

Физиология органов чувств/Одностраничная версия

Материал из Викиучебника — открытых книг для открытого мира
< [Физиология органов чувств](#)

Содержание

- [1 Введение](#)
 - [1.1 Роль информации для живых организмов](#)
 - [1.2 Роль нервной системы в восприятии](#)
 - [1.3 Нейроны в нервной системе](#)
 - [1.3.1 Что такое нейрон?](#)
 - [1.3.2 Строение нейрона](#)
 - [1.3.3 Синапсы](#)
 - [1.3.4 Работа нейрона](#)
 - [1.3.4.1 Миелинизация](#)
 - [1.3.5 Работа химического синапса](#)
 - [1.3.5.1 Суммация](#)
 - [1.4 Виды нейронов, их строение и функции](#)
 - [1.4.1 Чувствительные нейроны](#)
 - [1.4.2 Вставочные нейроны](#)
 - [1.4.3 Эфферентные нейроны](#)
 - [1.5 Центральная и периферическая нервные системы, их роль в восприятии](#)
 - [1.5.1 Общее понятие о нервной системе](#)
 - [1.5.2 Периферическая нервная система](#)
 - [1.5.2.1 Анатомия ПНС](#)
 - [1.5.3 Центральная нервная система](#)
 - [1.5.4 Рефлексы](#)
 - [1.6 Механизмы рецепции](#)
 - [1.6.1 Виды рецепторов](#)
 - [1.6.2 Фоторецепция](#)
 - [1.6.3 Хеморецепция](#)
 - [1.6.4 Механорецепция](#)
 - [1.6.5 Болевая рецепция](#)
 - [1.6.6 Терморецепция](#)
 - [1.6.7 Электрорецепция](#)
 - [1.7 Анализатор](#)
 - [1.7.1 Концепция анализатора](#)
 - [1.7.2 Зрительный анализатор](#)
 - [1.7.3 Слуховой и вестибулярный анализаторы](#)
 - [1.7.4 Обонятельный анализатор](#)
 - [1.7.5 Вкусовой анализатор](#)
 - [1.7.6 Тактильная рецепция, болевой и температурный анализаторы](#)
- [2 Зрение](#)
 - [2.1 Глаз как орган зрения](#)

- [2.2 Эволюция зрительного аппарата](#)
- [2.3 Общее строение глаза человека](#)
 - [2.3.1 Строение глазного яблока](#)
 - [2.3.1.1 Оболочки глазного яблока](#)
 - [2.3.1.2 Краткое описание строения и функций структур глаза](#)
 - [2.3.1.2.1 Слепое пятно](#)
 - [2.3.2 Органы «свиты»](#)
 - [2.3.2.1 Веки](#)
 - [2.3.2.2 Ресницы](#)
 - [2.3.2.3 Брови](#)
 - [2.3.2.4 Слезный аппарат](#)
 - [2.3.2.5 Третье веко](#)
 - [2.3.3 Глазодвигательные мышцы](#)
 - [2.3.4 Палочки](#)
 - [2.3.4.1 Строение палочки](#)
 - [2.3.5 Колбочки](#)
 - [2.3.6 Острота зрения](#)
 - [2.3.6.1 Восприятие зрительного сигнала](#)
 - [2.3.6.1.1 Родопсин](#)
 - [2.3.6.1.2 Последующий ферментативный каскад](#)
 - [2.3.6.1.3 Работа Na⁺ каналов и синапса](#)
- [2.4 Цветовосприятие](#)
 - [2.4.1 Что есть видимый свет?](#)
 - [2.4.2 Несколько слов о цвете](#)
 - [2.4.3 Зрительные рецепторы](#)
 - [2.4.4 Механизм фоторецепции](#)
 - [2.4.4.1 Передача сигнала по сетчатке](#)
 - [2.4.5 Пигменты колбочек](#)
 - [2.4.6 Цвет и зрение](#)
 - [2.4.7 Почему для цветового зрения нужно 3 типа колбочек?](#)
 - [2.4.8 Аномалии цветового зрения](#)
 - [2.4.8.1 Аномальная трихроматия](#)
 - [2.4.8.2 Дихроматия](#)
 - [2.4.8.3 Монохроматия](#)
 - [2.4.9 Цветовое зрение у животных](#)
 - [2.4.10 Коррекция дальтонизма у обезьян путём генной терапии](#)
 - [2.4.11 Цвет и психология](#)
- [2.5 Проводящие пути и зрительные центры](#)
- [2.6 Управление работой глаза](#)
 - [2.6.1 Аккомодация глаза](#)
 - [2.6.2 Адаптация глаза](#)
 - [2.6.2.1 Темновая адаптация](#)
 - [2.6.2.2 Световая адаптация](#)
 - [2.6.3 Глазодвигательные рефлексы](#)
 - [2.6.3.1 Вестибулоокулярный рефлекс \(ВОР\)](#)
 - [2.6.3.2 Саккады](#)
 - [2.6.3.3 Регуляция саккад](#)
- [2.7 Бинокулярное зрение](#)
 - [2.7.1 Поля зрения обоих глаз при бинокулярном зрении перекрываются](#)
 - [2.7.2 Стереоскопическое зрение обуславливает виденье трехмерного образа](#)

- [3.4.3 Нейросенсорные нарушения](#)
 - [4 Обоняние](#)
 - [4.1 Зачем нужно обоняние?](#)
 - [4.1.1 Обоняние, как разновидность хеморецепции](#)
 - [4.1.2 Роль обоняния: выбор пищи, внутривидовая сигнализация](#)
 - [4.1.3 Место обоняния в иерархии других сенсорных систем у различных организмов](#)
 - [4.2 Эволюция обоняния](#)
 - [4.2.1 Дистантная хеморецепция у одноклеточных](#)
 - [4.2.1.1 «Обоняние» у бактерий \(хемочувствительность у прокариот\)](#)
 - [4.2.1.2 «Обоняние» у протистов](#)
 - [4.2.2 Появление специализированных клеток](#)
 - [4.2.3 Обоняние у насекомых](#)
 - [4.2.4 Обоняние у моллюсков](#)
 - [4.2.5 Обоняние у первичноводных позвоночных](#)
 - [4.2.6 Обоняние у амфибий и рептилий](#)
 - [4.2.6.1 Обоняние у амфибий](#)
 - [4.2.7 Обоняние у птиц](#)
 - [4.2.8 Обоняние у млекопитающих](#)
 - [4.3 Строение органов обоняния человека](#)
 - [4.3.1 Особенности строения носа человека, связанные с работой обонятельного эпителия](#)
 - [4.3.2 Обонятельный эпителий](#)
 - [4.3.2.1 Строение обонятельного эпителия](#)
 - [4.3.2.2 Структурные клетки](#)
 - [4.3.2.3 Базальные клетки](#)
 - [4.3.2.4 Вопрос:](#)
 - [4.3.2.5 Чувствительные нейроны](#)
 - [4.3.2.5.1 Строение обонятельного нейрона](#)
 - [4.3.2.5.2 Обонятельные рецепторы \(ОР\) и их гены](#)
 - [4.3.2.5.3 Генерация нервного импульса](#)
 - [4.3.2.5.4 Различия в восприятии запахов](#)
 - [4.3.2.5.5 Длительность жизни нейронов](#)
 - [4.3.2.5.5.1 Вопрос:](#)
 - [4.3.2.6 Обонятельный путь](#)
 - [4.3.3 Вомероназальный орган](#)
 - [4.3.3.1 История](#)
 - [4.3.3.2 Строение](#)
 - [4.3.3.3 Клеточное строение](#)
 - [4.3.3.4 Эмбриональное развитие](#)
 - [4.3.3.5 Функции](#)
 - [4.3.4 Система проводящих нейронных сетей \(афферентные нервы\), путь нервного сигнала](#)
 - [4.3.5 Обонятельные луковицы](#)
 - [4.3.5.1 Строение](#)
 - [4.3.5.2 Функции](#)
 - [4.3.5.3 Нарушения работы луковицы и связанные с этим заболевания](#)
 - [4.3.5.4 Дополнительные обонятельные луковицы](#)
 - [4.3.5.5 Анатомия центрального отдела обонятельного анализатора](#)

- [5.5.2 Отсутствие вкуса](#)
 - [5.5.2.1 Полное отсутствие](#)
 - [5.5.2.2 Неполное отсутствие](#)
- [5.6 Вкус у других животных](#)
 - [5.6.1 Эволюция вкуса у позвоночных](#)
 - [5.6.2 Вкус у рыб](#)
- [6 Кожно-мышечное чувство](#)
 - [6.1 Введение](#)
 - [6.1.1 Что такое кожно-мышечное чувство](#)
 - [6.1.2 Биологический смысл кожно-мышечного чувства](#)
 - [6.2 Типы рецепторов кожно-мышечного чувства](#)
 - [6.2.1 Механорецепторы](#)
 - [6.2.2 Хеморецепторы](#)
 - [6.2.3 Терморецепторы](#)
 - [6.3 Кожные рецепторы](#)
 - [6.3.1 Тактильная чувствительность](#)
 - [6.3.1.1 Быстроадаптирующиеся рецепторы регистрируют силу сигнала](#)
 - [6.3.1.2 Медленно адаптирующиеся рецепторы регистрируют длительность сигнала](#)
 - [6.3.2 Болевая чувствительность](#)
 - [6.3.2.1 Болевые рецепторы реагируют на разнообразные сильные стимулы](#)
 - [6.3.3 Температурная чувствительность](#)
 - [6.3.3.1 Импульс в терморецепторах возникает из-за изменения конформации определенного белка](#)
 - [6.3.3.2 Колбы Краузе отвечают за холодовую чувствительность](#)
 - [6.3.3.3 Тельца Руффини отвечают за тепловую чувствительность](#)
 - [6.3.3.4 Распределение в коже терморецепторов неравномерно](#)
 - [6.4 Рецепторы в мышцах и сухожилиях](#)
 - [6.4.1 Мышечные веретена](#)
 - [6.4.1.1 Мышечные веретена состоят из иннервированных мышечных волокон, окруженных капсулой](#)
 - [6.4.1.2 Главная функция сумчато-ядерных мышечных волокон — измерение скорости растяжения мышцы](#)
 - [6.4.1.3 Главная функция цепочечно-ядерных мышечных волокон — измерение силы растяжения мышцы](#)
 - [6.4.1.4 Особенности работы веретен, роль их в осуществлении рефлексов на примере коленного рефлекса](#)
 - [6.4.1.5 Мышечные веретена также иннервируются эфферентными нервными окончаниями](#)
 - [6.4.2 Сухожильные органы Гольджи](#)
 - [6.4.2.1 Анатомия органа](#)
 - [6.4.2.2 Органы Гольджи предотвращают повреждения мышцы при чрезмерной нагрузке](#)
 - [6.4.2.3 Активация органов Гольджи запускает спинномозговой рефлекс, расслабляющий мышцу](#)
 - [6.5 Центральная соматосенсорная система](#)
 - [6.5.1 Афферентные пути](#)

- [6.5.1.1 Лемнисковый путь \(система заднего столба\) проводит сигналы от механорецепторов и проприорецепторов](#)
 - [6.5.1.2 Спинно-таламический путь \(система переднебокового канатика\) проводит сигналы от ноницепторов и терморекцепторов](#)
 - [6.5.2 Переработка информации на различных уровнях афферентной соматовисцеральной системы](#)
 - [6.5.2.1 Спинной мозг](#)
 - [6.5.2.1.1 Интернейроны спинного мозга выполняют сразу несколько функций](#)
 - [6.5.2.1.2 Особенности восходящих путей](#)
 - [6.5.2.2 Ствол мозга](#)
 - [6.5.2.2.1 Тройничный нерв проводит информацию от рецепторов лица](#)
 - [6.5.2.2.2 Продолговатый мозг отвечает за передачу сигналов, а также за некоторые рефлексы](#)
 - [6.5.2.2.3 Статические и статико-кинетические рефлексы помогают поддерживать удобную позу](#)
 - [6.5.2.3 Таламус](#)
 - [6.5.2.3.1 Вентробазальное ядро](#)
 - [6.5.2.3.2 Неспецифичные ядра](#)
 - [6.5.2.4 Соматосенсорная кора](#)
 - [6.5.2.4.1 Соматосенсорной коре присуща соматотопическая организация](#)
 - [6.5.2.4.2 Нейроны в соматосенсорной коре организованы в виде колонок](#)
 - [6.5.2.4.3 Простые и сложные нейроны](#)
 - [6.5.2.4.4 Афферентные связи соматосенсорной коры](#)
 - [6.5.2.4.5 Соматосенсорная кора отвечает непосредственно за восприятие](#)
 - [6.6 Рефлексы](#)
 - [6.6.1 Спинальные рефлексы](#)
 - [6.6.1.1 Болевой рефлекс](#)
 - [6.6.1.2 Позные рефлексы](#)
 - [6.6.1.2.1 Сухожильные рефлексы](#)
 - [6.6.1.2.2 Рефлексы растяжения](#)
 - [6.6.2 Рефлексы продолговатого мозга](#)
 - [6.6.2.1 Позно-тонические рефлексы](#)
 - [6.6.2.2 Выпрямительные рефлексы](#)
 - [6.6.2.3 Статико-кинетические рефлексы](#)
 - [6.7 Патологии](#)
 - [6.8 Эволюция у позвоночных](#)
- [7 Интерорецепция](#)
 - [7.1 Барорецепторы](#)
 - [7.2 Заключение](#)

Введение

Роль информации для живых организмов

Очевидно, что роль информации для живых организмов первостепенна. На основе полученной и обработанной информации строится всё дальнейшее поведение любого организма, начиная от бактерии и кончая наземными позвоночными животными. Одинаково важно получать информацию как и о состоянии внешней среды, так и о состоянии самого существа. Регуляция любых процессов организма строится на полученной информации. Для её получения в различных организмах возникают разнообразные механизмы: белки рецепторы, потенциалзависимые белки, белки, меняющие конформацию при механическом воздействии и т. д. На основе этих простых механизмов возникают более сложные, например нервная система. В данном учебнике, в основном, будут разбираться механизмы, связанные с нервной системой.

Роль нервной системы в восприятии

Нервная система ответственна за все, что мы делаем, осознаем, за наши мысли и чувства. Именно благодаря нервной системе мы контактируем с окружающим нас миром. Нервная система позволяет нам «видеть», «слышать» и т. д.

Для адекватного взаимодействия организма с внешней средой нужно как минимум три этапа, за каждый из которых отвечает именно нервная система:

- Восприятие раздражителя, будь то свет, боль, давление, температура или любое другое воздействие. Это происходит за счет различных рецепторов, специальных «устройств», каждое из которых реагирует на свой раздражитель.
- Передача информации к нервным центрам. Мы осознаём далеко не всю информацию, которую воспринимает наш организм. Значительная часть информации воспринимается и обрабатывается нервной системой без участия нашего сознания. Поэтому важно, чтобы информация дошла до центров, которые смогут обработать ее и своевременно среагировать.
- Обработка поступающей информации. Уже изученная информация, жизненный опыт, в сумме с недавно поступившей информацией, — благодаря этой совокупности и определяются наши решения, действия, поведение.

Таким образом, нервная система — главный наш механизм для восприятия и взаимодействия с внешней средой. Все, что мы делаем, наше Я — это и есть нервная система, все что воспринимает наш организм, все рефлексы (неконтролируемые ответы на раздражители) — тоже нервная система.

Задача к разделу "Роль нервной системы в восприятии"

Как Вы думаете, почему мы осознаем не всю информацию, воспринимаемую рецепторами?

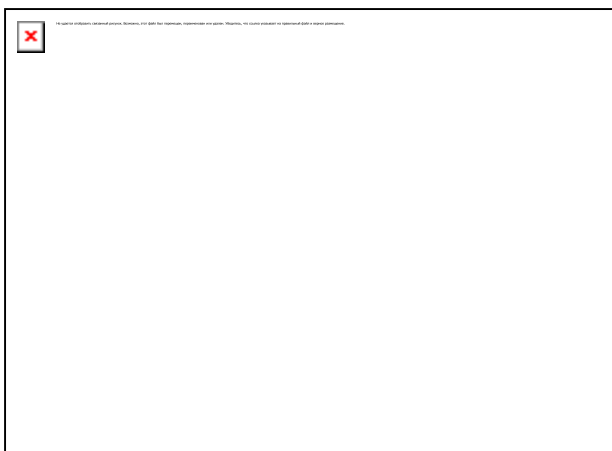
Нейроны в нервной системе

Что такое нейрон?

Нейрон (от греч. *néuron* — нерв) — это структурно-функциональная единица нервной системы. Эта клетка имеет сложное строение и высоко специализирована. В организме

человека насчитывается более триллиона нейронов. Функционирование нейронов поддерживают специальные клетки, называемые нейроглией.

Строение нейрона



Общая схема строения нейрона

Нервная клетка ограничена мембраной из фосфолипидного бислоя. Тело нервной клетки в диаметре составляет от 3 до 100 мкм, содержит ядро (с большим количеством ядерных пор) и другие органеллы (в том числе сильно развитый шероховатый ЭПР с активными рибосомами, аппарат Гольджи). От тела клетки отходят отростки.

Выделяют два основных вида отростков:

1. дендриты — обычно разветвлённые и короткие отростки, служащие для приёма сигналов от других нейронов.
2. аксоны — обычно длинные и передающие сигнал отростки, часто разветвлённые на конце, иногда дающие длинные боковые отростки, называемые коллатеральными.

Цитоскелет проникает в отростки нейрона и поддерживает форму клетки. По цитоскелету транспортируются органеллы и упакованные в мембранные пузырьки вещества (в том числе и нейромедиаторы).

Синапсы

Существует два принципиально разных синапса: электрический и химический

1. Электрический синапс представляет собой высокопроницаемый контакт, образуемый специальными белками коннексонами (коннексоны состоят из шести субъединиц). Расстояния между клетками при таком контакте около 3,5 нм. Сигнал через него передаётся так же как и по всей мембране аксона.
2. Химический синапс представляет из себя особую структуру, состоящую из трёх частей: пресинаптической мембраны — мембраны нейрона, передающего сигнал, постсинаптической мембраны — мембраны клетки, принимающей сигнал и синаптической щели — щели между ними. Все эти три структуры вместе также называются синаптической бляшкой. Химический синапс отличается от электрического тем, что передача сигнала через него происходит за счёт химических веществ, например, ацетилхолина. В отличие от электрических, химические синапсы могут как вызывать нервный импульс на другом нейроне, так

и подавлять его. Такие синапсы называются возбуждающими и тормозными соответственно.

Задача к разделу "Синапсы"

Чем ещё похожи и чем различаются электрические и химические синапсы? Какие плюсы и минусы у этих способов синаптической передачи? Почему химический синапс рассматривается обычно более подробно и считается основным в нервной системе?

Работа нейрона

Потенциал покоя — разность зарядов снаружи и внутри мембраны. При покое концентрация K^+ больше в клетке, а Na^+ — во внешней среде. В мембране есть Na^+ - и K^+ -каналы. Все натриевые каналы в покое закрыты. Так как снаружи натрия больше, чем калия внутри, цитоплазма внутри нейрона заряжена отрицательно относительно межклеточной жидкости. Открыты часть калиевых каналов, но тока через них нет, так как ионы калия удерживаются возникшим из-за неравномерного распределения заряда электрическим полем, которое остаётся постоянным, пока отсутствует ток ионов натрия через мембрану. Для физического описания этого явления используется уравнение Нернста. При возбуждении на некотором участке открываются потенциалзависимые натриевые каналы. Натрий устремляется в клетку, так как его наружная концентрация больше внутренней, да и внутренняя сторона мембраны заряжена отрицательно, что притягивает положительно заряженные ионы. Заряд внутренней стороны мембраны очень быстро становится положительным. Этот процесс называется деполяризацией. Натрий будет входить в клетку до определённого изменения потенциала. Из-за большого тока натрия по градиенту концентрации и маленького тока калия мембрана быстро меняет потенциал. После этого потенциалзависимые натриевые каналы закрываются и не могут открываться некоторое время. Этот период называется рефрактерностью. В то же время, как закрылись натриевые каналы, открываются дополнительные потенциалзависимые калиевые каналы, ток калия наружу резко увеличивается и потенциал возвращается даже чуть меньше чем до открытия натриевых каналов. Как уже было сказано, натриевые каналы некоторое время закрыты и не могут более открываться. Это время называется временем рефрактерности. За этот период концентрация по обе стороны мембраны возвращается примерно к начальной, за счёт диффузии и работы специального фермента — Na^+/K^+ АТФ-азы, которая перекачивает ионы, за счёт расщепления АТФ. Весь этот процесс называется нервный импульс или спайк. Нетрудно понять, что подобные скачки потенциала будут вызывать открытие и соседних каналов, приводящему к волнообразному «движению» спайка. А период рефрактерности не позволит распространяться сигналу в обратную сторону.

Задача к разделу "Работа нейрона"

Почему после деполяризации разность зарядов становится еще меньше, чем была в покое?

Миелинизация

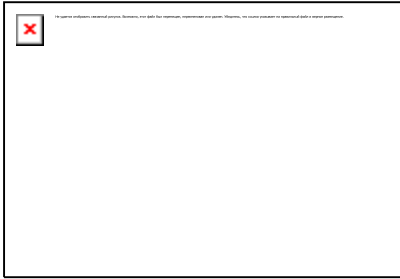


Схема строения нейрона с миелинизированным аксоном

Часто, для ускорения передачи сигнала, участки аксона изолируются специальным веществом, называемым миелином, и функционирование натриевых и калиевых каналов происходит только на определённых участках, называемых перехватами Ранвье. За миелинизацию нервного волокна отвечают специальные клетки — шванновские клетки, а за защиту перехватов Ранвье — астроциты. *Вопрос: Почему не миелинизируются дендриты и тела нейронов?*

Работа химического синапса



Схема строения химического синапса

Спайк приводит к открытию потенциалзависимых кальциевых каналов, в результате чего кальций входит в клетку. Это приводит к выделению в синаптическую щель нейромедиатора — специального сигнального вещества. Градиент концентрации кальция затем восстанавливается, за счёт работы соответствующей АТФ-азы. Нейромедиатор быстро диффундирует к постсинаптической мембране, где открывает специальные натриевые каналы, что приводит к возникновению спайка. В синаптической щели медиатор быстро расщепляется, что обеспечивает кратковременность действия. Это краткий механизм работы возбуждающего синапса. Тормозный медиатор действует похоже, только в результате открываются специальные каналы на другие ионы, что приводит к понижению внутриклеточного потенциала.

Суммация

Суммация — это суммирование вкладов на изменение потенциала от разных ионов. Например действие возбуждающего и тормозного синапсов могут погасить влияние друг друга и спайк на клетке-мишени вообще не возникнет. Выделяют два типа суммации:

1. Пространственная — когда на различные дендриты клетки-мишени действует множество различных синапсов одновременно.
2. Временная — когда действие синапсов разнесено по времени.

Виды нейронов, их строение и функции

Чувствительные нейроны

Чувствительные (рецепторные, афферентные) нейроны — это нейроны, которые своими окончаниями воспринимают различные виды раздражений. Возникший в специализированных нервных окончаниях, в ответ на некое внешнее воздействие, спайк по дендритам проводится к телу нейрона. Тела чувствительных нейронов могут находиться в спинальных ганглиях спинного мозга и в других органах тела. Затем по аксону нервный импульс передаётся вставочным нейронам и далее, обычно, в центральную нервную систему. Поэтому чувствительные нейроны называют также приносящими (афферентными) нервными клетками. Рецепторные нервные окончания различаются по своему строению, расположению и функциям.

Вставочные нейроны

Эфферентные нейроны

Эфферентные нейроны нервной системы, или центробежные нейроны — это нейроны, передающие информацию от нервного центра к исполнительным органам или другим центрам нервной системы. Например, эфферентные нейроны двигательной зоны коры большого мозга — пирамидные клетки, посылающие импульсы к мотонейронам передних рогов спинного мозга, то есть они являются эфферентными для этого отдела коры большого мозга. В свою очередь мотонейроны спинного мозга являются эфферентными для его передних рогов и посылают сигналы к мышцам. Основная особенность эфферентных нейронов — наличие длинного аксона, обладающего большой скоростью проведения возбуждения. Также для эфферентных нейронов характерны сильно ветвящиеся дендриты.

Эфферентные нейроны разных отделов коры больших полушарий связывают между собой эти отделы. Все нисходящие пути спинного мозга (пирамидный, руброспинальный, ретикулоспинальный и т. д.) образованы аксонами эфферентных нейронов соответствующих отделов центральной нервной системы.

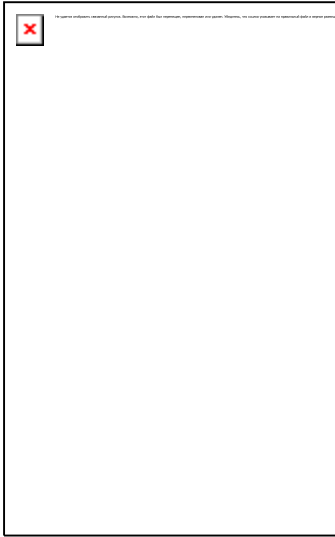
Нейроны автономной нервной системы (например, нейроны ядер блуждающего нерва и боковых рогов спинного мозга, постганглионарные нейроны вегетативных ганглиев) также относятся к эфферентным.

Центральная и периферическая нервные системы, их роль в восприятии

Общее понятие о нервной системе

Вы уже знаете, что существование организма в сложном, постоянно изменяющемся мире невозможно без регуляции и координации его деятельности. Главную роль в регуляции играет нервная система. Кроме того, у человека нервная система составляет материальную основу психики (мышления, речи, сложных форм социального поведения).

Нервная система состоит из нервных клеток — нейронов. Они воспринимают, обрабатывают, передают и хранят информацию. Нейроны состоят из тела, отростков и нервных окончаний. Отростки, передающие сигналы к телу нейрона, называются дендриты. От тела клетки сигнал (нервный импульс) передается по отросткам — аксонам.



Скопления тел нейронов и их дендритов в головном и спинном мозге образуют серое вещество. Длинные отростки нейронов (в основном аксоны) составляют белое вещество головного и спинного мозга. Аксоны и дендриты также входят в состав нервов.

Длинные отростки нервных клеток пронизывают организм и обеспечивают связь головного и спинного мозга с любым участком тела. Разветвления дендритов чувствительных нейронов имеют нервные окончания — рецепторы. Это особые структуры, преобразующие воспринимаемые раздражения в нервные импульсы. Нервные импульсы распространяются по нервным волокнам со скоростью от 0,5 до 120 м/с.

Нервные клетки в местах соединения друг с другом и с другими клетками формируют особые контакты — синапсы. Нейроны, контактируя друг с другом, образуют нейронные сети. По таким сетям и распространяются нервные импульсы.

Нервную систему по месту расположения в организме делят на центральную и периферическую. К центральной нервной системе относят спинной и головной мозг, к периферической — нервы, нервные узлы и нервные окончания. Нервами называются пучки длинных отростков нервных клеток, выходящие за пределы головного и спинного мозга. Нервные узлы (ганглии) — это скопления тел нейронов вне центральной нервной системы.

По другой классификации нервную систему условно подразделяют на соматическую и вегетативную (автономную). Соматическая нервная система управляет работой скелетных мышц. Благодаря ей организм через органы чувств поддерживает связь с окружающей средой. Путем сокращения скелетных мышц выполняются все движения человека. Функции соматической нервной системы подконтрольны нашему сознанию. Высшие центры соматической нервной системы находятся в коре больших полушарий.

Вегетативная (автономная) нервная система (ВНС) управляет работой гладких мышц, сердца и желез. Её работа обычно не контролируется нашим сознанием. Однако на уровне полушарий и ствола мозга нервные центры соматической и вегетативной нервной системы разделить трудно.

Вегетативная нервная система подразделяется на два отдела: симпатический и парасимпатический.

Большинство органов тела человека управляются и симпатическим, и парасимпатическим отделами ВНС. Симпатическая регуляция чаще преобладает в тех случаях, когда человек находится в активном состоянии, выполняя какую-то трудную физическую или умственную работу. Симпатические влияния улучшают кровоснабжение мышц, усиливают работу сердца. Парасимпатические влияния на органы усиливаются в тех случаях, когда человек отдыхает: работа сердца тормозится, давление крови в артериальных сосудах снижается, а вот работа желудочно-кишечного тракта усиливается. Это и понятно: когда же переваривать пищу, как не во время отдыха, в спокойном состоянии.

В основе работы нервной системы ее лежат рефлексy — однотипные ответные реакции организма на воздействия внешней среды или на изменение его внутреннего состояния, выполняемые с участием нервной системы.

Многие наши действия происходят автоматически. Например, при слишком ярком свете мы закрываем глаза, на резкий звук поворачиваем голову, отдергиваем руку от горячего предмета — это безусловные рефлексy. Они совершаются без каких-либо предварительных условий. Безусловные рефлексy наследственно закреплены, они свойственны всем нормальным особям вида; поэтому их еще называют врожденными.

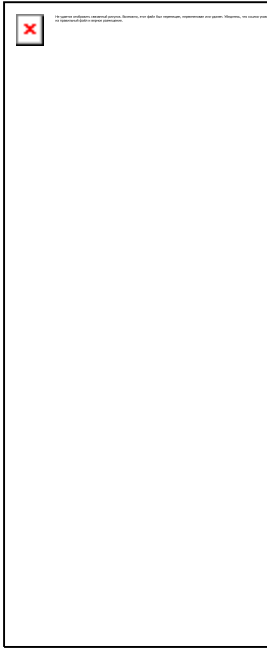
Условные рефлексy — это рефлексy, приобретенные в результате жизненного опыта. Например, если вы долго обедали в один и тот же час, то в это время суток у вас начнет выделяться желудочный сок и без приема пищи.

Путь, по которому проходит нервный импульс от места своего возникновения до рабочего органа, называют рефлекторной дугой. Обычно в ее состав входят чувствительные нейроны с их чувствительными окончаниями — рецепторами, вставочные нейроны и исполнительные (эффektorные) нейроны (двигательные или секреторные). У примитивных животных (например, у гидры) один и тот же нейрон может быть и чувствительным, и двигательным; у них рефлекторная дуга может состоять из одного нейрона. Самая короткая рефлекторная дуга у человека, видимо, состоит из двух нейронов: чувствительного и исполнительного. Сложные дуги состоят из многих нейронов.

Многие наши действия происходят при постоянном контроле центральной нервной системы — головного и спинного мозга. Например, ребенок, увидев знакомую игрушку, протягивает к ней руку: по исполнительным нервным путям от головного мозга пришла команда — что надо делать. Это прямые связи. Вот ребенок схватил игрушку, — тотчас по чувствительным нейронам пошли сигналы о результатах деятельности. Это обратные связи. Благодаря им головной мозг может контролировать точность выполнения команды, вносить необходимые коррективы в работу исполнительных органов.

Нервная и гуморальная регуляция функций нашего организма тесно взаимосвязаны: нервная система управляет работой желез внутренней секреции, а те, в свою очередь, с помощью выделяемых гормонов влияют на нервные центры. Таким образом, эндокринные железы вместе с нервной системой осуществляют нейрогуморальную регуляцию деятельности органов.

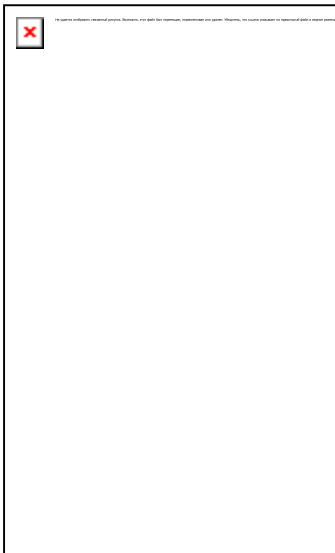
Периферическая нервная система



Строение ЦНС. 1.) Головной мозг 2.) Промежуточный мозг 3.) Средний мозг 4.) Мост 5.) Мозжечок 6.) Продолговатый мозг 7.) Спинной мозг 8.) Шейное утолщение 9.) Поперечное утолщение 10.) Конский хвост

В состав нервной системы входит периферическая нервная система (ПНС, *systema nervosum periphericum*), которая объединяет в себе элементы нервной ткани, расположенные вне пределов как головного, так и спинного мозга. ПНС обеспечивает двустороннюю связь центральных отделов нервной системы с органами и системами организмами.

Анатомия ПНС



Строение ПНС.

ПНС представлена нервами, отходящими от головного и спинного мозга: 12 пар черепных и 31 пару спинномозговых нервов. Также ПНС включает периферическую часть вегетативной (автономной) нервной системы. К ПНС также можно отнести такие элементы нервной ткани, как рецепторы и эффекторы. Периферические нервные стволы состоят из множества миелинизированных и немиелинизированных нервных волокон соединительных оболочек. Нервные волокна можно разделить на два типа:

центростремительные и центробежные. Центростремительные волокна проводят импульсы от рецепторов в ЦНС, поэтому их часто называют чувствительными, а центробежные несут импульс от ЦНС до иннервируемого органа. Также встречаются смешанные нервы — несущие как центростремительные, так и центробежные волокна. В ПНС выделяют две группы волокон: соматические нервные волокна — двигательные и чувствительные, обеспечивающие иннервацию тела (сомы), и висцеральные нервные волокна, осуществляющие иннервацию внутренних органов и сосудов. Волокна образованы отростками нервных клеток — аксонами и дендритами. Тела же этих нейронов обычно находятся в вегетативных ядрах черепных нервов или в рогах спинного мозга. Отростки этих нейронов формируют преганглионарные нервные волокна, идущие до автономных узлов, которые входят в состав автономных сплетений. От клеток этих узлов к органам и тканям направляются постганглионарные (послеузловые) нервные волокна.

Центральная нервная система

К центральной нервной системе (ЦНС) относят спинной и головной мозг, которые состоят из серого и белого вещества. Серое вещество — это скопление тел нейронов и их дендритов, а белое — это аксоны, отростки нервных клеток, имеющие миелиновую оболочку (она придает волокнам белый цвет). Аксоны образуют проводящие пути спинного и головного мозга и связывают различные нервные центры между собой. Главными проявлениями ЦНС являются рефлексы и высшая нервная деятельность. ЦНС состоит из двух отделов:

- Головной мозг
- Спинной мозг

ЦНС связана со всеми органами и тканями через периферическую нервную систему. Связь между различными отделами ЦНС осуществляется с помощью множества отростков вставочных нейронов этих отделов, образующих короткие и длинные проводящие пути. В состав ЦНС входят также клетки нейроглии, которые выполняют в ней опорную функцию, а также участвуют в метаболизме нервных клеток.

Рефлексы

Механизмы рецепции

Виды рецепторов

В периферическом отделе каждого анализатора находятся рецепторные образования. Благодаря рецепторам анализатор воспринимает действие раздражителя и генерирует возбуждение в нервных волокнах. Для выполнения различных задач, будь то определение вкуса или боли, существует свой механизм рецепции.

Фоторецепция

Фоторецепция — восприятия света — является основой зрения. За фоторецепцию отвечают специальные фоторецепторные клетки. Они называются палочками и колбочками. В зрительном анализаторе человека 6-7 млн колбочек и 110—125 млн палочек. Палочки — рецепторы, обеспечивающие черно-белое зрение в условиях слабой

освещенности. Колбочки обеспечивают цветное зрение. Механизм работы фоторецепторов описан в разделе «[Зрение](#)» данного учебника.

Хеморецепция

Хеморецепция — восприятие различных химических веществ. Хеморецепция обеспечивает работу органов вкуса. Реакции хеморецепторов на различные вещества (натрий, хлор, аденозин, глутамат, ионы водорода и др.) приводит к возникновению вкусовых ощущений. Подробнее этот механизм описан в разделе «[Вкус](#)».

Кроме вкуса, хеморецепторы обеспечивают обоняние. За счет реакции обонятельных рецепторов на различные вещества, которые находятся вокруг нас, мы улавливаем запахи. При этом чувствительность этих рецепторов невероятно высока, возбуждение может произойти даже от одной молекулы пахучего вещества. Механизм восприятия запахов подробнее описан в разделе «[Обоняние](#)».

Особый вариант хеморецепции используется в формировании болевых ощущений. Информация о роли механизма хеморецепции в ощущении боли дана в разделах «[Болевая рецепция](#)» и «[Кожно-мышечное чувство](#)» данного учебника.

Механорецепция

Механорецепция — важная составляющая кожно-мышечного чувства. Именно механорецепция составляет основу чувства, которое мы называем осязанием. Помимо этого, некоторые варианты механорецепции замешаны в формировании болевых ощущений (см. раздел «[Болевая рецепция](#)»). Механизм механорецепции подробно описан в разделе «[Кожно-мышечное чувство](#)».

Механорецепция также лежит в основе работы органов слуха. Ведь звук — это механические колебания среды (воды или воздуха). У многих водных и некоторых наземных организмов на механорецепции основаны и другие варианты так называемого вибротактильного чувства. Например, органы боковой линии круглоротых, рыб и личинок амфибий позволяют ощущать колебания и токи воды.

Болевая рецепция

Болевая рецепция, чувствительность к боли, причастна к формированию кожно-мышечного чувства. Существуют особые болевые рецепторы. Их другое название — ноцицепторы. Различают механоноцицепторы, воспринимающие механическое разрушение тканей, и хемоноцицепторы, реагирующие на специальные вещества, изменение нормального уровня метаболитов и недостаток кислорода. Подробнее механизм болевой рецепции описан в разделе «[Кожно-мышечное чувство](#)».

Терморецепция

Терморецепция — восприятие тепла и холода — тоже является частью кожно-мышечного чувства. Терморецепторы реагируют на изменения температуры. Существуют тепловые и холодные терморецепторы. Всего холодных рецепторов насчитывают около 250 000, а тепловых — 30 000. На поверхности кожи они распределены неравномерно. Подробно механизм терморецепции описан в разделе «[Кожно-мышечное чувство](#)».

Электрорецепция

Электрорецепция — способность воспринимать электрические сигналы из окружающей среды. Используется в основном для электролокации и коммуникации между животными. Электрорецепция редко встречается в природе. Она обнаружена у некоторых видов рыб (напр. у некоторых представителей семейства сомовые), млекопитающих (утконосы и ехидны) и беспозвоночных. У человека специализированных электрорецепторов нет, поэтому этот вид рецепции почти не рассматривается в данном учебнике.

Задача к разделу "Механизмы рецепции"

Как Вы думаете, почему тепловых рецепторов намного больше, чем холодных?

Анализатор

Концепция анализатора

Анализаторы — физиологические системы, обеспечивающие восприятие, проведение и анализ информации из внутренней и внешней среды и формирующие специфические ощущения.

По И. П. Павлову в каждом анализаторе выделяют три отдела:

- Периферический отдел анализатора представлен рецепторными образованиями органов чувств. Он воспринимает действие раздражителя и обеспечивает генерации возбуждения в нервных волокнах. Благодаря рецепторам достигается обнаружение, восприятие раздражителей, кодирование информации и ее передача на афферентные волокна.
- Проводниковый отдел образован афферентными нейронами и проводящими путями мозга. В этом отделе происходит распределение направления потоков и отсеивание избыточной информации, ее перекодирование и преобразование.
- Центральный конец анализатора — это участки коры больших полушарий, воспринимающие афферентные сигналы, выполняющие их детектирование, опознавание образов, высший анализ поступающей информации и ее интеграцию.

Один из принципов классификации анализаторов — их подразделение по характеру ощущений, возникающих в результате воздействия на соответствующие рецепторы. По этой классификации выделяют: обонятельный, вкусовой, слуховой, зрительный, вестибулярный, тактильный, температурный и другие анализаторы.

Зрительный анализатор

Зрение (*зрительный анализатор*) — это совокупность структур, воспринимающих световое излучение (электромагнитные волны длины 390—700 нм) и формирующих зрительные ощущения. Оно позволяет различать освещенность предметов, их цвет, форму, размеры, характеристики передвижения, расстояние, на котором они расположены, пространственную ориентацию в окружающем мире. Через данный анализатор поступает 80-90 % всей информации об окружающей среде.

Слуховой и вестибулярный анализаторы

Слух (*слуховой анализатор*) — это совокупность механических, рецепторных и нервных структур, воспринимающих и анализирующих звуковые колебания. Орган слуха (периферический отдел слухового анализатора) — ухо, которое преобразует различные параметры звука (интенсивность, частоту, длительность) в активность периферических и центральных слуховых нейронов, на основе чего строится субъективное восприятие характеристик звука (громкость, высота, продолжительность). Бинауральный слух — это способность слышать одновременно двумя ушами и определять локализацию источника звука.

Равновесие (*вестибулярный анализатор*) обеспечивает восприятие информации о прямолинейных и вращательных ускорениях движения тела и изменениях положения головы в пространстве, а также о действии земного тяготения. Ему принадлежит важная роль в пространственной ориентации, поддержании позы и регуляции движений.

Обонятельный анализатор

Обоняние (*обонятельный анализатор*) позволяет определять присутствие в воздухе или в воде пахучих веществ. Он способствует ориентации организма в окружающей среде и совместно с другими анализаторами формированию ряда сложных форм поведения.

Вкусовой анализатор

Вкус (*вкусовой анализатор*) обеспечивает возникновение вкусовых ощущений. Его главное назначение заключается как в оценке вкусовых свойств пищи, так и в определении ее пригодности к употреблению, а также в формировании аппетита.

Тактильная рецепция, болевой и температурный анализаторы

Осязание (*тактильная рецепция*) заключается в способности ощущать прикосновения, воспринимать что-либо рецепторами, расположенными в коже, мышцах, слизистых оболочках. Различный характер имеют ощущения, вызываемые прикосновением, давлением, вибрацией и т. д.

Боль (*болевой анализатор*). Боль — субъективно тягостное ощущение человека, возникающее в результате действия сверхсильных или повреждающих факторов на организм. Ощущение боли сопровождается рядом вегетативных, соматических, эмоциональных и поведенческих проявлений.

Температура (*температурный анализатор*) обеспечивает восприятие степени изменения температуры окружающей среды.

Зрение

- [\[2\] Сайт The Visual System](#)
- [Физиология глаза, видео](#)

Глаз как орган зрения

Эволюция зрительного аппарата

[Сетчатка](#) нашего [глаза](#) имеет удивительное эволюционное происхождение. У позвоночных сосуды сетчатки и нервы расположены поверх фоторецепторных клеток, а значит — свет должен пройти через несколько слоев клеток? прежде чем попасть на [палочки](#) и [колбочки](#). Для решения проблем, вызванных таким устройством сетчатки, у позвоночных существует ряд адаптаций. Например, у нервов, идущих поверх светочувствительной части сетчатки, отсутствует миелиновая оболочка. Это повышает их прозрачность, но снижает скорость передачи сигнала.

Часть сетчатки, через которую проходят нервы к [головному мозгу](#), называется слепое пятно. Из-за этого в данной области отсутствуют светочувствительные клетки. Схожие по строению глаза [головоногих](#) лишены этого недостатка. Из этого следует, что и у позвоночных могли бы быть глаза без слепых пятен.

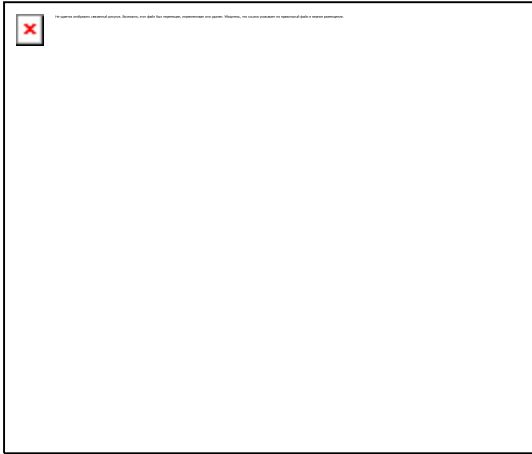
Такое строение сетчатки объясняется тем, что у далеких предков позвоночных животных, очень похожих на [ланцетника](#), были фоторецепторы, обращенные во внутреннюю полость спинной нервной трубки. Нервная трубка, сформировалась путем выпячивания нервной пластинки, представлявшей собой специализированный участок эпителия. Таким образом, изначально фоторецепторы смотрели наружу, в сторону света. Но, когда формировалась спинная нервная трубка, они оказались обращенными во внутреннюю полость этой трубки. Для ланцетника, и других животных, подобных ему, это не имеет особого значения, потому что они очень маленькие и совсем прозрачные.

Более сложные глаза позвоночных формируются из выпячиваний передней части спинной нервной трубки, ставшей головным мозгом. Но при этом фоторецепторы так и остались обращенными вовнутрь. Потому что никакая мутация не могла бы вывернуть их наружу при таком формировании нервной системы, наследовавшемся позвоночными от своих, похожих на ланцетника, предков.

Общее строение глаза человека

Строение глазного яблока

[Глаз](#) (глазное яблоко) — это структура примерно сферической формы диаметром около 24 мм и массой 7 грамм. Расположено глазное яблоко в [глазнице](#), специальном углублении [черепа](#). Там его удерживают четыре прямые и две косые [мышцы](#), они же управляют его движениями. Схема строения глаза приведена на схеме ниже.



Строение глазного яблока

Оболочки глазного яблока

Ядро глазного яблока окружают три оболочки:

- 1 Наружная (фиброзная) оболочка глазного яблока, к которой прикрепляются наружные мышцы глазного яблока, выполняет защитную функцию и благодаря тургору обуславливает форму глаза. Она состоит из роговицы и склеры.
- 2 Средняя (сосудистая) оболочка глазного яблока играет важную роль в обменных процессах, обеспечивая питание глаза и выведение продуктов обмена. Она богата кровеносными сосудами и пигментом. Она образована радужкой, ресничным телом и собственно сосудистой оболочкой.
- 3 Внутренняя (сетчатая) оболочка глазного яблока — сетчатка — это рецепторная часть зрительного анализатора, здесь находятся фоторецепторные клетки, анализирующие свет.

Краткое описание строения и функций структур глаза

- 1 [Склера](#) — плотная оболочка белого цвета, защищающая глаз и поддерживающая его форму.
- 2 [Роговица](#) — прозрачная оболочка, преломляющая свет и направляющая его на сетчатку.
- 3 [Конъюнктива](#) — тонкий прозрачный слой клеток, защищающих роговицу, переходящий в эпителий века.
- 4 [Веко](#) — кожная складка, защищающая глазное яблоко от повреждений и сетчатку от слишком яркого света.
- 5 [Сосудистая оболочка](#) — слой пронизанный кровеносными сосудами, питающими сетчатку, и покрытый специальным пигментом, предотвращающим отражение света.
- 6 Ресничное тело — место, где соединяется склера и роговица. Содержит клетки эпителия, кровеносные сосуды и ресничную мышцу.
- 7 Ресничная мышца — гладкомышечное кольцо, состоящее из кольцевых и радиальных мышечных волокон, которые изменяют кривизну хрусталика при аккомодации.
- 8 [Циннова связка](#) — соединяет хрусталик и ресничное тело.

- 9 [Хрусталик](#) — упругая выпуклая линза, обеспечивает фокусировку лучей на сетчатке за счет изменения кривизны и разделяет водянистую влагу и стекловидное тело.

Вопрос № 1. Назовите несколько возможных причин возникновения болезни вывихнутого хрусталика (полного или частичного смещения хрусталика с места обычного положения).

- 10 [Водянистая влага](#) — прозрачный солевой раствор между роговицей и хрусталиком.
- 11 [Радужка](#) — кольцевая диафрагма, определяющая цвет глаз. Разделяет пространство водянистой влаги на переднюю и заднюю камеры. Регулирует входящего в глаз света.

Вопрос № 2. Как зависит зрение от цвета глаз?

- 12 [Зрачок](#) — центральное отверстие радужки.
- 13 [Стекловидное тело](#) — прозрачная желеобразная масса, поддерживающая форму глазного яблока, заполняя его изнутри.
- 14 [Центральная ямка](#) — точка фокусировки основной части световых лучей, самая сильная по остроте зрения часть сетчатки.
- 15 [Зрительный нерв](#) — пучок аксонов, идущий от сетчатки в головной мозг.
- 16 [Слепое пятно](#) — место отхождения зрительного нерва от сетчатки.

Слепое пятно

Слепое пятно (диск зрительного нерва) — это небольшой участок [сетчатки](#), нечувствительный к свету вследствие того, что эта область лишена фоторецепторов ([палочек](#) и [колбочек](#)).

[Файл:Photo is retina yellow spot blind spot78.JPG](#)

Фотография сетчатки глаза

Отсутствие рецепторов объясняется тем, что слепое пятно образовано аксонами ганглиозных клеток, которые собираются в районе слепого пятна и образуют ствол [зрительного нерва](#).

[Файл:Visual field blind spot eye11.JPG](#)

Зрительные поля желтого пятна (красный цвет) и слепого пятна (синий цвет).

Слепое пятно находится на задней поверхности зрительной части сетчатки и представляет собой овальное возвышение диаметром около 1,88 мм. Недалеко от него, на расстоянии примерно 4 мм, расположено [желтое пятно](#), в пределах которого находится зрительная ямка- зона наивысшей остроты зрения. Участок склеры в области слепого пятна называется *продырявленной пластинкой*, через её отверстия пучки зрительного нерва выходят из глаза. Слепое пятно есть у каждого здорового человека, и поэтому мы не видим около 2 % изображения. Но почему же мы не ощущаем такой значительной потери информации? Это происходит по двум причинам.

- Во-первых, из-за того, что слепые пятна правого и левого глаза располагаются симметрично, зрительные поля этих слепых пятен не совпадают. И, следовательно,

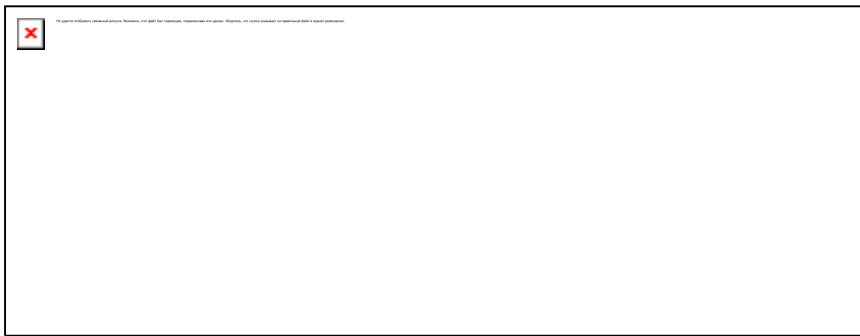
на диск зрительного нерва правого и левого глаза попадают неодинаковые части проецируемого изображения.

- Во-вторых, быстрые движения глаз позволяют получать информацию о любой области рассматриваемого человеком изображения. Поэтому отсутствие сигналов от слепого пятна наш мозг способен замещать информацией, поступившей от ближайших к нему фоторецепторов.

Слепое пятно глаза открыто французским физиком Эдмом Мариоттом в 1668 г. Он использовал свое открытие для развлечения придворных короля Людовика XIV. Эксперимент проходил так: Мариотт помещал двух вельмож на расстоянии двух метров друг напротив друга и просил их рассматривать одним глазом некоторую точку сбоку. Тогда каждому казалось, что у его партнера нет головы. Это происходило потому, что голова попадала в сектор слепого пятна смотрящего глаза.

Широко известен рисунок Мариотта для нахождения слепого пятна.

Сначала закройте правый глаз и левым глазом посмотрите на правый крестик, который обведён кружочком. Держите лицо относительно монитора горизонтально. Потом, не сводя взгляда с правого крестика, приближайте и отдаляйте лицо от монитора и одновременно следите за левым крестиком, при этом, не переводя на него взгляд. В определённый момент левый крестик исчезнет.

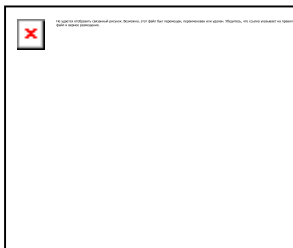


Так же интересно [эволюционное происхождение](#) слепого пятна. Например, у [головоногих моллюсков](#), имеющих сходное с позвоночными строение глаза, отсутствует слепое пятно.

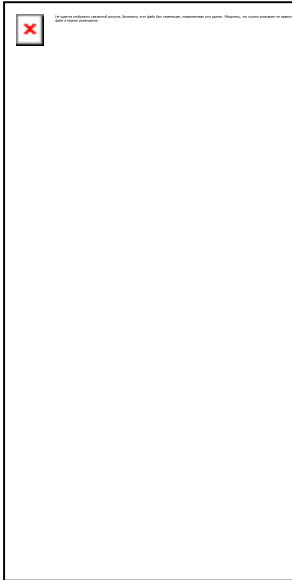
Органы «свиты»

Органы свиты защищают глаз от воздействий внешней среды. К ним относят веки, брови, ресницы, а также слезный, или придаточный аппарат. Рассмотрим подробнее каждый из этих органов.

Веки



Сагитальный разрез глаза с закрытыми веками



Саггитальный разрез верхнего века



Мышцы и сухожилия век

Веки — подвижные «заслонки», которые прикрывают переднюю поверхность глазного яблока, защищая его от вредных внешних воздействий. В толще век заложена плотная пластинка из соединительной ткани, а также круговая мышца, замыкающая глазную щель. Скользя по глазу при мигательных движениях, веки равномерно распределяют слезу и поддерживают необходимую влажность поверхности глаза и, кроме того, смывают с нее попавшие мелкие инородные тела и способствуют их удалению. Свободные края верхнего и нижнего века плотно прилегают друг к другу при их смыкании.

Края век соединяются у наружного и внутреннего концов, образуя глазную щель миндалевидной формы. Наружный угол глазной щели острый, а внутренний тупой, в виде подковы. Веки имеют толщину примерно 2 мм. Веко имеет переднее, слегка сглаженное ребро, из которого растут ресницы, и заднее, более острое ребро, которое обращено к глазному яблоку и плотно прилегает к нему. По всей длине века между передним и задним ребром имеется полоска ровной поверхности, которая называется интермаргинальным пространством. Кожа век очень тонкая и легко собирается в складки. Также кожа век имеет нежные пушковые волоски и сальные (мейбомиевы) и потовые железы. Мейбомиевы железы располагаются в толще хрящевой пластинки параллельными рядами. Эти железы (около 30 в каждом веке) открываются позади корней ресниц, в интермаргинальное пространство. Сальный секрет, который они выделяют, участвует в формировании поверхностного слоя пленки, препятствующего испарению слезы и скатыванию ее через край века на кожу лица.

Во время бодрствования человек постоянно рефлекторно моргает. Этот рефлекс осуществляется при раздражении многочисленных нервных окончаний роговицы. Он возникает в ответ на малейшее пересыхание роговицы, при яркой вспышке света, при воздействии струи воздуха, при появлении в атмосфере едких паров и газов, а также при малейшем прикосновении к ресницам или внезапно появившейся угрозе повреждения

роговицы (быстро приближающийся в поле зрения предмет). Плотное смыкание век во время сна препятствует засорению и высыханию глаз.

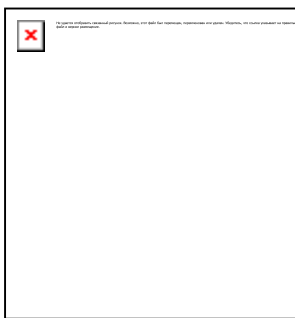
Ресницы

Ресницы образуют заслон из двух — трех рядов, защищающий глазную щель. Они предотвращают попадание в глаз пыли и других мелких частиц, а также частично прикрывают глаз от излишнего света. Ресницы располагаются на верхнем и нижнем веке: примерно 100—150 коротких волосков на верхнем веке и вдвое меньше на нижнем. Около корня каждой ресницы располагаются сальные железки и видоизмененные потовые железы, выводные протоки которых открываются в волосяные мешочки ресниц. Через каждые 3—5 мес. ресницы заменяются новыми.

Брови

Брови — это дугообразное возвышение кожи над глазами. Оно покрыто короткими волосами и снабжено особым мускулом (*corrugator supercilii*). Брови предназначены для защиты глаз от капель пота или дождя, который стекает со лба.

Слезный аппарат



Слезный аппарат правого глаза

Слезные органы по выполняемой функции и расположению делятся на слезосекреторные и слезоотводящие. К секреторному аппарату относятся слезная железа и ряд добавочных мелких железок, которые рассеяны в сводах конъюнктивного мешка.

Слезная железа находится в лобной кости и имеет дольчатое строение. Она альвеолярно-трубчатая. Выводные ее протоки открываются в мешок конъюнктивы в латеральной части верхнего свода. Выделяющаяся слезная жидкость оттекает в угол глазной щели к слезному озеру. При закрытых глазах слеза течет по так называемому слезному ручью, который образуется между задними гранями краев обоих век и глазным яблоком. Исходящие из отверстий два тонких слезных канальца обходят слезное озеро и впадают порознь или вместе в слезный мешок (верхний слепой конец носослезного протока, который лежит в особой костной ямке у внутреннего угла глазницы). Носослезный проток открывается в носовую полость. Слеза, поступающая из слезных желез, благодаря мигательным движениям век равномерно распределяется по поверхности глазного яблока, в основном по роговице.

Слеза представляет собой прозрачную жидкость со слабощелочной реакцией. Воды в ней 97,8 %, солей 1,8 %, остальную часть составляют белки, липиды, мукополисахариды и другие органические компоненты.

Слезные органы выполняют важнейшую защитную функцию. Слеза постоянно необходима для увлажнения роговицы, для улучшения ее оптических свойств и для вымывания попавших в глаз из воздуха мелких частиц. Слеза содержит фермент [лизоцим](#), поэтому обладает бактерицидным действием.

В нормальных условиях для смачивания глазного яблока требуется незначительное количество слезы (0,4—1 мл за сутки); это количество могут выработать и слезные конъюнктивальные добавочные железы. Основная слезная железа вступает в действие лишь в особых случаях: при попадании в глаз частиц из окружающей среды или при контакте с раздражающими газами, при действии ослепляющего света, а также быстром пересыхании роговицы (у жаркого костра, на сильном ветру), при раздражении слизистой оболочки рта или носа (например, горчицей, нашатырным спиртом и др.), при сильной боли и эмоциональном возбуждении (радость, горе).

Чувствительную иннервацию слезной железы обеспечивает слезный нерв, исходящий из I ветви тройничного нерва. А кроме этого железу иннервируют парасимпатические и симпатические нервные волокна. Центр слезоотделения лежит в верхнем отделе продолговатого мозга и взаимодействует с другими центрами, реагируя на сигналы, поступающие от разных рецепторов.

Задание: *Человек режет лук. Предложите схему рефлекса, в результате которого у него начинают слезиться глаза.*

Третье веко

Глазодвигательные мышцы

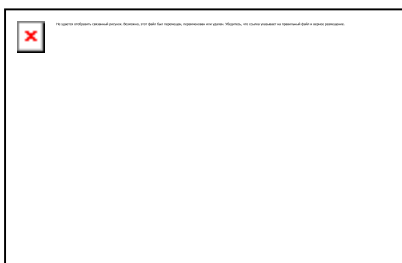


Схема глазодвигательных мышц: 2. верхняя прямая мышца 3. нижняя прямая мышца 4. медиальная прямая мышца 5. латеральная прямая мышца 6. верхняя косая мышца 8. нижняя косая мышца 9. мышца, поднимающая верхнее веко

Глаза движутся под действием мышц, которые иннервируются глазодвигательным, блоковым и отводящим нервом. За движение глаз ответственны шесть мышц: верхняя прямая, нижняя прямая, медиальная прямая, латеральная прямая, верхняя косая и нижняя косая (см. рис.). Существует шесть основных дукций (движений глазного яблока): аддукция, абдукция, супрадукция, инфрадукция, инциклодукция, эксциклодукция.

- *Аддукция* — поворот глаза к носу. Совершается медиальной прямой мышцей.
- *Абдукция* — поворот глаза к виску. Совершается латеральной прямой мышцей.
- *Супрадукция* — поднятие глаза в сторону лба. Совершается верхней прямой мышцей.
- *Инфрадукция* — опускание глаза в сторону подбородка. Совершается нижней прямой мышцей.

- *Инциклодукция* — верхняя окружность глаза приводится к носу. Совершается верхней косой мышцей.
- *Эксциклодукция* — верхняя окружность глаза приводится к виску. Совершается нижней косой мышцей.

Движения одного глаза независимо от другого невозможны, всегда сокращается как минимум одна пара глазодвигательных мышц.



Аддукция



Абдукция



Супрадукция



Инфрадукция



Инциклодукция



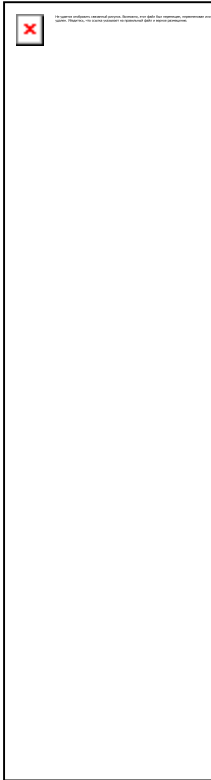
Палочки

Палочки — [фоторецепторы](#), чувствительные ко всему видимому свету. Порог их возбуждения гораздо ниже, чем у колбочек (реагируют на 1 квант света). Они передают нервный импульс при световом раздражении. Благодаря своей высокой чувствительности, они обеспечивают сумеречное зрение. В сетчатке глаза человека содержится в 20 раз меньше колбочек, чем палочек (около 120 миллионов палочек). Длина палочки 0,06 мм, а диаметр 0,002 мм. Палочки расположены в фоторецепторном слое сетчатки, частично погружены в эпителий сосудистой оболочки. Плотность палочек на разных участках разная (от 20 до 200 тысяч на квадратный миллиметр). Больше всего палочек расположено на периферии (ок. 5 мм от центральной ямки), а в центральной ямке они практически отсутствуют. Кроме того, сигналы от палочек подвергаются конвергенции (слиянию сигналов от разных колбочек, ведущему к усилению и смещению сигнала). Поэтому палочковое зрение менее острое, чем колбочковое. Чувствительность палочек обеспечивает зрительный пигмент родопсин, или зрительный пурпур. Поэтому, палочки не способны различать цвета. Родопсин расположен на наружной поверхности мембран наружного сегмента. (80 % всех белков мембраны — родопсин). Внутренний сегмент палочек постоянно обновляется. Во внутреннем сегменте постоянно стоит мембрана дисков. Она встраивается у основания наружного сегмента и сдвигает диски к кончику наружного сегмента. С кончика наружного сегмента диски постоянно удаляются и перевариваются клетками пигментного эпителия. Примерно за 10 дней мембрана проходит от основания до кончика наружного сегмента.

Строение палочки

По строению палочки очень похожи на колбочки. У палочки выделяют 4 участка. 1. Наружный сегмент (светочувствительный участок) имеет цилиндрическую форму. Здесь световая энергия преобразуется в нервный импульс. Состоит из стопки уплощенных мембранных пузырьков, на мембранах которых находится родопсин. Снаружи стопка из 600—1000 мембранных пузырьков окружена наружной мембраной. 2. Перетяжка (связующий отдел). Обеспечивает отделение внутреннего сегмента от наружного. Связь между сегментами осуществляет пара ресничек, переходящих из одного сегмента в другой, и цитоплазма. Реснички в колбочках содержат только 9 периферических дублетов микротрубочек (отсутствует пара центральных микротрубочек, характерных для ресничек). 3. Внутренний сегмент. Состоит из наружной части — эллипсоида (содержит митохондрии) и внутренней зоны — миоида (содержит ЭПС и аппарат Гольджи). Внутренний сегмент является областью активного метаболизма. Митохондрии эллипсоида доставляют энергию для фоторецепции. На полирибосомах в миоиде синтезируются белки, участвующие в образовании мембранных дисков и зрительного пигмента. В этом же участке расположено ядро. 4. Синаптическая область. Место образования клеткой синапсов с биполярными клетками. Многие биполярные клетки связаны синапсами с несколькими палочками, обеспечивая конвергенцию. Медиатором является L-глутамат, выделяемый на окончаниях биполярных и ганглиозных клеток.

Колбочки



Строение колбочки (сетчатка): 1 — наружный сегмент (содержит мембранные полудиски), 2 — связующий отдел (перетяжка), 3 — внутренний сегмент (содержит митохондрии), 4 — синаптическая область.

Строение колбочки. Колбочку принято разделять на 4 части: 1. Наружный сегмент (светочувствительный участок). Содержит мембранные полудиски, собранные в стопки, подобно гребню, представляют собой складки плазматической мембраны. Полудиски никогда не отделяются от краевой мембраны, а внутридисковое пространство остается открытым во внеклеточную среду. В полудисках содержатся фотосинтетический пигмент йодопсин. Длина наружного сегмента редко превышает 30 мкм, а диаметр составляет до 5 мкм у основания. У колбочек периферии глаза наружный сегмент длиннее, чем у «центральных» колбочек. 2. Перетяжка (связующий отдел). Обеспечивает отделение внутреннего сегмента от наружного. Связь между сегментами осуществляет параресничек, переходящие из одного сегмента в другой и цитоплазма. Реснички содержат только 9 периферических дублетов микротрубочек (отсутствует пара центральных микротрубочек, характерных для ресничек). 3. Внутренний сегмент. Содержит митохондрии, доставляющие энергию для процессов зрения, является областью активного метаболизма. Также во внутреннем сегменте на полирибосомах синтезируются белки, участвующие в образовании мембранных дисков и зрительного пигмента. В этом же участке расположено ядро. 4. Синаптическая область. Место образования клеткой синапсов с биполярными клетками. Медиатором является глутамат, выделяемый на окончании биполярных и ганглиозных клеток.

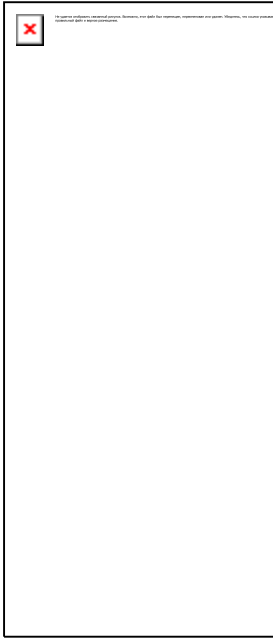


Схема палочки человеческого глаза

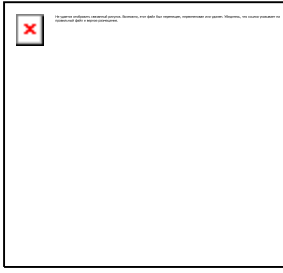
Вопрос: зачем нужно разделение фоторецепторов на палочки и колбочки?

Острота зрения

Острота зрения — способность различать мелкие детали объекта. Один участок сетчатки может чётко различать две рядом расположенные точки, а другой будет воспринимать их как единое расплывчатое пятно. Острота зрения повышается с увеличением числа колбочек на единицу площади. Поэтому, чтобы рассмотреть объект детально, взгляд переводится так, чтобы объект проецировался на центр сетчатки, в центральное поле, где колбочки сконцентрированы, а палочек почти нет. В центральной ямке расположено 90 % всех колбочек сетчатки. Большинство биполярных нейронов связано с одной колбочкой. Соотношение колбочек и биполярных нейронов 1:1 обеспечивает максимальную остроту зрения, так как каждая часть изображения воспринимается особой клеткой, препятствуя смешению информации, полученной с разных колбочек. Благодаря этому человек способен воспринимать быстрые движения.

Восприятие зрительного сигнала

Основная функция [рецепторов глаза](#) — способность улавливать электромагнитное излучение с определенными длинами волн ([свет](#)) и генерировать в ответ на него [нервные импульсы](#), которые затем передаются в [головной мозг](#) для формирования воспринимаемого [образа](#). [Сетчатка глаза](#) образована двумя главными типами зрительных [клеток-рецепторов](#) — [палочками](#) (около 120 млн клеток на сетчатку человека) и [колбочками](#) (около 7 млн клеток). Механизм восприятия [света](#) в палочках отличается от аналогичного в колбочках несущественно (пигмент колбочек — [йодопсин](#), а палочек — [родопсин](#)). Рассмотрим этот механизм подробнее на примере палочек. Первый шаг процесса фотовосприятия — поглощение кванта света родопсином и его переход в активное состояние ($R \rightarrow R^*$). Поглощение родопсином кванта света вызывает ряд его химических превращений — [фотолиз](#). Первичным действием в этом процессе является изомеризация 11-цис-ретинала в полностью транс-форму.



Изомеризация хромофора 11-цис-ретиная в полностью транс-ретиаль в результате поглощения молекулой родопсина кванта света.

После изомеризации ретиная, которая происходит за 200 фсек, в течение миллисекунд образуется несколько промежуточных форм [родопсина](#), для каждой из которых характерен свой [спектр](#) поглощения. Для биохимических реакций, на которых основывается передача светового сигнала, наиболее важен один из промежуточных результатов фотолиза родопсина — метародопсин II (спектр поглощения = 380 нм).

Метародопсин II (R^*) активирует следующий [белок](#) зрительного каскада — трансдуцин (Т). Важнейшей характеристикой трансдуцина, как и всех G-белков, является возможность связывания гуаниловых нуклеотидов: GDP и GTP. В результате связывания R^* с трансдуцином происходит обмен [GDP](#) на [GTP](#). Затем комплекс родопсин-трансдуцин- GTP быстро диссоциирует на R^* и активный комплекс трансдуцина и GTP(T^* -GTP). Освобождающийся R^* уже способен активировать другую молекулу трансдуцина. Активация сотен или даже тысяч молекул трансдуцина единственной молекулой активного родопсина — первая стадия усиления зрительного сигнала. T^* -GTP, в свою очередь, активирует следующий белок зрительного каскада — фосфодиэстеразу (PDE) [циклического GMP \(cGMP\)](#). Как и в других рецепторных системах, сопряженных с G-белками, в системе родопсин-трансдуцин-фосфодиэстераза cGMP PDE — эффекторный [белок](#), а [cGMP](#) — вторичный мессенджер. В темноте PDE находится в неактивном состоянии, и в [цитоплазме палочки](#) поддерживается высокий уровень ([cGMP](#)) (за счет активности фермента гуанилатциклазы). Поэтому большая часть [cGMP](#)-зависимых [катионных](#)(Na^+/Ca^{2+}) [каналов](#) в плазматической [мембране](#) наружного [сегмента палочки](#) (НСП) находится в открытом состоянии, и [катионы](#) Na^+ и Ca^{2+} свободно проникают из внеклеточного пространства в [цитозоль](#). Проникающие в [цитоплазму катионы](#) Na^+ удаляются из клетки Na^+/K^+ — АТФ-азой, расположенной во внутреннем сегменте палочки. Внутриклеточная [концентрация](#) Ca^{2+} поддерживается на постоянном уровне с помощью $Na^+/Ca^{2+}/K^+$ -катионообменника, находящегося в плазматической мембране НСП. Взаимодействуя с PDE, T^* -GTP снимает ингибирующее воздействие с PDE, при этом для полной активации PDE необходимо наличие двух молекул T^* -GTP на молекулу фермента. Активированная фосфодиэстераза (PDE^*) гидролизует множество молекул cGMP (до трех тысяч молекул на молекулу активного фермента). Этот процесс является вторым этапом усиления зрительного сигнала (общий коэффициент усиления достигает 105–106). Снижение внутриклеточной концентрации cGMP вызывает закрытие cGMP-зависимых катионных каналов и гиперполяризацию плазматической мембраны. Таким образом, в процессе передачи сигнала на плазматическую мембрану принимают участие четыре белка: родопсин (в палочках), трансдуцин, фосфодиэстераза cGMP и cGMP-зависимый катионный канал. Являясь вторичным мессенджером, cGMP непосредственно передает сигнал с мембраны дисков на наружную

плазматическую мембрану. В темноте часть cGMP-зависимых каналов находится в открытом состоянии, и катионы Na^+ и Ca^{2+} могут свободно диффундировать из внеклеточного пространства в цитозоль. Поток ионов в темноте, или темновой ток (был открыт в 1970 году Вильямом Хейгинсом), вызывает деполяризацию плазматической мембраны НСП. В темноте потенциал мембраны НСП составляет приблизительно 50 мВ вместо 70 мВ для нормальной нервной клетки. То есть в темноте фоторецепторы позвоночных более деполяризованы, чем обычные нервные клетки в состоянии покоя, а деполяризация вызывает непрерывное высвобождение медиатора из окончаний их аксонов — в точности так, как это происходит в обычных рецепторах при стимуляции. У большинства рецепторов — химических, температурных или механических — в ответ на соответствующий стимул происходит деполяризация клеточной мембраны, то есть рецепторы ведут себя так же, как и обычные нейроны.

В результате поглощения кванта света молекулой родопсина и следующих за этим биохимических реакций происходит закрытие катионных ($\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$) каналов, что приводит к уменьшению темнового тока и гиперполяризации (увеличению наружного положительного заряда) плазматической мембраны клетки. Свет, повышая потенциал на мембране рецепторной клетки (гиперполяризуя ее), уменьшает выделение медиатора. То есть получается, что стимуляция выключает рецепторы. Процессы восприятия, передачи и усиления зрительного сигнала активно изучают во многих лабораториях. Основная проблема состоит в том, как именно свет вызывает гиперполяризацию мембраны рецепторной клетки и каким образом поглощение всего одной молекулой родопсина единственного фотона может привести к заметному изменению мембранного потенциала. Глаз человека после соответствующей темновой адаптации способен регистрировать отдельные кванты света, то есть его чувствительность достигает теоретического предела.

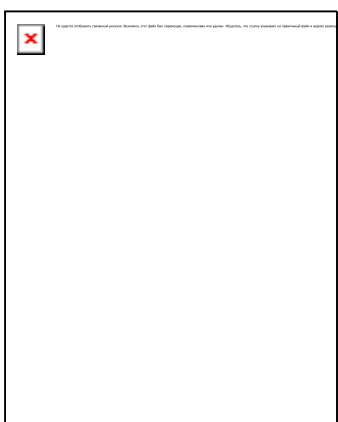
Электрофизиологический ответ фоторецепторной клетки на световой стимул длится в течение сотен миллисекунд. Затем благодаря существованию в НСП механизмов, ответственных за выключение фосфодиэстеразного каскада и восстановление темнового состояния, ответ прекращается.

После закрытия cGMP-зависимых каналов в цитоплазме палочки в результате активности $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}/\text{K}^+$ — катионообменника снижается концентрация катионов Ca^{2+} . Выключение зрительного каскада происходит в результате последовательного ряда реакций и напрямую связано со снижением внутриклеточной концентрации катионов Ca^{2+} . Первой реакцией в этом процессе является фосфорилирование R^* , которое значительно уменьшает способность родопсина активировать трансдуцин. За фосфорилирование R^* в НСП отвечает родопсинкиназа. Родопсинкиназа фосфорилирует только активный R^* и не взаимодействует с родопсином в темноте. Активность родопсинкиназы регулируется Ca^{2+} -зависимым образом с помощью Ca^{2+} -связывающего белка — рековерина. В темноте при высокой концентрации Ca^{2+} рековерин предотвращает нежелательное фосфорилирование пигмента, в то время как снижение концентрации Ca^{2+} приводит к активации родопсинкиназы. У фосфорилированного R^* ($\text{R}^*\text{-P}$) появляется повышенное сродство еще к одному белку — аррестину. Связывание аррестина приводит к полной потере способности ($\text{R}^*\text{-P}$) активировать трансдуцин. Таким образом, для инактивации родопсина требуется его фосфорилирование и взаимодействие с аррестином. Инактивация $\text{T}^*\text{-GTP}$ происходит в результате гидролиза связанного GTP до GDP, причем T сам обладает способностью гидролизовать GTP (ГТФазной активностью).

Снижение уровня свободного кальция в цитоплазме НСП, вызванное освещением, приводит также к активации гуанилатциклазы (GC^*) — фермента,

ответственного за восстановление темнового уровня cGMP. Действие Ca^{2+} на GC в фоторецепторах определяется регуляторным GC-активирующим белком (GCAP). GCAP не влияет на основную активность GC в присутствии Ca^{2+} , но увеличивает ее активность при понижении его концентрации. Снижение концентрации Ca^{2+} влияет также и на активность cGMP-зависимого катионного канала, и это влияние опосредовано еще одним Ca^{2+} -связывающим белком — кальмодулином. Таким образом, процесс выключения зрительного сигнала контролируется тремя Ca^{2+} -связывающими белками: рековерином, GCAP и кальмодулином. В результате снижения концентрации Ca^{2+} и последующего повышения концентрации cGMP в цитоплазме НСП открываются cGMP-зависимые катионные каналы и восстанавливается темновой ток, что и приводит к деполяризации фоторецептора.

Родопсин



Структура молекулы родопсина (внизу права — трансдуцин).

Родопсин — особый мембранный белок, находящийся на мембранных дисках палочки. Его концентрация на мембране около 10^5 на 1 мкм^2 . Молекула родопсина состоит из трансмембранного гликопротеида опсина и 11-цис-ретиная, ковалентно связанного с опсином, поглощающего свет. При поглощении фотона 11-цис-ретиная изомеризуется до полностью-транс-ретиная за 1 мс, изменяя конформацию опсина. Через минуту связь между полностью-транс-ретином и опсином гидролизуется, полностью-транс-ретиная попадает в цитоплазму, где назад превращается в 11-цис-ретиная. Одна молекула активированного светом родопсина катализирует активацию трансдуцина (одного из G-белков) со скоростью около 1000 молекул в секунду.

Последующий ферментативный каскад

Активированная молекула трансдуцина активирует cGMP-фосфодиэстеразу, которая гидролизует cGMP с высокой скоростью (4000 молекул в секунду). В результате этого процесса 1 фотон вызывает гидролиз около 10^5 молекул cGMP, происходит усиление сигнала. Заметно падает концентрация cGMP.

Работа Na^+ каналов и синапса

Следует отметить что в покое мембрана деполяризована, потенциалзависимые кальциевые каналы на синаптической бляшке открыты и происходит непрерывное выделение

медиатора. Деполяризация мембраны обеспечивается открытыми в покое натриевыми каналами, открывающимися при высокой концентрации cGMP. При закрытии натриевых каналов происходит гиперполяризация мембраны, закрытие кальциевых каналов, остановка выделения медиатора. Активированная cGMP-фосфодиэстераза вызывает падение концентрации cGMP и закрытие натриевых каналов. Таким образом фотон временно приостанавливает выделение медиатора в синаптическую щель. Так и происходит преобразование световых сигналов.

В результате можно построить каскад ферментативных реакций, приводящий к временной остановке выделения медиатора:

1. Молекула родопсина поглощает фотон
2. Активация около 500 молекул трансдуцина
3. Активация такого же количества cGMP-фосфодиэстеразы
4. Гидролиз около 10^5 молекул cGMP
5. Закрытие около 250 натриевых каналов
6. Уменьшение поступления натрия в клетку на 10^6-10^7 ионов натрия
7. Мембрана палочки гиперполяризуется до 1мВ

Цветовосприятие

Что есть видимый свет?

Волны разной длины человек воспринимает по-разному. Волны длины 400—700 нм воспринимаются как видимый свет.



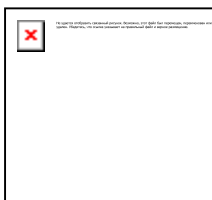
Спектр и его «соседи» по длине волны (радиация, рентген, ультрафиолет и инфракрасное (тепловое), микроволновое (нет на рисунке), радио излучения)

Экспериментально доказано, что любой оттенок возможно получить путём смешения трёх чистых цветов: красного, зелёного, синего в определённых пропорциях. Спектральными цветами называются цвета, полученные монохроматическим излучением волн определённой длины.

Цвет	Длина волн, нм
Красный	более 620
Оранжевый	590-620
Желтый	570-590
Зеленый	500-570
Синий	440-500

Несколько слов о цвете

Стоит отметить, что человеческий глаз воспринимает свет длиной волны от 400 до 700 нм, при этом не все воспринимаемые человеком цвета являются спектральными. Существуют хроматические и ахроматические цвета. Ахроматическими являются все оттенки серого от чёрного до белого. Спектральные цвета и их производные (коричневый, охра, розовый) являются хроматическими цветами. Человек различает около 10 млн цветов.

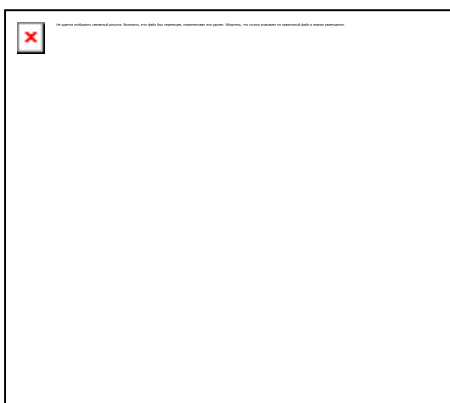


Аддитивное смешение цветов

При этом нет четко видимой границы между одним и другим цветом: цвета плавно переходят из одного в другой. Не стоит забывать и о том, что свет и цвет — разные вещи: смешав желтую и синюю краску, получим зелёный (так как поглощают из белого света все, кроме волн средней длины — зелёного), а смешение монохроматических синего и желтого света дадут белый. Не стоит забывать, что на визуальное восприятие цвета влияют и внешние условия и психологической установки восприятия, эмоционального состояния человека.

Зрительные рецепторы

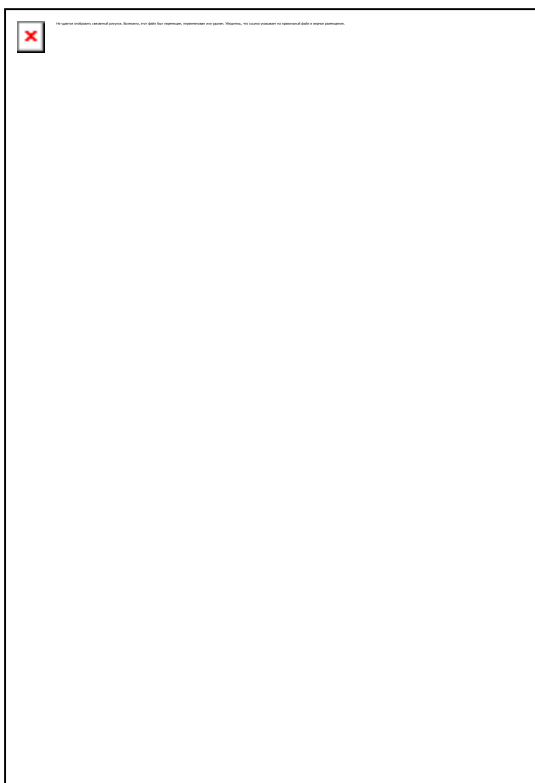
Зрительные рецепторы делятся на палочки и колбочки. Каждая колбочка содержит свой пигмент, поглощающий определённый участок спектра лучше, чем остальные. Колбочки делятся на «красные», «зелёные» и «синие». «Красные» реагируют сильнее всего на длинные (L) волны света), «зелёные» — на волны средней длины (M), «синие» — на короткие (S) волны (пик поглощения около 430 нм). При этом не стоит забывать, что все колбочки реагируют на весь видимый свет, но лучше всего на «свой» участок спектра. Названия отражают лишь максимальную чувствительность типа колбочек, при этом каждая колбочка содержит только один тип пигмента. При стимуляции монохроматическими волнами только «красных» колбочек (L-волны) человек будет видеть не красный, а желто-зелёный; при стимуляции «синих» колбочек (S-волны) — фиолетовый, а при стимуляции «зелёных» колбочек — сине-зелёный и голубой (M-волны).



Виды колбочек

Колбочки нуждаются в большей освещенности, чем палочки, так как воспринимают более узкий диапазон длин волн. Поэтому при недостаточном освещении человек видит предметы, не различая цветов

Механизм фоторецепции



Слой сетчатки

RPE — [пигментный эпителий сетчатки](#)

OS — наружный сегмент [фоторецепторов](#)

IS — внутренний сегмент фоторецепторов

ONL — [внешний ядерный слой](#)

OPL — [внешний сплетениевидный слой](#)

INL — [внутренний ядерный слой](#)

IPL — [внутренний сплетениевидный слой](#)

GC — [ганглионарный слой](#)

BM — [мембрана Бруха](#)

P — пигментные [эпителиоциты](#)

R — [палочки](#)

C — [колбочки](#)

Стрелка и пунктирная линия — [внешняя пограничная мембрана](#)

H — [горизонтальные клетки](#)

B — [биполярные клетки](#)

M — [Клетки Мюллера](#)

A — [амакриновые клетки](#)

G — [ганглионарные клетки](#)

AX — [аксоны](#)

Прежде чем свет попадает на колбочку, он проходит через систему биполярных и ганглиозных клеток, нечувствительных к свету. Пройдя почти через всю сетчатку, фотоны (свет) попадают на колбочки хаотично, ложась равномерно на всю чувствительную поверхность (на светочувствительный наружный сегмент колбочки). Неподвижные объекты фиксируются в виде оптического изображения по точкам, имеющим постоянное излучение и не меняющим местоположение, образ фиксируется и запоминается четко. При движении относительно друг друга наблюдателя и объекта фиксация меняющихся оптических изображений возможна при определенной скорости (которая ограничивается скоростью химических реакций), обеспечивающей обработку и передачу аналоговых сигналов изображения и фиксации их в памяти. Скорость фиксации и передачи изображения составляет до 30 кадров в секунду.

фотон света проходит через липидную каплю, которая пропускает красный, зелёный или синий свет

↓

фотон света попадает на мембрану наружного сегмента, где локализован йодопсин (рецепторный белок)

↓

йодопсин изменяет конформацию и распадается на положительно заряженные и отрицательно заряженные ионы

↓

гиперполяризация мембраны рецепторного нейрона

↓

передача сигнала на биполярный нейрон

↓

передача сигнала на ганглиозные клетки

↓

передача сигнала на нейроны зрительного нерва

При попадании света на колбочку йодопсин распадается на фотопсин и ретиналь. Фотопсин относится к группе опсинов второго типа (опсины эукариот). Опсины — мембранные белковые рецепторы, связанные с G-белками.

Передача сигнала по сетчатке

Биполярные клетки (нейроны с одним дендритом и одним аксоном) связывают колбочку с ганглиозной клеткой, что обеспечивает большую остроту зрения, чем палочковое (так как информация, получаемая каждой колбочкой, не смешивается, каждая часть изображения обрабатывается отдельной ганглиозной клеткой). Амакриновые клетки (крупные округлые нейроны, изменяющие характер распространения возбуждения по нервным клеткам

ганглиозного слоя) связывают вместе несколько палочек и колбочек, благодаря чему зрительная информация частично перерабатывается в сетчатке (в частности, эти клетки участвуют в латеральном торможении). Ганглиозные клетки (нейроны, аксоны которых в составе зрительного нерва выходят из глаза и следуют в ЦНС.) передают информацию на нейроны зрительного нерва.

Пигменты колбочек

В отличие от палочек, содержащих родопсин, колбочки содержат белок йодопсин. Йодопсин — общее название зрительных пигментов колбочек. Существует три типа йодопсина: хлоролаб («зелёный», GCP), эритролаб («красный», RCP) и цианолаб («синий», BCP). Неаллельные гены хлоролаба (кодируются генами OPN1MW и OPN1MW2) и эритролаба (кодируется геном OPN1LW) находятся в X-хромосомах. Эти гены давно хорошо выделены и изучены. Поэтому чаще всего встречаются такие формы дальтонизма, как дейтеронопия (нарушение образования хлоролаба) (6 % мужчин страдают этим заболеванием) и протанонопия (нарушение образования эритролаба) (2 % мужчин). При этом некоторые люди, имеющие нарушения восприятия оттенков красного и зелёного, лучше людей с нормальным восприятием цветов воспринимают оттенки других цветов, например, цвета хаки. Ген цианолаба OPN1SW расположен в седьмой хромосоме (у человека), поэтому тританонопия (аутосомная форма дальтонизма, при которой нарушено образование цианолаба) — редкое заболевание. Человек, больной тританоопией, всё видит в зеленых и красных цветах и не различает предметы в сумерках.

Цвет и зрение

Пигментом называется вещество, поглощающее часть падающего на него света и отражающее остальную. Если какие-то спектральные компоненты видимого света поглощаются лучше других, то этот предмет мы воспринимаем как окрашенный. Какой именно цвет мы видим, зависит не только от длины волн, но и от распределения энергии между разными участками спектра и от особенностей нашего зрения. Первичное различение цветов происходит в сетчатке, но окончательное формирование воспринимаемого оттенка происходит в головном мозге.

Почему для цветового зрения нужно 3 типа колбочек?

Восприятие цвета зависит от длины [волн](#) и яркости (степень его близости к серому, образованному белым и черным, взятых в равном количестве). Наличие трёх типов колбочек даёт возможность отличать изменение яркости от изменения длины волны. Для измерения длины волны нужно два типа колбочек. Определение длины волны происходит при простом сравнении сигналов, выходящих из колбочек (какая колбочка какой силы дала ответ на принятый сигнал). Этот метод измерения пригоден лишь для монохроматических цветов (а большинство видимых цветов не являются монохроматическими). При наличии только двух типов колбочек невозможно отличать цветной свет от белого. Наличие только двух типов колбочек приводит к дефектам цветового восприятия, (при этом обладатель этого дефекта не является полностью цветослепым). Таким образом, три типа колбочек позволяют измерять цвет по двум показателям: длина волны и яркость, что даёт возможность различать большее число цветов.

Аномалии цветового зрения

При нормальном цветовосприятии человек является трихроматом. Большинство нарушений цветовосприятия вызвано отсутствием или недостатком одного или двух типов колбочек. Редко нарушение цветовосприятия может быть связано с повреждением зоны зрительной коры, в которых идёт обработка цвета. Это церебральная ахроматопсия, или «недостаточное цветовосприятие».

Аномальная трихроматия

При аномальной трихроматии человек хуже воспринимает некоторые цвета. При этом он может лучше различать оттенки других цветов (например, цвета хаки). Частым случаем аномальной трихроматии является протаномалия и дейтераномалия. У протаномала — человека, страдающего протаномалией, — дефицит пигмента L-колбочек. Поэтому, он недостаточно чувствителен к красноватым тонам, свойственным длинноволновому свету. У дейтераномалов понижена чувствительность к зеленоватым тонам (характерным для средневолнового света) из-за недостатка пигмента M-колбочек.

Дихроматия

Если у человека отсутствует один тип колбочек, он является дихроматом. Наиболее частые формы дихроматии — дейтеранотопия и протанопия. Эти 2 типа дальтонизма обычно передаются по наследству (заболевание, сцеплённые с полом). При дейтеранотопии человек не различает оттенки зелёного, а при протанопии — оттенки красного. При этом острота зрения в норме. Если дихроматия слабо развита, человек различает цвета по их интенсивности. Дейтеранотопический дихромат зелёный цвет смешивается со светло-оранжевым, светло-розовым, а красный — со светло-зелёным, светло-коричневым. Протанотопические дихроматы воспринимают красный более тёмным, смешанным с тёмно-зелёным, тёмно-синим, а зелёный — со светло-серым, светло-жёлтым, светло-коричневым. Тританопия — редкое заболевание, связанное с отсутствием синего пигмента колбочек. При тританопии человек плохо различает синий и жёлтый цвета, видит лишь оттенки красного и зелёного, путает жёлтые, серые и синие оттенки. Кроме того, свет с длиной волны примерно 570 нм, воспринимаемый людьми с нормальным цветовым зрением как жёлтый, тританопами воспринимается как нейтрально серый. Более длинные волны воспринимаются ими как красноватые, а более короткие — как зеленоватые.

Монохроматия

Монохроматия — редкое заболевание, при котором у человека есть только один тип колбочек. Хотя это заболевание передаётся по наследству. Это заболевание не сцеплено с полом, поэтому им одинаково часто болеют и мужчины, и женщины. Монохроматы цветослепы (не способны различать цвета). Это заболевание сопровождается нередко другими заболеваниями зрения. Очень часто монохроматия сопровождается «куриной слепотой» — нарушением сумеречного зрения. Существуют палочковые монохроматы (rod monochromats) и колбочковые монохроматы (cone monochromats). У палочковых монохроматов полностью поражены колбочки сетчатки, резко снижена острота зрения. У колбочковых монохроматов острота зрения в норме, колбочки способны реагировать на свет, но человек цвета различать не может из-за нарушения передачи сигнала в головной мозг.

Цветовое зрение у животных

Цветовым зрением обладают многие позвоночные (костные рыбы, рептилии, большинство птиц) и беспозвоночные (насекомые, в том числе мухи и пчёлы), но не у всех организмов колбочки или колбочкоподобные элементы устроены, как у нас. Из млекопитающих высокой цветочувствительностью обладают высшие приматы, что не очень характерно для млекопитающих. Для ночных животных цветное зрение не характерно из-за необходимости яркого света для работы колбочек. В их сетчатке преобладают палочки. Наличие колбочек у хищника затрудняет маскировку его жертвы, а для растительноядных животных наличие колбочек облегчает поиск пищи. Также цвет важен для некоторых животных при размножении (например, яркое оперение у самцов многих видов птиц.)

Коррекция дальтонизма у обезьян путём генной терапии

Способность различать различные цвета у животных связана в основном с разнообразием светочувствительных белков их фоторецепторов — опсинов. Разные виды опсинов реагируют на свет с разной длиной волны. Для полноценного цветного зрения нужно иметь как минимум три разных вида опсинов. Самцы беличьей обезьяны *Saimiri sciureus* (саймири) от рождения не способны различать красный и зеленый цвета, поскольку у них в сетчатке имеется только два вида этих белков. У обезьян Старого и Нового Света переход от дихроматического зрения к трихроматическому произошел независимо и разными путями. У обезьян Старого Света (узконосых) третий опсин появился за счет удвоения одного из двух опсиновых генов, имеющих у всех млекопитающих. Обезьяны же Нового Света (широконосые), кроме ревунов, не дождались столь удачной генной дубликации. Поэтому у широконосые обезьяны, в том числе саймири, трихроматическое зрение появляется за счет накопления различий между аллелями одного из двух опсиновых генов. Этот ген у широконосых обезьян, как и у людей, располагается на X-хромосоме, которая у самок присутствует в двух экземплярах, а у самцов — в одном. Поэтому самцы саймири имеют только одну копию гена и все без исключения не отличают красный цвет от зеленого. Фактически, они — дальтоники от рождения. Самки саймири имеют две копии гена, и если самка гетерозиготна (имеет две разные копии гена) то зрение у неё будет трихроматическим. Гомозиготные самки, имеющие две одинаковые копии гена, различают цвета так же плохо, как самцы. Именно поэтому широконосые обезьяны представляют собой хороший объект для изучения эволюции цветного зрения, а также для разработки методов лечения дальтонизма у людей, в том числе при помощи генной терапии. Американские ученые смогли вылечить двух взрослых самцов саймири от врожденного дальтонизма при помощи искусственно-полученных вирусов, содержащих человеческий ген недостающего третьего, длинноволнового, опсина. Выяснилось, что для приобретения трихроматического зрения организму не нужна перестройка нервной системы — достаточно лишь добавить в сетчатку новый рецепторный белок.

Серии проведенных ранее опытов на мышах показали, что зрение мышей можно сделать трихроматическим, если ввести в геном мыши ген третьего опсина, заимствованный, например, у человека. Это значит, что способность различать дополнительные цвета не требует глобальной перестройки нервной системы. Видимо, нейронные цепи, которые отвечают за обработку и анализ зрительной информации, универсальны и в процессе развития организма сами подстраиваются под имеющееся в их распоряжении разнообразие рецепторов. Однако до сих пор было неизвестно, как долго нервная система подстраивается под изменение и через какое время начинает отличать и адекватно обрабатывать сигналы, приходящие от разных фоторецепторов. Генно-модифицированные мыши, на которых проводились упомянутые выше опыты, уже с момента зачатия имели в своем геноме человеческий ген длинноволнового опсина.

Многие учёные полагали, что соответствующая «настройка» зрительного анализатора происходит в очень раннем возрасте. Если это так, взрослому дальтонику, родившемуся только с двумя опсинами, никакая генная терапия уже не поможет: даже если ввести в сетчатку недостающий ген, нервная система не сможет правильно воспринимать сигналы, приходящие от новых рецепторов. Результаты исследований американских учёных, опубликованные в журнале *Nature*, показывают, что зрение даже взрослых дальтоников может быть успешно откорректировано при помощи искусственных вирусов, по крайней мере если эти дальтоники — самцы саймири. Авторами работы были изготовлены вирусы, геном которых содержит ген человеческого длинноволнового опсина — тот же самый, который ранее встраивали в геном мышей. Регуляторный участок гена был сконструирован таким образом, чтобы ген работал только в средневолновых колбочках, но не работал в палочках и коротковолновых колбочках. Вирусов ввели в глаза двух самцов саймири — по $2,7 \times 10^{13}$ вирусных частиц в каждый глаз. Вирусы успешно проникли примерно в 15-30 % средневолновых колбочек и начали производить человеческий опсин, которого раньше не было у подопытных обезьян. При помощи сложного метода сканирования — мультифокальной электроретинографии — удалось показать, что колбочки, производящие длинноволновый опсин, действительно стали гораздо сильнее реагировать на длинноволновый (красный) свет. После этого оставался последний и самый главный вопрос: способен ли мозг обезьян понять новую информацию и использовать её? Обоим самцам еще до инъекции научили проходить тест на различение цветов: обезьяна должна была найти на сером экране цветное пятно и нажать расположенную под ним кнопку. Пятно могло находиться либо в центре экрана, либо по краям. Кнопок, соответственно, тоже было три. Если обезьяна правильно выбирала кнопку, она получала награду — небольшую порцию фруктового сока. Самым надежным признаком дальтонизма по причине отсутствия длинноволнового или средневолнового опсина — неспособность различать на сером фоне пятна голубого цвета, а также комплементарного ему красно-фиолетового. До инъекции обе подопытные обезьяны, как и контрольные самцы, не могли увидеть такие пятна. В первые недели после инъекции никаких изменений в цветовосприятии у обезьян не происходило. Признаки того, что некоторые колбочки подопытных обезьян начали активнее реагировать на красный цвет, стали заметны на электроретинограммах только через 16 недель после инъекции. Еще через четыре недели произошло быстрое и значительное улучшение цветовосприятия у обоих самцов. Голубые и красно-фиолетовые пятна на сером фоне, ранее неразличимые для них, вдруг стали им видны. Теперь оба подопытных самца проходили тест так же хорошо, как контрольные гетерозиготные самки. Также было выяснено, что обезьяны с откорректированным цветовосприятием стали хорошо видеть голубые пятна на красно-фиолетовом фоне и наоборот. Следовательно, два «новообретенных» цвета они воспринимают по-разному. В результате этих опытов стало понятно, что генетическая коррекция дальтонизма возможна не только в раннем детстве, но и в зрелом возрасте. С теоретической точки зрения работа (совместно с вышеупомянутыми генно-инженерными экспериментами на мышах) убедительно показала, что расширение сенсорного набора в ходе эволюции животных иногда может происходить без всякой перестройки нервной системы — исключительно за счет появления новых белков-рецепторов.

Цвет и психология

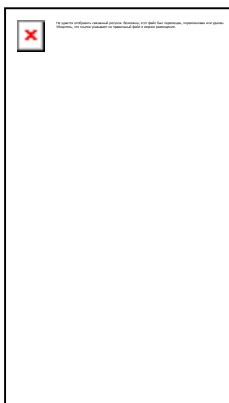
Цвет как стимул психологической реакции имеет несколько уровней, способных вызвать у человека определённые реакции. Первый уровень — это объективная сторона (психофизика и психофизиология) цветового воздействия (восприятие цвета как он есть). Второй — семиотический, синтактика и прагматика, то есть цвет как система цветовых символов (знаков) — специфический язык, свойственный данной культуре. Третий — индивидуально-семантический, своеобразная «цветовая речь», которую можно

обнаружить на уровне отдельного индивида. Важную роль цвет играет в рекламе, дизайне, ритуалах, государственной символике. Ассоциации с цветом закладываются культурой и личным опытом. Некоторые особенности восприятия цвета не могут быть объяснены на основе простой идеи того, что мозг формирует ощущение цвета, основываясь только на информации, полученной от колбочек. Известно, что восприятие некоторых пар цветов так влияет друг на друга, что их смесь не воспринимается. Например, человек ясно воспринимает смесь красного и желтого как оранжевый, синего и зелёного как голубой. А смесь зелёного и красного — как чисто желтый без каких-либо следов исходных цветов, а смесь желтого и синего вызывает ощущение чистого белого цвета. (Интересно, что если на треугольнике Максвелла построить отрезки, концами которого будут цвета, образовавшие смесь, серединой этого отрезка будет воспринимаемый цвет.) По теории оппонентных процессов Э.Геринга, три первичных цвета обрабатываются зрительной системой как антагонистические, или оппонентные пары: красный и зеленый, желтый и синий, белый и черный. Стимуляция одного из цветов-антагонистов вызывает возбуждение (или торможение), тогда как стимуляция другого — противоположные эффекты (торможение или возбуждение, соответственно). Следовательно, когда стимулы сбалансированы (например, поступает соответствующее количество красного и зеленого цветов), разные компоненты такого канала отключаются, и система формирует ощущение желтого цвета. Начинается такая обработка информации, вероятно, еще в сетчатке, после чего продолжается в НКТ (наружном колленчатом теле) и зрительной коре. Цветовые ощущения формируются благодаря определённым отделам ЦНС, а интегральная деятельность ЦНС обеспечивает функционирование цветового восприятия и более сложные формы обработки информации. Некоторые повреждения ЦНС приводят к полной или частичной потере цветовосприятия (цветовой агнозии). Этот дефект может быть следствием поражения сетчатки или иметь центральное происхождение (поражение коры головного мозга). Цвет необходим для поддержания тонуса ЦНС: при «цветовом голодании», вызванном бедностью цветов окружающего пейзажа и обстановки, может развиваться астенизация (снижение функциональной возможности ЦНС, ухудшение работоспособности, памяти внимания, психическая утомляемость), а у детей, проживающих длительное время в условиях «цветового голодания», происходит задержка в интеллектуальном развитии. Цветовосприятие зависит от эмоционального состояния человека. Порог восприятия цвета не постоянен: положительные эмоции связаны с повышением чувствительности к красному и желтому и понижением к синему и зелёному, а при переживании отрицательных эмоций возрастала чувствительность к синему и зелёному, а к желтому и красному — падала. Интересно, что эти изменения цветовой чувствительности отмечаются не только в момент переживания эмоций, но и при воспоминании о событиях, связанных с ними. Цветопредпочтения у детей дошкольного возраста зависят от переживаемых эмоций: при «радости» увеличивается предпочтение красного, желтого, оранжевого, при «страхе» — зелёного и голубого. Понятие «красивого, приятного, хорошего» и «некрасивого» цвета у детей в возрасте 3-4 лет схоже вне зависимости от страны проживания. «Хорошее» изображается светлыми, яркими красками — желтой, красной, изумрудной, голубой, оранжевой. Результаты этих работ показывают, что цвет связан с эмоциями на разных уровнях психологической деятельности с раннего детства, из-за чего научение не могло повлиять на образование связей «цвет-эмоция». Основные ассоциативные связи цвета и эмоций принципиально схоже у детей и взрослых.

Проводящие пути и зрительные центры

Проводящий путь зрительного анализатора обеспечивает проведение нервных импульсов от [сетчатки](#) в корковые центры полушарий и передние бугры

четверохолмия [среднего мозга](#). Он представляет собой сложную цепь [нейронов](#), связанных друг с другом посредством синапсов.



Проводящие пути зрительного анализатора 1 — Левая половина зрительного поля, 2 — Правая половина зрительного поля, 3 — Глаз, 4 — Сетчатка, 5 — Зрительные нервы, 6 — Глазодвигательный нерв, 7 — Хиазма, 8 — Зрительный тракт, 9 — Латеральное коленчатое тело, 10 — Верхние бугры четверохолмия, 11 — Неспецифический зрительный путь, 12 — Зрительная кора головного мозга

Луч света, пройдя через светопреломляющие среды глазного яблока ([роговицу](#), водянистую влагу передней и задней камер глаза, [хрусталик](#), [стекловидное тело](#)), воспринимается фоторецепторными клетками сетчатки — [палочками](#) и [колбочками](#). Таким образом, фоторецепторные клетки сетчатки являются **первыми нейронами проводящего пути**.

Вторые нейроны проводящего пути представлены биполярными клетками, составляющими внутренний ядерный слой. Несколько палочек одновременно контактирует с одной биполярной клеткой, которая соединяется с помощью своих отростков-дендритов. Это явление называется синаптической конвенгенцией. Такое объединение палочек в группы делает периферийное зрение очень чувствительным. Одна колбочка же синаптически связывается только с одной биполярной клеткой. Это обеспечивает большую, по сравнению с палочками, остроту зрения, но при этом чувствительность становится хуже по сравнению с палочками.



1-палочки, 2-колбочка, 3-биполярные клетки.

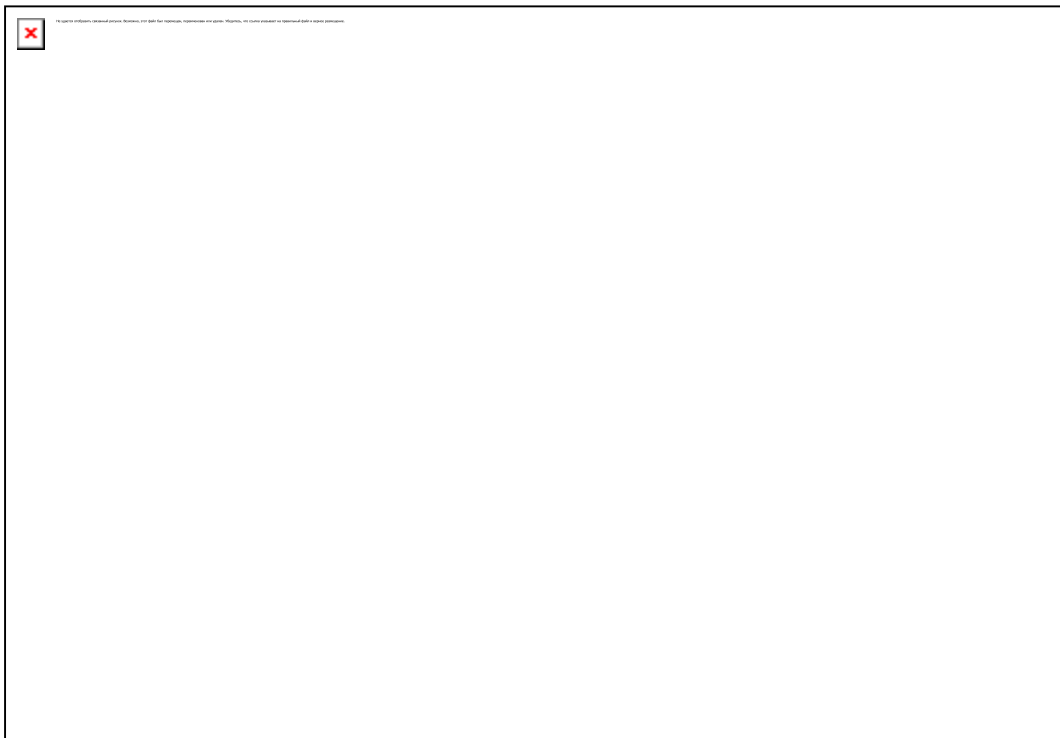
В ганглиозном слое сетчатки лежат тела **третьих нейронов проводящего пути**. Это крупные ганглиозные клетки, каждая из которых, контактирует с несколькими биполярными клетками. Аксоны ганглиозных клеток собираются в [диске зрительного нерва](#) (слепого пятна), образуя ствол [зрительного нерва](#).

Вслед за этим пучки нервных волокон пронизывают [склеру](#) в области ретикулярной пластинки, образуя компактный нервный ствол, при этом нервные волокна изолированы друг от друга миелином. Среди пучков волокон зрительного нерва располагаются центральная артерия сетчатки и одноимённая вена. Сначала зрительный

нерв выходит из сетчатки в области слепого пятна. Пройдя через толщу жирового тела глазницы, зрительный нерв подходит к общему сухожильному кольцу глаза, после чего он входит в зрительный канал. Вместе с глазной артерией нерв проходит в полость черепа через зрительный канал, образованный малым крылом [клиновидной кости](#). По всей длине ствол зрительного нерва окружён выростом мягкой оболочки головного мозга. Покидая [глазницы](#), зрительные нервы, отходящие от обоих глаз, на нижней поверхности [промежуточного мозга](#) образуют перекрест, называемый *хиазмой*. В районе хиазмы перекрещивается только медиальная группа волокон, следующих от внутренних отделов сетчатки, а волокна от наружных отделов сетчатки не перекрещиваются. Таким образом, каждое полушарие получает импульсы одновременно из правого и левого глаза. Все это обеспечивает синхронность движений глазных яблок и [бинокулярное зрение](#).

Но не у всех животных зрительные нервы образуют неполный перекрест, например у [земноводных](#) и [пресмыкающихся](#) зрительные нервы образуют полный перекрест. Также это характерно и для большинства [костистых рыб](#). Такой вид перекреста обуславливает [монокулярное зрение](#), так как при полном перекресте информация, полученная правым глазом, обрабатывается левым полушарием, а левым глазом — правым. Таким образом, появилась возможность иметь в одном полушарии зрительную информацию от левого и правого глаза, для их сопоставления и измерения глубины полученного изображения.

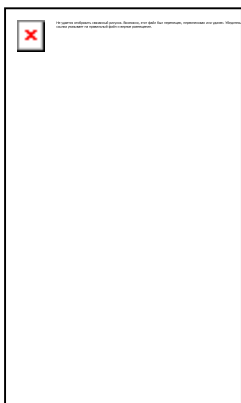
Участок зрительного пути от сетчатки до зрительного перекреста называется зрительным нервом, а все зрительные пути, идущие от перекреста — зрительным трактом.



Соотношение и взаиморасположение зрительного нерва, зрительного тракта и структур мозга.

Таким образом, правый зрительный тракт содержит в себе нервные волокна, идущие от правой половины сетчатки правого глаза (волокна в зрительном перекресте не перекрещиваются) и от правой половины сетчатки левого глаза (волокна полностью переходят на противоположную сторону в зрительном перекресте). Левый зрительный

тракт — от левой половины сетчатки левого глаза (волокна перекрещенные) и от левой половины сетчатки правого глаза (волокна полностью перекрещенные).



1-Зрительный нерв, 2- Перекрестные волокна, 3-Неперекрестные волокна, 4- Зрительная хиазма, 5- Зрительный тракт, 6- Комиссура Гиддена, 7- Подушка (ядро гипоталамуса), 8- Латеральное коленчатое тело, 9- Передние бугры четверохолмия, 10- Медиальное коленчатое тело, 11- Ядро глазодвигательного нерва, 12- Ядро блокового нерва , 13- Ядро отводящего нерва , 14- Зрительная кора.

Затем каждый зрительный тракт огибает с внешней боковой стороны ножку мозга и заканчивается в первичных подкорковых зрительных центрах). Большая часть этих нервных волокон отходит к клеткам латерального коленчатого тела, меньшая — к клеткам [таламуса](#). И совсем небольшая часть, контролирующая [зрачковый рефлекс](#), — к верхним холмикам крыши среднего мозга. От верхних холмиков отходят проводящие пути к черепным и спинномозговым ядрам. Таким образом, обуславливается быстрая реакция на резкие движения.

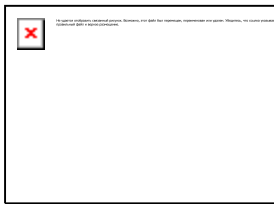
Так же к передним буграм четверохолмия идут пупиллярные волокна зрительных нервов, отходящие от ганглиозных клеток сетчатки. Эти нервные волокна являются первым звеном рефлекторной дуги [реакции зрачка на свет](#). Затем нейроны посылают свои аксоны к крупному ядру в таламусе, называемому подушкой. После этого волокна зрительных трактов устанавливают рефлекторные связи с промежуточным и средним мозгом.

Также от передних бугров следующие проводящие пути идут к ядрам Якубовича. Эти ядра содержат нейроны, аксоны которых образуют [парасимпатические](#) волокна, иннервирующие сфинктер зрачка и ресничную мышцу. Также нейроны входят в состав глазодвигательных нервов. Нейроны от передних бугров четверохолмия подходят к ядрам Якубовича как своей, так и противоположной стороны. Это формирует реакцию, которая идентична у одного и другого зрачка, при освещении лишь одного глаза.

Наряду с первичными зрительными сигналами, нейроны верхних бугров четверохолмия получают информацию о звуках, исходящих от определенных источников, и о положении головы, а также переработанную зрительную информацию. Она возвращается по петле обратной связи от нейронов первичной зрительной коры. Например, проявление ориентировочного рефлекса при появлении неожиданных раздражителей. В ответ на внезапное раздражение происходит поворот головы и глаз в сторону раздражителя, а у зверей происходит поворот и приподнимание ушей в сторону источника звука. Этот рефлекс необходим для подготовки организма к своевременной реакции на любое новое воздействие. Он сопровождается усилением тонуса мышц-сгибателей и изменениями [вегетативных](#) функций, таких как дыхание и сердцебиение.

Аксоны **четвертых нейронов**, проводящие в [кору](#) зрительное возбуждение, начинаются из латерального коленчатого тела, затем веером расходятся по обе стороны височной части головного мозга (лучистость Грациоле). Далее волокна лучистости Грациоле, несущие информацию от первичных подкорковых зрительных центров, собираются вместе, чтобы пройти через внутреннюю капсулу. Заканчивается зрительный путь в коре затылочных долей головного мозга, в области [шпорной борозды](#) и в её глубине — в *первичной зрительной коре* (первичном проекционном поле зрительного анализатора).

Таким образом, эти первичные проекционные поля связаны с одноимёнными половинами (своей стороны) сетчаток обоих глаз. Левые поля — с двумя левыми половинами сетчатки левого и правого глаза. Правые — с двумя правыми половинами сетчатки.



Оранжевым цветом отмечена первичная зрительная кора, зелёным — вторичная зрительная кора

Первичная зрительная кора состоит из упорядоченных слоев и представляет собой структуру, уникальную по своей сложности для всей нервной системы. Для всей коры большого мозга характерна слоистая структура, состоящая, как правило, из 6 слоев, начиная с внешней поверхности. Слои различаются по количеству содержащихся в них нейронов. Однако в зрительной коре человека и обезьян эти слои в свою очередь подразделяются на 12 слоёв.

Наблюдения показали, что области коры, связанные со зрением, не ограничиваются первичной зрительной корой. С помощью специальных методик удалось проследить связи этой области и частей коры головного мозга, которые лежат в непосредственной близости. Эти зрительные зоны называют полями *вторичной зрительной коры*. Однако зрительные пути на этом не заканчиваются. Клетки вторичной зрительной коры передают информацию специфическим клеткам других областей коры головного мозга.

Самая часто встречающаяся болезнь, связанная с поражением зрительных путей — [гемианопсия](#).

Вопрос № 1

Как вы думаете, будет ли видеть человек с повреждёнными проводящими путями, идущими от вторичных зрительных центров к коре головного мозга? И отреагирует ли как-либо такой человек, если, например, резко поднести к его глазу иголку?

Вопрос № 2

Поражение какого участка зрительного пути может привести к гомонимной гемианопсии (выпадению левых или правых половин зрительного поля)?



Управление работой глаза

Аккомодация глаза

Аккомодация глаза — это рефлекторный механизм, за счет которого происходит приспособление глаза к ясному видению предметов, находящихся на разном расстоянии, посредством фокусировки изображения на сетчатке.

Существует огромное количество теорий аккомодаций, самая известная из которых — теория Гельмгольца. Однако практически все из них предусматривают взаимодействие таких анатомических структур, как цилиарный комплекс и хрусталик. Прежде полагали, что глаз в покое приспособлен к «среднему» расстоянию, и имеет два направления аккомодации: положительное для меньшего и отрицательное для большего расстояния. Но теперь признано, что при нормальных условиях глаз приспособлен к бесконечной дали и что, следовательно, существует только одно направление аккомодации — приспособление глаза к малым расстояниям. Его мы и рассмотрим.

Механизм аккомодации глаза Аккомодация осуществляется за счет изменения кривизны хрусталика. Кривизна хрусталика зависит от его эластичности и от сил, действующих на его сумку. Световые лучи, с 6 и более метров, идут в глаз почти параллельно, а от близких предметов — расходящимся пучком. В любом случае идущий в глаз свет надо преломить и сфокусировать на сетчатку, причем для более близких предметов преломление должно быть сильнее, чем для далеких. Преломление света осуществляется при переходе из одной среды в другую. Изначально свет частично преломляет роговица. Но кривизна роговицы глаза постоянна, поэтому преломление света (рефракция) зависит только от угла падения света на нее, а этот угол зависит от удаленности предмета. Окончательную «настройку на резкость» осуществляет хрусталик.

Форма хрусталика регулируется ресничной, или цилиарной мышцей: от степени ее сокращения зависит степень натяжения связок, поддерживающих хрусталик. Цилиарная мышца имеет вид довольно толстого (около 3 мм) и плоского мышечного кольца, которое состоит из гладких мышечных волокон. Если принять во внимание направление мышечных пучков, то в цилиарной мышце можно различить три отдела: наружный меридиональный отдел, средний радиальный отдел и внутренний циркулярный отдел — круговая мышца Мюллера. В меридиональном отделе, который более развит, мышечные пучки идут в меридиональном направлении. В среднем радиальном отделе мышечные пучки направляются внутрь, к середине глазного яблока, то есть они имеют радиальное направление. Наконец, во внутреннем отделе мышечные пучки идут по экватору глазного яблока — циркулярно. Аккомодационная функция цилиарного тела обеспечивается сочетанием сокращений всех этих мышечных волокон. К цилиарной мышце прикрепляются цинновы связки, которые удерживают хрусталик и воздействует на него, изменяя его форму (кривизну), а значит и угол преломления. Циннова связка состоит из плотных гликопротеиновых волокон. Цилиарные мышцы и связки прикреплены к цилиарному телу. Диаметр цилиарного тела зафиксирован, потому что цилиарное тело —

продолжение сетчатки, то есть оно приросло к ней. Основная функция цилиарного тела — продуцирование водянистой влаги глаза, прозрачной жидкости, которая заполняет и питает передние отделы глазного яблока. Именно поэтому цилиарное тело чрезвычайно богато сосудами. Работой специальных клеточных механизмов достигается фильтрация жидкой части крови в виде водянистой влаги, которая в норме практически не содержит клеток крови и имеет строго регулируемый химический состав. Но помимо обильной сосудистой сети, в цилиарном теле хорошо развита мышечная ткань (цилиарные мышцы).

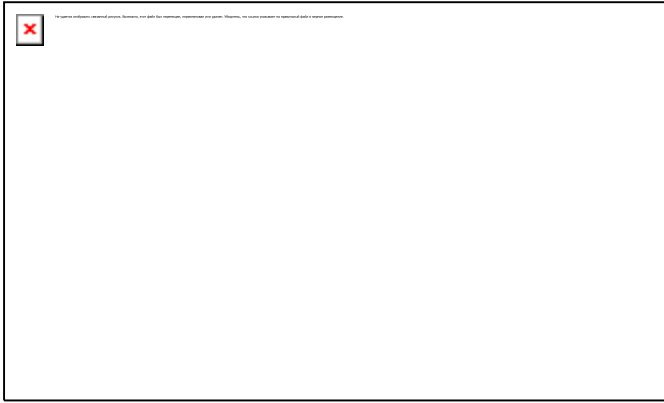


Строение цилиарной системы

Хрусталик постоянно стремится вернуть себе форму, близкую к шаровидной. Поэтому он тянет цинновы связки к себе, в то время как цилиарное тело при расслаблении тянет их в свою сторону, то есть наружу в радиальном направлении. Когда цилиарная мышца находится в покое, волокна цинновой связки натянуты, хрусталик имеет сплюснутую форму двояковыпуклой линзы, то есть кривизна хрусталика уменьшена. При этом преломление света ослабевает и устанавливается настройка на далекие предметы. Когда нужно увеличить преломляющую силу глаза, рефлекторно сокращается цилиарная мышца, натяжение цинновой связки уменьшается, и хрусталик из-за своих упругих свойств становится более выпуклым. Это усиливает преломление света, и глаз «настраивается» на рассматривание близких предметов. Одновременно с этим процессом происходит сужение зрачка, которое обеспечивает чисто оптическое явление, называемое увеличением глубины резкости: чем уже пропускающее свет отверстие, тем четче видны через него предметы.



Процесс аккомодация при рассматривании далекого объекта



Процесс аккомодации при рассматривании близкого объекта

Аккомодационная мышца напрягается тем сильнее, чем ближе к глазу находится рассматриваемый объект и, следовательно, в это время преломляющая сила глаза наибольшая. Однако есть предел, ближе которого ясное зрение невозможно. Максимальное напряжение аккомодации определяет положение ближайшей точки ясного зрения, то есть того расстояния, к которому глаз адаптируется при максимальном напряжении аккомодации. Ближайшая точка ясного зрения находится на расстоянии 25 см от глаза. А дальняя точка зрения лежит в бесконечности (для нормального глаза молодого человека). Далеким предметом он рассматривает без всякого напряжения аккомодации, то есть без сокращения цилиарной мышцы. Аккомодация, определяемая для одного глаза, называется абсолютной. Если зрение осуществляется двумя глазами (бинокулярно), то процесс аккомодации обязательно сопровождается конвергенцией, сведением зрительных осей глаз на фиксируемом взгядом предмете. Такая аккомодация характеризуется как относительная.

Нарушения аккомодации

- Усталость глаз может вызывать временное нарушение аккомодации
- Способность к аккомодации нарушается с возрастом

С возрастом в хрусталике происходят физиологические изменения, выражающиеся в уплотнении его ткани, что приводит к уменьшению его эластичности, в результате к отдалению ближайшей точки ясного зрения. Возрастное изменение аккомодации проявляется обычно после 40 лет; происходит ухудшение зрения на близком расстоянии.

- Аккомодация нарушается при поражениях глазодвигательного нерва

С возрастными изменениями сходны по своим симптомам парез и паралич аккомодации, возникающие при поражении парасимпатической части глазодвигательного нерва вследствие заболевания, травмы, отравления или медикаментозного воздействия.

- Спазм аккомодации. Спазм аккомодации (ложная близорукость) — это нарушение работы ресничной (цилиарной) мышцы, и вследствие этого ухудшается способность глаза видеть предметы, находящиеся на разных расстояниях. Иными словами, спазм аккомодации — это спазм глазной мышцы, из-за которого глаз перестает четко различать предметы, расположенные как вблизи, так и вдали. Спазм аккомодации является частой причиной усталости глаз. При этом сокращение цилиарной мышцы может проходить даже тогда, когда глаз не

нуждается в таком сокращении. Всё это ведёт к стойкому усилению преломляющей способности глаза.

- При дальнозоркости нарушается ясное видение близких предметов

Дальнозоркость. Дальнозоркий глаз обладает относительно слабой преломляющей способностью. В таком глазу параллельные лучи, которые идут от далеких предметов, пересекаются за сетчаткой. На сетчатке при этом получается расплывчатое изображение предмета. Для перемещения изображения на сетчатку дальнозоркий глаз должен усилить свою преломляющую способность за счет увеличения кривизны хрусталика уже при рассматривании отдаленных предметов. Еще большее напряжение аккомодации потребуется для ясного видения близко расположенных предметов.

- При близорукости нарушается ясное видение дальних предметов.

Близорукость. В близоруком глазу параллельные лучи, которые идут от далеких предметов, пересекаются впереди сетчатки, не доходя до нее. Это может быть связано со слишком длинной продольной осью глаза (больше 22,5-23,0 мм) или с большей кривизной хрусталика. Близорукий глаз хорошо видит только расположенные близко.

Адаптация глаза

Глазу человека необходимо все время подстраиваться под дневное, сумеречное или ночное освещение, вследствие чего возможности глаза в этом отношении огромны. Существует два вида адаптации: темновая и световая.

Темновая адаптация

Темновая адаптация — процесс приспособления зрительного анализатора к измененным условиям освещенности (к недостатку освещенности), при котором увеличивается фоточувствительность глаза. Темновую адаптацию начал исследовать Г. Ауберт (1865 г.). Он же и предложил термин «адаптация». В настоящее время для изучения адаптации служат приборы адаптометры (от лат. *adapto* — приспособляю и греч. *metron* — мера). Построен адаптометр на принципе измерения порога светового раздражения зрительного анализатора (то есть измеряет минимальную интенсивность раздражителя, который вызывает у испытуемого ощущение света при определенных условиях) при предъявлении точно дозированного светового раздражителя. Существуют разные виды адаптометров, но основные части любого адаптометра похожи: темная камера, в которую смотрит исследуемый (глаза его полностью защищены от внешних световых воздействий), и приспособления, позволяющие показывать исследуемому на противоположной от него стенке камеры различные разноосвещенные объекты. Темновая и световая адаптация глаз животных изучались путём исследования электрических потенциалов, возникающих в сетчатке и в зрительном нерве при восприятии сигнала (света). Полученные результаты в основном согласуются с данными, полученными методом адаптометрии (то есть с помощью адаптометров), основанном на исследовании появления субъективного ощущения, разного для каждого испытуемого после резкого перехода от яркого света к полной темноте (данный метод используется только для человека). Стоит заметить, что в ходе исследований выяснили, что наименьшая интенсивность света, которую человек может воспринять составляет 10^{-10} – 10^{-11} эрг/с. (Эрг (обозначение: эрг, erg; от греч. ἔργον — работа) — единица измерения работы и энергии в системе единиц СГС (СГС (сантиметр-грамм-секунда) — система измерения, которая широко использовалась до

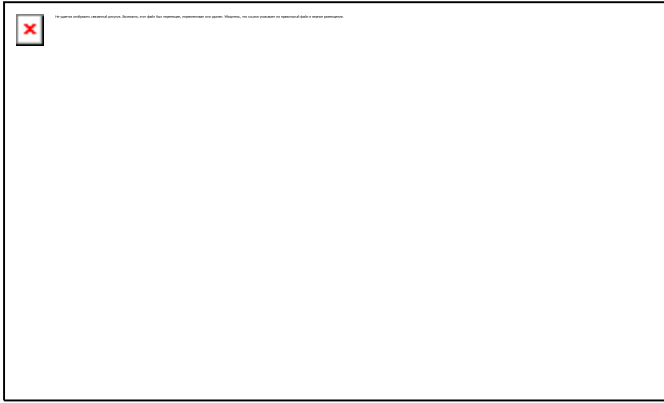
принятия международной системы единиц (СИ) В данном случае это обозначает количество энергии в секунду)

Механизм темновой адаптации Адаптация идет все время, пока человек находится в темноте. Она происходит без контроля сознания. Сначала процесс адаптации идет более быстро, затем замедляется. Особенно резко повышается чувствительность в первые полчаса пребывания в темноте. Световая чувствительность при темновой адаптации достигает своего максимального значения примерно через 60-80 минут после начала адаптации, при этом время адаптации зависит от того, к какой освещенности был адаптирован глаз перед понижением освещенности (чем больше была освещенность, тем дольше идет адаптация). Также скорость адаптации зависит от возраста. Наибольшая скорость адаптации у людей в возрасте 20-25 лет, а в пожилом возрасте она уменьшается в 8-10 раз, по отношению к максимальному значению.

При темновой адаптации происходит ряд изменений в зрительном анализаторе:

- Изменение диаметра зрачка. Если принять, что диаметр зрачка при ярком освещении равен 2 мм, то у некоторых молодых людей зрачок в темноте расширяется до 8 мм (то есть диаметр зрачка увеличивается в 4 раза). Это означает, что глаз может собрать в 16 раз больше света. Но изменение диаметра зрачка — не основополагающий процесс в темновой адаптации. Расширение зрачка происходит медленнее, чем сужение. Так, после выключения света за первые 3-4 секунды зрачок расширяется только до 6 мм, еще за 40 секунд он расширяется до 7 мм и лишь за 3 минуты он достигает своего максимального диаметра (с возрастом максимальный диаметр зрачка уменьшается).
- Одновременно с расширением зрачка нарастает концентрация светочувствительных пигментов (родопсина и йодопсина) в фоторецепторах сетчатки (в палочках и колбочках). Это происходит довольно медленно (на протяжении десяти и более минут), но во много раз увеличивает светочувствительность. Нарастание концентрации происходит за счет восстановления этих пигментов. (более подробный механизм мы рассмотрим далее). В результате с каждой минутой темновой адаптации все больше слабоосвещенных предметов.
- Переход с колбочкового зрения на палочковое. При высокой освещенности функционируют колбочки, и они способны обеспечивать высокую остроту зрения и цветовосприятие. При низком уровне освещенности функционируют преимущественно палочки, потому что они намного чувствительнее к свету, но не обеспечивают большую остроту зрения (так как упакованы не так плотно, как колбочки в центральной ямке — их там намного меньше, чем колбочек) и не дают возможность различать цвета предметов, поэтому человек в сумерках перестает различать цвета: красный становится черным, а сине-фиолетовый — очень светлым. Это происходит потому, что максимум спектральной чувствительности у палочек сдвинут относительно колбочек в голубой конец спектра. Это явление носит название сдвига Пуркинье.

Процесс перехода с колбочкового зрения на палочковое хорошо прослеживается на графике темновой адаптации.



Зависимость колбочкового и палочкового порога чувствительности от времени темновой адаптации. Верхняя часть кривой — колбочковое зрение, нижняя часть — палочковое зрение

Перегиб на графике соответствует моменту, когда колбочки достигают максимальной чувствительности и затем почти что не участвуют в процессе адаптации. Они достигают максимальной чувствительности раньше палочек, потому что пигменты колбочек (йодопсин) в темноте восстанавливаются быстрее родопсина, находящегося в палочках. При этом чувствительность колбочек возрастает лишь в 10-100 раз. Общее возрастание чувствительности зрения за счет колбочек значительно уступает возрастанию чувствительности за счет палочек. Функционирование колбочек продолжается в течение 5-7 минут после начала темновой адаптации. К этому моменту начинают активно функционировать палочки, и их чувствительность активно будет повышаться еще около часа. На свету, под действием кванта света, родопсин расщепляется (а точнее, происходит его выцветание, то есть ретиналь (производное витамина А) отделяется от скотопсина (белка, входящего в состав родопсина)). При этом фотохимические процессы в сетчатке происходят весьма экономно, то есть при действии даже очень яркого света расщепляется только небольшая часть имеющегося в палочках родопсина. При прекращении же действия света (при темновой адаптации) родопсин начинает восстанавливаться. Полное восстановление родопсина у человека занимает около 30 минут. Этот процесс сопровождается очень резким (в 100 000—200 000 раз) повышением чувствительности палочек к свету. Палочки обеспечивают при темновой адаптации достаточно хорошую видимость предметов. Но из-за того, что палочки расположены более плотно на периферии, чем в центральной ямке (где преобладают колбочки), периферическое зрение при темновой адаптации лучше (то есть острота зрения меньше, чем при колбочковом зрении). Выводы: при темновой адаптации происходит переход с палочкового зрения на колбочковое, и при этом активно восстанавливается родопсин, который был обесцвечен на свету.

- Также темновая адаптация сопровождается медленной ретиномоторной реакцией. В ходе неё темные пигментные гранулы меланина, которые находятся в отростках пигментного эпителия и окружают фоторецепторы сетчатки, перемещаясь из отростков в тела клеток эпителия. Тем самым они открывают доступ света к фоторецепторам. При этом опять же повышается светочувствительность палочек.
- Нейронная основа темновой адаптации. Помимо перечисленных выше, существуют много других факторов влияющих на темновую адаптацию. Например, на изменение чувствительности в ходе адаптации также влияют и нейронные процессы. Так, в соответствии с данными Маклеода и его коллег, возрастание зрительного порога и регулирование чувствительности, происходящие в результате обесцвечивания родопсина, не связаны непосредственно с самими палочками (MacLeod, Chen & Crognale, 1989). По мнению этих авторов, адаптация происходит при участии более

высоко стоящего нейронного уровня (возможно, биполярных клеток, на которые поступают сигналы от многих палочек). В соответствии с этой точкой зрения, каждая освещенная и обесцвеченная палочка направляет свой сигнал некоему нейронному «адаптационному пулу», который дальше регулирует чувствительность большой группы палочек. Это предположение означает, что адаптация — не одностадийный процесс. Однако эти нейронные процессы еще недостаточно изучены. Считают, что адаптация, скорее всего, является результатом как фотохимических, так и нейронных процессов (Pugh, 1988).

Заболевания, связанные с нарушением темновой адаптации.

Существуют нарушения темновой адаптации, которые называют гемералопией, или куриной слепотой. Есть несколько видов этого заболевания: симптоматическая — встречается при различных заболеваниях органа зрения (пигментная дистрофия сетчатки, глаукома, сидероз); эссенциальная — связана с дефицитом витамина А (так как родопсин включает в свой состав одну из форм витамина А), заболеваниях печени (ксерофтальмия). врожденная — причины до конца не выяснены, возможно, в отдельных случаях имеет семейно-наследственный характер.

Световая адаптация

Световая адаптация — это приспособление органа зрения ([глаза](#)) к условиям более высокой освещенности. Она протекает очень быстро, в отличие от [темновой адаптации](#). Слишком яркий свет вызывает неприятное ощущение ослепления, потому что раздражение [палочек](#) из-за слишком быстрого разложения [родопсина](#) чрезвычайно сильно, они «ослеплены». Даже [колбочки](#), которые не защищены еще зернами черного пигмента [меланина](#), раздражены слишком сильно. Верхняя граница слепящей яркости зависит от времени темновой адаптации глаза: чем дольше была темновая адаптация, тем меньшая яркость света вызывает ослепление. Если в поле зрения попадают очень ярко освещенные (слепящие) объекты, то они ухудшают восприятие сигналов на большей части [сетчатки](#). Только по истечении достаточного времени приспособление глаза к яркому свету заканчивается, прекращается неприятное чувство ослепления и глаз начинает нормально функционировать. Полная световая адаптация длится от 8 до 10 мин.

Основные процессы, происходящие при световой адаптации: начинает работать колбочковый аппарат сетчатки (если до этого освещение было слабое, то с палочкового зрения глаз переходит на колбочковое), [зрачок](#) сужается, все это сопровождается медленной ретиномоторной реакцией.

Рассмотрим более подробно эти механизмы приспособления глаза к яркому свету.

- Сужение зрачка. Если при затемнении зрачок расширяется, то на свету он быстро сужается ([зрачковый рефлекс](#)), что позволяет регулирует поток света, попадающий в глаз. При ярком свете кольцевая мышца радужки сокращается, а радиальная расслабляется. В результате зрачок сужается и уменьшается световой поток, этот процесс предотвращает повреждение сетчатки. Так, на ярком свету диаметр зрачка уменьшается до 1,8 мм, а при средней дневной освещенности он составляет около 2,4 мм.



Зрачковый рефлекс

- Переход с палочкового зрения на колбочковое(в пределах нескольких миллисекунд. При этом чувствительность колбочек уменьшается для восприятия большей яркости, а палочки в это время углубляются немного в слой колбочек. Этот процесс является обратным тому, что происходит при темновой адаптации. Наружный сегмент палочки намного длиннее, чем колбочки, и содержит больше зрительного пигмента. Это частично объясняет более высокую чувствительность палочки к свету: палочку может возбудить всего один квант света, а для активации колбочки требуется больше сотни квантов. Колбочковое зрение обеспечивает восприятие цвета, а так же колбочки способны давать большую остроту зрения, так как находятся преимущественно в центральной ямке. Палочки не могут этого обеспечить, так как находятся большей частью на периферии сетчатки. О различиях в функциях палочек и колбочек свидетельствует структура сетчатки различных животных. Так, сетчатка животных, которые ведут дневной образ жизни(голубей, ящериц и др.) содержит преимущественно колбочковые клетки, а ночной (например, летучих мышей) — палочковые.
- Выцветание родопсина. Этот процесс не обеспечивает на прямую процесс световой адаптации, но он идет в ее процессе. В наружных сегментах палочек находятся молекулы зрительного пигмента родопсина, который, поглощая кванты света и разлагаясь, обеспечивает последовательность фотохимических, ионных и других процессов. Для приведения в действие всего этого механизма достаточно поглощения одной молекулой родопсина и одного кванта света. Родопсин, поглощая лучи света главным образом лучи с длиной волны около 500 нм (лучи зеленой части спектра), выцветает, то есть разлагается на ретиналь (производное витамина А) и белок опсин. На свету ретиналь превращается в витамин А, который перемещается в клетки пигментного слоя (весь этот процесс и называется выцветанием родопсина).
- Позади рецепторов находится пигментный слой клеток, содержащий черный пигмент меланин. Меланин поглощает пришедшие через сетчатку световые лучи и не дает им отражаться назад и рассеиваться внутри глаза. Он выполняет ту же роль, что и черная окраска внутренних поверхностей фотокамеры.
- Световая адаптация сопровождается, так же как и темновая, медленной ретиномоторной реакцией. При этом происходит обратный процесс, нежели происходил при темновой адаптации. Ретиномоторная реакция при световой адаптации препятствует излишнему воздействию на фоторецепторы света, защищает от «засвечивания» фоторецепторов. Пигментные гранулы перемещаются из тел клеток в отростки.
- Веки и ресницы помогают защитить глаз от излишнего освещения. На ярком свете человек щурится, что помогает прикрыть глаза от излишнего света.
- Световая чувствительность глаза зависит также и от влияний ЦНС. Раздражение некоторых участков ретикулярной формации ствола мозга повышает частоту импульсов в волокнах зрительного нерва. Влияние ЦНС на адаптацию сетчатки к свету проявляется по большей степени в том, что освещение одного глаза понижает световую чувствительность другого, неосвещенного глаза.

Глазодвигательные рефлексy

Вестибулоокулярный рефлекс (ВОР)



Рис.1 Активация медиальной и латеральной мышцы глаза

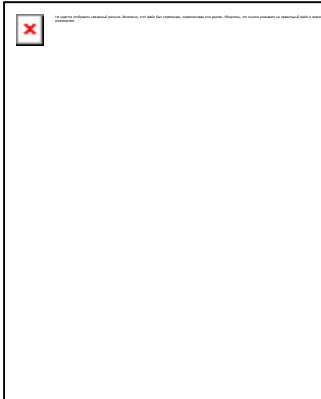


Рис.2 Рефлекторная дуга горизонтального ВОР

Этот рефлекс — один из древнейших у позвоночных, который встречается на протяжении всей эволюции. Суть рефлекса в том, что при вращении головы глаза в орбитах противовращаются. Внешне это проявляется в виде нистагма — произвольных колебательных движения глаз в орбите (высокой частоты). Биологическая роль этого рефлекса заключается в предотвращении сползания сетчаточного изображения при вращении головы. У человека ВОР участвует в реакции установки взора. Эта реакция возникает при появлении на периферии зрительного поля неожиданного зрительного стимула (в основном — движущегося). В первый момент человек скачком (саккадой) переводит глаза на этот объект и «захватывает» его, проецируя в зрительную ямку. Из-за инерции голова поворачивается в ту же сторону несколько позже.

Вестибулоокулярный рефлекс (ВОР) запускается сигналами из вестибулярного аппарата, который находится во [внутреннем ухе](#).

Основная невральная дуга для горизонтального поворотного рефлекса имеет довольно простое строение. Она начинается в вестибулярной системе, где полукружные каналы активируются поворотом головы и посылают свои импульсы через вестибулярный нерв ([cranial nerve VIII](#) или [nerve vestibularis](#) — [рис.2](#)), через ганглий Скарпа ([рис.2](#) — в виде утолщения, идущего сразу после полукружного канала) и кончается в вестибулярных ядрах в головном мозге. Из этих ядер, нервные волокна идут в контрлатеральное ядро краниального нерва VI ([Nucleus abducens](#) — [рис.2](#)) — эти ядра напоминают улыбающееся лицо. Там они образуют синапсы с еще двумя путями. Один путь ведет прямо к латеральным мышцам глаза ([rectus lateralis](#) — [рис.1](#)) через [abducens nucleus](#). Другой нервный тракт идет из [abducens nucleus](#) через [abducens interneurons](#) (см.[рис.2](#)) к окулomotorным ядрам, которые содержат мотонейроны, запускающие активность глазной мускулатуры, специфично активируя медиальные мышцы глаза ([rectus medialis](#) — [рис.1](#))

через окуломоторный нерв (III nerve — [рис.1](#)). Аналогичные пути существуют для вертикальных и крутящих компонентов ВОР.

На [рис.2](#) видно, что при повороте головы направо, правые полукружные каналы, посылая импульс, активируют musculus rectus lateralis левого глаза и musculus rectus medialis правого глаза, при сокращении которых оба глаза поворачиваются влево, в то время как левые полукружные каналы активируют тормозные пути к musculus rectus lateralis правого глаза и musculus rectus medialis левого.

[Musculus \(M.\) rectus medialis](#) — медиальная мышца глаза; [Musculus rectus lateralis](#) — латеральная мышца глаза; [Nerve \(N.\) oculomotoris](#) — окуломоторный нерв; [Nerve abducens](#) — отводящий нерв; [Nucleus abducens](#) — отводящий нерв ядра; [Formatio reticularis](#) — ретикулярная формация; [Nucleus vestibularis](#) — вестибулярное ядро; [Nerve vestibularis](#) — вестибулярный нерв; [Nerve vestibulocochlearis](#) — слуховой нерв; [Interneurones](#) — вставочные нейроны; [Ductus semicircularis lateralis](#) — полукружный канал.

[ВОР, видео](#)

Саккады

[Саккады](#) (от французского — хлопок паруса) — быстрые, скачкообразные, строго согласованные движения глаз, происходящие в одном направлении. Иногда специалистами выделяются так называемые «микросаккады», амплитуда которых составляет менее 1 углового градуса и «макросаккады», амплитуда которых — более 1 углового градуса. Саккады являются движениями баллистического типа, так как они имеют конкретную цель и заданное направление. Это означает, что их частота, угловая скорость и направление спланированы нервной системой заранее, еще до их реализации. Поскольку во время движения глаз зрение притупляется, то неудивительно, что саккады крайне быстры. Саккады происходят как максимум каждую секунду, что говорит о том, что глаз постоянно сканирует окружающее нас пространство. В темноте саккады не исчезают. Их амплитуда увеличивается примерно вдвое, потому что в темноте глазу не за что 'зацепиться', не на чем зафиксировать взгляд. Это приводит к ускоренному поисковым движениям глаз, то есть возникновению саккад большей амплитуды. Как это неудивительно, но саккады есть и у слепых. Это приводит к выводу о том, что саккады генерируются каким-то центром, продолжающим свою деятельность и после нарушения зрения. Саккады слепого человека имеют большую амплитуду, потому что они постоянно находятся в безориентирном пространстве (как в темноте). Именно благодаря этому слепого легко отличить от зрячего.

Без саккад произойдёт исчезновение зрительной картинки

Известно, что глаза никогда не стоят на месте. Что же будет, если их приостановить? В начале 60-х гг. именно для ответа на этот вопрос советский физиолог А. Л. Ярбус изобрёл присоску — крошечный проекционный аппаратик, куда можно вставлять картинки (тест-объекты). Присоска приклеивается к глазу, и проецируемое изображение становится неподвижным относительно сетчатки. Через пару секунд происходит исчезновение изображения. Появляется темная пелена, которая видна, к примеру, если закрыть глаза. Это результат спонтанной активности ганглиозных клеток сетчатки.

Если по картинке ударить, то изображение появится. Понятно, что удар сдвинул картинку относительно сетчатки, следовательно только движение картинка или самого глаза порождает зрительный образ. Действительно, если на фоне тест-объекта будет движение,

то оно будет заметно (даже сквозь серую пелену, названную Ярбусом «нуль-цвет»). Из опытов стало ясно, что сам по себе свет не ‘засекается’. Зрительная система отображает «нуль-цветом» как и полную темноту, так и неподвижные объекты (относительно сетчатки). Яркость неподвижного тест-объекта не имеет значения — глазом она не распознается. Ярбус пишет, что даже раскалённая нить электрической лампочки становится невидима. Скорее всего, происходит отключение сетчатки. Ведь второй глаз, на котором нет присоски, продолжает все великолепно различать. Для нормального восприятия объектов, необходимо, чтобы его яркость менялось постоянно. В случае с присоской на фоторецепторы проецируется всё время одна и та же яркость (объект неподвижен), что приводит к исчезновению изображения. Ярбус изготовил присоску, тест-объект которой закрывал зрение наполовину, для того чтобы узнать, что произойдёт если «нуль-цвет» появится на фоне видимого изображения. Испытуемый увидел, что белая бумажка (тест-объект) превратилось в что-то расплывчатое. На зелёном фоне бумажка становилась зелёной, на красном — красной. Замена белой бумажки на цветную не привело ни к каким изменениям. Возникло противоречие. С одной стороны тест-объект должен неизбежно вызвать «нуль-цвет», с другой — зрительный тракт, не желая с этим мириться, заменяет серую пелену на фоновый цвет.

Невооружённым глазом саккады не заметить. Одна из важнейших функций макросаккад — обследование окружающего мира. Оно заключается в том, чтобы селективно отобранные детали проецировались на центральной ямке, что обеспечивает максимальную остроту зрительного восприятия.

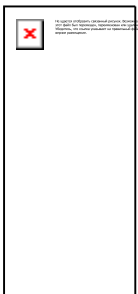
Регуляция саккад

Перевод взгляда с одного объекта на другой осуществляется с помощью генератора скачков глаз. Существует два таких генератора — для вертикальных и для горизонтальных скачков. На верхней поверхности среднего мозга имеется структура называемая четверохолмием. Это действительно 4 бугорка, из них два передних связаны со зрительной системой, а два задних — со слуховой. На каждом из передних бугорков имеется проекция сетчатки глаз. Волокна, идущие от сетчатки, приходят в мозг по нескольким путям. Один из этих путей идет через верхние холмы. Еще [Сантьяго Рамон-и-Кахаль](#), который показал нейронное строение нервной системы, в 1909 г. описал моторные пути от верхних холмов, идущие к мотонейронам глазных мышц. Опыты с раздражением и перерезками показали, что верхние холмы являются центрами движения глаз. Оказалось, что в верхних холмах имеется своеобразная моторная карта. Если раздражать точку, лежащую на небольшом расстоянии от центра бугорка справа, глаз делает скачок, например, на 5 градусов вправо, если раздражать точку, лежащую в том же направлении от центра, но вдвое дальше, глаз поворачивается в орбите на 10 градусов вправо. Если же раздражать точку, лежащую на таком же расстоянии слева, глаз поворачивается на 10 градусов влево и т. д. Нейроны, раздражение которых вызывает повороты глаз, называются командными нейронами скачков глаз. Они возбуждают генератор скачков и передают ему сведения о том, на сколько градусов он должен повернуть глаз. Эта область получает прямые входы от фронтального глазодвигательного поля коры больших полушарий, что позволяет управлять саккадами произвольно. Рефлекторная саккада может быть вызвана движущимся раздражителем на периферии глазного поля. Это имеет большое адаптивное значение, так как малейшее движение, увиденное боковым зрением, может быть первым признаком возможного нападения.

Бинокулярное зрение

Биноккулярное зрение^{[1] [2]} — это восприятие объекта одновременно двумя глазами. Слово «биноккулярное» произошло от двух латинских корней: «*bini*» -двойной, и «*oculus*» — глаз. Биноккулярное зрение дает как минимум 3 преимущества над **моноккулярным зрением** (с использованием только одного глаза). Во-первых, создается более широкое **поле зрения**. У человека, к примеру, поле зрения обоих глаз охватывает угол в 180 градусов, тогда как одного глаза — 150 градусов. Во-вторых, два глаза обеспечивают так называемую биноккулярную суммацию, благодаря которой легче заметить небольшой объект. В-третьих, биноккулярное зрение лежит в основе **стереоскопического**, то есть объемного зрения.

Поля зрения обоих глаз при биноккулярном зрении перекрываются



Параллакс: каждый глаз воспринимает изображение по-своему; мозг оценивает разницу и формирует объемный образ.

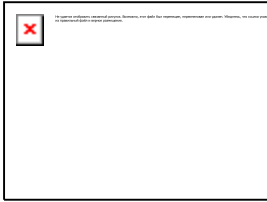
При биноклярном зрении поля зрения обоих глаз перекрываются, изображение фокусируется одновременно в двух центральных ямках сетчатки. Если изображения объекта проецируются на несимметричные (диспаратные) точки сетчатки, возникает двоение изображения — диплопия. Каждый глаз смотрит на объект под своим углом, поэтому два полученных изображения различаются, однако мы воспринимаем единый образ. Это обеспечивается благодаря одному из самых сложных физиологических процессов зрения — фузии, то есть слиянию двух моноккулярных изображений, полученных отдельно в каждом глазу, в единый зрительный образ. Этот процесс происходит в корковом отделе зрительного анализатора.

У некоторых животных, обычно травоядных, глаза расположены по бокам головы, что позволяет иметь наиболее широкое поле зрения. Этим типом зрения обладают кролики, антилопы, большинство птиц. Стратегия выживания этих животных связана с бегством от врага; им важно как можно раньше заметить надвигающуюся опасность и броситься «без оглядки» в противоположную сторону. Глаза таких животных часто двигаются независимо друг от друга, чтобы расширить поле зрения. Даже без движения глаз у многих птиц угол обзора двумя глазами достигает 360 градусов.

У других животных, чаще всего хищных (к примеру, у орлов, кошек и змей), глаза находятся на передней стороне головы. Им не столь важно «обзорное» зрение, сколько стереоскопическое — важно восприятие глубины пространства. У таких животных глаза обычно двигаются одновременно.

Чем ближе глаза расположены друг к другу, тем сильнее перекрываются их поля зрения и тем шире область стереоскопического зрения.

Стереоскопическое зрение обуславливает виденье трехмерного образа



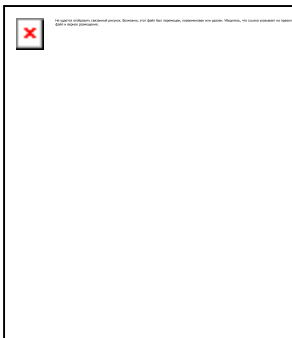
Ближние объекты перемещаются быстрее на фоне дальних

Стереоскопическим (от греч. stereos — объёмный, пространственный) называют пространственное, объёмное зрение, которое обуславливает возникновение трёхмерного зрительного образа за счёт видения объекта с разных сторон. Главный фактор в восприятии трехмерного мира — кажущееся смещение рассматриваемого объекта, которое вызвано изменением точки ([параллакс](#)^[3]).

Получить представление о глубине окружающего мира можно благодаря таким явлениям, как тени и блики на поверхностях объектов, их относительные размеры. Изобразительные приемы, основанные на этих явлениях, художники используют для передачи объемности трехмерных предметов, нарисованных на плоскости.

Определить расположение предметов в пространстве помогает человеку их относительное перемещение при изменении точки наблюдения (ближние объекты перемещаются быстрее на фоне дальних). Этот эффект не зависит от того, одним глазом мы смотрим или двумя.

Мозг человека также оценивает количество усилий, которые были необходимы для фокусировки глаза на каком-либо объекте, что позволяет получить дополнительную информацию о расположении объектов в пространстве.



Конвергенция: при взгляде на ближние объекты (синяя пирамидка) дальние объекты дwoятся; если же внимательно посмотреть на дальние объекты (желтая пирамидка), происходит двоение ближних объектов

Важную роль в оценке расстояния до предмета играет механизм стереоскопического зрения, называемый конвергенцией или дивергенцией (в зависимости от направленности действия). Четкое видение объекта возможно лишь тогда, когда его изображение воспринимает центральная часть сетчатки — [желтое пятно](#). Чтобы ясно видеть какой-либо предмет двумя глазами, необходимо направить их зрительные оси так, чтобы изображение предмета на сетчатках обоих глаз находилось в центральной области.

Конвергенцией называется сведение зрительных осей при взгляде на близко расположенные объекты. Дивергенция — разведение зрительных осей при рассматривании удаленных объектов. Объекты, которые находятся на пересечении оптических осей, воспринимаются четко, а объекты, расположенные дальше или ближе, дwoятся. Этот эффект легко наблюдать,

если посмотреть на поднесенный близко к глазам карандаш и обратить внимание на то, как при этом выглядят более удаленные предметы. Обычно же двоение незаметно, оно обрабатывается мозгом (например, мозг учитывает угол схождения зрительных осей) и помогает судить об удаленности предметов. Этот механизм бинокулярного зрения используется при различных воспроизведениях объемных изображений.

Анализ и обработка изображений, получаемых на сетчатке при стереоскопическом зрении, осуществляется в двух симметричных участках затылочной доли коры — в зрительной коре.

При бинокулярной суммации показатели зрительных функций выше, чем для каждого глаза в отдельности

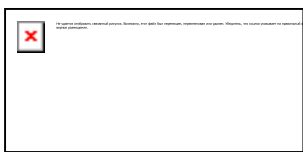
Бинокулярная суммация — явление в условиях бинокулярного зрения, при котором показатели зрительных функций (острота зрения и т. д.) выше, чем для каждого глаза в отдельности.

Бинокулярная суммация определяет более низкий порог чувствительности зрения для двух глаз, чем для одного. Благодаря суммации легче засечь даже незначительный объект. Пытаясь обнаружить слабый сигнал, можно получить статистическое преимущество при использовании двух «датчиков» по сравнению с использованием одного. Уменьшение величины наименьшего объекта, который можно увидеть с помощью бинокулярной суммации, равно квадратному корню из 2, то есть приблизительно 1,41.

Патологии, медицинские аспекты

Эмметропия

Эмметропия — это способность оптической системы чётко различать объекты, которые удалены от [глаза](#). Изображение, находящееся перед глазом, фокусируется точно на [сетчатку](#).



Аметропия

Аметропия — это изменение способности человеческого глаза преломлять свет. Из-за этого задний [фокус глаза](#) не попадает на сетчатку в состоянии расслабленности аккомодационной мышцы. Выделяют три вида дефектов, относящихся к аметропии:

- 1) [Близорукость \(миопия\)](#);
- 2) [Дальнозоркость \(гиперметропия\)](#);
- 3) [Астигматизм](#).

Близорукость

Близорукость — это патология зрения, при которой проецируемое изображение попадает не на сетчатку, а перед ней (слишком короткое фокусное расстояние). Это связано с дефектом оптической системы глаза — её сила слишком велика. При близорукости человек плохо видит вдаль и хорошо вблизи.



Нормальное зрение



То же изображение при миопии

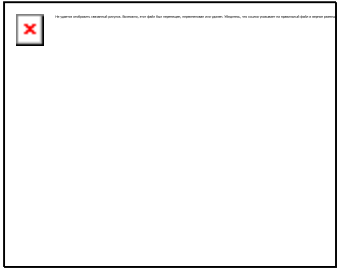
Виды близорукости:

- 1) *Врождённая.*

Заключается в том, что сетчатка находится дальше от хрусталика, чем в норме. Это связано с более вытянутой формой глазного яблока. Тогда фокусировка изображения происходит спереди от неё. Видно на [рисунке](#) — синяя линия.

- 2) *Приобретённая.*

Заключается в изнашивании [цилиарных мышц](#), благодаря чему им не хватает силы растянуть хрусталик настолько, чтобы проекция изображения попала на сетчатку. Иногда близорукость возникает из-за смещения хрусталика (травма), из-за спазма аккомодации и т. д. Без необходимых мер близорукость может прогрессировать до такой степени, что человек станет даже нетрудоспособным.



Миопия и её коррекция при помощи двояковогнутой линзы.

В последнее время число людей, страдающих от миопии, возросло. Особенно много близоруких школьников и студентов. Широко распространено убеждение, что это связано (кроме наследственного фактора) в основном с работой в условиях малой освещённости, с длительным сидением за компьютером без отдыха. Однако научные подтверждения этой точки зрения, по-видимому, отсутствуют.

Близорукость компенсируется ношением очков или контактных линз. Существуют различные хирургические методы лечения близорукости.



Гиперметропия и её коррекция при помощи линз

Дальнозоркость

Дальнозоркость — это патология зрения, при которой проецируемое изображение попадает не на сетчатку, а дальше неё (слишком большое фокусное расстояние). Это связано с дефектом оптической системы глаза — её сила слишком мала. При дальнозоркости человек хорошо видит вдаль и плохо вблизи (бывает, что дальнозоркий человек видит вдаль тоже плохо).

Виды дальнозоркости:

- 1) *Врождённая.*

Заключается в том, что сетчатка находится ближе к [хрусталику](#), чем в норме. Тогда фокусировка изображения происходит позади неё. Видно на [рисунке](#) — красная линия.

- 2) *Приобретённая.*

Заключается в потере хрусталиком упругости, что делает возврат хрусталика в прежнее состояние после его растяжения практически невозможным. Изображение проецируется за сетчаткой всё время. Такой процесс начинается примерно лет в 30 (зависит от общей степени напряжения хрусталика в течение всего предыдущего времени).

Как и близорукость, дальновзоркость компенсируют при помощи очков или контактных линз и лечат хирургическим вмешательством.

Астигматизм

Астигматизм — это патология зрения, связанный с нарушением формы сетчатки. Результат — потеря чёткой видимости.

Выделяют довольно много видов астигматизма, но самым распространенным является врождённый. Заключается в разнообразном искривлении сетчатки (зелёная линия на [рисунке](#)).

Основным способом лечения является ношение особых (астигматических) линз. Они повторяют форму сетчатки. Такая форма всегда уникальна. Возможно хирургическое вмешательство.

Слух и равновесие

Общие сведения

Природа и характеристики звука

Природа звука

Каждый из нас когда-либо в своей жизни сталкивается с понятием звука. И хотя слово это вполне понятно для нас, немногие способны дать должное определение звуку, а главное объяснить, что он из себя представляет, каким образом распространяется в пространстве, как возникает в среде. Немаловажно понимать, насколько большую роль звук играет в жизни самых разных организмов.

Итак, что же такое звук? Звук представляет собой волну, упругие волны, то есть перепады высокого и низкого давления, которые продольно распространяются в среде, создавая в ней механические колебания. Собственно, сами механические колебания и лежат в основе возникновения звука. Для того, чтобы убедиться в этом, возьмем лист бумаги и потрясем его. Раздается звук. Заметим, что при этом лист бумаги — это тело в воздушной среде, которому сообщили определенную энергию, посредством которой лист начал колебательное движение. Почему же мы слышим звук? Происходит это потому, что, колеблясь, тело создает аналогичные механические колебания в одной части среды, которые затем распространяются, и, в конце концов достигают нашего слухового анализатора.

Частота

Ясно, что звуки, существующие в окружающей среде, различаются. Одной из отличительных характеристик звука является частота. Частотой называют интенсивность смены участков волны с высоким и низким давлением. Если рассмотреть графики, изображающие разночастотные звуки, видно, что синусоида одних звуков движется плавно, у других дуга значительно уже, и на одну единицу времени приходится куда больше колебаний. На основании разницы частот выделяют звуки разной частоты —

высокочастотные и низкочастотные, которые по-разному воспринимаются человеческим ухом.

Громкость

Помимо частоты, важной характеристикой звуковой волны является ее громкость. Громкость представляет собой характеристику, показывающую амплитуду колебаний звуковой волны. Она напрямую зависит от того, какую энергию передадут телу, которое будет совершать колебание, которое впоследствии передастся среде. Как потом мы увидим, в человеческом ухе и эта характеристика не останется без внимания, при этом интересен механизм восприятия громкости, который по своему исполнению, как нам кажется, один из самых элегантных среди сенсорных систем человека.

Резонанс

При помощи явления, который будет сейчас описан, осуществляется восприятие звука в нашем ухе как таковое. Явление это называется резонанс. Под термином резонанс понимают явление возрастания амплитуды колебания тела при совпадении частоты собственных колебаний с частотой колебаний внешнего источника.

Тембр

Тембр — это особая характеристика, отличающая друг от друга, например, одну и ту же ноту, сыгранную на разных инструментах. Как, правило, то, что мы слышим — не чистый звук, на экране осциллографа он будет изображен не в виде синусоиды, а в виде более сложной кривой, включающей в себя разные синусоиды с кратными частотами разных амплитуд. В данном случае выделяют колебание с наименьшей частотой, которое называют основным тоном, а колебание с более высокими частотами — обертонами.

Распространение звука в разных средах

Распространение звука в разных средах (вода и воздух) не одинаково. Зависит это напрямую от плотности этой среды. Так, например распространение звука в воде куда более быстрое и эффективное, поскольку расстояние между молекулами воды меньше, чем между молекулами газов в воздухе, и им при колебании приходится совершать меньшее перемещение, чтобы передать колебание. Таким образом, в воде энергия колебания передается быстрее, а за счет этого (и за счет меньшего расстояния между частицами) меньше энергии тратится, что дает возможность передавать звук на более далекие расстояния, что очень важно для многих водных животных. Хотя важно понимать, что для того, чтобы сообщить звуковую волну более плотной среде, нужно приложить куда больше сил, чем чтобы передать звук той же громкости в воздухе. В животном мире научились обходить и эту проблему. Многие животные испускают высокочастотный звук, который при меньших затратах распространяется в среде эффективнее. Кроме того, у человека существует проблема перехода из воздушной среды в жидкость в собственном ухе. Осуществить такой переход — достаточно трудоемкое занятие (попытайтесь так крикнуть на лужу, чтобы по ней пошли волны). О решении этой проблемы вы узнаете из последующих глав учебника, а теперь лишь скажем, что делается это посредством системы рычагов, которые усиливают сигнал.

Значение слуха в жизни животных

Если рассматривать слух как один из вариантов восприятия механического колебания, то становится понятно, насколько древнее происхождение имеет слух. Для многих живых организмов именно слух является чувством, которое играет главную роль среди сенсорных систем. Это многие насекомые (самый яркий пример — кузнечики, кобылки, сверчки и другие прямокрылые), ночные птицы, летучие мыши и китообразные.

Слух для большинства организмов выполняет две основные функции. Первая присуща хищным организмам: это необходимость распознать добычу «по голосу», найти ее, отличить от других организмов. Вторая задача — самому быть начеку: вовремя услышать приближение хищника, чтобы суметь скрыться или дать ему отпор.

У некоторых организмов звук необходим и для привлечения полового партнера, его выбора. Так, самцы певчих птиц привлекают самку песней. Сивообразные очень часто в сезон спаривания устраивают «дуэтное пение» самца и самки. Олени (в частности, благородный олень) в сезон гона громко режут, и самка выбирает самца в том числе и по голосу.

Для человека слух является одной из важнейших сенсорных систем, которая обеспечивает нормальное функционирование человека в обществе. Слух необходим нормальному человеку для общения с особями своего вида, поскольку устная речь стала в человеческом обществе важнейшим каналом передачи информации. Глухие от рождения дети без сложной системы обучения обычно остаются немыми. Они могут общаться с помощью языка жестов, и их обучение связано с дополнительными трудностями.

Анатомия и физиология

Положение в теле и общая схема строения

Наружное ухо

Ушная раковина и наружный слуховой проход

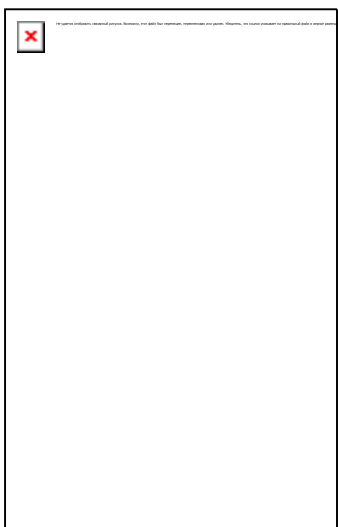


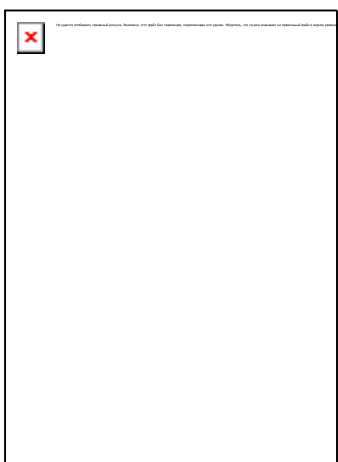
Схема строения ушной раковины 1. Ладьевидная ямка 2. Завиток 3. Противозавиток 4. Верхняя ножка противозавитка 5. Нижняя ножка противозавитка 6. Козелок 7. Наружный слуховой проход 8. Треугольная ямка 9. Раковина 10. Противокозелок 11. Межкозелковая вырезка 12. Мочка

Ушная раковина образована сложной складкой кожи, в толще которой находится хрящ. В области нижнего конца ушной раковины находится жировой слой клетчатки — мочка.

Свободный край ушной раковины образует особый завиток. Он начинается ножкой, помещенной в полости ушной раковины. Вдоль переднего края завитка расположена ямка — лабя. Параллельно завитку проходит противозавиток. Вверху он начинается двумя расходящимися ножками, между которыми находится небольшое углубление, называемое треугольной ямкой. Внизу противозавиток образует бугорок — противокозелок, который отделен от козелка. Козелок, в свою очередь, является частью наружного слухового прохода.

Наружный слуховой проход — проход, идущий практически горизонтально до барабанной перепонки.

Барабанная перепонка



Барабанная перепонка и окружающие её структуры. (вид со стороны барабанной полости)

Среднее ухо отделено от наружного **барабанной перепонкой**. Барабанная перепонка — это двухслойная пластинка из коллагеновых волокон. Волокна наружного слоя расположены радиально, а внутреннего — циркулярно. Со стороны барабанной полости барабанная перепонка покрыта однослойным эпителием слизистой оболочки среднего уха, а со стороны наружного слухового прохода — многослойным плоским эпителием. Её [перепонки] толщина составляет около **0,1 мм**, приблизительные размеры — **9×11 мм**. В центре барабанной перепонки, на месте прикрепления к ней одной из слуховых косточек — *молоточка*, имеется углубление — *пупок барабанной перепонки*. Она вставлена в борозду барабанной части височной кости; верхняя часть перепонки не натянута, в отличие от нижней. Перепонка расположена под углом около 45-55° к горизонтальной оси наружного слухового прохода. Она улавливает звуковые колебания и вибрации из наружного слухового прохода и передаёт на цепь слуховых косточек.

Среднее ухо

Барабанная полость

За барабанной перепонкой начинается **барабанная полость**, она воздухоносная, в объёме приблизительно 1 см³ и располагается в основании пирамиды височной кости. Изнутри слизистая оболочка полости выстлана однослойным плоским эпителием. В барабанной полости располагаются три слуховые косточки, сухожилия поперечнополосатых мышц,

натягивающих барабанную перепонку и стремя. Она открывается слуховой трубой в носоглотку.

Барабанная полость имеет шесть стенок:

1. Верхняя (*покрышечная*) отделяет её от полости черепа.
2. Нижняя (*ярёмная*) отделяет её от ярёмной вены.
3. Медиальная (*лабиринтная*) отделяет её от костного лабиринта внутреннего уха. В этой стенке имеется два окна, ведущие во внутреннее ухо: овальное и круглое. Над овальным окном в полость выступает стенка канала лицевого нерва.
4. Латеральная (*перепончатая*) образована барабанной перепонкой и окружающими её фрагментами височной кости.
5. Передняя (*сонная*) отделяет её от протока сонной артерии. В ней находится барабанное отверстие слуховой трубы.
6. Задняя (*сосцевидная*) имеет в себе вход в сосцевидную пещеру. Через неё сосцевидные ячейки одноимённого отростка височной кости сообщаются с барабанной полостью. Ниже входа располагается пирамидальное возвышение, внутри которого начинается стременная мышца.

Слуховые косточки

Слуховые косточки — **молоточек**, **наковальня** и **стремя** (названы по порядку, как они располагаются от БП до овального окна) составляют цепь, соединяющую барабанную перепонку с овальным окном. Рукоятка молоточка сращена с барабанной перепонкой. Головка молоточка и тело наковальни соединены между собой суставом и укреплены связками. Длинный фрагмент наковальни сочленяется с головкой стремечка. Косточки покрыты слизистой оболочкой. Мышца, напрягающая барабанную перепонку, прикрепляется своим сухожилием к рукоятке молоточка, сухожилие стременной мышцы — к стремени, около его головки. Вышеперечисленные мышцы регулируют движения косточек.

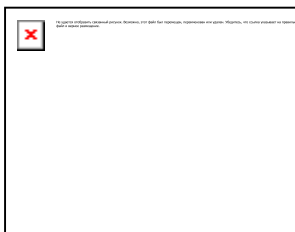
Из законов физики известно, что при передаче звуковых волн из воздушной среды в жидкие теряется **до 99 %** звуковой энергии, что связано с большой разностью в их сопротивлении и плотности. Система звуковой передачи среднего уха — барабанная перепонка и рычажная система слуховых косточек- представляет собой механизм, компенсирующий потерю акустической энергии при переходе из воздушной среды в жидкую (*перелимфу лабиринта*). За счёт площади сочленения стремени с перепонкой овального окна, значительно меньшей чем рабочая площадь барабанной перепонки, с уменьшением амплитуды волн увеличивается сила звуковых колебаний. Но в основном усиление звуковых колебаний происходит за счёт особого рычажного сочленения слуховых косточек. В целом давление на перепонку овального окна примерно **в 19 раз** превышает давление на барабанную перепонку. В общем, благодаря барабанной перепонке и слуховым косточкам воздушные колебания большой амплитуды и малой силы трансформируются в колебания перилимфы с относительно малой амплитудой, но большим давлением.

Слуховые мышцы

Как уже было упомянуто ранее, в барабанной полости располагаются две мышцы: напрягающая барабанную перепонку и стремечная. Первая иннервируется *тройничным* нервом, последняя — *лицевым*. Ветвь лицевого нерва (VII), проходящая в барабанной полости, называется *барабанной струной*. Лицевой нерв проходит по дну внутреннего слухового прохода, в лабиринте располагается между преддверием и улиткой.

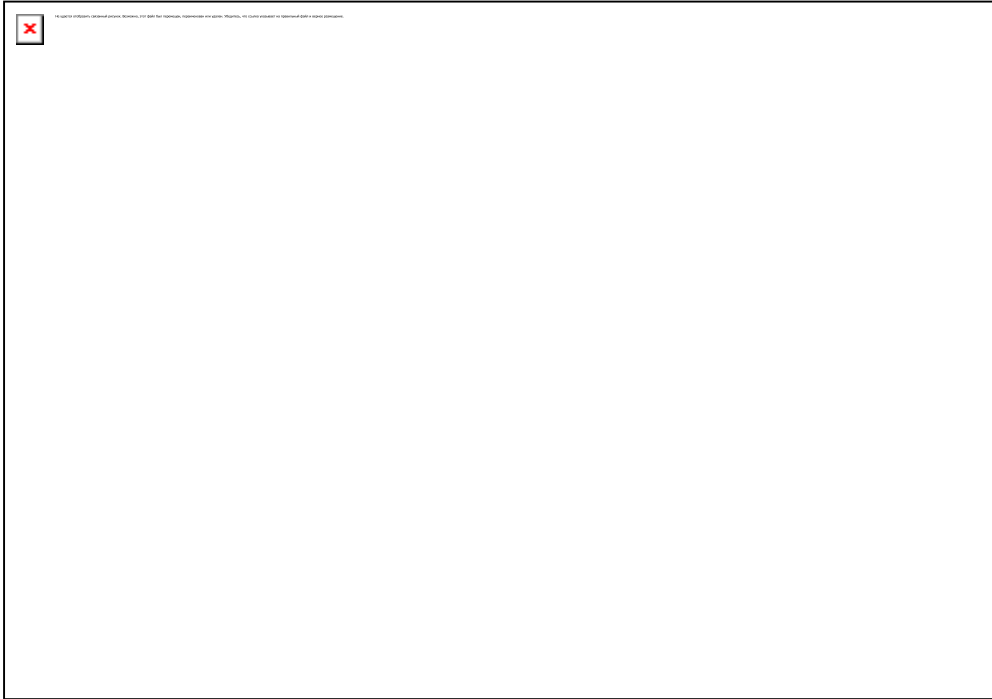
Обеспечивая оптимальное натяжение отдельных элементов звукопроводящего аппарата, вышеупомянутые слуховые мышцы регулируют передачу звуков разной частоты и интенсивности, и таким образом выполняют «аккомодационную» функцию. Также они выполняют и защитную функцию: при воздействии звуков большой мощности мышцы рефлекторно резко сокращаются. Это в конечном счете приводит к уменьшению звукового давления, передаваемого перилимфе (жидкости лабиринта). Этим рецепторы внутреннего уха предохраняются от сильных звуков.

Евстахиева труба



Среднее ухо. Евстахиева труба — 12

Барабанная полость, как уже было отмечено, открывается евстахиевой (или слуховой) трубой в носоглотку. Слуховая труба состоит из костной (1/3) и хрящевой (2/3) частей. Слизистая оболочка стенок трубы выстлана реснитчатым эпителием. Диаметр её просвета составляет около 1-2 мм, а длина около 3.5 см. Евстахиева труба выполняет важную функцию — уравнивая давление воздуха внутри и снаружи барабанной полости, предотвращает сильные деформации барабанной перепонки (в том числе её разрыв). Глоточное отверстие слуховой трубы перекрывается клапаном, для предотвращения неприятных ощущений от вибраций человеческого голоса. Клапан открывается при зевании или глотании.



Впервые евстахиева труба, как и среднее ухо, появляется у амфибий в связи с выходом на сушу. У рыб её гомолог — рудиментарную жаберная щель (брызгальце). Далее в ходе эволюции евстахиева труба не изменялась, кроме случаев вторичной деградации у некоторых змей и бесхвостых амфибий.

Внутреннее ухо

Общая схема строения

Полукружные каналы

Анатомия полукружных каналов

Полукружные каналы как и само преддверие состоят из костной и перепончатой частей. Три костных полукружных канала — передний, латеральный и задний лежат в трёх взаимно перпендикулярных плоскостях соответственно — саггитальной, горизонтальной и фронтальной. Каждый полукружный канал имеет две ножки, одна из них ампулярная, то есть при входе в преддверие образует ампулу. Соседние ножки переднего и заднего каналов, соединяясь, формируют общую костную ножку. Перепончатая часть полукружных каналов изнутри выстилает костную. Эпителий, изнутри покрывающий перепончатые полукружные каналы, такой же как и в преддверии. Чувствительные аппараты полукружных протоков — ампулярные гребешки- в виде складок располагаются в каждой ампуле. Они содержат такие же клетки как и пятна преддверия — чувствительные волосковые и поддерживающие. На этих клетках лежит желатинообразный купол, который пронизывают волоски. Ампулярные гребешки воспринимают изменение углового ускорения при поворотах головы. При изменении положения головы, тела, при ускорении, особенно при поворотах купулы гребешков смещаются, после чего импульс идёт по окончаниям, подходящим к волосковым рецепторам, в составе преддверно-улиткового нерва в головной мозг.

Физиология полукружных каналов

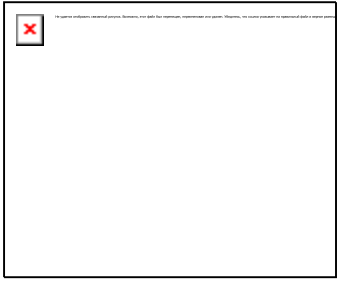


Схема внутреннего уха: 1. задний вертикальный канал 2. горизонтальный канал 3. внутреннее ухо 4. саккулюс 5. улитка 6. утрикулюс 7. передний вертикальный канал

Полукружные каналы — часть вестибулярного аппарата. С их помощью мы можем определять свое положение в пространстве. Они заполнены эндолимфой и снабжены ампулой. Ампула содержит в себе слизистую пробку — купулу и волосковые рецепторы, расположенные по периметру ампулы, и сдерживающие купулу. При поворотах головы смещается эндолимфа, она увлекает за собой купулу, которая, передвигаясь по ампуле, раздражает клетки — рецепторы. Сигнал передается на дендриты нейронов, подходящих почти вплотную к рецепторам, минуя опорные клетки. В роли медиатора тут выступает ацетилхолин. Тела этих нейронов находятся в вестибулярных ганглиях. По аксонам этих нейронов сигнал попадает в вестибулярные ядра в продолговатом мозге, отсюда в мозжечок, а отсюда к ядрам глазодвигательных мышц, к мотонейронам шейного отдела спинного мозга, что помогает человеку поддерживать равновесие. По восходящим нейронным путям сигнал поступает в кору больших полушарий: к задней постцентральной извилине и в моторную кору спереди от нижней центральной извилины. Это нужно для сознательной оценки положения тела в пространстве.

Преддверие

Преддверие лабиринта является периферическим отделом статокINETического анализатора (или органа равновесия). Оно состоит из двух частей костной и перепончатой. Костное преддверие представляет собой овальную полость, сообщающуюся с тремя костными полукружными каналами; на её латеральной стенке располагаются два окна: овальное (окно преддверия) и круглое (окно улитки). Перепончатая часть преддверия, заключённая в полости костной, состоит из двух мешочков: эллиптического и сферического, сообщающихся через тонкий каналец. От каналца отходит эндолимфатический проток и заканчивается слепым эндолимфатическим мешком. Полость преддверия заполнена жидкостью — эндолимфой. Щель между костной и перепончатой частями заполнена перелимфой. Эпителий, выстилающий перепончатый лабиринт преддверия — однослойный плоский, лежит на соединительнотканной пластинке. Преддверие сообщается с тремя полукружными каналами; оба конца каждого канала открываются в эллиптический мешочек. Участки мешочков, содержащие чувствительные клетки, называются пятнами. Эпителий пятен состоит из рецепторных волосковых клеток и поддерживающих клеток, лежащих на базальной мембране. На эпителии располагается студенистый слой, содержащий кристаллы углекислого кальция — CaCO_3 (статолиты). К основаниям волосковых клеток подходят нервные окончания. Пятна воспринимают изменения силы тяжести и линейного ускорения. При изменении силы тяжести, положения головы тела, при ускорениях статолиты смещаются, что приводит к напряжению волосков, изменению ферментативной активности волосковых клеток. Возбуждение через синапсы передаётся к клеткам преддверного узла. Преддверный узел лежит на дне внутреннего слухового прохода. Аксоны его клеток образуют преддверную часть преддверно-улиткового нерва (8-ой черепной нерв), входящего вместе с улитковой частью через внутреннее слуховое отверстие в полость черепа. В мостомозжечковом углу волокна нерва подходят к вестибулярным ядрам. От

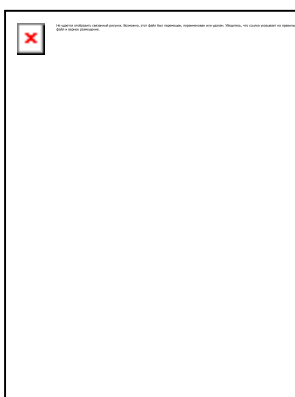
клеток вестибулярных ядер часть волокон, перекрещиваясь идёт в промежуточный мозг, в таламус, откуда импульсы направляются к коре теменной и височной долей больших полушарий (корковые центры статокинетического анализатора).

Улитковый лабиринт

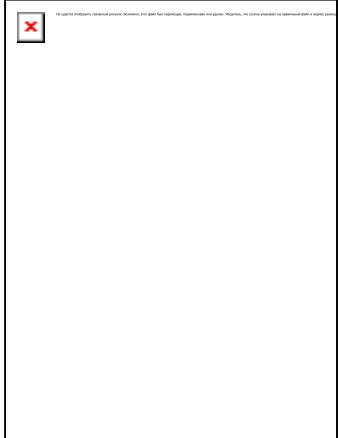
Мембранная система

Волосковые клетки — слуховые рецепторы

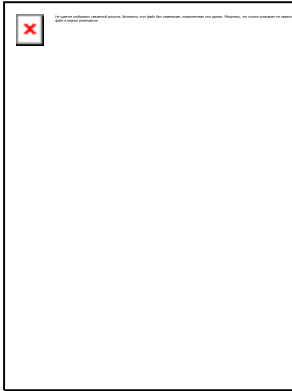
Волосковые клетки расположены в улитковой лестнице, заполненной эндолимфой, то есть в перепончатом лабиринте, а также в преддверии и в ампулах полукружных каналов. Однако за слуховую чувствительность отвечают только волосковые клетки кортиева органа, в то время как клетки преддверия реагируют на изменение положения тела в пространстве.



Части волосковой клетки: 1 — видоизмененные дендриты (волоски), 2 — ядро, 3 — тело волоскового рецептора, 4 — нервное окончание



Желтым обозначены специфические белки, красной жирной стрелкой — ток эндолимфы, при котором мембрана деформируется так (красные тонкие стрелки), что специфические белки не конформируются, зеленой жирной стрелкой — ток эндолимфы, при котором дендрит согнется так (зеленые тонкие стрелки), что вызовет возбуждение волосковой клетки



Улитка на поперечном разрезе: 1 — лестница улитки, 2 — рейснерова мембрана, 3 — костный гребень, 4 — покровная мембрана, 5 — собственно сенсорные поля

Волосковые клетки представляют собой видоизмененные нейроны, у которых около 50 дендритов. Они представляют собой микроворсинки; в их мембране имеются белки-каналы, который реагирует на отклонение микроворсинки. Надо заметить, что эти белки находятся у каждой микроворсинки с одной стороны, поэтому клетки по-разному реагирует на ток эндолимфы с разных сторон. Можно сказать, что волосковые рецепторы реагируют на векторные силы, то есть определяют направление и величину силы.

К волосковым рецепторам подходят нервные окончания. Нервные окончания сливаются в улитковый корешок, а затем в преддверно-улитковый нерв, в составе которого и входят в задний мозг.

Скопления волосковых клеток во внутреннем ухе имеют вид светлых пятен на фоне перепонки лестницы. При прохождении волны по лестнице улитки на каком-то участке звук резонирует со стенками лестницы, и в этом месте рейснерова мембрана будет взаимодействовать с покровной мембраной сильнее всего. Таким образом, в этом же месте будет задето покровной мембраной наибольшее количество волосковых клеток, что будет восприниматься в головном мозге как звуковой сигнал определенной частоты.

В преддверии находятся такие же волосковые клетки, но там к их волоскам прикреплены небольшие камешки из карбоната кальция CaCO_3 (известняка) — отолиты. К волоскам нескольких рецепторов прикреплен один отолит. В норме все отолиты растягивают волоски тех рецепторов, которые прикреплены к верхней стенке преддверия и сжимают волоски тех рецепторов, которые прикреплены к нижней стенке преддверия. Происходит это из-за силы тяжести. Таким образом в обычном состоянии рецепторы, находящиеся у верхней стенки не посылают или посылают очень слабый сигнал, а те рецепторы, которые расположены рядом с нижней стенкой постоянно возбуждены. Клетки, находящиеся по бокам камеры, соответственно посылают средней силы сигнал. Если такое состояние исчезает и, например, рецепторы, находившиеся сбоку, становятся самыми возбужденными, то это значит, что человек повернул голову набок.

В ампулах полукружных каналов тоже находятся волосковые клетки. Но тут их волоски прикреплены к большой слизистой пробке, напоминающей слизистые пробки боковой линии рыб. При движениях головой по разным осям в полукружных каналах возникает ток жидкости, который способствует передвижению слизистой пробки. Из-за этого мембрана волосков, прикрепленных к этой движущейся слизистой пробке, в некоторых местах сжимается, а в некоторых разжимается. Далее начинается тот-же процесс формирования спайка, что описан выше.

Первоначально волосковые клетки находились у рыб в каналах боковой линии. На их микроворсинках были закреплены слизистые пробки (как у рецепторов равновесия в преддверии), которые одновременно защищали нейроны от внешней среды и помогали в определении направления и силы течения. Боковая линия таким образом улавливала звуковой сигнал, который в воде представляет собой почти ту же самую волну, которая возникает при обычных течениях. Не стоит, однако, забывать, что у рыб тоже было внутренне ухо. Именно оно являлось главнейшим органом слуха. Во внутреннем ухе рыб также находились волосковые клетки, и действовали они так же. При выходе на сушу у амфибий исчезает боковая линия. Она сохраняется только у личинок амфибий и некоторых водных взрослых форм. Далее в ходе эволюции эти клетки не изменялись.

Закладка внутреннего уха, в том числе и дифференцировка клеток в волосковые, происходит примерно на 7 неделе беременности.

Кортиев орган

Кортиев орган был открыт в XIX веке итальянским ученым Альфонсо Корти.

Кортиев орган расположен в улитке между рейснеровой и основной мембранами, то есть окружен эндолимфой. Кортиев орган состоит из волосковых клеток (внешних и внутренних), которые собственно и являются рецепторными, и опорных клеток (клеток Дейтерса, клеток Клаудиуса, клеток Гензена), между которыми проходят окончания нервных клеток спирального нервного ганглия. Опорные клетки создают ниши для волосковых рецепторов и помогают в транспортировке к ним питательных веществ.

Кортиев орган является конечным звеном звуковосприятия, здесь происходит перекодировка звуковых волн в биоэлектрические потенциалы. Благодаря тому, что кортиев орган располагается на протяжении всей улитки, могут восприниматься звуки разных частот. Высокие звуки резонируют со стенками улитки в ее нижних отделах (то есть там, где костная улитка имеет наибольшую ширину, а перепончатая — наименьшую), а низкие — в верхних (то есть там, где костная улитка имеет наименьшую ширину, а перепончатая — наибольшую). В том месте, где звук резонирует, рейснерова мембрана сильно вибрирует, а так как рейснерова мембрана частично срослась с покровной мембраной кортиева органа, то покровная мембрана создает давление на волосковые рецепторы. Повышение давления возбуждает волосковые клетки, и они генерируют сигнал.

Происходит кортиев орган из органов боковой линии, в онтогенезе закладывается рано (на 6-7 неделях).

Восприятие звуков разных частот

Овальное и круглое окна

Путь звука

Как было сказано выше, звук представляет собой волны разной частоты: высокой и низкой. Подобно высокой и низкой волнам в воде, звуковые волны задерживаются соответственно крупными и мелкими объектами. В человеческом ухе такими объектами являются соответственно завиток и антизавиток (или противозавиток), расположенные в ушной раковине параллельно друг другу, что способствует

фокусировке звука в область начала слухового прохода. Для точной фокусировки в слуховой проход в наружном ухе развит козелок.

По слуховому проходу звук доходит до барабанной перепонки и связанных с ней слуховых косточек. Барабанная перепонка натянута очень сильно, и минимальные сигналы из внешней среды способны заставить барабанную перепонку колебаться. При этом начинает вибрировать стремя, приросшее к барабанной перепонке. Это в свою очередь приводит к усилению сигнала с помощью особенного взаимного расположения слуховых косточек — они образуют мощный рычажный усилитель. Таким образом, на мембрану овального окна передается еще более сильный сигнал, нежели на барабанную перепонку. Однако подавляющая часть силы этого сигнала тратится на переход звука из воздушной среды во в сотни раз более плотную жидкую среду внутреннего уха. После прохождения звука во внутренне ухо он полностью превращается в обычную волну, и эта волна идет по лестнице улитки, заполненной перилимфой. Поскольку улитка устроена таким образом, что средняя лестница к концу улитки расширяется, а барабанная лестница и лестница преддверия сужаются, то волна разной длины придет в резонанс с системой в строго определенном месте улитки. И именно в этом месте покровная перепонка с наибольшей силой надавит на волосковые рецепторы, что позволит определить точную длину волны, а значит — и частоту звука. Но если бы волна оставалась в улитке, то она бы снова вызвала возбуждение волосковых рецепторов, и один звук накладывался бы на другой. Поэтому существует система гашения звука — волна, проходя по лестницам улитки, упирается в круглое окно. Таким образом, сила звука расходуется на колебание мембраны круглого окна, выходящего в евстахиеву трубу.

Передача сигналов в мозг и их обработка

Слуховые органы с височной долей коры большого мозга связывают два пути: восходящий и нисходящий. Восходящий путь включает в себя несколько центров обработки слуховой информации: Начинается он спиральным узлом и заканчивается в слуховой коре головного мозга. Нисходящий же путь, наоборот, берёт своё начало в слуховой коре и достигает комплекса верхней оливы в среднем мозгу. Оттуда к волосковым рецепторам идёт путь Расмуссена-Портмана. Функциональное значение нисходящего слухового пути изучено мало. Считают, что оливоулитковый путь оказывает тормозные влияния в слуховой системе, способствуя дифференцировке звуковых стимулов.

В слуховом ганглии выделяют три типа нейронов. Дендриты нейронов первого типа имеют миелинизированную оболочку, а дендриты двух других лишены ее. Нейроны I типа иннервируют внутренние волосковые клетки (в пропорции 1:20). А II и III видов — наружные волосковые клетки, причем каждый нейрон обоих типов связан с 10 чувствительными клетками. Таким образом, на уровне рецептора образуются частично накладывающиеся друг на друга поля, которые обеспечивают постоянство [w:афферентации](#) в случае дегенерации, как отдельных волосковых рецепторов, так и ганглиозных клеток. Эта система — нейроны I порядка.

Вся информация о звуковом потоке, попадающем в диапазон возможностей слуховых рецепторов, передается на нейроны II порядка, сосредоточенные в группе кохлеарных ядер в заднем мозгу: переднее и заднее вентральные ядра и дорсальное улитковое ядро или слуховой бугорок. Сигналы представляют собой серии коротких электрических импульсов. Последние распространяются вдоль аксонов со скоростью от 0.5 до 100 м/с и

имеют одинаковую амплитуду. Изменения свойств воспринятого ухом звукового сигнала передаются не амплитудой, а частотой импульсов, количеством активированных волокон, пространственно-временным узором активности и местом расположения возбужденного волокна в популяции нервных волокон слухового нерва.

Именно на уровне вторых нейронов перекрещивается основная масса волокон восходящего слухового пути (левой части и правой), меньшая часть волокон остается в пределах полушария, на стороне которого расположен периферический слуховой рецептор, а большая часть идет в противоположное полушарие головного мозга.

Далее сигнал передаётся следующему клеточному скоплению, так называемым ядрам верхней оливы. В комплекс верхней оливы (третий слуховой нейрон) входят латеральная, медиальная оливы, а так же скопление периоливарных ядер. На этом нейрональном уровне происходит конвергенция (схождение) слуховых путей, подвергшихся и не подвергшихся ранее перекресту. Аксоны оливарных ядер образует латеральную петлю, достигающую нижних холмиков пластинки крыши (или четверохолмия) среднего мозга — ещё одного слухового центра (нейроны IV). Здесь происходит второй перекрест проводящих слуховых путей.

Последний слуховой центр восходящего пути (не считая слуховой коры) — подкорковое коленчатое тело. Это уже промежуточный мозг. Практически все волокна, идущие от нижележащих слуховых центров, переключаются в коленчатом теле, отростки клеток которого идут к слуховым зонам коры данного полушария головного мозга.

Следующий, третий перекрест волокон осуществляется уже на корковом уровне. Здесь часть волокон в составе мозолистого тела, объединяющего полушария мозга, идет на противоположную сторону, в первичную проекционную зону коры.

Помимо описанных выше «прямых» связей, определяются контакты с другими отделами мозга. Установлены, например, достаточно четкие связи кохлеарных ядер с двигательными ядрами слухового и тройничного нервов. Здесь следует специально подчеркнуть, что от тел клеток этих черепно-мозговых нервов отходят отростки, иннервирующие мышцы среднего уха (для чего это нужно, будет рассказано далее).

Также известны связи верхней оливы с ретикулярной формацией ствола мозга — мощной активирующей системой. Значительная часть волокон идет от среднего мозга в мозжечок и в спинной мозг, а также к различным двигательным ядрам. Известны связи с так называемыми эмоциогенными зонами мозга — теми зонами, электрическое раздражение которых вызывает эмоциональные реакции (радость, страх и др.) или обуславливает изменения настроения. В конечном мозге слуховые связи очень широки. Здесь тесно взаимодействуют лобная, моторная, ассоциативная и височнотылочная кора. Это, разумеется, далеко не полный список связей, по которым слуховая информация поступает к различным отделам мозга. Можно без преувеличения сказать, что «слышит» весь мозг.

Наличие таких связей позволяет понять, какую роль в обработке слухового сигнала какие центры играют. Известно, что в кохлеарных ядрах происходит восприятие долгих звуков без распознавания тембра.

В ядрах верхней оливы идёт обработка тембров звука и анализ коротких звуков. Также этот комплекс вместе с нижними холмиками четверохолмия и коленчатым телом отвечает

за рефлекторные действия различной сложности, активируемые звуковыми сигналами (например, поворот головы на громкий хлопок).

Слуховая кора же, как понятно из перечня сложных взаимосвязей, приведённых выше, занимается «сознательной» обработкой слуховой информации. Чтобы стало понятнее можно привести такой пример: человек, с нарушенными связями между нижними слуховыми центрами мозга и корой, осознанно не воспринимает речь или другие звуки, но на громкий хлопок за спиной всё равно обернётся.

Эволюция

Услышать впервые

Внутреннее ухо, как орган, появляется в ордовике у представителей класса круглоротые (миноги, миксины). У них оно уже дифференцировано на верхний и нижний отделы, соединённые между собой. Верхний отдел занимают 1-2 полукружных канала с ампулами и связывающий их между собой овальный мешочек — утрикулюс. В нижнем отделе внутреннего уха формируется круглый мешочек — саккулюс. Непосредственно как орган слуха внутреннее ухо круглоротых развито плохо. Волосковые клетки располагаются в круглом мешочке, образуя слуховое пятно — макулу. В основном внутреннее ухо необходимо им как орган равновесия, ведь круглоротые активно передвигаются в 3-х мерном водном пространстве.

Слышат ли рыбы?

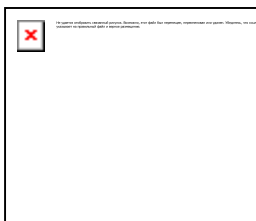


рис.1 Внутреннее ухо рыб: 1 — полукружные каналы, 2 — овальный мешочек, 3 — круглый мешочек, 4 — лагена.

Вы когда-нибудь бывали на рыбалке? Помните, как рыбаки всегда шикают на новичков, когда те шумят? И они во многом правы! Рыбы прекрасно воспринимают звуковые сигналы. Около 400 млн лет назад появились 2 группы рыб: костные и хрящевые. Строение их внутреннего уха не различается принципиально. В отличие от круглоротых, у рыб 3 полукружных канала. На круглом мешочке формируется вырост — лагена со своей макулой, обособляющейся от первичного слухового пятна. Таким образом, у рыб есть первичное слуховое пятно и ещё одно дополнительное слуховое пятно в лагене (кроме химер — у них только одно слуховое пятно). Большинство рыб ведёт активный образ жизни, многие из них хищники. Поэтому слух жизненно необходим рыбам. И если миноги в основном держались у дна, то рыбы часто плавают в толще воды, а для ориентирования там им и понадобилось усложнение органа равновесия.

Слух и выход на сушу

Следующий этап развития слуха связан с выходом позвоночных на сушу. Звук в жидкости распространяется в десятки раз лучше, чем на воздухе, поэтому волна, порождённая в водной среде, может непосредственно приводить к значительному колебанию мембраны

овального окна. А в гораздо менее плотной воздушной среде такая волна приведёт к минимальным колебаниям этой мембраны, и с помощью такого органа слуха едва ли можно будет отличить силу, тембр и местонахождение источника звука. Жидкость необходима для жизни волосковых рецепторов, именно поэтому у [амфибий](#) появляется барабанная перепонка и соединенное с ней и мембраной овального окна стремя. Барабанная перепонка под действием звуковой волны колеблется очень слабо, но стремя играет роль рычажного усилителя, то есть на мембрану овального окна поступают довольно сильные колебания.

На данном рисунке можно проследить описанные изменения органов слуха при выходе позвоночных на сушу. Слева — череп рыбы, справа — амфибии.

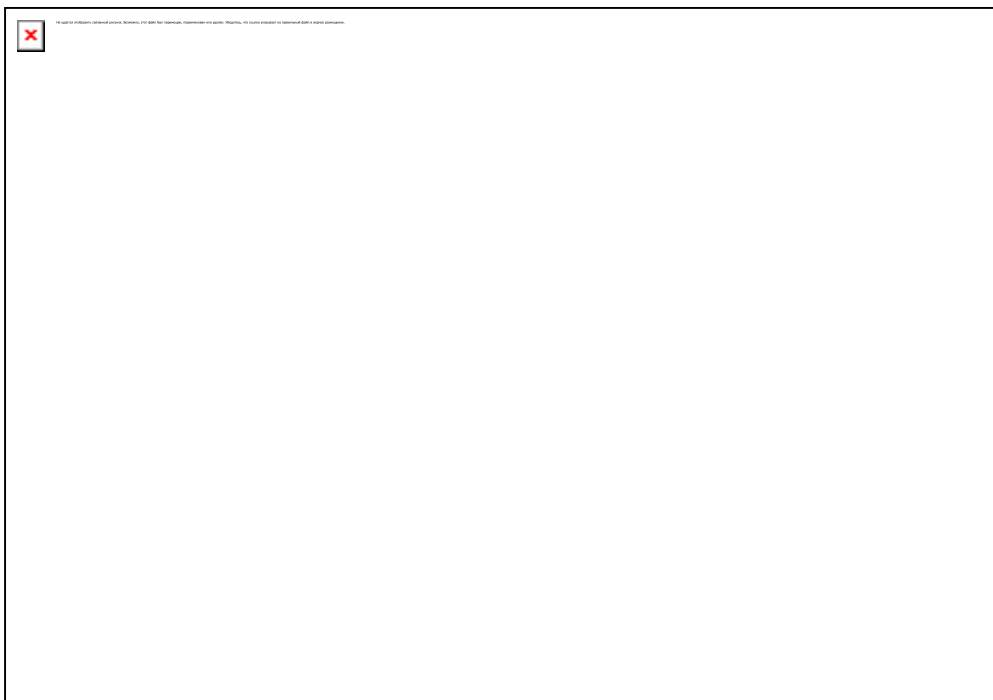
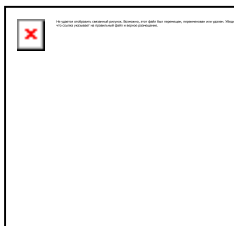


рис.2 1 — череп, 2 — обонятельная капсула, 3 — слуховая капсула, 4 — позвоночник, 5 — верхняя челюсть, 6+8 — нижняя челюсть, 7 — подвесок, 9 — брызгальце, 10 — первая полная жаберная щель, А — евстахиева труба (внутренняя часть брызгальца), Б — преддверие (внешняя часть брызгальца), В — стремя (видоизменённый подвесок)

У амфибий внутреннее ухо изолируется от внешней среды и от слухового прохода. Лагена у земноводных укрупняется, от первичного слухового сосочка (слухового пятна) лагены обособляется зачаток будущего кортиева органа — основной слуховой сосочек, и соответствующая часть его стенки образует так называемую основную, базальную перепонку. Параллельно с основным слуховым сосочком у земноводных появляется обнаруженный только у них амфибиальный слуховой сосочек. У лягушки-быка, например, основной сосочек представлен короткой трубочкой, по краю которой полукругом параллельными рядами расположено около 60 рецепторных волосковых клеток, соединенных с 350—500 нервными волокнами. Поперёк просвета трубочки подвешена покровная (текториальная) мембрана. В амфибиальном сосочке обнаружено около 600 волосковых клеток, расположенных в продолговатой S-образной области на крыше амфибиального сосочка и иннервируемых пучком из 1000 нервных волокон. Предполагают, что макула лагены участвует в вестибулярной функции, воспринимает вибрации и звуки низких частот. Слуховые функции земноводных обеспечиваются основным и амфибиальным сосочками.

Внутреннее ухо амфибий и рептилий



1 — утрикуллюс; 2 — саккуллюс; 3 — лагена; 4 — слуховой сосочек; 5 — основная мембрана.

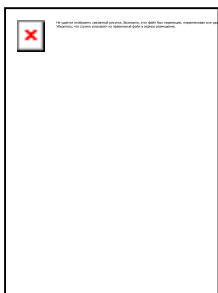
Рептилии

Слуховые органы рептилий не сильно отличается от органов слуха земноводных. У некоторых змей, среднее ухо даже вторично деградирует. Небольшие усложнения происходят только во внутреннем ухе. У пресмыкающихся выступ круглого мешочка развит сильнее, и только у крокодилов он превращается в длинный и несколько изогнутый канал улитки. Поэтому представленная выше схема внутреннего уха амфибий верна и для рептилий. Развитие у пресмыкающихся базальной перепонки и располагающихся на ней чувствительных волосковых клеток приводит к разделению канала улитки на верхний (лестница преддверия) и нижний (лестница барабанной полости) отделы. С усложнением воспринимающего слухового аппарата над основной перепонкой и волосковыми клетками развивается кроющая пластинка. Параллельно удлинению базилярной мембраны и увеличению числа рецепторных слуховых клеток на ней у пресмыкающихся наблюдаются разрастание и усложнение текториальной мембраны. Это особенно характерно для крокодилов. Как уже было сказано, у рептилий (а именно у крокодилов) начинает образовываться ещё одно образование внутреннего уха: канал улитки. Тут надо отметить, что достоверно неизвестно, является ли улитка возникшей независимо от лагены структурой, или же лагена — зачаток улитки, преобразовавшийся в неё в ходе эволюции.

Слух птиц

Сходно, но ещё сложнее, чем у рептилий, устроено внутреннее ухо у птиц, а также однопроходных млекопитающих, у которых сохраняется остаток лагены и её макула, функции которой связывают с возможностями полёта у птиц, а также со слухом при костной проводимости (когда звук передаётся не по воздуху, а через кости черепа). Строение же среднего уха осталось таким же, как у рептилий и амфибий.

Внутреннее ухо птиц



1 — утрикуллюс; 2 — саккуллюс; 3 — лагена; 4 — слуховой сосочек; 5 — основная мембрана.

Вершина эволюции слуха

В [юрском периоде](#), когда появились первые млекопитающие, на Земле господствовали крупные [динозавры](#). Поскольку динозавры вели по большей части дневной образ жизни, млекопитающие должны были прекрасно ориентироваться в темноте. Зрение тут не поможет, поэтому у зверей стали быстро совершенствоваться органы слуха и [обоняния](#).

Серьёзные изменения претерпевает весь слуховой аппарат. Появляется наружное ухо. У большинства живородящих млекопитающих человека наружное ухо подвижно, что позволяет очень точно определять направление даже очень тихого звука.

Подвижность наружного уха млекопитающих на примере собаки

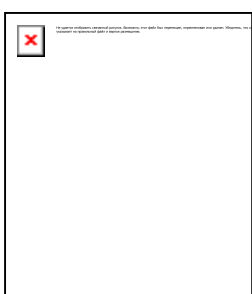
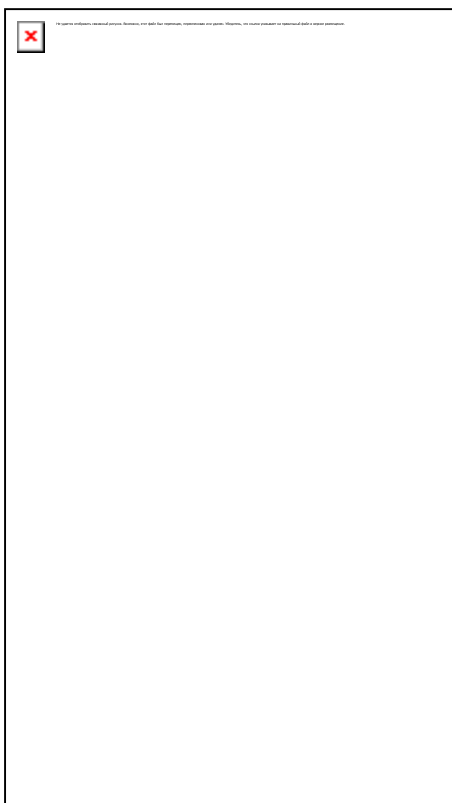


рис.2 : внутреннее ухо млекопитающих: 1 — утрикулус; 2 — саккулус; 5 — основная мембрана; 6 — улитка.

Происходят серьёзные изменения в строении среднего уха: появляются еще 2 косточки, наковальня и молоточек. Вместе со стремением три косточки образуют сильно улучшенный механизм усиления звуковой волны. Внутреннее ухо также усложняется. Канал улитки ещё более вытягивается в длину и изгибается по спирали, образуя несколько оборотов. Первичный слуховой сосочек исчезает вместе с лагеной, а основной — преобразуется в кортиев орган. У всех млекопитающих улитка завита в спираль наподобие раковины улитки; она образует у утконоса 0,25 витка, у кита 1,5 витка, у человека 2,5-2,75 витка, у кошки 3 витка. Две мембраны (основная и рейснерова), идущие

внутри канала улитки вдоль него, делят полость канала на 3 части: это тимпанальная лестница и вестибулярная лестница, заполненные перилимфой, и средняя лестница, содержащая эндолимфу. У человека круглый мешочек называется преддверием улитки, а овальный — центральным залом внутреннего уха. Со времени появления амфибий верхний отдел внутреннего уха не изменяется.



Благодаря описанному набору преобразований органов слуха млекопитающие обладают самым совершенным механизмом звуковосприятия.

Патологии

При написании настоящей главы хотелось бы рассказать в первую очередь не о многообразии существующих болезней и дефектов, связанных со слуховым анализатором (их известно более 500, и для подробного их описания понадобилось бы отдельное многотомное издание), а о причинах, приводящих к их возникновению. Здесь постараемся выделить группы патологий тех или иных систем слухового анализатора, приводя примеры наиболее распространенных заболеваний.

Патологии наружного уха

Проблемы со слухом могут возникать уже на стадии аккумуляции звука из окружающей среды. Причиной тому могут служить механические повреждения ушной раковины, состоящей из хряща, а потому просто поддающейся деформации. При этом будут возникать проблемы с собиранием звука, определением расположения источника звука. Кроме того, в наружном ухе возникают и наиболее распространенные причины плохого слуха, а именно — серные пробки. Стенки наружного слухового прохода млекопитающих снабжены особыми железами, выделяющими ушную серу. Со временем сера вместе с погибшими паразитами должна выделяться из слухового прохода (этому способствуют жевательные движения). Но у человека зачастую этого не происходит, сера скапливается в наружном слуховом проходе и образует пробку, мешающую прохождению звуковой волны. Одни из наиболее значимых последствий для восприятия звука связаны с повреждением барабанной перепонки. Часто барабанная перепонка рвется даже не при прямом механическом воздействии, а при перепадах давления между наружным и средним ухом. Такие ситуации возникают на взрывных работах или при взлете самолета, когда мощная звуковая волна прорывает барабанную перепонку. Чтобы избежать этого, рекомендуют открыть рот и встать к источнику звука лицом или же просто съесть сосательную конфету (так очень часто делают в самолетах), чтобы давление в наружном и внутреннем ухе сравнялось при открывании евстахиевой трубы. Кроме того, барабанная

перепонка может потерять свою натянутость со временем. Быстрее и интенсивнее этот процесс протекает, если подвергать свои уши мощным звуковым воздействиям (постоянно слушать громкую музыку, работать на инструментах, производящих шум, без соответствующего снаряжения и т. п.). Кроме того, слух будет ослаблен у человека с более толстой, чем обычно, барабанной перепонкой. В таком случае негромкие звуки не смогут вызывать ее колебаний, и слабый звук не пройдет дальше этого уровня.

Патологии среднего уха

В этом разделе, в первую очередь, отметим нарушение в соединении слуховых косточек. У здорового человека они должны быть подвижно соединены между собой, посредством чего и достигается тот эффект, для которого они предназначены, то есть это нормальная система рычагов. В иных случаях происходит срастание слуховых косточек. При этом звук не усиливается должным образом, что, несомненно, важно, поскольку овальное окно меньшего диаметра, чем барабанная перепонка, да и важно усиление звука при переходе в жидкость (см. Распространение звука в разных средах). Отдельно стоит вопрос о повреждениях, связанных с [евстахиевой трубой](#). Как вам известно, она связывает среднее ухо с носоглоткой и служит для уравнивания давления с двух сторон от барабанной перепонки. Именно с евстахиевой трубой связано такое заболевание, как средний отит. Средним отитом называют воспалительный процесс в среднем ухе. Существует два возможных варианта возникновения заболевания. Первый связан с попаданием гноя из носоглотки, в основном при простудных заболеваниях, сопровождаемых насморком. Часто это происходит при сильном сморкании или, что называется, «зашмыгивании», когда больной пытается сглотнуть мокроту, и как раз через евстахиеву трубу (евстахиит) часть ее попадает в среднее ухо. Второй случай — попадание патогенных бактерий, опять же через евстахиеву трубу, реже при повреждении барабанной перепонки через наружный слуховой проход. При отите может наступить как частичная, так и полная потеря слуха. При лечении воспаления ставят спиртовые согревающие компрессы, промывают носоглотку и евстахиеву трубу, в отдельных случаях применяют хирургическое вмешательство, прокалывая гнойную пробку и откачивая гной через шприц. Это достаточно болезненное мероприятие, но пока наиболее часто применяемое в медицине на практике. Два предыдущих раздела посвящены причинам так называемой кондуктивной глухоты или снижения слуха, которые связаны с нарушением звукопроводения. При этом во внутреннее ухо не проводятся звуковые волны, либо проводятся только некоторые из них. Кроме среднего отита, причинами кондуктивной глухоты могут быть [отосклероз](#) и опухоли.

Нейросенсорные нарушения

Органы, о патологиях которых пойдет речь, представляют собой чрезвычайно сложную, взаимосвязанную [систему](#). Поэтому имеет смысл рассмотреть нарушения работы этих органов в одном разделе.

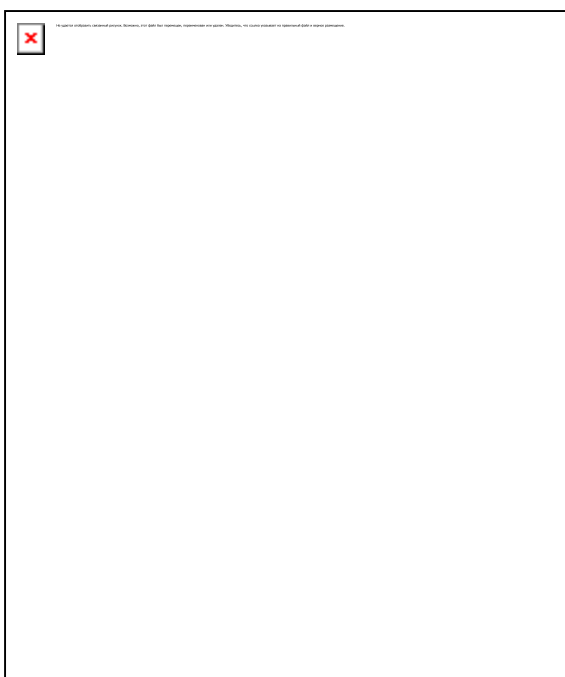
Все виды нарушений звуковосприятия принято называть глухотой. Как вы уже знаете из предыдущих разделов, выделяют два типа глухоты — кондуктивную и невральную. Кондуктивная глухота вызывается нарушениями звукопроводения. Невральная глухота связана с нарушением работы нервных клеток, входящих в состав слухового анализатора.

Невральную глухоту еще называют нейросенсорными нарушениями слуха. Большая часть этих нарушений связана с аномалиями волосковых рецепторов в [кортиева органа](#). Это могут быть как генетические врожденные аномалии, так и приобретенные.

К врожденным нарушениям относят такое распространенное явление, как неспособность человека отличать различные по высоте и тембру звуки. Это связано с тем, что резонанс на мембранной системе возникает на значительном промежутке, и возбуждаются сразу несколько групп волосковых клеток, ответственных за передачу информации о разных типах звука. При этом, конечно, человек нормально слышит. Но, как часто бывает, не способен играть на музыкальных инструментах.

Более серьезные последствия для звуковосприятия возникают при гибели волосковых клеток. В таких случаях внутреннее ухо перестает нормально обрабатывать звук и передавать возбуждение на слуховой нерв головного мозга.

Поражение волосковых клеток может быть связано с воздействием на них очень мощной звуковой волны или с возрастными процессами. Нейросенсорные нарушения необратимы, но можно избежать большего вреда, используя при громком звуке ушные заглушки.



Существует множество причин, вызывающих патологии периферии слухового анализатора. Как правило, при этом появляется шум в ухе, который может быть вызван воспалением, раздражением кохlearной порции VIII нерва, опухолью, которая растет из его шванновской оболочки ([невринома VIII нерва](#)). Кроме того, к снижению слуха приводят поражения улитки и ствола слухового нерва, его ядер, расположенных в варолиевом мосту.

Невринома VIII нерва является доброкачественной опухолью, результатом деления шванновских клеток, растущих из миелиновой оболочки преддверно-улиткового нерва. Опухоль возникает, главным образом в вестибулярной ветви этого нерва. Эта опухоль распространяется во внутренний слуховой канал и в область мостомозжечкового угла. В последнем случае, невринома поражает вестибулярный, тройничный и лицевой нервы. Лечение опухоли состоит в постоянном контроле за ее состоянием, при небольших размерах самой опухоли возможно микрохирургическое удаление с подзатылочным доступом, радиохирургия. При опухоли крупных размеров (более 3,5 см) применяют фракционированную радиотерапию. Рост невриномы в сторону ствола мозга и мозжечка сопровождается развитием так называемого альтернирующего синдрома и

присоединением мозжечковых синдромов на стороне поражения. Если же процесс локализован на уровне пластинки покрышки, слух снижается в обоих ушах, а в скором времени развивается полная глухота. Небольшое снижение слуха в одной стороны наблюдается при прерывании одной из слуховых петель. При этом нужно знать, что в слуховой петле идут как перекрещенные, так и неперекрещенные волокна, поэтому слуховые нарушения наблюдаются с противоположенной соответствующей петле стороны. Это явление называется гипоакузией. Интересные изменения в звуковосприятии вызываются поражением слуховых путей на уровне [таламуса](#). Происходит изменение тональности, громкости звука, он может восприниматься как более далекий или наоборот более близкий, нежели есть на самом деле. Наиболее распространено явление гиперпатии, при котором все звуки воспринимаются как более громкие, а шум и в действительности сильные волны вызывают у человека болевые ощущения. Самые сложные виды нейросенсорных нарушений слуха связаны с очаговыми поражениями коры в области левой височной доли доминантного полушария. У человека возникают слуховые галлюцинации, [агнозия](#). Поражение правой височной доли ведет к гиперпатии. Если же очаг раздражает корковый конец слухового анализатора, опять же возникают галлюцинации, которые впоследствии перерастают в судорожный [эпилептический припадок](#). Результатом припадков может стать частичная или полная потеря человеком слуха, а кора становится куда более подверженной механическим воздействиям.

Вопросы

1. На основании информации из этого раздела придумайте устройство слухового аппарата, который можно было бы применять при : а) возрастном ухудшении упругости барабанной перепонки; б) гиперпатии.
2. Подумайте, какой вид патологий — кондуктивная глухота или нейросенсорные нарушения — имеют более значимые для организма последствия? Ответ обоснуйте.

Обоняние

Зачем нужно обоняние?

Обоняние, как разновидность хеморецепции

Роль обоняния: выбор пищи, внутривидовая сигнализация

Место обоняния в иерархии других сенсорных систем у различных организмов

Эволюция обоняния

Дистантная хеморецепция у одноклеточных

«Обоняние» у бактерий (хемочувствительность у прокариот)

Хемочувствительность — наиболее древняя способность у живых существ. Развитие этой способности явилось решающим для прокариот. Живя в водном растворе, бактерии

ориентируются по изменению ее свойств и плывут за счет жгутикового движения туда, где среда наиболее благоприятная.

В одинаковой среде бактерии движутся то хаотично, то прямолинейно, отрезками, но в случайном направлении. Если же в среде разместить молекулы аттрактанта (привлекающего вещества) неравномерно, то бактерия будет плыть по градиенту концентрации, туда, где концентрация аттрактанта будет выше.

Аттрактанты и репелленты вместе называются эффекторами.

Аттрактантами для прокариот являются, например, глюкоза и галактоза, которыми они питаются, аминокислоты, пептиды. Репеллентами — кислоты и ионы тяжелых металлов. Некоторые вещества могут являться для одних бактерий аттрактантом, а для других репеллентом. Например, кислород привлекает аэробных бактерий и отпугивает анаэробных. К примеру, у кишечной палочки имеется около 20 типов рецепторов, а всего у одной бактерии на мембране находится примерно 25 тыс. молекулярных рецепторов.

Кроме химических веществ бактерии могут реагировать на свет (фотобактерии), температуру, вязкость среды и магнитное поле.

Известно, что молекулы эффектора бактерия улавливает трансмембранными белками (белками, пронизывающими ее мембрану насквозь), либо связывающими в периплазматическом пространстве белками, которые уже взаимодействуют с трансмембранными. Напрямую с трансмембранными белками взаимодействуют аминокислоты, а через связывающий белок — сахара и пептиды. Связывающие белки, захватывая вещество, изменяют свою третичную структуру и смена конформации позволяет захваченному веществу взаимодействовать с трансмембранным (рецепторно-передающим) белком.

Трансмембранные белки, с которыми в конечном счете взаимодействуют распознаваемые вещества, называются рецепторно-передающими. Они запускают каскад реакций и, в конечном счете, сигнал приходит на жгутики, которые отвечают за движение бактерии, и бактерия плывет.

Эта цепочка реакций хорошо изучена у бактерии *Escherichia coli*, на примере которой мы ее рассмотрим. Главными в этом каскаде являются белки CheA, CheW, CheY и CheZ. Вообще белки, отвечающие за работу жгутика и преобразование сигналов, у этого вида кодирует около 50 генов, что составляет примерно 3 % всего генома бактерии. Белки CheA и CheY передают от рецепторно-передающего белка к мотору жгутика (базальному телу) сигнал, заставляющий жгутик вращаться по часовой стрелке. Это означает хаотичное движение для бактерии. Если со связывающим белком провзаимодействовал репеллент, то бактерия начинает (продолжает) двигаться хаотично. При этом рецепторно-передающий белок, связанный с репеллентом, связывается с CheW, что ведет к фосфорилированию CheA, от которого фосфатная группа присоединяется к CheY, который и отвечает за движение жгутика по часовой. Инактивируется CheY белком CheZ, который отщепляет фосфат. Если связывающий белок провзаимодействовал с аттрактантом, то этот путь блокируется, а жгутик вращается против часовой стрелки, что ведет к плавному движению по прямой то есть если бактерия плывет в благоприятном направлении, то блокируется путь возможного переключения направления движения, а если в неблагоприятном, то при случайной смене направления движения у нее появляется возможность попасть в более благоприятные условия. Поэтому в отсутствии репеллента и

аттрактанта бактерия движется то хаотично, то прямолинейно — типы движения чередуются.

Разница в движении при работе жгутиков по и против часовой стрелки появляется из-за того, что обычно жгутиков у бактерии несколько и против часовой их движение синхронизировано то есть сила движения моторов направлена параллельно и складывается, не поворачивая бактерию. При движении по часовой жгутики движутся не слаженно, как бы «бултыхаясь» в воде. В этом случае бактерия может во время движения повернуться в случайном направлении.

Сбором всех поступающих от рецепторов сигналов (понятно, что решение о направлении движения принимается исходя из данных о количестве молекул репеллента и аттрактанта) занимаются так называемые, метилакцептирующие (метилакцепторные) белки. Они являются посредниками между белками-рецепторами и белками мотора жгутика, передавая сигнал на базальное тело. Осуществляют они свою функцию благодаря пришиванию к ним метильной группы, причем степень метилирования белка зависит от количества поступивших от рецепторов сигналов то есть от концентрации эффектора во внешней среде. При этом уровень метилирования может сохраняться у некоторых видов до 3-х минут, в течение которых бактерия может задавать направление своего движения, хотя обычно время отрезка одного типа движения не превышает 3 сек. Известно, что при повышении концентрации аттрактанта длительность пробега по прямой увеличивается, а хаотичного движения уменьшается. При увеличении концентрации репеллента, соответственно, время пробега сокращается, а хаотичного движения увеличивается. Это как раз и обуславливается уровнем метилирования метилакцепторного белка.

У некоторых бактерий жгутики могут вращаться только в одну сторону, тогда изменение направления движения происходит при остановке за счет броуновского движения.

«Обоняние» у протистов

Появление специализированных клеток

Обоняние у насекомых

Обоняние играет наиболее высокую по значимости роль в образе жизни и поведении насекомых. Наряду со вкусом оно образует так называемое химическое чувство насекомого, позволяющее воспринимать и анализировать химический состав окружающей среды. Посредством обоняния осуществляется ориентирование на местности, поиск пищи (например, пчелы способны запоминать и различать цветочные запахи, травоядные насекомые питаются строго определенными видами растений, ориентируясь по запаху и вкусу, выделяемому тканями растений, а навозные или падальные насекомые быстро обнаруживают появившийся навоз или падаль), вычисление присутствия врагов, внутривидовая коммуникация. Коммуникация (общение особей между собой) осуществляется путем синтеза (в малых количествах) и секрецией во внешнюю среду феромонов — веществ, выделяемых организмами и вызывающих специфическую ответную реакцию у особей того же вида, которые их воспринимают. Среди феромонов различают два основных типа: релизеры (вызывающие определенную поведенческую реакцию) и праймеры (меняющих физиологическое состояние и модифицирующих развитие особи). релизеры обычно передаются по воздуху, а праймеры довольно часто передаются контактным путем. релизеры в свою очередь делятся на несколько подтипов: аттрактанты (призывающие особей — половые феромоны и феромоны агрегации), репелленты (отпугивающие), арестанты (останавливающие), стимулянты (вызывающие

активность), детерrentы (тормозящие реакцию). Большинство из расшифрованных к настоящему времени феромонов по химическому составу принадлежит к спиртам и их ацетатам, а также к альдегидам и кетонам. Железы, секретирующие феромоны расположены между 8-м и 9-м сегментами на конце брюшка (у высших чешуекрылых). Иногда эти железы снабжены кисточками волосков, увеличивающими площадь поверхности для испарения феромонов.

Как пример агрегативного поведения, осуществляемого с помощью феромонов агрегации, можно привести агрегацию жуков-короедов (*Ips tyrographus*), которым массовое скопление необходимо для успешной атаки на дерево.

В качестве стимулянтов можно взять гормоны тревоги, используемые общественными насекомыми (муравьями, пчелами, осами) для предупреждения своих сородичей об опасности, и следовательно, для того, чтобы скопление насекомых рассеялось или оказало сопротивление.

Органы обоняния насекомых настолько чувствительны, что способны реагировать на присутствие минимальных концентраций вещества, зачастую удаленные от источника. Наиболее острым обонянием обладают бабочки (Lepidoptera), перепончатокрылые, в основном — наездники (Hymenoptera) и жесткокрылые (Coleoptera). Например, самец бабочки сатурнии (*Attacus atlas*) может уловить единственную молекулу выделяемого самкой феромона в кубическом метре воздуха!

Эксперименты показали, что превосходным обонянием обладают не только взрослые насекомые (imago), но и их личинки (larva). Саму функцию органов обоняния у насекомых выполняют обонятельные сенсиллы, расположенные на антеннах (усиках или сяжках). Однако реальные задачи антенн далеко этим не ограничиваются. Благодаря своей подвижности легкой управляемости, они обладают очень высокой чувствительностью к твердым предметам и колебаниям воздуха. Количество сенсилл обонятельных хеморецепторов зависит от образа жизни данного вида и характерного для него поведения (у рабочей пчелы на каждом усике имеется по 6 тыс. сенсилл). У самцов их обычно больше, чем у самок, что объясняет их активный розыск последних. В зависимости от особенностей восприятия раздражений, сенсиллы устроены очень разнообразно.



Рис. «Разнообразие кутикулярной части различных типов сенсилл у разных насекомых (по Иммсу из кн. Кузнецова). А — трихоидная сенсилла со щупальцем (у мухи); Б — базиконическая (у саранчовых); В — стилоконическая (на хоботке бабочки); Г — целоконическая (у саранчовых); Д — плакоидная (у наездников); Е — ампуловидная (у муравьев)»

Удаление у насекомого усиков лишает его обоняния. До сих пор исследователи приписывали насекомым «общую схему восприятия запаха», характерную для большинства живых существ, поскольку об этом свидетельствовали схожее строение обонятельных систем и похоже устроенные обонятельные нейроны. Она заключается в том, что молекулы запаха попадают на поверхность обонятельного эпителия, где расположены обонятельные хеморецепторы, сопряженные с G-белками. Рецептор, активированный лигандом, через G-белок запускает каскад внутриклеточных реакций. Следствием этого является открытие катионных каналов, деполяризация мембраны и создание нервного импульса. Однако недавние исследования ученых из Университета имени Рокфеллера и Университета Токио показали, что насекомые используют «быстрые» ионные каналы, напрямую активируемые лигандом, а не посредством G-белка, сопряженного с рецептором (об этом свидетельствует высокая скорость возникновения нервного импульса и опровергнутое участие в передаче сигнала некоторых белков из цикла передачи через G-белок сопряженный рецептор путем химического разобобщения этого пути). Сам ионный канал устроен особым образом: он состоит из двух пептидных цепей, одна из которых выполняет функцию рецептора, работающего в комплексе с OR83b — второй цепью (и ее корецептором). Белок OR83b консервативен, а рецепторная часть канала разная у всех насекомых. Белок, выполняющий функцию рецептора, имеет сложную структуру и образован длинной пептидной цепью. Каждый такой рецептор пронизывает мембрану 7 раз, один его конец оказывается внутри клетки, а другой — на поверхности. К появлению нервного импульса приводит открытие ионного канала при связывании лиганда с внешней частью белка-рецептора, входящего в состав этого канала.



[Рецепторы, сопряженные с G-белками](#), имеют семь α -спиралей, пронизывающих мембрану

По обонятельным нервам сигнал поступает в надглоточный ганглий (так называемый "головной мозг" насекомого). Информацию, полученную от органов обоняния, обрабатывают высшие отделы обонятельного анализатора, расположенные во втором сегментарном ганглии «мозга» (дейтоцеребруме). Обонятельный анализатор насекомых — сложная многофункциональная система, воспринимающая и анализирующая химические раздражители из окружающей среды (отвечает как за обонятельное, так и за вкусовое восприятие). В нем различают воспринимающий, проводниковый и центральный отделы.

Такое строение органов обоняния кардинально меняет положение класса насекомых в

общепринятом [эволюционном древе](#) (при это учитываются, конечно, другие факторы особенности строения насекомых, показывающие их высокоорганизованность), а сходство строения органов восприятия у насекомых и позвоночных объясняется результатом конвергенции (см. конвергенция). Аналогом OR83b у млекопитающих являются белки типа иммуноглобулинов, поэтому степень конвергенции может оказаться очень огромной (в связи с тем и появилась теория о родстве насекомых с млекопитающими).

Избирательность обонятельных рецепторов насекомых бывает низкой, с широким диапазоном лигандов (похожими свойствами обладают обонятельные рецепторы позвоночных), бывает строго определенной и реагирующей на какой-то определенный лиганд, например половой феромон.

Обоняние у моллюсков

Строение и физиология обонятельного анализатора у [моллюсков](#) аналогично строению этого анализатора у позвоночных. Механизм возникновения сигнала при связывании рецептора с лигандом у моллюсков идентичен этому механизму у позвоночных (в том числе и у млекопитающих), что говорит о родственном происхождении этих систем у разных групп животных. Эпителий обонятельных органов моллюсков содержит неспециализированные клетки эпителия, эпителиальные ресничные клетки, базальные клетки, клетки, секретирующие слизь, дендриты обонятельных хеморецепторов. Реснички чувствительных окончаний хеморецепторов выходят за границу поверхности эпителия. Аксоны рецепторов без посредников доставляют сигнал в головной ганглий, который по специализации можно сравнивать с головным мозгом у позвоночных. Органы обоняния у [головоногих моллюсков](#) (*Cephalopoda*) находятся на поверхности тела, на голове, у основания щупалец. У наземных [брюхоногих моллюсков](#) (*Gastropoda*) органы обоняния расположены на голове — вторая пара головных щупалец. У представителей водных брюхоногих в мантийной полости у основания жабр расположены придатки гребенчатой формы. Их относят к органам хеморецепции, определяющим качество воды. На околоротовых участках кожи присутствуют также обонятельные хеморецепторы. В отличие от головоногих и брюхоногих, у [двустворчатых моллюсков](#) (*Bivalvia*) органы обоняния развиты гораздо слабее.

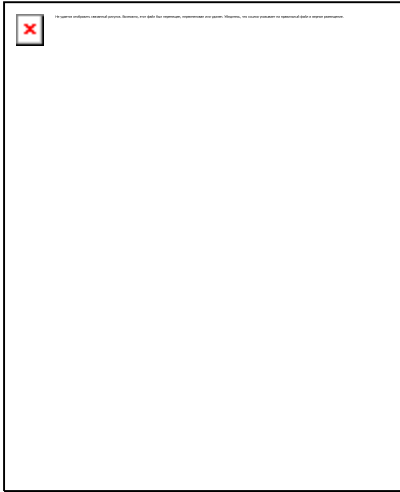
Обоняние у первичноводных позвоночных

Обоняние играет у рыб очень важную роль. У большинства наземных животных основную информацию о внешнем мире поставляет зрение. Но у воды плотность гораздо выше, чем у воздуха, что мешает хорошему прохождению света. Поэтому для водных организмов более важными оказываются слух, осязание и обоняние.

У многих рыб обоняние играет важную роль в поисках пищи. Например, общеизвестно, что акулы издали чувствуют запах крови и плывут на него. Сом тоже охотится, полагаясь на обоняние.

Существует гипотеза, что обоняние важно для мигрирующих видов (они запоминают запах того или иного места и могут вернуться туда снова с помощью обоняния).

Также оно важно для передачи сигналов между особями одного вида (феромоны) и разных видов (кайромоны и алломоны), для различения особей своего и чужого вида, а также для мечения территории у оседло живущих рыб.



Орган обоняния у рыб — это замкнутый мешочек с одним или двумя отверстиями, обычно не имеющий связи с глоткой, парный, располагающийся по обе стороны головы. Как правило, у каждого мешочка отверстия два и через одну ноздрю вода входит в полость, а через другую выходит. Располагаются органы обоняния в верхней части головы, перед глазами. Состоит он из одного или двух отверстий (ноздри), обонятельной полости и, иногда, дополнительного вентиляционного обонятельного мешка. Вентиляция полости осуществляется за счет работы мышц. Входя, вода попадает на складки обонятельного эпителия, который расположен в обонятельной полости. Строение обонятельного эпителия сходно у всех позвоночных. Состоит он из рецепторных (нервных), базальных, опорных и слизистых клеток. Рецепторные белки находятся на антеннах, которые имеют сложное строение и содержат трубчатые фибриллы. Находятся антенны на обонятельной булавке — отростке нейрона (видоизмененном дендрите). Строение и разнообразие рецепторных белков зависит от того, какие вещества данный вид воспринимает. Механизм активации обонятельного нейрона довольно прост и схож у всех позвоночных. Транспортное вещество (гранула-адсорбент) доставляет пахучее вещество на мембрану обонятельного нейрона, где оно связывается с рецептором. Рецептор активирует G-белок, который взаимодействует с аденилатциклазой (или иным сходным ферментом). Синтезированные ей цАМФ активизируют ионные каналы, которые создают поляризацию мембраны и сигнал идет по аксону в первичный обонятельный центр (обонятельные луковицы). Исключительным же является то, что нервная клетка обонятельного эпителия рыб способна реагировать на одну молекулу пахучего вещества, что является пределом физической чувствительности. Это значит, что рыбий обонятельный рецептор имеет исключительно эффективную систему усиления сигнала и обладает низким уровнем собственного шума.

Соединяясь с соответствующим ему веществом, рецептор посылает нервный импульс в обонятельные луковицы (первичный обонятельный центр), а потом сигнал идет в передний мозг, где расположены обонятельные доли. Из-за того, что передний мозг занимается работой с информацией от органов обоняния, он участвует в таких важных типах поведения, как охота, образование стай, икрометание и т. п. . Пара обонятельных долей, которые занимаются окончательной обработкой информации от органов обоняния, могут занимать большую часть мозга, как, например, у рыб, охотящихся в темное время суток и у глубоководных рыб.

Обоняние у рыб развито до такой степени, что позволяет чувствовать вещества, растворенные в воде даже в небольшой концентрации. Исследования поведения угря, как рыбы, охотящейся в основном по запаху, показали, что он находит свою жертву (моллюсков определенных видов) по выделяемому в воду аминокислотному комплексу,

состоящему из семи аминокислот. А лососи стараются обходить место охоты медведя, чувствуя его присутствие по веществам, вымываемым из его шкуры. При дальнейших исследованиях оказалось, что тревогу у лососей вызывает аминокислота L-серин.

В слизи обонятельного эпителия рыб было обнаружено еще одно вещество сложной структуры, способное связываться с пахучими веществами, — нуклеопротеид. Это вещество находится в слизи в значительно большей концентрации, чем рецепторы, находящиеся под ней, и имеет меньшую избирательность. Возможно, оно очищает слизь от уже опознанных веществ и играет транспортную функцию, не позволяя слизи застаиваться, что повлияло бы на скорость распознавания запахов.

[\[3\]](#) [\[4\]](#)

ВОПРОС *Сом, на самом деле, для поиска добычи использует в основном не ноздри, а усики, покрытые массой очень чувствительных рецепторов, чувствующих малейшее изменение химического состава воды. Подумайте, к какому классу относятся эти рецепторы и можно ли сказать, что эта система — обоняние сома?*

Обоняние у амфибий и рептилий

Обоняние у амфибий

Водные амфибии с помощью обоняния анализируют состав воды, в которой живут. Но для того, чтобы анализировать химический состав воздуха, пахучие молекулы необходимо растворить. Поэтому железы, находящиеся в обонятельном эпителии, все время снабжают влагой обонятельную полость. Однако такое обоняние является довольно слабым. В основном обоняние служит амфибиям для охоты и внутривидовой коммуникации. Для хвостатых амфибий роль обоняния настолько велика, что на примере тритонов, при разрушении обонятельного анализатора, их поведение меняется гораздо сильнее, чем при отсутствии слуха или зрения. Для слепых земноводных обоняние особенно необходимо. Так, живущие в пещерных реках европейские протеи ориентируются по оставленным ими на субстратах феромонным меткам. Обоняние играет важную роль при ориентации в пространстве. опыты с леопардовой лягушкой показали, что в Т-образном лабиринте у развилки лягушка точно определяет, с какой стороны находится вода из ее пруда, и устремляется туда. Многие земноводные метят и охраняют свою территорию. Некоторые амфибии способны различать не только свои метки, но и метки, оставленные другими особями того же вида. Так, некоторые саламандры способны отличать свой участок от участков других саламандр того же вида, игнорируя территории саламандр других видов. Амфибии способны воспринимать и запоминать широкий ассортимент запахов, включающий аромат анисового или гераниевого масла, кедрового бальзама, ванилина и др. Также чувством обоняния обладает молодь многих амфибий, что во многих случаях спасает их от опасности и обеспечивает поиск пищи. Личинки обыкновенного тритона приобретают способность воспринимать химические раздражители уже на третий день жизни, а на четвертый — способность адекватно реагировать на некоторые запахи. Головастики серой жабы могут улавливать вещества, выделяющиеся в воду из поврежденной кожи взрослых жаб или их личинок и вызывающие у них испуг. Следствиями испуга становятся некоторые поведенческие реакции, например затаивание. Центральный обонятельный анализатор сравнивает сигнал, поступивший от хеморецептора, с эталонами запахов в генетической памяти, и если опасность

подтверждается, то эффекторы мгновенно получают команду на спасительную реакцию. Сами органы обоняния у амфибий представлены парными мешками со складчатыми стенками. Воздух, который вдыхает амфибия, первоначально попадает в обонятельные мешки, которые по сути являются частью дыхательной системы, что позволяет полностью его анализировать. Так же, как и у многих позвоночных, у амфибий присутствует [Якобсонов орган](#), который является отростком обонятельного мешка, позволяющий улавливать запах пищи, находящейся во рту. Но несмотря на усовершенствования обонятельных органов, само чувство обоняния, по отношению к предкам амфибий, улучшилось незначительно, хотя амфибиям его вполне достаточно для вышеперечисленных задач.

Обоняние у птиц

У подавляющего большинства видов обоняние развито очень слабо, значительно преобладают зрение и слух, однако для некоторых видов этого класса обоняние не менее важно и играет далеко не последнюю роль (в зависимости от места обитания и образа жизни вида — чем роль обоняния важнее, тем лучше оно развито), и наконец у новозеландских киви или у американских грифов обоняние является чуть ли не самым главным анализатором окружающей среды. Зависимость степени развитости обоняния от окружающей среды была установлена сотрудниками Орнитологического центра при институте Макса Планка (Сайлк Стейджер и ее коллегами) совсем недавно и опубликована в одной из их работ в журнале *Proceedings of the Royal Society B*. В этой работе исследователи сравнивали количество [генов](#), отвечающих за обонятельные рецепторы, у разных видов птиц. Определив число таких генов у девяти видов птиц, ученые пришли к выводу, что у разных видов птиц оно отличается в разы. Например ДНК новозеландского киви ([Apteryx mantelli](#)) содержит в шесть раз больше таких генов, чем, допустим, ДНК лазоревки. Ими также было проверено количество так называемых активных и неактивных генов, считая что при низкой потребности вида в обонянии, гены, отвечающие за рецепторы, мутируют и становятся неактивными. И они выяснили, что большая часть генов активна, что может говорить о важности роли обоняния в жизни птиц (или по крайней мере изучаемых видов). К примеру у человека около 40 % таких генов неактивны. Что касается высших обонятельных центров, то у птиц обонятельные доли головного мозга имеют сравнительно небольшой размер (в связи с чем и принято считать, что обоняние у птиц развито слабо), но при этом у птиц с большим числом генов обонятельных рецепторов размер [обонятельных луковиц](#) значительно больше по отношению к другим видам.

Обоняние у млекопитающих

Строение органов обоняния человека

Особенности строения носа человека, связанные с работой обонятельного эпителия

Обонятельный эпителий

Обонятельный эпителий является специализированной эпителиальной тканью светло-желтого цвета, расположенной в носовой полости и отвечающей за восприятие запахов. У человека площадь обонятельного эпителия приблизительно равна 7 см², в то время как, например, у немецкой овчарки его площадь достигает 170 см², при этом на эпителии

человека расположено около 30 миллионов чувствительных клеток, а у овчарки — 220 миллионов.

Вопрос. Как вы думаете почему обоняние у человека хуже, чем, к примеру, у волка или немецкой овчарки?

Строение обонятельного эпителия

В состав обонятельного эпителия входят три типа клеток: структурные клетки, базальные клетки и чувствительные нейроны. Слизью, богатой липидами, обонятельный эпителий обеспечивают обонятельные (боуменовы) железы, расположенные под обонятельным эпителием (в слое соединительной ткани), выделяя ее в специальные протоки. (См рис. 1).



Рис. 1. Поперечный срез обонятельного эпителия. Epithelium-эпителиальный слой, Glands of Bowman-обонятельные железы, Nerve bundles- группы аксонов обонятельных нейронов

Обонятельный эпителий делится на три слоя: базальный, апикальный и промежуточный. Апикальный слой содержит тела структурных клеток, базальный слой, прилегающий к базальной пластине, содержит горизонтальные и шаровидные базальные клетки, в промежуточном слое находятся тела чувствительных нейронов.

Структурные клетки

Структурные клетки — удлинённые столбчатые клетки, которые находятся между рецепторами и имеют множество микроворсинок, поддерживающих отростки чувствительных клеток, тем самым увеличивая площадь поверхности и обеспечивая более быстрое улавливание запахов. Также регулируют состав слизи, выделяемой обонятельными железами.

Базальные клетки

Существует два типа базальных клеток — горизонтальные и шаровидные. Они расположены на границе обонятельного эпителия и базальной пластины (lamina propria). Это единственный тип клеток, отростки которых не выходят на поверхность обонятельного эпителия. Задача базальных клеток — формирование новых обонятельных рецепторов и структурных клеток, это означает, что базальные клетки являются стволовыми.

Вопрос:

Объясните, почему органы обоняния не являются ведущим анализатором среди органов чувств человека, как например у многих млекопитающих, и с чем это связано.

Чувствительные нейроны

В обонятельном эпителии, помимо обонятельных рецепторов, которые являются нейронами первого черепно-мозгового нерва, существуют также и отростки нейронов тройничного нерва, отвечающие за ощущения давления, боли и изменения температуры в области рта, глаз и носовой полости. Реснички на дендритах этих нейронов так же, как и обонятельных нейронов, «выставлены» в носовую полость, и так же воспринимают химический сигнал. Например, ментол при умеренных концентрациях производит ощущение холода в носовой полости. Некоторые ученые, например, Г.Охлофф (G.Ohloff), считают, что около 70 % всех запахов воспринимаются нейронами тройничного нерва, хотя они могут быть в несколько раз менее чувствительны, чем обонятельных рецепторы.

Обонятельные нейроны — это хеморецепторы, то есть рецепторы, передающие сигнал при взаимодействии с некоторым химическим веществом. Они находятся в носовой полости, а именно в обонятельном эпителии.

Летучие ароматные вещества (ЛАВ) Для того чтобы вещество могло быть воспринято обонятельной системой, оно должно обладать такими свойствами, как летучесть и растворимость в находящейся в носовой полости слизи. Такие молекулы получили название летучие ароматные вещества, сокращенно ЛАВ. Также для восприятия запаха необходима достаточная концентрация молекул — такая, чтобы они могли быть восприняты сразу несколькими нейронами.

Строение обонятельного нейрона

Тела нейронов располагаются в обонятельном эпителии. Их дендриты видоизменены — это булавовидные отростки, от которых отходят реснички, выставленные в слой слизи, которые покрывают эпителий. У каждого нейрона их от 8 до 20 (по структуре они представляют собой типичные реснички), их длина 30-200 микрон. Реснички — это первый участок рецепции обонятельного сигнала. На них, на особых рецептивных зонах находятся белки-рецепторы, ответственные за связывания с молекулами ЛАВ и последующее возбуждение нейрона. Обонятельные реснички очень подвижны, они способны изгибаться в разные стороны, благодаря чему у них увеличивается область контакта с окружающей средой. Существуют доказательства того, что у человека присутствуют также обонятельные нейроны с микроворсинками вместо ресничек. Moran DT, Rowley JC, Jafek BW: Electron-Microscopy of Human Olfactory Epithelium Reveals a New Cell Type — the Microvillar Cell, 1982, Morphology of the human olfactory epithelium by Edward E. Morrison, Richard M. Costanzo, 2009.</ref> длиной примерно 100 мкм. На другом конце нейрона, внутри эпителиа, от него отходит аксон. Ветви обонятельного нерва, состоящие из групп по 10-100 аксонов, проходят сквозь решетчатую кость на вентральной стороне черепной коробки и соединяются с нейронами в обонятельной луковице, образуя структуры, называемые гломерулами (обонятельные нервы — самые короткие среди черепномозговых). Обычно в гломерулах на 1 постсинаптическую клетку приходится много аксонов (у кроликов, например, примерное соотношение 1:130). Это необходимо для усиления сигнала; такая же тенденция наблюдается и на дальнейших уровнях передачи сигнала.

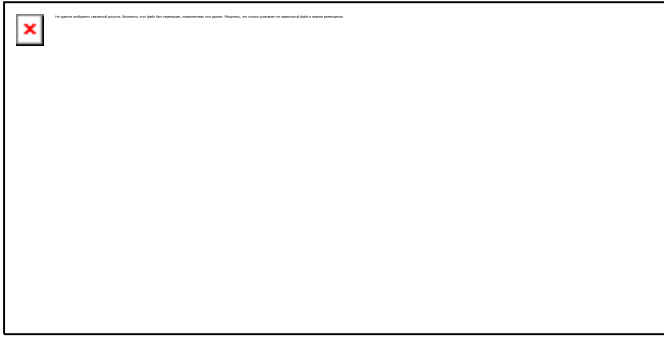


Рис. 1. Обонятельные нейроны в эпителии Подписи сверху вниз: слизь, реснички, обонятельные нейроны, опорные клетки, базальные клетки, железа Боумена, обонятельный нерв.

Обонятельные рецепторы (ОР) и их гены

У человека существует около 300—400 видов обонятельных белков-рецепторов. Все они принадлежат к одной семье и кодируются примерно 350 генами, которые экспрессируются только в этих клетках. Кроме того, в геноме человека существует около 650 псевдогенов обонятельных рецепторов (генов, переставших работать из-за мутации). Всего обонятельные гены составляют около 2 % человеческого генома. Больше число генов кодирует лишь рецепторы клеток иммунной системы.

Гены обонятельных рецепторов присутствуют почти во всех хромосомах (кроме 20й пары и У-хромосомы). Несмотря на то, что у мыши, например, около 1300 генов ОР, из которых псевдогены составляют всего 20 %, относительная площадь обонятельного эпителия у нее и у человека различается слабо. По-видимому, человек смог сохранить способность воспринимать многие запахи, несмотря на гораздо меньшее число действующих генов.

ОР принадлежат к группе рецепторов, сопряженных с G-белком (англ. G protein-coupled receptors, GPCRs). Это метаболитные рецепторы, при активации запускающие каскад реакций, которая ведет к генерации нервного импульса. У них существует несколько трансмембранных участков и внутриклеточный домен, связанный непосредственно с G-белком. Главная особенность обонятельных рецепторов — их низкая специфичность: один рецептор может взаимодействовать не с одним, а с несколькими типами ЛАВ. Верно и обратное — каждое вещество может активировать несколько видов рецепторов. В итоге каждый отдельный запах вызывает активацию различных комбинаций нейронов (а затем и гломерул), и распознавание запаха происходит уже на более высоких уровнях обработки информации. Благодаря такой системе комбинаций организм может распознать практически бесконечное число запахов. На этой анимации наглядно показаны варианты взаимодействия рецепторов и лигандов: <http://www.leffingwell.com/combi.htm>

Система взаимодействий лигандов и ОР изучена слабо. Есть данные, что лиганды связываются с внешними участками трансмембранных частей, однако, возможно, некоторые лиганды связываются с участками, образованными сразу несколькими частями. Также некоторые молекулы могут связываться с внеклеточным доменом — концом белка, находящимся во внешней среде.

Кроме того, недавно установлено, что, помимо GPCR, за восприятие запахов ответственны рецепторы TAAR (trace amine-associated receptors). Они связываются с летучими аминами (производными аммиака, у которых 1, 2 или 3 водорода заменены на радикальную группу). Это отдельный класс рецепторов, связывающихся с G-белком.

Генерация нервного импульса

Когда обонятельный рецептор связывается с лигандом, он активирует G-белок. Тот, в свою очередь, запускает работу аденилатциклазы, синтезирующей из АТФ цАМФ. При повышении ее концентрации открываются цАМФ-зависимые Ca^{2+} каналы, находящиеся на мембране. Эти каналы реагируют на присутствие любого циклического нуклеотида; хотя они активируются лигандом, по структуре и функциям они скорее напоминают потенциалзависимые ионные каналы. В результате в клетку заходят ионы Ca^{2+} ; из-за повышения их концентрации, в свою очередь, открываются хлорные каналы, и ионы Cl^- выходят из клетки (из-за разности концентраций и зарядов). Отрицательные ионы выходят из клетки, заряд внутри клетки становится ближе к положительному, достигается порог — деполяризация. Необычная особенность обонятельных нейронов заключается в том, что в спокойном состоянии концентрация ионов хлора внутри них выше, чем в окружающей среде, в то время как в большинстве других клеток ситуация обратная. Благодаря этому при открытии хлорных каналов анионы устремляются наружу, что и вызывает деполяризацию. Благодаря этому мембрана деполяризуется и генерируется нервный импульс, который по аксону передается в головной мозг.

Рис. 2. Каскад реакций, запускаемый ОР Geruchsmolekul — лиганд, Golf — G-белок, AC — аденилатциклаза, АТР — АТФ, сАМФ — цАМФ

Как оказалось, у некоторых млекопитающих часть ЛАВ вызывает другой каскад реакций, в котором вторичным месседжером в клетке является уже не цАМФ, а ИФ3 (инозитол трифосфат). Этот каскад в обонятельных нейронах запускает другой тип G-белков, который при активации запускает работу внутриклеточного связанного с мембраной фермента, фосфолипазы С. Она гидролизует находящийся в мембране липид ФИФ2 до ИФ3 и ДАГ. Затем ИФ3 выполняет функцию вторичного месседжера (как и цАМФ в предыдущем каскаде реакций), то есть активирует соответствующие ионные каналы. Дальнейшая последовательность событий такая же, как и в цепи с цАМФ. Так что разные по химической структуре ЛАВ вызывают разные каскады реакций, и у обонятельного нейрона два пути генерации импульса — через цАМФ и через ИФ3 и ДАГ.

Различия в восприятии запахов

Как уже было сказано, каждое вещество активирует различные комбинации обонятельных нейронов. Всего обонятельных клеток около 40 миллионов, так что вариантов взаимодействия бесконечное количество. Сами рецепторы достаточно чувствительны к структуре лиганда, так что молекулы даже с похожим строением вызывают появление разных комбинаций активированных нейронов. К тому же, как оказалось, при большей концентрации любое вещество взаимодействует с большим набором рецепторов, чем при меньшем его количестве. Поэтому, например, вещество индол в больших концентрациях пахнет гнилью, а в маленьких воспринимается, как аромат цветов.

Длительность жизни нейронов

В отличие от большинства других нервных клеток, обонятельные нейроны постоянно обновляются. Они могут образовываться из базальных клеток, также располагающихся в обонятельном эпителии. Средний срок жизни обонятельного нейрона человека — около 40 дней. При химических повреждениях (при воздействии сульфата цинка или бромистого метила) обонятельный эпителий полностью восстанавливается^[4].

Вопрос:

Почему при отсутствии обоняния у человека нарушается и вкусовая чувствительность?

Литература:

1. <http://www.leffingwell.com/olfaction.htm>
2. http://en.wikipedia.org/wiki/Olfactory_receptor_neuron
3. <http://n-t.ru/nl/mf/buck.htm>
4. http://nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/laureates/2004/buck-lecture.pdf
5. <http://n-t.ru/tp/ns/ok.htm>
6. <http://lechebnik.info/507/6.htm>
7. <http://simf.h10.ru/gist/sensor.shtml>
8. <http://www.cell.com/neuron/retrieve/pii/S0896627305001182>
9. <http://www.ingentaconnect.com/content/ilsi/nure/2004/00000062/A00111s1/art00002?toKen=005d10592f3f3b3b6a332b257d7241255e4e7d63433b393f6a573d257025707b2379462431344d3b7441ff67f088b>

Обонятельный путь

После восприятия сигнала ресничками нейронов сигнал идет по аксонам обонятельных нейронов, которые соединяются в небольшие группы по 10-100 аксонов и проходят через решетчатую кость (lamina cribrosa), достигая обонятельной луковицы (bulbus olfactorius). Там они образуют гломерулы, или клубочки, которые в свою очередь образуют синапсы с митральными и хохлатыми клетками (вторыми нейронами обонятельного пути) (см. рис. 2).

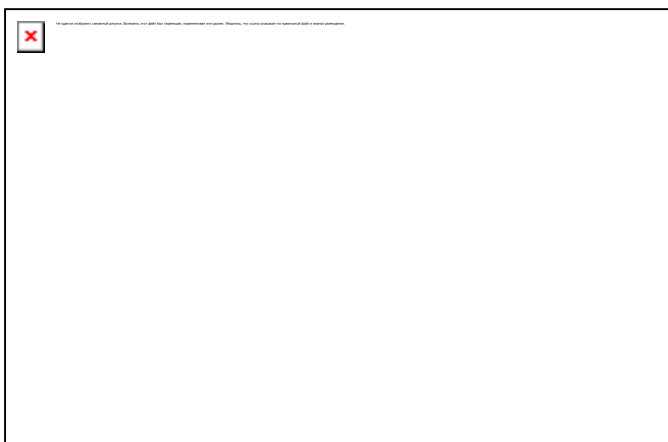


Рис. 2. Обонятельная луковица. Glomerular layer-слой обонятельных клубочков, Mitral cells-митральные клетки

При этом число митральных и хохлатых клеток гораздо меньше, чем число аксонов первых нейронов обонятельного пути. Это объясняется тем, что аксоны сходятся в группы перед образованием клубочков (число клубочков меньше числа аксонов), а затем клубочки соединяются в группы перед образованием синапса с митральными клетками. Например, у кроликов 26 000 аксонов обонятельных нейронов сходятся на 200 клубочков, которые затем сходятся в пропорции 25:1 на каждую митральную клетку. Из-за того, что в клубочки соединяются аксоны, идущие от клеток с одинаковыми рецепторами, такая конвергенция увеличивает силу сигнала, поступающего в головной мозг. Аксоны вторых нейронов обонятельного пути образуют обонятельный тракт (tractus olfactorius), переходящий в обонятельный треугольник (trigonum olfactorium) (см. рис. 3). Затем обонятельный треугольник ведет к телам третьих нейронов, к прозрачной перегородке (septum pellucidum) и продырявленному веществу (substantia perforata anterior).

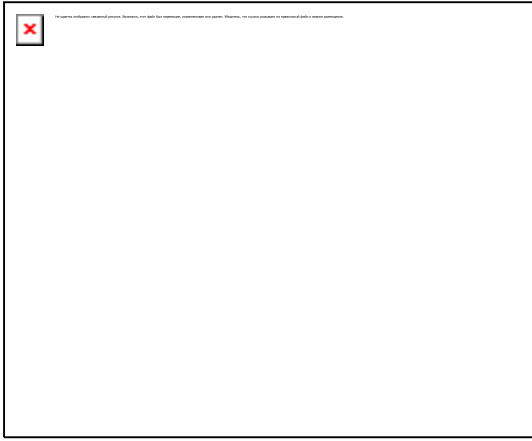


Рис. 3. Схема обонятельной нервной сети. Olfactory epithelium-Обонятельный эпителий, Olfactory cell-обонятельный нейрон, Glomeruli-гломерулы (клубочки), Mitral cells-митральные клетки, Fibers of olfactory tract-волокна обонятельного нерва

Вомероназальный орган

Вомероназальный орган (сошниково-носовой орган, орган Якобсона, *organum vomeronasale Jacobson*) — это периферический отдел дополнительной обонятельной системы, входящий в вомероназальную систему. Помимо самого вомероназального органа в вомероназальную систему (дополнительную систему обоняния) входит вомероназальный нерв, терминальный нерв и дополнительная обонятельная луковица.



Рис.1 Фронтальное сечение назальной полости человеческого эмбриона (28 мм длиной). Вомероназальный орган отмечен справа.)

Вомероназальный орган присутствует у амфибий, являясь выростом обонятельного мешка. Также он есть у рептилий, кроме взрослых крокодилов, черепах и хамелеонов. У змей и ящериц вомероназальный орган обособлен и соединяется с ротовой полостью (*при этом движения языка этих рептилий способствует попаданию ЛАВ в вомероназальный орган*). Отсутствует у птиц. У большинства млекопитающих развит, отсутствует у китообразных, рукокрылых. У некоторых млекопитающих (сумчатых, грызунов) вомероназальный орган открывается в носовую полость, а у остальных, как правило, переходит в небо-носовые каналы, открывающиеся на небе в ротовую полость и вблизи носового отверстия в носовую полость. Ранее считалось, что вомероназальный орган также отсутствует у приматов и, в частности, у человека. **Предполагалось, что у человека он закладываясь во время эмбрионального развития, затем редуцируется и не функционирует. Но исследования последних лет показывают, что, по-видимому, так происходит не у всех людей. Вомероназальный орган располагается билатерально у 70 % людей, у 7-8 % (по другим источникам — у 19 %) людей вомероназальный ямки имеются лишь с одной из сторон, а примерно у 8-19 % вомероназальный орган не имеет**

выхода в носовую полость. Но поскольку до сих пор нет свидетельств нейронной связи этого органа с мозгом у взрослых людей, его функционирование у человека во взрослом возрасте остается под сомнением.

История

Вомероназальный орган впервые был описан в 1703 г. голландским военным хирургом Ф. Рюшем, когда он лечил солдата, раненого в нос. **Однако это открытие было оставлено без внимания до переоткрытия в 1811 г. датским анатомом и физиологом Л. Якобсоном, в честь которого орган и получил одно из своих названий.** В 80-х годах XX века ученые Д. Моран и Б. Джефек из Денверского университета (США, Колорадо) открыли его наличие у взрослого человека.

Строение

Вомероназальный орган представляет собой парные замкнутые на одном конце и открывающиеся в полость носа на другом конце трубки, выстланные эпителием. Они расположены по обе стороны носовой перегородки, в соединительной ткани основания её передней трети, на границе между сошником и хрящом перегородки. У человека вомероназальный орган не имеет ярко выраженного трубчатого строения. Он представлен вомероназальной ямкой, имеет коническую форму. Трубка вомероназального органа расположена в 15-20 мм от края носового отверстия, диаметр трубки сильно варьирует, в начале приблизительно равен 0,2-2 мм, далее уменьшается. Длина трубки около 2-10 мм. Плотность сенсорных нейронов уменьшается по мере продвижения к слепому концу, там находятся в основном клетки, производящие слизь. *У человека, в отличие от многих животных, отсутствует кавернозная ткань, способная к эрекции, вокруг вомероназального органа.* Вомероназальный орган окружен сетью мелких кровеносных сосудов, обладающих собственной иннервацией. Вероятно, это дополнительный механизм регуляции хеморецепции — помимо респираторного. *Возможно, расширение или сужение сосудов в целом будет влиять на работу вомероназального органа, ведь меняется интенсивность снабжения тканей.*

Рецепторный эпителий вомероназального органа схож с обычным обонятельным эпителием, но имеет, однако, существенное различие — на рецепторных клетках вомероназального эпителия находятся неподвижные микроворсинки, а на эпителии основного органа обоняния — подвижные реснички. Вомероназальный нерв состоит из безмиелиновых волокон. Как и обычные обонятельные волокна (нити), они проходят через отверстия решетчатой кости, а затем соединяются с добавочной обонятельной луковицей. У человека конечный (терминальный нерв) от вомероназального органа входит в состав передней ветки тройничного, а у животных это полностью самостоятельные нервы. Добавочная обонятельная луковица находится на нижневнутренней части основной обонятельной луковицы. Они сходны по строению. У человека не обнаружена дополнительная обонятельная луковица. Существует гипотеза, что у человека она редуцируется не полностью и сохраняется в виде тонкого слоя клеток, прилегающего к коре лобных долей. У человека связи проекций вомероназального нерва в ЦНС изучены мало, но некоторые исследователи обнаруживают наличие терминального нерва и у животных, и у человека. На животных же было установлено, что из дополнительной обонятельной луковицы аксоны вторых нейронов вомероназальной системы идут в гипоталамус и медиальное преоптическое ядро. Также они направляются в вентральную область околомиллярного ядра и среднее ядро миндаины. Области гипоталамуса, в которых имеются проекции вомероназального органа, регулируют нейрогуморальную секрецию (в первую очередь, гонадотропных гормонов), репродуктивное, пищевое и защитное поведение.

Клеточное строение

Обонятельные рецепторные клетки (ОРК) вомероназальной системы сильно отличаются от рецепторных клеток обычного обонятельного эпителия. По-видимому, они имеют независимое происхождение. Они имеют набор семидоменных трансмембранных рецепторных белков, но последовательность аминокислот в них не сходна с последовательностью в других ОРК. Недавно было показано, что на поверхности ОРК вомероназальной системы находятся два различных независимых семейства рецепторов, включающие от 100 до 200 белков. В отличие от клеток обычного обонятельного эпителия, в клетках вомероназального обонятельного эпителия для передачи сигнала служит инозитолтрифосфатный путь. Фосфолипаза С катализирует распад фосфатидилинозитол-4,5-дифосфата до ИФ3 (инозитол-1,4,5-трифосфата) и ДАГ. Эти вещества служат вторичными посредниками. ИФ3 вызывает выход ионов кальция из эндоплазматического ретикулума. Ионы кальция как сами по себе, так и через Ca^{2+} -кальмодулинзависимые протеинкиназы влияют на внутриклеточные процессы. Также может происходить усиление входа Ca^{2+} через кальциевые каналы наружной мембраны из межклеточной жидкости. В итоге выделяется медиатор. Известны два типа рецепторов вомероназального эпителия — V1-R и V2-R, это рецепторы, связанные с G-белками. V1-рецепторы отвечают за восприятия летучих молекул феромонов, они характерны для «короткодендритных» нейронов, связаны с $G_{\alpha i2}$, имеют короткий NH₂-конец. V2-рецепторы реагируют на молекулы белкового происхождения, характерны для «длиннодендритных» нейронов, связаны с $G_{\alpha o}$, имеют длинный NH₂-конец. Они также присутствуют на всех базальных клетках вомероназального эпителия.

Эмбриональное развитие

На 6-й неделе развития вомероназальный орган формируется из эпителия нижней части перегородки носа (в виде парной закладки). К 7-й неделе его полость сформирована, а вомероназальный нерв соединяет орган с добавочной обонятельной луковицей. На 21-й неделе в вомероназальном органе есть опорные клетки с микроворсинками и ресничками и чувствительные клетки с микроворсинками. Основываясь на его структурных особенностях, некоторые исследователи полагают, что вомероназальный орган активно функционирует уже в перинатальном периоде.

Функции

Полностью функции вомероназального органа еще не изучены. Известно, что он отвечает за восприятие феромонов и других летучих ароматических веществ (ЛАВ). Поведение животного во многом, по-видимому, зависит от химических сигналов, получаемых от особей своего вида. В первую очередь, с помощью феромонов регулируется репродуктивное поведение и сопутствующее ему агрессивное поведение. Есть предположение, что именно действие феромонов на вомероназальный эпителий лежит в основе «любви с первого взгляда». Возможно, с помощью вомероназального органа детеныш может определить свою мать. Подробнее о значимости феромонов и перспективах их использования можно прочитать здесь:

<http://nature.web.ru/db/msg.html?mid=1159280&s=110300130>

<http://serendip.brynmawr.edu/bb/neuro/neuro99/web3/Bernstein.html> У некоторых млекопитающих (в частности, лошадей) существует характерное движение губами — флемен («улыбка» лошади) в ответ на попадание ЛАВ в зону вомероназального органа. Также вомероназальный орган реагирует и на нелетучие вещества, самые важные из которых — короткие [пептиды](#) главного комплекса гистосовместимости (ГКГ). Он индивидуален для каждой особи. Анализируя пептиды ГКГ в моче, животное может

определить степень своего родства с другим животным. Рецепторами к ГКГ являются вомероназальные V2-рецепторы и рецепторы иммунологического происхождения — белками ГКГ класса Ib, суперсемейства иммуноглобулинов. Таким образом, возможно, животные могут избегать близкородственных скрещиваний. Недавно было обнаружено, что в вомероназальном органе есть рецепторы, реагирующие на сульфатированные стероиды — стероиды, выделяемые животными при стрессе. Германские и швейцарские биологи открыли очень важные рецепторы в вомероназальном эпителии — рецепторы FPR. Это рецепторы, реагирующие на вещества, выделяемые патогенными бактериями и иммунными клетками в ходе борьбы с инфекцией. Они есть у всех млекопитающих. Всего у мыши известно 7 генов, кодирующих FPR-рецепторы (у человека их 3), но лишь 2 из них экспрессировались в иммунной системе. Теперь же установлено, что оставшиеся 5 работают в нейронах обонятельного вомероназального эпителия, больше нигде их активность не зафиксирована. В отношении FPR-рецепторов соблюдается общий принцип сенсорных обонятельных нейронов «один нейрон — один рецептор». Один рецептор может реагировать на некоторый спектр пептидов. У других грызунов — крыс, песчанок — были также обнаружены FPR-рецепторы в вомероназальном эпителии. По-видимому, именно благодаря их работе грызуны (а, возможно, и не только они) способны отличать больных особей от здоровых. Влияние работы вомероназального органа на половую систему и эмоциональную сферу человека изучается.

Список литературы:

1. Интернет-ресурс <http://ru.wikipedia.org> и <http://en.wikipedia.org>
2. Интернет-ресурс www.morphology.dp.ua (Гистология, Органы чувств)
3. Интернет-ресурс <http://humbio.ru>
4. Интернет-ресурс <http://elementy.ru>
5. Интернет-ресурс <http://www.chem.msu.su/rus/journals/chemlife/nos.html>
6. Интернет-ресурс <http://nature.web.ru/db/msg.html?mid=1159280&s=110300130>

Система проводящих нейронных сетей (афферентные нервы), путь нервного сигнала

Обонятельные луковицы

Обонятельная луковица — это сложно организованный парный нервный центр, являющийся частью обонятельного анализатора у позвоночных. Располагается в области нижних поверхностей лобных долей полушарий головного мозга, по бокам от продольной щели. Лежит на продырявленной пластинке решетчатой кости. К вентральной поверхности каждой из обонятельных луковиц из полости носа через отверстия в пластинке решетчатой кости подходят 15 ÷ 20 тонких обонятельных нитей, которые образуют обонятельные нервы (I пару черепных нервов), каждый из которых является пучком аксонов клеток обонятельного эпителия, расположенных в обонятельной области носовой полости.

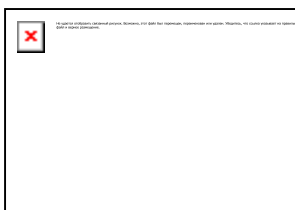


Рис. Обонятельные луковицы

Строение

Гистологически обонятельная луковица подразделяется на несколько слоев клеток: гломерулярный (клубочковый) слой, наружный плексиформный слой, слой митральных клеток, внутренний плексиформный слой, слой клеток-зёрен.

Функции

Обонятельная луковица — «промежуточная станция», первый центр обработки поступающей информации. Важнейшие особенности работы обонятельной луковицы — тормозные механизмы и эфферентный контроль входной импульсации, а также суммирование сигнала аксонов множества рецепторных клеток, сходящихся на митральных клетках.

Концы аксонов клеток-рецепторов, проходя через отверстия пластинки решётчатой кости, переплетаются и посредством синапсов связываются с дендритами митральных клеток (с каждой митральной клеткой связаны аксоны примерно 1000 клеток обонятельного эпителия). Аксоны митральных клеток ведут в обонятельную кору, к гипоталамусу и другим отделам головного мозга, образуя обонятельный тракт. Вместе с митральными клетками окончания аксонов клеток-рецепторов образуют структуры, называемые гломерулами. Помимо связи с аксонами клеток-рецепторов, митральные клетки образуют дендродендритную связь с перигломерулярными клетками, аксоны которых оканчиваются на дендритах митральных клеток соседней гломерулы. Это позволяет менять локальный дендритный ответ, обеспечивая аутоот торможение и торможение соседних клеток. Клетки-зерна также связаны с митральными клетками дендро-дендритными синапсами, получая возможность влиять на создание импульсов клетками митрального слоя. В свою очередь, эфферентные аксоны (различного происхождения) подходят к клеткам-зёрнам и перигломерулярным клеткам.

С помощью луковиц удаётся направить поступающую от клеток обонятельного эпителия информацию к разным структурам головного мозга. Кроме того, близкое расположение луковиц к обонятельному эпителию позволяет головному мозгу посредством эфферентных волокон влиять на поступающую информацию уже на первых стадиях её обработки в организме.

Нарушения работы луковицы и связанные с этим заболевания

Нарушение развития или работы обонятельных луковиц может привести к различным изменениям в системе восприятия запаха организмом. К примеру, при врождённом заболевании, называемом синдромом Кальмана, не происходит развития обонятельных луковиц. В таком случае обоняние обеспечивается тройничным нервом, а также языкоглоточным и блуждающим нервами, чьи окончания чувствительны к пахучим веществам. Следует отметить, что способность различать запахи при этих изменениях снижается незначительно, однако порог восприятия запаха становится, как правило, выше нормального.

Дополнительные обонятельные луковицы

Помимо главных обонятельных луковиц, у некоторых организмов есть дополнительные луковицы. Они располагаются на дорзальной стороне главных обонятельных луковиц, формируя независимый от главных луковиц путь восприятия. По аксонам дополнительная луковица получает информацию от органа Якобсона, или [вомероназального органа](#)

(особого скопления обонятельного эпителия, воспринимающего феромоны). В гломерулах клетки митрального слоя дополнительных луковиц посредством синапсов соединены с аксонами клеток эпителия (так же, как и в главных луковицах). Аксоны митральных клеток дополнительных луковиц идут к гипоталамусу и миндалине.

Анатомия центрального отдела обонятельного анализатора

Аксоны клеток митрального слоя луковицы сближаются и образуют идущий в центральном направлении обонятельный тракт, проходящий в борозде нижней поверхности лобной доли головного мозга. Имея в начальном отделе треугольную форму поперечного сечения, обонятельный тракт постепенно уплощается и переходит в результате в треугольной расширении — обонятельный треугольник. Обонятельный треугольник состоит в основном из нейронов, на телах которых заканчивается часть аксонов митральных клеток. На данном этапе обонятельный тракт распадается на три обонятельные полосы: латеральную, медиальную и промежуточную. Волокна всех полосок, проходя разными путями и взаимодействуя с различными структурами головного мозга, достигают в результате крючка, коркового конца обонятельного анализатора. Латеральная полоска — самая мощная. Посылая значительную часть волокон к миндалине (одной из главных структур лимбической системы) латеральная полоска идёт напрямую к крючку. Медиальная обонятельная полоска направляется в подмозолистое поле, откуда часть аксонов следует в прозрачную перегородку, а затем по своду и бахромке гиппокампа достигает крючка; другая же часть аксонов продолжается в составе *striae longitudinales mediales*, после чего по зубчатой и связочковой извилинам также достигает крючка. Наиболее сложен путь волокон промежуточной обонятельной полоски. Часть аксонов оканчивается на телах нейронов переднего продырявленного вещества своей стороны. Другая часть переходит по передней спайке на противоположную сторону, где также посредством синапсов аксоны связаны с нейронами переднего продырявленного вещества. В свою очередь, аксоны клеток продырявленного вещества направляются через *lamina pellucida* в свод, и далее по бахромке гиппокампа достигают крючка.

Список использованной литературы.

1. «Физиология человека», под редакцией Р.Шмидта и Г.Тевса, 1 том. Издательство «Мир», Москва, 1996 год.
2. «Атлас анатомии человека», Р. Д. Синельников, 3 том. Издательство «Медицина», Москва, 1974 год.
3. http://en.wikipedia.org/wiki/Olfactory_bulb
4. <http://works.tarefer.ru/10/100062/index.html>
5. http://www.100let.net/20_11obonjanie.htm
6. http://ru.wikipedia.org/wiki/Обонятельный_нерв
7. <http://www.tryphonov.ru/tryphonov2/terms2/hemcer.htm>
8. <http://lechebnik.info/447/216.htm>
9. <http://elementy.ru/news/430076>
10. <https://archive.is/20130708073449/www.expert.ru/printissues/expert/2005/24/24ex-nauka/>
11. <http://www.britannica.com/EBchecked/topic/427514/olfactory-bulb>
12. <http://culture.niv.ru/doc/psychology/nervous-system/027.htm>

Центры анализа обонятельной информации

Лимбическая система

Кора больших полушарий

Клеточный уровень строения (рецепторы)

Общее строение чувствительной клетки

Рецепторы, воспринимающие молекулы запахов

Лиганды

Каскад внутренних реакций, запускаемый при активации рецептора

Взаимодействие с другими органами чувств — синергия

Взаимодействие вкуса и обоняния у человека

Взаимодействие вкуса и тактильных ощущений у насекомых, осьминогов

Патологии

Нарушения работы обонятельного анализатора на различных его участках приводят к частичной либо полной утрате организмом восприятия и дифференцировки запахов. Частичная утрата обоняния называется гипосмией, полная утрата — аносмией. Последствием нарушения работы обонятельного анализатора часто становится также ухудшение вкусовосприятия (частичная агевзия), так как вкусовые и обонятельные рецепторы стимулируются одновременно при распознавании того или иного вкуса. Все нарушения делятся на врождённые и приобретённые. Часто причиной нарушения работы анализатора становится заболевание, при котором структуры обонятельного анализатора сохраняются в рабочем состоянии; однако частички веществ не доходят до дендритов нейронов обонятельного эпителия по тем или иным причинам; то есть нарушение работы не обязательно связано с разрушением структур обонятельного пути. Рассмотрим нарушения работы на различных участках пути обонятельного анализатора.

1) Нарушения на уровне дендритов первых нейронов обонятельного пути.

Для правильного восприятия запаха частичка пахучего вещества должна проконтактировать с дендритом нейрона обонятельного эпителия, который содержит соответствующий рецептор на данное вещество и располагается в слое слизи, покрывающем стенки носовой полости, в области обонятельного эпителия. Если контакта не происходит, то импульс не передаётся по обонятельному пути и запах, таким образом, не воспринимается организмом. Причиной этого могут стать различные явления. Во-первых, застой слизи в носоглотке при рините и других заболеваниях, когда доступ вдыхаемого воздуха, содержащего пахучие вещества, к обонятельному эпителию затруднен или полностью прекращен. В таком случае контакт частичек вещества с дендритами нейронов либо происходит реже (что вызывает гипосмию), либо совсем не происходит (что вызывает аносмию), так как слой накопившейся слизи препятствует контакту. Во-вторых, контакт может быть невозможным вследствие какой-либо травмы области носоглотки, например, вследствие искривления носовой перегородки; в этом

случае воздух, в котором и содержатся частички пахнущих веществ, перестаёт проходить вблизи обонятельного эпителия. В обоих описанных случаях гипосмия\аносмия (называемые респираторными) носят, как правило, преходящий характер и со временем проходят. Однако бывают случаи, когда те же явления становятся хроническими; как правило, такой исход вызван гибелью отростков обонятельных нейронов, практически не способных к восстановлению. Например, контакт может не происходить вследствие высыхания слизи и атрофии дендритных окончаний обонятельных клеток. Такое явление довольно часто проявляется с возрастом и постепенно усиливается. Возникающая при этом anosmia называется старческой. Кроме того, ухудшение обоняния напрямую связано с курением или вдыханием различных наркотических средств. Дело в том, что токсичные вещества, содержащиеся во вдыхаемых веществах, парализуют работу дендритов обонятельных нейронов. Также губительно действует на отростки клеток обонятельного эпителия длительное применение противоотёчных средств. Механизм действия перечисленных токсичных веществ на эпителиальные клетки изучен пока не до конца, однако очевидно, что вещества так или иначе блокируют работу белков-рецепторов, располагающихся на мембране эпителиальных клеток. Стоит отметить, что нарушения работы обонятельного анализатора на уровне восприятия сигнала нейронами обонятельного эпителия не являются симптомами опасного для организма заболевания, а также не влекут за собой губительных последствий. Неразвитие дендритов (или целиком клеток) эпителия иногда бывает врождённым, но и оно не влияет на развитие и работу головного мозга, а лишь формирует ослабленное обонятельное и вкусовое восприятие.

2) Нарушения на уровне аксонов первых нейронов обонятельного пути.

Как известно, от тел первых нейронов, располагающихся в обонятельной зоне носовой полости, сигнал о запахе передаётся по аксонам первых нейронов в обонятельные луковицы — центры первичной обработки и распределения поступающей информации. При этом аксоны, собираясь в так называемые обонятельные нити, проходят сквозь отверстия продырявленной пластинки решётчатой кости. На этом этапе часто происходят изменения, влекущие за собой нарушения работы анализатора. Во-первых, при черепно-мозговой травме (особенно, травме лобной области) часто происходит перелом решётчатой кости, при котором велик риск повреждения или даже разрыва проходящих через продырявленную пластинку аксонов, что неминуемо приводит к гипосмии\аносмии. В этом случае с большой долей вероятности гипосмия станет хронической. Во-вторых, при воспалении пазух решётчатой кости или прилежащих областей наблюдается временная гипосмия в связи с пережиманием части аксонов отёчными образованиями. Кроме того, хирургические операции, при которых обонятельные луковицы отделяются от решётчатой кости, также могут привести к anosmia вследствие повреждения в ходе операции самих аксонов эпителиальных клеток или зоны контакта аксонов с дендритами митральных клеток обонятельных луковиц. Однако стоит учитывать, что, кроме гипосмии\аносмии и последующей возможной агевзии, подобные изменения не причиняют вреда организму.

3) Нарушения на уровне обонятельных луковиц.

В отличие от нарушений на уровне дендритов или аксонов эпителиальных нейронов обонятельного анализатора, нарушения на уровне обонятельных луковиц, как правило, влекут за собой полную anosmia; кроме того, ухудшение обоняния вследствие изменений на данном участке анализатора часто служит первым симптомом тяжёлых, опасных для организма заболеваний. Рассмотрим различные нарушения. Во-первых, сложная взаимосвязь клеток разных слоёв обонятельной луковицы может быть нарушена вследствие черепно-мозговой травмы. При этом нарушается и распределение, и первичная

обработка, что делает невозможным дальнейший анализ и контроль поступающей информации. Во-вторых (что и является симптомом опасного заболевания!), нарушения в работе обонятельной луковицы или затруднение проведения импульса по обонятельному тракту, образованному аксонами митральных клеток, могут быть вызваны опухолью близлежащих структур мозга. При этом пути передачи обонятельного анализатора остаются в неповреждённом состоянии, но при этом их работа невозможна вследствие механического препятствия — опухолевых (или других объёмистых) болезненных образований. Кроме перечисленных причин, причиной аносмии может стать хирургическое вмешательство, при котором повреждаются (или удаляются специально) клетки хотя бы одного из слоёв обонятельной луковицы или их отростки. Нужно понимать, что обонятельный анализатор — некоторая цепь клеток, и при выпадении хотя бы одного звена работа всего анализатора становится невозможной. Следует также учитывать, что если на участках передачи информация нередко дублируется, то на участках обработки и распределения (в данном случае — на участке обонятельных луковиц) любое повреждение влечёт за собой либо практически полную, либо полную утрату данного куска информации. Аносмия, вызванная нарушениями на периферическом участке обонятельного анализатора, называется эссенциальной.

Обонятельный тракт продолжается в центральную сторону тремя разными обонятельными полосками, поэтому повреждение на участках анализатора после обонятельного тракта не влечёт за собой аносмию. Однако именно на участке после обонятельного тракта (так называемом центральном участке) происходит основная обработка поступающей обонятельной информации. Различные внешние изменения влекут за собой нарушения в работе анализатора.

4) Аносмия, как следствие органического поражения центральной нервной системы.

Довольно часто аносмия (или любое другое расстройство обонятельного восприятия) является лишь побочным явлением другого, намного более тяжёлого для организма заболевания. Например, при опухолевых процессах, которые уже упоминались ранее, могут пережиматься аксоны третих нейронов обонятельного пути на любых их участках. Часто вследствие возникновения опухолей страдают центры лимбической системы (или сами становятся очагом возникновения опухоли), поэтому обонятельный анализатор теряет связь с лимбической системой. Также обонятельная информация может не поступить в конечный корковый центр (крючок) по ряду иных причин: нарушение мозгового кровообращения, рассеянный энцефаломиелит и др. Всё это тяжёлые заболевания, часто влекущие за собой (если рассматривать последствия в рамках обонятельного анализатора) гибель третих нейронов или атрофию их отростков. Аносмия, возникающая при этом, называется центральной или мозговой.

5) Синдром Каллманна. Врождённая аносмия.

Как уже отмечалось, врождённая аносмия — явление довольно редкое. Чаще всего она сопряжена с недоразвитием и других структур головного мозга. Например, при так называемом синдроме Каллманна у организма плохо развита гипоталамическая область в целом, что влечёт за собой и аносмию. Кроме того, известно, что при синдроме Каллманна происходит аплазия обонятельных луковиц.

6) Нарушения на уровне крючка, коркового конца обонятельного анализатора.

Известно, что гипосмия\аносмия всегда имеют место при болезни Паркинсона, болезни Альцгеймера и других тяжёлых формах внутримозгового поражения. Предположительно, связь между обонятельным анализатором и различными поражениями устанавливается через крючок. Пока достоверно неизвестно, как именно anosmia\hyposmia связаны с влиянием внутримозгового поражения на зону крючка.

Помимо описанных частичной и полной утраты обоняния, существуют и другие формы обонятельных патологий.

Паросмия и дизосмия

— извращения восприятия обонятельных ощущений; встречаются при частичном (определённом) поражении обонятельных луковиц или некоторых инфекционных процессах в носоглотке. В этом случае сигнал о запахе доходит до крючка, но анализируемый сигнал не соответствует реальному запаху вследствие ошибки на этапе белка-рецептора (если причина нарушения — инфекционный процесс в носоглотке) или на этапе одного из слоёв клеток обонятельных луковиц (если причина — поражение обонятельных луковиц). Этот процесс пока также не до конца изучен.

Обонятельные галлюцинации

— самый сложный вид патологии, при котором наблюдается мнимое восприятие неприятных запахов. Нарушение при этом виде патологии происходит на высшем уровне обработки информации — в обонятельной коре. Чаще всего обонятельные галлюцинации являются симптомом тяжёлого психического расстройства (шизофрении или другого). Механизм выявления нарушения чрезвычайно сложен, а сама патология пока изучена мало.

Интересное исследование.

Американские учёные в конце XX века выявили связь между ухудшением обоняния и развитием болезни Паркинсона: через несколько лет после ухудшения обонятельных способностей у значительной части испытуемых был выявлен паркинсонизм. Исследователи надеются, что установленная связь поможет в ближайшем будущем узнавать о приближении болезни еще за несколько лет до основных проявлений и предупреждать её.

Список использованной литературы

- 1) <http://medicalplanet.su/neurology/50.html>
- 2) <http://www.mosmedclinic.ru/articles/22/484>
- 3) «Физиология человека», под редакцией Р.Шмидта и Г.Тевса, 1 том. Издательство «Мир», Москва, 1996 год.
- 4) <http://en.wikipedia.org/wiki/Anosmia>
- 5) <http://www.psyhelp.ru/shizo/hallucination.php>
- 6) <http://ru.wikipedia.org/wiki/Аносмия>
- 7) <http://allsymptoms.ru/anosmiya.html>
- 8) <http://www.rusmedserver.ru/med/haris/150.html>

9. 9) <http://www.israelmedicine.ru/lor/smell/>
10. 10) http://otorhinolaryngology.eurodoctor.ru/disturbance_smell/
11. 11) «Атлас анатомии человека», Р. Д. Синельников, 3 том. Издательство «Медицина», Москва, 1974 год.
12. 12) <http://www.medbiol.ru/medbiol/har/0058254f.htm>
13. 13) http://www.medic-21vek.ru/catalog/element.php?IBLOCK_ID=49&SECTION_ID=260&ELEMENT_ID=2324
14. 14) <http://www.astromeridian.ru/medicina/3/1910.html>
15. 15) http://www.n-bolezni.ru/top_diagn/5_1_5.html

Вкус

Введение

[Вкус человека](#) принадлежит не к дистантным, а к контактными [чувствам](#), как [осязание](#), при этом, как и [обоняние](#), основывается на работе [хеморецепторов](#). Наиболее древним каналом связи между организмами является как раз химический канал связи.

Роль вкусовой системы у разных [позвоночных](#) различная. У водных [животных](#), таких как [рыбы](#), вкус является дистантным, наряду с обонянием и системой общей химической чувствительностью, чувством, помогает ориентироваться в [пространстве](#), участвует в коммуникациях с другими [организмами](#) (защита от врагов, [нерест](#), забота о [потомстве](#), поиск [пищи](#)). Это объясняется тем, что вкусовые почки у рыб находятся и за пределами [ротовой полости](#), находятся на [губах](#), [жабрах](#), [плавниках](#), [голове](#), [туловище](#). Задача вкусовой сенсорной системы у наземных позвоночных — адекватно выбирать организму пищу.

Восприятие вкуса связано и с другими факторами, например, [температурой](#) пищи, ее тактильными характеристиками. Также вкус связан с [обонянием](#). Чаще всего под вкусом подразумевают ощущение, вызываемое сочетанием не только вкусовой, но и обонятельной информации. Примером сильной связи обоняния и вкуса может служить то, что при [насморке](#) человек хуже различает вкусы продуктов. У многих [беспозвоночных](#) еще нет разделения на [органы](#) вкуса и обоняния, у них общие хеморецепторы.

На данный момент выделяют пять основных вкусов — кислый, соленый, сладкий, горький, и вкус «умами». Восприятие этих вкусов зависит от наличия в пище совершенно разных веществ, механизм восприятия будет описан ниже. Но в разных [культурах](#) выделяют и большее количество вкусов, например, жгучий, металлический, щелочной.

Вкусовые рецепторы и органы вкуса у человека

Основной орган вкуса человека — язык

[Язык](#) — компактный [орган](#), состоящий из [мышечной ткани](#) (преимущественно скелетной мускулатуры) и покрытый многослойным [эпителием](#). Он участвует главным образом в восприятии вкусовых ощущений и акте [глотания](#). Именно при помощи языка пища проталкивается в [глотку](#). Вторичными функциями языка являются [речь](#) и очистка [зубов](#). В

языке различают большую часть, или тело, обращенную вперед верхушку и корень, посредством которого язык прикреплен к нижней челюсти и [подъязычной кости](#). Его выпуклая верхняя поверхность обращена к [нёбу](#) и носит название спинки.

Иннервация языка

[Иннервация мышц](#) языка осуществляется [подъязычным нервом](#) (двенадцатый черепно-мозговой нерв), за исключением язычнонебной мышцы, которую иннервирует [блуждающий нерв](#) (десятый черепно-мозговой). Сенсорная иннервация языка различна для основного и вкусового ощущений для первых двух третей языка. Вкусовые ощущения доводятся до [лицевого нерва](#) с помощью барабанной струны (ветвь лицевого нерва, идущая к мозгу). Также она несет парасимпатические волокна от лицевого нерва до подчелюстного ганглия. Рецепторы вкуса расположены не только на вкусовых почках языка, но также и на задней стенке глотки, мягкого неба, язычной миндалины (совокупность лимфоидных образований заднего отдела языка) и [надгортанника](#). Основные ощущения (от терморецепторов и механорецепторов) передаются с помощью язычного нерва, главной части нижнечелюстного нерва. На задней трети языка и основные, и вкусовые ощущения передаются [языкоглоточным нервом](#).

Вкусовые сосочки

На слизистой оболочке, покрывающей спинку языка, имеются многочисленные выросты, образующие сосочки. Также вкусовые сосочки встречаются на свободном крае и носовой поверхности нёба и на задней поверхности надгортанника. В них находятся периферические нервные окончания, составляющие рецептор вкусового анализатора. Различают четыре типа таких сосочков: нитевидные, грибовидные, желобовидные и листовидные.

Нитевидные сосочки

Нитевидные сосочки наименьшие по размеру, но наибольшие по численности. Они представляют собой тонкие, напоминающие волосы ороговевающие выросты слизистой оболочки. Находятся на верхней поверхности переднего отдела языка и функционируют, по-видимому, как тактильные органы.

Грибовидные сосочки

Грибовидные сосочки более широкие и внешне напоминают грибы. Они представляют собой слегка выступающие над уровнем слизистой оболочки образования округлой формы (до 1 мм в диаметре). Расположены преимущественно на краях и верхушке языка. Помимо прочего, они не ороговевают и содержат вкусовые почки.

Желобовидные сосочки

Желобовидные сосочки наиболее крупные, но немногочисленные (от 7 до 12 штук). Они имеют вид круглых образований 1-3 мм в диаметре и находятся в ограниченной зоне поперек спинки языка у его корня. В них в большом количестве содержатся вкусовые почки.

Листовидные сосочки

Листовидные сосочки расположены на крае и задней части языка. Они выглядят как вертикально направленные листовидные складки слизистой оболочки. Наиболее

выражены у молодых людей. В соединительную ткань под желобоватыми и листовидными сосочками погружены серозные железы, протоки которых открываются в углубления у основания сосочка, их [секрет](#) служит для смывания частиц пищи и микроорганизмов. Кроме того, он понижает концентрацию стимулирующего вещества вблизи вкусовых почек.

Патологии языка

Анкилоглоссия — заболевание языка, часто встречающееся у маленьких детей, при котором [уздечка](#) (складка слизистой оболочки полости рта, соединяющая дно полости рта с нижней поверхностью языка) короче, чем в норме. Это мешает нормальному движению языка.

Редко (в 1-5 % случаев) встречается складчатый, или скротальный язык — вариант нормы, при котором на передних двух третях языка имеются складки-борозды (глубокая центральная борозда, двойная борозда или множественные борозды). Глубина борозд и рисунок, который они образуют, отличаются значительным разнообразием. Причина складчатости языка неизвестна, с возрастом она усиливается.

Строение вкусовой почки



Строение вкусовой почки.

Вкусовые почки расположены в основном в сосочках языка, а также в меньшем количестве в слизистой оболочке мягкого неба, задней стенки глотки и надгортанника. На сосочках их положение варьирует: в случае желобовидных и листовидных сосочков много вкусовых почек заложено в боковых стенках, а в грибовидных сосочках вкусовые почки ограничены поверхностью «шляпки гриба». Всего у человека от двух до восьми тысяч вкусовых почек, из них около половины — на желобовидных сосочках. Отдельная вкусовая почка имеет около 70 мкм в высоту и около 40 мкм в диаметре. На ее вершине находится отверстие — вкусовая пора. Внутри почки находятся [клетки](#). Каждая вкусовая почка содержит 40-60 отдельных клеток. Внутри вкусовых почек различают три типа клеток: сенсорные, опорные и базальные.

Базальные клетки

Из базальных клеток образуются новые сенсорные клетки, взамен утраченных. При этой смене прерываются старые синапсы между афферентными волокнами и старыми клетками и возникают новые. Смена сенсорных клеток может привести к изменению «вкусового профиля»-характерной формы ответов в афферентных волокнах, так как сенсорные клетки различаются по своей чувствительности к разным стимулам.

Сенсорные клетки

Вкусовые рецепторы представлены вторичными сенсорными клетками без [аксонов](#). На наружном конце каждой клетки находятся микровиллы. С мембраной микровилл соприкасаются растворимые вещества, попавшие во вкусовую пору. Ответ сенсорных

клеток передается афферентными нервами, которые образуют [синапсы](#) около оснований сенсорных клеток. В каждой вкусовой почке около 50 волокон. Сенсорные клетки непрерывно сменяются. Продолжительность их жизни невелика — всего 10 дней.

Ссылки

- [\[5\]](#)
- [\[6\]](#)
- [\[7\]](#)
- [\[8\]](#)

Типы вкуса

Горький вкус

Рецепторы

За восприятие горького, и [«умами»](#) (вкуса некоторых аминокислот) вкусов отвечают T2R (type-2-receptors). Всего разновидностей рецепторов этого семейства у млекопитающих около 35 (у человека- 28, у мышей- 35, у крыс- 41). T2R встречаются на клетках всех типов вкусовых сосочков языка, однако в грибовидных сосочках этих рецепторов меньше всего. Также эти рецепторы были найдены в клетках носового эпителия.

История изучения рецепторов и их генов

Существование семейства [рецепторов](#), ощущающих горький вкус, было предсказано более чем 10 лет тому назад И.Лашем (I.Lush), генетиком, изучающим различия между линиями мышей в отношении отвращения к горькому вкусу. Гены T2R были открыты в 2000 году двумя группами. Адлер с соавт. (Adler et al.) исследовали область [хромосомы 5](#) человека, сцепленной с восприятием горького соединения 6-п-пропилтиоурацил (PROP) и открыли T2R1. Матсунами с соавт. (Matsunami et al.) открыли TAS2R гены. Некоторые последующие публикации идентифицировали дополнительные T2R гены у людей, крыс и мышей.



Молекула GPCR рецептора

Строение белка-рецептора

T2R [рецепторы](#) относятся к семейству [связанных с G-белком трансмембранных рецепторов, GPCR](#). Как и большинство представителей этого семейства, [молекула](#) T2R семь раз «пронизывает» клеточную мембрану. Длина белка T2R — около 300 [аминокислот](#). G-белок, с которым связан [рецептор](#), состоит из 3 субъединиц: α - субъединицы- гастродуцина, $\beta\gamma$ - и γ_{13} - субъединиц.

Примечательно, что в [генах](#), кодирующих T2R, практически отсутствуют [интроны](#). Также им свойственно большое количество псевдогенов. Возможно, они играют эволюционную роль и представляют собой источник для изменчивости T2R.

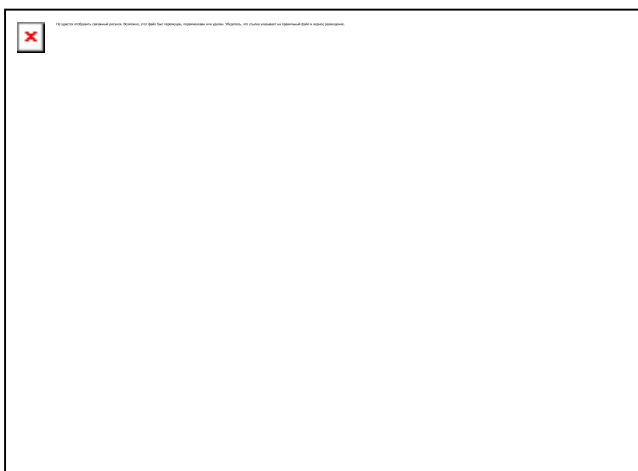
Лиганды

[Лигандами](#) для восприятия горького вкуса служат [хинин](#), [фенилтиокарбамид](#) (фенилтиомочевина), горькие производные [сахарина](#), денатониум, 6-n-пропилтиоурацил. Они содержатся в большом количестве в [кофе](#), кожуре [цитрусовых](#), представителях семейства [крестоцветные](#) и [сложноцветные](#), например, [одуванчика](#). Минимальная [концентрация](#) хинина, необходимая для возникновения горького ощущения (0.000008 M) принята за условную единицу горечи. Самое горькое вещество — денатониум, в 1000 раз более горький, чем хинин, используется как добавка к токсичным веществам, чтобы избежать проглатывания. **Вообще вкус горечи — один из самых важных, так как считается, что он является механизмом для защиты от попадания ядовитых и вредных веществ в организм (например, токсичных [алкалоидов](#) растений).**

Сигнальный путь в клетке

Связывание [лиганда](#), например, денатониума, с рецептором, активирует его. Он, в свою очередь, активирует G-белок, катализируя обмен [ГДФ](#) на [ГТФ](#).

От активированного G-белка отделяется α -гастдуцин (McLaughlin et al., 1992, [Wong et al., 1996](#), Ming D et al., 1998), а $\beta\gamma$ - и $\gamma 13$ - субъединицы остаются связанными.



Метаболический путь в клетке после активации рецептора PDE- фосфодиэстераза, PLC- фосфолипаза, cAMP- цАМФ, IP3- инозитолтрифосфат, DAG- диацилглицерин

Отделение α -гастдуцина вызывает деполяризацию мембраны

α -гастдуцин активирует [фосфодиэстеразу](#), которая расщепляет [цАМФ](#) и [цГМФ](#) на [АМФ](#) и [ГМФ](#) соответственно. Они активируют [ионный канал](#), зависимый от циклических [нуклеотидов](#) (Cyclic nucleotide-gated ion channel), через который ионы натрия заходят в цитоплазму клетки, что вызывает деполяризацию мембраны.

Существует и другая версия: уменьшение концентрации цАМФ уменьшает ингибирование цАМФ-зависимого ионного канала для Na^+ , что тоже приводит к деполяризации мембраны клетки (Na^+ заходит в цитоплазму). Некоторые горькие вещества, например, кофеин и теофиллин могут проникать через [клеточную мембрану](#) и непосредственно ингибировать фосфодиэстеразу, тем самым поддерживая концентрацию цАМФ ([кофеин](#) и [теофиллин](#) уменьшают воспаление).

β3- и γ13- субъединицы вызывают повышение концентрации ионов кальция в цитоплазме

Оставшиеся β3- и γ13- субъединицы (Huang et al., 2003) активируют [фосфолипазу C-β2](#) (Roessler et al., 1998, Zhang et al., 2003), которая гидролизует [фосфатидилинозитол](#) (PIP2) на два вторичных посредника: [инозитолтрифосфат](#) (IP3) и диаглицерин (DAG). Когда IP3 соединяется с IP3 — рецептором на [ЭПС](#) (Clapp et al., Miyoshi et al., 2001), ионы кальция выходят оттуда в цитоплазму.

Здесь тоже существуют разные гипотезы. Согласно одной из них, ионные каналы TRPM5 (для ионов натрия) активируются за счет присоединения к ним ионов Ca²⁺ (Hoffmann et al., 2003), что тоже вызывает деполяризацию мембраны. Сторонники другой гипотезы полагают, что высвобождение ионов кальция запускает только выделение медиатора, а диаглицерин блокирует ионные каналы для K⁺, тем самым предотвращая выход ионов из [цитоплазмы](#) и поддерживая [ПП](#).

Передача сигнала в нервную систему

Деполяризация мембраны приводит к еще большему высвобождению [ионов кальция](#) из ЭПС, что влечет за собой выделение медиатора в [синаптическую щель](#). Некоторые ученые полагают, что в качестве медиатора выделяется [АТФ](#). К основаниям вкусовых клеток подходят нервные окончания. Часть окончаний проникает в луковицу, и разветвляются, оплетая вкусовые клетки до уровня вкусовой поры. Между каждой вкусовой клеткой и разветвлением существует синапс, куда и выделяется медиатор. В конечном счете все нервные окончания собираются в 3 нервных пучка, проходящих в составе [лицевого нерва](#) (барабанной струны), [языкоглоточного нерва](#) и [блуждающего нерва](#). Затем сигнал передается в центр вкуса [коры](#) головного мозга для детальной обработки.

[Анимация](#)

Сладкий вкус

Сладкий вкус является одним из пяти основных вкусов. Способность выявлять сладкий вкус продуктов имеет особое значение, поскольку это позволяет искать необходимые [углеводы](#) с высокой питательной ценностью.



Схематическое изображение рецепторов сладкого вкуса (TAS1Rs: TAS1R2 и TAS1R3) и горького вкуса (TAS2Rs).

В отличие от минимальной концентрации веществ, необходимой для восприятия [горького вкуса](#), концентрации для сладкого относительно велики — в среднем составляют десятые доли моль/литр. Например, минимальная концентрация сахарозы (сахара) — 10 mM (молярная концентрация сахарозы также принята за «единицу сладкого вкуса»), лактозы — 30 mM. Самое сладкое из известных веществ — это [неотам](#) (E961) (C₂₀H₃₀N₂O₅), он в 8000 раз слаще сахара (по весу).

Рецепторы

Рецепторы сладкого вкуса схожи с рецепторами горького вкуса

За восприятие сладкого вкуса отвечают T1R (type 1 receptors). Это семейство рецепторов очень схоже с семейством T2R, отвечающего за восприятие [горького вкуса](#). Так же как и T2R, T1R являются [трансмембранными рецепторами](#), связанными с [G-белками](#), которые пронизывают [мембрану](#) 7 раз.

Рецепторы, отвечающие за восприятие сладкого вкуса, являются комплексом двух рецепторов семейства T1R

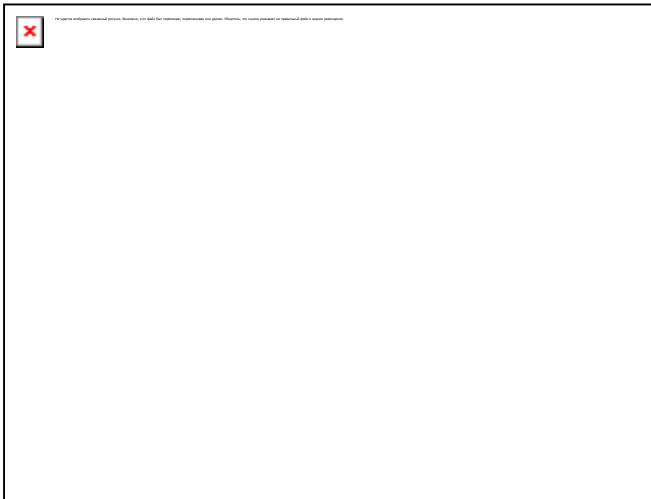
Отличие заключается в том, что большинство рецепторов, воспринимающие сладкий вкус, являются комплексом рецепторов этого семейства: T1R2 и T1R3. Это подтверждается тем, что организмы, у которых отсутствует ген T1R2 (например, кошки), не способны воспринимать сладкий вкус. По некоторым данным, комплекс, который образуется из белков T1R1 и T1R3 связывает [глутамат](#), отвечая за вкус [умами](#). Настоящие и искусственные сахара воспринимают один и тот же комплекс рецепторов, но при связывании с лигандом они активируют различные G-белки. Соответственно, естественные и искусственные лиганды будут запускать разные сигнальные пути в клетке.

Лиганды

Лигандами для восприятия сладкого вкуса являются как натуральные сахара ([сахароза](#), [лактоза](#)), так и искусственные ([сахарин](#), [аспартам](#)).

Сигнальный путь в клетке

Восприятие натуральных сахаров



Восприятие сладкого вкуса. Сигнальный путь в клетке после связывания лиганда с рецептором. Sugars-натуральные сахара, Sweeteners-искусственные сахара, G- G-белок, AC — аденилатциклаза, cAMP- цАМФ, PKA- протеинкиназа A, PLC- фосфолипаза C, DAG- диацилглицерол, IP₃- инозитолтрифосфат, PKC- протеинкиназа C, Ca²⁺ Stores- ЭПС, Depolarization- деполяризация мембраны

Активация рецептора приводит к закрытию калиевых каналов, и, следовательно, к деполяризации мембраны вкусовой клетки

После связывания [лиганда](#) с комплексом T1R2-T1R3, активируется связанный с ним G-белок, состоящий из трех субъединиц ($\alpha\beta\gamma$). От него отделяется α -субъединица ([гастдуцин](#)), которая активирует [аденилатциклазу](#) ([Striem VJ, Pace U, Zehavi U, Naim M, Lancet D](#)). Она начинает синтезировать [цАМФ](#), который, в свою очередь, активирует [протеинкиназу А](#) ([Avenet P, Hofmann F, Lindemann B](#)). Она фосфорилирует ионные каналы K_+ , что приводит к их закрытию, и, следовательно, деполяризации мембраны вкусовой клетки. Также в клетке существуют калиевые каналы, которые закрываются при высоких концентрациях циклических нуклеотидов, то есть деполяризация мембраны может быть вызвана и закрытием калиевых каналов из-за непосредственного повышения концентрации цАМФ. Деполяризация мембраны приводит к выделению медиатора в синаптическую щель.

Восприятие искусственных сладких веществ

Активация рецептора приводит к появлению двух вторичных посредников в цитоплазме

Связывание искусственных сахаров с комплексом рецепторов активирует G-белок, который непосредственно связан с [фосфолипазой С](#). Активированная фосфолипаза синтезирует [инозитолтрифосфат](#) (IP_3) и [диацилглицерол](#) (DAG).

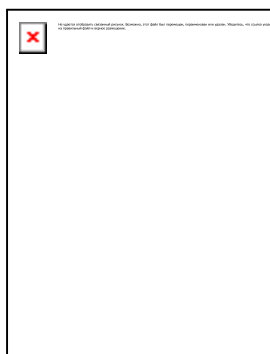
Действие IP_3 и DAG приводит к выделению медиатора в синапс

IP_3 вызывает высвобождение Ca^{2+} из [ЭПС](#), что приводит к выделению медиатора в синаптическую щель между вкусовой клеткой и подходящим к ней нервным окончанием. DAG активирует [протеинкиназу С](#). Она фосфорилирует калиевые каналы, тем самым закрывая их и деполяризуя мембрану. Это приводит к еще большему выделению медиатора в [синапс](#). Сигнальный путь в клетке после восприятия искусственных сахаров схож с сигнальным путем восприятия [горького вкуса](#).

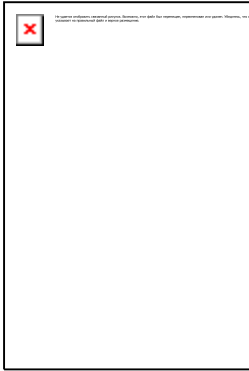
Список литературы

1. [Molecular Biology of Olfaction and Taste](#)
2. [Molecular Mechanisms of Bitter and Sweet Taste Transduction](#)
3. [Mammalian Sweet Taste Receptors](#)

Соленый вкус



Схематическое изображение канала ENaCs.



ENaC (амилорид-чувствительный ионный канал Na^+) помимо ионов натрия может пропускать и протоны H^+ .

Рецепторы

Рецепторы соленого вкуса — [натриевые каналы ENaC](#). ENaCs не являются [потенциал-зависимыми каналами](#), они регулируются [амилоридом](#) и [гормоном коры надпочечников альдостероном](#), которые блокируют их. Протоны H^+ также могут диффундировать через эти каналы, хотя и более медленно, чем Na^+ . Этот факт объясняет, почему кислый и соленый вкусы довольно непросто различить.

Состоит этот рецептор из 6 субъединиц: 2 α -, 2 β -, 2 γ -субъединиц.

Лиганды

Соленый вкус возникает при наличии в растворе солей [щелочных металлов](#), прежде всего [натрия](#). Для [поваренной соли](#) (NaCl) принята соленость, равная единице, это самое соленое вещество. Солезаменители обычно менее соленые (например, хлорид калия имеет соленость, равную 0,6).

Сигнальный путь в клетке

В отличие от вкусов, в восприятии которых участвуют метаболитные рецепторы ([горький](#), [сладкий](#), [умами](#)), у кислого и соленого вкусов относительно простые сигнальные пути в клетке после прохождения лиганда через рецептор-ионный канал.

Увеличение в растворе концентрации ионов щелочных металлов приводит к выделению медиатора в синапс

Увеличение в растворе концентрации ионов щелочных металлов, например, Na^+ , приводит к деполяризации мембраны рецепторной клетки. Ионы натрия проходят через ионные каналы по градиенту, вызывая деполяризацию мембраны. В результате открываются потенциал-зависимые кальциевые каналы, что приводит к увеличению концентрации ионов кальция в клетке. Увеличение концентрации Ca^{2+} приводит к выделению [медиатора](#), которым у данных клеток служит [АТФ](#), в [синаптическую щель](#).

Задача к разделу Соленый вкус

При диссоциации поваренной соли в растворе, помимо ионов натрия, образуются и отрицательно заряженные ионы хлора. Почему же клетка все же сможет передать сигнал о соленом вкусе (выделить медиатор в синапс), если при проникновении Cl^- в клетку мембрана будет вновь поляризоваться?

Кислый вкус

Рецепторы кислого вкуса — ионные каналы PKDL и ENaC

Основными [рецепторами](#), воспринимающими кислый вкус являются представители семейства PKDL (Polycystic Kidney Disease-like ion channels). [Мутации](#) некоторых [генов](#) белков этого семейства приводят к заболеваниям [почек](#). В 2006 году группа ученых во главе с Чарльзом Цукером доказала, что за восприятие кислого вкуса отвечает белок PKD2L1. Этот белок встроен в мембрану клетки и является [ионным каналом](#). Интересно, что этот рецептор также находится на мембранах клеток [спинного мозга](#). Так как кислый вкус определяется концентрацией ионов гидроксония в растворах ([pH](#)), то ученые предполагают, что PKD2L1 отвечает за контроль pH [спинномозговой жидкости](#). Также рецепторами кислого вкуса могут служить каналы [ENaC](#), которые в основном пропускают ионы [натрия](#) и участвуют в механизме восприятия [соленого вкуса](#), но проницаемы и для ионов гидроксония.

Лиганды

Кислый вкус возникает от присутствия в растворах ионов [гидроксония](#) (H_3O^+), которые также для простоты обозначают ионами H^+ . Ионы гидроксония образуются при диссоциации [кислот](#) в растворах. Самый кислый вкус возникает при диссоциации [соляной кислоты](#) (HCl).

Сигнальный путь в клетке

Проходя через ионные каналы PKDL и [ENaC](#), ионы гидроксония тем самым деполяризуют мембрану. Это ведет к открытию [кальциевых каналов](#) на мембране клетки. Ca^{2+} заходят в клетку, благодаря чему в [синапс](#) выделяется [медиатор](#). Также ионы гидроксония ингибируют [калиевые](#) и [хлорные каналы](#). Это приводит к тому, что отрицательно заряженные ионы хлора не могут зайти в клетку, а положительно заряженные ионы калия — выйти из нее, поэтому мембрана быстрее деполяризуется и быстрее выделяется медиатор в синаптическую щель. Медиатором, как и во всех остальных вкусах, предположительно является [АТФ](#).

Умами

Умами (яп. 旨み、旨味、うまみ) — в дословном переводе с японского — «вкусный», но обычно переводится как «пятый вкус». В различных языках мира вкус «умами» характеризуют по-разному. Англичане, например, считают, что это — «вкус мясного бульона» или «полный вкус». Многие другие специалисты определяют «умами» как «пикантный», «вяжущий» или даже «металлический» вкус.

Продукты с высоким содержанием умами традиционно используются в культуре стран востока, в частности, китайской и японской для придания еде насыщенного вкуса. В основном это морские водоросли — бурые водоросли, ламинария, конбу. Среди западных продуктов умами содержится как в ферментированной и выдержанной пище (сыры пармезан и рокфор, соевый и рыбный соусы), так и в неферментированных продуктах (грецкие орехи, виноград, брокколи, помидоры, грибы шиитаке, термически обработанное мясо).

Сам термин впервые был изобретен в 1908 году Кикунэе Икеда, сотрудником Токийского Императорского Университета. Икеда изучил химический состав водорослей и обнаружил, что вкус «умами» возникает в результате присутствия глутаматов. Помимо глутамата он присущ инозинату (выделен в 1913 году японским

ученым Кодамо Синтаро из сушеной стружки тунца) и гуанилату (в 1960 году получен Кунинаки Акирой из сушеных японских грибов шиитаке). Они усиливают восприятие умами.

Рецепторы



Строение молекулы белка mGluR4

Открытие рецептора умами

[Рецептор](#) умами был определен в 2000 году группой ученых из Университета Майами. Они описывают модифицированную форму белка mGluR4 (Metabotropic glutamate receptor 4), в которой недостает конца молекулы. Именно этот участок отвечает за прочное связывание глутамата на mGluR4, и поэтому его отсутствие объясняет меньшую чувствительность усеченной формы mGluR4 к глутамату. Авторы подтверждают, что усеченная молекула обладает всеми свойствами, которые можно было бы предсказать в рецепторах умами: она реагирует на глутамат в тех же концентрациях, при которых вкус умами можно почувствовать, и химические вещества, имитирующие вкус глутамата (GMP, IMP) активируют рецептор.

Рецептор умами — трансмембранный белок

mGluR4, или метаботропный глутаматный рецептор — это рецептор, относящийся к [G-белкам](#), его молекула, так же как и молекула [T2R-рецептора](#) семь раз «пронизывает» [клеточную мембрану](#). Вступая в реакцию с глутаматом, вызывают биохимические каскады, приводящие к изменению других белков, например, ионных каналов.

Существует восемь различных типов mGluR, они делятся на три группы. Рецепторы третьей группы, к которым относится mGluR4, препятствуют образованию цАМФ, активизируя G-белок, подавляющий [аденилатциклазу](#) (белок, образующий [цАМФ](#) из [АТФ](#)). По другим данным, в ходе экспериментов [исследователей из Университета Джона Хопкинса \(США\)](#) было установлено, что за восприятие умами отвечают те же группы рецепторов, которые воспринимают сладкое. РЕЦЕПТОРЫ (от латинского receptor — принимающий) (физиологический), окончания чувствительных нервных волокон или специализированные клетки (сетчатки глаза, внутреннего уха и др.), преобразующие раздражения, которые воспринимаются извне или из внутренней среды организма, в нервное возбуждение, передаваемое в центральную нервную систему. Рецепторами называются также молекулы или молекулярные комплексы биологических мембран, способные распознавать определенные молекулы или клетки и реагировать на них.

Лиганды

Вкус умами возникает при наличии в продуктах свободных кислот, в частности — [глутаминовой](#) и [глутамата натрия](#) (MSG, мононатриевая соль глутаминовой кислоты). Присутствие [инозината натрия](#) (IMP, соль инозиновой кислоты) и [гуазиномонофосфата](#) (GMP, динатриевая соль гуаниновой кислоты) вызывает тот же эффект. При смешивании (в определенных пропорциях) продуктов, содержащих эти вещества, вкус «умами» можно значительно усилить. Все эти компоненты используются как вкусовые добавки, используемые при изготовлении концентратов супов, колбас и т. д. Сейчас глутаматы относятся к группе [пищевых добавок](#) E600-E699. Поначалу учёные считали глутамат натрия всего лишь усилителем вкуса, веществом, способным вступать в реакцию с другими продуктами, придавая им особый вкусовой оттенок. И совсем недавно они обнаружили, что на языке человека имеются специализированные рецепторы, распознающие вкус глутамата и другие соединения умами.

Передача сигнала в нервную систему

Клетки, отвечающие на стимулы умами, не обладают обычными синапсами, но секретируют [нейромедиатор АТФ](#), который воздействует на сенсорные волокна, передающие сигналы вкуса в головной мозг.

Заболевания, связанные с восприятием вкуса умами

У некоторых людей встречается врожденная повышенная восприимчивость к большим концентрациям глутамата натрия, что приводит к так называемому «синдрому китайского ресторана»: жару, [головной боли](#), [обезвоживанию](#) организма. При этом анализ крови пострадавших показал повышенное содержание [иммуноглобулинов](#) — симптом, часто определяемый как признак [аллергии](#). Впрочем, в последнее время все больше ученых сомневаются в причастности глутамата натрия к этому синдрому.

Другие типы вкусов, выделяемые в некоторых культурах (острый, металлический и др.)

Помимо основных вкусов иногда выделяют и некоторые другие, называя их иногда «привкусами», «послевкусием.». Рассмотрим некоторые возможные дополнительные вкусовые ощущения.

Металлический вкус. Наличие металлического привкуса во рту объясняется наличием различных веществ, в первую очередь ионов меди и сложных веществ, таких как транс-4,5-эпоксидеценаль, (Z)-1,5-октадиен-3-он, 1-октен-3-он. Небольшая молекула 1-октен-3-она возникает из разлагающихся жиров под воздействием двухвалентных ионов железа, составляющих кристаллическую решетку металла. У людей чувствительность к запаху октенона очень высока. По гипотезе ученых, чувствительность к данному соединению вызвана тем, что оно выделяется и при попадании на кожу крови, также содержащей железо. Сульфат железа (FeSO₄) и некоторые другие соли металлов могут катализировать окисление ряда жиров (липидов) в полости рта с образованием этих и других близких по структуре веществ. Изучение аналогий в действии электричества и ионов железа показало, что во многих случаях они воспринимаются почти одинаково, как металлический, реже вяжущий и горьковатый вкус.

Ощущение металлического привкуса во рту наблюдается при отравлениях мышьяком, солями меди, ртути, свинца, ванадия, кадмия или цинка. Ионы меди ощущаются в водных растворах при концентрации 1-10 мг/л, в зависимости от индивидуальной чувствительности. Этот привкус может также наблюдаться при приеме некоторых

лекарств. Кровь также имеет металлический привкус, возможно, из-за ионов железа, находящихся в гемоглобине. Также стимулом этого вкусового ощущения может служить сероводород.

Жгучий вкус. Жгучий вкус ощущается при употреблении острых сортов перца. Этот вкус связан с активацией рецепторов, лигандами которых служат такие вещества, как [этанол](#) и [капсаицин](#). Этанол относится к спиртам, капсаицин относится к алкалоидам. Любопытно отметить существование шкалы жгучести, созданной американским химиком Уилбуром Сковиллом. Эта шкала предназначена для сравнения жгучести перцев и отражает «степень жгучести», которая коррелирует с содержанием капсаицинов и капсаициноидов в овощах.

Вяжущий (терпкий) вкус. Стимулами этого всем известного по незрелой хурме ощущения являются танины, содержащиеся в чае, некоторых плодах, коре ив. Это дубильные вещества, используемые в кожевенном производстве. Кроме танинов «вязать» могут белки, богатые особой аминокислотой — пролином.

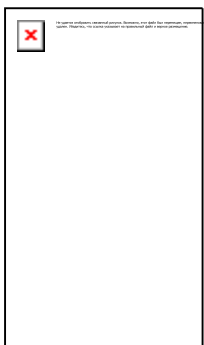
Иногда говорят о «жирном» вкусе, связанном, конечно, с наличием большого количества жиров в пище, о щелочном вкусе, связанном с наличием, например, раствора бикарбоната натрия. Существуют и другие выделяемые вкусы, привкусы, оттенки.

«Карта языка»

Карта языка — схематическое изображение [языка](#), на котором отмечены части языка, ответственные за восприятие горького, соленого, кислого и [сладкого](#) вкусов. Согласно этой карте, определенные части языка отвечают за восприятие строго определенных [вкусов](#).

История создания

Впервые карта языка была описана в 1901 году в диссертации Хёнига.



Карта языка.

Классическая карта показывает зоны восприятия четырех вкусов:

1. горький ([рецепторы](#) расположены на спинке языка)
2. кислый (рецепторы находятся по бокам языка, ближе к основанию)
3. соленый (рецепторы также находятся по бокам, но ближе к кончику языка)
4. сладкий (рецепторы находятся на кончике языка)

На самом деле классическая карта языка неверна. Во-первых, основных вкусовых ощущений пять: горький, кислый, соленый, сладкий и [умами](#). Во-вторых, каждый

вкусовой сосочек реагирует как минимум на два из них. В третьих, разные сенсорные клетки в одной вкусовой луковице тоже реагируют на разные вкусовые ощущения, более того, одна и та же клетка может воспринимать несколько из них. В-четвертых, при смене сенсорных клеток происходит и смена лигандов, на которые реагирует [клетка](#). Но, тем не менее, карта языка имеет право на существование. Ведь клетки реагируют на различные лиганды не с одинаковой чувствительностью. То есть клетки (а, соответственно, вкусовые почки, вкусовые сосочки и зоны языка) могут преимущественно реагировать на определенное вкусовое ощущение. Но, конечно, такая карта крайне приближенно показывает зоны, отвечающие за ощущение различных вкусов.

Проводящие пути вкусового анализатора и анализ вкусовой информации

Для того, чтобы осознать вкусовое ощущение, необходимо, чтобы сигнал от вкусовых рецепторов был передан в соответствующую часть коры головного мозга, где информация обрабатывается; благодаря этому мы можем осознавать вкус.

Проводящие пути от рецепторов вкуса состоят из трех частей.

Нервные окончания — первый нейрон

Тело первого нейрона, окончания которого идут к рецепторным клеткам вкусовых почек, располагается либо в коленчатом, либо в нижнем узлах афферентных нервов языка.

1. Коленчатый узел (*ganglion geniculi*) лежит в области колена лицевого нерва в пирамиде височной кости. Периферические волокна этого узла в составе барабанной струны (*chorda tympani*), входящей в состав лицевого нерва, подходят к вкусовым почкам передних двух третей языка. Центральные отростки идут в составе промежуточного нерва (*nervus intermedius*) в продолговатый мозг.

2. Нижний узел (*ganglion inferius*) лежит у места выхода нерва из яремного отверстия на нижней поверхности пирамиды височной кости. Периферические волокна этого узла в составе [языкоглоточного нерва](#) (*nervus glossopharyngeus*) идут к вкусовым почкам задней трети языка. Центральные отростки направляются в составе того же нерва в продолговатый мозг.

Также к вкусовому анализатору относится и ветвь [тройничного нерва](#) (*nervus trigemini*), — язычный нерв (*nervus lingualis*); это нерв общей чувствительности языка.

Второй нейрон

Все описанные вкусовые волокна идут в продолговатый мозг. В продолговатом мозге находится ядро одиночного пути (*nucleus solitarius*) (ядро — скопление серого вещества в белом под корой мозга), в нем заканчиваются вкусовые волокна, и находится второй нейрон. Вкусовой отдел ядра связан со всеми двигательными ядрами продолговатого мозга, которые относятся к процессу жевания, проглатывания пищи. Кроме связей с двигательными ядрами, имеются связи со спинным мозгом, контролирующего дыхание, рефлекс кашля и рвоты.

Третий нейрон

Отростки вторых нейронов выходят из продолговатого мозга и идут в дугообразное ядро таламуса, в котором начинается третье звено анализатора, где передается сигнал третьим нейронам. Аксоны таламических нейронов образуют корковую проекцию вкусового анализатора.

Зоны анализа вкусовой информации в головном мозге

Местоположение корковой части анализатора у человека до сих пор выяснено не до конца. Согласно одним данным, корковый конец анализатора расположен в парагиппокампальной извилине (*gyrus parahippocampalis*), близ височной доли. Однако существуют другие данные, согласно которым корковый конец анализатора совпадает с корковым центром для мышц языка — с проекцией языка в соматосенсорной коре. Считается, что дифференциация вкусов происходит за счет наличия таламокортикальной системы, тогда как связи с [лимбической системой](#) обеспечивают пищевое поведение.

Аномалии вкусового восприятия

Гиперчувствительность

Отсутствие вкуса

Полное отсутствие

Неполное отсутствие

Вкус у других животных

Эволюция вкуса у позвоночных

Вкус у рыб

Рыбы являются первичноводными позвоночными, и вкус у них выполняет функцию несколько отличную от функции наземных животных. Например, с помощью вкуса можно ориентироваться в пространстве. У рыб имеется три химических анализаторов. Это обоняние, вкус и система общей химической чувствительности.

Органы вкуса рыб представлены, как и у человека, вкусовыми почками, имеющее такое же строение. Чувствительность вкусовых почек рыб гораздо выше, чем у человека. К примеру, [форели](#) чувствительнее к [сахарозе](#) в 25 раз, чем человек, а [карась](#) в 100. Чувствительность рецепторов различна у разных видов, связано с экологией вида, хотя так же важно учитывать физиологическое состояние животного — например, у голодной [акулы](#) она повышается, тогда как у [лососей](#), идущих на нерест чувствительность сводится к минимуму, вплоть до состояния анорексии (отказа от пищи) у животного. А у карасей порог чувствительности определяется сезоном года и определяется температурой. Конкретной локализации вкусовых почек нет, они есть не только в ротовой полости. Их расположение специфично для разных таксономических групп, связано так же с экологией вида. Так например, у [сельди](#) и форели наружных вкусовых почек не найдено, тогда как у [трески](#) они располагаются не только на поверхности тела, но и на специализированных вкусовых органах — челюстных усиках. У некоторых видов вкусовые почки могут быть даже на хвосте. Сигналы от вкусовых рецепторов,

расположенных на покровах передается лицевому нерву, от рецепторов, расположенных в ротовой полости — языкоглоточному и блуждающему, это черепно-мозговые нервы. От них сигналы идут к крыше среднего мозга, переднему ядру таламуса и ядрам гипоталамуса, где происходит анализ вкусовой информации.

У разных людей существуют разные вкусовые предпочтения — кто-то любит сладкое, кто-то острое, кто-то терпеть не может печенки или шоколад. У рыб тоже существуют вкусовые предпочтения — разные виды по-разному реагируют на различные химические вещества, типы кормов. Исследования на семействе карповых рыб показали, что, например, вызывающая кислое ощущение лимонная кислота привлекательна для [леща](#) и [линя](#), но обладает отталкивающим вкусом для [золотого карася](#), [верховки](#). Добавления в корм соли (хлорида натрия), стимулирует поедание этой пищи линем и лещом, но этот эффект не наблюдается у других видов рыб. Предпочтение к сахарозе, сладкому вкусу, во многом определяется рационом животного — растительоядные виды ее предпочитают, тогда как животоядные безразличны, хотя из этого есть исключения. Так же адекватным вкусовым раздражителем для рыб являются свободные аминокислоты, считается что именно благодаря им рыбы оценивают пищевую привлекательность пищи.

Кожно-мышечное чувство

Введение

Что такое кожно-мышечное чувство

Понятие кожно-мышечного чувства включает в себя несколько типов [чувствительности](#): [тактильную](#) (также называемую [осязанием](#)), [болевою](#), [температурную](#), а также чувствительность [мышц](#) и [сухожилий](#) ([проприорецепцию](#)).

Как следует из названия, под кожно-мышечным чувством объединяют все сенсорные [анализаторы](#), чьи рецепторы находятся в [коже](#), [мышцах](#), а также [связках](#) и [сухожилиях](#). Всего за него отвечает около 2,5 млн рецепторов, из них от 1,5 до 2 млн — болевые, тогда как, к примеру, терморецепторов всего 200—300 тысяч.

Отличительная особенность этой системы — отсутствие специализированных сложных структур. Раньше ее было принято называть «низшей», но сейчас это считается неверным. Как оказалось, система обработки [информации](#) кожно-мышечного чувства довольно сложна и влияет на многие процессы в [теле человека](#).

Биологический смысл кожно-мышечного чувства

Рецепторы, располагающиеся в коже, отвечают за связь организма с внешней средой.

- [Осязание](#), то есть способность воспринимать прикосновение и [давление](#), — один из пяти основных [органов чувств](#) человека, наряду со [вкусом](#) являющийся контактным (требующим непосредственного взаимодействия с объектом), в отличие от дистантных — [зрения](#), [слуха](#) и [обоняния](#).

- **Терморцепция** дает информацию о **температуре** внешней среды, что необходимо для **теплокровных** животных, чтобы поддерживать температуру тела на постоянном уровне.
- **Болевая чувствительность** очень важна, так как, сообщая о месте и силе повреждения **тканей** и органов, дает информацию о наличии опасности для организма и ее источнике.
- **Проприорецепция** дает нам представление о расположении частей тела в пространстве и относительно друг друга; эта информация необходима для управления движениями.

Часть всей информации, поступающей от рецепторов кожно-мышечного чувства, осознается человеком и влияет на его произвольное **поведение**; другая же участвует в бессознательных процессах, таких как **рефлексы** (**позные, болевые**), **терморегуляция**, защитные процессы, **координация** движений тела в пространстве и многие другие.

Типы рецепторов кожно-мышечного чувства

Существует довольно много типов рецепторов кожно-мышечного чувства, но наиболее распространены и изучены: механорецепторы, хеморецепторы и терморцепторы.

Механорецепторы

Механорецепторы — это вид рецепторов, которые воспринимают механическое воздействие, например, давление и колебание. Существует много разновидностей механорецепторов. Пример рецепторов давления — тельца Пачини. А, например, окончания Руфини — рецепторы растяжения. Другой тип рецепторов растяжения — мышечные веретена. Также имеются рецепторы волосяных луковиц, которые шлют сигнал в случае отклонения волоса, под которым они находятся. Подробнее эти рецепторы будут рассмотрены в разделе «Тактильная чувствительность».

Хеморецепторы

Хеморецепторы — это вид рецепторов, которые реагируют на какие-либо химические вещества. Казалось бы, в кожно-мышечном чувстве человека хеморецепция не задействована. Однако многие наши болевые ощущения связаны именно с этим видом рецепции. При повреждении тканей и гибели клеток из погибших клеток в межклеточное пространство вытекает цитоплазма. Хеморецепторы, находящиеся там, могут реагировать на некоторые содержащиеся внутри клеток вещества — например, АТФ.

Терморцепторы

Терморцепторы — это вид рецепторов, который воспринимает температурные изменения. Выделяют холодовые и тепловые рецепторы. Отличаются они оптимальной температурой, то есть температурой, при которой они не шлют сигнал. Для холодовых рецепторов она составляет 28-38°C, а для тепловых — 35-43°C. В нашей коже холодовых рецепторов значительно больше, чем тепловых, и они располагаются ближе к поверхности. На лице терморцепторов наибольшее количество на единицу площади, а на стопах — наименьшее.

Кожные рецепторы

Тактильная чувствительность

Тактильная чувствительность — это вид поверхностной рецепции, который отвечает за восприятие таких сигналов, как прикосновение, давление и вибрация. За этот вид чувствительности отвечают механорецепторы. Тактильные рецепторы различаются по скорости своей адаптации. Есть так называемые быстро адаптирующиеся и медленно адаптирующиеся рецепторы. Быстро адаптирующиеся рецепторы регистрируют силу и появление сигнала, а медленно адаптирующиеся рецепторы регистрируют наличие сигнала на всем протяжении стимуляции, то есть они дают информацию о длительности сигнала. Есть версия, что скорость их адаптации зависит от изменения проницаемости мембраны нейронов для ионов K^+ вследствие продолжительной стимуляции. То есть проницаемость мембран нейронов быстро адаптирующихся рецепторов меняется быстрее, чем проницаемость мембран нейронов медленно адаптирующихся нейронов. При каждом нервном импульсе некоторое количество ионов Ca^{2+} поступает внутрь клетки из внешней среды. При этом довольно скоро концентрация этих ионов около внутренней поверхности наружной мембраны становится высокой. Ионы Ca^{2+} активируют Ca^{2+} -активируемые калиевые ионные каналы. Благодаря этому проницаемость мембраны для ионов Ca^{2+} увеличивается, и ионы калия выходят наружу. Это сильно затрудняет процесс деполяризации мембраны, а следовательно, дальнейшее формирование нервных импульсов. Также есть, так называемая тонкая и грубая чувствительность. По отдельности эти виды не встречаются в норме, а существуют вместе. Грубая чувствительность — это вид чувствительности, при котором воспринимаются только сильные механические и температурные сигналы. При этой чувствительности, ощущения, воспринимаемые человеком? довольно сильны, болезненны, неточно локализованы. Сигналы идут медленно, так как нейроны, передающие сигнал от рецептора грубой чувствительности, как правило, лишены миелиновой оболочки. Тонкая чувствительность, наоборот, позволяет чувствовать слабые температурные и механические сигналы, при этом довольно точно определяется локализация раздражения.

Быстроадаптирующиеся рецепторы регистрируют силу сигнала

Есть довольно много видов быстро адаптирующихся рецепторов. К ним относятся тельца Пачини и тельца Мейснера. Тельца Пачини представляют собой нервное окончание, окруженное многими слоями соединительной ткани. Они находятся в глубине эпителия, на наружной поверхности тела, а также, в пищеварительном тракте. Они обладают грубой чувствительностью. Так как они быстро адаптирующиеся, ясно, что они регистрируют силу сигнала. Тельца Мейснера — рецепторы давления, находящиеся под эпидермисом. Они также быстро адаптирующиеся, но обеспечивают более тонкую чувствительность.

Медленно адаптирующиеся рецепторы регистрируют длительность сигнала

Медленно адаптирующиеся рецепторы, как уже сказано, регистрируют продолжительность воздействия. К ним относятся, например, тельца Меркеля. Тельца Меркеля представляют собой некапсулированные рецепторы, реагирующие на давление. Они очень чувствительны, то есть реагируют даже на очень слабые прикосновения. Также имеются рецепторы растяжения — окончания Руффини. Они обеспечивают более грубую чувствительность, чем тельца Меркеля. Также имеются рецепторы волосных луковиц. Ведь на нашей коже очень много мелких волосков. Под их луковицами находятся механорецепторы. А волоски служат рычагами, которые усиливают воздействие в несколько раз. Тем самым они делают подпороговое воздействие, которое не приводит к возникновению потенциала действия, достаточно сильным, чтобы нейрон дал импульс.

Болевая чувствительность

Боль — неприятное сенсорное и эмоциональное переживание, связанное с повреждением **ткани**. Болевая чувствительность способствует прекращению контактов с повреждающими **факторами** среды.

Болевые рецепторы реагируют на разнообразные сильные стимулы

Ноцицептивные волокна

Болевые рецепторы (ноцицепторы) представлены в виде свободных **нервных окончаний**. Они присутствуют в виде свободных нервных окончаний в дерме **кожи**, **слизистых оболочках**, **мышцах**, **суставах**, **надкостнице** и во внутренних органах. Свободные окончания принадлежат к безмякотным, или тонким **миелинизированным**, волокнам. Это определяет скорость проведения сигналов в **ЦНС**.

Болевые рецепторы относятся к полимодальным **рецепторам**, потому что могут активироваться **стимулами** разной природы:

- механическими (такими как удар, порез, укол, щипок)
- термическими (такими как действие горячих или холодных предметов)
- химическими (изменение концентрации ионов водорода, действие гистамина и так далее)

Ноцицептивные волокна не имеют специализированных окончаний. **Гистологически** (по строению, функциям и развитию) они неотличимы от других **механорецепторов** и терморецепторов. Они отличаются от упомянутых рецепторов тем, что порог возбуждения у них выше нормального диапазона. Они могут подразделяться на несколько разных типов. Болезненные термические и механические стимулы детектируются миелинизированными волокнами малого диаметра, они относятся к категории А дельта-волокон. Полимодальные волокна, которые отвечают на широкое разнообразие интенсивностей стимулов разной модальности, также имеют малый диаметр, но не миелинизированы. А дельта-волокна проводят импульсы со скоростью 5-30 м/с и ответственны за «быструю» боль, острое колющее ощущение; С-волокна проводят импульсы медленнее — 0,5 — 2 м/с и сигнализируют о «медленной» боли, часто продолжительной и часто переходящей в глухую боль. АМТ (механо-термо-ноцицепторы с А дельта-волоконными) делятся на два типа. АМТ типа 1 в основном обнаруживаются в неволосяной коже. АМТ типа 2 находятся в основном в волосяной коже. Ноцицепторы с С-волоконными (СМТ волокна) имеют порог в диапазоне 38°C — 50°C и отвечают постоянной активностью, которая зависит от интенсивности стимула. АМТ и СМТ рецепторы, как показывают их названия, реагируют и на термические, и на механические стимулы. Механизм передачи этих двух модальностей различен. К примеру, воздействие капсаицина (ванилинамида 8-метил-6-ноненовой кислоты) не влияет на чувствительность к механическим стимулам, но ингибирует ответ на тепловые. При этом, тогда как капсаицин имеет анальгетический (уменьшающий болевую чувствительность) эффект в отношении тепловой и химической чувствительности полимодальных С-волокон в роговице, на механочувствительности он не сказывается. Механические стимулы, которые генерируют такой же уровень активности в СМТ-волоконных, что и термические, вызывают меньшую боль. Возможно, неизбежно более широкая поверхность, задействованная тепловым стимулом, вовлекает активность большего количества СМТ-волокон, чем в случае механического стимула.

Порог чувствительности болевых рецепторов высок, из-за этого достаточно сильные стимулы вызывают возбуждение лишь сенсорных нейронов: например, порог болевой чувствительности нейронов для механических стимулов примерно в тысячу раз превышает порог [тактильной чувствительности](#).

Нанесение сильных, повторных или длительных раздражителей на поврежденную или воспаленную ткань приводит к снижению порога болевых рецепторов. Кроме того, повышается частота разрядов в волокнах от этих рецепторов в ответ на раздражитель данной силы. В этом процессе, который называется [сенсibilизацией](#), участвуют медиаторы воспаления — брадикинин (пептид, расширяющий кровеносные сосуды, тем самым снижающий кровяное давление), некоторые [простагландины](#), [лейкотриены](#).

В условиях сенсibilизации боль вызывают обычные механические или термические раздражители. Сенсibilизация болевых рецепторов — причина гипералгезии (повышенной болевой чувствительности) пораженных тканей. Наглядный пример сенсibilизации — солнечный ожог, при котором сильную боль вызывает легкое прикосновение к коже или теплый душ.

По сравнению с поверхностными структурами (кожей, роговицей) здоровые внутренние органы практически не реагируют на болевые раздражители. Но на фоне воспалительного процесса даже незначительная механическая стимуляция этих органов вызывает боль. Это объясняется тем, что большинство волокон групп А-дельта и С, иннервирующих внутренние органы, в норме не отвечают на механические и термические стимулы и не имеют спонтанной активности. Их окончания называются латентными болевыми рецепторами. Под влиянием же медиаторов воспаления такие рецепторы начинают реагировать на механические раздражители. Именно поэтому болевой внутренний орган болезнен при пальпации и часто становится источником постоянной, изнуряющей боли.

Выяснилось, что болевые [афферентные волокна](#) выполняют не только сенсорную функцию. Большинство из них содержат полипептиды, которые выделяются из этих окончаний при их активации. Примером может быть вещество Р — пептид из 11 аминокислотных остатков.

[Вещество Р](#) обладает широким спектром биологической активности: оказывает сосудорасширяющее действие, способствует дегрануляции тучных клеток, является хемоаттрактантом для лейкоцитов, активирует синтез и высвобождение медиаторов воспаления. Показано, что снижение концентрации вещества Р в синовиальной жидкости уменьшает тяжесть экспериментального артрита.

Таким образом, роль болевых окончаний не сводится к восприятию сигналов о повреждении ткани — они также активно участвуют в защитных процессах.

Вопрос: *зачем, как Вы думаете, боль необходима, если это сугубо негативное ощущение, и что будет с человеком, если он внезапно перестанет чувствовать боль?*

Температурная чувствительность

За восприятие тепла и холода отвечают особые [нервные клетки](#) — терморепторы. Они бывают двух видов: тепловые и холодные. К холодным рецепторам относят [колбы Краузе](#), а к тепловым рецепторам — [тельца Руффини](#).

Всего холодовых рецепторов насчитывают 250 000, а тепловых — только 30 000. Их распределение на поверхности [кожи](#) неравномерно. Полагают, что в некоторых участках кожи, где отсутствуют колбы Краузе и тельца Руффини, [холод](#) и [тепло](#) воспринимаются свободными [нервными окончаниями](#). Именно благодаря им очень сильное тепловое или холодное раздражение может вызывать [боль](#).

Кроме того, термочувствительностью обладает часть нейронов [гипоталамуса](#) (правда, это уже не относится к кожно-мышечному чувству).

Отличительные свойства терморецепторов кожи:

- Постоянная передача [нервного импульса](#) с частотой, пропорциональной температуре кожи (статическая реакция)
- Резкое изменение частоты генерации импульса при повышении или понижении температуры кожи (динамическая реакция)
- Нечувствительность к другим раздражителям, кроме температурных (относится к колбам Краузе и тельцам Руффини)
- Генерация болевых ощущений при повышенной\пониженной температуре

Импульс в терморецепторах возникает из-за изменения конформации определенного белка

За возбуждение нервных окончаний терморецепторов отвечает [белок](#)-канал из семейства белков Transient Receptor Potential (TRP). Этот белок-канал (TRPM8) — канал [катионного](#) тока, через который в основном проходят [ионы](#) Ca^{2+} . Белок чувствителен в температурном диапазоне 10-35 ° C. Понижение температуры меняет [конформацию](#) белка, благодаря чему ионы Ca^{2+} проходят через белок, деполяризуя мембрану, и сигнал передается дальше по аксону. Однако точный механизм изменения конформации белка неизвестен.

Также этот белок может быть активирован [ментолом](#), который используется в зубных пастах, лосьонах для бритья и т. д.

Другими белками холодовой чувствительности являются так называемые leak channels, которые являются K^{+} -каналами.

Колбы Краузе отвечают за холодную чувствительность



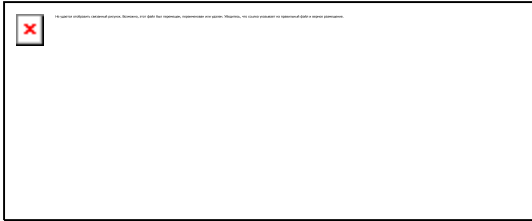
Колбы Краузе довольно невелики по размерам. Они представляют собой структуру из [нервных окончаний](#) (концевых разветвлений отростков сенсорных нейронов), внутренней [глиальной](#) колбы и наружной капсулы из соединительной ткани. Расположены колбы Краузе:

- в некоторых слизистых оболочках
- в поверхностном, или сосочковом, слое [дермы](#)

- в языке, среди мышечных волокон.

По строению колбы Краузе схожи с [тельцами Мейснера](#). Как и тельца Мейснера, колбы Краузе реагируют на [вибрацию](#) низких [частот](#) — правда, в первом случае она вызывается давлением на кожу какого-либо тела, а в случае колбы — движением [молекул воздуха](#).

Тельца Руффини отвечают за тепловую чувствительность



Внутренняя колба тельца Руффини содержит сеть разветвленных нервных окончаний, окруженных пластинчатыми клетками. Снаружи колба покрыта соединительнотканной капсулой. Между капсулой и внутренней колбой находится пространство, которое заполнено жидкостью, содержит соединительнотканнные клетки и [коллагеновые](#) волокна.

Тельца Руффини — это довольно крупные [рецепторы](#) длиной до 2 мм и шириной 150 мкм. Расположены в глубоких слоях кожи, в [соединительной ткани](#).

Распределение в коже терморцепторов неравномерно

Тепловые и холодовые рецепторы находятся в областях, распределенных в дерме по принципу [мозаики](#). Кожа открытых частей тела, таких как лицо и кисти рук, менее чувствительна к теплу и холоду по сравнению с другими частями тела (так как [концентрация](#) рецепторов в этих областях ниже). Самой большой температурной [чувствительностью](#) обладает [кожа живота](#), а наименьшей — кожа нижних конечностей.

Рецепторы в мышцах и сухожилиях

Проприорецепторы (от лат. proprius — собственный, receptor — принимающий) — это специализированные чувствительные нервные окончания, реагирующие на сокращение и расслабление мышц. К proprioreceptorам относятся (помимо свободных нервных окончаний) мышечных веретёна, органы Гольджи, расположенные в сухожилиях, и пачиниевы тельца, сосредоточенные в фасциях, сухожилиях и связках.

Главная [функция](#) этих рецепторов — [восприятие](#) информации о положении частей тела относительно друг друга и в пространстве, а также о его изменении. Поступление информации от [мышц](#) обеспечивается мышечными веретенами, а от [сухожилий](#) — [сухожильными органами Гольджи](#).

Мышечные веретена

[Нервно-мышечное веретено](#) — сложный [рецептор](#), который включает видоизмененные мышечные клетки, [афферентные](#) и эфферентные нервные отростки и контролирует как скорость, так и степень сокращения и растяжения [скелетных мышц](#).

Мышечные веретена состоят из иннервированных мышечных волокон, окруженных капсулой



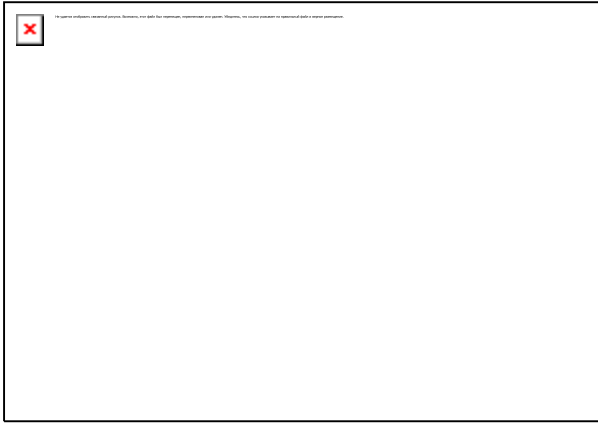
Мышечные веретена находятся в каждой [поперечно-полосатой мышце](#) в количестве от 6 до 1300 штук. Их длина несколько миллиметров, диаметр — несколько десятых долей миллиметра. Веретена расположены в толще мышцы, параллельно обычным мышечным волокнам. Мышечное веретено — морфологически сложный рецептор, оно представляет собой набор из 2-12 миниатюрных волокон скелетной мышцы, заключенных в капсулу [соединительной ткани](#). Капсула обеспечивает механическую защиту элементов веретена, расположенных в полости капсулы, регулирует химический состав жидкой [среды](#) этих элементов.

В полости капсулы мышечного веретена расположено несколько особых мышечных волокон, способных к сокращению, но отличающихся от обычных мышечных волокон [мышцы](#) как по строению, так и по функции. Эти мышечные волокна, расположенные внутри капсулы, назвали интрафузальными мышечными волокнами (лат.: intra — внутри; fusus — веретено); обычные мышечные волокна называются экстрафузальными мышечными волокнами (лат.: extra — вне, снаружи; fusus — веретено). Интрафузальные мышечные волокна тоньше и короче экстрафузальных мышечных волокон. Ввиду большего содержания миофиламентов в экстрафузальном волокне оно производит в среднем в 36 раз большее усилие, чем интрафузальное.

В полость каждого мышечного веретена проникают нервные волокна и кровеносные сосуды. Среди нервных волокон одно — толстое [миелинизированное](#). Внутри мышечного веретена одиночное крупное волокно ветвится и посылает терминали [дендритов](#) к каждому интрафузальному мышечному волокну любых разновидностей.

Конечные нервные ветви обвиваются вокруг средних частей интрафузальных волокон, образуя так называемое аннулоспиральное окончание (лат.: anulus — колечко, завиток; anulo- в форме кольца). Аfferентные нервные волокна, образующие аннулоспиральные окончания, принадлежат к группе Ia. Их называют первичными аfferентными волокнами мышечных веретен. В соответствии с этим аннулоспиральные нервные окончания носят название первичных чувствительных (сенсорных) окончаний. Полагают, что каждое мышечное веретено иннервируется только одним аfferентным нервным волокном типа Ia.

Выделяют два главных типа интрафузальных мышечных волокон: сумчато-ядерные и цепочно-ядерные



Главная функция сумчато-ядерных мышечных волокон — измерение скорости растяжения мышцы

В одном мышечном веретене находится ~2-4 сумчато-ядерных интрафузальных мышечных волокна. Выявлено две разновидности сумчато-ядерных интрафузальных мышечных волокон, отличающихся как по строению, так и по функциям.

Одна разновидность сумчато-ядерных интрафузальных мышечных волокон с функциональной точки зрения является сенсорными [рецепторами](#) с большим быстродействием. Они реагируют на быстрые растяжения при сокращениях мышц. По существу они воспринимают информацию о [дисперсии](#) вероятностного процесса изменения длины мышцы, то есть они определяют разброс значений процесса. Именно поэтому рецепторы мышечного веретена, обладающие высоким быстродействием, можно назвать D-сумчато-ядерными интрафузальными мышечными волокнами (D — сокращение от англ.: dispersion — дисперсия, разброс, распределение вероятностей).

Эти рецепторы имеют около ста ядер в центральной «сумке», низкий уровень активности [АТФазы](#), низкий уровень концентрации [гликогена](#), слабо различимые М-зоны [саркомеров миофибрилл](#) сократительных элементов, расположенных на полюсах волокна.

Другая [w:разновидность](#) сумчато-ядерных интрафузальных мышечных волокон — это рецепторы с малым быстродействием. Они воспринимают информацию об уровне [процесса](#) изменения длины мышцы, то есть они определяют среднее значение процесса. Эти рецепторы можно назвать L-сумчато-ядерными интрафузальными мышечными волокнами (L — сокращение от англ.: level — уровень).

L-сумчато-ядерные интрафузальные мышечные волокна имеют около ста [ядер](#) в центральной «сумке», умеренно высокий уровень активности [АТФазы](#), средний уровень концентрации [гликогена](#).

Главная функция цепочечно-ядерных мышечных волокон — измерение силы растяжения мышцы

В одном мышечном веретене может находиться ~3-9 цепочечно-ядерных интрафузальных мышечных волокон двух разновидностей: короткие и длинные. Короткие интрафузальные мышечные волокна приблизительно в два раза короче и тоньше сумчато-ядерных интрафузальных мышечных волокон. Их средняя [длина](#) равна ~ 4 мм, а средний [диаметр](#) ~ 12 мкм. Цепочечно-ядерные интрафузальные мышечные волокна являются [ецепторами](#) с малым быстродействием. Они, как и [сумчато-ядерные интрафузальные мышечные волокна](#) с малым быстродействием, воспринимают информацию об уровне процесса

изменения длины мышцы, о среднем значении изменения длины мышцы. Эти рецепторы (как и аналогичные сумчато-ядерные интрафузальные мышечные волокна) можно назвать L-цепочечно-ядерными интрафузальными мышечными волокнами (L — сокращение от англ.: level — уровень).

При рассмотрении с помощью [микроскопа](#) видно, что цепочечно-ядерные интрафузальные мышечные волокна имеют перегибы. Полагают, что эти перегибы связаны с фоновым [напряжением](#) сократительных элементов соседних сумчато-ядерных интрафузальных мышечных волокон. По сигналам, поступающим по фузимоторным (эфферентным) нервным волокнам, [полюса](#) мышечного веретена сближаются, так что напряжение, растягивающее сократительные элементы цепочечно-ядерных волокон, снимается и они изгибаются. Вероятно, при необходимости такие изгибы являются средством для увеличения длины волокна.

Любые интрафузальные мышечные волокна, как и экстрафузальные мышечные волокна, могут сокращаться за счет сократительных элементов, расположенных по полюсам интрафузальных мышечных волокон, там, где имеются нити [актина](#) и [миозина](#). Центральные зоны интрафузальных мышечных волокон сократительных элементов не имеют. Напряжение сократительных элементов интрафузальных мышечных волокон, как и напряжение экстрафузальных мышечных волокон, управляется [сигналами](#), поступающими к ним по эфферентным нервным волокнам от специализированных [мотонейронов](#) спинного мозга. Для каждой разновидности интрафузальных мышечных волокон существуют как собственные регуляторы-мотонейроны, так и общие регуляторы для нескольких их разновидностей. Любой из двух сократительных элементов на полюсах одного интрафузального мышечного волокна может иметь собственную эфферентную иннервацию. Это обеспечивает возможность их отдельного независимого друг от друга [сокращения](#).

Иногда одно из цепочно-ядерных волокон отличается от всех других тем, что оно длиннее соседних и потому называется длинным цепочно-ядерным волокном. Длинное цепочно-ядерное волокно имеет особую [иннервацию](#).

Особенности работы веретен, роль их в осуществлении рефлексов на примере коленного рефлекса



Рецепторы, воздействие на которые вызывает [коленный рефлекс](#) — это нервно-мышечные веретена, расположенные в мышце-разгибателе ([четырёхглавой мышце бедра](#)).

При растяжении мышечных веретен происходит деформация афферентных окончаний и возникновение [нервных импульсов](#), частота которых пропорциональна скорости изменения длины мышечных волокон и величине этого изменения. В данном случае, частота нервных импульсов увеличивается. Нервные импульсы по [дендритам](#) передаются к телам чувствительных нейронов, расположенных в спинальных [ганглиях](#) спинных корешков [спинномозговых нервов](#). От чувствительных нейронов возбуждающие сигналы

передаются на альфа-[мотонейроны](#), расположенные в брюшных рогах серого вещества спинного мозга, а от альфа-мотонейронов — к экстрафузальным (сократимым) мышечным волокнам той же мышцы.

Аксоны I группы имеют наибольший [диаметр](#), аксоны IV группы — наименьший. Чем больше диаметр аксона, тем быстрее проводится потенциал действия. Каждое мышечное веретено имеет переменное количество афферентов групп I и II. Не все мышечные веретена имеют афференты II группы, но все имеют афференты I группы.

Большинство мышечных веретен [иннервируются](#) также одним или несколькими афферентными волокнами II группы, терминалы которых располагаются в краевых участках интрафузальных мышечных волокон. Они могут иннервировать все разновидности интрафузальных мышечных волокон, но главным образом иннервируют цепочечно-ядерные. Такие структуры называют вторичными сенсорными окончаниями. Они могут либо обвивать цепочечно-ядерное интрафузальное волокно в виде нерегулярной спиральной [пружины](#), или образовывать множественные разветвления в сумчато-ядерном волокне, называемые «гроздевидными окончаниями». В отличие от волокон Ia, волокна II группы часто иннервируют два или несколько мышечных веретен.

ВОПРОС. Представьте: идёте вы по улице, и тут вам на плечи запрыгивает подбежавший сзади приятель. Мало того что запрыгнул, так ещё и не слезает! Нарисуйте график активности цепочечно-ядерных и сумчато-ядерных мышечных веретён, где по оси абсцисс будет отложено время, которое приятель сидит у вас на плечах, а по оси ординат — степень активности мышечных веретён (подумайте, в каких единицах она измеряется).

Мышечные веретена также иннервируются эфферентными нервными окончаниями

Как экстрафузальные, так и интрафузальные мышечные волокна иннервируются эфферентными нервными волокнами, [аксонами мотонейронов спинного мозга](#). Это разные мотонейроны. Экстрафузальные волокна иннервируются α -мотонейронами, а интрафузальные — γ -мотонейронами. Тела γ -мотонейронов, посылающие по своим аксонам (фузимоторным нервным волокнам) управляющие сигналы к мышечным веретенам, значительно меньше по размерам, чем тела α -мотонейронов, управляющие экстрафузальными мышечными волокнами. Фузимоторные нервные волокна называют γ -эфферентными нервными волокнами. В пределах мышцы γ -волокна разветвляются и иннервируют несколько мышечных веретен. Внутри каждого веретена γ -волокна иннервируют несколько интрафузальных мышечных волокон.

γ -волокна образуют несколько типов окончаний на [периферических](#) (полярных) участках интрафузальных мышечных волокон. Эти окончания называют γ -концевыми пластинками, если они локализованы на сумчато-ядерных интрафузальных мышечных волокнах, или γ -кустовидными нервными окончаниями, если они локализованы на цепочечно-ядерных интрафузальных мышечных волокнах. γ -концевые пластинки подобны обычным концевым пластинкам, расположенным на экстрафузальных мышечных волокнах. γ -кустовидные окончания представляют собой длинные тонкие структуры, разветвленные в виде диффузной сети. Каждое γ -волокно образует только один тип терминалей: либо только кустовидные окончания, либо только концевые пластинки.

Сухожильные органы Гольджи

[Сухожильный орган Гольджи](#), или нервно-сухожильное веретено — рецепторный орган, располагающийся в местах соединения мышечных волокон с [коллагеновыми](#) пучками [сухожилий](#).

Впервые сухожильные органы Гольджи появились в [ЭВОЛЮЦИИ](#) у первых наземных [ПОЗВОНОЧНЫХ](#).



Сухожильный орган Гольджи. 1-нервное волокно. 2-сухожильные пучки. 3-мышечное волокно. 4-ветвления нервных волокон

Анатомия органа

Сухожильный орган Гольджи состоит из коллагеновых нитей, отходящих примерно от 10 экстрафузальных мышечных волокон и заключенных в соединительнотканную капсулу. К ней подходят один или два толстых [миелинизированных](#) афферентных [аксона](#), которые называются волокнами Ib. Эти аксоны представляют собой нервные отростки сенсорных нейронов спинного мозга. Их [окончания](#) спирально закручиваются вокруг коллагеновых нитей. Диаметр афферентного волокна типа Ib составляет 13-20 [микрон](#)ов. Скорость передачи импульса Ib волокон — 80-120 м/сек. Каждое нервно-сухожильное веретено окружено соединительнотканной капсулой, которая содержит сухожильные пучки (интрафузальные пучки). Этими пучками являются афферентные нервные волокна типа Ib, в отличие от мышечных веретен, которые параллельно соединены с эфферентными (экстрафузальными) нервными волокнами. Войдя в капсулу, афферентные волокна разделяются на более тонкие отростки, утрачивают [миелиновую](#) оболочку и образуют сильно разветвленные окончания среди сухожильных нитей.

Органы Гольджи предотвращают повреждения мышцы при чрезмерной нагрузке

В мышце оканчиваются двигательные нервные волокна двух типов: альфа-эфферентные волокна, иннервирующие обычные мышечные волокна, и гамма-эфферентные волокна, иннервирующие интрафузальные волокна. Когда необходимо, чтобы мышцы очень сильно сократились, команды из ЦНС поступают главным образом по альфа-эфферентным волокнам. Если это приводит к чрезмерному напряжению мышцы, угрожающему ее повреждением, то возбуждаются органы Гольджи. Сигналы от органов Гольджи направляются по чувствительному нерву в [спинной мозг](#) к [синапсам](#) с альфа-эфферентными волокнами. Они тормозят активность альфа-мотонейронов, и сокращение мышцы ослабевает. Благодаря этому напряжение мышцы не переходит допустимые пределы. Обычный путь двигательных импульсов от головного мозга оканчивается на гамма-мотонейронах, а путь «экстенсивного действия» — на альфа-мотонейронах.

Активация органов Гольджи запускает спинномозговой рефлекс, расслабляющий мышцу



Слева показано типичное положение органа у млекопитающих. В центре показаны нейронные связи в спинном мозге. Справа показана увеличенная схема.

Когда мышца сокращается, она растягивает [сухожилие](#). Это растяжение деформирует концевые разветвления Ib аксона, подходящему к органу Гольджи, что способствует открытию на [мембране](#) чувствительного нейрона [катионных](#) каналов. В результате Ib [аксон](#) деполяризуется, и в нем, а затем и в остальных нервных окончаниях сенсорного нейрона возникает [нервный импульс](#). Потом чувствительные нейроны возбуждают тормозные [интернейроны](#) спинного мозга, которые затем тормозят соответствующие двигательные нейроны, что предотвращает перерастяжение мышцы.

Известно, что [порог возбуждения](#) рецепторов сухожильного органа Гольджи при механическом растяжении мышцы выше, чем аналогичный порог возбуждения мышечных веретен; это означает, что для возбуждения сухожильного органа Гольджи требуется чрезвычайно сильное [растяжение](#) или [сокращение](#) по сравнению с возбуждением мышечных веретен. Это позволяет мышце сокращаться без всяких помех до определенного предела.

Анимация [\[9\]](#)

Центральная соматосенсорная система

Отличительная особенность кожно-мышечного чувства — это то, что его рецепторы не сконцентрированы в каком-то одном месте, а распределены по всему телу. Сами рецепторные структуры — это дендроны ([нервное окончание](#)) псевдоуниполярных нейронов. Строение псевдоуниполярного нейрона: от тела клетки отходит отросток, который затем Т-образно разделяется на дендрон, конец которого образует собственно рецептор, и [аксон](#), идущий в составе сенсорного (заднего) корешка [спинномозгового нерва](#) в [спинной мозг](#) (а от рецепторов лица — по [тройничному нерву](#) в [ствол мозга](#)). Тела псевдоуниполярных нейронов располагаются в спинальных ганглиях — скоплениях серого вещества над задними корешками.

В дальнейшем переработку соматосенсорной информации в [ЦНС](#) можно разделить на три уровня: афферентный, интегративный и эфферентный. Афферентная подсистема включает в себя передачу и обработку сигналов в спинном мозге, стволе, [таламусе](#), и [коре больших полушарий](#). Интегративный уровень связан с ассоциативной и [лимбической системами](#) головного мозга; в первую очередь, он нужен для того, чтобы соотнести вновь поступившие сигналы с теми, которые хранятся у нас в памяти. Эфферентный уровень включает в себя двигательную и [вегетативную](#) системы. Его функция — обеспечить реакцию. В состав этой подсистемы входят несколько путей, передающих информацию параллельно и запускающие реакцию организма на поступающую информацию с учетом

всех факторов. Если требуется быстрый ответ на сигнал, реакция может запускаться и с предыдущих уровней обработки.

Афферентные пути

Существует несколько параллельных путей передачи сигнала от рецепторов тела в головной мозг. Основные пути — лемнисковый и спинно-таламический. Они сильно различаются как по строению, так и по функциям. Кроме того, есть несколько побочных, менее важных восходящих путей.

Лемнисковый путь (система заднего столба) проводит сигналы от механорецепторов и проприорецепторов

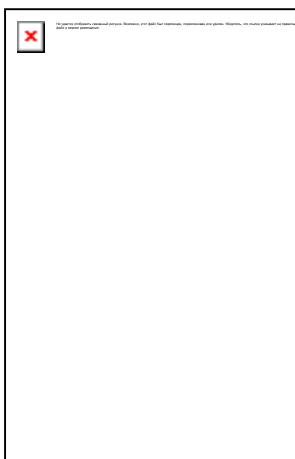


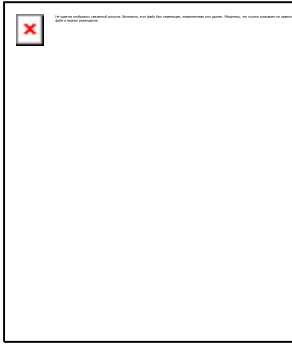
Схема лемнискового пути (проводящие тракты обозначены синим

Главная функция этого пути — быстрая и точная передача информации от [тактильных рецепторов](#) и [проприорецепторов](#). Его проводящие волокна относительно толстые и [миелинизированы](#) на всех уровнях.

Первые нейроны лемнискового пути находятся в спинальных ганглиях, их аксоны входят в состав задних столбов (скопления волокон в дорзальной части белого вещества). Затем они образуют [синапсы](#) с нейронами в [продолговатом мозге](#). Часть аксонов (в основном, от рецепторов мышц и суставов) входит в состав побочных путей или же оканчивается на мотонейронах, запуская спинномозговые [рефлексы](#).

Из продолговатого мозга, от вторых нейронов лемнискового пути, аксоны идут в [таламус](#), при этом перекрещиваясь и совершая медиальную петлю — резкий изгиб пучка нервных волокон в стволе мозга (по-другому она называется медиальный лемниск, откуда и пошло название пути). В таламусе происходит передача сигнала на третьи нейроны, расположенные в специальных ядрах — вентробазальном ядерном комплексе. От них аксоны направляются в соматосенсорную кору головного мозга.

Три синаптических передачи — это довольно мало для сложных систем головного мозга, так что информация доходит до головного мозга достаточно быстро, за доли секунды. Там она проецируется на соматосенсорную [кору](#), причем сигналы от близлежащих рецепторов проецируются на соседние участки коры. Такая организация передачи сигнала называется соматотопической, то есть отражающей взаимное положение иннервируемых участков.



Сенсорный гомункулус: тело изображается в пропорциях, соответствующих площади коры, на которую поступает информация от каждой части

Так как разные участки кожи иннервированы по-разному, на них отводятся разные по размеру части коры; в итоге получается проекция с сохраненным местоположением частей тела относительно друг друга, но с искаженными их размерами. Визуальное изображение распределения информации в соматосенсорной коре — это так называемый сенсорный гомункулус (в нем части тела изображены в соотношении, равном соотношению их проекций на кору). Искаженное геометрически проецирование характерно не только для коры, но и для других уровней лемнискового пути.

Спинно-таламический путь (система переднебокового канатика) проводит сигналы от ноницепторов и терморецепторов

Этот путь служит для проведения информации от [терморецепторов](#), [ноницепторов](#) и низкопороговых [механорецепторов](#) кожи. Его проводящие волокна более тонкие и, в основном, не миелинизированы, так что передача по ним идет более медленно.

Первые нейроны, как и в случае лемнискового пути, — это псевдоуниполярные сенсорные нейроны кожи. Однако вторые нейроны спинно-таламического пути располагаются еще в спинном мозге. От них уже аксоны в составе восходящего спинно-таламического пути (переднебокового канатика), совершая перекрест еще на уровне спинного мозга, поднимаются в головной мозг. Там они идут в [таламус](#) (в вентробазальный ядерный комплекс, а также в неспецифические вентральные ядра), в ядра [ствола мозга](#), а также в [гипоталамус](#). Иногда выделяют два восходящих тракта — спиноталамический (идущий в таламус) и спиноретикулярный (аксоны которого в основном направляются в ретикулярную формацию). Находящиеся в таламусе и стволе мозга третьи нейроны спинно-таламического пути лишь частично дают проекции на соматосенсорную кору; в основном это информация от [тактильных рецепторов](#). Функционально эта часть спинно-таламического пути относится некоторыми исследователями к лемнисковой системе (так как она также важна для осознания тактильной информации). [Болевая рецепция](#) на кору не проецируется, так что высшим центром болевой чувствительности считается таламус. Главная функция спинно-таламического пути — проведение сигналов от болевых рецепторов и терморецепторов в структуры централизованного неспецифического ответа на эти раздражители.

Кроме того, существует несколько других восходящих путей, однако их роль в соматосенсорной системе неясна.

ВОПРОС. Почему сигналы от тактильных рецепторов и проприорецепторов передаются по толстым миелинизированным волокнам, а от ноницепторов и терморецепторов — по более тонким и немиелинизированным?

Переработка информации на различных уровнях афферентной соматовисцеральной системы

Спинной мозг

Интернейроны спинного мозга выполняют сразу несколько функций

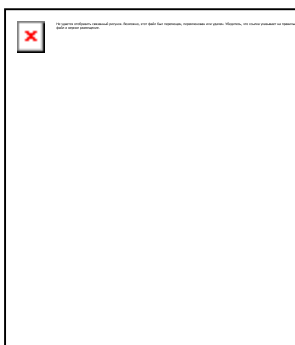
Каждый сенсорный нейрон иннервирует какой-то ограниченный участок кожи, называемый дерматомом (в мышцах аналогичные участки называются миотомами). Информация от соседних дерматомов поступает в спинной мозг через одни и те же нервы; таким образом обеспечивается соматотопическая организация информации. Далее афферентные волокна направляются в задний рога спинного мозга. Там часть из них отводит коллатерали, восходящие в продолговатый мозг ([лемнисковый путь](#)), а часть образует синапсы с [интернейронами](#).

Функции интернейронов спинного мозга:

- образование восходящих волокон, идущих в головной мозг (спинно-таламическая система)
- восходящие и нисходящие связи с соседними сегментами (служат для обеспечения сложных согласованных движений в ответ на раздражитель)
- участие в рефлекторных реакциях (связи с мотонейронами и симпатическими нейронами)
- торможение восходящего сигнала (также может осуществляться через нисходящие волокна из головного мозга)

Скорее всего, один нейрон не может выполнять все эти функции, так что уже на этом уровне происходит их дифференцировка: сенсорные нейроны образуют синапсы сразу с несколькими интернейронами, из которых каждый выполняет свою задачу.

Особенности восходящих путей



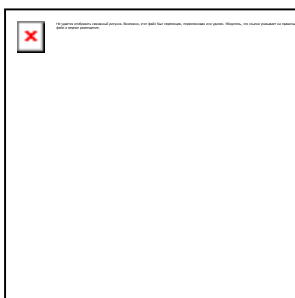
Восходящие и нисходящие пути спинного мозга. Синим цветом, сверху отмечен задний столб, справа и снизу — переднебоковой канатик

Нейроны спинно-таламического пути, в основном, передают информацию от мультирецептивных (отвечающих на различные раздражители) нейронов. Хотя его функция — передача болевых и температурных сигналов, специализированные волокна занимают лишь его часть. Скорее всего, это связано с тем, что на [боль](#) и изменение [температуры](#) реагируют как особые рецепторы, так и свободные нервные окончания в коже.

Аксоны спинно-таламического пути идут бок о бок, так что чем выше они присоединились, тем ближе они окажутся к серому веществу. В итоге переднебоковой канатик имеет слоистое строение, в отличие от заднего столба, где аксоны из разных сегментов располагаются сбоку друг от друга — аксоны от верхних сегментов ближе к средней линии тела, от верхних — дальше от неё.

Важная особенность передачи соматосенсорной информации по заднему корешку — конвергенция (объединение сигналов) афферентных волокон от кожи и внутренних органов. В итоге при повреждении внутренних органов человек может чувствовать боль на соответствующем участке кожи.

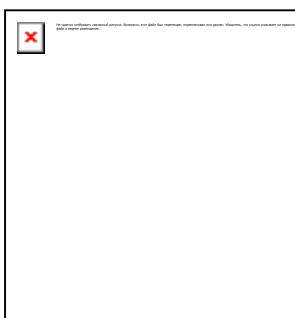
Ствол мозга



Расположение ствола мозга

В состав ствола головного мозга входят [продолговатый мозг](#), [мост](#) и [средний мозг](#). Через ствол проходит вся информация от кожно-мышечного чувства (проходящая как по лемнисковому, так и по спинно-таламическому пути) К тому же со стволом мозга соединяются [черепномозговые нервы](#), в том числе и [тройничный](#), по которому передаются сигналы от кожных и мышечных рецепторов головы.

Тройничный нерв проводит информацию от рецепторов лица



Тройничный нерв

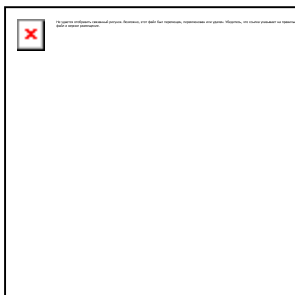
Через тройничный нерв передаются сигналы от рецепторов лица (кожи, слизистой рта, зубов, языка, роговицы). Пройдя по нему, аксоны образуют синапсы с интернейронами в ядре спинального тракта, по функциям соответствующего задним рогам спинного мозга (расположено в среднем мозге, частично заходит в задний мозг; является главным сенсорным ядром тройничного нерва). Отсюда они направляются по тем же путям, что и аксоны из спинного мозга.

Информация, поступающая через тройничный нерв, очень важна для организма. Она запускает множество как рефлекторных, так и произвольных реакций; некоторые из них хорошо развиты уже с самого рождения; прежде всего, это пищевое поведение

(осуществляемое в первые часы жизни, когда ребенок начинает сосать материнское молоко).

Также сигналы от некоторых кожных и мышечных рецепторов лица передаются по другим черепно-мозговым нервам (например, по VII-му).

Продолговатый мозг отвечает за передачу сигналов, а также за некоторые рефлексы



Расположение продолговатого мозга

Продолговатый мозг играет важную роль в обработке и передаче сигналов кожно-мышечного чувства. Здесь находятся вторые нейроны лемнискового пути. Их роль, помимо дальнейшей передачи информации, заключается в обеспечении многих автономных рефлексов продолговатого мозга, таких как:

- [Глотание](#) (механорецепторы на корне языка)
- [Кашель](#) (механорецепторы в [гортани](#), [трахее](#), [бронхах](#))
- [Чихание](#) (механорецепторы в [носовой полости](#), [носоглотке](#))

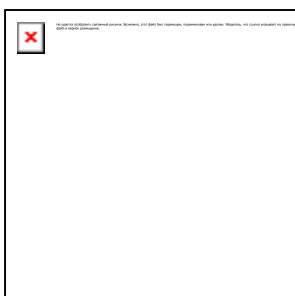
Статические и статико-кинетические рефлексы помогают поддерживать удобную позу

Информацию от проприорецепторов (вкуне с рецепторами в [полукружных каналах](#)) некоторые формации ствола (ретикулярная формация, красное ядро, вестибулярные ядра) используют для рефлексов, поддерживающих позу тела. Они обеспечивают перераспределение мышечного тонуса таким образом, что:

- сохраняется исходное положение (позно-тонические рефлексы)
- тело возвращается в удобную позу из неудобной (выпрямительные рефлексы)
- сохраняется равновесие при ускорении (статико-кинетические рефлексы)

Все эти действия совершаются автоматически и нами не осознаются.

Таламус



Расположение таламуса

В таламусе все соматосенсорные сигналы распределяются, обрабатываются, и посылаются уже на более высокие уровни, где происходит их осознание. Также, скорее всего, таламус играет важную роль в регуляции этих сигналов.

Вентробазальное ядро

Вентробазальное ядро — это переключающая и перерабатывающая структура таламуса, обеспечивающая передачу соматосенсорной информации на соответствующие зоны сенсорной коры. Его афферентный проводящий путь — это [медиальный лемниск](#).

Для вентробазального ядра характерны основные свойства лемнискового пути: соматотропическая организация (информация от соседних участков кожи передается на соседние нейроны), специфичность нейронов (на каждый нейрон передаются сигналы от одного вида рецепторов), такая же кодировка сигналов, как и у рецепторов (при усилении стимуляции частота импульсов таламических нейронов увеличивается).

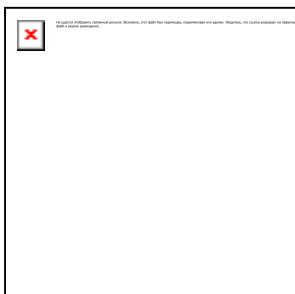
Также интересно, что, чем дальше на конечности расположен участок кожи, тем меньше рецептивное поле соответствующего ему нейрона таламуса — значит, тем выше чувствительность этого участка (за нее отвечает большее число нейронов).

Однако нервные клетки, связанные с волокнами медиального лемниска, занимают всего около 8 % всего вентробазального ядра. Остальное — это, по-видимому, регуляторные (возбуждающие или тормозные) нейроны, обеспечивающие селективность сигнала, его усиление/ослабление и так далее. Однако точная роль таламуса в переработке сенсорной информации до сих пор не известна.

Неспецифичные ядра

Конечно, помимо вентробазального, в таламусе существует множество других ядер. Из них в переработке соматосенсорной информации важную роль играют так называемые неспецифичные ядра. Они являются высшими перерабатывающими центрами афферентных сигналов, поступающих в таламус из ствола мозга. Неспецифические ядра влияют почти на все участки коры, а также образуют связи с [гипоталамусом](#) и [лимбической системой](#) (причем эти связи диффузны, то есть не имеют соматотропической организации).

Соматосенсорная кора



Расположение соматосенсорной коры

Вентробазальное ядро соединено как восходящими, так и нисходящими трактами с соматосенсорными зонами [коры больших полушарий](#) (SI и SII). SI расположена на постцентральной извилине (за центральной бороздой), SII — на верхней стенке боковой борозды, лежащей между теменной и височной долями. SI — филогенетически более молодая область; она особенно хорошо развита у [высших приматов](#).

Соматосенсорной коре присуща соматотопическая организация

Соматотопическая организация зоны SI подробно изучена. По-видимому, вся поверхность человека тщательно закартирована (причем у приматов имеются даже множественные проекции кисти). В зоне SII, по сути, организация та же, однако выражена менее четко.

Путем электрической стимуляции коры человека была получена информация, на основе которой был составлен [сенсорный гомункулус](#). У этого карикатурно изображенного человечка непропорционально большие кисти, губы, нос. Степень иннервации кожи в этих областях максимальна, так что они обладают наибольшей чувствительностью, и для обработки поступающей от них информации требуются относительно большие участки соматосенсорной коры. Такие области получили название специализированных сенсорных поверхностей — они максимально приспособлены для того, чтобы исследовать окружающую среду с помощью осязания.

Нейроны в соматосенсорной коре организованы в виде колонок

Информация от афферентных нейронов поступает затем на нейроны коры; причем, нейроны, располагающиеся рядом на линии, параллельной поверхности коры, имеют строго разграниченные рецептивные поля. Если же посмотреть на клетки, расположенные вертикально (перпендикулярно поверхности коры), то оказывается, что информация, поступающая к ним, в большой мере перекрывается. Отсюда был сделан вывод, что нейроны, отвечающие за обработку информации от каждого отдельного участка поверхности тела, расположены в виде перпендикулярных постцентральной извилине колонок.

Выявлено, что каждая колонка воспринимает сигналы не только от одного участка тела, но и от определенного типа рецепторов — так что специализация обрабатывающих отделов сохраняется вплоть до этого уровня.

Существуют предположения, что обработка информации внутри одной колонки и между ними иерархическая, то есть внутри каждой колонки сигнал поступает к нижним клеткам, затем обрабатывается там и в таком виде переходит на более высокие уровни — причем низшие и высшие клетки располагаются на различных уровнях.

Также в соматосенсорной коре присутствуют терморцептивные и нонирецептивные нейроны (хотя их в десятки или сотни раз меньше, чем механорецептивных), однако неизвестно, организованы ли они в колонки.

Простые и сложные нейроны

Нейроны соматосенсорной коры можно условно разделить на два типа. Первый — это простые нейроны. Их импульсация подобна импульсации рецепторов, от которых к ним поступает сигнал. Все нейроны, импульсация которых резко отличается от присущей связанным с ним рецепторам, называются сложными. Они требуются уже для обработки поступающей к ним информации. Например, существует тип нейронов, реагирующих только на стимулы, которые двигаются линейно вдоль поверхности кожи, и выдающих максимальный сигнал, когда продвижение идет в определенном направлении.

Также в коре расположены сложные терморцептивные нейроны; в отличие от кожных терморцепторов, они реагируют или только на постоянную температуру, или только на ее изменение. Функции разных терморцептивных нейронов довольно сильно

различаются у разных млекопитающих (например, у крыс они выдают серию сигналов с максимальной частотой при изменении температуры где-то на два градуса).

Благодаря простым и сложным нейронам в коре происходит отделение важной информации от незначительной, прослеживание закономерностей, выделение отдельных признаков.

Эфферентные связи соматосенсорной коры

Как и от любой зоны коры, от SI и SII отходит множество эфферентных аксонов, передающих обработанную соматосенсорную информацию в другие области ЦНС. Передача происходит:

- в двигательную зону коры, для регуляции движения
- в ассоциативную зону коры, для интеграции (объединения) зрительной и соматосенсорной информации
- в контрлатеральные зоны соматосенсорной коры, для интеграции информации от разных половин тела
- в таламус, системы лемнискового и спинно-таламического пути, для регуляции восходящего потока сигналов

При этом, по-видимому, SI отвечает за более сложные функции (регуляцию, четкое определение силы и места стимула и др.), а SII, имеющая **билатеральное** строение, — за связь между полушариями и двигательную регуляцию двух сторон тела (как, например, при хватании или ощупывании обоими руками).

Соматосенсорная кора отвечает непосредственно за восприятие

Именно SI и SII ответственны за восприятие человеком пространственных, силовых и временных характеристик сигналов от соматосенсорных рецепторов. При этом они участвуют как в осознании стимулов, так и во многих других связанных с ними реакциях.

При электрической стимуляции отдельных участков соматосенсорной коры у человека возникает ощущение получения сигнала на периферии — от прикосновения к коже, вибрации, продвижения стимула вдоль кожи, движения суставов и др. Болевые ощущения возникают редко.

При удалении или повреждении участка SI восприятие соматосенсорных сигналов еще может сохраняться, но их пространственное восприятие будет резко ухудшено. Что интересно, через какой-то промежуток времени эта ситуация начнет понемногу улучшаться. Как оказалось, функции SI может частично брать на себя соседние с ним участки коры (например, теменной).

Рефлексы

Спинномозговые рефлексы

Болевой рефлекс

Болевой рефлекс состоит в немедленном одергивании (в частности, во многих случаях, сгибание) какой-либо части тела при болевом воздействии. Биологический смысл данного рефлекса очень велик. Ведь боль — это сигнал организму о его локальном повреждении

или разрушении. Этот рефлекс, как нетрудно догадаться, относится к категории защитных рефлексов. Он очень прост.

Рассмотрим болевой рефлекс на примере одергивания руки. В коже находятся болевые рецепторы (про болевые рецепторы смотри раздел «Болевые рецепторы»). При получении болевого сигнала, рецептор посылает сигнал по сенсорному пути в спинной мозг. Тело сенсорного нейрона находится в спинальном ганглии. Сигнал проходит в спинные (дорзальные рога) спинного мозга, там сигнал передается на вставочный нейрон. Вставочный нейрон подает сигнал двум видам нейронов, находящимся в брюшных (вентральных) рогах спинного мозга. Первый вид — мотонейрон, который дает сигнал мышце-сгибателю руки (бицепсу), при этом вызывая ее сокращение, а второй вид — тормозный нейрон, который передает сигнал мышце разгибателю, тем самым заставляя ее расслабиться, чтобы не сломать руку одновременным сокращением мышц-антагонист. Аналогично с болевыми рефлексам другими частями тела.

Позные рефлексы

Сухожильные рефлексy

Сухожильные [рефлексы](#) обнаружены в [1875 году](#) и со времени открытия стали широко применяемым тестом при исследованиях рефлекторной возбудимости [спинного мозга](#) у человека, так как сухожильные [мышцы](#) сокращаются даже при легком ударе по ним. Самый известный сухожильный рефлекс — это [коленный рефлекс](#), возникающий при ударе по сухожилию четырехглавой мышцы [бедра](#). Такие же рефлексы можно получить, ударив по сухожилию мышц передних конечностей, или по ахиллову сухожилию (в результате сокращается [икроножная мышца](#)). Уже первые исследователи обратили внимание на скорость рефлексов, отличающее их от других двигательных рефлекторных реакций. Ответ мышцы в этом случае развивается настолько быстро, что сначала казалось, что это сокращение является результатом прямого механического раздражения мышечных волокон. Рефлекторный характер этих сокращений доказали в [1878 году](#) тем, что при разрушении спинного мозга рефлекс исчезает. Сухожильные рефлексы протекают очень быстро, и, следовательно, сигнал передается с минимальной задержкой, с минимальным количеством посредников. Впоследствии было доказано, что для возникновения сухожильного рефлекса достаточно только одного сегмента спинного мозга. Также сухожильные рефлексы контролируются вышестоящими центрами, и взаимодействуют с другими рефлексами. Сухожильный рефлекс нельзя произвольно остановить, но можно показать наличие со стороны вышестоящих центров постоянного тормозящего его [контроля](#), например, тем, что, если испытуемому предложить с силой растягивать сцепленные руки, тем самым отвлекая его от определения у него коленного рефлекса, то этот рефлекс сразу же усилится.

Рефлексы растяжения

Обнаружены в [1924 году](#), вызываются раздражением [рецепторов мышц](#), отличных от сухожильных своими внешними проявлениями. Основным отличием является время и скорость протекания этих рефлексов, если сухожильный рефлекс реагирует резко, быстро и кратковременно, то рефлексы растяжения более долгие и тонические. Мышца, связанная с [ЦНС](#), развивает значительно большее противодействие растяжению, чем такая же или та же мышца с перерезанным [нервом](#). Это объясняется тем, что мышца с перерезанным нервом противодействует растяжению только за счет эластических свойств самой мышцы. А у мышцы, связанной с [мозгом](#), к противодействию эластичности мышцы, подключается

еще и активное сопротивление растяжению. Следовательно, растяжение мышцы вызывает рефлекторное тоническое сокращение мышц, противодействующее растяжению. До определенного предела рефлекс растяжения пропорционален растяжению мышцы. Но при чрезмерном растяжении мышцы может вызвать обратный эффект — вместо растяжения мышца внезапно расслабится. Такое внезапное расслабление получило название эффекта «складного ножа». Наличие такого эффекта говорит о том, что в рефлексе растяжения существуют два противоположных компонента — вызывающее сокращение мышечных волокон, и вызывающие расслабление при чрезмерном растяжении. Такое торможение называется аутогенным. Так как оба типа рефлексов вызываются раздражением мышц, то они обычно так и называются — собственные рефлексы мышц.

Рефлексы продолговатого мозга

За часть рефлексов, запускаемых рецепторами кожно-мышечного чувства, ответственен [продолговатый мозг](#). Они отличаются большей сложностью и централизованностью по сравнению со спинномозговыми, но, также как и они, требуют большой скорости ответной реакции.

Позно-тонические рефлексы

Позно-тонические рефлексы служат для постоянного поддержания позы в случае, если изменения положения тела не слишком резкие. За них отвечает ядро Дейтерса из группы вестибулярных ядер, расположенное в [продолговатом мозге](#). Дуга рефлекса запускается при активации или вестибулярных рецепторов, или проприорецепторов мышц шеи (к кожно-мышечному чувству относится последнее).

Сигнал от рецепторов поступает в ядро Дейтерса; оттуда затем по нисходящим вестибулоспинальным трактам [импульс](#) поступает к мотонейронам мышц спины и конечностей. Благодаря изменению их тонуса восстанавливается исходное положение тела.

Например, при наклоне головы вбок повышается тонус мышц разгибателей на стороне наклона, а на противоположной, наоборот, понижается. При наклоне головы вперед усиливается тонус сгибателей спины и конечностей, а при запрокидывании назад — разгибателей.

Выпрямительные рефлексы

Выпрямительный рефлекс (по-другому, установочный) проявляется в последовательном сокращении мышц шеи и туловища, благодаря которым при резком изменении позы тело восстановить нормальную позу. Прежде всего, важно возвращение в нормальное положение головы.

Выпрямительный рефлекс играет важную роль в жизни младенца. К примеру, если на ребенка положить сверху пеленку или подушку, он начнет активно вертеть головой и махать руками, чтобы ее стряхнуть и получить возможность дышать и смотреть. А если положить младенца лицом вниз, благодаря выпрямительному рефлексу он поднимет голову и повернет в сторону. Во взрослой жизни этот рефлекс осуществляется, например, когда человек поскользнулся или оступился, а также при нырянии. В этих случаях совершаются движения мышц, благодаря которым тело снова принимает вертикальную позу.

Помимо проприорецепторов за него отвечают рецепторы кожи, фоторецепторы [сетчатки](#) глаз, вестибулярные рецепторы.

Статико-кинетические рефлексy

Статико-кинетические рефлексy нужны для сохранения положения тела при изменении скорости прямолинейного движения, а также при вращении.

Например, при резком подъеме (при ускорении, направленном вверх — например, человек резко встал) усиливается тонус сгибателей ног — он приседает. При опускании, наоборот, напрягаются разгибатели, и человек выпрямляется.

Эти рефлексy запускаются проприорецепторами (фиксирующими отклонение шеи и туловища в сторону, противоположную движению), вестибулярными рецепторами, а также фоторецепторами сетчатки.

Все эти рефлексy соматические, так что они могут сознательно подавляться. Например, спринтеру невыгодно быстрое выпрямление туловища на этапе разгона. В этом случае [кора больших полушарий](#) посылает тормозный сигнал в продолговатый мозг, и соответствующий рефлекс (здесь выпрямительный) тормозится.

Патологии

Эволюция у позвоночных

Интерорецепция

Барорецепторы

Барорецепторы (от греч. baros — тяжесть, receptor — принимающий) — это ветвящиеся свободные чувствительные нервные окончания, воспринимающие изменения кровяного давления и регулирующие его уровень. Располагаются они в кровеносных сосудах и в стенках сердца. Их скопления есть в стенках дуги аорты и каротидных тельцах. При изменении кровяного давления барорецепторы посылают в ЦНС сигналы, возбуждающие ядра вегетативной нервной системы. Оттуда импульсы поступают к сердцу, регулируя частоту и силу сердечных сокращений, и к кровеносным сосудам, регулируя их просвет. Частое и длительное повышение кровяного давления — одна из причин развития гипертонической болезни. Это связано с тем, что барорецепторы приспособляются к повышенному давлению в сосудах.

Заключение

1. ↑ [Binocular vision](#)
2. ↑ Биология в 3х томах, Тейлор Д., Грин Н., Стаут У, Изд Мир, 2004
3. ↑ <http://photo-element.ru/ps/stereo/stereo.html>
4. ↑ Cancalon P. (1982) Degeneration and regeneration of olfactory cells induced by ZnSO4 and other chemicals. [1]

Источник —

«https://ru.wikibooks.org/w/index.php?title=Физиология_органов_чувств/Одностраничная_версия&oldid=130010»

Категории:

- [Страницы с неработающими файловыми ссылками](#)
- [Физиология органов чувств](#)

Навигация

Персональные инструменты

- Вы не представились системе
- [Обсуждение](#)
- [Вклад](#)
- [Создать учётную запись](#)
- [Войти](#)

Пространства имён

- [Учебник](#)
- [Обсуждение](#)

Варианты

Просмотры

- [Читать](#)
- [Править](#)
- [История](#)

Ещё

Поиск

Найти

Навигация

- [Заглавная страница](#)
- [Каталог учебников](#)
- [Кулинарная книга](#)
- [Случайная статья](#)

Участие

- [Справка](#)
- [Форум](#)
- [Свежие правки](#)

- [Новые страницы](#)
- [Пожертвовать](#)

Инструменты

- [Ссылки сюда](#)
- [Связанные правки](#)
- [Спецстраницы](#)
- [Постоянная ссылка](#)
- [Сведения о странице](#)
- [Цитировать страницу](#)

Печать/экспорт

- [Создать книгу](#)
- [Скачать как PDF](#)

На других языках

-

[Добавить ссылки](#)

- Последнее изменение этой страницы: 00:38, 15 апреля 2016.
- Текст доступен по [лицензии Creative Commons Attribution-ShareAlike](#), в отдельных случаях могут действовать дополнительные условия. Подробнее см. [Условия использования](#).
- [Политика конфиденциальности](#)
- [Описание Викиучебника](#)
- [Отказ от ответственности](#)
- [Разработчики](#)
- [Соглашение о Cookie](#)
- [Мобильная версия](#)

https://ru.wikibooks.org/wiki/%D0%A4%D0%B8%D0%B7%D0%B8%D0%BE%D0%B%D0%BE%D0%B3%D0%B8%D1%8F_%D0%BE%D1%80%D0%B3%D0%B0%D0%BD%D0%BE%D0%B2_%D1%87%D1%83%D0%B2%D1%81%D1%82%D0%B2/%D0%9E%D0%B4%D0%BD%D0%BE%D1%81%D1%82%D1%80%D0%B0%D0%BD%D0%B8%D1%87%D0%BD%D0%B0%D1%8F_%D0%B2%D0%B5%D1%80%D1%81%D0%B8%D1%8F

- 
- 

