

## **Тема 8. Сенсорные системы.**

### **Основные вопросы для самостоятельного изучения**

#### **8.1 Свойства рецепторов.**

Свойства рецепторов:

##### **1. Возбудимость:**

Поскольку рецепторы представляют собой специализированные нервные окончания, они находятся в поляризованном состоянии, когда их не стимулируют. При применении стимула происходит изменение поляризованного состояния. Это приводит к развитию рецепторного потенциала или генераторного потенциала. Рецепторный потенциал является одним из примеров локального потенциала. Когда этот потенциал достигает критического значения, в афферентном волокне возникает потенциал действия нерва.

2. Адекватным стимулом является сила раздражителя, достаточная для того, чтобы возбудить рецептор для производства рецепторного потенциала, которого достаточно, чтобы вызвать развитие потенциала действия в афферентном волокне.

##### **3. Специфика:**

Каждая группа рецепторов специализируется на очень легком реагировании на определенный тип стимула. Однако одни и те же рецепторы могут стимулироваться для какого-либо другого типа стимула; сила раздражителя очень велика, например, фоторецепторы наиболее чувствительны к свету, но давление на глазное яблоко также может их стимулировать.

#### **8.2 Кодирование информации.**

Память обладает способностью кодировать, хранить и воспроизводить информацию. Воспоминания дают организму возможность учиться и адаптироваться на основе предыдущего опыта, а также выстраивать

отношения. Кодирование позволяет преобразовать воспринимаемый предмет использования или интереса в конструкцию, которая может быть сохранена в мозге и позже вызвана из долговременной памяти. Рабочая память хранит информацию для немедленного использования или манипулирования, чему способствует подключение к ранее заархивированным элементам, уже присутствующим в долговременной памяти человека.

Семантическое кодирование - это обработка и кодирование сенсорной информации, которая имеет определенное значение или может быть применена к контексту. Могут быть применены различные стратегии, такие как разделение на фрагменты и мнемоника, чтобы помочь в кодировании, а в некоторых случаях обеспечить глубокую обработку и оптимизацию поиска.

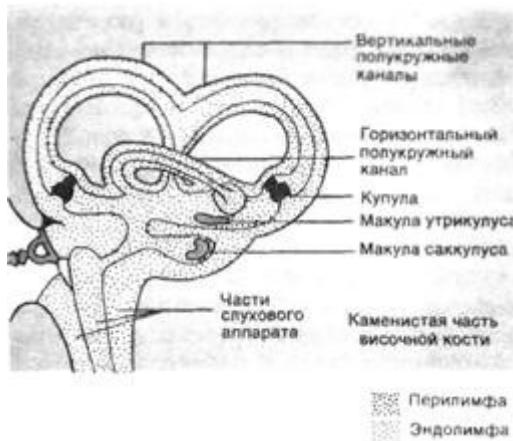
Слова, изученные в условиях семантического или глубокого кодирования, лучше запоминаются по сравнению как с легкими, так и с жесткими группировками несемантических или неглубоких условий кодирования, при этом время отклика является решающей переменной. Области Бродмана 45, 46 и 47 (левая нижняя префронтальная кора или LIPC) показали значительно большую активацию в условиях семантического кодирования по сравнению с условиями несемантического кодирования, независимо от сложности представленной задачи несемантического кодирования. Та же область, показывающая повышенную активацию во время начального семантического кодирования, также будет отображать уменьшающуюся активацию при повторяющемся семантическом кодировании одних и тех же слов. Это говорит о том, что снижение активации при повторении является специфичным процессом, возникающим, когда слова семантически перерабатываются, но не тогда, когда они обрабатываются несемантически. Исследования повреждений и нейровизуализации показывают, что орбитофронтальная кора отвечает за начальное кодирование и что активность в левой боковой префронтальной коре коррелирует с семантической организацией закодированной информации.

Тактильное кодирование - это обработка и кодирование того, как что-то

ощущается, обычно через прикосновение. Нейроны в первичной соматосенсорной коре головного мозга (S1) реагируют на вибrotактильные стимулы, активируясь синхронно с каждой серией колебаний. Запахи и вкусы также могут привести к кодированию.

Организационное кодирование - это процесс классификации информации, позволяющий создавать ассоциации между последовательностью терминов.

### 8.3 Вестибулярная сенсорная система: строение и функции.



Вестибулярная система (статокинетический анализатор), взаимодействуя со зрительной и проприорецептивной сенсорными системами, играет важную роль в пространственной ориентации организма. Вестибулярному анализатору принадлежит ведущая роль в обеспечении контроля статических и динамических реакций организма, а также в определении положения тела в пространстве по отношению к гравитационному полю Земли и положения головы и шеи по отношению к туловищу. Кроме того, вестибулярный анализатор отвечает за восприятие линейных (изменение скорости движения) и угловых (перемена направления движения) ускорений. При равномерном движении или в условиях покоя вестибулорецепторы не возбуждаются.

В преддверии находятся два мешочка (утрикулус и саккулус), образующие отолитовый (статолитовый) аппарат. Участки этих мешочеков,

содержащие рецепторные волосковые клетки, называют макулами, или пятнами. В рецепторах макул и крист различают два вида ресничек – стереоцилии (по 60-80 на каждой клетке) и киноцилии (по одной на каждой клетке). И в области макул, и в полукружных каналах содержащий рецепторы сенсорный эпителий покрыт желобобразной массой. В отолитовом аппарате она называется отолитовой мембраной и содержит отложения карбоната кальция ( $\text{CaCO}_3$ ) в форме небольших кристаллов кальция. В полукружных каналах такая мембра не содержит кристаллов и называется купулой. В отолитовую мембрану и купулу погружены волоски рецепторов.

Механоэлектрические преобразования на уровне вестибулярного сенсорного эпителия макул и крист. Отолитовая мембрана имеет существенно больший удельный вес (т.е. тяжелее), чем эндолимфа, заполняющая внутреннюю полость мешочеков. На этом и основывается механизм действия стимулов. Так, если орган подвергается действию линейного ускорения, сила инерции, действующая на эндолимфу и отолитовую мембрану, различна, так как различна их плотность. Таким образом, весь отолитовый аппарат очень легко скользит по сенсорному эпителию подобно тому, как движутся по инерции незакрепленные предметы в резко затормозившем автомобиле. В результате реснички отклоняются и рецептор получает адекватный стимул и тем самым макулы воспринимают изменение силы тяжести линейного ускорения. Наиболее распространенной формой линейного ускорения является ускорение силы тяжести. Макулы постоянно подвергаются ее воздействию. Когда тело выпрямлено и голова находится в нормальном положении, макула утикулуса расположена почти горизонтально, так что отолитовая мембрана не прикладывает усилия сдвига к подлежащему сенсорному эпителию. Когда же голова наклоняется, макула утикулуса оказывается расположенной под углом и тяжелая отолитовая мембрана соскальзывает на небольшое расстояние по сенсорному эпителию, в результате чего реснички изгибаются и происходит стимуляция рецептора. В зависимости от направления наклона частота импульсации в афферентных

волокнах увеличивается или уменьшается. Стимуляция макулы саккулуса в принципе происходит так же, но эта структура расположена почти вертикально при нормальном положении головы.

В невесомости отолитовая мембрана перестает давить на рецепторы, в результате чего мозг не получает информации, где верх, а где низ. Таким образом, при любом положении головы каждая из отолитовых мембран занимает определенное положение относительно рецепторов, что связано с определенной картиной возбуждения в нервных волокнах, которая в последующем обрабатывается в центральном отделе вестибулярной системы и в результате организм получает информацию о положении головы в пространстве. Это является наиболее существенной функцией отолитового аппарата.

#### 8.4 Сенсорные системы вкуса и обоняния.

Сенсорная система — совокупность периферических и центральных структур нервной системы, ответственных за восприятие сигналов различных модальностей из окружающей или внутренней среды. Сенсорная система состоит из рецепторов, нейронных проводящих путей и отделов головного мозга, ответственных за обработку полученных сигналов. Наиболее известными сенсорными системами являются зрение, слух, осязание, вкус и обоняние. С помощью сенсорной системы можно почувствовать такие физические свойства, как температура, вкус, звук или давление.

Также сенсорными системами называют анализаторы. Понятие «анализатор» ввёл российский физиолог И. П. Павлов. Анализаторы (сенсорные системы) — это совокупность образований, которые воспринимают, передают и анализируют информацию из окружающей и внутренней среды организма.

Сенсорные системы подразделяются на внешние и внутренние; внешние снабжены экстерорецепторами, внутренние — интерорецепторами. В обычных условиях на организм постоянно осуществляется комплексное

воздействие, и сенсорные системы работают в постоянном взаимодействии. Любая психофизиологическая функция полисенсорна.

Время простой реакции, то есть время от момента появления сигнала до момента начала двигательного ответа, впервые было замерено в 1850 году Гельмгольцем. Оно зависит от того, на какой анализатор действует сигнал, от силы сигнала и от физического и психологического состояния человека. Обычно оно равно: на свет 100—200, на звук 120—150 и на электрокожный раздражитель 100—150 миллисекундам.

## 8.5 Средний мозг. двигательная сенсорная система.

Ближе к основанию вашего мозга расположена небольшая, но важная область, называемая средним мозгом (производная от развивающегося мезенцефалона), которая служит жизненно важной точкой соединения между другими основными областями мозга - передним и задним мозгом.

Средний мозг - это самая верхняя часть ствола головного мозга, центральное связующее звено между головным и спинным мозгом. Существует три основные части среднего мозга - колликулы, тегментум и мозговые ножки. Из 12 черепных нервов два отходят непосредственно от среднего мозга - глазодвигательный и вертлужный нервы, отвечающие за движение глаз и век.

В верхней части среднего мозга находятся колликулы, название которых происходит от латинского слова, означающего "холм". Он содержит две пары выпуклых многослойных пучков нейронов, называемых верхними и нижними колликулами. Высшие работают над предварительной обработкой визуальных сигналов, прежде чем они будут переданы в затылочную долю на затылке. Низшие из них обрабатывают слуховые сигналы до того, как они передаются через таламус в главный центр обработки слуховых сигналов в коре головного мозга.

Тегментум (по-латыни "капюшон") на самом деле простирается по всей длине ствола головного мозга, но его часть образует часть среднего мозга. Он

содержит две области, названные в честь определенных цветов: богатое железом красное ядро (которое на самом деле выглядит розовым) участвует в координации движений; периакведуктальный серый представляет собой плотную область серого вещества и участвует в подавлении боли. Тегментум в среднем мозге также содержит связи, которые играют важную роль в поддержании нашей бдительности.

Задняя часть среднего мозга содержит пару больших пучков нервных волокон, которые соединяют остальную часть ствола мозга с передним мозгом. Эти мозговые ножки являются основным каналом передачи сигналов, которые необходимо передавать из коры головного мозга в другие части центральной нервной системы (ЦНС), и особенно важны для координации тела.

Между этими пучками и тегментумом находится слой, называемый черной субстанцией, темно-пигментированный кластер нейронов с клетками (содержащими меланин), которые вырабатывают нейромедиатор дофамин; этот слой нейронов является важной ретрансляционной станцией для нервных сигналов систем ЦНС, которые координируют наши движения. Эта область особенно повреждается при болезни Паркинсона.

## 8.6 Функции тактильного анализатора.

Тактильный анализатор является частью кожного анализатора. Он обеспечивает ощущения прикосновения, давления, вибрации и щекотки.

Периферический отдел представлен различными рецепторными образованиями, раздражение которых приводит к формированию специфических ощущений. На поверхности кожи, лишенной волос, а также на слизистых оболочках на прикосновение реагируют специальные рецепторные клетки (тельца Мейснера), расположенные в сосочковом слое кожи. На коже, покрытой волосами, на прикосновение реагируют рецепторы волосяного фолликула, обладающие умеренной адаптацией.

На давление реагируют рецепторные образования (диски Меркедя),

расположенные небольшими группами в глубоких слоях кожи и слизистых оболочек. Это медленно адаптирующиеся рецепторы. Адекватным стимулом для них служит прогибание эпидермиса при действии механического стимула на кожу.

Вибрацию воспринимают тельца Пачини, располагающиеся как в слизистой, так и на не покрытых волосами частях кожи, в жировой ткани подкожных слоев, а также в суставных сумках, сухожилиях. Эти рецепторы представлены нервными терминалями, заключенными в слоистые оболочки из соединительной ткани. Тельца Пачини обладают очень быстрой адаптацией и реагируют на ускорение при смещении кожи в результате действия механических стимулов, одновременно вовлекаются в реакцию несколько телец Пачини.

Щекотание воспринимают свободно лежащие, неинкапсулированные нервные окончания, расположенные в поверхностных слоях кожи. Для данного вида рецепторов характерна низкая специфичность реакции на стимулы разной интенсивности.

По функциональным особенностям тактильные рецепторы подразделяются на фазные и статические. Фазные тактильные рецепторы возбуждаются при динамическом раздражении. Они обладают высокой чувствительностью, коротким латентным периодом, быстро адаптируются. Статические тактильные рецепторы возбуждаются в основном от статического раздражения. Они менее чувствительны, чем фазные, с более длительным латентным периодом, медленно адаптируются.

Проводниковый отдел. От большинства mechanорецепторов в спинной мозг информация поступает в центральную нервную систему по А-волокнам и лишь от рецепторов щекотки – по С-волокнам. Первый нейрон находится в спинальных ганглиях. В заднем роге спинного мозга происходит первое переключение на интернейроны (второй нейрон), от них восходящий путь в составе заднего столба достигает ядер заднего столба в продолговатом мозге (третий нейрон), где происходит второе переключение, далее через

медиальную петлю путь следует к вентро-базальным ядрам зрительного бугра (четвертый нейрон), центральные отростки нейронов зрительного бугра идут в кору больших полушарий.

Центральный отдел тактильного анализатора локализуется в I и II зонах соматосенсорной области коры большого мозга (задняя центральная извилина).

### 8.7 Механорецепторы.

Механорецептор, также называемый механорецепторами, представляет собой сенсорный рецептор, который реагирует на механическое давление или искажение. Механорецепторы иннервируются сенсорными нейронами, которые преобразуют механическое давление в электрические сигналы, которые у животных передаются в центральную нервную систему.

Кожные механорецепторы реагируют на механические раздражители, возникающие в результате физического взаимодействия, включая давление и вибрацию. Они расположены в коже, как и другие кожные рецепторы. Все они иннервируются А $\beta$ -волокнами, за исключением механорецепторных свободных нервных окончаний, которые иннервируются А $\delta$ -волокнами. Кожные механорецепторы можно классифицировать по типу ощущений, которые они воспринимают, по скорости адаптации и по морфологии. Более того, у каждого из них разное поле восприятия.

### 8.8 Строение кожи человека.

Кожа – это один из видов ткани человеческого организма, которая обладает рядом присущих ей свойств таких как: эластичность, прочность, некоторая пористость, водонепроницаемость, чувствительность и антибактериальность.

Кожа предохраняет организм от негативного воздействия окружающей среды (от избыточной солнечной радиации, например), она способна выделять жир и производить пахучие вещества, избирательно поглощать некоторые

полезные организму химические вещества и отторгать прочие. Помимо этого, кожа обладает такой важнейшей функцией как регенерация, дающей ей возможность самостоятельно восстанавливаться после повреждений.

В среднем на поверхности кожи взрослого человека находится порядка 5 миллионов волосков, при этом на каждом ее квадратном сантиметре расположено около 200 рецепторов и 100 пор.

### Эпидермис

Эпидермис – это наружный слой кожи, который состоит из ороговевших (отмерших) клеток кожи. В удаленных от поверхности слоях эпидермиса клетки живые. Они активно делятся и совершают медленное движение к поверхности, где со временем заменяются на ороговевшие, затем и отшелушиваются.

Эпидермис — это эффективный барьер для воды и водных растворов. Значительно лучше в кожу через эпидермис проникают жирорастворимые вещества. Это связано с тем, что клеточные мембранны сами по себе содержат в составе значительное количество жиров и жирорастворимые вещества в них растворяются естественным образом.

Почти все клетки эпидермиса производят кератин, поэтому они называются кератиноцитами. Эти кератиноциты пребывают в перманентном движении, в результате которого кератиноцит утрачивает собственное ядро и основные органеллы, превращаясь в своеобразный плоский «мешочек», который набит кератином – корнеоцит. Корнеоциты образуют роговой слой отживших клеток эпидермиса и выглядят как плоские чешуйки. Именно они отвечают за барьерную функцию эпидермиса. Корнеоциты скреплены между собой двойным слоем липидов (церамидов), своеобразным пластичным «цементом».

### Дерма

Дерма – это внутренний слой кожи, в котором также расположены функциональные кожные железы, благодаря которым из организма выводятся избытки солей и влаги: потовые и сальные, вырабатывающие пот и кожное

сало соответственно.

Кожное сало предохраняет кожу от агрессивного воздействия внешней среды и придает коже такие свойства как бактерицидность (за счет создаваемой им и потом кислотной среды, губительно действующей на микроорганизмы) и водонепроницаемость. Потовые железы, помимо этого, участвуют в естественной терморегуляции организма.

### Гиподерма

Гиподерма – подкожный жировой слой, который защищает нас как от избыточного холода, так и от избыточного тепла, а кроме того значительно смягчает повреждения от ударов.

Подкожная жировая клетчатка способна накапливать жирорастворимые витамины, такие как А, Е, F, и К. Важной функцией гиподермы является то, что она служит основой для наружных слоев кожи. Кожа, слой гиподермы которой выражен слабо, имеет больше складок и морщин, и подвержена более быстрому старению. Еще одной важной функцией гиподермы является гормонопродуцирующая функция. Жировая ткань не только способна накапливать эстрогены, но и стимулировать их синтез.

В слое гиподермы также содержится лептин – уникальный гормон, отвечающий за появление чувства насыщения во время еды. Благодаря ему организм способен регулировать наш аппетит и, как прямое следствие, количество жира в подкожном слое.

## 8.9 Придатки (производные) кожи, характеристика придатков.

К придаткам кожи относятся потовые и сальные железы, волосы и ногти.

### Потовые железы

По типу секреции потовые железы делятся на эккриновые и апокриновые.

### Эккриновые железы

Эккриновые железы, вырабатывая секрет и выделяя его в просвет

железы, сохраняют неизмененные секреторные клетки. Они встречаются во всех отделах кожного покрова, за исключением красной каймы губ, головки полового члена и крайней плоти. У взрослых эккриновые потовые железы напоминают тонкие штапорообразные извитые трубочки, концы которых залегают в дерме, а выводные протоки свободно открываются на поверхность кожи и из них выделяется пот. Пот представляет собой слабокислую жидкость малого удельного веса (1,004). Состоит на 98% из воды, а 2% приходится на неорганические соединения, продукты белкового обмена (кеатинин, мочевина, аммиак и др.). При отравлениях через пот могут выделяться токсические вещества.

У новорожденных количество эккриновых потовых желез в 12 раз больше, чем у взрослых. После рождения новые потовые эккриновые железы не появляются, происходит только их атрофия. Секреторный отдел желез представлен 6-12 петлями эпителиальной трубочки. В отличие от взрослых выводные протоки потовых желез у детей грудного возраста прямые и расширенные, а не штапорообразные, извилистые, как у взрослых. Через 2-3 мес после рождения потовые железы начинают интенсивно вырабатывать пот, тем самым осуществляя значительную терморегуляцию. Усиленное потоотделение появляется вначале на голове, затем на коже груди и спины. Данные особенности строения и функционирования являются предпосылками для развития у детей таких заболеваний потовых желез, как везикулопустулез, псевдофурункулез Фингера и т.д.

### Апокриновые железы

В апокриновых железах выделение секрета происходит путем разрушения апикальной части секреторной клетки железы, находящейся глубоко в дерме.

Апокриновые железы расположены в подмышечных впадинах, в области лобка, паховых складок, половых органов, окружности ануса и соска молочных желез. Разновидность апокриновых желез - серные железы наружного слухового прохода. Потовые железы выделяют секрет в воронку

волосяного фолликула под сальной железой. Апокриновые потовые железы особенно интенсивно развиваются в период полового созревания и регулируются половыми гормонами. У маленьких детей они не функционируют.

Секрет желез представляет собой густую жидкость с характерным индивидуальным запахом. В поте апокриновых потовых желез содержится больше белковых соединений и железа, чем в поте эккриновых потовых желез, окисление которых на воздухе приводит к формированию летучих ароматических веществ (феромоны), которые и обуславливают запах пота. Запах пота относится к древнейшим физиологическим механизмам (одорантной индикации), во многом определяющей секулярное поведение человека. Реакция секрета апокриновых желез - слабощелочная.

### Сальные железы

Сальные железы (*glandulae sebaceae*) происходят из эктодермального зародышевого листка, являются альвеолярными железами с разветвленными концевыми отделами. Клетки основного слоя сальных желез соответствуют базальным клеткам эпидермиса. Обладают способностью к размножению и обновлению. Железы расположены в верхней трети дермы, связаны с волосяным фолликулом и выделяют в его расширенную часть секрет. Один волоссяной фолликул имеет 1 или 2 сальные железы. В ряде случаев протоки крупных сальных желез открываются непосредственно на поверхность кожи (на крыльях носа, границе красной каймы губ, головке полового члена, внутреннем листке крайней плоти, малых половых губах, клиторе, соске и ареоле соска). Сальные железы отсутствуют в коже ладоней и подошв.

Сальные железы функционируют по голокриновому типу, т.е. при образовании секрета клетки железы постепенно накапливают липидные капли, дегенерируют и затем полностью разрушаются, а их остатки входят в состав секрета (кожного сала). Кожное сало (*sebum*), выделяясь на поверхность эпидермиса, обеспечивает смазку волос и рогового слоя кожи, делает их более эластичными, а также выполняет термоизолирующую

функцию. В секрет кожного сала входят триглицериды жирных кислот, воска, сквален, свободные жирные кислоты, холестерин и т.д. В состав кожного сала также входит лизоцим, оказывающий бактерицидное действие, и антиоксиданты: а-каротин и а-токоферол, обладающие фотозащитными свойствами.

### 8.10 Молочные железы, строение, функции.

Молочные железы (грудные железы у млекопитающих) — парные железы внешней секреции, находящиеся в составе репродуктивной системы млекопитающих и отвечающие за выработку молока — питательной жидкости для вскармливания потомства (лактацию). Они располагаются на передней (центральной) поверхности тела млекопитающих. У человека они находятся на передней поверхности грудной клетки.

У самцов млекопитающих они обычно находятся в неразвитом,rudimentарном состоянии, а у самок развиваются в процессе полового созревания и приобретают способность к функционированию с наступлением половой зрелости вместе с другими органами женской репродуктивной системы. Начало выработки молока железами регулируется гормонами желёз внутренней секреции, связанными с окончанием беременности и рождением потомства.

У представительниц женского пола вида человек разумный молочные железы в процессе полового созревания обычно значительно увеличиваются в размерах (англ. *mammoplasia*), и это наряду с другими различиями строения тела визуально отличает их от мужчин.

Молочные железы являются отличительной чертой представителей класса млекопитающих, и само название млекопитающих показывает, что только эти представители позвоночных животных (в отличие от птиц или рыб, а также беспозвоночных) имеют такие железы и вскармливают своё потомство их секретом.

Молочные железы — это видоизменённые потовые железы, и у

первозверей молочные железы по своему строению почти не отличаются от потовых. У человека молочные железы есть как у женщин, так и у мужчин. По своей структуре они идентичны, различаются лишь степенью развития. До начала полового созревания грудь девочек и мальчиков ничем не отличается. При некоторых расстройствах эндокринной системы у половозрелых мужчин может наблюдаться увеличение груди (гинекомастия) и происходит секреция молока. Молочная железа новорождённых также в состоянии вырабатывать секрет (так называемое молоко новорожденных, лат. lac neonatorum), но это не является физиологической нормой.

Далее в основном описываются грудные железы женщины, являющиеся женским вторичным половым признаком.

### 8.11 Строение и функции вкусового анализатора.

Вкусовая сенсорная система — сенсорная система, при помощи которой воспринимаются вкусовые раздражения.

Вкусовые рецепторы, как и обонятельные рецепторы, являются хеморецепторами и предназначены для отслеживания химического состава окружающей среды. Вкус обычно рассматривают как контактное чувство: действующие молекулы находятся в растворе, который контактирует с рецептором, а обоняние, напротив, — дистантное чувство, и молекулы химических веществ доставляются к рецепторам потоками воздуха. Такая классификация очень условна как на клеточном, так и на молекулярном уровне (рецепторный механизм в случае как вкуса, так и обоняния может быть одним и тем же). Ещё труднее провести границу между вкусом и обонянием для водных животных, где стимулирующие вещества всегда растворены, а также ряда беспозвоночных (плоских и кольчатых червей, моллюсков). В данной статье подробно рассматриваются собственно вкусовые сенсорные системы насекомых и млекопитающих.

### 8.12 Расположение вкусовых почек. Корковый центр вкусового

анализатора.

Проводящий путь анализатора вкуса начинается от вкусовых клеток и обеспечивает восприятие, проведение, анализ и интеграцию вкусовых раздражений. Вкусовые (рецепторные) клетки входят в состав вкусовых почек (луковиц). В одной вкусовой почке (луковице) содержится от 2 до 6 вкусовых (рецепторных) клеток. На вершине вкусовой почки находится отверстие (вкусовая пора), посредством которого вкусовая ямка открывается на поверхность сосочка слизистой оболочки языка. Вкусовая ямка представляет небольшое углубление в толще почки. Для получения вкусовых ощущений требуется непосредственный контакт растворенных веществ с рецепторами, что достигается у человека в результате затекания жидкости из полости рта в полость вкусовой ямки. У человека в общей сложности насчитывается от 2000 до 9000 вкусовых почек, которые сосредоточены на дорсальной поверхности языка в многослойном эпителии боковых стенок желобовидных и грибовидных сосочков, меньше в области мягкого неба и небных дужек, на задней поверхности надгортанника и на внутренней поверхности черпаловидных хрящей. Совокупность вкусовых почек представляет орган вкуса.

Вкусовые рецепторы, как и обонятельные рецепторы, являются хеморецепторами и предназначены для отслеживания химического состава окружающей среды. Вкус обычно рассматривают как контактное чувство: действующие молекулы находятся в растворе, который контактирует с рецептором, а обоняние, напротив, — дистантное чувство, и молекулы химических веществ доставляются к рецепторам потоками воздуха. Такая классификация очень условна как на клеточном, так и на молекулярном уровне (рецепторный механизм в случае как вкуса, так и обоняния может быть одним и тем же). Ещё труднее провести границу между вкусом и обонянием для водных животных, где стимулирующие вещества всегда растворены, а также ряда беспозвоночных (плоских и кольчатых червей, моллюсков). В данной статье подробно рассматриваются собственно вкусовые сенсорные системы

насекомых и млекопитающих.

### 8.13 Обонятельный анализатор, строение и функции.

Строение и функции обонятельного анализатора. Периферическая часть обонятельного анализатора находится в слизистой оболочке верхнего носового хода и противолежащей части носовой перегородки (рис. 12.11). Обонятельные клетки являются нейронами, их окружают опорные цилиндрические клетки. У человека их 60 млн. Вокруг каждой опорной клетки расположено 9—10 обонятельных. На поверхности каждой обонятельной клетки имеются реснички, которые увеличивают обонятельную поверхность, составляющую у человека примерно 5 см<sup>2</sup>.

Из обонятельных клеток центростремительные импульсы по нервным волокнам, проходящим через отверстия в решетчатой кости и входящим в состав обонятельного нерва, и через подкорковые центры, где располагаются вторые и третии нейроны, поступают в обонятельную зону больших полушарий.

#### Строение обонятельного анализатора

Корковый отдел обонятельного анализатора находится в гиппокамповой извилине и в амоновом роге. Так как обонятельная поверхность расположена в стороне от потока воздуха при дыхании, то находящиеся в воздухе пахучие вещества проникают к ней путем диффузии. Обонятельные рецепторы обладают очень большой чувствительностью. Для возбуждения одной обонятельной клетки человека достаточно от 1 до 8 молекул пахучего вещества.

Обонятельная чувствительность исключительно велика и изменчива. Различают 7 первичных запахов: камфариодобный, мускусный, цветочный, мятный, эфирный, острый, гнилостный, все остальные запахи представляют собой различные комбинации первичных. Интенсивность обоняния зависит от строения пахучего вещества, от его концентрации во вдыхаемом воздухе и от скорости прохождения воздуха к обонятельным клеткам. При непрерывном

раздражении органа обоняния пахучим веществом наступает адаптация к данному запаху. Интенсивность обоняния и быстрота адаптации увеличиваются при возбуждении симпатической нервной системы.

Обоняние является древнейшим механизмом биологической адаптации и опосредовано филогенетическими архаичными структурами мозга. «Обонятельный мозг» входит в структуры лимбической системы, связанной с эмоциональной регуляцией психической деятельности. Поэтому запахи существенно влияют на уровень физической и умственной работоспособности человека, его самочувствие и настроение. Благодаря обширным связям обонятельной зоны с другими зонами при раздражении органа обоняния вызываются разнообразные двигательные и вегетативные рефлексы. Особенно тесно обоняние связано со вкусом.

Возрастные особенности обонятельного анализатора. Периферический отдел обонятельного анализатора начинает формироваться на 2-м месяце внутриутробного развития, а к 8 месяцам он уже полностью структурно оформлен.

С первых дней рождения ребенка проявляются его реакции на запах (возникновение различных мимических движений, общих движений тела, изменений работы сердца, частоты дыхания). Обоняние является важным компонентом формирования межмодального взаимодействия в выделении ребенком матери в первые дни и недели жизни, а также ряда пищевых условных рефлексов. С возрастом увеличивается способность обонятельного анализатора к дифференцировке запахов, прочность и тонкость дифференцировки возрастает на 4-м месяце, однако у детей в 5—6 лет она остается более низкой, чем у взрослых. В пожилом возрасте порог различения запахов повышается, соответственно снижается острота обоняния. Систематические упражнения значительно обостряют обоняние; воспаление слизистой оболочки носа и курение — снижают.

#### 8.14 Пути следования нервных импульсов от обонятельных

рецепторов до коркового центра обонятельного анализатора.

Тела первых нейронов (биполярных обонятельных клеток) располагаются в слизистой оболочке носа (рис. 8) в пределах её обонятельной зоны (области верхних носовых раковин и носовой перегородки на их уровне). Окончания (разветвления) дендритов данных нейронов выполняют роль рецепторов, а их аксоны группируются в 15-20 обонятельных нервов, nn. olfactorii. Эти нервы через lamina cribrosa ossis ethmoidalis проходят в полость черепа и достигают обонятельных луковиц, bulbi olfactorii, в которых располагаются тела вторых нейронов. Аксоны последних формируются в обонятельные тракты, tractum olfactorii, в которых различают медиальные и латеральные полоски.

А. Волокна медиальных полосок подходят к телам третьих нейронов, находящихся в следующих структурах:

- 1) обонятельном треугольнике, trigonum olfactorium;
- 2) переднем продырявленном веществе, substantia perforata anterior [rostralis];
- 3) прозрачной перегородке, septum pellucidum.

Одна часть аксонов третьих нейронов указанных структур проходит над мозолистым телом и достигает коркового ядра анализатора, которым является парагиппокампальная извилина, gyrus parahippocampalis, (поле Бродмана).

Вторая часть аксонов третьих нейронов из обонятельного треугольника достигает подкорковых центров обоняния, которыми являются сосцевидные тела, corpora mammillaria, в которых находятся тела 4-х нейронов. От них НИ через свод мозга направляется в вышеупомянутое корковое ядро анализатора.

Третья часть аксонов третьих нейронов достигает структур лимбической системы, вегетативных центров ретикулярной формации, слюноотделительных ядер лицевого и языкошлотовых нервов, дорзального ядра блуждающего нерва. Этими связями объясняются явления тошноты, головокружения и даже рвоты при восприятии некоторых запахов.

Б. Волокна латеральных полосок проходят под мозолистым телом и подходят к третьим нейронам в пределах миндалевидного ядра, аксоны которых достигают упомянутого выше коркового ядра анализатора.

Частично обонятельную функцию выполняют структуры тройничного нерва. По его волокнам проводятся НИ от рецепторов вне обонятельной зоны, что способствует восприятию резких запахов, усиливающих глубину дыхания.

Функция обонятельного анализатора - восприятие запахов. Благодаря связям структур анализатора с образованиями лимбической системы и стволовой части головного мозга, он обеспечивает также определенные эмоциональные и поведенческие реакции на запахи, вызывающие аппетит, слюноотделение, рвоту, тошноту.

### 8.15 Онтогенез тактильного анализатора.

Необходимо отметить, что все части анализатора действуют как единое целое. Нарушение одной из них вызывает нарушение функции всего анализатора.

Основной функцией анализаторов И.П. Павлов считал разложение сложностей внешнего и внутреннего мира на отдельные элементы и их анализ.

Помимо первичного сбора информации о внешней ситуации и о внутреннем состоянии важной функции сенсорных систем является информация нервных центров о результатах рефлекторной деятельности, то есть осуществление обратных связей. Для совершенствования различных ответных реакций организма, и в первую очередь, двигательных и вегетативных, ЦНС должна получать информацию о силе и длительности сокращения мышц, скорости и точности перемещения тела, об изменении параметров среды и так далее. Без этой информации становится невозможным формирование и совершенствование двигательных навыков, в том числе и спортивных, невозможно совершенствование техники выполнения

упражнений.

Из этого следует, что сенсорные системы имеют важное значение в регуляции функционального состояния организма. Так, импульсация от различных рецепторов в кору больших полушарий является необходимой для поддержания ее функционирования.

Например, искусственное выключение органов чувств в экспериментах на животных приводило к резкому снижению тонуса коры и к засыпанию. Такое животное просыпалось лишь во время кормления или позывах к мочеиспусканию.

И.М. Сеченов описал больную, наблюдавшуюся Боткиным, у которой были поражены все органы чувств, кроме осязания и мышечного чувства в правой руке. Эта больная непрерывно спала, если ничто не раздражало ее правую руку. При этом наблюдается задержка в развитии мозга и интеллекта.

То есть, без информации, поступающей в мозг, не могут осуществляться простые и сложные рефлекторные акты, вплоть до психической деятельности человека. И.М. Сеченов указывал, что психический акт не может являться в сознании без внешнего, чувственного возбуждения.

Установлено, что от всех рецепторных образований в мозг поступают стандартные неспецифические электрические импульсы. Причем анализ воспринимаемых раздражений начинается уже в рецепторной части анализатора. Здесь идет простейший анализ, и раздражение трансформируется в процессы возбуждения. Более совершенный анализ происходит в подкорковых образованиях, в результате чего становятся возможными сложные врожденные акты (вставание, настороживание, поворот головы к источнику света, звука, поддержание положения тела и др.).

Высший, наиболее тонкий анализ осуществляется в коре больших полушарий головного мозга, в корковом представительстве анализатора.

Итак, обнаружение сигналов начинается в рецепторах - специализированных клетках, эволюционно приспособленных к восприятию из внешней или внутренней среды того или иного раздражителя и

преобразованию его в нервное возбуждение.

Рецепторы являются периферическим звеном анализатора.

### 8.16 Онтогенезе вкусового анализатора.

Сколько вкусов чувствует наш язык? Все знают сладкий вкус, кислый, соленый, горький. Сейчас к этим четырем основным, которые описал в XIX веке немецкий физиолог Адольф Фик, официально добавили еще и пятый — вкус умами (от японского слова «умай» — вкусный, приятный). Этот вкус характерен для белковых продуктов: мяса, рыбы и бульонов на их основе. В попытке выяснить химическую основу этого вкуса японский химик, профессор Токийского императорского университета Кикунаэ Икеда проанализировал химический состав морской водоросли *Laminariajaponica*, основного ингредиента японских супов с выраженным вкусом умами. В 1908 году он опубликовал работу о глутаминовой кислоте, как носителе вкуса умами. Позднее Икеда запатентовал технологию получения глутамата натрия, и компания «Адзиномото» начала его производство. Тем не менее умами признали пятым фундаментальным вкусом только в 1980-х годах. Обсуждаются сегодня и новые вкусы, пока не входящие в классификацию: например, металлический вкус (цинк, железо), вкус кальция, лакричный, вкус жира, вкус чистой воды. Ранее считалось, что «жирный вкус» — это просто специфическая текстура и запах, но исследования на грызунах, проведенные японскими учеными в 1997 году, показали, что их вкусовая система распознает и липиды. (Подробнее об этом мы расскажем дальше.)

Язык человека покрыт более 5000 сосочков разной формы. Грибовидные занимают в основном две передние трети языка и рассеяны по всей поверхности, желобовидные (чашевидные) расположены сзади, у корня языка, — они большие, их легко увидеть, листовидные — это тесно расположенные складки в боковой части языка. Каждый из сосочков содержит вкусовые почки. Немного вкусовых почек есть также в надгортаннике, задней стенке глотки и на мягкому нёбе, но в основном они, конечно, сосредоточены на

сосочках языка. Почки имеют свой специфический набор вкусовых рецепторов. Так, на кончике языка больше рецепторов к сладкому — он чувствует его гораздо лучше, края языка лучше ощущают кислое и соленое, а его основание — горькое. В общей сложности у нас во рту примерно 10 000 вкусовых почек, и благодаря им мы чувствуем вкус.

Каждая вкусовая почка (содержит несколько дюжин вкусовых клеток. На их поверхности есть реснички, на которых и локализована молекулярная машина, обеспечивающая распознавание, усиление и преобразование вкусовых сигналов. Собственно сама вкусовая почка не достигает поверхности слизистой языка — в полость рта выходит только вкусовая пора. Растворенные в слюне вещества диффундируют через пору в наполненное жидкостью пространство над вкусовой почкой, и там они соприкасаются с ресничками — наружными частями вкусовых клеток. На поверхности ресничек находятся специфические рецепторы, которые избирательно связывают молекулы, растворенные в слюне, переходят в активное состояние и запускают каскад биохимических реакций во вкусовой клетке. В результате последняя высвобождает нейротрансмиттер, он стимулирует вкусовой нерв, и по нервным волокнам в мозг уходят электрические импульсы, несущие информацию об интенсивности вкусового сигнала. Рецепторные клетки обновляются примерно каждые десять дней, поэтому если обжечь язык, то вкус теряется только на время.

Молекула вещества, вызывающего определенное вкусовое ощущение, может связаться только со своим рецептором. Если такого рецептора нет или он или сопряженные с ним биохимические каскады реакций не работают, то вещество и не вызовет вкусового ощущения. Существенный прогресс в понимании молекулярных механизмов вкуса был достигнут относительно недавно. Так, горькое, сладкое и умами мы распознаем благодаря рецепторам, открытых в 1999 — 2001 годах. Все они относятся к обширному семейству GPCR (G protein-coupled receptors), сопряженных с G-белками. Эти G-белки находятся внутри клетки, возбуждаются при взаимодействии с активными

рецепторами и запускают все последующие реакции. Кстати, помимо вкусовых веществ рецепторы типа GPCR могут распознавать гормоны, нейромедиаторы, пахучие вещества, феромоны — словом, они похожи на антенны, принимающие самые разнообразные сигналы.

Сегодня известно, что рецептор сладких веществ — это димер из двух рецепторных белков T1R2 и T1R3, за вкус умами отвечает димер T1R1-T1R3 (у глутамата есть и другие рецепторы, причем некоторые из них расположены в желудке, иннервируются блуждающим нервом и отвечают за чувство удовольствия от пищи), а вот ощущению горечи мы обязаны существованию около тридцати рецепторов группы T2R. Горький вкус — это сигнал опасности, поскольку такой вкус имеют большинство ядовитых веществ.

Видимо, по этой причине «горьких» рецепторов больше: умение вовремя различить опасность может быть вопросом жизни и смерти. Некоторые молекулы, такие, как сахарин, могут активировать как пару сладких рецепторов T1R2-T1R3, так и горькие T2R (в частности, hTAS2R43 у человека), поэтому сахарин на языке кажется одновременно сладким и горьким. Это позволяет нам отличить его от сахарозы, которая активирует только T1R2-T1R3.

Принципиально иные механизмы лежат в основе формирования ощущений кислого и соленого. Химическое и физиологическое определения «кислого», по сути, совпадают: за него отвечает повышенная концентрация ионов  $H^+$  в анализируемом растворе. Пищевая соль — это, как известно, хлорид натрия. Когда происходит изменение концентрации этих ионов — носителей кислого и соленого вкусов, — тут же реагируют соответствующие ионные каналы, то есть трансмембранные белки, избирательно пропускающие ионы в клетку. Рецепторы кислого — это фактически ионные каналы, проницаемые для катионов, которые активируются внеклеточными протонами. Рецепторы соленого — это натриевые каналы, поток ионов через которые возрастает при увеличении концентрации солей натрия во вкусовой поре. Впрочем, ионы калия и лития тожещаются как «соленые», но

соответствующие рецепторы однозначно пока не найдены.

Почему при насморке теряется вкус? Воздух с трудом проходит в верхнюю часть носовых ходов, где расположены обонятельные клетки. Временно пропадает обоняние, поэтому мы плохо чувствуем и вкус тоже, поскольку эти два ощущения теснейшим образом связаны (причем обоняние тем важнее, чем богаче пища ароматами). Пахучие молекулы высвобождаются во рту, когда мы пережевываем пищу, поднимаются вверх по носовым ходам и там распознаются обонятельными клетками. Насколько важно обоняние в восприятии вкуса, можно понять, зажав себе нос. Кофе, например, станет просто горьким. Кстати, люди, которые жалуются на потерю вкуса, на самом деле в основном имеют проблемы с обонянием. У человека примерно 350 типов обонятельных рецепторов, и этого достаточно, чтобы распознать огромное множество запахов. Ведь каждый аромат состоит из большого числа компонентов, поэтому задействуется сразу много рецепторов. Как только пахучие молекулы связываются с обонятельными рецепторами, это запускает цепочку реакций в нервных окончаниях, и формируется сигнал, который также отправляется в мозг.

### 8.17 Охарактеризуйте онтогенез обонятельного анализатора.

Обонятельный анализатор представлен двумя системами – основной и вомероназальной, каждая из которых имеет три части: периферическую (органы обоняния), промежуточную, состоящую из проводников (аксоны нейросенсорных обонятельных клеток и нервных клеток обонятельных луковиц), и центральную, локализующуюся в гиппокампе коры больших полушарий для основной обонятельной системы.

Основной орган обоняния (*organum olfactus*), является периферической частью сенсорной системы, представлен ограниченным участком слизистой оболочки носа – обонятельной областью, покрывающей у человека верхнюю и отчасти среднюю раковины носовой полости, а также верхнюю часть носовой перегородки. Внешне обонятельная область отличается от

респираторной части слизистой оболочки желтоватым цветом. Развитие. Орган обоняния является производным стенки мозговых пазух. Аксоны нейросенсорных обонятельных клеток, объединившись между собой, образуют в совокупности 20 – 40 нервных пучков (обонятельных путей), устремляющихся через отверстия в хрящевой закладке будущей решетчатой кости к обонятельным луковицам головного мозга.

Вомероназальный (якобсонов) орган формируется в виде парной закладки на 6-й неделе развития из эпителия нижней части перегородки носа. К 7-й неделе развития завершается формирование полости вомероназального органа, а вомероназальный нерв соединяет его с добавочной обонятельной луковицей. В вомероназальном органе плода 21-й недели развития имеются опорные клетки с ресничками и микроворсинками и рецепторные клетки с микроворсинками. Структурные особенности вомероназального органа указывают на его функциональную активность уже в перинатальном периоде.

**Строение.** Основной орган обоняния – периферическая часть обонятельного анализатора – состоит из пласта многорядного эпителия, в котором различают обонятельные нейросенсорные клетки и поддерживающие эпителиоциты. Рецепторные, или нейросенсорные, обонятельные клетки располагаются между поддерживающими эпителиальными клетками и имеют короткий периферический отросток – дендрит и длинный – центральный – аксон. Дистальные части периферических отростков обонятельных клеток заканчиваются характерными утолщениями – обонятельными булавами, с обонятельными ресничками.

**Функция.** Рецепторные клетки обонятельной выстилки регистрируют 25 – 35 первичных запахов. Их комбинации образуют много миллионов воспринимаемых запахов. Обонятельные рецепторные нейроны в ответ на адекватную стимуляцию деполяризуются. Механизм восприятия запахов остается неясным. Отдельные обонятельные рецепторы реагируют на широкий спектр веществ, издающих запахи. Различение запахов несомненно

требует распознавания в ЦНС отдельных характерных наборов афферентных импульсов, которые передаются туда через обонятельные луковицы от многочисленных рецепторов.