

Тема 3.2 «Органы осязания, обоняния, вкуса, слуха и равновесия»

ВВЕДЕНИЕ. КОНЦЕПЦИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ И ОБЩИЕ ЗАКОНЫ РЕЦЕПЦИИ

Органы чувств (*organa sensuum*) представляют собой специализированные периферические анатомо-гистологические структуры, эволюционно адаптированные для восприятия, первичной фильтрации и трансдукции различных видов физической и химической энергии внешнего и внутреннего мира в универсальную форму нервного импульса.

Согласно классической физиологической теории сенсорных систем академика **И. П. Павлова**, любой орган чувств служит рецепторным компартментом соответствующего **анализатора**. Каждый анализатор структурно включает три субординированных звена:

1. **Периферический (рецепторный) отдел:** специализированные клетки (первично- или вторичночувствующие), содержащие рецепторные белки или ионные каналы, трансформирующие энергию раздражителя в рецепторный потенциал.
2. **Проводниковый отдел:** афферентные нервные волокна, чувствительные ганглии, спинальные и стволовые проводящие тракты, а также таламические релейные ядра, осуществляющие первичную обработку информации.
3. **Центральный (корковый) отдел:** цитоархитектонические поля коры больших полушарий головного мозга, где происходит высший анализ, синтез и декодирование сигналов с формированием субъективных ощущений и восприятия.

В классической физиологии рецепция подчиняется фундаментальным психофизическим законам:

- **Закон Вебера — Фехнера:** интенсивность формируемого sensation (ощущения) пропорциональна логарифму силы физического раздражителя ($S = K \cdot \ln I$).
- **Закон Стивенса:** степенная зависимость ощущения от силы стимула при экстремальных диапазонах ($S = k \cdot I^a$).
- **Адаптация рецепторов:** физиологическое снижение частоты импульсации в афферентном волокне при длительном действии раздражителя постоянной силы (быстроадаптирующиеся физические рецепторы vs медленноадаптирующиеся тонические рецепторы).

1. КОЖНО-МЕХАНИЧЕСКАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ И ОРГАН ОСЯЗАНИЯ (INTEGUMENTUM COMMUNE ET ORGANUM TACTUS)

Орган осязания (*organum tactus*) локализован в общем покрове тела — **коже** (*integumentum commune / cutis*), представляющей собой крупнейший по площади (1,5–2,2 м²) и массе (до 15–17% массы тела) орган человека. Кожа осуществляет барьерно-защитную, рецепторную, терморегуляторную, экскреторную и метаболическую функции.

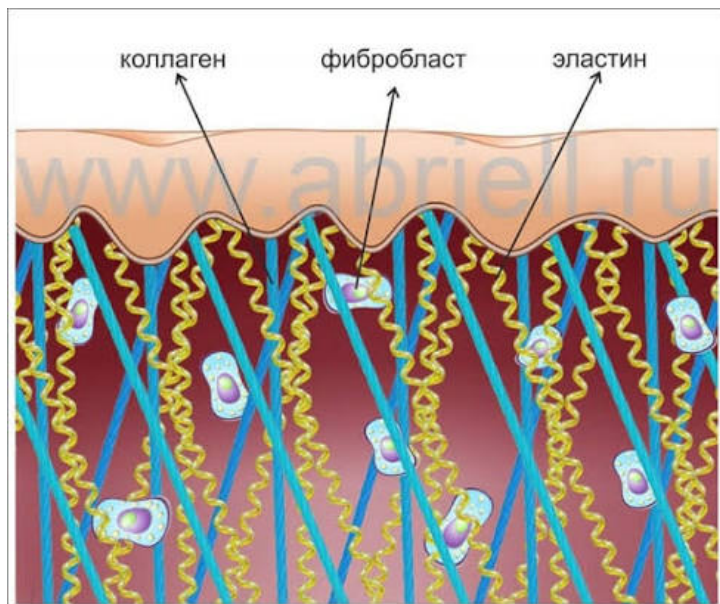


Рис. 1. Морфологическая организация кожи: эпидермальный пласт, сосочковый и сетчатый слои дермы с локализацией рецепторов.

1.1. Морфологическая архитектура кожи

Анатомически и гистологически в составе кожи выделяют три основных слоя:

1.1.1. Эпидермис (Epidermis)

Многослойный плоский ороговевающий эпителий эктодермального происхождения. Включает 5 гистологических слоев (в «толстой коже» ладоней и подошв):

1. **Базальный слой (*stratum basale*):** монослой цилиндрических камбиальных клеток, прилежащих к базальной мембране. Содержит стволовые клетки, стволовые меланоциты (синтезирующие пигмент меланин), осязательные эпителиоциты Меркеля и клетки Лангерганса (внутриэпидермальные макрофаги).
2. **Шиповатый слой (*stratum spinosum*):** 5–8 рядов полигональных клеток, связанных десмосомами.
3. **Зернистый слой (*stratum granulosum*):** 3–5 рядов уплощенных клеток, содержащих гранулы кератогиалина.
4. **Блестящий слой (*stratum lucidum*):** бесклеточная эозинофильная полоса, заполненная белком эледином (присутствует только в толстой коже).
5. **Роговой слой (*stratum corneum*):** поверхностный слой из мертвых роговых чешуек (постклеточных структур), забитых кератином и липидным цементом.

1.1.2. Дерма (Dermis / Corium)

Соединительнотканная основа кожи мезодермального происхождения. Подразделяется на два слоя:

- **Сосочковый слой (*stratum papillare*):** образован рыхлой волокнистой соединительной тканью, формирует впячивания (сосочки) в эпидермис. Содержит густую капиллярную сеть и осязательные тельца Мейсснера.
- **Сетчатый слой (*stratum reticulare*):** образован плотной неоформившейся соединительной тканью с мощными пучками коллагеновых и эластических волокон, обеспечивающих прочность и эластичность кожи.

1.1.3. Гиподерма (Подкожная клетчатка, Hypodermis / Tela subcutanea)

Образована дольками жировой ткани, разделенными прослойками рыхлой соединительной ткани. Выполняет функции термоизоляции, амортизации механических ударов и депонирования энергетических субстратов.

1.2. Рецепторный аппарат кожи и механизмы соматосенсорной трансдукции

В коже локализован колоссальный рецепторный массив, дифференцированный по модальности на механорецепторы, терморецепторы и ноцицепторы (болевые рецепторы).

Таблица 1. Классификация и гистофизиология рецепторов кожи

Наименование рецептора	Гистологическое строение	Локализация	Адаптация и тип волокна	Физиологически адекватный раздражитель
Диски Меркеля (<i>corpusculum tactus Merkel</i>)	Некапсулированные осязательные эпителиоциты, контактирующие с терминалию A β -волокна	Базальный слой эпидермиса	Медленная адаптация (SA-I)	Статическое давление, локализация прикосновения, текстура поверхностей
Тельца Мейсснера (<i>corpusculum tactus Meissner</i>)	Инкапсулированные осязательные тельца с поперечно ориентированными шванновскими клетками	Сосочки дермы (<i>stratum papillare</i>)	Быстрая адаптация (RA-I)	Низкочастотная вибрация (10–50 Гц), скольжение объекта, динамическое прикосновение
Тельца Пачини (<i>corpusculum lamellosum Pacini</i>)	Крупные инкапсулированные пластинчатые тельца (концентрические пластины)	Глубокие слои дермы, гиподерма, связки	Сверхбыстрая адаптация (RA-II)	Высокочастотная вибрация (100–400 Гц), глубокое давление
Тельца Руффини (<i>corpusculum Ruffini</i>)	Веретеновидные капсулы с пучками коллагеновых волокон и ветвящимися аксонами	Сетчатый слой дермы, капсулы суставов	Медленная адаптация (SA-II)	Растяжение кожи, сдвиг тканей, кинестезия
Свободные нервные окончания	Немиелинизированные терминалы A δ - и C-волокон	Эпидермис, дерма	Вариабельная	Ноцицепция (боль), температура (холод/тепло), щекотка, зуд

Физиологический механизм механотрансдукции: При деформации кожи происходит механическое смещение капсулы или мембраны рецептора. Это вытягивает цитоскелетные микрофиламенты, открывая **механочувствительные ионные каналы** (семейства **Piezo1**, **Piezo2** и **TRP**). Вход ионов Na^+ и Ca^{2+} внутрь терминали генерирует деполяризационный **рецепторный (деполяризационный) потенциал**. Когда рецепторный потенциал достигает критического уровня деполяризации (КУД) в первом перехвате Ранвье, генерируются потенциалы действия (ПД), распространяющиеся по афферентному нерву.

1.3. Соматосенсорные проводящие пути и корковое представительство

1.1.1. Путь тонкого и клиновидного пучков (Голля и Бурдаха) — тонкая тактильная чувствительность и проприоцепция

- **1-й нейрон:** псевдоуниполярные клетки спинномозгового ганглия (*ganglion spinale*). Их центральные аксоны вступают в задний канат спинного мозга, не заходя в задние рога, и формируют:
 - *Тонкий пучок Голля (fasciculus gracilis)*: несет информацию от нижней половины тела (сегменты Th₇–S₅).
 - *Клиновидный пучок Бурдаха (fasciculus cuneatus)*: от верхней половины тела (сегменты C₁–Th₆).
- **2-й нейрон:** ядра тонкого и клиновидного пучков (*nucleus gracilis et nucleus cuneatus*) в продолговатом мозге. Аксоны вторых нейронов совершают перекрест в межальвеолярной зоне (перекрест медиальных петель, *decussatio lemniscorum medialis*) и формируют **медиальную петлю (lemniscus medialis)**.
- **3-й нейрон:** вентродорсолатеральное ядро таламуса (*nucleus ventralis posterolateralis thalami*). Аксоны проецируются через заднюю ножку внутренней капсулы в кору.

1.1.2. Спиноталамический тракт (*Tractus spinothalamicus*) — болевая, температурная и грубая тактильная чувствительность

- **1-й нейрон:** спинномозговой ганглий.
- **2-й нейрон:** собственного ядра заднего рога спинного мозга (*nucleus proprius cornus posterioris*). Аксоны совершают перекрест в передней белой спайке спинного мозга, поднимаясь на 1–2 сегмента выше, и входят в состав бокового и переднего канатиков противоположной стороны (*tractus spinothalamicus lateralis et anterior*).
- **3-й нейрон:** вентролатеральные ядра таламуса.

Корковый отдел соматосенсорного анализатора: Первичная соматосенсорная кора (S-I) локализована в **постцентральной извилине** (*gyrus postcentralis*, цитоархитектонические поля 1, 2, 3 по Бродману) теменной доли. В S-I соблюдается четкая соматотопическая проекция — «**соматосенсорный гомункулус**» **Пенфилда**: проекция стопы и половых органов находится на медиальной поверхности полушария, а проекции кисти, пальцев рук, губ и языка занимают непропорционально огромные площади латеральной поверхности, что отражает высокую плотность рецепторов в этих зонах.

2. ОРГАН ОБОНЯНИЯ (ORGANUM OLFACTUS)

Обонятельный анализатор обеспечивает восприятие летучих химических веществ (одорантов), присутствующих в окружающей среде в крайне низких концентрациях (до 10^{-12} моль/л).



Рис. 2. Топография обонятельного эпителия: нейросенсорные рецепторные клетки, обонятельная луковица и обонятельный тракт.

2.1. Анатомия и гистология обонятельной области

Орган обоняния (*organum olfactus*) расположен в верхней части полости носа — **обонятельной области слизистой оболочки носа** (*regio olfactoria tunicae mucosae nasi*), охватывающей верхнюю носовую раковину (*concha nasalis superior*) и прилежащую часть перегородки носа. Площадь обонятельного эпителия у человека составляет около 2,5–5,0 см².

Гистологически обонятельный нейроэпителий является псевдомногослойным столбчатым эпителием и состоит из трех типов клеток:

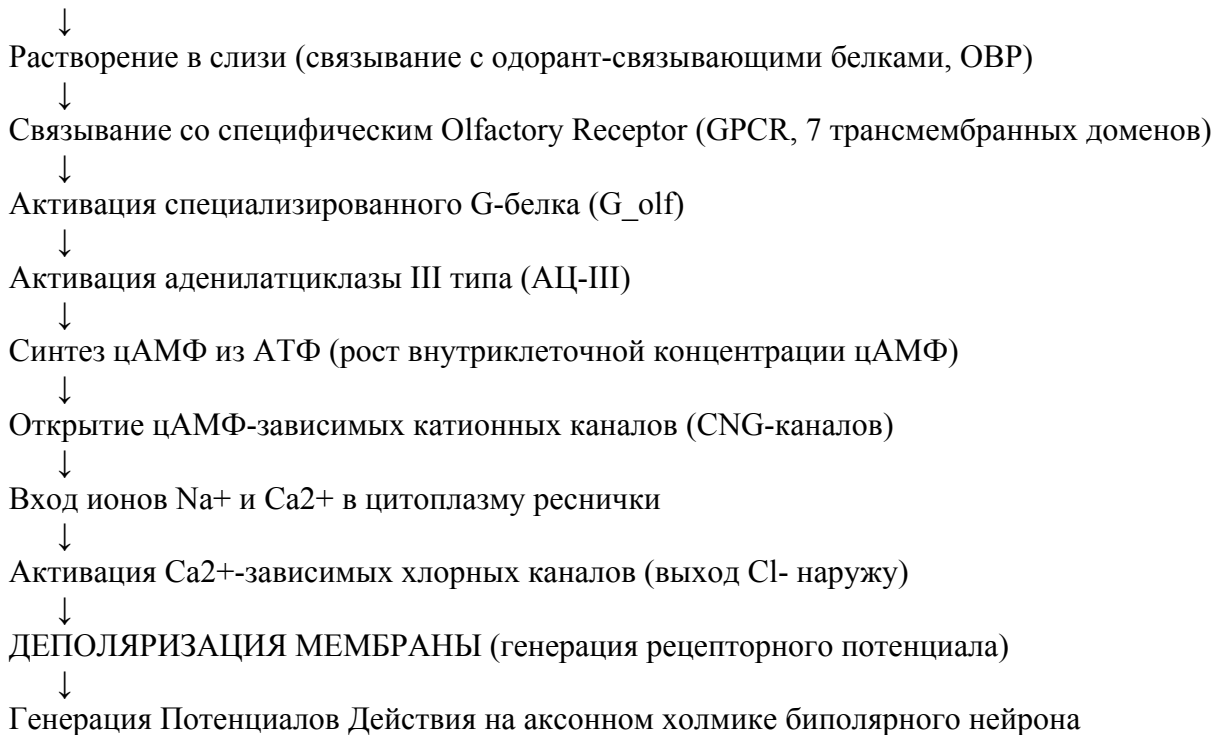
1. **Обонятельные нейросенсорные клетки (рецепторные нейроны):** биполярные нейроны (около 10–20 млн). Имеют короткий периферический отросток (дендрит), заканчивающийся утолщением — **обонятельной булавой** (*clava olfactoria*), от которой отходят 8–12 подвижных **обонятельных ресничек** (*cilia olfactoria*). Реснички погружены в слой слизи и содержат специфические рецепторные белки. Длинный центральный отросток (аксон) объединяется с аксонами соседних клеток, формируя безмиелиновые нервные стволы.
2. **Поддерживающие клетки (эпителиоциты):** высокие столбчатые клетки с микроворсинками, изолирующие рецепторные нейроны, выделяющие секрет и обеспечивающие трофику и ионный гомеостаз.
3. **Базальные клетки:** малодифференцированные стволовые клетки, прилежащие к базальной мембране. За счет их деления обонятельные нейроны непрерывно обновляются каждые 30–60 дней (уникальный случай физиологической нейрорегенерации в нервной системе).

В подлежащей соединительнотканной пластинке слизистой оболочки залегают **обонятельные (боуеновы) железы** (*glandulae olfactoriae*), выделяющие жидкий

белково-слизистый секрет. Секрет растворяет летучие одоранты и смывает их после взаимодействия с рецепторами.

2.2. Молекулярный каскад обонятельной трансдукции

ОДОРАНТ (летучее химическое вещество)



Человеческий геном содержит около 400 функциональных генов обонятельных рецепторов (семейство **GPCR**), открытых Ричардом Акселем и Линдой Бак (Нобелевская премия 2004 года). Каждый обонятельный нейрон экспрессирует **только один тип рецепторного белка** (принцип «один нейрон — один рецептор»).

2.3. Проводящий путь обонятельного анализатора

Обонятельный путь — единственный сенсорный путь, который **не делает обязательного переключения в таламусе** по пути в кору:

1. **1-й нейрон:** биполярные обонятельные нейросенсорные клетки. Их аксоны собираются в 15–20 **обонятельных нитей** (*filia olfactoria*), образующих I пару черепных нервов — **обонятельный нерв** (*nervus olfactorius*). Нити проходят через отверстия решетчатой пластинки клиновидной кости (*lamina cribrosa ossis ethmoidalis*) в полость черепа.
2. **2-й нейрон:** митральные и пучковые клетки **обонятельной луковицы** (*bulbus olfactorius*). Аксоны 1-х нейронов образуют синаптические клубочки (*glomeruli olfactorii*) с дендритами митральных клеток. В каждом клубочке сходятся аксоны нейронов, экспрессирующих один и тот же тип обонятельного рецептора.
3. **3-й нейрон:** аксоны митральных клеток формируют **обонятельный тракт** (*tractus olfactorius*), который разделяется на медиальную и латеральную обонятельные полосы:
 - *Латеральная полоска* направляется к первичной обонятельной коре — **пириформной коре** (*cortex piriformis*), амигдале (миндалевидному телу) и энторинальной коре.

- Через энторинальную кору сигнал поступает в гиппокамп и гипоталамус (обеспечивая эмоциональную и вегетативную окраску обонятельных ощущений, а также пищевое поведение).
- Высший корковый центр идентификации запахов находится в **орбитофронтальной коре** (*cortex orbitofrontalis*), куда сигналы поступают опосредованно через медиальное ядро таламуса.

3. ОРГАН ВКУСА (ORGANUM GUSTUS)

Орган вкуса (*organum gustus*) — контактный хеморецепторный аппарат, анализирующий химический состав и качество веществ, поступающих в ротовую полость.

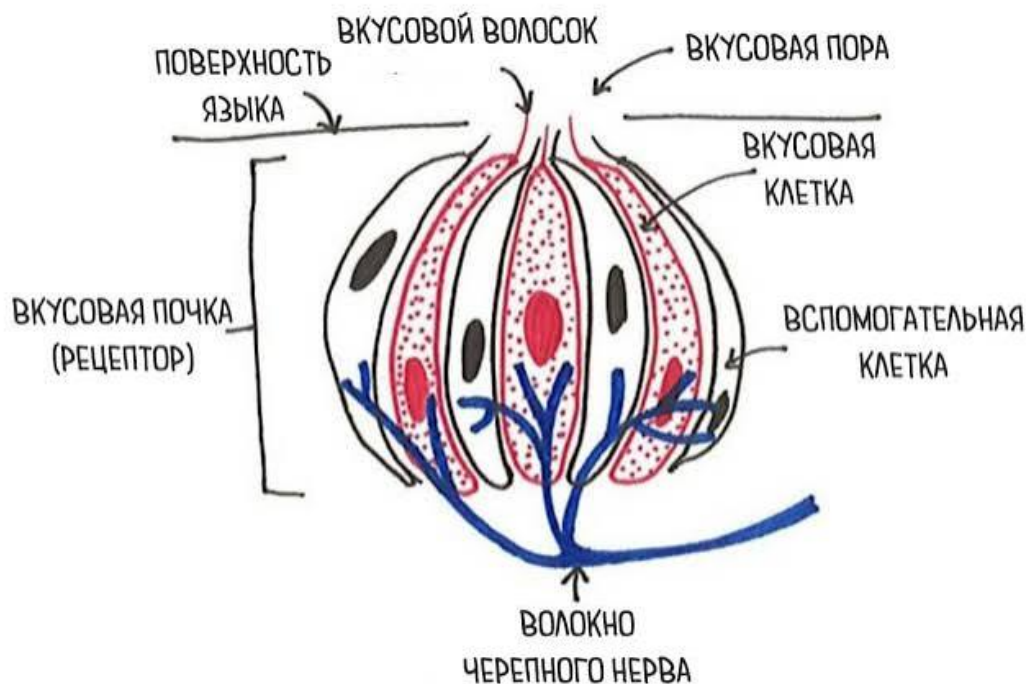


Рис. 3. Микроанатомия вкусовой луковицы: вкусовые поры, рецепторные и поддерживающие клетки, синаптический контакт.

3.1. Анатомия вкусового аппарата язычных сосочков

Основным анатомическим субстратом органа вкуса служат **вкусовые луковицы (почки)** (*gemmae gustatoriae*), локализованные преимущественно в эпителии сосочков языка (*papillae linguales*), а также в мягком нёбе, задней стенке глотки и надгортаннике.

На языке выделяют 4 типа сосочков:

1. **Желобоватые сосочки (*papillae vallatae*):** 7–12 крупных сосочков, расположенных на границе тела и корня языка в виде V-образной пограничной борозды (*sulcus terminalis*). Содержат до 50% всех вкусовых луковиц (до 100–150 почек на один сосочек).
2. **Листовидные сосочки (*papillae foliatae*):** расположены на боковых поверхностях края языка в виде параллельных складок. Богато снабжены вкусовыми луковицами.
3. **Грибовидные сосочки (*papillae fungiformes*):** рассеяны по всей спинке и вершукше языка. Содержат по 1–5 вкусовых почек на вершине сосочка.

4. **Нитевидные сосочки (*papillae filiformes*):** самые многочисленные, мелкие сосочки, покрывающие всю спинку языка. **Не содержат вкусовых лукович;** выполняют механическую и тактильную функции.

3.2. Морфология вкусовой луковичы (*Gemma gustatoria*)

Вкусовая луковича представляет собой эллипсоидное образование размером 70×40 мкм, состоящее из 50–150 клеток четырех типов:

- **Тип I (поддерживающие/глиалоподобные клетки):** составляют до 50% клеток; изолируют другие клетки, разрушают нейромедиаторы (АТФ).
- **Тип II (рецепторные клетки сладкого, горького и умами):** содержат G-белок-сопряженные рецепторы (GPCR). Вступают в атипичные несинаптические контакты, выделяя АТФ через паннексиновые каналы.
- **Тип III (пресинаптические/сенсорные клетки кислого вкуса):** формируют классические химические синапсы с афферентными нервными волокнами, выделяя серотонин и ГАМК.
- **Тип IV (базальные стволовые клетки):** расположенные на базальной мембране клетки, обеспечивающие обновление вкусовой почки каждые 10–14 дней.

На вершине вкусовой луковичы находится **вкусовая пора (*porus gustatorius*)**, куда выходят **вкусовые микроворсинки** рецепторных клеток.

3.3. Физиологические механизмы вкусовой трансдукции

Выделяют 5 детерминированных модальностей вкуса:

1. СОЛЕННЫЙ ВКУС (Na^+):

Ионы Na^+ из пищи прямо входят через апикальные амилорид-чувствительные натриевые каналы (ENaC)

→ Деполяризация мембраны → Вход Ca^{2+} → Выброс медиатора.

2. КИСЛЫЙ ВКУС (H^+):

Протоны H^+ проходят через Proton Channel (OTOP1) и блокируют K^+ -каналы

→ Внутриклеточное закисление → Деполяризация → Вход Ca^{2+} через каналы Voltage-gated → Выброс серотонина.

3. СЛАДКИЙ ВКУС (Сахара, сукралоза):

Связывание с гетеродимерным GPCR-рецептором T1R2 + T1R3.

4. УМАМИ (Вкус белка / L-глутамат):

Связывание с гетеродимерным GPCR-рецептором T1R1 + T1R3.

5. ГОРЬКИЙ ВКУС (Алколоиды, токсины):

Связывание с мономерными GPCR-рецепторами семейства T2R (~25 разновидностей).

МЕХАНИЗМ ТРАНСДУКЦИИ ДЛЯ СЛАДКОГО, УМАМИ И ГОРЬКОГО (Тип II клеток):

Активация GPCR → Активация G-белка густуцина (G_{gust}) → Активация фосфолипазы C-бета-2 (PLC β_2)

→ Образование ИФЗ (IP_3) → Выход Ca^{2+} из эндоплазматического ретикулума

→ Открытие катионного канала TRPM5 → Вход Na^+ и сильная деполяризация

→ Открытие напряжение-управляемых каналов PAXX1 → Выход АТФ в межклеточное пространство.

3.4. Проводящий путь вкусового анализатора

Иннервация вкусовых луковиц осуществляется тремя черепными нервами:

1. **Передние 2/3 языка:** вкусовая чувствительность проводится по волокнам **барабанной струны** (*chorda tympani*) — ветви **промежуточного нерва** (*n. intermedius*, парная часть **VII пары ЧН** — **лицевого нерва**). Тела 1-х нейронов лежат в **коленчатом ганглии** (*ganglion geniculatum*).
2. **Задняя 1/3 языка (включая желобоватые сосочки):** иннервируются **язычными ветвями IX пары ЧН** — **языкоглоточного нерва** (*n. glossopharyngeus*). Тела 1-х нейронов — в **нижнем ганглии** (*ganglion inferius n. IX*).
3. **Надгортанник и глотка:** иннервируются ветвями **X пары ЧН** — **блуждающего нерва** (*n. vagus*). Тела 1-х нейронов — в **нижнем ганглии** (*ganglion inferius n. X*).

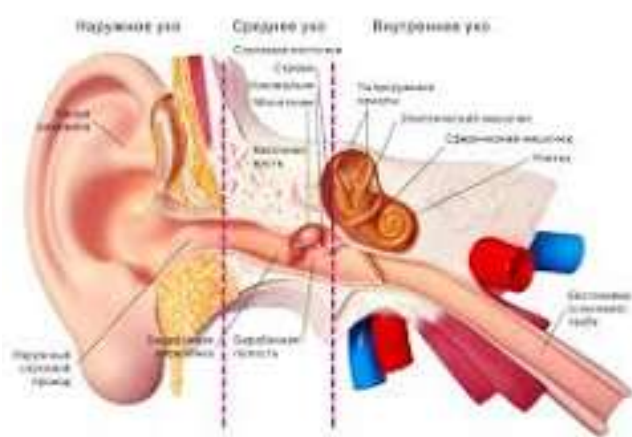
Дальнейший ход пути:

- **2-й нейрон:** Аксоны первых нейронов вступают в продолговатый мозг и оканчиваются в **ядре одиночного пути** (*nucleus tractus solitarii*).
- **3-й нейрон:** Аксоны ядра одиночного пути поднимаются без перекреста в составе медиальной петли в **вентральное медиальное ядро таламуса** (*nucleus ventralis posteromedialis thalami*).
- **Корковый центр:** Из таламуса аксоны проецируются в **первичную вкусовую кору**, расположенную в **островковой доле** (*insula*) и внутренней поверхности оперкула лобной доли.

4. ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ (ORGANUM VESTIBULOCOCHLEARE)

Преддверно-улитковый орган (*organum vestibulocochleare*) — сложный периферический конгломерат, объединенный анатомически в системе пирамиды височной кости, обеспечивающий восприятие звуковых колебаний воздуха (слух) и изменений положения тела в пространстве (гравитация и ускорение).

Рис. 4. Анатомическое членение органа слуха и равновесия: барабанная перепонка, слуховые косточки, улитка и полукружные каналы.



4.1. Наружное и среднее ухо (Auris externa et media)

4.1.1. Наружное ухо (Auris externa)

Включает **ушную раковину** (*auricula*), улавливающую звуковые волны и участвующую в локализации источника звука в вертикальной плоскости, и **наружный слуховой проход**

(*meatus acusticus externus*) длиной около 25–30 мм. Наружная 1/3 прохода — хрящевая, внутренняя 2/3 — костная. В коже прохода залегают сальные и сальные видоизмененные **церуминозные (серные) железы** (*glandulae ceruminosae*), выделяющие ушную серу.

Границей между наружным и средним ухом служит **барабанная перепонка** (*membrana tympani*) — полупрозрачная овальная пластинка толщиной 0,1 мм. Состоит из трех слоев: наружного эпидермального, среднего соединительнотканного (волокнутого) и внутреннего слизистого. Волокна ориентированы радиально и циркулярно. В центре перепонки имеется вдавление — пупок (*umbo membranae tympani*).

4.1.2. Среднее ухо (*Auris media*)

Представлено **барабанной полостью** (*cavitas tympani*) объемом около 1 см³, выстланной слизистой оболочкой. В полость открывается **слуховая (евстахиева) труба** (*tuba auditiva*), соединяющая среднее ухо с носоглоткой. Труба выравнивает давление воздуха в барабанной полости с атмосферным давлением, обеспечивая нормальную подвижность барабанной перепонки.

В барабанной полости расположен цепь из трех **слуховых косточек** (*ossicula auditus*):

1. **Молоточек (*malleus*)**: рукоятка молоточка сращена с барабанной перепонкой, а головка сочленяется с наковальней.
2. **Наковальня (*incus*)**: тело сочленяется с молоточком, а длинная ножка — с головкой стремени.
3. **Стремя (*stapes*)**: основание стремени (*basis stapedis*) вставлено в **окно преддверия (овальное окно)** (*fenestra vestibuli*), укрепленное кольцевой связкой.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ СЛУХОВЫХ КОСТОЧЕК (Рычажный механизм):

Звуковая волна в воздухе имеет низкое акустическое сопротивление (импеданс).

Жидкость внутреннего уха (перилимфа) имеет высокое акустическое сопротивление.

Без трансформации 99.9% звуковой энергии отразилось бы от окна преддверия.

РЫЧАЖНАЯ СИСТЕМА УСИЛИВАЕТ ДАВЛЕНИЕ В 22 РАЗА:

1. Соотношение площадей барабанной перепонки (55 мм²) и основания стремени (3.2 мм²) = 17:1.

2. Соотношение плеч рычага молоточка и наковальни = 1.3:1.

Итоговое усиление давления: $17 \times 1.3 \approx 22$ раза (повышение на 27-30 дБ).

ЗАЩИТНЫЕ МЫШЦЫ СРЕДНЕГО УХА (Акустический рефлекс):

- Мышца, напрягающая барабанную перепонку (*m. tensor tympani*, иннервация V3 пары ЧН): тянет молоточек кнутри.

- Стременная мышца (*m. stapedius*, иннервация VII пары ЧН): отклоняет стремя от овального окна.

При громких звуках (>80 дБ) мышцы сокращаются, снижая передачу звука и защищая Кортиев орган от acoustic trauma.

4.2. Внутреннее ухо (*Auris interna*)

Внутреннее ухо располагается в толще пирамиды височной кости и состоит из **костного лабиринта** (*labyrinthus osseus*), внутри которого находится вложенный **перепончатый лабиринт** (*labyrinthus membranaceus*).

Костный лабиринт делится на три отдела:

1. **Преддверие (*vestibulum*)**: центральная полость, содержащая перепончатые эллиптический и сферический мешочки.

2. **Полукружные каналы (*canales semicirculares*):** три костных канала (передний, задний, латеральный), расположенных в трех взаимно перпендикулярных плоскостях.
3. **Улитка (*cochlea*):** спиральный костный канал, делающий 2,5 оборота вокруг костного веретена — стержня (*modiolus*).

Пространство между костным и перепончатым лабиринтами заполнено **перилимфой** (по составу близка к спинномозговой жидкости: высокое содержание Na^+ , низкое K^+). Внутри перепончатого лабиринта циркулирует **эндолимфа**, секретируемая сосудистой полоской (*stria vascularis*).

Уникальность эндолимфы: содержит высокую концентрацию ионов калия ($K^+ \approx 140\text{--}150$ ммоль/л) и низкую натрия ($Na^+ \approx 2$ ммоль/л). Эндокохлеарный потенциал составляет + 80 мВ относительно перилимфы, что создает колоссальный электрический градиент (≈ 150 мВ) для входа K^+ в волосковые клетки.

4.3. Орган слуха — Улитка и Кортиев орган

4.3.1. Анатомическая топография улитки

Костный канал улитки разделен двумя мембранами на три параллельные лестницы (хода):

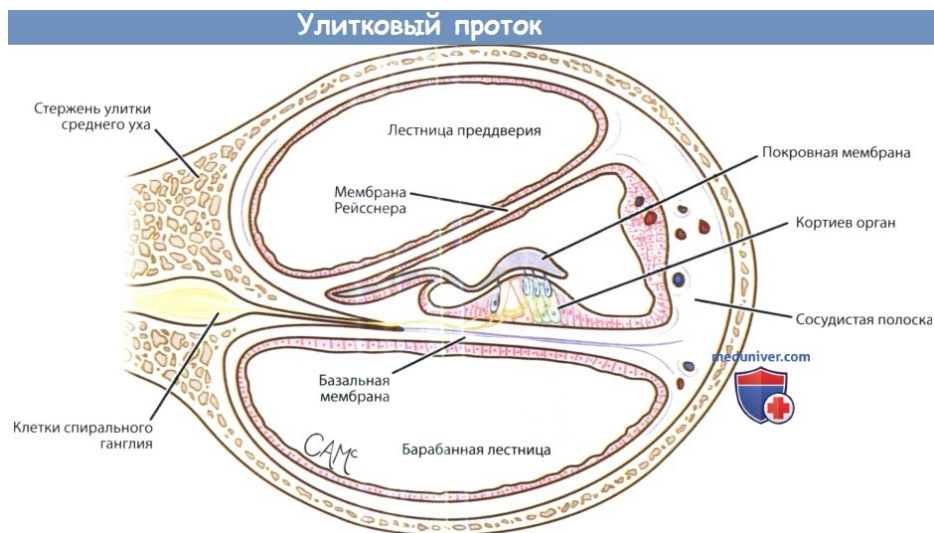


Рис. 5. Строение улиткового протока: лестница преддверия, барабанная лестница, базальная мембрана и Кортиев орган.

1. **Лестница преддверия (*scala vestibuli*):** верхний ход, заполнен перилимфой. Начинается от окна преддверия и идет до вершины улитки (геликотремы).
2. **Барабанная лестница (*scala tympani*):** нижний ход, заполнен перилимфой. Идет от геликотремы (*helicotrema*) у вершины улитки до **окна улитки (круглящего окна) (*fenestra cochleae*)**, закрытого вторичной барабанной перепонкой. В области геликотремы лестница преддверия и барабанная лестница свободно сообщаются.
3. **Улитковый проток (*ductus cochlearis*):** средний замкнутый перепончатый ход, заполненный эндолимфой. Ограничен:
 - Сверху — тонкой **вестибулярной мембраной Рейсснера (*membrana vestibularis*)**.
 - Снаружи — **сосудистой полоской (*stria vascularis*)**, продуцирующей эндолимфу.
 - Снизу — **базальной (основной) мембраной (*membrana basilaris*)**, на которой расположен спиральный орган.

4.3.2. Цитоархитектоника Спирального органа (Кортиева органа, *Organum spirale*)

Спиральный орган расположен на базилярной мембране по всей длине улиткового протока. Состоит из рецепторных волосковых клеток и поддерживающих эпителиоцитов (клетки-столбы, клетки Дейтерса, Клаудиуса, Гензена).

Волосковые сенсорные клетки делятся на две группы:

- **Внутренние волосковые клетки (*epitheliocytus sensorius pilosus internus*):** кувшинообразные клетки, расположенные в 1 ряд (всего около 3 500). Содержат по 50–100 стереоцилий. **Обеспечивают 90–95% всей слуховой афферентации**, передаваемой в головной мозг.
- **Наружные волосковые клетки (*epitheliocytus sensorius pilosus externus*):** цилиндрические клетки, расположенные в 3–5 рядов (всего около 12 000). Их стереоцилии внедрены в расположенную сверху желеобразную **покровную мембрану (*membrana tectoria*)**. Содержат моторный белок **престин**, способный меняться в длине при изменении потенциала. Выполняют роль **«кохлеарного усилителя»** (увеличивают чувствительность и частотную избирательность базилярной мембраны).

4.3.3. Физиология слухового восприятия: Теория бегущей волны Георга фон Бекеша

Колебания основания стремени в овальном окне создают волны давления в перилимфе *scala vestibuli*, которые деформируют вестибулярную мембрану и передаются на эндолимфу улиткового протока и базилярную мембрану.

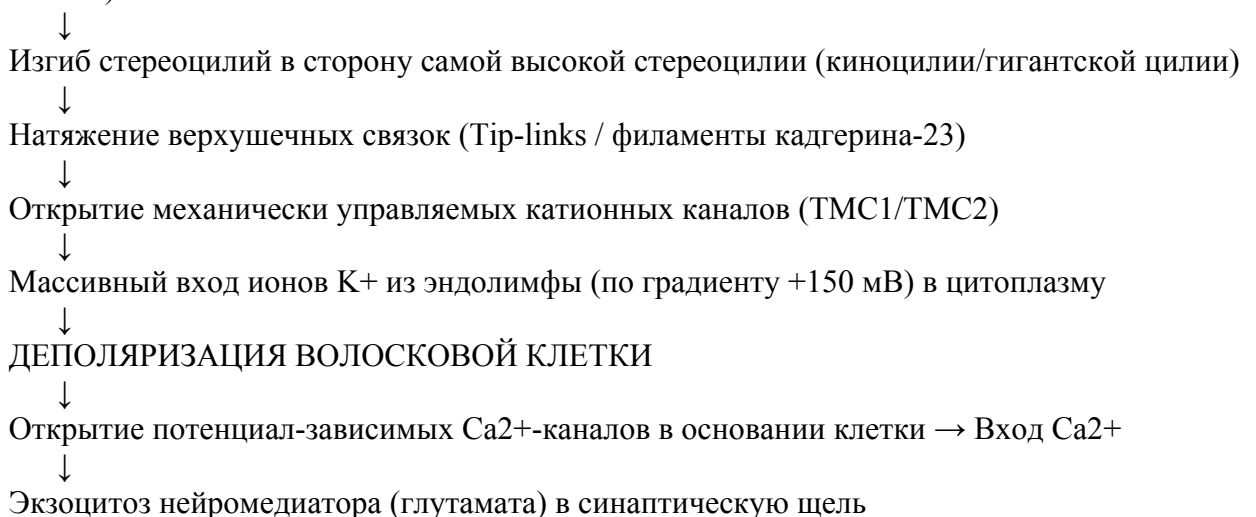
Базилярная мембрана имеет неадекватную механическую жесткость по своей длине:

- У **основания улитки** (у овального окна) мембрана узкая ($\approx 0,1$ мм) и жесткая.
- У **вершины улитки** (у геликотремы) мембрана широкая ($\approx 0,5$ мм) и гибкая.

Согласно Нобелевской теории **Георга фон Бекеша**, звуки **высокой частоты** (до 20 000 Гц) вызывают бегущую волну с максимумом амплитуды колебаний у **основания улитки**. Звуки **низкой частоты** (20–100 Гц) распространяются до самого конца и вызывают максимальное смещение базилярной мембраны у **вершины улитки (геликотремы)**. Это лежит в основе **топотопической организации** слухового анализатора (теория пространственного кодирования частоты).

МЕХАНОЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ ТРАНСДУКЦИЯ ВОЛОСКОВЫХ КЛЕТОК:

Колебания базилярной мембраны → Сдвиг относительно покровной мембраны (*membrana tectoria*)



↓
Генерация ПД в волокнах улиткового нерва (n. cochlearis).

При изгибе стереоцилий в противоположную сторону tip-links расслабляются, каналы закрываются → ГИПЕРПОЛЯРИЗАЦИЯ клетки.

4.3.4. Проводящий путь слухового анализатора

1. **1-й нейрон:** биполярные клетки **спирального ганглия улитки** (*ganglion spirale cochleae*), лежащего в стержне улитки (*modiolus*). Их периферические отростки идут к волосковым клеткам, а центральные аксоны образуют улитковый нерв (*radix cochlearis*), вступающий в составе VIII пары ЧН в мост.
2. **2-й нейрон:** переднее и заднее **улитковые ядра** (*nucleus cochlearis ventralis et dorsalis*) моста. Аксоны вторых нейронов формируют **трапецевидное тело** (*corpus trapezoideum*), совершают частичный перекрест и образуют **латеральную петлю** (*lemniscus lateralis*).
3. **3-й нейрон:** ядра **верхней оливы** (*nucleus olivaris superior*) и ядра латеральной петли.
4. **4-й нейрон:** подкорковые слуховые центры:
 - **Нижние холмики четверохолмия** (*colliculi inferiores*): средний мозг (обеспечивают двигательные слуховые старт-рефлексы).
 - **Медиальное коленчатое тело (МКТ, *corpus geniculatum mediale*)**: таламус.
5. **Корковый центр слухового анализатора:** аксоны МКТ через заднюю ножку внутренней капсулы проецируются в первичную слуховую кору — **поперечные извилины Гешля** (*gyri temporales transversi*), расположенные в верхней височной извилине (поля 41 и 42 по Бродману). В коры выдерживается строгая тонотопическая карта.

4.4. Орган равновесия — Вестибулярный аппарат (Organum status / Apparatus vestibularis)

Вестибулярный аппарат воспринимает положение тела в пространстве, действие гравитации, а также линейные и угловые ускорения.



Рис. 6. Рецепторные структуры вестибулярного лабиринта: отолитовая мембрана мешочков и купула ампул полукружных каналов.

Вестибулярный перепончатый лабиринт состоит из двух отделов:

1. **Отолитовый аппарат (Статический орган):** представлен **эллиптическим мешочком (маточкой) (*utricle*)** и **сферическим мешочком (*sacculus*)**, расположенными в преддверии.
2. **Динамический орган:** представлен тремя **полукружными протоками (*ductus semicirculares*)**, расширяющимися на конце в **ампулы (*ampullae membranaceae*)**.

4.4.1. Физиология Отолитового аппарата (*Utriculus et Sacculus*)

Внутри маточки и мешочка имеются утолщенные участки — **пятна (*macula utriculi et macula sacculi*)**.

- Пятно маточки (*macula utriculi*) расположено **горизонтально**.
- Пятно мешочка (*macula sacculi*) расположено **вертикально**.

Рецепторная поверхность пятна покрыта волосковыми сенсорными клетками (содержащими 1 длинную подвижную **киноцилию** и 50–100 неподвижных **стереоцилий**). Сверху клетки покрыты желеобразной **отолитовой мембраной**, содержащей кристаллы карбоната кальция (CaCO_3) — **отолиты (статоконы)**.

Механизм действия: Отолитовая мембрана имеет удельный вес, превышающий удельный вес окружающей эндолимфы. При **линейном ускорении** (например, в лифте, автомобиле) или при **наклонном изменении головы относительно вектора гравитации** более тяжелая отолитовая мембрана смещается под действием сил инерции или тяжести, изгибая стереоцилии волосковых клеток:

- Изгиб стереоцилий **к киноцилии** → деполяризация клетки → увеличение частоты ПД в вестибулярном нерве.
- Изгиб стереоцилий **от киноцилии** → гиперполяризация клетки → снижение частоты ПД.

4.4.2. Физиология Полукружных каналов (Теория Маха — Брейера)

В ампулах трех полукружных протоков находятся рецепторные образования — **ампулярные гребешки (*cristae ampullares*)**. Гребешок представляет собой валик, покрытый волосковыми сенсорными клетками, верхушки которых погружены в высокий прозрачный желатинозный купол — **купулу (*cupula*)**, перекрывающую весь просвет ампулы.

Механизм действия (Восприятие углового ускорения): При **вращательных движениях головы** (угловом ускорении) в одной из трех взаимно перпендикулярных плоскостей костный лабиринт поворачивается вместе с черепом. Эндолимфа внутри перепончатого канала из-за сил инерции в первый момент остается на месте (сдвигается в противоположную сторону), что приводит к гидравлическому отклонению купулы (*cupula*).

Смещение купулы изгибает волоски сенсорных клеток, выгибая их к киноцилии или от нее. Это запускает механизм деполяризации или гиперполяризации (теория гидродинамического сдвига Маха — Брейера).

4.4.3. Проводящий путь вестибулярного анализатора

1. **1-й нейрон:** биполярные клетки **преддверного ганглия Скарпы (*ganglion vestibulare*)**, лежащего на дне внутреннего слухового прохода. Их периферические отростки идут к пятнам маточки/мешочка и гребешкам ампул, а центральные

аксоны формируют преддверный нерв (*radix vestibularis*), входящий в составе VIII пары ЧН в мостомозжечковый угол.

2. **2-й нейрон:** стволые вестибулярные ядра моста и продолговатого мозга:
 - *Верхнее ядро Бехтерева*
 - *Латеральное ядро Дейтерса*
 - *Медиальное ядро Швальбе*
 - *Нижнее ядро Роллера*

Эфферентные связи вестибулярных ядер (Эффлекторные контуры):

- **Вестибулоспинальный тракт (*tractus vestibulospinalis*):** от ядра Дейтерса к альфа- и гамма-мотонейронам передних рогов спинного мозга. Регулирует тонус антигравитационной мускулатуры (экстензоров) для сохранения равновесия.
 - **Вестибулоокуломоторный тракт (через медиальный продольный пучок, *fasciculus longitudinalis medialis*):** к ядрам III, IV и VI пар ЧН. Обеспечивает вестибулоокулярный рефлекс (ВОР) — рефлекторное вращение глазных яблок в сторону, противоположную повороту головы, для стабилизации изображения на сетчатке.
 - **Вестибулоцеребеллярный путь:** к кора червя мозжечка (координация быстрых движений).
 - **Вестибуловегетативные связи:** к ядрам блуждающего (*n. vagus*) и симпатического нервов (обуславливают симптомы укачивания/кинетоза: тошноту, рвоту, брадикардию, холодный пот).
3. **3-й нейрон:** вентролатеральные ядра таламуса.
 4. **Корковый центр:** проецируется в **теменную кору** (постцентральную извилину вблизи проекции головы) и **островковую кору (*insula*)**, обеспечивая осознанную пространственную ориентацию и ощущение собственного тела в гравитационном поле.

5. ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ НАУЧНЫЕ ВЫВОДЫ

1. **Единство принципов трансдукции:** Несмотря на морфологическое разнообразие органов чувств (кожа, нос, язык, ухо), в их основе лежат унифицированные биофизические механизмы трансдукции — изменение конформации рецепторного белка или механозависимое открытие ионных каналов, ведущее к деполяризации и генерации рецепторного потенциала.
2. **Принцип специфичности кодирования:** Селективность восприятия определяется экспрессией специализированных белков (GPCR для одорантов и вкусов) либо пространственной организацией тканевых матриксов (топотопическая градиентная жесткость базилярной мембраны улитки по Бекеши).
3. **Иерархичность и пластичность анализаторов:** Обработка сенсорной информации происходит на всех уровнях — от периферии (предварительная фильтрация и контрастирование в синаптических клубочках луковицы или сетчатке) до высших корковых зон, где синтезируются сложнейшие полимодальные образы.
4. **Прикладное значение для клинической практики:** Знание подробной анатомии проводящих путей и топографии ядер позволяет врачу проводить прецизионную топическую диагностику поражений нервной системы (гипосмия, проводниковые нарушения чувствительности, моно- и бинауральная тугоухость, вестибулярный нистагм и кинетозы).