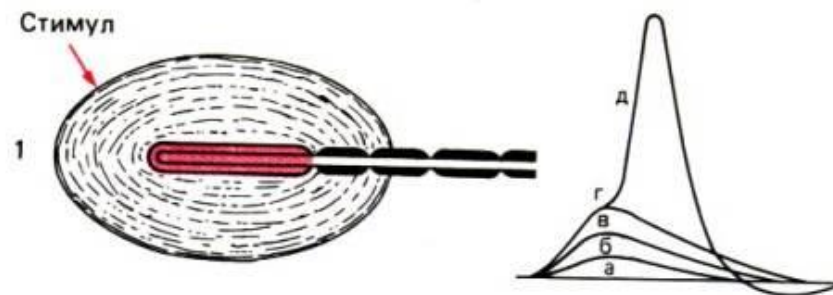


Специализированные первичные (А) и вторичные (Б—Г) рецепторные клетки. А — обонятельный рецептор; Б — вкусовой; В — фоторецептор; Г — вестибулярный и слуховой: 1 — митральная клетка, 2 — обонятельный клубочек, 3 — обонятельные нити, 4 — аксон, 5 — реснички, 6 — волокна chorda tympani 7 — микроворсинки, 8 — биполярная клетка, 9 — волокна, 10 — ядро, 11 — внутренний членик, 12 — рудимент реснички, 13 — наружный членик, 14 — эфферентное нервное волокно. 15 — эфферентный аксон, 16 — наружная волосковая клетка (улитка), 17 — волоски

Виды рецепторов



- Все известные типы рецепторов обладают *специфичностью*, т. е. они наиболее эффективно возбуждаются стимулом только одной модальности.
- Важным понятием сенсорной физиологии является *порог*.
- 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.



Параметры сенсорного сигнала:

- 1. качество;
 - 2. место;
 - 3. интенсивность;
 - 4. длительность воздействия.
-
- В рецепторах внешнее воздействие *кодируется* (преобразуется) в последовательность импульсов (сенсорный код).

Кодирование качества

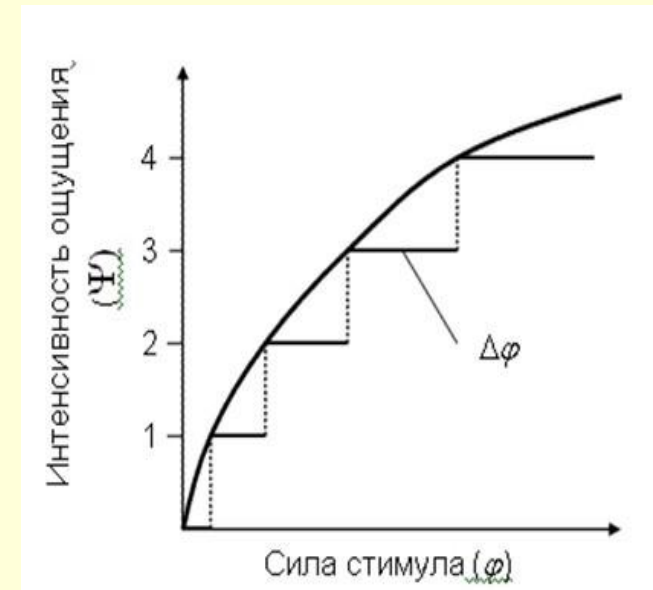
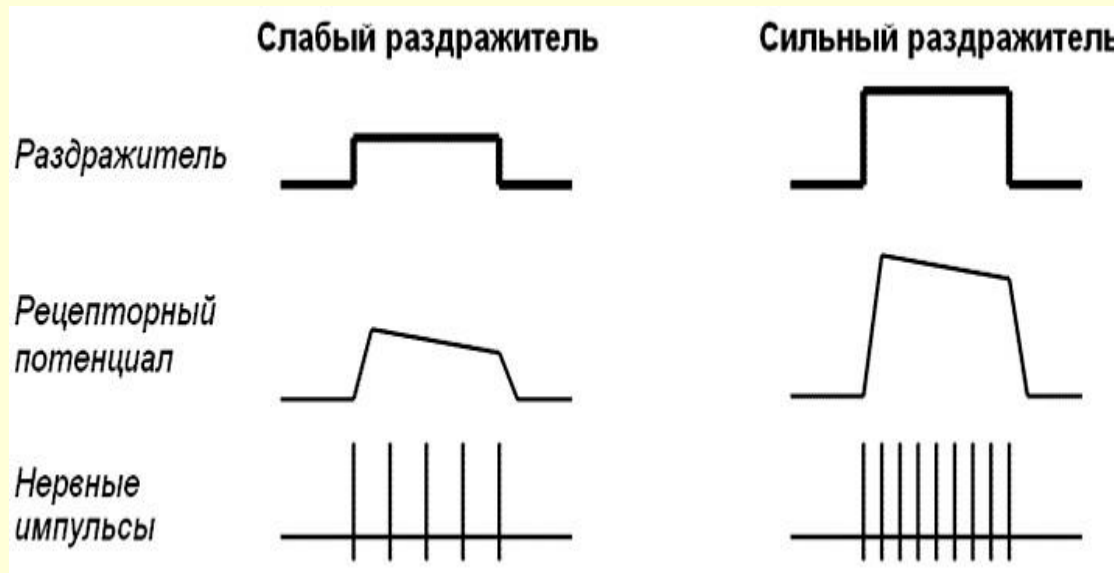
- Закон «специфических сенсорных энергий», сформулированный 150 лет назад И.Мюллером, гласит, что характер ощущения определяется не стимулом, а раздражаемым сенсорным органом. Пример: механическое воздействие на глаз вызывает ощущение света.
- Т.е. кодирование осуществляется за счет *специфичности рецепторов*, т.е. способности рецептора воспринимать раздражитель определенного вида (адекватный), к которому он приспособлен.
- Для многих сенсорных нейронов, передающих сигналы пачками, признаками воздействия могут служить число импульсов в пачке или продолжительность пачек, а также интервалы между ними и периодичность их следования.
- Пространственно-временное распределение электрической активности нервных волокон называют паттернами.
- Разнообразные качества стимулов могут кодироваться путем возникновения разных *паттернов активности* в сенсорном нейроне.

Кодирование места

- Осуществляется путем топической организации анализатора.
- Такой принцип кодирования получил название *меченой линии*.
- Суть этого принципа заключается в пространственно упорядоченном расположении нейронов на различных уровнях сенсорных систем соответственно характеристикам их рецептивных полей.
- *Рецептивным полем* называется часть рецепторной поверхности, от которой получает сигналы одно афферентное волокно.
- Рецептивные поля соседних элементов, как правило, перекрываются.

Кодирование интенсивности

- Показателем интенсивности воздействия часто служит частота передаваемого в ЦНС сигнала.
- Увеличение интенсивности раздражителя кодируется увеличением частоты импульсной активности. Это так называемое *частотное кодирование*.
- Зависимость между силой раздражителя и частотой в подавляющем большинстве рецепторов носит нелинейный характер.
- Для ряда рецепторов между интенсивностью стимула и частотой потенциалов действия существует логарифмическая зависимость - ощущение увеличивается пропорционально логарифму интенсивности раздражения. Эта зависимость получила название *закона Вебера-Фехнера*.



Кодирование длительности воздействия

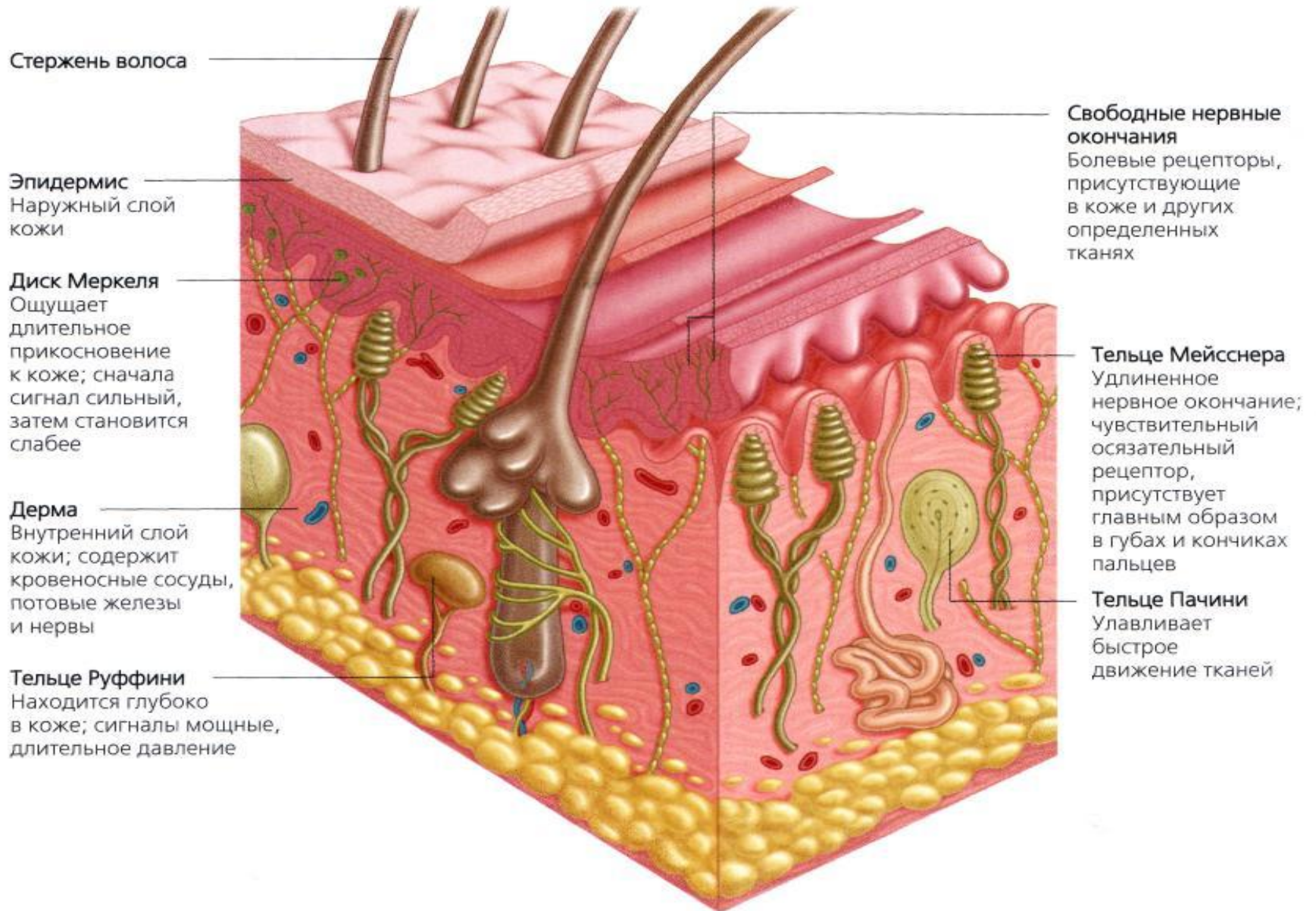
- Может осуществляться временем начала и окончания импульсации в нейроне.
- При длительном действии адекватного стимула порог срабатывания данного рецептора повышается. Это явление называется *адаптацией*.
- *Сенсорная адаптация* — общее свойство сенсорных систем, заключающееся в приспособлении к длительно действующему (фоновому) раздражителю.
- Адаптация проявляется в снижении абсолютной и повышении дифференциальной чувствительности сенсорной системы.
- Субъективно адаптация проявляется в привыкании к действию постоянного раздражителя

- Таким образом, на уровне рецепторов осуществляется первичное кодирование качества стимулов и их количественных характеристик — переход из присущей им формы физической и химической энергии в форму нервных импульсов.
- В центральном отделе сенсорной системы происходит частотно-пространственное кодирование, нейрофизиологической основой которого является пространственное распределение ансамблей специализированных нейронов и их связей с определенными видами рецепторов.
- Ни на одном уровне сенсорной системы не происходит восстановления стимула в его первоначальной форме, т. е. декодирование. Это основное отличие физиологического кодирования

ФИЗИОЛОГИЯ СОМАТОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ

В соматосенсорную систему включают систему кожной чувствительности и чувствительную систему скелетно-мышечного аппарата

Рецепторный аппарат кожи



В среднем на один квадратный сантиметр кожи приходится:
100 - 200 болевых рецепторов,
12 - 15 холодových,
1 - 2 тепловых рецептора и
около 25 тактильных.

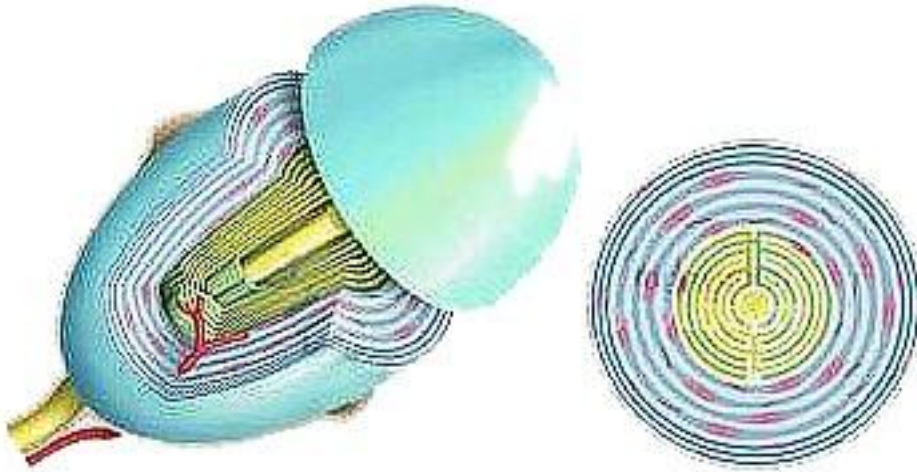
Примеры инкапсулированных рецепторов КОЖИ.

Тельца Мейснера - рецепторы осязания и давления, расположенные в дерме. Представляют собой слоистую структуру с нервным окончанием, проходящим между слоями. Являются быстроадаптирующимися. Обладают малыми рецептивными полями, то есть представляют тонкую чувствительность.



Примеры инкапсулированных рецепторов КОЖИ.

Тельце Фатера-Пачини



Тельца Пачини - инкапсулированные рецепторы давления в округлой многослойной капсуле. Располагаются в подкожно-жировой клетчатке. Являются быстроадаптирующимися (реагируют только в момент начала воздействия), то есть регистрируют силу давления. Обладают большими рецептивными полями, то есть представляют грубую чувствительность.

Рецепторы, воспринимающие тепло и холод

Концевая
колба Краузе



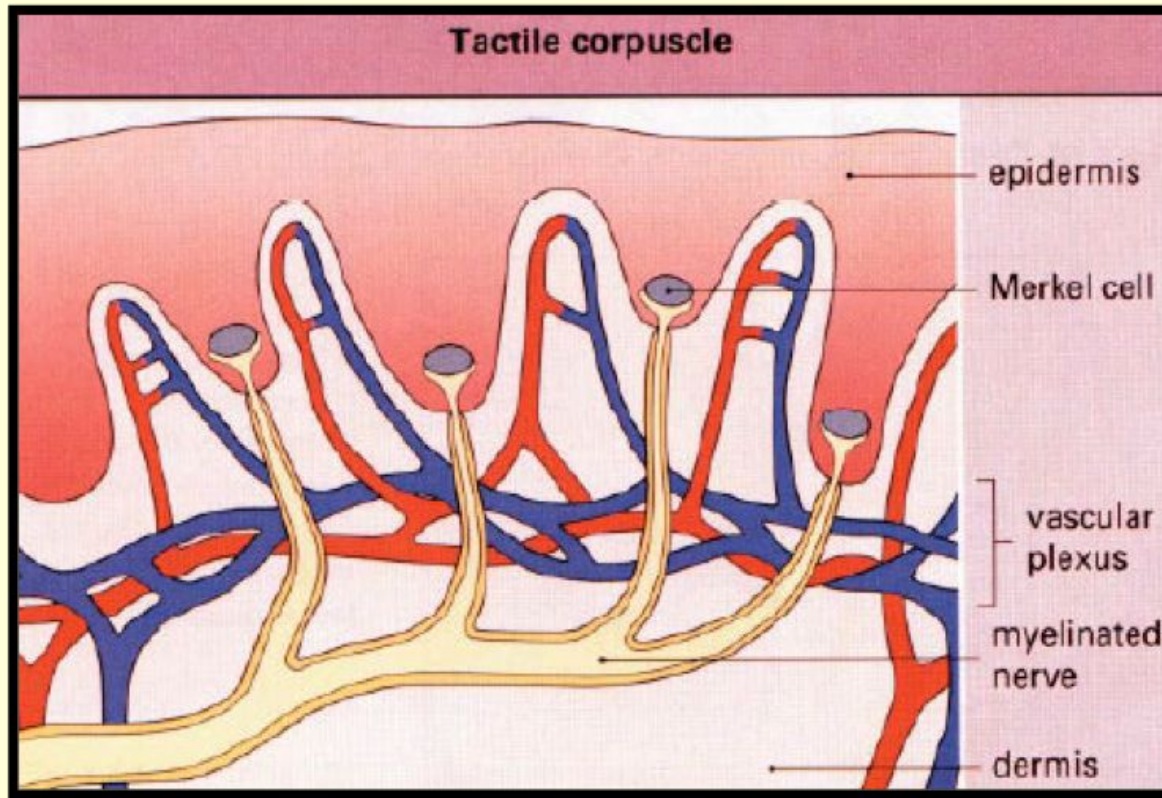
Тельца Руффини: залегают на большей глубине, чем тельца Краузе, и чувствительны к повышению температуры, поэтому они ощущают тепло. Поскольку они менее многочисленны, ощущение тепла воспринимается медленнее, чем ощущение холода. Поэтому легко можно обгореть на солнце.

На холодовое воздействие реагируют рецепторы, которые называют колбами Краузе, а на тепловое — тельца Руффини; последних гораздо меньше, чем колб Краузе.

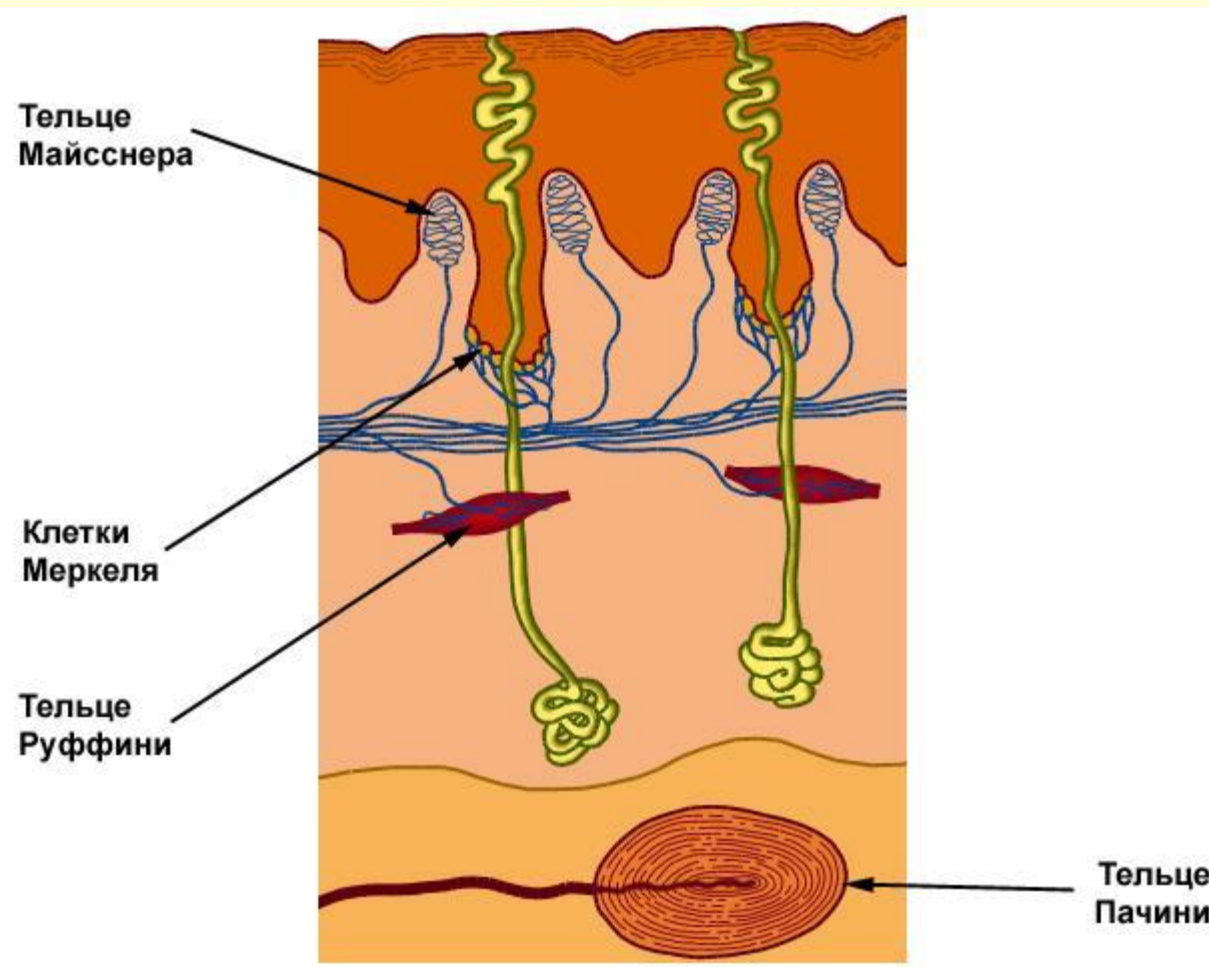
Всего насчитывается около 250000 холодовых и 30000 тепловых рецепторов.



Диски Меркеля



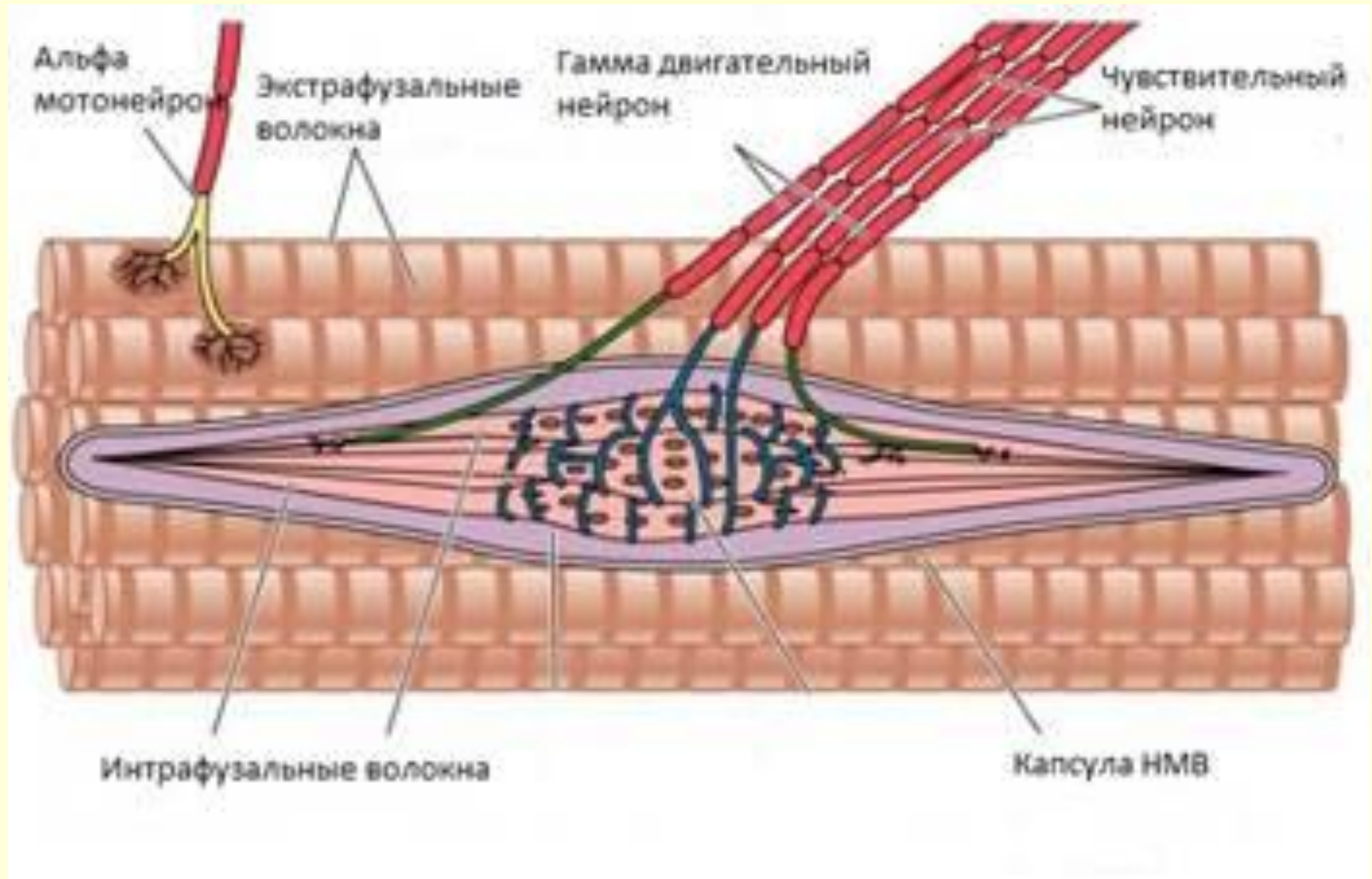
Тельца Меркеля - рецепторы давления. Являются медленноадаптирующимися (реагируют на всей продолжительности воздействия), то есть регистрируют продолжительность давления. Обладают малыми рецептивными полями. Адекватным стимулом для них служит прогибание эпидермиса при действии механического стимула на кожу.



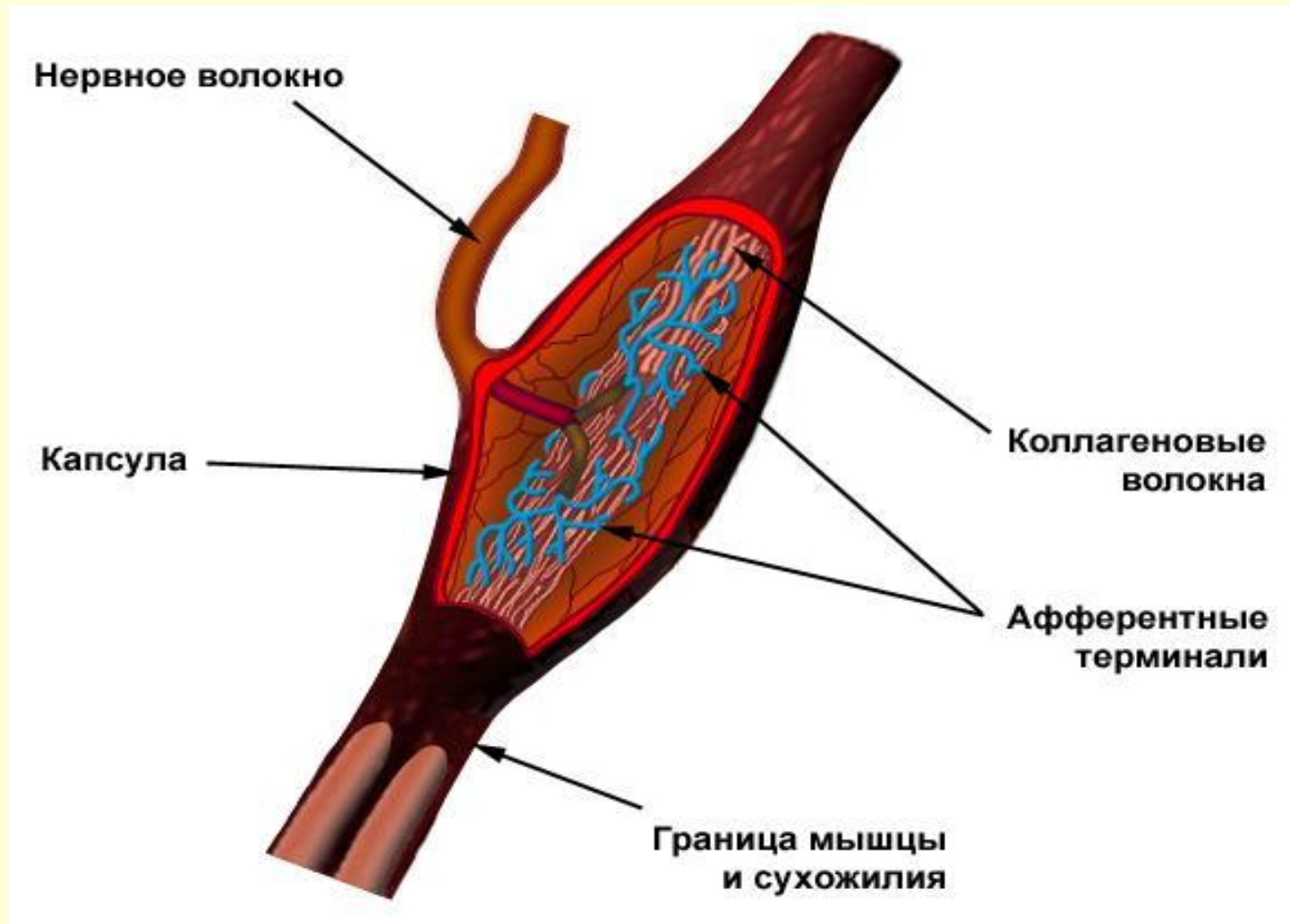
Проприорецепторы

- Проприорецепторы - чувствительные нервные окончания, расположенные в мышечно-суставном аппарате (мышцах, связках, суставных сумках).

Мышечное веретено



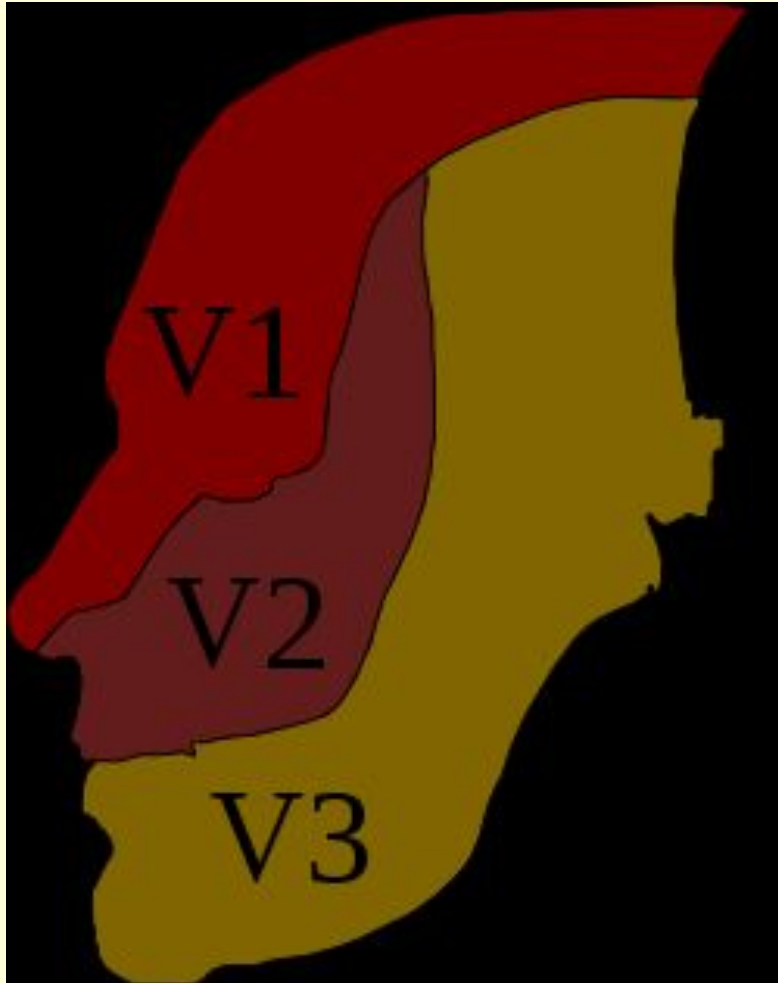
Сухожильный рецептор Гольджи



Рецепторы суставных сумок

- В суставных сумках находятся проприорецепторы, у которых частота разрядов меняется в соответствии как с положением сустава в покое, так и со скоростью его движения. Эти рецепторы почти не адаптируются, пока сохраняется постоянное положение сустава. Часть рецепторов отвечают на сгибание конечности повышением частоты импульсации, а на разгибание - ее понижением. Такое же количество рецепторов ведет себя противоположным образом. В суставах со многими степенями свободы имеются группы рецепторов с противоположными ответами практически для любого направления движения.
- Строение рецепторов суставных сумок изучено недостаточно. Суставная сумка содержит рецепторы типа телец Руффини и рецепторы, сходные по форме с тельцами Гольджи и тельцами Пачини.

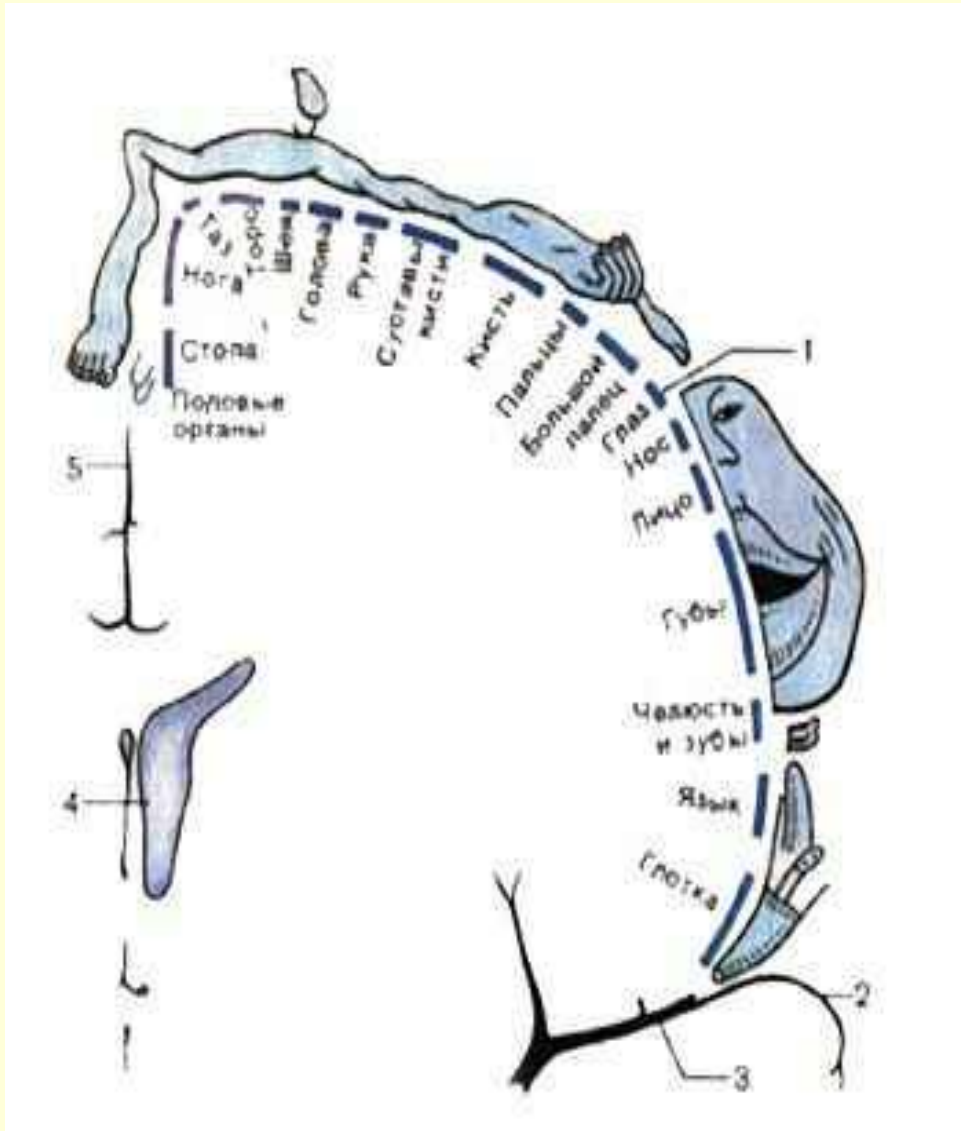
Схема зон иннервации тройничного нерва



- 1 - верхняя ветвь — глазничный нерв;
- 2 - средняя ветвь — верхнечелюстной нерв;
- 3 - нижняя ветвь — нижнечелюстной нерв.

Чувствительный гомункулус

*Показаны проекции
частей тела
человека на
область коркового
конца анализатора*



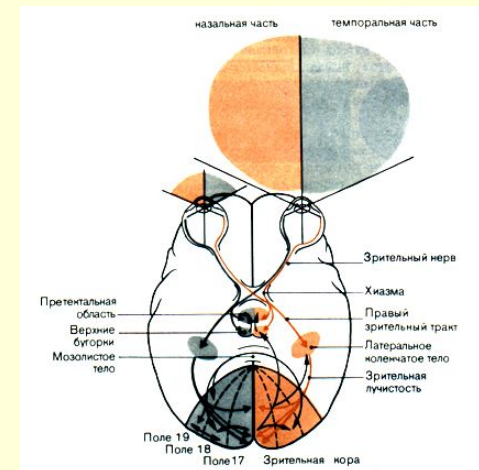
ФИЗИОЛОГИЯ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ



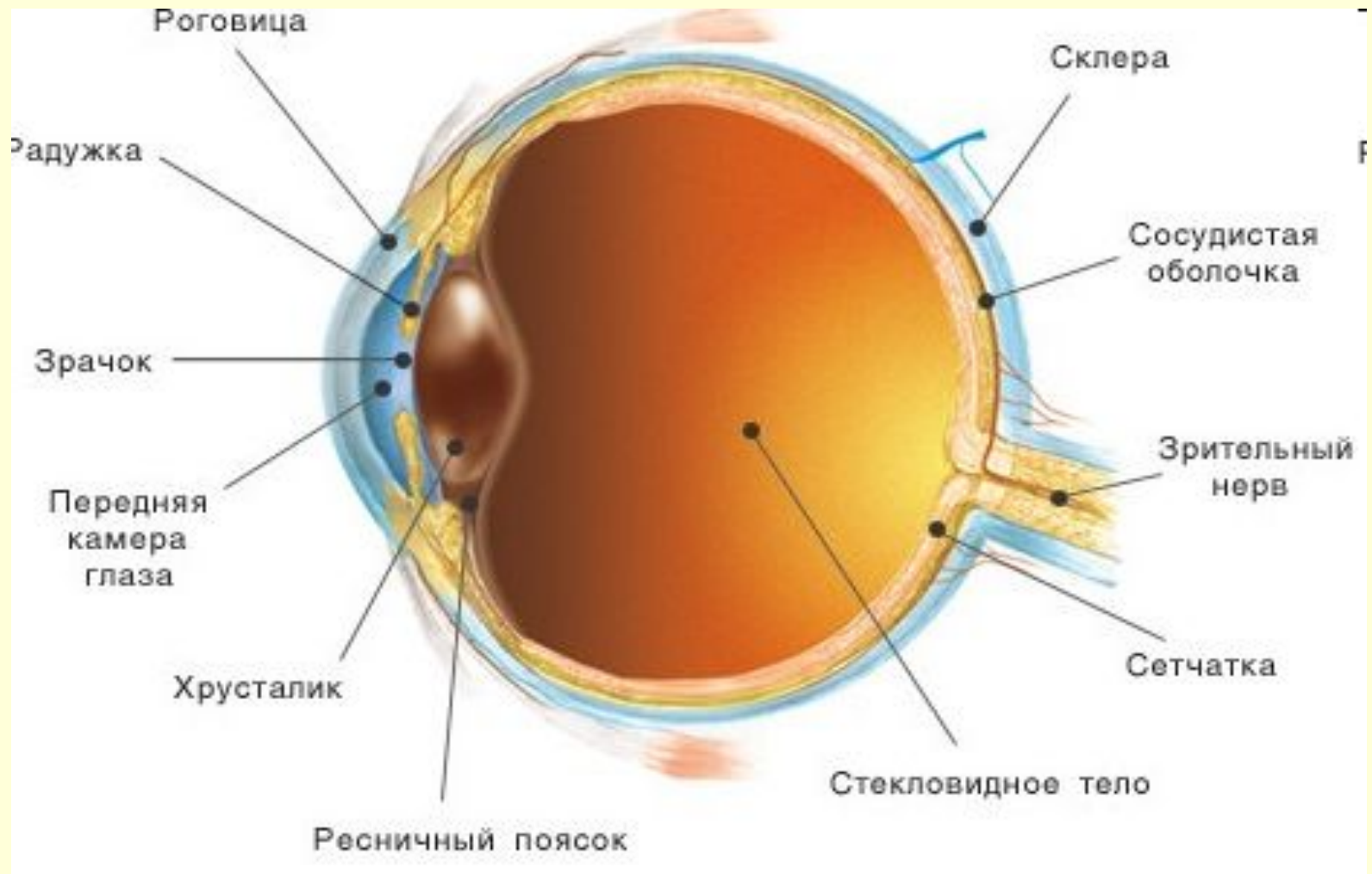
Зрение в жизни человека имеет огромное значение. Это основной сенсорный канал, который связывает его с внешним миром. Более 70% информации из окружающего мира человек получает через глаза.

Зрительная система (зрительный анализатор) включает следующие анатомические образования:

- периферический парный орган зрения — глаз;
- черепно-мозговые нервы:
зрительный нерв — II-я пара,
глазодвигательный нерв — III-я пара,
блоковый нерв — IV-я пара
отводящий нерв — VI-я пара;
- латеральное коленчатое тело промежуточного мозга;
- передние бугры четверохолмия среднего мозга;
- подушка таламуса,
- зрительная кора.



Строение глаза



Формирование изображения

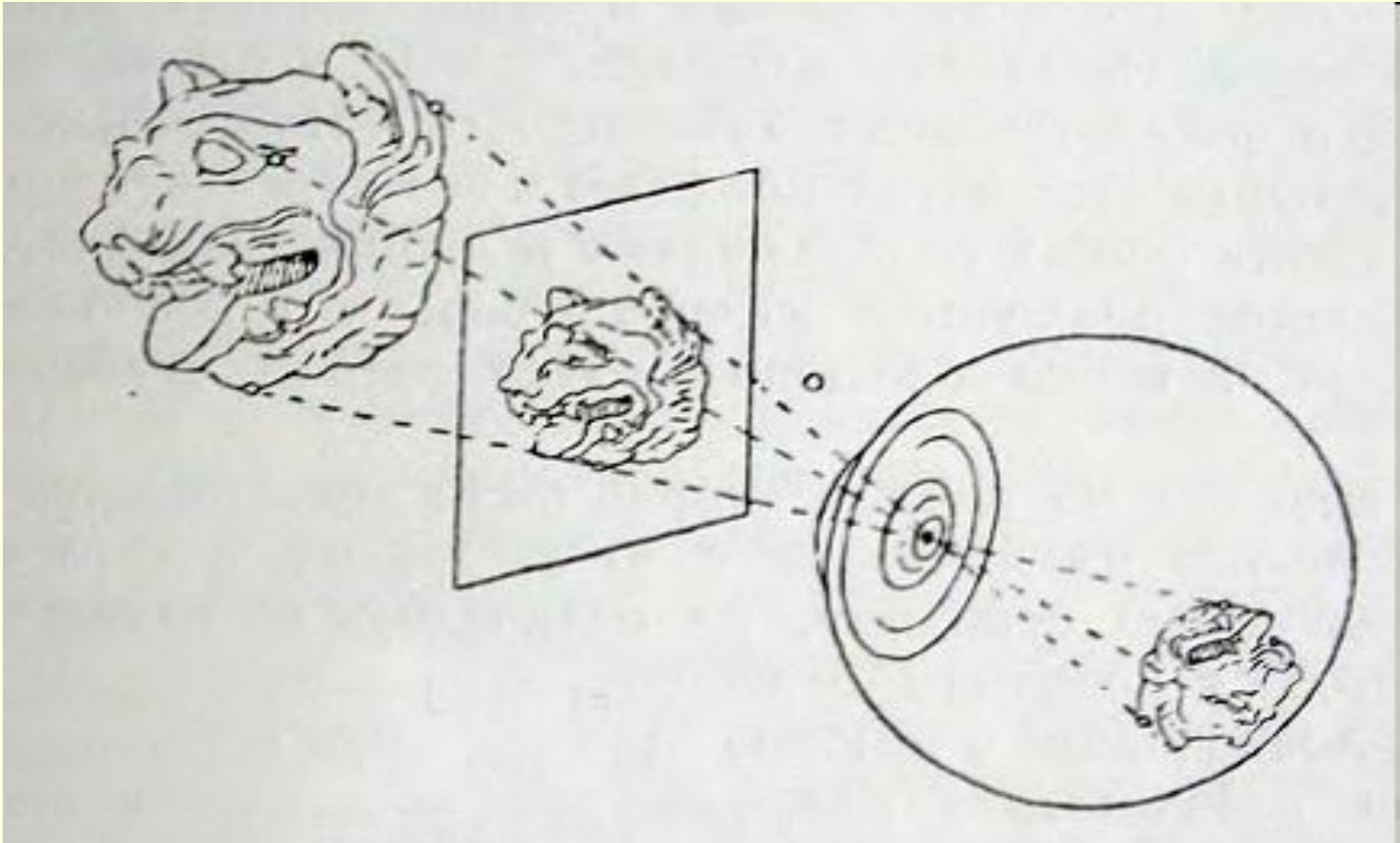
- На пути к сетчатке глаза лучи света проходят через несколько прозрачных сред — роговицу, водянистую влагу, хрусталик и стекловидное тело.
- Прохождение световых лучей через искривленную поверхность, разграничивающую две среды с различной оптической плотностью, сопровождается преломлением лучей, или *рефракцией*.
- При прохождении лучей через глаз они преломляются на четырех поверхностях раздела:
 - 1) между воздухом и роговицей;
 - 2) между роговицей и водянистой влагой;
 - 3) между водянистой влагой и хрусталиком;
 - 4) между хрусталиком и стекловидным телом.

ПРИМЕР РЕФРАКЦИИ СВЕТА



Рефракция или преломление света - это изменение направления распространения света при прохождении через границу раздела двух сред с различной оптической плотностью.

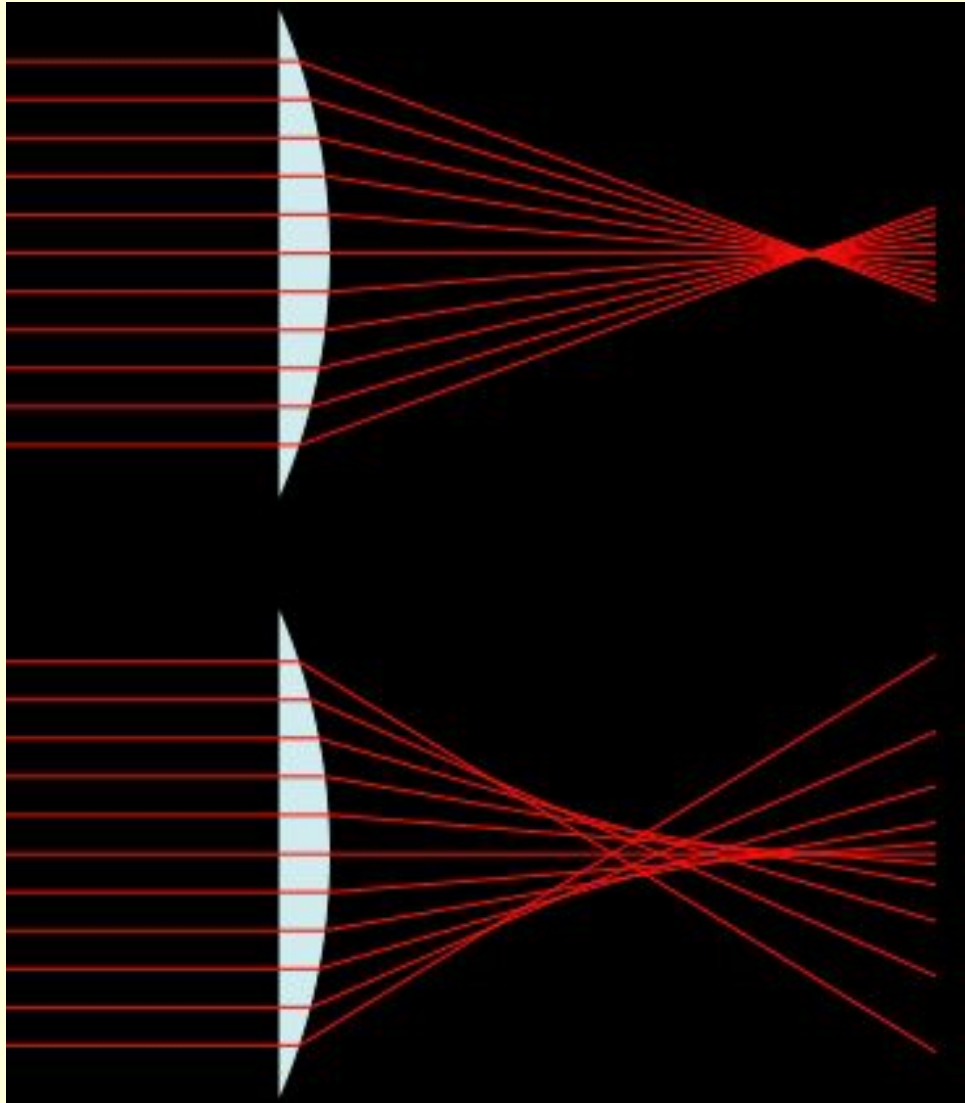
Проекция изображения предмета на сетчатку



В результате преломления на сетчатке получается изображение, резко уменьшенное и перевернутое вверх ногами и справа налево.

- Преломление зависит от угла падения световых лучей на поверхность линзы; чем больше угол падения, тем сильнее преломление луча. Лучи, проходящие через центр линзы перпендикулярно к ней, не преломляются вовсе.

Сферическая абберрация



Абберрация сферическая характеризуется тем, что лучи света, вышедшие из точки объекта, расположенной на оптической оси, после преломления (отражения) всеми элементами оптической системы, не собираются в одну точку.

Аккомодация

- Аккомодацией называют приспособление глаза к ясному видению объектов, удаленных на разное расстояние.
- Для ясного видения объекта необходимо, чтобы он был сфокусирован на сетчатке, т. е. чтобы лучи от всех точек его поверхности проецировались на поверхность сетчатки.
- Когда мы смотрим на далекие предметы, их изображение сфокусировано на сетчатке и они видны ясно. Зато изображение близких предметов при этом расплывчато, так как лучи от них собираются за сетчаткой.
- Главную роль в аккомодации играет хрусталик, изменяющий свою кривизну и, следовательно, преломляющую способность.
- Механизмом аккомодации является сокращение ресничных мышц, которые изменяют выпуклость хрусталика.

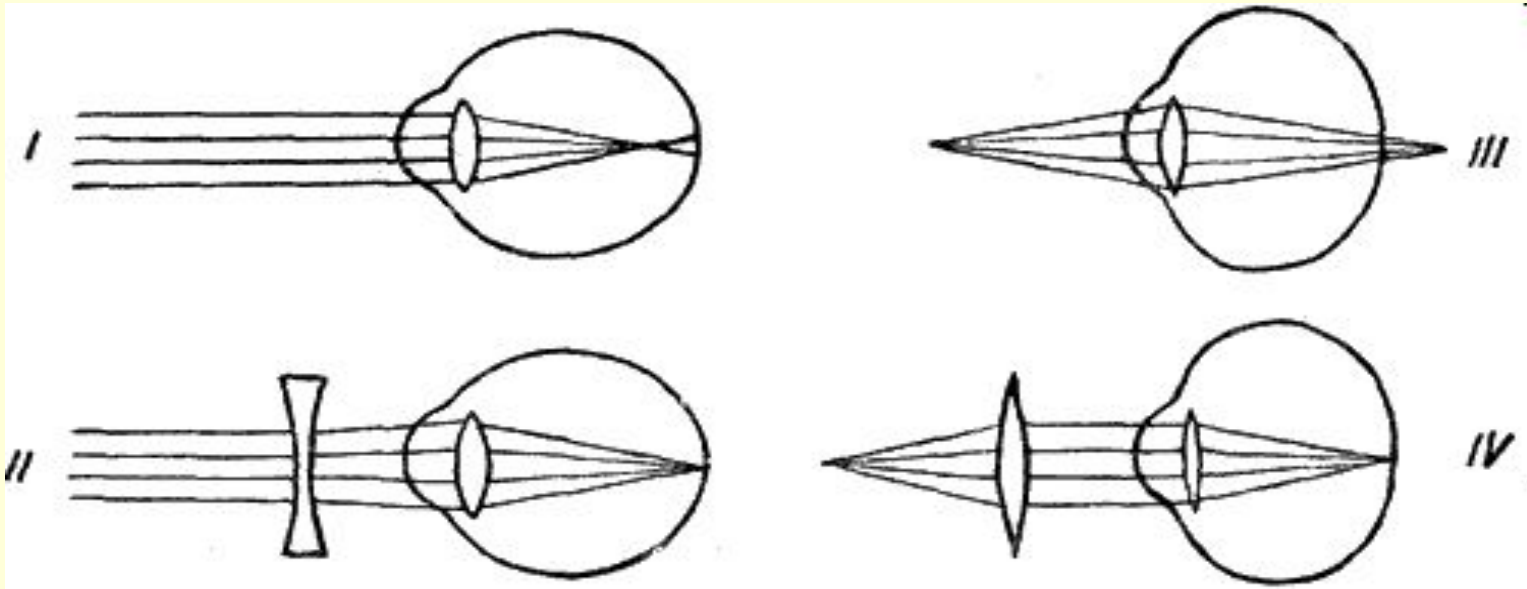
Аккомодация

- Хрусталик в глазу "подвешен" на тонких радиальных нитях, которые охватывают его круговым поясом. Наружные концы этих нитей прикрепляются к ресничной мышце. Когда эта мышца расслаблена (в случае фокусировки зрения на удаленном предмете), то кольцо, образуемое ее телом, имеет большой диаметр, нити, держащие хрусталик, натянуты, и его кривизна, а следовательно и преломляющая сила, минимальна. Когда же ресничная мышца напрягается (при рассматривании близко расположенного объекта), ее кольцо сужается, нити расслабляются, и хрусталик становится более выпуклым и, следовательно, более сильно преломляющим.



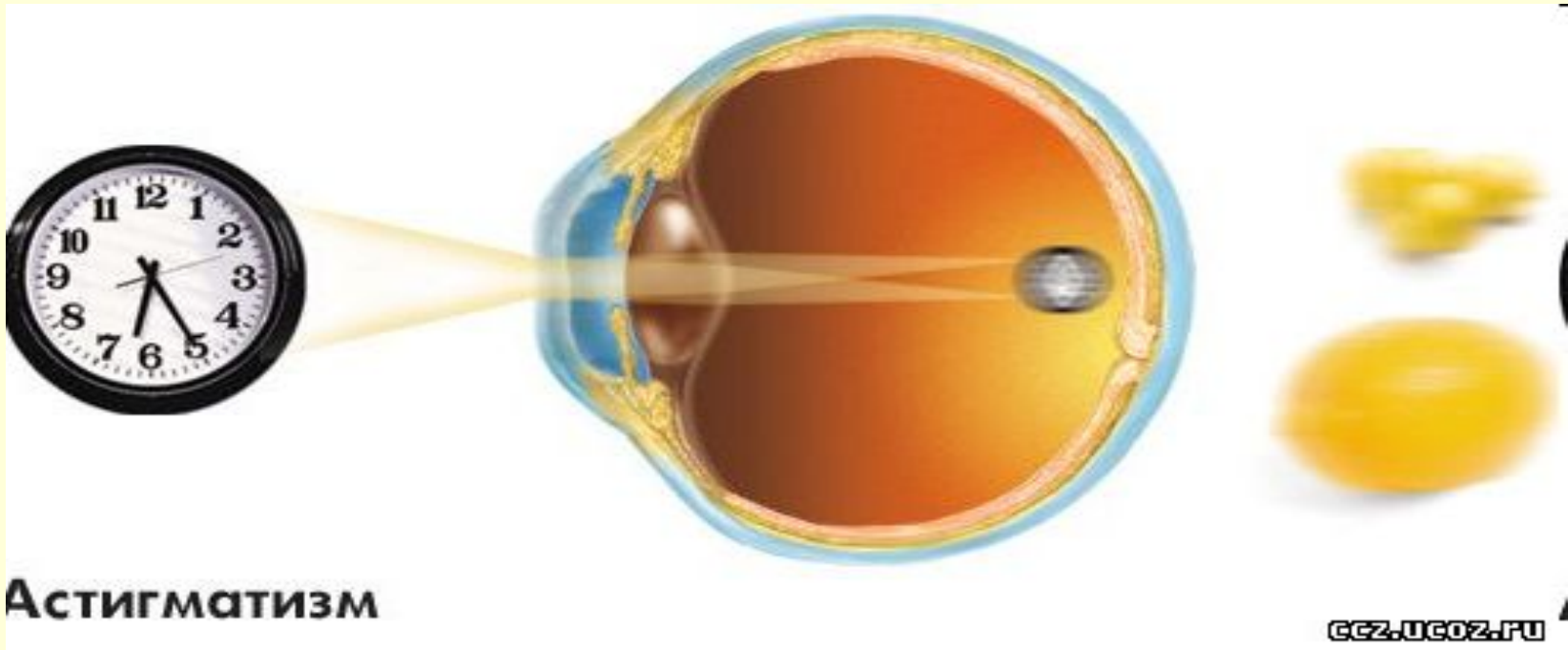
- Схематическое представление механизма аккомодации**
слева - фокусировка вдаль;
справа - фокусировка на близкие предметы.

Близорукость и дальнозоркость



Две главные аномалии рефракции глаза — **близорукость**, или миопия, и **дальнозоркость**, или гиперметропия, — обусловлены не недостаточностью преломляющих сред глаза, а изменением длины глазного яблока. Если продольная ось глаза слишком длинная, то лучи от далекого объекта сфокусируются не на сетчатке, а перед ней, в стекловидном теле. Такой глаз называется близоруким, или миопическим. В дальноморном глазу продольная ось глаза укорочена, и поэтому лучи от далекого объекта фокусируются не на сетчатке, а за ней.

Астигматизм

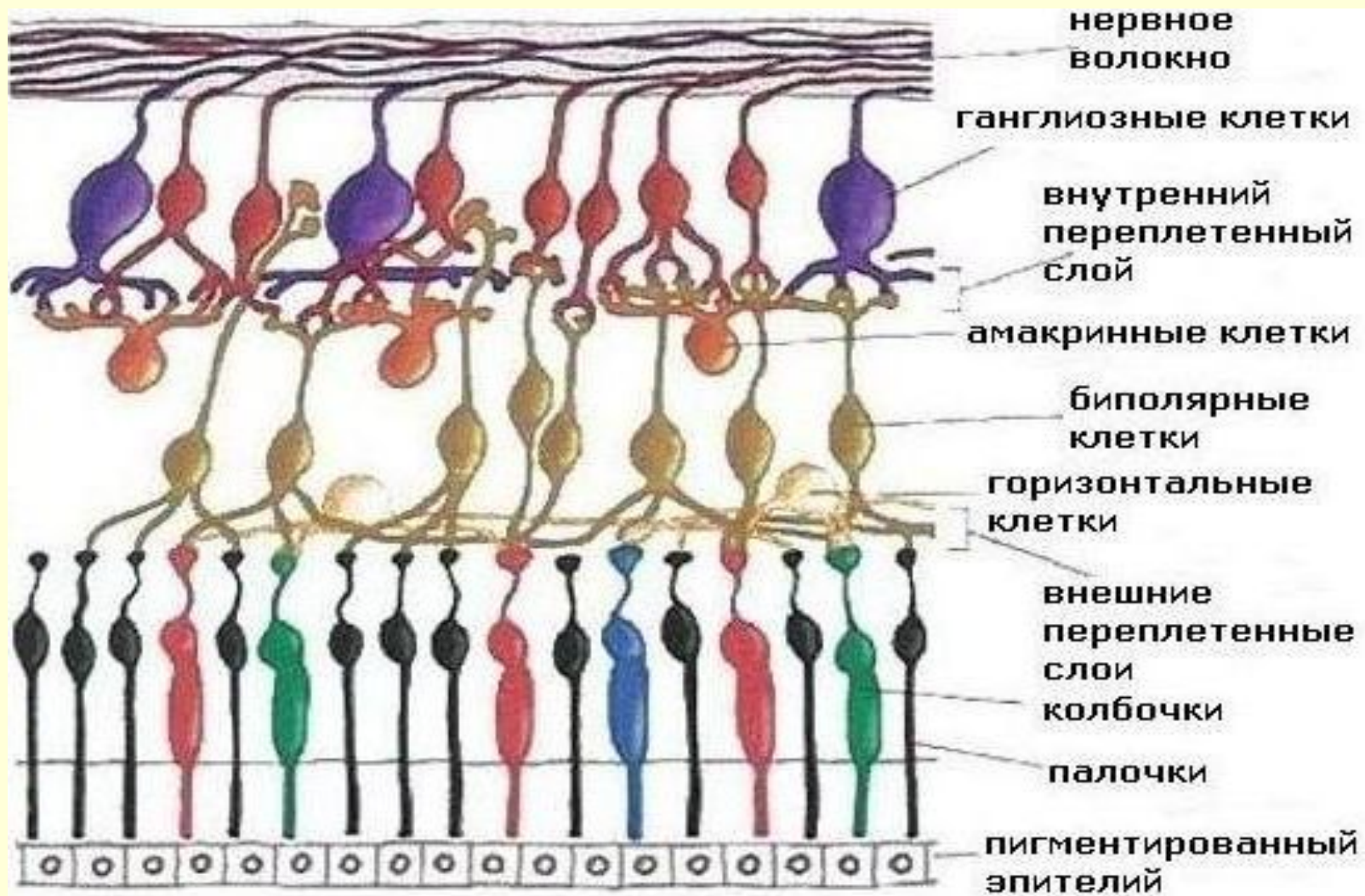


Астигматизм - неодинаковое преломление лучей в разных направлениях (например, по горизонтальному и вертикальному меридиану). Астигматизм обусловлен не строго сферической поверхностью роговой оболочки.

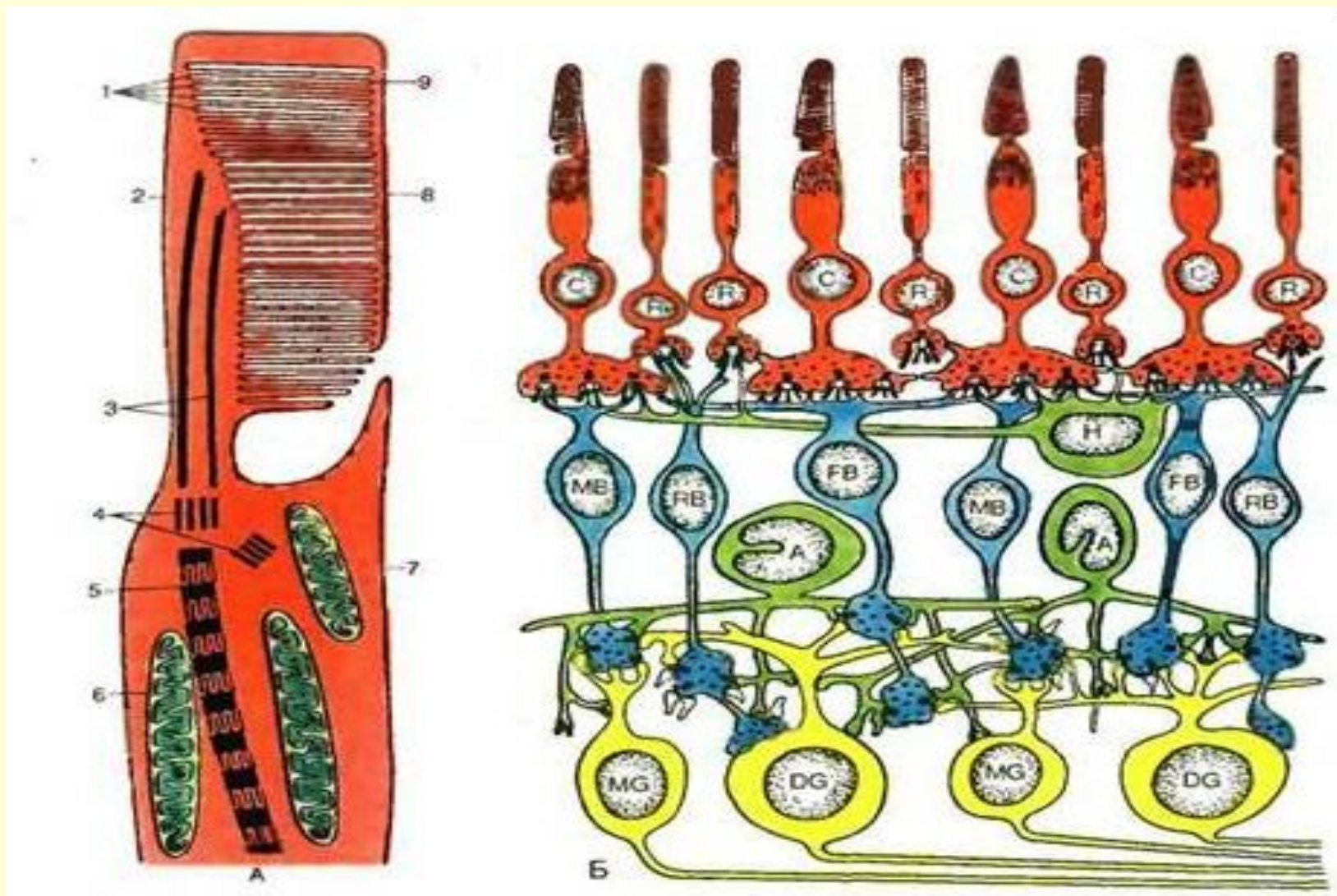
Структура и функции сетчатки.

- Сетчатка представляет собой внутреннюю светочувствительную оболочку глаза.
- По своему строению и происхождению представляет собой нервный центр, в котором происходят первичная обработка зрительных сигналов, преобразование их в нервные импульсы, передающиеся в головной мозг.
- *Сетчатка состоит из четырех слоев клеток: пигментного слоя, слоя фоторецепторов и двух слоев нейронов сетчатки.*

Строение сетчатки глаза



Строение фоторецептора (А)



Сигналы в сетчатке передаются через цепочку из трех основных типов клеток:

- 1) **фоторецепторы (палочки и колбочки)**;
- 2) **биполярные клетки**;
- 3) **ганглиозные клетки**.
- Взаимодействие соседних нейронов сетчатки обеспечивается горизонтальными и амакриновыми клетками.
- **Горизонтальные клетки** меняют синаптическую передачу на уровне переключения от фоторецепторов к биполярным, **амакриновые клетки** - на уровне переключения от биполяров к ганглиозным клеткам.
- Амакриновые клетки осуществляют латеральное торможение между соседними ганглиозными клетками.
- Выходными элементами сетчатки являются **ганглиозные клетки**, аксоны которых образуют **зрительный нерв**.

- Большинство ганглиозных клеток сетчатки имеют **концентрические рецептивные поля**: при освещении одной из зон поля ганглиозная клетка возбуждается (он-эффект), а при ее затемнении тормозится.
- Взаимоотношения могут быть обратными. В соответствии с этим различают рецептивные поля с он-центром (возбуждаются при освещении центра) и с off-центром (возбуждаются при его затемнении).

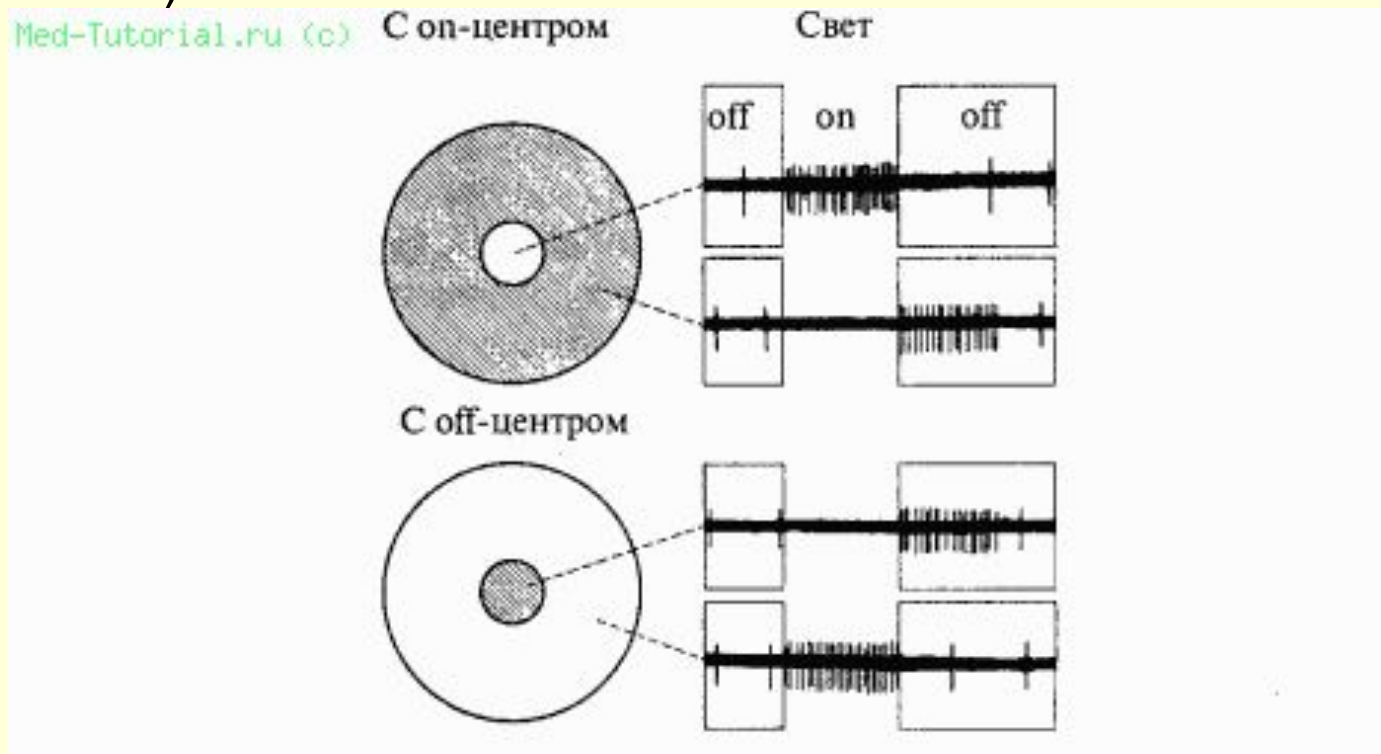


Рис. 6.10. Концентрические рецептивные поля двух ганглиозных клеток сетчатки.

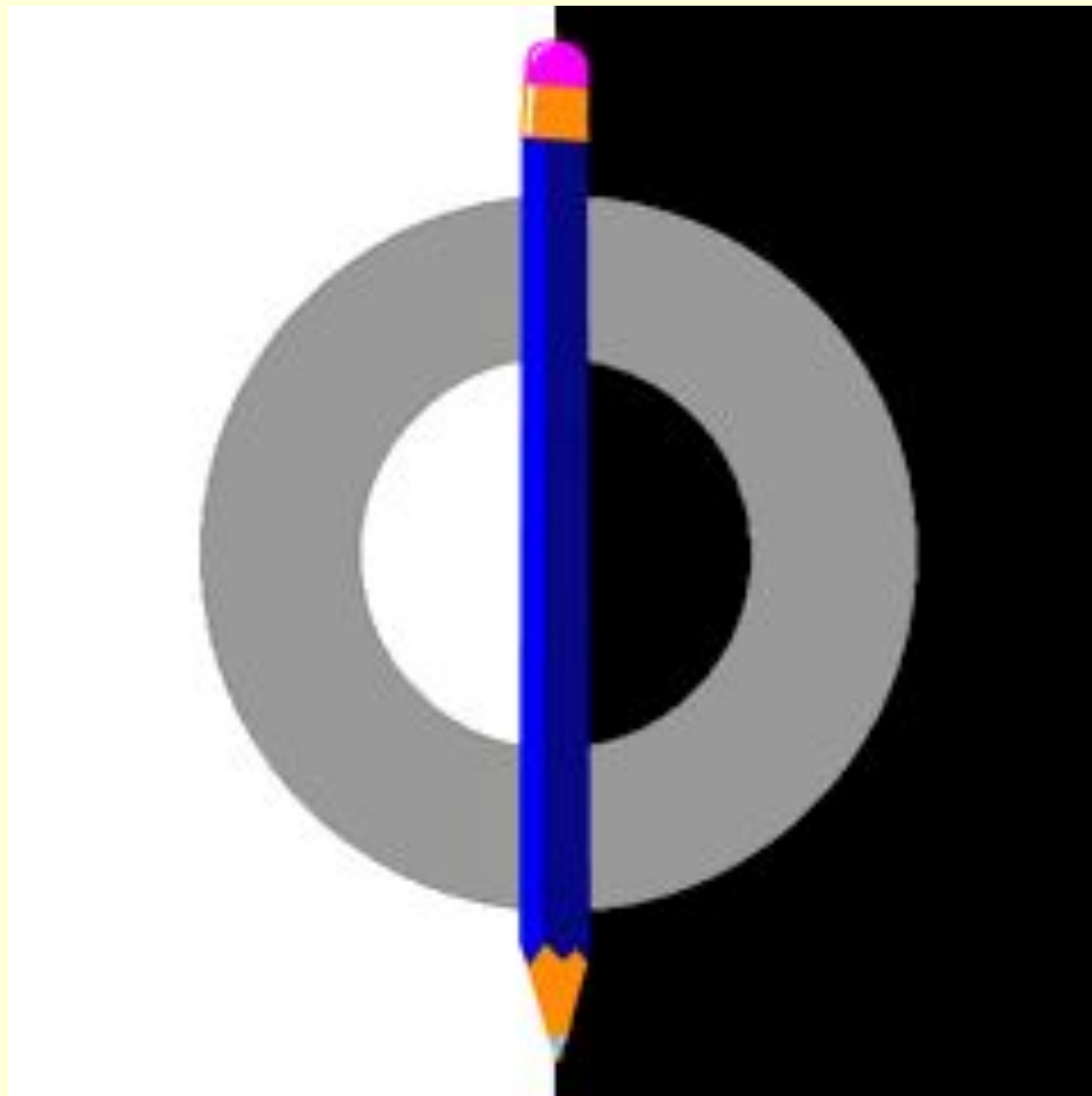
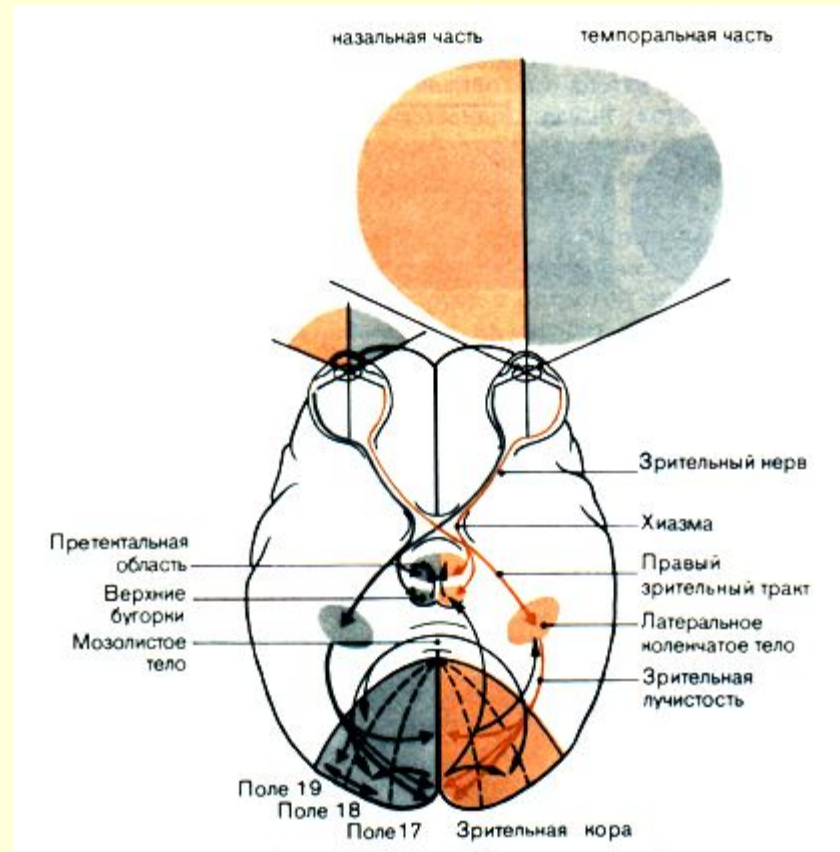


Схема зрительных путей в головном мозгу человека.



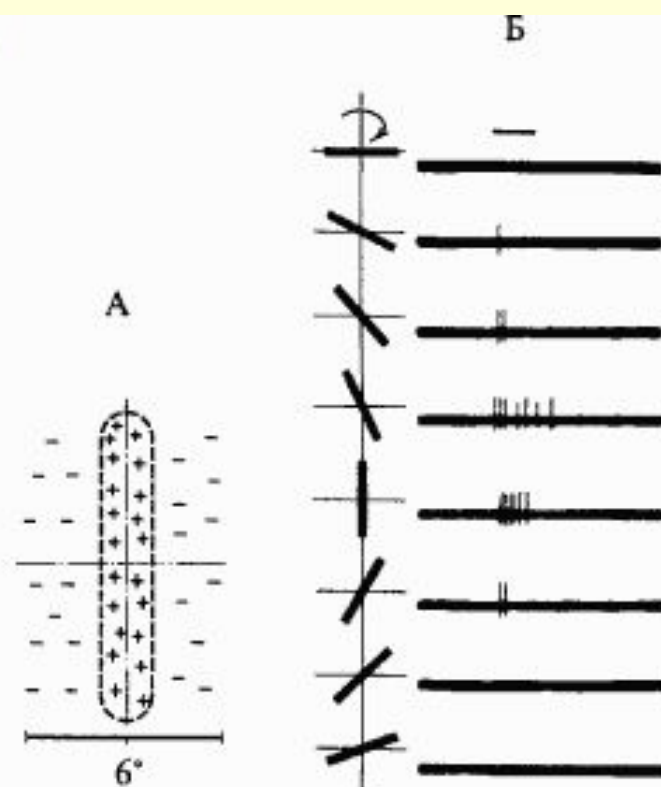


Рис. 6.11. Избирательность реакций нейрона зрительной коры обезьяны к ориентации линии («простое» рецептивное поле) (по Хьюбелю, Визелю, 1959).

А — организация рецептивного поля («+» активация нейрона на включение и «-» на выключение светового пятна); Б — реакция этого же нейрона на различно ориентированные световые полосы.

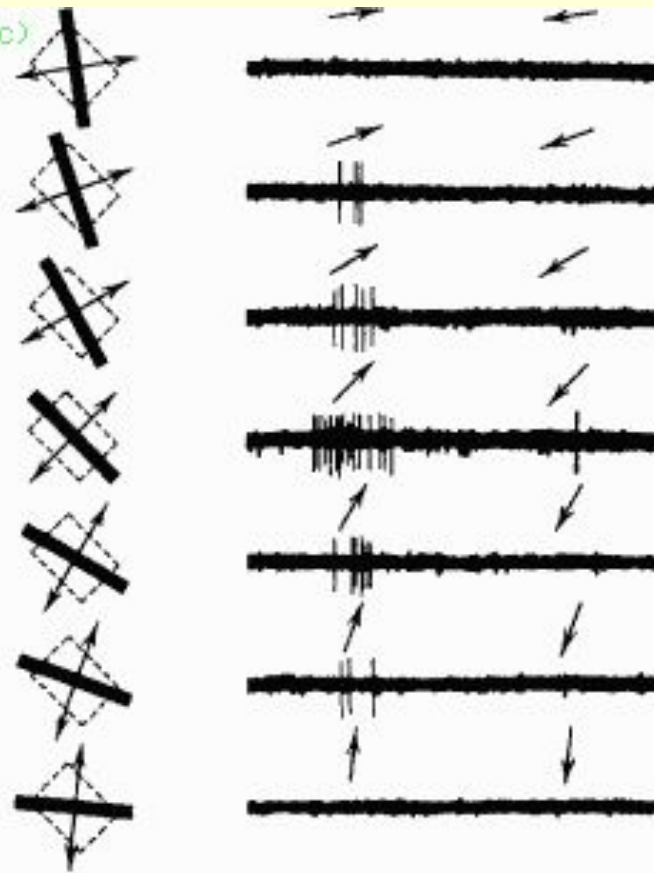
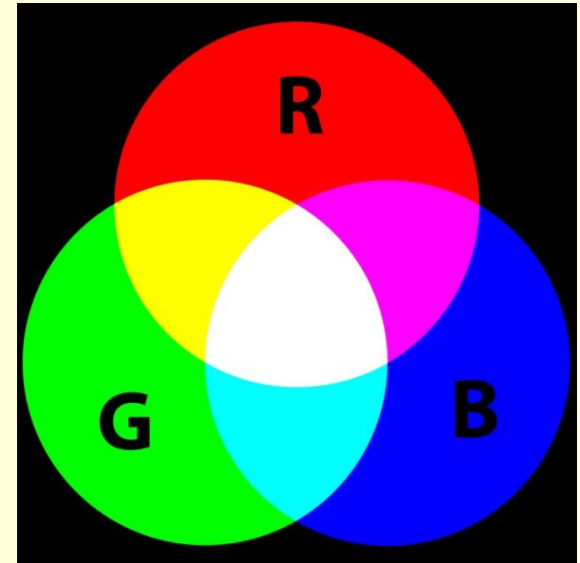
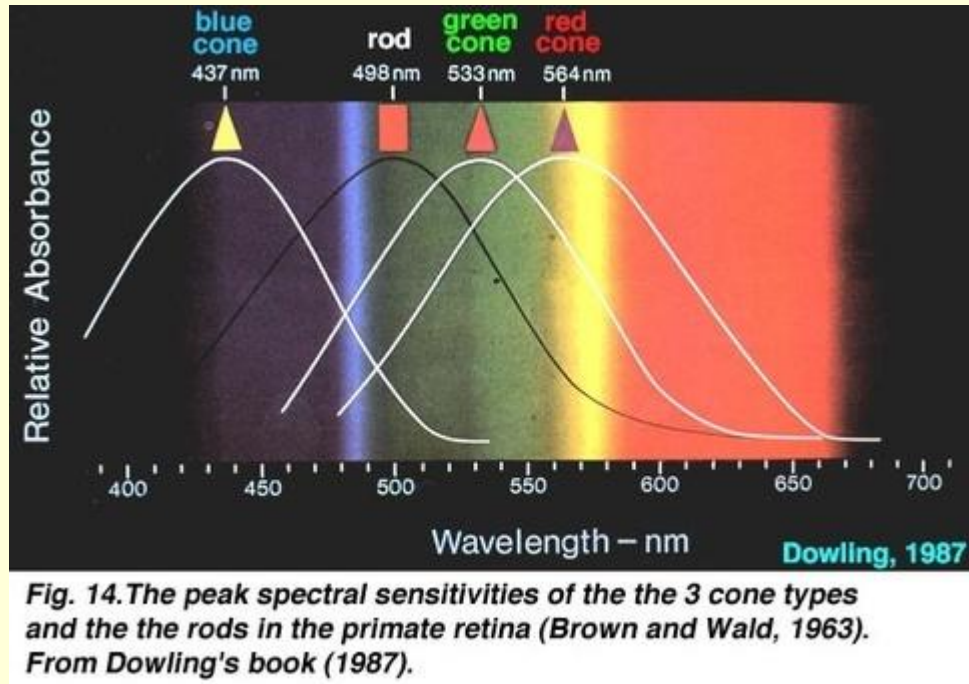


Рис. 6.12. Нейрон зрительной коры обезьяны с «сложным» рецептивным полем (по Хьюбелю, Визелю, 1968).

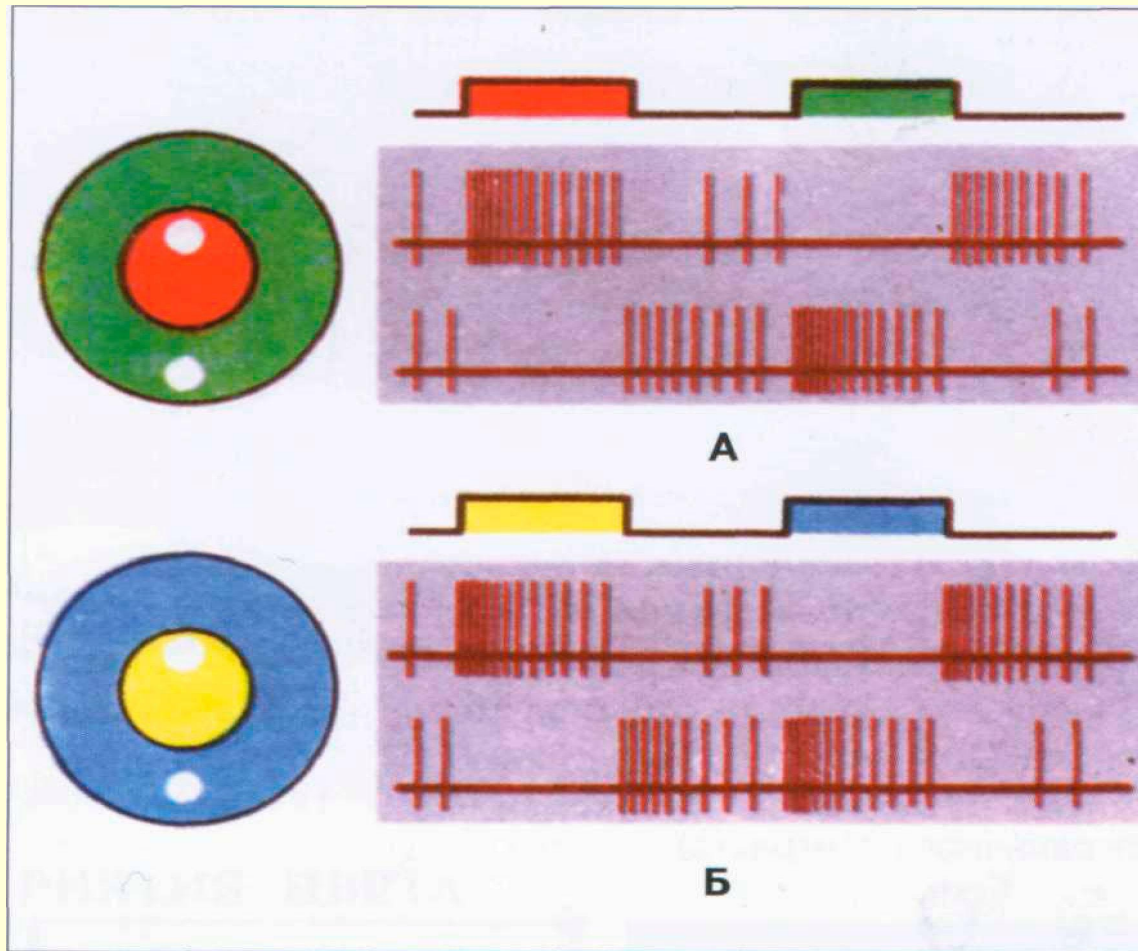
Нейрон реагирует на черную полосу, движущуюся (показано стрелкой) в поле зрения. Рецептивное поле показано штриховым прямоугольником (размер примерно $3/8 \times 3/8$ угл. град.).

Трехцветная теория Гельмгольца наиболее удовлетворительно объясняет феномен цветового зрения.



- Возможность получения лучей любого оттенка смешением излучений красного, зеленого и сине-фиолетового цветов есть следствие существования в сетчатке глаза трех светочувствительных приемников, для которых характерны различные области спектральной чувствительности.
- Смешивая в разных количествах излучения трех цветов, зрительный анализатор способен создавать практически любую комбинацию возбуждений трех приемников, а это и значит получать восприятие любых цветов

Теория оппонентных цветов (по Герингу) предполагает наличие в ЦНС антагонистических специфических нейронных механизмов, связывающих попарно четыре основных цвета: красный и желтый, зеленый и синий.



- Схема рецептивных полей цветового зрения:
- А — нейрон красно-зеленой системы;
- Б — нейрон желто-синей системы

Адаптация зрения

- Одной из физиологических характеристик зрительного анализатора является способность адаптироваться к условиям освещенности.
- Чем выше интенсивность освещения, тем выше острота зрения.
- Адаптация зрения темновая — повышение чувствительности палочковых рецепторов к уменьшению освещенности. Параллельно значительно снижается острота зрения.
- Во время темновой адаптации абсолютная чувствительность зрительного анализатора постепенно возрастает, однако, острота зрения остается сниженной.
- В условиях темновой адаптации значительно более чувствительной становится палочковая система.

Загадка синего... белого платья.



- Проблема в том, что три четверти людей считают, что платье бело-золотое, остальные — что платье сине-черное или вовсе меняет свой цвет.
- Этот спор имеет не социальный характер, а биологический. Разница в восприятии объясняется тем, как человеческий глаз и мозг эволюционировали, чтобы воспринимать мир, освещенный светом.
- То, в какой цветовой гамме воспринимаются различные объекты, зависит от того, чего в сетчатке конкретного человека больше — палочек или колбочек, и от того, каким светом освещается предмет.
- Более того, на восприятие цвета влияет то, как наш мозг пытается скорректировать цвета и освещенность, чтобы разобраться, каким в действительности цветом обладает предмет. Подобно тому как современные фотокамеры подбирают баланс освещенности, человеческий мозг делает это автоматически. При этом разные люди либо игнорируют синие оттенки, воспринимая изображение как бело-золотое, либо игнорируют желтые оттенки, видя сине-черное платье.
- Действительный цвет платья совпадает с мнением меньшинства: выложенная фотография показывает, что оно на самом деле сине-черное.
- Подобную же природу имеет и множество других оптических иллюзий, в том числе знаменитый пример с черными и белыми клетками шахматной доски.

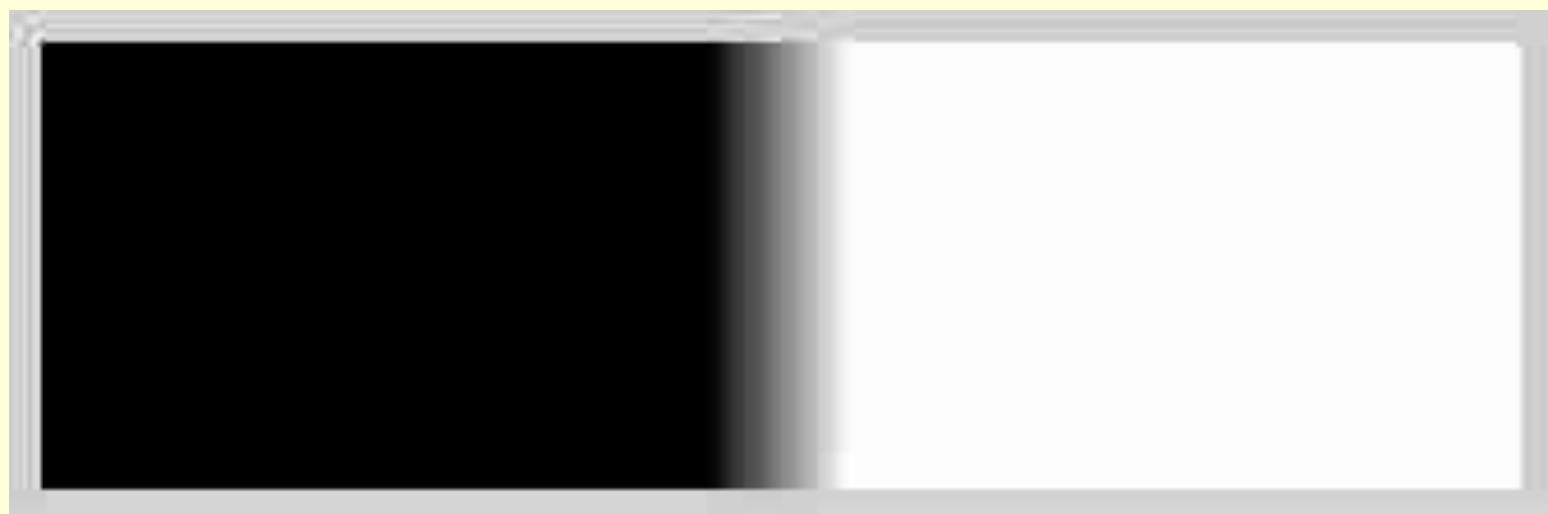
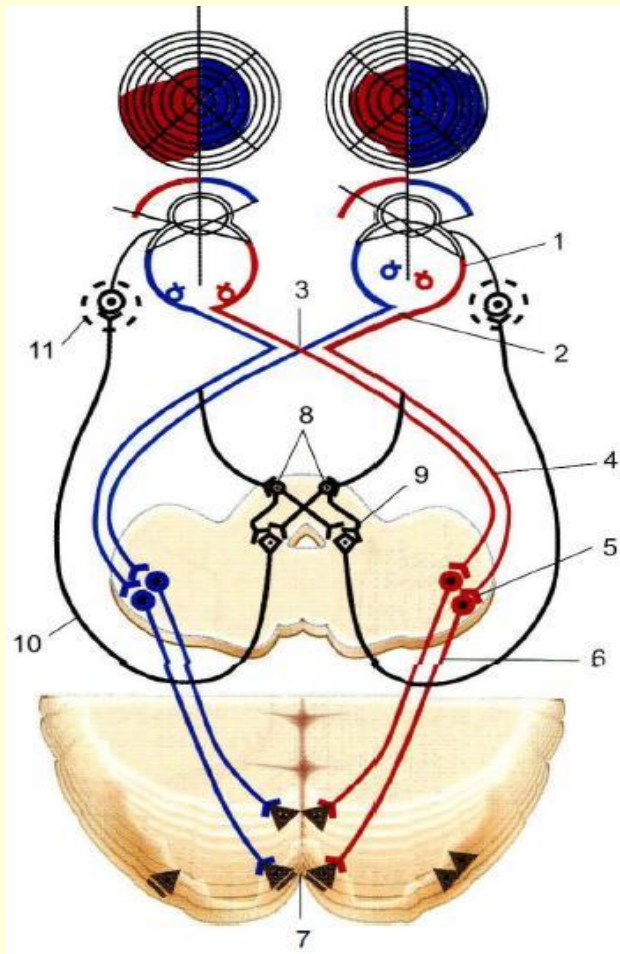
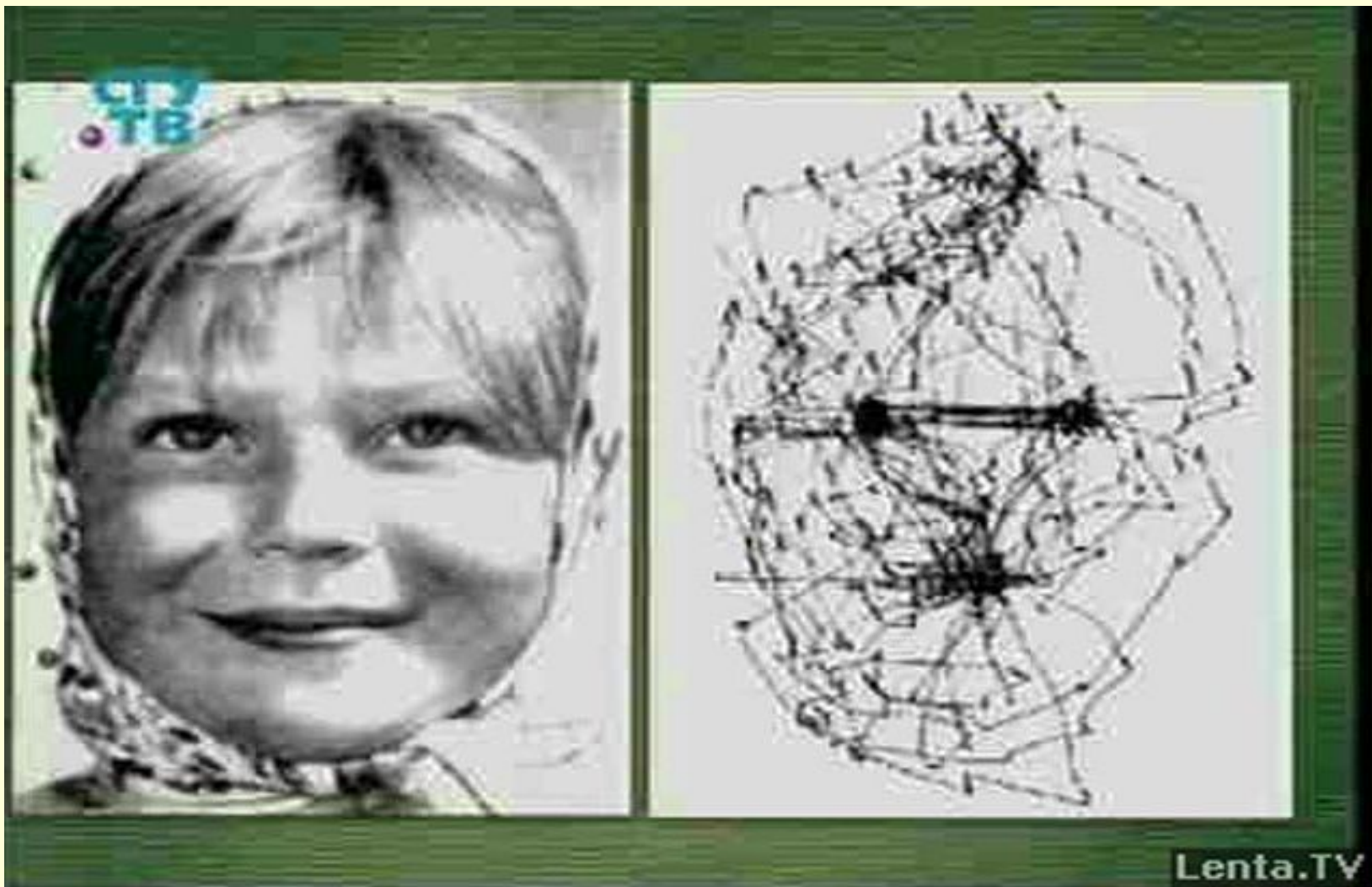


Схема строения зрительного анализатора:



- 1 - нейроны сетчатки; 2 - зрительный нерв; 3 - зрительный перекрёст; 4 - зрительный тракт; 5 - клетки наружного коленчатого тела; 6 - зрительная лучистость; 7 - медиальная поверхность затылочной доли (шпорная борозда); 8-ядро переднего двуххолмия ; 9- клетки ядра III пары ЧН ; 10 - глазодвигательный нерв; 11 - ресничный узел.

Движения глаза в процессе зрительного восприятия



ФИЗИОЛОГИЯ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ



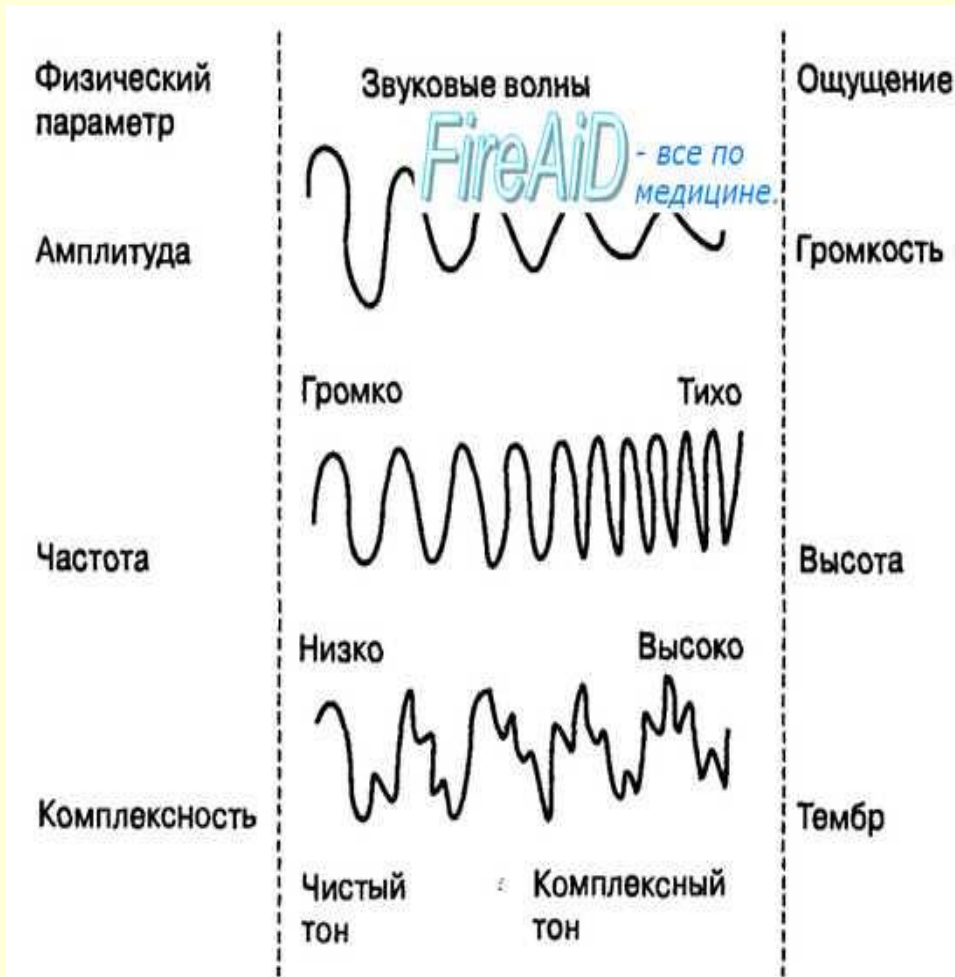
- *Слуховая система* — одна из важнейших дистантных сенсорных систем человека в связи с возникновением у него речи как средства общения. Ее *функция* состоит в формировании слуховых ощущений человека в ответ на действие акустических (звуковых) сигналов, которые представляют собой колебания воздуха с разной частотой и силой.

Частотная и волновая характеристики некоторых источников звука.

Человек слышит звуки, которые находятся в диапазоне от 20 до 16 000 Гц.

Источники звука	Частота (Гц)	Длина волны (м)
Нижняя нота рояля	27,5	12,4
Низкий певческий бас	80	2,7
Нота «ля» для настройки	440	$78 \cdot 10^{-2}$
Высокий тенор	500	$69 \cdot 10^{-2}$
Альт	650	$53 \cdot 10^{-2}$
Верхнее «до»	1048	$33 \cdot 10^{-2}$
Колоратурное сопрано	1350	$25 \cdot 10^{-2}$
Самая высокая нота рояля	4186	$8,2 \cdot 10^{-2}$

Соотношение физических параметров звуковых раздражителей с субъективными ощущениями человека.



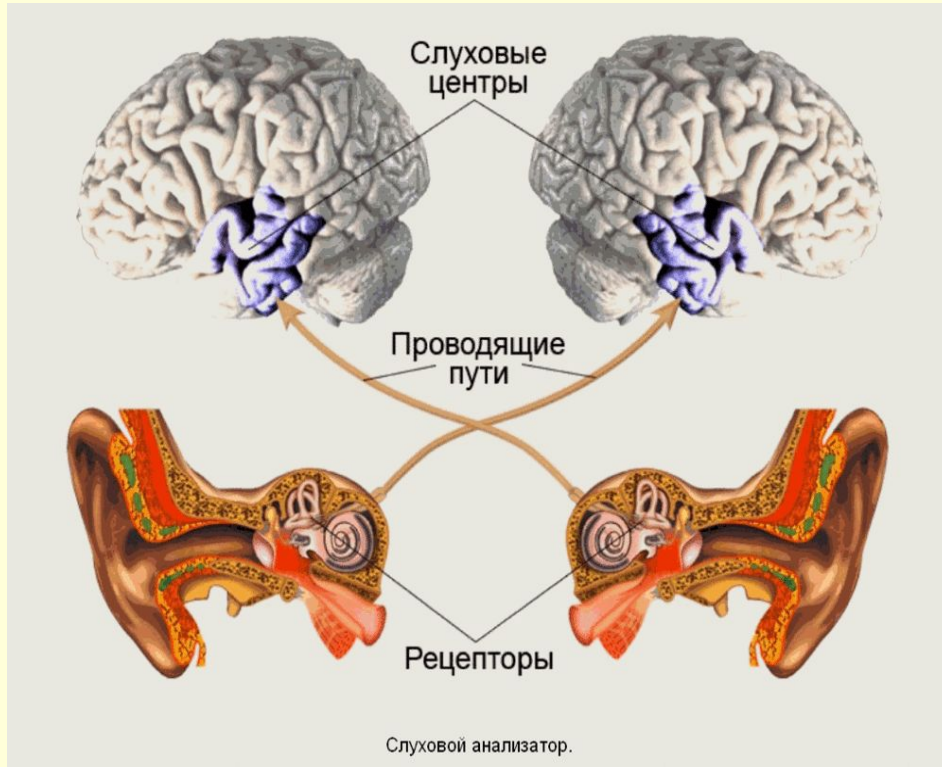
- Уменьшение амплитуды звуковых волн субъективно воспринимается как уменьшение громкости звука.
- Увеличение частоты звуковых волн субъективно оценивается как повышение высоты звука.
- Комплексные звуковые волны, образованные суперпозицией нескольких волн, формируют субъективное восприятие тембра звука.

Интенсивность некоторых источников звука

Интенсивность (Вт/м ²)	Уровень интенсивности (дБ)	Качественная субъективная оценка	Источник звука
10^{-11}	10	Едва слышно	Спокойное дыхание
10^{-10}	20	Очень тихо	Шелест листвы
10^{-9}	30	Тихо	Перелистывание книги
10^{-8}	40	Умеренно	Тихая контора
10^{-7}	50	Умеренно	Домашняя обстановка
10^{-6}	60	Умеренно	Обычный разговор
10^{-5}	70	Умеренно	Лектор
10^{-4}	80	Шумно	Уличный транспорт
10^{-3}	90	Очень шумно	Близко идущий поезд
10^{-2}	100	Очень шумно	Пожарная сирена
10^{-1}	110	Невыносимо	Взлет авиалайнера
10	120	Болевое ощущение	Разрыв артиллерийского снаряда

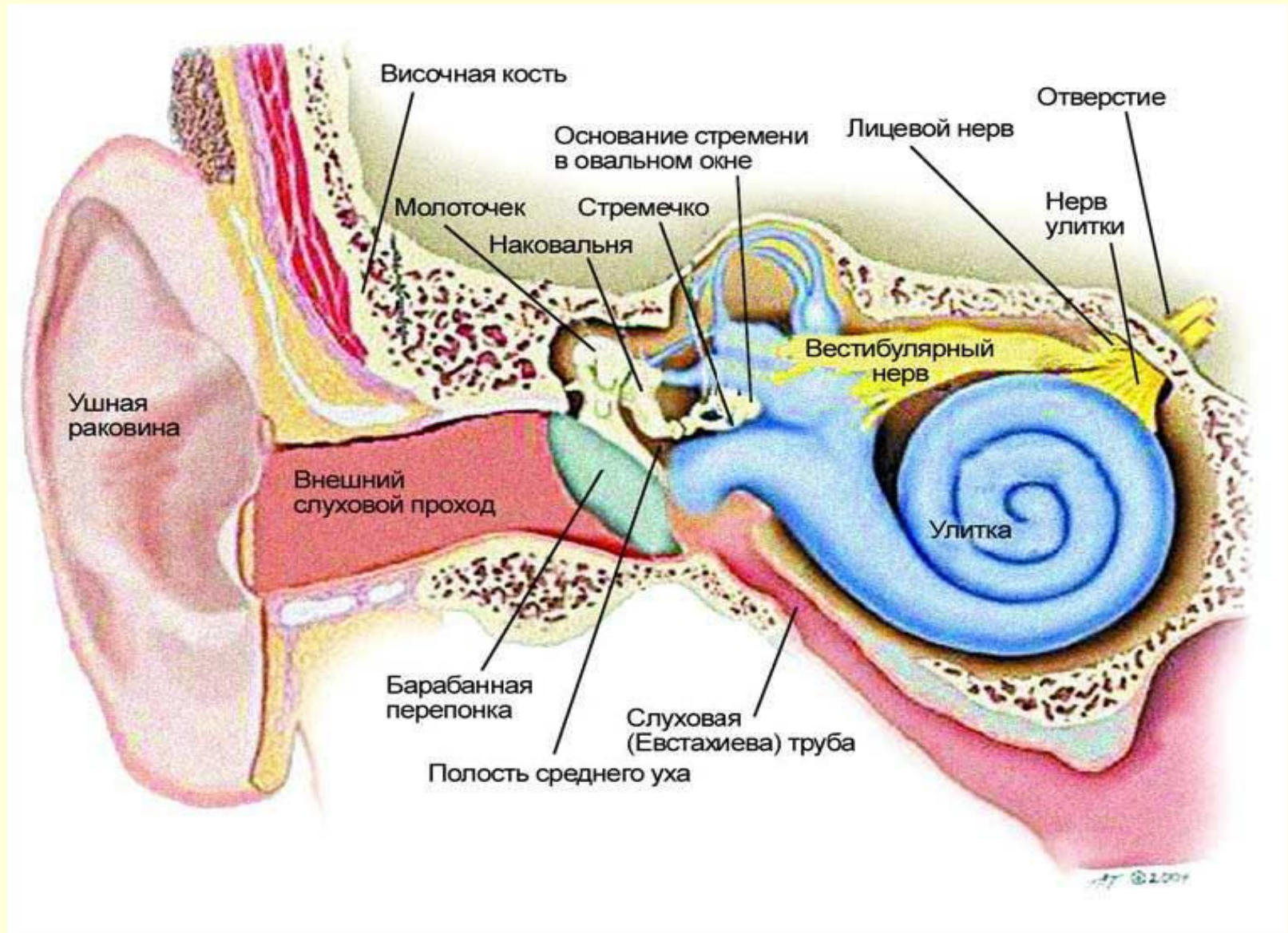
- Субъективно воспринимаемая громкость звучания зависит не только от уровня звукового давления, но и от частоты звукового стимула. Чувствительность слуховой системы максимальна для раздражителей с частотами от 500 до 4000 Гц, при других частотах она снижается.

Слуховой анализатор человека состоит из:



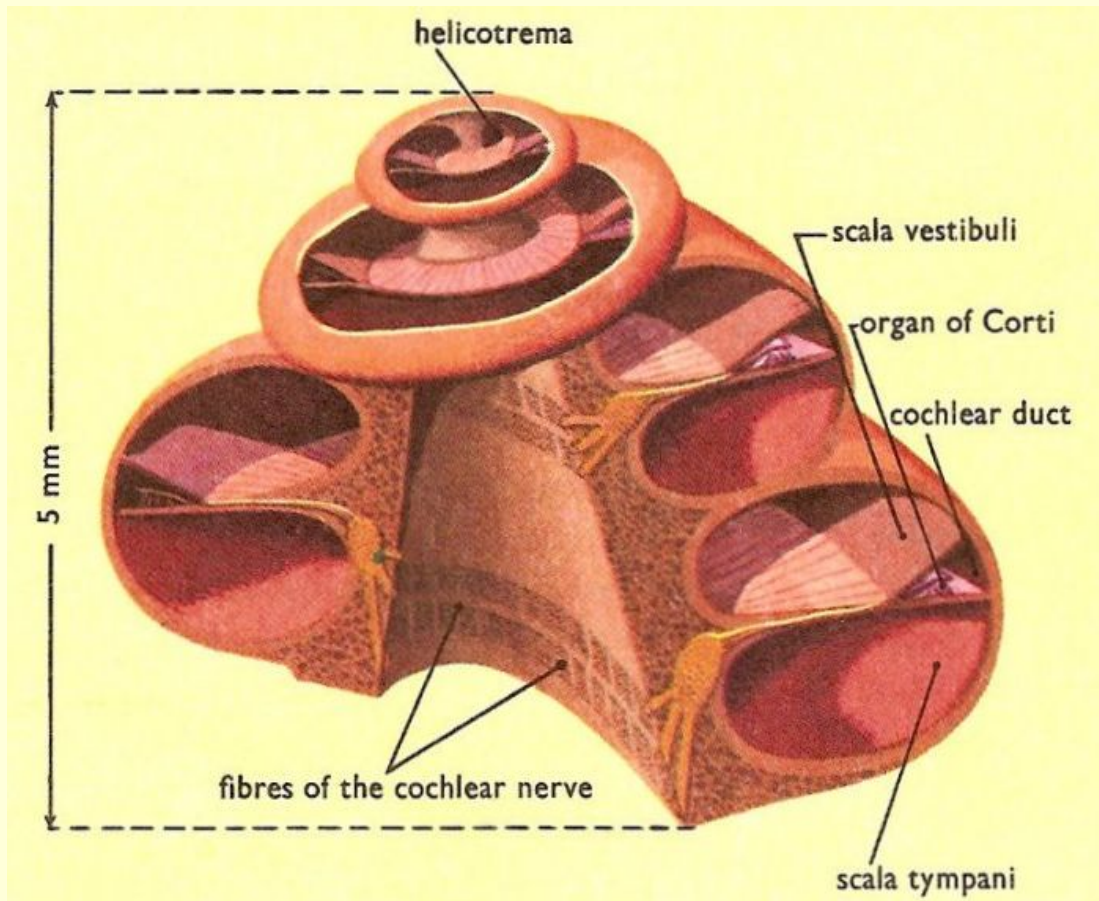
- периферического отдела (наружного, среднего и внутреннего уха);
- проводящих путей (слухового нерва);
- центральных отделов (кохлеарные ядра и ядра верхней оливы, задние бугры четверохолмия, внутреннее коленчатое тело, слуховая область коры головного мозга).

Периферический отдел слухового анализатора



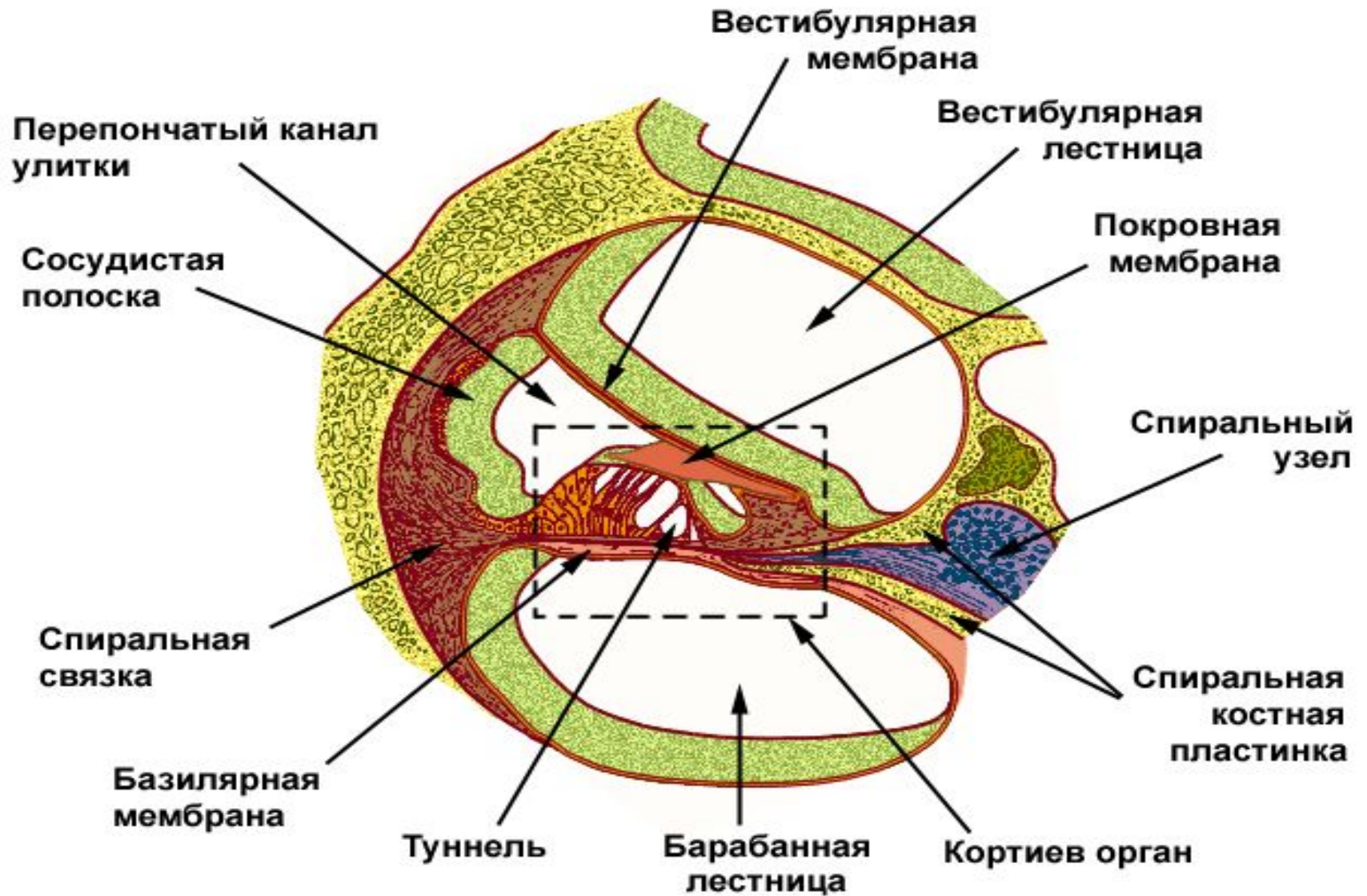
- В наружном, среднем ухе происходят необходимые для слухового восприятия подготовительные процессы, смысл которых состоит в оптимизации параметров передаваемых звуковых колебаний при одновременном сохранении характера сигналов.
- Во внутреннем ухе происходит преобразование энергии звуковых волн в рецепторные потенциалы *волосковых клеток*.

В пирамиде височной кости имеется сложной формы полость (*костный лабиринт*), составными частями которой являются преддверие, улитка и полукружные каналы. Она включает два рецепторных аппарата: вестибулярный и слуховой. *Слуховой частью лабиринта является улитка*, которая представляет собой спираль из двух с половиной завитков, закрученных вокруг полого костного веретена.

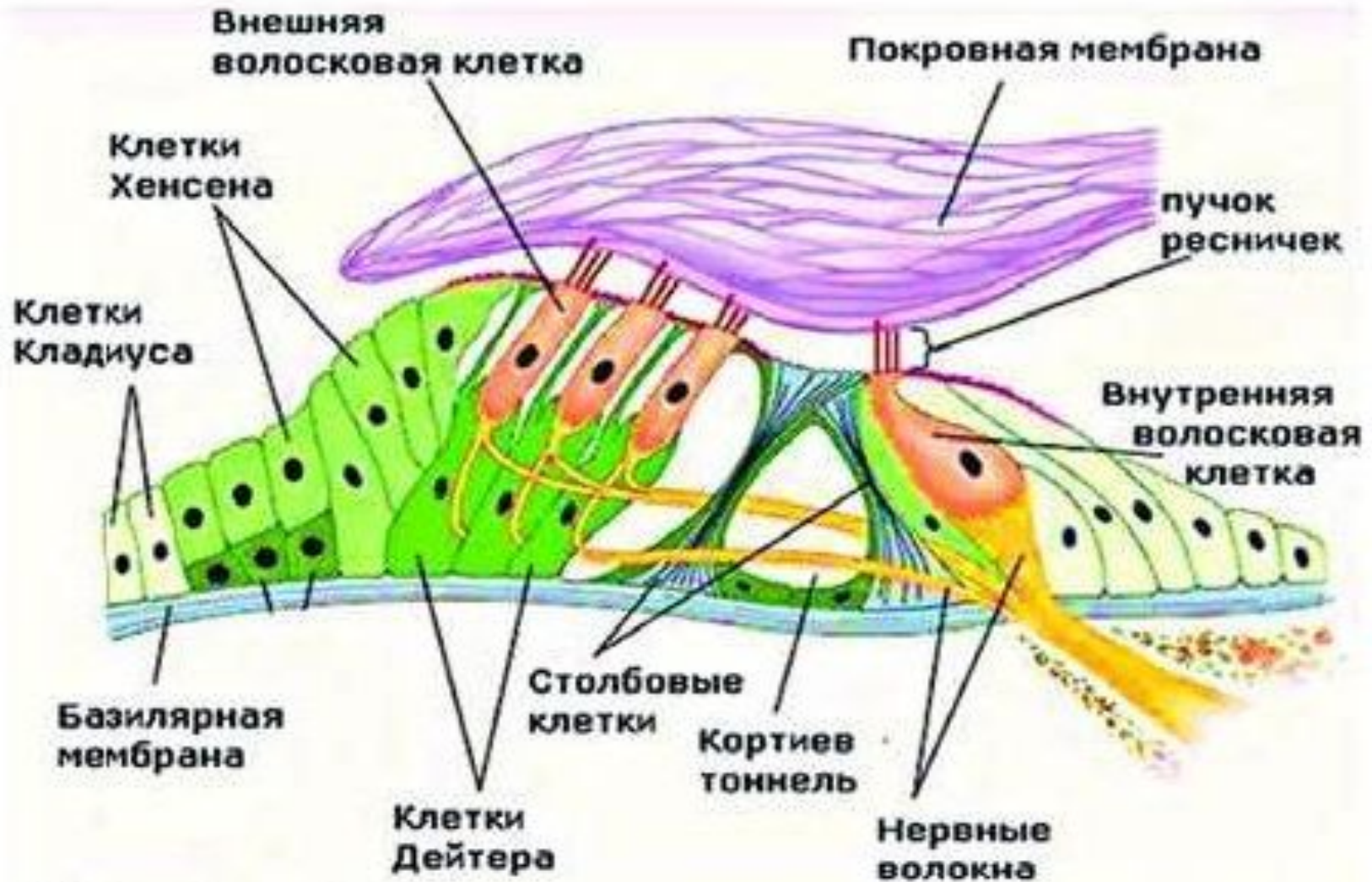


Костный канал улитки разделен двумя мембранами - основной, или базилярной, и вестибулярной - на три отдельных канала, или лестницы: барабанную, вестибулярную и среднюю (перепончатый улитковый канал). Вестибулярная и барабанная лестницы на вершине улитки соединяются через небольшое отверстие - геликотрему, средняя лестница заканчивается слепо. Внутри костного лабиринта как в футляре размещен перепончатый лабиринт, по форме соответствующий костному.

Анатомическое строение улитки

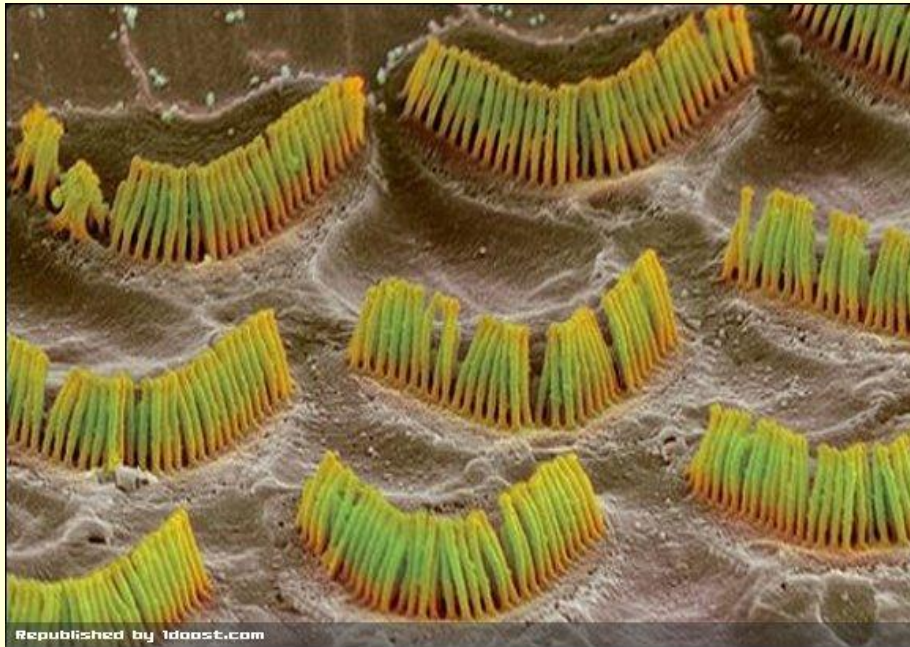


Анатомическое строение Кортиевого органа



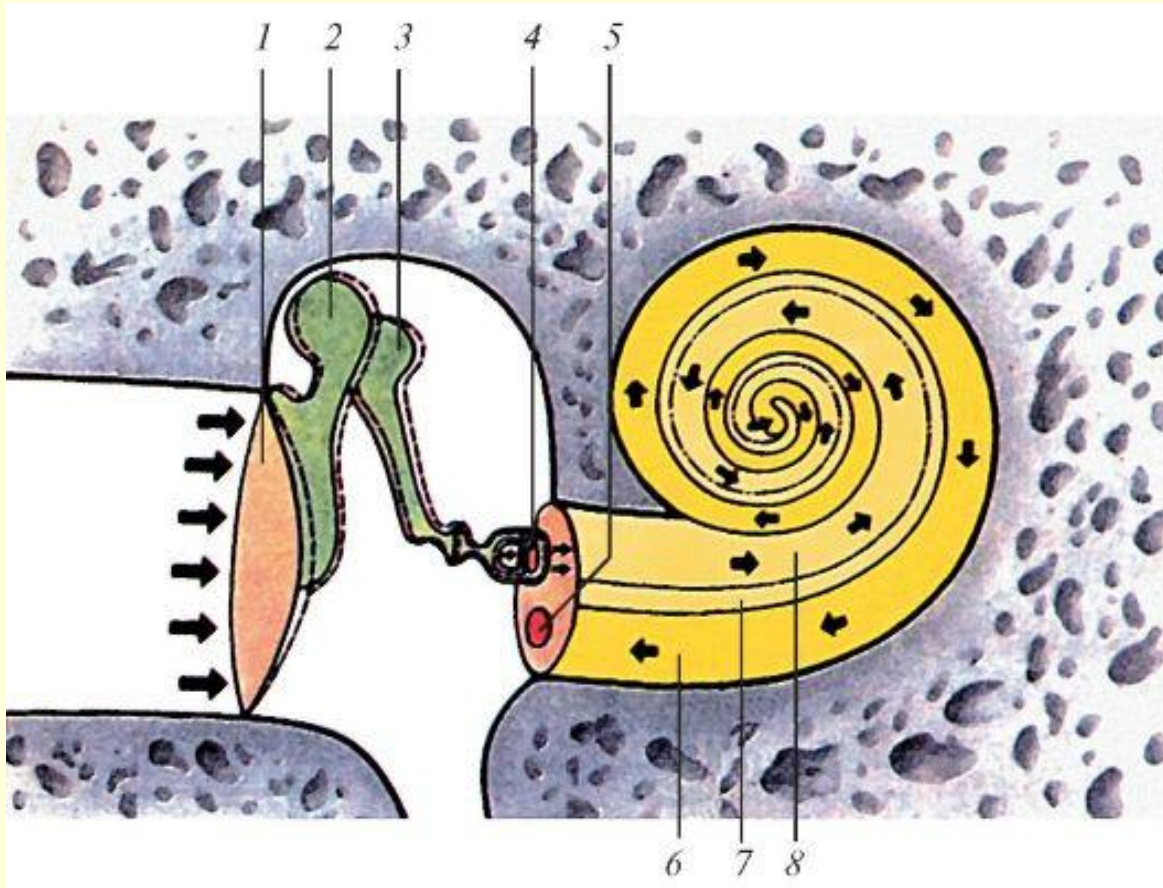
Кортиев орган

Волосковые клетки



- У человека около 3500 внутренних и 12 000 наружных сенсорных волосковых клеток. Основания сенсорных клеток контактируют с нервными окончаниями, образуя с ними синапсы. Около 30 000-40 000 нервных волокон являются дендритами биполярных клеток, залегающих в спиральном ганглии, расположенном в толще (в канале) спиральной костной пластинки. Около 90% дендритов нейронов спирального ганглия контактируют с внутренними сенсорными клетками и лишь 10% - с наружными, каждое из этих волокон разветвляется и образует синапсы со многими клетками.

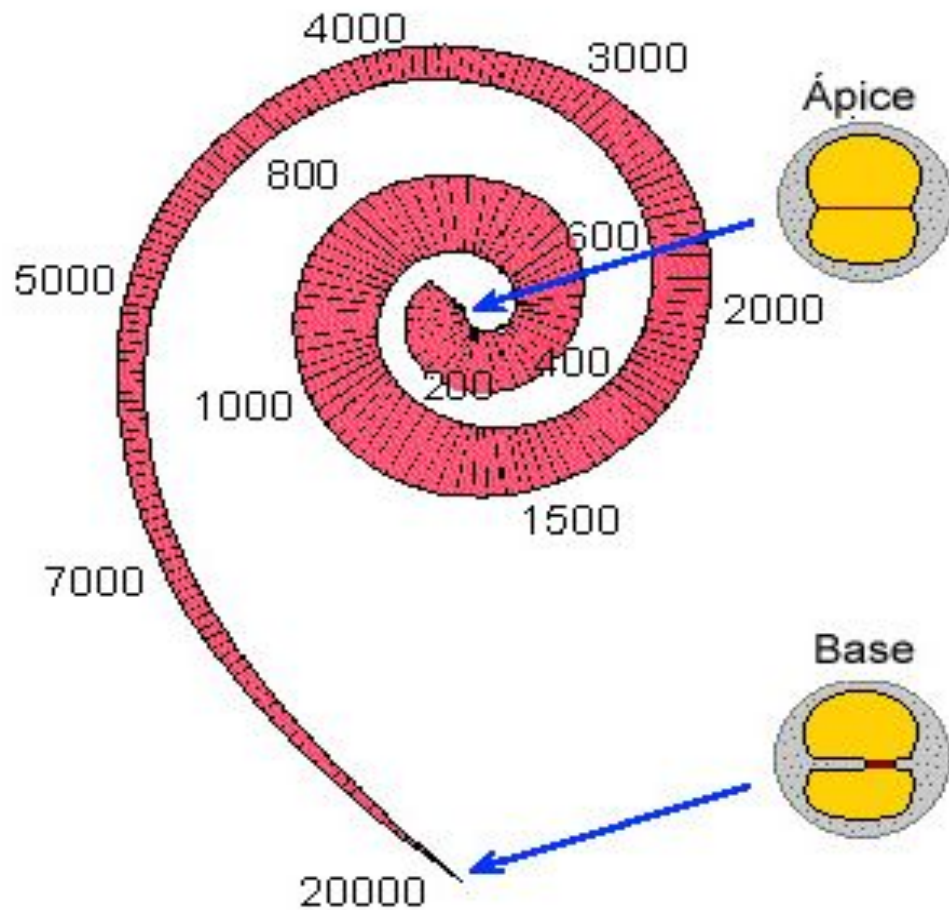
Распространение звуковой волны (показано стрелками) в наружном, среднем и внутреннем ухе:



- 1 - барабанная перепонка;
- 2 - молоточек;
- 3 - наковальня;
- 4 - стремя;
- 5 - круглое окно;
- 6 - барабанная лестница;
- 7 - улитковый проток;
- 8 – вестибулярная лестница

- Венгерский ученый Г. Бекеши (1951) предложил *«теорию бегущей волны»*, позволяющую понять, как звуковая волна определенной частоты возбуждает волосковые клетки, находящиеся в определенном месте основной мембраны. Основная мембрана расширяется от основания улитки к ее вершине примерно в 10 раз (у человека от 0,04 до 0,5 мм). Теория Бекеши объясняет механизм анализа звуковой волны следующим образом: высокочастотные колебания проходят по мембране лишь короткое расстояние, а длинные волны распространяются далеко. Тогда начальная часть основной мембраны служит высокочастотным фильтром, а длинные волны проходят весь путь до геликотремы.

Тонотопическая схема улитки

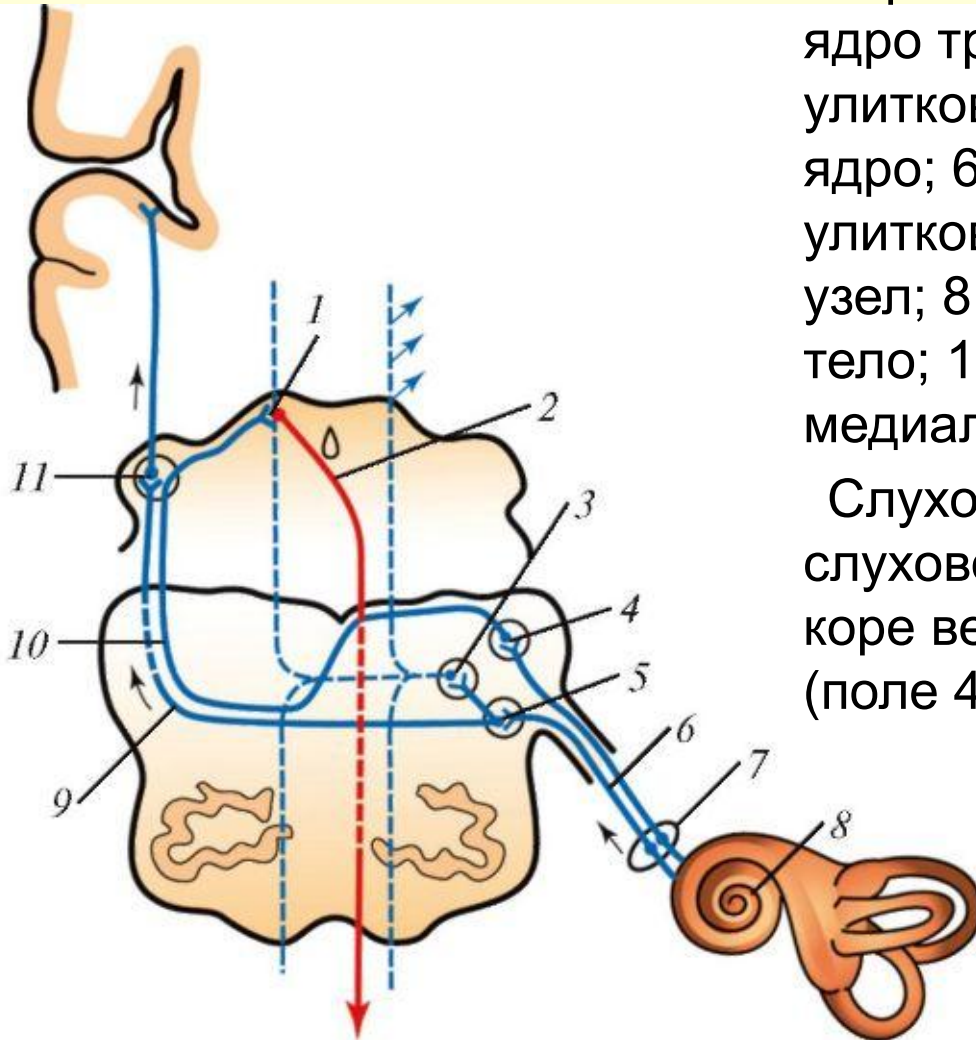


*Максимальные перемещения для разных частот происходят в разных точках основной мембраны: чем ниже тон, тем ближе его максимум к верхушке улитки. Таким образом, высота звука кодируется местом на основной мембране. Такая структурно-функциональная организация рецепторной поверхности основной мембраны определяется как **тонотопическая**.*

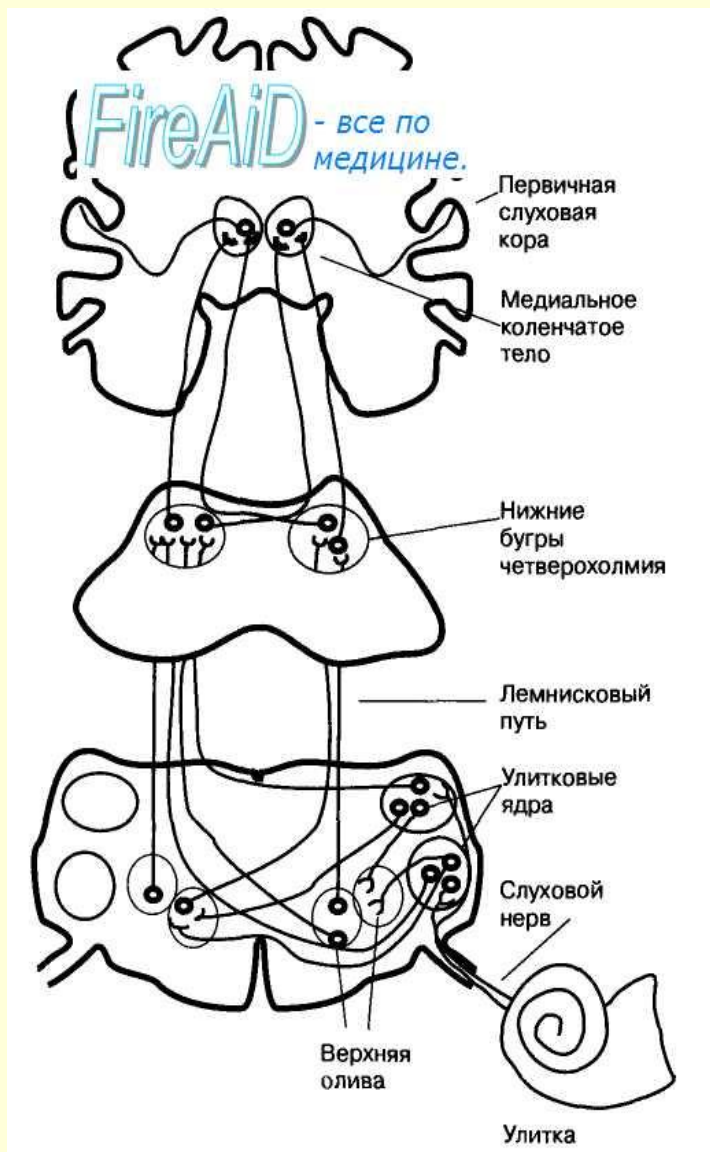
Проводящий путь слухового анализатора:

1 - нижний холмик среднего мозга; 2 - покрышечно-спинномозговой путь; 3 - ядро трапецевидного тела; 4 - заднее улитковое ядро; 5 - переднее улитковое ядро; 6 - улитковая часть преддверно-улиткового нерва (VIII); 7 - спиральный узел; 8 - улитка; 9 - трапецевидное тело; 10 - латеральная петля; 11 - медиальное коленчатое тело.

Слуховой центр (корковый конец слухового анализатора) находится в коре верхней височной извилины (поле 41, по Бродману).



Упрощенная схема проводящих путей и переключательных ядер слуховой сенсорной системы.

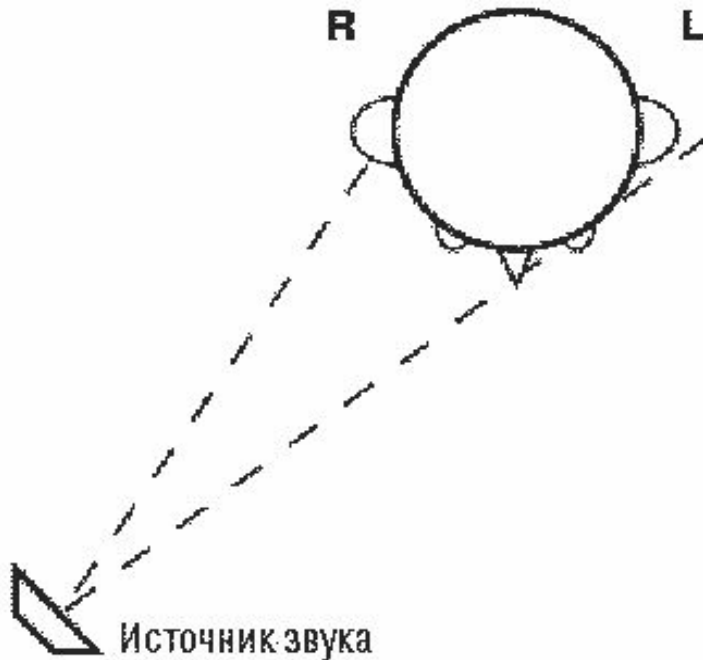


Нейроны 1-го порядка (биполярные нейроны) находятся в спиральном ганглии, который расположен параллельно кортиеvu органу и повторяет завитки улитки. Сенсорные нейроны второго порядка расположены в улитковых (кохлеарных) ядрах, в каждом ядре имеется собственное представление кортиева органа. Нейроны улитковых ядер образуют ипсилатеральные и контралатеральные проекции на ядра верхней оливы, здесь происходит бинауральный анализ звуковых сигналов и сохраняется томотопия. В нижних буграх четверохолмия существуют нейронные переключения, необходимые для ориентировочных реакций на звуковые сигналы. В медиальном коленчатом теле фоновая активность нейронов изменяется в соответствии с афферентными сигналами и происходит анализ их временных характеристик. Слуховая кора расположена в полях 41 и 42, кортикальные колонки в ней упорядочены томотопически.

- В *первичной слуховой коре* (поле 41) кортикальные колонки расположены *томотопически* для раздельной переработки информации о звуках различной *частоты слухового диапазона*.
- Имеются нейроны, которые избирательно реагируют *на звуки различной продолжительности*, на повторяющиеся звуки, на шумы с широким частотным диапазоном и т. п. В слуховой коре происходит объединение информации о высоте тона и его интенсивности, о временных интервалах между отдельными звуками.
- *Сила звука* кодируется частотой импульсации и числом возбужденных нейронов. Поэтому считают, что *плотность потока импульсации является нейрофизиологическим коррелятом громкости*. Увеличение числа возбужденных нейронов при действии все более громких звуков обусловлено тем, что нейроны слуховой системы отличаются друг от друга по порогам реакций. При слабом стимуле в реакцию вовлекается лишь небольшое число наиболее чувствительных нейронов, а при усилении звука в реакцию вовлекается все большее число дополнительных нейронов с более высокими порогами реакций. Обнаружены нейроны, обладающие определенной избирательностью к интенсивности звука, т.е. реагирующие на довольно узкий диапазон интенсивности звука.
- Вслед за этапом регистрации и объединения элементарных признаков звукового раздражителя, который осуществляют *простые нейроны*, в переработку информации включаются *комплексные нейроны*, избирательно реагирующие только на узкий диапазон частотных или амплитудных модуляций звука.

Бинауральный слух

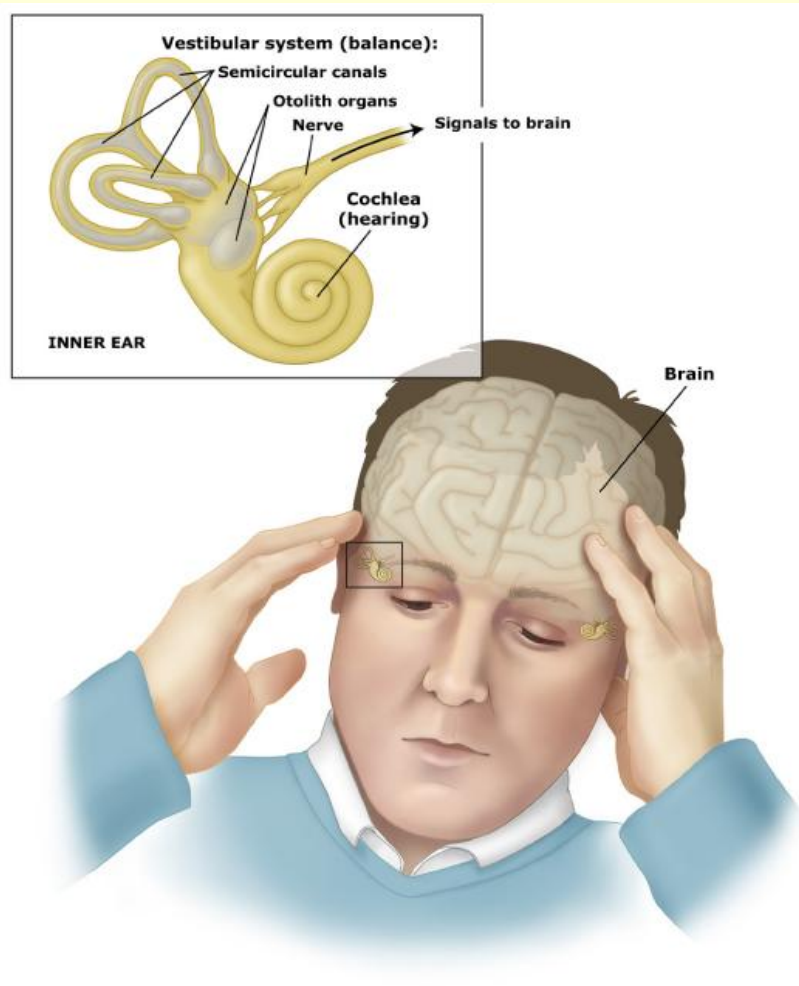
Рис 1а Расстояние от звукового источника до правого и левого ушей



- Человек и животные обладают пространственным слухом, т. е. *способностью определять положение источника звука в пространстве*. Это свойство основано на наличии *бинаурального слуха*, или слушания двумя ушами. Острота бинаурального слуха у человека очень высока: положение источника звука определяется с точностью до 1 углового градуса. Основой этого служит способность нейронов слуховой системы оценивать интерауральные (межушные) различия времени прихода звука на правое и левое ухо и интенсивности звука на каждом ухе. Если источник звука находится в стороне от средней линии головы, звуковая волна приходит на одно ухо несколько раньше и имеет большую силу, чем на другом ухе.

- Оценка удаленности источника звука от организма связана с ослаблением звука и изменением его тембра. При отдельной стимуляции правого и левого уха через наушники задержка между звуками уже в 11 мкс или различие в интенсивности двух звуков на 1 дБ приводят к кажущемуся сдвигу локализации источника звука от средней линии в сторону более раннего или более сильного звука. В слуховых центрах есть нейроны с острой настройкой на определенный диапазон интерауральных различий по времени и интенсивности. Найдены также клетки, реагирующие лишь на определенное направление движения источника звука в пространстве.

ФИЗИОЛОГИЯ ВЕСТИБУЛЯРНОЙ СИСТЕМЫ



- *Функция вестибулярной сенсорной системы* состоит в обеспечении мозга информацией о положении головы в пространстве, о действии гравитации и сил, вызывающих линейные или угловые ускорения. Эта функция необходима для поддержания равновесия, т. е. устойчивого положения тела в пространстве, и для пространственной ориентации человека.
- Вестибулярная система включает в себя:
 - периферический отдел, состоящий из расположенного во внутреннем ухе вестибулярного аппарата,
 - проводящие пути,
 - центральный отдел, представленный вестибулярными ядрами продолговатого мозга, таламусом и проекционной областью коры в постцентральной извилине.

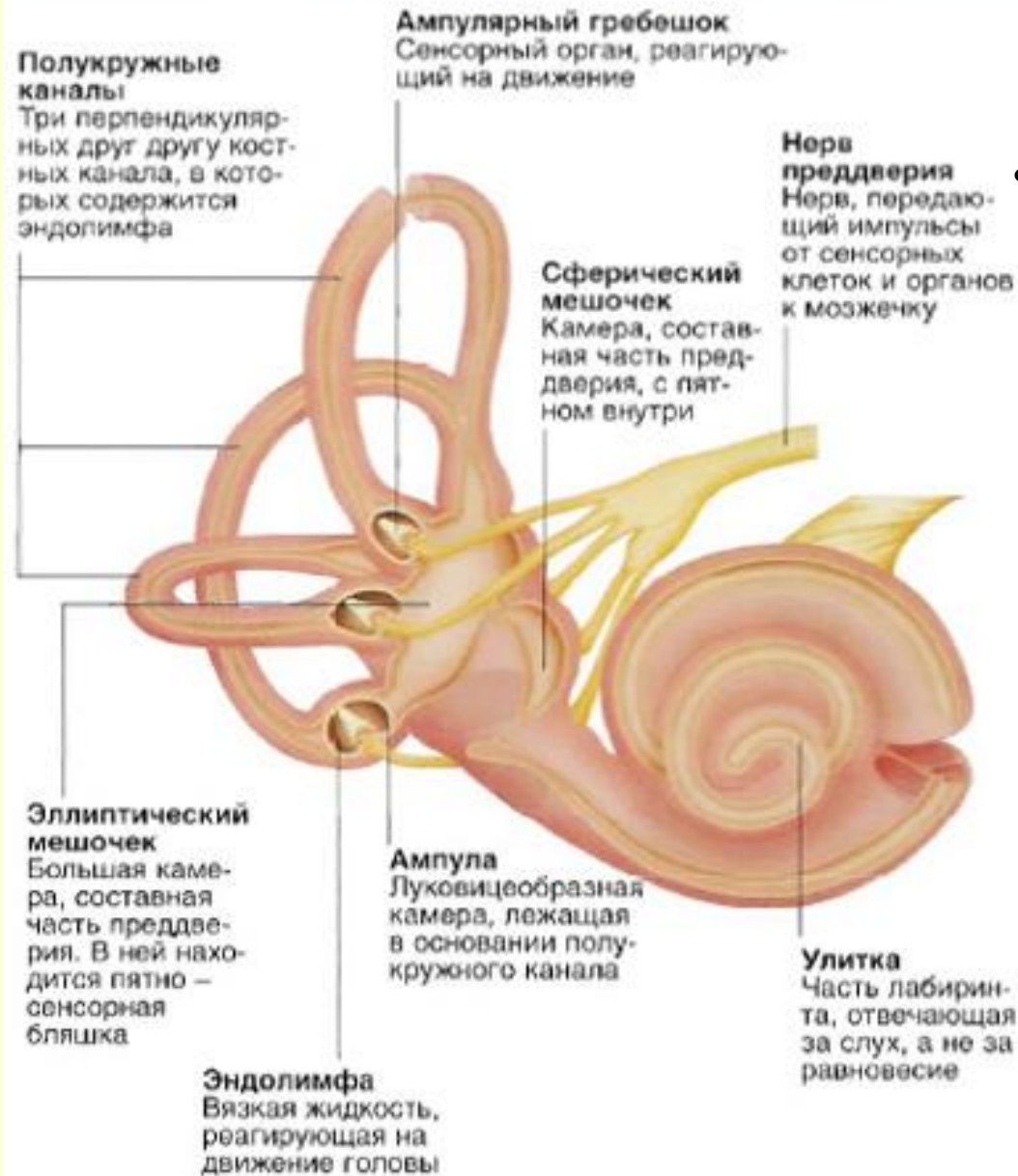
Адекватными раздражителями вестибулярной системы являются гравитация и силы, сообщające телу линейное или угловое ускорение. Специфическая особенность вестибулярной системы состоит в том, что значительная часть перерабатываемой в ней сенсорной информации используется для автоматической регуляции функций, осуществляемой без сознательного контроля.



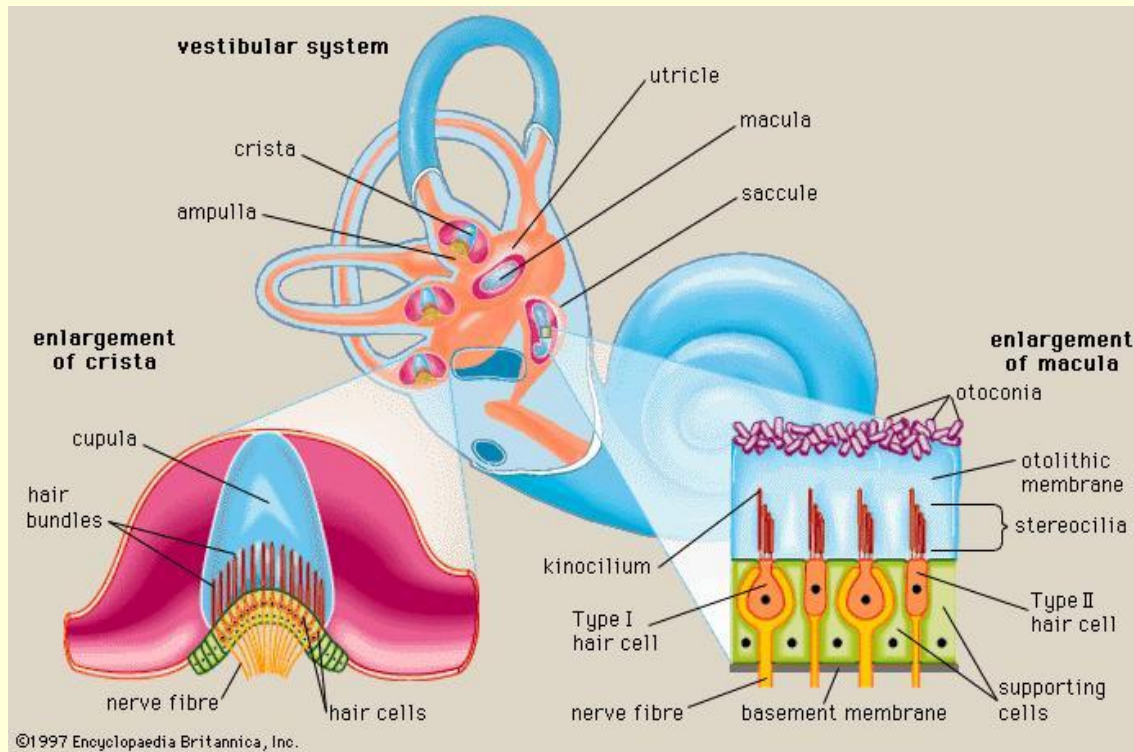
Линейное и угловое ускорение



Внутреннее ухо

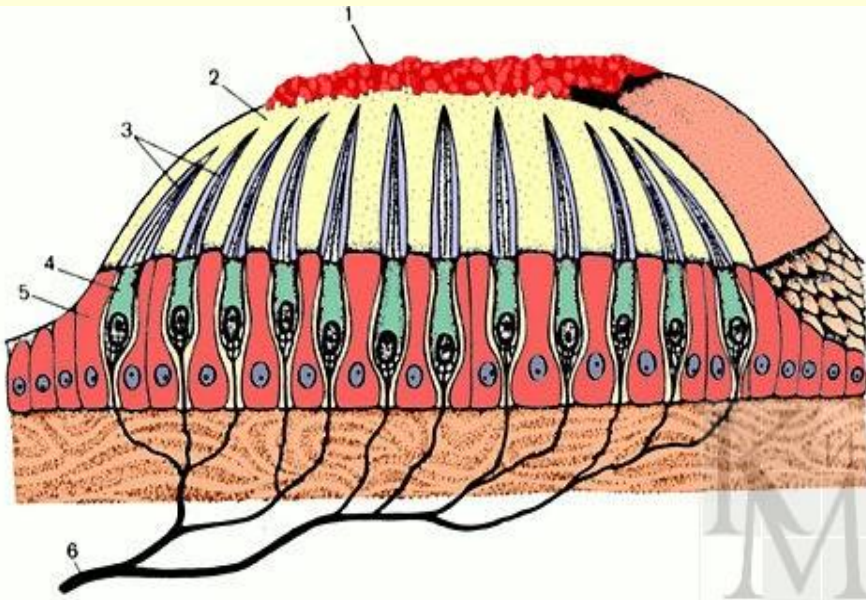


- **внутреннее ухо включает:**
 - преддверную часть - эллиптический и сферический мешочки, содержащие отолитовые органы для регистрации линейного ускорения,
 - полукружные каналы, которые расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях и служат для рецепции углового ускорения. В месте соединения с преддверием каналы расширены в виде ампул.
 - улитку с кортиевым органом, которая является органом слуха.



- На внутренней поверхности эллиптического и сферического мешочков, а также на внутренней поверхности стенок ампул полукружных каналов имеются покрытые желеподобным веществом образования, содержащие рецепторные волосковые клетки, улавливающие изменения положения головы в пространстве.
- У эллиптического и сферического мешочков эти образования выглядят беловатыми *пятнами (macula)* размером 2×3 мм. Рецепторные клетки, расположенные здесь, воспринимают статические положения головы и прямолинейные движения, возникающие при колебаниях эндолимфы. В ампулах полукружных каналов имеются *ампулярные гребешки* или *кристы (cristae ampulares)*, улавливающие любые повороты головы благодаря ориентации трех полукружных протоков в трех взаимно перпендикулярных плоскостях.

В полости преддверия имеются два расширения: *мешочек (саккулус)* и *маточка (утрикулус)*, представляющие собой *отолитовые органы*, служащие для измерения линейных ускорений.



- **Строение отолитового аппарата:** 1 — отолиты; 2 — отолитовая мембрана; 3 — волоски рецепторных клеток; 4 — рецепторные клетки; 5 — опорные клетки; 6 — нервные волокна.

- Рецепторный эпителий маточки и мешочка расположен на небольших возвышениях — *макулах*, покрытых отолитовой мембраной, которая содержит множество мелких, но тяжелых кристаллов карбоната кальция (отолиты или отокинии).
- Макула маточки расположена в горизонтальной плоскости (при вертикальном положении головы), а макула мешочка ориентирована вертикально. В результате этого утрикулярные рецепторы чувствительны к небольшим наклонам головы от ее нормального положения и к линейным ускорениям, которые возникают во время перемещения в горизонтальной плоскости. Саккулярные единицы в отличие от этого чувствительны к ускорению, которое имеет место при прыжках и падениях.

В ампулах полукружных каналов находится неирозителлий, состоящий из сенсорных клеток, выступающий внутрь в форме гребня или кресты. Каждая креста покрыта *купулой*, представляющей собой аморфное желеобразное вещество. Его пронизывают волосковидные отростки сенсорных клеток. При угловых ускорениях, когда в силу инерции происходит сдвиг эндолимфы, купула тоже смещается, что приводит к деформации погруженных в нее волосков вторичных рецепторных клеток с последующим возникновением в них рецепторного потенциала.

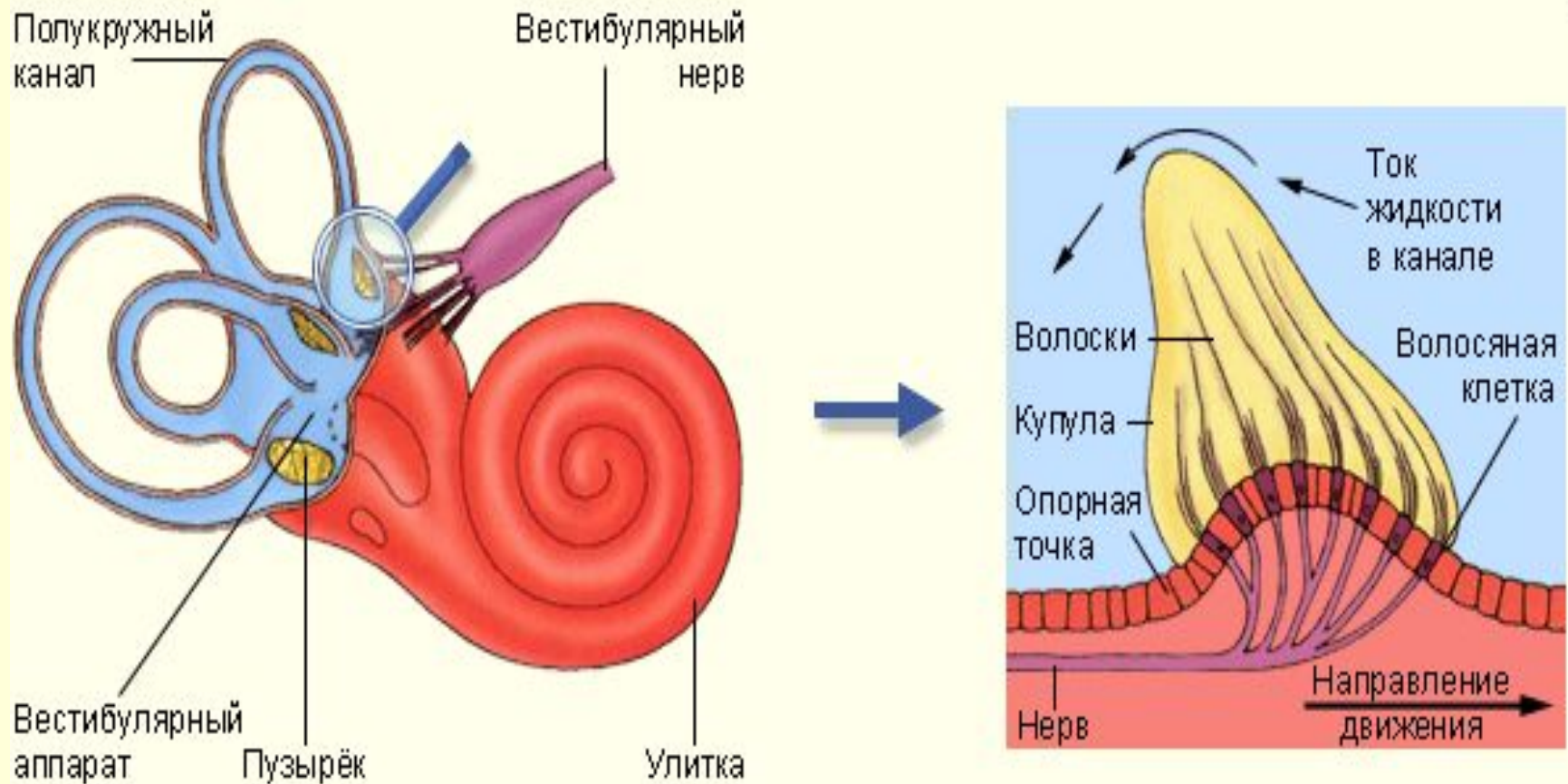
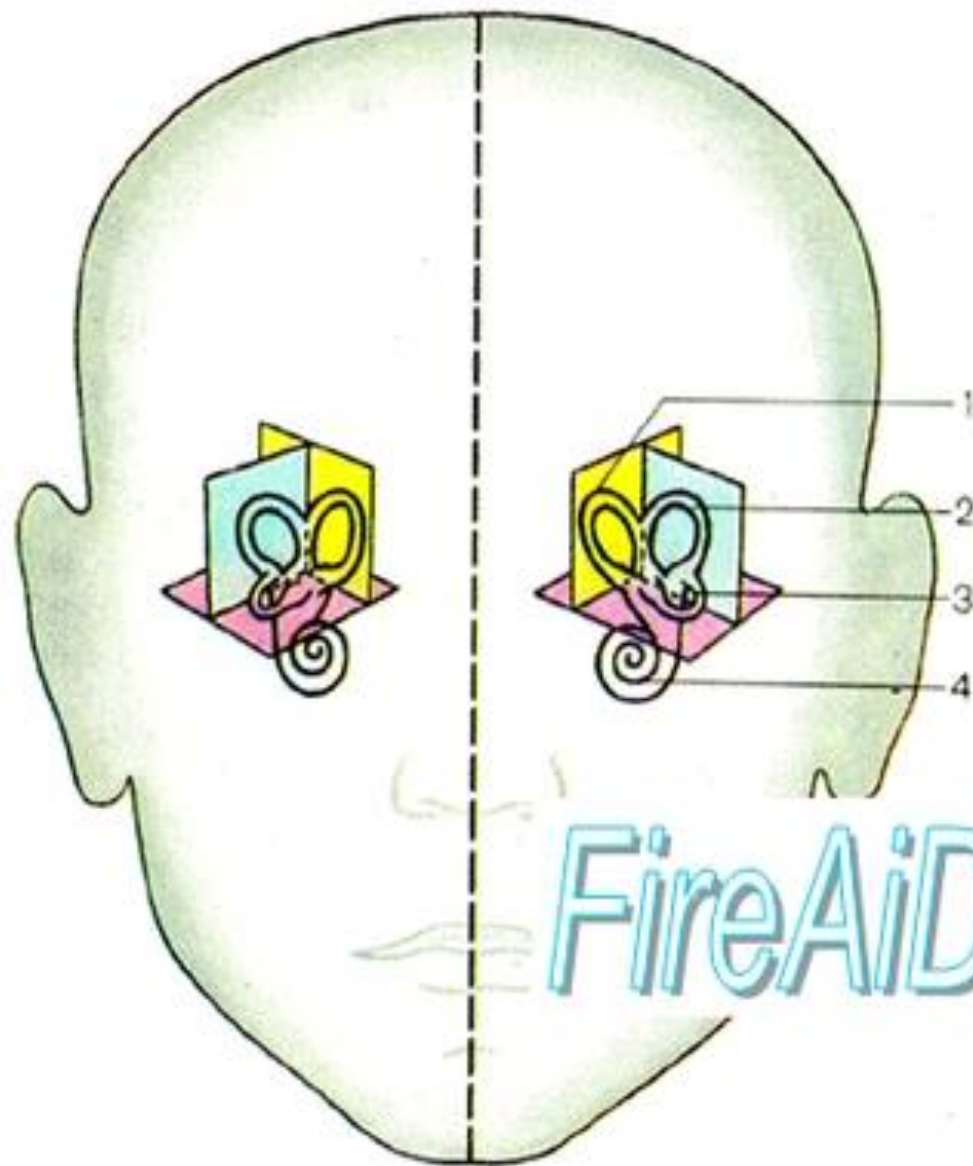
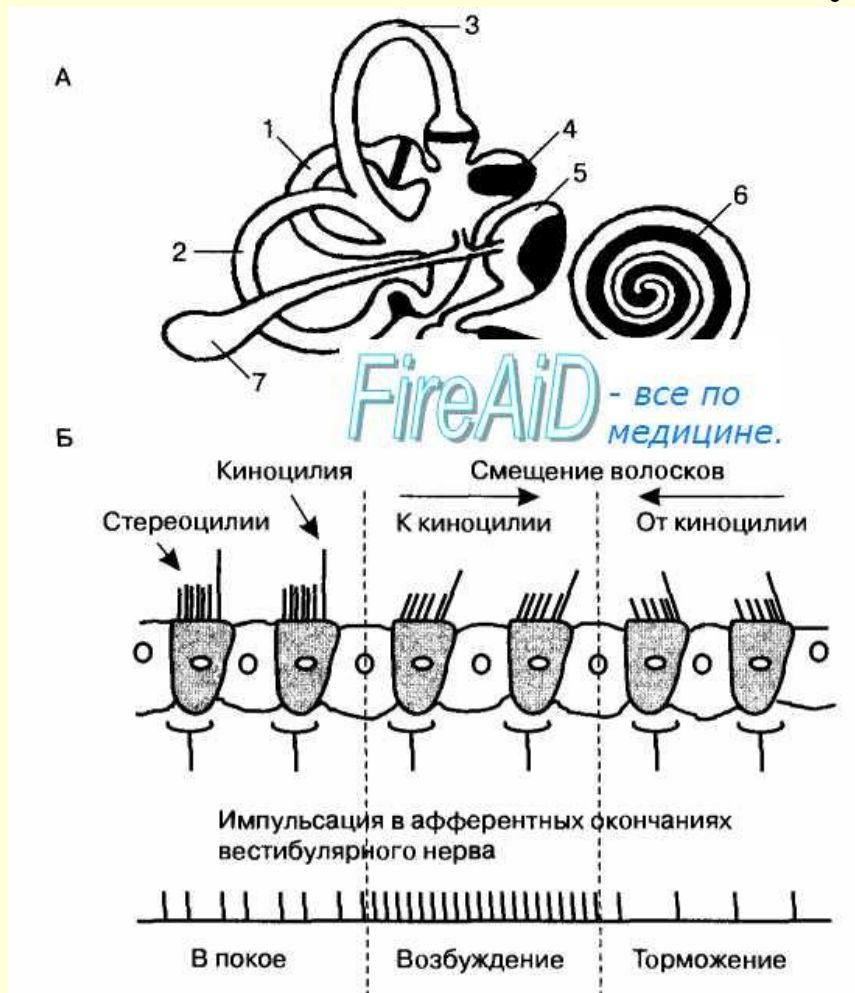


Рис. 209. Расположение полукружных каналов (схема).



- 1 — задний полукружный канал;
- 2 — латеральный полукружный канал;
- 3 — передний полукружный канал;
- 4 — улитка.

FireAiD - все по
медицине.

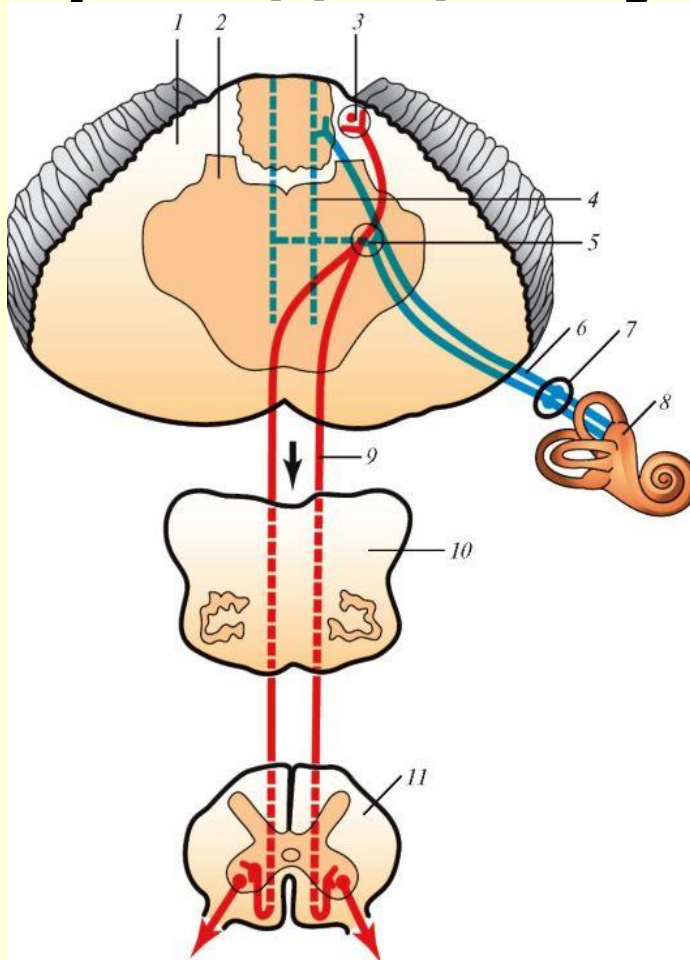


- Рецепторы *макул и купул* представлены *волосковыми клетками*, являющимися вторичными механорецепторами и образующими синапсы с периферическими окончаниями *нейронов вестибулярного ганглия* (первичные сенсорные нейроны). Каждый рецептор имеет пучок из 40—80 волосков — *стереоцилии*, достигающих в длину 50 мкм, а также расположенный эксцентрично по отношению к стереоцилиям один длинный волосок — *киноцилию*. Если пучок стереоцилий наклоняется под влиянием механического стимула в сторону киноцилии, рецептор деполяризуется, а при отклонении стереоцилий от киноцилии происходит гиперполяризация мембраны рецептора. Вследствие этого при сгибании пучка стереоцилий в одном направлении волосковая клетка возбуждается, а при сгибании этого же пучка в противоположном направлении — тормозится, т. е. у каждой волосковой клетки выявляются два функциональных полюса.

А. Схема перепончатого лабиринта, рецепторные области выделены черным цветом:
 1) горизонтальный канал; 2) задний вертикальный канал; 3) передний вертикальный канал;
 4) маточка; 5) мешочек; 6) канал улитки; 7) эндолимфатический мешочек.

Б. Волосковые рецепторные клетки вестибулярного аппарата: показана зависимость между направлением смещения волосков и активностью клеток.

Проводящие пути органа равновесия



1 - мозжечок; 2 - мост; 3 - ядро шатра; 4 - задний продольный пучок; 5 - преддверные (вестибулярные) ядра; 6 - преддверная (вестибулярная) часть преддверно-улиткового нерва; 7 - вестибулярный узел; 8 - внутреннее ухо; 9 - преддверно-спинномозговой путь; 10 - разрез продолговатого мозга; 11 - разрез спинного мозга. Стрелки показывают направление следования нервных импульсов

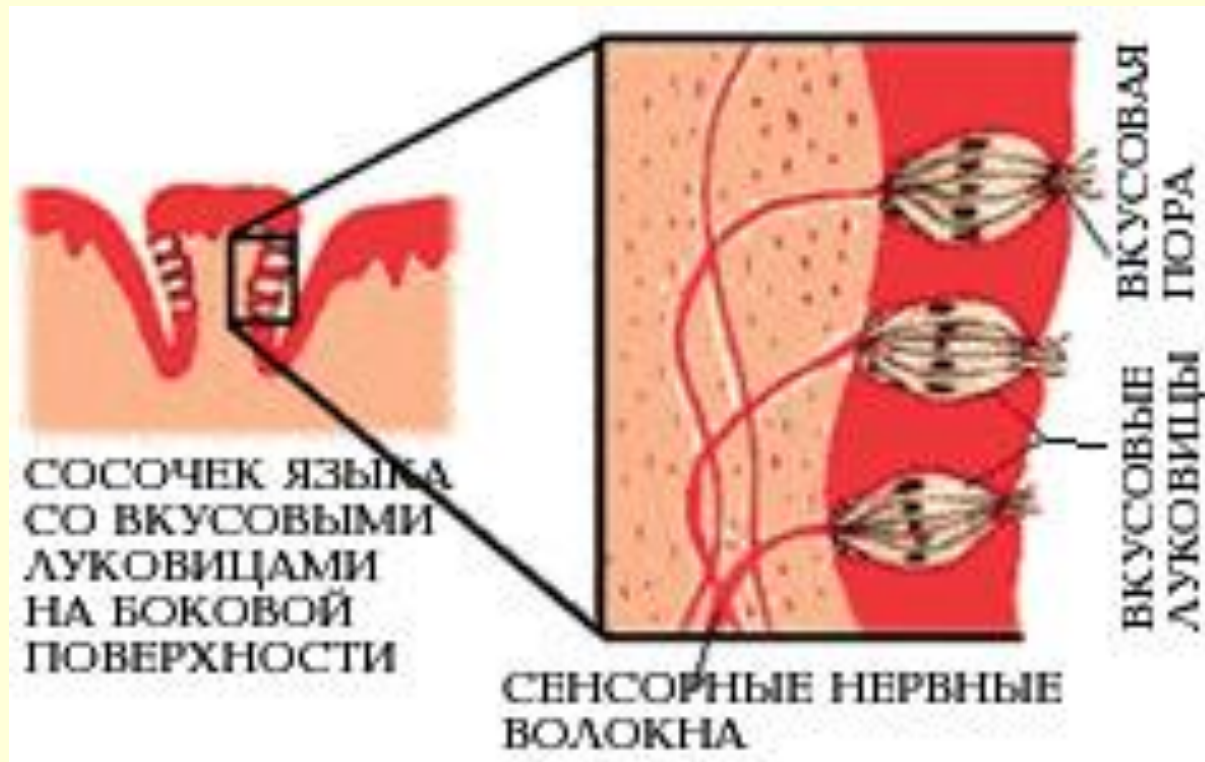
- От вестибулярных ядер часть волокон, перекрещиваясь, идет в таламус, где расположены III нейроны, от которых импульсы направляются к коре постцентральной извилины теменной и височной долей (корковые центры статокINETического анализатора). Эти связи обеспечивают сознательную ориентацию в пространстве.
- Часть нервных волокон вестибулярных ядер направляется непосредственно в мозжечок (в узелок и клочок мозжечка).
- По волокнам преддверно-спинномозгового пути от вестибулярных ядер нервные импульсы идут к двигательным ядрам передних рогов спинного мозга. Эти связи регулируют вестибулярные рефлексy.
- Связи вестибулярных ядер с ядрами глазодвигательных нервов, которые осуществляют движения глаз, имеют отношение к изменениям положения головы и тела в пространстве.

ФИЗИОЛОГИЯ ВКУСОВОЙ СИСТЕМЫ

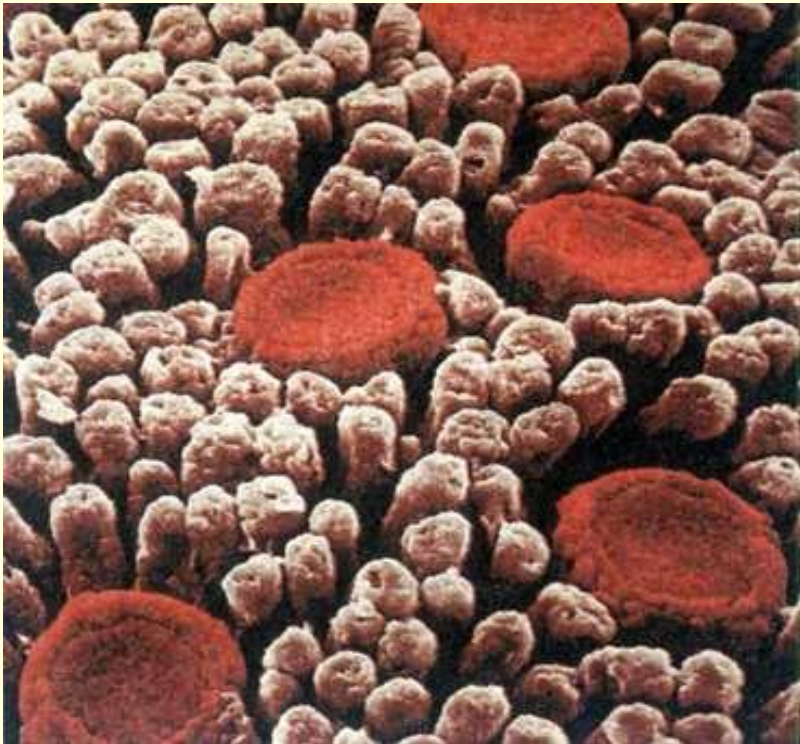


- Вкусовая сенсорная система является одним из каналов связи организма с внешней средой, с помощью которого осуществляется анализ качества и концентрации веществ, поступающих в ротовую полость

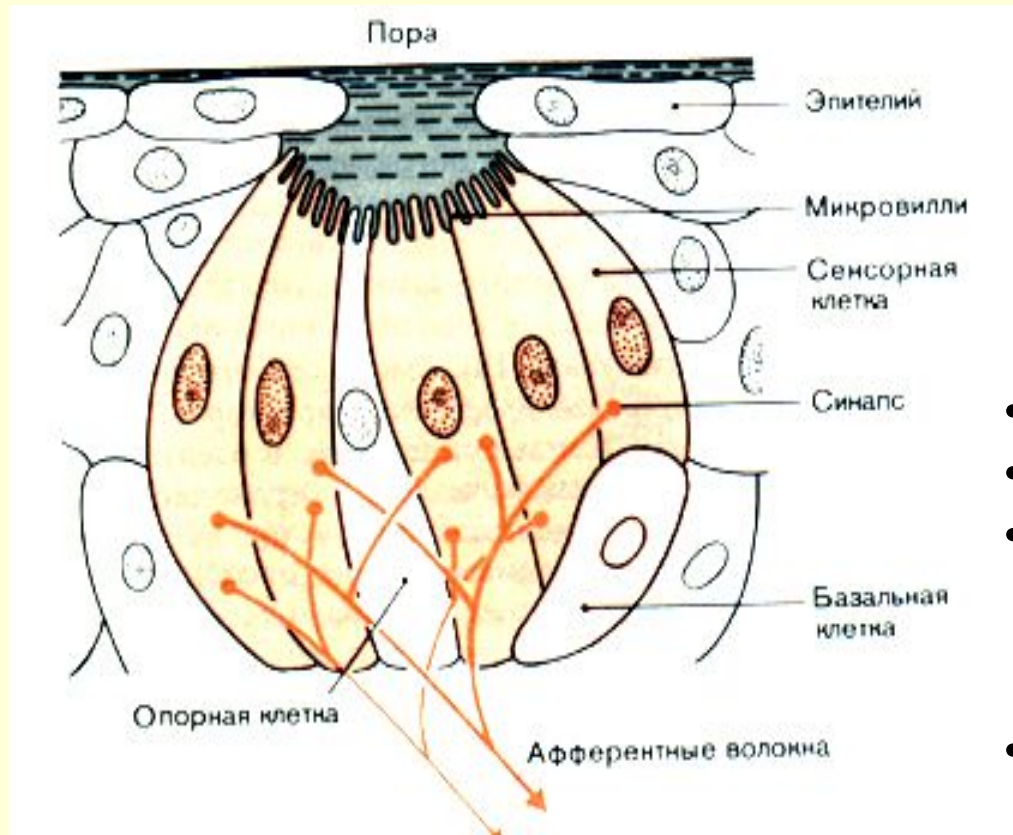
Вкусовая рецепция у человека осуществляется *вкусовыми луковичками языка*, которые встроены в более крупные структуры - сосочки.



Вкусовая рецепция у человека осуществляется *вкусовыми луковичками языка*, которые встроены в более крупные структуры - сосочки.



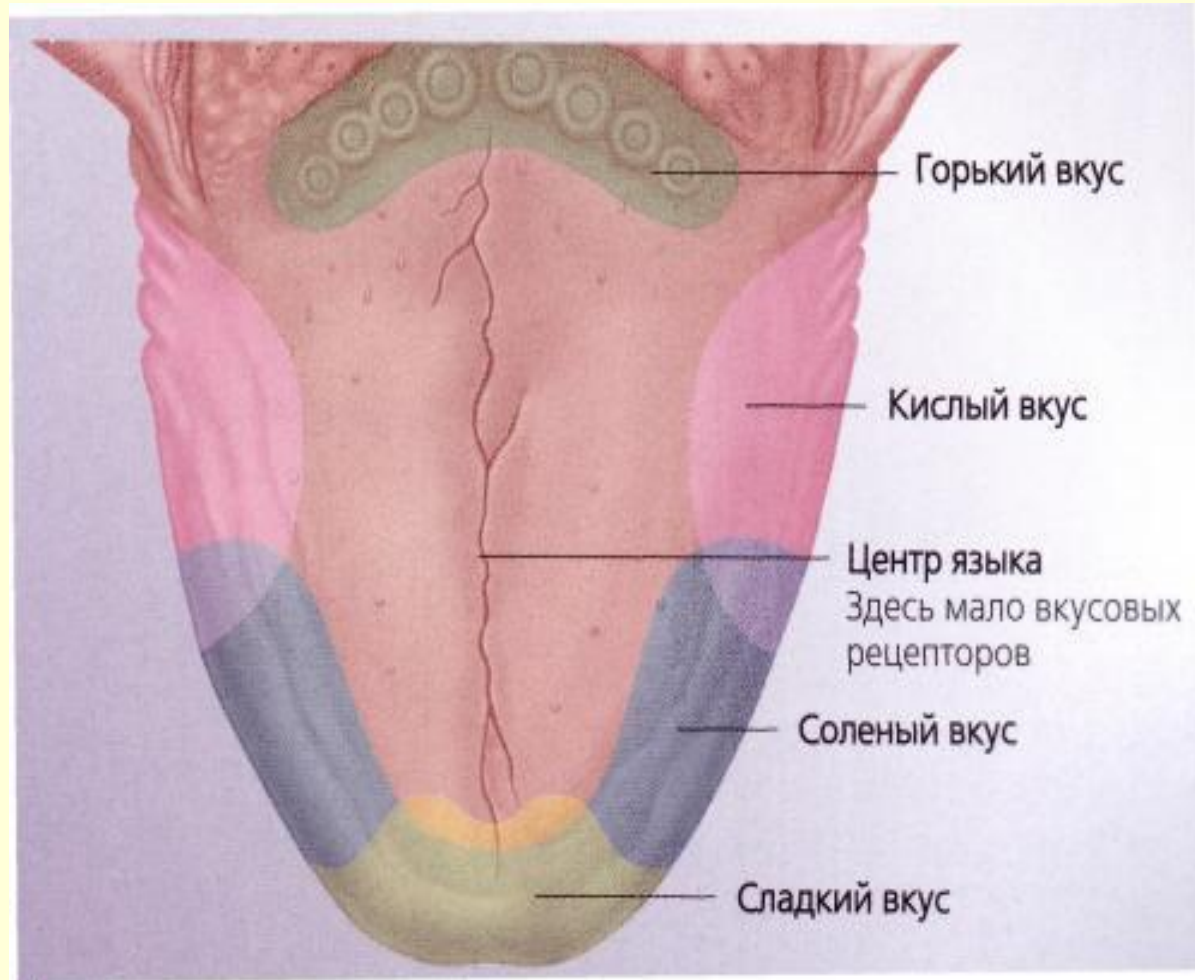
Вкусовая луковица



- Вкусовая луковица состоит из 30-80 уплощенных, вытянутых веретенообразных клеток, тесно прилегающих друг к другу наподобие долек апельсина. В составе луковицы имеется 3 вида клеток:
- 1 – вкусовые (сенсорные),
- 2 – опорные,
- 3 – базальные (регенеративные) клетки. Из этих клеток развиваются опорные и вкусовые клетки.
- Всего у человека насчитывается около 2000 луковиц.

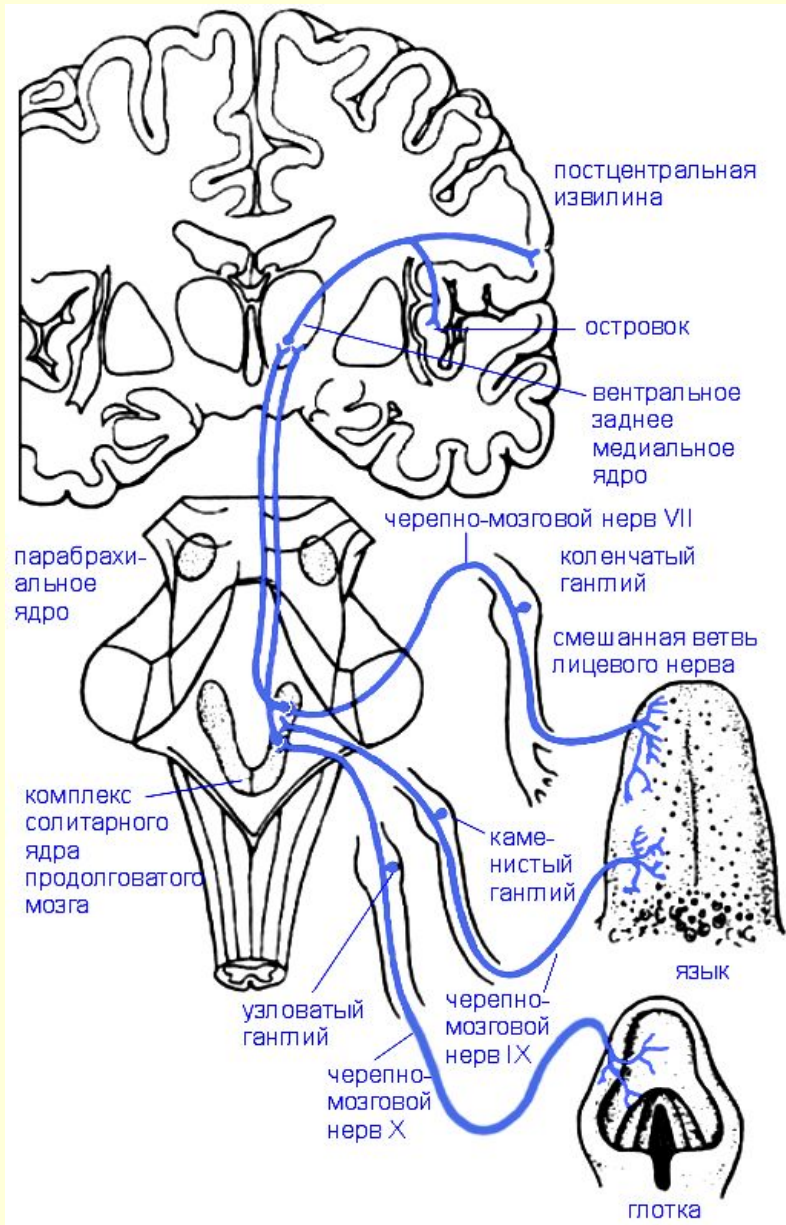
- Вкусовые клетки — наиболее короткоживущие эпителиальные клетки организма: в среднем через каждые 250 ч старая клетка сменяется молодой, движущейся к центру вкусовой почки от ее периферии. Каждая из рецепторных вкусовых клеток имеет на конце, обращенном в просвет поры, 30—40 тончайших микроворсинок толщиной 0,1—0,2 мкм и длиной 1—2 мкм. Они играют важную роль в возбуждении рецепторной клетки, воспринимая те или иные химические вещества, адсорбированные в канале луковичы. В области микроворсинок расположены активные центры — стереоспецифические участки рецептора, избирательно воспринимающие разные вещества. *Одна и та же вкусовая клетка способна воспринимать несколько вкусовых раздражений.* При адсорбции воздействующих молекул происходят конформационные изменения рецепторных белковых молекул, которые приводят к локальному изменению проницаемости мембран вкусового сенсорного эпителиоцита и генерации потенциала на его мембране.

Рецепторы обеспечивают восприятие четырех вкусовых качеств (соленого, сладкого, кислого, горького). Разное сочетание этих четырех вкусовых ощущений позволяет ориентироваться в широкой гамме вкусов пищи. Рецептивные поля восприятия соленого, сладкого, кислого и горького имеют разную площадь и локализацию на поверхности языка.



- В каждую вкусовую почку входит и разветвляется около 50 афферентных нервных волокон, формирующих синапсы с базальными отделами рецепторных клеток. На одной рецепторной клетке могут быть окончания нескольких нервных волокон, а одно волокно может иннервировать несколько вкусовых почек. Если перерезать волокна, иннервирующие вкусовую луковицу, то последняя полностью дегенерирует. Регенерация нерва ведет к восстановлению луковицы.

Проводящие пути и центры вкуса



- *Проводниками вкусовой чувствительности служат волокна лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов. Вкусовые луковицы передних двух третей языка иннервируются лицевым нервом. Тела нейронов находятся в колеччатом узле. По его афферентным волокнам проводится информация о вкусе, а также импульсация от температурных, тактильных и болевых рецепторов передней части языка. От задней трети языка, твердого неба и миндалин информация о вкусе передается по волокнам языкоглоточного нерва. Вкусовые луковицы глотки иннервируются волокнами блуждающего нерва.*
- *Первичный центр вкуса находится в ядре одиночного (солитарного) пути, которое расположено в продолговатом мозге, и содержит вторые нейроны вкусового пути. Большинство волокон лицевого нерва оканчиваются в ростральной части, волокна языкоглоточного - в средней части, блуждающего - в средней и каудальной частях ядра. Слизистая оболочка ротовой полости и глотки проецируется в ядро одиночного пути соматотопически.*
- *От нейронов ядра одиночного пути волокна в составе медиального пучка направляются к ядру таламуса (где находится 3-й нейрон вкусового пути. Аксоны таламических нейронов образуют корковую проекцию вкусового анализатора. Считают, что таламокортикальная система обеспечивает вкусовое различение, тогда как связи с лимбическими структурами обеспечивают мотивационные характеристики пищевого поведения.*

- Электрофизиологические исследования последних лет показали, что практически все волокна вкусового пути и нейроны ядра одиночного пути продолговатого мозга реагируют повышением частоты импульсного разряда на несколько вкусовых модальностей, т. е. являются мультимодальными. Значительная часть нейронов продолговатого мозга реагирует не только на вкусовые модальности, но и на температурные и тактильные раздражители. Такую же широкую полимодальность обнаружили у таламических нейронов вкусового анализатора. Высказано предположение, что характеристика вкусовых раздражителей представлена относительной величиной активности многих нейронов. *Каждый вкусовой раздражитель активирует нейроны соответствующей нейронной популяции в разной степени, причем «рельеф» этой активности характерен для каждого вкуса. Это своеобразный код вкусового качества: кодирование происходит как номером канала, так и относительной активностью в соответствующих каналах.*

Вкусовые ощущения и восприятие

У разных людей пороги вкусовой чувствительности к разным веществам существенно отличаются вплоть до «вкусовой слепоты» к отдельным агентам (например, к креатину).

Абсолютные пороги вкусовой чувствительности во многом зависят от состояния организма (они изменяются в случае голодания, беременности и т.д.). При измерении абсолютной вкусовой чувствительности возможны две ее оценки: возникновение неопределенного вкусового ощущения (отличающегося от вкуса дистиллированной воды) и осознанное восприятие или опознание определенного вкуса. Порог восприятия, как и в других сенсорных системах, выше порога ощущения. Пороги различения минимальны в диапазоне средних концентраций веществ, но при переходе к большим концентрациям резко повышаются.

Поэтому 20 % раствор сахара воспринимается как максимально сладкий, 10 % раствор натрия хлорида — как максимально соленый, 0,2 % раствор соляной кислоты — как максимально кислый, а 0,1 % раствор хинина сульфата — как максимально горький. Пороговый контраст для разных веществ значительно колеблется.

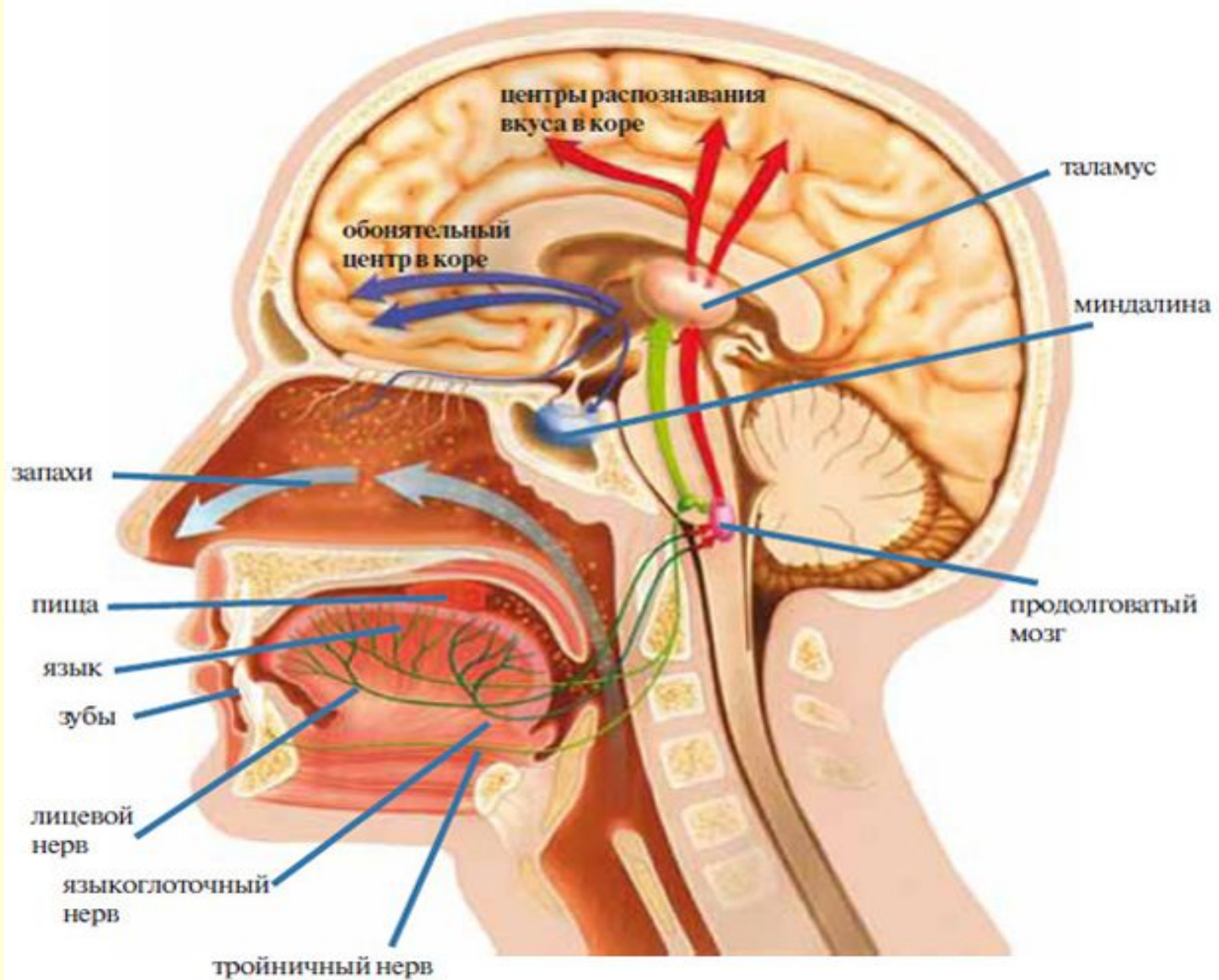
Вкусовая адаптация

- При длительном действии вкусового вещества наблюдается адаптация к нему (снижается интенсивность вкусового ощущения). Продолжительность адаптации пропорциональна концентрации раствора.
- Адаптация к сладкому и соленому развивается быстрее, чем к горькому и кислому. Обнаружена и перекрестная адаптация, т. е. изменение чувствительности к одному веществу при действии другого.
- Применение нескольких вкусовых раздражителей одновременно или последовательно дает эффекты вкусового контраста или смешения вкуса. Например, адаптация к горькому повышает чувствительность к кислому и соленому, адаптация к сладкому обостряет восприятие всех других вкусовых стимулов. При смешении нескольких вкусовых веществ может возникнуть новое вкусовое ощущение, отличающееся от вкуса составляющих смесь компонентов.

Функция вкусового анализатора.



- В процессе эволюции вкус сформировался как **механизм выбора или отвергания пищи**. В естественных условиях вкусовые ощущения комбинируются с обонятельными, тактильными и температурными, также создаваемыми пищей. Сочетание всех этих раздражений создает ощущение вкуса и адекватную реакцию на пищевое вещество.
- Важным обстоятельством является то, что предпочтительный выбор пищи отчасти основан на врожденных механизмах, но в значительной мере зависит от связей, выработанных в индивидуальной жизни.



Распознавание вкуса — это комплексный процесс. Вся информация от вкусовых рецепторов, термических, обонятельных и данные от механических датчиков, поступает по нервным волокнам в мозг. Мы практически мгновенно понимаем, что едим.

ФИЗИОЛОГИЯ ОБОНЯТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

- *Обонятельная система* (обонятельный анализатор) осуществляет восприятие и анализ химических раздражителей, находящихся во внешней среде и действующих на органы обоняния.

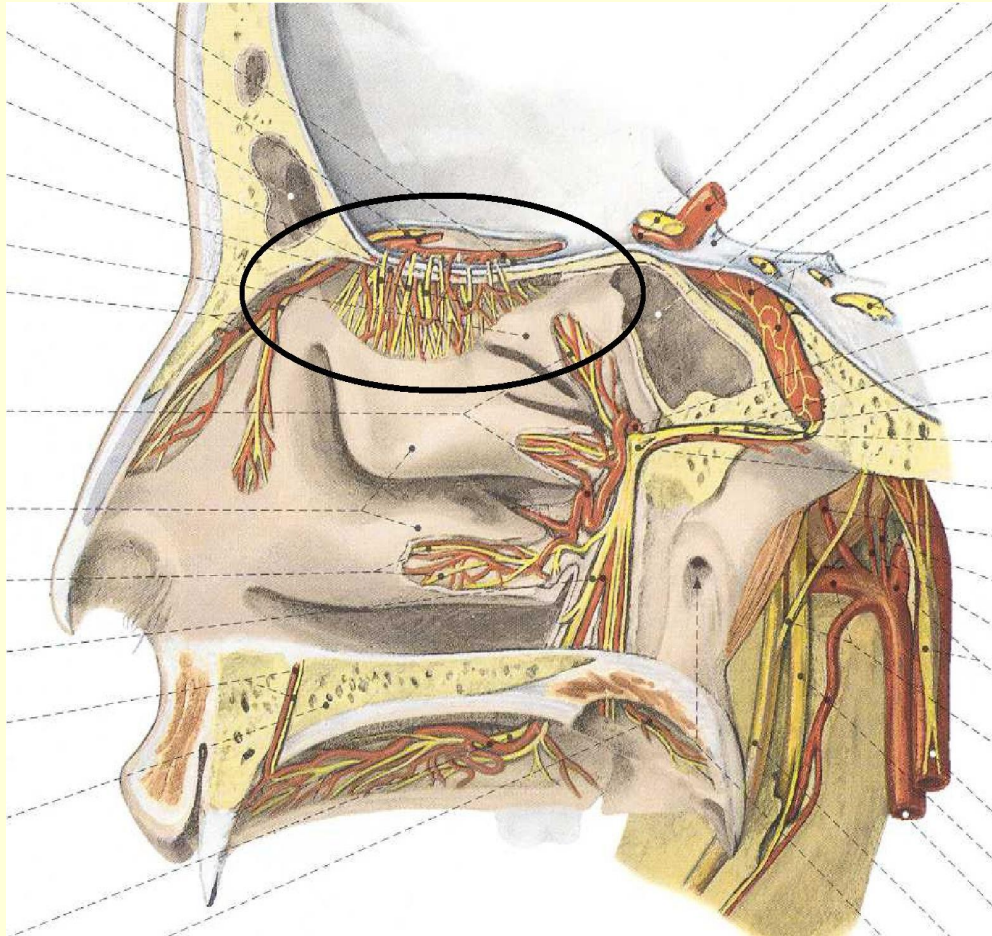


Обонятельный анализатор представлен двумя системами — основной и вомероназальной



каждая имеет три части:

- периферическую (органы обоняния - нейроэпителий носа);
- промежуточную, состоящую из проводников (аксоны нейросенсорных обонятельных клеток и нервных клеток обонятельных луковиц);
- центральную (палеокорковая, таламическая, гипоталамическая и неокорковая проекции).

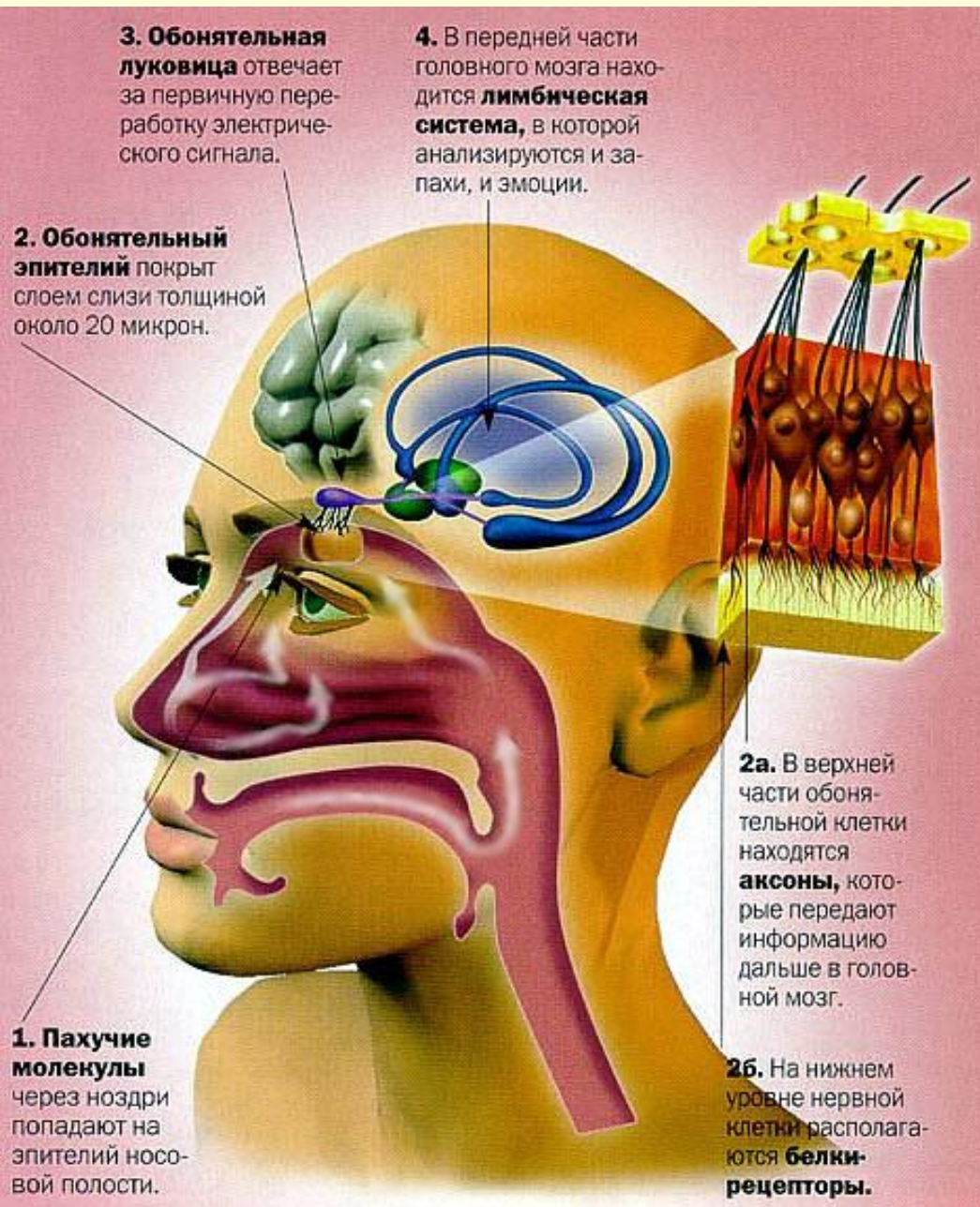


- Нос человека имеет три камеры: нижнюю, среднюю и верхнюю. Нижняя и средняя камеры выполняют, по сути санитарную роль, согревая и очищая вдыхаемый воздух. Основным органом обоняния, являющийся периферической частью сенсорной системы, представлен ограниченным участком слизистой оболочки носа — *обонятельной областью*, покрывающей у человека верхнюю и отчасти среднюю раковины носовой полости, а также верхнюю часть носовой перегородки. Внешне обонятельная область отличается от респираторной части слизистой оболочки желтоватым цветом, вследствие присутствия пигмента в клетках.

Схема строения обонятельного эпителия

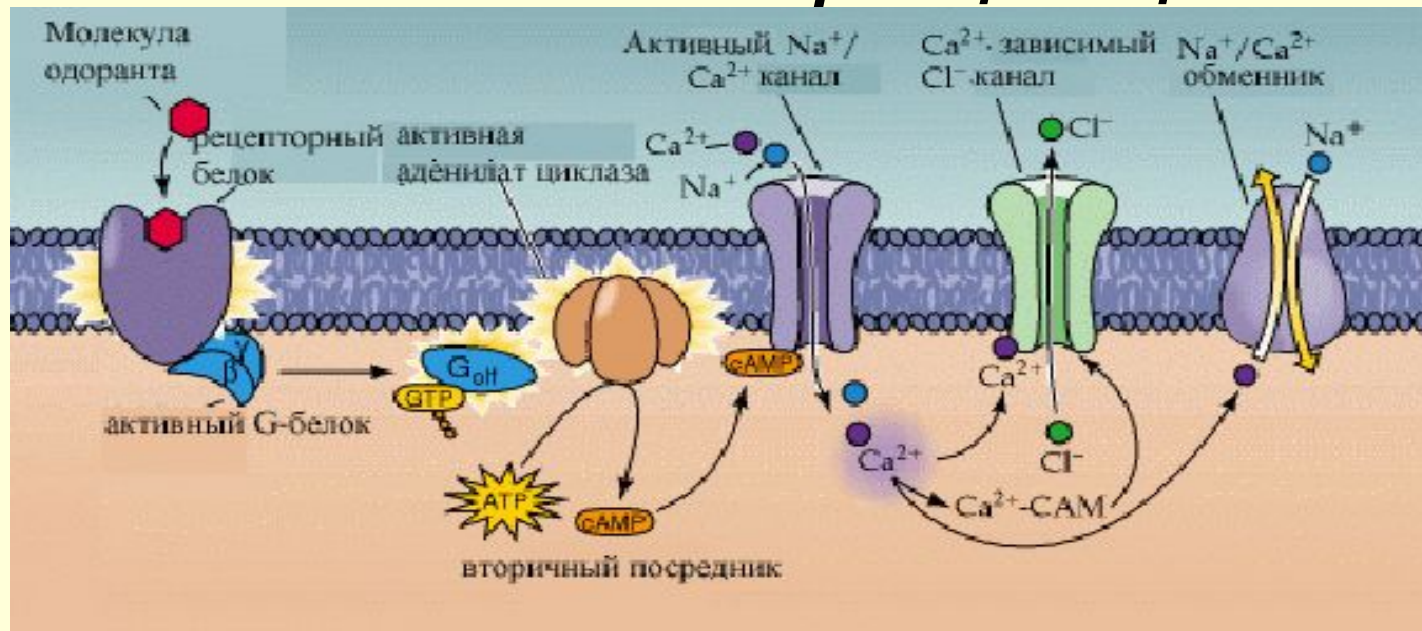


- Обонятельный эпителий, выстилающий обонятельную область носа, имеет толщину 100-150 мкм и содержит три вида клеток:
- 1 – обонятельные (рецепторные),
- 2 – опорные,
- 3 – базальные (регенеративные).



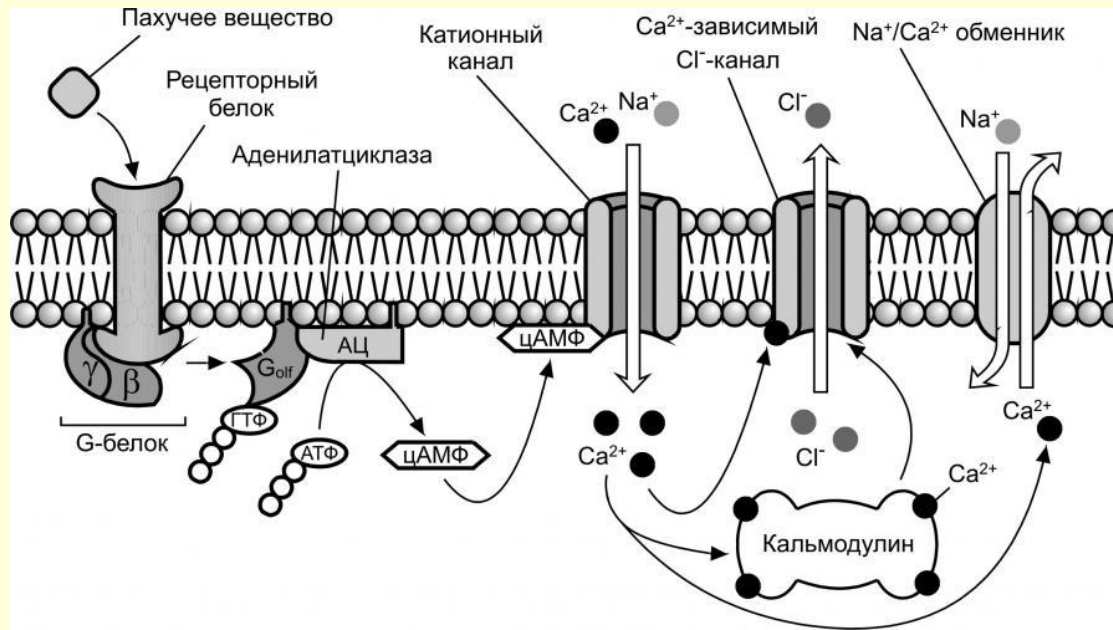
Обонятельная рецепторная клетка - биполярная клетка, имеющая веретенообразную форму. На поверхности рецепторного слоя она утолщается в виде обонятельной булавы, от которой отходят волоски (цилии), каждый волосок содержит микротрубочки (9+2). Центральные отростки обонятельных рецепторов представляют собой немиелинизированные нервные волокна, которые собираются в пучки по 10-15 волокон (обонятельные нити) и, пройдя через отверстия решетчатой кости, направляются к обонятельной луковице мозга.

Механизмы рецепции



- Молекулы запахового вещества (одоранта) контактируют с обонятельной слизистой оболочкой. Приемником запаховых молекул являются макромолекулы белка, которые меняют свою конформацию при присоединении к ним запаховых молекул. Это вызывает открывание в плазматической мембране рецепторной клетки натриевых каналов и как следствие — генерацию деполяризационного рецепторного потенциала, который приводит к импульсному разряду в аксоне рецептора (волокне обонятельного нерва).

Ответ обонятельной рецепторной клетки на её стимуляцию

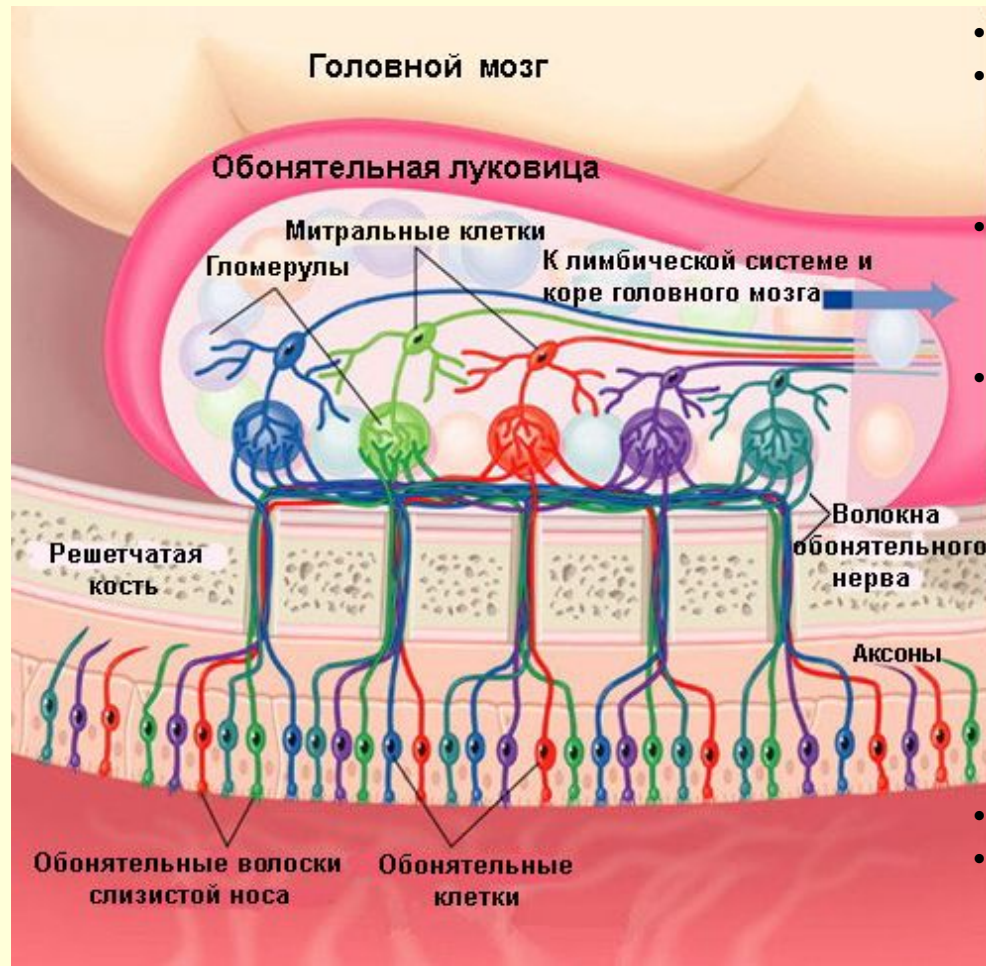


- Пахучие вещества непосредственно или в комплексе со связывающими белками взаимодействуют с молекулами рецепторов, встроенных в мембрану реснички обонятельной клетки. Это взаимодействие вызывает активацию G-белка (Golf), а затем аденилатциклазы, что увеличивает уровень цАМФ в клетке..

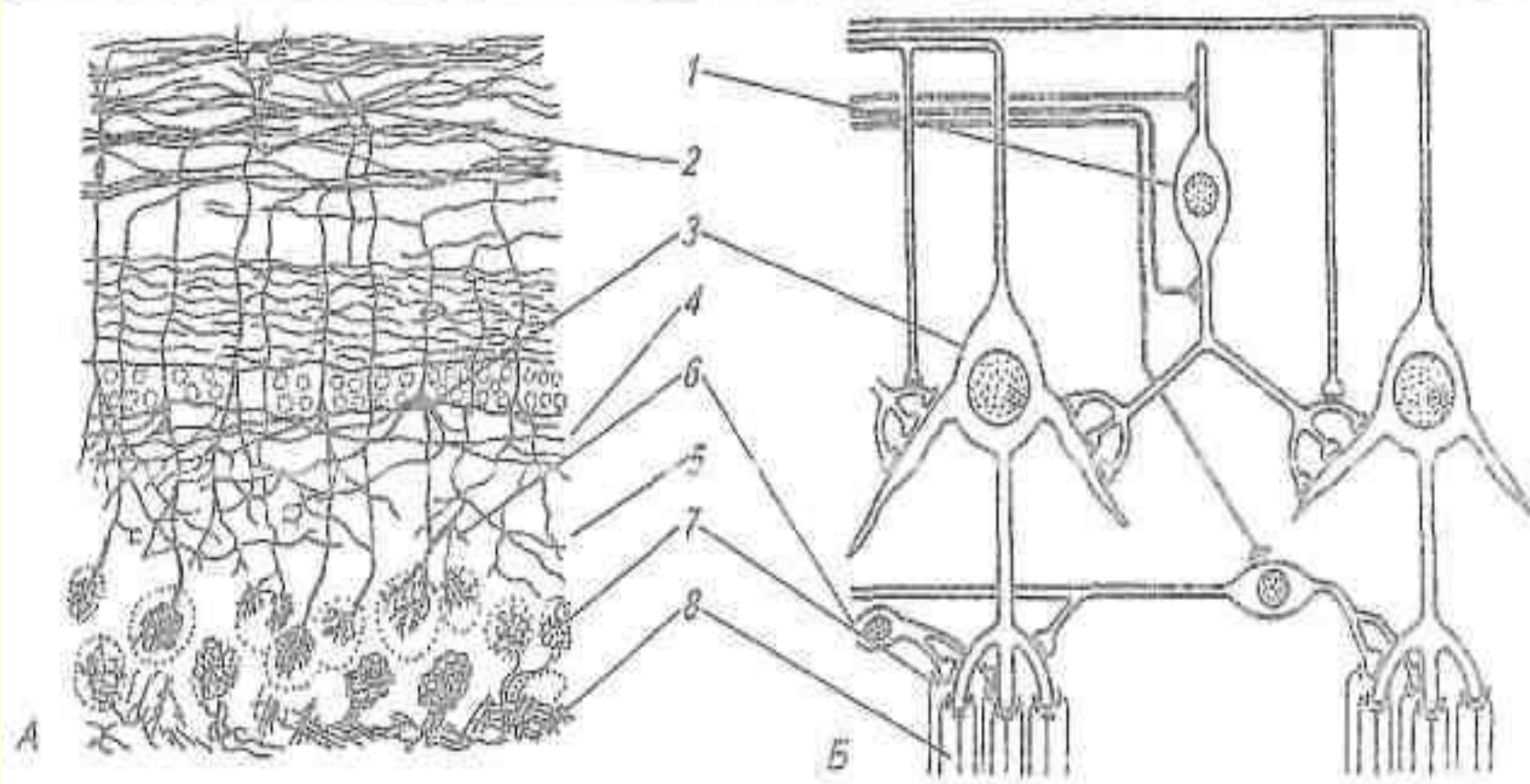
- Одной из мишеней цАМФ служит катионселективный канал, открытие которого обеспечивает поступление в ресничку Na^+ и Ca^{2+} , что приводит к деполяризации мембраны.
- Увеличение внутриклеточного Ca^{2+} открывает Ca^{2+} -зависимые Cl^- -каналы, что усиливает деполяризацию мембраны. При расщеплении цАМФ специфическими фосфодиэстеразами амплитуда рецепторного потенциала снижается. Комплекс Ca^{2+} с кальмодулином взаимодействует с катионселективным каналом и снижает его аффинность к цАМФ. Ca^{2+} выводится из клетки в обмен на Na^+ .

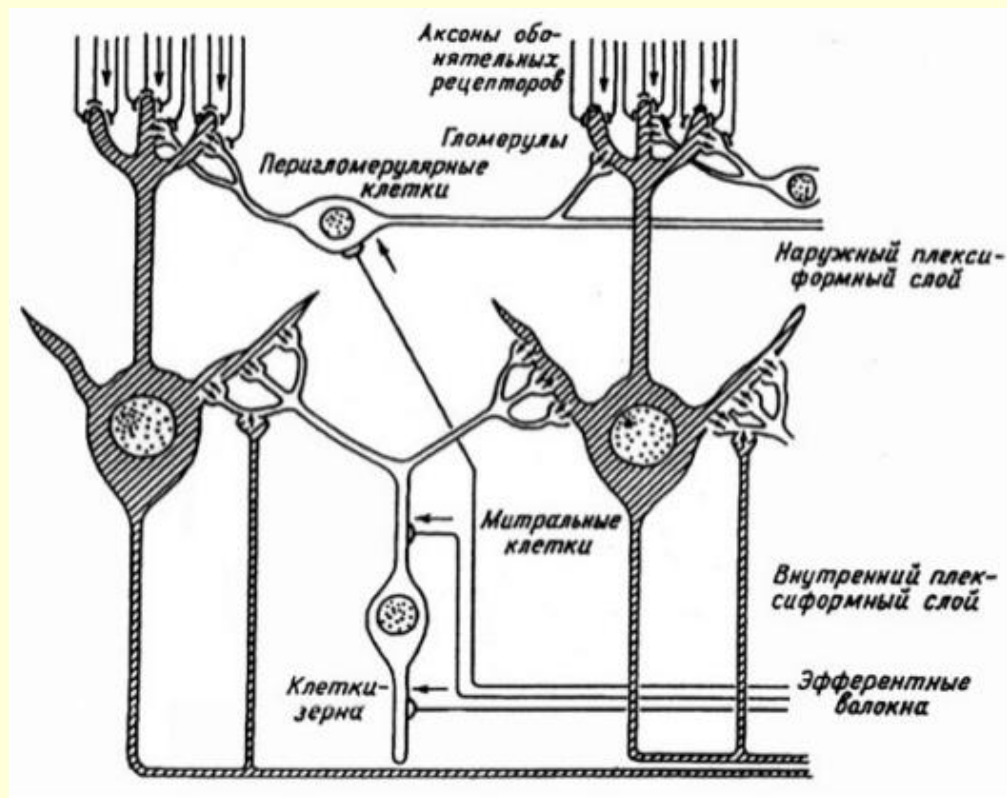
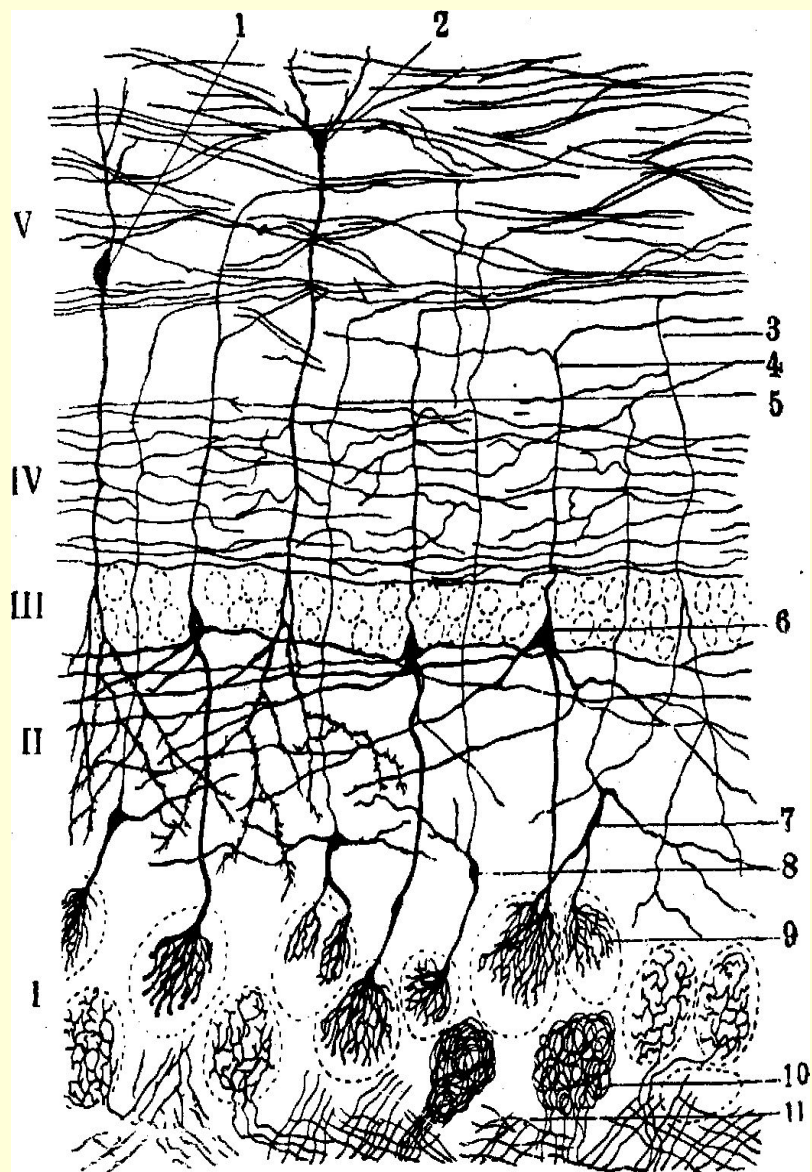
- Обонятельные клетки способны реагировать на миллионы различных пространственных конфигураций молекул пахучих веществ. Между тем каждая рецепторная клетка способна ответить физиологическим возбуждением на характерный для нее, хотя и широкий, спектр пахучих веществ. Недавно выяснено, что *каждая обонятельная клетка имеет только один тип мембранного рецепторного белка (правило «одна обонятельная клетка — один обонятельный рецепторный белок»)*.
- *Сам же белок способен связывать множество пахучих молекул различной пространственной конфигурации .*

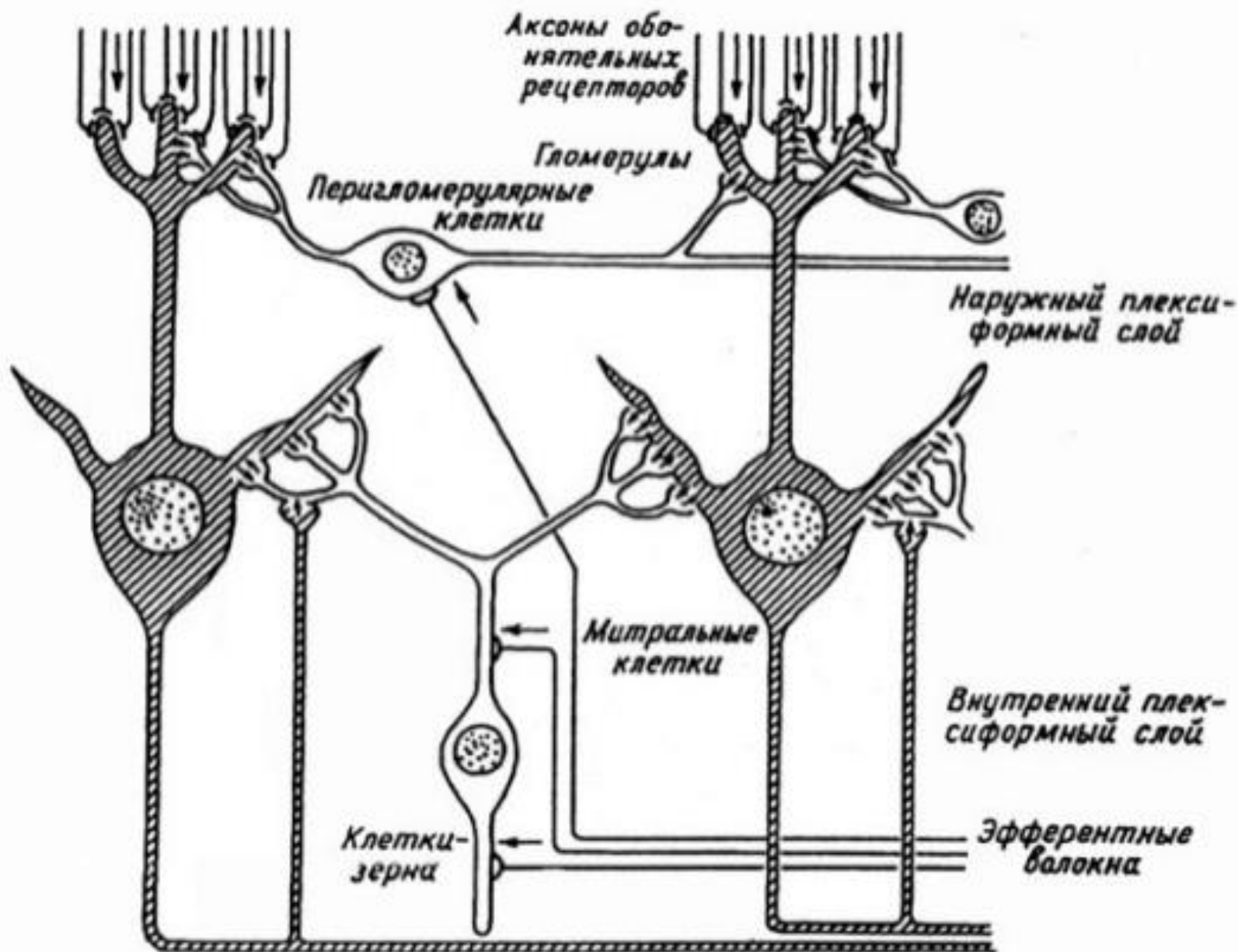
- Обонятельный путь первый раз переключается в обонятельной луковице, относящейся к коре мозга



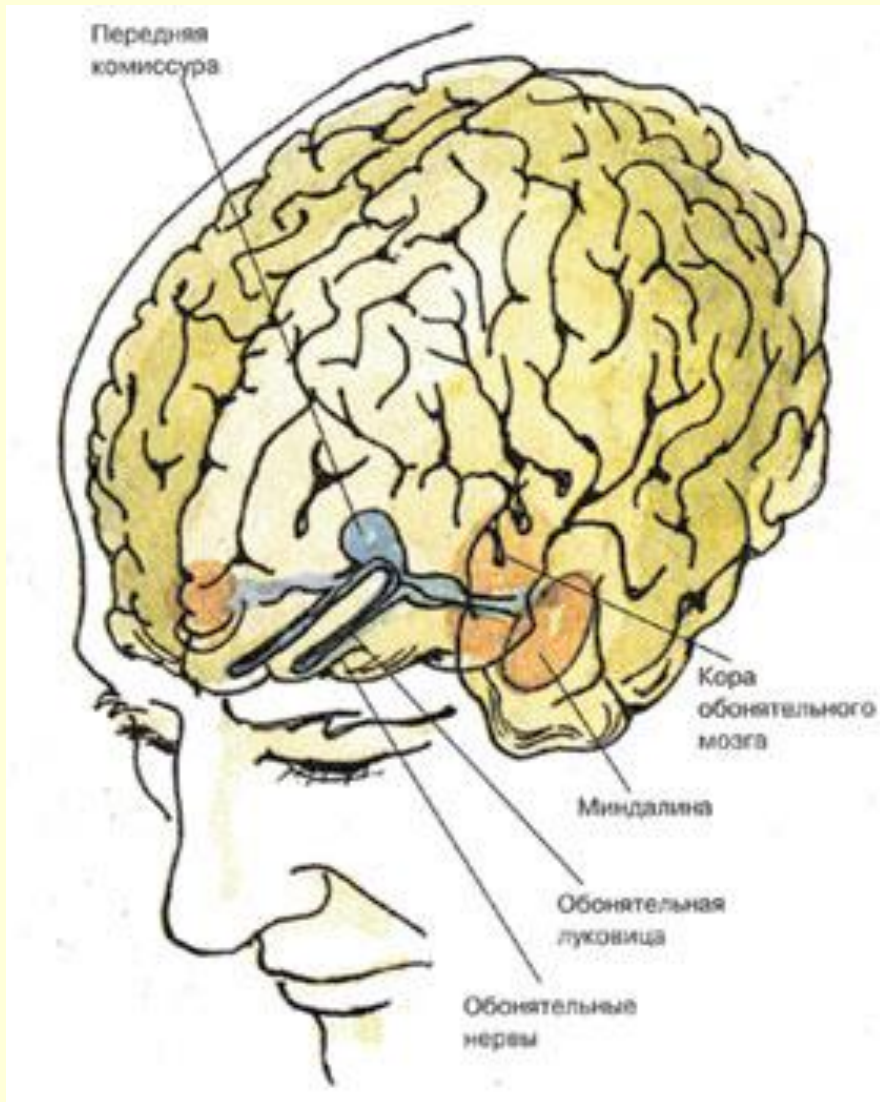
- В обонятельной луковице человека различают шесть слоев:
- I - волокна обонятельного нерва;
- II - слой обонятельных клубочков (гломерул), в которых происходит первое синаптическое переключение волокон обонятельного нерва на нейроны обонятельной луковицы;
- III - наружный сетевидный, содержащий пучковые клетки; дендрит такой клетки, как правило, вступает в контакт с несколькими клубочками;
- IV – слой тел митральных клеток, содержащий самые большие клетки обонятельной луковицы - митральные клетки. Это крупные нейроны с хорошо развитым апикальным дендритом большого диаметра, который связан только с одним клубочком. Аксоны митральных клеток образуют *обонятельный тракт*. 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. Здесь содержатся тела клеток-зерен. Слой клеток-зерен непосредственно переходит в клеточные массы так называемого переднего обонятельного ядра, которое относят к обонятельным центрам 3-го порядка.



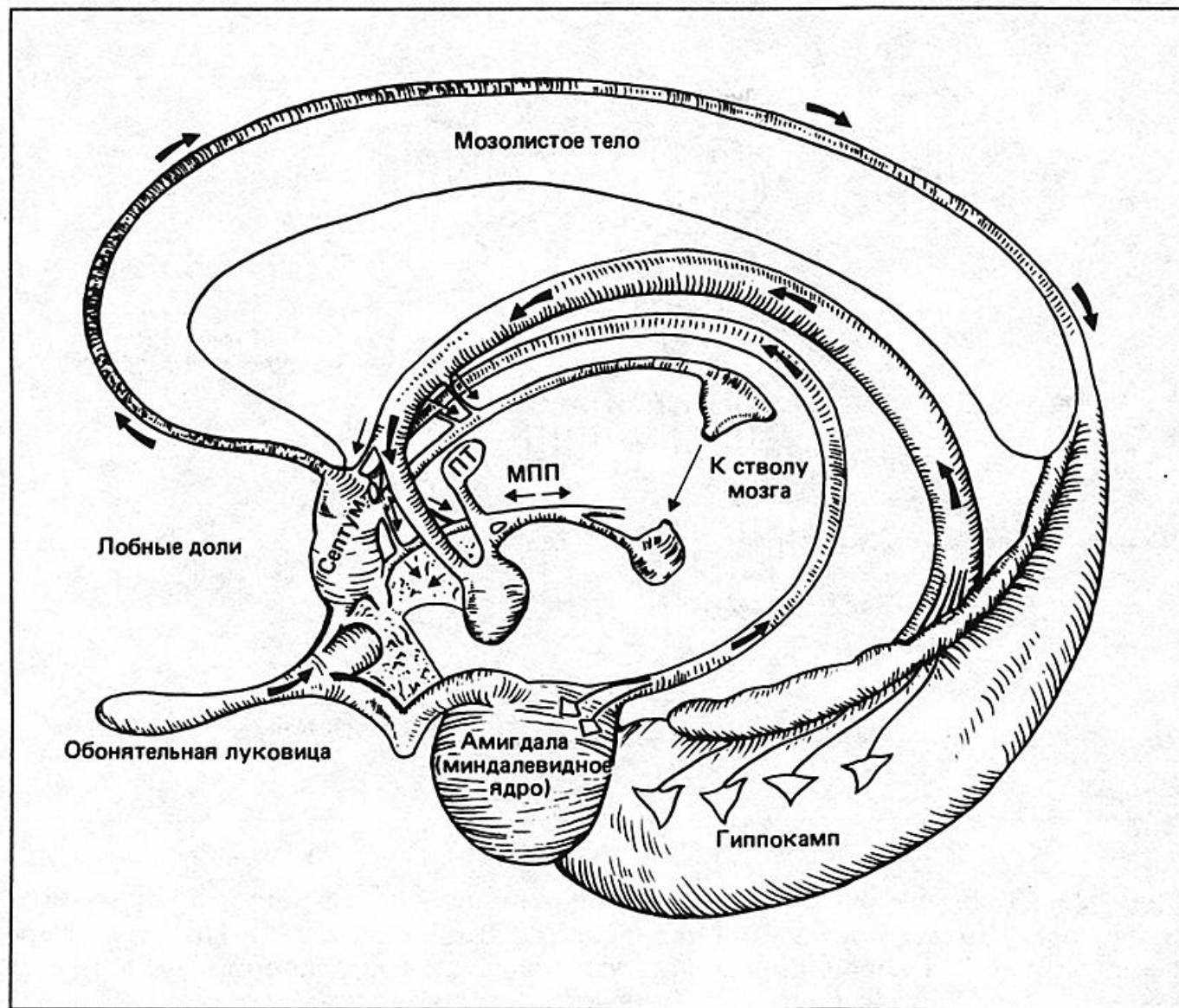




Центральный отдел системы обоняния



- Аксоны митральных клеток составляют обонятельный тракт, который непосредственно или опосредованно через свои связи с другими трактами, передает обонятельные сигналы во многие области мозга, в том числе через переднюю спайку в обонятельную луковицу противоположной стороны, в структуры, расположенные в палеокортексе и подкорковых ядрах переднего мозга, к структурам лимбической системы, через миндалевидный комплекс к гипоталамусу.



- **Многообразные возможности обоняния описывают следующими основными запахами:**

- камфарный,
- цветочный,
- мускусный,
- мятный,
- эфирный,
- едкий,
- гнилостный.

Стереохимическая теория

- По теории Дж. Эймура и Р. Монкриффа запах вещества определяется формой и размером пахучей молекулы, которая по конфигурации подходит к рецепторному участку мембраны «как ключ к замку». Концепция рецепторных участков разного типа, взаимодействующих с конкретными молекулами одорантов предлагает наличие рецептивных участков семи типов. Рецептивные участки плотно контактируют с молекулами одоранта, при этом изменяется заряд участка мембраны и в клетке возникает потенциал.
- Каждый обонятельный рецептор отвечает не на один, а на многие пахучие вещества, отдавая «предпочтение» некоторым из них.
- Регистрируемый в луковицах при действии запаха электрический ответ зависит от пахучего вещества: при разных запахах меняется пространственная мозаика возбужденных и заторможенных участков луковицы.

Чувствительность обонятельной системы человека

- Чувствительность довольно велика: один обонятельный рецептор может быть возбужден одной молекулой пахучего вещества, а возбуждение небольшого числа рецепторов приводит к возникновению ощущения.
- В то же время изменение интенсивности действия веществ (порог различения) оценивается людьми довольно грубо (наименьшее воспринимаемое различие в силе запаха составляет 30—60 % от его исходной концентрации).
- У собак эти показатели в 3—6 раз выше.

Адаптация обонятельного анализатора

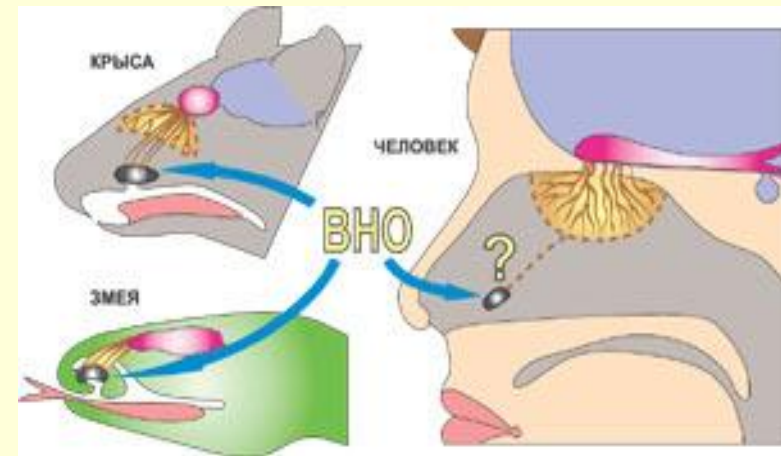
- Адаптация происходит в течении 10 секунд или минут и зависит от продолжительности действия вещества, его концентрации и скорости потока воздуха. По отношению ко многим пахучим веществам довольно быстро наступает полная адаптация, т. е. их запах перестает ощущаться (запах своего тела, одежды, комнаты и т. п.). По отношению к ряду веществ адаптация происходит медленно и лишь частично.
- *Установлено, что изменения чувствительности и явления адаптации в основном происходят не в периферическом, а в корковом отделе вкусового и обонятельного анализаторов.* Иногда, при частом действии одного и того же обонятельного раздражителя, в коре больших полушарий возникает стойкий очаг повышенной возбудимости. В таких случаях ощущение этого запаха может появляться и при действии различных других веществ. Мало того, ощущение соответствующего запаха может стать назойливым, появляясь и при отсутствии каких-либо запаховых раздражителей - возникают иллюзии и галлюцинации. Если во время обеда сказать, что блюдо протухло или прокисло, то у некоторых людей появляются соответствующие обонятельные и вкусовые ощущения, в результате чего они отказываются от еды.

Функции обонятельного анализатора.

- С участием обонятельного анализатора осуществляется ориентация в окружающем пространстве и происходит процесс 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, помогая избежать опасности благодаря способности различать вредные для организма вещества.
- У человека обоняние эффективно способствует извлечению информации из памяти. Через запахи мы способны восстановить атмосферу прошлых лет или обрести воспоминания, связанные с конкретными жизненными обстоятельствами.
- Обоняние играет заметную роль в эмоциональной сфере человека.
- Несмотря на то, что образ «второй половинки» у человека строится в основном на основе информации, полученной с помощью зрения и слуха, индивидуальный запах тела также является ориентиром для распознавания подходящего объекта для успешного продолжения рода. Для более эффективного восприятия этих запахов и соответствующей реакции на них природа создала «вспомогательную» обонятельную систему *вомероназальную систему*.

Вомероназальный орган

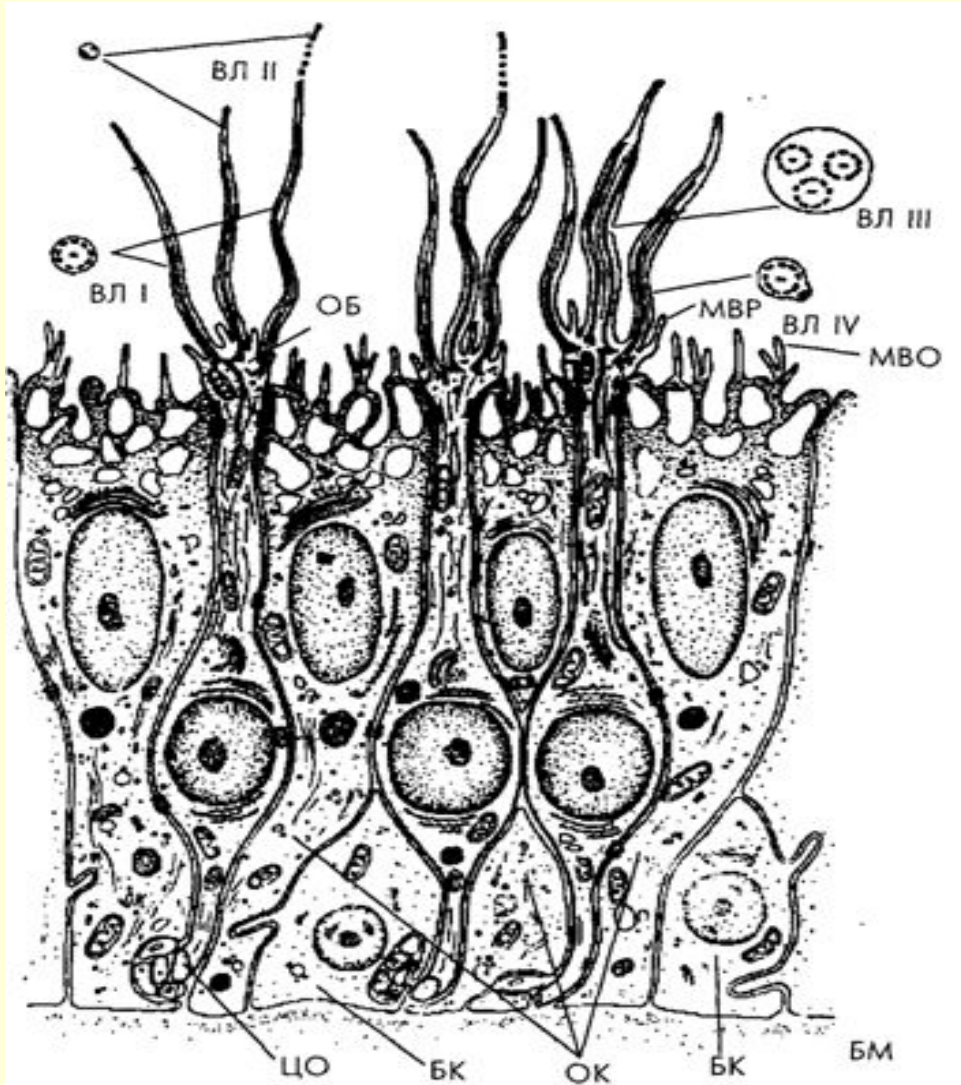
- Периферической частью вомероназальной обонятельной системы является **вомероназальный (якобсонов) орган (ВНО)**. Он имеет вид парных эпителиальных трубок, замкнутых с одного конца и открывающихся другим концом в полость носа. У человека вомероназальный орган расположен в соединительной ткани основания передней трети носовой перегородки по обе ее стороны на границе между хрящом перегородки и сошником.
- Вомероназальная система включает в себя также вомероназальный нерв, который связывает ВНО непосредственно с гипоталамусом, конечный нерв (входит в состав передней части тройничного нерва) и собственное представительство в переднем мозге — добавочную обонятельную луковицу.
- Существовала гипотеза, что ВНО достигает у человека максимума своего развития к пяти месяцам от рождения, а затем исчезает. Современные исследования это не подтверждают.



Функции вомероназальной системы

- Функции вомероназальной системы (ВНС) связаны с функциями половых органов (регуляция полового цикла и сексуального поведения), с эмоциональной сферой. ВНС также вовлечена в реализацию феромон-зависимого материнского поведения.
- Сегодня практически доказано, что ВНО через гипоталамус воздействует у человека практически на все жизненные функции.
- ВНС обеспечивает восприятие тех обонятельных раздражителей, которые не могут воздействовать на рецепторы основного органа обоняния, - феромонов.
- Есть данные о том, что у пациентов, подвергавшихся пластическим операциям, которые затрагивали носовую перегородку, пропадала сексуальная потенция.
- Интересно, что ВНО отсутствует у людей с гипогонадотропным гипогонадизмом (синдром Кальмана), характерным симптомом которого является аносмия (полное или частичное отсутствие обоняния).
- В последнее время активно обсуждается концепция о том, что болезнь Альцгеймера, одним из первых симптомов которой является аносмия, может быть функционально связана с дисфункциями ВНС.

Схема строения обонятельного эпителия



- ОБ - обонятельная булавка;
- ОК - опорная клетка;
- ЦО - центральные отростки обонятельных клеток;
- БК - базальная клетка;
- БМ - базальная мембрана;
- ВЛ – обонятельные волоски;
- МВР – микроворсинки обонятельных
- МВО – микроворсинки опорных клеток

Лимбическая система

- Лимбическая система (от лат. *limbus* граница, край) совокупность ряда структур. Участвует в регуляции функций внутренних органов, обоняния, инстинктивного поведения, эмоций, памяти, сна, бодрствования и др. Термин лимбическая система впервые введён в научный оборот в 1952 году американским исследователем Паулем Мак-Лином.

Лимбическая система Включает в себя: -обонятельную луковицу (Bulbus olfactorius) -обонятельный тракт (Tractus olfactorius) - обонятельный треугольник -переднее продырявленное вещество (Substantia perforata) -поясная извилина (Gyrus Cinguli) (англ. Cingulate gyrus): автономные функции регуляции частоты сердцебиений и кровяного давления; -парагиппокампальная извилина (Gyrus parahippocampalis) -зубчатая извилина (Gyrus dentatus) -гиппокамп (Hippocampus): требуемый для формирования долговременной памяти -миндалевидное тело (Corpus amygdaloideum) (англ. Amygdala): агрессия и осторожность, страх - гипоталамус (Hypothalamus): регулирует автономную нервную систему через гормоны, регулирует кровяное давление и сердцебиение, голод, жажду, половое влечение, цикл сна и пробуждения -сосцевидное тело (Corpus Mamillare) (англ. Mammillary body): важен для формирования памяти -ретикулярную формацию среднего мозга

- Лимбическая система Рис. 1. Схематическое изображение основных структур лимбической системы человека и связей между ними (обозначены стрелками и пунктирными линиями): 1 клетки обонятельного эпителия; 2 обонятельная луковица; 3 обонятельный тракт; 4 передняя спайка; 5 мозолистое тело; 6 поясная извилина; 7 передние ядра таламуса; 8 конечная полоска; 9 свод мозга; 10 мозговая полоска; 11 ядра хабенулярного комплекса; 12 межножковое ядро; 13 сосцевидное ядро; 14 амигдалоидная область.

- Лимбическая система в мозге человека выполняет очень важную функцию, которая называется мотивационно эмоциональной. Чтобы было ясно, что это за функция, вспомним: каждый организм, включая организм человека, имеет целый набор биологических потребностей. К ним, например, относятся потребность в пище, воде, тепле, размножении и многое другое. Для достижения какой то определенной биологической потребности в организме складывается функциональная система (рис. 4.3). Ведущим системообразующим фактором является достижение определенного результата, соответствующего потребностям организма в данный момент. Начальным узловым механизмом функциональной системы является афферентный синтез (левая часть схемы на рис. 4.3). Афферентный синтез включает доминирующую мотивацию (например, пищевую – поиск пищи и ее потребление), обстановочную афферентацию (событий внешней и внутренней среды), пусковую афферентацию и память.

- Лимбическая система Память необходима для реализации биологической потребности. Например, щенка, которого только отняли от соска, невозможно накормить мясом потому, что он не воспринимает его как пищу. Только через некоторое количество проб (запоминается вид пищи, ее запах и вкус, обстановка и многое другое) щенок начинает употреблять в пищу мясо. Интеграция этих компонентов приводит к принятию решения. Последнее, в свою очередь, связано с определенной программой действия, параллельно с ней формируется также акцептор результатов действия, т.е. нервная модель будущих результатов. Информация о параметрах результата через обратную связь поступает в акцептор действия для сопоставления с ранее сформированной моделью. Если параметры результата не соответствуют модели, то здесь возникает возбуждение, которое через ретикулярную формацию мозгового ствола активирует ориентировочную реакцию, и происходит коррекция программы действия.

- Организм имеет также специальный механизм для оценки биологической значимости биологической мотивации. Это эмоция. «Эмоции – особый класс психических процессов и состояний, связанных с инстинктами, потребностями и мотивами. Эмоции выполняют функцию регулирования активности субъекта путем отражения значимости внешних и внутренних ситуаций для осуществления его жизнедеятельности» (Леонтьев, 1970). Биологическим субстратом для осуществления этих важнейших функций организма служит группа мозговых структур, объединенных между собой тесными связями и составляющих лимбическую систему головного мозга.

- Таламическая теория эмоций Кеннона – Барда Теория Джемса - Ланге Теория Кеннона - Барда Восприятие эмоциогенных стимулов Нервно-мышечные реакции организма Переработка в ЦНС импульсов, поступающих от органов Возникновение субъективного переживания в виде эмоций Восприятие эмоциогенных стимулов Переработка импульсов поступающих от рецепторов в ЦНС с одновременной передачей возбуждений в кору головного мозга и другим органам тела Появление нервно- мышечной реакции организма на соответствующие стимулы Возникновение субъективного переживания эмоционального состояния

- В более поздних исследованиях обнаружилось, что из всех структур головного мозга собственно с эмоциями более всего функционально связан даже не сам таламус, а гипоталамус и центральные части лимбической системы. В экспериментах, проведенных на животных, было установлено, что электрическими воздействиями на эти структуры можно управлять эмоциональными состояниями, такими как гнев, страх (Х. Дельгадо). В разных отделах Л.с. открыты центры «удовольствия» и «неудовольствия», объединенные в системы «награды» и «наказания». При стимуляции системы «наказания» животные ведут себя так же, как при страхе или боли, а при стимуляции системы «награда» стремятся возобновить раздражение и осуществляют его самостоятельно, если им представляется такая возможность. Эффекты награды непосредственно не связаны с регуляцией биологических мотиваций или торможением отрицательных эмоций и скорее всего представляют неспецифический механизм положительного подкрепления, деятельность которого воспринимается как удовольствие или награда. Эта общая неспецифическая система положительного подкрепления подключена к разным мотивационным механизмам и обеспечивает направленность поведения на основе принципа «лучше хуже».

- Британским ученым удалось идентифицировать структуру, которая отвечает в мозге за чувство любви. Это четыре образования, ответственных за любовь, причем все они входят в так называемую лимбическую систему мозга, ответственную за целый комплекс эмоциональных проявлений человека. Кроме того, активность ответственная за возникновение депрессии понижается в период влюбленности. Это доказывает, что влюбленность действительно может быть хорошим лекарством. С точки зрения физиологии секс это потребность организма.

- Врачи установили, что страсть представляет собой попытку мозга соединить потенциальных секс- партнеров. Эта эмоция столь могущественна, что может вызвать невероятную эйфорию. А все благодаря "химии" выделению дофамина и других "веществ счастья". Люди, подверженные синдрому Дон Жуана (таков медицинский диагноз любителя женщин), не могут обходиться без этого "терпкого" коктейля гормонов и желают пребывать в этом состоянии всегда. Обычный же человек находится в состоянии страсти от 3 до 12 месяцев. Это не любовь, утверждают врачи, а биологический прием природы. Вот только объяснить, почему одни мужчины "больны" страстью 3 месяца, а другие всю жизнь, они по- прежнему не могут.

- Многочисленные клинические наблюдения, а также исследования на животных показали, что в проявлении эмоций ведущую роль играют структуры круга Пайпетца (рис. 4.4). Американский нейроанатом Пайпетц (1937) описал цепочку взаимосвязанных нервных структур в составе лимбической системы. Эти структуры обеспечивают возникновение и протекание эмоций. Он обратил особое внимание на существование многочисленных связей между структурами лимбической системы и гипоталамусом. Повреждение одной из структур этого «круга» приводит к глубоким изменениям в эмоциональной сфере психики.

- В настоящее время проблема консолидации структур в определенную функциональную систему решается с позиций нейрохимии. Показано, что многие образования Л.с. содержат клетки и терминали, секретирующие несколько типов биологически активных веществ. Среди них наиболее изучены моноаминергические нейроны, образующие три системы: дофаминергическую, норадренергическую и серотонинергическую. Нейрохимическое сродство отдельным структур Л.с. во многом предопределяет степень их участия в том или ином типе поведения. Деятельность системы награды обеспечивается норадренергическими и дофаминергическими механизмами; блокада соответствующих клеточных рецепторов препаратами из ряда фенотиазинов или бугарофенонов сопровождается эмоциональной и двигательной заторможенностью, а при избыточных дозировках депрессией и двигательными нарушениями, близкими к синдрому паркинсонизма. В регуляции сна и бодрствования, наряду с моноаминергическими механизмами, участвуют ГАМК-эргические и нейромодуляторные механизмы, специфически реагирующие на гамма-аминомасляную кислоту (ГАМК) и пептид дельта-сна. В механизмах боли ключевую роль играют эндогенная опиатная система и морфиноподобные вещества эндорфины и энкефалины.

- Функцией лимбической системы является также взаимодействие с механизмами памяти. Краткосрочную память обычно связывают с гиппокампом, а долгосрочную - с неокортексом. Однако извлечение индивидуального опыта животного и человека из неокортекса осуществляется через лимбическую систему. При этом используется эмоционально-гормональная стимуляция мозга, которая вызывает информацию из неокортекса. Память одна из психических функций и видов умственной деятельности, предназначенная сохранять, накапливать и воспроизводить информацию. Способность длительно хранить информацию о событиях внешнего мира и реакциях организма и многократно использовать её в сфере сознания для организации последующей деятельности. Пионером в исследовании памяти человека считается Герман Эббингауз, ставивший эксперименты на себе (основной методикой было заучивание бессмысленных списков слов или слогов).

- Доказано также участие лимбической системы, в особенности миндалевидного комплекса и прозрачной перегородки, в переработке информации, поступающей от органов обоняния. Более того, первоначально лимбической системе приписывали только обонятельную функцию. Но позже представление о ней расширилось. В последующем было установлено, что лимбическая доля вместе с рядом других соседних образований головного мозга выполняют многие другие функции. С деятельностью лимбической системы ученые связывают возникновение основных биологических потребностей человека в еде, питье, стремление к самосохранению, продолжению рода. Уровень этих потребностей зависит от ряда внешних и внутренних факторов. Например, потребность в еде возникает при поступлении в центральную нервную систему импульсов, сигнализирующих о состоянии желудка, об уровне содержания в крови глюкозы, и ряда других сигналов.

- Лимбическая система обладает уникальным набором эффекторных структур. В них входят управление моторикой внутренних органов, двигательная активность для выражения эмоций и гормональная стимуляция организма. Чем ниже уровень развития неокортекса, тем больше поведение животного зависит от лимбической системы. Нарушения функций Л.с. проявляются при разных заболеваниях (травмах мозга, интоксикациях, нейроинфекциях, сосудистой патологии, эндогенных психозах, неврозах) и бывают чрезвычайно разнообразными по клинической картине. В зависимости от локализации и объема поражения эти расстройства могут иметь отношение к мотивациям, эмоциям, вегетативным функциям и сочетаться в разных пропорциях. Низкие пороги судорожной активности Л.с. обуславливают разные формы эпилепсии: большие и малые формы судорожных припадков, автоматизмы, изменения сознания (деперсонализация и дереализация), вегетативные пароксизмы, которым предшествуют или сопутствуют разные формы изменения настроения в сочетании с обонятельными, вкусовыми и слуховыми галлюцинациями.

- Таким образом лимбическая система представляет собой комплекс структур среднего, промежуточного и конечного мозга, участвующих в организации висцеральных, мотивационных и эмоциональных реакций организма.