

Слуховая и вестибулярная системы

Житник Никита 2 курс 1 группа стомат. фак.

Вестибулярная сенсорная система

Вспомогательный аппарат вестибулярной сенсорной системы

В состав вспомогательного аппарата вестибулярной сенсорной системы входят две из трех составных частей лабиринта, образующего внутреннее ухо:

- *отолитовый аппарат* представлен двумя сообщающимися камерами лабиринта (*сакулус* и *утрикулус*);
- система *полукружных каналов*, которая включает три кольцевых канала, которые выходят из утрикулуса и затем впадают в него, располагаясь в трех взаимоперпендикулярных плоскостях.

В каждой камере отолитового аппарата и в каждом полукружном канале имеется скопление рецепторных (волосковых) клеток - *макула*, которая покрыта желатинообразной массой – *купулой*. Эта масса образована преимущественно мукополисахаридами. В отолитовом аппарате купула покрывает волосковые клетки наподобие подушки и содержит отложения кристаллов кальция (*отолиты*), которые придают купуле дополнительный вес. В полукружных каналах желатинообразная масса не содержит отолитов и полностью перекрывает просвет канала.

Рецепторы вестибулярной сенсорной системы и их электрические реакции

Рецептор вестибулярной системы является вторичным. Рецептирующие клетки представлены волосковыми клетками, которые несут на апикальной поверхности от 60 до 80 тонких выростов цитоплазмы (*стереоцилий*) и одну ресничку (*киноцилию*). Волосковые клетки иннервируются афферентными волокнами (дендритами) чувствительных нейронов вестибулярного ганглия. Волосковые клетки получают также эфферентную иннервацию.

Регистрация активности нейронов вестибулярного ганглия показала, что они обладают регулярной активностью покоя. Т.е. постоянно генерируют нервные импульсы с определенной частотой. Если смещение купулы приводит к наклону стереоцилий в сторону киноцилии, то происходит деполяризация мембраны волосковой клетки, а затем увеличение частоты потенциалов действия в чувствительном нейроне. Наклон стереоцилий в противоположном направлении вызывает гиперполяризацию волосковой клетки и торможение электрической активности чувствительного нейрона

Восприятие положения тела в гравитационном поле

При вертикальном положении головы макула утрикулуса располагается горизонтально. Когда голова наклоняется в сторону, утяжеленная оттолитамми желатинообразная мембрана под действием силы тяжести соскальзывает в сторону наклона. Это скольжение приводит к изгибанию стереоцилий волосковых клеток. Наклон стереоцилий сопровождается (в зависимости от направления) повышением или снижением частоты нервных импульсов в чувствительных нейронах вестибулярного ганглия. Макула саккулуса располагается вертикально и действует так же, как макула утрикулуса.

Восприятие линейных ускорений

При резком линейном ускорении тела купула саккулуса или утрикулуса за счет сил инерции смещается в направлении, противоположном направлению движения, что также приводит к изменению электрической активности рецепторов.

Восприятие углового ускорения

Полукружной канал действует как замкнутая трубка, заполнена эндолимфой. В расширенной части канала его внутренняя стенка выстлана волосковыми клетками, а расположенная над ними купула полностью перекрывает просвет канала. При повороте головы полукружные каналы поворачиваются вместе с ней, а эндолимфа в силу своей инерции в первый момент времени остается на месте. В результате этого возникает разность давлений по обе стороны купулы, и она прогибается в направлении, противоположном движению. Это вызывает деформацию стереоцилий и изменение активности афферентных нейронов.

При вращении головы только в горизонтальной, сагиттальной или фронтальной плоскости активируются рецепторы только одного соответствующего канала. При сложном вращении головы активируются рецепторы всех трех каналов. Информация от них поступает в ЦНС и на основании ее анализа реконструируется истинная картина перемещения головы.

Нервные механизмы чувства равновесия

Аксоны чувствительных нейронов, тела которых располагаются в вестибулярном ганглии, следуют в продолговатый мозг и оканчиваются в четырех парных вестибулярных ядрах. Приходящие в эти ядра импульсы от вестибулярных рецепторов дают точную информацию о расположении в пространстве головы, но не всего тела, поскольку голова может быть наклонена или повернута относительно туловища. Необходимым условием восприятия положения тела в пространстве является учет угла наклона и поворота головы относительно туловища, поэтому вестибулярные ядра получают дополнительные входы от проприорецепторов мышц шеи.

Аксоны нейронов вестибулярных ядер направляются к нейронам специфических ядер таламуса, а отростки последних достигают пост-центральной извилины коры больших полушарий.

Вестибулярные ядра связаны и с другими отделами ЦНС; наибольшее значение имеют следующие связи:

- *вестибулоокулярный путь* играет важную роль в механизме поддержания стабильности изображения на сетчатке при перемещения головы и тела; за счет этой связи глаза двигаются в направлении противоположном смещению головы (вестибулоглазодвигательные рефлекс);
- *вестибулоспинальная система* соединяет нейроны вестибулярных ядер с мотонейронами передних рогов спинного мозга, что важно для осуществления вестибулярных рефлекс;
- *вестибуломозжечковая система* участвует в тонкой координации произвольной двигательной активности;
- функциональное назначение *вестибулогипоталамической системы* точно не выяснено, но известно, что эта связь участвует в возникновении *кинетозов* (укачивания).

Физиологические механизмы слуха

Физические свойства звукового сигнала

Звук представляет собой колебания молекул упругой среды (в частности, воздуха), распространяющиеся в ней в виде продольной волны давления.

Высота звука определяется частотой колебаний давления в упругой среде. Звук, образованный колебаниями одной частоты, называют чистым тоном. Такие звуки практически не встречаются в природе; Естественные звуки образованы наложением нескольких частот. Человек способен воспринимать звуковые колебания с частотой от 20 до 16 000 Гц.

Громкость звука зависит от амплитуды колебаний давления, которую характеризуют величиной звукового давления, выражаемого в Н/м² или Па. На практике часто используют относительную величину - уровень звукового давления (УЗД), исчисляемый в ДБ. УЗД рассчитывают по формуле:

$$УЗД = 20 \cdot \lg \frac{P_x}{P_0} ,$$

где P_x – измеряемое звуковое давление,

P_0 – эталонное звуковое давление, равное $2 \cdot 10^{-5}$ Н/м² .

Из формулы видно, что увеличению звукового давления в 2 раза соответствует повышение УЗД на 6 дБ, а увеличение в 10 раз - на 20 дБ.

Вспомогательный аппарат и рецепторы сенсорной системы слуха

Вспомогательный аппарат сенсорной системы слуха представлен наружным ухом, средним ухом и улиткой внутреннего уха.

Наружное ухо выполняет функцию акустической антенны, которая улавливает звуковые колебания, а наружный слуховой проход - волновод, по которому эти колебания распространяются к барабанной перепонке.

Полость *среднего уха* заполнена воздухом. В ней расположена система из трех подвижно сочлененных косточек (молоточек – наковальня - стремечко), соединяющих барабанную перепонку и овальное окно улитки. Евстахиева труба, соединяющая среднее ухо с глоткой, необходима для выравнивания давления в среднем ухе с давлением окружающей среды.

Улитка *внутреннего уха* представляет собой замкнутую с одной стороны костную трубку, свернутую в спираль. Просвет этой трубки разделен двумя перепончатыми мембранами – рейснерова и базилярной - на три продольных канала (т.н. лестницы). Лестницы заполнены жидкостью (перилимфой или эндолимфой). Две лестницы - вестибулярная и барабанная - соединяются друг с другом в дистальной части улитки, которая называется «*геликотрема*». Вестибулярная лестница открывается в среднее ухо овальным окном, которое закрыто плоской частью стремечка. Барабанная лестница открывается в среднее ухо круглым окном, которое затянато эластичной мембраной.

Рецептирующие клетки органа слуха – это волосковые клетки, несущие только стереоцилии (киноцилии редуцированы). Эти клетки располагаются на утолщении базилярной мембраны, а их стереоцилии прикрепляются к текториальной мембране. Волосковые клетки иннервируются чувствительными нейронами спирального ганглия. Электрические реакции волосковых клеток и чувствительных нейронов аналогичны таковым в вестибулярной системе.

Передача звукового сигнала

Наружное ухо служит направленной акустической антенной, улавливающей звуковые колебания, а слуховой проход выполняет функцию волновода, проводящего их к барабанной перепонке, отделяющей наружное ухо от среднего.

Вибрации барабанной перепонки через систему слуховых косточек передаются перилимфе вестибулярной лестницы. При этом происходит усиление звукового сигнала по двум механизмам. Во-первых, площадь барабанной перепонки значительно превышает площадь овального отверстия, закрытого стремечком.

Во-вторых, сигнал усиливается за счет неравенства плеч рычагов в системе слуховых косточек.

Колебания давления распространяются по перилимфе вестибулярной, а затем барабанной лестницы. Жидкость во внутреннем ухе несжимаема, поэтому округлое окно выполняет функцию выравнивания давления в улитке – мембрана круглого окна выгибается в направлении, противоположном движению стремечка. Колебания перилимфы, в свою очередь, порождают колебания базилярной мембраны. За счет этих колебания базилярная и текториальная мембраны смещаются друг относительно друга, что приводит к изгибанию стереоцилий волосковых клеток и изменению мембранного потенциала последних.

Механизма восприятия высоты звука

Механизм восприятия высоты звука основан на том, что базилярная мембрана имеет неодинаковую жесткость в разных участках – жесткость максимальна в проксимальной части мембраны и уменьшается по направлению к геликотреме. Это приводит к тому, что амплитуда бегущей волны неодинакова в разных участках базилярной мембраны, а имеет максимум в строго определенном участке. Положение максимума амплитуды колебания базилярной мембраны зависит от частоты колебаний. Максимум высокочастотных колебаний располагается в проксимальной части мембраны. Чем ниже частота колебаний, тем более дистально располагается максимум амплитуды колебаний.

Чем больше амплитуда колебаний участка основной мембраны, тем выше степень возбуждения расположенных в этом участке рецепторов. Таким образом, сравнивая частоту потенциалов действия от рецепторов, расположенных вдоль основной мембраны, нервная система может определить частотные составляющие звука.

Механизм восприятия пространственной локализации звука

Человек способен определять направление звука с точностью до 3° . В основе этой способности лежат два механизма.

Во-первых, сравнение громкости звука, воспринимаемого левым и правым ухом. Если источник звука расположен сбоку, то одно из ушей находится в т.н. акустической тени, образуемой головой. Амплитуда звуковых колебаний, воспринятых рецепторами этого уха, будет меньше, чем в противоположном ухе.

Второй механизм состоит в определении фазового сдвига между звуковыми сигналами, воспринимаемыми левым и правым ухом. Если источник звука расположен сбоку, то звук сначала поступит в ухо, находящееся ближе к источнику звука. Различия во времени поступления сигнала в правое и левое ухо приведет к фазовому сдвигу между сигналами, который будет тем больше, чем дальше расположен источник звука от сагиттальной плоскости головы.

Нервные механизмы слуха

Слуховой тракт начинается от первичных чувствительных нейронов, которые располагаются в спиральном ганглии вблизи улитки. Аксоны этих нейронов следуют к *кохлеарным ядрам* среднего мозга, где осуществляется первое синаптическое переключение. Аксоны нейронов этих ядер направляются к ипси- и контрлатеральным *оливарным комплексам*, что обеспечивает интегрирование сигналов от левого и правого уха на этом уровне. Далее, после синаптического переключения в ядре латеральной петли, слуховой тракт проходит через нижние холмики четверохолмия и медиальное коленчатое тело в первичную слуховую кору (поле 41 по Бродману). По внутрикорковым связям нервные импульсы достигают вторичной слуховой коры (поле 42) и ассоциативной коры. Таким образом, слуховой тракт состоит по крайней мере из 5 нейронов.

Электрические реакции центральных нейронов крайне разнообразны. В целом, действует правило, согласно которому, чем выше расположен нейрон по слуховому тракту, тем более сложные звуковые характеристики требуются для его активации.

В кохлеарных ядрах большинство нейронов возбуждается звуками строго определенной частоты (чистыми тонами).

В оливарном комплексе имеются нейроны, которые реагируют на звуки переменной частоты (*частотно-модулированные тоны*).

В четверохолмии большинство нейронов вообще не реагирует на чистые тоны, а только на *амплитудно-модулированные тоны* (т.е. звуки переменно громкости) и на частотно-модулированные тоны со специфическим направлением и степенью модуляции.

Среди нейронов слуховой коры есть клетки, отвечающие только на начало или на окончание звукового стимула, возбуждающиеся при звуках определенной длительности или в ответ на повторяющиеся звуки и т.п.

Таким образом, информация по ходу слухового тракта многократно анализируется, причем на каждом последующем уровне распознаются все более сложные характеристики звуковых сигналов