

# Физиология слуха и равновесия

# Анатомия уха

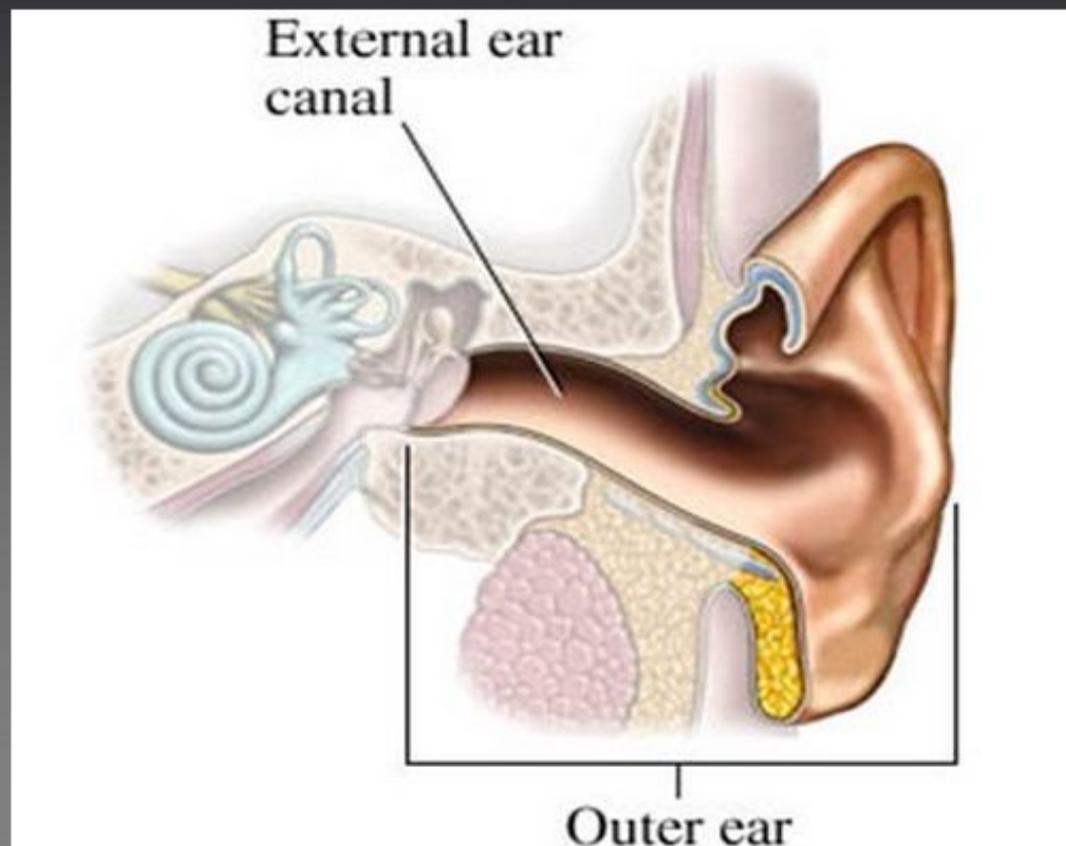
## ■ Наружное ухо

### ■ Ушная раковина

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

### ■ Слуховой проход

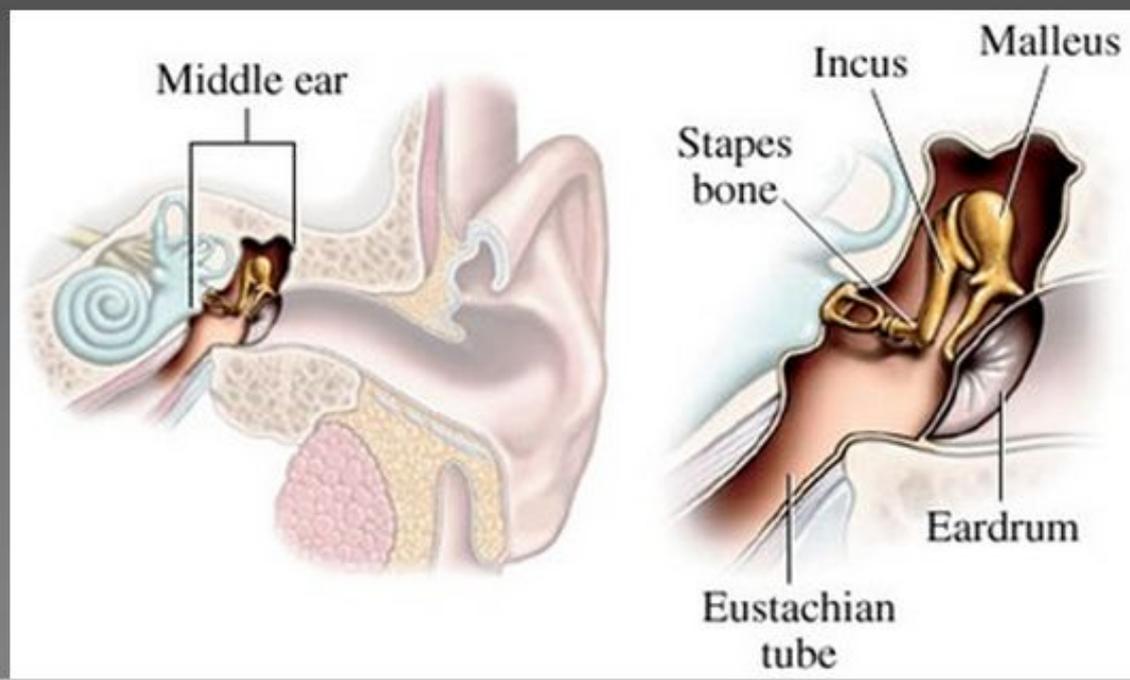
- слуховой канал



# Анатомия уха

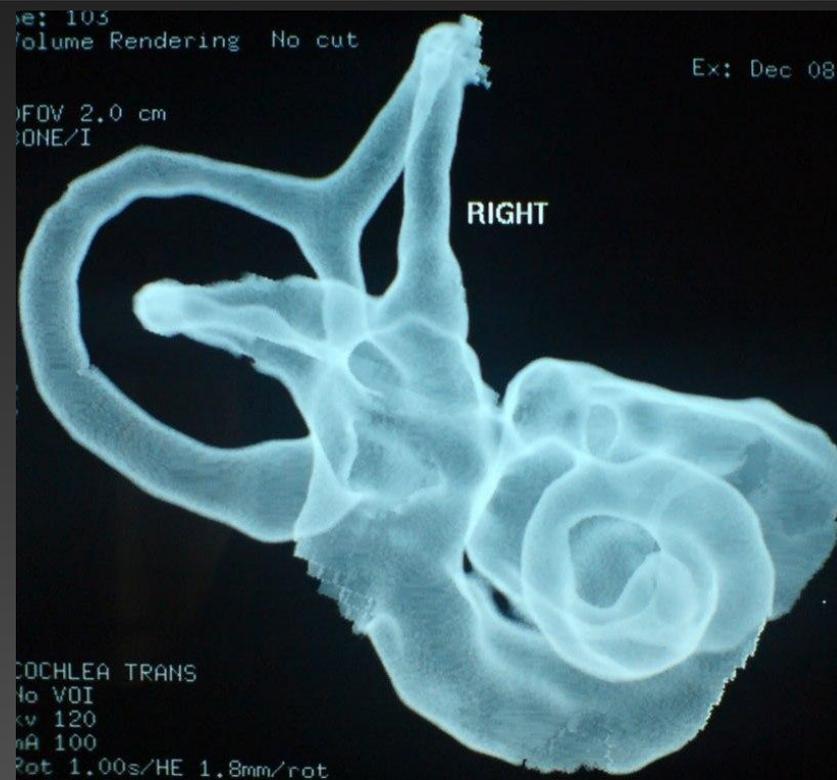
## ■ Среднее ухо

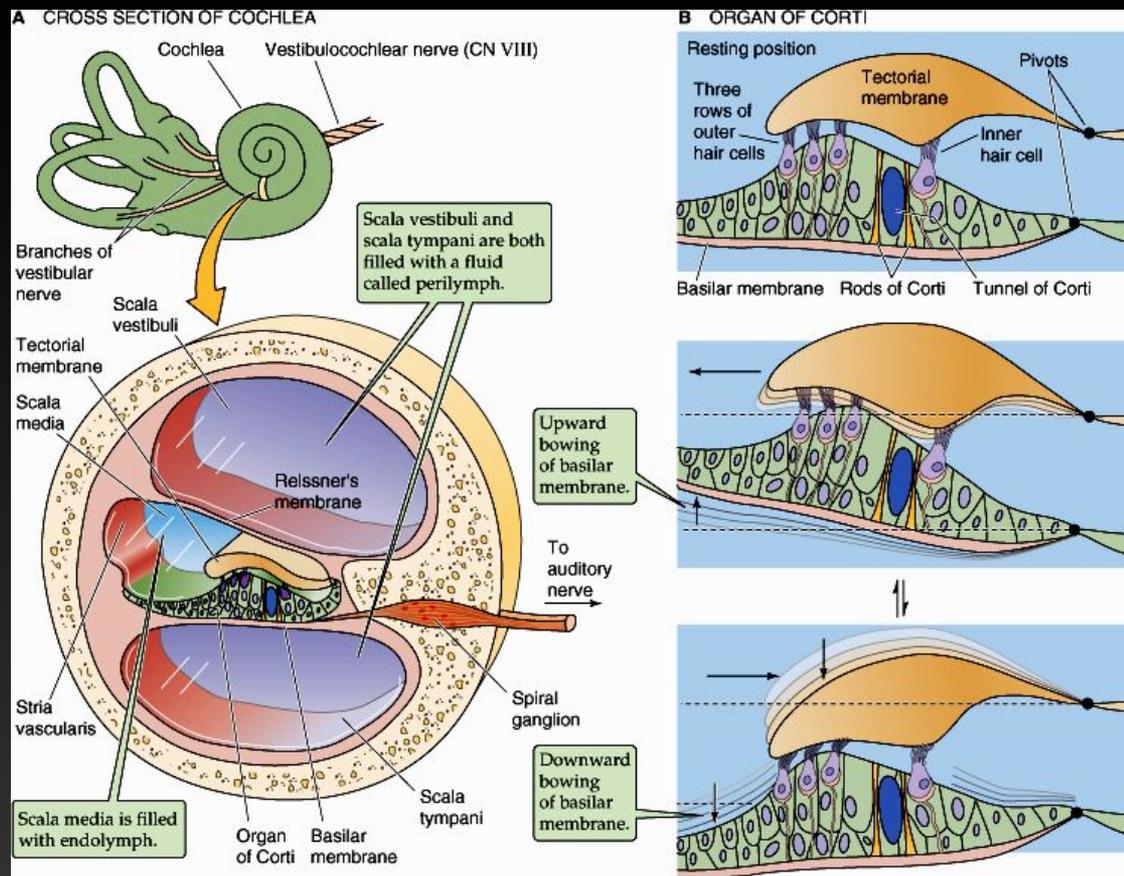
- Барабанная перепонка
- Три косточки (образуют систему рычагов, улучшающую передачу энергии колебаний)
  - *Молоточек (Malleus) Наковальня (Incus) Стремечко (Stapes)*
- Евстахиева труба
  - служит для поступления воздуха из глотки
  - обеспечивает поддержание давления, близкого к атмосферному



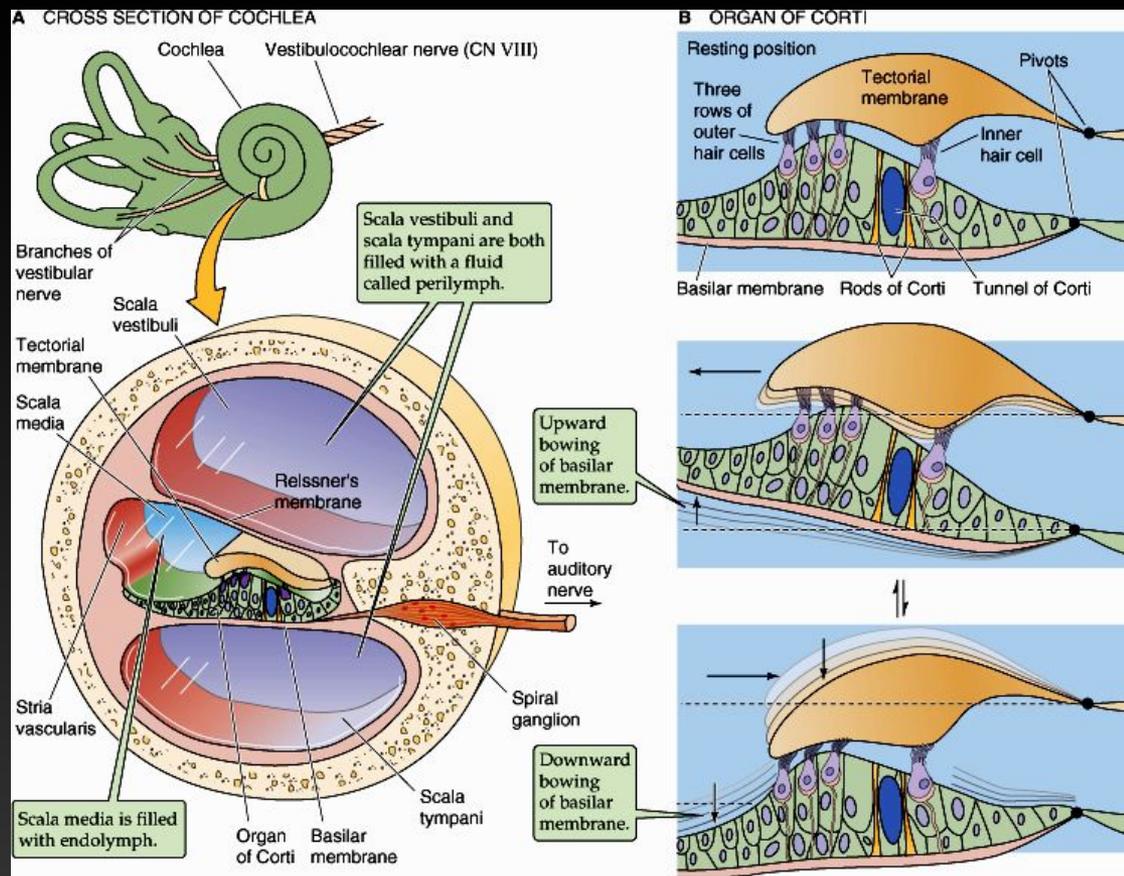
# Анатомия уха

- 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

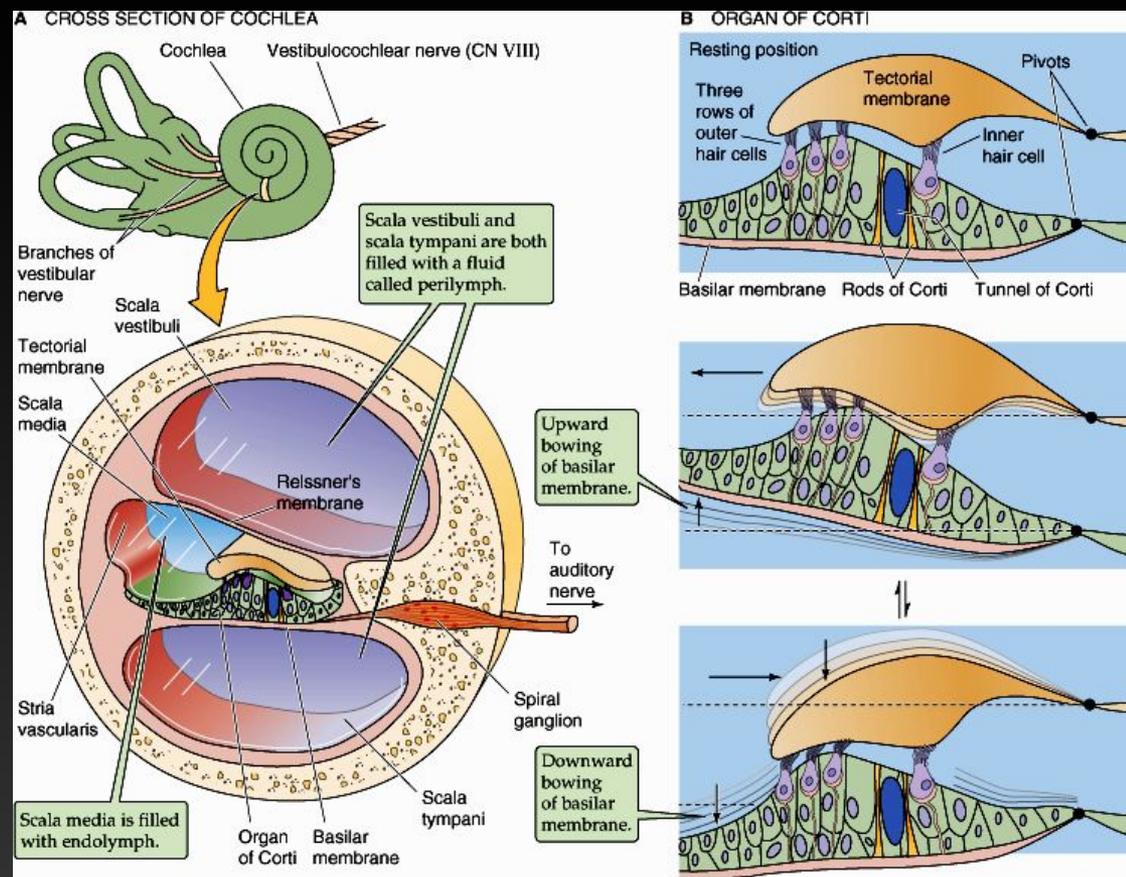




Полость преддверия, барабанная и вестибулярная лестницы улитки заполнены перилимфой, а находящиеся в перилимфе полукружные каналы, маточка, мешочек и улитковый проток (перепончатый канал улитки) — эндолимфой.



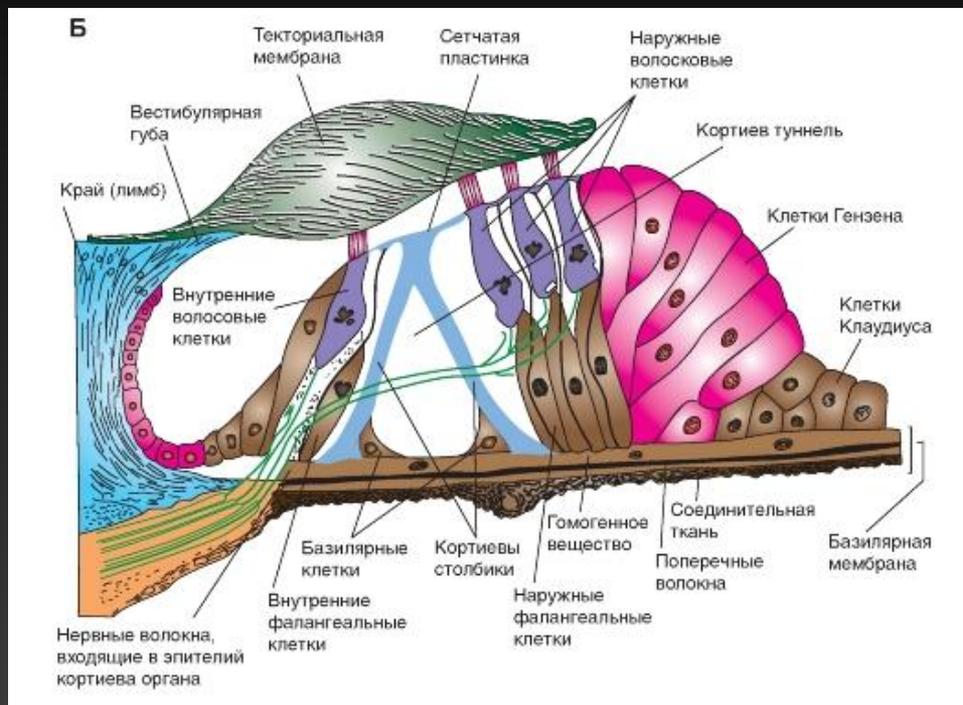
Концентрация  $K^+$  в эндолимфе в 100 раз больше, чем в ликворе и перилимфе;  
 Концентрация  $Na^+$  в эндолимфе в 10 раз меньше, чем в перилимфе.



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

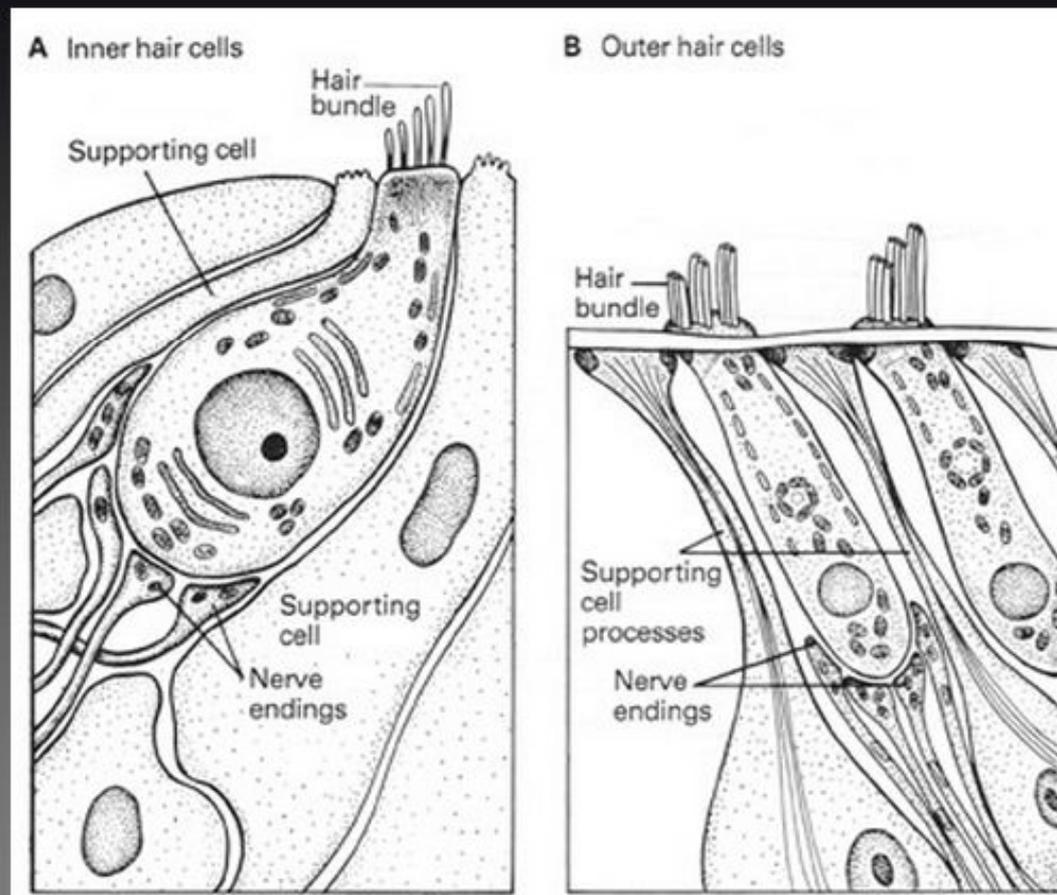
# Улитка: восприятие звука

## ■ Внутренние волосковые клетки

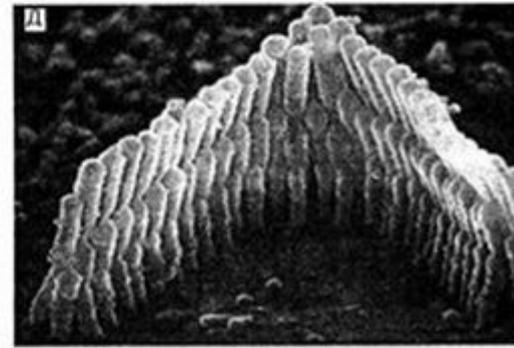
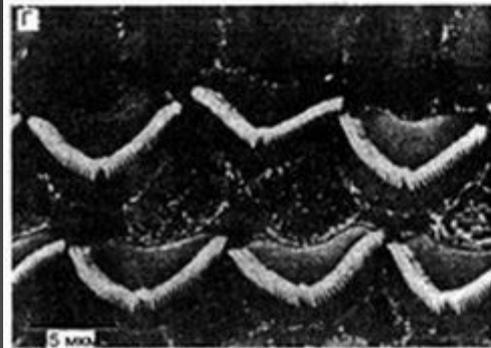
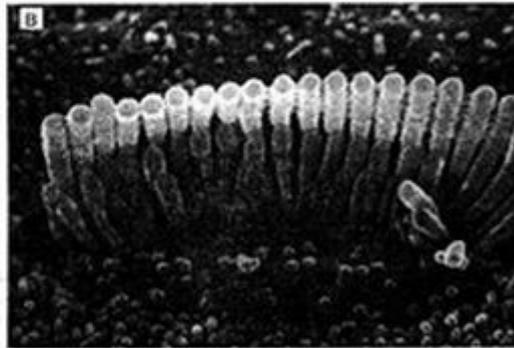
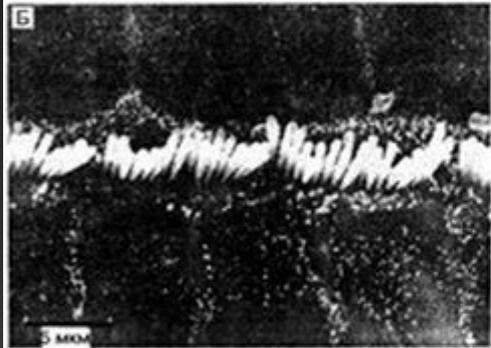
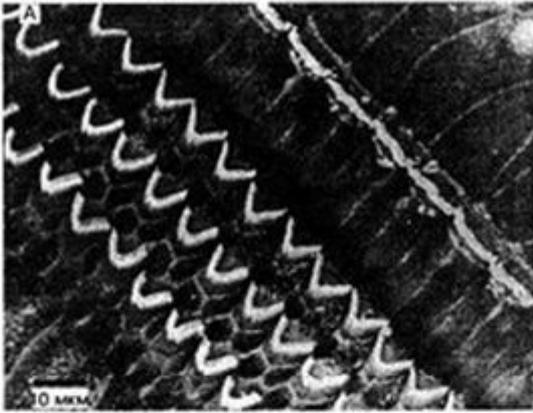
- ~3500
- меньше по размерам
- снабжены нервами от ~10 ганглиозных клеток
- одна волосковая клетка на одну ганглиозную

## ■ 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,

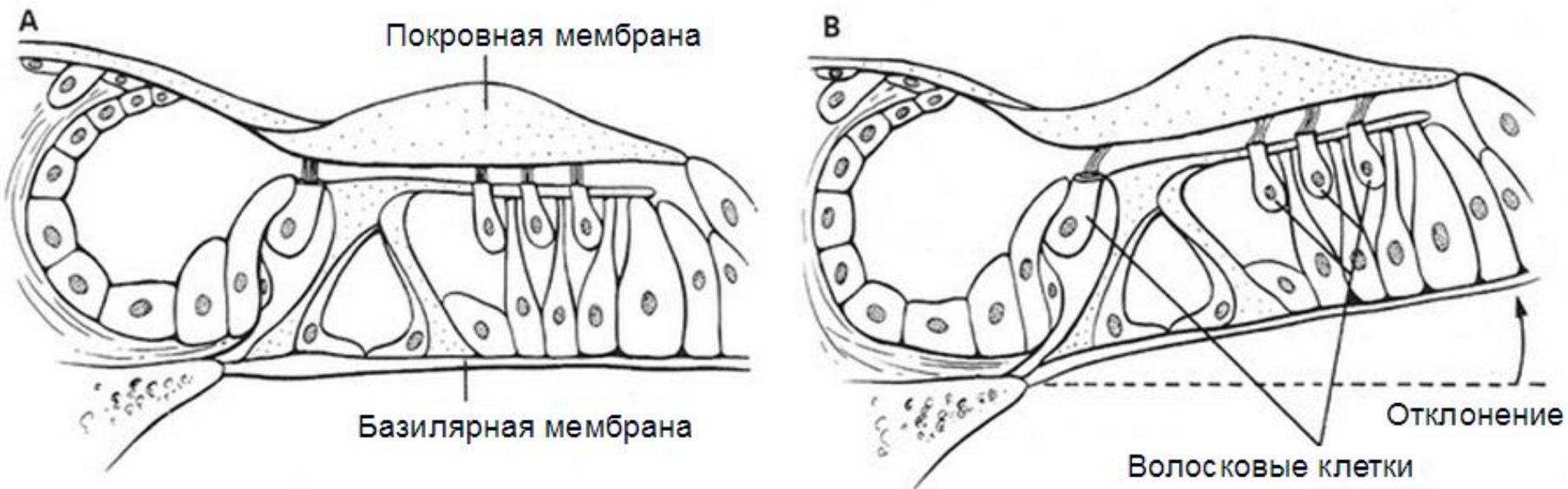
Д - стереоцилии наружных волосковых клеток при большом увеличении

# Волосковые клетки



SEM x 640

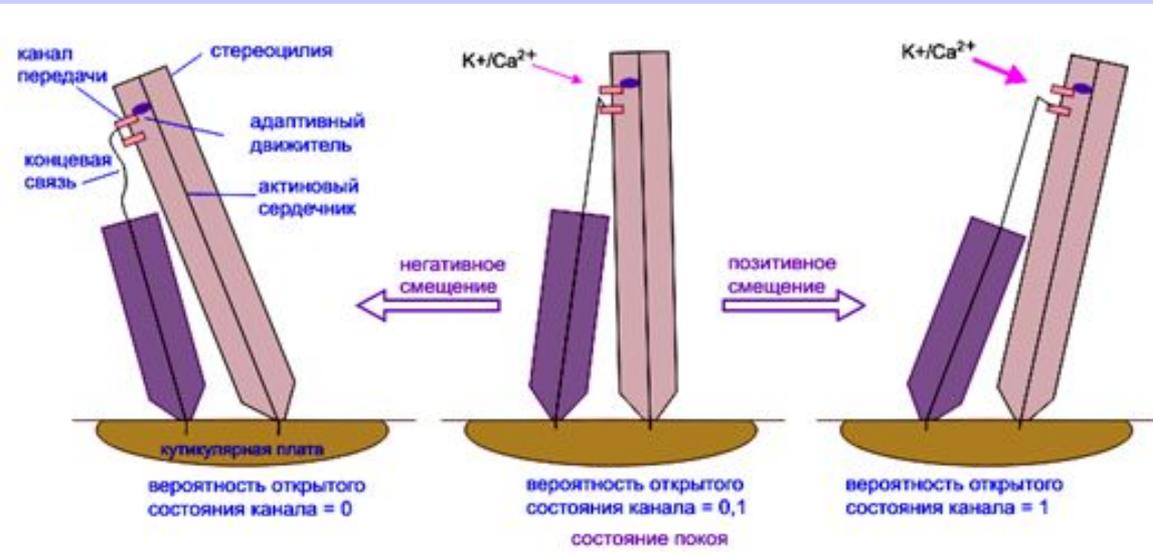
# Улитка: восприятие звука



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

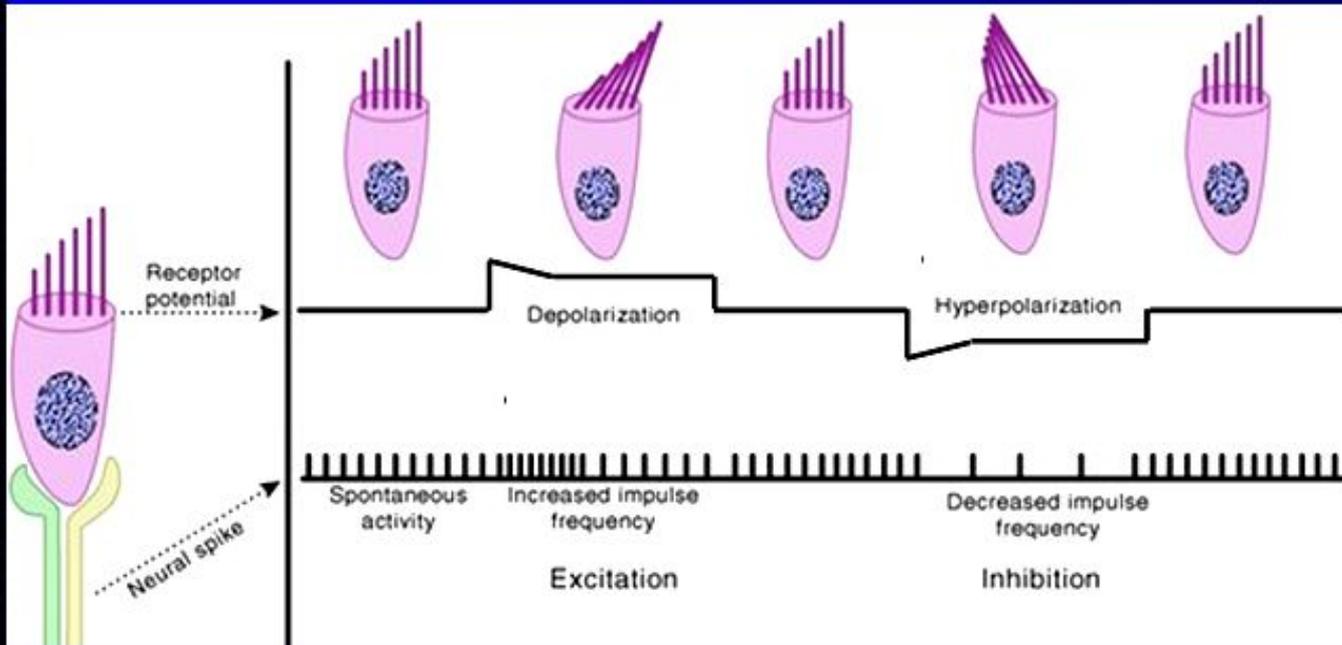
Было доказано существование воротного механизма и механочувствительных калиевых каналов.

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



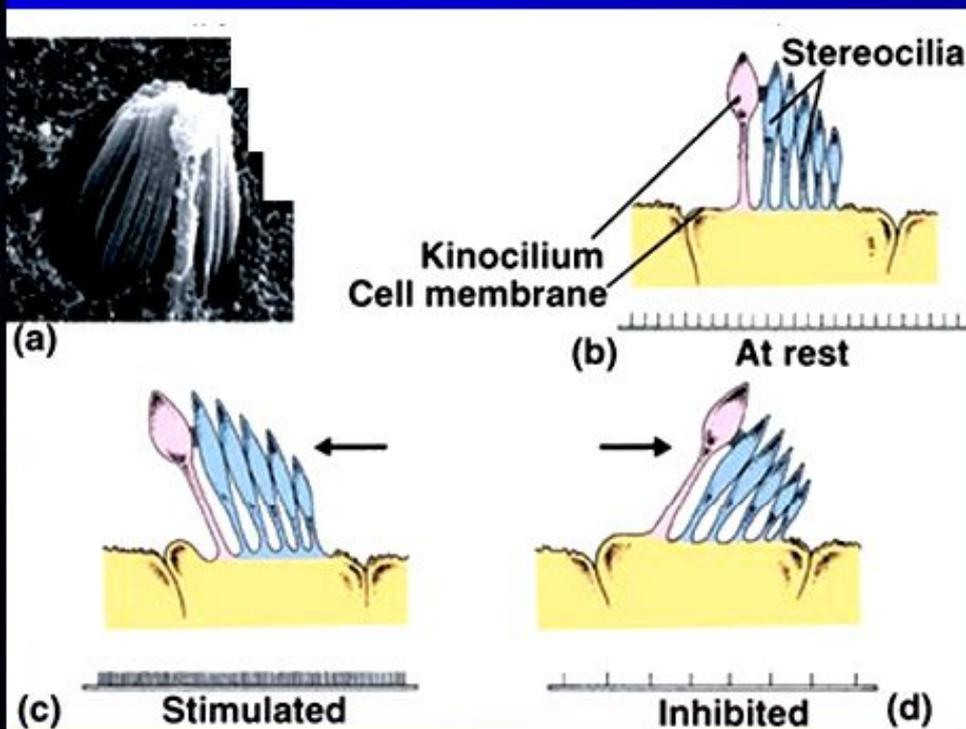
Входит именно  $K^+$ , а не  $Na^+$ , т.к. эндолимфа, наполняющая внутреннее ухо, – уникальная среда с избытком ионов калия.

ИОНЫ	Перилимфа mM	Эндолимфа mM
<b>Na+</b>	154	1
<b>K+</b>	3	161
<b>Cl-</b>	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

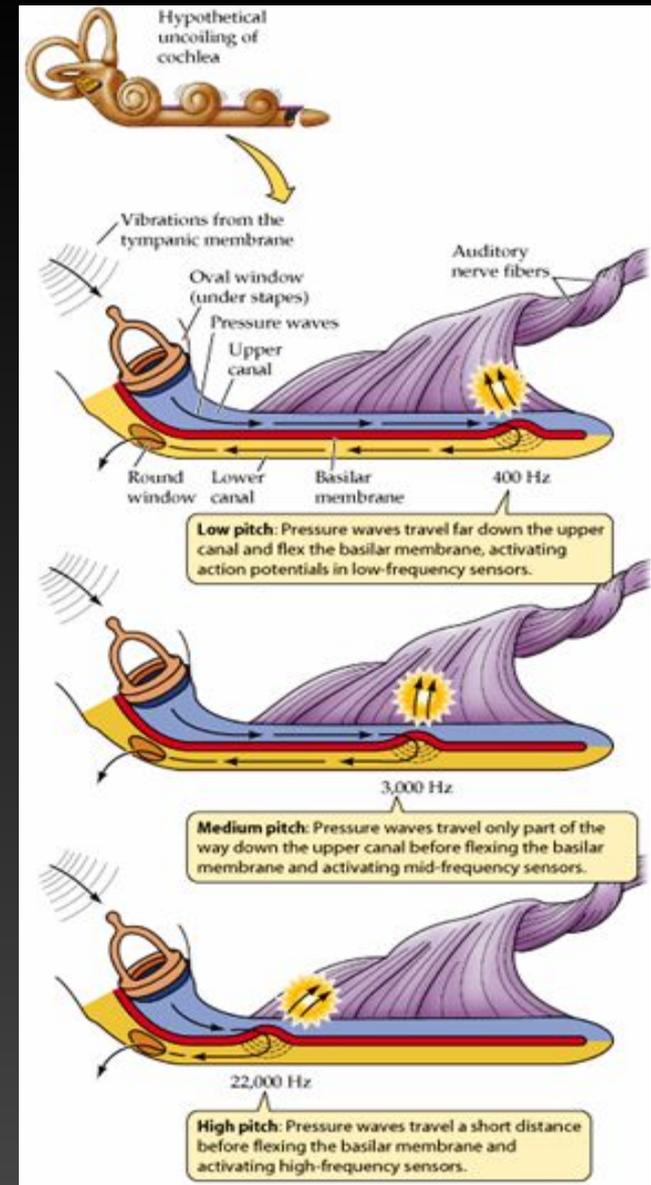
- это субъективное восприятие частоты звуковых колебаний.

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

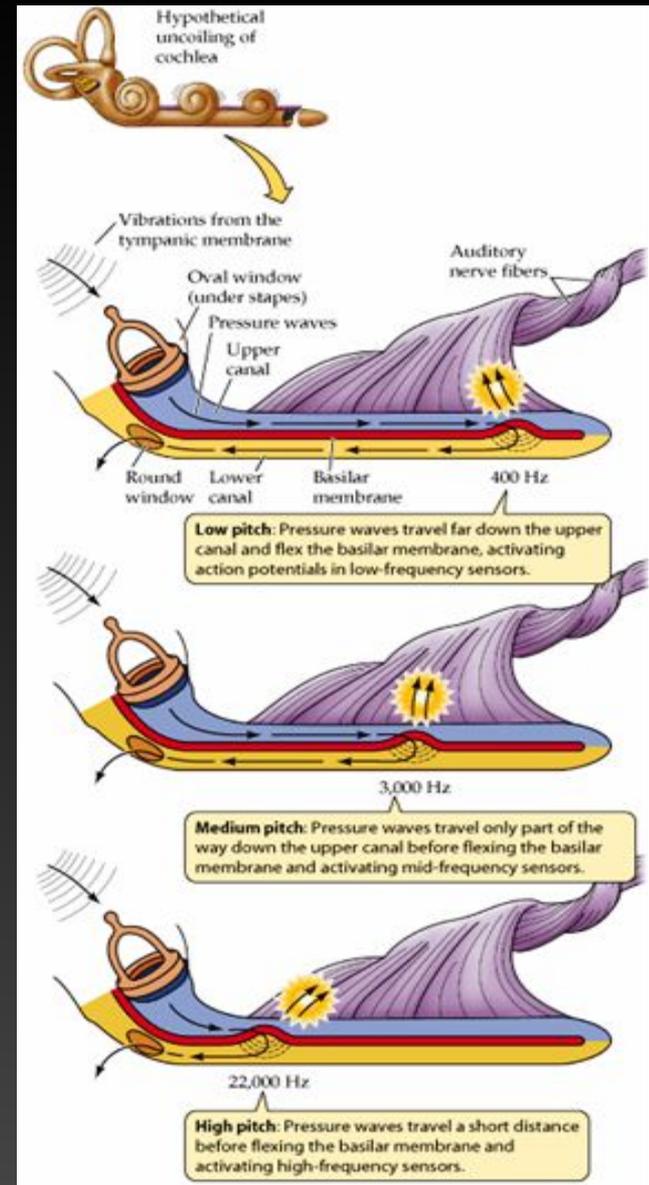
Высота звука кодируется 2 способами:

## 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, производимых собственным телом).



# 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.

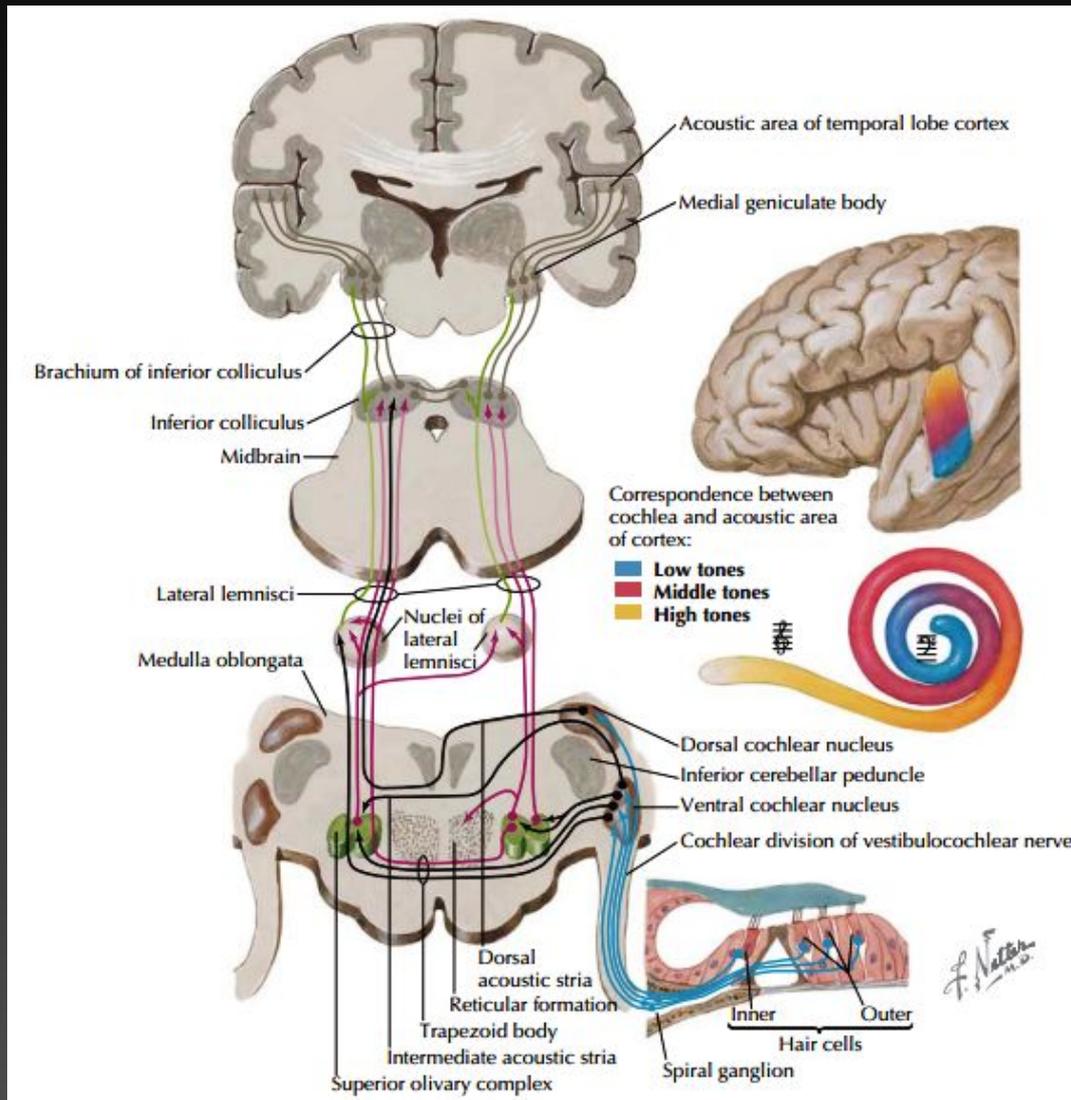
→ Силу звука оценивают в логарифмических единицах — **белах**:

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

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

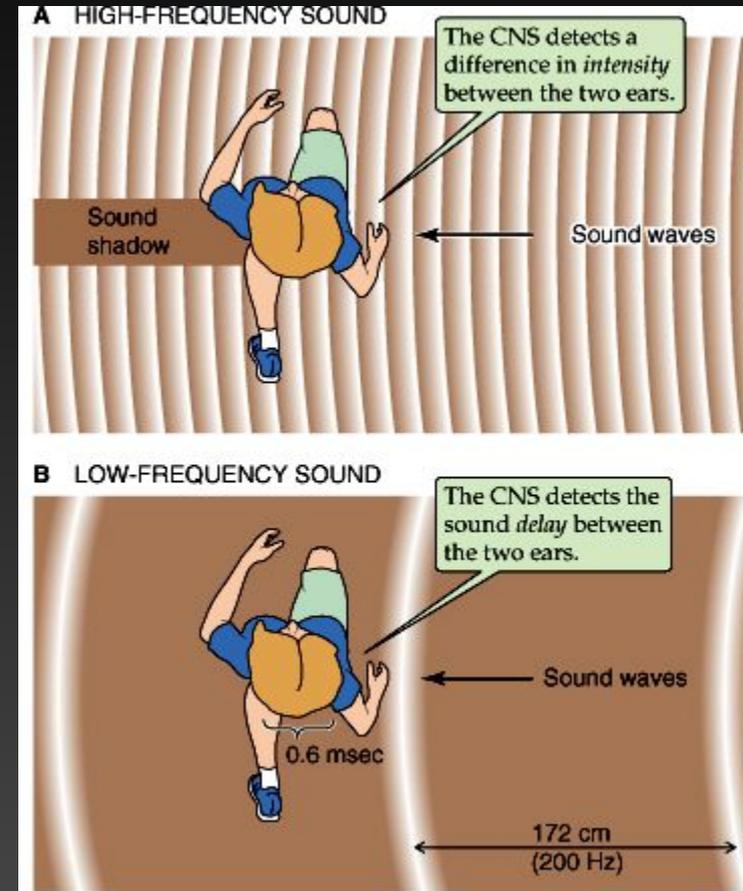


- **кохлеарное ядро** (нейроны 2-го порядка),
- комплекс ядер **верхней оливы и трапецевидного тела** (здесь происходит частичный перекрест слуховых путей; кроме того, пути от обеих ушей конвергируют на одних нейронах, обеспечивая бинауральный анализ звука)
- **латеральная петля**
- **нижнее двухолмие** (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.

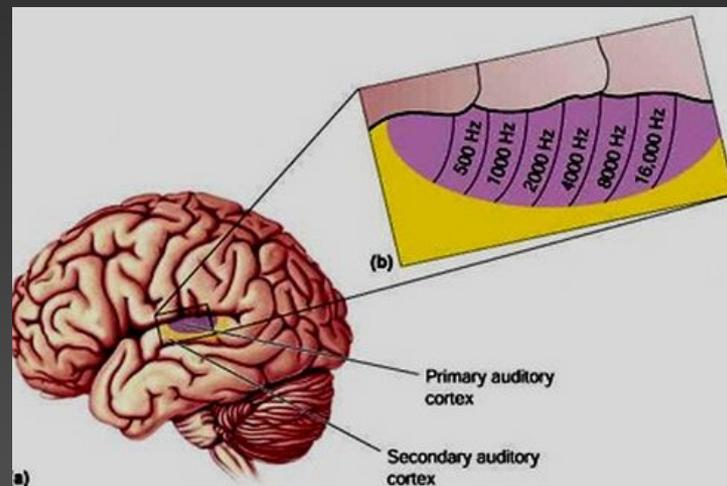
При звуке низкой частоты (звук огибает голову) – источник оценивается по времени задержки между поступлением звука в одно ухо и в противоположное ухо в структурах ЦНС.



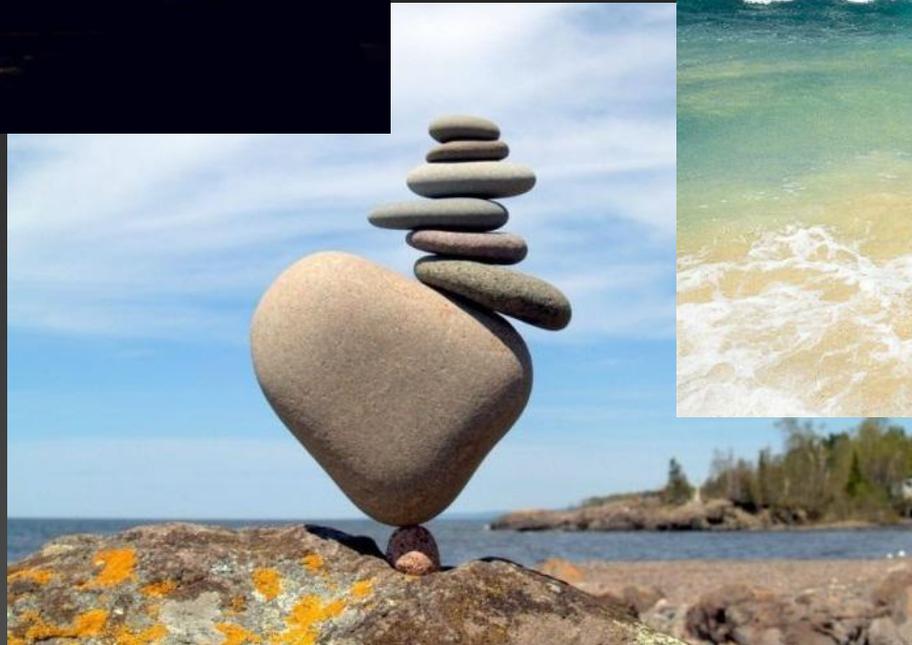
# Слуховая кора

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



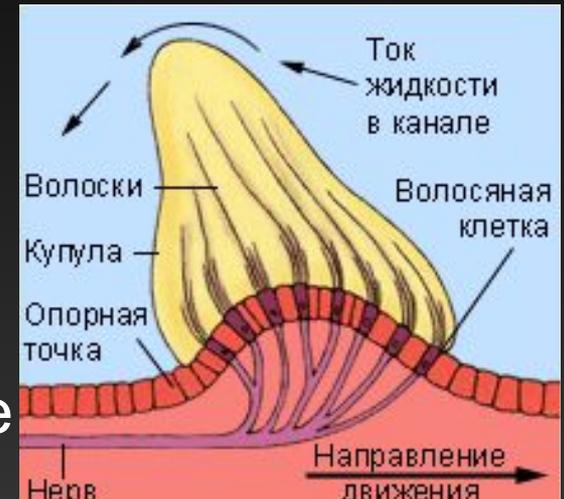
# Полукружные каналы работают в парах (билатерально)

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

# Определение углового ускорения

## Полукружные каналы

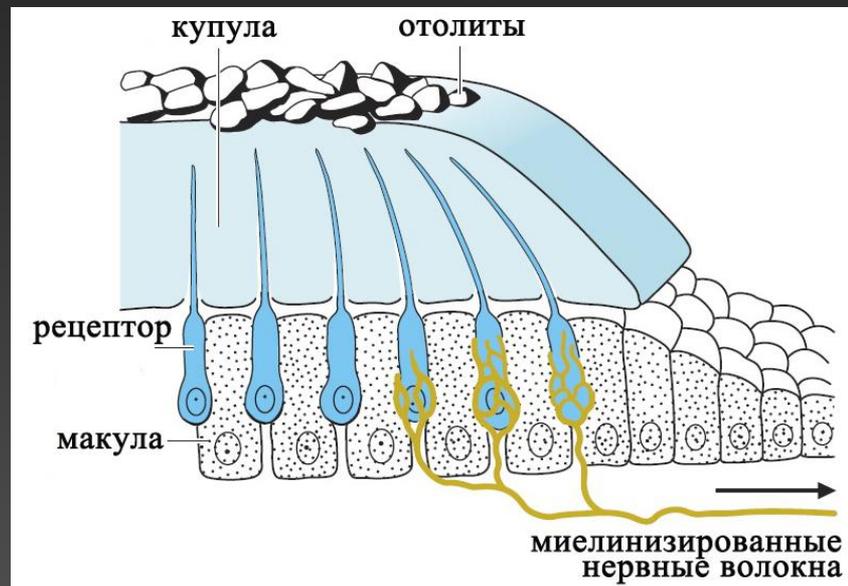
- Примерно ортогональны друг другу
- Оба конца заканчиваются в овальном мешочке (место соединения называется ампула)
- Гребень ампулы содержит волосковые клетки к которым прикреплена купула
- Отклонение головы приводит к отклонению купулы вследствие инерции эндолимфы
- Купула деформирует волосковые клетки



# Определение линейного ускорения

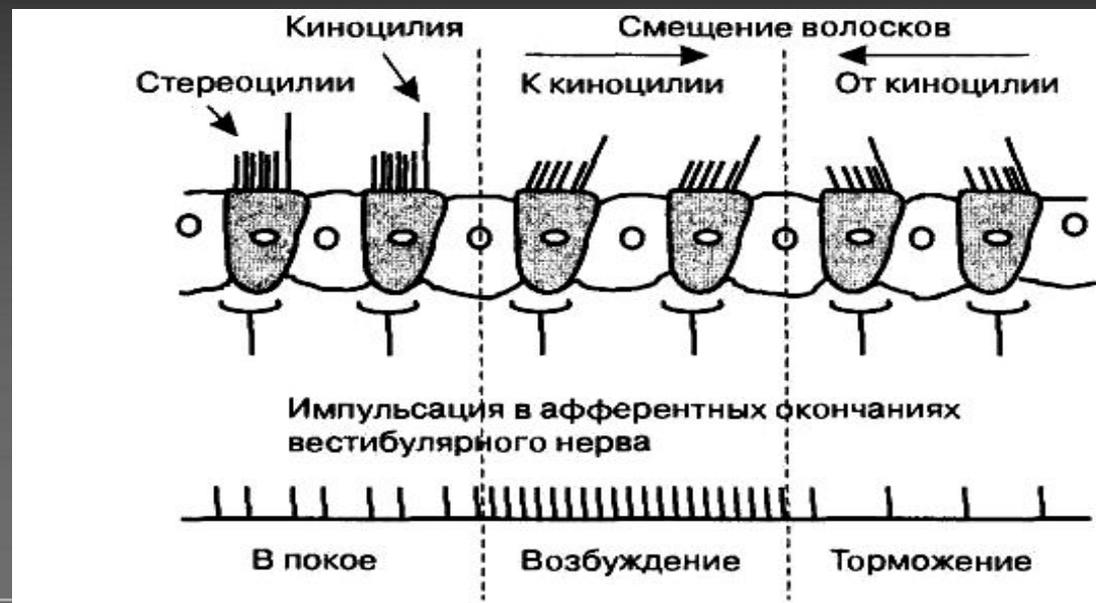
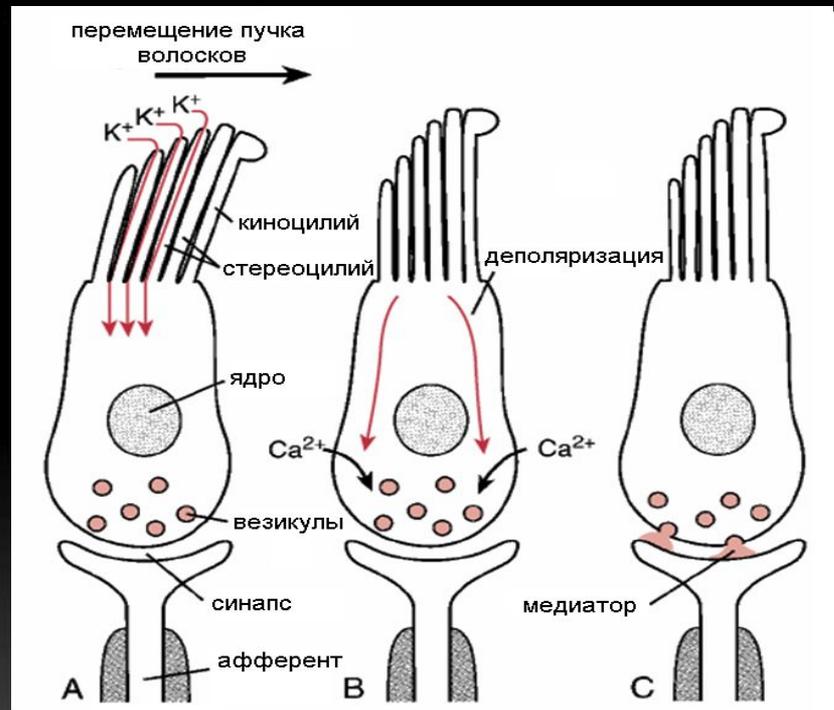
Отолитовые органы:

- 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



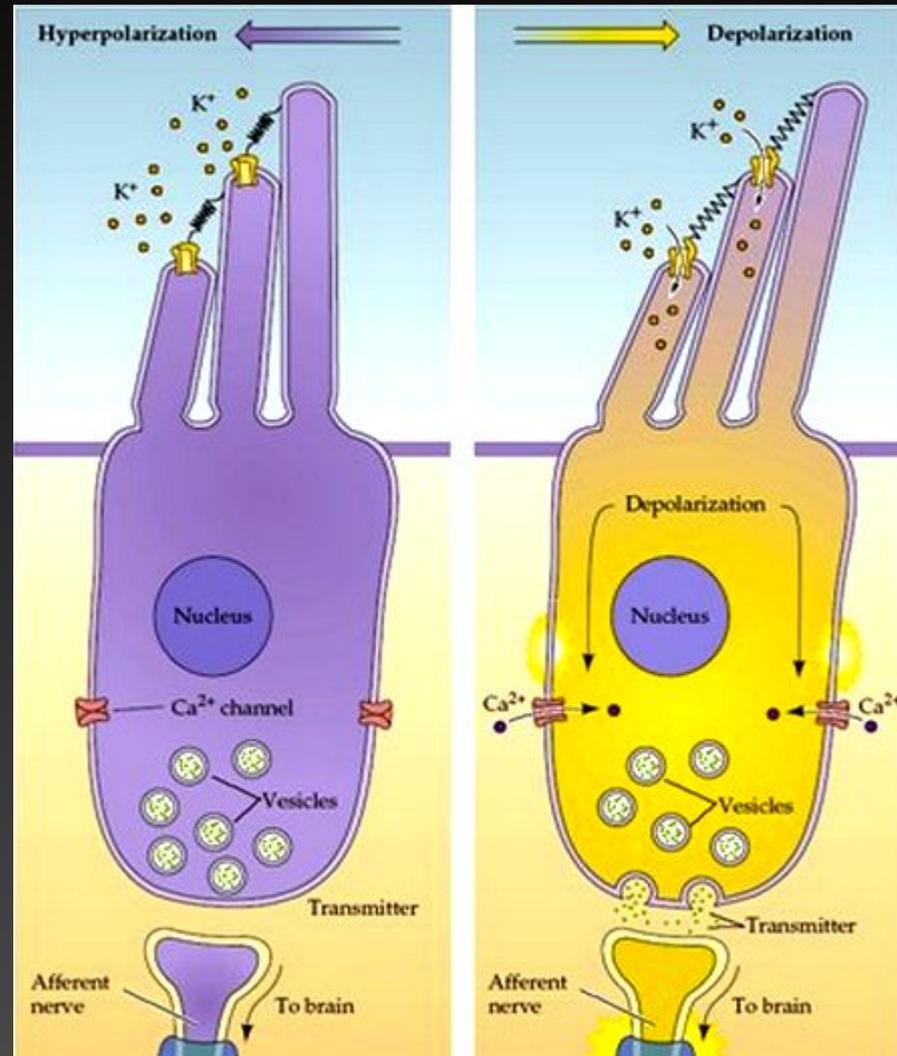
# Волосковые клетки

- 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

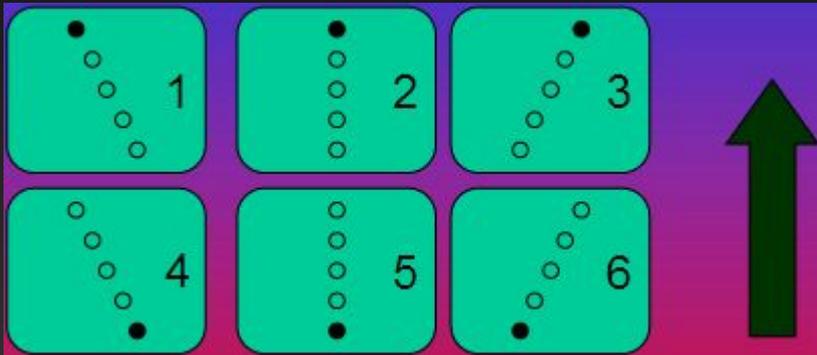


# Волосковые клетки

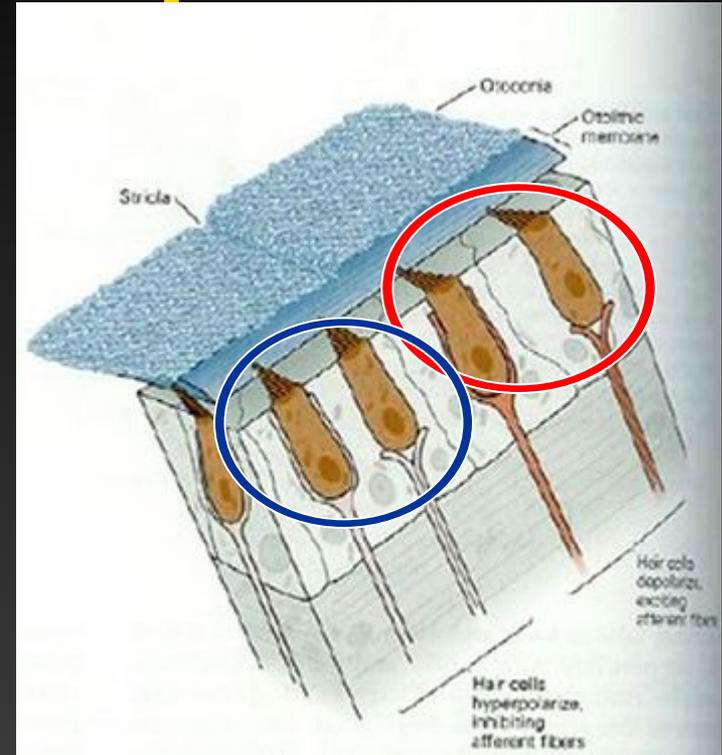
При возбуждении в волосковых клетках генерируется рецепторный потенциал и происходит выброс ацетилхолина, который и активирует афферентные окончания вестибулярного нерва.



# Гребень волосков каждого рецептора настроен на «свое» направление ускорения



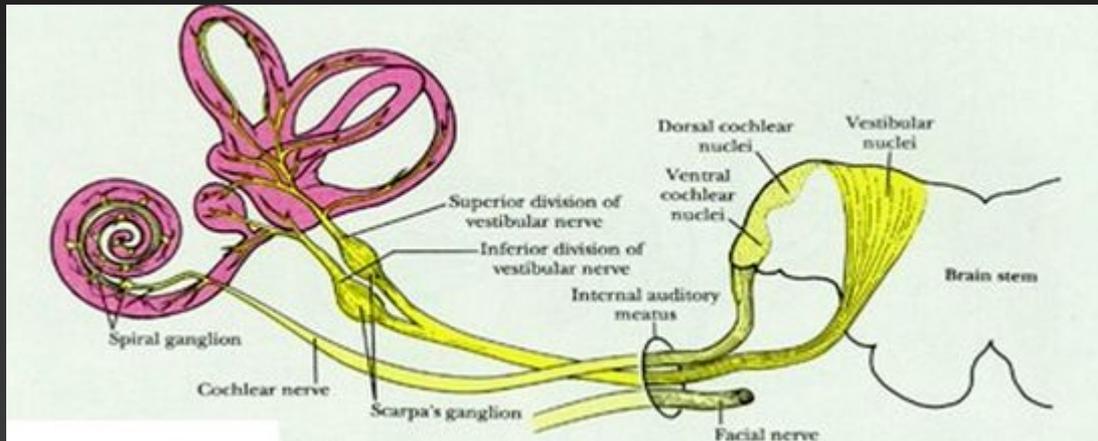
- Темная точка - киноцилия.
- Какой рецептор из 6-ти будет сильнее всего активирован при сдвиге тела вверх?



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

# Передача сигнала в ЦНС

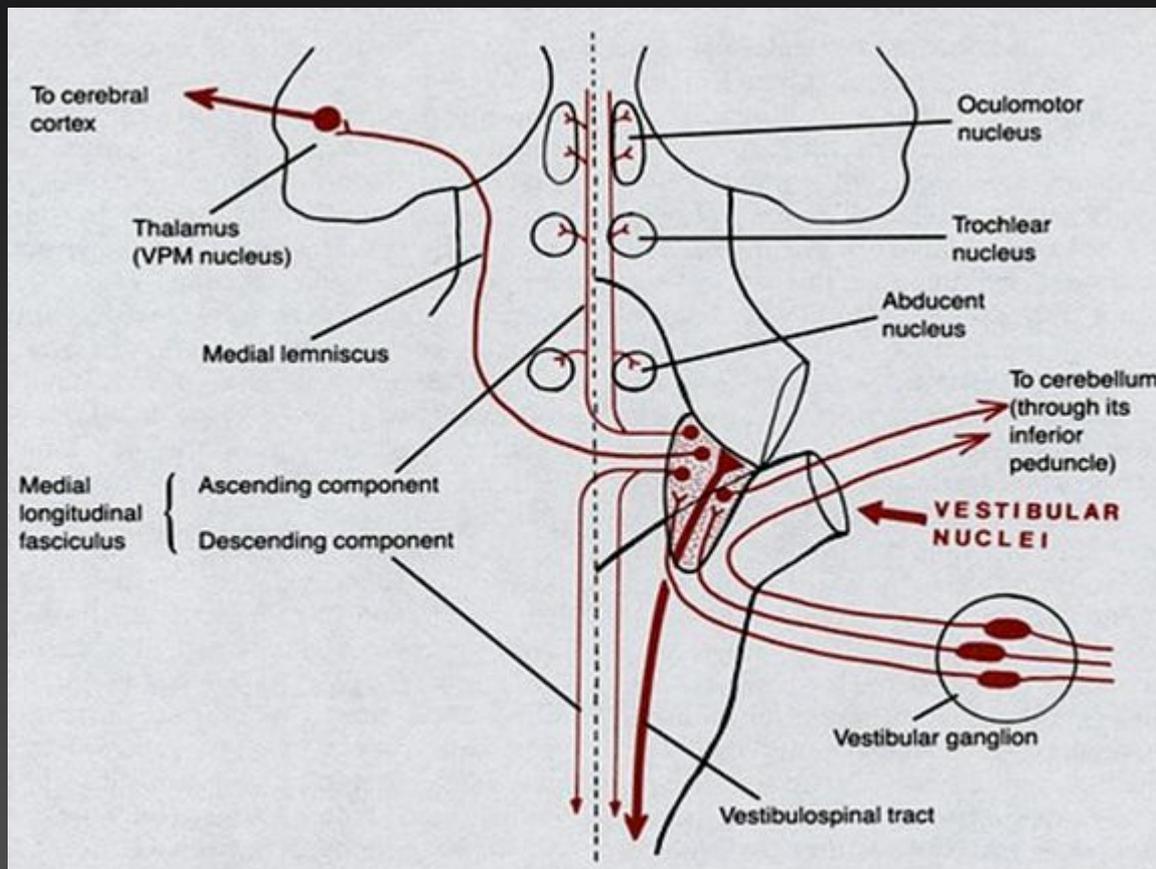
- Сигнал от каждого рецептора топически («поточечно») передается в вестибулярные ядра, нейроны которых врожденно связаны с восприятием соответствующих направлений ускорения плюс система латерального торможения помогает выделять наиболее возбужденный канал.



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

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

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

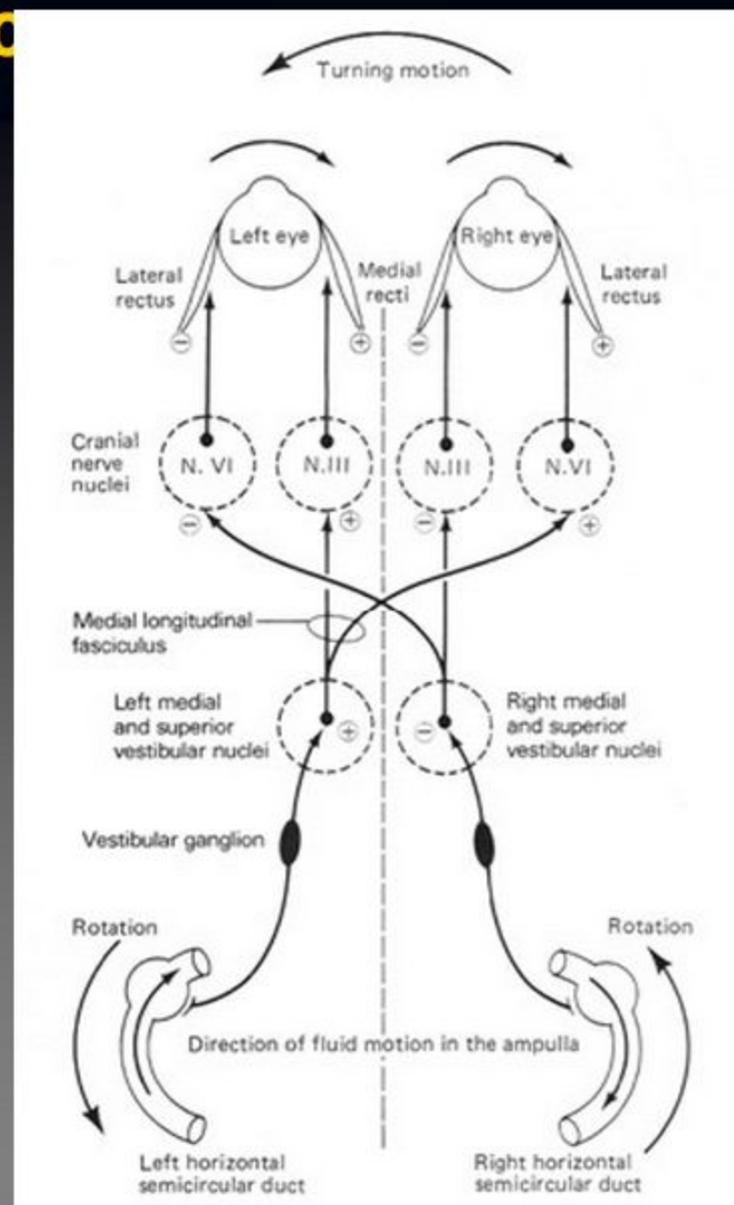


# Вестибулярная информация необходима:

- **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

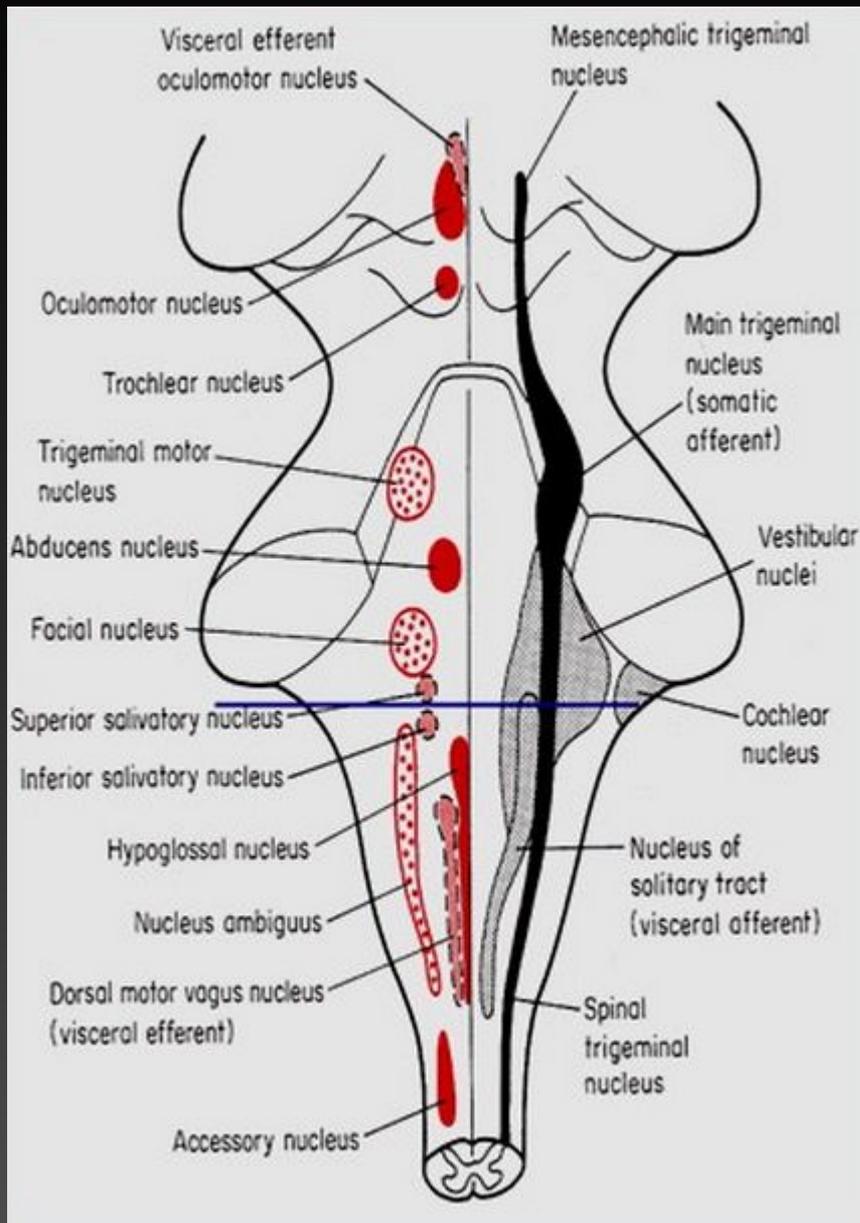


# Укачивание

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



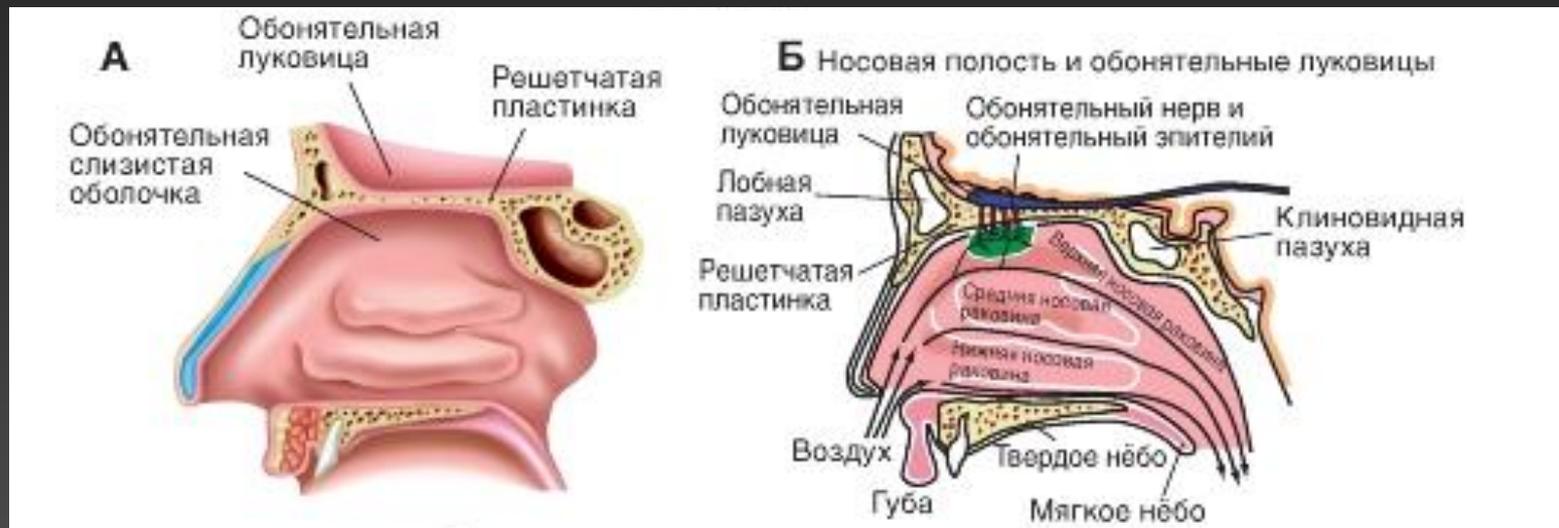
# Классификация запахов по Эймуэру

Первичные или основные:

- камфорный - (камфора, 1,8-цинеол)
- острый или едкий - (уксусная или муравьиная кислоты)
- мятный - (масляная или изовалериановая кислоты)
- 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 решетчатой пластинкой.



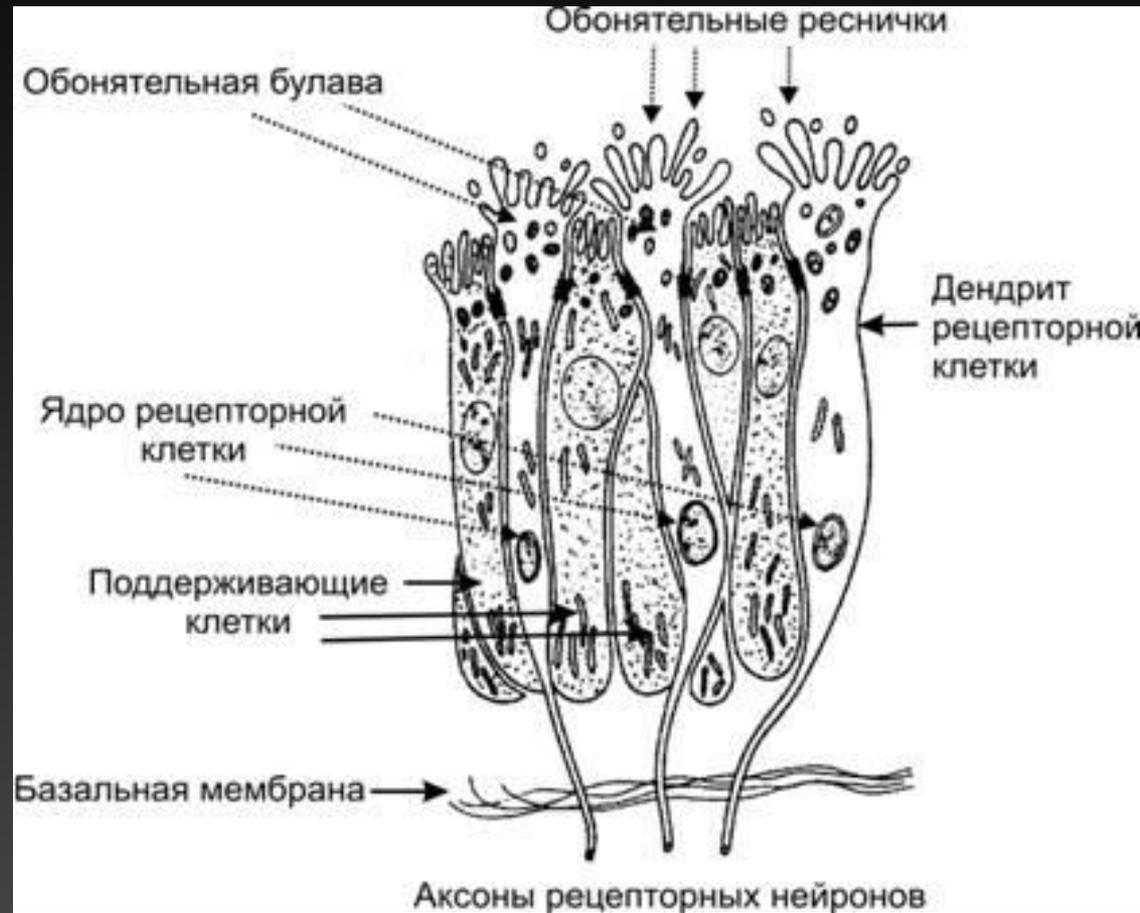
# Втягивание воздуха

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

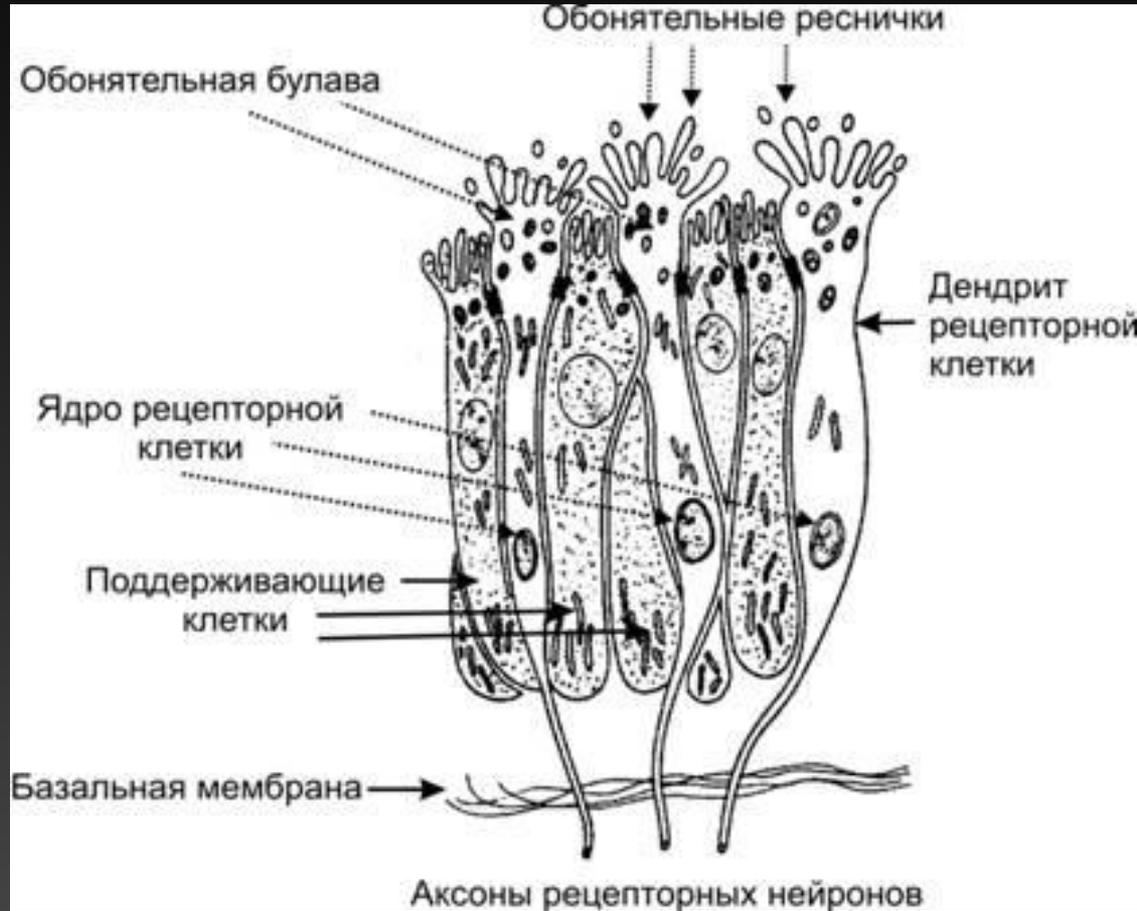
Втягивание воздуха — полурефлекторный акт, возникающий в случаях, когда внимание привлечено новым запахом.

# 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.

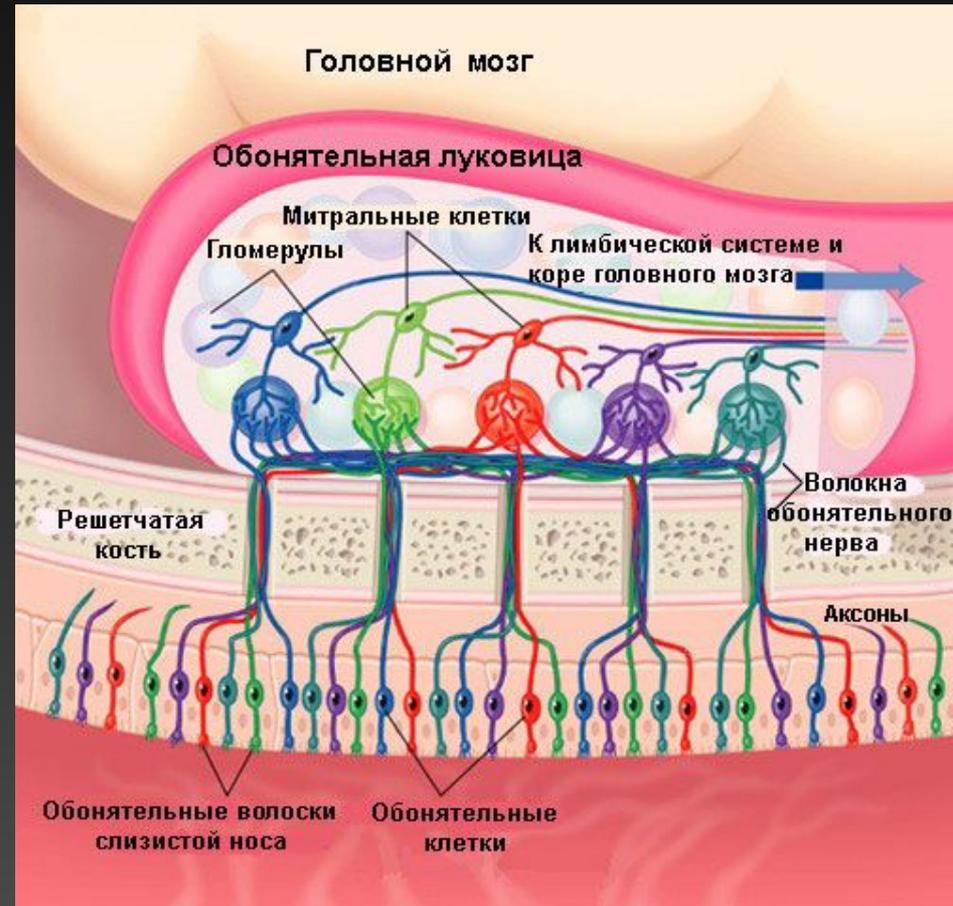


От булавки отходит от 8 до 40 тонких обонятельных волосков — ресничек. В волоски встроены обонятельные рецепторы. Под эпителием и в самой эпителиальной выстилке расположено множество обонятельных (боуменовых) желёз секретирующих слизь, которая обновляется в течение 10 мин.

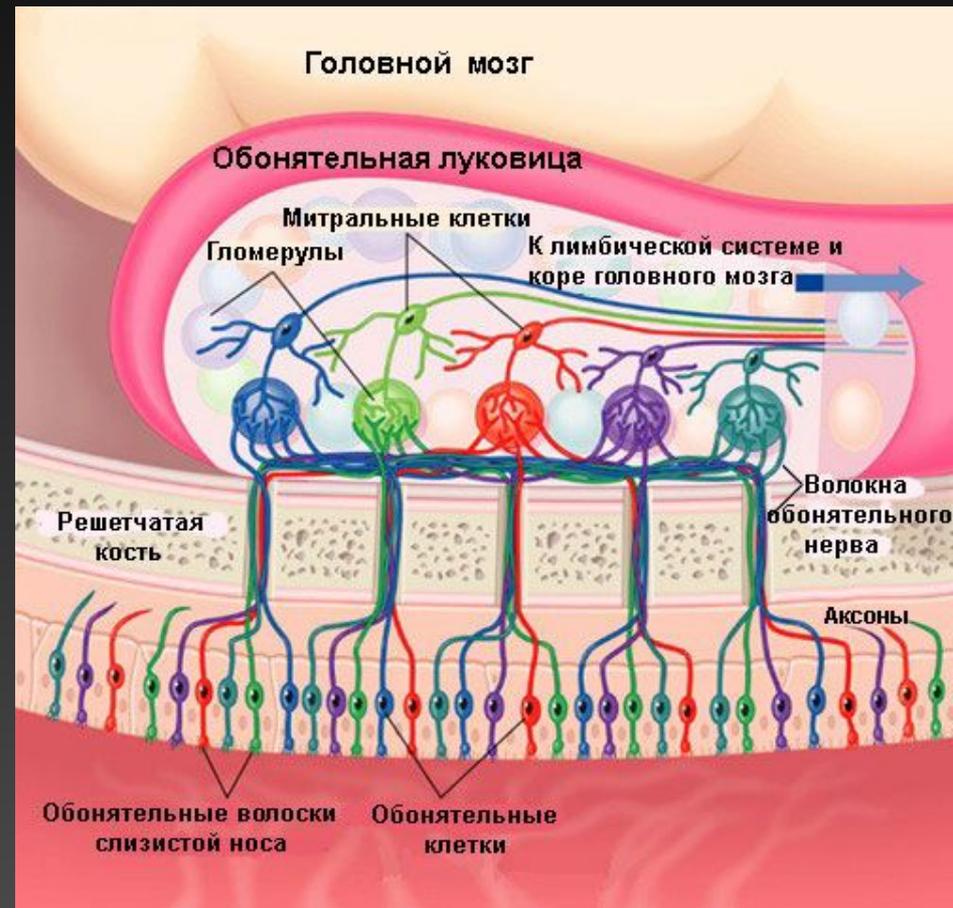


# ОБОНЯТЕЛЬНАЯ ЛУКОВИЦА

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.



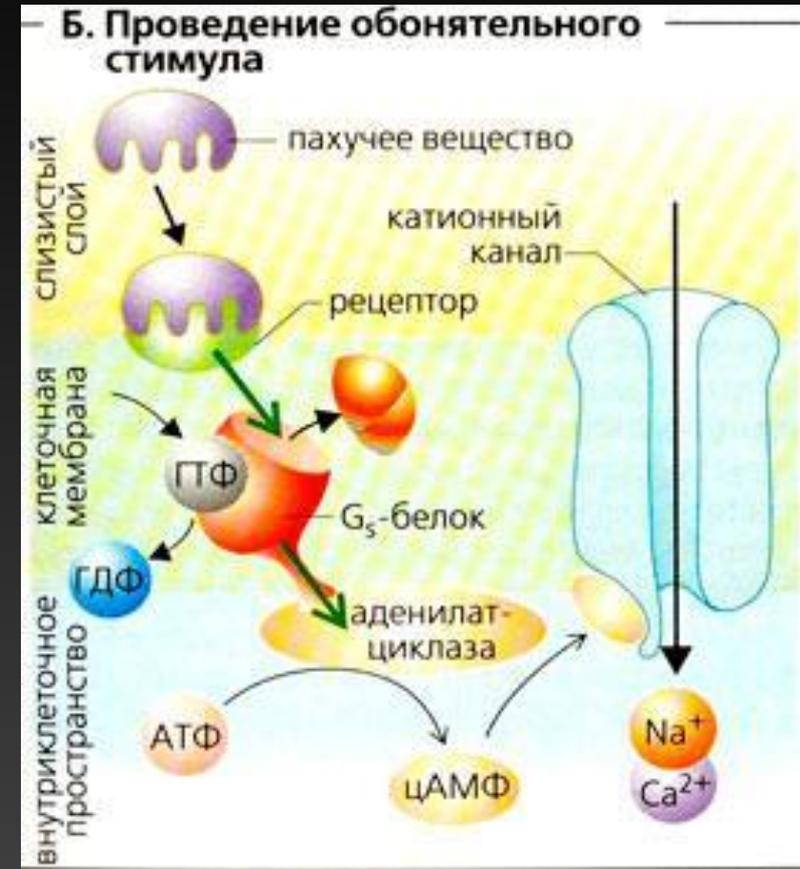
В следующем слое обонятельной луковицы дендриты митральных, зернистых и пучковых клеток образуют реципрокные синапсы. Эти синаптические связи осуществляют контроль за исходящей из обонятельной луковицы информацией, вероятно, закодированной в спектрах ПД.



# Регистрация обонятельного сигнала

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

При действии некоторых пахучих веществ в обонятельных рецепторных нейронах быстро увеличивается содержание ИФ<sub>3</sub>, взаимодействующего с Ca<sup>2+</sup>-каналом.



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

Образовавшийся комплекс  $\text{Ca}^{2+}$ -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  $\alpha$ -адренорецепторами и G-белками, участвуют в десенситизации обонятельных рецепторов.

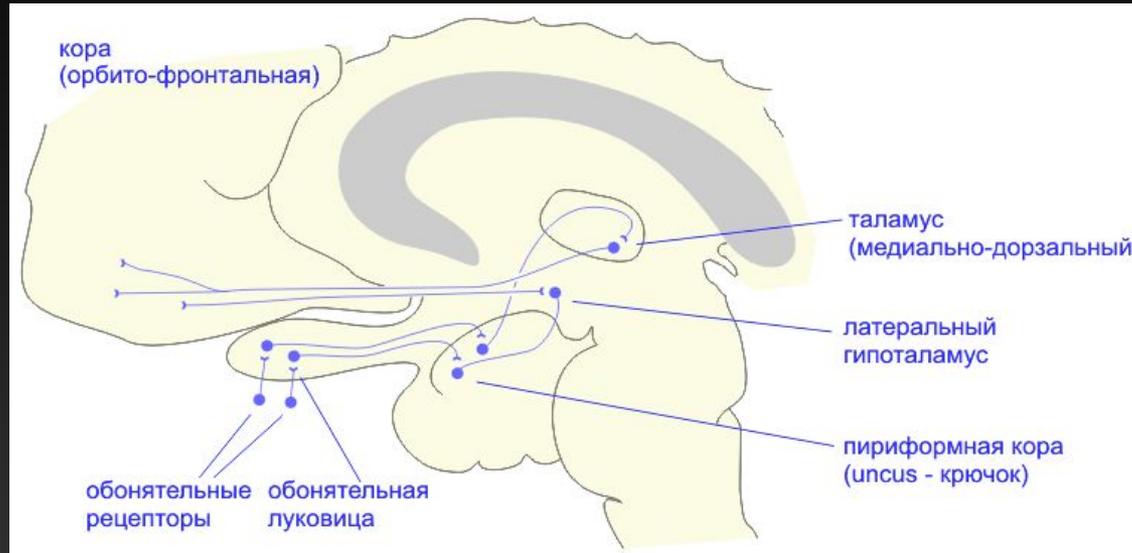
# Концепция комбинаторного кодирования

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.

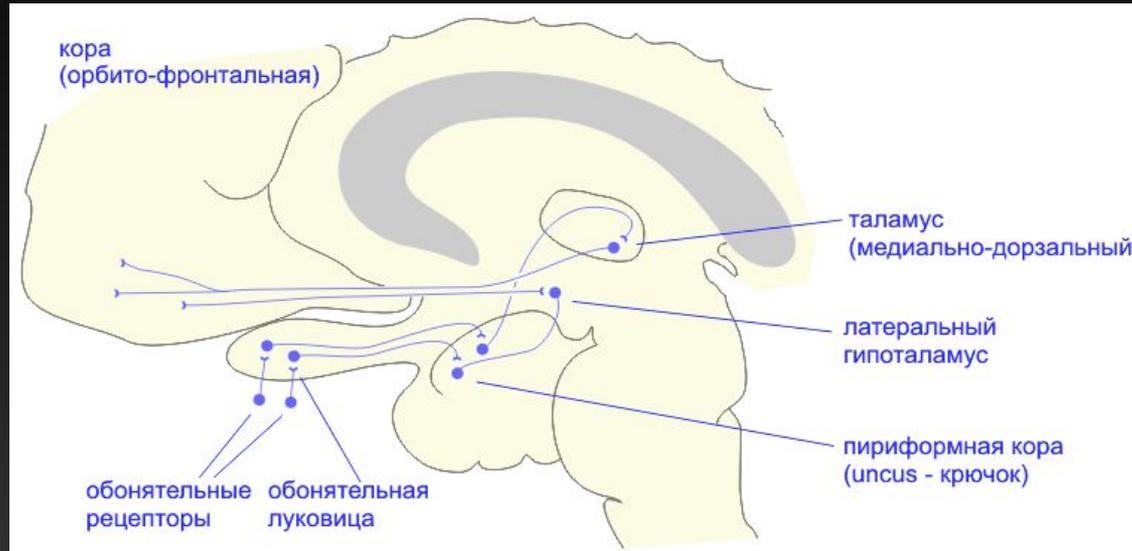
# Пути передачи обонятельной информации



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.

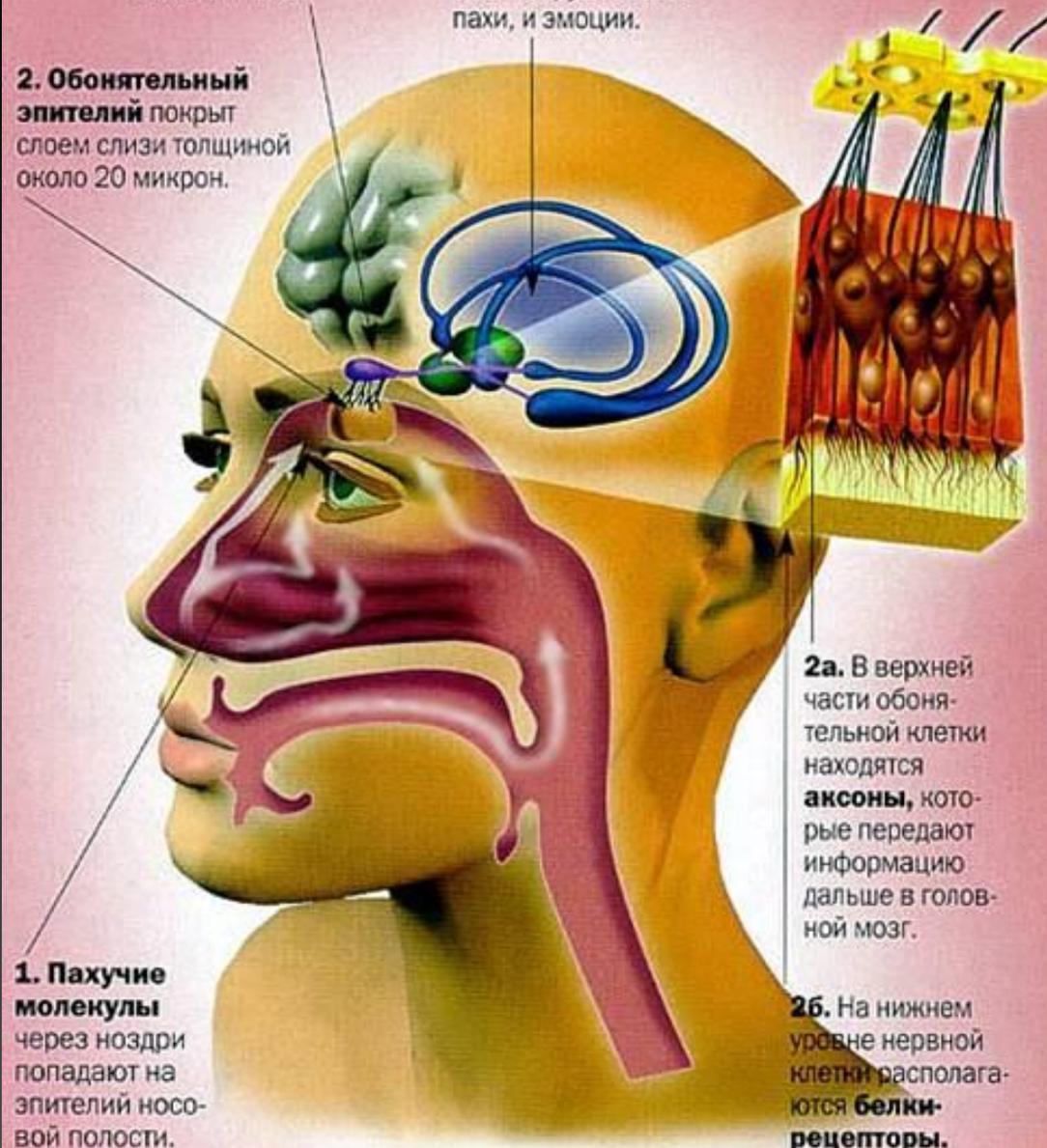
**4.** В передней части головного мозга находится **лимбическая система**, в которой анализируются запахи, и эмоции.

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

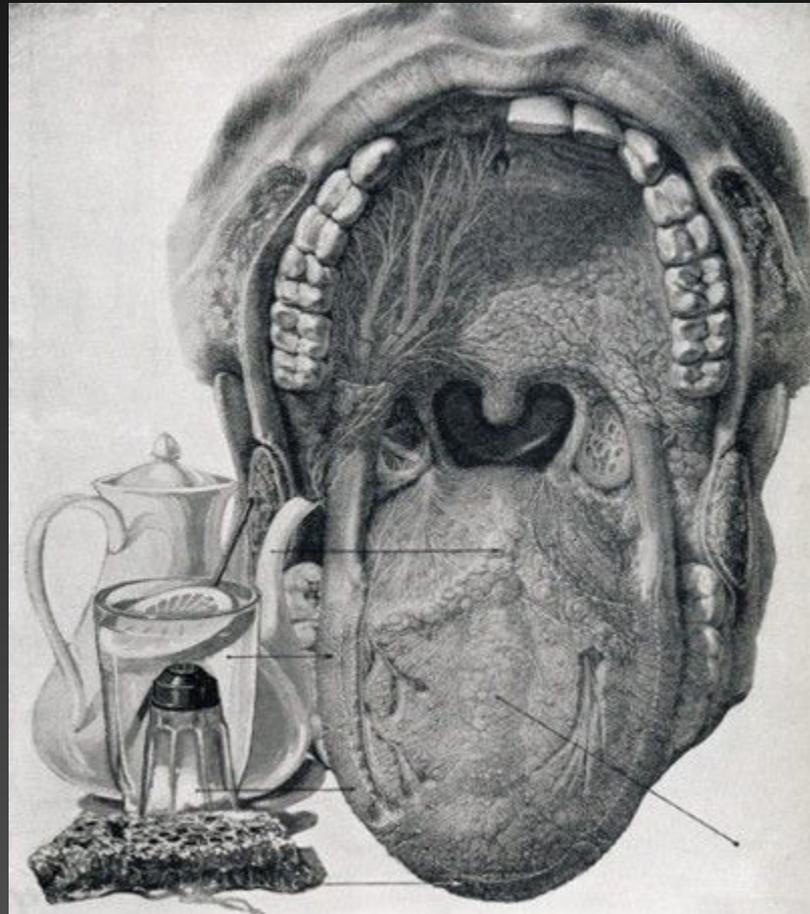
**1. Пахучие молекулы** через ноздри попадают на эпителий носовой полости.

**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:

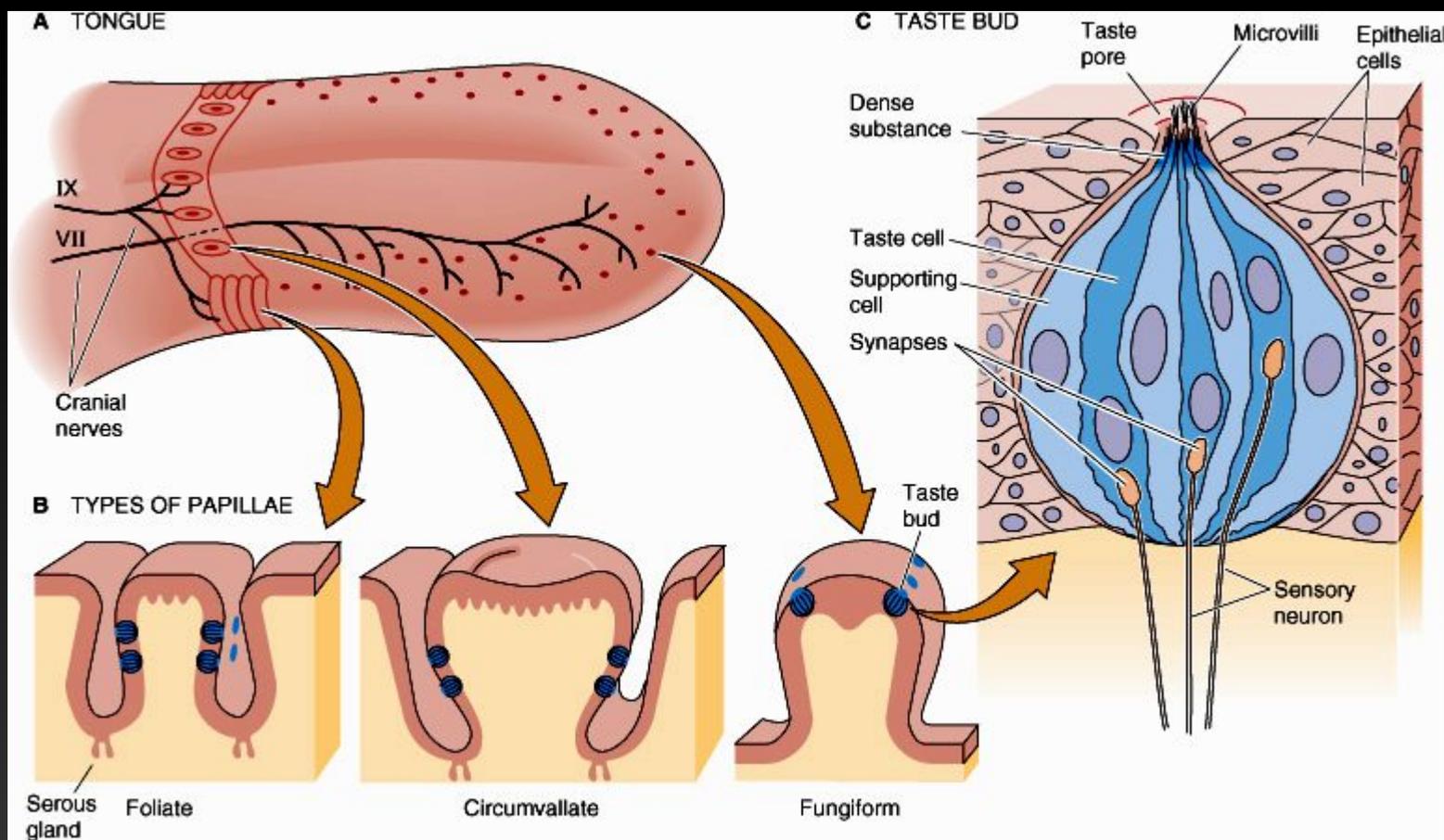
*сладкий,*

*кислый,*

*горький*

*солёный,*

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

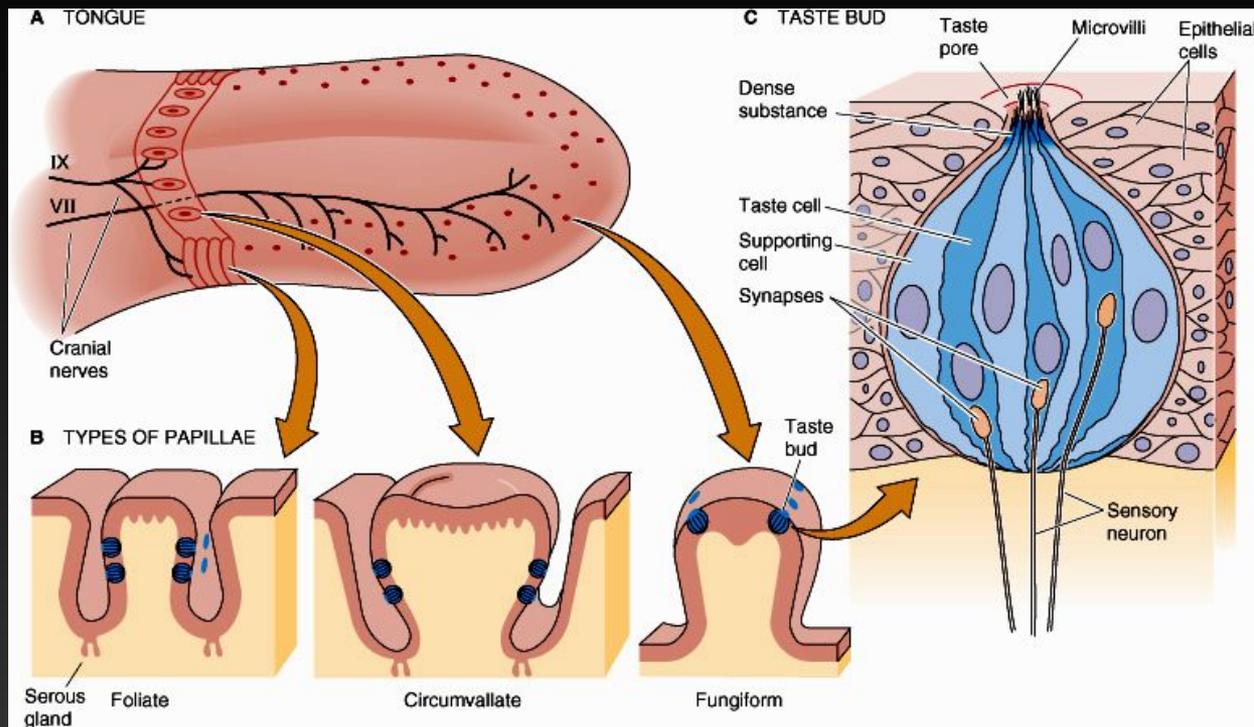


Рецепторы вкуса — контактные, а пути проведения от них проходят через ствол мозга к таламусу и проецируются вдоль постцентральной извилины.

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.

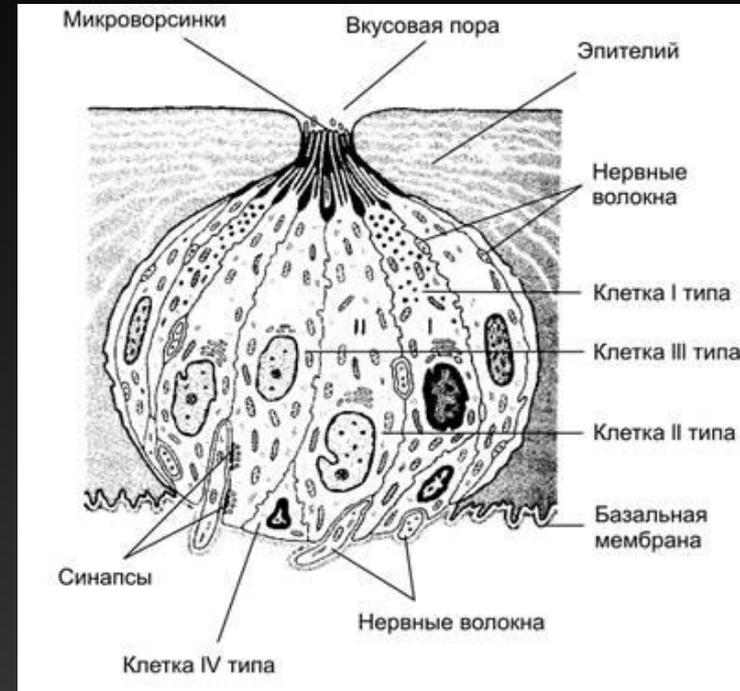
**Грибовидные сосочки** (около 100) расположены по дорсальной поверхности передних двух третях языка, рисунок их расположения индивидуален.

# 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.

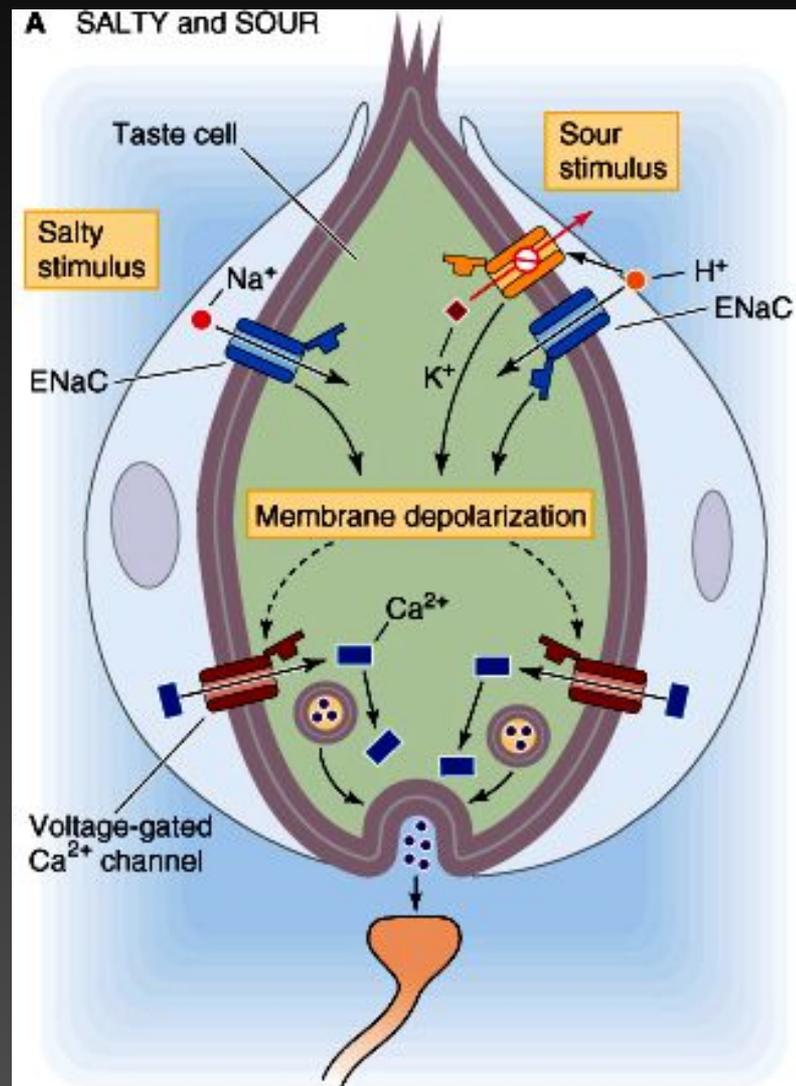
Некоторые вкусовые клетки и вкусовые луковицы отвечают преимущественно на горькие стимулы, в то время как другие — на сладкие, кислые или солёные.

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.

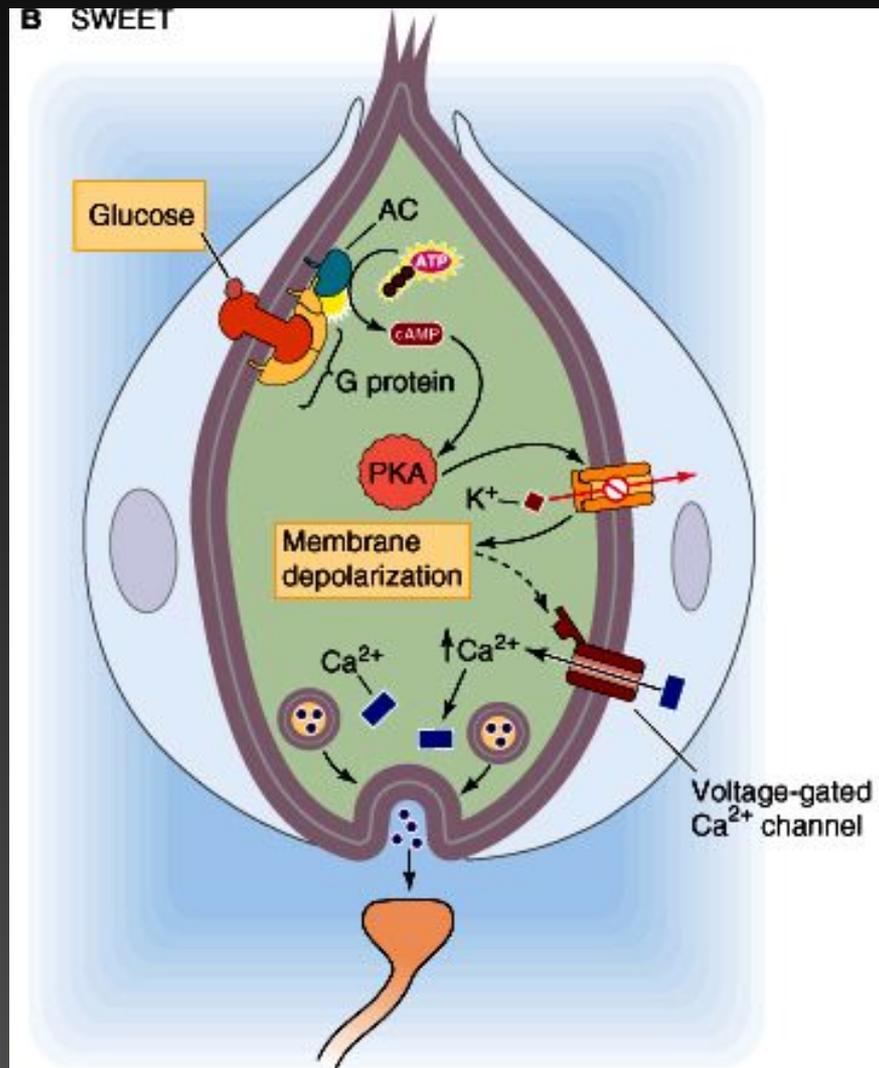
# Восприятие соленого и кислого

- 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

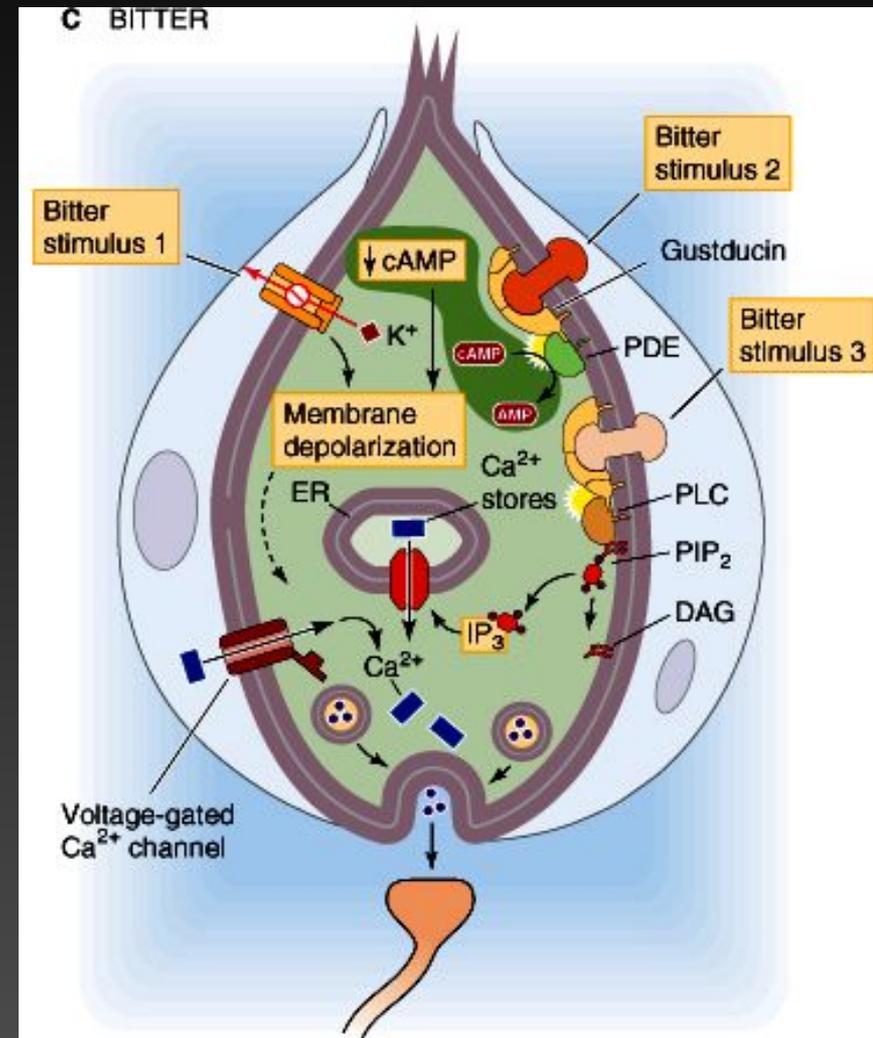
Сладкий вкус возникает за счет взаимодействия сладкого стимула с чувствительным к нему рецептором, связанным с G-белком. Активированный G-белок стимулирует аденилатциклазу, которая повышает содержание цАМФ и далее активирует зависимую протеинкиназу, которая, в свою очередь, фосфорилируя калиевые каналы,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



# Восприятие горького

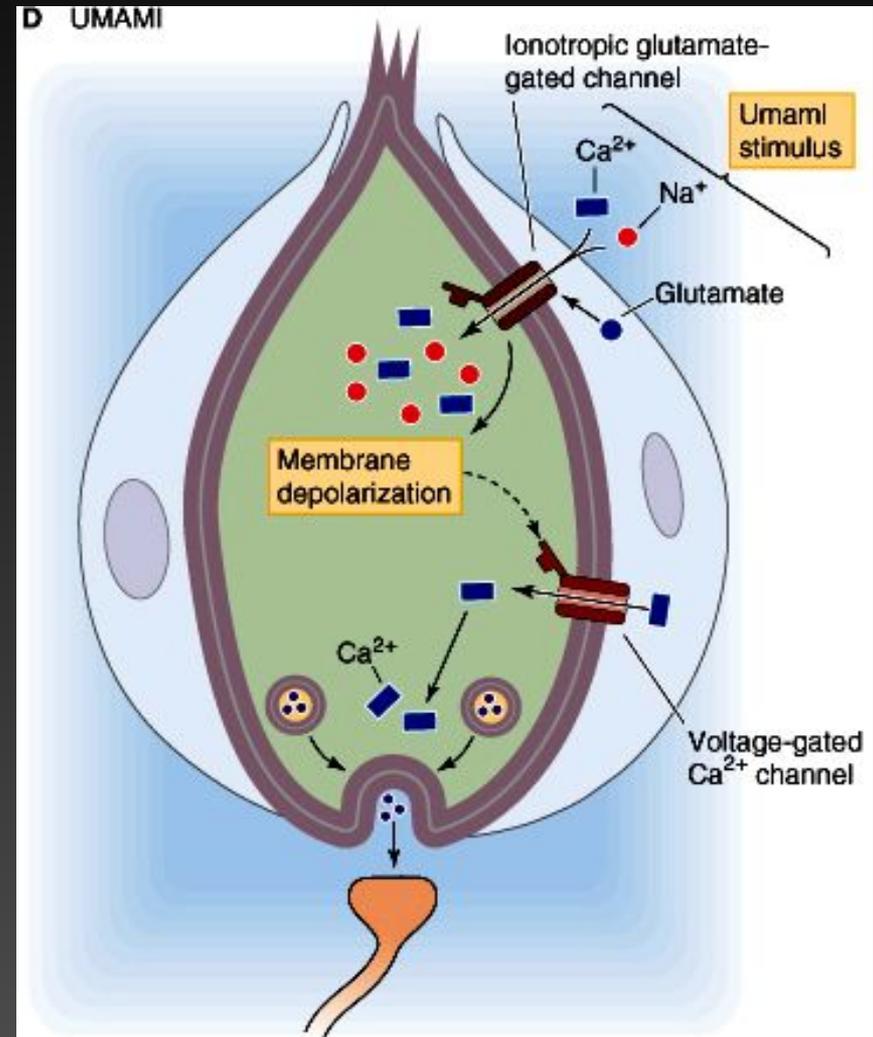
Горький стимул может деполяризовать мембрану тремя путями:

- 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

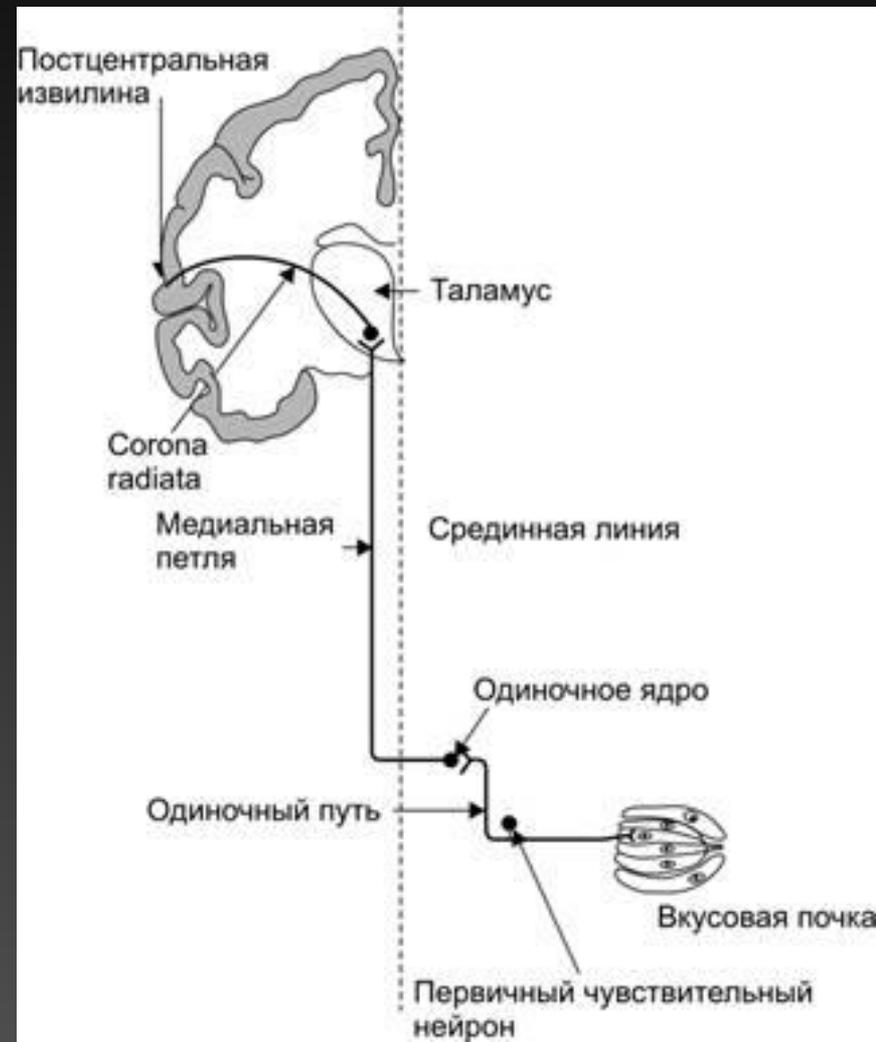
Адаптация к воздействию вкусового вещества развивается медленно (минуты) и пропорциональна его концентрации.

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

# Восходящие пути вкусовой чувствительности состоят из трёх нейронов:

## 1. первичного чувствительного нейрона

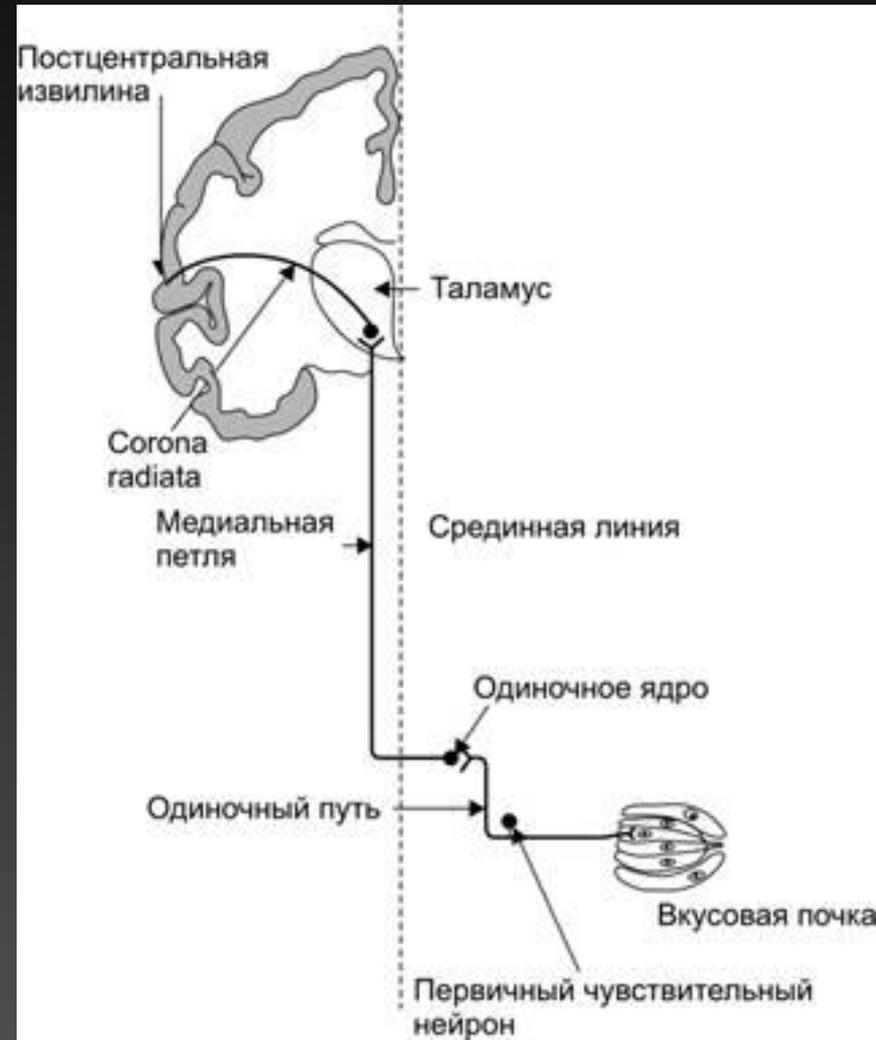
- от передних двух третей языка - в составе язычного нерва и далее — барабанной струны.
- от задней трети языка проходят в составе языкоглоточного нерва.
- от каудально расположенных областей входят в состав блуждающего нерва.



# 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.

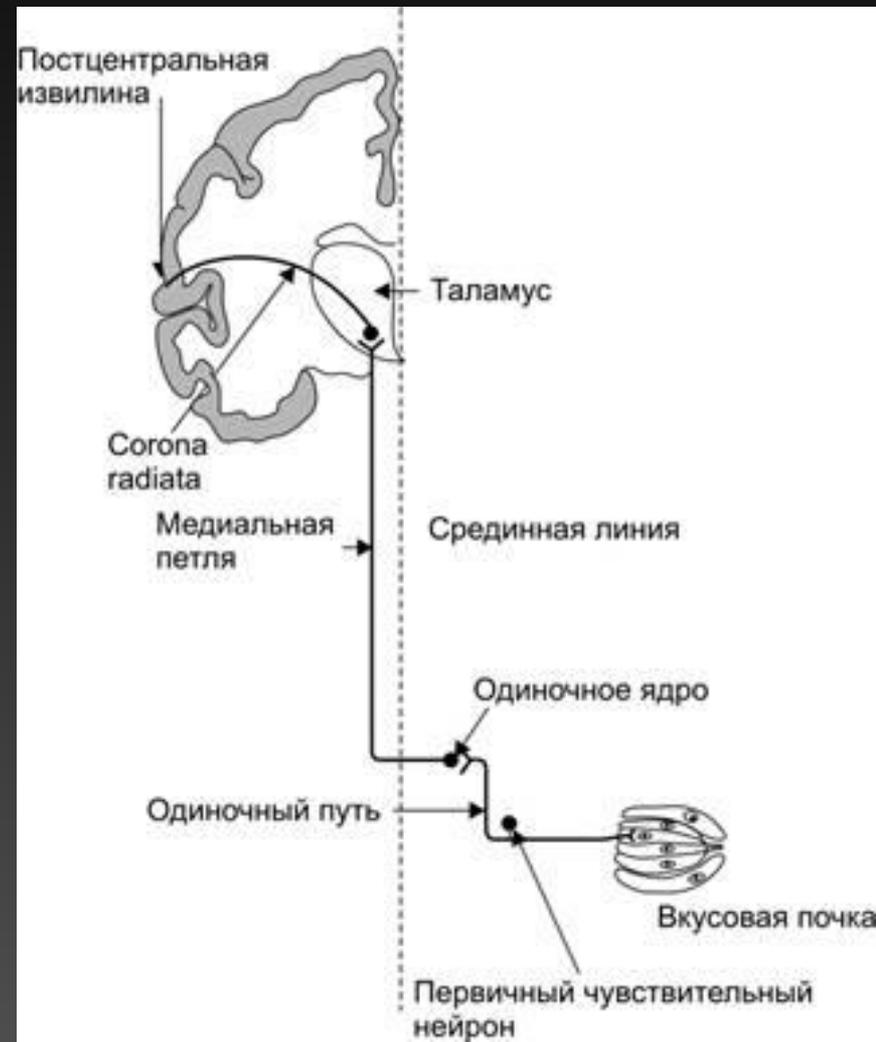


# Восходящие пути вкусовой чувствительности состоят из трёх нейронов:

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



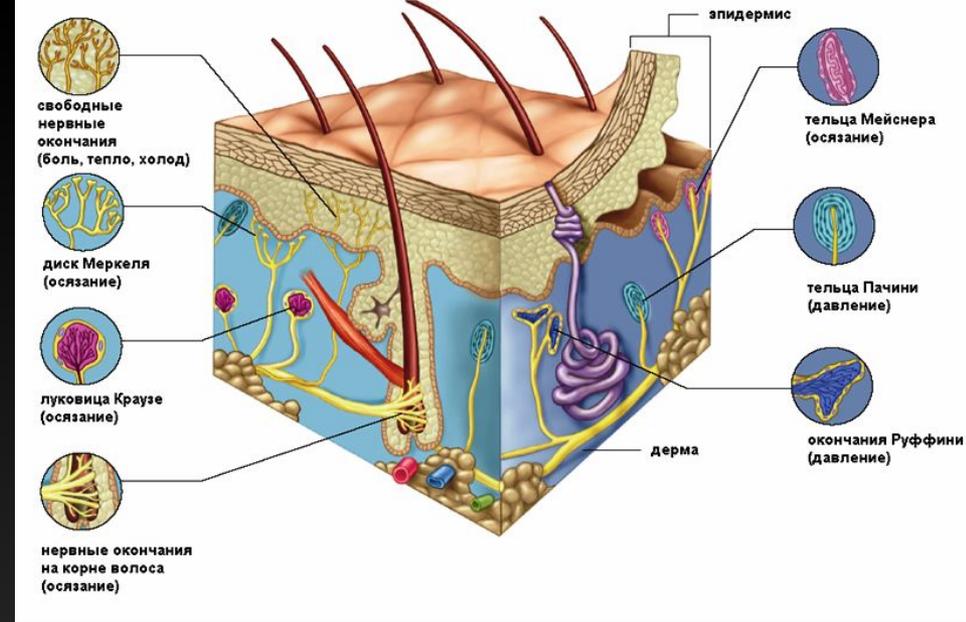
Тактильные ощущения прикосновения, давления и вибрации относятся к отдельным видам ощущений, но воспринимаются одними и теми же рецепторами.

**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 Майсснера** 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 Майсснера, 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.

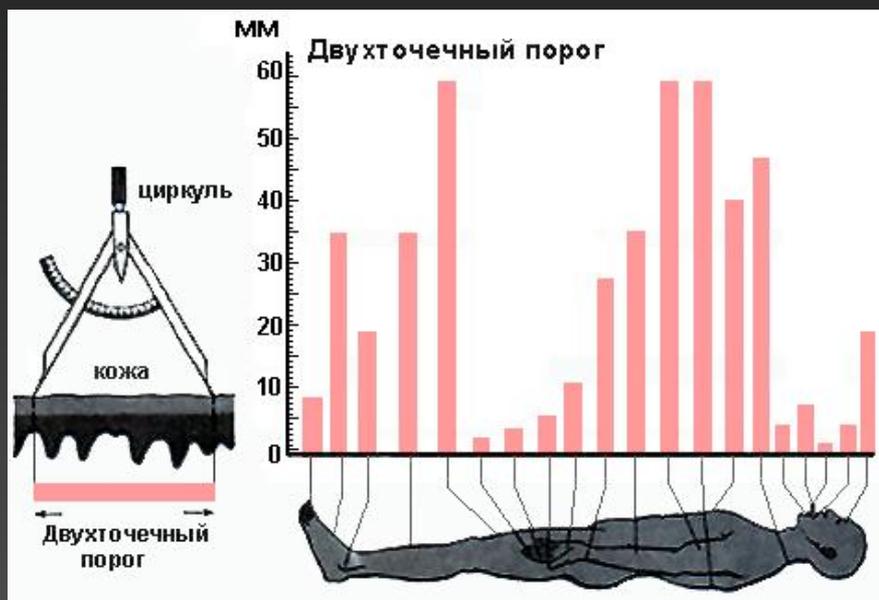
**Колбы Краузе** реагируют на начало деформации кожи и последующие повторные стимулы с умеренно высокой скоростью. Импульсация от них может продолжаться в течение многих секунд после того, как прекратится действие механического стимула.

# 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/см<sup>2</sup>

# 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

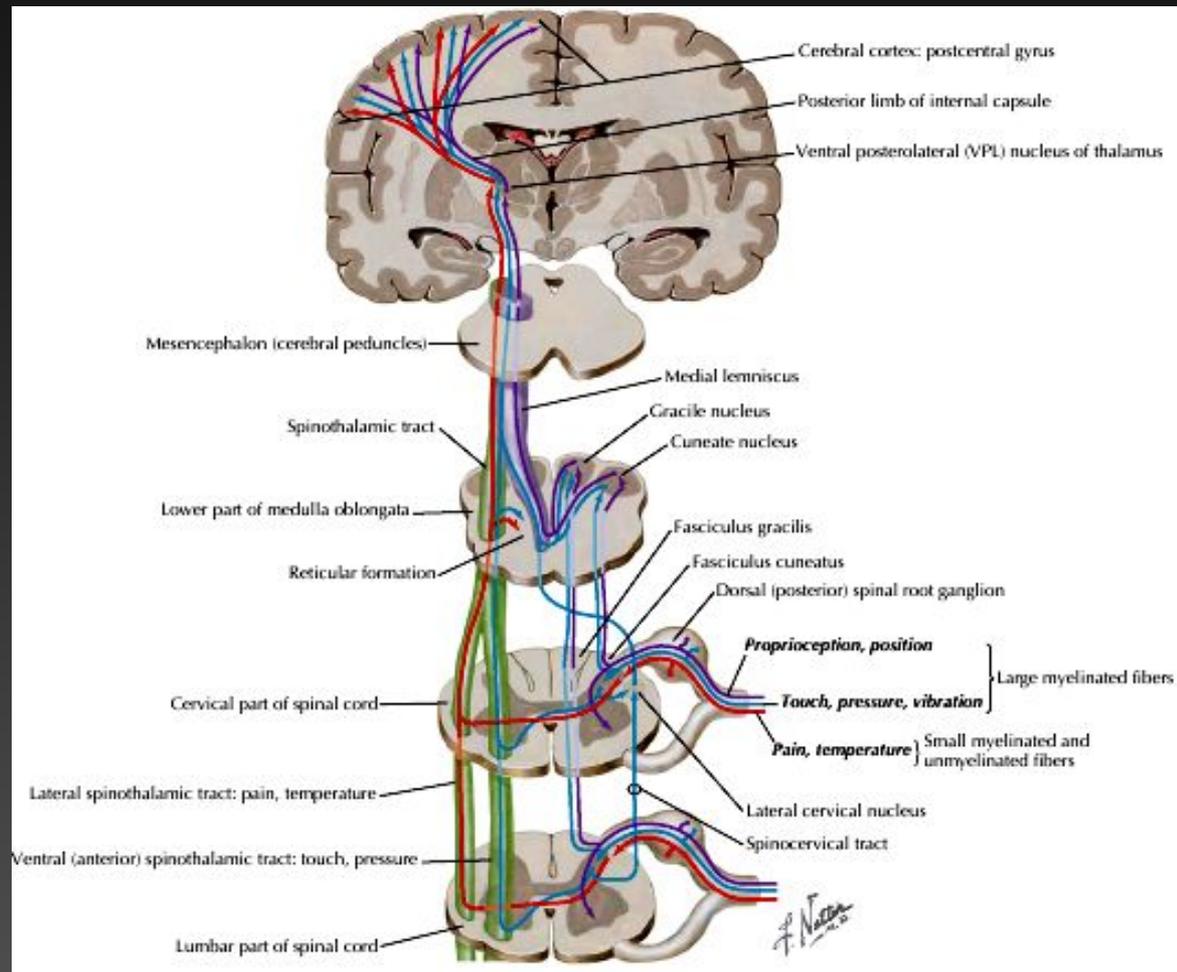
Передача тактильных ощущений тонкой дифференцировки происходит по миелинизированным нервным волокнам со скоростью 30-70 м/с.

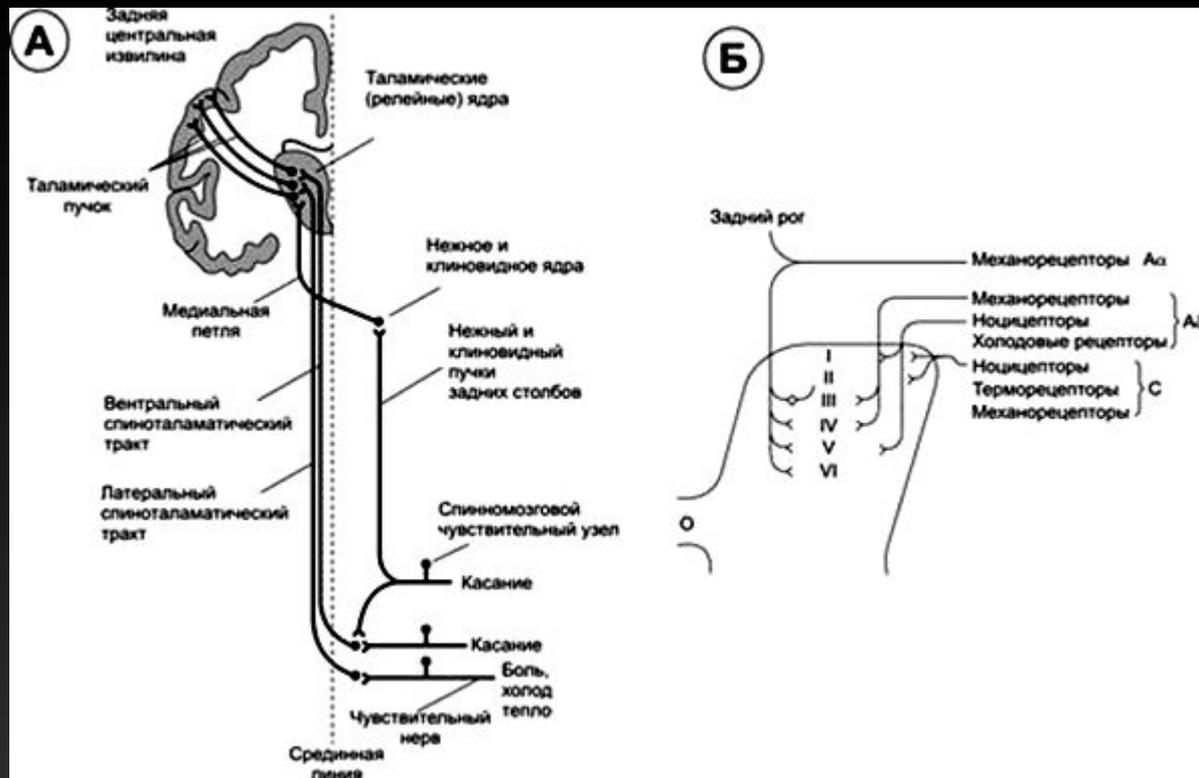
Свободные нервные окончания передают сигналы со скоростью 5-30 м/с.

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

# 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

