

Лекция 12.в.

Физиология слухового и вестибулярного анализаторов.

С помощью слухового анализатора человек и животные способны ориентироваться во внешней среде, на основе фонорецепции возможны поведенческие реакции (коммуникация) у животных, человек использует звукопередачу как основу речи. По уровню информационного познания мира звуковому анализатору отводится второе место после зрительного.

С точки зрения физики звук представляет собой регулярные механические волны (колебания среды), которые в случае чистого тона могут быть описаны амплитудой (интенсивность, высота), и частотой (тон). Звук может распространяться в различных средах, как воздушной, так и водной, и в твердых телах. Адекватным раздражителем для слуховой системы является звук.

Человек способен различать звуковые волны с частотой от 20 Гц до 20 кГц, т.е. от 20 до 20000 колебаний среды в секунду. Более низкие колебания обозначаются как инфразвук, более частые как ультразвук. Понятно, что это антропоцентрическое и условное деление на диапазоны звука. Летучие мыши и птицы, дельфины и обычные лабораторные крысы воспринимают звуки как вполне адекватные в том диапазоне, который мы считаем звуковым, но они используют и ультразвуковой (для нас) диапазон.

Таким образом, первой характеристикой звука, которая оценивается слуховым анализатором, является частота. Частота 1-3 кГц является оптимальной для речи, поэтому называется речевым диапазоном. На него настраивают технические средства связи и бытовую радиоаппаратуру.

Вторая характеристика звука – громкость. Единицей измерения громкости звука является *бел*, но для удобства берут его 1/10 часть, называемую *децибел*.

$I \text{ (dB)} = 20 \lg(P/P_0)$ (где встречалась похожая формула в тексте ранее???)

Где P_0 стандартная величина, минимальное звуковое давление, воспринимаемое человеческим ухом (порог абсолютной чувствительности).

Эта зависимость широко используется для оценки уровня звуков. Поскольку зависимость логарифмическая, понятие 40 dB означает, что данный звук сильнее порогового в 10000 раз.

Установлено, что человек без напряжения воспринимает звуки силой от 1 до 140 dB. Шелест листьев в лесу соответствует 10 dB, громкая музыка на дискотеке 60-70 dB, шум авиационного двигателя 100-120 dB.

Как и все анализаторы, слуховой имеет периферический, проводниковый и центральный отделы. У разных животных имеются анатомические особенности их организации. У насекомых фонорецепторы могут располагаться на конечностях или груди.

У человека, как и у других млекопитающих, периферическим отделом слухового анализатора служит орган слуха, или Кортиев орган, расположенный в улитке.

У наружного уха главная функция – «улавливание» звуков и проведение звуковых колебаний по воздушной среде до барабанной перепонки. Среднее ухо имеет систему слуховых косточек, молоточек, наковальню и стремечко, для передачи звуковых колебаний от барабанной перепонки к овальному окну. Разница в площади барабанной перепонки и овального окна, а также рычажный механизм слуховых косточек обеспечивают усиление передающегося сигнала (амплитуды колебаний) примерно в 200 раз. Здесь же имеется защитный механизм – 2 мышцы, натягивающая барабанную перепонку и фиксирующая стремечко, которые при их чрезмерных колебаниях рефлекторно ограничивают экскурсии стремечка.

Во внутреннем ухе человека расположена улитка, имеющая 2,5 оборота. Именно в среднем канале (или лестнице) на основной мембране локализован Кортиев орган с рецептирующими звук клетками. Основная (базиллярная) мембрана, если ее развернуть, представляет собой трапециевидное тело с малой стороной у овального окна, равной 0,04 мм, и с большой, обращенной к геликотреме, шириной 0,5 мм. Длина основной мембраны около 35 мм. Начальная часть базиллярной мембраны более узкая и жесткая, она более восприимчива к высоким частотам.

Низкие частоты вызывают наибольшие колебания конечной, широкой, менее жесткой части основной мембраны. Колебания базиллярная мембрана воспринимает от перилимфы и эндолимфы и сопровождаются активацией соответствующих волосковых клеток. Волосковые клетки, фонорецепторы, прикрепленные к базиллярной мембране в сопровождении опорных клеток, разделены на две популяции, внутренние (3,5 тыс.) и наружные (12 тыс.). На поверхности базальной плазмолеммы они имеют синапсы с отростками афферентного нейрона, тело которого локализовано в спиральном ганглии улитки.

Там же имеются синапсы эфферентных волокон, влияющих на чувствительность волосковых клеток. Сверху волосковые клетки покрыты покровной мембраной. На поверхности плазмолеммы фонорецепторы имеют волоски, стереоцилии и киноцилию, которые способны при смещении открывать натриевые (механочувствительные) ионные каналы. Потенциал покоя волосковых клеток равен 55-70 мВ. При смещении стереоцилий в сторону киноцилии, при входе в клетку ионов натрия, мембрана фонорецептора деполяризуется на 10-24 мВ. Деполяризация и является **рецепторным потенциалом** волосковой клетки.

Деполяризационный сдвиг мембранного потенциала электротонически распространяется до базальной части мембраны, где вызывает выделение порции медиатора ацетилхолина в синапсе с афферентным волокном нейрона спирального ганглия улитки, в котором развивается **генераторный потенциал**, а затем ПД. Особенностью рецепторного потенциала волосковой клетки является очень крутой передний фронт, обеспечиваемый существованием эндокохлеарного потенциала. Эндолимфа создает относительно цитоплазмы волосковой клетки дополнительную поляризацию, равную +80 мВ, что обеспечивает увеличение движущей силы для входящих ионов натрия дополнительно к той, которая достигается потенциалом покоя.

Анализ звуков осуществляется как частотой, так и местом локализации фонорецепторов на базилярной мембране, а также количеством одновременно возбуждаемых волосковых клеток и нейронов спирального ганглия.

Проводниковый отдел слухового анализатора представлен периферическим биполярным нейроном спирального ганглия улитки. Аксоны этих нейронов следуют в составе слуховой части преддверно-улиткового нерва (VIII) до нейронов кохлеарных ядер продолговатого мозга. Последние посылают отростки, которые после частичного перекреста, следуют в нижние бугры четверохолмия и в медиальное коленчатое тело таламуса, где синаптически связываются с таламическим нейроном. Аксоны этих нейронов проецируются в кору больших полушарий в височную область, поля 41 и 42 по Бродману. Поперечные извилины Гешля также получают входы от слуховых нейронов. Эти структуры представляют центральный отдел слухового анализатора.

Вестибулярный анализатор.

Вестибулярный анализатор обеспечивает акселерационное чувство, чувство равновесия, участвует в поддержании позы и вовлечен в регуляцию движений глаз.

Периферический отдел анализатора представлен волосковыми клетками вестибулярного органа, расположенного в лабиринте височной кости, состоит из преддверия и трех полукружных каналов. Преддверие делится на два компартмента – саккулус и утрикулус. Три полукружных канала соединены вместе и ориентированы петлями в 3-х координатных направлениях – 2 вертикальных и горизонтальном. Каждый имеет расширение – ампулу. Внутри каналов содержится эндолимфа, ограниченная перепончатой тканью от полости лабиринта (костного футляра). Между костным и перепончатым лабиринтом имеется перилимфа, состав которой близок к ликвору и регулируется. Чувствительные волосковые клетки лабиринта являются нейроэпителиальными по происхождению и способны к механорецепции. Они собраны в мешочках – саккулусе и утрикулусе – в макулах, а в ампулах полукружных каналов – в гребешковых образованиях. Подобно аналогичным по свойствам фонорецепторам, волосковые клетки на апикальной плазмолемме имеют стереоцилии и киноцилию. На базальной плазмолемме имеется окончание афферентного нейрона вестибулярного ганглия.

Волосковые клетки крист и макул служат для рецепции механических перемещений тела в пространстве, клетки макулы саккулула и утрикулуса предназначены для ориентации в гравитационном поле, а механорецепторы кристы ампул полукружных каналов реагируют на ускорение.

+По современным представлениям, киноцилия и стереоцилии имеют связи в виде поперечных белковых мостиков, выполняющих роль пружинного рычага. Наклоны волосков сопровождаются открытием механочувствительных неселективных катионных каналов, проницаемых для ионов натрия и кальция. Плотность каналов низкая, но даже единичные каналы обеспечивают при смещении волосков, вызванных движениями эндолимфы, деполяризацию мембраны.

Рецепторный потенциал в виде волны деполяризации электротонически распространяется до базальной мембраны клеток, где в синапсе выделяется ацетилхолин.

Генераторный потенциал образуется в афферентном окончании. Биполярный нейрон, генерирующий распространяющийся потенциал, представляет собой афферентное звено (проводниковый отдел) вестибулярного анализатора, локализован в вестибулярном ганглии, во внутреннем слуховом проходе.

Это первый нейрон, посылающий в составе вестибулярного нерва длинный аксон к ядрам продолговатого мозга. Вестибулярные ядра, коих известно 4 (верхнее, нижнее, латеральное и медиальное) содержат вторые по порядку нейроны, получающие, кроме вестибулярных, конвергентные входы от проприоцепторов. От вестибулярных ядер отростки нейронов широко дивергируют в ЦНС – к центрам глазодвигательных нервов, к ядрам симпатической и парасимпатической нервной системы.

Центральный отдел вестибулярного анализатора находится в поле 21-22 по Бродману.

Рефлексы вестибулярной системы:

статокинетические (лифтный), нистагм (движения глазных яблок в сторону, противоположную вращению), сохранение направления взора.

Расстройства функций вестибулярного анализатора – болезнь движений при качке и полетах, из-за сильного перевозбуждения вестибулярного аппарата.