

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ	6
ФИЗИОЛОГИЯ ЗРИТЕЛЬНОЙ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ	11
<u>Вопросы для самоподготовки</u>	11
<u>Практические работы</u>	12
Работа № 1. Исследование содружественных зрачковых реакций	12
Работа № 2. Исследование функции светопреломляющих сред глаза	13
Работа № 3. Определение остроты зрения.....	13
Работа № 4. Определение поля зрения.....	14
Работа № 5. Изучение физиологии световоспринимающего аппарата глаза.....	15
Работа № 6. Исследование цветового зрения.....	16
Работа № 7. Особенности бинокулярного зрения.....	16
Работа № 8. Изучение последовательных зрительных образов.....	17
<u>Актуальность темы и клиническое значение</u>	17
<u>Вопросы для самоконтроля</u>	20
ФИЗИОЛОГИЯ СЛУХОВОЙ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ	22
<u>Вопросы для самоподготовки</u>	22
<u>Практические работы</u>	23
Работа № 1. Исследование костной и воздушной проводимости звука	23
Работа № 2. Определение порогов слышимости тонов разной высоты	24
Работа № 3. Исследование бинаурального слуха.....	24
Работа № 4. Определение остроты слуха методом простой и сложной речи.....	25
Работа № 5. Определение роли наружного уха.....	25
Работа № 6. Опыт Вальсальвы.....	25
<u>Актуальность темы и клиническое значение</u>	25
<u>Вопросы для самоконтроля</u>	26
ФИЗИОЛОГИЯ ВЕСТИБУЛЯРНОЙ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ	28
<u>Вопросы для самоподготовки</u>	28
<u>Практические работы</u>	28
Работа № 1. Изучение функций вестибулярной сенсорной системы с помощью функциональных проб у человека.....	26
Работа № 2. Определение роли лабиринтов в регуляции позы и движений.....	30
<u>Актуальность темы и клиническое значение</u>	30
<u>Вопросы для самоконтроля</u>	31
ФИЗИОЛОГИЯ СОМАТОВИСЦЕРАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ	33
<u>Вопросы для самоподготовки</u>	33
<u>Практические работы</u>	34
Работа № 1. Исследование тактильной чувствительности. Эстеziометрия.....	34
Работа № 2. Опыт Аристотеля.....	35
Работа № 3. Обнаружение тепловых и холодовых точек в коже.....	35
Работа № 4. Исследование проприоцептивной чувствительности.....	36
Работа № 5. Иллюзия массы при различии объема предметов.....	37
<u>Актуальность темы и клиническое значение</u>	37
<u>Вопросы для самоконтроля</u>	40
ФИЗИОЛОГИЯ ВКУСОВОЙ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ	42
<u>Вопросы для самоподготовки</u>	42
<u>Вопросы для самоконтроля</u>	42
ФИЗИОЛОГИЯ ОБОНЯТЕЛЬНОЙ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ	43
<u>Вопросы для самоподготовки</u>	43

<u>Практические работы по теме "Вкусовая и обонятельная сенсорные системы"</u>	43
Работа № 1. Исследование вкусовой чувствительности.....	43
Работа № 2. Исследование рецепторов обоняния.....	44
<u>Актуальность темы и клиническое значение</u>	44
<u>Вопросы для самоконтроля</u>	46
<u>Рекомендуемая литература</u>	47
<u>Список использованной литературы</u>	48
<u>ПРИЛОЖЕНИЯ</u>	49
<u>Приложение 1. Основные структурные компоненты зрительной системы</u>	49
<u>Приложение 2. Рефракция</u>	50
<u>Приложение 3. Аккомодация глаза</u>	52
<u>Приложение 4. Острота зрения</u>	54
<u>Приложение 5. Функции рецепторного отдела зрительной сенсорной системы</u>	55
<u>Приложение 6. Проводниковый отдел. Нейронные сети сетчатки</u>	57
<u>Приложение 7. Нейронная сеть сетчатки. Организация рецептивных полей ганглиозных клеток</u>	58
<u>Приложение 8. Проводящие пути и центры зрительной сенсорной системы</u>	59
<u>Приложение 9. Цветовое зрение. Теории цветоощущений (М.В. Ломоносов, Т. Юнг, Г. Гельмгольц). Нарушения цветового зрения</u>	61
<u>Приложение 10. Бинокулярное зрение и восприятие глубины пространства</u>	63
<u>Приложение 11. Общий план строения слуховой сенсорной системы.</u>	65
<u>Приложение 12. Функция рецепторного отдела слуховой сенсорной системы. Кортиев орган. Потенциалы внутреннего уха (эндокохлеарный, микрофонный)</u>	66
<u>Приложение 13. Функции проводникового и коркового отдела слуховой сенсорной системы.</u>	69
<u>Приложение 14. Теории звуковосприятия</u>	71
<u>Приложение 15. Строение и функции периферического отдела вестибулярного анализатора.</u>	72
<u>Приложение 16. Механизм трансдукции сигнала в волосковых клетках</u>	74
<u>Приложение 17. Функции проводникового и центрального отделов вестибулярной сенсорной системы</u>	75
<u>Приложение 18. Тактильные рецепторы</u>	78
<u>Приложение 19. Проприоцепторы</u>	80
<u>Приложение 20. Кожная терморецепция. Характеристика тепловых и холодных терморецепторов. Тоническая и фазическая активность терморецепторов</u>	82
<u>Приложение 21. Болевая чувствительность. Виды ноцицепторов ($A\delta$-механоноцицепторы и полимодальные C-ноцицепторы). Механизм чувства боли. Виды боли. Компоненты боли. Функциональная характеристика быстрой и медленной боли</u>	83
<u>Приложение 22. Структурно-функциональная характеристика антиноцицептивной системы</u>	87
<u>Приложение 23. Основные пути проведения соматосенсорной афферентации в центральную нервную систему. Соматосенсорные проекционные области в коре больших полушарий</u>	89
<u>Приложение 24. Общий план строения вкусовой сенсорной системы. Характеристика периферического отдела вкусового анализатора</u>	92
<u>Приложение 25. Функции проводникового и коркового отделов вкусовой сенсорной системы. Вкусовая чувствительность</u>	94
<u>Приложение 26. Механизм трансдукции вкусовых ощущений</u>	96

<u>Приложение 27.</u> Характеристика периферического отдела обонятельного анализатора. Обонятельный эпителий, его локализация и строение.....	97
<u>Приложение 28.</u> Механизм возбуждения обонятельных клеток.....	99
<u>Приложение 29.</u> Основные нейронные связи в обонятельной луковице. Обонятельный тракт. Центральные проекции обонятельного анализатора.....	100
Глоссарий.....	102

ВВЕДЕНИЕ. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ.

Вопросы для самоподготовки

1. Сенсорные системы, их функции.
2. Этапы сенсорного восприятия. Функциональная характеристика периферического, проводникового и коркового отделов сенсорных систем.
3. Классификация рецепторов по локализации, по природе раздражителя, по качеству (модальности) ощущений, по характеру взаимодействия с источником раздражения, по механизму генерации потенциала действия (первичночувствующие, вторичночувствующие).
4. Рецепторный и генераторный потенциалы, их свойства, механизмы формирования потенциала в первичночувствующих и вторичночувствующих рецепторах
5. Рецептивное поле. Определение, размеры, плотность иннервации, рецептивные поля сенсорных нейронов второго и следующих порядков, взаимодействие центра и периферии рецептивного поля.
6. Адаптация рецепторов: быстроадаптирующиеся или фазные, медленноадаптирующиеся или тонические рецепторы. Значение адаптации
7. Принципы организации сенсорных систем: принцип многоканальности (дублирование с целью повышения надёжности системы), принцип многоуровневости передачи информации, принцип обратных связей, принцип конвергенции (сенсорная воронка Шеррингтона), принцип дивергенции (мультипликации), принцип дифференцировки по горизонтали и вертикали.
8. Варианты кодирования сенсорной информации: кодирование паттерном, принцип меченой линии, время латентного периода, частотное кодирование, числом сенсорных нейронов, детекторный принцип кодирования, принцип специфичности рецепторов. Количественное определение соотношения между физической величиной стимула и ощущением (закон Вебера-Фехнера, шкала Стивенса).
9. Роль ретикулярной формации, ствола головного мозга, таламуса, коры больших полушарий в сенсорной функции ЦНС. Сенсорные пути
10. Ретикулярная формация (РФ). Свойства нейронов РФ. Ретикулярный контроль активности коры больших полушарий.
11. Классификация ядер таламуса (двигательные, специфические, неспецифические, ассоциативные), их функции
12. Слои коры больших полушарий. Функциональные поля по Бродману. Колонковая организация коры. Модульная организация коры.
13. Моторные (первичные и вторичные), сенсорные (первичные и вторичные) и ассоциативные зоны коры больших полушарий, их локализация, свойства и функции

Сенсорные системы – это специализированные части нервной системы, ответственные за распознавание сенсорной информации.

Виды сенсорных систем:

1. *Зрительная сенсорная система*
2. *Слуховая сенсорная система*
3. *Вестибулярная сенсорная система*
4. *Соматовисцеральная система*
5. *Вкусовая сенсорная система*
6. *Обонятельная сенсорная система*

Функции сенсорных систем

1. Восприятие действующих стимулов и формирование ощущений
2. Контроль произвольных движений
3. Контроль деятельности внутренних органов
4. Поддержание необходимого уровня активности мозга.

Отделы сенсорных систем

1. Периферический (рецепторный) отдел.
2. Проводящие пути и переключательные ядра.
3. Первичные проекционные области коры и вторичная сенсорная кора.

Этапы сенсорного восприятия

- 1) Рецепция и трансдукция сигнала;
- 2) Преобразование энергии стимула в электрический импульс (потенциал действия) в первичном сенсорном нейроне
- 3) Передача импульса к сенсорным ядрам
- 4) Анализ и переработка передаваемых сигналов на всех уровнях иерархии сенсорной системы
- 5) Оpozнание, идентификация и классификация сигнала в сенсорной коре
- 6) Субъективная реакция на раздражитель в виде восприятия
- 7) Формирование реакции организма (двигательной/вегетативной)

Характеристики кодируемых сенсорных стимулов

Тип (модальность)

Интенсивность(сила) (определяется деятельностью нижних уровней сенсорных систем; носит S-образный характер, то есть наибольшие изменения частоты импульсации нейрона происходят при варьировании интенсивности в средней части кривой, что позволяет улавливать малые изменения сигналов низкой интенсивности — закон Вебера-Фехнера)

Качественные характеристики сигнала: избирательная чувствительность, топический принцип организации, паттерн сигнала.

Продолжительность действия сигнала.

Сенсорное кодирование

Все виды раздражений преобразуются в универсальные сигналы – нервные импульсы. Это называется *кодированием информации*.

Кодирование качества сигнала.

Кодирование интенсивности сигнала.

Пространственное кодирование информации.

Временное кодирование информации.

1.1. Рецепторы

Рецепторы – специализированные чувствительные образования, воспринимающие и преобразующие энергию раздражителя в нервный импульс.

Свойства рецепторов:

- 1) Адаптация – привыкание к действию раздражителя.
быстроадаптирующиеся или *фазные* рецепторы (возбуждаются на начало и конец стимула)
медленноадаптирующиеся или *тонические* (в течение всего времени воздействия)
промежуточные;

- 2) избирательная чувствительность;
- 3) наличие спонтанной активности;
- 4) явление последействия;
- 5) зависимость от предыдущего состояния рецептора.
- 6) наличие рецептивных полей – совокупность рецепторов, раздражение которых вызывает рефлекс.

Классификация рецепторов:

по локализации: экстеро-, интеро-, проприорецепторы;

по природе раздражителя: механо-, термо-, хемо-, фото-, электро-, болевые рецепторы;

по качеству (модальности) ощущений: слуховые, зрительные, тактильные, обонятельные, температурные, болевые;

по характеру восприятия: контактные, дистантные;

по структурно-функциональным особенностям: **первичночувствующие** – рецепторная клетка имеет нервное происхождение. Рецепторный, генераторный и потенциал действия генерируются в одном нейроне. (исключение зрительная сенсорная система); **вторичночувствующие** – специализированная клетка эпителиального происхождения, от которой возбуждение передается на сенсорный биполярный нейрон.

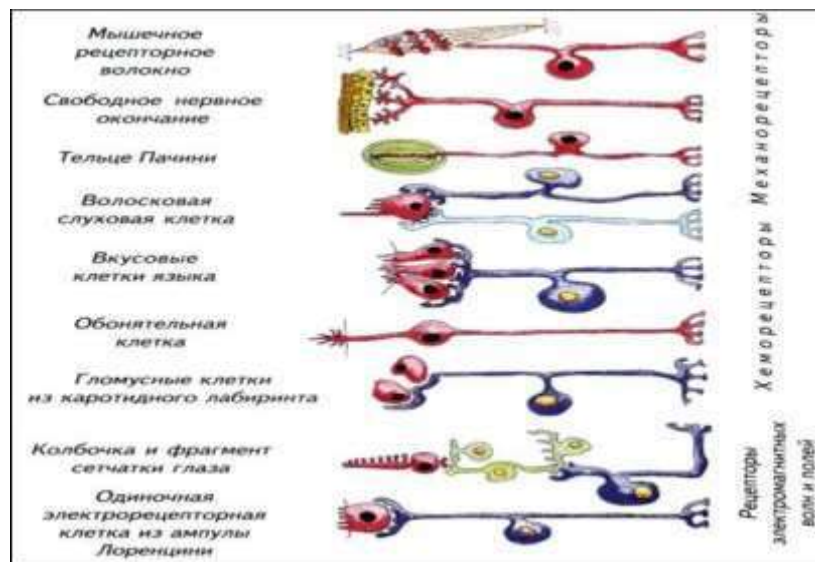


Рис. 1. Виды рецепторов (Г.Шеперд, 1987, с изменениями)

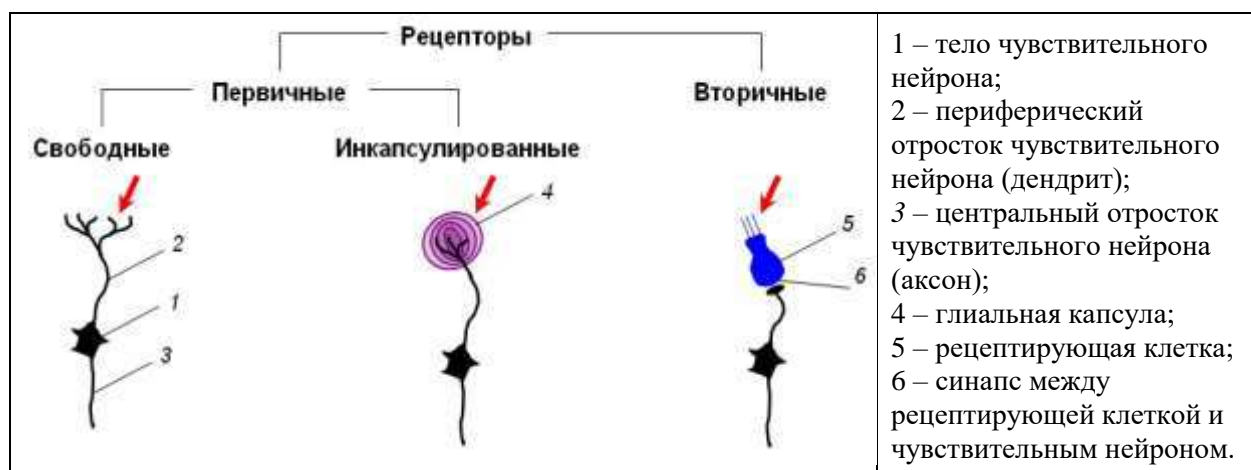


Рис. 2. Первичночувствующие и вторичночувствующие рецепторы (Г.Шенерд, 1987, с изменениями)

Сравнительная характеристика местного и распространяющегося возбуждения

Рецепторный потенциал	Потенциал действия
Распространяется декрементно	Распространяется бездекрементно
Формируется в рецепторной клетке	Формируется в нервной клетке
Способен к суммации	Не суммируется
Характерна повышенная возбудимость	Характерно развитие рефрактерности

Основные категории в области сенсорных процессов - модальность и качество

Модальность	Орган	Качество	Рецепторы
Зрение	Сетчатка	Яркость, контрастность, движение, размеры, цвет	Палочки и колбочки
Слух	Улитка	Высота, частота, сила	Волосковые клетки
Равновесие	Вестибулярный орган	Сила тяжести, угловые и линейные ускорения	Макулярные клетки Вестибулярные клетки
Осязание	Кожа	Давление, вибрация, прикосновение	Окончания Руффини Диски Меркеля Тельца Пачини
Обоняние	Обонятельные нервы	Запахи: цветочный, мускусный, мятный, эфирный, камфорный, едкий, гнилостный и др.	Обонятельные рецепторы
Вкус	Язык	Кислое, сладкое, соленое, горькое, умами	Вкусовые сосочки на кончике языка

1.2. Сенсорные пути

Особенностью нервных путей, обеспечивающих сенсорную функцию, за исключением обонятельной сенсорной системы, является переключение этих путей в ядрах таламуса.

- 1) *специфические* – передают сигналы от рецепторов одной модальности (переключение в специфических ядрах таламуса);
 - 2) *неспецифические* – вследствие дивергенции и конвергенции становятся мультимодальными, имеют значение для поддержания общего уровня мозговой возбудимости (переключение в неспецифических ядрах таламуса, связь с ретикулярной формацией);
 - 3) *ассоциативные* – таламокортикальные пути с проекцией в коре, связаны с оценкой биологической значимости стимула (переключение в ассоциативных ядрах таламуса).
- Сенсорная функция осуществляется на основе взаимосвязи специфических, неспецифических и ассоциативных путей.

Уровни обработки сенсорной информации.

Модальность	Уровень переключения		
	первичный (уровень 1)	вторичный (уровень 2)	третичный (уровень 3)
Зрение	Сетчатка	Латеральное коленчатое тело, верхние бугры четверохолмия, гипоталамус	Первичная и вторичная зрительная кора
Слух	Спиральный ганглий	Ядра латеральной петли, нижние бугры четверохолмия, медиальное коленчатое тело	Первичная и вторичная слуховая кора
Равновесие	Вестибулярный ганглий	Вестибулярные ядра ствола мозга, таламус	Задняя центральная извилина, вторичная моторная кора
Осязание	Спинной мозг или ствол мозга	Таламус	Соматосенсорная кора
Обоняние	Обонятельная луковица	Пириформная кора	Лимбическая система, гипоталамус
Вкус	Продолговатый мозг	Таламус	Соматосенсорная кора

1.3. **Центральный отдел:** первичные проекционные области коры обеспечивают сенсорное восприятие образов внешнего мира. Вторичная сенсорная кора – опознание, идентификацию и классификацию сенсорной информации, сохранение и репродукцию образов внешнего мира.

ФИЗИОЛОГИЯ ЗРИТЕЛЬНОЙ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ

Зрительная сенсорная система – это нейросистема распознавания визуальной информации об окружающем мире с последующей ее трансформацией в индивидуальные зрительные образы. *Адекватный раздражитель – фотоны света.*

ХАРАКТЕРИСТИКИ СВЕТА

Скорость света - абсолютная величина скорости распространения электромагнитных волн, в точности равная 299792458 м/с (или приблизительно 3×10^8 м/с).

Видимый спектр света - это электромагнитные волны, воспринимаемые человеческим глазом от 380 — 400 нм до 760—780 нм.

Инфракрасное излучение — электромагнитное излучение, занимающее спектральную область между красным концом видимого света (с длиной волны) = 0,74 мкм и частотой 430 ТГц).

Ультрафиолетовое излучение — электромагнитное излучение, занимающее спектральный диапазон между видимым и рентгеновским излучениями с длиной волны от 10 нм (с соответствующей частотой около 30 ФГц) до 400 нм (750 ТГц).

Основные показатели зрения:

1. Пространственная разрешающая способность – острота зрения
2. Временная разрешающая способность – время суммации и критическая частота мельканий
3. Порог чувствительности и адаптация
4. Способность к восприятию цветов
5. Диапазон восприятия интенсивности световых волн: от порога восприятия до болевого порога
6. Стереоскопия – восприятие глубины изображения.

Вопросы для самоподготовки:

1. Общий план строения зрительной сенсорной системы. Характеристика периферического отдела, проводникового звена и центрального отдела зрительной сенсорной системы.
2. Вспомогательная система глаза: внешние мышцы глаза, веки, слезная система глаза.
3. Оптическая система глаза. Приспособление глаза к видению близких и далеких предметов. Диапазон аккомодации. Механизм аккомодации хрусталика (*Приложение 1, 3*).
4. Функции зрачка. Зрачковые рефлексы: прямая и содружественная реакция на свет и конвергентная реакция. Иннервация зрачковых мышц. Клиническое значение зрачковых реакций.
5. Оптические недостатки глаза и аномалии рефракции (миопия, гиперметропия, пресбиопия или старческая дальнозоркость, астигматизм, катаракта, сферическая и хроматическая аберрации) (*Приложение 2*).
6. Острота зрения. Поле зрения. Методы определения остроты зрения и поля зрения (*Приложение 3, 4*).
7. Сетчатка как периферическое звено зрительной сенсорной системы. Структура и функция отдельных слоев сетчатки.
8. Морфофункциональная характеристика фоторецепторов. Соотношение палочек и колбочек, их локализация в сетчатке. Слепое пятно. Желтое пятно. Центральная ямка.

9. Зрительные пигменты. Фотохимические реакции в рецепторах сетчатки. Фотоизомеризация родопсина. Метаболический каскад циклического ГМФ. Световая чувствительность. Световая и темновая адаптация. (*Приложение 5*).
10. Нейронная сеть сетчатки. D- и H-биполярные клетки сетчатки. Структура рецептивных полей биполярных клеток (концентрические рецептивные поля с оп-центром и of-ф-периферией; off-центром и on-периферией). Карликовые биполярные клетки (*Приложение 6, 7*).
11. Нейронная сеть сетчатки. Р- и М-ганглиозные клетки сетчатки. Организация рецептивных полей ганглиозных клеток. Амакриновые и горизонтальные клетки сетчатки(*Приложение 6, 7*).
12. Проводящие пути и центры зрительной сенсорной системы (*Приложение 8*). Латеральное колленчатое тело: крупноклеточные, мелкоклеточные и кониоклеточные слои. Ретинотопическая организация латерального колленчатого тела.
13. Первичная зрительная (стриарная) кора (VI). Рецептивные поля простых и сложных нейронов первичной зрительной коры. Глазодоминантные и ориентационные колонки. Скопления цветоизбирательных нейронов (капли – «blobs»). Гиперколонка.
14. Экстрастриарная кора. Системы передачи информации: параллельная обработка информации о форме, движении и цвете (крупноклеточный и мелкоклеточный пути передачи информации).
15. Цветовое зрение. Теории цветоощущений (М.В. Ломоносов, Т. Юнг, Г. Гельмгольц). Нарушения цветового зрения (*Приложение 9*).
16. Бинокулярное зрение и восприятие глубины пространства (*Приложение 10*).

ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ

Работа № 1. Исследование содружественных зрачковых реакций

Цель работы: изучить прямую и содружественную реакции зрачков на свет.

Оборудование и материалы: карандаш, картон.

Ход работы: Посадить испытуемого лицом к свету. Через 1 - 2 минуты отметить ширину его зрачков. После этого провести следующие наблюдения:

Закрывать оба глаза на 1-2 мин. Открыть глаза, отмечая расширение зрачков в темноте, их последующее сужение на свету в течение 5 сек - зрачковый рефлекс. Можно наблюдать незначительное последующее расширение зрачков, как следствие явления световой адаптации.

Закрывать один глаз испытуемого рукой и наблюдать за расширением зрачка второго глаза (*содружественная реакция*).

Поместить карандаш на расстоянии 1 м от испытуемого, предложив ему фиксировать взгляд на указанном предмете. Приблизить карандаш до 25 - 30 см, наблюдая за изменением положения обоих глаз (конвергенция оптических осей) и уменьшением ширины зрачков.

Сферическая аберрация. Закрывать один глаз. К другому глазу приблизить карандаш настолько, чтобы его изображение стало расплывчатым. Поместить между глазом и карандашом кусок картона с небольшим отверстием. Карандаш становится видим. Искажение предмета, вызванное сферической аберрацией, исчезает, если устраняются периферические лучи. Для этого при рассмотрении предметов вблизи зрачок сужается.

Хроматическая аберрация. Закрывать один глаз. Взгляд другого направить на горизонтальный переплет оконной рамы. Выдвигать снизу кусок картона. С уменьшением доступа света зрачок расширяется. Пристально разглядывать перекладину.

У нижнего края перекладины появляется синяя кайма, у верхнего — желтовато-оранжевая.

Рекомендации к оформлению работы: зарисовать и описать рефлекторные дуги зрачковых рефлексов.

Работа № 2. Исследование функции светопреломляющих сред глаза

Цель работы: изучить функцию светопреломляющих сред глаза.

Оборудование и материалы: два карандаша, лист плотной бумаги, булавки, кусок картона 10х10, черный лист бумаги.

Ход работы.

Опыт № 1. Рассмотрение ближайших и дальних предметов. Аккомодация.

Закрывать один глаз, фиксировать взгляд на каком-либо предмете. Поместить карандаш на расстоянии 25—30 см от глаз. Очертания его расплывчатые. Перенести взгляд на карандаш. Неясным становится очертание дальнего предмета. Одновременное рассматривание близких и дальних предметов невозможно.

Опыт № 2. Определение ближайшей точки ясного видения.

Под ближайшей точкой ясного видения понимают то наименьшее расстояние до предмета, при котором глаз еще может отчетливо различать его контуры. Приближать открытую книгу к глазу до тех пор, пока не перестанете различать буквы. Измерить это расстояние между книгой и глазом. Повторить опыт для другого глаза.

Опыт № 3. Астигматизм - (искажение зрительных изображений) связан с неправильной кривизной роговицы. При астигматизме передняя поверхность роговицы представляет собой не поверхность шара, где все радиусы равны, а отрезок эллипсоида, где каждый радиус имеет свою длину. Поэтому каждый меридиан имеет особое, отличающееся от другого преломление.

Нарисовать квадрат 5х5 см и разделить его на 4 равных квадрата. Два смежных квадрата разлиновать горизонтальными, а два других — вертикальными линиями. Человек, страдающий астигматизмом, отчетливо видит только горизонтальные или только вертикальные линии. Астигматический глаз не способен видеть одновременно горизонтальные и вертикальные части предмета, так как аккомодирует то к одним, то к другим линиям.

Рекомендации к оформлению работы: нарисовать схемы преломления лучей хрусталиком при рассматривании близко и далеко расположенных предметов. Объяснить физиологические механизмы аккомодации

Работа № 3. Определение остроты зрения

Нормальной остротой зрения называется способность раздельно различать глазом две светящиеся точки при угле зрения в 50 сек., образуемом их лучами (для простоты этот угол = 1 мин.), в этом случае изображение на сетчатке соответствует расстоянию в 4 микрона.

Считается, что если 2 луча падают на одну колбочку (ее $d = 3$ микрона), то человек ощущает 1 изображение — 1 точку. Если 2 раздельных луча от светящихся точек падают на две смежные колбочки, то человек и в этом случае тоже видит 1 слившееся изображение — 1 точку. И только в том случае, когда 2 раздельных луча от двух световых точек возбуждают 2 колбочки, между которыми находится одна невозбужденная, человек видит 2 светящиеся точки раздельно.

Цель работы: освоить методику определения остроты зрения.

Оборудование и материалы: стандартная таблица, указка.

Стандартные таблицы (например, таблица Головина - Сивцова) имеют 12 строк, убывающих по величине букв сверху вниз. Напротив каждой строки указано то расстояние, с которого крайние точки каждой буквы данной строки будут видны нормальному глазу под углом 1. Остроту зрения рассчитывают по формуле:

$$V=d/D,$$

Где V - острота зрения;

d - расстояние от испытуемого до таблицы;

D - расстояние, с которого данная строка правильно читается нормальным глазом.

Например, если испытуемый правильно называет буквы, расположенные в 10-й строке (она должна правильно читаться нормальным глазом с расстояния 5 м), а сам находится от таблицы на расстоянии 8 м, то острота зрения равна $8/5=1,6$, т.е. она даже несколько больше нормальной.

Ход работы. Таблицу для определения остроты зрения вешают на хорошо освещенную стену (чаще таблица освещается специально вмонтированными рядом с ней электрическими лампами). Испытуемого сажают на стул на расстоянии 5 м от таблицы Головина - Сивцова. Закрыв один глаз испытуемого специальным щитком, просят испытуемого называть указываемые буквы. Определение начинают с верхней строки и, постепенно опускаются к более мелким буквам. Последняя строка, буквы которой испытуемый называет безошибочно, служит показателем остроты зрения. Аналогичную процедуру проводят и для другого глаза. Затем, пользуясь приведенной выше формулой, определяют остроту зрения каждого глаза отдельно.

Рекомендации к оформлению работы: результаты исследования занести в протокол и сравнить с нормальной остротой зрения; сделать вывод.

Работа № 4. Определение поля зрения

Для различных цветов поле зрения неодинаково. Немного меньше, чем для белого, поле зрения для желтого цвета, ещё меньше для синего цвета, далее идет красный цвет и самое узкое для зеленого цвета. Изменения поля зрения могут быть ранним признаком болезней глаз (глаукома), зрительного нерва и головного мозга (опухли, врожденные и сосудистые заболевания). По форме, величине и расположению дефектов в поле зрения можно предположить, где именно развился патологический процесс.

Цель работы: освоить методику определения полей зрения.

Оборудование и материалы: периметр Форстера, цветные фишки.

Ход работы. Периметр ставят против света. Испытуемого сажают спиной к свету и просят поставить подбородок в выемку штатива периметра. Для определения поля зрения правого глаза подбородок ставят на левую часть подставки, фиксируют правым глазом белый кружок в центре дуги, а левый - закрывают. Устанавливают полукруг горизонтально. Экспериментатор продвигает белую фишку по внутренней поверхности периметра от 90° к 0° и просит испытуемого указать момент, когда фишка станет видна. При положительном ответе фишку отодвигают назад, повторяют вопрос. Получив совпадающие данные, отмечают эту точку на соответствующем меридиане оттиска. Затем поворачивают дугу на 45° , отодвигают фишку к 90° и повторяют опыт. Найденную точку замечают на соответствующем меридиане и т. д. Найденные таким образом 8 точек соединяют кривой линией. Полученную фигуру (поле зрения) сравнивают с нормой на оттиске. Заменив белую фишку цветной, определяют поля зрения для различных цветов. Испытуемый должен не только увидеть фишку, но и определить ее цвет. Повторяют наблюдение для другого глаза. Полученные поля зрения наносят на оттиск и сравнивают с нормой.

Рекомендации к оформлению работы: по полученным результатам вычертить периметрическую карту для исследованных цветов, сравнить с нормой. Объясните, почему отличается поле зрения для различных цветов.

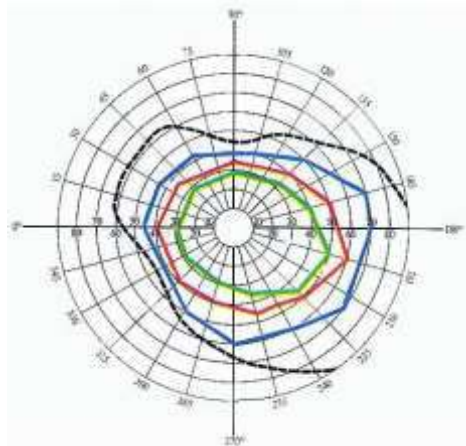


Рис. 3. Периметрическая карта для различных цветов для правого глаза. (Аксенфельд Т., 1980 с изменениями)

Работа № 5. Изучение физиологии световоспринимающего аппарата глаза

Цель работы: изучение функций световоспринимающего аппарата.

Оборудование и материалы: офтальмоскоп, лампа.

Ход работы:

Опыт № 1. Исследование слепого пятна.

1) На чистом листе бумаги нарисовать слева крестик размером 0,5х0,5 см, справа в 6 см от него круг диаметром 2 см. Закрыть левый глаз, взять рисунок в руки. Приблизить рисунок, пристально глядя на крестик. На определенном расстоянии круг исчезает из поля зрения.

2) На чистом листе бумаги нарисовать в левой его части крестик. Закрыть левый глаз. Держа рисунок на расстоянии вытянутой руки, фиксировать взгляд на крестике. Другой рукой вести карандаш по листу от правого его края к крестику. С определенного расстояния карандаш становится невидимым. Отметить это расстояние. Приближая карандаш к крестику, отметить место, где он полностью виден. Повторить наблюдение, ведя карандаш сверху вниз между отмеченными точками. Измерить расстояние от глаза до бумаги и диаметр области, невидимой глазом. Рассчитать диаметр слепого пятна по формуле:

$$d/D = f/F$$

где d - диаметр слепого пятна на сетчатке;

D- диаметр очертания слепого пятна на бумаге;

f - расстояние сетчатки от узловой точки глаза (15 мм);

F - расстояние от глаза до бумаги.

Опыт № 2. Исследование желтого пятна.

На строке, напечатанной мелким шрифтом, выбрать слово из 10—12 букв. Закрыть один глаз. Фиксировать взглядом одну из средних букв. Убедиться в том, что видны лишь несколько букв. Продолжать фиксировать ту же букву, отметить, какие из соседних букв могут быть прочитаны. Измерив расстояние от глаза до страницы, и расстояние, которое занимают видимые буквы, рассчитать размер желтого пятна по приведенной в предыдущем опыте формуле.

Лишь те предметы различаются отчетливо глазом, изображение которых приходится на область желтого пятна.

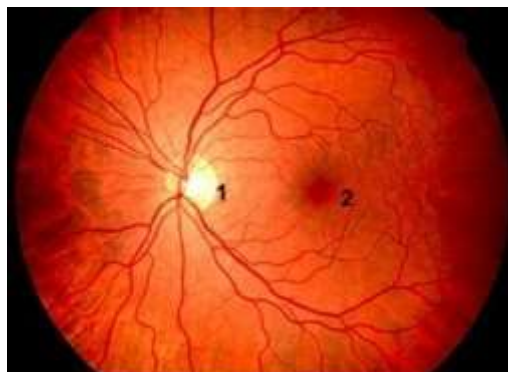


Рис. 4. Глазное дно: 1 – слепое пятно, 2 – желтое пятно. (Жаров В.В., 2015 с изменениями)

Работа № 6. Исследование цветового зрения

Цель работы: Исследование цветового зрения с полихроматическими таблицами Е. Б. Рабкина.

Оборудование и материалы: полихроматические таблицы Е. Б. Рабкина.

Ход работы. Испытуемый садится спиной к свету, экспериментатор показывает ему 25 цветных таблиц, в которых на фоне кружочков и точек одного цвета изображены геометрические фигуры и цифры другого цвета. Они хорошо различаются трихроматами, т. е. людьми с нормальным цветовым зрением и не полностью различаются людьми, у которых имеется то или иное нарушение цветового зрения. При предъявлении таблиц у испытуемого спрашивают, что на них изображено. Необходимо помнить, что каждую таблицу следует устанавливать на уровне глаз испытуемого на расстоянии 1 м от него. Продолжительность экспозиции одной таблицы около 5 с. Каждый глаз обследуется отдельно, при этом второй глаз закрывается специальным экраном.

Рекомендации к оформлению работы: опишите результаты исследования цветосприятия, укажите, к какому виду относятся обнаруженные у испытуемого нарушения восприятия цветов (если они есть).

Работа № 7. Особенности бинокулярного зрения

Цель работы: пронаблюдать проявления бинокулярного зрения и описать механизмы стереоскопического зрения.

Оборудование и материалы: два карандаша, стереоскоп, стереопары, стереоскопические таблицы.

Ход работы:

- 1) Поместить между глазом и книгой карандаш. Он не препятствует чтению, так как ни одна из букв им не закрывается. Закрывать поочередно глаза. Из поля зрения выпадают то одни, то другие буквы. При бинокулярном зрении поля зрения обоих глаз перекрывают друг друга.
- 2) Поместить два карандаша на различном расстоянии от глаза. Фиксировать взглядом дальний карандаш, ближний представляется двойным. Фиксировать взглядом ближайший карандаш, дальний представляется двойным. Закрывать поочередно глаза. Образы карандашей исчезают на одноименной стороне.
- 3) Фиксировать взглядом какой-нибудь предмет. Слегка надавливая на одно глазное яблоко, сместить его в сторону. Предмет кажется двойным.

4) Фиксировать взглядом какой-нибудь предмет, удаленный от глаза на расстоянии 2 м. Сблизить указательные пальцы на расстоянии 20 см от глаз. Когда концы пальцев совпадут со зрительными осями, они мгновенно сливаются, в один образ. В это время в действительности пальцы находятся на некотором расстоянии друг от друга.

5) Взять стереоскоп и вставить в него стереопару. При рассмотрении стереопары получите объемное третье изображение, находящиеся между двумя исходными. Почему это происходит?

6) Свернуть из бумаги трубку длиной около 15 см, суживающуюся у одного конца. Приставить трубку широким концом к одному глазу. Перед другим глазом на расстоянии 10 см поместить ладонь, она кажется «продырявленной».

Рекомендации к оформлению работы. Объясните причину наблюдаемых явлений. Какие физиологические механизмы лежат в основе стереоскопического зрения?

Работа № 8. Изучение последовательных зрительных образов

Последовательный образ - зрительное ощущение, остающееся сразу после прекращения действия раздражителя.

Цель работы: получить последовательные зрительные образы и дать объяснение наблюдаемым явлениям.

Оборудование и материалы: электролампа на подставке, карточки-тесты.

Ход работы.

1) **Получение положительного последовательного зрительного образа.** В течение 5 секунд смотрят на ярко горящую лампу и закрывают глаза.

2) **Получение отрицательного последовательного ахроматического зрительного образа.**

В течение 40 секунд фиксируют взгляд на кресте в центре круга с белым кольцом. Далее переводят взгляд на крест, расположенный в центре белого круга.

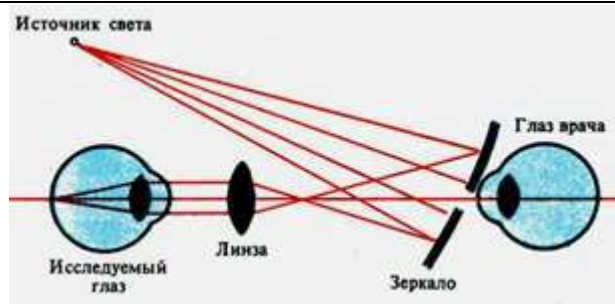
В течение 40 секунд смотрят на белую спираль в центре черной лампочки, а затем переводят взгляд на белый экран-прямоугольник справа.

3) **Получение отрицательного последовательного хроматического зрительного образа.** В течение 1 минуты смотрят на цветную геометрическую фигуру на белом фоне. После экспозиции цветную фигуру убирают и смотрят на белый экран, ждут появления последовательного хроматического образа. Повторяют данную работу с фигурами другого цвета.

Рекомендации к оформлению работы. Опишите наблюдаемые явления и дайте объяснение своим ощущениям.

Актуальность темы и связь с клиникой

**Клинические
методы
исследования
зрения.**



Офтальмоскопия - исследование глазного дна (Г.А. Ульданов, 1977 с изменениями).

Исследование проводится в темной комнате. Испытуемый садится на стул, смотрит вдаль, немного в сторону - на правое ухо врача при исследовании левого глаза, на левое ухо — при исследовании правого глаза. Лампа помещается сзади и слева, чтобы лицо обследуемого оставалось в тени. Врач садится напротив, берет в правую руку офтальмоскоп и, приставив его к своему правому глазу, направляет пучок света в зрачок испытуемого. В левую руку берет линзу в 12—13 диоптрий и, опираясь мизинцем о лоб испытуемого, устанавливает ее перпендикулярно отраженному от глаза пучку света на расстоянии 7—8 см от него. Глядя через отверстие офтальмоскопа в приставленную к глазу лупу, рассматривают изображение глазного дна. Сначала виден освещенный изнутри красным светом зрачок. Чтобы увидеть изображение глазного дна, нужно отвлечься от рассмотрения зрачка, фиксируя взором пространство несколько впереди от линзы. Изображение глазного дна появляется близ переднего фокуса линзы, между лупой и глазом наблюдателя. Это действительное, увеличенное и обратное изображение глазного дна.

Офтальмометрия — метод измерения радиуса кривизны и преломляющей силы передней поверхности роговицы. Принцип работы офтальмометра основан на измерении расстояния между изображениями светящихся объектов, отражённых от роговицы.

Скиаскопия — это объективный метод определения рефракции, основанный на свойстве глазного дна не только поглощать, но и отражать падающий на него свет. Лучи света из определённой точки, отражённые глазным дном, вернутся в эту же точку.

Рефрактометрия. Рефрактометры I типа основаны на получении резкого изображения марки на глазном дне. Рефрактометры II типа основаны на феномене Шейнера — раздвоении изображения, проецируемого через разные участки зрачка.

Автоматическая рефрактометрия. В автоматических рефрактометрах на дно исследуемого глаза проецируется невидимое (в инфракрасных лучах) изображение и осуществляется автоматический электронно-оптический анализ её изображения.

Лазерорефрактометрия — основана на явлении интерференции когерентных лучей света в глазу.

Дуохромных тест — основан на явлении хроматической аберрации

	<p>в глазу. Оно заключается в том, что лучи с более короткой длиной волны (зелёносиние) преломляются сильнее, и, следовательно, фокус для них находится ближе к роговице. Таким образом, гиперметропический глаз должен чётче видеть в сине-зелёном свете, а миопический – в красном.</p> <p><i>Электроокулография</i> – метод регистрации движений глаз, основанный на графической фиксации изменения электрического потенциала сетчатки и глазных мышц. Между дном глаза и роговицей разность электрических потенциалов составляет 6 мВ (передний полюс глаза положителен, а задний отрицателен). Электрическая ось глазного яблока практически совпадает со зрительной линией, ее можно рассматривать как ось диполя, вокруг которой имеется симметричное электрическое силовое поле. При повороте глаза положение полюсов диполя по отношению к данным пунктам на орбите изменяется. Возникающая в это время разность потенциалов и характеризует направление, амплитуду и скорость движения глаза. Это изменение, зарегистрированное графически, называется электроокулограммой (ЭОГ). Электроокулография имеет большое значение в исследовании функции и первичных дефектов пигментного эпителия при дифференциальной диагностике заболеваний сетчатки и зрительного нерва различной локализации и генеза.</p> <p><i>Иридодиагностика</i> – метод диагностики заболеваний внутренних органов по радужной оболочке глаза, используется в традиционной медицине.</p>
Развитие глаукомы	<p>Водянистая влага – жидкость передней и задней камер глаза секретируется ресничным эпителием задней камеры, затем циркулирует в переднюю камеру и через шлеммов канал попадает в венозный кровоток. От нее зависит внутриглазное давление. Если поглощение водянистой влаги нарушается, возрастает внутриглазное давление и развивается <i>глаукома</i>. Нарушается кровоснабжение сетчатки, глаз может ослепнуть.</p>
Нарушения рефракции	<p>Общий основной принцип всех дефектов глаза состоит в том, что преломляющая сила и длина глазного яблока не согласуются между собой. Во всех случаях изображение на сетчатке расплывчатое, несфокусированное.</p> <p>Основные виды нарушения рефракции:</p> <p><u>эмметропия</u> – нормальная рефракция,</p> <p><u>Миопия</u> (близорукость). Если расстояние между хрусталиком и сетчаткой больше, чем фокусное расстояние хрусталика (длинное глазное яблоко). В этом случае точка ясного видения не в бесконечности, а на довольно близком расстоянии. Фокусное расстояние – перед сетчаткой. Корректируется вогнутыми линзами с “-” диоптриями. 1 дптр = преломляющей силе линзы с фокусным расстоянием 100 см.</p> <p><u>Гиперметропия</u> (дальнозоркость). Оптическая ось глаза короткая. Фокусное расстояние зрачка – за сетчаткой. Коррекция - двояковыпуклые линзы.</p>

	<p><u>Пресбиопия</u> – старческая дальнозоркость. Характеризуется потерей эластичности хрусталика.</p> <p><u>Астигматизм</u> – обусловлен тем, что роговица в различных направлениях имеет различную степень кривизны и соответственно разное преломление.</p>
Нарушение сумеречного зрения	Т.н. «куриная слепота» - связана с гиповитаминозом А. Молекула родопсина содержит хромофор <i>ретиаль</i> , альдегид ретинола (витамина А).
Нарушения цветового зрения	<i>Цветовая слепота</i> – следствие генетического дефекта, при котором отсутствуют одна или несколько функций колбочек. Здоровые люди являются <i>трихроматами</i> (три колбочковых механизма). <i>Дихроматы</i> лишены одного из механизмов. Неспособность колбочек поглощать красный цвет – <i>протанопия</i> , зеленый – <i>дейтеранопия</i> , синий – <i>тританопия</i> .
Дефекты полей зрения	К дефектам полей зрения приводит нарушение зрительного пути на каком-либо уровне. <i>Скотома</i> – локальный слепой участок в ипсилатеральном поле зрения, возникает при повреждении сетчатки глаза. <i>Битемпоральная гемианопсия</i> – выпадение височной половины полей зрения обоих глаз при повреждении зрительного нерва в хиазме. <i>Гемианопсия</i> – выпадение левой или правой половины обоих полей зрения, возникают при одностороннем повреждении зрительного тракта, ЛКТ, зрительной коры.
Повреждения экстрастриарной коры	<i>Ахроматопсия</i> – цветовая слепота; <i>прозопагнозия</i> – неспособность к узнаванию лиц; нарушение восприятия перемещения объектов и т.д.

Вопросы для самоконтроля:

1. Что означает термин «вспомогательные системы» глаза?
2. Что такое центральная область сетчатки глаза или «желтое пятно»?
3. Почему оптический диск также называют «слепым пятном»?
4. Какие черепно-мозговые нервы иннервируют внешние мышцы глаза?
5. Каковы функции век?
6. Что предупреждает высыхание слезной жидкости?
7. Определите, что такое близорукость (миопия), дальнозоркость (гиперметропия), старческая дальнозоркость (пресбиопия) и катаракта.
8. Два человека страдают дальнозоркостью и носят очки. Какой вопрос (один и тот же) нужно задать им, чтобы убедиться в том, что причина дальнозоркости у них одна и та же?
9. Человек смотрит на группу людей и одновременно фотографирует ее. Отображение этой группы возникает и в мозгу, и на фотопленке. В каком случае имеет место обработка информации и в чем это выражается?
10. Чем мышцы – сфинктер и дилататор радужки отличаются от остальных мышц?
11. Какие функции выполняет ресничное тело?
12. Как мышцы – сфинктер и дилататор радужки контролируют количество света, достигающее сетчатки? Объясните, как вариации размера зрачка влияют на глубину фокуса.
13. В чем различие между вестибулоокуломоторными и оптокинетическими рефлексам? Какие из этих рефлексов отсутствуют в темноте? Почему?

14. Какие движения глаз управляют диспаратностью изображений на сетчатках?
15. Перечислите слои сетчатки.
16. Почему в темноте в одном глазу у человека два слепых пятна?
17. Что обуславливает темновой ток в палочках и колбочках?
18. Демполяризуются или гиперполяризуются фоторецепторы в ответ на действие света?
19. Что происходит с транс-ретиналем, выделившимся из наружных сегментов палочек?
20. Если бы размеры колбочек были в несколько раз больше, чем на самом деле, как изменилась бы при этом острота зрения?
21. Воздействие света ингибирует или активирует выделение медиатора из фоторецепторов?
22. Различия поглощения света пигментами палочек и колбочек обусловлено хромофором или опсином?
23. Нарисуйте схему синаптического комплекса, образуемого горизонтальными и биполярными клетками с палочками.
24. Что означает термин «рецептивное поле» биполярной клетки? Каковы физиологические характеристики этих полей?
25. Опишите основные типы ганглиозных клеток сетчатки.
26. Какой тип ганглиозных клеток чувствителен к движению, а какой – к цвету?
27. На какой стимул ганглиозные клетки дают более выраженную реакцию – на маленькое сфокусированное пятно света в рецептивном поле или на распространенное диффузное освещение?
28. Какие слои латерального колленчатого тела получают афференты от парвоцеллюлярных волокон (Р-волокон)?
29. Волокна зрительного нерва из латеральной части сетчатки:
 - совершают полный перекрест,
 - совершают частичный перекрест,
 - или не совершают перекреста в зрительной хиазме?
30. Какие слои латерального колленчатого тела содержат клетки, отвечающие за движение в их рецептивном поле, но не реагируют на цвет?
31. Где располагается первичная зрительная кора у человека?
32. Какого типа стимулы запускают ответы в клетках первичной зрительной коры?
33. Что такое прозопагнозия?

ФИЗИОЛОГИЯ СЛУХОВОЙ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ

Слуховая сенсорная система обеспечивает восприятие акустических стимулов, обуславливающая способность ориентироваться в окружающей среде посредством оценки акустических раздражителей и формирующая ее субъективный образ.

Адекватным раздражителем для рецепторов органа слуха является звук, который представляет собой колебательные движения частиц упругой среды, распространяющиеся в виде волн в воздухе, жидкостях и твердых телах.

Психофизиологические характеристики звука:

- 1) Диапазон звуков:
Инфразвуки < 20 Гц
Область слышимых звуков $20 - 20\,000$ Гц
Ультразвуки $> 20\,000$ Гц (20 кГц)
- 2) Скорость распространения звука ~ 350 м/сек
- 3) Интенсивность (сила звука) 2×10^{-5} н/м² – 30 н/м² – боль
- 4) Уровень звукового давления (дБ)

Функции слуховой сенсорной системы:

Переработка сигналов в центральных звуковых путях позволяет определять: местонахождение источника звука, анализировать его частоту и силу, распознавать речь.

Показатели слуха:

- 1) Диапазон слышимых частот
- 2) Абсолютная чувствительность слуха
- 3) Дифференциальная чувствительность по частоте и интенсивности
- 4) Пространственная и временная разрешающая способность слуха.

Вопросы для самоподготовки:

1. Общий план строения слуховой сенсорной системы (*Приложение 11*).
2. Физические свойства звукового стимула (уровень звукового давления, частота звука). Тоны и шумы.
3. Пороги слуховой чувствительности. Порог различения силы звука и порог различения частот. Речевая зона слуховой чувствительности. Определение остроты слуха (аудиометрия). Старческая тугоухость (пресбиакузис).
4. Наружное ухо, его строение и функции.
5. Среднее ухо, его строение и функции. Костно-тимпанальный аппарат среднего уха. Механизм согласования акустических импедансов. Костная проводимость звука. Роль евстахиевой трубы. Мышцы среднего уха.
6. Внутреннее ухо, его строение и функции. Строение улитки. Кортиев орган как рецепторный отдел слухового анализатора. Особенности иннервации наружных и внутренних волосковых клеток.
7. Механизм механотрансдукции в волосковых клетках органа Корти (гипотеза воротной пружины). Адаптация волосковых клеток. Потенциалы внутреннего уха (эндокохлеарный, микрофонный) (*Приложение 12*).
8. Теории восприятия звука. Резонансная теория Г. Гельмгольца. Теория «бегущей волны» (теория «места») Г. Бекеши (*Приложение 14*). Кодирование частоты и громкости звука в волокнах слухового нерва. Тонотопическая карта улитки.

9. Центральные слуховые пути. Дорсальное и вентральное ядра улитки, ядра верхней оливы. Нижние бугры четверохолмия. Медиальное коленчатое тело (*Приложение 13*).
10. Первичная слуховая кора (A1; поля 41 и 42 по Бродману; поперечная височная извилина височной доли). Изочастотные кортикальные колонки. Суммационные и ослабляющие колонки.
11. Бинауральный слух. Локализация источника звука в пространстве (*Приложение 13*).

ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ

Работа № 1. Исследование костной и воздушной проводимости звука

Различают костную и воздушную проводимости звука. Воздушная проводимость звука обеспечивается распространением звуковой волны через звукопередающий аппарат наружного и среднего уха. Костная проводимость звука - это передача звуковых волн непосредственно через кости черепа.

Цель работы: исследовать костную проводимость звука.

Оборудование и материалы: камертоны с числом колебаний от 128 до 2048 Гц, молоточек, секундомер, ватные тампоны.

Ход работы.

Опыт № 1. Опыт Вебера. Для исследования костной проводимости звука ножку звучащего камертона на 128 Гц прикладывают на середину темени испытуемого. Отмечают, что через оба уха испытуемый слышит одинаковый по силе звук. Затем опыт повторяют, заложив предварительно в одно ухо ватный тампон. Со стороны уха, заложенного тампоном, звук будет казаться более сильным. Это объясняется тем, что звук в данном случае достигает слуховых рецепторов кратчайшим путем - через кости черепа, и при этом уменьшается потеря звуковой энергии. Далее соединяют резиновой трубкой ухо первого испытуемого, не заложенное ватой, с ухом второго испытуемого. Второй испытуемый также услышит звук. В этом случае происходит распространение звуковых волн по воздушному столбу.

Для сравнения костной проводимости различных костей черепа ножку звучащего камертона поочередно прикладывают к костям (теменной, височной, лобной, затылочной) и отмечают, есть ли разница в силе восприятия звука.

Опыт № 2. Опыт Ринне: проводят сравнение воздушной и костной проводимости звука. Ножку звучащего камертона плотно прикладывают к сосцевидному отростку височной кости. Испытуемый слышит постепенно ослабевающий звук. При исчезновении звука для испытуемого камертон переносят непосредственно к уху. Испытуемый вновь слышит звук. Пользуясь секундомером, определяют время, в течение которого слышен звук. Во избежание адаптации слухового анализатора во время исследования камертон то удаляют на расстояние около 0,5 м, то на короткое время приближают его к уху на расстояние 0,5 см. Воздушную проводимость звука исследуют отдельно для правого и левого уха.

Рекомендация к оформлению работы. Результаты исследования занесите в таблицу и сравните полученные в эксперименте данные с нормой:

Результаты опыта "Костная и воздушная проводимость звука"

Характеристика камертона (число колебаний, Гц)	Тип проведения	Продолжительность восприятия звука камертона(сек) у испытуемого		
		в норме	правое ухо	левое ухо
138	Воздушный	75		
	Костный	35		

256	Воздушный	40		
	Костный	20		
512	Воздушный	80		
	Костный	40		
1024	Воздушный	100		
	Костный	50		
2048	Воздушный	40		
	Костный	20		

Работа № 2. Определение порогов слышимости тонов разной высоты

Цель работы: определение порогов слышимости тонов разной высоты

Оборудование и материалы: генератор звуковых частот, динамический громкоговоритель.

Ход работы. Подключают динамик к генератору звуковых частот.

1) Постепенно увеличивают частоту звуковых колебаний. Определяют пороги ощущения звука для частот 200, 500, 2000, 5000 и 10 000 Гц. Убеждаются, что для тонов с частотой 1000—3000 Гц пор слуховой чувствительности является, наименьшим, а чувствительность - соответственно, наивысшей.

2) Устанавливают наивысшую частоту звуковых колебаний, которая еще вызывает звуковое ощущение. У молодых людей звуковой анализатор воспринимает частоты до 16 000—20 000 Гц, у детей - до 22 000 Гц.

3) Находят дифференциальный порог различения тонов разной высоты: Включают на 3—5 с исходный тон (например, 440, 850 Гц). Выключают его. Увеличивают или уменьшают частоту колебаний на 10, 5, 4, 3 Гц, каждый раз включая динамик. Устанавливают минимальное изменение частоты колебаний в герцах, которое испытуемый способен охарактеризовать как увеличение или уменьшение высоты тона.

Рекомендация к оформлению работы: сделать выводы о полосе звуковых частот, по отношению к которым абсолютный порог ощущения является наименьшим, о верхнем пределе воспринимаемых частот и о способности звукового анализатора различать тоны по высоте.

Работа № 3. Исследование бинаурального слуха.

Человек и животные обладают пространственным слухом, т.е. способностью локализовать источник звука. Это обусловлено наличием двух симметричных половин слухового анализатора.

Цель работы: исследование бинаурального слуха, убедиться в бинауральном характере слуха.

Оборудование и материалы: камертон, фонендоскоп с трубками разной длины, вата, спирт.

Ход работы. Испытуемого сажают на стул спиной к экспериментатору. Наконечники резиновых трубок фонендоскопа вставляют в уши испытуемого и подносят к фонендоскопу звучащий камертон. Просят испытуемого указать, с какой стороны он слышит звук. Затем одну из трубок фонендоскопа заменяют более длинной и опыт повторяют. Испытуемый опять сообщает, в каком направлении находится источник звука. Обычно источник звука испытуемый указывает со стороны короткой трубки фонендоскопа.

Рекомендации к оформлению работы. Результаты наблюдений запишите в протокол опыта. Объясните, почему звук кажется смещенным в сторону более короткого пути. Отметьте значение бинаурального слуха.

Работа № 4. Определение остроты слуха методом простой и сложной речи.

Цель работы: определить остроту слуха на шепотную речь.

Ход работы. Испытуемый находится на расстоянии 6 метров от экспериментатора и поворачивается к нему исследуемым ухом, другое ухо закрывает ватой. Экспериментатор вначале произносит простые словосочетания шепотом, затем вслух. После этого исследуют второе ухо. В норме шепотная речь слышна на расстоянии 6 метров, а разговорная – более 6 метров. При необходимости расстояние между испытуемым и экспериментатором сокращают.

Испытуемый может слышать простые фразы, но не разбирать слова в сложных предложениях – это нарушение восприятия сложной речи. Метод субъективный.

Рекомендации к оформлению работы: сравнить показания испытуемых с нормой.

Работа № 5. Определение роли наружного уха

Цель работы: исследовать роль наружного уха.

Оборудование и материалы: наручные механические часы или секундомер.

Ход работы. На стол кладут включенный секундомер или часы на таком расстоянии от ушей, чтобы тиканье было едва слышно. Приставляют к одному уху или обоим ушам одновременно ладони так, как это делают тугоухие люди. Изменились ли слуховые ощущения?

Рекомендации к оформлению работы: опишите механизм исследованного явления.

Работа № 6. Опыт Вальсальвы

Цель работы: исследовать роль евстахиевой трубы в формировании слуховых ощущений. **Оборудование и материалы:** наручные механические часы или секундомер.

Ход работы.

1) Делают глубокий вдох и производят выдох при полной изоляции носоглотки от атмосферы (зажимают нос рукой и плотно закрывают рот). При выдохе раздувают щеки. При выдохе слышен приглушенный звук прохождения воздуха в евстахиевы трубы. Изменятся ли при этом слуховые ощущения?

2) Закрывают рот, зажимают нос. Производят глотательное движение на фоне выдоха.

Изменятся ли при этом слуховые ощущения?

Рекомендации к оформлению работы. Опишите механизм исследованного явления.

Актуальность темы и связь с клиникой

Клинические методы исследования слуха	<p>Акустическая импедансометрия: тимпанометрия и акустический рефлекс. Тимпанометрия – измерение зависимости акустической проводимости от давления воздуха в наружном слуховом проходе. Акустическая рефлексометрия – регистрация сокращения стременной мышцы в ответ на звуковую стимуляцию. Метод может быть использован с целью ранней и дифференциальной диагностики тугоухости.</p> <p>Слуховые вызванные потенциалы. ВСП имеют диагностическую ценность для выявления центральных нарушений слуха.</p> <p>Данные электрокохлеографии (регистрация микрофонного потенциала улитки, суммационного потенциала и суммарного потенциала действия слухового нерва) позволяют судить о состоянии периферической части слухового анализатора.</p> <p>Отоакустическая эмиссия (ОАЭ) – это звуковые колебания, генерируемые наружными волосковыми клетками органа Корти.</p>
----------------------------------------------	--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

	<p>Явление ОАЭ используется в исследованиях механизмов первичного слухового восприятия, в клинической практике как средство оценки функционирования сенсорного аппарата органа слуха.</p> <p><i>Аудиометрия.</i> Исследование выявляет минимальный уровень звука, который слышит человек, посредством измерения порогов слуха на тоны разных частот. В норме ухо человека воспринимает звуковые колебания в диапазоне 16-20000 Гц. Наибольшей чувствительностью ухо обладает к колебаниям в пределах 1000-3000 Гц, что совпадает с диапазоном человеческого голоса. Чувствительность слуховой сенсорной системы оценивается по минимальной величине звукового давления на барабанную перепонку либо по минимальной силе звука, достаточной для возникновения слухового ощущения, т.е. по порогу слышимости. Для определения этого минимального звукового давления используют аудиометры. Для того чтобы охарактеризовать состояние слуховой сенсорной системы у испытуемого, находят пороги слышимости для каждой фиксированной частоты звуковых колебаний и вычерчивают аудиограмму. Аудиограмма выражает зависимость слуховых порогов от высоты подаваемых в ухо тонов. Для выявления потери слуха сравнивают полученную аудиограмму с аудиометрическим нулевым уровнем порогов слышимости для различных тонов у людей с нормальным слухом в возрасте от 18 до 32 лет, найденными статистическим путем на большом числе испытуемых.</p>
Возрастное нарушение слуха	<i>Пресбиакузис</i> – возрастное прогрессирующее понижение слуха вследствие дегенеративных изменений улитковых нервов.
Глухота	<p><i>Односторонняя глухота</i> возникает при повреждении периферического аппарата или улитковых ядер. <i>Избирательная потеря восприятия на звуки определенной частоты</i> связана с повреждением органа Корти.</p> <p>Дифференциальная диагностика <i>кондуктивной</i> (проводной) и <i>нейросенсорной тугоухости</i> проводится с помощью теста Вебера и опыта Ринне (см. работу № 1).</p>

Вопросы для самоконтроля:

1. Что такое «броуновское движение»? Каким образом оно ограничивает чувствительность слуховых волосковых клеток?
2. Нарисуйте схему типичной слуховой волосковой клетки млекопитающих.
3. Как деполяризация слуховых волосковых клеток связана с выделением медиатора из основания клеток?
4. И овальное, и круглое окно в костной капсуле улитки затянуты эластичной мембраной. Что бы произошло, если бы эта мембрана стала жесткой? Почему?
5. Как изменяется ширина базилярной мембраны улитки?
6. Что такое отосклероз и почему он вызывает глухоту?
7. Объясните феномен не узнавания собственного голоса, записанного на магнитофонную ленту.
8. Что подтверждает наличие обратной связи в контроле чувствительности улитки?
9. Какой вклад вносит потенциалзависимая настройка наружных волосковых клеток в акустическую чувствительность улитки млекопитающих?

10. Что такое отоакустическая эмиссия?
11. Что означает термин «характеристическая частота» волокна слухового нерва?
12. Какие нейрофизиологические проблемы ставит различение частот в диапазоне свыше 500 Гц?
13. Что такое «теория частоты» и «теория места» в различении частот?
14. Каким образом в волокнах слухового нерва кодируется интенсивность (громкость) звука?
15. Объясните, как область частотной реакции может рассматриваться в качестве рецептивного поля?
16. Что означает термин «латеральное торможение»? Как это явление отражается на ответе кохлеарных нервных волокон?
17. Каким образом клетки ядер верхней оливы вовлечены в определение направления на источник звука?
18. Одностороннее повреждение кохлеарных ядер приводит к односторонней потере слуха. Однако одностороннее повреждение слуховых путей выше кохлеарных ядер не приводит к односторонней потере или ослаблению слуха. С чем это связано?
19. Почему под водой определить источник звука трудней, чем в воздушной среде?
20. В каком слое слуховой коры оканчиваются волокна из медиального ядра коленчатого тела?
21. Что является предпочтительными триггерными стимулами клеток слуховой коры?

ФИЗИОЛОГИЯ ВЕСТИБУЛЯРНОЙ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ

Вестибулярная (гравитационная) сенсорная система участвует в регуляции тонуса скелетных мышц, равновесия и ориентации человека в пространстве наряду со зрительной и соматосенсорной системами.

Адекватным раздражителем для вестибулярной системы является ускорение. Вестибулярная система очень чувствительна к линейным ускорениям (2 см/сек^2), к угловым ускорениям ($2 - 3^\circ/\text{сек}^2$). Дифференциальный порог наклона головы вперёд-назад составляет около 2° , а влево вправо 1° . Импульсы от вестибулорецепторов вызывают перераспределение тонуса скелетной мускулатуры, что обеспечивает сохранение равновесия тела.

Вопросы для самоподготовки:

1. Общий план строения вестибулярной сенсорной системы.
2. Строение и функции периферического отдела вестибулярного анализатора. Строение вестибулярного лабиринта: полукружные каналы (передний и задний вертикальные и горизонтальный каналы) и отолитовый аппарат (утрикулус и саккулус) (*Приложение 15*).
3. Особенности рецепторных образований полукружных каналов. Строение ампулярного гребешка (crista ampularis). Угловое ускорение как адекватный раздражитель вестибулярных рецепторов полукружных каналов (*Приложение 15*).
4. Особенности сенсорного эпителия отолитовых органов. Строение макулы (macula utriculi, macula sacculi). Отолитовая мембрана. Роль кристаллов карбоната кальция – отолитов. Линейное ускорение как адекватный раздражитель вестибулярных рецепторов отолитовых органов.
5. Иннервация сенсорного эпителия вестибулярного аппарата. Особенности строения и типы вестибулярных волосковых клеток. Трансдукция вестибулярных сигналов волосковыми клетками (*Приложение 16*).
6. Центральные вестибулярные пути. Вестибулярный комплекс ядер продолговатого мозга (верхнее, нижнее, латеральное и медиальное вестибулярные ядра). Основные афферентные проекции вестибулярных ядер (медиальный и латеральный вестибулоспинальные тракты, вестибулоокуломоторные, вестибуломозжечковые, вестибулогипоталамические, вестибулоталамические проекции) (*Приложение 17*).
7. Вестибулярные рефлексы (статические и статокINETические). Вестибулоокуломоторный рефлекс. Диагностическое значение нистагама.
8. Центральный отдел вестибулярной сенсорной системы.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ

Работа № 1. Изучение функций вестибулярной сенсорной системы с помощью функциональных проб у человека.

Многочисленные связи вестибулярного аппарата с различными отделами ЦНС обеспечивают разнообразие рефлексов, возникающих при его адекватном раздражении. При вращательном движении наблюдается так называемый нистагм головы, который характеризуется тем, что вначале голова медленно поворачивается в сторону, противоположную направлению вращения, а затем быстро возвращается в исходное положение. При вращении также наблюдаются аналогичные движения глаз — глазной нистагм. Глазной нистагм включает 2 компонента: медленный, являющийся проявлением статокINETического рефлекса на угловое ускорение, и сменяющий его более быстрый компонент неизвестного происхождения. В начале движения при наличии

положительного углового ускорения медленный компонент нистагма всегда направлен в сторону, противоположную направлению вращения (вращательный нистагм). В момент остановки или замедления движения, т. е. при наличии отрицательного углового ускорения, имеют место обратные соотношения (послевращательный нистагм). Вращательный глазной нистагм имеет важное приспособительное значение, так как обеспечивает сохранение нормальной зрительной ориентации и позволяет фиксировать изображение предметов на сетчатке в период вращения.

Функциональное состояние вестибулярного аппарата определяют и оценивают с помощью таких функциональных проб, как вращательная, отолитовая, указательная и др. О возбудимости ампулярного отдела вестибулярного анализатора судят по наименьшей угловой скорости (углу поворота в 1 с), вызывающей в момент остановки ощущение противовращения. У здорового человека эта пороговая скорость соответствует от 0,5° до 4° в 1 сек. (в среднем 1,5° и 1 с). Длительность послевращательного нистагма составляет от 20 до 40 сек.

Оборудование и материалы: кресло Барани, повязка для глаз, секундомер, карандаш.

Ход работы.

1) *Вращательная проба (поствращательный нистагм).* Проба проводится на кресле Барани со скоростью 0,5 об./сек. (угловая скорость превышает пороговую в 100 раз). Глаза испытуемого закрыты. После 10 оборотов кресло внезапно останавливают, просят испытуемого открыть глаза и регистрируют реакции, вызванные раздражением вестибулярного аппарата: глазной нистагм, защитные двигательные реакции мускулатуры шеи, туловища, конечностей, вегетативные реакции (изменения пульса, АД, ЭКГ, дыхания, потоотделения и др.). В норме продолжительность поствращательного нистагма равна 20-40 сек.

2) *Определение порога ощущения противовращения.* Проба характеризует возбудимость вестибулярного анализатора и проводится на вращательном кресле Барани при медленном вращении (0,5 – 5, 0°/сек). Испытуемый с закрытыми глазами ощущает вращение в определенную сторону. Если равномерное вращение продолжается, то он перестает его ощущать. При остановке возникает ощущение противовращения. Сенсорным порогом считается наименьшая угловая скорость, после действия которой при остановке возникает ощущение противовращения. В норме порог равен 1,5 – 4,0°/сек.

3) *Указательная проба в модификации Барани.* Перед испытуемым на расстоянии 0,5 см на уровне его головы устанавливают карандаш. Просят его посмотреть на карандаш, закрыть глаза и указательным пальцем коснуться его верхнего конца. Затем испытуемого вращают в кресле Барани в описанном выше режиме. Сразу же после остановки кресла он протягивает руку вперед и, не открывая глаз, снова пытается коснуться верхнего конца карандаша. Обычно это сделать не удастся, так как рука произвольно отклоняется в сторону вращения. Измеряют расстояние от указательного пальца испытуемого до верхнего конца карандаша, определяя таким образом величину ошибки. Затем просят испытуемого протянуть обе руки вперед под прямым углом к туловищу, вытянуть указательные пальцы и несколько раз привести их в соприкосновение друг с другом сначала при открытых, а затем при закрытых глазах. Вращают испытуемого в кресле Барани 10 раз и повторяют те же самые наблюдения. Измеряют и сравнивают величину ошибок, допущенных во время выполнения задания при открытых и закрытых глазах.

4) *Отолитовая проба.* Просят испытуемого сесть в кресло Барани, закрыть глаза и наклонить голову и туловище вперед на 90°. Вращают кресло с испытуемым со скоростью 0,5 об./сек. После 5 оборотов кресло внезапно останавливают, при этом наблюдают за отклонением корпуса от средней линии в сторону от предшествующего вращения.

После того как у испытуемого определяют пульс, его вращают в кресле Барани в указанном выше режиме. Сразу же после остановки кресла подсчитывают по секундомеру пульс за 10-секундные промежутки времени до восстановления его исходной величины. Наблюдают учащение и урежение пульса (лабиринтно-сердечный рефлекс). Вычисляют в процентах степень максимального изменения пульса и сроки сохранения этих изменений после окончания вращения.

Рекомендации к оформлению работы. Внесите полученные цифровые данные в тетрадь протоколов опытов, сравните выраженность и сроки сохранения глазного послеувращательного нистагма у разных испытуемых, сравните выраженность и направление лабиринтно-сердечного рефлекса у разных испытуемых, оцените длительность послеувращательного нистагма и порог ощущения противовращения, сравните их с нормой.

Работа № 2. Определение роли лабиринтов в регуляции позы и движений

Роль полукружных каналов у лягушки проявляется как в позе, так и во время плавания в воде. После одностороннего разрушения полукружных каналов у лягушки нарушается тонус одной половины тела. После двустороннего разрушения полукружных каналов обращает на себя внимание нарушение плавательных движений.

Цель работы: Определить роль лабиринтов в регуляции позы движений.

Объект исследования, оборудование и материалы: лягушка, скальпель, препаровальная игла, пинцет, ватные тампоны, марля.

Ход работы. Подойти скальпелем к полукружным каналам лягушки легко через полость рта. Для операции берут завернутую в кусочек марли лягушку в левую руку так, чтобы ее спинка лежала на ладони. Пинцетом оттягивают нижнюю челюсть и прихватывают ее марлей, в которую завернута лягушка.

Скальпелем разрезают слизистую оболочку вдоль основной кости. Если раздвинуть края раны, то видно, что от основной кости в поперечном направлении отходят две полуосновные кости. С полуосновной кости скальпелем соскабливают надкостницу. При этом начинает просвечивать белый кружок величиной с просыное зерно, который и представляет собой полукружный канал. В ту область, где просвечивает белый кружок, вкалывают препаровальную иглу, входят в лабиринт и вращательными движениями разрушают его. Через несколько минут, после того как лягушка оправится от операции, наблюдают за ее поведением.

Отмечают, что лягушка принимает характерную позу: с оперированной стороны конечности оказываются несколько подтянутыми, а с противоположной — вытянутыми; голова лягушки и корпус повернуты в оперированную сторону. При прыжках лягушка движется по кругу (манежные движения). Это расстройство координации движения проявляются и при нахождении лягушки в воде; плавательные движения также совершаются по кругу. После разрушения второго лабиринта у лягушки наблюдается компенсация в положении тела при нахождении ее на суше, но плавательные движений остаются нарушенными: они становятся хаотичными.

Рекомендации к оформлению работы: Записать ход операции и наблюдаемую картину в поведении животного. Сделать выводы о роли лабиринтов.

Актуальность темы и связь с клиникой

Клинические методы исследования вестибулярной функции	<p>I. Исследование спонтанных патологических вестибулярных реакций и пробы на координацию движений:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) спонтанный нистагм; 2) нистагм положения; 3) прессорный нистагм;
--------------------------------------------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

	<p>4) координация движений;</p> <p>5) функция статического равновесия;</p> <p>6) функция динамического равновесия;</p> <p>7) непрямая отолитометрия.</p> <p>II. Методы <i>вестибулометрии</i>:</p> <p>1) электронистагмография (ЭНГ) и нистагмометрия;</p> <p>2) видеонистагмография (ВНГ);</p> <p>3) экспериментальные пробы:</p> <p>а) вращательные;</p> <p>б) калорические;</p> <p>в) оптокинетические.</p> <p>(см. работы №№1,2)</p>
Симптомы поражения вестибулярной системы	<p><i>Головокружение</i> может возникать приступообразно, иногда только при определенных положениях головы и туловища. Иногда больному кажется, что все предметы вокруг него вращаются в определенном направлении против или по часовой стрелке, качается земля. Такое головокружение называют <i>системным</i>. Оно весьма характерно для вестибулярных поражений. В отдельных случаях головокружение усиливается при взгляде вверх или резких поворотах головы. На фоне этого симптома могут возникать тошнота, рвота, затемнение сознания.</p> <p><i>Нистагм</i> - ритмичное подергивание глазных яблок. При раздражении вестибулярного аппарата возникает нистагм (быстрый его компонент) в сторону раздражения, при поражении - в противоположную сторону.</p> <p><i>Вестибулярная атаксия (пошатывание) в позе Ромберга</i>: отклонение в сторону пораженного лабиринта при закрывании глаз. Атаксия не сопровождается интенционным дрожанием.</p> <p>Лабиринтные поражения обычно сочетаются с симптомами поражения слухового анализатора.</p> <p><i>Кинетоз</i> - болезнь передвижения, возникает при действии на организм более или менее продолжительных и изменяющихся ускорений, классифицируется по транспортному средству, при передвижении на котором развивается патологический симптомокомплекс (нарушение координации движений, головокружение, тошнота, рвота, бледность, холодный пот, снижение артериального давления).</p>
Нарушения, связанные с повреждением лабиринта	<p><i>Болезнь Меньера</i>. Раздражение или повреждение одного из лабиринтов приводит к асимметрии входов, и как следствие, наблюдаются нистагм, головокружение, тошнота.</p> <p><i>Двусторонняя вестибулопатия</i>. Возникает в основном вследствие интоксикации лекарствами, оказывающими ототоксическое действие.</p> <p><i>Отосклероз</i> – поражение костной капсулы внутреннего уха.</p>

Вопросы для самоконтроля:

1. Какая часть вестибулярного аппарата детектирует линейные, а какая — угловые ускорения головы?
2. Где в саккулусе и утрикулусе расположены волосковые клетки?
3. Что такое отолиты?
4. У больного повреждены полукружные каналы внутреннего уха. Может ли он дать отчет о положении головы в пространстве?
5. Какой нерв передает в мозг информацию от сенсоров равновесия?

6. Чувствительны ли полукружные каналы к угловому движению головы с постоянной скоростью?
7. Перечислите основные ядра вестибулярного комплекса продолговатого мозга.
8. Раздражение вестибулярного аппарата (например, при болезни Меньера, или при катании на карусели) часто сопровождается тошнотой. Какие особенности проводникового отдела вестибулярного анализатора обеспечивают появление данного ощущения? Назовите основные проекции вестибулярных ядер?
9. Что такое нистагм и как его можно продемонстрировать?
10. Какие афферентные сигналы позволяют нервной системе определять положение тела в пространстве и сохранять равновесие?

ФИЗИОЛОГИЯ СОМАТОВИСЦЕРАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Соматовисцеральная система — система, объединяющая нервные механизмы, собирающие сенсорную информацию от всего тела. Общим свойством соматовисцеральной системы является то, что она не образует сенсорные органы, а широко распространена по телу, ее нервные волокна не образуют высокоспециализированные нервы, а входят в состав многочисленных спинномозговых и черепно-мозговых нервов и восходящих трактов спинного мозга.

Висцеральная сенсорная система воспринимает изменения внутренней среды организма и поставляет центральной и вегетативной нервной системе информацию, необходимую для рефлекторной регуляции работы всех внутренних органов. Рецепторами висцеральной сенсорной системы являются *интерорецепторы*.

Классификация соматовисцеральных ощущений

- *механорецептивные*, включающие тактильные ощущения и чувство положения; они стимулируются механическими смещениями некоторых тканей тела; сюда также относятся различные виды механоинтерорецепторов;
- *терморецептивные*, возникающие под действием тепла и холода;
- *хеморецептивные*, возникающие под воздействием газов крови, изменении pH среды и т.п.;
- *болевые(ноцицептивные)*, возникновение которых связано с действием любого фактора, повреждающего ткани.

Вопросы для самоподготовки:

1. Общий план строения соматовисцеральной системы.
2. Общая характеристика видов кожной чувствительности. Типы кожных рецепторов: механорецепторы, терморецепторы и ноцицепторы.
3. Тактильная чувствительность. Типы механорецепторов кожи (медленно адаптирующиеся I и II типов, быстро адаптирующиеся и очень быстро адаптирующиеся). Рецептивные поля и плотность иннервации механорецепторов. Эстезиометрия (*Приложение 18*).
4. Проприоцептивная чувствительность. Виды проприорецепторов (мышечные веретена, сухожильные органы Гольджи, механорецепторы суставных капсул). Миотатический и обратный миотатические рефлексы (*Приложение 19*).
5. Кожная терморецепция. Характеристика тепловых и холодовых терморецепторов. Тоническая и фазическая активность терморецепторов. Адаптация терморецепторов. Нейтральная зона температурной чувствительности. Термозэстезиометрия (*Приложение 20*).
6. Болевая чувствительность. Виды ноцицепторов (A_{δ} -механоноцицепторы и полимодальные C-ноцицепторы). Механизм чувства боли. Виды боли. Компоненты боли. Функциональная характеристика быстрой и медленной боли. (*Приложение 21*).
7. Структурно-функциональная характеристика антиноцицептивной системы (*Приложение 22*).
8. Висцеральная чувствительность. Виды интерорецепторов (механо-, хемо-, терморецепторы и ноцицепторы). Особенности восприятия висцеральной афферентации. Физиологическая роль интерорецепторов в поддержании гомеостаза и регуляции функций организма.
9. Основные пути проведения соматосенсорной афферентации в центральную нервную систему (системы заднего столба и переднебокового канатика) (*Приложения 23*). Соматосенсорные функции ствола мозга.

10. Соматосенсорные проекционные области в коре больших полушарий (корковые зоны SI и SII). Топографическая организация соматосенсорной коры («соматосенсорный гомункулус»). Центробежная регуляция соматовисцеральной чувствительности.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ

Работа № 1. Исследование тактильной чувствительности. Эстеziометрия.

В коже человека находятся рецепторы тактильной, температурной и болевой чувствительности. Тактильные рецепторы расположены на поверхности тела неравномерно. По количеству осязательных точек, приходящихся на единицу поверхности, различные участки кожи располагаются в следующем убывающем порядке: губы, подушечки ногтевых фаланг пальцев рук, нос, лоб, предплечье, шея, спина. Эти же участки кожной поверхности характеризуются и различными порогами дискриминации. Порогом дискриминации называется то наименьшее расстояние между двумя раздражаемыми точками поверхности кожи, при котором два раздражения воспринимаются как отдельные. Чем меньше это расстояние, тем меньше порог и больше чувствительность. Наибольший порог дискриминации на коже спины и груди (40-70 мм). Затем в убывающем порядке порог дискриминации для разных участков тела располагается следующим образом: плечо, предплечье (25-40 мм), лоб (20-25 мм), кончик носа (6-7 мм), ногтевая фаланга пальцев рук (2 мм), кончик языка (1 мм).

Цель работы: определить плотность осязательных точек и пространственный порог тактильной чувствительности для разных участков тела.

Оборудование и материалы: эстеziометр (циркуль Вебера), линейка, вата, спирт.

Ход работы. Работа проводится вдвоем. Для определения порога пространственной чувствительности пользуются эстеziометром (при его отсутствии - чертежным измерителем). Просят испытуемого, сидящего на стуле, закрыть глаза. Эстеziометром с максимально сведенными ножками прикасаются к различным участкам кожи (лоб, кончик носа, ладонная поверхность концевых фаланг пальцев). При этом следят за тем, чтобы обе ножки эстеziометра прикасались к коже одновременно и с одинаковым давлением. Продолжают прикосновения к различным участкам кожи испытуемого в заранее избранной последовательности, постепенно раздвигая ножки эстеziометра, прибавляя каждый раз по 1 мм. Отмечают, на каком расстоянии между ножками и на каком участке кожи испытуемый впервые различает двойное прикосновение. Это и есть порог чувствительности.

Рекомендации к оформлению работы. Найденные величины пространственной чувствительности занесите в таблицу. Сравните полученные результаты и объясните их различия.

Величина пространственного порога тактильной чувствительности различных участков кожи

Исследуемые участки кожи	Пространственный порог чувствительности, мм
<ul style="list-style-type: none"> • Тыльная поверхность кисти • Ладонная поверхность кисти • Поверхность подушечек фаланг пальцев рук • Кончик носа 	

Ответьте на вопросы: Каково физиологическое значение неравномерного распределения тактильных рецепторов в различных участках кожи человека? Зависит ли порог

пространственной тактильной чувствительности от того, насколько ветвится по мере приближения к кожной поверхности нервное волокно?

Работа № 2. Опыт Аристотеля.

Восприятие предметов окружающего мира в значительной степени определяется предшествующим жизненным опытом. На его основании мы воспринимаем предмет одиночным, если он попадает между обращенными друг к другу участками поверхности кожи. Если тот же предмет прикасается одновременно к двум участкам кожи, удаленным друг от друга, то возникает ощущение двух предметов.

Цель работы: убедиться в значении жизненного опыта в процессе восприятия предметов окружающего мира.

Оборудование и материалы: шарик размером с горошину.

Ход работы. Кладут на стол шарик и прикасаются к нему соседними участками кожи конечных фаланг указательного и среднего пальцев. Катают шарик по столу. Затем перекрещивают оба пальца и в таком положении опять прикасаются к шарiku так, чтобы он оказался между перекрещенными пальцами. Вновь катают шарик по столу. В первом случае будет ощущение одного шарика, во втором - двух.

Рекомендации к оформлению работы. Опишите ход опыта и его результаты.

Работа № 3. Обнаружение тепловых и холодовых точек в коже.

Плотность тепловых и холодовых точек в коже неодинакова на единице поверхности. В среднем на 1 см поверхности кожи приходится 12 холодовых и 1-2 тепловых точек. Меньше всего терморецепторов в коже лица, больше всего - в коже конечностей.

Ощущения, появляющиеся при изменении температуры кожи, обусловлены:

- исходной температурой кожи (с 33°C снижается до 32°C – ощущение холода, с 31°C повышается до 32°C – ощущение тепла). При низкой температуре кожи (28°C) порог для появления ощущения тепла высокий, а для появления ощущения холода – низкий. При более высокой исходной температуре тепловой порог снижается, а холодовой возрастает;

- скоростью изменения температуры кожи (если скорость превышает $6^{\circ}\text{C}/\text{мин}$, то она мало влияет на тепловой или холодовой пороги; при более медленном ее изменении пороги постепенно повышаются);

- площадью кожи, на которую действует стимул (пространственная суммация в нервных центрах).

Некоторые медленноадаптирующиеся механорецепторы возбуждаются охлаждением. Более холодный из двух одинаковых грузов, положенных на руку, кажется тяжелее более теплого (иллюзия Вебера).

Очень сильное нагревание (например, слишком горячая вода в ванне) часто вызывает парадоксальное чувство холода. Вероятно, оно возникает потому, что холодовые рецепторы, обычно «молчащие» при температуре выше 40°C дают кратковременную импульсацию, т.е. ведут себя как чувствительные к горячему ноцицепторы.

Цель работы: доказать раздельное существование двух видов температурных рецепторов и определить их примерное количество на площади в 1 см^2 .

Оборудование и материалы: булавки, трафарет с квадратным отверстием площадью 1 см^2 , лед, горячая вода (около 50°C). Можно использовать прибор термоэстезиометр.

Ход работы.

1) **Обнаружение тепловых и холодовых точек в коже.** Нагретой булавочной головкой раздражают различные точки кожи тыльной поверхности кисти. В одних точках испытуемый ощущает прикосновение, в других - тепло. Отметьте тепловые точки

карандашом. Прикасаясь к коже холодными булавками, отметьте точки, реагирующие на холод. Сравните распределение холодных и тепловых точек на коже тыльной поверхности кисти.

Аналогичным образом исследуйте распределение холодных точек на радиальной поверхности предплечья и крыльях носа.

Наливают в пробирки воду разной температуры. Каждой пробиркой прикасаются к коже лица, затем к слизистой оболочке губ. Отметьте, части тела более чувствительные к теплу и холоду.

2) *Адаптация к температурному раздражителю:* в три сосуда наливают воду температурой 10⁰С, 25⁰С, 40⁰С. Опускают левую руку в сосуд с водой температурой 10⁰С, правую - в воду 40⁰С. Затем обе руки переносят в сосуд с водой температурой 25⁰С. Отметьте, есть ли различия в тепловых ощущениях рук.

3) *Влияние величины раздражаемой поверхности кожи на интенсивность температурного ощущения.* Кисть одной руки погружают в сосуд с водой температурой 29⁰С. В другом сосуде температуру воду подбирают равную ей, по мнению испытуемого, температуру, погружая в воду один палец другой руки. Сравнить фактическую температуру.

4) *Температурные последовательные образы.* Прикладывают пробирку с холодной водой к коже лба на несколько минут. Отмечают длительность ощущения холода после удаления пробирки. Затем ритмически касаются кожи лба охлажденной пробиркой со скоростью 1—2 касания в секунду. Отметьте, в каком случае прикосновения ощущаются как отдельные, а в каком как непрерывные.

Аналогичным образом проводят исследования температурных последовательных образов, используя пробирку с теплой водой.

Рекомендации к оформлению работы: полученные результаты занести в таблицу.

Результаты опыта "Термозестезиометрия"

Исследуемые участки кожи	Число определенных точек	
	ХОЛОДОВЫХ	ТЕПЛОВЫХ
Тыльная поверхность кисти Ладонная поверхность кисти Поверхность подушечек фаланг пальцев рук Кончик носа		

Дайте сравнительную характеристику локализации терморецепторов кожи различных участков тела. Сделайте заключение о влиянии адаптация к температурному раздражителю, величины раздражаемой поверхности кожи и последовательных образов на температурные ощущения.

Работа № 4. Исследование проприоцептивной чувствительности.

Цель работы: исследовать роль афферентных импульсов от проприорецепторов двигательного аппарата в воспроизведении движений, взаимосвязь сенсорных систем в локализации тактильных раздражений.

Оборудование и материалы: лист бумаги, карандаши, линейка.

Ход работы.

1) *Воспроизведение пассивных движений.* Испытуемый встает перед столом, на котором лежит лист бумаги, берет в правую руку карандаш и закрывает глаза (глаза должны оставаться закрытыми на протяжении всего опыта). Экспериментатор берет руку испытуемого и устанавливает ее в исходное положение, которое должно быть отмечено на бумаге; точкой. Затем экспериментатор отрывает от бумаги руку испытуемого,

переносит ее на некоторое расстояние от исходной точки вправо или влево, опускает, задерживает ее на 5 с, отмечает это место и возвращает руку в исходное положение.

Через 10 сек и 60 сек. испытуемый должен воспроизвести пассивное движение, заданное экспериментатором. При этом последний делает отметку на бумаге, возвращает руку испытуемого в исходное положение. Таким же образом исследуют воспроизведение пассивных движений руки испытуемого снизу вверх и сверху вниз. Измеряют расстояние между точкой, поставленной после пассивного движения, и точками, отражающими активные движения испытуемого.

Сравните точность воспроизведения движений у разных лиц в группе, а также зависимость запоминания положения и движения от времени после пассивного перемещения руки.

2) *Взаимосвязь сенсорных систем в локализации тактильных раздражений.* Слегка прикасаются к ладони испытуемого, глаза которого закрыты, карандашом или кончиком пера. Испытуемый должен другим карандашом отметить место прикосновения. Прodelывают то же, нанося тактильное раздражение на кожу плеча и предплечья. Измеряют расстояния между точками - заданными и указанными.

Рекомендации к оформлению работы: *Опишите ход работы и дайте объяснение полученным результатам. Объясните способность человека воспроизводить пассивные движения и локализовать тактильные раздражения.*

Работа № 5. Иллюзия массы при различии объема предметов.

Иллюзия массы имеет в своей основе выработанные у каждого человека временные связи между зрительными и двигательными анализаторами. При подъеме больших грузов развивается большее мышечное усилие, чем при подъеме малых грузов. При зрительной оценке обычно более тяжелым бывает предмет, имеющий большие размеры.

Цель работы: убедиться в значении жизненного опыта (зрительной и кинестетической системы) в восприятии предметов окружающего мира.

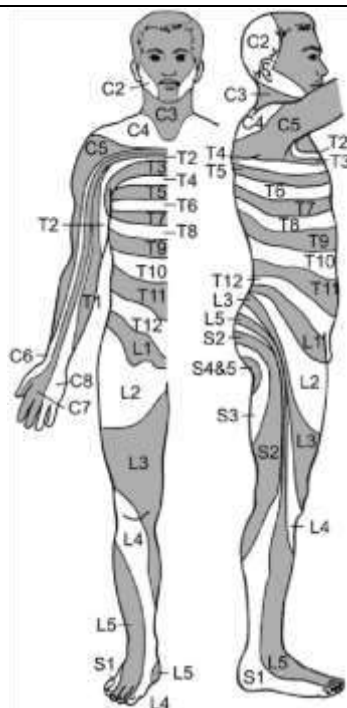
Оборудование и материалы: два куба одинаковой массы (500 г) и цвета из различных материалов.

Ход работы. На столе находятся два куба различной величины, изготовленные из материала с разной плотностью. Поднимают сначала один куб, затем другой. Большой куб при субъективном определении его массы покажется легче, чем маленький. Повторяют опыт при условии, когда испытуемый не видит кубы (поднимая их за тесемки). После этого взвешивают кубы и убеждаются, что масса их одинакова;

Рекомендации к оформлению работы: *сделайте вывод о значении зрения и кинестезии в оценке массы предметов.*

Актуальность темы и связь с клиникой

Методы исследования чувствительности, топической диагностики и лечения



Распределение чувствительности кожи соответственно периферическим нервам и сегментам спинного мозга. **Дермотомы.** Исследуя чувствительность, врач получает субъективную информацию больного об ощущениях, которые возникают у него во время раздражения рецепторного аппарата. **Дерматомную карту,** представленную на рисунке, можно использовать для определения уровня поражения спинного мозга по возникающему в результате нарушению чувствительности на периферии, для диагноза заболеваний внутренних органов. (Рис. Charles C. Thomas, Publisher, Ltd., Springfield, Illinois) [Grinker R.R., Sahs A.L. Neurology, 6th ed. Springfield, I.L.: Charles C. Thomas, 1966; с измен.)

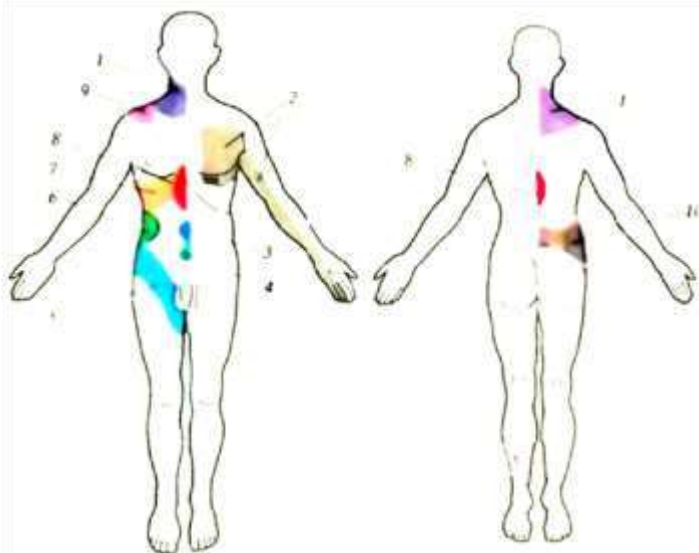


Схема расположения на туловище и конечностях некоторых зон Захарьина-Геда (Шмидт Р.Ф. с соавтр, 2021), в которых может появляться отраженная боль при ряде заболеваний внутренних органов: 1 - легких и бронхов; 2 - сердца; 3 - кишечника; 4 - мочевого пузыря; 5 - мочеточника; 6- почек; 7 и 9 - печени; 8 - желудка, поджелудочной железы; 10 - мочеполовой системы. **Зоны Захарьина-Геда** - определённые зоны кожи, в которых часто появляются отраженные боли, проецируются болевые ощущения от поражённых внутренних органов, а также появляется болевая и температурная гиперестезия.

	<p><i>Иглорефлексотерапия</i> - направление в традиционной китайской медицине, в котором воздействие на организм осуществляется специальными иглами через особые точки на теле посредством введения их в эти точки. Считается, что эти точки находятся на меридианах, по которым циркулирует «жизненная энергия». Метод используется для снятия боли или в лечебных целях.</p>
<p>Нарушения чувствительности</p>	<p><u>Количественные нарушения чувствительности.</u> Уменьшение интенсивности чувствительности ощущения — <i>гипоэстезия</i> или полная утрата - <i>анестезия</i>. Повышение чувствительности - <i>гиперестезия</i> связана со снижением порога восприятия того или иного раздражения. <i>Гипоалгезия, аналгезия</i> — понижение или отсутствие болевой чувствительности.</p> <p>К <u>качественным нарушениям</u> относится извращение восприятия внешних раздражений, например: возникновение ощущения боли при холодном или тепловом раздражении — <i>термалгия</i>, ощущение большей величины осязаемого предмета — <i>макроестезия</i>, ощущение множества предметов вместо одного — <i>полиестезия</i>, ощущение раздражения не в месте его нанесения — <i>аллоестезия</i>, ощущение раздражения в симметричном участке с другой стороны - <i>аллохейрия</i>, неадекватное восприятие различных раздражений — <i>дизестезия</i>. К расстройствам чувствительности относят <i>парестезии</i> — не связанные с каким-либо внешним воздействием разнообразные ощущения (бегание мурашек, онемения, покалывания, одеревенения участков кожи, боли в корнях волос и т.п.).</p> <p><i>Фантомные ощущения</i> - ложное ощущение, иллюзия присутствия утраченной части тела.</p> <p><i>Каузалгия</i> - интенсивная жгучая боль в зоне иннервации частично поврежденного периферического нерва, содержащего большое число симпатических вегетативных волокон.</p>
<p>Особенности висцеральной боли</p>	<p>Локальные поражения внутренних органов редко вызывают болевые ощущения, в отличие от повреждения кожи. Для возникновения висцеральной боли необходимо одновременное диффузное возбуждение нервных волокон во всем органе.</p> <p>Практически все болевые сигналы от внутренних органов поступают по волокнам типа С - это медленная боль со всеми ее характеристиками (ноющая, мучительная, плохо локализуемая). Путь истинной висцеральной боли – афференты от внутренних органов (висцеральные афференты). Поэтому истинная висцеральная боль часто возникает в виде отраженной боли.</p> <p>Причины истинной висцеральной боли:</p> <ul style="list-style-type: none"> ишемия (кислые продукты и продукты тканевой дегенерации стимулируют ноцицепторы); раздражение ноцицепторов брюшины кислым содержимым ЖКТ + дегенерация тканей (переваривание) под действием протеолитических ферментов (прободение язвы желудка); спазм полого органа (механическая стимуляция болевых окончаний); перерастяжение полого органа в результате его переполнения (механическая стимуляция болевых окончаний + сдавливание сосудов = ишемическая боль).

Париетальная боль	<p>Связана с раздражением париетальной брюшины. Обычно бывает сильно выражена ввиду более обильной иннервации париетальной брюшины нервными волокнами. Путь париетальной боли по нервным волокнам достигает тех же участков спинного мозга, что и болевые пути от соответствующих участков кожи, и далее по спиноталамическому пути в головной мозг. Поэтому париетальная боль локализуется непосредственно над болезненной областью.</p> <p>Если орган прилегает к париетальной брюшине, его поражение может одновременно вызывать отраженную боль и париетальную боль. Например, при воспалении аппендикса болевые импульсы идут в составе висцеральных афферентов и входят в СМ на уровне T10-11, при этом истинная висцеральная боль отражается в области пупка и имеет ноющий, спастический характер. Если в воспалительный процесс вовлекается париетальная брюшина, это вызывает острую боль непосредственно в правой подвздошной области.</p>
--------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Вопросы для самоконтроля:

1. Какие рецепторы кожи млекопитающих являются медленно адаптирующимися, а какие - быстро адаптирующимися?
2. Стимулы какого типа воздействуют на тельца Пачини? Каким образом их гистологическая структура адаптирована к их функции?
3. Почему мы не ощущаем кольцо, которое носим постоянно на пальце, и в то же время отчетливо чувствуем, что на этот палец села муха?
4. Расстояние между двумя волосками Фрея 20 мм. Чем будет отличаться ощущение от прикосновения такой парой волосков к коже спины и ладони?
5. Что позволяет определить эстезиометрия?
6. Азбука Брайля для слепых представляет собой различные совокупности выпуклых точек. Ощупывая их кончиками пальцев, слепой человек «читает» буквы. У зрячих людей способность к такому «чтению» выражена значительно хуже. Объясните причину этих различий.
7. Если закрыть глаза и катать двумя соседними не перекрещенными пальцами горошину, то возникает ощущение одной горошины. Если делать то же самое перекрещенными пальцами, возникает ощущение двух горошин (опыт Аристотеля). Чем объясняется этот феномен?
8. Где располагаются первичные и вторичные соматосенсорные области коры больших полушарий?
9. В каком слое соматосенсорной коры оканчиваются соматосенсорные волокна?
10. Что означает термин «соматосенсорный гомункулус»?
11. Опишите неврологические нарушения после одностороннего перерыва спинного мозга (синдром Броуна — Секара).
12. Почему у больных с повреждением заднего столба сильно понижена способность распознавать предметы на ощупь?
13. Объясните феномен возникновения «парадоксального чувства холода», например, при быстром погружении в горячую ванну.
14. Что такое нейтральная зона температурной чувствительности?
15. Дайте объяснение феномена температурного контраста. От каких еще факторов зависит температурное ощущение?
16. На человека действует болевой раздражитель. Можно ли, не спрашивая отчета об его ощущениях, узнать, что он чувствует боль?

17. Что такое отраженная боль? Почему она возникает? В каком участке поверхности тела возникает отраженная боль?
18. Что такое проецируемая боль? Какое клиническое значение имеют зоны Захарьина-Геда?
19. Дайте определение висцеральной и париетальной боли. В чем особенности данных видов болевой чувствительности?
20. Физиологические механизмы работы антиноцицептивной системы.

ФИЗИОЛОГИЯ ВКУСОВОЙ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ

Функция вкусовой сенсорной системы состоит в оценке качества пищи или отвергаемых веществ.

Адекватным раздражителем вкусовой системы служат *растворенные в слюне молекулы органических или неорганических веществ*, которые поступают в полость рта при приеме пищи и взаимодействуют с хеморецепторными клетками языка и ротовой полости.

Вопросы для самоподготовки:

1. Общий план строения вкусовой сенсорной системы.
2. Характеристика периферического отдела вкусового анализатора. Вкусовые сосочки (нитевидные, листовидные, грибовидные и желобоватые), их количество, разновидности и локализация (*Приложение 24*).
3. Строение вкусовых почек. Пространственное распределение и особенности иннервации вкусовых почек
4. Условия действия вкусовых веществ на рецепторную клетку вкусовых почек. Абсолютная и относительная вкусовая чувствительность. Оценка порога вкусового восприятия (густометрия). Зоны специфической чувствительности поверхности языка («вкусовая карта языка»).
5. Центральные проекции вкусового анализатора (ядро одиночного пути, вентральное заднее медиальное ядро таламуса) (*Приложение 25*).
6. Механизмы трансдукции вкусовых сигналов (восприятие соленых, кислых, сладких, горьких вкусовых стимулов и «умами»). (*Приложение 26*).
7. Корковое представительство вкусового анализатора (нижняя часть постцентральной извилины, островковая зона).

Вопросы для самоконтроля:

1. Перечислите основные сенсорные качества вкуса у человека. Как они связаны с потребностями существования в биологическом мире?
2. Как вкусовые почки распределены по поверхности языка и как они иннервированы?
3. Вкусовые сосочки содержат большое количество холинэстеразы. К какому типу рецепторов они относятся - первично-чувствующих или вторично-чувствующих?
4. Можете ли Вы найти нечто общее между ощущением горького вкуса хинина и борьбой с «закладываем» ушей в самолете?
5. Нарисуйте схему, объясняющую клеточную структуру типичной вкусовой клетки человека.
6. Опишите молекулярную биологию одного из типов вкусовых рецепторных клеток.
7. Опишите, как рецептор соленого контролируется гормонально.
8. Где располагаются корковые вкусовые области?
9. Если во время сильного волнения проверить вкусовые ощущения человека, то они будут усилены или ослаблены по сравнению с обычным состоянием?
10. Объясните коммерческое значение исследований по биологии вкуса.

ФИЗИОЛОГИЯ ОБОНЯТЕЛЬНОЙ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ

Обонятельная сенсорная система - сенсорная система, осуществляющая восприятие, передачу и анализ обонятельных ощущений и участвующая в регуляции и формировании мотивационного поведения.

Адекватным раздражителем для обонятельной системы являются *молекулы пахучих веществ*. Существует большое количество классификаций запахов.

Функции обонятельной сенсорной системы:

1. Детекция пищи на привлекательность, съедобность и несъедобность.
2. Мотивация и модуляция пищевого поведения.
3. Настройка пищеварительной системы на обработку пищи по механизму безусловных и условных рефлексов.
4. Запуск оборонительного поведения за счёт детекции вредных для организма веществ или веществ, связанных с опасностью.
5. Мотивация и модуляция полового поведения за счёт детекции пахучих веществ и феромонов.

Вопросы для самоподготовки:

1. Общий план строения обонятельной сенсорной системы.
2. Характеристика периферического отдела обонятельного анализатора. Обонятельный эпителий, его локализация и строение (*Приложение 27*).
3. Строение обонятельной рецепторной клетки и ее функциональные особенности (высокая чувствительность и быстрая адаптация).
4. Теории восприятия запахов. Классификации запахов. Порог обонятельной чувствительности. Ольфактометрия. Нарушения обонятельной функции (гипоосмия, аносмия, паросмия, обонятельные галлюцинации).
5. Механизм возбуждения обонятельных клеток (*Приложение 28*).
6. Обонятельные луковицы. Основные нейронные связи в обонятельной луковице. Обонятельный тракт (*Приложение 29*).
7. Центральные проекции обонятельного анализатора (препириформная кора, пириформная кора, медиально-дорсальное ядро таламуса, орбито-фронтальная кора, латеральный гипоталамус, миндалина, гиппокамп, ретикулярная формация ствола мозга).
8. Вомероназальный орган. Восприятие феромонов.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ ПО ТЕМЕ «ВКУСОВАЯ И ОБОНЯТЕЛЬНАЯ СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ»

Работа № 1. Исследование вкусовой чувствительности

Цель работы: определить вкусовую чувствительность разных участков языка у человека; проверить наличие способности к восприятию запаха у человека; провести анализ некоторых физиологических функций слюны человека.

Оборудование и материалы: сухарный порошок, хлеб/ сахарный порошок, ломтик лука, вода с примесью уксуса; растворы: а) солянокислого хинина 1%; б) хлористого натрия 0,001%, 0,01%, 0,1%, 1%; в) раствор сахара 1%; г) 1% лимон-¹, пая кислота; стерильная, вата, деревянные палочки, чистая глазная пипетка, набор веществ с различным запахом.

Ход работы.

Опыт № 1. Определить локализацию вкусовой чувствительности языка, прикасаясь к разным зонам его: на спинке, корне, краях языка, кончиком ватного тампона, смоченного

в одном из следующих растворов: а) 1 % солянокислого хинина, б) 1% раствора сахара, в) 1% хлористого натрия, г) 1% лимонной кислоты. Записать результаты наблюдения.

Опыт № 2. Определить порог чувствительности для раствора хлористого натрия. С этой целью испытуемому на кончик языка (но не прикасаясь к языку) наносят из пипетки каплю раствора и предлагают сделать глоток. Испытуемый должен определить вкус раствора. Опыт начинают с минимальной концентрация и продолжают увеличивать концентрацию до тех пор, пока испытуемый точно не определит вкус наносимого раствора. Найденную концентрацию принимают за порог данной вкусовой чувствительности.

Опыт № 3 Значение слюны для апробации пищи.

Осушить поверхность языка марлевым тампоном, на сухую поверхность его положить поочередно сахар-порошок, соль-порошок. После действия каждого из указанных раздражителей прополоскать ротовую полость водой. Отметить возможность возникновения вкусовых ощущений.

Опыт № 4. Связь вкусовых и обонятельных ощущений для апробации пищи.

1. При закрытом носе прополоскать рот водой с примесью: уксуса, затем открыть нос и сравнить ощущения.

2. При закрытом носе жевать кусочек лука, затем открыть нос и сравнить ощущения.

Рекомендации к оформлению работы: описать, зарисовать схему распределения на поверхности языка точек, воспринимающих те или другие вкусовые раздражения; в каждом опыте написать результаты наблюдений.

Работа № 2. Исследование рецепторов обоняния

Оборудование и материалы: пахучее вещество (ванилин, камфора, нафталин и т.п.).

Ход работы.

Опыт № 1. При закрытых глазах нюхать различные пахучие вещества и определить их характер по запаху. Отметить роль нюхательных движений.

Опыт № 2. Адаптация обоняния

Испытуемый подносит пробирку с пахучим веществом к одному из носовых ходов и делает частые «нюхательные» вдохи до тех пор, пока исчезает ощущение запаха взятого пахучего вещества.

После этого таким же образом исследуется другое пахучее вещество (необходимо удостовериться, сохраняется ли способность восприятия другого запаха). Далее работающие должны заметить время восстановления чувствительности к первому пахучему веществу (первое, например, нафталин, второе – камфора и т. п.).

Рекомендации к оформлению работы: Результаты наблюдений и выводы занести в протокол.

Актуальность темы и связь с клиникой

Методы исследования вкуса	Для идентификации вкусов модельные растворы, указанные в таблице, готовят из эталонных веществ, соответствующих основным категориям вкусов.		
	Вкус	Эталонное вещество	Концентрация, г/куб. дм
	Кислый	Кристаллическая лимонная кислота (моногидрат)	1,20
	Горький	Кристаллический кофеин (моногидрат)	0,54

	Соленый	Безводный хлорид натрия	4,00
	Сладкий	Сахароза	24,00
	"Умами"	Глутамат натрия	2,00
	Металлический	Сульфат железа семиводный	0,016
Виды нарушения вкуса	<p>Нарушения вкуса возникают в тех случаях, когда затрудняется оценка вкуса какого-либо вещества на уровне рецепторных клеток вкусовой почки (транспортные потери); при повреждении рецепторных клеток (сенсорные нарушения), а также при повреждении вкусовых афферентных нервов и центральных отделов вкусового анализатора (невральные нарушения).</p> <p><i>Агевзия</i> - уменьшение или потеря восприятия вкуса.</p> <p><i>Дисгевзия</i> - искажение вкуса.</p> <p><i>Выпадение вкуса на передней половине языка</i> часто наблюдается при параличе Белла.</p>		
Методы исследования обоняния	<p>Абсолютные пороги обонятельной чувствительности у человека определяются с помощью <i>ольфактометров</i>, позволяющих втягивать носом воздух из емкостей с дозированной концентрацией пахучего вещества. При продолжительном действии пахучих молекул на обонятельные рецепторы происходит их <i>адаптация</i>, в результате которой человек перестает воспринимать запах не только действующего вещества, но и всех других веществ со сходным запахом (<i>гетерогенная адаптация</i>). Нарушения обоняния обусловлены чаще всего затрудненным доступом пахучих веществ к обонятельному эпителию, а также поражениями самого эпителия или проводящих путей.</p>		
Виды нарушения обоняния	<p><i>аносмия</i> – отсутствие; <i>гипосмия</i> – понижение;</p> <p><i>гиперосмия</i> – повышение обонятельной чувствительности;</p> <p><i>паросмия</i> – неправильное восприятие запахов, нарушение дифференцировки;</p> <p><i>обонятельные галлюцинации</i> - возникают обонятельные ощущения при отсутствии пахучих веществ; <i>обонятельная агнозия</i> - человек ощущает запах, но его не узнает.</p>		
Ароматерапия	<p>Обонятельные ощущения могут сопровождаться возникновением положительных или отрицательных эмоций, возникающих в результате активации лимбической системы. На этом свойстве запахов основано применение благовоний, ароматических эссенций, духов, а также различных поглотителей неприятных запахов. Ароматерапия учитывает свойства отдельных запахов (например, лимона, жасмина, лаванды и т. п.) и вырабатывает рекомендации для их использования в терапевтических целях. Неприятные запахи (например, сероводорода, сернистого аммония, продуктов гниения) действуют неблагоприятно на ряд физиологических функций: они могут вызывать тошноту, раздражительность, изменения артериального давления и ритма сокращений сердца.</p>		

Феромоны	Феромонами называют химические вещества, которые вырабатываются специальными железами, выделяются во внешнюю среду и влияют на поведение других представителей вида (в основном, полового и агрессивного). Вомероназальный орган, описанный ранее только у новорожденных, сохраняется и во взрослом состоянии человека. Он расположен у основания носовой перегородки и содержит рецепторные клетки с ворсинками, способными присоединять половые феромоны.
-----------------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Вопросы для самоконтроля:

1. В чем разница между вкусовыми и обонятельными рецепторными клетками?
2. Что такое раковины носовых ходов и какую функцию они выполняют в обонянии?
3. Имеет ли обонятельный эпителий топографическую организацию?
4. Что позволяет определить ольфактометрия?
5. Есть в обонятельной системе аналогии с наследуемыми дефектами цветовосприятия в сетчатке?
6. Объясните причину значительного снижения обонятельной чувствительности при насморке?
7. Что такое anosmia?
8. В какую часть мозга направляется обонятельная информация?
9. Объясните, на чем основаны положительные эффекты ароматерапии?
10. У человека наблюдаются обонятельные галлюцинации. С нарушениями функций какой области коры головного мозга могут быть связаны такие изменения восприятия?
11. К детектированию каких типов молекул-одорантов специализирован вомероназальный орган?
12. Опишите афферентный путь от вомероназального органа к мозгу. Почему место назначения этих волокон существенно?

Рекомендуемая литература

1. Нормальная физиология: учебник для вузов / под общ. ред. Б. И. Ткаченко. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2016. – 688 с. ISBN 978-5-9704-3664-6
2. Фундаментальная и клиническая физиология: Учебник для студентов высших учебных заведений/ Под ред. А.Г. Камкина и А.А. Каменского. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 1072 с. ISBN 5-7695-1675-5
3. Физиология человека: учебник для вузов / В. М. Покровский [и др.]; под общ. ред. В. М. Покровского, Г. Ф. Коротько. – М.: Медицина, 2003. – 656 с.
4. Физиология человека: учебник для студ. высш. мед. проф. образования / Н. А. Агаджанян [и др.]; под ред. В. М. Смирнова. 4-е изд., испр. – М.: Издательский центр «Академия», 2012. – 480 с.
5. Судаков, К. В. Нормальная физиология: учебник для вузов / К. В. Судаков. – М.: Медицинское информационное агентство, 2006. – 920 с.
6. Гайтон А.К., Холл Д.Э. Медицинская физиология / А.К. Гайтон, Дж. Э. Холл/ Пер. с англ.; под ред. В.И. Коробина. – М.: Логосфера, 2008. – 1296 с. ISBN 987-5-98657-6
7. Камкин А.Г., Киселева И.С. Атлас по физиологии. В 2 томах. Том 2. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. – 448 с. ISBN 978-5-9704-1594-8, 978-5-9704-1596-2
8. Физиология человека: в 3-х томах. Том 1. Пер. с англ./ Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. – М.: Мир, 2007. ISBN: 5-03-003575-3, ISBN доп.: 5-03-003574-5
9. Физиология человека: в 3-х томах. Том 2. Пер. с англ./ Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. – М.: Мир, 2007. ISBN: 5-03-003576-1 ISBN доп. : 5-03-003574-5
10. Физиология человека: в 3-х томах. Том 3. Пер. с англ./ Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. – М.: Мир, 2007. ISBN: 5-03-003577-X, ISBN доп. : 5-03-003574-5
11. Физиология человека с основами патофизиологии. В 2-х томах. Том первый Пер. с англ./ Под ред. Шмидта Р.Ф., Ланга Ф., Хекманна М. Лаборатория знаний, 2019. ISBN: 978-5-906828-31-6
12. Камкин А.Г., Киселева И.С. Физиология и молекулярная биология мембран клеток. – М.: Academia, 2008. – 592 с. ISBN: 978-5-7695-4099-8

Список использованной литературы

1. Атлас по физиологии. В двух томах. Том 1: учеб. пособие / А.Г. Камкин, И.С. Киселева. – 2010. 408 с.: ил.
2. Гайтон А.К., Холл Д.Э. Медицинская физиология / А.К. Гайтон, Дж. Э. Холл/ Пер. с англ.; под ред. В.И. Коробина. – М.: Логосфера, 2008. – 1296 с. ISBN 987-5-98657-6.
3. Дашевский А.И. О корреляции основных элементов анатомо-оптической системы глаза. Офтальмологический журнал. 1956; 4:209-213.
4. Зенков Л.Р. Клиническая энцефалография с элементами эпилептологии. – М.: МЕД пресс-информ, 2002. – 368 с.
5. Зильбернагель С., Деспопулос А. Наглядная физиология/ Пер. с англ. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Лаборатория знаний, 2019. – 424 с. ISBN 978-5-00101-042-5.
6. Коровина Е.С., Сергеева М.С., Захаров А.В., Пятин В.Ф. Нейрофизиология моторного воображения в практике нейрореабилитации и технологии ИМК // Наука и инновации в медицине. Т.4 (3): 30-35, 2019.
7. Малыгин А.В., Хадарцев А.А., Токарев А.Р., Наумова Э.М., Валентинов Б.Г., Трусов С.В. Транскраниальная электростимуляция / Под ред. В.П. Лебедева. — 2021. — 224с. ISBN 978-5-91674-638-9
8. Наглядная физиология/ С. Зильбернагель, А. Деспопулос;пер. с англ. — 2-е изд., перераб. и доп., электрон. — М.: Лаборатория знаний, 2020. — 424 с.
9. Николс Дж., Мартин Роберт, Валлас Брюс, Фукс Пол. От нейрона к мозгу /Пер. с англ. М.П. Балабана, А.В. Галкина, Р.А. Гениатуллина, Р.Н. Хазипова, Л.С. Хируга. – М.: Едиториал УРСС, 2003. – 672 с. ISBN 5-354-00162-5.
10. Нормальная физиология: учебник для вузов / под общ. ред. Б. И. Ткаченко. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2016. – 688 с. ISBN 978-5-9704-3664-6
11. Огулов А., Современные методы диагностики в висцеральных практиках. – М.: Издательство «Огулов-центр», 2021. – 249 с. ISBN 978-5-98541-020-4.
12. Сергеева М.С., Коровина Е.С., Романчук Н.П., Алексеева А.С., Захаров А.В., Пятин В.Ф. Особенности сложной сенсомоторной реакции на релевантные стимулы персонализированной виртуальной реальности у молодых людей // Наука и инновации в медицине. 4 (3): 36-40, 2019.
13. Физиология человека: в 3-х томах. Том 1. Пер. с англ./ Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. – М.: Мир, 2007. ISBN: 5-03-003575-3, ISBN доп.: 5-03-003574-5.
14. Физиология человека: в 3-х томах. Том 2. Пер. с англ./ Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. – М.: Мир, 2007. ISBN: 5-03-003576-1 ISBN доп.: 5-03-003574-5.
15. Физиология человека: в 3-х томах. Том 3. Пер. с англ./ Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. – М.: Мир, 2007. ISBN: 5-03-003577-X, ISBN доп. : 5-03-003574-5.
16. Фундаментальная и клиническая физиология: Учебник для студентов высших учебных заведений/ Под ред. А.Г. Камкина и А.А. Каменского. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 1072 с. ISBN 5-7695-1675-5.
17. Физиология человека с основами патофизиологии: в 2 т. Т. 1 / под ред. Р. Ф. Шмидта, Ф. Ланга, М. Хекманна; пер. с нем. под ред. М. А. Каменской и др. 2-е изд., испр., электрон. М.: Лаборатория знаний, 2021. 540 с.
18. Шеперд Г. Нейробиология: В 2 т. М.: Мир, 1987. Т.1. С.21—52, 78—127, 129—234; Т.2. С.47—160, 190—215, 217—328
19. Grinker R.R., Sahs A.L. Neurology, 6th ed. Springfield, I.L.: Charles C. Thomas, 1966, pp. 498-521.

Приложения

Приложение 1. Основные структурные компоненты зрительной системы:

- 1) **Глазное яблоко** – фокусировка изображения и его рецепция;
- 2) **Зрительные нервы** - передача зрительной информации выходных нейронов сетчатки ядрам таламуса и гипоталамуса;
- 3) **Подкорковые центры** – претектальная область среднего мозга (зрачковый рефлекс), верхние бугры четверохолмия (глазодвигательные рефлексy и ориентировочные реакции), латеральные коленчатые тела (ЛКТ) (восприятие зрительной информации), гипоталамус (синхронизация циркадианных ритмов);
- 4) **Первичная и вторичная зрительная кора.** Из первичной зрительной коры (поле 17, V1) информация поступает во вторичную зрительную (V2) и ассоциативную кору, где происходит объединение данных обо всех качествах наблюдаемых объектов.

Вспомогательный аппарат глаза:

К вспомогательному аппарату глаза относятся: брови, ресницы, веки, слезный аппарат, капсула глаза, глазница, наружные мышцы глаза: 4 прямых, 2 косых.

Функции наружных мышц глаза:

- 1) Фиксация глазного яблока в глазнице
- 2) Обеспечение бинокулярного зрения (пространственная оценка)
- 3) Произвольные содружественные движения глазных яблок
- 4) Участие в аккомодации глаза – конвергенция и дивергенция оптических осей глаза
- 5) Организация саккад.

Оболочки глазного яблока:

- Фиброзная (склера, роговица)
- Сосудистая (собственно сосудистая, хрусталик, радужка, камеры, цилиарные мышцы, цинновы связки)
- Сетчатая оболочка.

Приложение 2. Рефракция

Для фокусирования изображения предмета на сетчатку световые лучи преломляются в диоптрическом (светопреломляющем) аппарате глаза.

Изображение на сетчатке: действительное, уменьшенное, перевернутое.

Светопреломляющий (диоптрический) аппарат глаза представлен: слезной жидкостью, роговицей, жидкостью передней и задней камеры глаза, хрусталиком, стекловидным телом. Преломляющая сила оптических сред глаза составляет около 58 - 70 диоптрий, из них около 43 приходится на роговицу, около 13 - 26 - на хрусталик (в зависимости от величины кривизны).

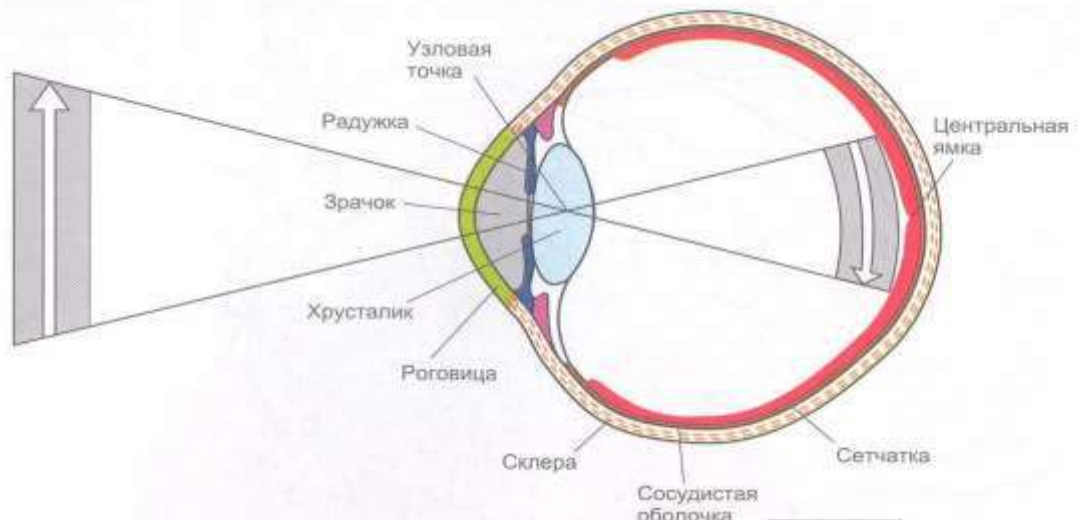


Рис. 5. Рефракция (Дашевский А.И., 1956 с изменениями).

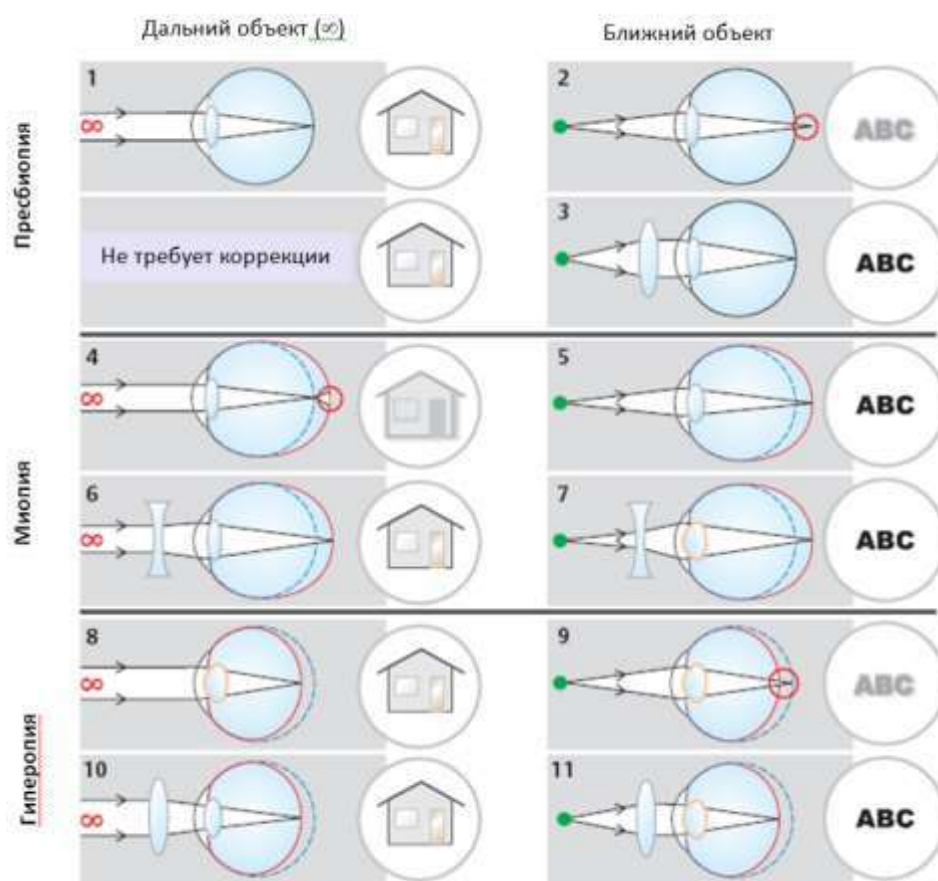


Рис. 6. Нарушения преломления (рефракции) (Дашевский А.И., 1956 с изменениями).

Пресбиопия (1-3). По мере старения человека его хрусталик постепенно снижает свою упругость, а значит, и способность изменять преломляющую силу (диапазон аккомодации). Ближайшая точка ясного видения постепенно отодвигается от глаза, поэтому пожилым людям для чтения обычно требуются очки.

Миопия (4-7). Суммарная преломляющая сила диоптрического аппарата здорового неаккомодированного глаза составляет 58,6 дпт. При этом для получения четкого изображения очень далекого объекта нужно, чтобы расстояние между полюсом роговицы и центральной ямкой составляло 24,4 мм. Если осевая длина глазного яблока больше, удаленные объекты невозможно точно сфокусировать, поскольку фокальная плоскость находится перед центральной ямкой. Чтобы хорошо видеть вдаль, близоруким людям нужны очки с вогнутыми линзами.

Гиперопия (8-11). Если при обычной преломляющей силе диоптрического аппарата глаза его осевая длина слишком мала, возникает дальнозоркость. Лица с таким недостатком отчетливо видят удаленные предметы, пользуясь механизмом аккомодации на ближний план. Однако диапазон аккомодации у них недостаточен для точной фокусировки на сетчатке изображения близко расположенных объектов. Чтобы компенсировать этот недостаток, требуются очки с выпуклыми линзами.

Приложение 3. Аккомодация глаза

Аккомодация – это приспособление глаза к ясному видению удаленных на разное расстояние предметов.

Механизмы аккомодации

1. Изменение кривизны хрусталика и вследствие этого его преломляющей способности. Хрусталик – двояковыпуклая линза, расположенная в капсуле, волокна которой, цинновые связки, соединены с ресничными мышцами и наружным сосудистым слоем сетчатки. Хрусталик может становиться более выпуклым при рассматривании близких предметов или уплощаться при удалении объекта. Изменение кривизны хрусталика называется аккомодацией хрусталика. Для того чтобы хрусталик стал более выпуклым, сокращаются ресничные мышцы, связки и капсула ослабевают (регуляция парасимпатическая 3 пара ЧМН), а при уплощении наоборот.

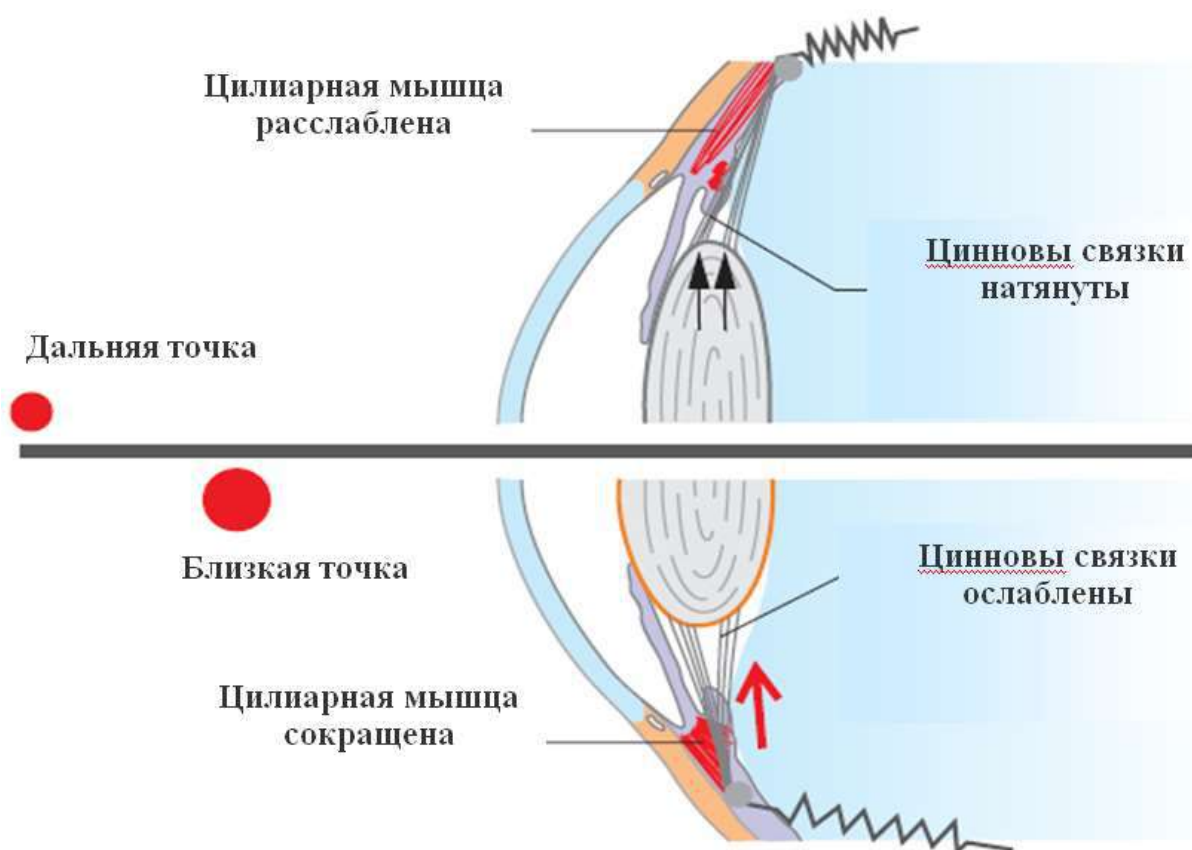


Рис. 7. Аккомодация хрусталика (схема) (Волков В.В., 2003 с изменениями).

2. Сужение и расширение зрачка. При рассматривании близко расположенных предметов зрачок суживается, а дальних – расширяется. Зрачок – отверстие в радужке, способствует четкости изображения предметов на сетчатке, пропуская только центральные лучи и устраняя, так называемую, сферическую аберрацию. Суть ее заключается в том, что лучи, попавшие на периферические части хрусталика, преломляются сильнее центральных лучей, и если не устранять их, то на сетчатке могут появиться круги светорассеяния. Радужка играет роль диафрагмы. Циркулярные мышцы радужки иннервируются парасимпатическими нервами (3 пара ЧМН) и обеспечивают сужение зрачка. Радиальные мышцы иннервируются симпатической нервной системой (из шейного сплетения) и при своем сокращении вызывают расширение зрачка. При большой интенсивности света зрачок суживается, при слабом свете – расширяется, что приводит к регулированию светового потока, падающего на

сетчатую оболочку глаза. Max. d зрачка – 7,5 мм, расширение медленное за 5 мин. Min d = 1,8 мм, сужение за 5 сек. Изменение диаметра зрачка меняет интенсивность светового потока незначительно – всего в 16 – 17 раз, тогда как диапазон интенсивности света может измениться в 16 млрд. раз. Это значит, что основная функция зрачка состоит не в регуляции интенсивности света вообще, а в том, чтобы пропускать лишь тот свет, который попадает на центральную часть хрусталика, где фокусировка наиболее точная. Сужение зрачка направлено на сохранение глубины резкости, наиболее возможной при данных условиях освещенности. Зрачковый рефлекс – рефлекс сужения зрачка при увеличении светового потока. Имеет защитное значение. Клиническое значение для определения уровня поражения мозга и определение уровня наркоза - средний мозг.

Конвергенция - схождение оптических осей при рассматривании близких предметов, дивергенция – расхождение оптических осей при рассмотрении далеких предметов. Оптическая ось глаза – линия, проходящая через центры преломляющих поверхностей хрусталика и роговицы.

Приложение 4. Острота зрения

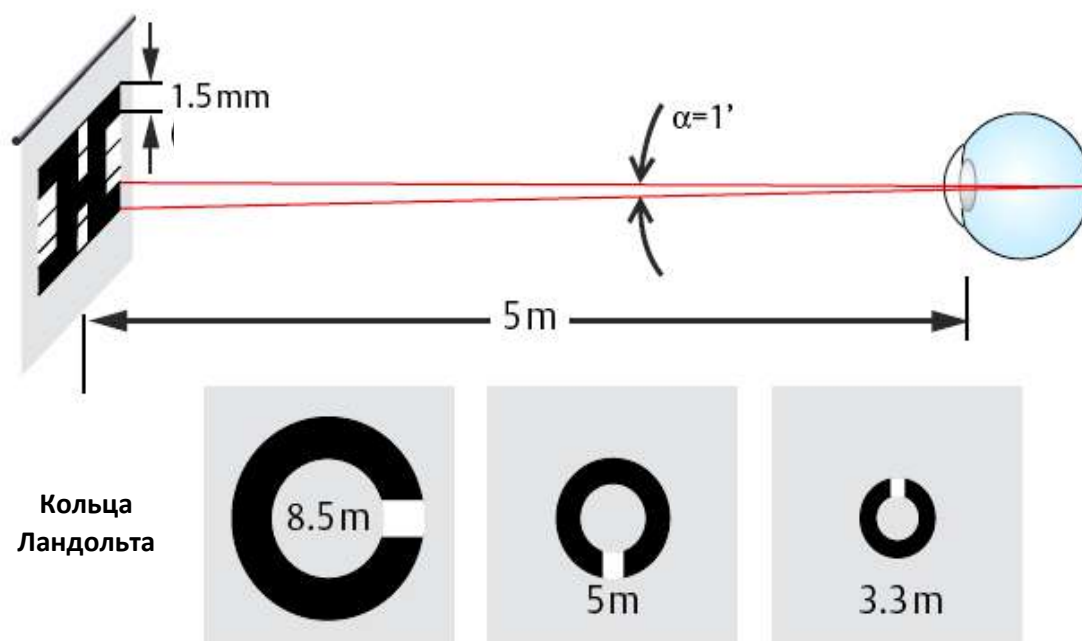


Рис. 8. Определение остроты зрения (Дашевский А.И., 1956 с изменениями).

При обычном положении глаз изображение фиксируемого предмета проецируется в их центральные ямки. В условиях фотопического зрения это место сетчатки соответствует максимальной остроте зрения; к периферии сетчатки она снижается. При скотопическом зрении острота зрения максимальна в области, окружающей центральную ямку. Там, где из глаза выходит зрительный нерв, острота зрения нулевая.

При клиническом определении «визуса» (V), т.е. остроты зрения в точке, где она максимальна, пациента обычно просят фиксировать стандартную цель. Стандартные таблицы (таблица Головина - Сивцова) имеют 12 строк, убывающих по величине букв сверху вниз. Напротив каждой строки указано то расстояние, с которого крайние точки каждой буквы данной строки будут видны нормальному глазу под углом 1. Остроту зрения рассчитывают по формуле:

$$V=d/D,$$

где V - острота зрения; d - расстояние от испытуемого до таблицы; D - расстояние, с которого данная строка правильно читается нормальным глазом.

Например, если испытуемый правильно называет буквы, расположенные в 10-й строке (она должна правильно читаться нормальным глазом с расстояния 5 м), а сам находится от таблицы на расстоянии 8 м, то острота зрения равна $8/5=1,6$, т.е. она даже несколько больше нормальной.

Еще один способ – определение угловой величины α различимого пациентом разрыва в кольце Ландольта. В данном случае острота зрения вычисляется по формуле $V=1/\alpha$ и измеряется в $(\text{угл. мин})^{-1}$. Тогда нормальный визус (различение цели размером в $1'$) составляет $1/\text{угл. мин.}$

Приложение 5. Функции рецепторного отдела зрительной сенсорной системы.

Фоторецепторы: палочки 120 млн., колбочки 6 млн. на сетчатке. Макроскопически на сетчатке имеется слепое пятно – место выхода зрительного нерва и желтое пятно, или центральная ямка. Желтое пятно – место скопления колбочек, область наибольшей остроты зрения, здесь расположено 90% всех колбочек.

Особенности: у палочек и колбочек -

разные спектры поглощений света

различные пигменты (в палочках – родопсин, в колбочках – йодопсин (3 вида):

колбочки максимально сосредоточены в центральной ямке (желтое пятно), по мере удаления от нее их количество уменьшается, а палочек – увеличивается.

Процесс преобразования (трансдукции) зрительных сигналов в сетчатке под действием света связан с гиперполяризацией палочек и колбочек

1) Поглощение света приводит к распаду родопсина на ретиналь и опсин, который сопровождается активацией G-белка *трансдуцина*, активирующего *фосфодиэстеразу цГМФ*,

2) Происходит гидролиз цГМФ и снижается его концентрация в цитоплазме палочек.

3) Закрываются цГМФ - зависимые натриевые каналы, а затем и кальциевые каналы (прекращается их поступление в фоторецепторы).

4) Из-за постоянного выхода калия мембрана гиперполяризуется – это и есть рецепторный потенциал (-70 мВ).

5) Пресинаптическая мембрана фоторецептора выделяет при этом медиатор, возбуждающий биполярные клетки.

1 молекула родопсина активирует сотни молекул трансдуцина, молекула фосфодиэстеразы – тысячи молекул цГМФ.

Аналогичные процессы происходят в колбочках, но гиперполяризация развивается в них быстрее (более короткие внутриклеточные расстояния).

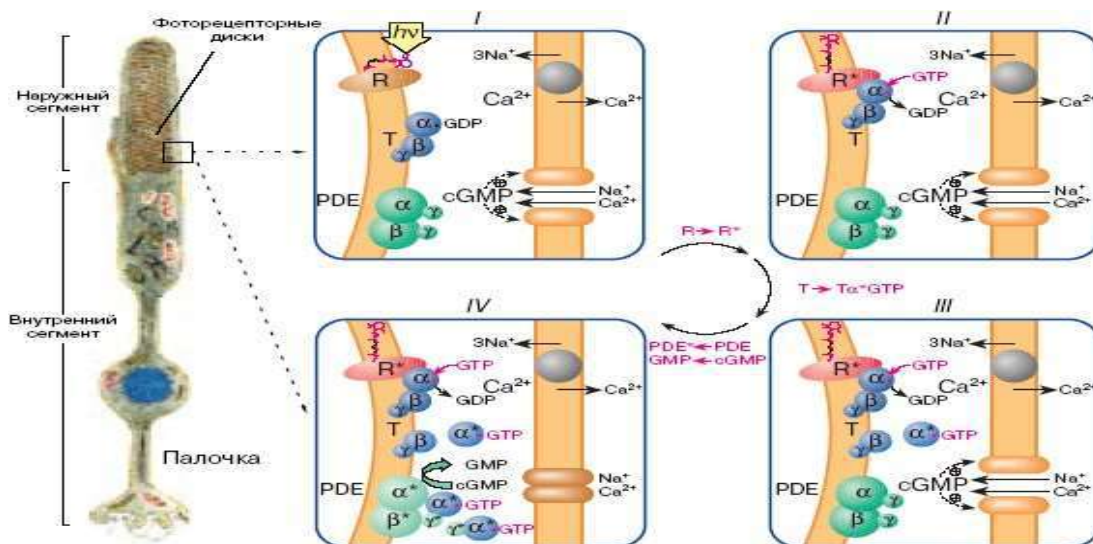


Рис. 9. Процесс преобразования зрительных сигналов в рецепторах под действием света (Атлас по физиологии. В двух томах. Том 1: учеб. пособие / А.Г. Камкин, И.С. Киселева. – 2010. 408 с.: ил.)

Процесс преобразования (трансдукции) зрительных сигналов в сетчатке в темноте:

1. В темноте происходит ресинтез родопсина.

2. Восстанавливается количество цГМФ.

3. Открываются цГМФ-зависимые натриевые каналы мембраны палочек, в клетки непрерывно входит натрий – *темновой натриевый ток*. Кроме того, концентрация натрия внутри клетки поддерживается работой Na-K насоса.

4. Это обеспечивает постоянную **деполяризацию** мембраны палочек (МПП -40 мВ).

5. Деполяризация вызывает постоянное высвобождение нейротрансмиттера глутамата, оказывающего тормозные влияния в синапсах, образованных на биполярных и горизонтальных клетках.

В колбочках деполяризация развивается быстрее (более короткие внутриклеточные расстояния).

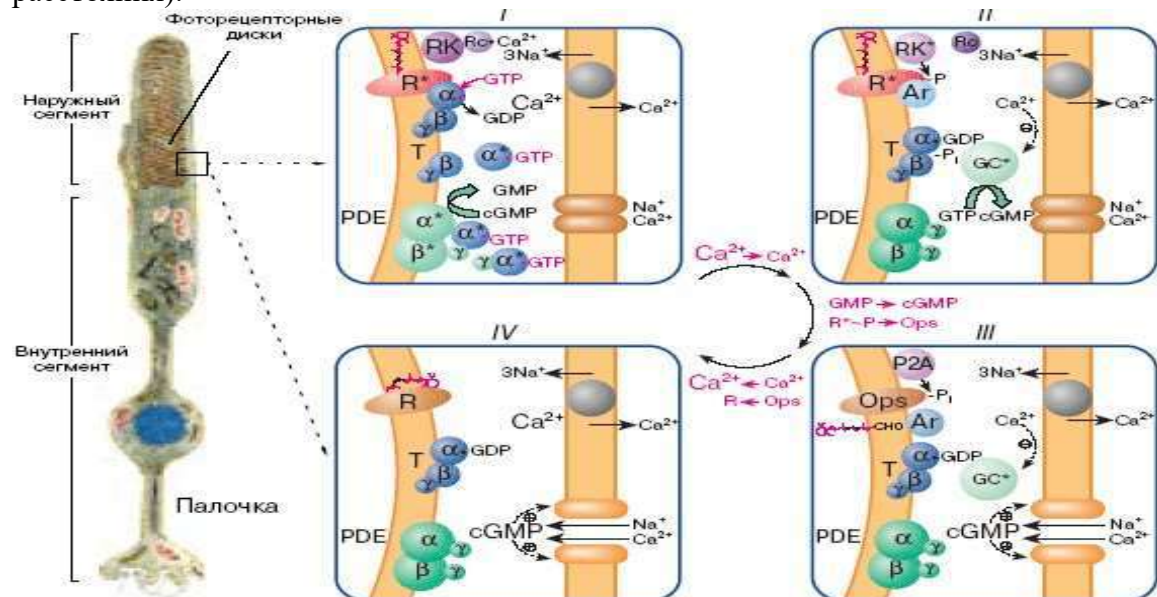


Рис. 10. Процесс преобразования зрительных сигналов в рецепторах в темноте (*Атлас по физиологии. В двух томах. Том 1: учеб. пособие / А.Г. Камкин, И.С. Киселева. – 2010. 408 с.: ил.*)

Приложение 6. Проводниковый отдел. Нейронные сети сетчатки:

Прямой путь. Начинается от фоторецепторов, расположенных в центре рецептивного поля. Рецептор – биполярная - ганглиозная клетка образуют *трехнейронную* рецепторно-проводящую систему сетчатки – наиболее короткий путь передачи импульса *сетчатки* (связь по вертикали).

Непрямой путь. Начинается от фоторецепторов периферии рецептивного поля, состоящей с центром в реципрокных отношениях. Горизонтальные и амакриновые клетки связывают элементы сетчатки по горизонтали и осуществляют латеральные тормозные взаимодействия.

Функции нервных клеток сетчатки:

Функция биполярных клеток – проведение возбуждения от фоторецепторов к ганглиозным клеткам. Кроме того, биполярные клетки бывают двух видов: on- и off-биполяры. Центр рецептивных полей on-биполяров в ответ на действие света реагирует деполяризацией, а периферия — гиперполяризацией. У off-биполяров центр рецептивного поля, в свою очередь, гиперполяризуется, а периферия — деполяризуется. Синапсы от фоторецепторов до off-биполяров — возбуждающие, а у биполяров с on-центром эти синапсы — тормозные.

Функция горизонтальных клеток – осуществление латеральных тормозных взаимодействий фоторецепторов. Так же они участвуют в цветовосприятии.

Амакриновые клетки расположены подобно горизонтальным, но образуют тормозные контакты не с фоторецепторными, а с ганглиозными клетками.

Функция ганглиозных клеток (1 млн) – проведение возбуждения из сетчатки в ЦНС. Их отростки образуют зрительные нервы, которые после частичного перекреста медиальных волокон в области *chiasmaoptika* составляют зрительный тракт, заканчивающийся в задних буграх четверохолмия (4 нейрон). Импульсы далее передаются в латеральные коленчатые тела таламуса (5 нейрон).

Приложение 7. Нейронная сеть сетчатки. Организация рецептивных полей ганглиозных клеток.

Среди ганглиозных клеток каждого типа имеются как on-нейроны, так и off-нейроны, дающие наиболее сильный ответ на раздражение центра или периферии рецептивного поля. Различают 3 основных типа ганглиозных клеток, отвечающих на:

включение света – **on реакция**; выключение света – **off реакция**; на то и на другое – **on-off реакция**.

Ганглиозные клетки имеют концентрические рецептивные поля, ограниченные горизонтальным торможением амакриновых клеток.

На низших иерархических уровнях зрительной системы, начиная с сетчатки глаза, осуществляется независимая переработка информации о форме и глубине объекта, о его цвете и его движении. Параллельная переработка информации об этих качествах зрительных объектов обеспечивается специализацией ганглиозных клеток сетчатки, которые подразделяются на магноцеллюлярные (М-клетки) и парвоцеллюлярные (Р-клетки).

Существование М- и Р-типов ганглиозных клеток позволяет разделить информацию о разных качествах наблюдаемого объекта, которая перерабатывается независимо в параллельных путях зрительной системы: о тонких деталях объекта и о его цвете (пути начинаются от соответствующих рецептивных полей клеток Р-типа) и о движении объектов в зрительном поле (путь от клеток М-типа). В большом рецептивном поле относительно крупных М-клеток, состоящем преимущественно из палочек, может проецироваться цельное изображение крупных объектов: М-клетки регистрируют грубые признаки таких объектов и их движение в зрительном поле, отвечая на раздражение всего рецептивного поля непродолжительной импульсной активностью. Клетки Р-типа имеют малые рецептивные поля, состоящие преимущественно из колбочек и предназначенные для восприятия мелких деталей формы объекта или для восприятия цвета.

Свойства	Р клетки	М клетки
Проекция аксонов	Мелкоклеточные ядра латерального колленчатого тела	Крупноклеточные ядра латерального колленчатого тела
Рецептивное поле:	Концентрическое	Концентрическое
- состав	Колбочки	Палочки
- размер	Маленький	Большой
- яркость	Нечувствительны	Чувствительны
-длина волны	Чувствительны	Нечувствительны
Кодируемые признаки	Мелкие детали, форма, цвет	Грубые детали, движение в зрительном поле

В 1991 году были открыты особые светочувствительные ганглионарные клетки тип. Они, в отличие от ранее известных ганглионарных клеток, содержат светочувствительный пигмент меланопсин. Эти светочувствительные ганглионарные клетки — новый, третий тип фоторецепторов сетчатки глаза, помимо известных уже в течение 200 лет палочек и колбочек. Они напрямую возбуждаются под действием света даже при блокировании «классических» фоторецепторов глаза — палочек и колбочек. Нервные пути от этих ганглиозных (ганглионарных) клеток ведут порождённое в них светом возбуждение от сетчатки к гипоталамусу тремя разными путями, обеспечивая световое управление циркадными ритмами, а также по отдельному нервному пути обеспечивают реакцию сужения зрачка на свет.

Приложение 8. Проводящие пути и центры зрительной сенсорной системы

Функции проводникового отдела зрительной сенсорной системы.

- 1) ЛКТ участвует в *распознавании объектов, цветовом зрении, восприятии движения, стереоскопическом зрении.*
- 2) Проводящий путь от сетчатки к гипоталамусу синхронизирует *циркадианные ритмы*, участвует в управлении *эндокринной системой.*
- 3) Окончания аксонов ганглиозных клеток на нейронах претектальной области служат для *регуляции диаметра зрачка.*
- 4) Проекция в ВХ4Х необходима для управления *саккадическими движениями глаз.*
- 5) *Глазодвигательная регуляция* связана с ядрами зрительного тракта, соединенными с ВЯ и мозжечком.
- 6) *Восприятие собственного перемещения в пространстве* – осуществляется за счет взаимодействий нейронов сетчатки и вестибулярных ядер.

Функции центрального отдела зрительной сенсорной системы.

Корковое представительство зрительной сенсорной системы находится на внутренней поверхности затылочной доли, в области шпорной борозды. Первичная зрительная кора (поле 17 по Бродману, V1) обеспечивает зрительное восприятие внешнего мира. Вторичная зрительная кора (поля № 18 и 19, V2, V3) – сохранение и репродукцию образов внешнего мира.

Зрительная кора содержит нейроны-детекторы. Детектором называется избирательно реагирующий нейрон. Детекторы коры связаны между собой в двух направлениях: горизонтальном и вертикальном. Существует структурно-функциональная единица неокортекса - **миниколонка**, представляющая собой расположенные точно друг над другом детекторы. Число детекторов, образующих миниколонку, равно 110. Одноименные детекторы разных миниколонок связаны друг с другом горизонтальными связями. Несколько функционально объединенных миниколонок образуют **макроколонку**.

В зрительной коре описаны 3 типа нейронов-детекторов по степени их сложности и месту в цепи последовательной обработки сигнала: простые, сложные и сверхсложные. *Простые детекторы* кодируют один признак. Например, простые детекторы зрительных проекционных зон кодируют:

форму предмета; движение предмета в зрительном поле (для каждого направления свой детектор); угол наклона; место расположения предмета в поле зрения; цвет.

Сложные детекторы кодируют сочетанные признаки (минимум два). Например, в колонках проекционной зрительной системы известны сложные детекторы, кодирующие сочетание фона и фигуры (светлое на темном, или наоборот), оттенки цветов и др. К сложным относятся детекторы градуального типа. Они реагируют на интервал времени между квантами информации и могут быть интервал-нарастающими или интервал-падающими. Если интервалы между квантами последовательно увеличиваются, то реагируют интервал-нарастающие детекторы, если уменьшаются - то интервал-падающие. К сложным детекторам градуального типа относятся также детекторы удаления и приближения объекта в поле зрения.

Сверхсложные нейроны чувствительны к ширине и длине световой полосы и реагируют на острые углы и изломы на контурах изображений, на более сложные признаки изображений: например, движущейся по экрану тенью руки, циклическими движениями, напоминающими взмахи крыльев и др.

Результатом обработки информации в коре является зрительное восприятие. ***Зрительное восприятие - совокупность процессов построения зрительного образа мира на основе осознания сенсорной информации, получаемой с помощью зрительной системы.*** Происходит восприятие цвета, пространства, движения, формы.

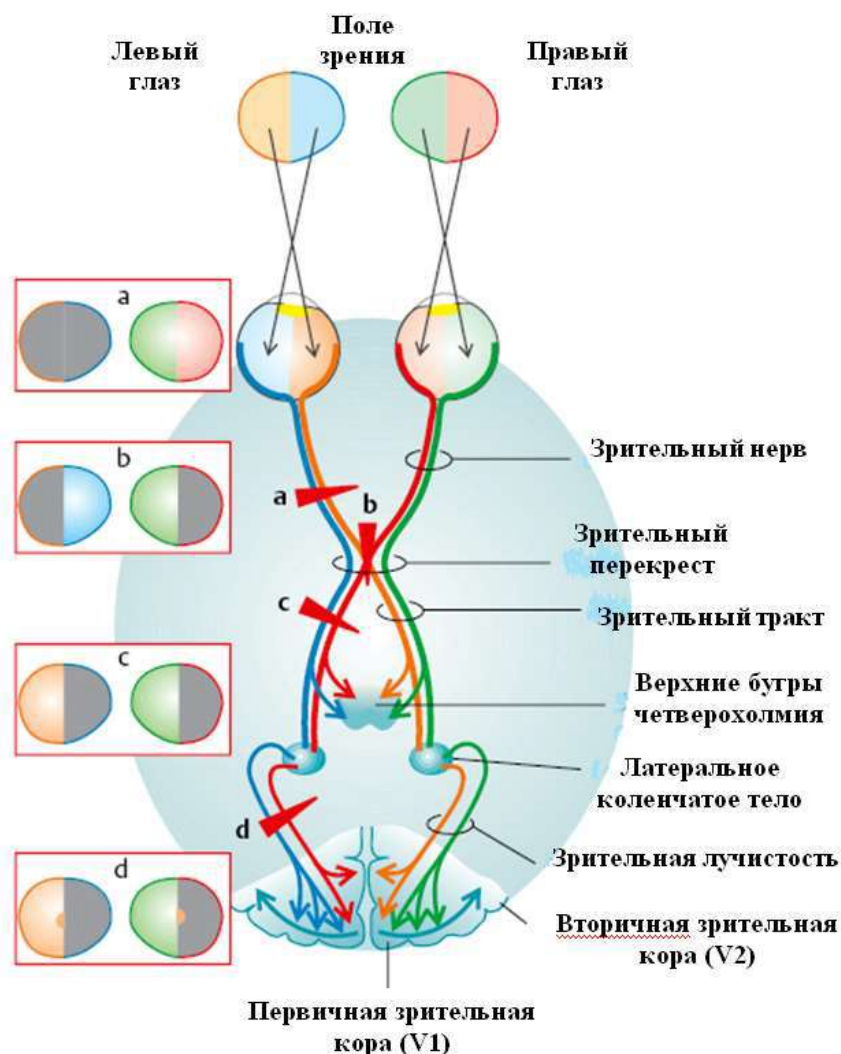


Рис. 11. Ретино-геникуло-стриарный путь (Наглядная физиология / С. Зильбернагель, А. Деспопулос; пер. с англ. — 2-е изд., перераб. и доп., электрон. — М.: Лаборатория знаний, 2020. — 424 с.)

Влияние поражений оптического пути на поля зрения. Разрушение всего *зрительного нерва* (а) вызывает слепоту иннервируемого им глаза. Разрушение *зрительного перекреста* (b) прекращает переход сигналов от назальных половинок обеих сетчаток в противоположные зрительные тракты. Следовательно, «слепнут» назальные половины обеих сетчаток. Это означает, что человек теряет зрение со стороны височной (темпоральной) части поля зрения каждого глаза, поскольку изображение поля зрения на сетчатке переворачивается оптической системой глаза. Это состояние называют *битемпоральной гемианопсией*. Такое поражение часто возникает в результате опухоли гипофиза из-за ее направленного вверх давления со стороны турецкого седла на основание зрительного перекреста. Перерыв *зрительного тракта* (с), *зрительной лучистости* или *зрительной коры* денервирует соответствующую половину каждой сетчатки на стороне поражения; в результате оба глаза не могут видеть объекты с противоположной по отношению к месту поражения стороны головы. Это состояние известно как *гомимная гемианопсия*. Повреждение стриарной коры может не затронуть часть нейронов, представляющих желтое пятно, тогда возникает гомимная гемианопсия с сохранением макулярного зрения (d).

Приложение 9. Цветовое зрение. Теории цветоощущений (М.В. Ломоносов, Т. Юнг, Г. Гельмгольц). Нарушения цветового зрения.

Теории цветового зрения. Восприятие цвета начинается на уровне фоторецепторов. Палочки обеспечивают черно-белое (скототопическое) зрение, а колбочки- цветное (фототопическое) зрение – первичный механизм.

1. Трехкомпонентная теория цветового зрения
2. Теория оппонентных цветов
3. Зонная теория

Трехкомпонентная теория цветового зрения постулирует наличие трех различных типов колбочек, каждый из которых обладает совершенно определенной спектральной чувствительностью и содержит следующие следующие разновидности йодопсина: йодолаб – синий спектр; хлоролаб – зеленый; эритролаб – красно - оранжевый.

Тип колбочки/ фотопигмент (опсин)	Обозначение	Диапазон чувствительности	Максимум чувствительности
S-колбочки / Цианолаб(OPN1SW)	β	400–500 nm	420–440 nm
M-колбочки / Хлоролаб(OPN1MW)	γ	450–630 nm	531–545 nm
L-колбочки / Эритролаб(OPN1LW)	ρ	500–700 nm	558–580 nm

При смешении в глазу этих трех цветов в различных пропорциях можно получить любой цвет, в том числе белый.

Нормальное цветовосприятие – нормальная трихромазия.

Нарушения восприятия цвета:

1. Аномальная трихромазия – незначительный дефект восприятия:
 - а). Протаномалия - красного цвета
 - б). Дейтераномалия - зеленого цвета
 - в). Тританомалия - синего цвета
2. Дихромазия – полное отсутствие восприятия одного из трех цветов:
 - а). Протанопия
 - б). Дейтеранопия
 - в). Тританопия
3. Монохромазия – присутствие какого-либо одного цвета в восприятии
4. Ахромазия – черно-белое зрение.

Теория оппонентных (контрастных) цветов Геринга - явления одновременного цветового контраста и последовательного цветового контраста послужили основой для теории оппонентных цветов. Здесь задействованы вторичные нервные механизмы, которые используют информацию о цвете и определенным образом, ее перекодируют. В основном это функция хроматических горизонтальных клеток сетчатки. Существуют двухфазные и трехфазные нейроны.

Деполаризация горизонтальных клеток обеспечивает следующий цвет:	Гиперполяризация горизонтальных клеток – следующий цвет:
Зеленый	Красный
Желтый	Синий

Белый	Черный
-------	--------

Трехфазные нейроны: зеленый – деполяризация, красный, синий – гиперполяризация.

Зонная теория делает попытку объединения этих двух конкурирующих теорий и показывает, что трехкомпонентная теория пригодна для описания функционирования уровня рецепторов, а оппонентная теория — для описания нейронных систем более высокого уровня зрительной системы.

Приложение 10. Бинокулярное зрение и восприятие глубины пространства

Бинокулярное зрение – способность формировать единый зрительный образ видимого предмета из изображений, появляющихся в двух глазах.

Преимущества бинокулярного зрения:

- расширяет поле зрения в стороны до 180° пространства (одним глазом – 140°);
- благодаря двойному сигналу от каждого видимого предмета усиливается его образ в коре головного мозга (острота зрения на 40% выше, чем при монокулярном зрении);
- способствует оценки относительной удалённости видимых предметов.

Объединение двух монокулярных изображений происходит при попадании проекций на функционально связанные участки сетчаток (корреспондирующие точки) – в области центральных ямок или симметричные им участки справа от центральной ямки в левом глазу и слева от центральной ямки в правом глазу. Поскольку глаза расположены в разных «точках» головы – справа и слева, то в изображениях, фиксируемых разными глазами, имеются небольшие геометрические различия (диспарантность), которые тем больше, чем ближе находится рассматриваемый объект. Диспарантность двух изображений лежит в основе стереоскопии, т.е. восприятия глубины.

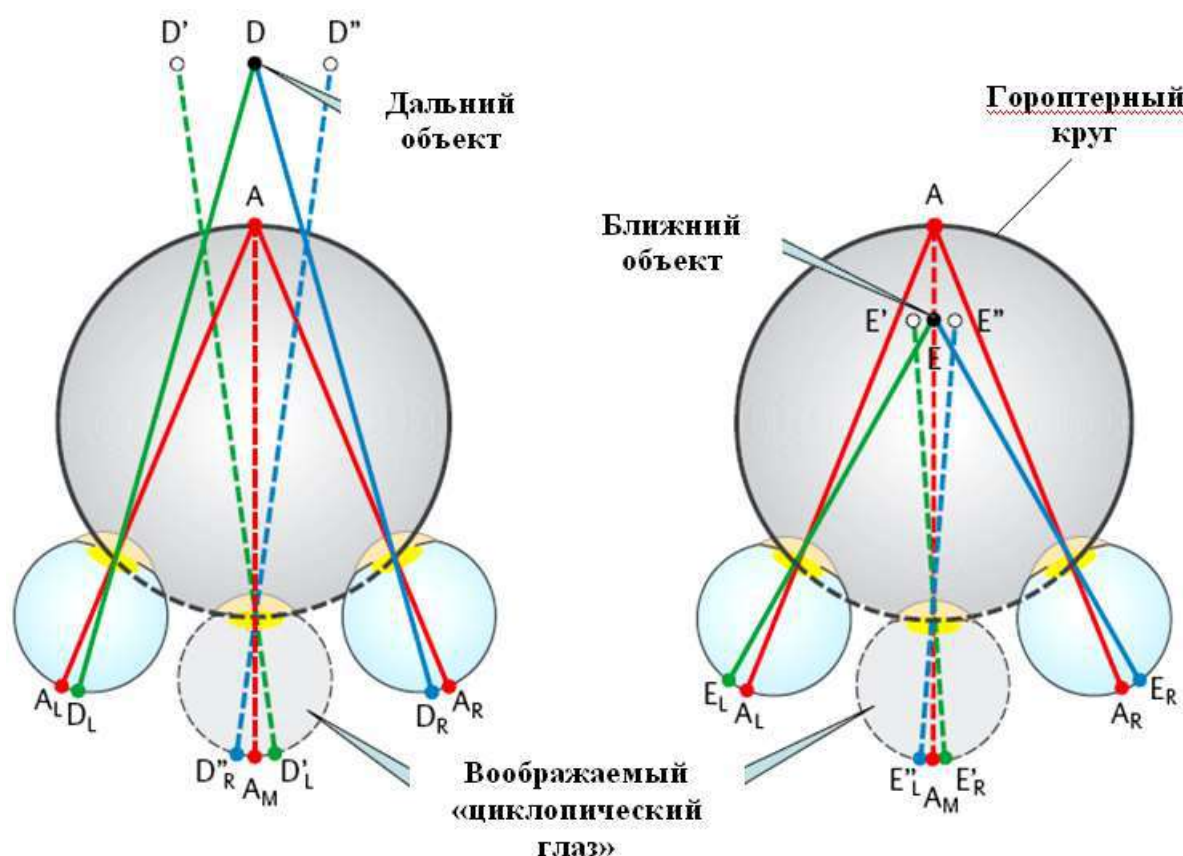


Рис. 12. Бинокулярное зрение (Наглядная физиология / С. Зильбернагель, А. Деспотулос ;пер. с англ. — 2-е изд., перераб. и доп., электрон. — М.: Лаборатория знаний, 2020. — 424 с.)

Определение расстояния от глаза до объекта. Восприятие глубины. Существует три главных способа, с помощью которых человек обычно определяет расстояние до объекта: (1) размеры изображений известных объектов на сетчатке; (2) феномен параллакса перемещения; (3) явление стереопсиса.

Трехмерное восприятие объектов с помощью бинокулярной стереоскопии особенно важно, когда они расположены в зоне непосредственной досягаемости или вблизи нее. Поскольку глаза расположены в разных местах головы, изображения ближних объектов на их сетчатках несколько различны. Чем крупнее предметы и чем ближе они к наблюдателю, тем больше такое *горизонтальное расхождение (диспаратность)*. Когда оба глаза фиксируют точку (А) на определенном расстоянии, все объекты на окружности, проходящей через узловые точки оптических систем двух глаз и точку фиксации, проецируются на корреспондирующие точки сетчатки. Все объекты внутри (точка Е) или за пределами (точка D) этой окружности (гороптерного круга) проецируются на некорреспондирующие участки. Если горизонтальная диспаратность достаточно велика, изображение двоится. Пространственное разделение двух изображений при горизонтальной диспаратности можно измерить, используя модель «циклопического глаза».

Такой тип параллакса бывает всегда при зрении двумя глазами. Именно бинокулярный параллакс (или стереопсис) практически полностью отвечает за гораздо более высокую способность к оценке расстояния до близко расположенных объектов для человека с двумя глазами по сравнению с человеком, имеющим только один глаз. Однако стереопсис практически бесполезен для восприятия глубины на расстояниях за пределами 15-60 м.

Приложение 11. Общий план строения слуховой сенсорной системы.

1. *Дорецепторный отдел, вспомогательный звукопроводящий аппарат.*

1) *наружное ухо:* ушная раковина и наружный слуховой проход, барабанная перепонка. Функции: звукоулавливающая, звукопроводящая, защитная;

2) *среднее ухо* - барабанная полость и слуховые косточки: расположено в барабанной полости, $V=1\text{см}^3$, заполнено воздухом, сообщается с носоглоткой посредством Евстахиевой трубы. Среднее ухо представляет собой механическую звукопередающую систему. Согласование импедансов также обеспечивает рычажная конструкция слуховых косточек. Мышцы (*m. tensor tympani* и *m. stapedius*), сокращаясь, уменьшают амплитуду перемещения косточек, ослабляют звуковую волну, что необходимо для адаптации акустического аппарата к громким звукам.

Функции: звукопроводящая, защитная, трансформация звуковых колебаний в механические колебания слуховых косточек, адаптации к силе звуковых колебаний;

3) *внутреннее ухо:* содержит улитку и полукружные каналы. В улитке есть 3 главных компонента: лестница преддверия, барабанная лестница (части костного лабиринта), средняя лестница (часть перепончатого лабиринта). Костный лабиринт заполнен *перилимфой*, перепончатый – *эндолимфой*. Функции: звукопроводящая, рецепторная.

2. *Периферический (рецепторный) отдел* - Кортиев орган, находится в улитке; рецепторы – волосковые клетки кортиева органа;

3. *Проводниковый отдел* – проводящие пути и слуховые центры мозга;

4. *Центральный отдел* – первичная и вторичная слуховая кора.

Приложение 12. Функция рецепторного отдела слуховой сенсорной системы. Кортиев орган. Потенциалы внутреннего уха (эндокохлеарный, микрофонный).

Кортиев орган - нейроэпителиальный аппарат преобразования звука. Он расположен на дне улиткового хода на базилярной мембране. Состоит из трех рядов наружных волосковых клеток, одного ряда внутренних волосковых клеток, текториальной мембраны, опорных клеток нескольких типов.

Волосковые клетки имеют эпителиальное происхождение. У человека – 15000 наружных и 3500 внутренних волосковых клеток. Из верхушек волосковых клеток выступают пучки *стереоцилий* – ресничек, погруженных в текториальную мембрану. Кортиев орган иннервируют нервные волокна улитковой части VIII пары ЧМН. Они принадлежат сенсорным клеткам *спирального ганглия*. Около 90% нервных волокон оканчиваются на внутренних волосковых клетках, а остальные – на наружных волосковых клетках.

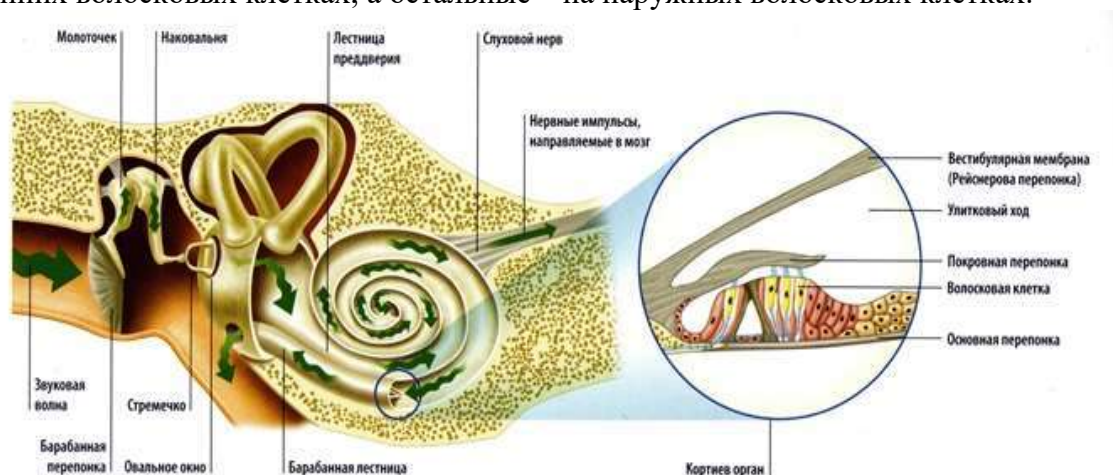


Рисунок 13. Строение внутреннего уха и Кортиева органа (*Наглядная физиология* / С. Зильбернагель, А. Деспонулос, 2020).

Колебания слуховых косточек передаются на перилимфу вестибулярной лестницы, затем через геликотрему на перилимфу барабанного канала, вызывая смещение мембраны круглого окна в барабанную полость. Вестибулярная мембрана очень тонка, поэтому жидкость в верхнем и среднем канале колеблется одновременно. Основная мембрана тоже начинает колебаться. Смещение базилярной мембраны относительно текториальной заставляет сгибаться *стереоцилии* волосковых клеток. Когда стереоцилии сгибаются в сторону самой длинной из них, волосковая клетка *деполяризуется*, когда они сгибаются в противоположную сторону - *гиперполяризуется*. Такие изменения мембранного потенциала волосковых клеток обусловлены сдвигами катионной проводимости мембраны их верхушки. Градиент потенциала, определяющий вход ионов в волосковую клетку, складывается из потенциала покоя клетки и положительного заряда эндолимфы. Суммарная трансмембранная разность потенциалов составляет примерно 140 mV. Сдвиг проводимости мембраны верхней части волосковой клетки сопровождается значительным ионным током, создающим рецепторный потенциал этих клеток. Показателем ионного тока является внеклеточно регистрируемый **микрофонный потенциал улитки**. Этот потенциал представляет собой сумму рецепторных потенциалов некоторого числа волосковых клеток. Волосковые клетки высвобождают при деполяризации возбуждающий нейромедиатор (*глутамат* или *аспартат*). После синаптической передачи на биполярных клетках спирального ганглия улитки возникает генераторный потенциал (ГП), который на аксональном холмике трансформируется в ПД слухового нерва.

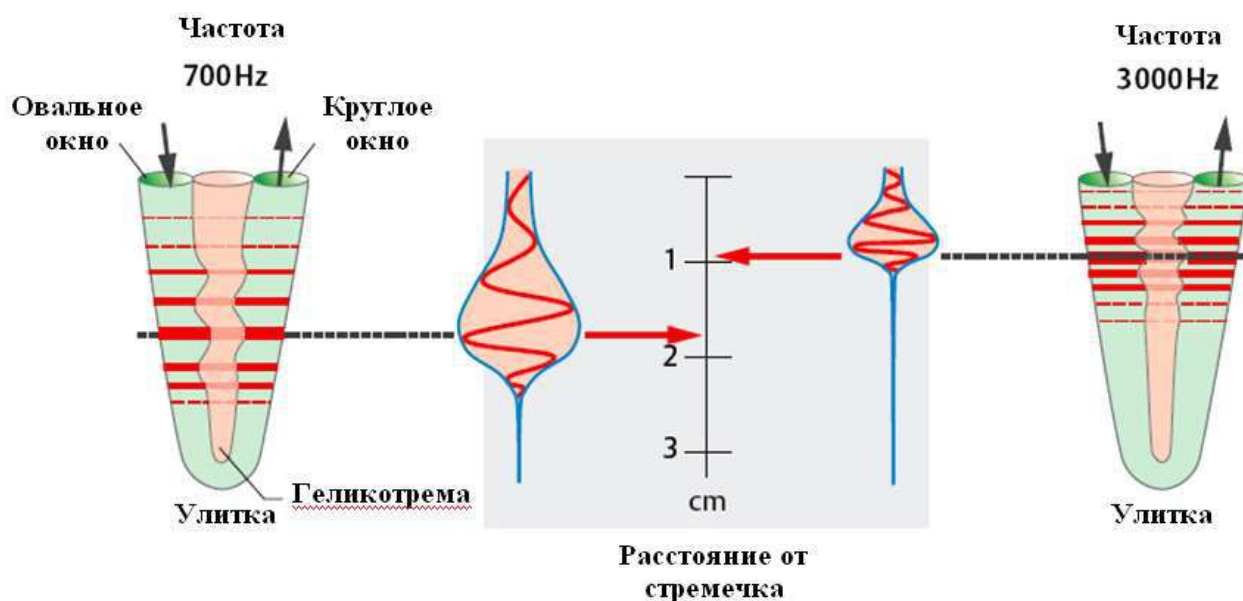


Рис.14. Передача звуковых волн в улитке (Наглядная физиология / С. Зильбернагель, А. Деспонулос; пер. с англ. — 2-е изд., перераб. и доп., электрон. — М.: Лаборатория знаний, 2020. — 424 с.)

Потенциалы улитки:

- - потенциал покоя волосковых клеток — в норме не регистрируется, так как постоянно генерируются рецепторные потенциалы.
- показателем ионного тока является внеклеточно регистрируемый *постоянный эндолимфатический потенциал* — положительный заряд эндолимфы за счет избыточного количества K^+ (+80 мВ), обеспечивающий высокую чувствительность волосковых клеток;
- *суммационный потенциал улитки*— в ответ на сильные звуки большой частоты (высокие тона) отмечают стойкий сдвиг исходной разности потенциалов;
- *потенциал кохлеарного нерва* — генерируется в основном за счет внутренних волосковых клеток, с которыми синаптически связаны 95% волокон слухового нерва.
- - *микрофонный потенциал улитки* — колебательный процесс, частота которого соответствует характеристикам акустического стимула. Этот потенциал представляет собой сумму РП некоторого числа волосковых клеток;
- Имеются указания, что отрицательный суммационный потенциал генерируется внутренними, а микрофонный и положительный суммационные потенциалы — наружными волосковыми клетками.

Определение громкости. Громкость определяется слуховой системой, по крайней мере, тремя способами. Во-первых, чем громче звук, тем больше амплитуда вибрации основной мембраны и волосковых клеток, то есть волосковые клетки возбуждают нервные окончания с большей частотой.

Во-вторых, увеличение амплитуды вибрации ведет к стимуляции все большего числа волосковых клеток на периферии резонирующей части основной мембраны, вызывая пространственную суммацию импульсов, то есть передачу импульса по многим нервным волокнам вместо небольшого их числа.

В-третьих, наружные волосковые клетки не стимулируются значительно до тех пор, пока вибрации основной мембраны не достигают высокой интенсивности, и стимуляция этих клеток, вероятно, информирует нервную систему о том, что звук громкий.

Определение изменений громкости. Закон силы. Человек интерпретирует изменения интенсивности сенсорных стимулов примерно пропорционально степенной функции истинной интенсивности. Для звука субъективное ощущение изменяется примерно пропорционально кубическому корню истинной интенсивности звука. Другими словами, ухо может различать интенсивность звука от самого слабого шепота до самого громкого возможного шума, что примерно соответствует увеличению амплитуды движения основной мембраны в 1 млн раз. Однако ухо интерпретирует это громадное различие в уровне звука приблизительно как 10000-кратное изменение. Следовательно, шкала интенсивности сильно «сжата» механизмом восприятия звука слуховой системы. Это позволяет человеку интерпретировать различия в интенсивности звука в чрезвычайно широком диапазоне.

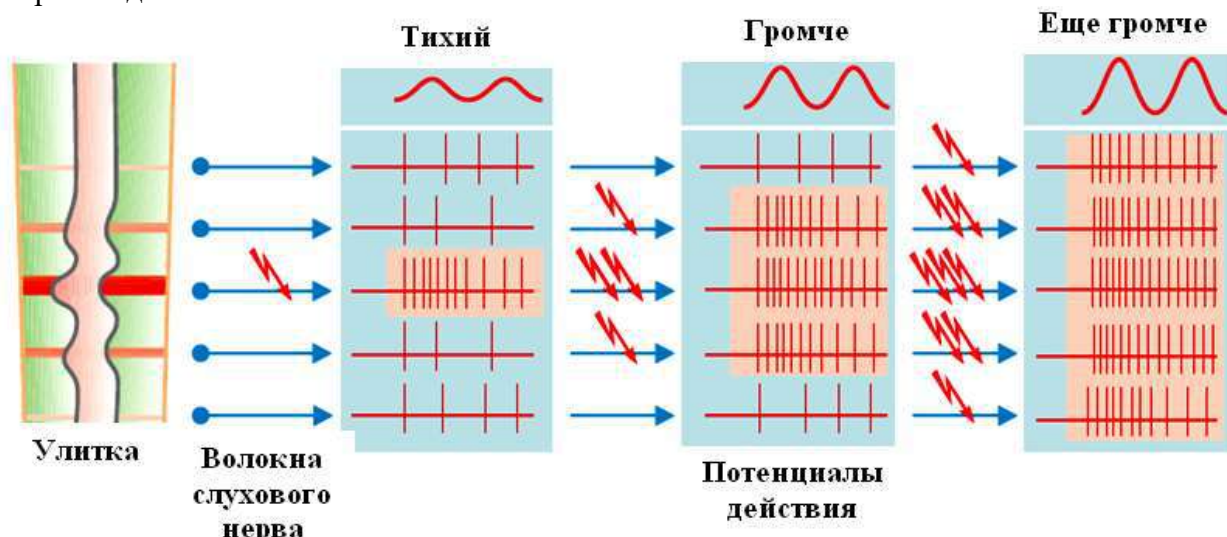


Рис. 15. Определение громкости звука (Наглядная физиология / С. Зильбернагель, А. Деспонулос; пер. с англ. — 2-е изд., перераб. и доп., электрон. — М.: Лаборатория знаний, 2020. — 424 с.)

Приложение 13. Функции проводникового и коркового отдела слуховой сенсорной системы.

Функции проводникового отдела слуховой сенсорной системы.

1 нейрон	Спиральный ганглий улитки	Биполярные клетки, периферические отростки которых образуют синапсы с волосковыми клетками, а центральные отростки формируют слуховой нерв.
2 нейрон	Кохлеарные ядра продолговатого мозга	Тонотопически организованное представительство кортиева органа.
3 нейрон	Ядра моста	Волокна ядер образуют мозговые полоски (striae medullares) и трапециевидное тело, после перекреста называются латеральной петлей, перекрест нервных волокон обеспечивает передачу акустической информации на противоположную каждому уху сторону мозга.
4 нейрон	Нижнее двухолмие среднего мозга	Нейроны участвуют в формировании рефлекторной дуги ориентировочного рефлекса, осуществляют анализ поступающей информации за счет нейронов, которые возбуждаются только частотными модуляциями тона.
5 нейрон	Медиальное коленчатое тело таламуса	Дорсальный отдел, слоистый вентральный слой, магноцеллюлярный отдел, неслоистый вентральный отдел (второй перекрест). Нейроны расположены тонотопически и образуют проекцию в слуховую кору, некоторые нейроны медиального коленчатого тела активируются в ответ на возникновение либо на окончание сигнала, другие реагируют только на частотные или амплитудные его модуляции.

Улитковые ядра, ядра верхней оливы, нижние бугры четверохолмия, медиальное коленчатое тело и слуховая кора имеют тонотопическую организацию (нейроны чувствительны к определенной частоте звука). Начиная с уровня выше улитковых ядер, большинство нейронов слуховых структур отвечают на бинауральную стимуляцию (бинауральные рецептивные поля) – это позволяет различать направление распространения звуков и локализацию источника звука.

Нервные волокна от спирального ганглия Корти (1) входят в вентральное (2) и дорсальное (3) улитковые ядра, расположенные в верхней части продолговатого мозга. Вентральный тракт (из вентрального ядра) направляется (частично через ядро трапециевидного тела) к ипси- и контралатеральным оливарным комплексам (4) и добавочным ядрам (5). Это первые ядра, которые получают афферентацию от обеих ушей. Таким образом, они важны для корреляции афферентов с двух сторон и, следовательно, локализации источника звука. Дорсальный тракт (из дорсального ядра) переходит на противоположную сторону и направляется в ядро латерального лемниска (6). Восходящие отростки клеток оливарного комплекса как ипси-, так и контралатеральные. Некоторые волокна заканчиваются в ядре латерального лемниска, но многие проходят мимо этого ядра и направляются к нижнему холмику четверохолмия (7), где почти все слуховые волокна образуют синапсы. Отсюда путь идет к медиальному

коленчатому телу (9), где все волокна также формируют синапсы. Наконец, через слуховую лучистость путь проходит к слуховой коре (10), расположенной в основном в верхней височной извилине.

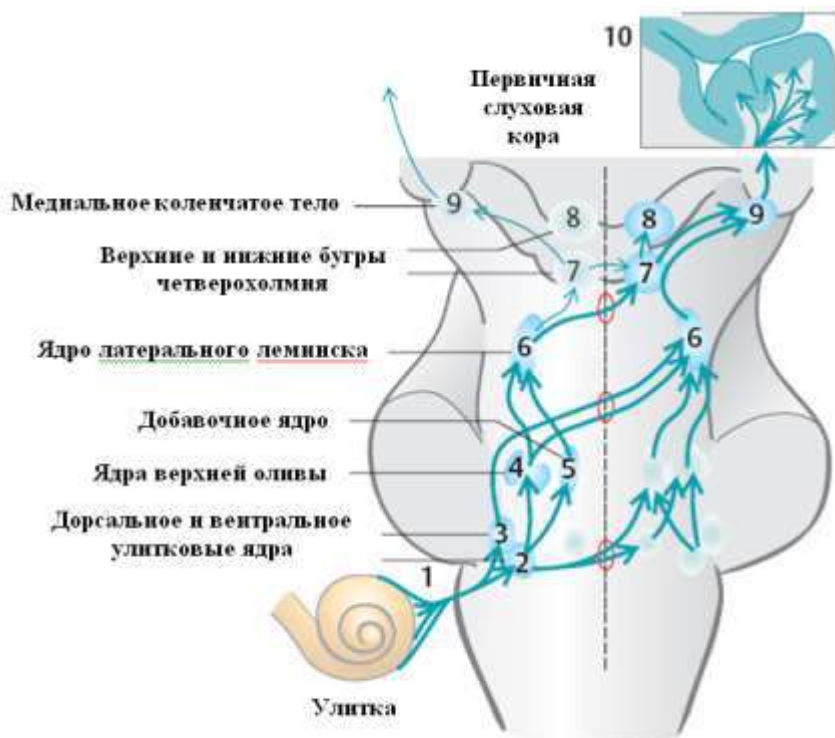


Рис. 16. Нервные слуховые пути (Наглядная физиология / С. Зильбернагель, А. Деспонулос; пер. с англ. — 2-е изд., перераб. и доп., электрон. — М.: Лаборатория знаний, 2020. — 424 с.)

Сигналы от обеих ушей передаются по путям обеих сторон мозга с преобладанием передачи по путям противоположной стороны. Перекрещивание обоих путей происходит, по крайней мере, на трех уровнях ствола мозга: в трапецевидном теле; в комиссуре между двумя ядрами латеральной петли; в комиссуре, соединяющей два нижних холмика.

Функции коркового отдела слуховой сенсорной системы.

Формирование слуховых ощущений. В коре височной извилины происходит третий перекрест – часть волокон в составе мозолистого тела идет на противоположную сторону, в первичную слуховую зону коры (41 – 42 поля по Бродману), где происходит *идентификация, классификация и опознание звуков. Тонотопическая организация* обнаружена в центральных слуховых структурах: улитковых ядрах, верхних оливах, нижнем холмике, медиальном коленчатом теле и первичной слуховой коре.

Двусторонние слуховые взаимодействия. Бинауральный слух. На уровнях выше улитковых ядер нейроны слуховых структур отвечают на стимуляцию обеих ушей (бинауральные рецептивные поля). Это позволяет локализовать источник звука. Для этого используются: разница во времени поступления звука (нейроны медиальной оливы), разница в силе звука с 2-х сторон (латеральное верхнее ядро оливы).

Приложение 14. Теории звуковосприятия

Теории звуковосприятия поясняют механизм кодирования частоты звука (распознавание высоты тона):

1. Теория места: базилярная мембрана неодинакова по ширине: у овального окна ее ширина 0,04 мм, затем, постепенно расширяясь, достигает 0,5 мм у вершины улитки. Следовательно, базилярная мембрана расширяется там, где улитка сужается. В базальной части Кортиева органа располагаются рецепторные клетки, воспринимающие более высокие частоты, а в апикальной части (на вершине улитки) - клетки, воспринимающие только низкие частоты.

2. В 1863 году А. Гельмгольц сформулировал *теорию резонанса*, согласно которой разные частоты кодируются своим точным положением вдоль базилярной мембраны. Последняя может действовать как набор поперечно натянутых эластичных резонирующих полос, подобных струнам рояля. Самые короткие (у основания улитки) резонируют в ответ на высокие частоты, а длинные, у вершины улитки - на самые низкие частоты. Эта теория основывалась на том, что базилярная мембрана натянута по ширине и связь по ее длине отсутствует.

3. В 50-60-е годы 20 века Г. Бекешти предложил *«Теорию бегущей волны»*, доказав, что базилярная мембрана не натянута поперечно и имеет связь по всей длине. Он установил, базилярная мембрана жестче всего у основания, к вершине жесткость ее постепенно уменьшается. При колебании мембраны, волны “бегут” от основания к вершине улитки. Высокочастотные колебания распространяются по базилярной мембране на короткие расстояния, а низкочастотные - распространяются довольно далеко к вершине. Таким образом, жесткая часть базилярной мембраны служит высокочастотным фильтром.

Все эти теории объединяет тот факт, что высокочастотные колебания воспринимаются сенсорными клетками основания улитки, а низкочастотные – клетками, расположенными в области верхушки.

Приложение 15. Строение и функции периферического отдела вестибулярного анализатора.

Периферическим отделом вестибулярной системы является вестибулярный аппарат, расположенный в лабиринте пирамиды височной кости. Он состоит из преддверия (vestibulum) и трех полукружных каналов (canales semicircularis). Полукружные каналы располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: верхний — во фронтальной, задний — в сагиттальной и латеральный — в горизонтальной. Один из концов каждого канала расширен (ампула).

Центральный отдел представлен вестибулярными ядрами и их связями посредством вестибулярных трактов с ядрами таламуса и мозжечка. Первичная проекционная область вестибулярной сенсорной системы размещена в задней центральной извилине, а также во вторичной моторной коре.

Функции рецепторного отдела вестибулярной сенсорной системы.

Рецепторный отдел расположен в перепончатом лабиринте внутреннего уха, который представлен

3 взаимно перпендикулярными полукружными каналами и 2 мешочками (*саккулус* и *утрикулус*). Лабиринт - это костное образование, внутри которого расположен перепончатый лабиринт. Пространство между ними заполнено перилимфой, а внутри перепончатого лабиринта эндолимфа. Рецепторная клетка - *вторичночувствующий волосковый эпителий*, обращённый в просвет перепончатого лабиринта. Волоски бывают двух видов: многочисленные подвижные *стереоцилии* и одна *киноцилия* на каждой клетке.

Рецепторы вестибулярной сенсорной системы представлены:

в мешочках преддверья (*sacculus* – овальный мешочек, и *utrunculus* – круглый мешочек) – *отолитовый аппарат*;

в ампулах полукружных каналов – *ампулярный аппарат*.

Отолитовые и ампулярные рецепторы имеют как структурные, так и функциональные различия.

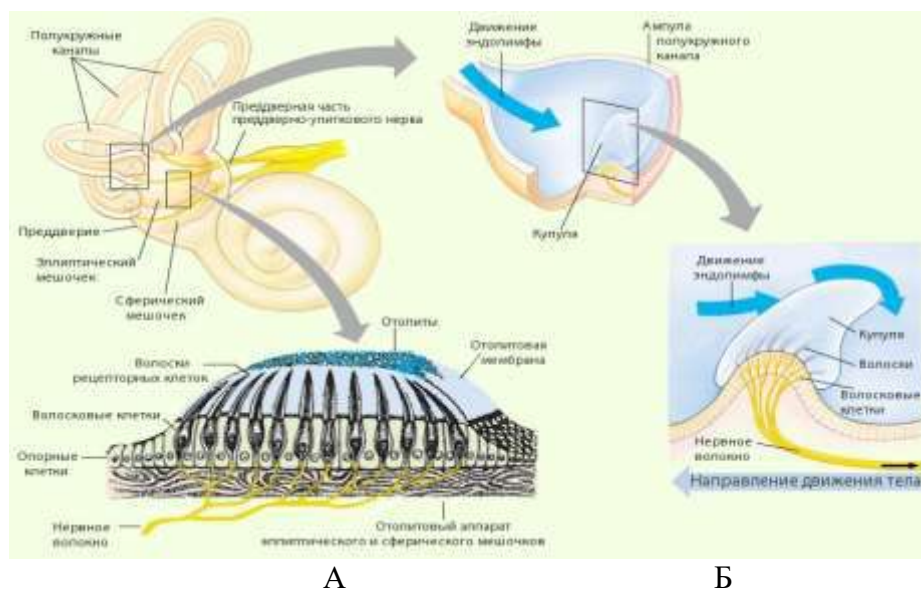
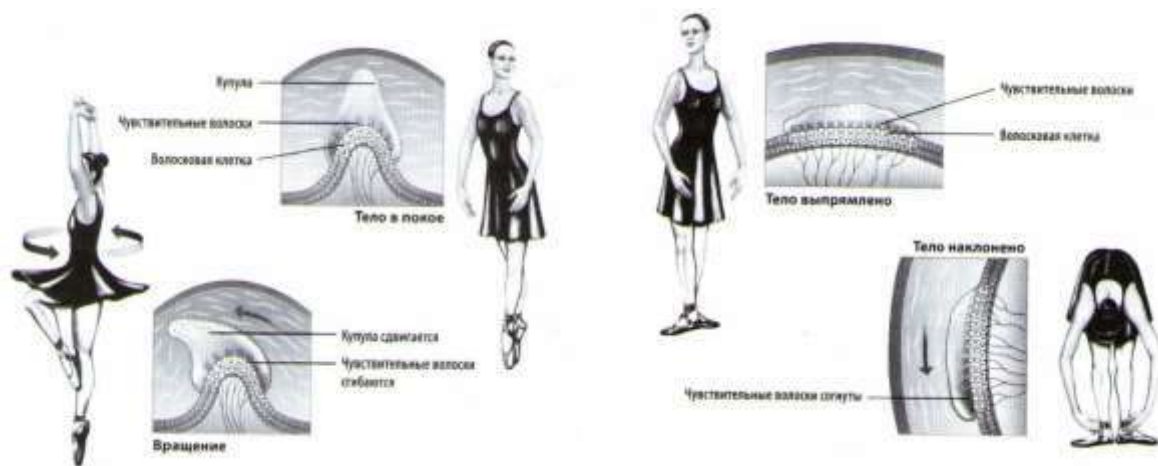


Рис. 17. Отолитовый (А) и ампулярный (Б) аппараты. (*Наглядная физиология / С. Зильбернагель, А. Деспопулос; пер. с англ. — 2-е изд., перераб. и доп., электрон. — М.: Лаборатория знаний, 2020. — 424 с.*)

<p>А.</p> <p>Отолитовый аппарат: волосковые клетки собраны в группы – макулы. <i>Стереоцилии</i> пронизывают толстую желеобразную мембрану, содержащую кристаллы карбоната кальция (<i>отолиты</i>). При изменении положения тела в пространстве происходит смещение <i>отоконий</i> под силой тяжести, которые будут давить на волоски рецепторных клеток. При прямом положении головы <i>утрикулус</i> находится в горизонтальном положении, а <i>саккулус</i> – в вертикальном. Наклон головы изменяет угол между ними.</p>	<p>Б.</p> <p>Ампулярный аппарат: волосковые клетки сконцентрированы в ампулах (расширениях) у основания полукружных каналов. В каждой ампуле волосковые клетки сгруппированы в <i>кристу</i> (гребень), над которой расположена желеобразная <i>купула</i>. При угловых и линейных ускорениях происходит смещение купулы в направлении, противоположном повороту. Смещение стереоцилий к киноцилии приводит к <i>деполяризации</i>, в противоположном направлении – к <i>гиперполяризации</i> мембраны волосковой клетки.</p>
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Восприятие линейного и углового ускорения	
Пятно эллиптического мешочка	Восприятие гравитации
Пятно сферического мешочка	Восприятие гравитации и вибрации
Ампулы полукружных каналов	Восприятие угловых ускорений при вращении головы и тела

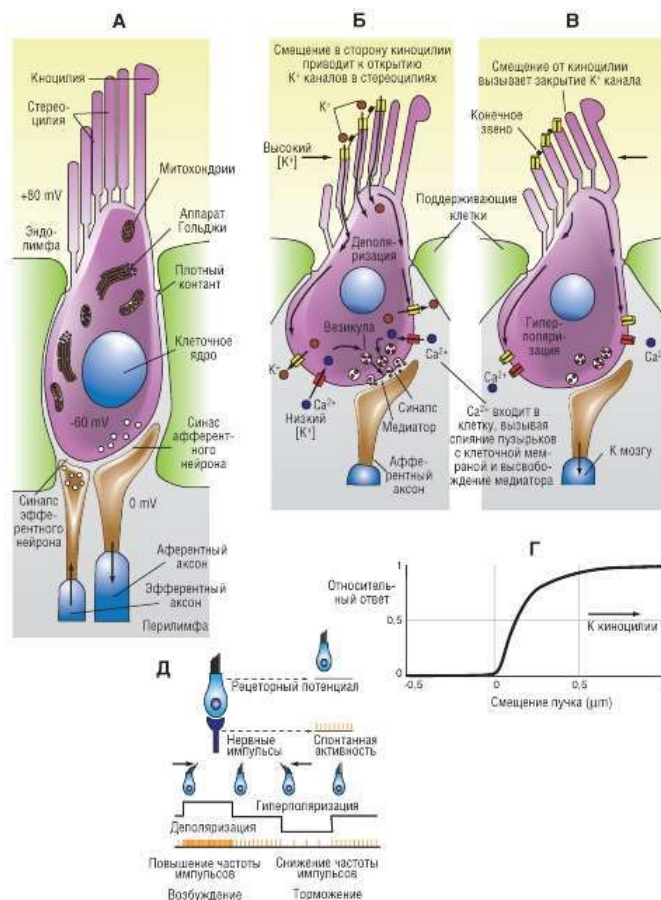


Волосковые клетки крист, расположенные в ампулах полукружных каналов, чувствительны к угловым ускорениям.

Волосковые клетки, расположенные в макулах преддверия (маточки и мешочка), отслеживают линейные движения тела и положение головы относительно тела и земли.

Рис.18. Восприятие линейного и углового ускорения (Р. Шмидт, Г. Тевс, 1985 с изменениями).

Приложение 16. Механизм трансдукции сигнала в волосковых клетках



А - Волосковая клетка;
 Б - Положительная механическая деформация;
 В - Отрицательная механическая деформация;
 Г - Механическая чувствительность волосковой клетки;
 Д - Функциональная поляризация вестибулярных волосковых клеток.

Рис. 19. Механизм преобразования сигнала в волосковых клетках (*Атлас по физиологии. В двух томах. Том 1: учеб. пособие / А.Г. Камкин, И.С. Киселева. – 2010. 408 с.: ил.*)

При сгибании стереоцилий по направлению к киноцилии волосковая клетка деполяризуется и в афферентном волокне возникает возбуждение. При сгибании стереоцилий в сторону от киноцилии волосковая клетка гиперполяризуется и афферентный разряд ослабевает или прекращается.

Также как у волосковых клеток улитки, мембрана вестибулярных волосковых клеток функционально поляризована. Когда стереоцилии сгибаются в сторону самой длинной реснички (киноцилии), возрастает катионная проводимость мембраны верхушки клетки, и вестибулярная волосковая клетка деполяризуется. И, наоборот, при наклоне стереоцилий в противоположную сторону происходит гиперполяризация клетки. Из волосковой клетки тонически (постоянно) высвобождается возбуждающий нейромедиатор (глутамат либо аспартат), так что афферентное волокно, на котором эта клетка образует синапс, генерирует импульсную активность спонтанно, при отсутствии сигналов. При деполяризации клетки увеличивается высвобождение нейромедиатора, и частота разряда в афферентном волокне возрастает. В случае гиперполяризации, наоборот, высвобождается меньшее количество нейромедиатора, и частота разряда снижается вплоть до полного прекращения импульсации.

Приложение 17. Функции проводникового и центрального отделов вестибулярной сенсорной системы.

Функции проводящих путей вестибулярной сенсорной системы.

Возбуждение от рецепторной клетки через синапс передаётся на периферический отросток биполярных клеток вестибулярного ганглия (I нейрон) во внутреннем слуховом проходе, от них по центральным отросткам в продолговатый мозг к вестибулярным ядрам продолговатого мозга (II нейрон). III нейрон располагается в специфических ядрах таламуса. Вестибулярные импульсы через таламус поступают в слуховую кору (IV нейрон, центральный отдел).

Выделяют 5 главных проекционных связей вестибулярных ядер продолговатого мозга:

Вестибулоспинальный путь (контроль тонуса мышц).

- Вестибуло-глазодвигательный путь (активирует мышцы глазного яблока для сохранения стабильного изображения на сетчатке).
- Вестибуло-мозжечковый путь (информация о положении тела в пространстве, обеспечивает регуляцию мышечного тонуса во время перемещения. Часть волокон от вестибулярного ганглия проходит в мозжечок, не прерываясь в продолговатом мозге).
- Лемнисковый путь: от вестибулярных ядер к специфическим ядрам таламуса.
- Вестибуло-ретикулярный (к ретикулярной формации ствола головного мозга).

Функциональное значение указанных связей – автоматический контроль (без участия сознания) равновесия тела, регуляция мышечного тонуса и координация движений.

Помимо названных проекционных систем, существуют тесные связи между вестибулярными ядрами и вегетативной нервной системой, которые выражаются в вестибуловегетативных реакциях сердечно-сосудистой системы, желудочно-кишечного тракта и других органов. Эти связи обеспечивают вегетативные компоненты вестибулярных реакций (головокружение, сердцебиение, тошнота).

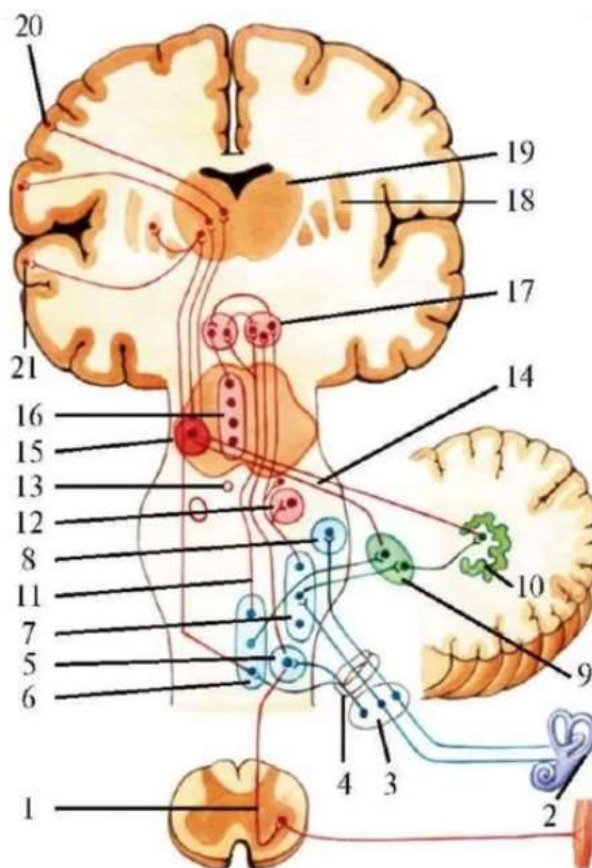


Рис. 20. Проводящие пути вестибулярного анализатора (*Атлас по физиологии. В двух томах. Том 1: учеб. пособие / А.Г. Камкин, И.С. Киселева. – 2010. 408 с.: ил.*)

1 - преддверно-спинномозговой путь; 2 полукружные протоки; 3 – преддверный узел; 4 - преддверный корешок; 5 – нижнее вестибулярное ядро; 6 – медиальное вестибулярное ядро; 7 – латеральное вестибулярное ядро; 8 – верхнее вестибулярное ядро; 9 - ядро шатра мозжечка; 10 - зубчатое ядро мозжечка; 11 - медиальный продольный пучок; 12 - ядро отводящего нерва; 13 ретикулярная формация; 14 – верхняя мозжечковая ножка; 15 - красное ядро; 16 ядро глазодвигательного нерва; 17- ядро Даркшевича; 18 - чечевицеобразное ядро; 19 - таламус; 20 - кора большого мозга(теменная доля); 21 - кора большого мозга(височная доля).

Функции центрального отдела вестибулярной сенсорной системы.

Основная вестибулярная проекционная зона в коре мозга у человека локализована в задней части постцентральной извилины между первой и второй соматовисцеральными зонами. Вторая вестибулярная зона локализуется в моторной коре впереди от нижнего участка центральной борозды. Ощущение равновесия формируется на основании восприятия информации о положении тела и головы в пространстве и схеме тела. Схема тела в текущий момент строится на основе интеграции афферентной информации от органа равновесия и от проприорецепторов суставов и мышц в сочетании со зрительным контролем ориентировки человека в пространстве. Таламокортикальная проекция обеспечивает сознательный анализ положения тела в пространстве и восприятие перемещений.

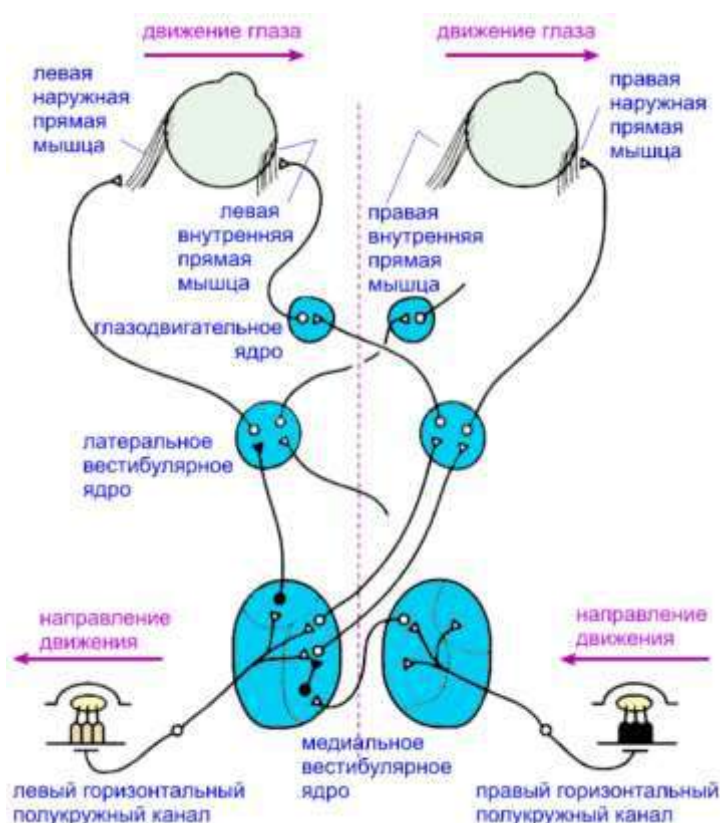


Рис. 21. Вестибулоокуломоторный рефлекс (*Атлас по физиологии. В двух томах. Том 1: учеб. пособие / А.Г. Камкин, И.С. Киселева. – 2010. 408 с.: ил.*)

Когда голова вращается влево, стимулируются волосковые клетки в ампуле левого горизонтального полукружного канала. Нервные импульсы следуют в состав вестибулярного нерва в вестибулярное ядро продолговатого мозга. Отсюда сигнал идет в ядро отводящего нерва, откуда импульсы направляются к латеральной прямой мышце глаза, вызывая торможение. Здесь образуются синапсы с волокнами, идущими к левой латеральной прямой мышце (наружная мышца глаза). Эта мышца, следовательно, тормозится.

Второй путь, через контралатеральное n.abducens и глазодвигательные ядра, возбуждает левую медиальную мышцу. Глаз поворачивается вправо. В то же время импульсы из правого горизонтального полукружного канала ингибируются (волосковые клетки изогнуты в гиперполяризующем направлении). Тормозный интернейрон в контралатеральном вестибулярном ядре ингибируется. Таким образом, активность передается из левого вестибулярного ядра в правое n.abducens и к правой прямой мышце, которая сокращается и двигает правый глаз вправо.

Приложение 18. Тактильные рецепторы.

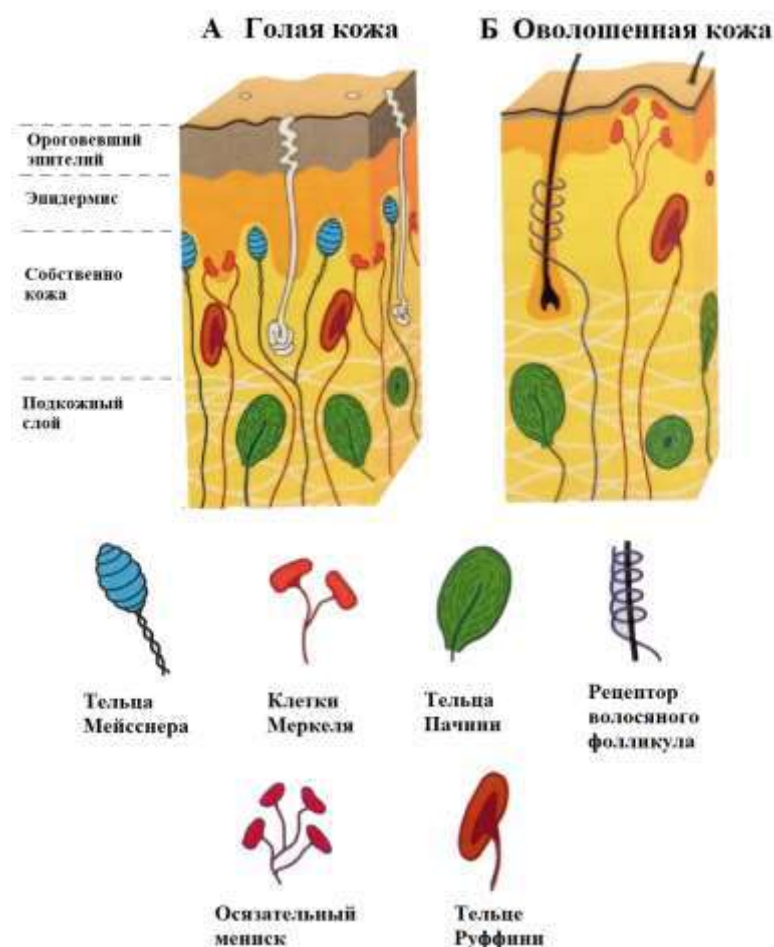


Рис. 22. Некоторые виды тактильных рецепторов. А - лишенные волос ладони, стопы, губы. Б – покрытая волосами кожа остальной поверхности тела. (Физиология человека с основами патофизиологии: в 2 т. Т. 1 / под ред. Р. Ф. Шмидта, Ф. Ланга, М. Хекманна; пер. с нем. под ред. М. А. Каменской и др. 2-е изд., испр., электрон. М.: Лаборатория знаний, 2021. 540 с.)

Виды тактильных рецепторов:

- 1) свободные нервные окончания
- 2) высокочувствительное осязательное тельце Мейсснера
- 3) диски Меркеля
- 4) рецепторы волосяного фолликула (ответственны за ощущения, возникающие при движении любого волоса на теле)
- 5) рецепторы Руффини
- 6) тельца Пачини

Адаптация к постоянному давлению	К		
	Медленные тонические	Быстрые фазные	Очень быстрые фазные
Тип рецепторов и их локализация	Кожа, непокрытая волосами		
	Диск Меркеля	Тельце Мейсснера	Тельце Пачини
	Волосистые участки кожи		

	Тактильные диски, окончания Руффини	Рецепторы волосяного фолликула	Тельце Пачини
Функциональное назначение	Рецепторы давления (интенсивность)	Рецепторы прикосновения (скорость)	Виброрецепторы (ускорение)

Тактильные ощущения обусловлены наличием:

- 1) чувствительных тактильных точек – определенных участков кожи, где локализованы тактильные рецепторы.
- 2) пространственных порогов различения – минимальных расстояний между двумя точками, когда они воспринимаются как отдельные.
- 3) одновременного пространственного различия (Для кончика языка, губ и пальцев 1-3 мм; спина, плечи, бедра 50-100 мм) связано с плотностью рецепторов.

Приложение 19. Проприорецепторы.

1) *Мышечные веретена* - рецепторы растяжения мышцы, представлены периферической (интрафузальные мышечные волокна) и центральной (ядерная сумка) частями. Располагаются параллельно экстрафузальным мышечным волокнам, являются датчиками длины мышцы и скорости изменения ее длины (скорости укорочения). Иннервируются аксонами γ -мотонейронов.

2) *Сухожильные органы Гольджи* – рецепторы сухожилий. Цилиндрические или веретенообразные структуры длиной 1 мм, находятся в месте соединения сухожилий с мышцами. 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. Чувствительные нейроны возбуждают тормозные интернейроны спинного мозга, которые затем тормозят соответствующие двигательные нейроны, что предотвращает перерастяжение мышцы.

3) *Рецепторы суставов*: концевые органы Руффини, тельца Пачини, свободные нервные окончания немиелинизированных волокон, сухожильные органы Гольджи. Дают информацию о положении сустава, направлении и скорости движения тела. Фазно-тонические рецепторы: при сгибании и разгибании уменьшают и увеличивают частоту импульсации.

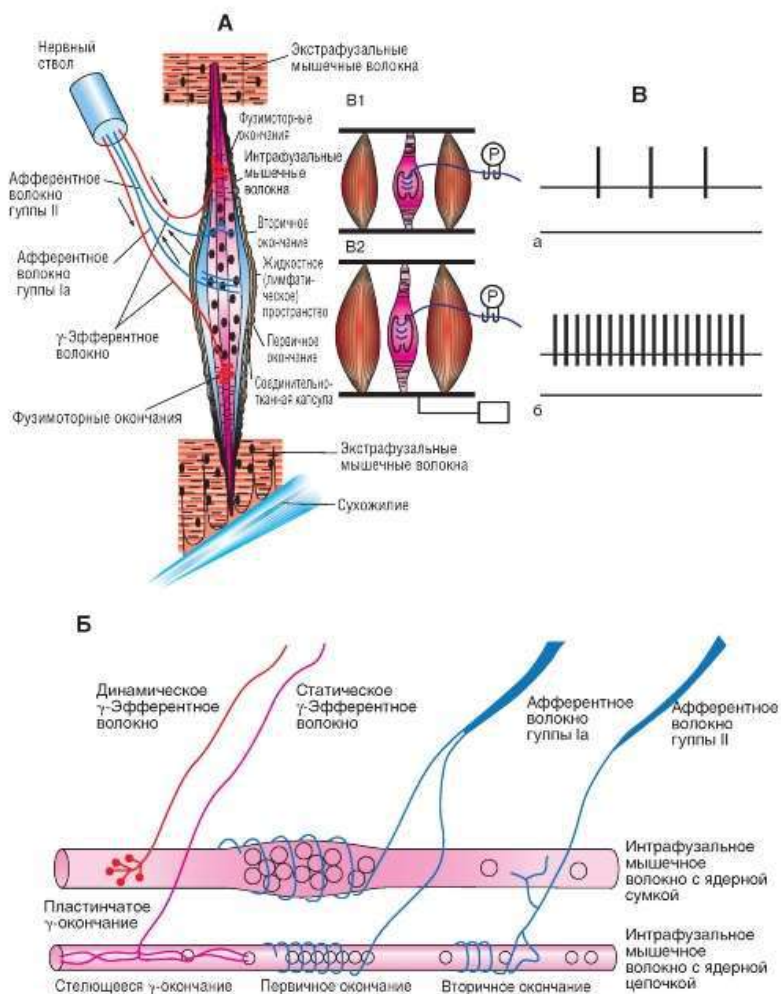


Рис. 23. Сенсорные рецепторы, ответственные за вызывание спинальных рефлексов(Камкин, Киселева, 2010). А - схема мышечного веретена. Б - интрафузальные волокна с ядерной сумкой и ядерной цепочкой; их сенсорная и двигательная иннервация. В - изменения частоты импульсного разряда афферентного аксона мышечного веретена во время укорочения мышцы (при ее сокращении) (а) и во время удлинения мышцы (при ее растяжении) (б). В1 - во время сокращения мышцы нагрузка на мышечное веретено уменьшается, поскольку оно расположено параллельно обычным мышечным волокнам. В2 - при растяжении мышцы мышечное веретено удлиняется. Р - регистрирующая система.

Приложение 20. Кожная терморцепция. Характеристика тепловых и холодовых терморцепторов. Тоническая и фазическая активность терморцепторов.

Различают два вида терморцепторов: *тепловые* и *холодовые* рецепторы. Кроме кожи терморцепторы расположены на внутренних органах, а также имеются центральные термочувствительные нейроны гипоталамуса.

Терморцепторы (свободные нервные окончания) выполняют следующие функции: реагируют на изменение температуры и участвуют в регуляции температуры тела. Существует температурный диапазон, в котором при постоянстве температурного стимула мы не ощущаем ни тепла, ни холода. Это так называемая *нейтральная зона*, в которой температурная чувствительность полностью адаптирована, а тепловые и холодовые рецепторы работают в режиме фоновой импульсации. Для участка кожи, размером 15 см² диапазон нейтрального ощущения составляет от 30 до 36 °С.

Отличительные свойства терморцепторов 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

Холодовые: (концевые колбы Краузе) - расположены в некоторых слизистых оболочках, в поверхностном, или сосочковом, слое дермы, в языке среди мышечных волокон. Нервные волокна миелинизированные. Ниже 30⁰С по мере снижения температуры усиливаются ответы холодовых рецепторов, достигая максимума при температуре 17-26⁰С (у разных рецепторов), потом уменьшается и при температуре 12⁰С их активность равна нулю. Наибольшая чувствительность холодовых точек обнаружена на лице (16-19 на 1 см²), тепловых точек на лице нет.

Тепловые:(тельца Руффини) - их значительно меньше. Расположены они в собственно дерме.

Волокна немиелинизированные. Тепловые рецепторы молчат до + 37⁰ С, после чего их активность быстро растет до 43⁰С (max), и затем резко падает. При повышении температуры порог раздражения для тепла уменьшается.

Специфические терморцепторы кожи при постоянной температуре тела тонически раздражаются – *статическая реакция*. При изменении температуры частота разрядов меняется – *динамическая реакция*.

Температурные пределы динамической чувствительности терморцепторов отличаются от таковых для статической температуры. Например, при охлаждении кожи ниже максимума статической импульсации (17⁰С) динамическая частота импульсации холодовых терморцепторов повышается. За пределами нейтральной зоны даже при постоянной температуре возникают устойчивые температурные ощущения, связанные с увеличением импульсации от терморцепторов *в стационарном режиме*, при этом адаптации терморцепторов не происходит (например, ноги могут мерзнуть часами).

Ощущения, появляющиеся при изменении температуры кожи, обусловлены:

- 1) исходной температурой кожи (с 33⁰С снижается до 32⁰ С – холод, с 31⁰ С повышается до 32⁰С – тепло).
- 2) скоростью изменения температуры кожи (если превышает 6⁰С/ мин., влияет мало, при снижении скорости – оба порога растут)
- 3) площадь кожи (пространственная суммация в нервных центрах)

Приложение 21. Болевая чувствительность. Виды ноцицепторов (Аδ-механоноцицепторы и полимодальные С-ноцицепторы). Механизм чувства боли. Виды боли. Компоненты боли. Функциональная характеристика быстрой и медленной боли.

Ноцицепция – восприятие стимулов, вызывающих ощущение боли.

Функция ноцицепторов:

- сигнальная
- мобилизация защитных сил- повреждающая

Типы болевых рецепторов:

1. Механоноцицепторы и механотермические ноцицепторы Аδ-волокон реагируют на сильные механические и термические раздражители, проводят быструю механическую и термическую боль, быстро адаптируются; расположены преимущественно в коже, мышцах, суставах, надкостнице; их афферентные нейроны имеют малые рецептивные поля (*быстрая боль*).

2. Полисенсорные ноцицепторы С-волокон реагируют на механические, термические и химические раздражители, проводят позднюю плохо локализованную боль, медленно адаптируются; их афферентные нейроны имеют большие рецептивные поля (*медленная боль*).

Болевые рецепторы возбуждаются тремя видами раздражителей:

1. Механические раздражители, создающие давление более 40г/мм^2 при сдавливании, растяжении, сгибании, скручивании.

2. Термические раздражители могут быть тепловыми ($> 45^{\circ}\text{C}$) и холодowymi ($< 15^{\circ}\text{C}$).

3. Химические раздражители (*аллогены*), освобождающиеся из поврежденных клеток тканей, тучных клеток, тромбоцитов, плазмы крови и окончаний ноцицептивных нейронов. Одни из них возбуждают ноцицепторы (K^+ , серотонин, гистамин, брадикинин, АДФ), другие сенсibiliзируют их.

Существует 3 типа аллогенов: *тканевые* (ацетилхолин, серотонин, гистамин, простагландины) непосредственно активируют свободные нервные окончания; *плазменные* (брадикинин, каллидин) сенситизируют ноцицепторы; и *выделяющиеся из нервных окончаний* (тахикинины - вещество Р) действуют на рецепторы этих же окончаний, вызывая генерацию импульсов.

Свойства болевых рецепторов:

- высокий порог возбуждения, что обеспечивает их ответ только на чрезвычайные раздражители;
- плохо адаптируются к длительно действующим раздражителям;
- снижение порога их раздражения при многократной или длительной стимуляции (*гипералгезия*).

Компоненты боли:

- Сенсорный компонент, воспринимается как ощущение.
- Аффективный компонент, эмоциональная окраска боли.
- Вегетативный компонент, сопровождается изменением АД, пульса, ритма дыхания и пр.
- Двигательный компонент, сопровождается мышечным напряжением или рефlekсами избегания.

Теории боли:

1) *Теория специфичности:* боль - это независимое ощущение со своими собственными рецепторами, проводящими путями и нервными центрами. Болевые стимулы возникают в болевых точках. Их гораздо больше, чем тактильных 9:1.

2) *Теория интенсивности и распределения импульсов (pattern theory)*. Теория исходит из того, что множество повреждающих стимулов не совместимо с ноцицепторами, соответственно, исключает наличие болевых рецепторов и специфических проводящих путей. Согласно этой теории, боль возникает тогда, когда интенсивность стимуляции низкопороговых механо- и терморецепторов превышает определенный уровень. В данном случае стимулы вызывают высокочастотные всплески импульсов низкопороговых рецепторов.

3) *Теория воротного контроля* 1965 г. (Мелзак и Уолл). Теория воротного контроля специальной переработки ноцицептивной информации гласит, что торможение ноцицептивных центростремительных нейронов задних рогов спинного мозга обусловлено возбуждением толстых неноцицептивных афферентов (ворота закрыты). А их активация – возбуждение тонких ноцицептивных афферентов (ворота открыты). Такое торможение генерируется в нейронах студенистого вещества спинного мозга и обеспечивается исключительно пресинаптическим торможением тонких афферентов. Второй постулат гласит, что спинальные тормозные механизмы контролируются нисходящими тормозными системами. Наличие таких систем доказано во всех соматосенсорных системах. Заслуга теории в обосновании модуляции ноцицептивных входов в спинной мозг и нисходящих влияний.

Проводящие пути ноцицептивной системы:

Центральные волокна нейронов 1-й и 2-й групп формируют восходящие тракты (*спиноталамический, спиноретикулярный и спиномезенцефалический*), осуществляющие проведение ноцицептивных сигналов к различным отделам головного мозга. Спиноталамический тракт образуют аксоны, нейроны которых лежат в I, V–VII пластинках серого вещества заднего рога. После перекреста в передней комиссуре волокна переходят на противоположную сторону спинного мозга и в составе переднелатерального канатика поднимаются вверх и оканчиваются в ядрах таламуса. Неоспиноталамический тракт образован спиноталамическими аксонами (филогенетически более молодой путь). Палеоспиноталамический тракт (филогенетически более старый) — не прямой путь от спинного мозга к таламусу (включая спиноретикулоталамическую систему). Ноцицептивным нейронам спиноталамического тракта придается значение в формировании сенсорно-дискриминативного компонента боли, обеспечивающего восприятие места и характера повреждения.

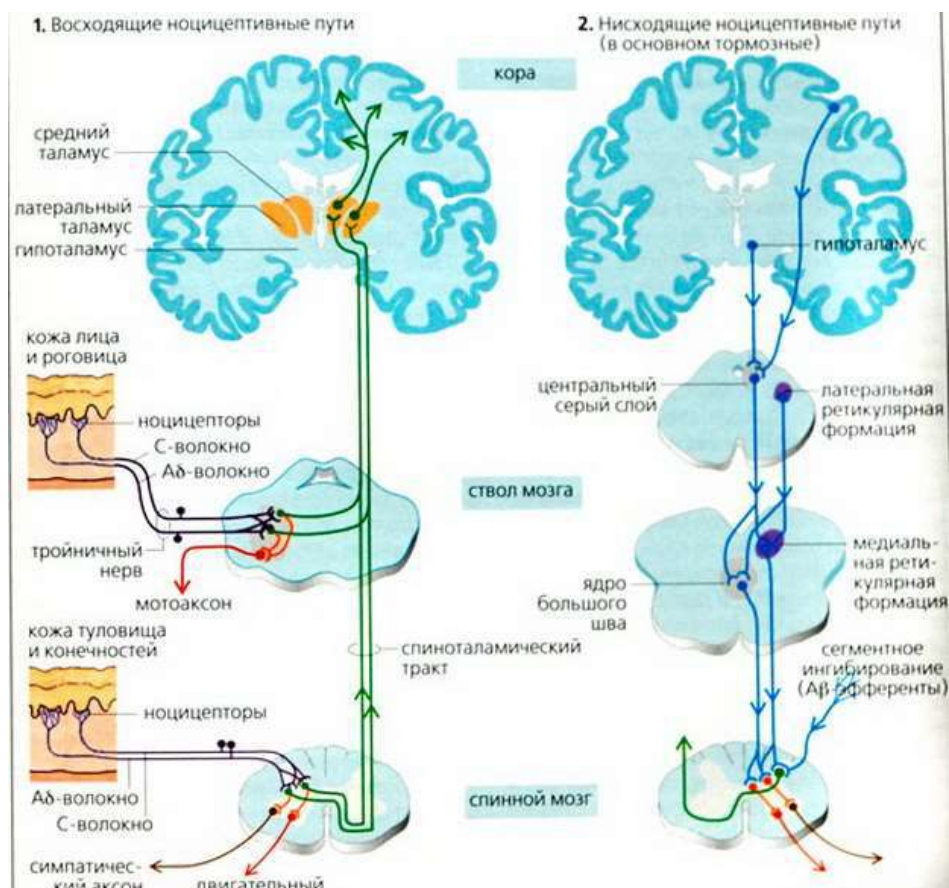


Рис. 24. Восходящие и нисходящие ноцицептивные пути. (Гайтон, А.К. Медицинская физиология / А.К. Гайтон, Дж.Э. Холл / Пер. с англ.; Под ред. В.И. Кобрин. — М.: Логосфера, 2008. — 1296 с. : ил.)

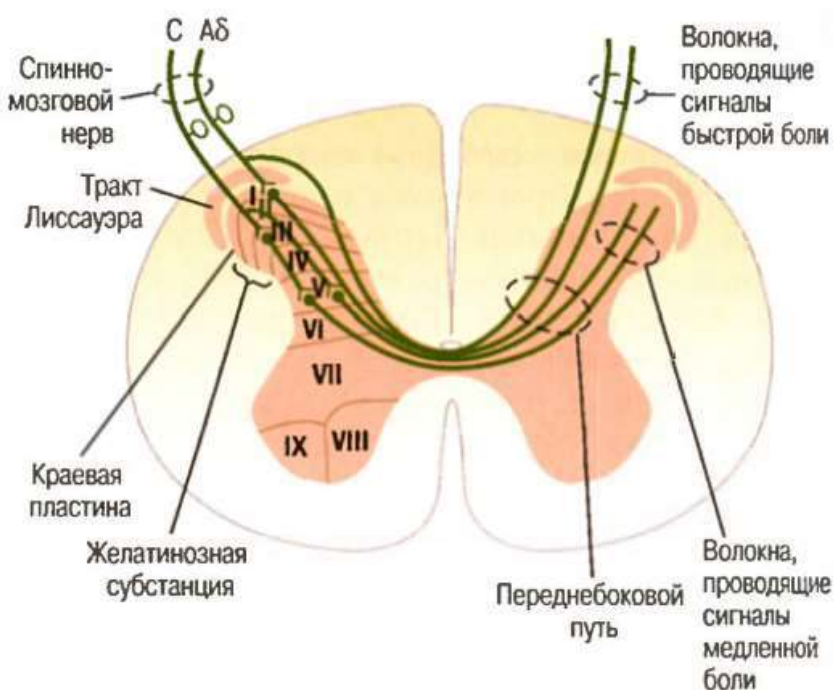


Рис. 25. Передача сигналов быстрой (острой) и медленной (хронической) боли в спинной мозг и через него в головной мозг. (Гайтон, А.К. Медицинская физиология / А.К. Гайтон, Дж.Э. Холл / Пер. с англ.; Под ред. В.И. Кобрин. — М.: Логосфера, 2008. — 1296 с. : ил.)

Исследования последних лет с использованием ПЭТ установили, что некоторые зоны коры активируются, когда человек испытывает боль. В числе этих зон — соматосенсорная кора, передняя поясная извилина и островковая зона коры.

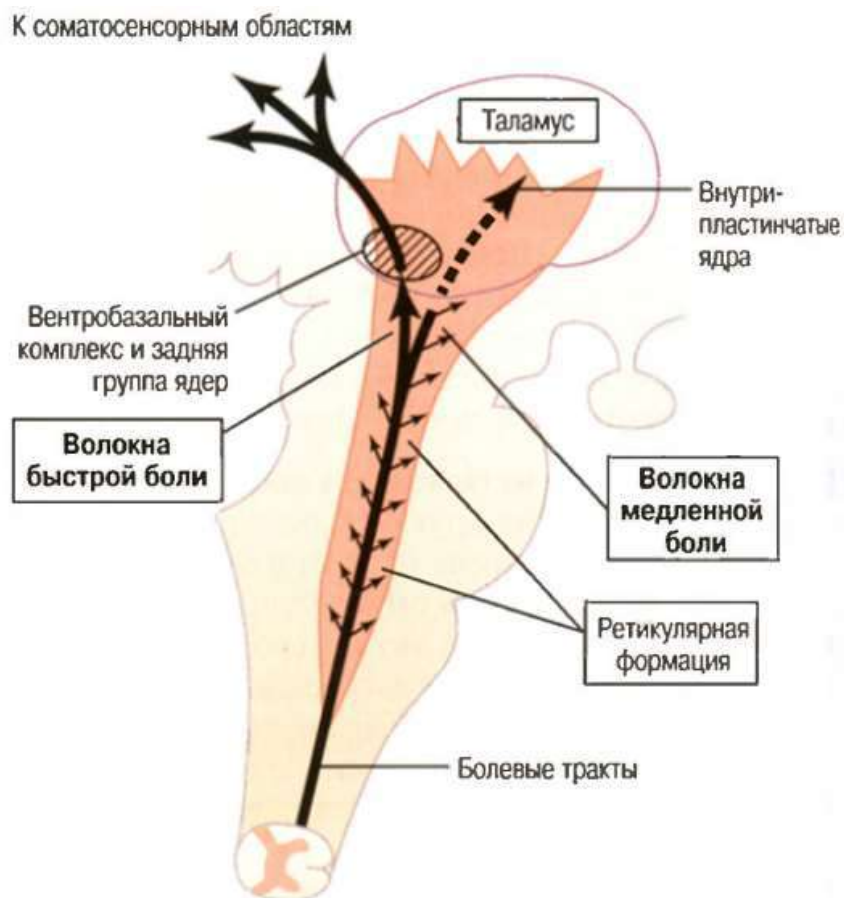


Рис. 26. Передача болевых сигналов в ствол мозга, таламус и кору большого мозга по пути проведения быстрой (острой) боли и медленной (хронической) боли. (Гайтон, А.К. *Медицинская физиология* / А.К. Гайтон, Дж.Э. Холл / Пер. с англ.; Под ред. В.И. Кобрина. — М.: Логосфера, 2008. — 1296 с. : ил.

Приложение 22. Структурно-функциональная характеристика антиноцицептивной системы.

Антиноцицептивная система — это эндогенная система контроля и подавления болевых ощущений. Иерархическая совокупность структур на различных уровнях ЦНС с собственными нейрохимическими механизмами обеспечивает ряд функций:

1. ограничительная (снижение болевых ощущений)
2. информационная (дифференцировка болевых и неболевых стимулов)
3. предупреждающая (защитная)
4. установление порога болевой чувствительности

Антиноцицептивные механизмы.

Спиномозговой (срочный) механизм активен при слабой боли за счет конкурентных периферических влияний ноцицептивных и неноцицептивных стимулов на нейроны задних рогов спинного мозга. При действии более сильного неноцицептивного периферического раздражителя блокируется проведение болевых импульсов через адренергические синапсы.

Стволовый (короткодействующий) нейронный механизм: за счет торможения восходящего потока болевых импульсов на уровне спинного мозга и выше. Нисходящие влияния нейронов ядра шва, серого вещества Сильвиева водопровода и ретикулярной формации действуют на желатинозную субстанцию спинного мозга ограничивают ноцицептивную импульсацию на вышележащие структуры головного мозга.

Гипоталамический (длительный) механизм: активируется при длительной боли. Гипоталамические эндогенные опиаты (энкефалины, эндорфины, динарфины, неэнкефалины) взаимодействуют с опиоидными рецепторами 5 типов, оказывает нисходящее антиноцицептивное тормозное влияние на стволовые и спинальные структуры. Кроме того, тормозится восходящий поток болевых импульсов на таламус. В совокупности с лимбической системой обеспечивает эмоциональную окраску боли.

Корковый (тонический) механизм. Фронтальная кора постоянно активирует антиноцицептивные нисходящие тормозные влияния, даже при отсутствии боли. Лобная кора обеспечивает осмысление боли, и возможность подготовиться к ее действию.

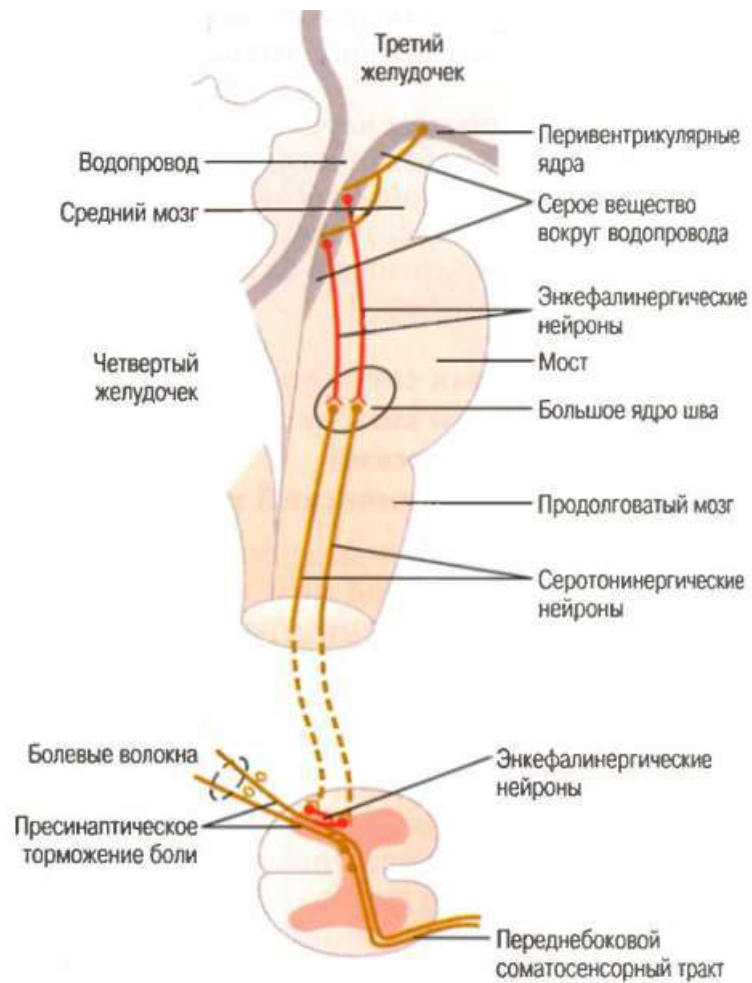


Рис. 27. Обезболивающая система головного мозга и спинного мозга. (Гайтон, А.К. *Медицинская физиология* / А.К. Гайтон, Дж.Э. Холл / Пер. с англ.; Под ред. В.И. Кобрина. — М.: Логосфера, 2008. — 1296 с. : ил.)

Приложение 23. Основные пути проведения соматосенсорной афферентации в центральную нервную систему. Соматосенсорные проекционные области в коре больших полушарий

Рецепторами висцеральной сенсорной системы являются *интерорецепторы*.

Виды интерорецепторов:

- 1) *механорецепторы* – реагируют на изменения давления в полых органах и сосудах, их растяжение и сжатие;
- 2) *хеморецепторы* – реагируют на изменение концентрации химических веществ в тканях организма (выделение биологически активных веществ, изменения содержания кислорода, углекислого газа, протонов, и пр.);
- 3) *терморецепторы* – воспринимают изменения температуры во внутренних органах, участвуют в терморегуляции
- 4) *ноцицепторы*.

Функции соматовисцеральной сенсорной системы:

1. Рефлекторная (бессознательная) регуляция процессов, протекающих во внутренних органах; бессознательные регуляторные процессы можно ощущать косвенно по их эффектам.
2. Формирование неспецифических ощущений общего самочувствия.
3. Формирование специфических, осознаваемых ощущений голода, жажды.
4. Формирование конкретных локальных ощущений, например, ощущение растяжения мочевого пузыря, потребности в мочеиспускании, или боли.

Функции проводящих путей соматовисцеральной сенсорной системы

Тип рецептора	Стимул	Типы афферентных волокон	Скорость проведения возбуждения (м/сек)
Механический	Механический	Aδ, Aβ	2-30 (миелинизированные)
Механотермический	Механический и термический	Aδ	2-30 (миелинизированные)
Полимодальный	Механический, термический и химический	C	<2 (немиелинизированные)

Проведение импульсов от рецепторов к сенсорной коре.

- 1) *Лемнисковый путь (быстропроводящие волокна)*
- 2) I нейрон – спинальные ганглии, пути Голля и Бурдаха.
II нейрон – продолговатый мозг (пути Голля – тактильная чувствительность), медиальная петля
III нейрон – специфические ядра таламуса.
- 3) *Латеральный путь Морина (информация о сильной деформации кожи)*
I нейрон – задние рога спинного мозга
II нейрон – боковое шейное ядро продолговатого мозга, аксоны в лемнисковый путь.
- 4) *Спиналоталамический путь* I нейрон – спинальные ганглии
II нейрон – задние рога спинного мозга
III нейрон – неспецифические ядра таламуса, ядра тройничного нерва

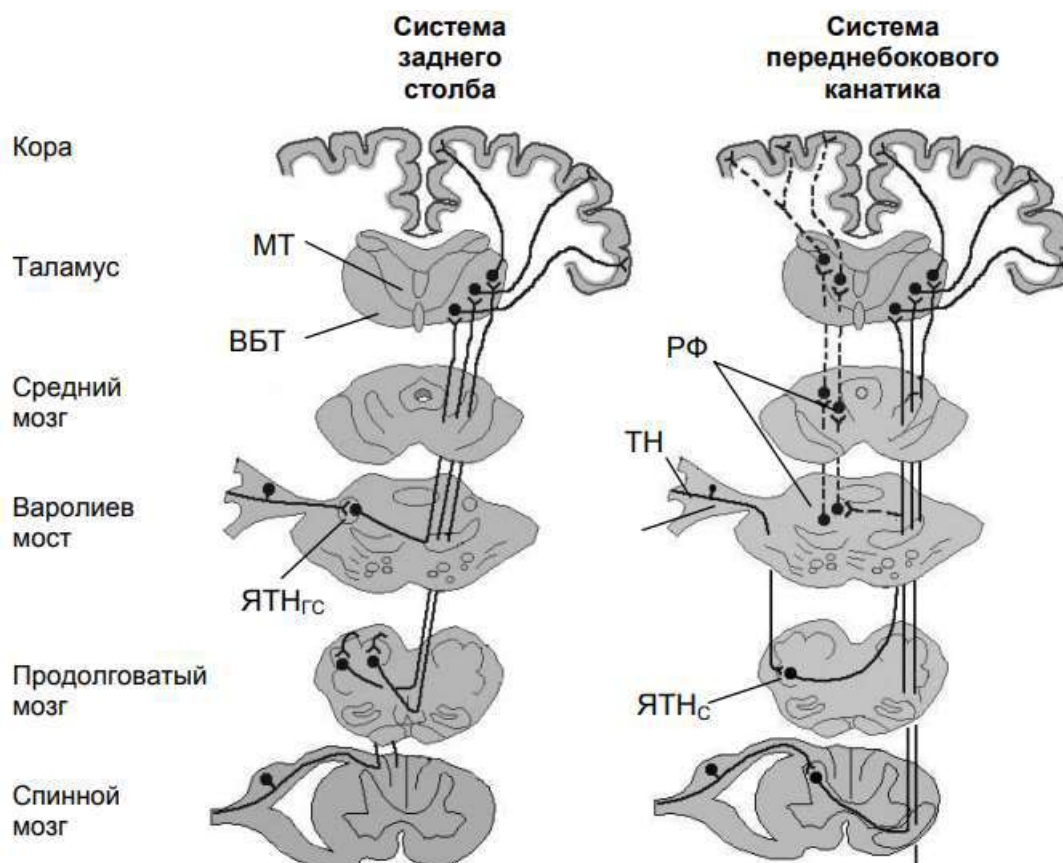


Рис. 28. Общая схема соматовисцеральной системы. (Гайтон, А.К. *Медицинская физиология* / А.К. Гайтон, Дж.Э. Холл / Пер. с англ.; Под ред. В.И. Кобрин. — М.: Логосфера, 2008. — 1296 с. : ил.)

Сплошными линиями показаны пути, организованные по принципу соматотопической проекции, пунктиром – диффузные проекции; МТ – медиальный таламус, ВБТ – вентробазальный таламус, РФ – ретикулярная формация, ТН – тройничный нерв, ЯТН_{ГС} – главное сенсорное ядро тройничного нерва, ЯТН_С – спинальное ядро тройничного нерва.

Функциональная соматотопическая организация коры

Первичная соматосенсорная зона коры расположена в задней центральной извилине. Сюда идут волокна от заднего вентрального ядра таламуса. Большую поверхность занимают проекции рецепторов кистей рук, голосового аппарата и лица. В латеральной борозде находится вторичная (меньшая) соматосенсорная зона. К ней относятся, в частности, такие специфические центры, как:

- центр стереогноза (способности узнавать предметы на ощупь);
- центр схемы тела (восприятия собственного тела);
- кинестетический центр праксиса (проприоцептивного образа основных автоматизированных навыков, например, состояния пальцев рук при удерживании вилки или ложки).

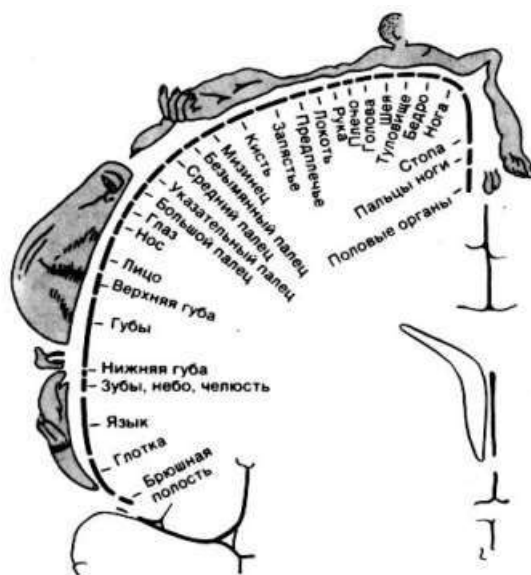


Рис. 29. Соматотопическая организация корковой зоны первичной соматосенсорной коры человека. Изображения на поперечном срезе мозга и их обозначения демонстрируют пространственное представительство поверхности тела в коре. (Физиология человека с основами патофизиологии: в 2 т. Т. 1 / под ред. Р. Ф. Шмидта, Ф. Ланга, М. Хекманна; пер. с нем. под ред. М. А. Каменской и др. 2-е изд., испр., электрон. М.: Лаборатория знаний, 2021. 540 с.)

Приложение 24. Общий план строения вкусовой сенсорной системы. Характеристика периферического отдела вкусового анализатора.

Вкус – это ощущение, возникающее в результате действия какого-либо вещества на рецепторы слизистой оболочки языка и ротовой полости. Различают 5 “первичных” вкусовых ощущений:

Соленый вкус - стандартный носитель — хлорид натрия — поваренная соль, особенно ион Na^+ . Он распознается рецепторами ионных каналов на языке, изменяя потенциал действия. Кислый вкус - ассоциируется с величиной pH жидкости, детектируется рецепторами ионных каналов на языке, изменяя потенциал действия.

Сладкий вкус - ассоциируется с присутствием сахаров, но то же ощущение возникает от глицерина, некоторых белковых веществ, аминокислот. Одним из химических носителей «сладкого» являются гидроксигруппы в больших органических молекулах - сахара, а также полиолы - сорбит, ксилит. Детекторы сладкого - G-протеины, расположенные во вкусовых почках.

Горький вкус - как и сладость, воспринимается посредством G-протеинов.

Умами - название вкусового ощущения, производимого свободными аминокислотами, в частности — глутаминовой, чувствительны глутаматные рецепторы.

Другие ощущения, близкие к вкусовым: жгучий вкус - связан с веществами, стимулирующими «тепловые» рецепторы (этанол, капсаицин) - они возбуждают ветви тройничного нерва, терпкое - это ощущение («вяжущий вкус») связано с рецепцией дубильных веществ, жирное – рецепторы распознают липиды (присутствуют также в слизистой тонкой кишки). Кроме основных вкусовых категорий описаны ещё щелочной (мыльный) и металлический вкус (цинк, железо), вкус кальция, лакричный, вкус чистой воды.

Пороги вкусового ощущения различны для различных вкусовых качеств. Наименьший порог для горького вкуса, максимальный – для кислого и солёного.

Интенсивность вкусового ощущения зависит от концентрации вещества и от числа раздражаемых хеморецепторов. Определённое значение имеют продолжительность действия и температура. При длительном раздражении вкусовых рецепторов происходит их адаптация, т.е. уменьшение интенсивности ощущения.

В естественных условиях при приёме пищи слизистая оболочка ротовой полости подвергается действию сложных стимулов: химических, термических, механических. Импульсы от термо- и механорецепторов проводятся по язычной ветви тройничного нерва. Вкусовые нейроны головного мозга преимущественно полимодальные и обеспечивают полимодальные вкусовые ощущения.

Уровень функциональной мобильности вкусовых рецепторов изменяется в зависимости от срока приема пищи. При исследовании натошак уровень функциональной мобильности очень высок (до 90% положительных ответов от общего количества проб), через 10—15 минут после приема пищи наблюдается резкая демобилизация вкусовых сосочков (до 50% отрицательных ответов).

Вкусовые рецепторы

Слизистая оболочка языка покрыта многослойным эпителием и образует многочисленные выросты - *сосочки*. Сосочки языка неодинаковы по форме. Среди них различают *нитевидные, грибовидные, желобоватые, листовидные*. Все сосочки, за исключением нитевидных, содержат *вкусовые почки*. Вкусовые почки (луковицы) ориентированы перпендикулярно слоям эпителия. Апикальный конец каждой луковицы открывается наружу, т.е. сообщается с ротовой полостью и омывается слюной, содержащей молекулы вкусовых веществ.

В состав вкусовой луковицы входит несколько типов клеток: *рецепторные вторичночувствующие* клетки с микроворсинками, *опорные* и *базальные* клетки. В

мембране вкусовых клеток локализованы рецепторные молекулы (вкусовой рецептор), с которым взаимодействуют молекулы вкусового вещества. Это вызывает конформационное преобразование рецепторной молекулы, вызывающее изменение проницаемости клетки и генерацию рецепторного потенциала.

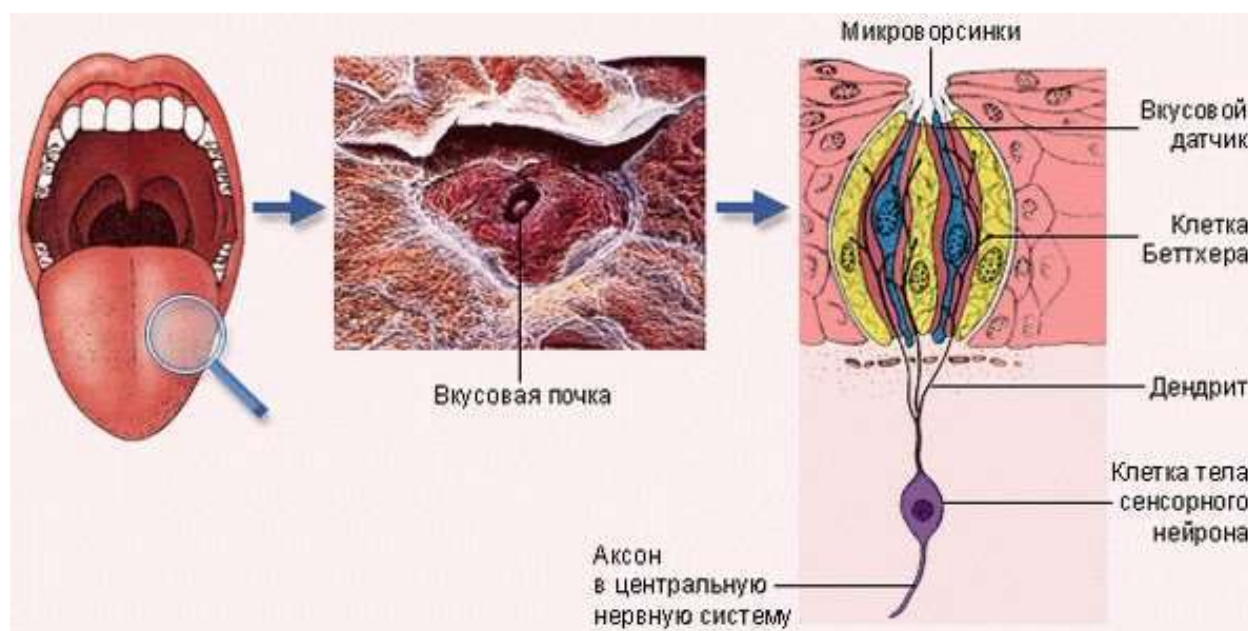


Рис. 30. Язык и вкусовые рецепторы (Камкин, Киселева, 2010)

К рецепторным клеткам подходят афферентные волокна, причём взаимоотношения клеток вкусовых луковиц и нервных окончаний очень сложны и до конца не ясны. Имеются тонкие волокна, контактирующие только с одной клеткой, и более толстые, разветвления которых вступают в контакт с несколькими рецепторными клетками в разных сосочках, образуя свои рецепторные поля. С одной рецепторной клеткой могут вступать в синаптическую связь до 30 волокон.

Функция рецепторного отдела: обеспечивает контактную хеморецепцию

Приложение 25. Функции проводникового и коркового отделов вкусовой сенсорной системы. Вкусовая чувствительность.

Функции центрального отдела вкусовой сенсорной системы

I нейрон: Барабанная струна (ветвь лицевого нерва) обеспечивает вкусовые ощущения с передних двух третей языка. Язычные ветви языкоглоточного нерва иннервируют заднюю треть языка и слизистую неба. Внутренняя ветвь верхнего гортанного нерва (ветви блуждающего нерва) содержит афферентные вкусовые волокна от глотки и надгортанника

II нейрон: Все афферентные волокна заканчиваются в ядре одиночного пути ствола мозга (волокна барабанной струны - в краниальной части ядра, волокна языкоглоточного нерва - в средней части и волокна верхнего гортанного нерва - в каудальной). Нейроны чувствительны к химическим и механическим раздражителям. Аксоны нейронов ядра солитарного тракта образуют частичный перекрест в ретикулярной формации и в составе медиальной петли достигают вентромедиального комплекса ядер таламуса.

III нейрон: вентромедиальный комплекс ядер таламуса.

Функции центрального отдела вкусовой сенсорной системы

1) Осуществляет восприятие и анализ действующих на вкусовые рецепторы химических раздражителей.

2) Способствуют формированию вкусовых ощущений.

От таламуса часть импульсов идет в латеральную часть постцентральной извилины коры переднего мозга (первичная проекционная кора), где и происходит различение вкуса. Другая часть волокон от таламуса направляется в лимбическую систему, обеспечивающую мотивацию вкуса, участие в нем процессов памяти, приобретение вкусовых предпочтений. По волокнам тройничного нерва с поверхности языка передается тактильная, температурная и болевая чувствительность, которая дополняет информацию, поступающую из ротовой полости.

Вкусовые ощущения и восприятие. У разных людей абсолютные пороги вкусовой чувствительности к разным веществам существенно отличаются вплоть до «вкусовой слепоты» к отдельным агентам (например, к креатину). Абсолютные пороги вкусовой чувствительности во многом зависят от состояния организма (они изменяются в случае голодания, беременности и т.д.). При измерении абсолютной вкусовой чувствительности возможны две ее оценки: возникновение неопределенного вкусового ощущения (отличающегося от вкуса дистиллированной воды) и осознанное восприятие или опознание определенного вкуса.

Вкусовая адаптация. При длительном действии вкусового вещества наблюдается адаптация к нему (снижается интенсивность вкусового ощущения). Продолжительность адаптации пропорциональна концентрации раствора. Обнаружена и перекрестная адаптация, т. е. изменение чувствительности к одному веществу при действии другого. Применение нескольких вкусовых раздражителей одновременно или последовательно дает эффекты вкусового контраста или смешения вкуса.

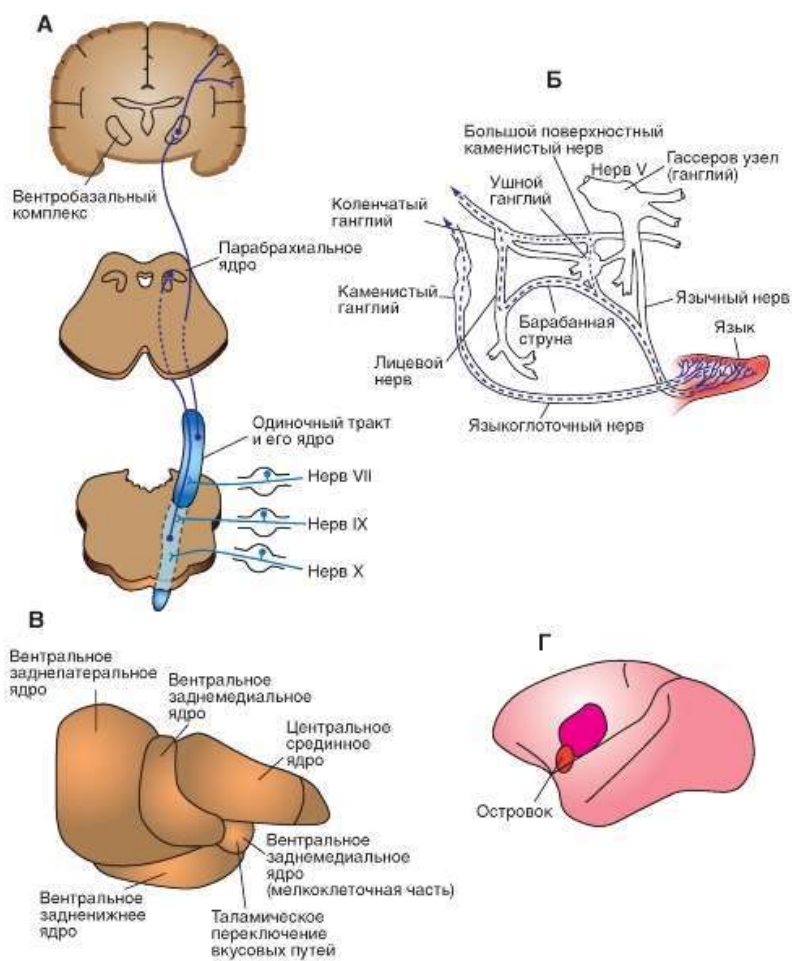


Рис. 31. Проводниковый отдел вкусовой сенсорной системы (Камкин, Киселева, 2010).

А - окончание вкусовых афферентных волокон в ядре одиночного тракта и восходящие пути к парабрахиальному ядру, вентробазальному таламусу и коре большого мозга. Б - периферическое распределение вкусовых афферентных волокон. В и Г - вкусовые области таламуса и коры большого мозга обезьян.

Приложение 26. Механизм трансдукции вкусовых ощущений

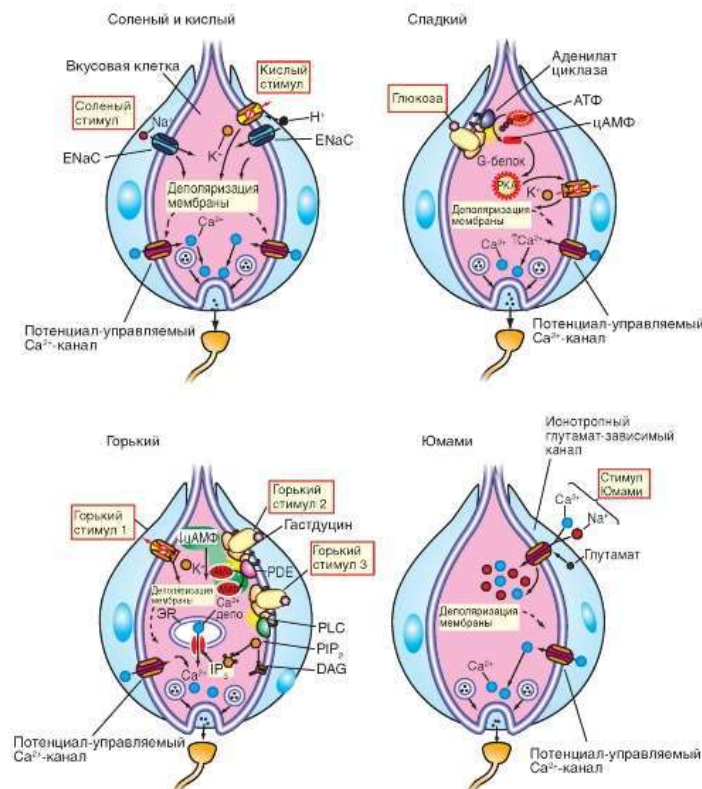


Рис. 32. Клеточные механизмы восприятия вкуса (Камкин, Киселева, 2010)

На рис. – (PIP₂) – фосфатидил инозитол 4,5бифосфат, (DAG) – диацилглицерол

Клеточные механизмы восприятия вкуса сводятся к различным способам деполяризации мембраны клетки и дальнейшему открытию потенциал управляемых кальциевых каналов. Вошедший кальций делает возможным освобождение медиатора, что приводит к появлению генераторного потенциала в окончании чувствительного нерва. Каждый стимул деполяризует мембрану разными путями. *Соленый стимул* взаимодействует с эпителиальными натриевыми каналами (ENaC), открывая их для натрия. *Кислый стимул* может самостоятельно открыть ENaC или же благодаря снижению pH закрыть калиевые каналы, что также приведет к деполяризации мембраны вкусовой клетки. *Сладкий вкус* возникает за счет взаимодействия сладкого стимула с чувствительным к нему рецептором, связанным с G-белком. Активированный G-белок стимулирует аденилатциклазу, которая повышает содержание цАМФ и далее активирует зависимую протеинкиназу, которая, в свою очередь, фосфорилируя калиевые каналы, закрывает их. Все это также приводит к деполяризации мембраны. *Горький стимул* может деполяризовать мембрану тремя путями: (1) закрытием калиевых каналов, (2) путем взаимодействия с G-белком (гастдуцином) активировать фосфодиэстеразу (PDE), тем самым, снижая содержание цАМФ. Это (по не совсем понятным причинам) вызывает деполяризацию мембраны. (3) Горький стимул связывается с G-белком, способным активировать фосфолипазу C (PLC), в результате увеличивается содержание инозитол 1,4,5 трифосфат (IP₃), который приводит к освобождению кальция из депо. *Вкус «умами»*: глутамат связывается с глутаматрегулируемыми неселективными ионными каналами и открывает их. Это сопровождается деполяризацией и открытием потенциал управляемых кальциевых каналов.

Приложение 27. Характеристика периферического отдела обонятельного анализатора. Обонятельный эпителий, его локализация и строение.

Раздражителем обонятельного рецептора является, как и для органов вкуса, химическая энергия. Вещества, действующие на обонятельный рецептор, называются пахучими. Только газообразные вещества могут быть раздражителями обонятельного рецептора. Дыхание через рот никакого ощущения не вызывает, отсюда целесообразность дыхания через нос.

Призма запахов Хеннинга определяет шесть основных запахов: ароматные, эфирные, пряные, смолистые, жженные, гнилостные — по одному в каждой вершине треугольной призмы.

Для обонятельных рецепторов характерны реакции на целый спектр раздражителей, но при этом одни вещества вызывают максимальную реакцию, другие – минимальную, а третьи – торможение. Рецептивное поле для того или иного вещества имеет реальные геометрические размеры в сенсорном эпителии. Обонятельные рецепторы.

Функция рецепторного отдела - обеспечивает дистантную хеморецепцию, восприятие запахов.

Обонятельный рецептор у человека расположен на участке слизистой оболочки носа: на середине верхней, носовой раковины и верхней части носовой перегородки.

Обонятельный эпителий состоит из клеток трёх типов: рецепторных, опорных и базальных. Обонятельные рецепторные клетки являются *первичночувствующими*. Рецепцию запахов осуществляют 3 типа обонятельных нейронов:

1. Обонятельные рецепторные нейроны (ORNs) в основном эпителии.
2. GC-D-нейроны в основном эпителии.
3. Вомероназальные нейроны (VNNs) в вомероназальном эпителии.

Указанные три типа нейронов отличаются друг от друга по способу трансдукции и рабочим белкам, а также по своим сенсорным путям. Верхняя часть обонятельной клетки выходит в слой слизи, где содержит 6-12 обонятельных микроворсинок (цилий). Базальные клетки не выходят на поверхность эпителия.

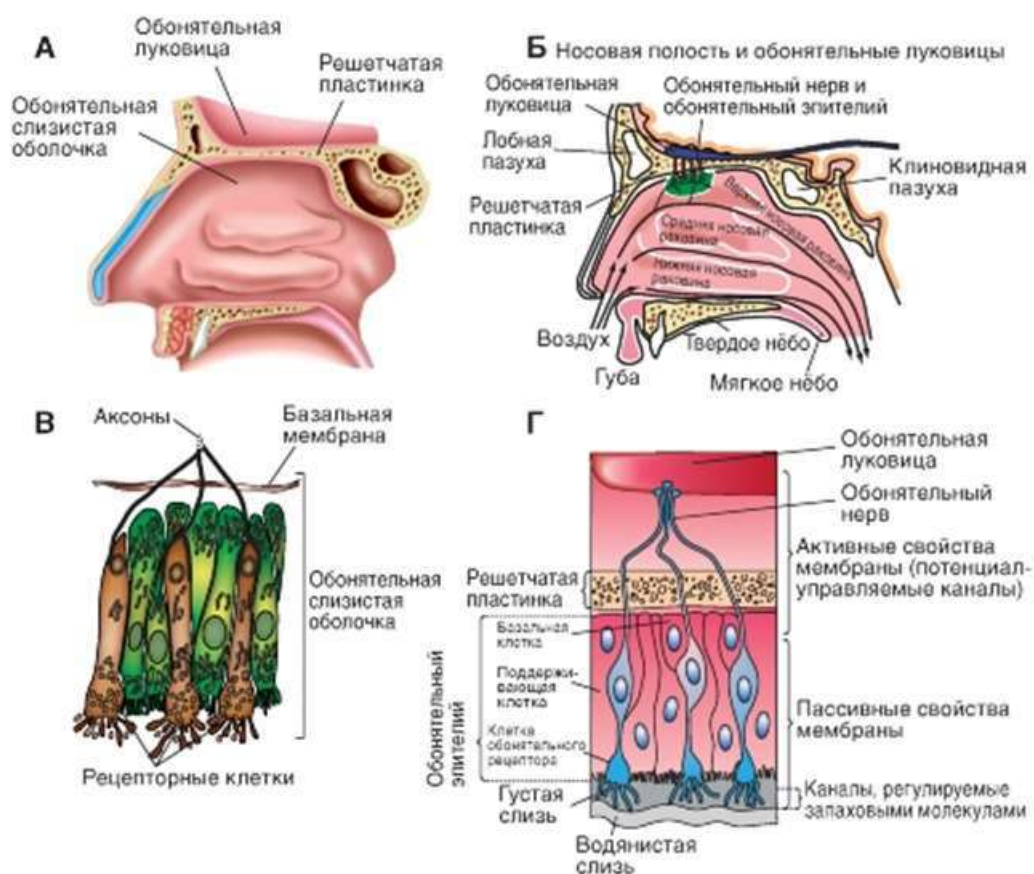


Рис. 33. Обонятельные рецепторы (Камкин, Киселева, 2010).

А и Б - схема расположения обонятельной зоны слизистой оболочки в носоглотке. Вверху находится решетчатая пластинка, а над ней - обонятельная луковица. Обонятельная слизистая оболочка распространяется и на боковые стороны носоглотки. В и Г - обонятельные хеморецепторы и поддерживающие клетки. Г - обонятельный эпителий. Д - схема процессов в обонятельных рецепторах.

Приложение 28. Механизм возбуждения обонятельных клеток.

Молекулы пахучего вещества вначале растворяются в водном растворе, в слизи, которая покрывает эпителий носовой полости. Затем они взаимодействуют со специализированными белками, встроенными в мембрану обонятельных волосковых нейросенсорных рецепторных клеток. Вслед за взаимодействием молекулы-раздражителя с молекулярным рецептором-белком происходит активация G-белков, затем аденилатциклазы, накопление ц-АМФ внутри клетки и активация протеинкиназы А, вследствие чего открываются хемоуправляемые натриевые ионные каналы мембраны. За счёт этого происходит деполяризация мембраны и генерируется рецепторный потенциал в области микроворсинок. Другая разновидность G-белка активирует фосфолипазу С, в результате образуется инозитол-3-фосфат, который способствует повышению внутриклеточного Ca^{2+} , а также диацилглицерат, активирующий протеинкиназу С. Протеинкиназа С способствует деполяризации мембраны через фосфорилирование катионных каналов, а Ca^{2+} повышает выделение химического медиатора из обонятельной нейрорецепторной клетки, что ведёт к возникновению возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП) и возникновению затем потенциала действия и нервного импульса во внесинаптических отделах нервного волокна.

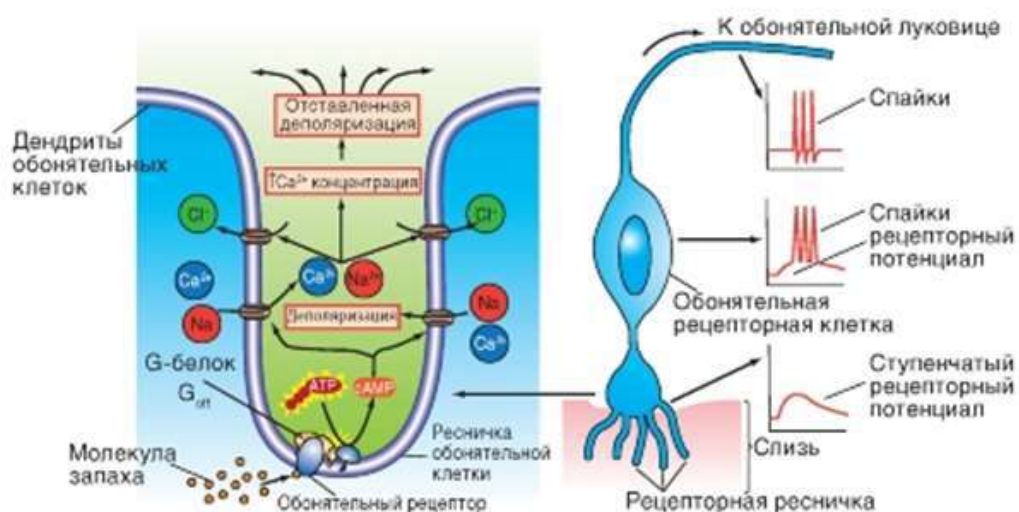


Рис. 34. Механизмы кодирования запахов (Камкин, Киселева, 2010).

Приложение 29. Основные нейронные связи в обонятельной луковице. Обонятельный тракт. Центральные проекции обонятельного анализатора

Функции проводникового отдела обонятельной сенсорной системы

Аксоны обонятельных клеток (I нейрон) образуют *обонятельный нерв*. В слизистой носа имеются свободные окончания сенсорных волокон тройничного нерва, которые также хемочувствительны и дублируют обонятельный нерв.

II нейрон расположен в *обонятельной луковице*, где окончания первичных сенсорных нейронов образуют синапсы с дендритами *митральных* клеток. Клеточные элементы в обонятельной луковице производят *первичную переработку сенсорной информации*. Обонятельные рецепторы, в отличие от рецепторов других сенсорных систем, не дают топической пространственной проекции на луковице благодаря своим многочисленным конвергентным и дивергентным связям.

Функции центрального отдела обонятельной сенсорной системы

Осуществляет восприятие и анализ действующих на органы обоняния химических раздражителей (запахов) внешней среды.

- Обеспечивает субъективное отношения к запахам за счет эмоционального компонента при активации лимбической системы.
- Обеспечивает ряд защитных рефлексов (чихание, задержка дыхания до рефлексорной остановки, бронхоспазм). Через волокна тройничного нерва эти рефлекссы замыкаются на уровне продолговатого мозга.
- Образует ассоциативные связи обонятельной системы при формировании пищевого, полового и оборонительного поведения.

Аксоны митральных клеток (III нейрон) образуют *обонятельный тракт*, волокна которого передают сигналы в обонятельную луковицу противоположной стороны и в несколько образований конечного мозга (IV нейрон). Большинство исследователей считает, что отростки второго нейрона идут прямо в кору большого мозга, минуя таламус. Обонятельная сенсорная система не даёт проекций в новую кору (неокортекс), а только в зоны архи- и палеокортекса: в гиппокамп, лимбическую кору, миндалевидный комплекс.

Названные области мозга, а также орбитофронтальная кора, осуществляют интеграцию ольфакторной афферентации с афферентацией других модальностей, в результате чего формируются сложные поведенческие акты.

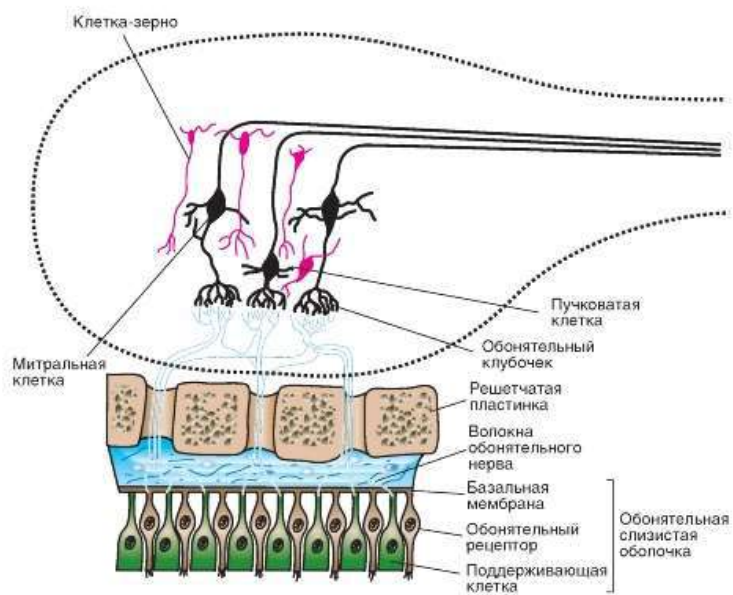


Рис. 35. Схема сагиттального среза через обонятельную луковицу, показывающая окончания обонятельных хеморецепторных клеток на обонятельных клубочках и на нейронах обонятельной луковицы (Камкин, Киселева, 2010).

Глоссарий

Зрительная сенсорная система

1. *Аккомодация* – приспособление глаза к ясному видению удаленных на разное расстояние предметов, связанное с изменением кривизны хрусталика.
2. *Амакриновые клетки* - крупные интернейроны сетчатки, участвуют в передаче возбуждения внутри сетчатки, как правило, получают входные сигналы от биполярных клеток (или других амакриновых клеток) и посылают сигналы ганглиозным клеткам.
3. *Астигматизм* – недостаток преломляющего аппарата глаза, обусловленный неравномерной кривизной оптической поверхности роговицы (реже – хрусталика) в разных плоскостях сечения падающего на неё светового пучка.
4. *Бинокулярное зрение* – способность формировать единый зрительный образ видимого предмета из изображений, появляющихся в двух глазах.
5. *D-биполярные клетки сетчатки* - биполяры, экспрессирующие тормозные рецепторы глутамата, поэтому уменьшение тонического высвобождения глутамата фоторецепторами сетчатки при освещении приводит к увеличению активности d-биполярных клеток, т.е. вызывает их деполяризацию (часто описываются как биполярные клетки, имеющие рецептивное поле с "on"-центром).
6. *H-биполярные клетки сетчатки* – биполяры, экспрессирующие возбуждающие рецепторы глутамата, поэтому уменьшение тонического высвобождения глутамата фоторецепторами сетчатки при освещении приводит к уменьшению активности h-биполярных клеток, т.е. вызывает их гиперполяризацию (часто описываются как биполярные клетки, имеющие рецептивное поле с "off"-центром).
7. *Ближайшая точка ясного видения* - точка зрительной оси на расстоянии, с которого рассматриваемые объекты четко проецируются на светочувствительный аппарат сетчатки при максимальном напряжении аккомодации.
8. *M-ганглиозные клетки* – магноцеллюлярные ганглиозные клетки сетчатки, имеют большие рецептивные поля, состоящие преимущественно из палочек, реагируют на грубые признаки крупных объектов и движение их в поле зрения.
9. *P-ганглиозные клетки* - парвоцеллюлярные ганглиозные клетки сетчатки, связанные нейронной связью с центральной ямкой, имеют маленькие рецептивные поля, состоящие преимущественно из колбочек и организованные по концентрическому принципу, реагируют на мелкие детали и цвет стационарного стимула.
10. *Ганглиозные фоточувствительные клетки (ipRGC)* – третий тип фоторецепторов сетчатки, реагирующие на величину интенсивности падающего на сетчатку светового потока, содержат пигмент меланопсин.
11. *Гиперколонка* – кортикальный модуль, участок коры, включающий набор ориентационных колонок с ориентациями в пределах 180° и перекрывающиеся с ними две глазодоминантные колонки, обрабатывает зрительную информацию от определенного участка сетчатки.
12. *Гиперметропия (дальнозоркость)* - аномалия рефракции, при которой в покое аккомодации изображение фокусируется за сетчаткой.
13. *Глазодоминантная колонка* – вертикальный кластер клеток зрительной коры, в котором нейроны получают информацию избирательно либо от правого, либо от левого глаза.
14. *Горизонтальные клетки* – интернейроны сетчатки, обеспечивают функциональную связь между фоторецепторами и дендритами биполярных клеток и создают латеральное торможение в сетчатке с целью контрастирования границ в зрительном объекте.
15. *Дальняя точка ясного видения* - точка зрительной оси, удаленная на наибольшее расстояние, с которого изображения рассматриваемых предметов четко проецируются на

светочувствительный аппарат сетчатки при максимальном расслаблении аккомодации.

16. *Диоптрический аппарат глаза*– оптическая система глаза, представленная 4 средами - роговицей, влагой передней и задней камер глаза, хрусталиком и стекловидным телом, обеспечивающими его светопреломляющую функцию.

17. *Диспаратность* - различие взаимного положения точек, отображаемых на сетчатках левого и правого глаза, лежит в основе неосознаваемых психофизиологических процессов бинокулярного и стереоскопического зрения.

18. *Желтое пятно (центральная ямка)*– место максимального скопления и поверхностного расположения фоторецепторов-колбочек на сетчатке глаза.

19. *Зрачковый рефлекс* - изменение диаметра зрачка в зависимости от интенсивности падающего на оптическую систему глаза света.

20. *Зрачок* – круглое отверстие в центре радужной оболочки глаза, способствует четкости изображения предметов на сетчатке, устраняя сферическую аберрацию.

21. *Зрительная сенсорная система*– оптикобиологическая сенсорная система, обеспечивающая восприятие и кодирование зрительных раздражителей (электромагнитное излучение видимого спектра) и участвующая в обеспечении зрительно-моторных координаций.

22. *Колбочки* – один из типов фоторецепторов сетчатки, обеспечивающих дневное фотопическое зрение с возможностью цветоразличения.

23. *Латеральное колленчатое тело* – отдел промежуточного мозга, подкорковый центр зрительной сенсорной системы, характерна ретинопия.

24. *Миопия (близорукость)* - аномалия рефракции, при которой в покое аккомодации изображение фокусируется перед сетчаткой.

25. *Оптокинетический нистагм* – нистагм, возникающий при фиксации взора на быстро сменяющихся, движущихся в одну сторону предметах.

26. *Ориентационные колонки* - вертикальный кластер клеток зрительной коры, в котором нейроны имеют сходную функциональную чувствительность к углам ориентации линий и краев изображения.

27. *Острота зрения нормальная средняя* - способность разделять глазом две светящиеся точки, угол между которыми составляет 1 минуту.

28. *Офтальмоскопия* – исследование глазного дна с помощью прибора офтальмоскопа и источника света.

29. *Палочки* - один из типов фоторецепторов сетчатки, обеспечивающих сумеречное скотопическое зрение.

30. *Первичная зрительная кора (стриарная, зона V1)* - локализована в щпорной (зрительной) борозде затылочной доли коры больших полушарий, получает и обрабатывает зрительную сенсорную информацию непосредственно от ипсилатерального колленчатого тела, анатомически эквивалентна полю 17 по Бродману.

31. *Поле зрения*– угловое пространство, видимое глазом при фиксированном, устремленном вперед взоре и неподвижной голове.

32. *Пресбиопия*– возрастное ослабление аккомодации глаза вследствие снижения эластичности хрусталика (склерозирование) и проявляющееся удалением ближайшей точки ясного видения.

33. *Прозопагнозия* – зрительная агнозия, при которой потеряна способность узнавать лица, но при этом способность узнавать предметы в целом сохранена (часто связано с повреждением мозга в области правой нижнезатылочной области).

34. *Рефракция*– преломляющая сила оптической системы глаза, выраженная в диоптриях.

35. *Саккады* - быстрые, строго согласованные движения глаз, происходящие одновременно и в одном направлении.

36. *Световая адаптация* - зрительная адаптация к повышению яркости света, переход от скотопической системы зрения к фотопической.
37. *Световоспринимающий аппарат глаза* – рецепторный аппарата глаза, представленный палочками и колбочками сетчатки.
38. *Сетчатка* - внутренняя оболочка глаза, являющаяся периферическим световоспринимающим отделом зрительного анализатора.
39. *Скотопическое зрение* – система сумеречного зрения при низкой освещенности, восприятие света палочками сетчатки.
40. *Слепое пятно* – небольшой участок на сетчатке, не имеющий фоторецепторных клеток, место выхода зрительного нерва из глазного яблока.
41. *Сферическая абберрация глаза* – абберрация оптической системы глаза (круги светорассеяния на сетчатке), обусловленная различием в преломляющей способности центральных и периферических отделов роговицы и хрусталика.
42. *Темновая адаптация* – зрительная адаптация к низкой яркости света, проявляющаяся повышением световой чувствительности глаза, переход от фотопической системы зрения к фотопической.
43. *Фовеация* - рефлекторная фиксация изображения в области центральной ямки.
44. *Фотопическое зрение* – система дневного зрения, восприятие света колбочками сетчатки с возможностью цветоразличения.
45. *Фоторецепторы* – световоспринимающие, светочувствительные образования зрительной сенсорной системы (периферический рецепторный отдел), способные в ответ на поглощение квантов света молекулами содержащихся в них пигментов генерировать физиологический рецепторный потенциал.
46. *Хроматическая абберрация глаза* – абберрация оптической системы глаза, обусловленная неодинаковым преломлением световых лучей с различной длиной волны.
47. *Хрусталик* – часть светопреломляющего аппарата глаза, двояковыпуклая биологическая линза, циркулярно фиксированная к цилиарному телу, с диоптрической силой 18-33 дптр.
48. *Экстрастриарная зрительная кора (зоны V2, V3, V4, V5)* – локализована в затылочной доле коры больших полушарий, недалеко от стриарной зрительной коры, анатомически эквивалентна полям 18 и 19 по Бродману.
49. *Эмметропия* – нормальная рефракция глаза, когда параллельные световые лучи, попадающие в расслабленный глаз, фокусируются на его сетчатке.

Слуховая сенсорная система

1. *Аудиометрия* – метод исследования чувствительности слуха к звуковым волнам различной частоты.
2. *Бинауральный слух* - способность формировать акустическую картину мира с помощью информации, поступающей через оба уха.
3. *Внутреннее ухо* - полое костное образование в височной кости, разделенное на костные каналы и полости, содержащие рецепторный аппарат слухового и вестибулярного анализаторов.
4. *Внутренние волосковые клетки* – механорецепторные клетки кортиева органа, располагающиеся в один ряд, являются трансдукторами звука, генерируют рецепторный потенциал и кодируют информацию о частоте звука.
5. *Воздушная проводимость звука* - распространение звуковых волн через звукопроводящий аппарат слуховой сенсорной системы (через среднее ухо).
6. *Диапазон слышимых частот* – диапазон частот звука, воспринимаемых слуховым анализатором человека, составляет от 20 Гц до 20000 Гц.
7. *Звук* - физическое явление, представляющее собой распространение механических

колебаний в виде упругих волн в твёрдой, жидкой или газообразной среде.

8. *Звукопроводящий аппарат* - совокупность органов, обеспечивающих передачу звуковых колебаний из окружающей среды к рецепторным клеткам спирального органа.

9. *Колонки давления* - кластер клеток слуховой коры, в котором нейроны лучше отвечают на моноауральный вход (для них доминирует одно ухо).

10. *Колонки суммации* – кластер клеток слуховой коры, в котором нейроны лучше отвечают на бинауральный вход.

11. *Кортиев орган* - рецепторный отдел слуховой сенсорной системы, расположенный в перепончатом канале улитки на базилярной мембране.

12. *Костная проводимость звука* - передача звуковых волн непосредственно через кости черепа.

13. *Медиальное коленчатое тело* - отдел промежуточного мозга, подкорковый центр слуховой сенсорной системы, характерна тонотопия.

14. *Микрофонный потенциал улитки* - отражает изменения звукового давления, максимален в тех участках улитки, которым соответствует максимум колебаний базилярной мембраны при данной частоте тона.

15. *Наружное ухо* - часть периферического отдела слуховой сенсорной системы, включает ушную раковину и наружный слуховой проход, выполняет звукопроводящую и защитную функции, границей со средним ухом является барабанная перепонка.

16. *Наружные волосковые клетки* - специализированные клетки кортиева органа, располагающиеся в три-четыре ряда, являются улитковыми усилителями – благодаря движениям наружных волосковых клеток усиливаются колебания внутренних волосковых клеток в ответ на звуки соответствующей частоты.

17. *Первичная слуховая кора* – локализована в височной доле коры больших полушарий, получает и обрабатывает слуховую сенсорную информацию от медиальных коленчатых тел, анатомически эквивалентна полю 41 по Бродману.

18. *Перилимфа* – жидкость, находящаяся между стенками костного и перепончатого лабиринтов внутреннего уха.

19. *Пресбиакузис* – возрастное прогрессирующее понижение слуха вследствие дегенеративных изменений улитковых нервов.

20. *Слуховая сенсорная система* - сенсорная система, обеспечивающая восприятие и кодирование акустических стимулов и обуславливающая способность человека ориентироваться в окружающей среде посредством оценки акустических раздражителей.

21. *Среднее ухо* – часть периферического отдела слуховой сенсорной системы, включает барабанную полость с находящимися в ней слуховыми косточками, обеспечивает преобразование звуковых колебаний в колебания жидкости внутреннего уха, выполняет звукопроводящую, защитную и усиливающую звук функции.

22. *Тонотопия* – четкая пространственная проекция волосковых клеток, расположенных на различных участках кортиева органа, на сенсорные нейроны медиального коленчатого тела и первичной слуховой коры.

23. *Эндокохлеарный потенциал улитки* – разность потенциалов между средами эндолимфы и перилимфы, регистрируемая в улитке при отсутствии звука (+80 мВ).

24. *Эндолимфа* – жидкость, заполняющая перепончатую часть лабиринта внутреннего уха.

Вестибулярная сенсорная система

1. *Ампулярный аппарат перепончатого лабиринта* - часть рецепторного отдела вестибулярного анализатора, представленная волосковыми клетками ампул полукружных каналов и воспринимающая угловые ускорения.

2. *Вестибулоокулярный рефлекс* – рефлекс поддержания стабильности зрения при

движении головой, реализуется через связи между вестибулярными ядрами и ядрами глазодвигательных нервов в стволе головного мозга.

3. *Вестибулярная сенсорная система* - сенсорная система, обеспечивающая восприятие и кодирование специфических раздражителей вестибулярных рецепторов (гравитация, прямолинейное и угловое ускорение) и участвующая в регуляции равновесия и ориентации человека в пространстве.

4. *Вестибулярный нистагм* – последовательные компенсаторные движения глаз, вызываемые вестибулярной активностью, когда глаза движутся в сторону, противоположную вращению тела, благодаря чему направление взора остается неизменным.

5. *Кинетоз* - болезнь передвижения, возникает при действии на организм более или менее продолжительных и изменяющихся ускорений, классифицируется по транспортному средству, при передвижении на котором развивается патологический симптомокомплекс (нарушение координации движений, головокружение, тошнота, рвота, бледность, холодный пот, снижение артериального давления).

6. *Киноцилия* - один из двух видов волосков механорецепторных клеток, киноцилия большей длины, расположена эксцентрично и представлена в единичном количестве на каждой волосковой клетке.

7. *Купула* - желатиноподобное образование в ампуле полукружных каналов органа равновесия, погруженное в эндолимфу, с которой имеет равный удельный вес, купула необходима для регистрации угловых ускорений.

8. *Макула* – слуховые пятна в виде сгруппированных механорецепторных волосковых клеток, расположенные в саккулюсе и утрикулусе органа равновесия, макула необходима для регистрации линейных ускорений и гравитации.

9. *Отолитовый аппарат* – часть рецепторного отдела вестибулярной сенсорной системы, представленная волосковыми клетками саккулюса и утрикулуса и воспринимающая линейные ускорения.

10. *Отолиты* - твёрдые образования, расположенные на поверхности механорецепторных клеток отолитового аппарата органа равновесия, представлены кристаллами кальцита (карбоната кальция), необходимы для регистрации линейных ускорений и гравитации.

11. *Саккулюс* – круглый мешочек, структурный элемент органа равновесия с отолитовым аппаратом внутри, макула которого расположена в вертикальной плоскости.

12. *Статический рефлекс* - установочные рефлексы, возникающие при изменениях положения тела, не связанных с его перемещением в пространстве.

13. *Статокинетический рефлекс* - рефлексы, направленные на сохранение позы и поддержания равновесия при действии ускорения, связанного с перемещением тела в пространстве.

14. *Стереоцилия* – один из двух видов волосков механорецепторных клеток, стереоцилии меньшей длины и представлены в большом количестве.

15. *Утрикулус* – маточка, или овальный мешочек, структурный элемент органа равновесия с отолитовым аппаратом внутри, макула которого расположена в горизонтальной плоскости.

Соматовисцеральная сенсорная система

1. *Аналгезия* – значимое снижение болевой чувствительность до полной невозможности ее восприятия.

2. *Антиноцицептивная система* - эндогенная система контроля и ограничения проведения ноцицептивных сигналов.

3. *Быстроадаптирующиеся рецепторы тактильной чувствительности* – фазные

рецепторы, возбуждающиеся только в момент смещения/деформации кожи и волос, являются датчиками скорости воздействия стимула (тельца Паччини, тельца Мейснера, рецепторы волосяных фолликулов).

4. *Висцеральная боль* – болевое ощущение, возникающее во внутренних органах.
5. *Гипералгезия* – увеличение болевого ощущения в ответ на стимул прежней интенсивности, снижение болевого порога.
6. *Гипоалгезия* – уменьшение болевого ощущения в ответ на стимул прежней интенсивности, увеличение болевого порога.
7. *Дерматом* – участок кожи, иннервируемый определенным сегментом спинного мозга.
8. *Зоны Захарьина-Геда* - ограниченные участки кожи, в которых при заболеваниях определенных внутренних органов появляются отраженные боли.
9. *Интерорецепторы* - рецепторы, расположенные на внутренних органах и тканях тела и отражающие состояние отдельных органов и организма в целом.
10. *Лемнисковая система (система заднего столба)* – проводниковый отдел соматовисцеральной системы, осуществляющий передачу сенсорной информации проприоцептивной и тактильной чувствительности по дорсальному белому веществу спинного мозга.
11. *Медленноадаптирующиеся рецепторы тактильной чувствительности* – тонические рецепторы, не прекращающие генерировать потенциалы действия при продолжительном действии раздражителя, являются датчиками интенсивности воздействия стимула (диски Меркеля, тельца Руффини).
12. *Механорецепторы кожи* – первично-чувствующие рецепторы, обеспечивающие тактильную чувствительность, представленные свободными или инкапсулированными нервными окончаниями кожи.
13. *Мышечные веретена* - рецепторный орган проприоцептивной чувствительности, образован инкапсулированным окончанием афферентов группы Ia и II, спиралеобразно оплетающими интрафузальные мышечные волокна; реагируют на степень и скорость изменения длины мышцы.
14. *Ноцицепторы* – болевые рецепторы.
15. *Отраженная боль* - болевое ощущение в области тела, удаленной от действительного источника боли.
16. *Париетальная боль* – болевое ощущение, возникающее при раздражении париетальной брюшины.
17. *Первичная соматосенсорная кора* - локализована в постцентральной извилине коры больших полушарий, получает и обрабатывает полимодальную соматовисцеральную сенсорную информацию, анатомически эквивалентна полям 1, 2 и 3 по Бродману
18. *Проекционная боль* - боль с проекцией (кожной) в зоне иннервации периферического нерва, возникающая при раздражении его ствола.
19. *Пространственный порог тактильной чувствительности* – наименьшее дифференциальное расстояние между двумя точками на определенном участке кожи, раздражение каждой из которых ощущается отдельно.
20. *Сенситизация ноцицепторов* – свойство ноцицепторов интенсивнее реагировать на повторный болевой стимул.
21. *Система переднебокового канатика* - проводниковый отдел соматовисцеральной системы, осуществляющий передачу сенсорной информации температурной и болевой чувствительности по вентральному белому веществу спинного мозга.
22. *Соматическая боль* – болевое ощущение, возникающее с поверхностных (кожных) или глубоких (мышцы, кости, суставы) соматических ноцицепторов.

23. *Соматовисцеральная система* – совокупность сенсорных систем организма, обеспечивающая соматовисцеральную чувствительность и кодирование сенсорной информации нескольких модальностей (температурных, болевых, тактильных раздражителей), получая ее от кожи, мышц, суставов, внутренних органов.
24. *Соматосенсорный гомункулюс* – карта поверхности туловища и лица человека, представленная на постцентральной извилине.
25. *Соматотопия* – отображение соматосенсорной системы в коре постцентральной извилины головного мозга.
26. *Сухожильные органы Гольджи* – рецепторный орган проприоцептивной чувствительности, образован окончаниями афферентов группы Ib, располагающийся в местах соединения экстрафузальных мышечных волокон с коллагеновыми пучками сухожилий; реагируют на силу, развиваемую сухожилием, в котором находится рецептор.
27. *Тепловые терморецепторы* – первично-чувствующие рецепторы, активирующиеся при повышении окружающей температуры.
28. *Термозестезиометрия* – метод исследования температурной чувствительности, основанный на определении дифференциального температурного порога кожи.
29. *Холодовые терморецепторы* – первично-чувствующие рецепторы, активирующиеся при понижении окружающей температуры.
30. *Центральная боль* – возникновение болевых ощущений без раздражения ноцицепторов, в условиях повреждения периферических нервов или отделов ЦНС, участвующих в передаче ноцицептивной информации.
31. *Эстезиометрия* – метод измерения тактильной чувствительности, в частности пространственного дифференциального порога, с помощью прибора эстезиометра.

Вкусовая сенсорная система

1. *Вкусовая «карта языка»* – «историческая» карта преимущественного распределения основных типов вкусовых рецепторов на поверхности языка (сладкий вкус – кончик языка, горький – корень языка, соленое и кислое – боковые поверхности).
2. *Вкусовая почка (вкусовая луковица)* – периферический отдел вкусовой сенсорной системы, структурно-функциональная единица органа вкуса, состоящая из эпителиальных вкусовых клеток, связанных с концевыми разветвлениями нервных волокон.
3. *Вкусовая сенсорная система* – сенсорная система специализированной хеморецепции, обеспечивающая кодирование химических стимулов и опосредующая способность воспринимать качество пищевых веществ и химических компонентов окружающей среды.
4. *Вкусовые рецепторные клетки* – вторично-чувствующие рецепторы, представленные сенсорными клетками в составе вкусовых почек, генерируют рецепторный потенциал при восприятии химических стимулов пищи.
5. *Вкусовые сосочки* – выросты слизистой оболочки языка, содержащие комплекс вкусовых почек, в которых расположены вкусовые, механо- и терморецепторы.
6. *Гипергевзия* – вкусовая гиперестезия, расстройство вкуса, проявляющееся усилением вкусовых ощущений.
7. *Гипогевзия* – вкусовая гипестезия, расстройство вкуса, проявляющееся пониженной вкусовой чувствительностью.
8. *Густометрия* – исследование вкусовой чувствительности с определением порога вкусового ощущения.

Обонятельная сенсорная система

1. *Аносмия* – резкое снижение обонятельной чувствительности до полной невозможности ощущать запахи.
2. *Вомероназальный орган* – дополнительный периферический отдел обонятельной сенсорной системы, воспринимающий воздействие феромонов.
3. *Гипосмия* – снижение способности ощущать запахи.
4. *Обонятельная луковица* - часть обонятельного мозга, локализована на нижней поверхности лобной доли полушарий большого мозга и продолжающаяся в обонятельный тракт, содержит тела вторых сенсорных нейронов обонятельного анализатора.
5. *Обонятельная сенсорная система* - сенсорная система, осуществляющая восприятие, передачу и анализ обонятельных ощущений и участвующая в регуляции и формировании мотивационного поведения.
6. *Обонятельные рецепторные клетки* – первично-чувствующие рецепторы обонятельной сенсорной системы, реагирующие на пахучие химические вещества (одоранты).
7. *Обонятельный эпителий* – периферический отдел обонятельной сенсорной системы, эпителиальная ткань верхней раковины и верхней части средней раковины носовой полости, участвующая в восприятии запахов.
8. *Одорант-связывающие белки* - группа растворимых белков, секретируемых обонятельным эпителием и способных обратимо связывать молекулы одорантов для их последующего взаимодействия с обонятельными рецепторами.
9. *Ольфактометрия* – метод измерения порога обонятельной чувствительности с помощью прибора ольфактометра.

Общая сенсорная физиология

1. *Абсолютный порог (порог ощущения)* – минимальная сила адекватного раздражителя, достаточная для генерации потенциала действия в первичном сенсорном нейроне.
2. *Вторично-чувствующий рецептор* – специализированная клетка нейроэпителиальной природы, возбуждение которой передается окончаниям соответствующего афферентного нейрона, генерирует рецепторный потенциал.
3. *Дифференциальный порог (порог различения)* – минимальная величина, на которую один стимул надпорогового диапазона должен отличаться от другого, чтобы их разницу можно было различить субъективно.
4. *Первично-чувствующий рецептор* - окончание афферентных нервов (первого сенсорного нейрона), генерирует потенциал действия.
5. *Рецепторы сенсорные* - специализированные периферические образования, предназначенные для трансформации энергии различных видов сенсорных стимулов в специфическую активность нервной системы (различают первично- и вторично-чувствующие рецепторы).
6. *Сенсорные системы* – специализированные части нервной системы, функцией которых является восприятие определенных сигналов – сенсорных стимулов из окружающей или внутренней среды, и состоящие из периферических рецепторов, нервных проводящих путей и отделов ЦНС, ответственных за обработку полученных сигналов (нервные центры).