

Зрительный анализатор

**Острота зрения и современные представления о
восприятии света и цвета.**

Орган зрения включает:

1. *глазное яблоко*, соединённое через зрительный нерв с МОЗГОМ,
2. *защитный аппарат* (веки и слёзные железы),
3. *аппарат движения* (глазодвигательные мышцы).

Оптика глаза

Глаз имеет систему линз с различной кривизной и различными показателями преломления световых лучей, включающую четыре преломляющих среды между:

1. воздухом и передней поверхностью роговицы;
2. задней поверхностью роговицы и водянистой влагой передней камеры;
3. водянистой влагой передней камеры и хрусталиком;
4. задней поверхностью хрусталика и стекловидным телом.

Преломляющая сила

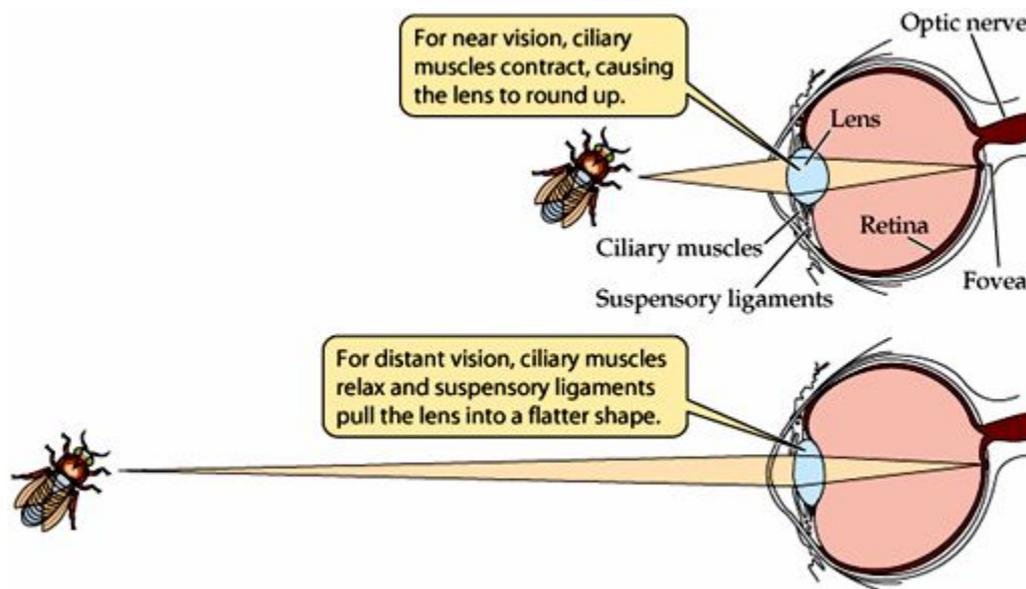
Для расчетов преломляющей силы глаза используют понятие о так называемом «редуцированном глазе», когда все преломляющие поверхности алгебраически складываются и рассматриваются как одна линза.

Преломляющая сила любых оптических систем выражается в диоптриях (**D**): 1 диоптрия равна преломляющей силе линзы с фокусным расстоянием в 1 метр.

Аккомодация

- это приспособление глаза к чёткому видению предметов, расположенных на различном расстоянии.

Основная роль в процессе аккомодации принадлежит хрусталику, способному изменять свою кривизну. При взгляде на удалённые предметы хрусталик уплощается, а на близкие предметы становится более выпуклым.



ПСНС обеспечивает фокусировку при приближении предмета к глазу.

СНС незначительно расслабляет ресничную мышцу, но это практически не оказывает влияния на аккомодацию.

Дальняя точка ясного видения лежит в бесконечности, т.е. отдалённые предметы рассматриваются без аккомодации.

Зрачковый рефлекс

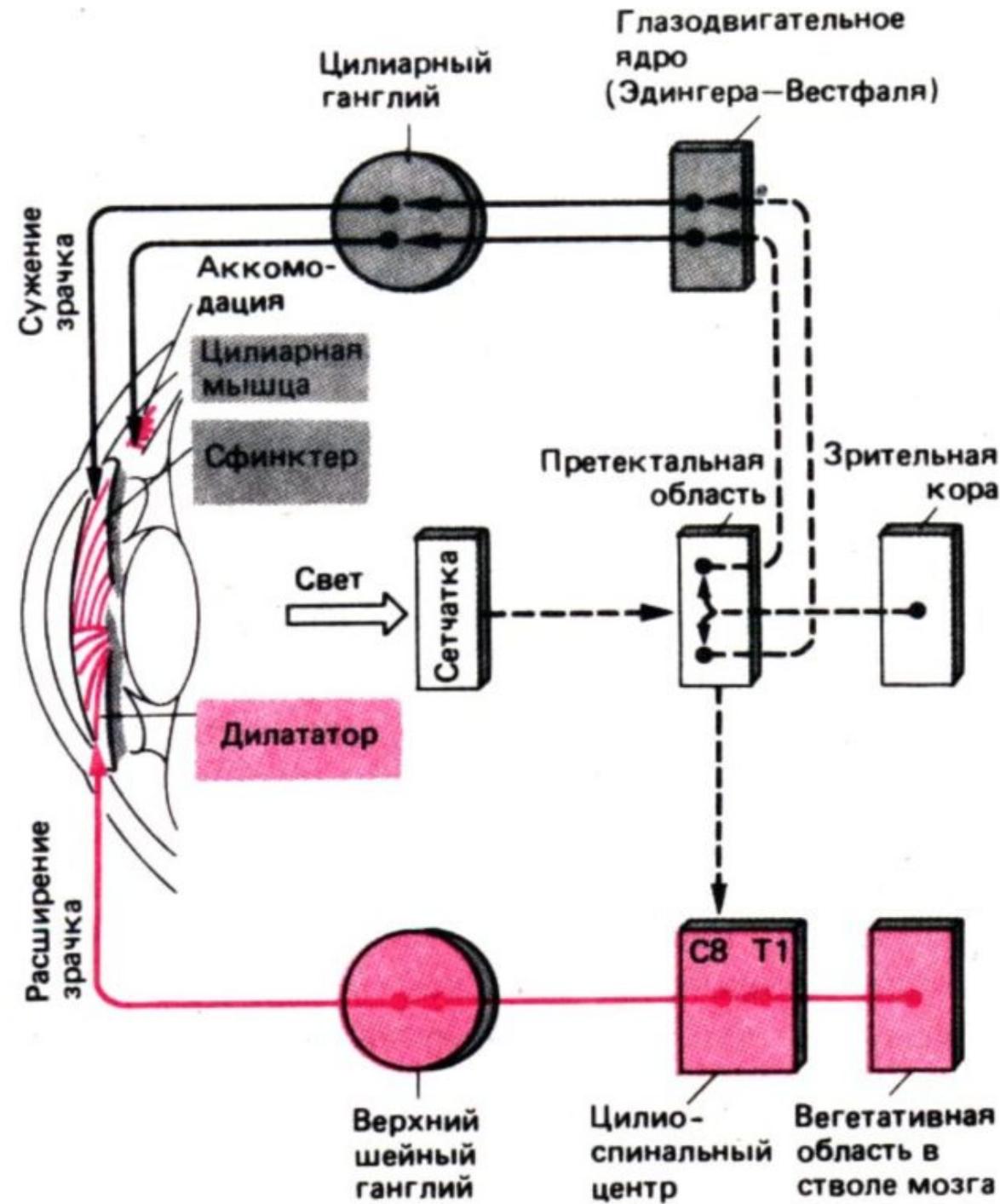
Просвет зрачка может изменяться от 1 мм до 8 мм. Это придаёт зрачку свойства диафрагмы.

Яркий свет вызывает вегетативную реакцию, замыкающуюся в среднем мозге (**центр Будге**): сфинктер зрачка в радужной оболочке обоих глаз сокращается, а дилататор зрачка расслабляется, в результате диаметр зрачка уменьшается.

Плохое освещение заставляет оба зрачка расширяться.

Регуляция зрачкового рефлекса:

1. ПНС (ацетилхолин и эзерин) вызывают сужение зрачка, а блокада холинорецепторов сфинктера радужки атропином приводит к расширению зрачка.
2. СНС (адреналин и его аналоги) расширяют зрачок.
3. Зрачки расширяются при гипоксии, болевом шоке, при эмоциях ярости и страха.



Сфинктер иннервируется парасимпатическими нервными волокнами, выходящими из цилиарного (ресничного) ганглия, расположенного позади глаза. Преганглионарные волокна отходят от *зрачководвигательных нейронов* ядра Эдингера-Вестфалья, которое является «вегетативной» частью глазодвигательного ядра ствола мозга, и направляются к глазнице в составе глазодвигательного нерва. Уровень активации зрачководвигательных нейронов этого ядра регулируется нейронами претектальной зоны. Здесь оканчиваются аксоны слоя ганглиозных клеток сетчатки и зрительной коры (полей 18 и 19). Дилататор, напротив, иннервируется симпатическими нервными волокнами, возбуждаемыми нейронами **цилиоспинального центра** (центр Будге). Аксоны нейронов этого центра идут через шейный отдел симпатической цепочки в верхний шейный ганглий, где образуют синапсы с постганглионарными нейронами. Аксоны последних направляются в глазницу вдоль *внутренней сонной и глазной артерий* и переходят там в цилиарный нерв.

Зрачковый рефлекс меняется при заболеваниях ЦНС:

а. Торможение возникает при нарушении передачи импульсов от сетчатки к ядрам моста.

б. При таких заболеваниях, как сифилис ЦНС, энцефалиты, алкоголизм, норкомания зрачок остаётся суженным и плохо реагирует на свет.

в. Повреждение симпатических нервов глаза может вызвать сужение зрачка на стороне повреждения.

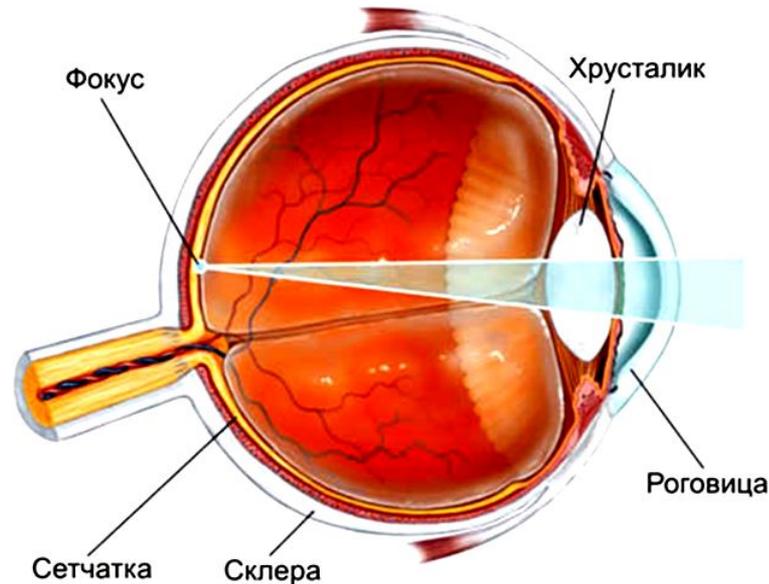
Содружественная реакция зрачков

У здоровых людей зрачки обоих глаз одинакового размера.
Освещение одного глаза ведет к сужению зрачка другого глаза
(содружественная реакция зрачков).

Рефракция

Эмметропия (нормальное зрение) - параллельные лучи от отдалённых предметов фокусируются на сетчатке, когда ресничная мышца полностью расслаблена.

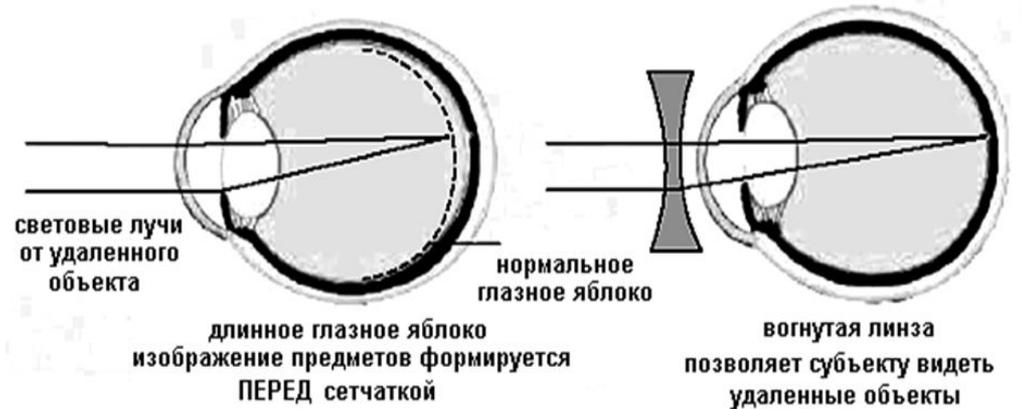
Нормальное зрение



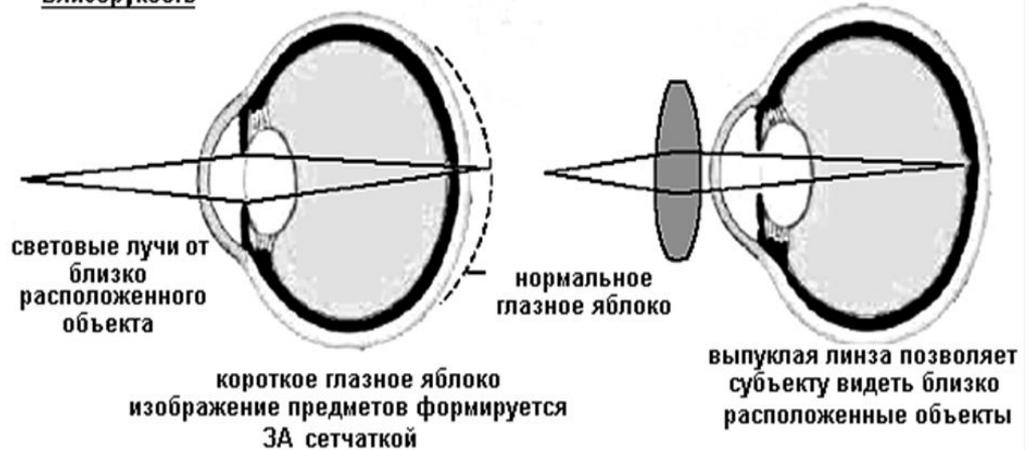
Аномалии рефракции

Миопия (близорукость) - длинное глазное яблоко либо большая преломляющая сила хрусталика (фокус впереди сетчатки). Для ясного видения вдаль - двояковогнутые линзы.

Гиперметропия (дальнозоркость) - короткое глазное яблоко или малоэластичный хрусталик. (фокус за сетчаткой). Для чтения - двояковыпуклые линзы.



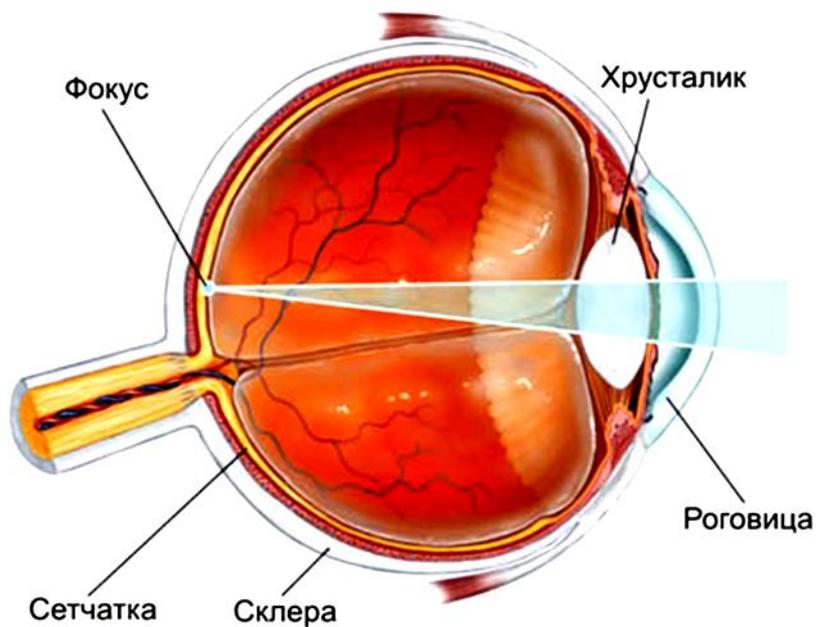
Близорукость



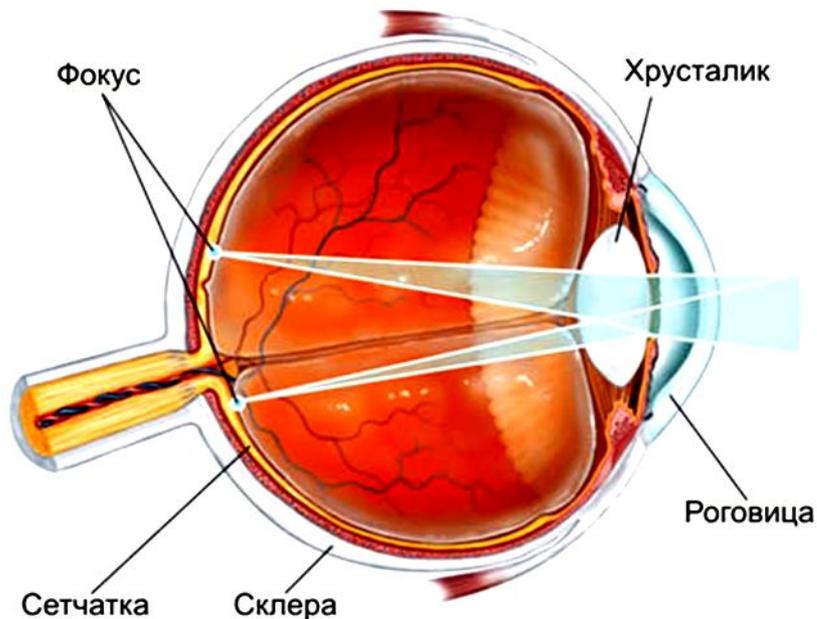
Дальнозоркость

Астигматизм — неодинаковое преломление лучей в разных направлениях, вызванное различной кривизной сферической поверхности роговицы. Аккомодация глаза не в силах преодолеть астигматизм - специальные цилиндрические линзы.

Нормальное зрение



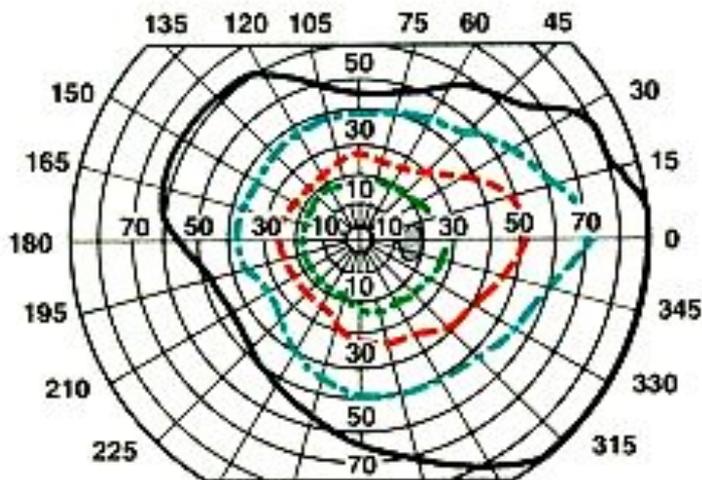
Зрение при астигматизме



Поля зрения

Зрительное поле каждого глаза — часть внешнего пространства, видимого глазом (теоретически оно должно быть круглым)

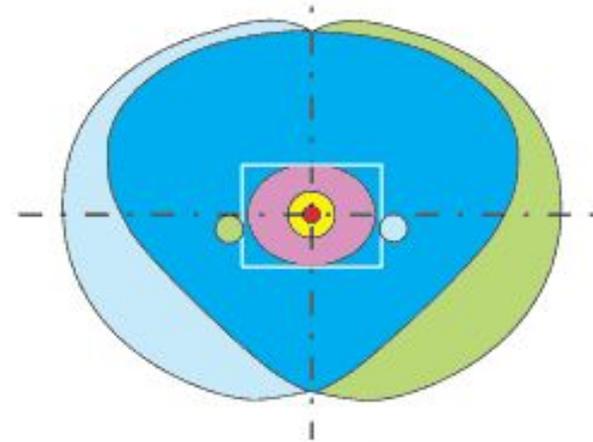
Составление карты зрительного поля важно для неврологической и офтальмологической диагностики. Окружность зрительного поля определяют с помощью периметра.



Биноккулярное зрение

Центральная часть зрительных полей двух глаз полностью совпадает; следовательно, любой участок в этом зрительном поле охватывается биноккулярным зрением.

Импульсы, идущие от двух сетчаток, возбуждённых световыми лучами от объекта, на уровне зрительной коры сливаются в один образ.



- | | |
|-----------------------------|--|
| ■ общее поле зрения | ■ область острого зрения (макула) |
| ■ поле зрения левого глаза | ■ область наибольшего разрешения (фовеола) |
| ■ поле зрения правого глаза | |
| ■ область ясного видения | |

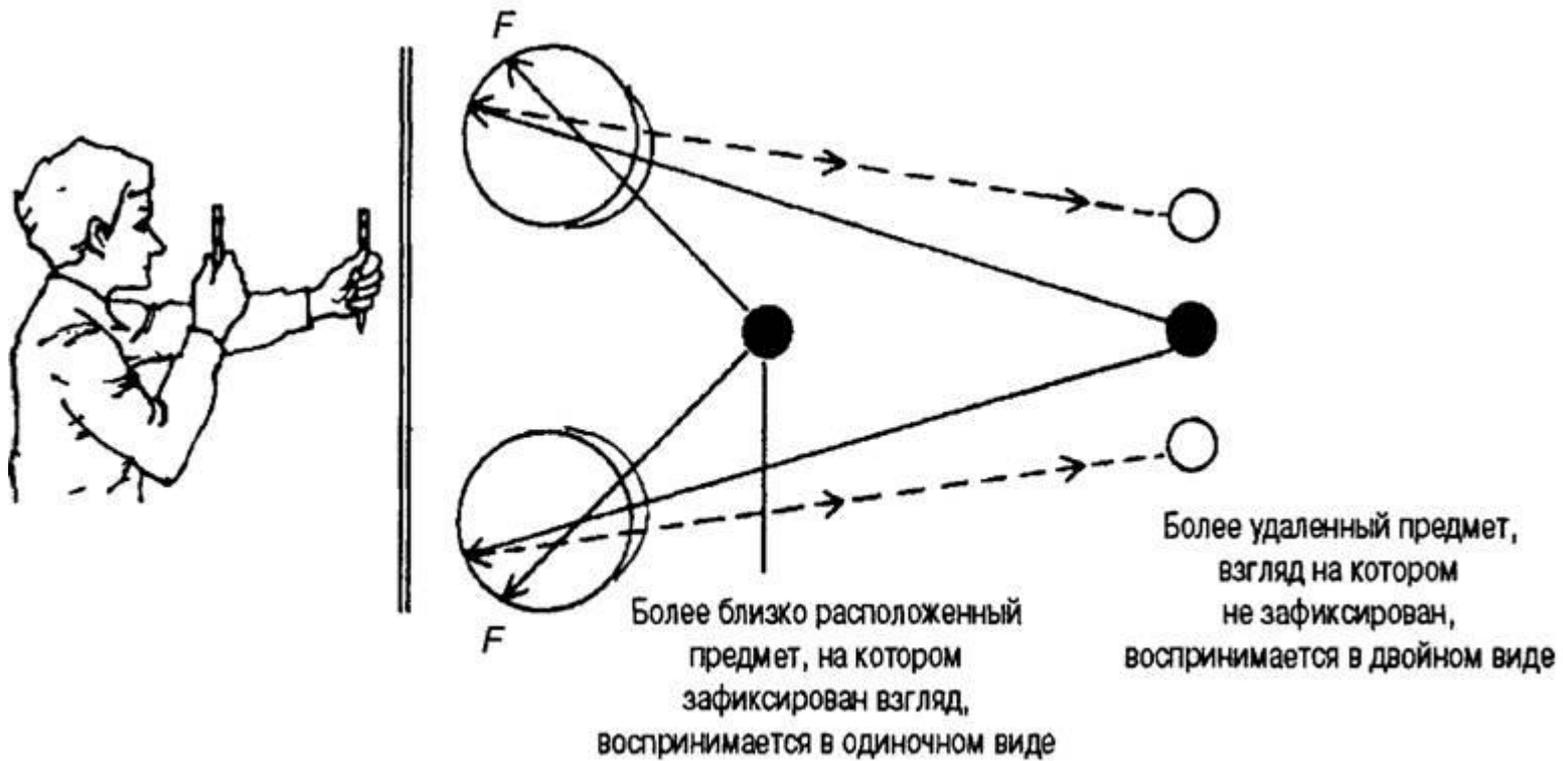


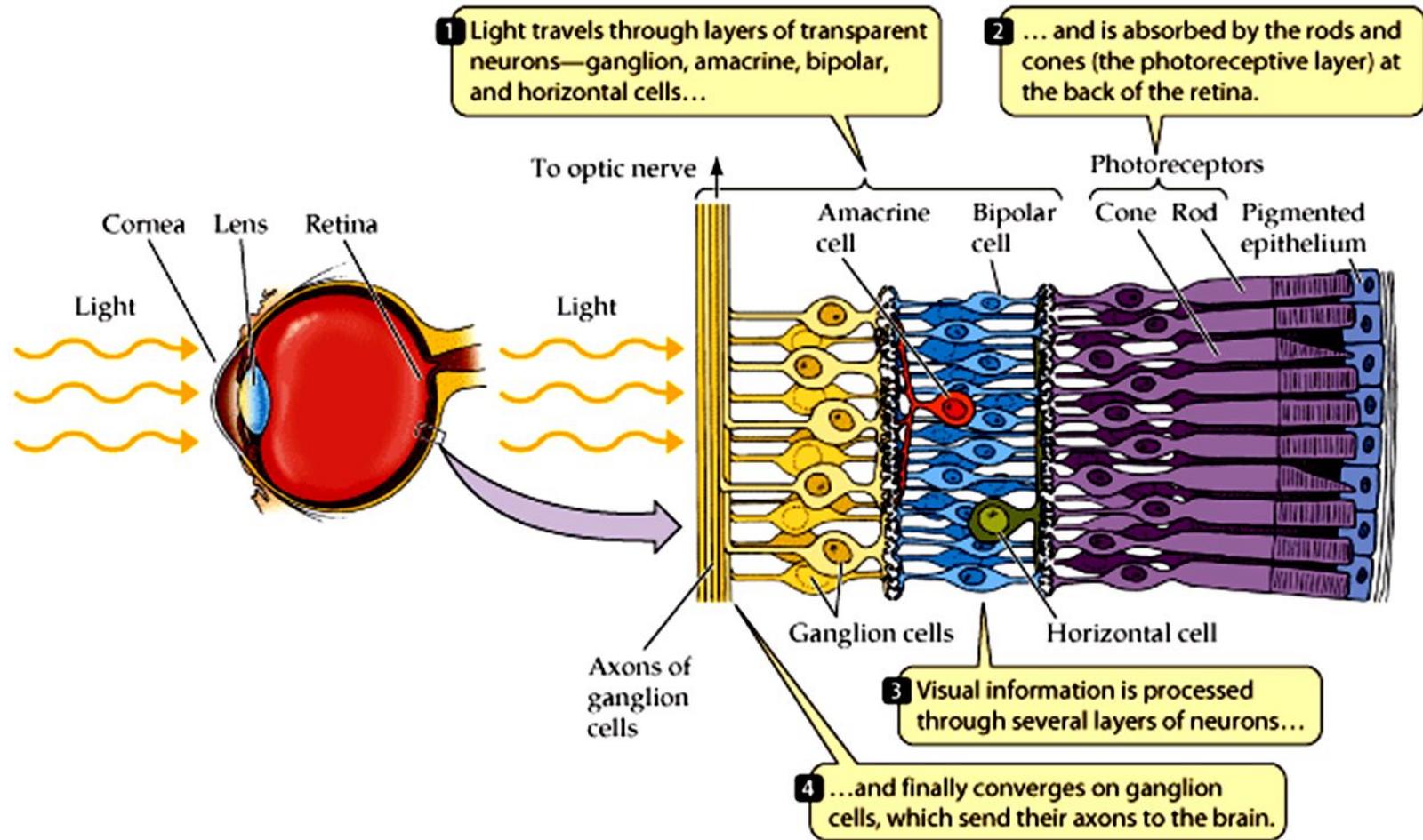
Рис. 9.22. Двойное видение и бинокулярная диспаратность

Точки на сетчатке обоих глаз, куда должно попадать изображение, чтобы оно воспринималось бинокулярно как единый предмет, называются *корреспондирующими точками*.

Пример: образ более близко расположенного предмета проецируется на корреспондирующие точки центральных ямок обоих глаз (F), а удаленного - на некорреспондирующие точки обеих сетчаток. Сплошные линии – свет от обоих предметов, а пунктиром – направление проецирования более удаленного предмета (два образа).

ФОТОРЕЦЕПЦИЯ

Строение сетчатки



Строение сетчатки

А – сосудистая оболочка,

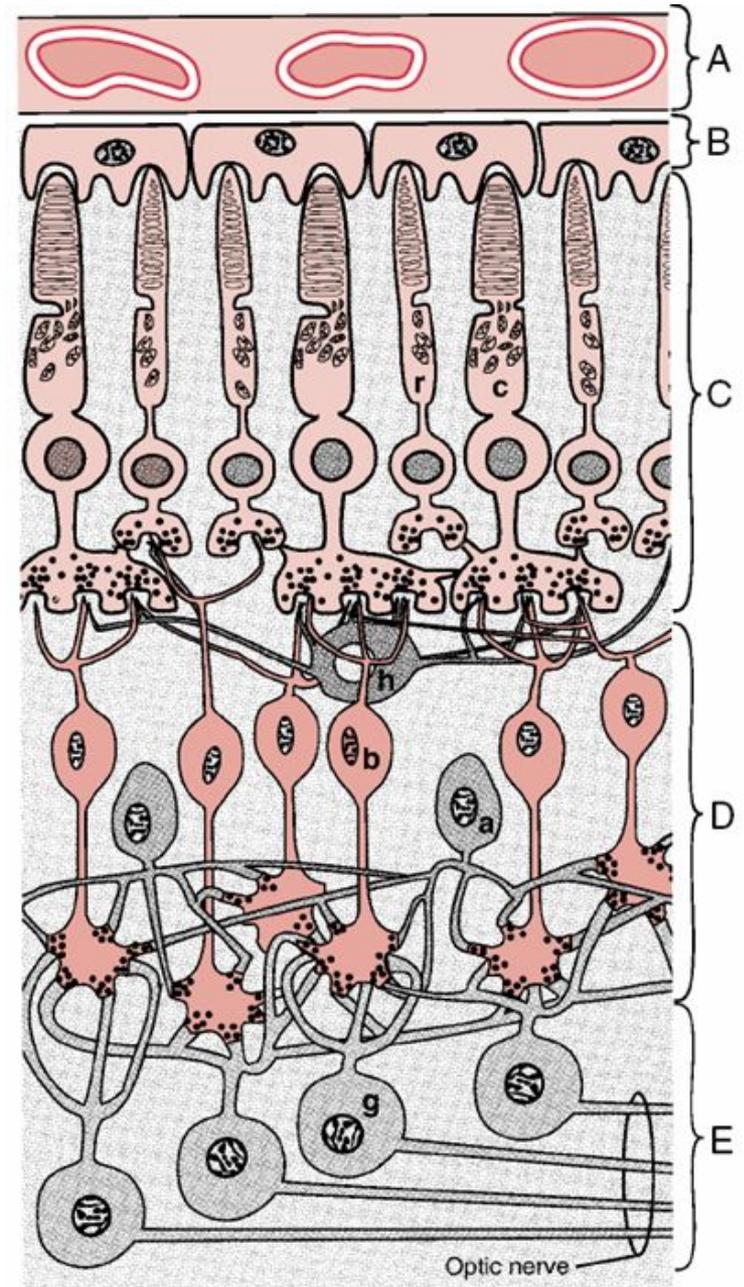
В - пигментный эпителий,

С – слой палочек и колбочек,

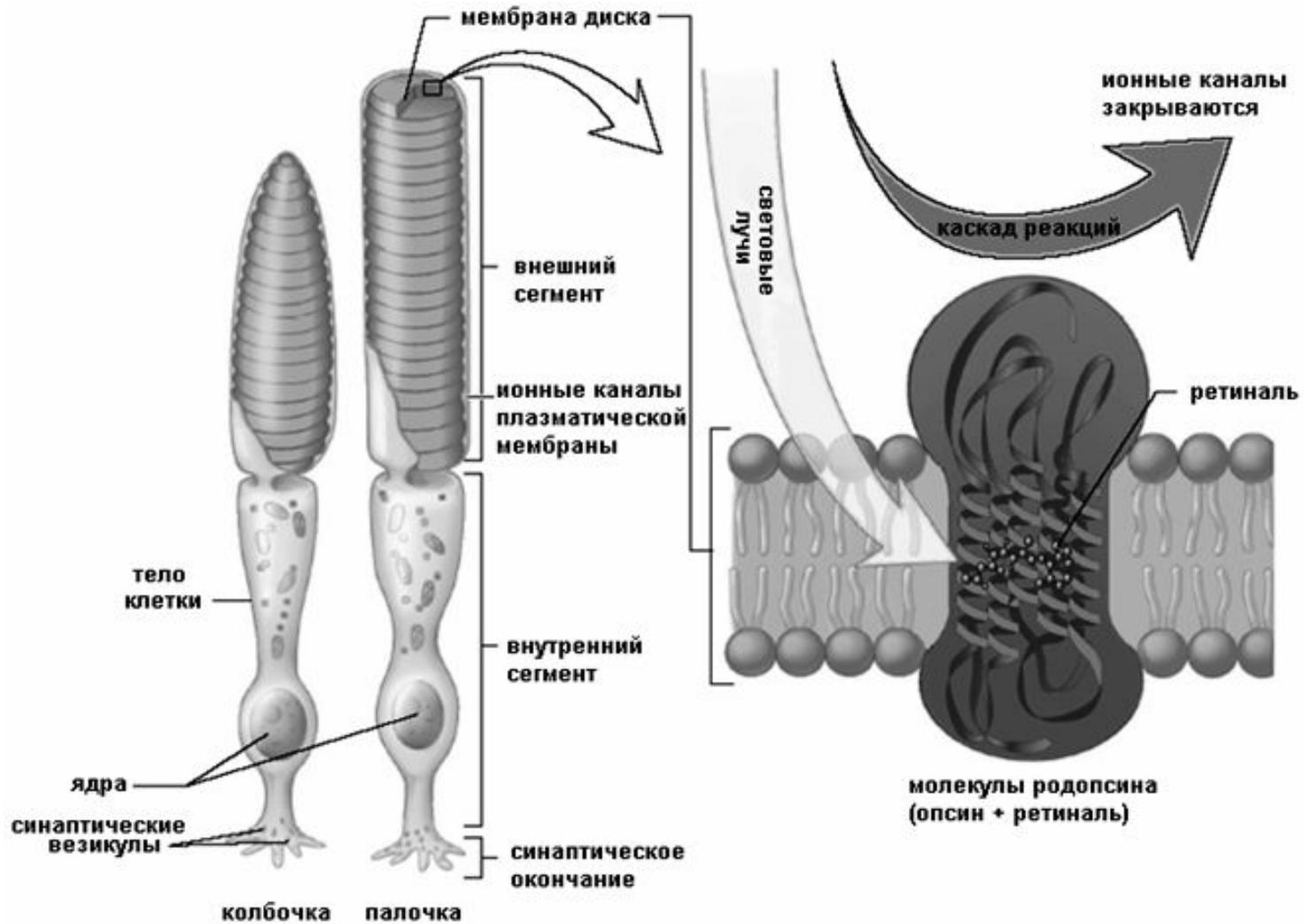
Д – слой биполярных клеток,

Е – оптический нерв

(h – горизонтальная клетка, r – палочка, с – колбочка, b – биполярные клетки, а – амакриновые клетки, g – ганглиозные клетки, образующие оптический нерв - Е).

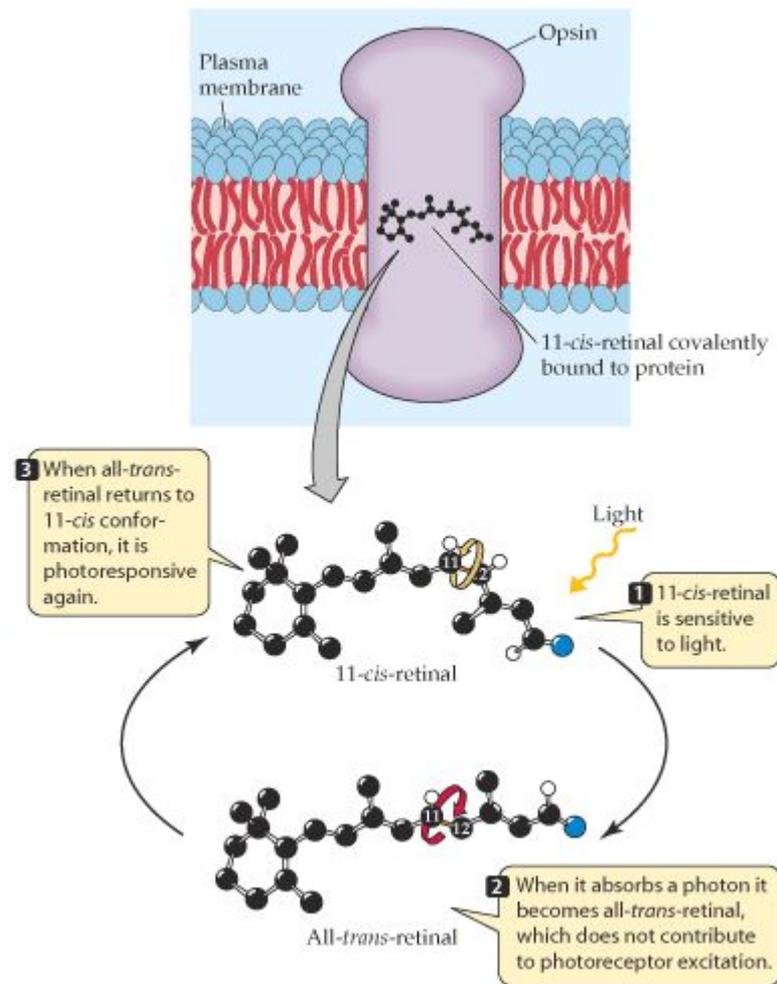


Строение фоторецепторов



В состав дисков фоторецепторных клеток входят зрительные пигменты, в том числе родопсин палочек.

Родопсин состоит из белковой части (опсин) и хромофора — 11-*цис*-ретинала, под действием фотонов переходящего в *транс*-ретиналь (фотоизомеризация).

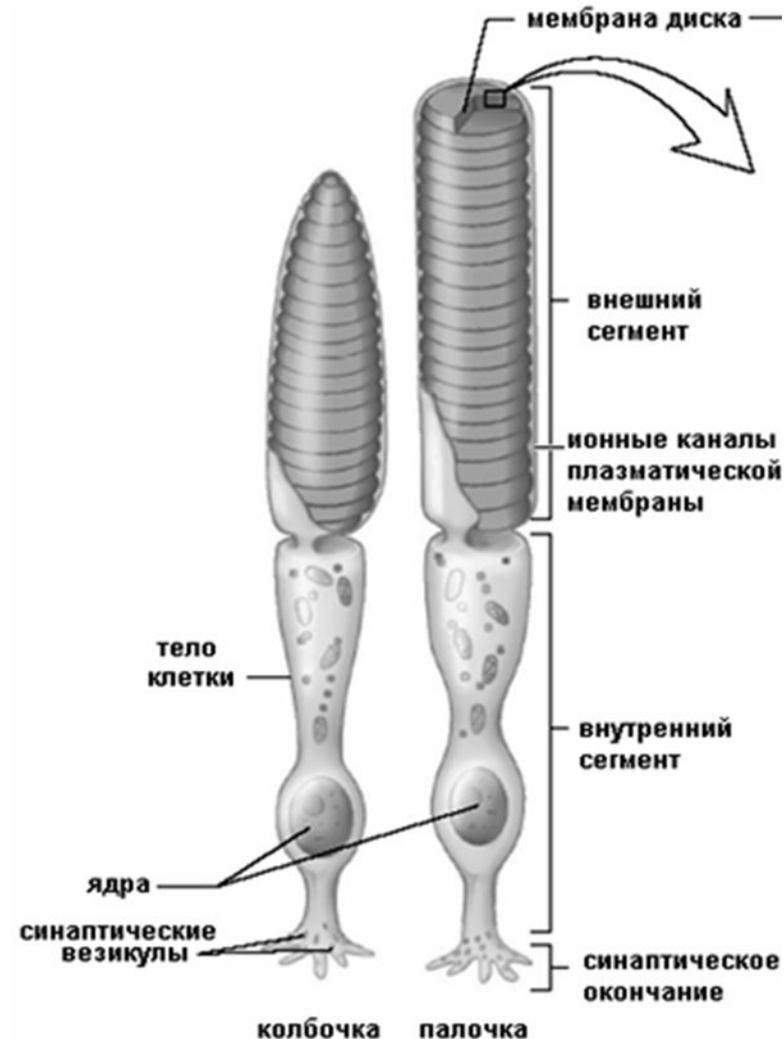


Ионные основы фоторецепторных потенциалов

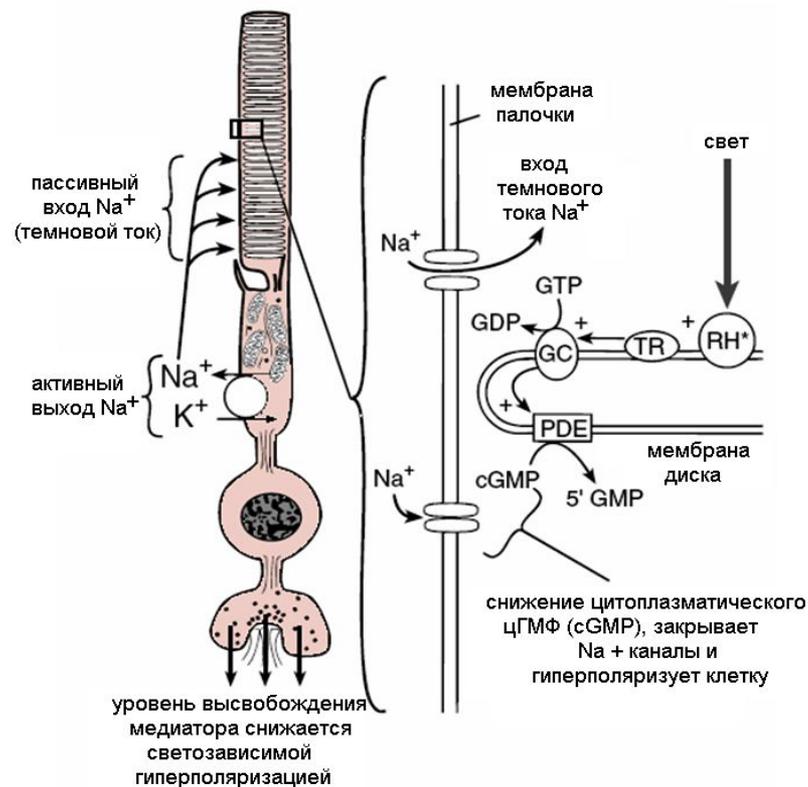
В темноте Na^+ -каналы мембраны наружных сегментов палочек и колбочек открыты, и течёт входящий Na^+ и Ca^{2+} -ток (*темновой ток*).

Ток течёт также в синаптическое окончание фоторецептора, вызывая постоянное выделение нейромедиатора глутамата.

Na^+, K^+ -насос, находящийся во внутреннем сегменте, поддерживает ионное равновесие, компенсируя выход Na^+ входом K^+ .

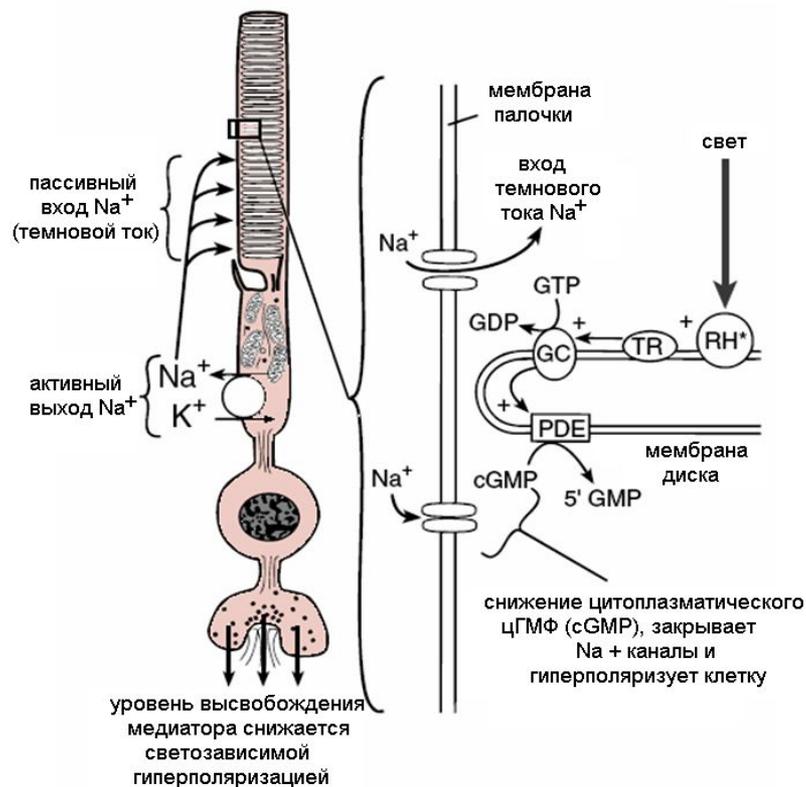


При попадании квантов света:



1. активация родопсина в результате фотоизомеризации,
2. каталитическая активация родопсином G-белка (трансдуцин),
3. активация фосфодиэстеразы при связывании с трансдуцином,
4. гидролиз цГМФ цГМФ–фосфодиэстеразой,

При попадании квантов света:



5. закрытие цГМФ–зависимых Na^+ -каналов,
6. гиперполяризация (*гиперполяризационный рецепторный потенциал*),
7. потенциал распространяется до синаптического окончания и уменьшает выделение глутамата.
8. появление ПД в аксонах ганглиозных клеток

Возврат к исходному состоянию

Свет, вызывающий понижение концентрации цГМФ и приводящий к закрытию Na^+ -каналов, уменьшает содержание в фоторецепторе Na^+ и Ca^{2+} .

При понижении концентрации Ca^{2+} активируется *гуанилатциклаза*, синтезирующая цГМФ, и в клетке растёт содержание цГМФ.

Это приводит к торможению функций активированной светом фосфодиэстеразы.

Оба этих процесса возвращают фоторецептор в исходное состояние и открывают Na^+ -каналы.

Световая адаптация

Если человек длительное время находится в условиях яркого освещения:

- в палочках и колбочках происходит превращение значительной части зрительных пигментов в ретиналь и опсин.
- большая часть ретиналя превращается в витамин А.

Всё это приводит к соответствующему снижению чувствительности глаза, называемому световой адаптацией.

Темновая адаптация

Если человек продолжительное время остаётся в темноте:

- витамин А вновь превращается в ретиналь,
- ретиналь и опсин формируют зрительные пигменты.

Всё это приводит к повышению чувствительности глаза — темновой адаптации.

Темновая адаптация

При нахождении в темноте световая чувствительность палочек нарастает неравномерно:

- в первые минуты она увеличивается в десятки раз,
- в конце первого часа чувствительность палочек к свету возрастает до сотен тысяч раз.

В темноте пигменты колбочек восстанавливаются быстрее, чем родопсин палочек, но абсолютная чувствительность колбочек к свету незначительна.

Другие механизмы адаптации

1. Изменение размеров зрачка в течение долей секунды может в 30 раз уменьшить поступление света к сетчатке.
2. В темноте увеличивается число возбуждённых ганглиозных клеток, что приводит к возрастанию световой чувствительности.
3. ЦНС влияет на адаптацию сетчатки к действию света (засветка одного глаза понижает чувствительность неосвещённого глаза).
4. Световая чувствительность глаза может изменяться и под воздействием звука.

Различные клетки сетчатки генерируют локальные потенциалы, но не ПД

Из всех клеток сетчатки ПД возникают только в аксонах ганглиозных клеток.

Ответы палочек, колбочек и горизонтальных клеток являются гиперполяризирующими.

Ответы биполярных клеток либо гиперполяризирующие, либо деполяризирующие.

Амакриновые клетки создают деполяризирующие потенциалы.

Особенности локальных потенциалов колбочек и палочек

Рецепторные потенциалы колбочек и палочек возникают одинаково быстро, но скорость завершения рецепторного потенциала палочек медленнее.

Благодаря чрезвычайно низкому порогу восприятия палочки являются детекторами абсолютно малой освещённости, а колбочки реагируют на изменения освещённости в тех пределах, когда палочки уже достигли своего максимума.

Проведение сигналов от палочек и колбочек отличаются:

Нейроны и аксоны ганглиозных клеток от колбочек, значительно толще, чем от палочек.

Поэтому скорость проведения сигналов от колбочек в два раза выше.

Системы проведения возбуждения:

для колбочек короче(три звена): колбочки → биполярные клетки → ганглиозные нейроны;

для палочек (4 звена): палочки → биполярные клетки → амакринные клетки → ганглиозные клетки.

ЦВЕТОВОЕ ЗРЕНИЕ

Теории цветового зрения:

Теория Эмпедокла (V век до н.э)

Любой предмет излучает некую «субстанцию»; ощущение цвета – это взаимодействие двух субстанций: «внутренней»(от глаза) и «внешней».

Основные цвета: белый, чёрный, жёлтый и красный.

Гипотеза Демокрита (V век до н.э)

(первая материалистическая гипотеза).

Ощущение цвета это результат «вхождения» в нас образов, отражения вещей; цвет определяется порядком, формой и положением бесцветных атомов.

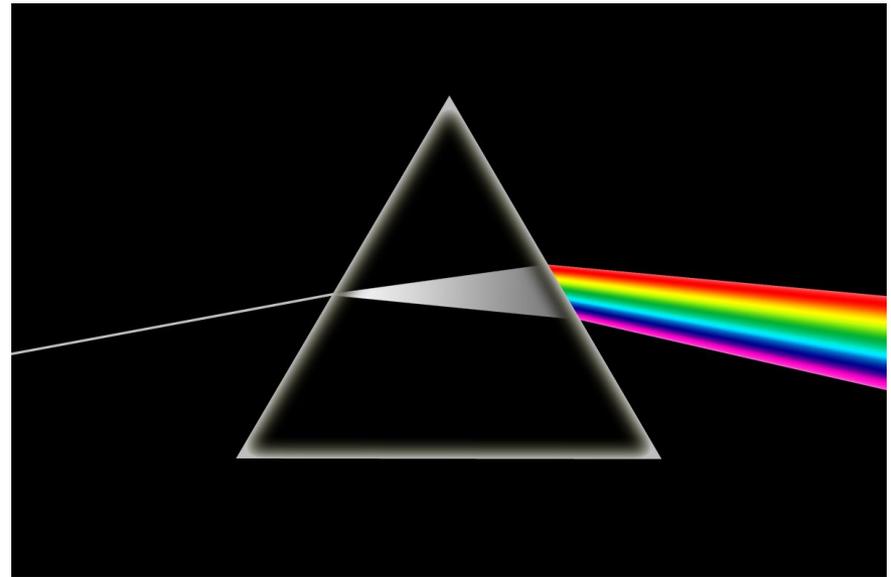
Основные цвета: чёрный, белый, красный и темно-зелёный.

Теория света и цвета Ньютона

В 1672 году Ньютон разложил свет в спектр (белый цвет всегда сложен).

Однако он не учитывал биологического механизма восприятия цвета, и исходил из механического предположения, что цвет является свойством света.

Основные цвета по Ньютону - цвета радуги: красный, оранжевый, желтый, зеленый, синий, фиолетовый и индиго.



Гипотеза М. В. Ломоносова, XVIII в. (биофизическое восприятие цвета)

Основные цвета: красный, зелёный, жёлтый из которых получить все цветовые тона.

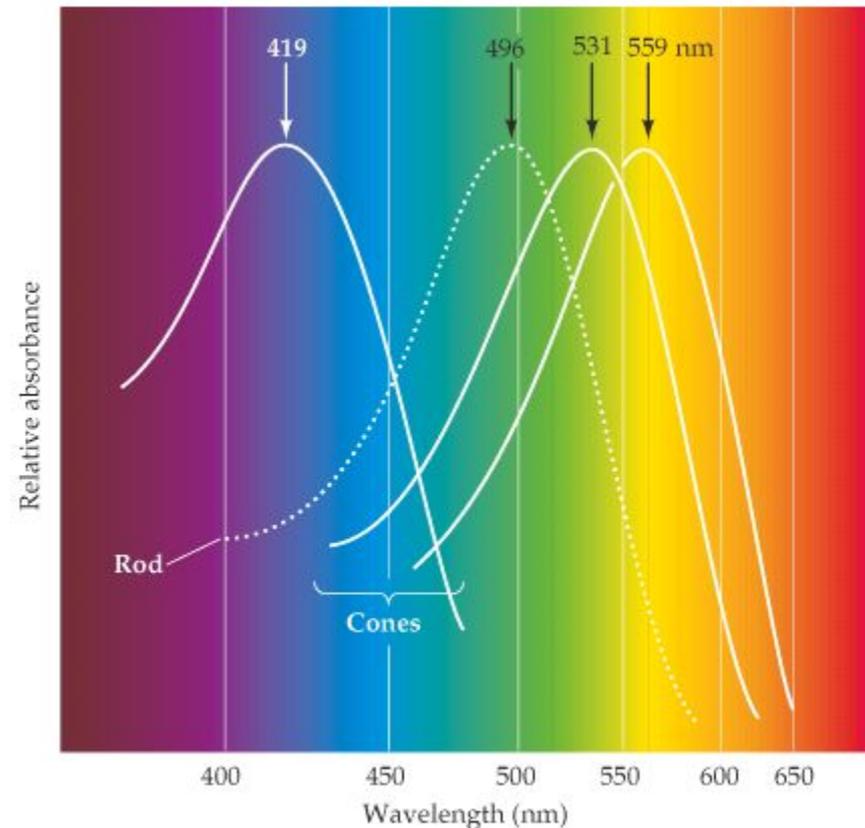
Воздействие на глаз различно по характеру, но едино по своей природе.

Необходимо и достаточно анализа трёх зон спектра.

Трехкомпонентная теория (предложил Т.Янг (1802) и развил Г. Гельмгольц)

В сетчатке должны быть три вида колбочек, максимум чувствительности которых приходится на красный, зеленый и синий участок спектра, то есть соответствуют трём «основным» цветам.

Восприятие пяти цветовых ощущений (красного, жёлтого, зелёного, синего и белого) – это работа головного мозга.



Теория Геринга, 1870 год

(оппонентная гипотеза, теория обратного процесса)

Есть три системы рецепторов: красно-зеленые, желто-голубые и черно-белые.

Каждая система рецепторов функционирует как антагонистическая пара. Каждый из рецепторов (или пар) максимально чувствителен к волнам определенной длины.

Для каждого из цветов существует *дополнительный* (комплементарный) цвет, который, будучи должным образом перемешан с исходным цветом, дает ощущение белого цвета.

Чёрный цвет является ощущением, создаваемым отсутствием света.

Восприятие любого цвета м.б. достигнуто смешением в различных пропорциях *первичных (основных) цветов*: красного, зелёного и голубого.

Нарушение цветового восприятия

Трихромазия (нормальное зрение) — возможность различать любые цвета — определяется присутствием в сетчатке всех трёх зрительных пигментов (для красного, зелёного и синего — первичные цвета).

Ахромазия (полная цветовая слепота) — поражается весь колбочковый аппарат, все предметы в разных оттенках серого. Встречается крайне редко.

Дихромазии (цветовая слепота, или дальтонизм)— дефекты цветового восприятия (преимущественно у мужчин) по одному из первичных цветов (красный, зелёный, синий).

Дихромазии подразделяют на:

Протанопия (страдает восприятие красного, примерно 25% случаев цветовой слепоты) развивается при связанном с хромосомой X наследовании генного дефекта.

Дейтанопия (цветовая слепота по восприятию зелёного, около 75% всех случаев; связанное с хромосомой X наследование, полиморфизм гена).

Тританопия (страдает преимущественно восприятие фиолетового цвета, дефектное зрение по синему и жёлтому). Аутомное доминантное наследование дефектного гена.

Передача цветовых сигналов

Каждая ганглиозная клетка может стимулироваться как отдельными, так и многими колбочками.

Когда все три типа колбочек — красные, голубые и зеленые — стимулируют одну и ту же ганглиозную клетку, то будут сигналы белого цвета.

Если ганглиозная клетка возбуждается колбочками только одного цвета, то она будет тормозиться возбуждением колбочки другого типа.

Если красные возбуждают, то зеленые - тормозят и наоборот.

Механизм: колбочка одного цвета возбуждает ганглиозную клетку через деполяризованную биполярную клетку, а колбочка другого цвета тормозит ту же ганглиозную клетку через гиперполяризованную биполярную клетку.

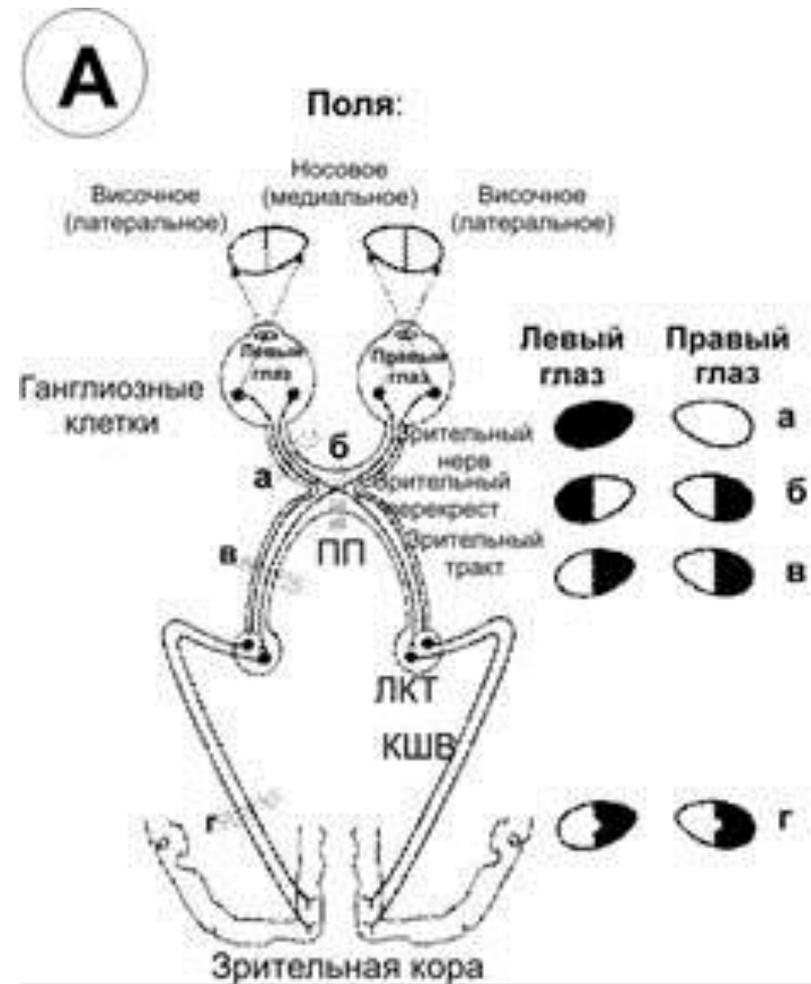
Зрительные пути подразделяют на:

1. *старую систему*, куда относятся средний мозг и основание переднего мозга,
2. *новую систему* (для передачи зрительных сигналов непосредственно в зрительную кору, расположенную в затылочных долях). Новая система фактически отвечает за восприятие всех зрительных образов, цвета и всех форм осознаваемого зрения.

Основной путь к зрительной коре (новая система)

Аксоны ганглиозных клеток в составе зрительных нервов и (после перекреста) в составе зрительных трактов достигают латеральных коленчатых тел.

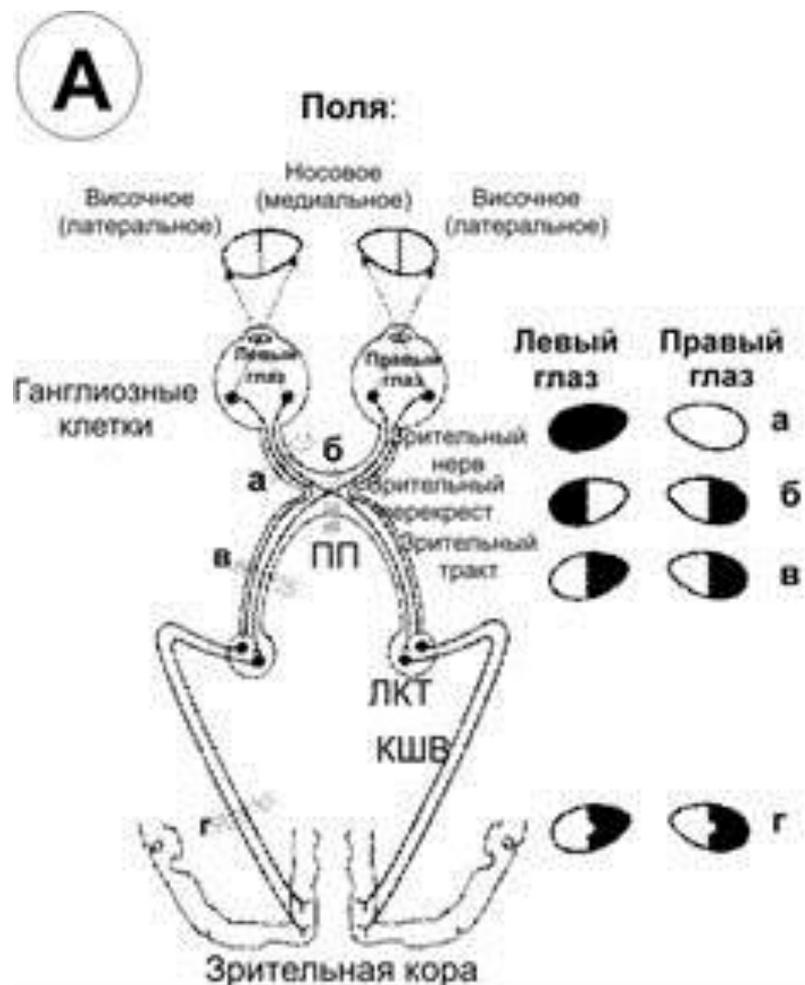
При этом волокна от носовой половины сетчатки в зрительном перекресте переходят на другую сторону.



Основной путь к зрительной коре (новая система)

В левом ЛКТ (ипсилатеральном глазу) волокна от носовой половины сетчатки левого глаза и волокна от височной половины сетчатки правого глаза синаптически контактируют с нейронами ЛКТ, аксоны которых образуют коленчато-шпорный тракт.

Коленчато-шпорные волокна проходят к первичной зрительной коре той же стороны. Аналогично организованы пути от правого глаза.



Зрительная кора

Первичная зрительная воспринимающая область располагается на соответствующей стороне шпорной борозды.

В первичной зрительной коре (поле 17 по Бродманну) и зрительной области II (поле 18) осуществляется анализ трёхмерного расположения объектов, величины объектов, детализация предметов и их окраски, движения объектов и т.д.

Удаление первичной зрительной коры

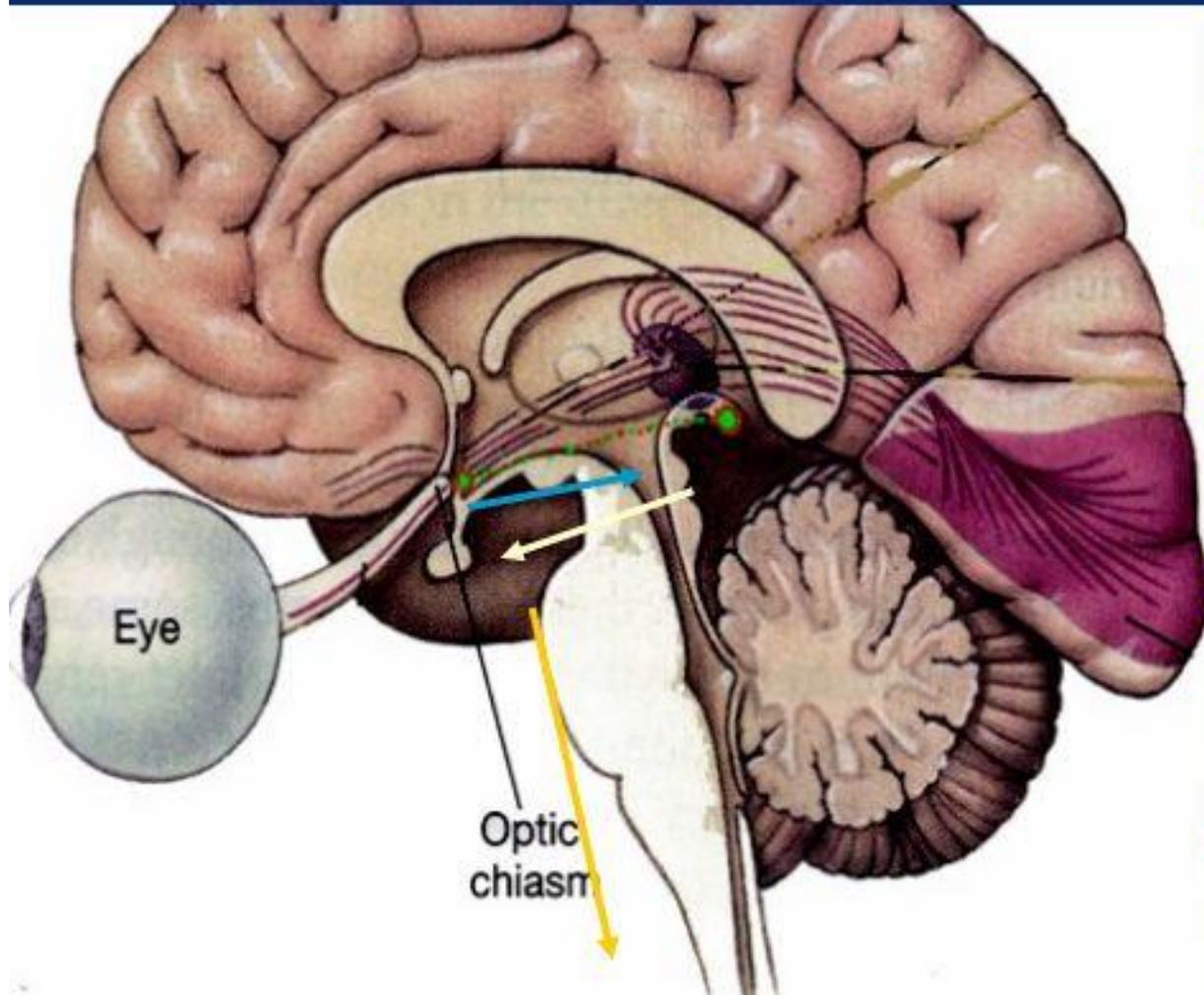
у человека вызывает потерю восприятия осознаваемых зрительных образов, то есть слепоту.

Однако такие слепые люди подсознательно реагируют на изменения интенсивности освещения, передвижения на зрительной сцене и даже некоторые большие зрительные образы.

Эти реакции включают повороты глаз, повороты головы, избегание опасных объектов.

Такое зрение поддерживается нейронными системами, проходящими из зрительных трактов в верхнее двуххолмие и другие отделы старой зрительной системы.

Просто зрение?



- **Дополнительный (ретиногипоталамический тракт) путь к эпифизу**
- **Выброс гормона мелатонина (в темноте) в кровоток**
- **Регуляция работы «биологических часов» супрахиазматического ядра гипоталамуса**
- **Синтез пролактина, гонадотропинов**

Физиология слуха и равновесия

Анатомия уха

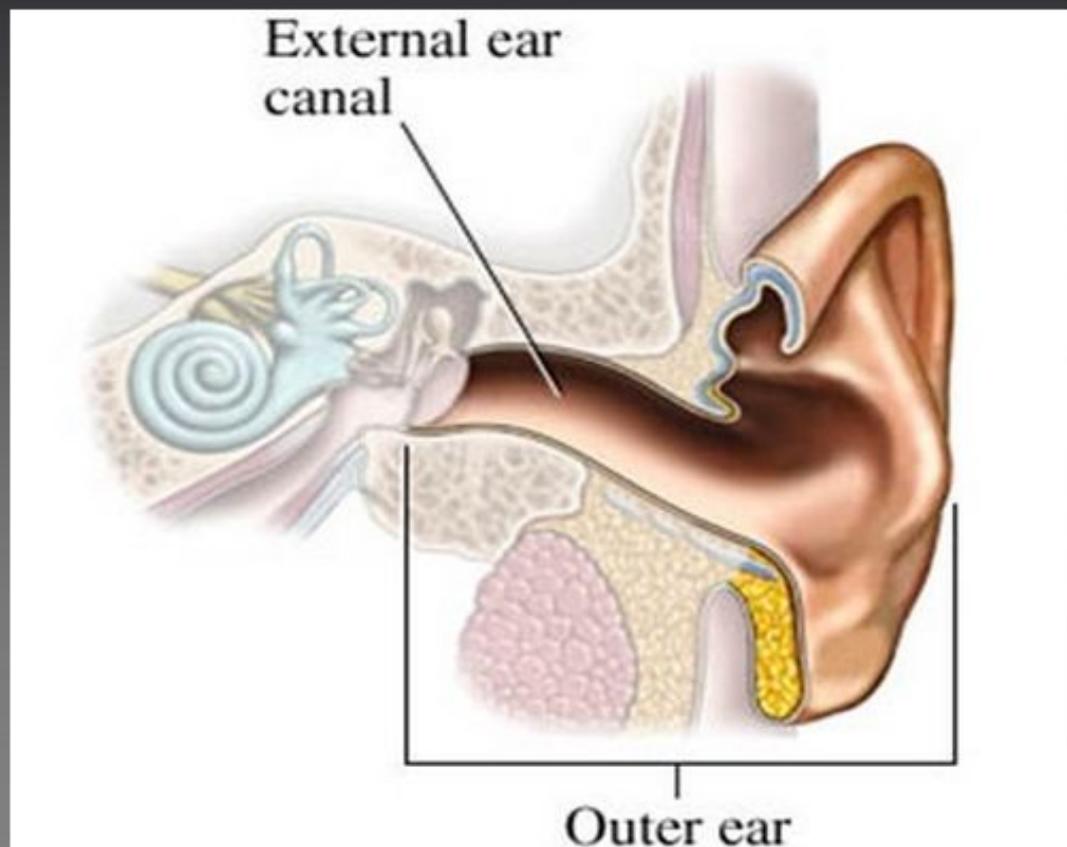
■ Наружное ухо

■ Ушная раковина

- максимально концентрирует звуковые колебания и направляет их в слуховой проход
- состоит из эластичного хряща

■ Слуховой проход

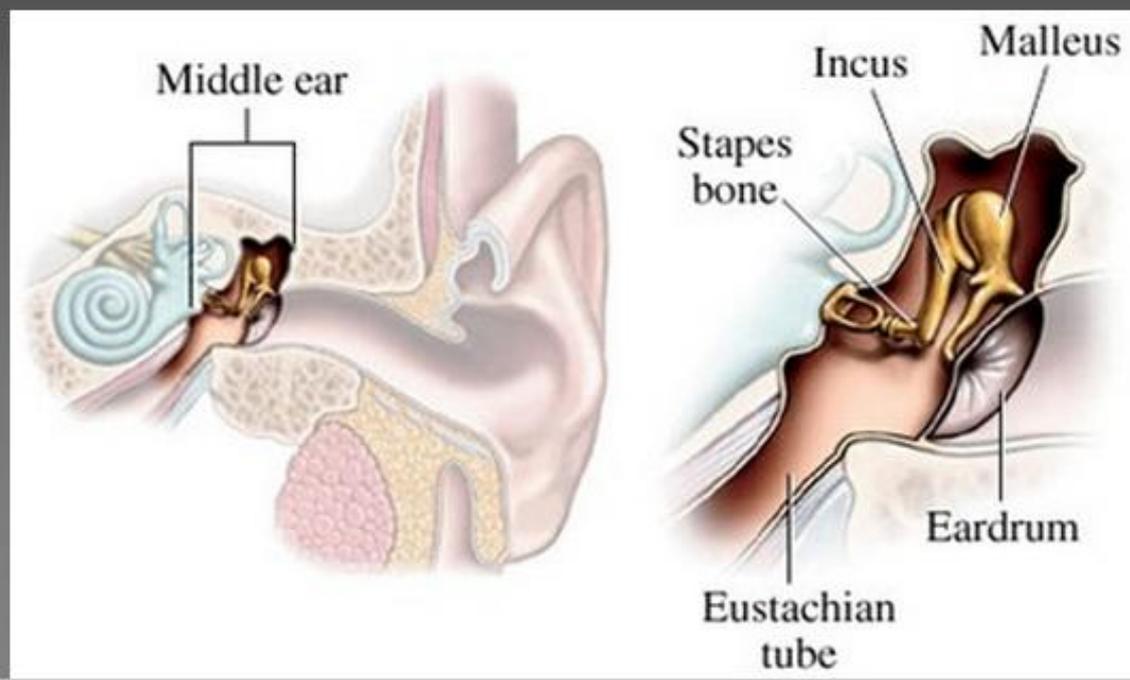
- слуховой канал



Анатомия уха

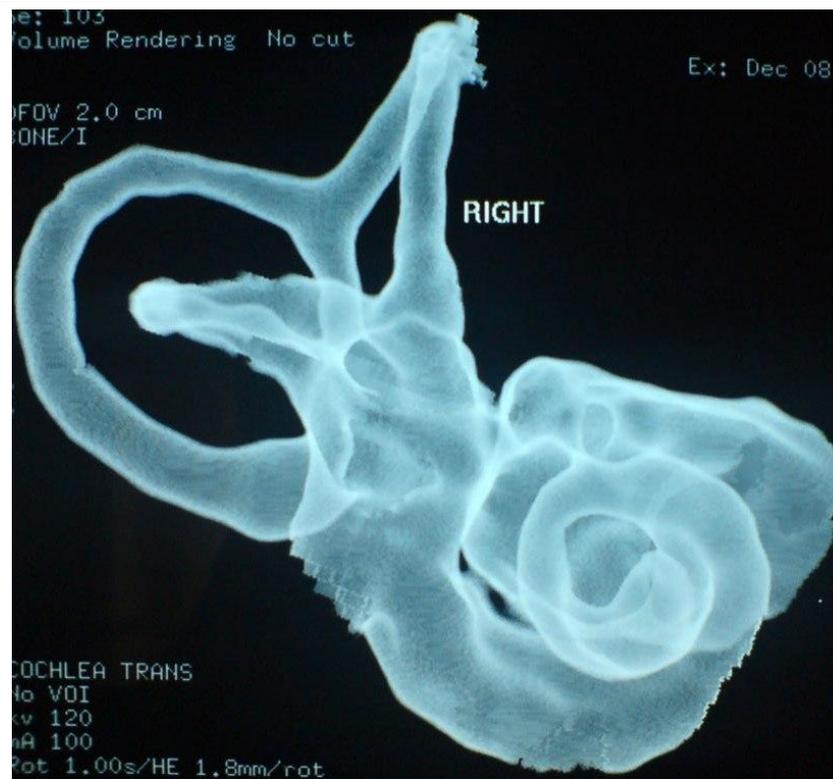
■ Среднее ухо

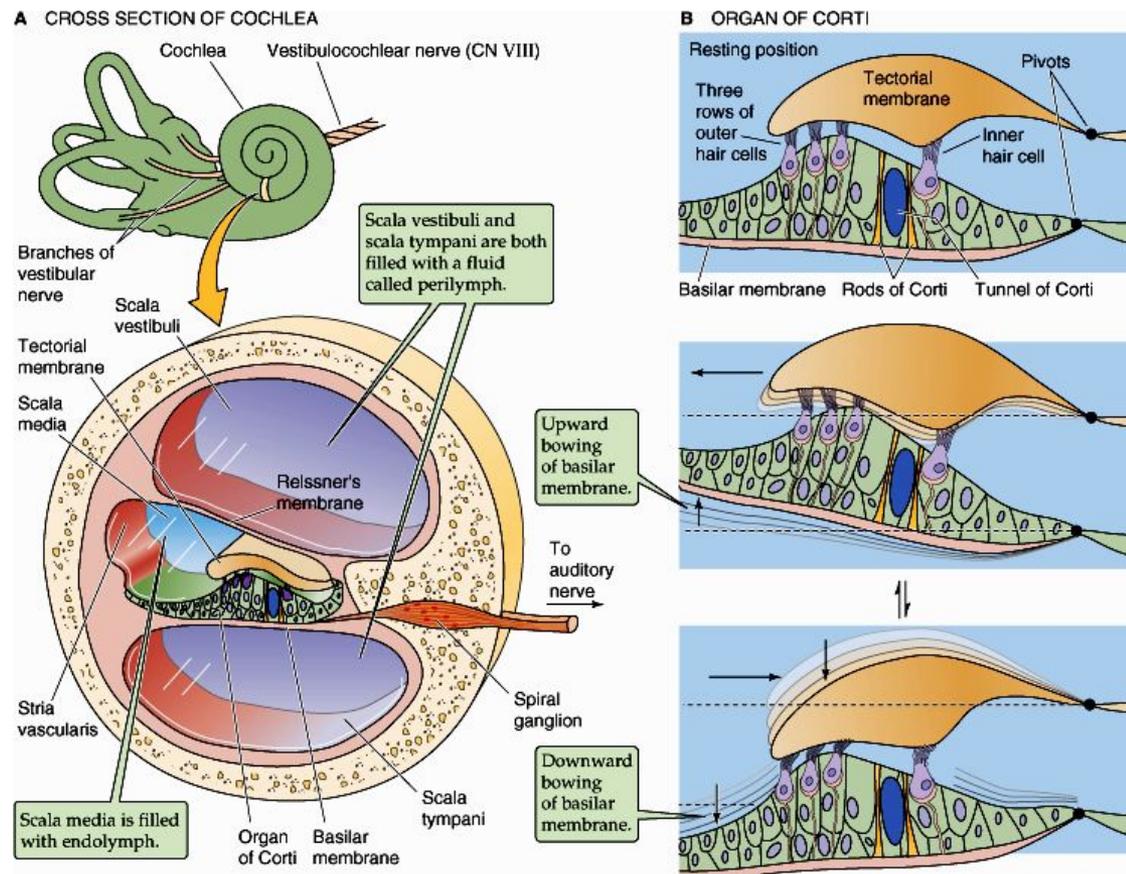
- Барабанная перепонка
- Три косточки (образуют систему рычагов, улучшающую передачу энергии колебаний)
 - *Молоточек (Malleus) Наковальня (Incus) Стремечко (Stapes)*
- Евстахиева труба
 - служит для поступления воздуха из глотки
 - обеспечивает поддержание давления, близкого к атмосферному



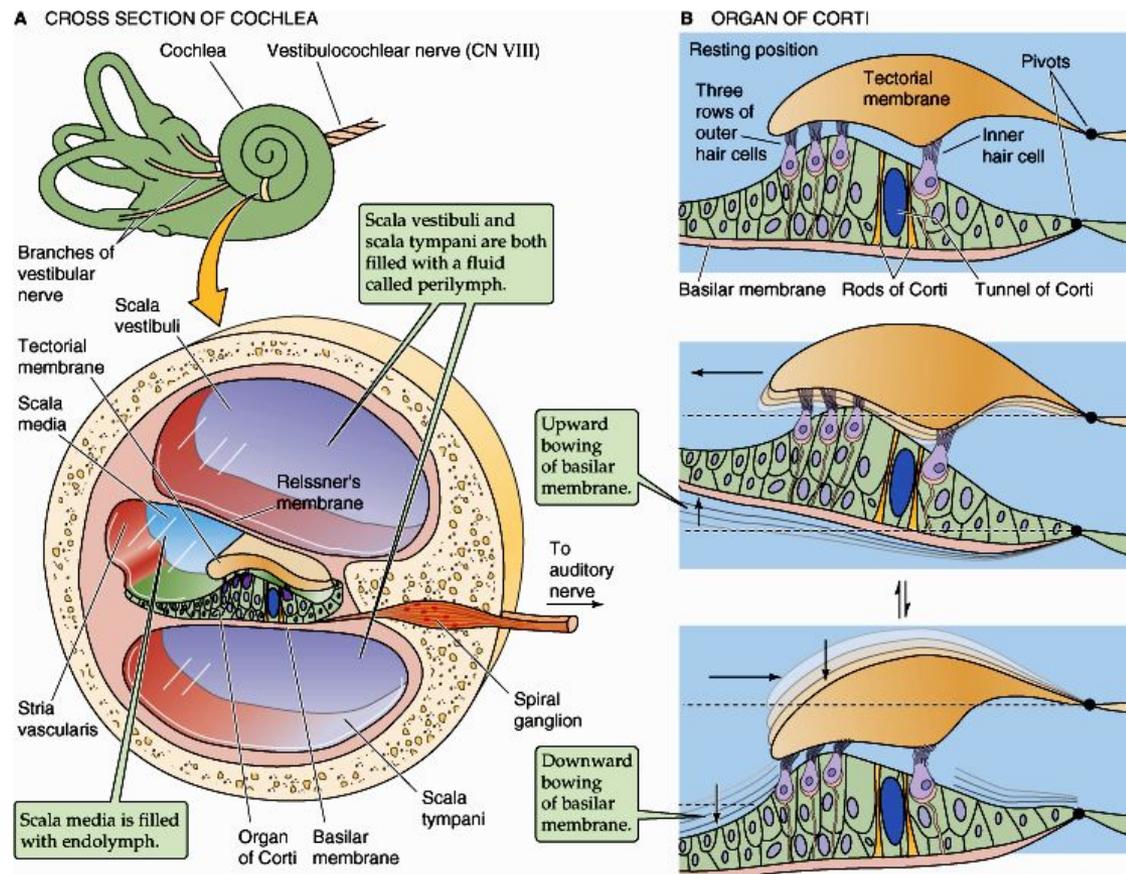
Анатомия уха

- Внутреннее ухо (лабиринт и каналы, заполненные жидкостью)
 - Улитка (спирально закрученный костный канал, имеет 2,5 оборота у человека) включает:
Овальное окно, Круглое окно и 3 канала: Вестибулярная лестница, Барабанная лестница, Геликотрема и Улитковый ход с базилярной мембраной, на которой находится рецепторный аппарат – Кортиев орган



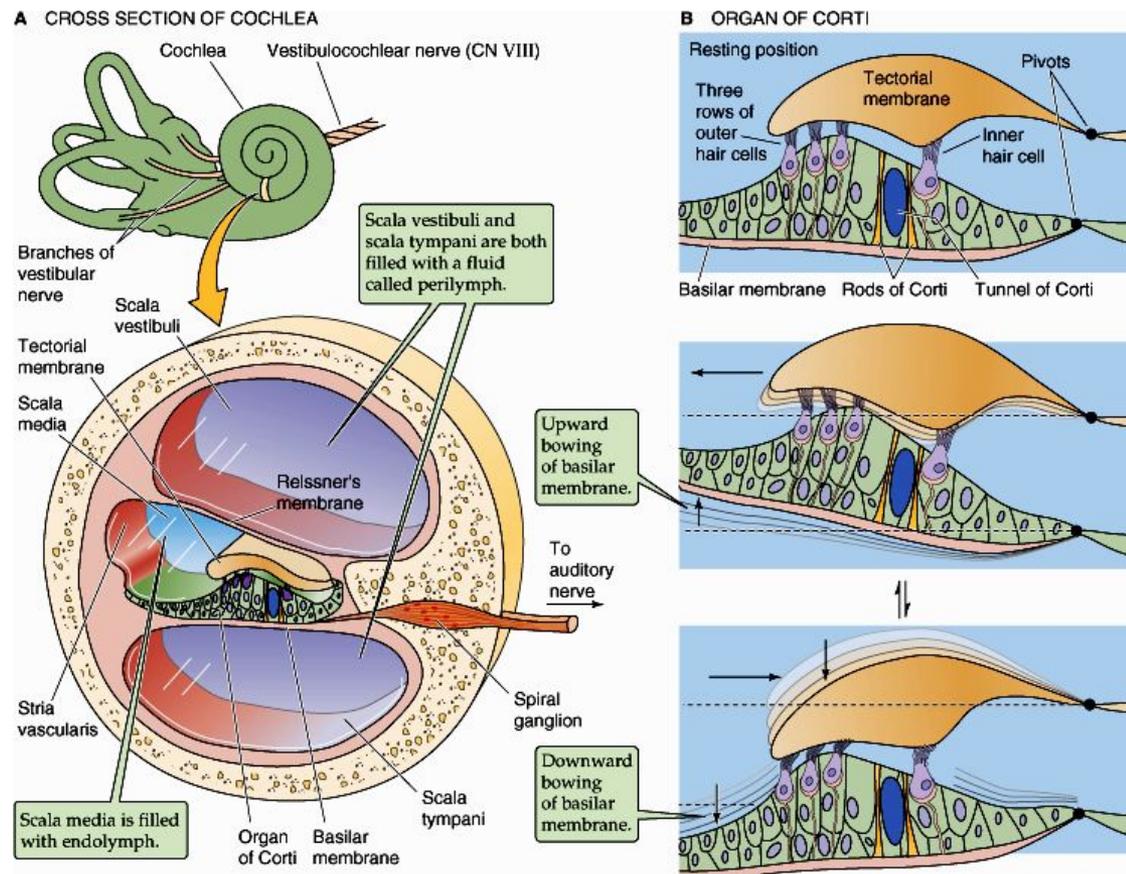


Полость преддверия, барабанная и вестибулярная лестницы улитки заполнены перилимфой, а находящиеся в перилимфе полукружные каналы, маточка, мешочек и улитковый проток (перепончатый канал улитки) — эндолимфой.



Концентрация K^+ в эндолимфе в 100 раз больше, чем в ликворе и перилимфе;

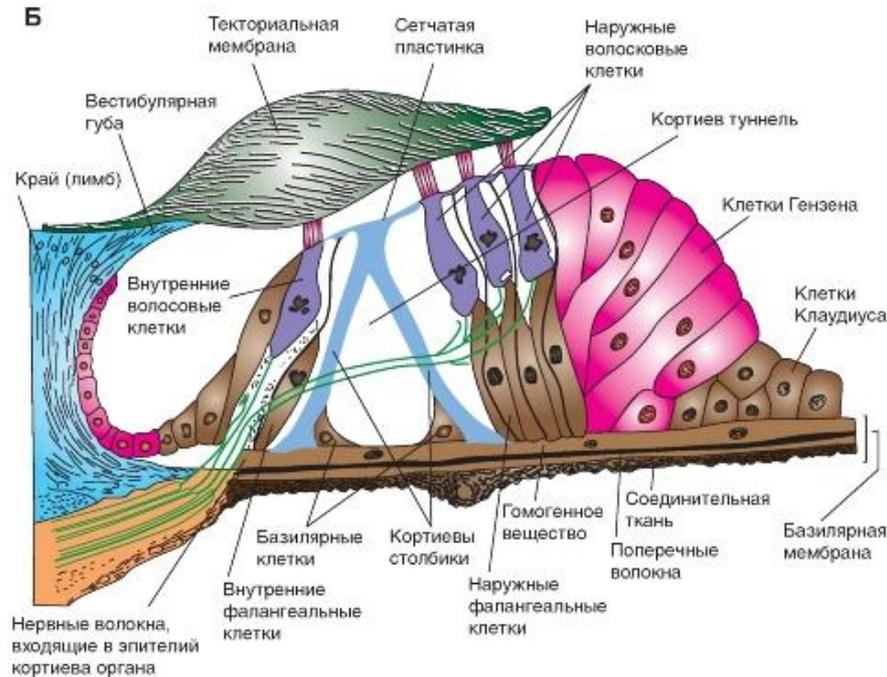
Концентрация Na^+ в эндолимфе в 10 раз меньше, чем в перилимфе.



Перепончатый канал улитки заряжен положительно (60–80 мВ) относительно двух других лестниц. Источник **эндокохлеарного потенциала** — сосудистая полоска.

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

Последовательность сенсорного преобразования в органе слуха:



Собственно рецепторами являются внутренние волосковые клетки. Наружные волосковые клетки, обладая сократительной активностью, способны «раскачивать» основную мембрану и тем самым усиливать звуковые колебания

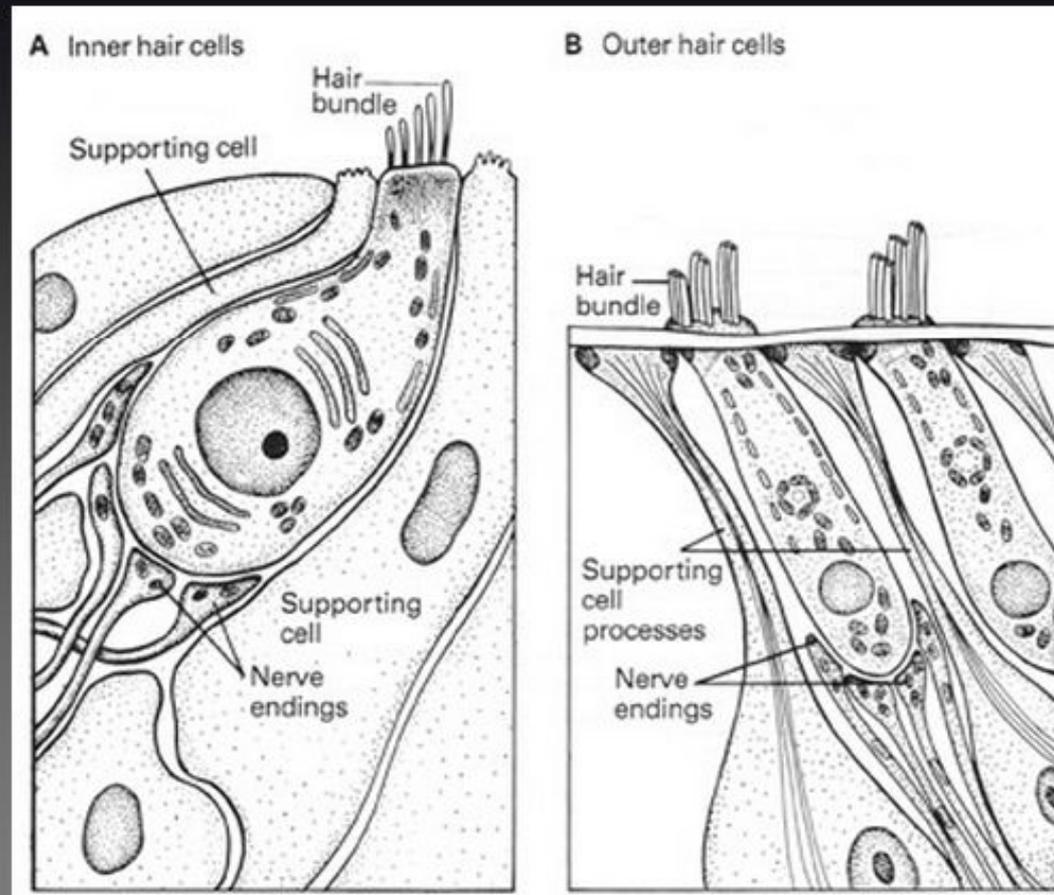
Улитка: восприятие звука

■ Внутренние волосковые клетки

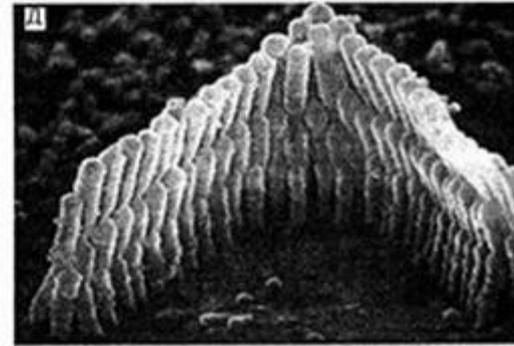
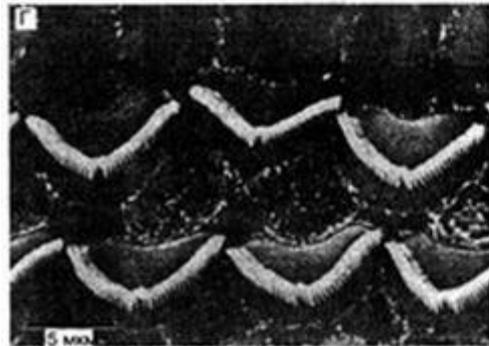
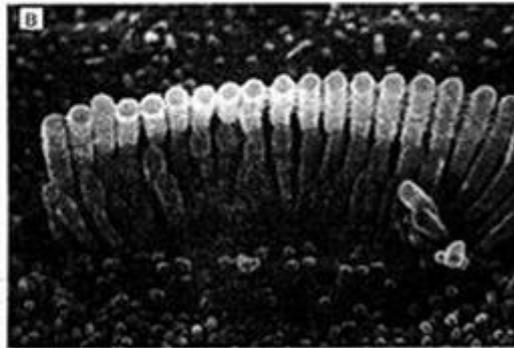
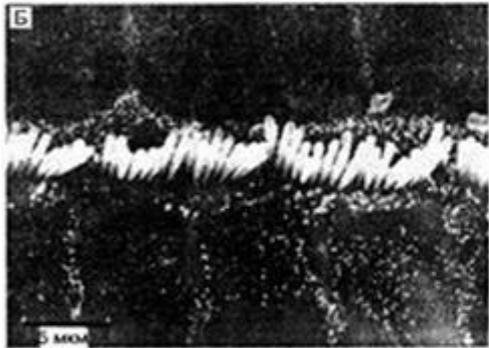
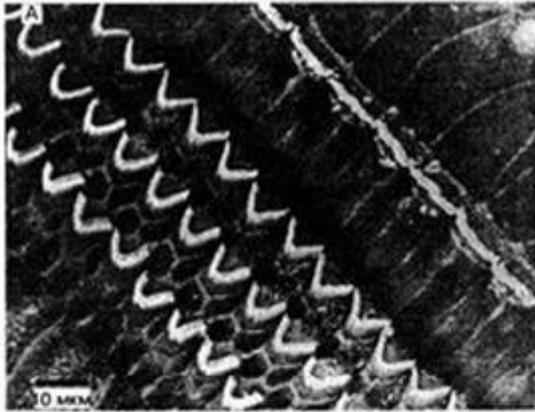
- ~3500
- меньше по размерам
- снабжены нервами от ~10 ганглиозных клеток
- одна волосковая клетка на одну ганглиозную

■ Внешние волосковые клетки

- ~12000
- больше по размерам
- снабжены нервами от нескольких ганглиозных клеток
- МНОГО ВОЛОСКОВЫХ КЛЕТОК на одну ганглиозную



Сканирующая электронная микрофотография волосковых клеток кортиева органа



Покровная мембрана удалена, а микроскоп направлен на базиллярную мембрану.

А – три ряда наружных волосковых клеток и один ряд внутренних волосковых клеток,

Б – стереоцилии внутренних волосковых клеток,

В – внутренние волосковые клетки,

Г – стереоцилии наружных волосковых клеток,

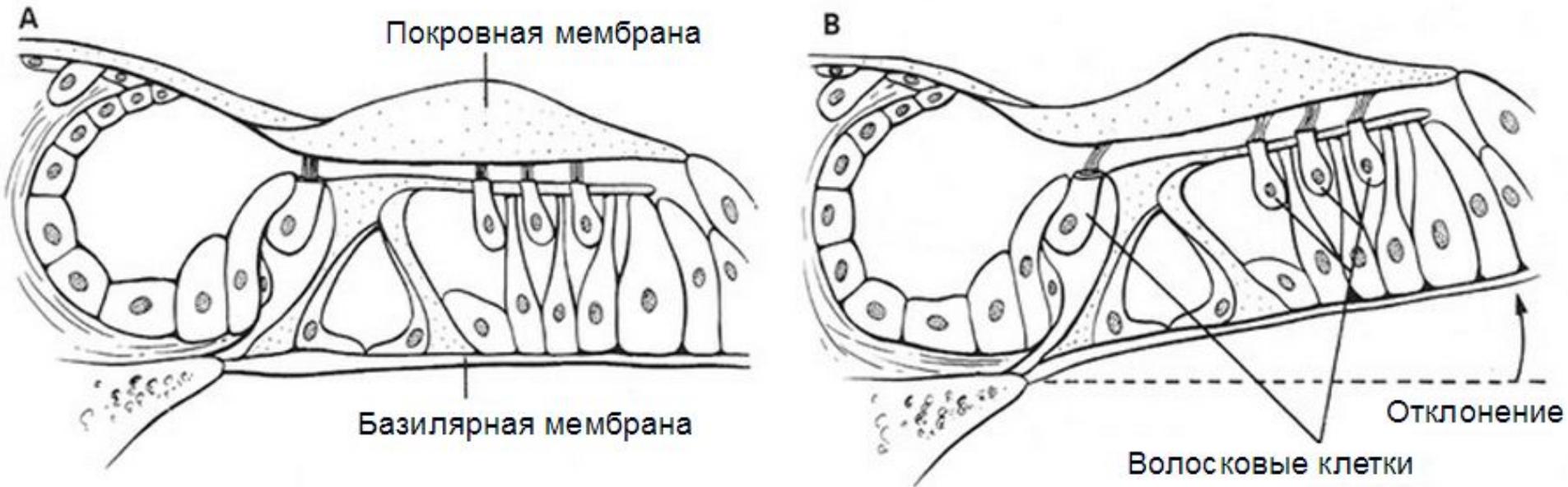
Д - стереоцилии наружных волосковых клеток при большом увеличении

Волосковые клетки



SEM x 640

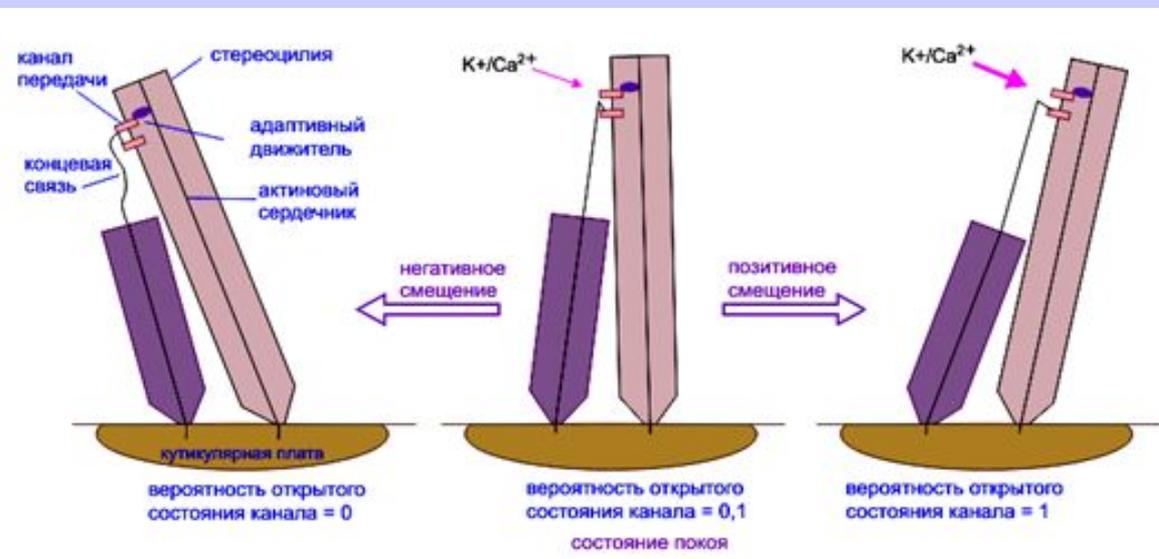
Улитка: восприятие звука



- Бегущая волна в вестибулярной лестнице и барабанном ходе изгибает улитковый ход
- Относительное отклонение базилярной и покровной мембран приводит к возбуждению волосковых клеток

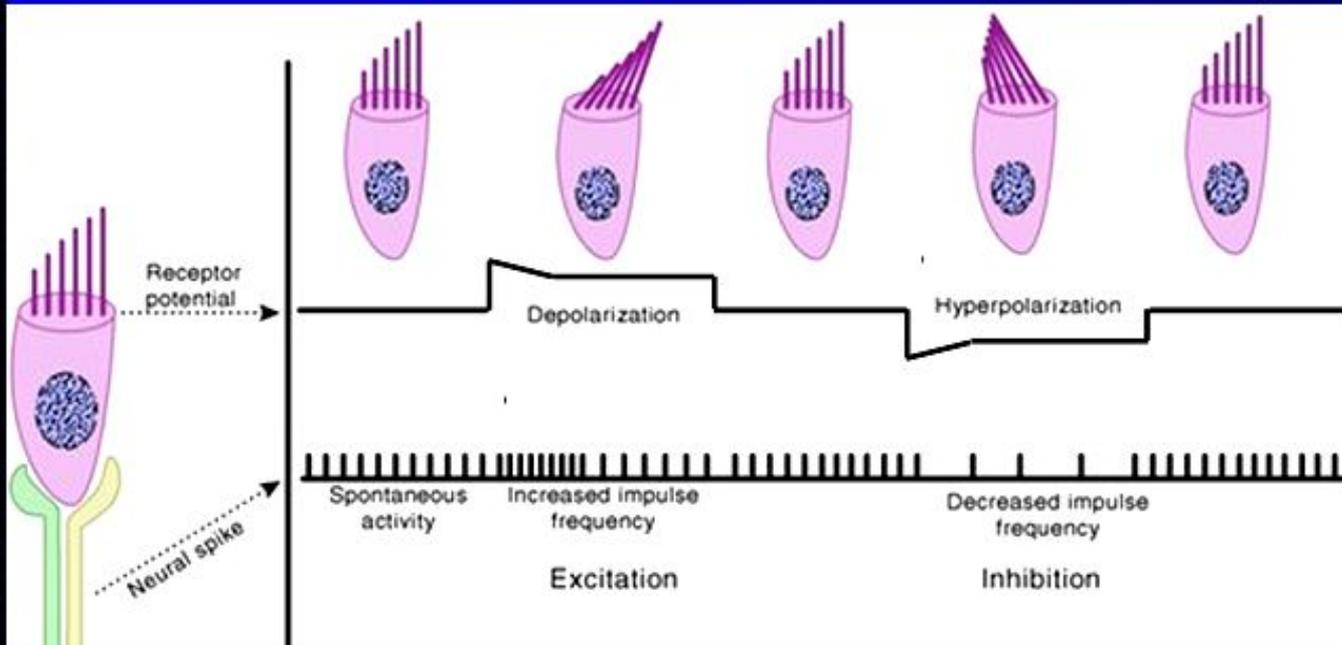
Было доказано существование воротного механизма и механочувствительных калиевых каналов.

Вход калия и развитие рецепторного потенциала происходят при изгибе волосков в правильном направлении; изгиб в противоположную сторону ведет к небольшому торможению активности рецептора.



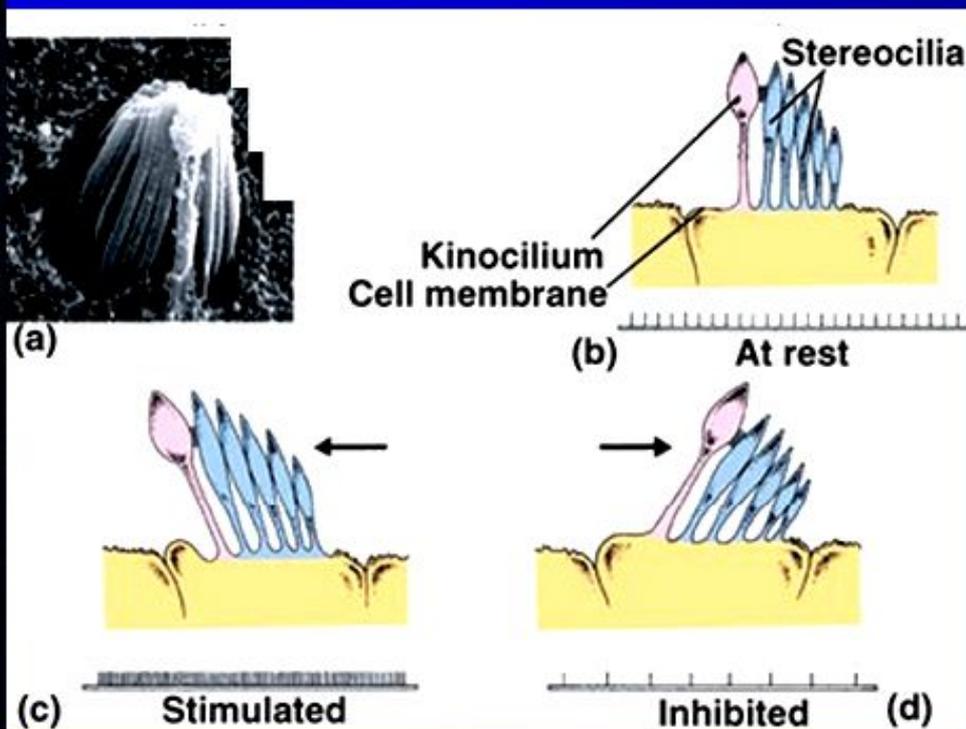
Входит именно K^+ , а не Na^+ , т.к. эндолимфа, наполняющая внутреннее ухо, – уникальная среда с избытком ионов калия.

ИОНЫ	Перилимфа mM	Эндолимфа mM
Na+	154	1
K+	3	161
Cl-	128	131



Еще два рисунка на ту же тему.

Важно:
рецепторный потенциал развивается очень быстро (0.1 мс), влияя на выделение глутаминовой к-ты из пресинаптического окончания рецептора.



На верхней схеме обратите внимание на связь де- и гиперполяризации с изменениями частоты ПД в нерве. Видна адаптация (привыкание) рецептора к действию стимула.

Высота звука

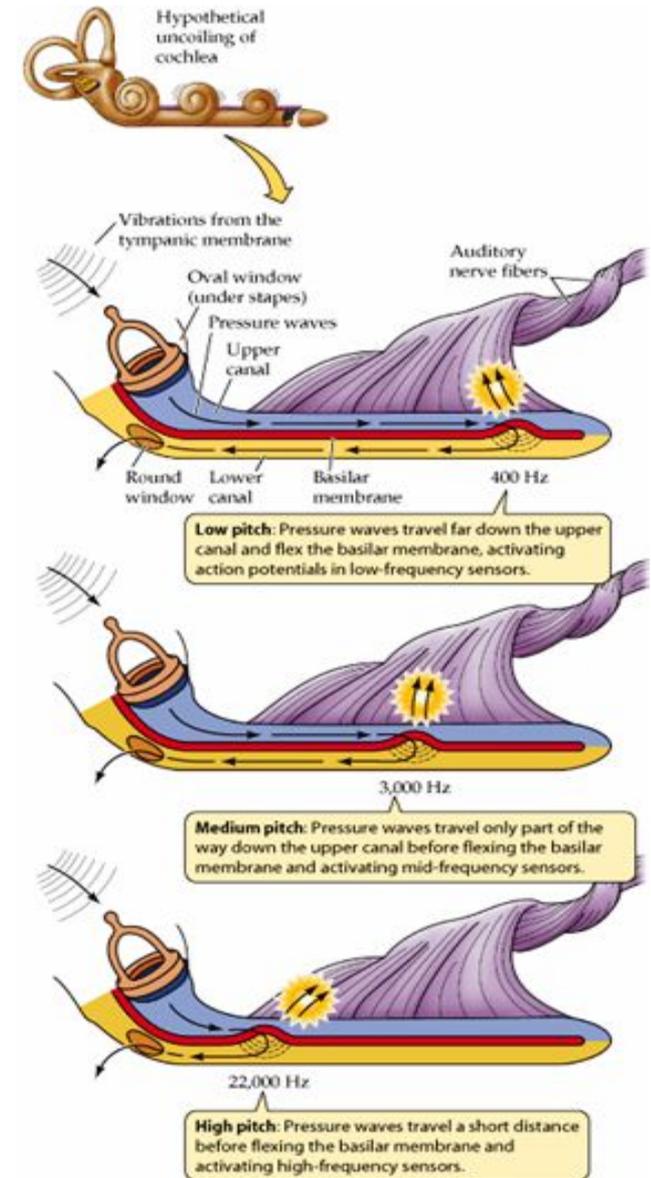
- это субъективное восприятие частоты звуковых колебаний.

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

Высота звука кодируется 2 способами:

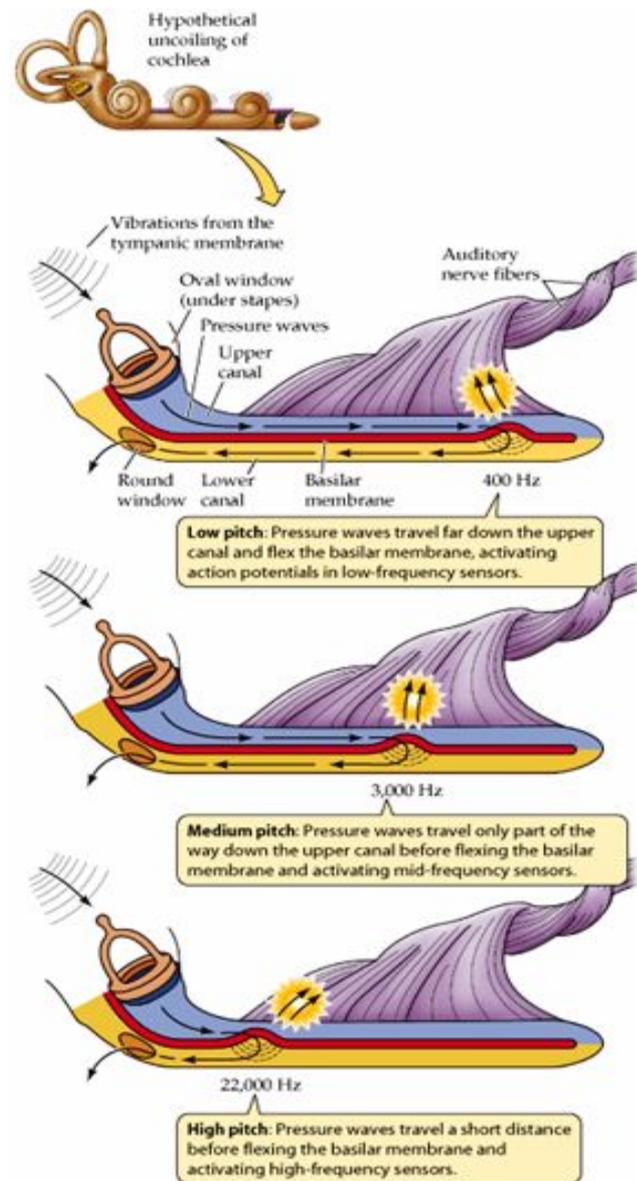
1. Пространственно (200 Гц – 22 кГц)

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).



2. Временным способом (20 – 200 Гц)

Информация кодируется разной частотой импульсации в одних и тех же нервных структурах (частота импульсации в нервных волокнах соответствует частоте звукового колебания, а такое возможно только при низких частотах).



Острота слуха

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 - в области от 500 до 4000 Гц (речь).

Чувствительность к частотам ниже 500 Гц прогрессивно снижается (предохраняет от постоянного ощущения колебаний и шумов, пр



Сила звука

Диапазон силы звука, воспринимаемый человеческим ухом, огромен (болевого порог в 10^{13} раз выше порога слышимости), поскольку интенсивность ощущения пропорциональна не силе раздражителя, а ее логарифму.

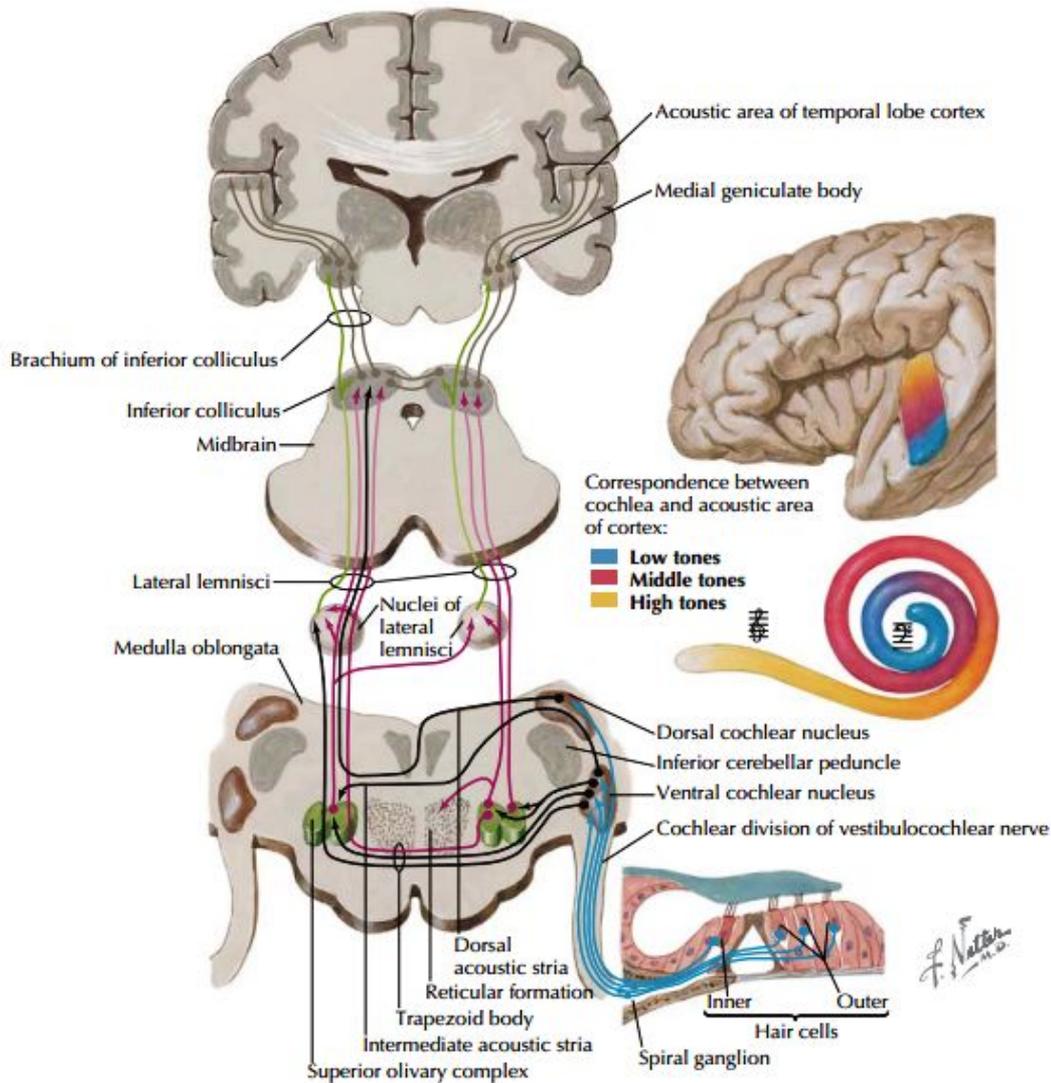
→ Силу звука оценивают в логарифмических единицах — **белах**:

$$\text{Бел} = \text{Lg} \frac{\text{интенсивность звука}}{\text{порог слышимости}}$$

Т.о. возрастание силы звука на 1 бел означает повышение звукового давления в 10 раз.

Для удобства силу звука чаще оценивают в **децибелах**: 1 децибел (дБ) равен одной десятой бела. Повышение силы звука на 1 дБ означает, что звуковое давление выросло в 1,26 раза.

Слуховые пути и центры

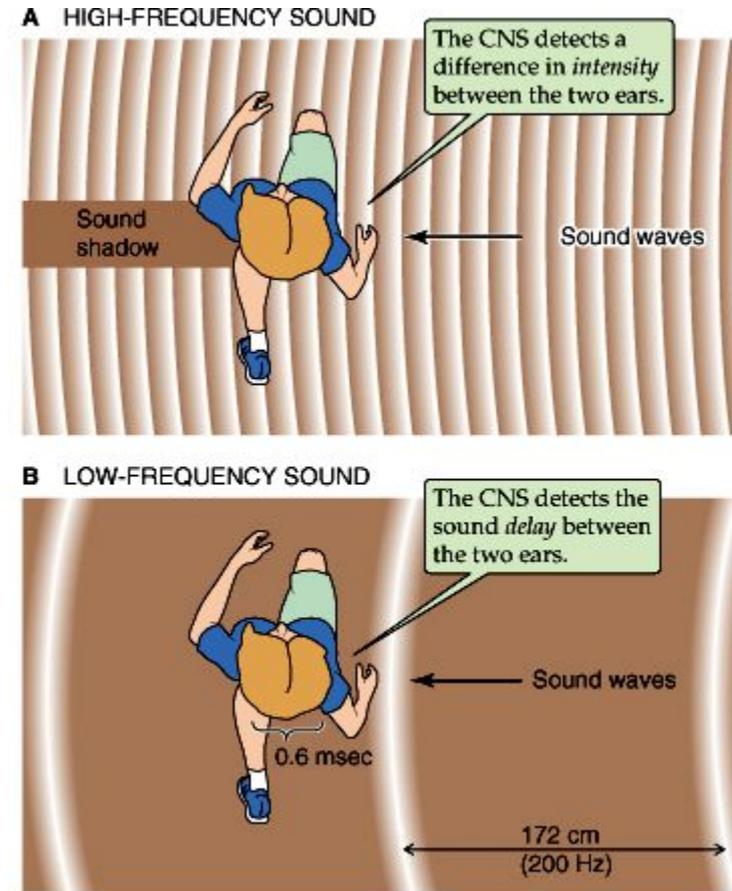


- **кохлеарное ядро** (нейроны 2-го порядка),
- комплекс ядер **верхней оливы и трапецевидного тела** (здесь происходит частичный перекрест слуховых путей; кроме того, пути от обеих ушей конвергируют на одних нейронах, обеспечивая бинауральный анализ звука)
- **латеральная петля**
- **нижнее двухолмие** (анализ звуковых сигналов для формирования ориентировочного рефлекса, изменение частоты и громкости).
- **ядро медиального коленчатого тела** (таламический центр слуховой системы – контрастирование сигнала перед подачей в кору)
- **первичная слуховая кора** в височной доле (восходящие и нисходящие волокна)

Направление источника звука определяется 2 путями:

При звуке высокой частоты (звук отражается от головы) источник оценивается по различению интенсивностей звуков в двух ушах.

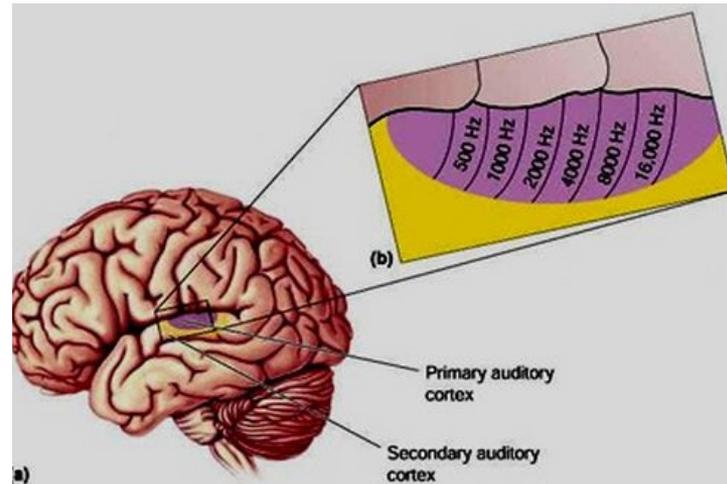
При звуке низкой частоты (звук огибает голову) – источник оценивается по времени задержки между поступлением звука в одно ухо и в противоположное ухо в структурах ЦНС.



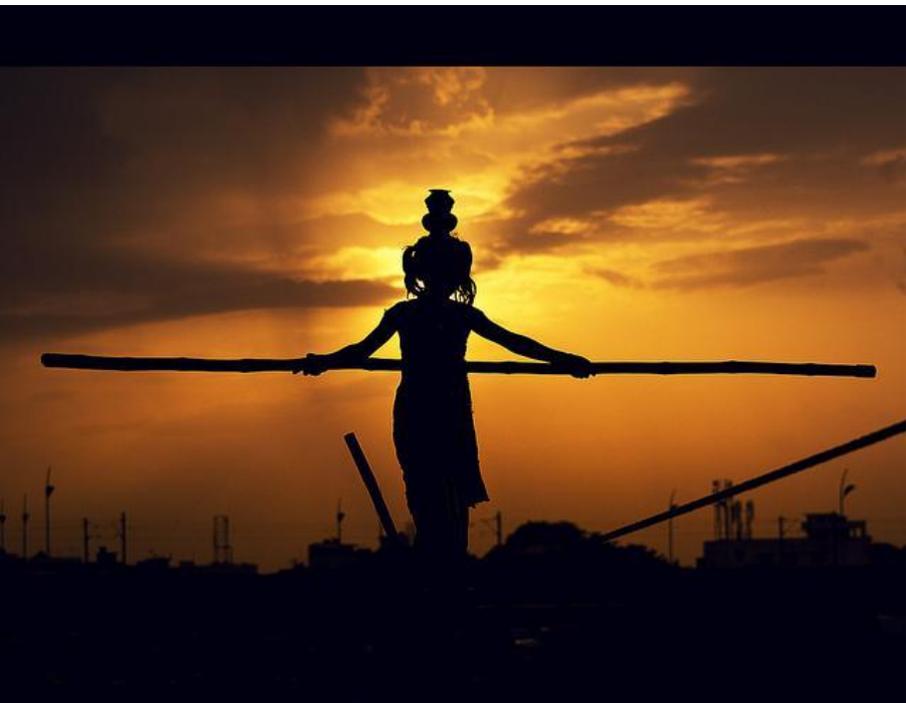
Слуховая кора

Первичная слуховая кора непосредственно получает сигналы от медиального коленчатого тела, в то время как **слуховая ассоциативная область** вторично возбуждается импульсами из первичной слуховой коры и таламических областей, граничащих с медиальным коленчатым телом.

Предполагают, что каждая отдельная область воспринимает свои специфические особенности звука (частота, направление поступления звука, неожиданное начало звуков или модуляция звуков)



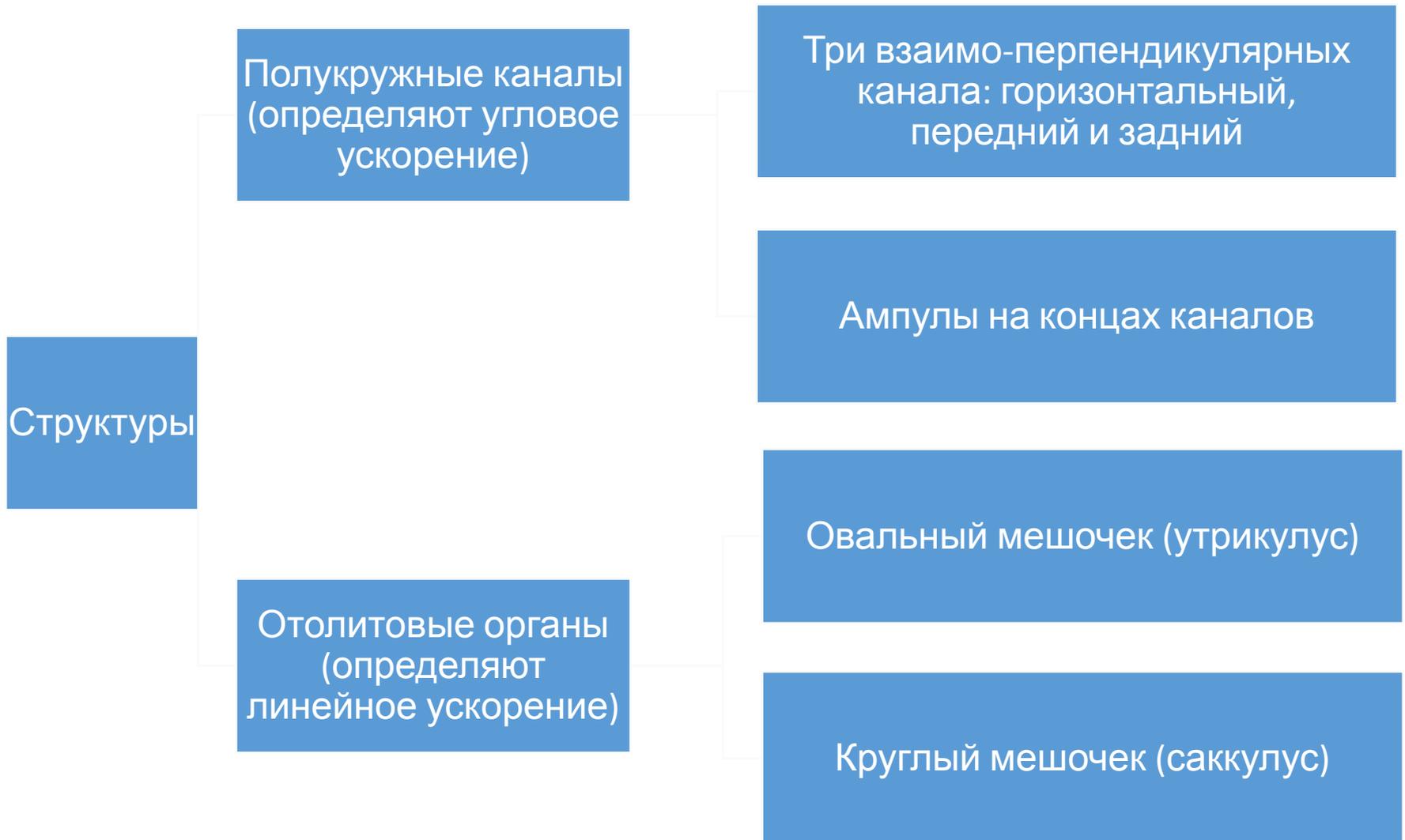
Чувство равновесия



Ощущения вестибулярной системы

- Линейное и угловое ускорение
- Важны для баланса и движения
- Чрезвычайно важны для окуломоторных реакций
- Обычно практически неосознаваемые ощущения
 - Но детям нравятся

Структуры вестибулярного аппарата



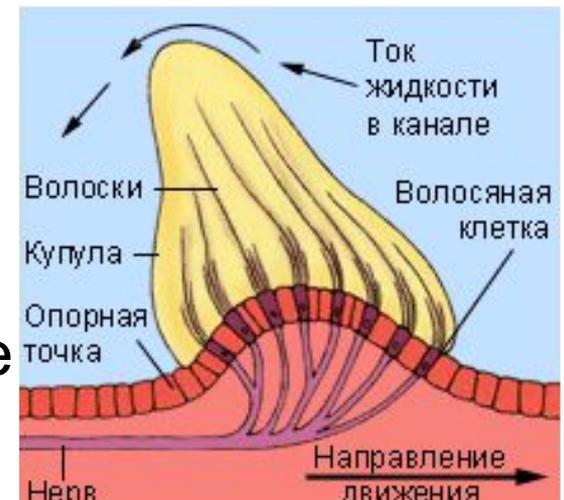
Полукружные каналы работают в парах (билатерально)

- При вращение головы вправо:
- Волосковые клетки с правой стороны гиперполяризуются
- Волосковые клетки с левой стороны дерполяризуются

Определение углового ускорения

Полукружные каналы

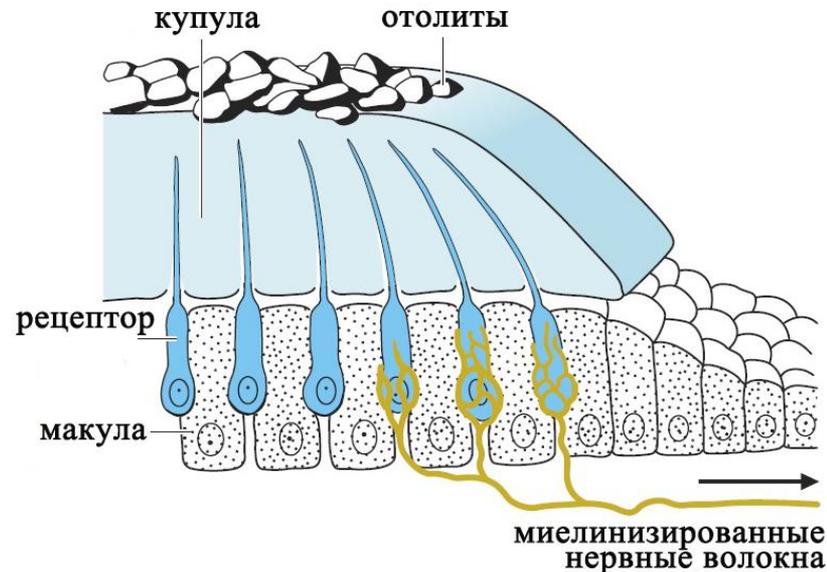
- Примерно ортогональны друг другу
- Оба конца заканчиваются в овальном мешочке (место соединения называется ампула)
- Гребень ампулы содержит волосковые клетки к которым прикреплена купула
- Отклонение головы приводит к отклонению купулы вследствие инерции эндолимфы
- Купула деформирует волосковые клетки



Определение линейного ускорения

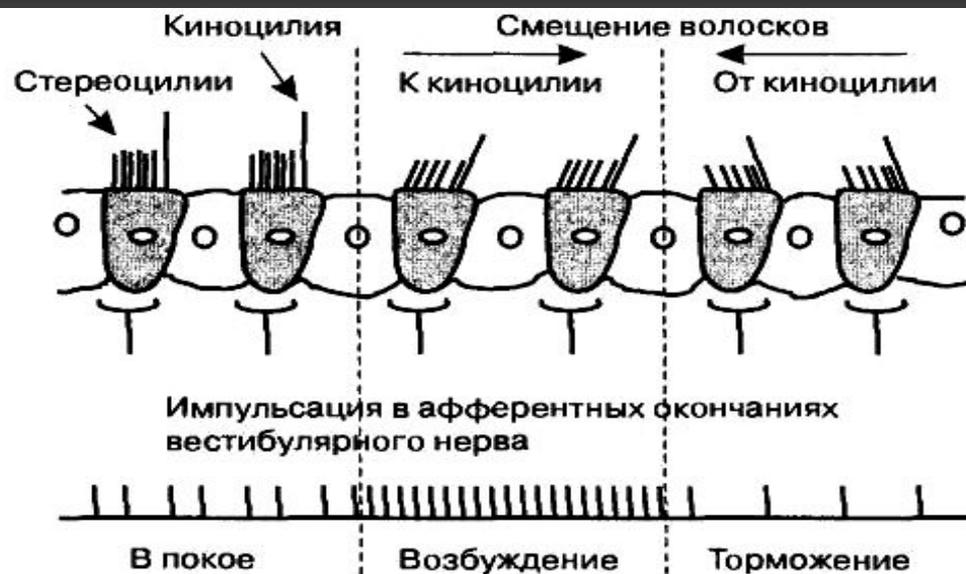
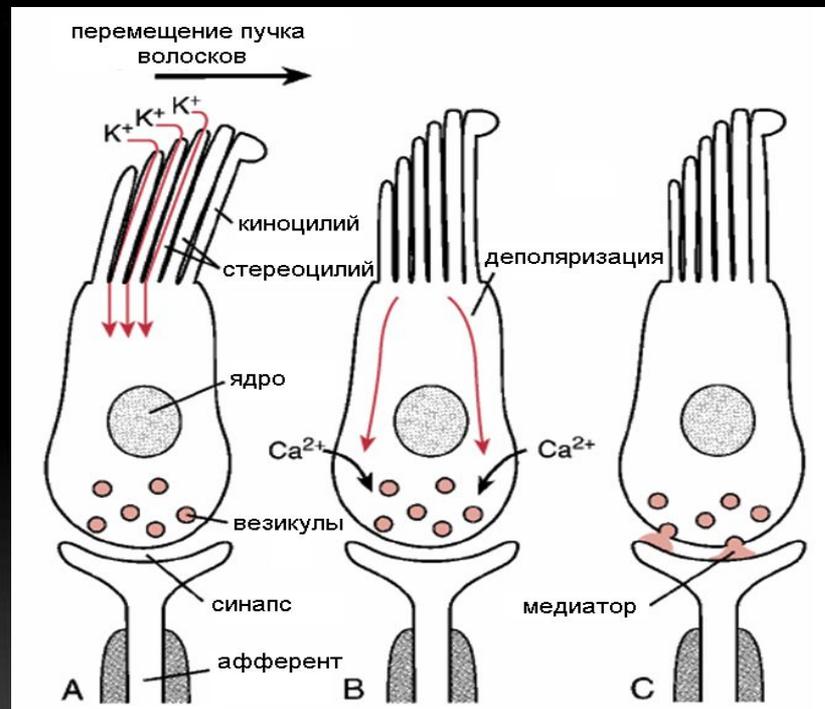
Отолитовые органы:

- Активный участок – макула – представлена волосковыми клетками, отолитовой мембраной и отолитами
- Макула овального мешочка горизонтальна
- Макула круглого мешочка вертикальна
- Инерция отолитов позволяет определить угол наклона головы (относительно оси гравитации) и линейные ускорения



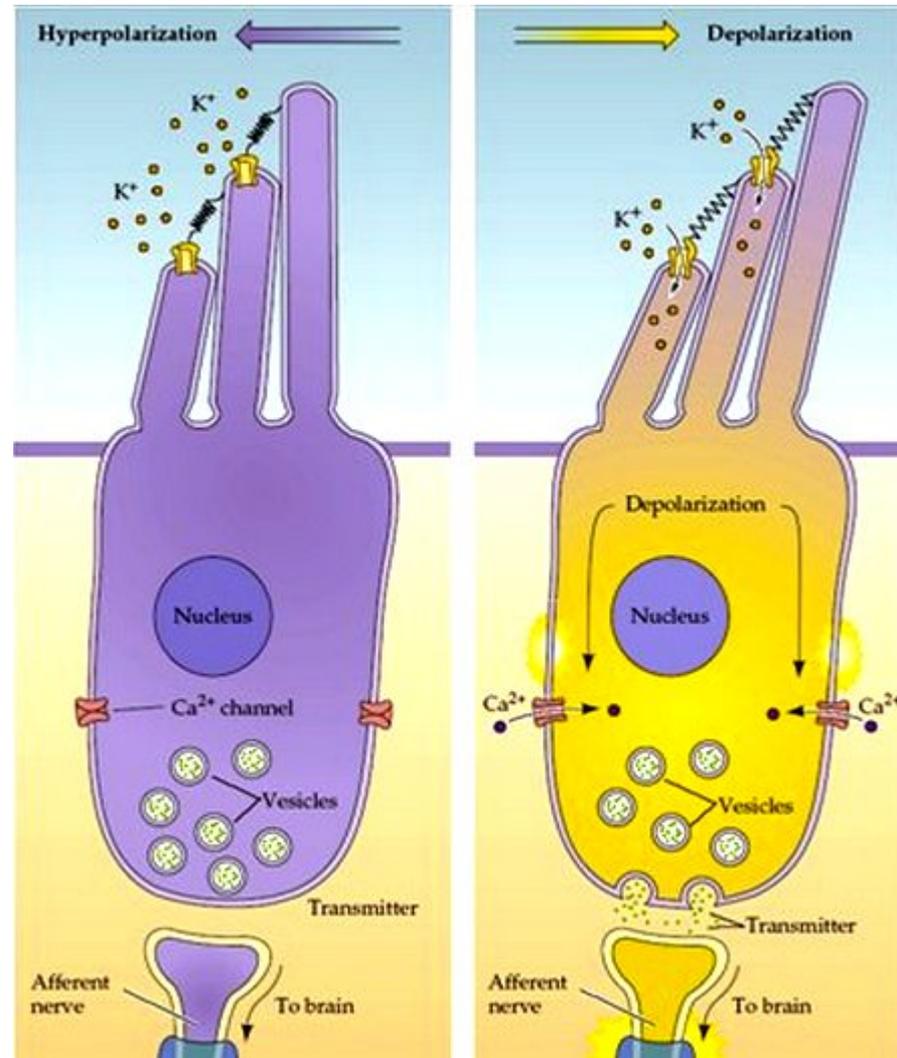
Волосковые клетки

- Киноцилий и стереоцилии
- Закреплены в купуле и отолитовой мембране
- Ось поляризации
 - От киноцилия к самой маленькой стереоцилии
- Упорядочены: всегда «лицом» (киноцилием) к утрикулусу
- Изгиб в сторону киноцилия ведёт к деполяризации клеточной мембраны
- Изгиб от киноцилия — к гиперполяризации

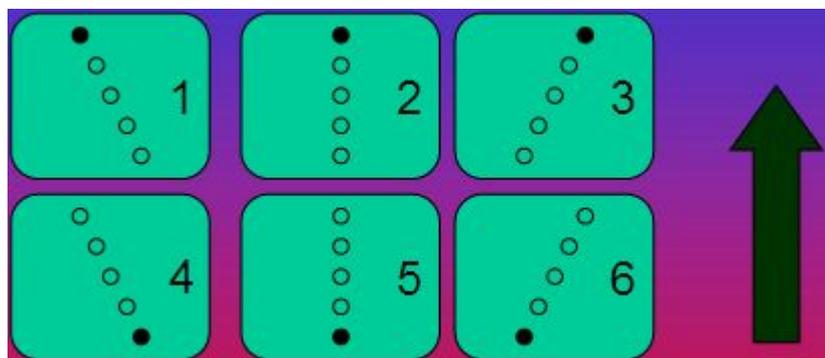


Волосковые клетки

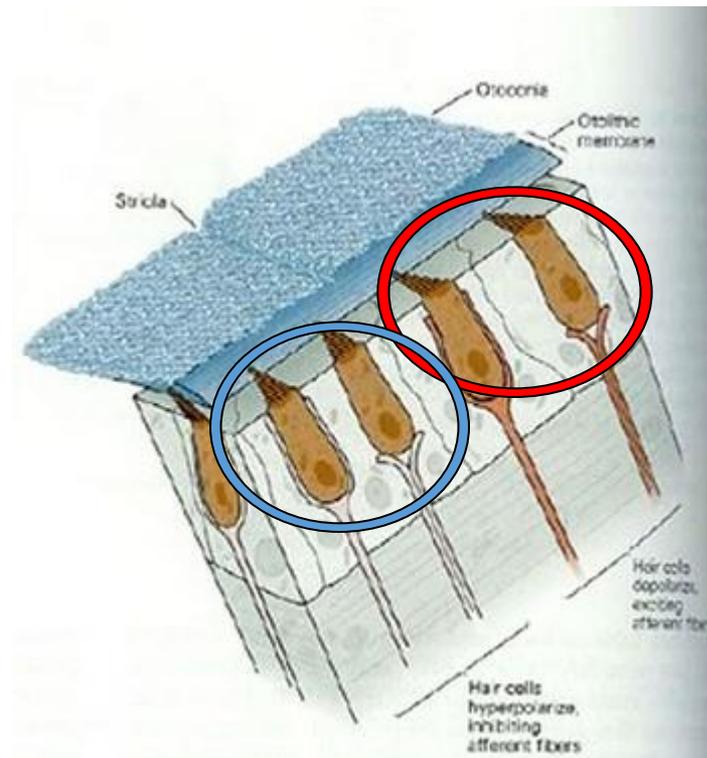
При возбуждении в волосковых клетках генерируется рецепторный потенциал и происходит выброс ацетилхолина, который и активирует афферентные окончания вестибулярного нерва.



Гребень волосков каждого рецептора настроен на «свое» направление ускорения



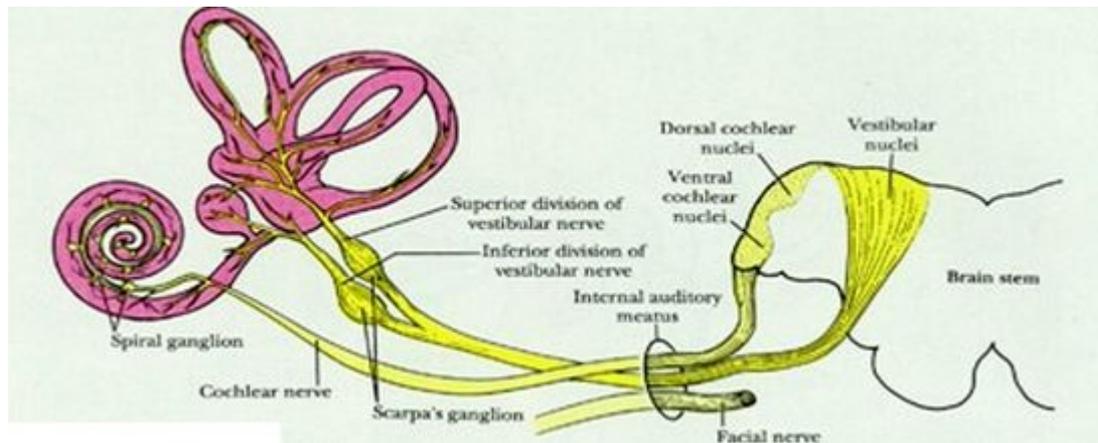
- Темная точка - киноцилия.
- Какой рецептор из 6-ти будет сильнее всего активирован при сдвиге тела вверх?



- В данном случае два правых рецептора - активация, два левых - торможение.

Передача сигнала в ЦНС

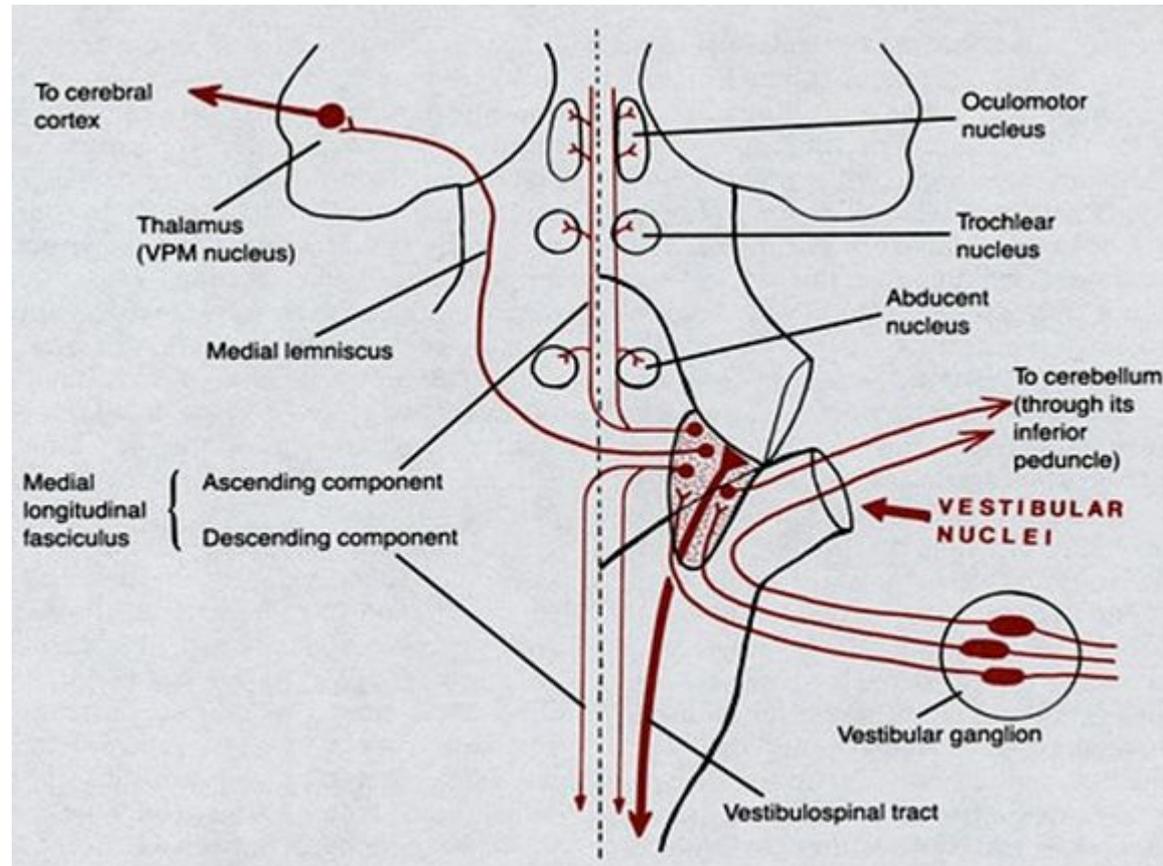
- Сигнал от каждого рецептора топически («поточечно») передается в вестибулярные ядра, нейроны которых врожденно связаны с восприятием соответствующих направлений ускорения плюс система латерального торможения помогает выделять наиболее возбужденный канал.



- Чувствительность вестибулярной системы к линейным ускорениям составляет примерно 2 см/сек^2 .
- Дифференциальный порог (порог различения) наклонов головы вперед-назад составляет около 2° , вправо-влево - 1° .

Дальнейшая передача вестибулярной информации (прежде всего, для коррекции движений):

- В СПИННОЙ МОЗГ
- В МОЗЖЕЧОК
- В СРЕДНИЙ МОЗГ
- В ТАЛАМУС
- В КОРУ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ.

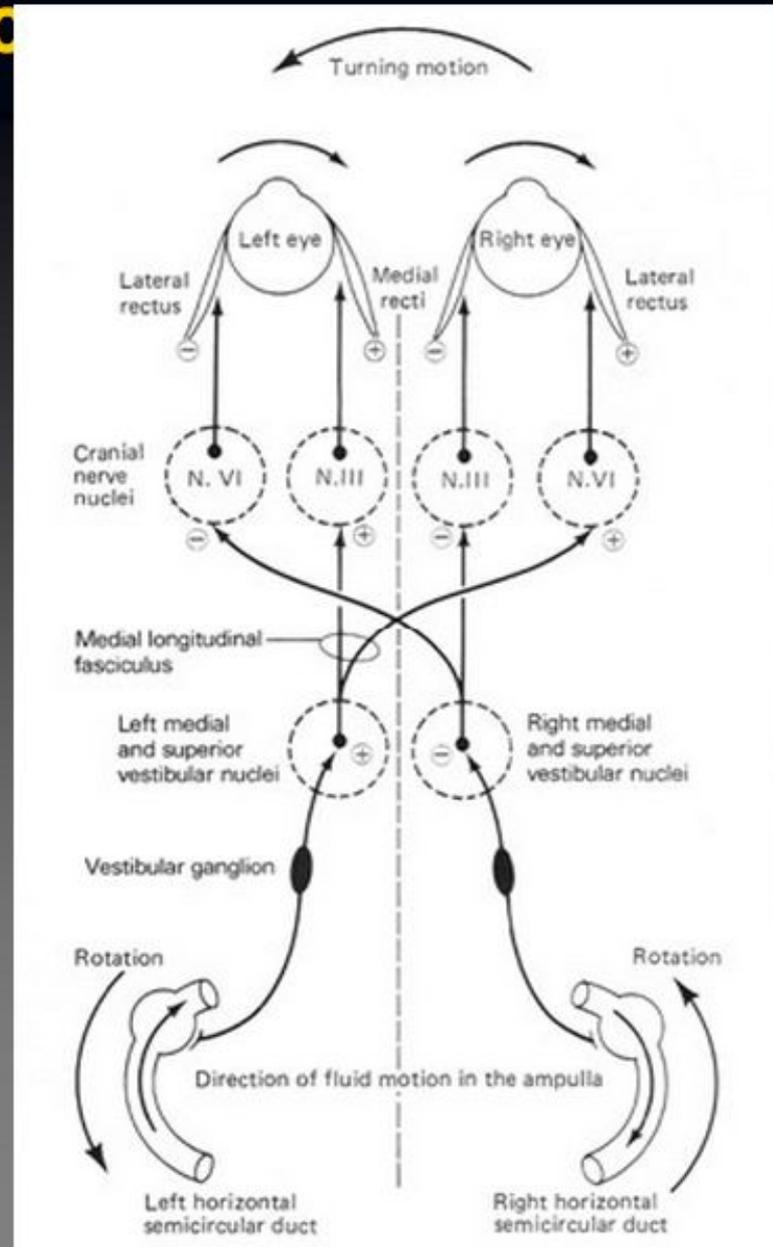


Вестибулярная информация необходима:

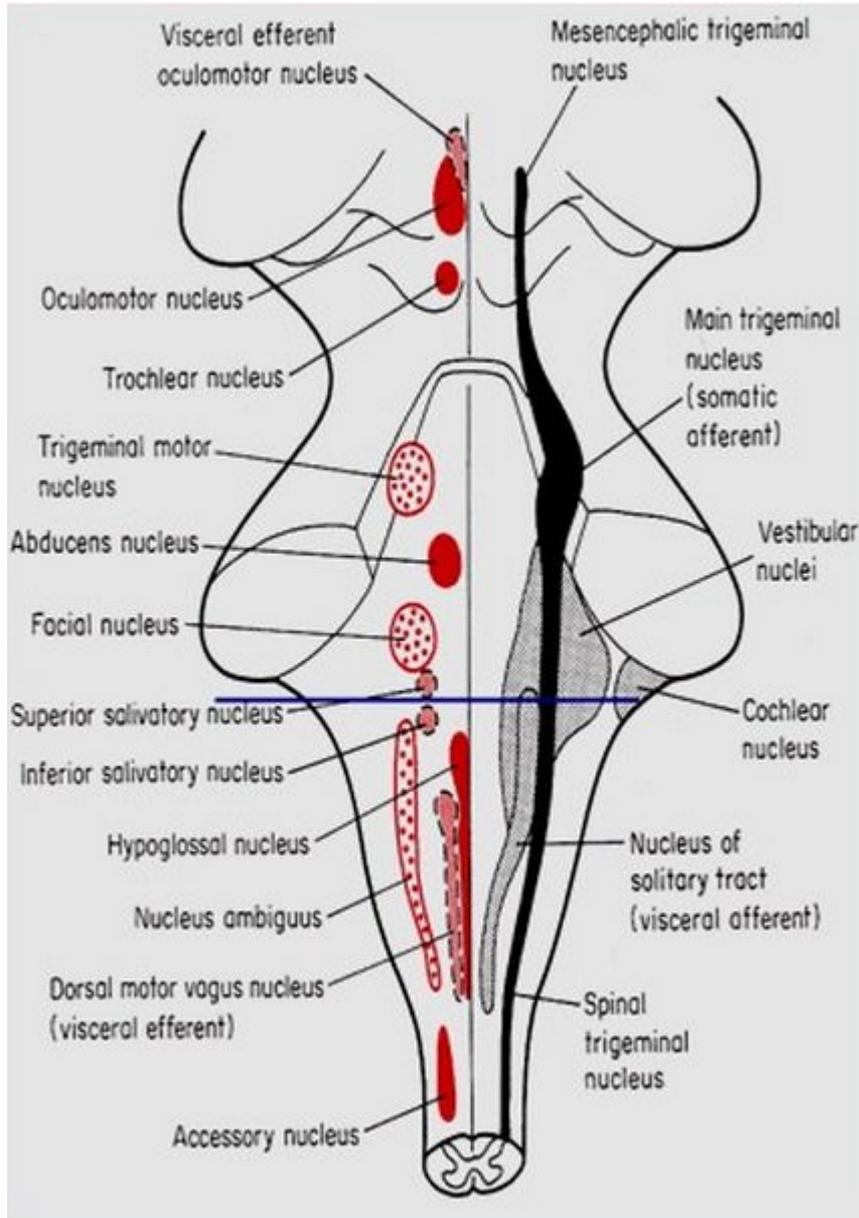
- **Спинному мозгу** (от ядра Дейтерса и медиального ядер по латеральному и медиальному вестибулоспинальным трактам) для возможности запуска ряда врожденных рефлексов, в т.ч. «экстренных» моносинаптических.
- **Мозжечку** для управления автоматизированными движениями (бывшие произвольные движения ставшие «рутинными» после многократных повторов).
- **Среднему мозгу** (от верхних вестибулярных ядер (ядра Швальбе)) для коррекции положения глаз при перемещении головы в пространстве. Эти рефлексy, как и вестибулоспинальные, лежат в основе врожденных программ, над которыми «надстраиваются» влияния древней части мозжечка.
- **Коре** для осуществления и коррекции произвольных движений: новые движения в новых условиях используя сенсорный контроль.

Вестибулярный окуломоторный рефлекс

- Существует чрезвычайно тесная связь между вестибулярной и окуломоторной системами
- Поводите рукой туда-сюда перед глазами с умеренной скоростью и постарайтесь следовать взглядом за ней
 - Хорошо рассмотреть линии на ладони не получается
- Теперь попробуйте потрясти головой с той же скоростью
 - Линии на ладони хорошо видны
- Движения головы и глаз идеально «вычитаются» друг из друга



Укачивание



Укачивание - иррадиация возбуждения по центрам ромбовидной ямки.

Субъективные ощущения: головокружение, тошнота и другие реакции, связанные с возбуждением вегетативной нервной системы.

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

Вестибулярная система как источник эмоций (новизна ощущений!)



Обонятельная сенсорная система



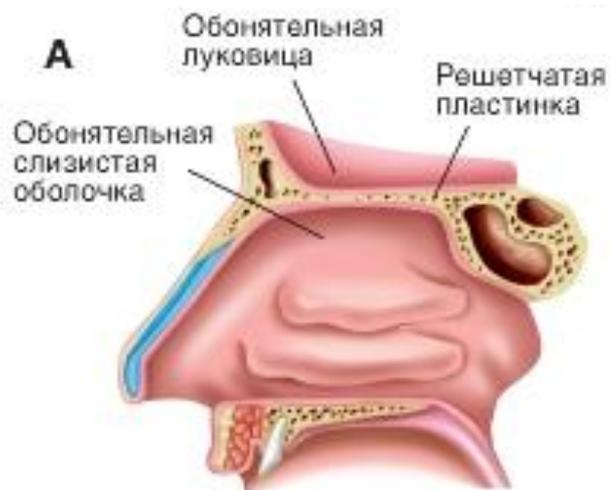
Классификация запахов по Эймуэру

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)

Воспринимающие обонятельные структуры образуют в слизистой оболочке носа специализированную область — парную обонятельную выстилку (обонятельное поле), расположенную под решётчатой пластинкой.



Втягивание воздуха

Область, содержащая обонятельные рецепторы, плохо вентилируется. Улучшение их вентиляции обеспечивается принюхиванием.

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

Рецепторный аппарат

Обонятельный эпителий содержит опорные эпителиальные клетки и расположенные между ними примерно 100 млн рецепторных обонятельных клеток — биполярных обонятельных нейронов. Короткий и толстый дендрит имеет расширенный конец — обонятельную булаву.



Рецепторный аппарат

От булавы отходит от 8 до 40 тонких обонятельных волосков — ресничек.

В волоски встроены обонятельные рецепторы.

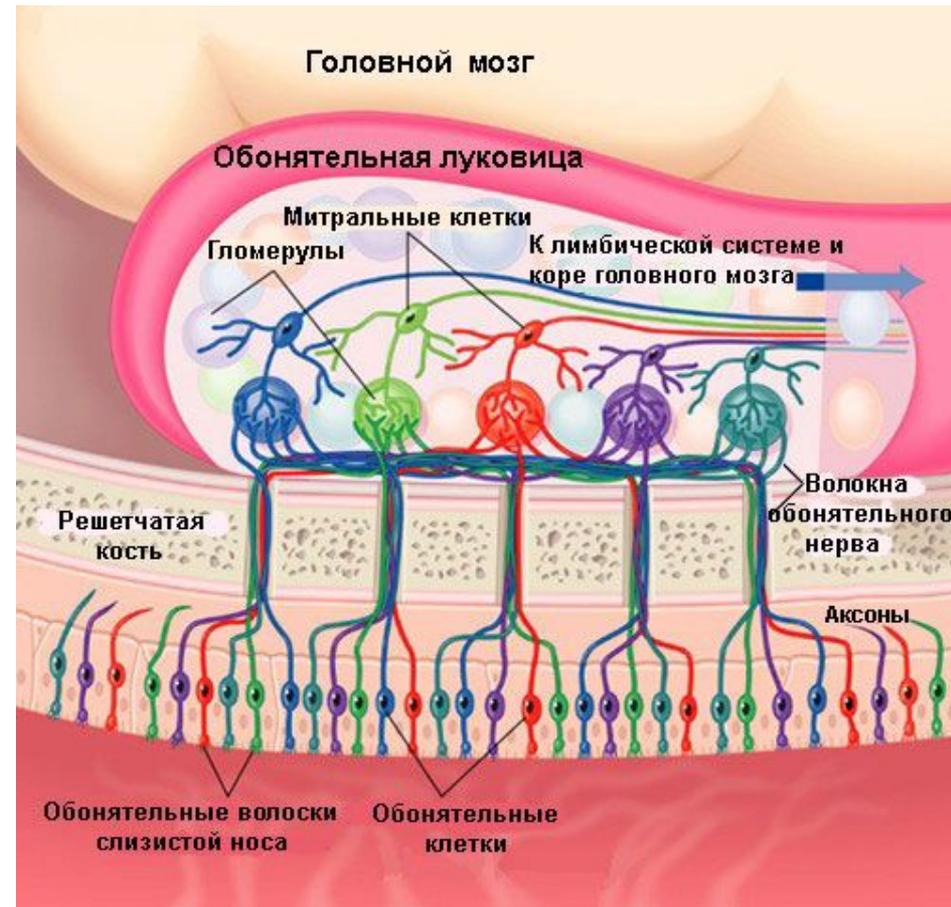
Под эпителием и в самой эпителиальной выстилке расположено множество обонятельных (боуменовых) желёз секретирующих слизь, которая обновляется в течение 10 мин.



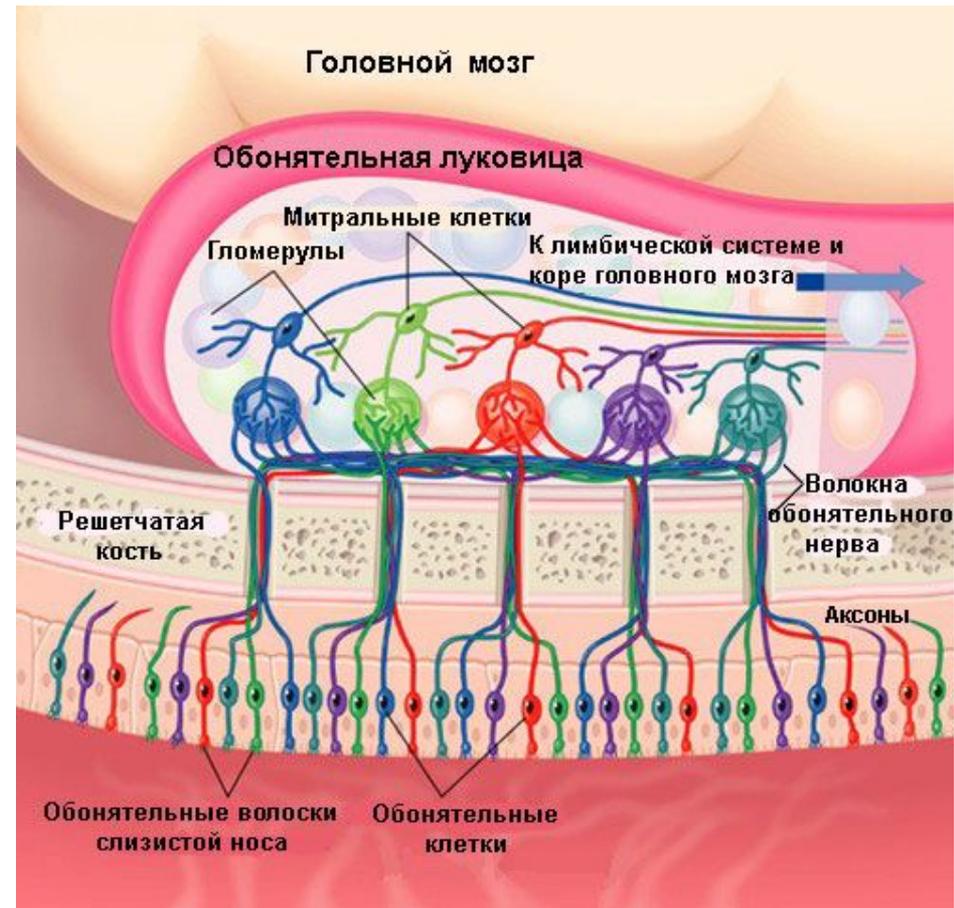
ОБОНЯТЕЛЬНАЯ ЛУКОВИЦА

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

В каждый клубочек входит в среднем 25 тыс. аксонов рецепторных клеток, но не любых, а только тех, что имеют идентичные обонятельные рецепторы.



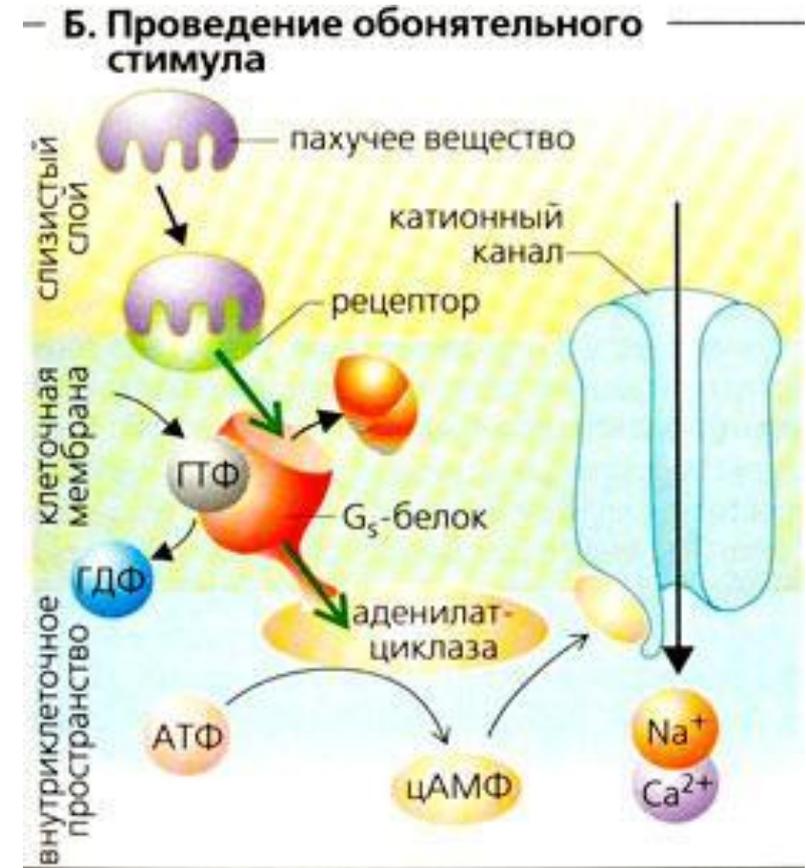
В следующем слое обонятельной луковицы дендриты митральных, зернистых и пучковых клеток образуют реципрокные синапсы. Эти синаптические связи осуществляют контроль за исходящей из обонятельной луковицы информацией, вероятно, закодированной в спектрах ПД.



Регистрация обонятельного сигнала

- . взаимодействие одоранта с рецептором в плазмолемме обонятельных волосков
- . активация G-белка
- . повышение активности аденилатциклазы
- . увеличение уровня цАМФ
- . активация цАМФ–зависимых воротных катионных каналов
- . деполяризация рецепторных нейронов
- . генерация ПД и его проведение по аксону.

При действии некоторых пахучих веществ в обонятельных рецепторных нейронах быстро увеличивается содержание ИФ₃, взаимодействующего с Ca²⁺-каналом.



Через цАМФ–зависимые воротные ионные каналы внутрь клетки проходят не только одновалентные катионы, но и Ca^{2+} , связывающийся с кальмодулином.

Образовавшийся комплекс Ca^{2+} -кальмодулин взаимодействует с каналом, что препятствует его активации при помощи цАМФ, в результате чего рецепторная клетка адаптируется к действию пахучего вещества.

Обонятельные реснички содержат множество молекул аррестинов. Эти белки, связанные с α -адренорецепторами и G-белками, участвуют в десенситизации обонятельных рецепторов.

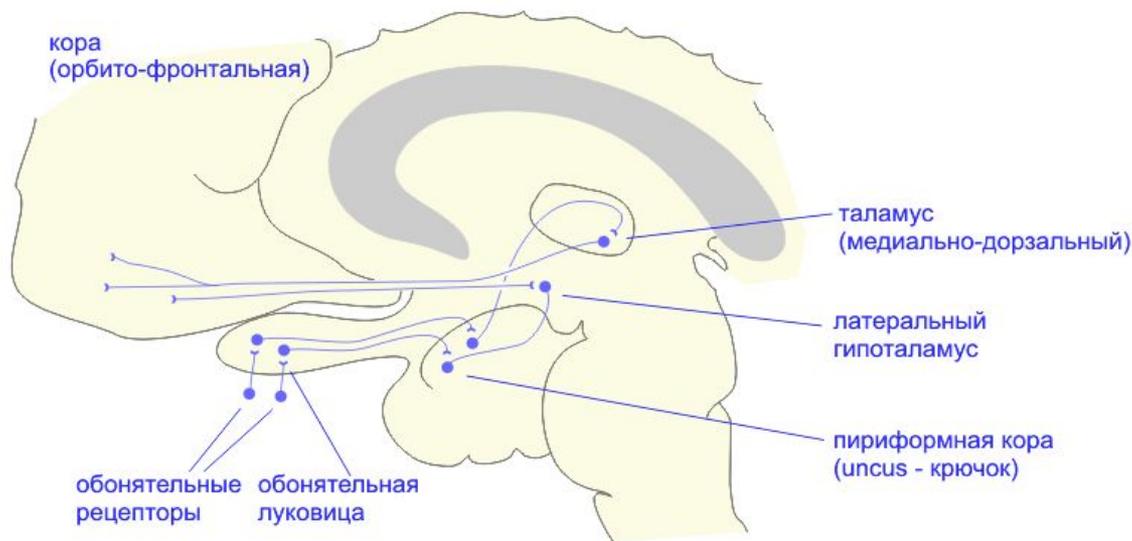
Концепция комбинаторного кодирования

Каждый из миллионов одорантов имеет уникальный код; кодирование происходит на уровне органа обоняния, а декодирование — в обонятельных центрах.

В пользу существования такого обонятельного кода свидетельствуют следующие факты:

1. Каждый обонятельный нейрон экспрессирует один тип обонятельных рецепторов.
2. Конкретный тип обонятельного рецептора распознаёт несколько одорантов (в среднем 4).
3. Конкретная молекула одоранта может активировать несколько разных типов обонятельных рецепторов.
4. Минимальные изменения конформации или концентрация одоранта изменяют код одоранта.

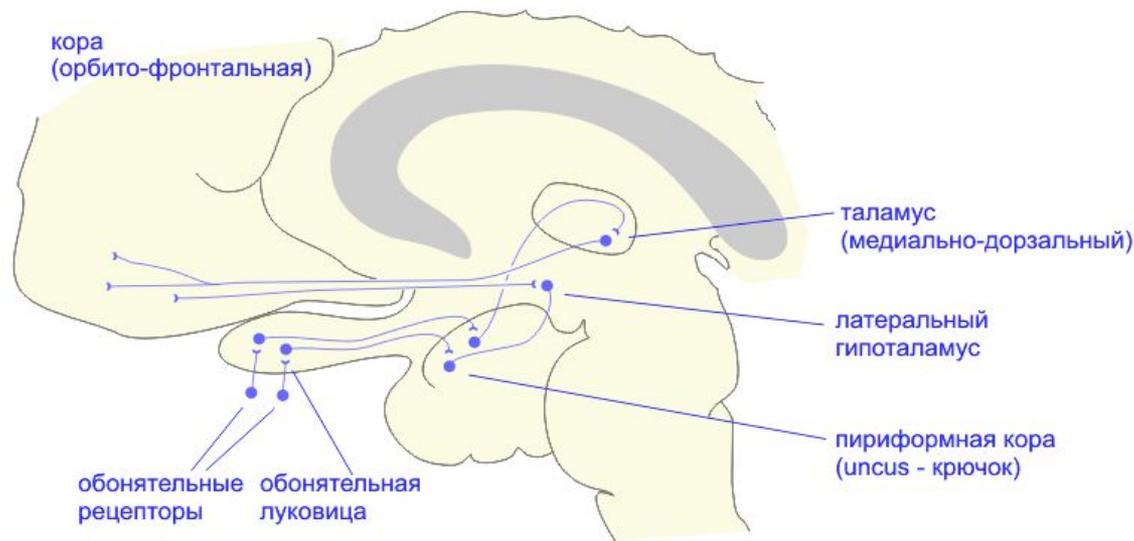
Пути передачи обонятельной информации



Аксоны митральных клеток в составе обонятельного тракта поднимаются в первичные обонятельные центры – медиальную и латеральную обонятельные области.

Нейроны **медиальной** обонятельной области (ядра перегородки) проецируются в гипоталамус и другие области, контролирующие поведение.

Пути передачи обонятельной информации



Аксоны нервных клеток **латеральной** обонятельной области, расположенных в грушевидной коре и миндалевидном теле, направляются к гиппокампу. Обонятельные стимулы активируют грушевидную кору билатерально.

Наконец, существуют **гомолатеральные** проекции к дорсомедиальному ядру таламуса и далее — к обонятельной борозде.

3. Обонятельная луковица отвечает за первичную переработку электрического сигнала.

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

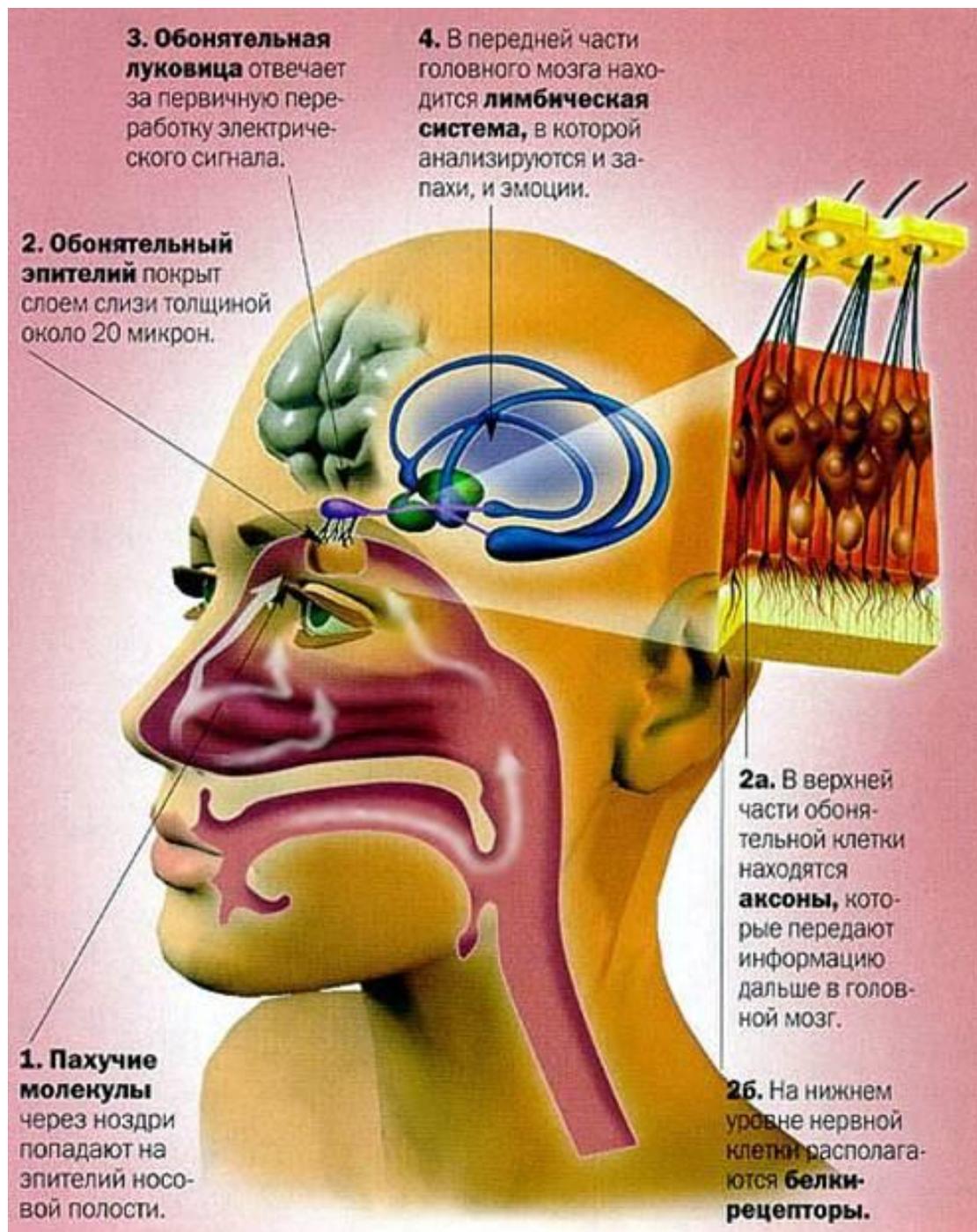
2. Обонятельный эпителий покрыт слоем слизи толщиной около 20 микрон.

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

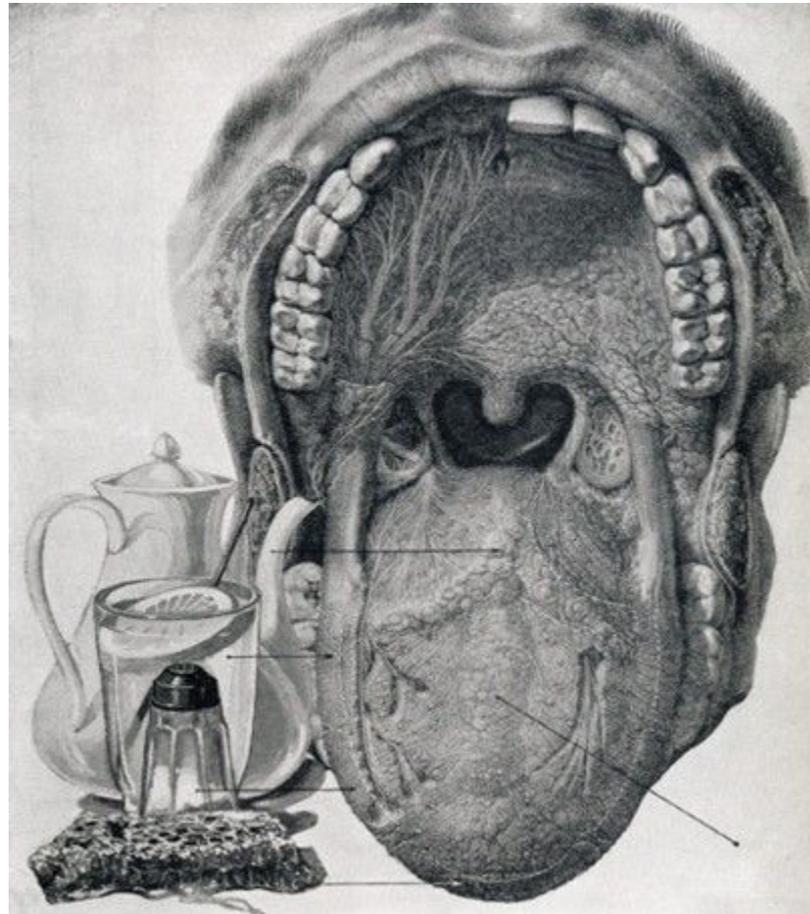


2а. В верхней части обонятельной клетки находятся **аксоны**, которые передают информацию дальше в головной мозг.

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



Вкусовая сенсорная система



Основные вкусы

Человек различает четыре первичных вкуса:

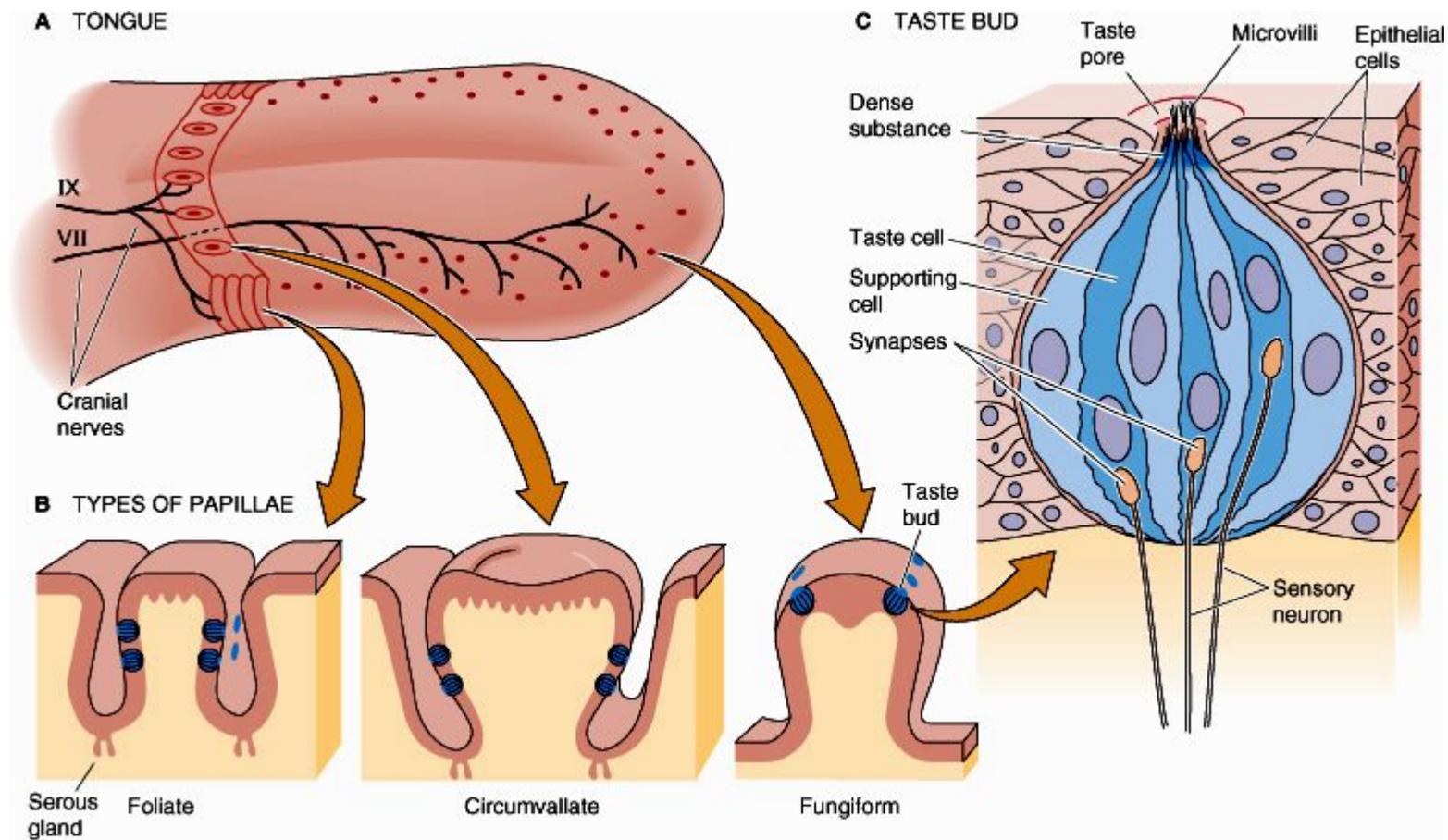
сладкий,

кислый,

горький

солёный,

а также «умами» (от японского «*изысканный*»,
вкус глутамата натрия).

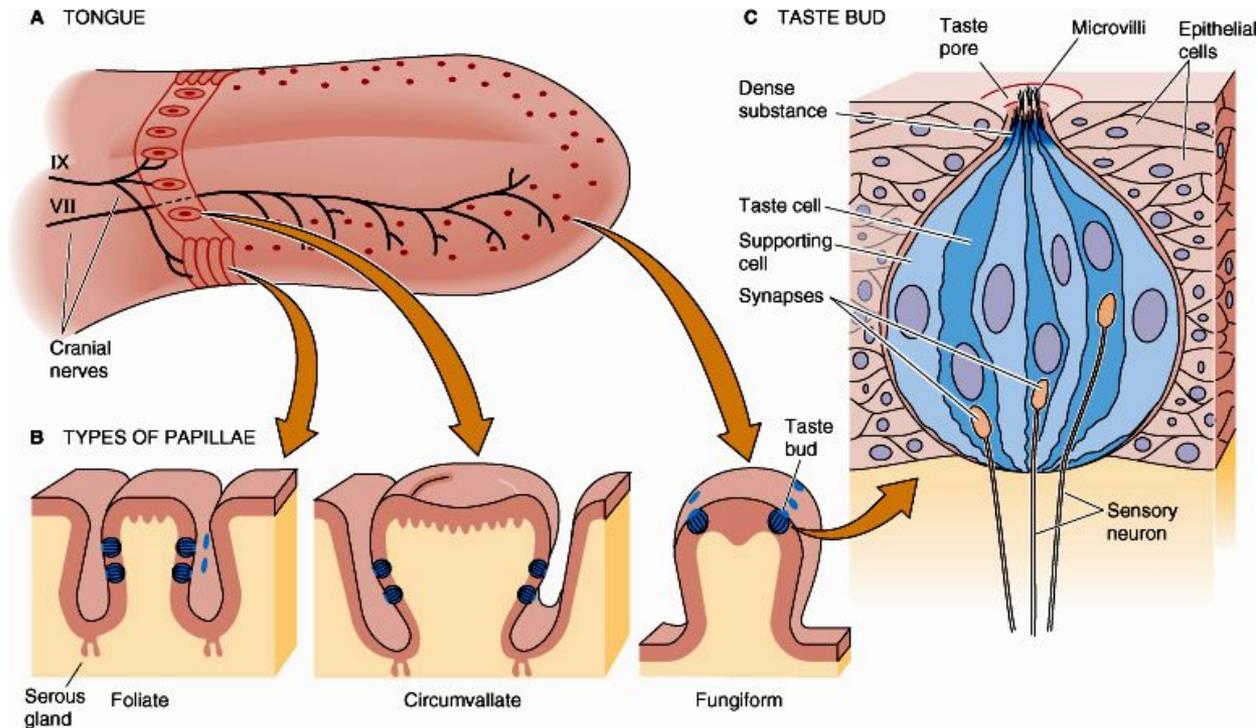


Рецепторы вкуса — контактные, а пути проведения от них проходят через ствол мозга к таламусу и проецируются вдоль постцентральной извилины.

Периферическая часть вкусового анализатора — *вкусовые почки* — расположены в слизистой оболочке полости рта, переднего отдела глотки, пищевода и гортани.

Основная масса вкусовых почек (>90% их общего количества — до 10 тыс.) находится в хемочувствительных сосочках языка - листовидных, грибовидных и желобоватых.

Вкусовые области языка



Вкус сладкого регистрируется преимущественно на кончике языка, солёного — ближе к кончику языка, кислого — на боковых сторонах языка, горького — в задней части языка и в мягком нёбе.

Желобоватые сосочки (6–12 штук) расположены в задней части языка, впереди от пограничной борозды между телом и корнем языка.

Листовидные сосочки развиты у детей (у взрослых они атрофированы), образуют две группы (4–8 сосочков в каждой) по левому и правому краям тела языка.

Грибовидные сосочки (около 100) расположены по дорсальной поверхности передних двух третях языка, рисунок их расположения индивидуален.

Вкусовая почка

состоит из удлинённых светлых клеток различных типов.

- На апикальной части микроворсинки, занимающие вкусовой канал, открывающийся на поверхность эпителия вкусовой порой. В микроворсинки встроены рецепторы.
- В базальной части вкусовой луковицы рецепторные клетки образуют синапсы с первичными чувствительными нейронами.

Каждая вкусовая почка иннервирована примерно 50 нервными волокнами, а каждый чувствительный нейрон получает сигналы примерно от 5 вкусовых луковиц.



Различие вкусовых клеток

При низких концентрациях деполяризуются и формируют рецепторный потенциал лишь отдельные вкусовые клетки.

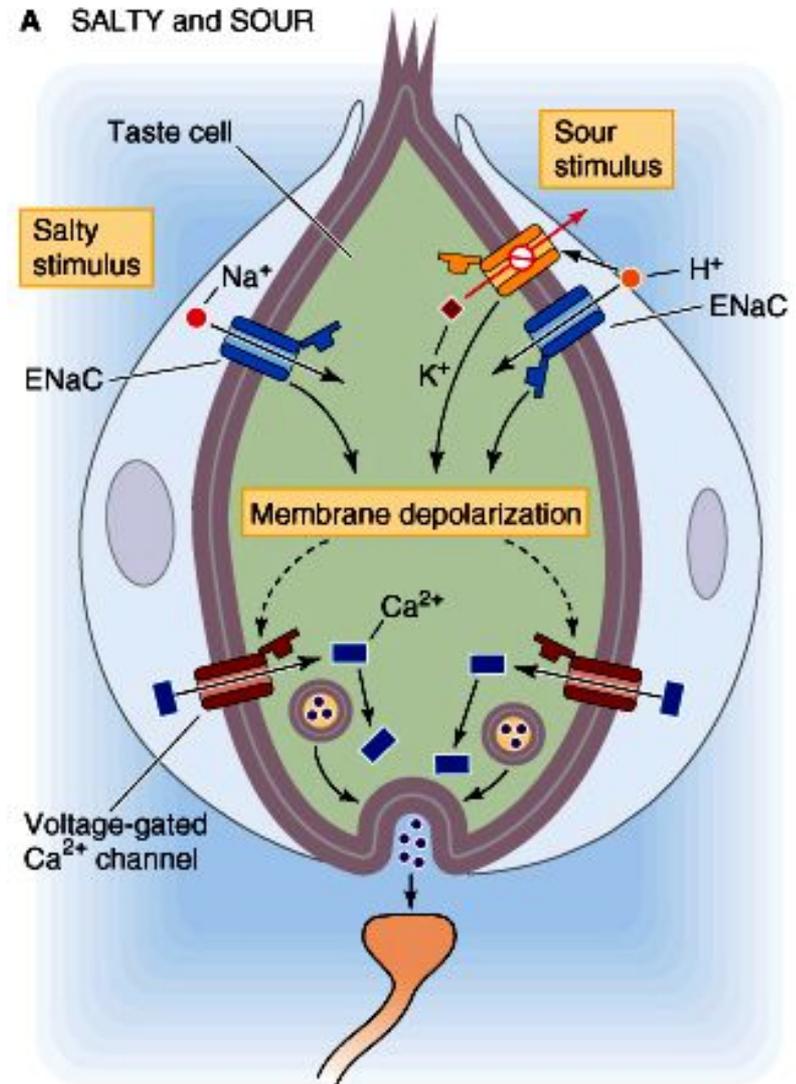
Некоторые вкусовые клетки и вкусовые луковицы отвечают преимущественно на горькие стимулы, в то время как другие — на сладкие, кислые или солёные.

Часть вкусовых клеток и луковицы в целом отвечают на две или три вкусовые модальности, а иные даже на все.

При увеличении же концентрации вкусовых веществ происходит возбуждение практически во всех вкусовых луковицах самой различной локализации.

Восприятие соленого и кислого

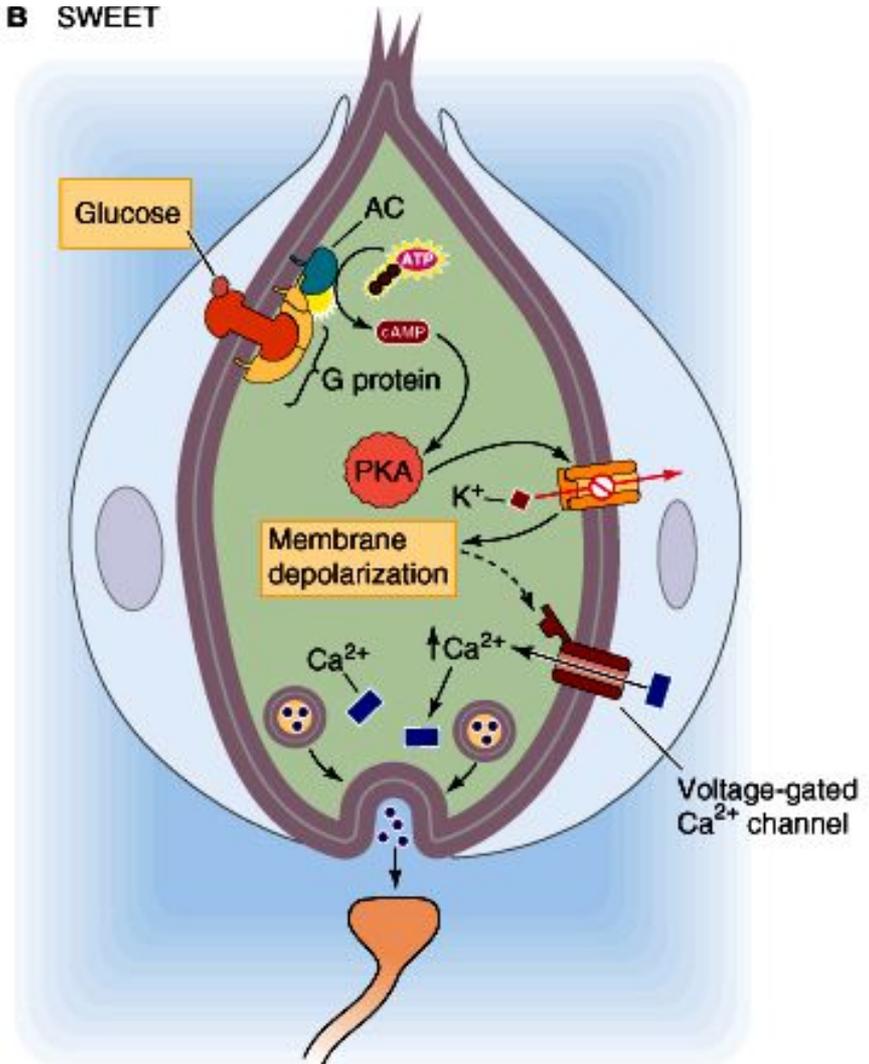
- Солёный стимул взаимодействует с эпителиальными натриевыми каналами (ENaC), открывая их для натрия. Кислый стимул может самостоятельно открыть ENaC или же благодаря снижению pH закрыть калиевые каналы, что также приведет к деполяризации мембраны вкусовой клетки.



Восприятие сладкого

Сладкий вкус возникает за счет взаимодействия сладкого стимула с чувствительным к нему рецептором, связанным с G-белком. Активированный G-белок стимулирует аденилатциклазу, которая повышает содержание цАМФ и далее активирует зависимую протеинкиназу, которая, в свою очередь, фосфорилируя калиевые каналы, закрывает их. Все это также приводит к деполяризации мембраны.

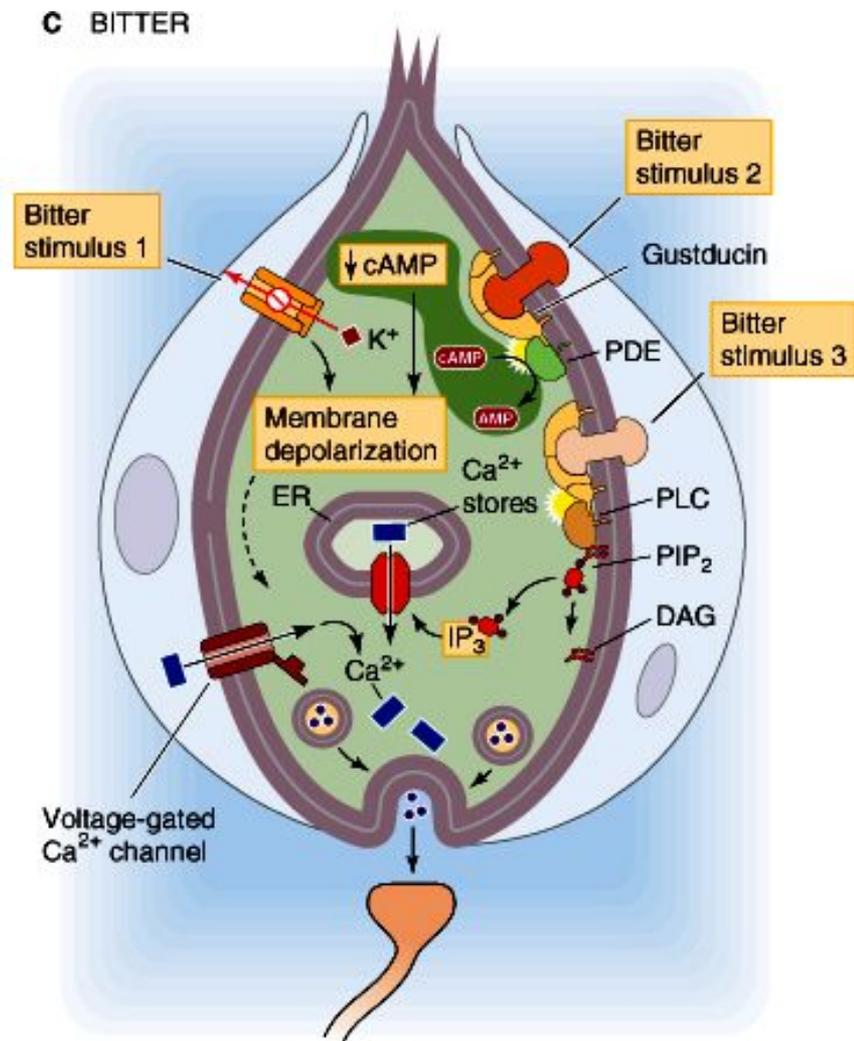
B SWEET



Восприятие горького

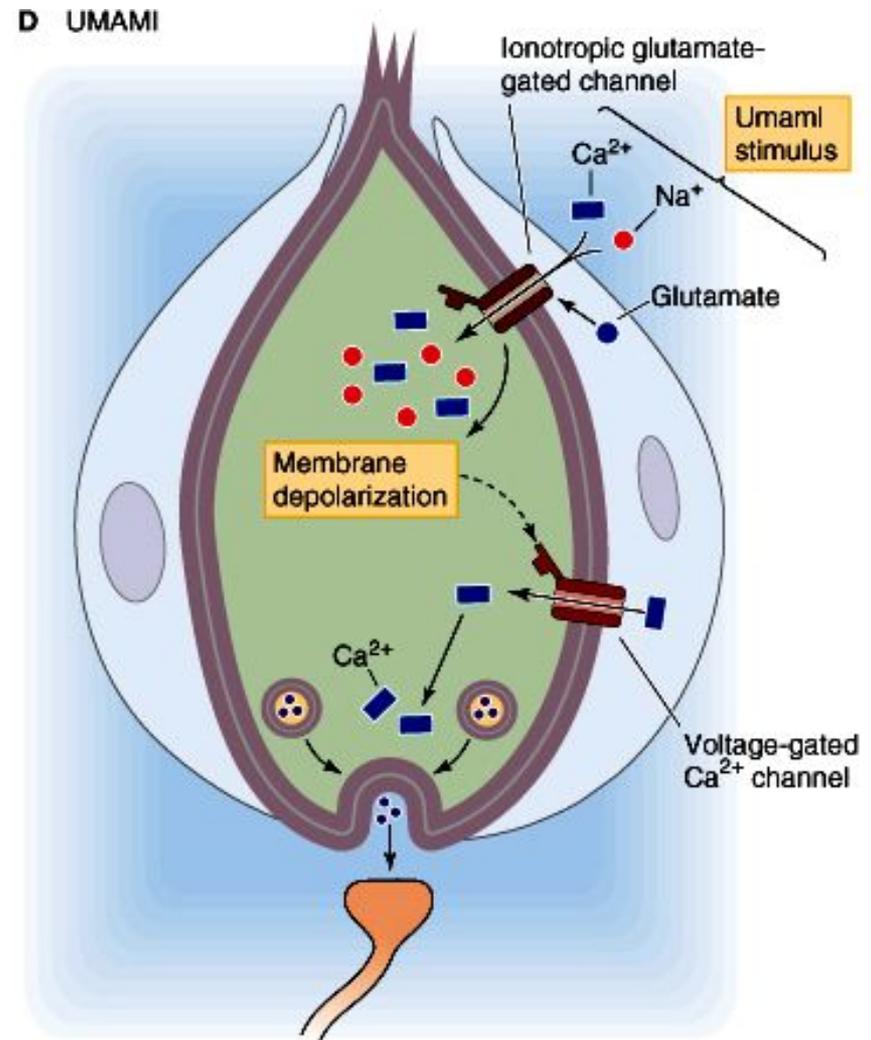
Горький стимул может деполяризовать мембрану тремя путями:

- 1) закрытием калиевых каналов,
- 2) путем взаимодействия с G-белком (гастдуцином) активировать фосфодиэстеразу (PDE), тем самым, снижая содержание цАМФ. Это вызывает деполяризацию мембраны.
- 3) Горький стимул связывается с G-белком, способным активировать фосфолипазу C (PLC), в результате увеличивается содержание инозитол 1,4,5 трифосфат (IP_3), который приводит к освобождению кальция из депо.



Восприятие умами

- Глутамат связывается с глутаматрегулируемыми неселективными ионными каналами и открывает их.
- Это сопровождается деполяризацией и открытием потенциал управляемых кальциевых каналов.



ВКУСОВОЙ ПОРОГ

Наиболее значительные различия наблюдают между веществами, создающими ощущение горького и всех остальных первичных вкусов.

Ощущение солёного возникает при воздействии вещества в концентрации $0,01 \text{ M}$, а наличие хинина можно выявить при его концентрации в миллион раз меньшей.

Способность человека различать интенсивность вкусовых ощущений сравнительно груба. Так, 20% раствор сахара ощущается как максимально сладкий, 10% раствор поваренной соли как максимально солёный и т.д.

АДАПТАЦИЯ

Адаптация к воздействию вкусового вещества развивается медленно (минуты) и пропорциональна его концентрации.

К сладкому и солёному адаптация развивается быстрее, чем к горькому и кислому.

Восходящие пути вкусовой чувствительности состоят из трёх нейронов:

1. первичного

чувствительного нейрона

- от передних двух третей языка
- в составе язычного нерва и далее — барабанной струны.
- от задней трети языка
- проходят в составе языкоглоточного нерва.
- от каудально расположенных областей входят в состав блуждающего нерва.



Восходящие пути вкусовой чувствительности состоят из трёх нейронов:

2. нейроны ядра одиночного пути

расположены в ростральной части ядра восходящего пути.

Их аксоны переходят на другую сторону, присоединяются к медиальной петле и следуют до вентромедиального ядра таламуса.



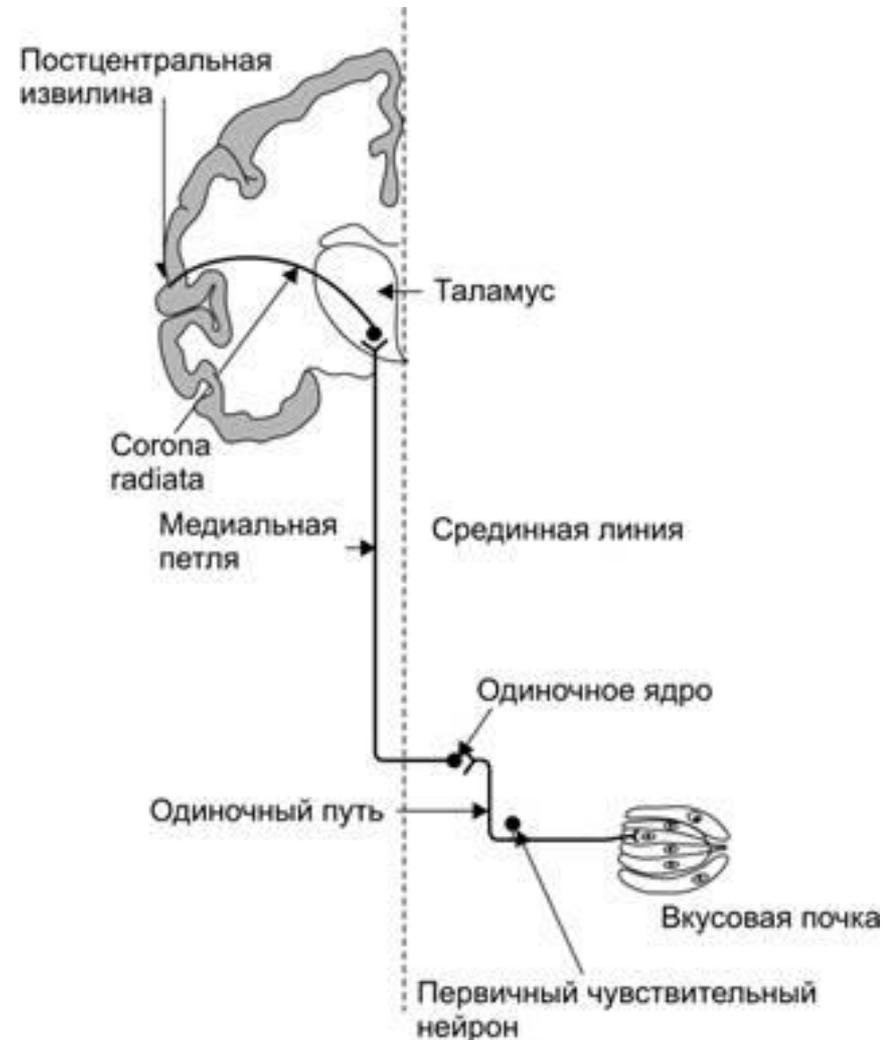
Восходящие пути вкусовой чувствительности состоят из трёх нейронов:

3. Нейроны

вентромедиального ядра таламуса

направляются к вентральной части постцентральной извилины.

Представительство вкуса не имеет отдельной корковой проекционной области, оно представлено в участке постцентральной извилины, получающем проекции кожной чувствительности лица.



Тактильная сенсорная система



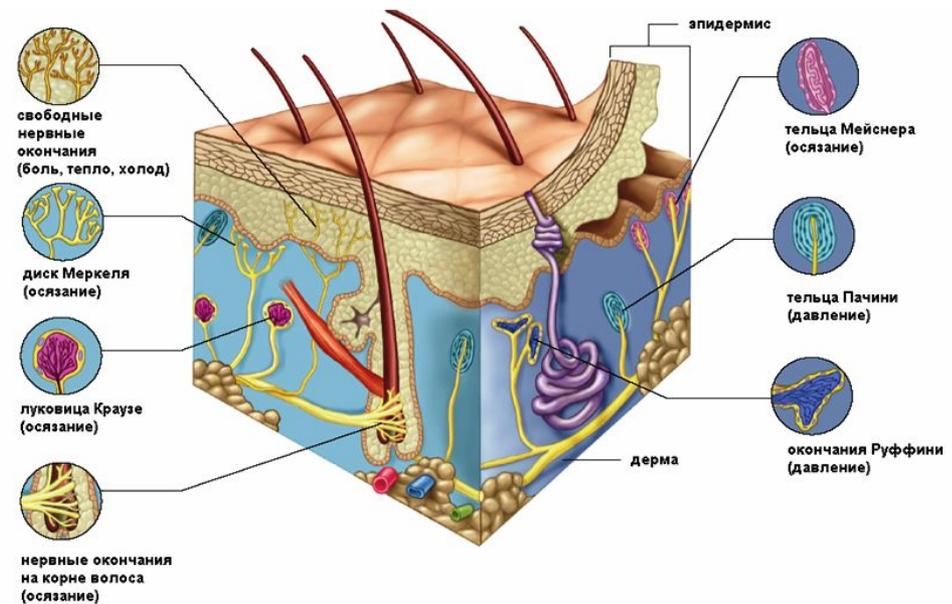
Тактильные ощущения прикосновения, давления и вибрации относятся к отдельным видам ощущений, но воспринимаются одними и теми же рецепторами.

Ощущение прикосновения — результат стимуляции чувствительных нервных окончаний кожи и подлежащих тканей.

Ощущение давления возникает в результате деформации глубоких тканей.

Вибрационное ощущение возникает в результате быстрых повторных сенсорных стимулов, наносимых на те же рецепторы, что и рецепторы, воспринимающие прикосновение и давление.

Рецепторы кожи



Свободные нервные окончания образуют механорецепторы (прикосновение и давление), терморецепторы и рецепторы болевой чувствительности.

Тельца Майснера особо чувствительны к движению объектов по поверхности кожи и низкочастотной вибрации. Они адаптируются за доли секунды.

Клетки Меркеля - медленно адаптируемые рецепторы. Сначала раздражения быстрый разряд импульсов в течение 1-2 мс, затем неполная адаптация и продолжительная реакция на соприкосновение предмета с кожей.

Палисадный аппарат волосяных фолликулов является рецептором прикосновения. Он быстро адаптируется и, подобно тельцам Майснера, является детектором движения объекта по поверхности тела или начального контакта с предметом.

Тельца Пачини стимулируются только быстрыми смещениями тканей и адаптируются в течение сотых долей секунды.

Тельца Руффини очень медленно адаптируются и сигнализируют о постоянной механической нагрузке, вызванной тяжёлым и длительным прикосновением или давлением.

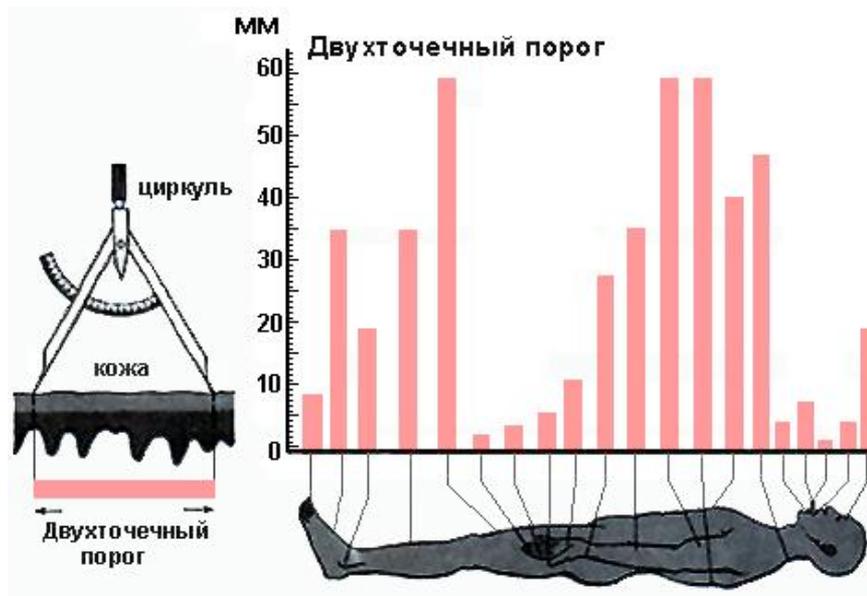
Колбы Краузе реагируют на начало деформации кожи и последующие повторные стимулы с умеренно высокой скоростью. Импульсация от них может продолжаться в течение многих секунд после того, как прекратится действие механического стимула.

Количество и плотность размещения рецепторов

- Общее количество тактильных рецепторов оценивается в 10 миллионов штук, сгруппированных в 1 миллион афферентов.
- Количество свободных афферентных окончаний в коже: 50% от общего количества кожных афферентов.
- Плотность размещения свободных нервных окончаний в коже: 170 шт/см²

Разрешающая способность и пороги ощущений:

- Порог ощущения кожных рецепторов при надавливании: 10 мкм
- Одновременный пространственный порог кожных рецепторов:
 - На губах и кончиках пальцев: 1-3 мм
 - На спине, плечах, бёдрах: 50-100 мм
- Последовательный пространственный порог кожных рецепторов:
 - На губах и кончиках пальцев: 1 мм
 - На спине, плечах, бёдрах: 10-20 мм
- Порог ощущения вибрации: 150-300 Гц
- Минимальная ощущаемая амплитуда вибрации: 1 мкм



Порог дискриминации - это наименьшее расстояние между двумя раздражаемыми точками поверхности кожи, при котором два раздражения воспринимаются как отдельные.

Адаптация

	Адаптация к постоянному давлению		
	Медленная	Быстрая	Очень быстрая
Участки кожи, не покрытые волосами	Диск Меркеля	Тельца Мейснера	Тельца Фатера-Пачини
Волосистые участки кожи	Тельца Руффини	Рецептор волосяного фолликула	Тельца Фатера-Пачини
Рецепция	Датчик интенсивности (рецепторы давления)	Датчик скорости (Рецепторы прикосновения)	Датчик ускорения (виброрецепторы)

Передача импульсации

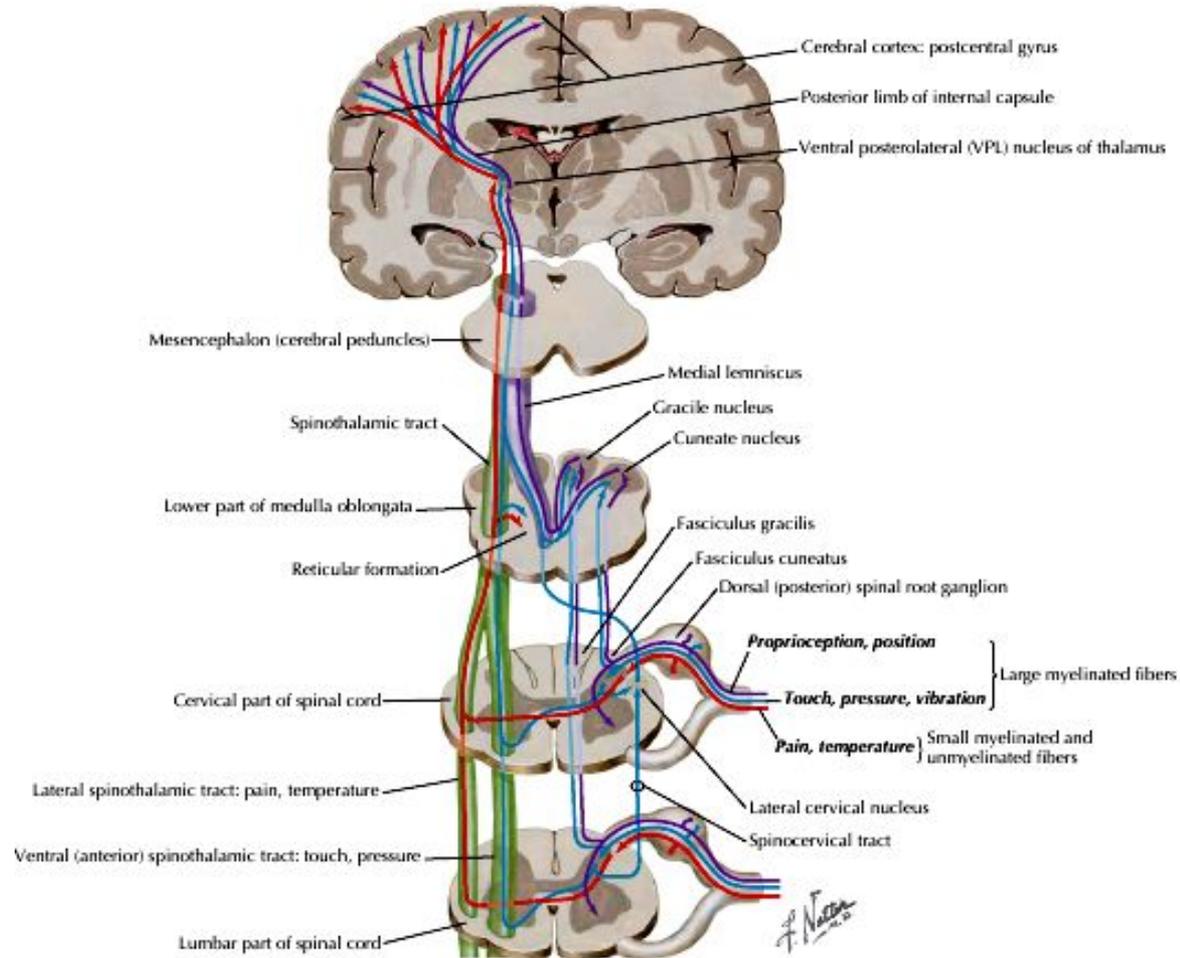
Передача тактильных ощущений тонкой дифференцировки происходит по миелинизированным нервным волокнам со скоростью 30-70 м/с.

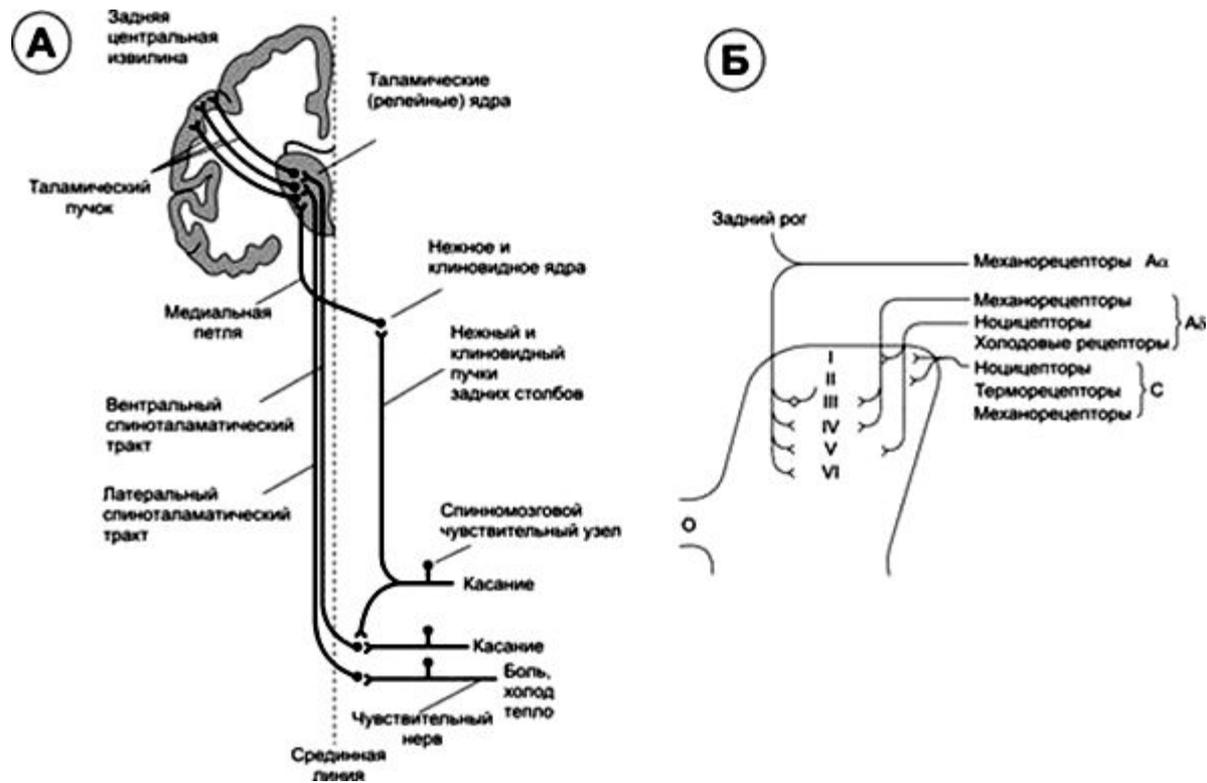
Свободные нервные окончания передают сигналы со скоростью 5-30 м/с.

Грубые виды сигналов (например, сильное давление, прикосновение без чёткой локализации и в особенности щекотание) передаются по С-волокнам.

Пути передачи соматосенсорных сигналов

Практически вся сенсорная информация от сегментов тела поступает в спинной мозг через проходящие в составе задних корешков центральные отростки чувствительных нейронов спинномозговых узлов.





Войдя в спинной мозг они направляются:

- либо прямо к продолговатому мозгу (лемнисковая система: тонкий, или нежный пучок Голля и клиновидный пучок Бурдаха) - *проводящие пути проприоцептивной и тактильной чувствительности*;
- либо заканчиваются на вставочных нейронах, аксоны которых идут к таламусу в составе вентрального (*тактильные и прессорные ощущения от механорецепторов кожи*), или переднего и латерального (*главный путь проведения болевой и температурной чувствительности*) спиноталамических восходящих путей.

Соматосенсорная область

располагается непосредственно позади центральной борозды, занимая поля 1, 2 и 3 по Бродману.

Часто употребляемое понятие «соматосенсорная кора» подразумевает именно соматосенсорную область I. В ней плотно расположены точки восприятия различных частей тела - корковое представительство

