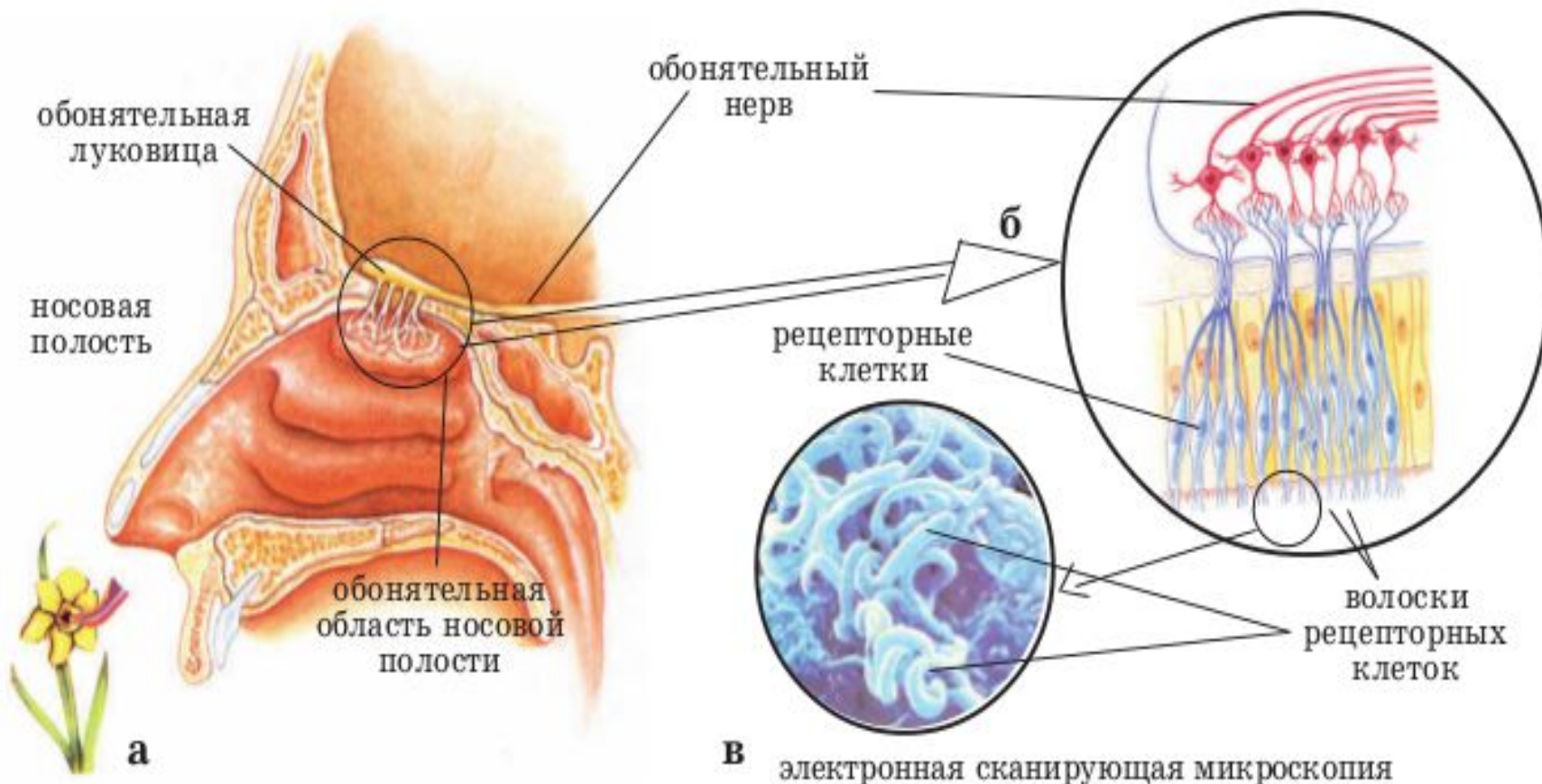


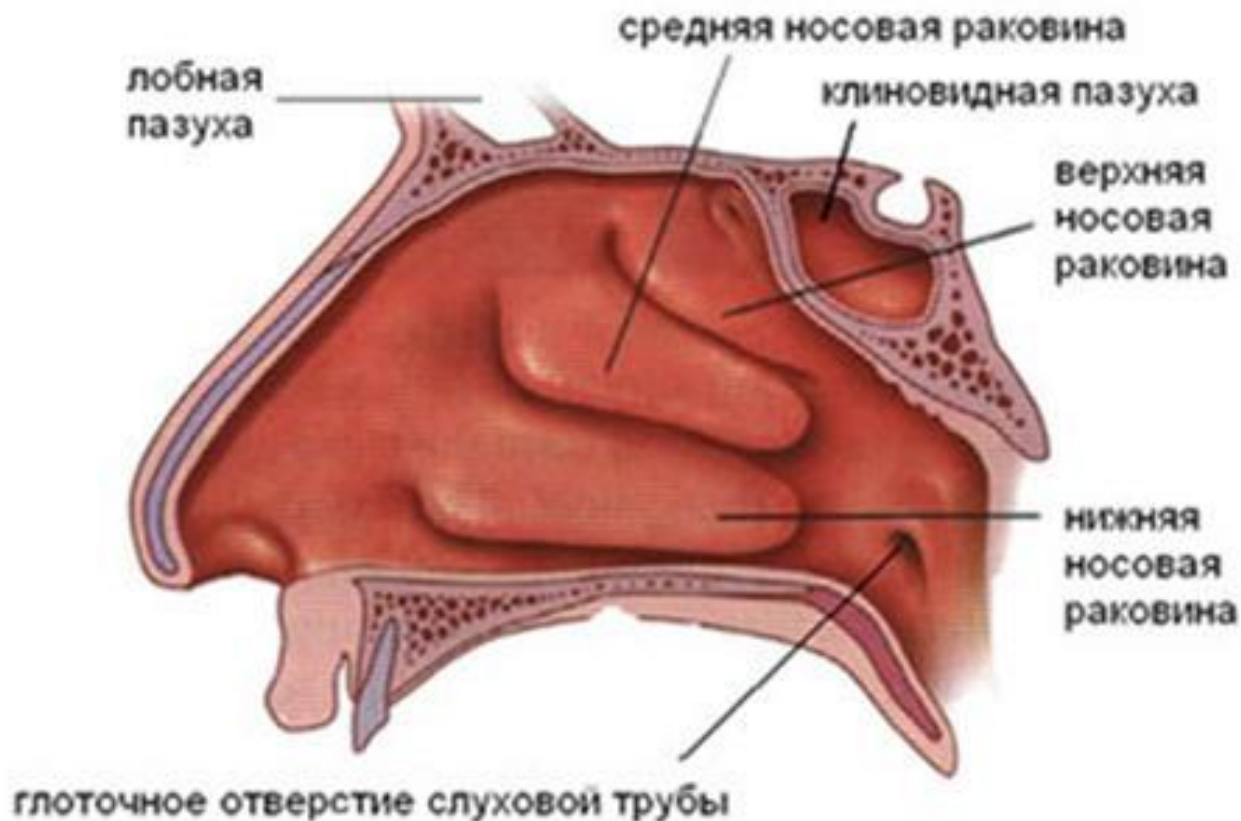
# НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ ОБОНЯТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

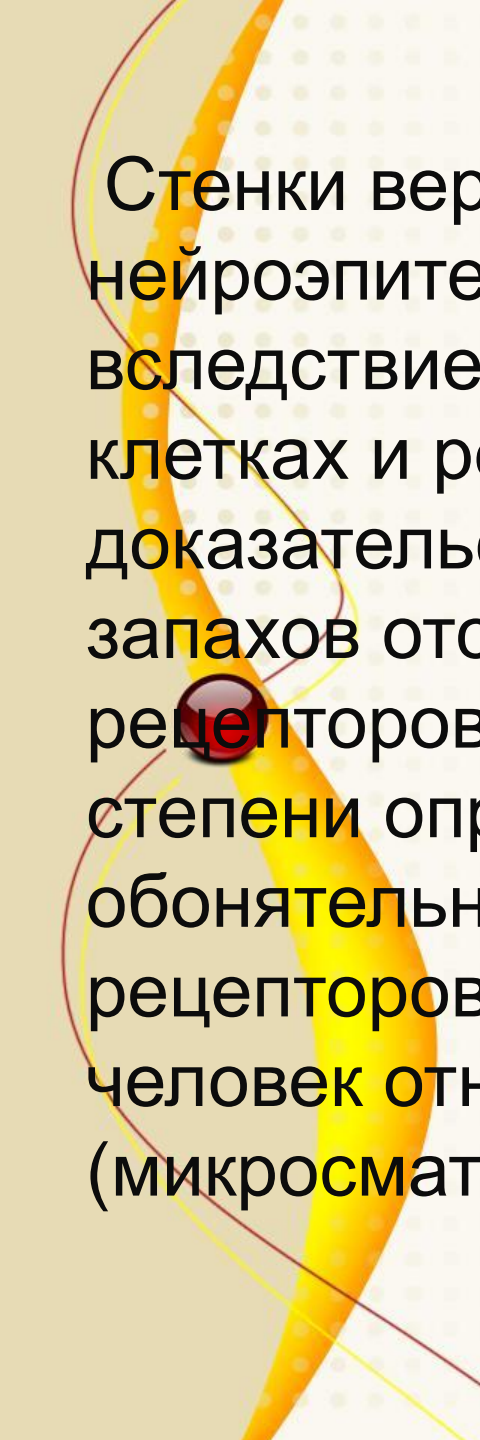


Обонятельную систему человека можно разделить на три отдела: периферический (нейроэпителий, выстилающий верхнюю камеру носа), промежуточный (обонятельная луковица и переднее обонятельное ядро) и центральный (палеокорковая, таламическая, гипоталамическая и неокорковая проекции).

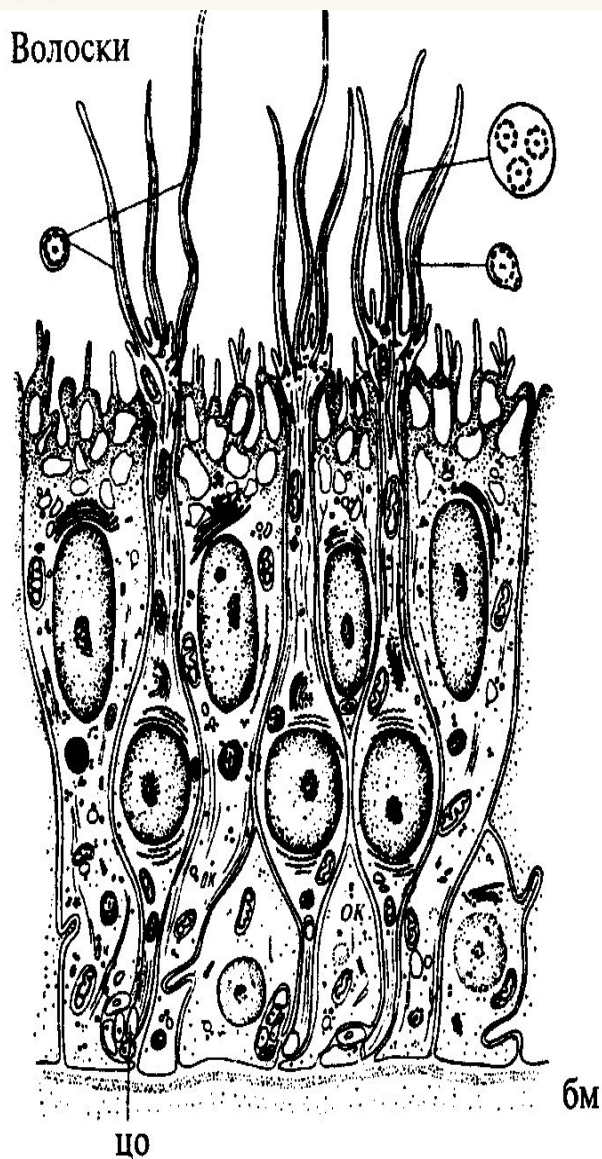


Нос человека имеет три камеры: нижнюю, среднюю и верхнюю. Нижняя и средняя камеры выполняют по сути санитарную роль, согревая и очищая вдыхаемый воздух





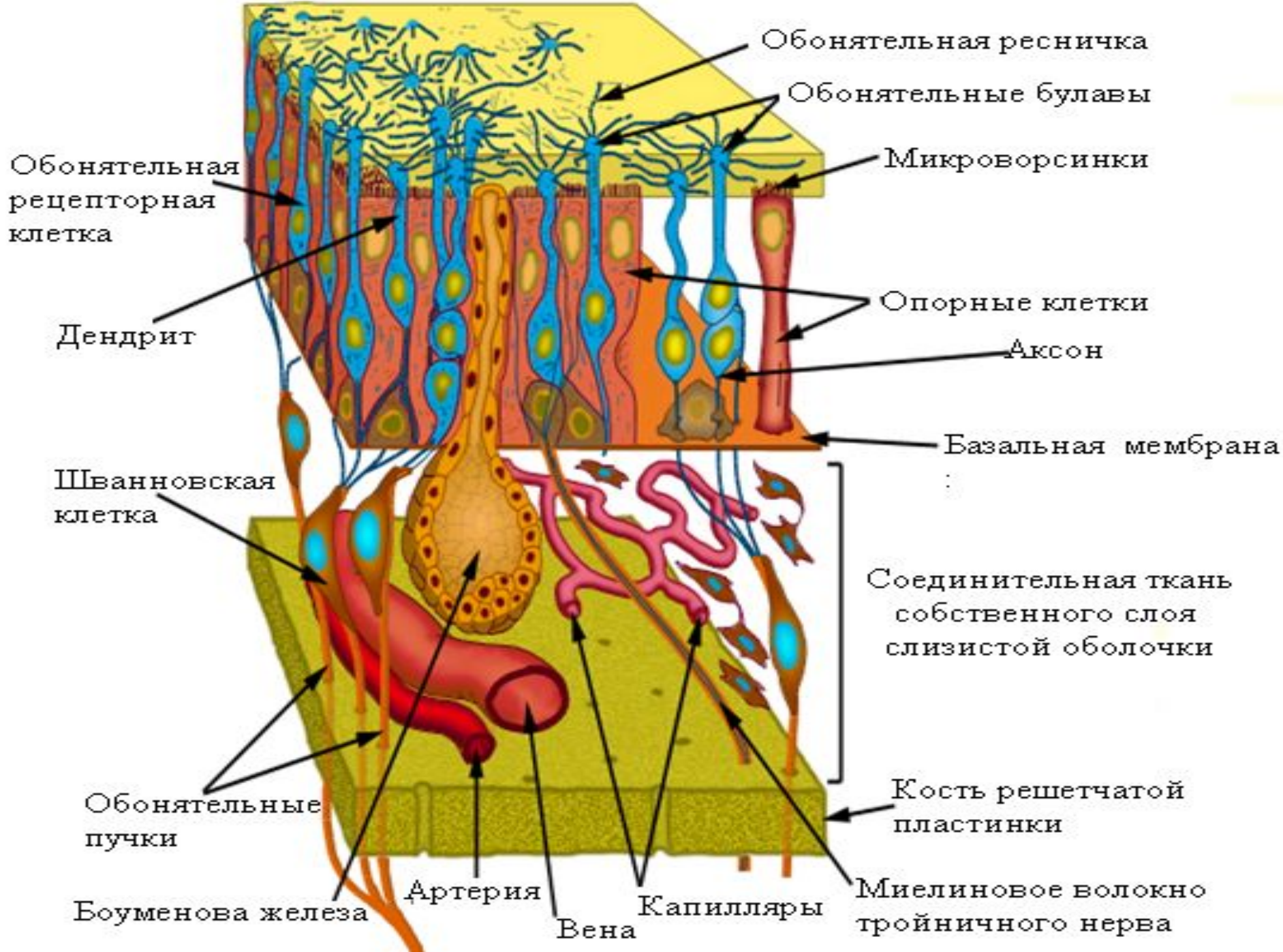
Стенки верхней камеры выстланы нейроэпителием. Он окрашен в желтый цвет вследствие присутствия пигмента в опорных клетках и рецепторах. Убедительные доказательства участия этого пигмента в рецепции запахов отсутствуют. Количество обонятельных рецепторов весьма велико и в значительной степени определяется площадью, занимаемой обонятельным эпителием и плотностью рецепторов в нем. Вообще в этом отношении человек относится к плохо обоняющим существам (микросматик).



Обонятельная рецепторная клетка имеет веретенообразную форму. На поверхности рецепторного слоя она утолщается в виде обонятельной булавы, от которой отходят волоски (цилии). Каждый волосок содержит микротрубочки.

Рис. 6.24. Схема строения обонятельного эпителия.

цо — центральные отростки обонятельных рецепторов; бм — базальная мембрана.



Обонятельная ресничка  
Обонятельные булавы

Обонятельная рецепторная клетка

Микроворсинки

Дендрит

Опорные клетки

Аксон

Шванновская клетка

Базальная мембрана

Соединительная ткань  
собственного слоя  
слизистой оболочки

Обонятельные пучки

Кость решетчатой пластинки

Боуменова железа

Артерия

Вена

Капилляры

Миелиновое волокно  
тройничного нерва

Обонятельная булавка

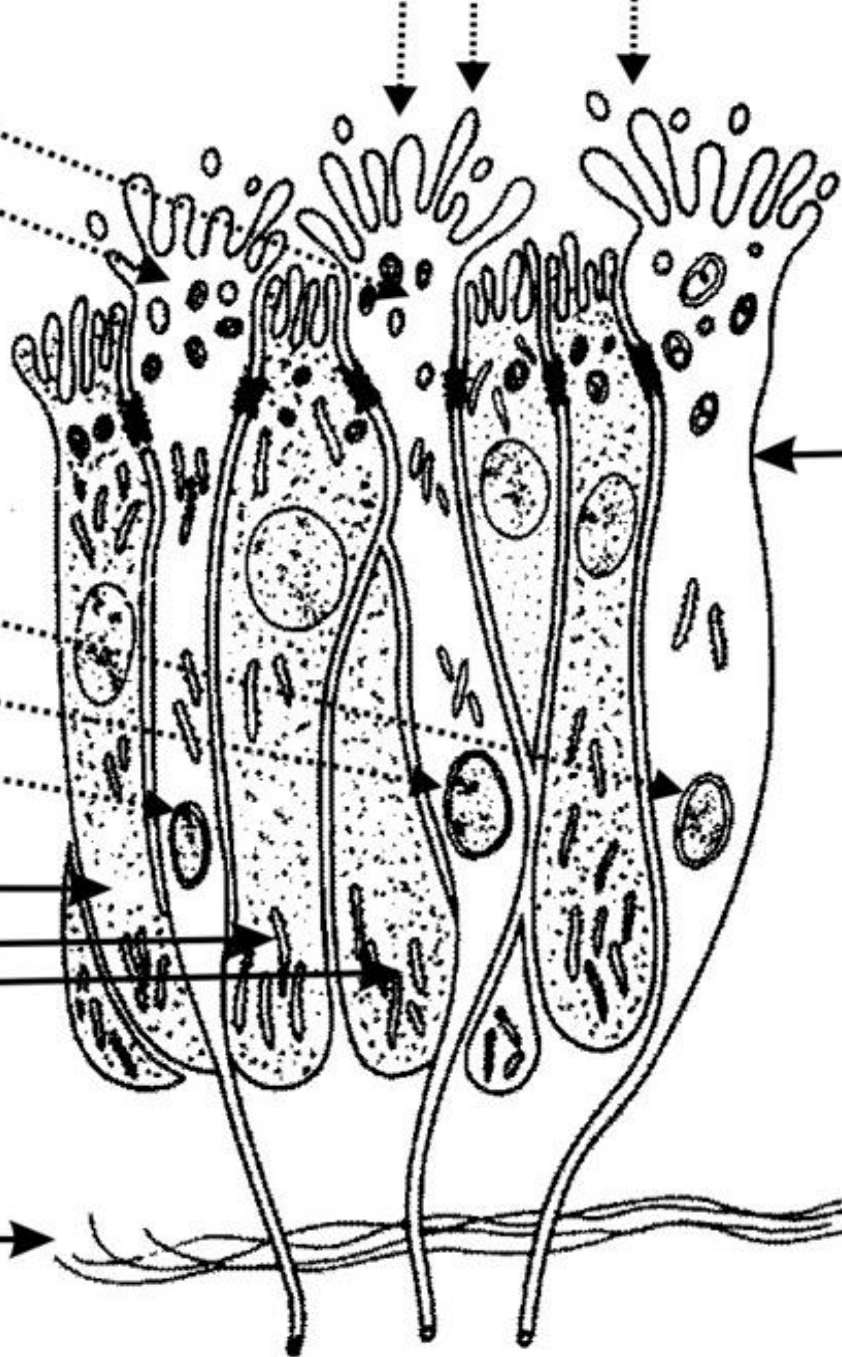
Ядро рецепторной  
клетки

Поддерживающие  
клетки

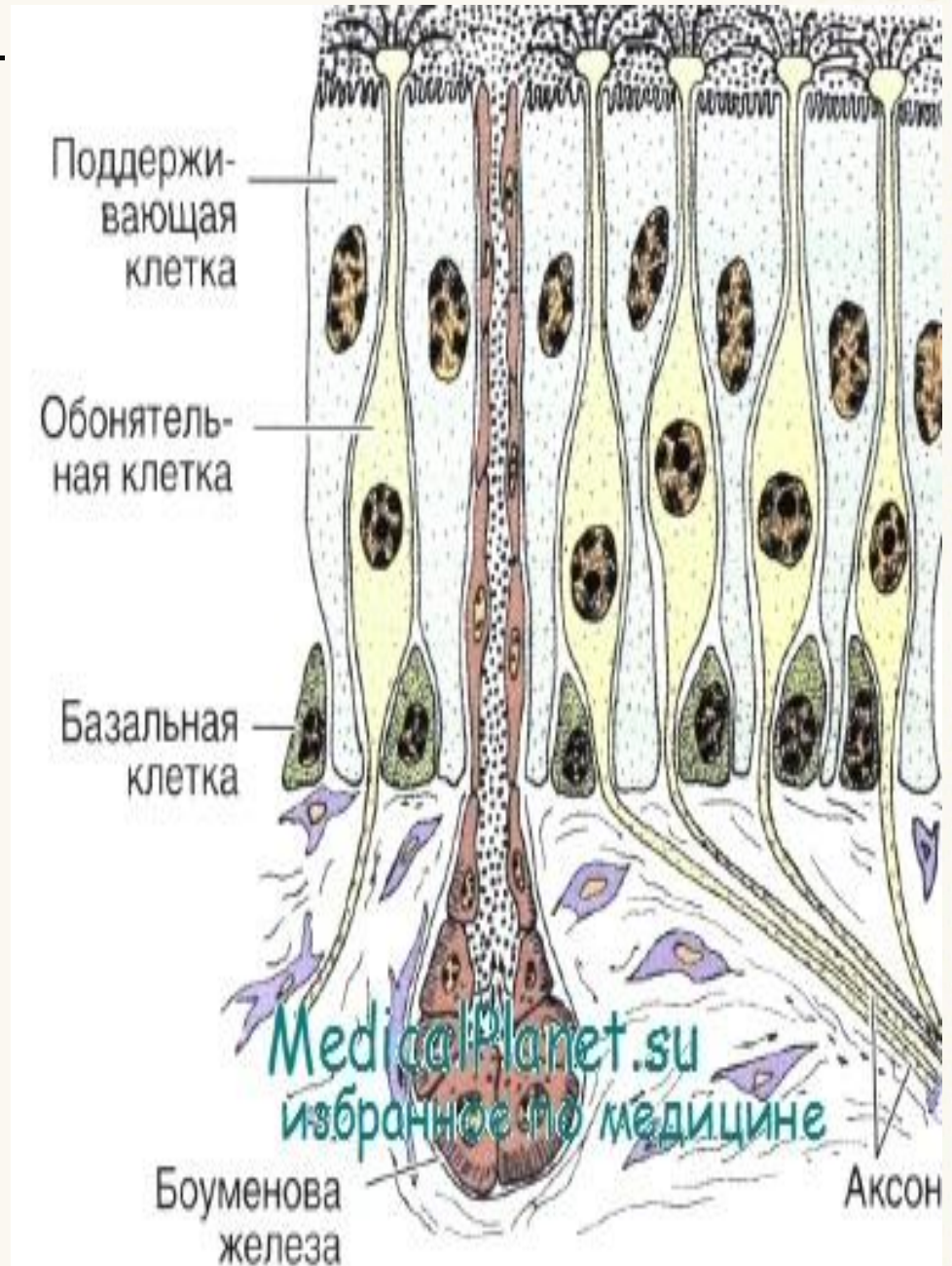
Базальная мембрана

Дендрит  
рецепторной  
клетки

Аксоны рецепторных нейронов



В соединительнотканном слое обонятельной выстилки у наземных позвоночных находятся концевые отделы боуменовых желез (железы слизистой оболочки носа), секрет которых покрывает поверхность обонятельного эпителия.





Центральные отростки обонятельных рецепторов представляют собой немиелинизированные нервные волокна, которые у млекопитающих собираются в пучки по 10—15 волокон и, пройдя через отверстия решетчатой кости, направляются обонятельной мозга.

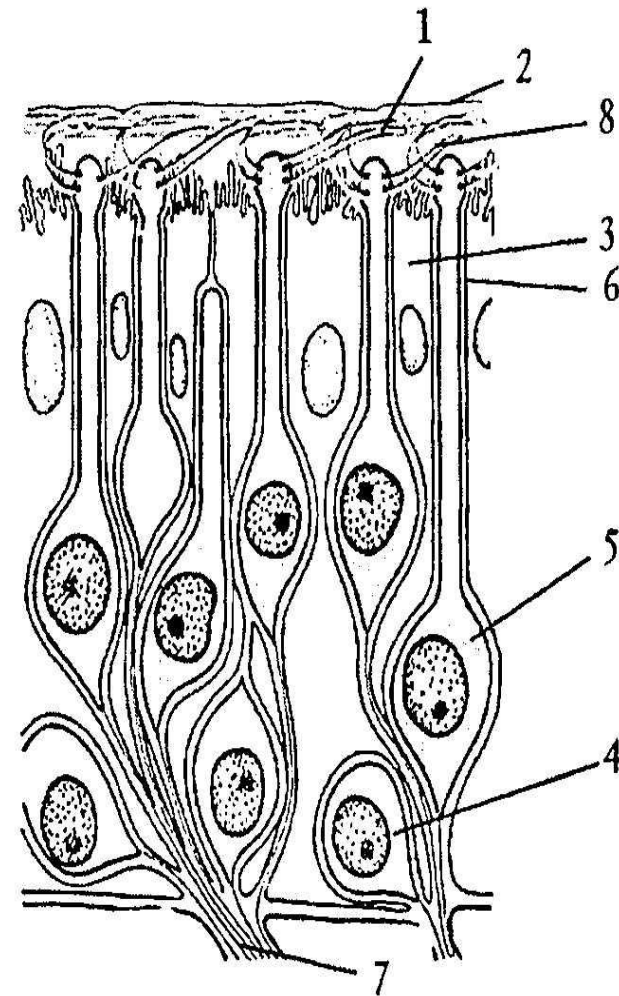
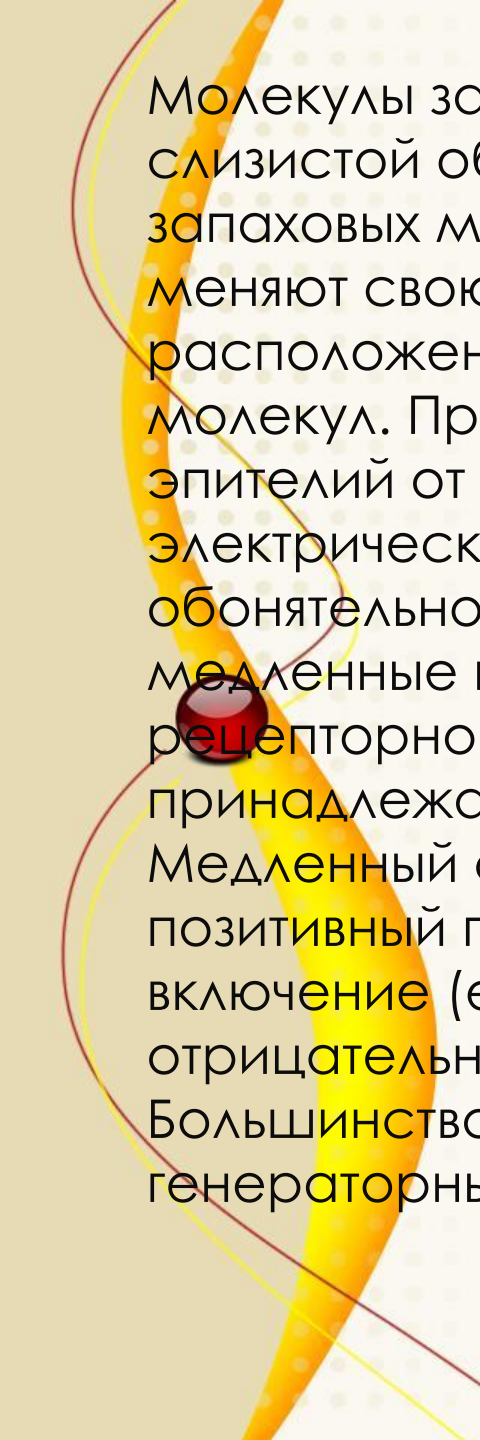
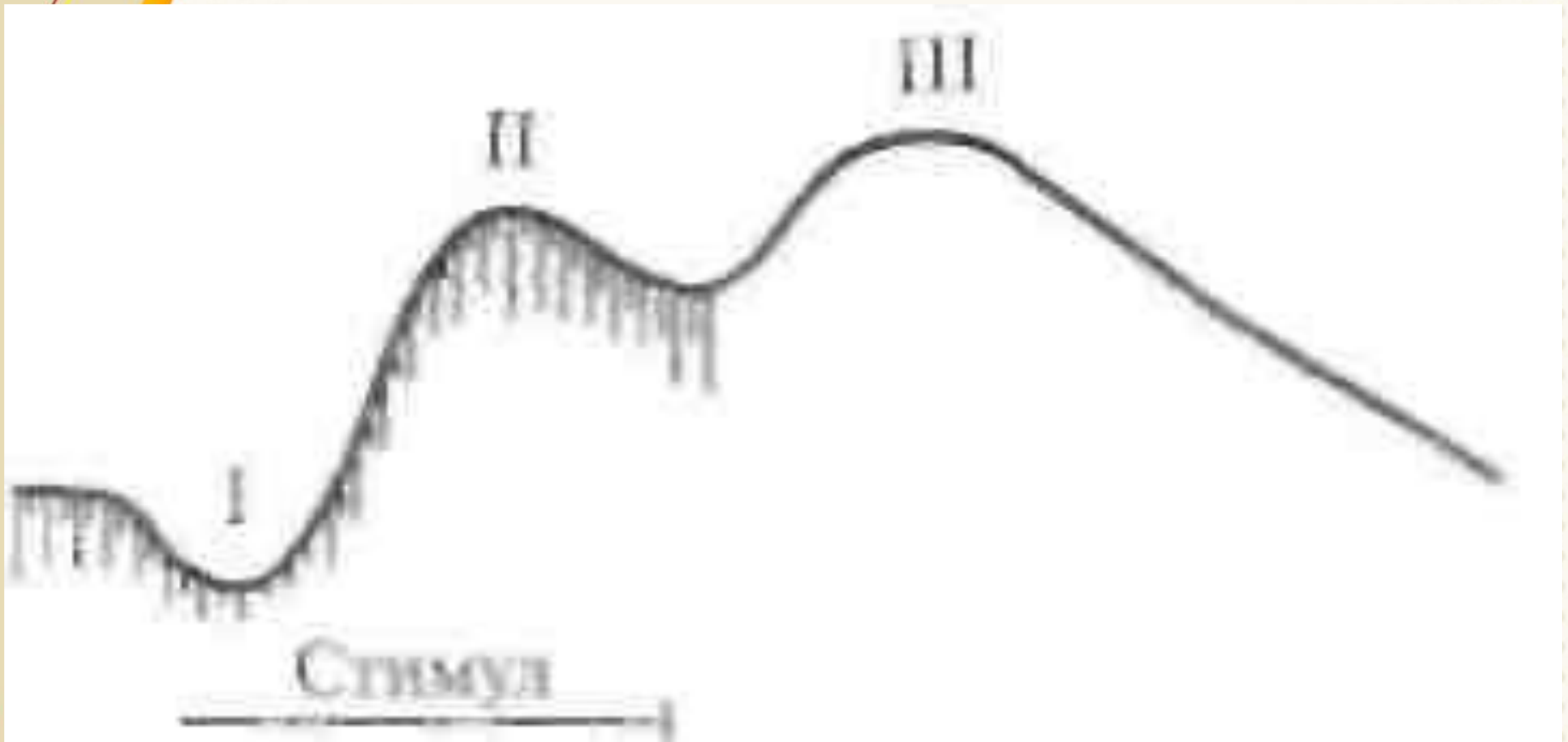


Рис. 12. Схема строения обонятельного эпителия:

1 — слизистый покров; 2 — обонятельная мембрана; 3 — опорные клетки; 4 — базальные клетки; 5 — обонятельный рецептор; 6 — периферический отросток; 7 — центральный отросток; 8 — реснички



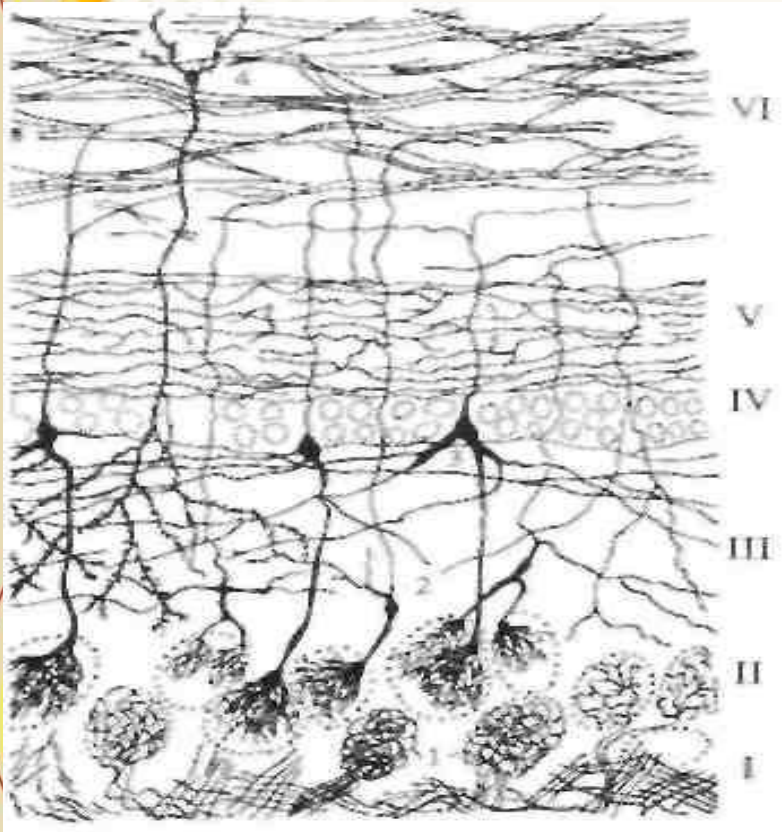
Молекулы пахучего вещества контактируют с обонятельной слизистой оболочкой. Предполагают, что приемником пахучих молекул являются макромолекулы белка, которые меняют свою конформацию (пространственное расположение атомов) при присоединении к ним пахучих молекул. При действии пахучих веществ на обонятельный эпителий от него регистрируется многокомпонентный электрический потенциал. Электрические процессы в обонятельной слизистой оболочке можно разделить на медленные потенциалы, отражающие возбуждение рецепторной мембраны, и быструю (спайковую) активность, принадлежащую одиночным рецепторам и их аксонам. Медленный суммарный потенциал включает три компонента: позитивный потенциал, отрицательный потенциал на включение (его называют электро-офтальмограммой, ЭОГ) и отрицательный потенциал на выключение (рис. 6.25). Большинство исследователей считают, что ЭОГ является генераторным потенциалом обонятельных рецепторов.



*Рис. 6.25.* Биоэлектрический потенциал, зарегистрированный от обонятельного эпителия лягушки.

I — позитивный потенциал; II — электроофтальмограмма; III — реакция на выключение стимула.

# Строение и функция обонятельной луковицы



*Рис. 6.26.* Схема слоев обонятельной луковицы.  
1 — клубочки; 2 — пучковая клетка; 3 — митральная клетка; 4 — зернистая клетка; I—IV — слои обонятельной луковицы.

В парной обонятельной луковице человека различают шесть слоев, которые располагаются концентрически, считая от поверхности (рис. 6.26):

**I слой** — волокна обонятельного нерва;

**II слой** — слой клубочков, представляющих собой сферические образования диаметром 100—200 мкм, в которых происходит первое синаптическое переключение волокон обонятельного нерва на нейроны обонятельной луковицы;

**III слой** — наружный сетевидный, содержащий пучковые клетки;

**IV слой** — внутренний сетевидный, содержащий самые большие клетки обонятельной луковицы — митральные клетки.

**V** (внутренний сетевидный)

**VI** (зернистый) слои часто объединяют в один слой. Здесь содержатся тела клеток-зерен.

Слой клеток-зерен непосредственно переходит в клеточные массы так называемого переднего обонятельного ядра, которое относят к обонятельным центрам 3-го порядка. В ответ на адекватное раздражение в обонятельной луковице регистрируется длительный медленный потенциал, на восходящем фронте и вершине которого регистрируются вызванные волны (рис. 6.27). Они возникают в обонятельной луковице всех позвоночных животных, но частота их различна. Роль этого феномена в распознавании запахов не ясна, но считают, что ритм электрических колебаний формируется за счет постсинаптических потенциалов в луковице.

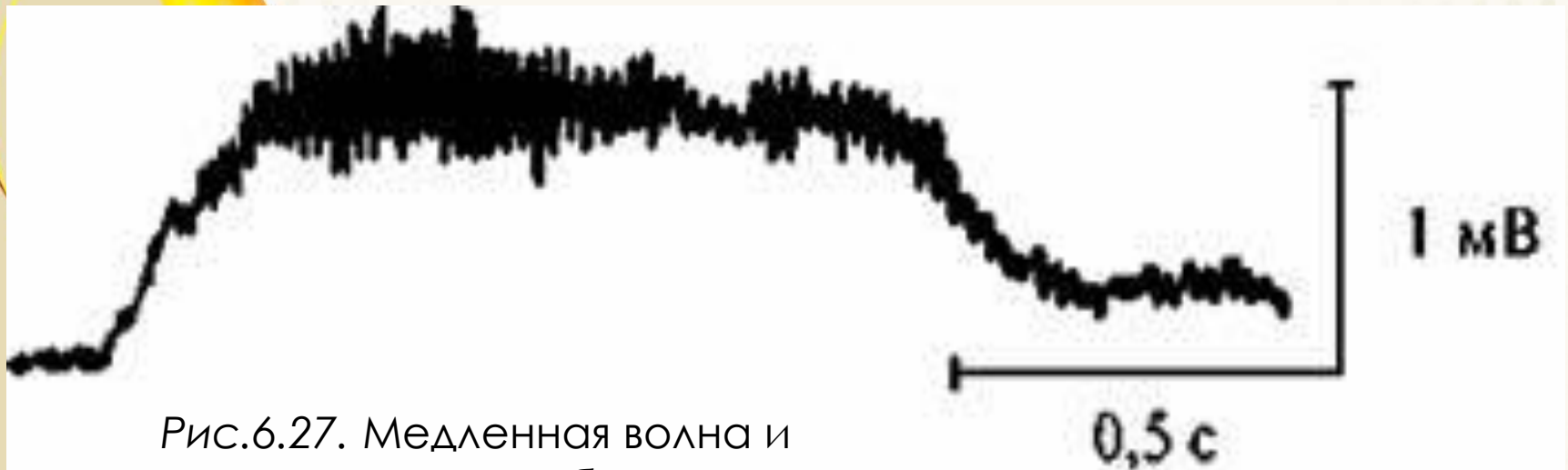
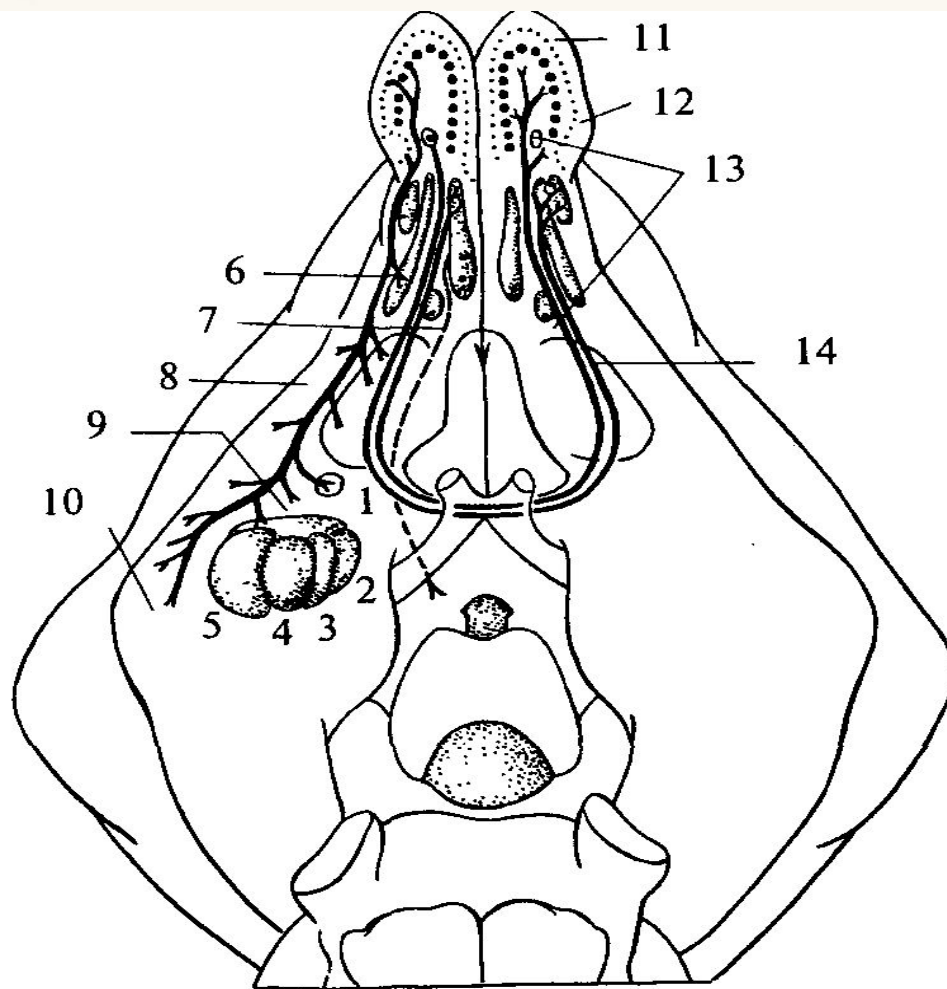


Рис.6.27. Медленная волна и ритмические колебания

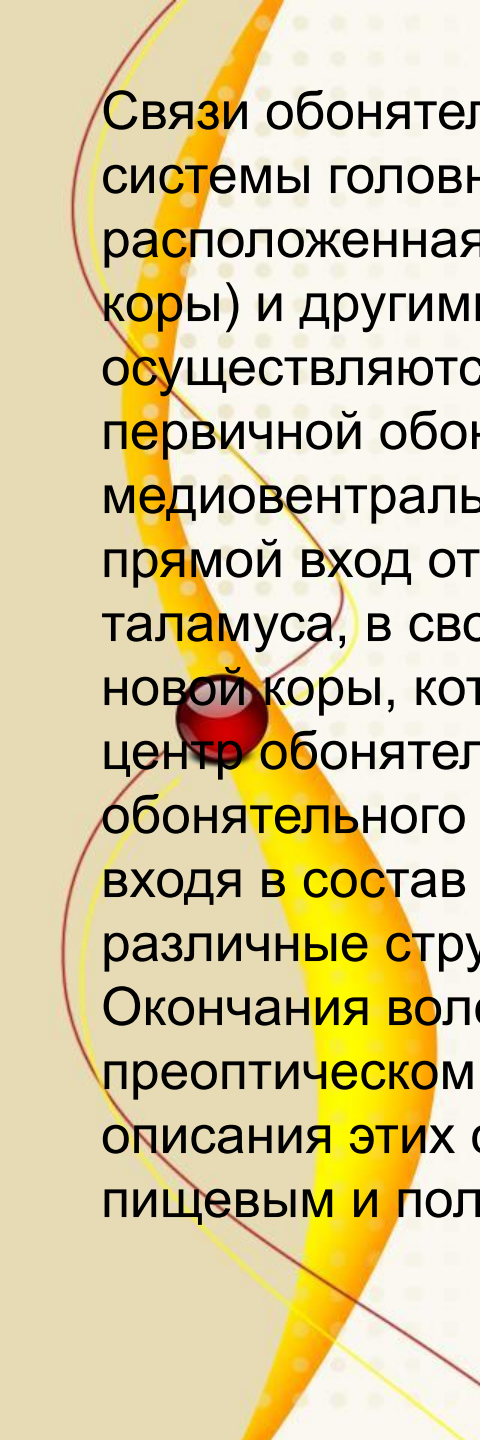
## Структура и функция центрального отдела обонятельного анализатора

Волокна латерального обонятельного тракта оканчиваются в различных отделах переднего мозга: в переднем обонятельном ядре, латеральной части обонятельного бугорка, препириформной (участок древней коры полушарий большого мозга, занимает латеральную обонятельную извилину и прилежащую часть медиальной поверхности височной доли) и периамигдаллярной (участок древней коры полушарий большого мозга, расположенный на внутренней поверхности височной доли) областях коры, а также в прилегающей к ней кортико-медиальной части миндалевидного комплекса, включая ядро латерального обонятельного тракта, в которое, как полагают, приходят также волокна из добавочной обонятельной луковицы (рис. 6.28).



**Рис. 6.28.** Схема обонятельной системы млекопитающего.

1 — ядро обонятельного тракта; 2, 3, 4, 5 — ядра миндалины; 6 — латеральный обонятельный тракт; 7 — медиальный пучок переднего мозга; 8 — препириформная кора; 9 — передняя область миндалины; 10 — периминдалевидная кора; 11 — обонятельная луковица; 12 — добавочная обонятельная луковица; 13 — переднее обонятельное ядро; 14 — передняя комиссура.

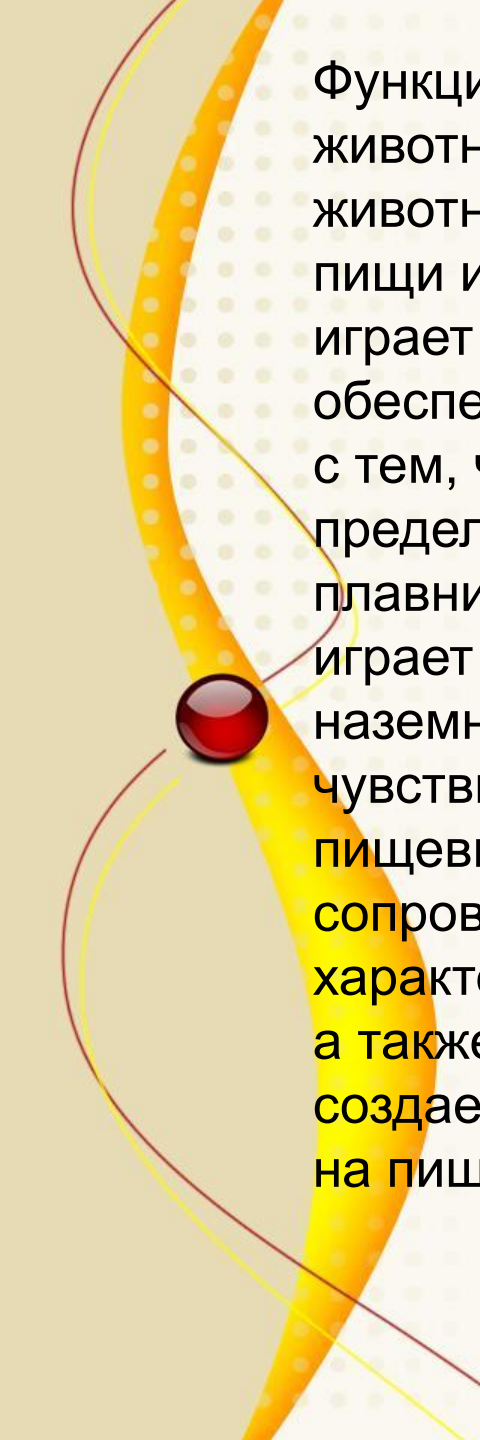


Связи обонятельной луковицы с гиппокампом (часть лимбической системы головного мозга), энторинальной областью (часть мозга, расположенная в височной доле ) пириформной коры ( древней коры) и другими отделами обонятельного мозга у млекопитающих осуществляются через одно или несколько переключений. От первичной обонятельной коры нервные волокна направляются к медиовентральному ядру таламуса, к которому имеется также прямой вход от вкусовой системы. Волокна медиовентрального ядра таламуса, в свою очередь, направляются к фронтальной области новой коры, которая рассматривается как высший интегративный центр обонятельной системы. Волокна от препириформной коры и обонятельного бугорка идут в каудальном направлении ( к хвосту), входя в состав медиального пучка (группа волокон, связывающая различные структуры [среднего](#) и [переднего мозга](#)) переднего мозга. Окончания волокон этого пучка обнаруживаются в латеральном преоптическом ядре, в латеральной области гипоталамуса. Из описания этих связей становится понятной тесная связь обоняния с пищевым и половым поведением млекопитающих.



# НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ ВКУСА

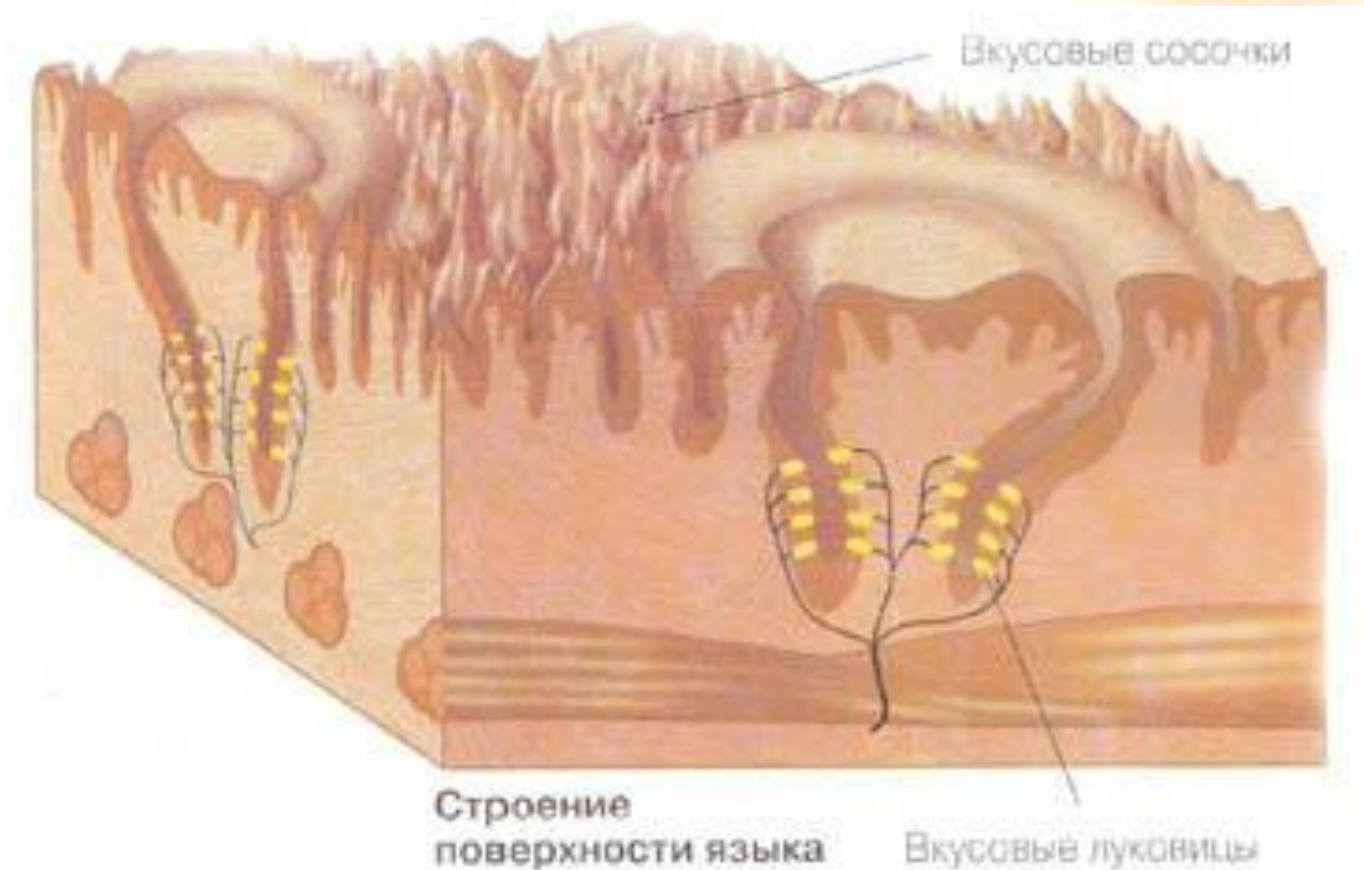




Функциональная роль вкусовой системы у позвоночных животных разных видов неодинакова. У наземных животных вкусовое восприятие связано с оценкой качества пищи или отвергаемых веществ, тогда как у рыб вкус играет роль дистантной рецепции и наряду с обонянием обеспечивает пространственную ориентацию. Это связано с тем, что вкусовые почки у рыб обнаруживаются за пределами ротовой полости и находятся на губах, жабрах, плавниках, голове, туловище. Вкусовая чувствительность играет большую роль в формировании поведения наземных млекопитающих. Благодаря этой чувствительности животные выбирают адекватные пищевые вещества. Однако обычно ощущение вкуса сопровождается тактильными и температурными характеристиками пищи, находящейся в ротовой полости, а также ее запахом. Сочетание всех этих раздражений создает ощущение вкуса и адекватную реакцию животного на пищевое вещество.

Вкусовая рецепция у человека осуществляется вкусовыми луковицами языка, которые встроены в более крупные структуры — сосочки. В каждом сосочке находится по

Н





Имеются следующие разновидности вкусовых сосочков: на кончике языка — грибовидные, по бокам — листовидные, а у основания языка — желобоватые. Клетки вкусовых луковиц проходят перпендикулярно через всю толщу эпителия, достигая базальными концами мембраны, а в апикальной части они образуют вкусовой канал, соединенный с ротовой полостью через вкусовую пору. Вкусовая луковица состоит из 30-50 уплощенных, вытянутых веретенообразных клеток, тесно прилегающих друг к другу наподобие долек апельсина.

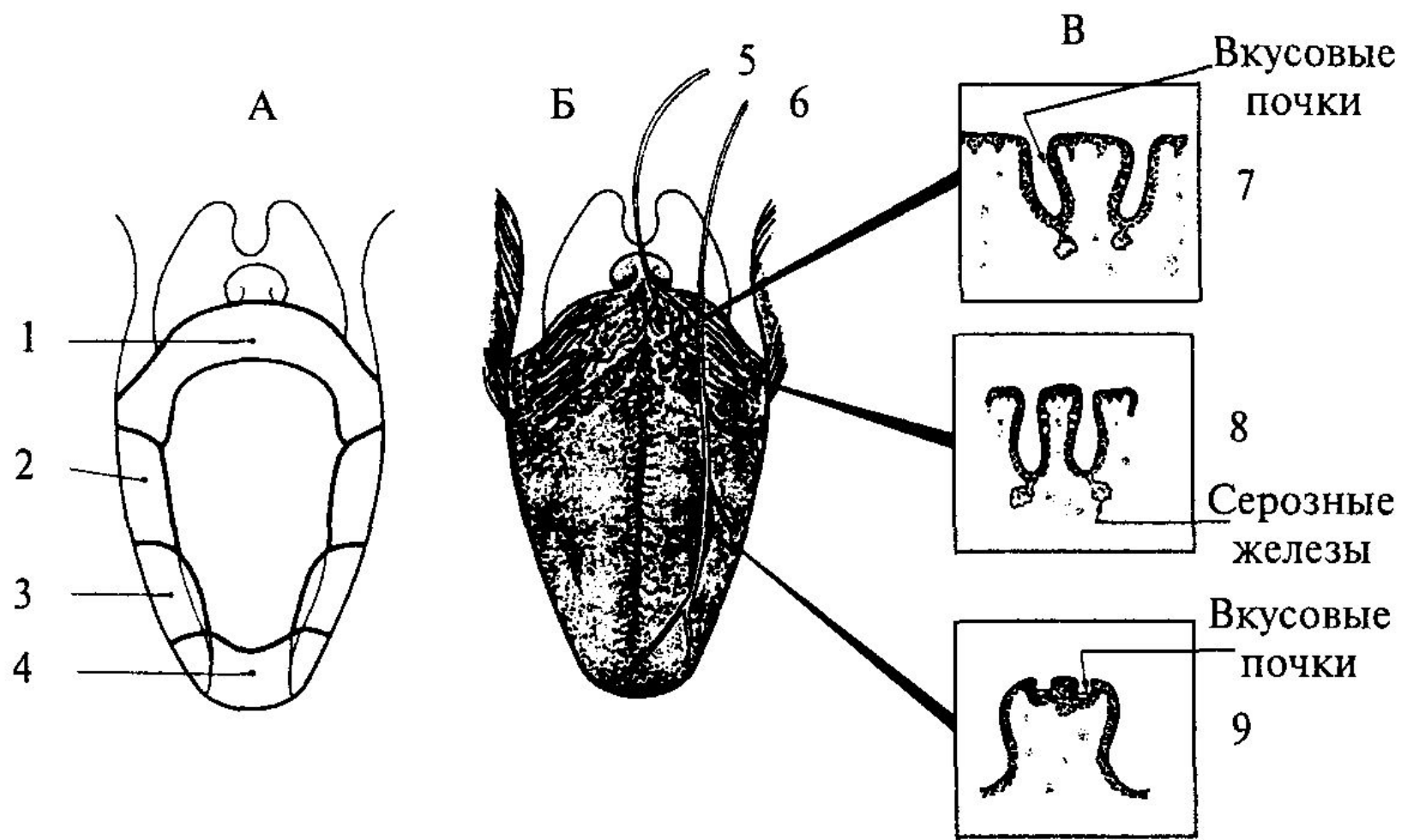
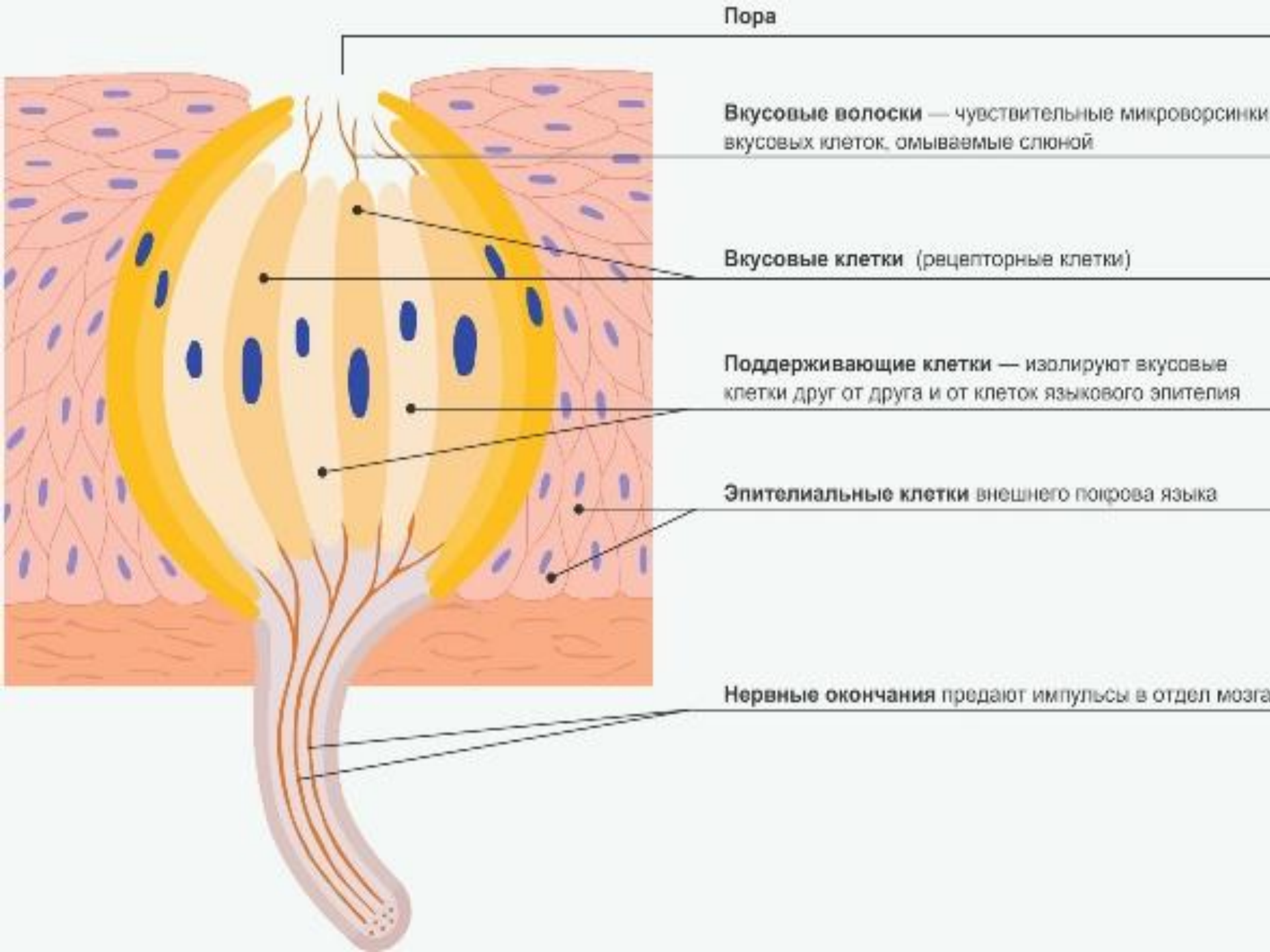


Рис. 6.29. Язык человека (схема).

А — качества вкуса, воспринимаемые различными участками языка: 1 — горький; 2 — кислый; 3 — соленый; 4 — сладкий; Б — иннервация языка: 5 — языкоглотательный нерв; 6 — барабанная струна; В — типы сосочков различных областей языка: 7 — желобоватые; 8 — листовидные; 9 — грибовидные.



Пора

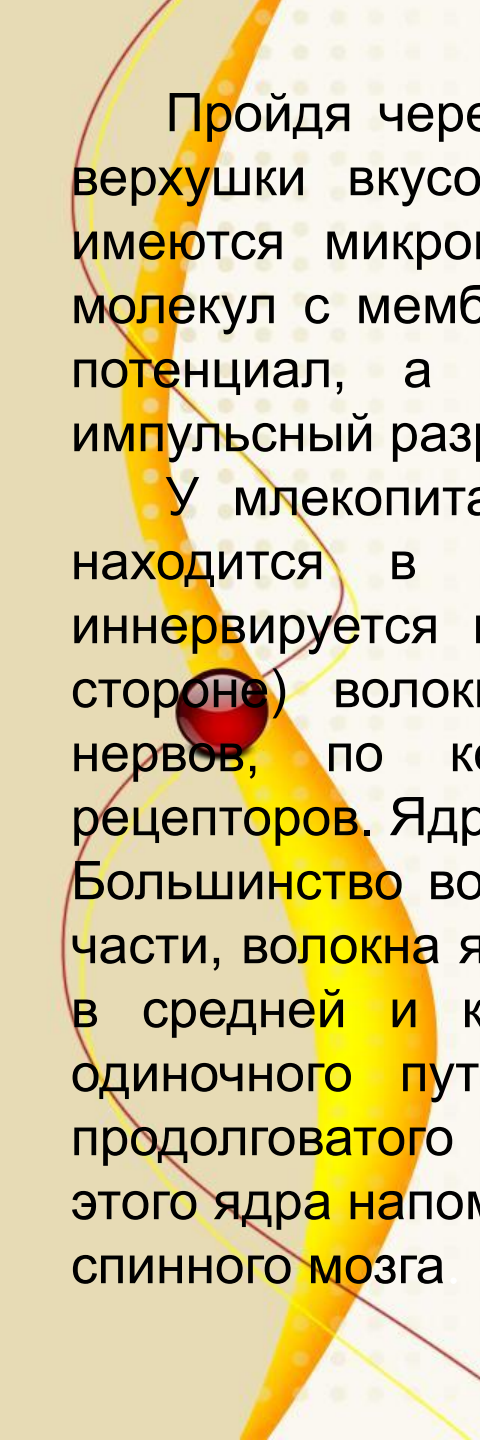
**Вкусовые волоски** — чувствительные микроворсинки вкусовых клеток, омываемые слюной

**Вкусовые клетки (рецепторные клетки)**

**Поддерживающие клетки** — изолируют вкусовые клетки друг от друга и от клеток языкового эпителия

**Эпителиальные клетки внешнего покрова языка**

**Нервные окончания** передают импульсы в отдел мозга



Пройдя через вкусовую пору, молекулы вещества попадают на верхушки вкусовых клеток, на апикальной поверхности которых имеются микроворсинки. В результате взаимодействия вкусовых молекул с мембраной клеток в последних возникает генераторный потенциал, а в соответствующих афферентных волокнах — импульсный разряд.

У млекопитающих, включая человека, первичный центр вкуса находится в ядре одиночного (солитарного) пути, который иннервируется ипсилатеральными (расположенным и на той же стороне) волокнами лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов, по которым передается возбуждение от вкусовых рецепторов. Ядро одиночного пути находится в продолговатом мозге. Большинство волокон лицевого нерва оканчиваются в ростральной части, волокна языкоглоточного — в средней части, блуждающего — в средней и каудальной частях ядра. У млекопитающих ядро одиночного пути хорошо прослеживается на всем протяжении продолговатого мозга в дорсальной его части. Клеточное строение этого ядра напоминает строение желатинозной субстанции (Роланда) спинного мозга

# Серое вещество спинного мозга

Желатинозное вещество  
Губчатое вещество

Чувствительные ядра:

Собственное ядро  
Грудное ядро  
Промежуточное медиальное ядро

Симпатическое ядро  
Промежуточное латеральное ядро

Двигательные ядра:

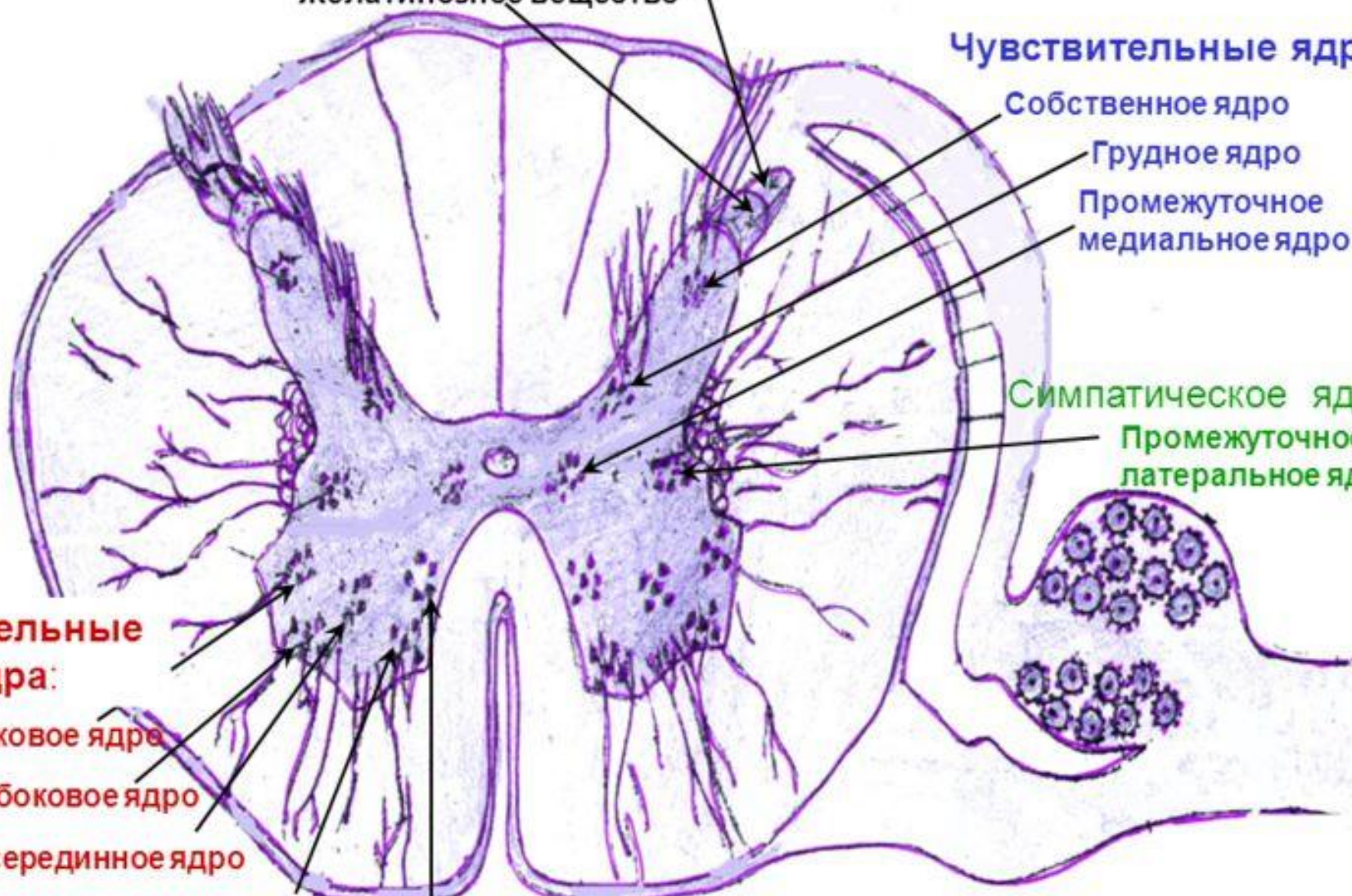
Заднебоковое ядро

Переднебоковое ядро

Заднесердинное ядро

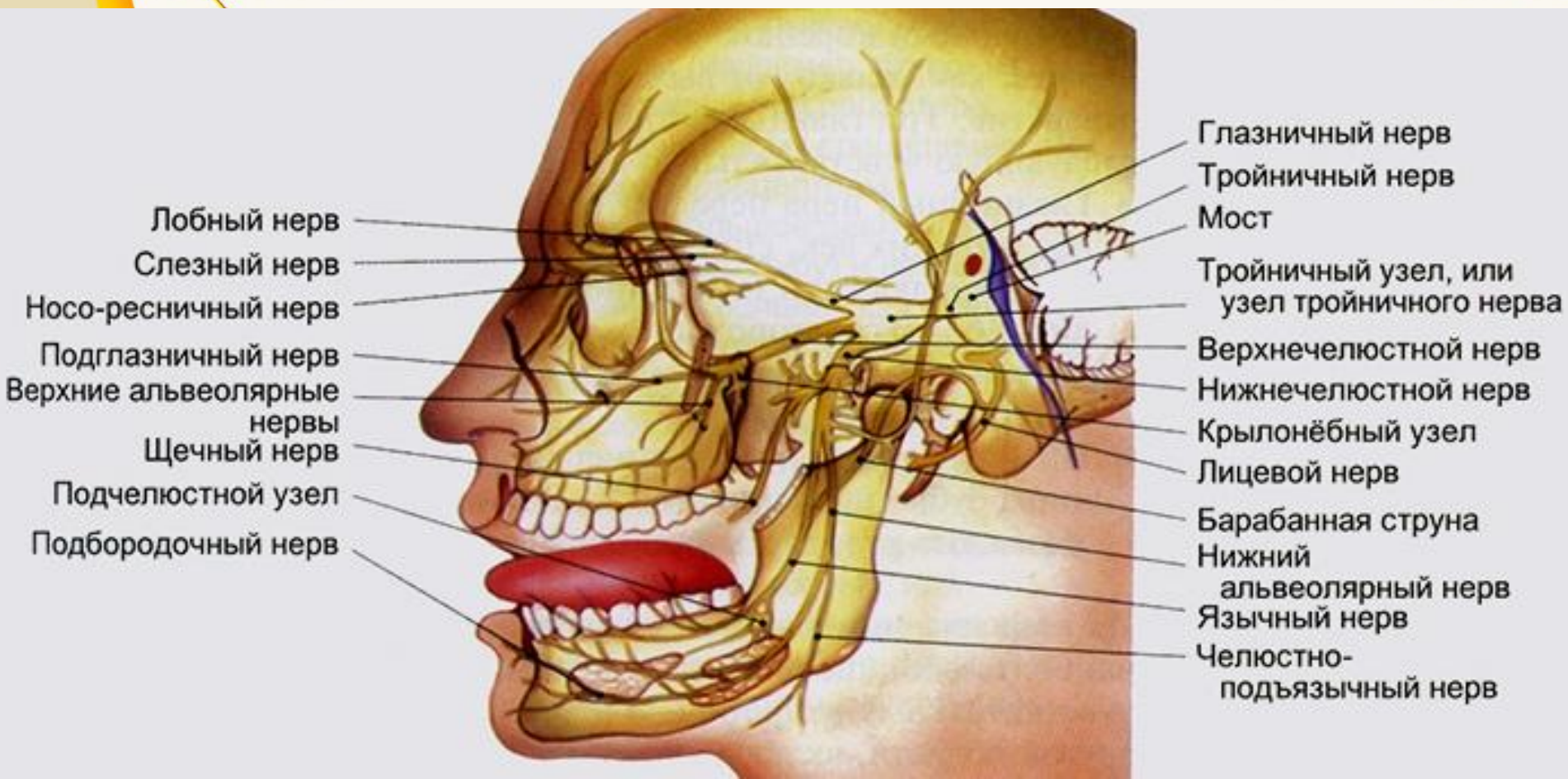
Переднемедиальное ядро

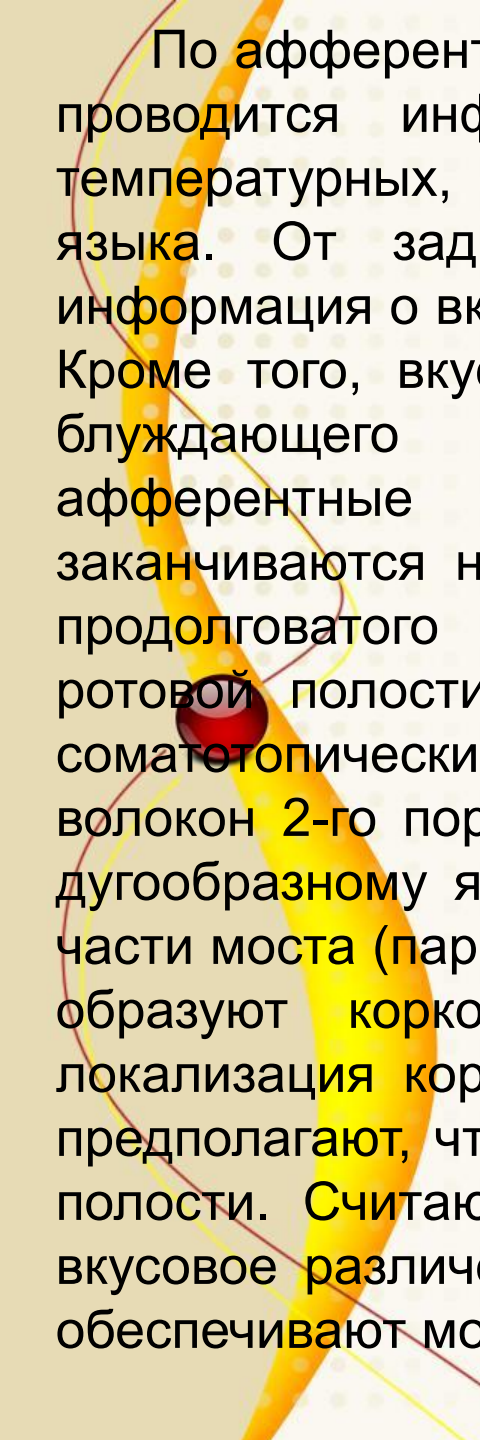
Заднемедиальное ядро



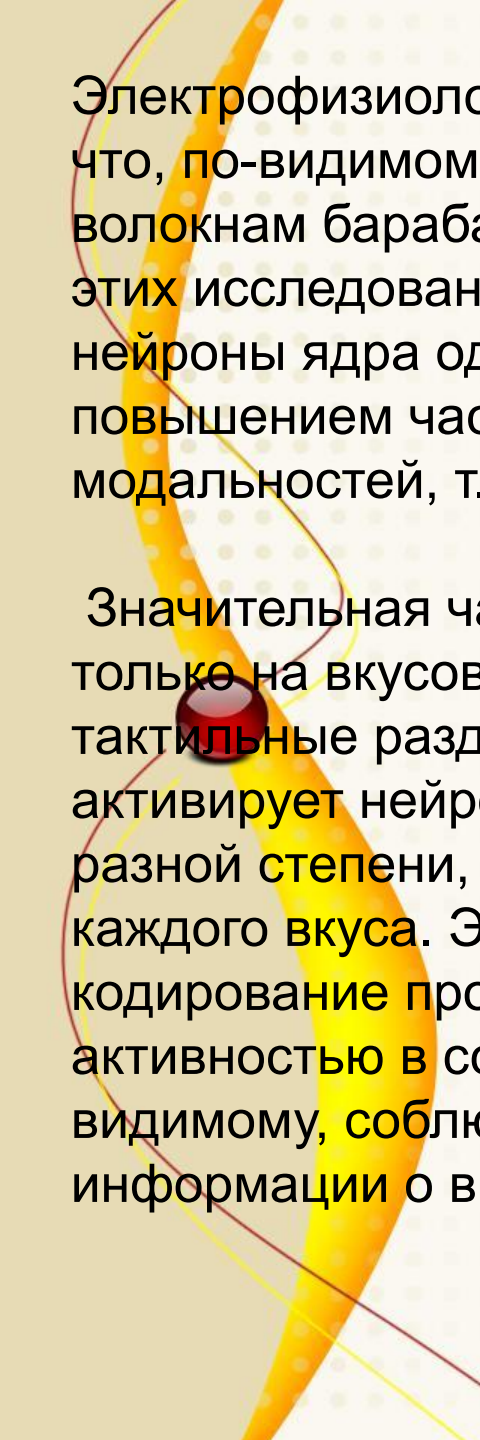


Вкусовые луковицы передних двух третей языка иннервируются язычным нервом и барабанной струной. Барабанная струна представляет собой аксоны клеток, тела которых находятся в коленчатом узле. Центральный отросток этих клеток (нерв Врисберга) заканчивается в передней части ядра одиночного пути.





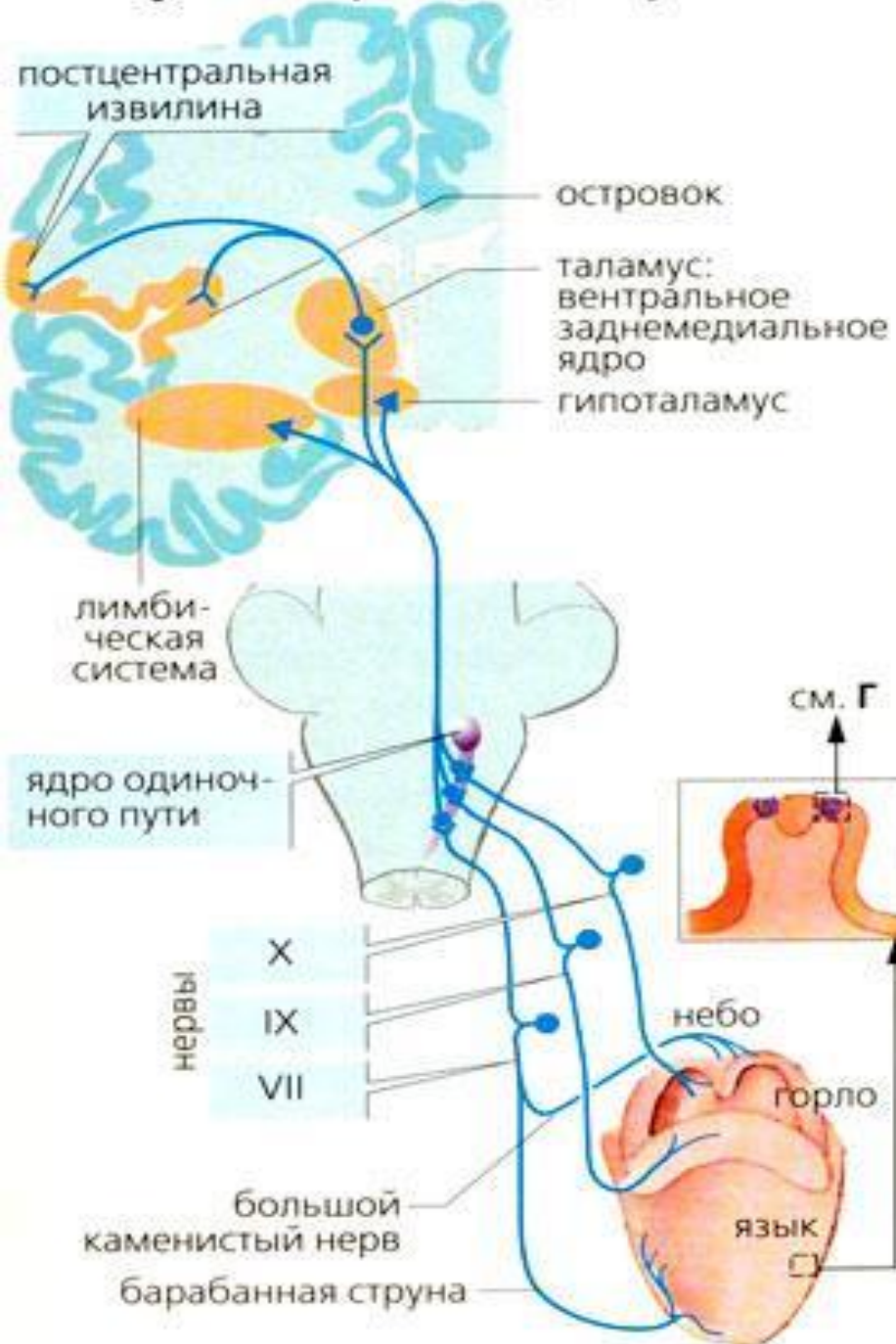
По афферентным волокнам язычного нерва и барабанной струны проводится информация о вкусе, а также импульсации от температурных, тактильных и болевых рецепторов передней трети языка. От задней трети языка, твердого неба и миндалин информация о вкусе передается по волокнам языкоглоточного нерва. Кроме того, вкусовые луковицы глотки иннервируются волокнами блуждающего нерва (верхнегортанный нерв). Вкусовые афферентные волокна далее поступают в ствол мозга и заканчиваются на нейронах передней части ядра одиночного пути продолговатого мозга. Вкусочувствительная слизистая оболочка ротовой полости и глотки проецируется в ядро одиночного пути соматотопически. От нейронов ядра одиночного пути одна часть волокон 2-го порядка направляется в составе медиального пучка к дугообразному ядру таламуса, а другая — к нейронам дорсальной части моста (парабрахиальное ядро). Аксоны таламических нейронов образуют корковую проекцию вкусового анализатора. Точная локализация коркового центра вкуса у человека не известна, хотя предполагают, что он тесно прилегает к корковой проекции ротовой полости. Считают, что таламокортикальная система обеспечивает вкусовое различение, тогда как связи с лимбическими структурами обеспечивают мотивационные характеристики пищевого поведения.



Электрофизиологические исследования последних лет показали, что, по-видимому, основная информация о вкусе передается по волокнам барабанной струны и языкоглоточного нерва. Поданным этих исследований, практически все волокна барабанной струны и нейроны ядра одиночного пути продолговатого мозга реагируют повышением частоты импульсного разряда на несколько вкусовых модальностей, т. е. являются мультимодальными.

Значительная часть нейронов продолговатого мозга реагирует не только на вкусовые модальности, но и на температурные и тактильные раздражители. Каждый вкусовой раздражитель активирует нейроны соответствующей нейронной популяции в разной степени, причем «рельеф» этой активности характерен для каждого вкуса. Это своеобразный код вкусового качества: кодирование происходит как номером канала, так и относительной активностью в соответствующих каналах. Этот принцип, по-видимому, соблюдается для всех уровней переработки информации о вкусе.

## В. Вкусовые проводящие пути



## Г. Вкусовой сосочек



## Д. Определение качества вкуса



# НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ

