

ПРИДНЕСТРОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ

УНИВЕРСИТЕТ им. Т.Г.ШЕВЧЕНКО

Естественно-географический факультет

Кафедра физиологии человека и животных

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Часть II

МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ

к лекционному курсу

для студентов естественно-географического факультета,

направление подготовки 020400 Биология,

профиль Физиология

Тирасполь, 2013

УДК 612.821.8 (072)

ББК Е992_р30

Ф - 50

Составители: ст. преп. Коваленко Н.В., проф. Шептицкий В.А.,
преп. Былич Л.Г.

Рецензенты:

Роскошанская Л.А., старший преподаватель кафедры физиологии
человека и животных ЕГФ

Леорда А.И., доцент кафедры физиологии и фармакологии
медицинского факультета ПГУ им. Т.Г.Шевченко

Методическое пособие к лекционному курсу по «Физиологии сенсорных систем» для студентов естественно-географического факультета, направление Биология, профили Физиология /Сост.: Коваленко Н.В., Шептицкий В.А., Былич Л.Г. - Тирасполь: 2013.

Пособие является продолжением 1 части лекционного курса по физиологии сенсорных систем и состоит из 2 глав, посвященных структурно-функциональной организации, основным принципам и закономерностям деятельности слуховой и вестибулярной сенсорных систем и предназначено для студентов естественно-географического факультета, направление Биология, профиль Физиология. Пособие иллюстрировано рисунками, схемами, способствующими лучшему усвоению материала.

Рекомендовано Научно-методическим Советом ПГУ им. Т.Г.Шевченко

Протокол №9 от 15.05.2013г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 1. Слуховой анализатор	5
3.1. Общие понятия	5
3.2. Структурно-функциональная характеристика слухового анализатора.....	10
3.3. Анатомия слухового пути.....	27
3.4. Восприятие высоты, силы звука и локализация источника звука. Теории восприятия звука	29
3.5. Бинауральный слух	39
3.6. Онто- и филогенез слуха	40
3.7. Слух у животных	46
3.8. Эволюция слуховой системы	52
3.9. Правила гигиены органов слуха	56
3.10. Развитие слуховых функций у ребенка	63
3.11. Возрастные нарушения слуха	67
3.12. Патология слухового анализатора	70
Глава 4. Вестибулярная сенсорная система	79
4.1. Общий план организации вестибулярной системы	79
4.2. Иннервация сенсорного эпителия вестибулярного аппарата	83
4.3. Функциональность вестибулярной системы	91
4.4. Понятие об адекватности вестибулярного раздражителя	95
4.5. Влияние утомления вестибулярного анализатора на вестибулярные последовательные образы	97
4.6. Роль вестибулярного анализатора в жизни человека	99
4.7. Филогенез вестибулярной системы	102
4.8. Нарушение вестибулярного аппарата	108
ЛИТЕРАТУРА	114

3. Слуховой анализатор

3.1. Общие понятия

Слуховая система человека - одна из важнейших анализаторных систем. С помощью слуха человек познает все многообразие звуков окружающей среды: источник звука, направление издаваемого звука, процессы и явления окружающей действительности и т.д. Таким образом, возможности слухового анализатора велики, значительны и обширны, а слуховая система человека гибка и чувствительна.

С помощью слухового анализатора человек ориентируется в звуковых сигналах окружающей среды, формирует соответствующие поведенческие реакции, например оборонительные или пищедобывательные. Способность восприятия человеком разговорной и вокальной речи, музыкальных произведений делает слуховой анализатор необходимым компонентом средств общения, познания, приспособления.

Адекватным раздражителем для слухового анализатора являются звуки, т. е. колебательные движения частиц упругих тел, распространяющихся в виде волн в самых различных средах, включая воздушную среду, и воспринимающиеся ухом. Звуковые волновые колебания (звуковые волны) характеризуются частотой и амплитудой. Частота звуковых волн определяет высоту звука. Человек различает звуковые волны с частотой от 20 до 20 000 Гц. Звуки, частота которых ниже 20 Гц – инфразвуки и выше 20 000 Гц (20 кГц) – ультразвуки, человеком не ощущаются. Звуковые волны, имеющие синусоидальные, или гармонические, колебания, называют тоном. Звук, состоящий из не связанных между собой частот, называют шумом (рис.1). Все гласные имеют тоновой характер, а глухие согласные — шумовой.

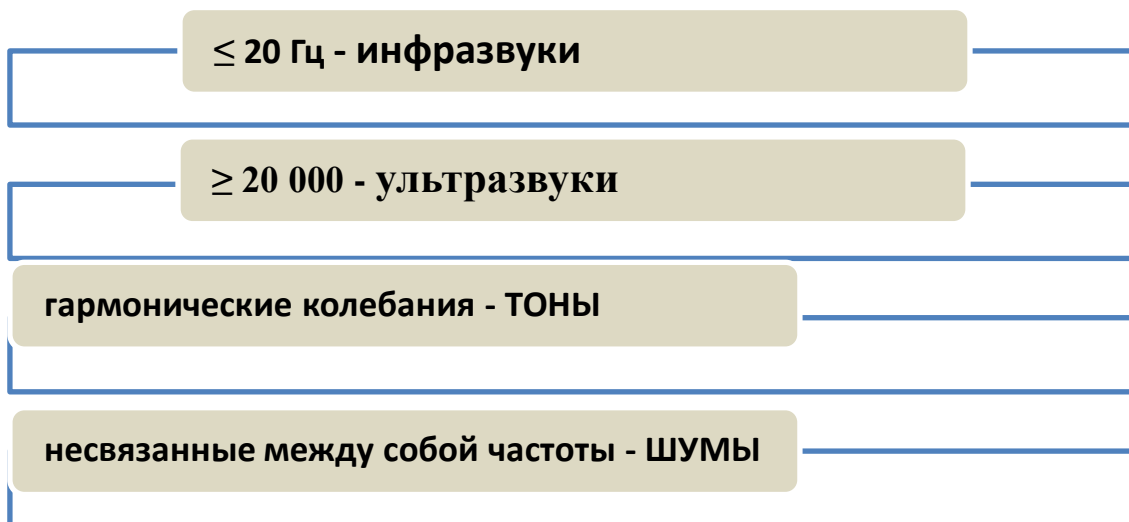


Рис.1. Виды звуковых волн, различаемых человеком

При большой частоте звуковых волн – тон высокий, при малой – низкий. Второй характеристикой звука, которую различает слуховая сенсорная система, является его сила, зависящая от амплитуды звуковых волн (рис.2).

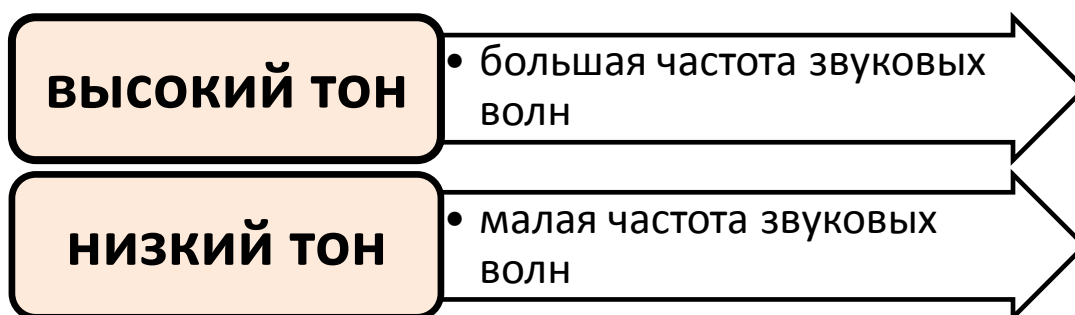
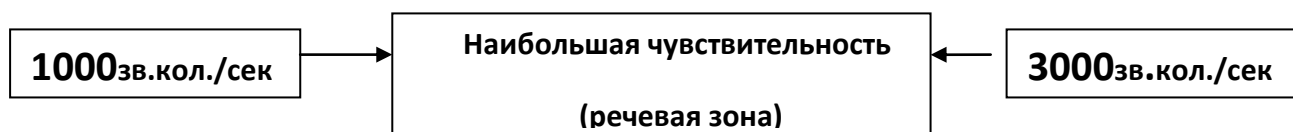


Рис.2. Частота звуковых волн

Сила звука или его интенсивность воспринимаются человеком как громкость. Ощущение громкости нарастает при усилении звука и зависит также от частоты звуковых колебаний, т.е. громкость звучания определяется взаимодействием интенсивности (силы) и высоты (частоты) звука. Единицей измерения громкости звука является бел, в практике обычно используется децибел (дБ), т.е. 0,1 бела. Человек различает звуки также по тембру, или «окраске».



Тембр звукового сигнала зависит от спектра, т.е. от состава дополнительных частот (обертонов), которые сопровождают основной тон (частоту). По тембру можно различить звуки одинаковой высоты и громкости, на чем основано узнавание людей по голосу. Чувствительность слухового анализатора определяется минимальной силой звука, достаточной для возникновения слухового ощущения. В области звуковых колебаний от 1000 до 3000 в секунду, что соответствует человеческой речи, ухо обладает наибольшей чувствительностью. Эта совокупность частот получила название речевой зоны. В данной области воспринимаются звуки, имеющие давление меньше чем 0,001 бара (1 бар составляет приблизительно одну миллионную часть нормального атмосферного давления). Исходя из этого, в передающих устройствах, чтобы обеспечить адекватное понимание речи, речевая информация должна передаваться в речевом диапазоне частот.



Слуховой орган человека отличается очень высокой чувствительностью. При нормальном слухе мы способны различать звуки, вызывающие ничтожно малые (не превышающие диаметра молекулы водорода) колебания барабанной перепонки. Чувствительность слухового анализатора к звукам различной высоты неодинакова. Человеческое ухо наиболее чувствительно к звукам с частотой колебаний от 1000 до 3000, по мере же понижения и повышения частоты колебаний чувствительность падает. Особенно резкое падение чувствительности отмечается в области самых низких и самых высоких звуков. С возрастом слуховая чувствительность изменяется. Наибольшая острота слуха наблюдается в возрасте 15-20 лет, а затем она постепенно падает. Зона наибольшей чувствительности до 40-летнего возраста находится в области 3000 Гц, от 40 до 60 лет - в области 2000 Гц, а старше 60 лет - в области 1000 Гц Минимальная сила звука, способная

вызвать ощущение едва слышимого звука, называется порогом слухового ощущения. Чем меньше величина звуковой энергии, необходимая для получения ощущения едва слышимого звука, т. е. чем ниже порог слухового ощущения, тем выше чувствительность уха к данному звуку. В области средних частот (от 1000 до 3000 Гц) пороги слухового восприятия оказываются наиболее низкими, а в области низких и высоких частот пороги повышаются. При нормальном слухе величина порога слухового ощущения равна 0 дБ. Нуль децибел означает не отсутствие звука (не «нуль звука»), а нулевой уровень, т. е. уровень отсчета при измерении интенсивности воспринимаемых звуков, и соответствует пороговой интенсивности при нормальном слухе.

Нулевым уровнем силы звука принято считать величину давления, соответствующего порогу слухового ощущения при нормальном слухе для тона в 1000 Гц.

Минимальная сила звука, способная вызвать ощущение едва слышимого звука, называется порогом слухового ощущения. Чем меньше величина звуковой энергии, необходимая для получения ощущения едва слышимого звука, т. е. чем ниже порог слухового ощущения, тем выше чувствительность уха к данному звуку. В области средних частот (от 1000 до 3000 Гц) пороги слухового восприятия оказываются наиболее низкими, а в области низких и высоких частот пороги повышаются.

При увеличении силы звука ощущение громкости звука усиливается, но при достижении силы звука определенной величины нарастание громкости прекращается и появляется ощущение давления или даже боли в ухе. Сила звука, при которой появляется ощущение давления или боли, называется порогом неприятного ощущения или порогом дискомфорта.

Расстояние между порогом слухового ощущения и порогом дискомфорта оказывается наибольшим в области средних частот (1000—3000 Гц) и достигает здесь 130 дБ. Область слухового восприятия у нормально слышащего человека ограничена по частоте и по силе звука. По частоте эта

область охватывает диапазон от 16 до 20000 Гц (частотный диапазон слуха), а по силе — 130 дБ (динамический диапазон слуха).

Принято считать, что область речи, т. е. частотный и динамический диапазон, необходимый для восприятия звуков речи, занимает лишь небольшую часть всей области слухового восприятия, а именно по частоте от 500 до 3000 Гц и по силе от 50 до 90 дБ над порогом слышимости. Такое ограничение области речи по частоте и интенсивности может быть принято лишь весьма условно, так как оно оказывается действительным только в отношении наиболее важной для понимания речи области воспринимаемых звуков, но далеко не охватывает всех звуков, входящих в состав речи.

Целый ряд звуков речи, как например согласные [с], [з], [ц], содержит форманты, лежащие значительно выше 3000 Гц, а именно до 8600 Гц. Что касается динамического диапазона, то нужно учитывать, что уровень интенсивности тихого шепота равен 10—15 дБ и что даже в громкой речи имеются такие составные элементы, интенсивность которых не превышает уровня обычной шепотной речи, т. е. 25 дБ; к числу таких элементов относятся, например, некоторые глухие согласные. Следовательно, для полноценного различения на слух всех звуков речи необходима сохранность всей или почти всей области слухового восприятия, как в отношении частоты, так и в отношении интенсивности звука.

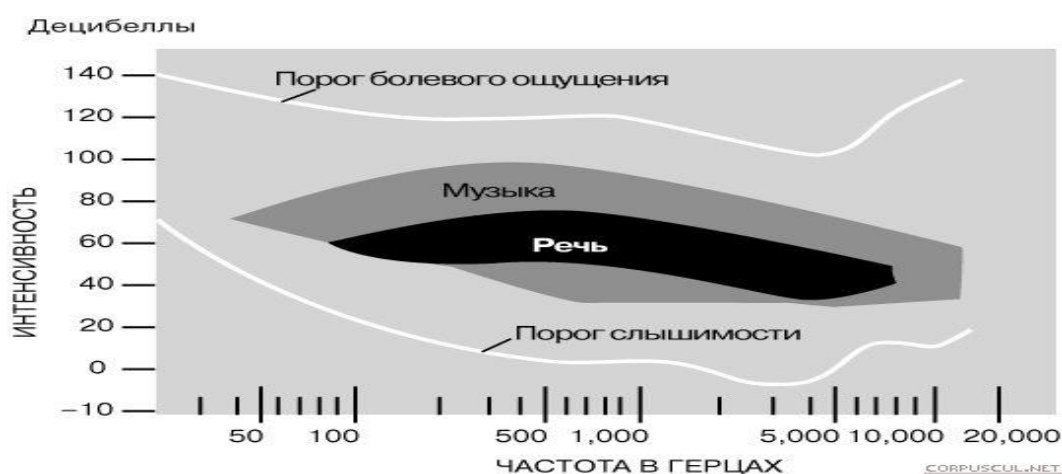


Рис. 3. Область слухового восприятия

На рисунке 3 представлена область звуков, воспринимаемых нормальным ухом человека. Верхняя кривая изображает порог слышимости звуков различной частоты, нижняя кривая — порог неприятного ощущения. Между этими кривыми располагается область слухового восприятия, т. е. весь диапазон слышимых человеком звуков. Заштрихованные части диаграммы обозначают область наиболее часто встречающихся звуков музыки и речи. На рисунке 4 представлена сравнительная характеристика громкости и высоты окружающих нас звуков.



Рис.4 Сравнение громкости и высоты окружающих нас звуков

3.2. Структурно-функциональная характеристика слухового анализатора

Рецепторный (периферический) слухового анализатора, превращает энергию звуковых волн в энергию возбуждения. Представлен рецепторными волосковыми клетками *кортиева органа* (*орган Корти*) – в улитке (рис.5). Фонорецепторы – слуховые рецепторы.

Орган слуха

- 1) Наружное ухо – улавливание звуков + *защитная функция*.
- 2) Среднее ухо – звукопроводящий отдел, представлено барабанной полостью, где расположены 3 слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремечко.
- 3) Внутреннее ухо – представлено *улиткой*.

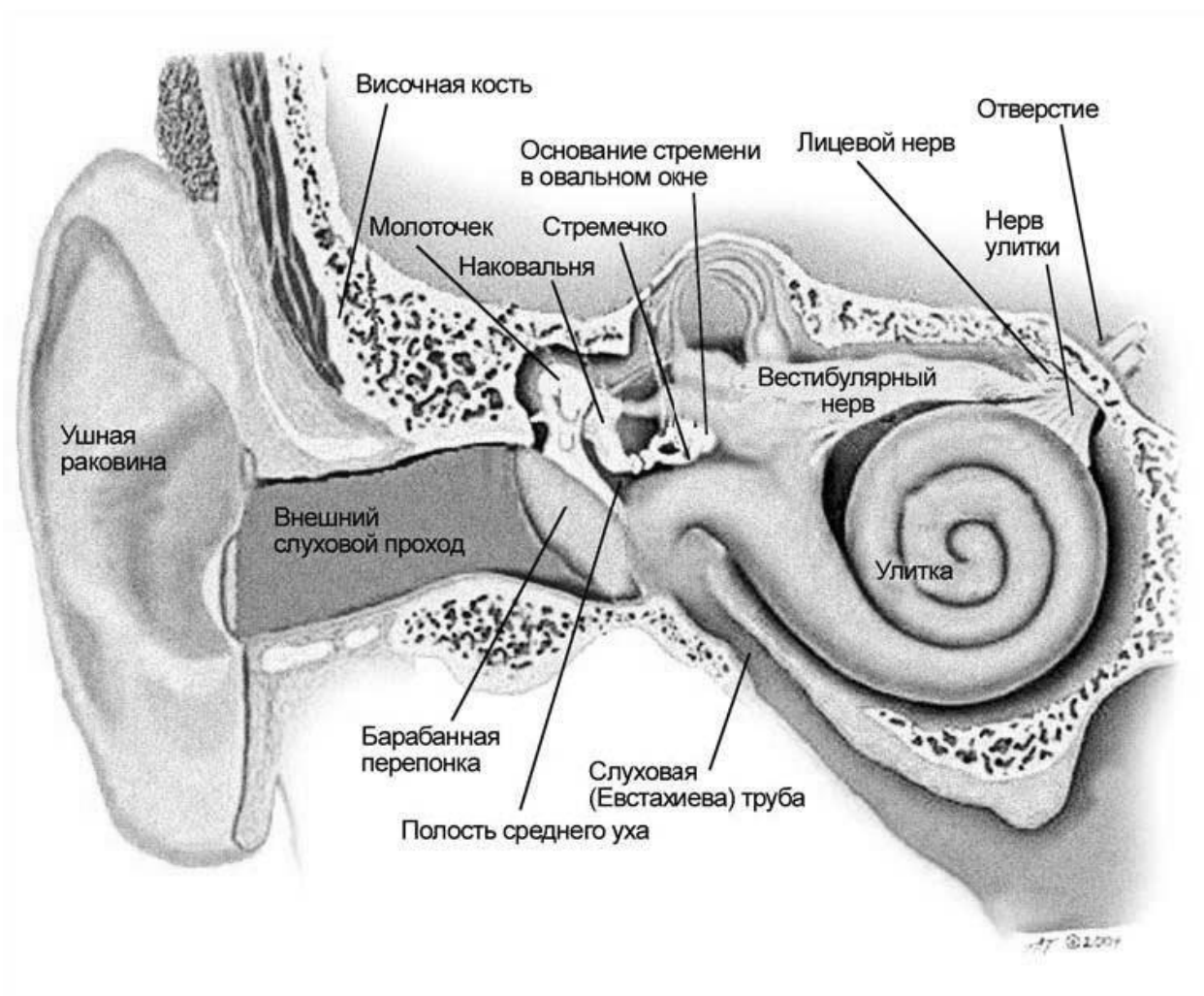


Рис.5. Структурная организация периферического отдела слухового анализатора

К наружному уху относится ушная раковина и наружный слуховой проход. Ушная раковина имеет некоторое значение для ориентировки в направлении звука. Наружный слуховой проход является слегка изогнутым каналом длиной около 25 мм. Внутренний конец его плотно закрыт барабанной перепонкой, которая отделяет наружное ухо от среднего. Помимо проведения звуковых волн к среднему уху, слуховой проход

предохраняет барабанную перепонку от внешних повреждающих воздействий.

Наружное ухо (рис.6) является хрящевой структурой, за исключением мочки уха, которая не содержит хряща. Этот гибкий эластический хрящ покрыт кожей, плотно прикрепленной спереди и более рыхло – сзади. Хрящевая пластинка имеет определенную форму и может быть описана как сочетание гребней и пустот, не полностью окружающее костный наружный слуховой проход.

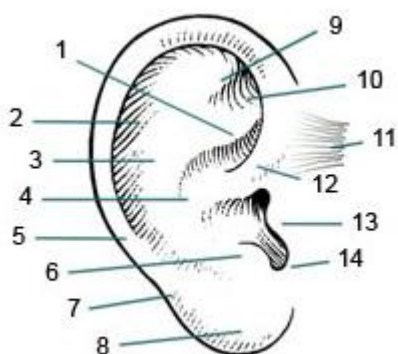


Рис. 6. Ушная раковина: 1- нижняя ножка противозавитка; 2 - ладьевидная ямка; 3 - противозавиток; 4 - ушная раковина; 5 - завиток; 6 - противокозелок; 7 - хвост завитка; 8 - мочка уха; 9 - верхняя ножка противозавитка; 10 - треугольная ямка; 11 - передняя связка; 12- ножка завитка; 13 - козелок; 14 - межкозелковая вырезка

Учитывая структурные особенности головы, рельеф ушей устроен так, чтобы звуковые волны проникали в ушной канал.

Основной частью среднего уха является барабанная полость — небольшое пространство объемом около 1см³, находящееся в височной кости. Здесь находятся три слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремечко — они передают звуковые колебания из наружного уха во внутреннее, одновременно усиливая их.

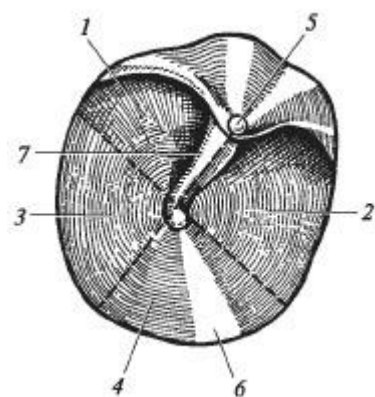


Рис. 7. Барабанная перепонка: 1,2,3,4- квадранты-соответственно задневерхний, передневерхний, задненижний, передненижний; 5- короткий отросток молоточка, 6- световой конус, 7-рукоятка молоточка

Барабанная перепонка представляет собой плотную фиброзную мембрану толщиной 0,1 мм, имеет коническую форму с эллиптическими контурами и площадью около 85 мм² (из которых лишь 55 мм² подвержены воздействию звуковой волны). С возрастом форма и размеры барабанной перепонки почти не меняются. С наружной стороны она покрыта эпидермисом, с внутренней — слизистой оболочкой.

Большая часть барабанной перепонки состоит из радиальных и циркулярных коллагеновых волокон, обеспечивающих ее натяжение. Центральная ее область напоминает конус с углублением в середине. Барабанная перепонка разделена на две части — натянутую и расслабленную. Первая больше по площади, расположена в центре и внизу. Расслабленная часть, незначительная по размерам, находится вверху. Благодаря конусовидной форме и неодинаковому натяжению в различных участках барабанная перепонка обладает незначительным собственным резонансом и передает звуковые волны разной частоты с почти одинаковой силой, без искажения.

Слуховые косточки (рис.8) — как самые маленькие фрагменты скелета человека, представляют цепочку, передающую колебания. Рукоятка

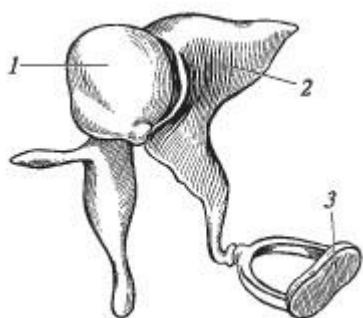


Рис. 8. Слуховые косточки:
1-молоточек, 2-наковальня,
3-стремя

молоточка тесно срослась с барабанной перепонкой, головка молоточка соединена с наковальней, а та, в свою очередь, своим длинным отростком — со стремечком. Основание стремечка закрывает окно преддверия, соединяясь таким образом с внутренним ухом.

Полость среднего уха связана с носоглоткой посредством евстахиевой трубы, через которую выравнивается среднее давление воздуха внутри и снаружи от барабанной перепонки.

В молоточке (его длина 9 мм) различаются головка, шейка, рукоятка, короткий отросток. Наковальня (масса 25-27 мг) состоит из тела и двух

отростков: короткого и длинного. В стремени выделяются головка, шейка, подножная пластина. Последняя закреплена связкой и вставлена в овальное окно ушного лабиринта (внутреннее ухо). Головка молоточка соединена с телом наковальни посредством сустава с мениском, а длинный отросток наковальни соединен с головкой стремени.

Наряду с указанным сочленением слуховых косточек между собой молоточек и наковальня прикреплены к стенке барабанной полости с помощью связочного аппарата. В связи с тем что рукоятка молоточка сращена с барабанной перепонкой, а стремя в области овального окна соединено с ушным лабиринтом, указанная звукопроводящая система, реагирующая на звуковые колебания, передает колебания барабанной перепонки на жидкостную среду внутреннего уха (перилимфу и эндолимфу).

В полости среднего уха имеются две мышцы, участвующие в механизме звукопроведения. Первая мышца, напрягающая барабанную перепонку, начинается в хрящевом отделе евстахиевой трубы, проходит от внутренней стенки барабанной полости к наружной и прикрепляется к верхней части рукоятки молоточка. Эта мышца иннервируется тройничным нервом. Вторая мышца (стременная) находится в костном канале в задней стенке барабанной полости и прикрепляется к шейке стремени. Данная мышца иннервируется лицевым нервом. К моменту рождения человека слуховые косточки достигают своего полного развития и не обладают способностью к регенерации или восстановлению, поэтому их повреждение или разрушение - процесс необратимый.

Помимо слуховых косточек и внутриушных мышц в барабанной полости находится еще чувствительный нерв. Он проходит между молоточком и наковальней и обеспечивает вкусовые ощущения языка.

Барабанная полость заключена в пирамиде височной кости и представляет собой щелевидное пространство неправильной формы. Ее объем 1-2 см³, высота 15-16 мм, ширина 4-6 мм. Барабанная полость сообщается с полостями сосцевидного отростка и с евстахиевой трубой,

которые также являются составными частями среднего уха. Барабанная полость выстлана слизистой оболочкой, в которой находится небольшое количество слизистых желез.

Длина евстахиевой трубы у взрослого человека в среднем составляет 35-40 мм, а у детей она короче, шире и расположена более горизонтально, что облегчает проникновение инфекции из носоглотки в барабанную полость и возможность возникновения воспаления среднего уха (острый средний отит). Верхняя часть трубы, которая соединена с барабанной полостью и занимает третью часть ее длины, образована костной тканью, а нижняя состоит из хряща и соединительной ткани. Поверхность евстахиевой трубы покрыта мерцательным эпителием, посредством ресничек которого она очищается от пыли и различных механических частиц и бактерий, продвигая их в носоглотку.

Внутреннее ухо, или ушной лабиринт, представляет собой костно-перепончатое образование в виде ряда полостей и каналов и состоит из костного лабиринта (футляра) и находящегося внутри него перепончатого лабиринта.

Ввиду сложности взаимоотношений его структур внутреннее ухо носит название лабиринта. Оно расположено в толще каменистой части (пирамиды) височной кости и состоит из очень компактной костной ткани.

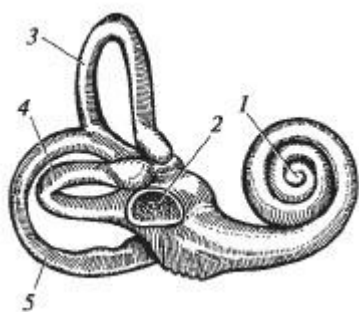


Рис.9. Ушной лабиринт: 1- улитка, 2-предверие, 3, 4, 5 - полукружные каналы-соответственно верхний наружный, задний

Лабиринт сообщается с полостью черепа (задняя черепная ямка) через внутренний слуховой проход и водопровод улитки, граничит с барабанной полостью и отделен от нее стенкой, образованной преддверием и выступом основного завитка улитки, а также овальным окном, закрытым подножной пластинкой стремени, и круглым окном, затянутым вторичной перепонкой.

Ушной лабиринт состоит из трех отделов: переднего — улитки, среднего — преддверия и заднего — полукружных каналов.

На рисунке 9 схематично показаны основные составляющие ушного лабиринта, на рисунке 10 дан вертикальный разрез улитки. Поперечные разрезы внутреннего уха, представленные на рисунках 12 и 13, иллюстрируют особенности сложного строения этого отдела звукопроводящей системы.



Рис. 10. Улитка.

Улитка - костное образование, имеющее форму спирального канала, расположенного двумя с половиной завитками вокруг костного столбика (рис. 10). Каждый последующий завиток меньше предыдущего, так что этот канал действительно напоминает по своей форме раковину садовой улитки. Длина канала - около 22 мм.

В ушной улитке различаются нижний (основной) завиток, средний и верхний, в которых проходит костный канал (общая длина завитков в среднем 3 см). Костный столбик, вокруг которого обвиваются завитки улитки, имеет спиральный гребень, выступающий в полость костного канала улитки.

От большого края спирального гребня к противоположной стенке костного хода улитки натянута основная мембрана, которая вместе с гребнем делит костный канал на верхний (лестница преддверия) и нижний отделы (барабанная лестница) (рис. 11).

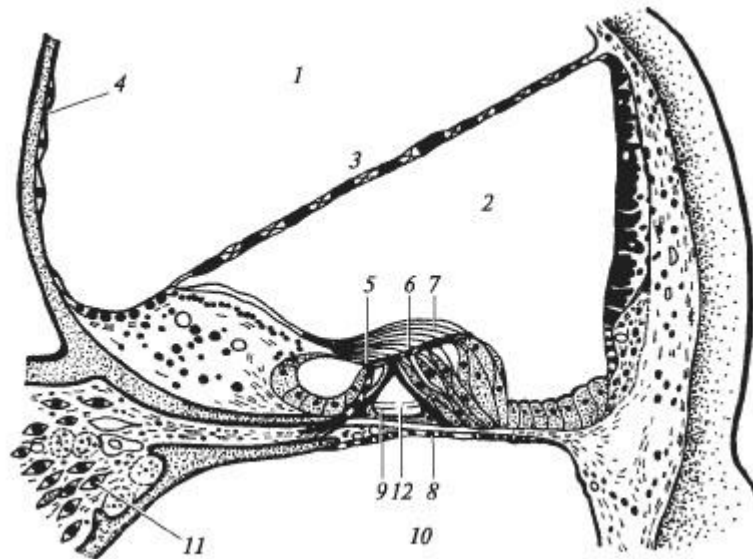


Рис.11. Внутреннее ухо. Поперечный разрез улитки: 1 - лестница преддверия (заполнена перилимфой); 2 - срединная лестница (заполнена эндолимфой); 3 - рейснерова мембрана; 4 - костная стенка улиткового канала; 5 - внутренние волосковые клетки; 6 - наружные волосковые клетки; 7 – покровная (текториальная) мембрана; 8 - базилярная мембрана; 9 - нервные волокна; 10- барабанная лестница; 11 - клетки спирального ганглия; 12 - столбы и туннель кортиева органа

Эти отделы заполнены внутрилабиринтной жидкостью (перилимфой) и

сообщаются между собой посредством маленького отверстия, находящегося у верхушки улитки. Барабанная лестница граничит с барабанной полостью, которая отделена от полости костной улитки круглым окном, закрытым вторичной перепонкой. Лестница преддверия сообщается с преддверием ушного лабиринта и отделена от барабанной полости овальным окном, закрытым подножной пластинкой стремени.

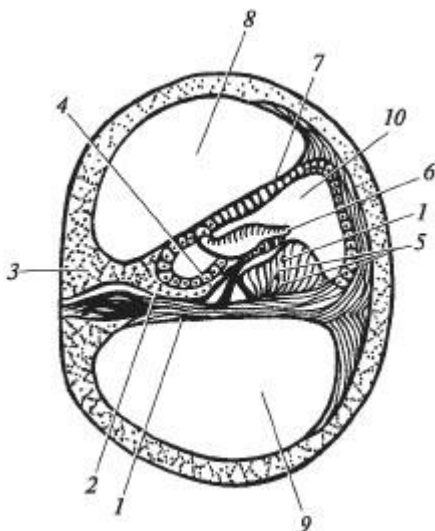


Рис. 12. Поперечный разрез через завиток улитки : 1- основная мембрана; 2- волокна основного нерва; 3- костная стенка улитки; 4- слуховые(волосковые)клетки; 5- поддерживающие клетки; 6- покровная мембрана; 7- рейснерова мембрана; 8- предверная лестница; 9- барабанная лестница; 10- улитковый ход и расположенны в нем кортиев

От свободного края спирального гребня наряду с основной мембраной под углом 30° к ней сверху отходит тонкая упругая перепончатая перегородка, называемая рейснеровой мембраной (см. рис. 11, 12), которая делит лестницу

преддверия на две части: собственно преддверную лестницу и улитковый ход.

Последний представляет собой перепончатый канал треугольной формы, образованный рейснеровой мембраной (сверху), основной мембраной (снизу) и костной стенкой улитки ушного лабиринта, снаружи покрытой эпителием. Улитковый ход заполнен жидкостью - эндолимфой, которая по химическому составу и физическим свойствам отличается от перилимфы. Лабиринтные жидкости - перелимфа, находящаяся в полостях лестницы преддверия и барабанной лестницы, и эндолимфа, заполняющая улитковый ход, - между собой не сообщаются.

Основная перепонка, являясь продолжением спирального завитка, делит костный канал улитки на лестницу преддверия и барабанную лестницу и состоит из отдельных волокон, идущих в радиальном поперечном направлении от свободного края костного спирального гребня к наружной стенке ушного лабиринта.

Внутри улиткового хода, на основной мембране, находится кортиев (спиральный) орган, содержащий рецепторные волосковые клетки, которые являются наиболее важными периферическими нервными элементами слуховой системы. Они трансформируют механические колебания в электрические потенциалы, в результате чего возбуждаются волокна слухового нерва.

Физиология улитки

Волна атмосферного давления, которую мы воспринимаем как звук, достигает барабанной перепонкой, вибрация передается в овальное окно. Таким образом, мембрана, покрывающая окно, передает изменения давления перилимфе внутреннего уха (рис.13).

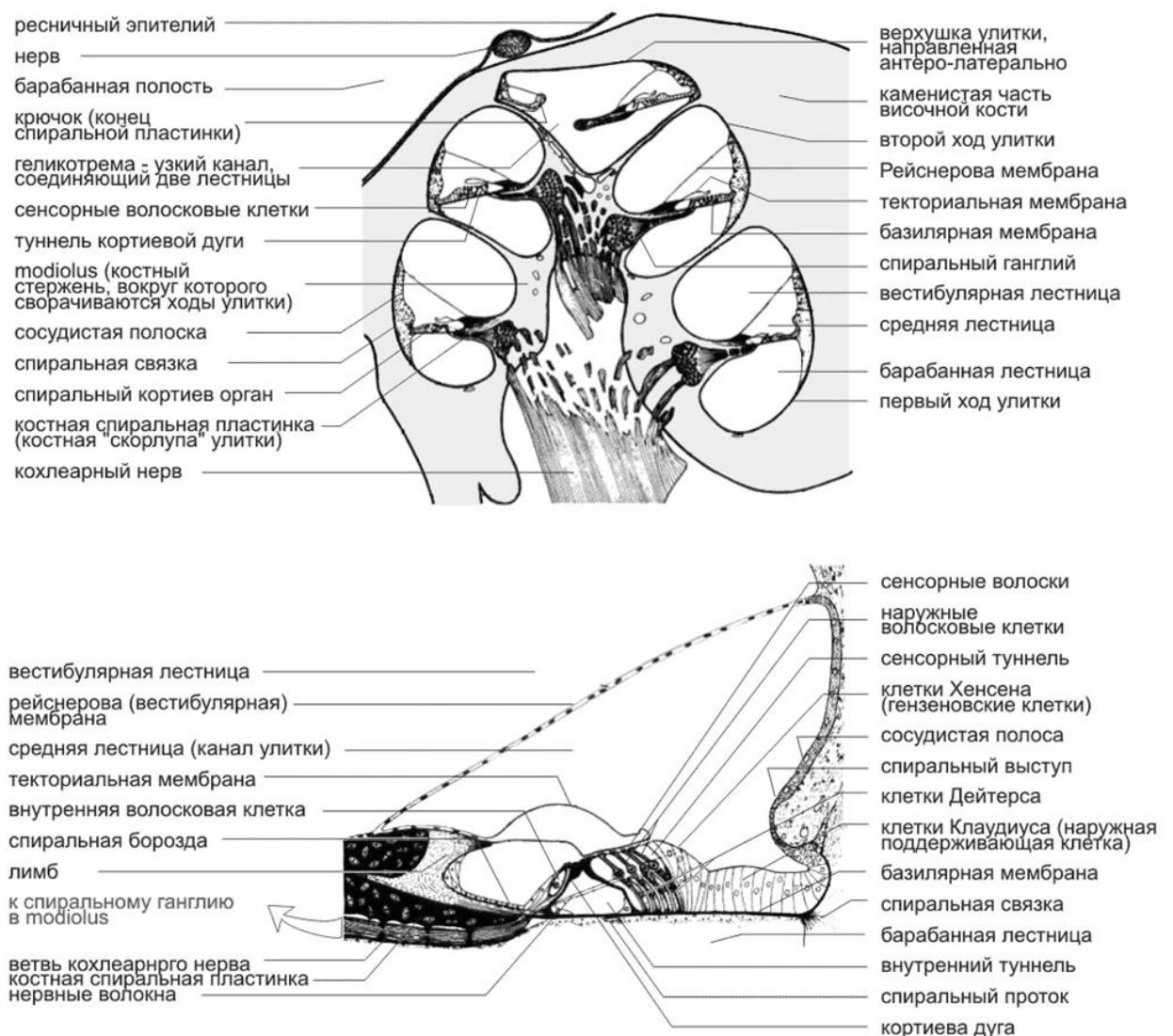


Рис.13. Физиология улитки

Поскольку мембрана, покрывающая овальное окно смещается внутрь, давление в вестибулярной лестнице возрастает. Рейснерова мембрана сдвигается вниз, что увеличивает давление в средней лестнице до тех пор, пока оно не компенсируется смещением основной мембраны. Возникающее вследствие этого избыточное давление в барабанной лестнице компенсируется изгибанием наружу мембраны, покрывающей круглое окно (*fenestra rotunda*). Все эти движения, конечно, происходят практически мгновенно. Как видно из рисунка 13, в рассматриваемой системе присутствует еще одна - текториальная мембрана, опирающаяся на два ряда волосковых клеток. Кончики ресничек погружены в нее, точно также,

как в описанном выше случае - в желатинозную купулу. В отличие от рейснеровой и основной, текториальная мембрана сравнительно свободно плавает в эндолимфе и, следовательно, изменения гидростатического давления влияют на нее в равной степени со всех сторон. Следовательно, изменения давления, особенно быстрые изменения, не могут заставить эту мембрану двигаться вверх или вниз, синхронно с другими двумя. Теперь рассмотрим волосковые клетки улитки. Теперь рассмотрим волосковые клетки улитки. Рисунок 23 показывает, что здесь присутствует один ряд внутренних волосковых клеток, отделенных небольшим пространством от трех или четырех рядов наружных волосковых клеток. У этих клеток развивается от 50 до 100 стереоцилий, однако, в отличие от уже рассмотренных волосковых клеток, здесь нет киноцилий. На том месте, где можно было бы ожидать присутствие киноцилии, развивается крупная центриоль. Вид клетки снаружи показывает, что стереоцилии принимают форму буквы "W" или "U", нижние концы которых направлены к центриоли (рис.14).

Кончики стереоцилий погружены в текториальную мембрану, а основания волосковых клеток присоединены в основной мембране, где они образуют синапсы с дендритическими окончаниями кохлеарного нерва.

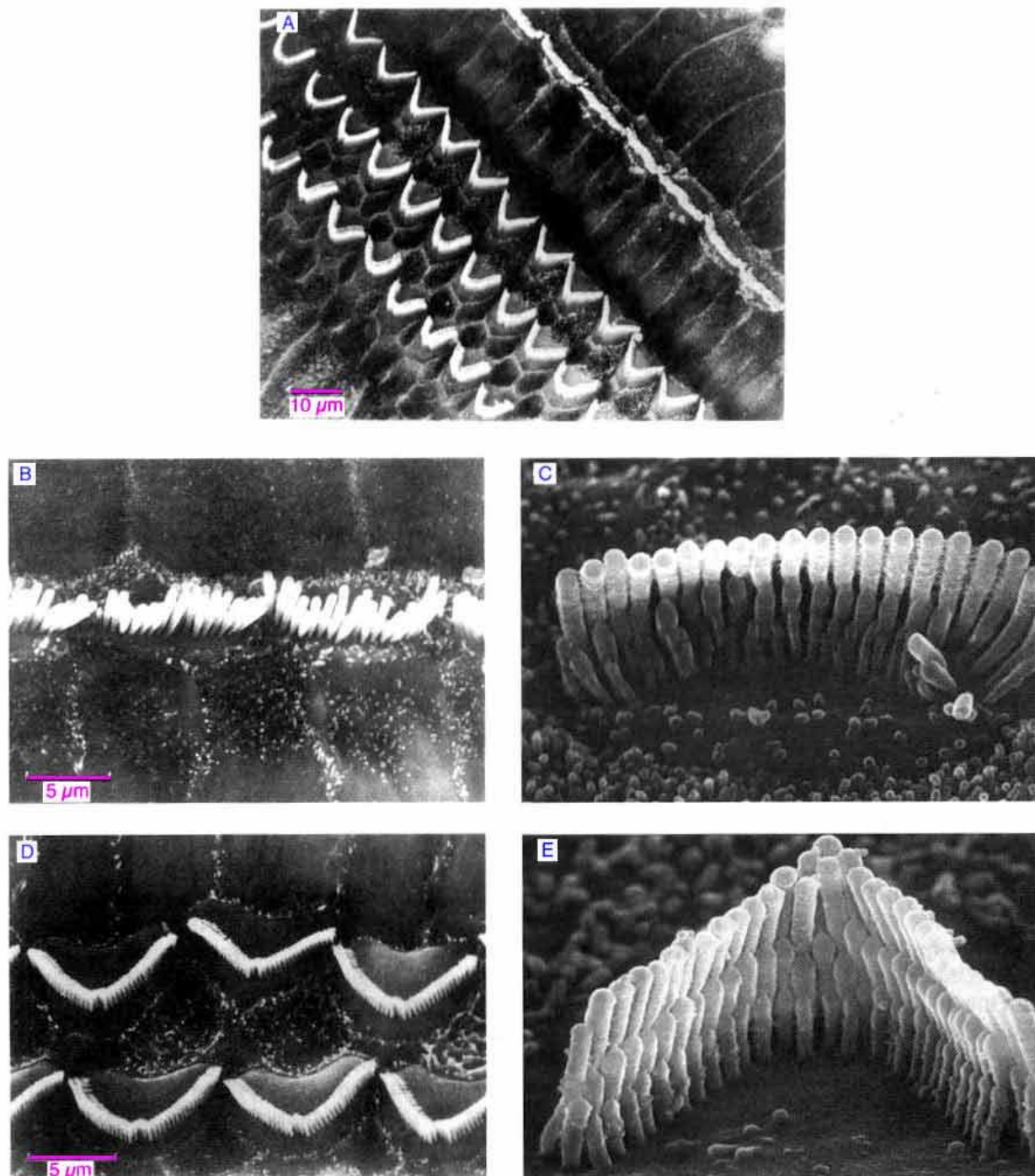


Рис.14. Текториальная мембрана удалена, а микроскоп направлен на основную мембрану. (А) Три ряда наружных волосковых клеток (отметьте U-образное расположение) и один ряд внутренних волосковых клеток. (В) стереоцилии внутренних волосковых клеток образуют почти прямую линию. (С) Внутренние волосковые клетки при большем увеличении (7500х). (D) Стереоцилии наружных волосковых клеток меньше и выстроены в форме буквы U. (Е) Стереоцилии наружных волосковых клеток при большем увеличении (12 500х). (А), (В) и (С) из Pickles, 1998 .

Между внутренними и наружными волосковыми клетками есть существенное различие. Тогда как внутренние волосковые клетки образуют контакты с прибл. десятком афферентных волокон кохлеарного нерва, наружные куда менее иннервированы. Около 90% афферентных волокон кохлеарного нерва идут от синаптических окончаний на ряде внутренних волосковых клеток.

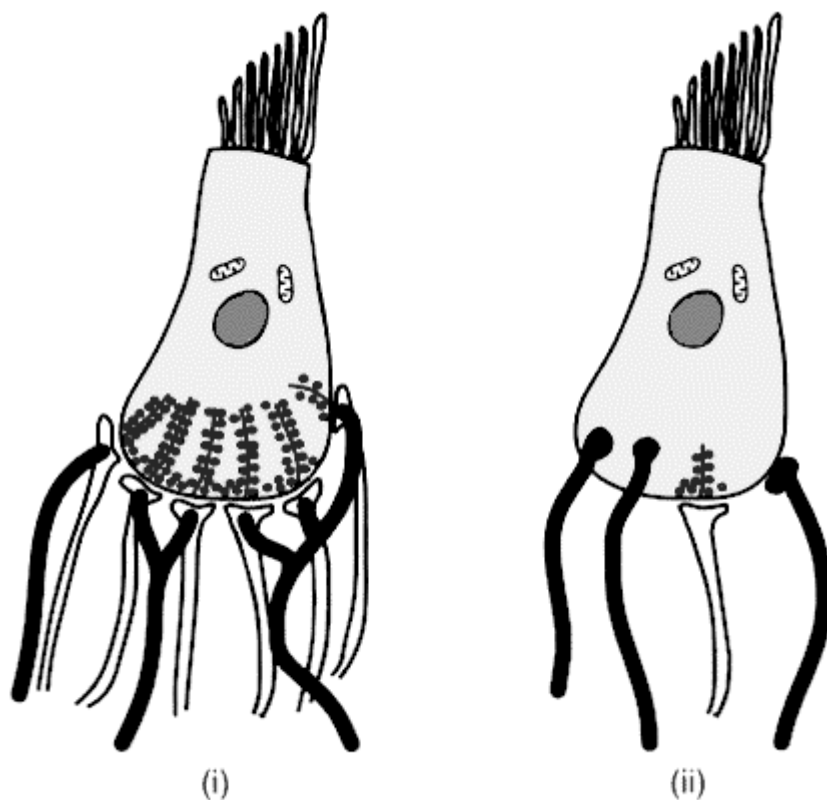


Рис.15. Схематический рисунок показывает афферентные (белые) и эфферентные (черные) волокна. (i) внутренняя волосковая клетка. Эфферентные волокна образуют синаптический контакт с дендритными окончаниями афферентных волокон. (ii) Наружная волосковая клетка. Эфферентные волокна образуют синапсы непосредственно на волосковой клетке, которая имеет лишь небольшое число синапсов (показан только один) с сенсорными (афферентными) волокнами.

Рисунок 15 показывает, что основания волосковых клеток содержат множество синаптических пузырьков (везикул), а также "электронно-плотное тело" (синаптические ленты) и другие дополнительные структуры. Присутствуют также эфферентные волокна кохлеарного нерва. Рисунок 15 также показывает, что эти волокна образуют синаптические контакты с дендритными окончаниями афферентных волокон. Из этого можно

предположить, что здесь над чувствительностью системы существует контроль обратных связей. Наружные волосковые клетки, напротив, бедно иннервированные афферентными волокнами, получают мощную эфферентную иннервацию. Окончания эфферентных волокон - крупные, заполненные медиаторными везикулами. Наружные волосковые клетки обладают сократительной способностью. Вероятно, такая эфферентная иннервация также позволяет мозгу контролировать чувствительность улитки путем изменения расстояния между текториальной и основной мембранами.

Кортиев орган сверху покрыт покровной мембраной, которая во время колебания внутрилабиринтных жидкостей вплотную соприкасается с волосками чувствительных клеток, что обуславливает преобразование механических колебаний в слуховые нервные импульсы, поступающие по слуховому нерву и проводящим нервным путям в головной мозг. Чувствительные волоски кортиева органа связаны с нервными волокнами, идущими от двухполюсных клеток спирального нервного узла, находящегося в костном канале у основания костной спиральной пластинки. Нервные окончания волокон, количество которых в среднем достигает 30 000, составляют улитковую ветвь слухового нерва. Последняя вместе с вестибулярной ветвью образует ствол слухового нерва, который с лицевым и промежуточным нервами проходит через внутренний слуховой проход в головной мозг, направляясь в мостомозжечковый угол. В центральном отделе ушного лабиринта (преддверии) и задней его части (трех полукружных каналах) находится периферический рецептор пространственного (вестибулярного) анализатора, или органа равновесия, который помещается в перепончатой части указанных образований, заполненных эндолимфой.

Нервные волокна, идущие от ампулярных нервно-чувствительных образований и вестибулярного рецепторного аппарата, заложенного в мешочках преддверия, соединяются в вестибулярную ветвь слухового нерва,

по которому поток нервных импульсов проводится в центральную нервную систему.

Проводниковый отдел слухового анализатора



Рис.16. Слуховой нерв

Слуховой нерв - восьмой черепно-мозговой чувствительный нерв (VIII), по которому от внутреннего уха к головному мозгу поступают импульсы от вестибулярного аппарата и кортиева органа внутреннего уха (рис.16). Этот нерв имеет две части: нерв преддверия (*vestibular nerve*) и нерв улитки (*cochlear nerve*). По нерву улитки передаются импульсы от слухового (кортиева) органа улитки; это слуховой нерв. Нерв преддверия, по которому проходят импульсы от полукружных каналов, маточек и мешочков, передавая в головной мозг информацию о положении тела и осуществляемых им движениях, это нерв равновесия.

Периферический биполярный нейрон (в спиральном ганглии улитки) – первый нейрон. Волокна слухового/кохлеарного нерва = аксоны нейронов спирального ганглия. Заканчиваются на клетках ядер кохлеарного комплекса продолговатого мозга (второй нейрон) (частичный перекрест) медиальное коленчатое тело метаталамуса (третий нейрон – переключение) кора (4 нейрон). Центры рефлекторных двигательных реакций, возникающих при

действии звука – в медиальных (внутренних) коленчатых телах + в нижних буграх четверохолмия.

От клеток спирального ганглия берет начало улитковая часть преддверно-улиткового нерва. Во внутреннем слуховом проходе к улитковой части присоединяется вестибулярная ветвь (преддверная часть), которая идет от чувствительных нейроэпителиальных клеток преддверия и полукружных каналов. Вместе они образуют VIII черепной нерв — преддверно-улитковый (*n. vestibulocochlearis*).

Из внутреннего слухового прохода волокна слухового нерва вступают в продолговатый мозг и заканчиваются в центральном и дорзальном ядрах. Здесь заканчивается I и начинается II нейрон слухового пути. Меньшая часть нервных волокон расположена на своей стороне, большая — переходит на противоположную сторону. Далее эти два пучка идут к ядрам верхней оливы, откуда начинается III нейрон. От него нервные волокна идут в составе боковой петли и заканчиваются в ядрах четверохолмия и медиальном коленчатом теле. Отсюда начинается IV нейрон слухового пути, волокна которого проходят через ряд структур ствола мозга и заканчиваются в височной доле мозга. Таким образом, большая часть волокон слухового нерва перекрещивается и заканчивается на противоположной стороне. Благодаря этому каждая улитка имеет представительство в обеих частях головного мозга.

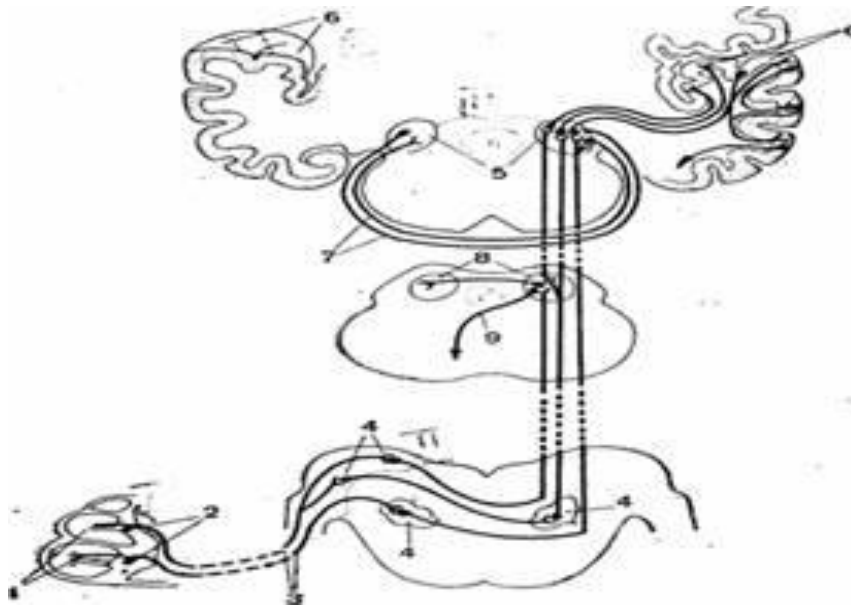


Рис. 17. Схема проводящих путей слухового анализатора:

1 — рецепторы кортиева органа; 2 — тела биполярных нейронов; 3 — улитковый нерв; 4 — ядра продолговатого мозга, где расположены тела второго нейрона проводящих путей; 5 — внутреннее коленчатое тело, где начинается третий нейрон основных проводящих путей; 6 — верхняя поверхность височной доли коры больших полушарий (нижняя стенка поперечной щели), где оканчивается третий нейрон; 7 — нервные волокна, связывающие оба внутренних коленчатых тела; 8 — задние бугры четверохолмия; 9 — начало эфферентных путей, идущих от четверохолмия.

Центральный/корковый отдел слухового анализатора

Верхняя часть височной доли большого мозга (верхняя височная извилина, поля 41 и 42 по Бродману). Важное значение для функции слухового анализатора имеют поперечные височные извилины (извилины Гешля). *Слуховая сенсорная система* дополняется механизмами обратной связи => регуляция деятельности всех уровней слухового анализатора с участием нисходящих путей. Пути — начинаются от клеток слуховой коры => переключение: в медиальных коленчатых телах метаталамуса => в задних (нижних) буграх четверохолмия => в ядрах кохлеарного комплекса. Входя в состав слухового нерва,

центробежные волокна достигают волосковых клеток кортиева органа и настраивают их на восприятие отдельных звуковых сигналов.

В височной коре расположен слуховой центр речи Вернике, находящийся в задних отделах верхней височной извилины (поля 22, 37, 42 левого полушария). Эта зона асимметрична - у правшей она находится в левом, а у левшей – в правом полушарии (рис. 18).

Задача этого центра – распознавание и хранение устной речи, как собственной, так и чужой. При поражении слухового центра речи человек может говорить, излагать устно свои мысли, но не понимает чужой речи, и хотя слух и сохранен - человек не узнает слов. Такое вот состояние называется сенсорной слуховой афазией. Такой человек часто много говорит (логорея), но речь его неправильная (аграмматизм), при этом наблюдается замена слогов и слов (парафазии).

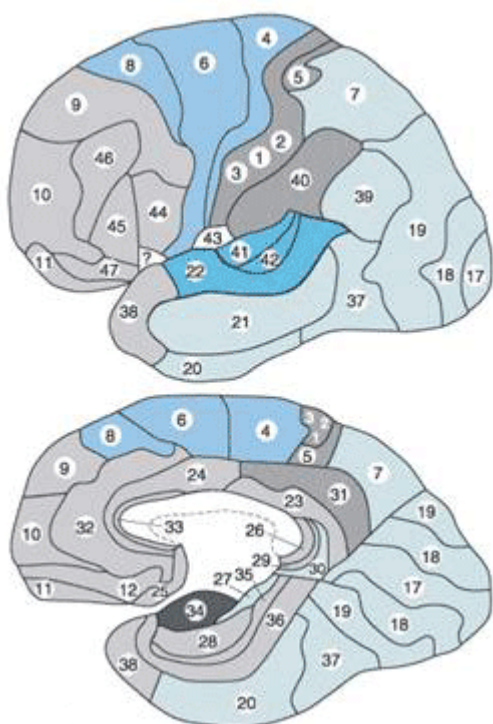


Рис.18. Слуховые центры на КГМ

3.3. Анатомия слухового пути

На рис.19 приведена сильно упрощенная схема основных частей слухового пути. Для большей ясности показаны пути только от левого уха. Кончиками стрелок обозначены точки переключения, где нейроны образуют синапсы с нейронами более высокого порядка; на схеме не различаются

тормозные и возбуждательные синапсы. Первичные афферентные волокна идут сначала к кохлеарному ядру, подразделенному на вентральную и дорсальную части. От вентральной части вентральный тракт идет к ипси- и контралатеральным оливарным комплексам. Таким образом нервные клетки в каждом оливарном комплексе получают входы от обеих ушей.

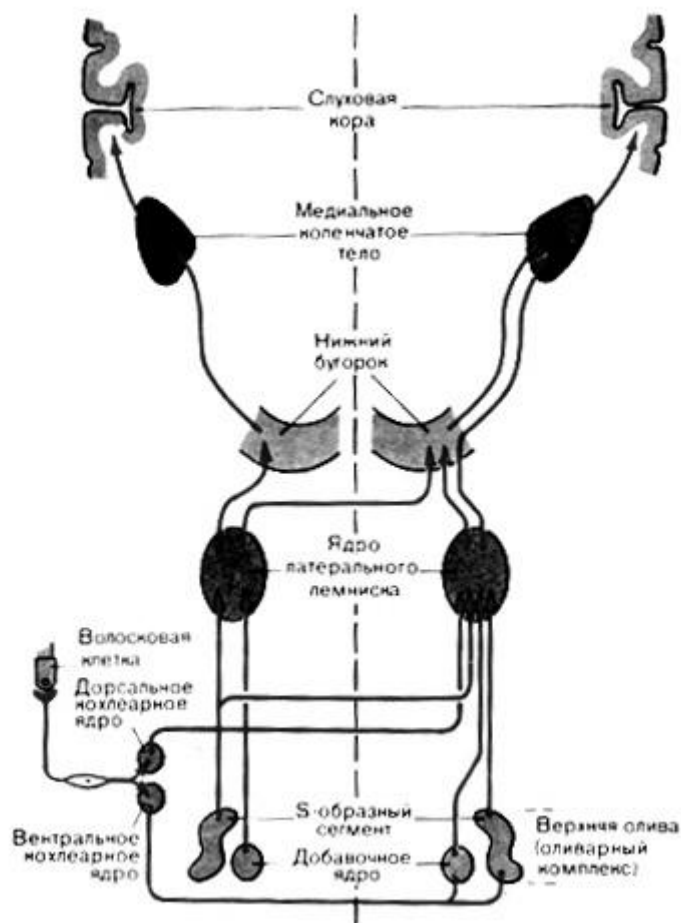


Рис.19. Упрощенная схема слухового пути

Здесь расположен самый нижний из тех уровней головного мозга, на которых возможно сравнение акустических входов от обеих ушей. Такого рода сравнение производится в особенности в добавочном ядре. Дорсальное кохлеарное ядро служит началом дорсального тракта. Эти волокна переходят на противоположную сторону и там образуют синапсы с нейронами ядра латерального лемниска. Одни восходящие волокна клеток оливарного

комплекса проецируются на ту же сторону, другие образуют перекрест. Над латеральным лемниском слуховой тракт идет через два ядра переключения - нижний бугорок и медиальное коленчатое тело - к своему последнему назначению - первичной слуховой коре в височной доле. Таким образом, этот тракт состоит из последовательности по меньшей мере пяти или шести нейронов. В действительности в нем имеются еще и другие переключения, не показанные на данной схеме, так что возможны еще более длинные цепочки. Кроме того, слуховой путь отдает много коллатералей. Наконец, слуховая система содержит не только афферентные, центростремительные волокна, но также эфферентную, центробежную систему, функция этой эфферентной системы не совсем ясна.

3.4. Восприятие высоты, силы звука и локализации источника звука.

Теории восприятия звука

Восприятие высоты, силы звука и локализации источника звука начинается с попадания звуковых волн в наружное ухо, где они приводят в движение барабанную перепонку. Колебания барабанной перепонки через систему слуховых косточек среднего уха передаются на мембрану овального окна, что вызывает колебание перилимфы вестибулярной (верхней) лестницы. Эти колебания через геликотрему передаются перилимфе барабанной (нижней) лестницы и доходят до круглого окна, смещая его мембрану по направлению к полости среднего уха.

Колебания перилимфы передаются также на эндолимфу перепончатого (среднего) канала, что приводит в колебательные движения основную мембрану, состоящую из отдельных волокон, натянутых, как струны рояля. При действии звука волокна мембраны приходят в колебательные движения вместе с рецепторными клетками кортиева органа, расположенными на них. При этом волоски

рецепторных клеток контактируют с текториальной мембраной, реснички волосковых клеток деформируются. Возникает вначале рецепторный потенциал, а затем потенциал действия (нервный импульс), который далее проводится по слуховому нерву и передается в другие отделы слухового анализатора.

Электрические явления в улитке.

В улитке можно зарегистрировать пять различных электрических феноменов.

1. Мембранный потенциал слуховой рецепторной клетки характеризует состояние покоя.

2. Потенциал эндолимфы, или эндокохлеарный потенциал, обусловлен различным уровнем окислительно-восстановительных процессов в каналах улитки, в результате чего возникает разность потенциалов (80 мВ) между перилимфой среднего канала улитки.

3. Микрофонный эффект улитки был получен в эксперименте на кошках. Электроды, введенные в улитку, соединялись с усилителем и громкоговорителем. Если рядом с ухом кошки произносили различные слова, то их можно услышать, находясь у громкоговорителя в другом помещении. Этот потенциал генерируется на мембране волосковой клетки в результате деформации волосков при соприкосновении с текториальной мембраной. Частота микрофонных потенциалов соответствует частоте звуковых колебаний, а амплитуда потенциалов в определенных границах пропорциональна интенсивности звуков речи. Звуковые колебания, действующие на внутреннее ухо, приводят к тому, что возникающий микрофонный эффект накладывается на эндокохлеарный потенциал и вызывает его, что свидетельствует о синаптической передаче возбуждения с волосковой клетки на волокно слухового нерва.

Восприятие звуков различной высоты (частоты), согласно резонансной теории Гельмгольца, обусловлено тем, что каждое волокно

основной мембраны настроено на звук определенной частоты. Так, звуки низкой частоты воспринимаются длинными волокнами основной мембраны, расположенными ближе к верхушке улитки, звуки высокой частоты воспринимаются короткими волокнами основной мембраны, расположенными ближе к основанию улитки. При действии сложного звука возникают колебания различных волокон мембраны.

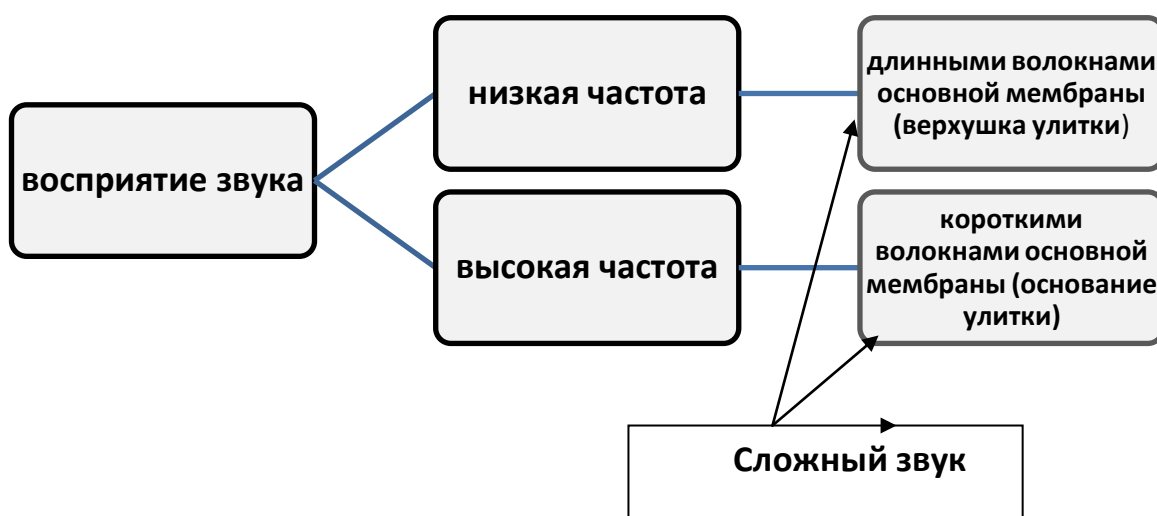


Рис. 20. Схема восприятия звука по Гельмгольцу

В современной интерпретации резонансный механизм лежит в основе теории места, в соответствии с которой в состояние колебания вступает вся мембрана. Однако максимальное отклонение основной мембраны улитки происходит только в определенном месте. При увеличении частоты звуковых колебаний максимальное отклонение основной мембраны смещается к основанию улитки, где располагаются более короткие волокна основной мембраны, – у коротких волокон возможна более высокая частота колебаний. Возбуждение волосковых клеток именно этого участка мембраны при посредстве медиатора передается на волокна слухового нерва в виде определенного числа импульсов, частота следования которых ниже частоты звуковых волн

(лабильность нервных волокон не превышает 800 – 1000 Гц). Частота воспринимаемых звуковых волн достигает 20 000 Гц. Таким способом осуществляется пространственный тип кодирования высоты и частоты звуковых сигналов.

При действии тонов примерно до 800 Гц кроме пространственного кодирования происходит еще и временное (частотное) кодирование, при котором информация передается также по определенным волокнам слухового нерва, но в виде импульсов (залпов), частота следования которых повторяет частоту звуковых колебаний. Отдельные нейроны на разных уровнях слуховой сенсорной системы настроены на определенную частоту звука, т.е. каждый нейрон имеет свой специфический частотный порог, свою определенную частоту звука, на которую реакция нейрона максимальна. Таким образом, каждый нейрон из всей совокупности звуков воспринимает лишь определенные достаточно узкие участки частотного диапазона, не совпадающие между собой, а совокупности нейронов воспринимают весь частотный диапазон слышимых звуков, что и обеспечивает полноценное слуховое восприятие.

Правомерность этого положения подтверждается результатами протезирования слуха человека, когда электроды вживлялись в слуховой нерв, а его волокна раздражались электрическими импульсами разных частот, которые соответствовали звуко сочетаниям определенных слов и фраз, обеспечивая смысловое восприятие речи. Анализ интенсивности звука также осуществляется в слуховой сенсорной системе. При этом сила звука кодируется как частотой импульсов, так и числом возбужденных рецепторов и соответствующих нейронов. В частности, наружные и внутренние волосковые рецепторные клетки имеют разные пороги возбуждения. Внутренние клетки возбуждаются при большей силе звука, чем наружные. Кроме того, у внутренних клеток пороги возбуждения также различны. В связи с этим в зависимости от интенсивности звука меняются соотношение возбужденных рецепторных клеток кортиева органа и

характер импульсации, поступающей в ЦНС. Нейроны слуховой сенсорной системы имеют различные модуляцию.

4. Суммационный потенциал отличается от микрофонного потенциала тем, что отражает не форму звуковой волны, а ее огибающую. Он представляет собой совокупность микрофонных потенциалов, возникающих при действии сильных звуков с частотой выше 4000 – 5000 Гц. Микрофонный и суммационный потенциалы связывают с деятельностью наружных волосковых клеток и рассматривают как рецепторные потенциалы.

5. Потенциал действия слухового нерва регистрируется в его волокнах, частота импульсов соответствует частоте звуковых волн, если она не превышает 1000 Гц. При действии более высоких тонов частота импульсов в нервных волокнах не возрастает, так как 1000 имп/с – это почти максимально возможная частота генерации импульсов в волокнах слухового нерва. Потенциал действия в нервных окончаниях регистрируется через 0,5 – 1,0 мс после возникновения микрофонного эффекта.

Теорию резонанса Гельмгольца в 1923 - 1925 гг подтвердил своими опытами на собаках Л.А.Андреев. Он пользовался методом условных рефлексов, вызывая звуковыми раздражителями секрецию слюнной железы. После прочной выработки слюноотделения на звуковые раздражители Л.А. Андреев разрушал улитку животного на одной стороне. Эта операция не отражалась на условнорефлекторной реакции животного. Тогда автор последовательно разрушал отдельные части улитки собаки на другой стороне и получал выпадение слуха и условной реакции, соответствующее резонансной теории Гельмгольца, то есть выпадение высоких звуков у основания улитки, низких - у верхушки и средних - в средней части.

Более поздние исследования В.Ф. Ундрица подтвердили опыты Л.А. Андреева. Ундриц, последовательно разрушая отдельные части улитки, получал выпадение или ослабление биотоков, соответствующее резонансной теории Гельмгольца.

По мнению Л.Е. Комендантова, теория резонанса Гельмгольца не вскрывает истинную природу физиологических процессов. Трудно себе представить колебания изолированного волокна, поскольку эти волокна составляют одну соединительнотканную пластинку.

На основании изучения теории Гельмгольца можно сделать три вывода:

- 1) улитка является тем звеном слухового анализатора, где возникает первичный анализ звуков;
- 2) каждому простому звуку присущ определённый участок на основной мембране;
- 3) низкие звуки приводят в колебательное движение участки основной мембраны, расположенные у верхушки улитки, а высокие - у её основания.

Таким образом, теория Гельмгольца впервые позволила объяснить основные свойства уха, то есть определение высоты, силы и тембра. До сих пор эта теория считается классической. Действительно вывод Гельмгольца о том, что в улитке происходит первичный анализ звуков, полностью соответствует теории И.П. Павлова о способности к первичному анализу как концевых приборов афферентных нервов, так и в особенности сложных рецепторных образований.

Резонансная теория Гельмгольца получила подтверждение и в клинике. Гистологическое исследование улиток умерших людей, страдавших островковыми выпадениями слуха, позволило обнаружить изменения кортиева органа в участках, соответствующих утраченной части слуха. Вместе с тем современные знания не требуют более точного объяснения пространственной рецепции звуков в улитке.

Гидродинамическая теория

Исследования последнего времени показывают, что под влиянием звуков в лимфе улитки происходят сложные гидродинамические процессы. Это послужило основанием для создания Бекеша и Флетчером

гидродинамической гипотезы слуха, которая значительно расширяет резонансную теорию Гельмгольца. Свои взгляды о механизме слуха Бекеша в 1960 году изложил в виде теории "бегущей волны". Эта теория утверждает, что в ответ на звуковой раздражитель внутри улитки возникает бегущая волна, которая следует от основания к ее верхушке вдоль базилярной мембраны. При этом колеблются не только волокна базилярной мембраны, резонирующие на конкретную частоту, но и волокна на других участках мембраны. Расстояние, которое проходит бегущая волна по мембране, определяется частотой колебания стремени. Бегущая волна от высоких звуков проходит меньшее расстояние и обуславливает максимальную деформацию базилярной мембраны, а следовательно, и максимальное раздражение волосковых клеток, преимущественно в области основного завитка улитки. Бегущая волна от низких звуков способна перемещаться на большие расстояния и таким образом вызывать деформацию мембраны по всей ее длине. Ощущение высоты звука определяется участком максимальной амплитуды колебаний базилярной мембраны.

Поскольку базилярная мембрана фиксирована по обоим краям, а покровная (текториальная) мембрана прикреплена только на одной стороне, по мнению Бекеша, одновременные движения обеих мембран вызывают скользящее действие на их соприкасающихся поверхностях. Это означает, что волосковые клетки подвергаются "режущемуся" воздействию текториальной мембраны. Сила такого воздействия зависит во многом от степени смещения мембран: чувствительные волосковые клетки подвергающиеся в этом случае максимальному смещению, вызывают наибольшее нервное возбуждение.

Таким образом, происходит трансформация механической энергии звуковых колебаний в нервное возбуждение, - на этот вопрос пытались и пытаются дать ответ многие исследователи. Значительный вклад в решение этой задачи сделан отечественными учеными. В основу электрофизиологического метода исследований данной проблемы положено

учение Н.Е. Введенского о процессах нервного возбуждения. Согласно этим взглядам, ритм возбуждения нервной ткани соответствует ритму раздражения. В результате таких действий появляются электрические колебания, получившие название биотоков, или токов действия. Эти токи как оказалось, можно регистрировать. Оказалось, что улитка способна генерировать определённый переменный электрический потенциал в ответ на определенное звуковое раздражение.

Среди других свойств улитки следует отметить и её электрическую активность. Различают электрические потенциалы покоя в улитке положительный потенциал в эндолимфе (эндолимфатический потенциал) составляет + 80 мВ, отрицательный потенциал в волосковых клетках равен - 60 мВ. В перилимфе электрический потенциал не зарегистрирован. Суммарный потенциал эндолимфы и волосковых клеток равен 140. Существует мнение, что сосудистая полоска полностью отвечает за в работу и поддержание эндолимфатического потенциала.

В ответ на акустическую стимуляцию возникает пять электрических реакций, среди которых различают:

- микрофонный потенциал,
- суммационный потенциал,
- потенциал действия волокон VIII нерва,
- потенциал ствола мозга,
- потенциал коры.

Микрофонный потенциал впервые был зарегистрирован в 1930 году. Было установлено, что электрические ответы при раздражении улитки тональными посылками различной частоты и длительности почти всегда по форме воспроизводят звуковой стимул. Иными словами, микрофонный потенциал представляет собой переменные электрические колебания, повторяющие по форме звуковую волну, отсюда и название его - микрофонный (Сагалович Б.М., 1978).

В 1958 г. J. Tasaki и соавторы сообщили, что улитка не ограничивается одной активностью в виде микрофонного потенциала, но обладает и другой активностью, генерируемой волосковыми клетками на акустический раздражитель - суммационным потенциалом. По мнению большинства авторов, суммационный потенциал, так же как и микрофонный, возникает в спиральном органе, однако его природа мало изучена.

Стимуляция улитки приводит к возникновению электрической энергии в волокнах слухового нерва. Эти потенциалы подобны тем, которые возникают в других нервах и названы потенциалами действия.

Применение электронной компьютерной техники в клинической практике сделало доступным регистрацию электрической активности улитки с помощью электродов, введенных в наружный слуховой проход, в область промотория или окна улитки. Этот метод известен как электрокохлеография.

В последние годы благодаря успехам нейрофизиологии выявлен целый ряд новых данных, открывающих перспективу изучения сенсорных систем, в том числе и органа слуха.

До последнего времени считалось, что имеется один единственный (специфический) путь проведения импульсов: возбуждение начинается в рецепторе, затем распространяется на систему промежуточных нейронов и заканчивается локально в коре больших полушарий мозга.

Однако новейшие экспериментальные исследования показали, что этот классический путь проведения возбуждения не единственный, а существует и другой путь передачи возбуждения - неспецифический. Он обусловлен деятельностью ретикулярной формации. Доказано, что для возникновения слухового или любого другого ощущения недостаточно поступления в кору мозга импульсов, приходящих в неё по специфическому пути. Необходимо, чтобы эти импульсы были усилены волной неспецифического возбуждения из ретикулярной формации (Анохин П.К., 1968). Иными словами, в системе анализаторов не только имеет место односторонняя связь и передача

импульсов от рецептора к клеткам головного мозга, но и существует центробежная ретикуляция возбудимости анализаторов, то есть происходит как восходящая (афферентная), так и нисходящая (эфферентная) передача импульсов от коры к периферическому отделу анализатора.

Таким образом, под влиянием деформации волосков рецепторных клеток при давлении покровной мембраны освобождается электрическая энергия синхронно со звуковыми колебаниями - эти потенциалы в виде микрофонных потенциалов отводятся наилучшим образом от самых волосковых клеток, а также от окна улитки благодаря электропроводимости ушной лимфы. Биотоки являются раздражителями тончайших окончаний веточек кохлеарного нерва, оплетающих волосковые клетки. Эти окончания имеют характер синапсов и возбуждение передаётся при помощи медиаторов (ацетилхолин). Следовательно, спиральный орган работает как детектор, отвечая только на определенный вид энергии (звук), и как трансформатор, превращая звуковую энергию в процесс нервного возбуждения.

Своими опытами по удалению височных долей мозга у собак И.П. Павлов установил, что отдельные элементы слухового анализатора рассеяны по всей коре больших полушарий и в них происходит низший анализ и синтез звуков. Однако высшие процессы анализа и синтеза звуковых раздражений возможны только в центре слухового анализатора, находящегося в коре височных долей мозга.

Воздушная и костная проводимость звука

Необходимо отметить, что кроме воздушной проводимости имеется костная проводимость звука, т.е. проведение звука непосредственно через кости черепа.

Сущность воздушной проводимости сводится к следующему. Колебания мембраны овального окна передаются перилимфе нижней (барабанной) лестницы, а следовательно, и к основной мембране. При колебаниях основной мембраны возникает возбуждение в расположенных на

ней волосковых клетках, являющихся слуховыми рецепторами. В них возникает возбуждение, если они касаются покровной мембраны. Это возбуждение передается в центральную нервную систему. Сущность костной проводимости заключается в том, что звуковые колебания вызывают вибрацию костей черепа и лабиринта, что приводит к повышению давления перелимфы в вестибулярном канале больше, чем в барабанном. Так как перепонка, закрывающая овальное отверстие эластична, а стремячко перекрывает овальное окно, то происходит смещение основной мембраны, как и в случае воздушной передачи звуковых волн. Этот механизм передачи звуковых колебаний имеет значение при погружениях человека под воду

3.5. Бинауральный слух

Определение локализации источника звука возможно с помощью бинаурального слуха, т. е. способности слышать одновременно двумя ушами. Благодаря бинауральному слуху человек способен более точно локализовать источник звука, чем при моноуральном слухе, и определять направление звука. Для высоких звуков определение их источника обусловлено разницей силы звука, поступающего к обоим ушам, вследствие различной их удаленности от источника звука. Для низких звуков важной является разность во времени между приходом одинаковых фаз звуковой волны к обоим ушам. Определение местоположения звучащего объекта осуществляется либо путем восприятия звуков непосредственно от звучащего объекта – первичная локализация, либо путем восприятия отраженных от объекта звуковых волн – вторичная локализация, или эхолокация. При помощи эхолокации ориентируются в пространстве некоторые животные (дельфины, летучие мыши).

Бинауральным слухом называется его способность определять направление прихода звуковой волны, т.е. локализовать положение источника звука в пространстве. Эта способность достигается благодаря

пространственной не совмещенности двух ушей в сочетании с экранирующим влиянием головы. Поэтому всегда имеет место не идентичность возбуждения правого и левого уха. Этот факт обеспечивает человеку возможность воспринимать пространственный звуковой мир и оценивать перемещение источников звука в этом пространстве. К числу основных свойств бинаурального слуха можно отнести:

- пространственную локализацию,
- эффект предшествования,
- бинауральное суммирование громкости,
- бинауральную демаскировку.

Такие возможности слуха достигаются благодаря 3 факторам:

1. Временным – возникающим из-за несовпадения моментов воздействия одинаковых фаз звука на левое и правое ухо.

2. Амплитудным – возникающим из-за неодинаковой величины звуковых давлений на левое и правое ухо вследствие дифракции звуковой волны вокруг головы, например, образования акустической тени со стороны обратной источнику звука.

3. Спектральным – возникающим из-за разницы в спектральном составе звуков, воспринимаемых левым и правым ухом, вследствие не одинакового экранирующего влияния головы и ушных раковин на НЧ и ВЧ составляющие спектра сложного звука.

3.6. Онто- и филогенез слуха

Слуховые плакоды, дающие начало развитию преддверно-улиткового органа - это участки дорсолатеральных линий плакод, протягивающихся по обеим сторонам головы зародыша. Слуховые плакоды располагаются над уровнем первой пары жаберных щелей. Очень рано они погружаются под эктодерму, образуя сначала слуховую ямку, а после отшнуровывания от эктодермы - слуховой пузырек. Последующие преобразования слухового пузырька формируют внутренний, или эпителиальный, лабиринт.

Морфогенез внутреннего лабиринта начинается с развития горизонтальной перетяжки, которая делит слуховой пузырек на верхний отдел - маточку и нижний - мешочек. Разрастания эпителиальной стенки маточки дают начало двум вертикальным полуокружным каналам. Образующиеся в процессе развития каналов выпячивания стенки маточки срastaются по их внутреннему краю; в этих местах эпителий резорбируется, и канал, таким образом, оказывается отделенным от стенки маточки. Кроме двух вертикальных полукружных каналов у большинства позвоночных формируется еще один горизонтальный канал (рис. 21). Только круглоротые из всех ныне живущих позвоночных не имеют полного набора из трех полукружных каналов: у миног развиваются два полукружных канала, а у миксин - лишь один канал.

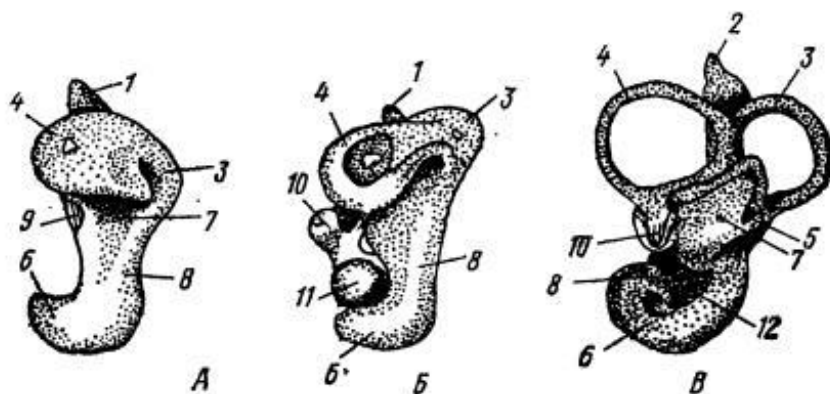


Рис. 21. Развитие внутреннего (эпителиального) лабиринта зародыша человека (по Streeter, 1950); 1- эндолимфатический канал; 2- эндолимфатический мешок; 3- зачаток заднего полукружного канала; 4- зачаток верхнего полукружного канала; 5- зачаток бокового полукружного канала; 6- зачаток улитки; 7- маточка; 8- мешочек; 9- статоакустический ганглий; 10- вестибулярный ганглий; 11- улитковый ганглий; 12- спиральный ганглий.

Помимо полукружных каналов от маточки кверху отрастают эпителиальные эндолимфатические протоки. У акул эндолимфатические протоки открываются наружу, и, таким образом, у них полость внутреннего лабиринта оказывается в прямом сообщении с внешней средой. То же самое имеет место у личинок некоторых сельдевых рыб, у которых эндолимфатические протоки открываются наружу по сторонам от

продолговатого мозга. Однако в этих случаях эндолимфатические протоки вскоре после своего развития утрачивают сообщение с внешней средой, и у взрослых рыб они заканчиваются слепо. У зародышей тетрапод эндолимфатические протоки с самого начала имеют рудиментарный характер и ни на какой стадии развития не сообщаются с наружной средой.

Одновременно с развитием полукружных каналов и эндолимфатического протока в эпителиальных стенках внутреннего лабиринта дифференцируются чувствительно-эпителиальные волосковые клетки. Участки чувствительного эпителия, находящиеся в стенках маточки и мешочка, носят название пятен (*maculae*), а участки чувствительного эпителия, расположенные в начальных, расширенных частях полукружных каналов (ампулах), называются гребнями (*cristae*). Чувствительные волосковые клетки пятен и гребней представляют собой те же самые невромасты, о которых мы говорили в предыдущем разделе. После обособления полукружных каналов и дифференциации макул и крист чувствительного эпителия можно говорить о завершении развития внутреннего лабиринта.

Полость внутреннего лабиринта заполнена жидкостью — эндолимфой, в которой плавают кристаллики углекислого и фосфорнокислого кальция, дающие начало слуховым камешкам — отолитам. У костистых рыб отолиты достигают особенно больших размеров и могут заполнить всю полость мешочка. Появляются отолиты в слуховом пузырьке рыб на очень ранних стадиях развития, до формирования полукружных каналов и до дифференцировки чувствительных клеток макул и крист. В таком виде внутренний лабиринт представляет собой основную часть преддверно-улиткового органа рыб и несет преимущественно функцию органа равновесия. Становление функции слуха у позвоночных связано с развитием особой части внутреннего лабиринта, называемой улитковым протоком. Первые следы морфологического обособления улитковой части лабиринта мы находим в развитии преддверно-улиткового органа хрящевых рыб, у

которых с нижней стороны мешочка образуется разрастание, называемое лагеной. В дистальном конце лагены дифференцируется участок чувствительного эпителия — пятно (макула) лагены. У амфибий и особенно у зауропсид лагена вырастает в вентральном направлении на значительное расстояние, так что ее кончик лежит ниже заднего мозга, на уровне хорды. У зауропсид лагена на конечных стадиях своего развития изгибается, образуя как бы четверть оборота спирали. Тенденция к спиральному изгибанию достигает наибольшей выраженности в развитии внутреннего лабиринта млекопитающих, у которых улитковый проток образует (у разных групп) от полутора до пяти витков и становится похожим на раковину гастропод, отсюда и дано название «улитка».

Все этапы филогенетического развития улиткового протока повторяются в онтогенезе преддверно-улиткового органа млекопитающих. На завершающих стадиях развития улитковый проток млекопитающих оказывается почти полностью отделенным от остальной части лабиринта, с которым его связывает лишь тонкий канал.

Упомянутый выше участок чувствительного эпителия на дистальном конце лагены (макула лагены) развивается у рыб и у большинства тетрапод, за исключением сумчатых и плацентарных млекопитающих. Дополнительно к этому участку у амфибий и у амниот в улитковом протоке развивается новый участок чувствительного эпителия — спиральный орган, который до недавнего времени назывался кортиевым органом. У млекопитающих спиральный орган, несущий функцию восприятия звука, достигает наивысшей сложности организации, тогда как макула лагены полностью исчезает. Чувствительный эпителий спирального органа протягивается по всей длине улиткового протока. Он состоит из тех же опорных и чувствительных волосковых клеток, что и органы боковой линии. Другими словами, спиральный орган представляет собой как бы серию слившихся органов боковой линии (рис. 22).

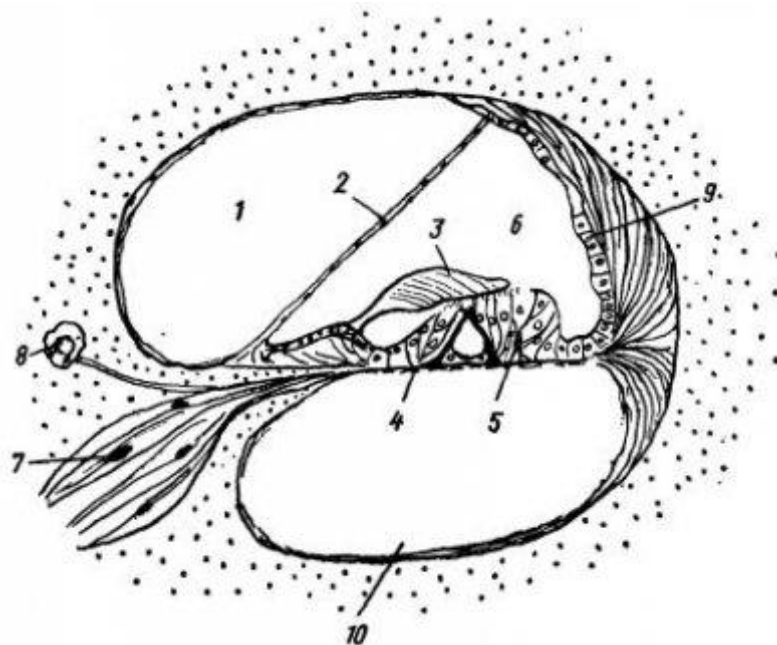


Рис. 22. Схема строения улитки млекопитающего. 1- вестибулярная лестница; 2- вестибулярная мембрана; 3- текториальная мембрана (студенистая масса, соответствующая копуле органа боковой линии); 4- основная мембрана понижена радиальными волокнами-резонаторами; 5- спиральный орган, волосковые клетки кортиева органа соответствуют невромастам боковых органов; 6- улитковый поток; 7- спиральный ганглий; 8- спиральная артерия; 9- секретирующий эпителий; 10- барабанная лестница

Внутренний лабиринт заключен в хрящевую или костную капсулу — наружный лабиринт. Развитие наружного лабиринта начинается сразу после образования слухового пузырька. Индукционные влияния, оказываемые слуховым пузырьком, вызывают скопление вокруг него мезенхимы. Вслед за тем слой мезенхимы, который окружает развивающийся внутренний лабиринт, распадается на два слоя: внутренний, прилежащий к эпителию внутреннего лабиринта, и наружный, в дальнейшем становящийся хрящевым, у многих позвоночных — костным.

Ближайшая к эпителию внутреннего лабиринта мезенхима образует сосудистый слой. Между сосудистым и хрящевым слоями протягиваются обширные пустоты, которые на более поздних стадиях эмбрионального развития сливаются в одну общую полость, со всех сторон окружающую внутренний лабиринт. Эта полость отделяет внутренний эпителиальный лабиринт от наружного хрящевого лабиринта; она заполнена жидкостью — перилимфой.

Через перилимфу протягиваются тяжи соединительной ткани, на которых перепончатый лабиринт как бы подвешен в полости наружного лабиринта и в составе которых к перепончатому лабиринту проходят нервы и сосуды.

Образование полости, отделяющей перепончатый лабиринт от наружного, происходит благодаря тому, что чувствительный эпителий вестибулярно-улиткового органа подавляет развитие в ближайшем соседстве с ним хряща и кости. Точно так же подавляет развитие хряща и кости чувствительный эпителий органов боковой линии. Следовательно, вестибулярно-улитковый орган, представляя собой видоизмененную часть органов боковой линии, сохранил сходство с органами боковой линии не только в тонкой цитологической структуре чувствительных клеток, но и в характере взаимоотношений чувствительного эпителия с окружающими тканями. Внутренний эпителиальный лабиринт вместе с наружным лабиринтом называются внутренним ухом.

У наземных позвоночных в капсуле наружного лабиринта имеются два отверстия, закрытые упругими перепонками. Этими отверстиями, овальным и круглым окошками, лабиринт зародыша примыкает к первому жаберному карману, который у всех тетрапод образует новый, отсутствовавший у рыб отдел звуковоспринимающего аппарата — среднее ухо.

Развитие среднего уха начинается с разрастания энтодермального эпителия стенки жаберного кармана. Разрастания эпителия окружают находящиеся вблизи мезенхимные зачатки слуховых косточек. Последние оказываются, таким образом, помещенными в верхнем отделе первого жаберного кармана, в образующейся полости среднего уха, иначе называемой барабанной полостью. Поскольку полость среднего уха происходит из жаберного кармана, выстилающий ее эпителий имеет энтодермальную природу. Боковая стенка первого жаберного кармана вместе с покровной эктодермой образуют зачаток барабанной перепонки,

отделяющей полость среднего уха от внешней среды. Слуховые косточки (у амфибий и рептилий — одна косточка) крепятся с одной стороны на барабанной перепонке, а с другой — закрывают овальное окошко внутреннего уха. Полость среднего уха сообщается с полостью глотки посредством канала (евстахиевой трубы), который представляет собой рудимент нижнего отдела первого жаберного кармана. Образованием среднего уха завершилась эволюция органа слуха у амфибий и зауропсид, тогда как млекопитающие не удовлетворились достигнутым и добавили к своему органу слуха наружный слуховой проход и ушную раковину.

3.7.Слух у животных

В народных сказках порой встречаются герои с невероятно тонким слухом, слышащие «как трава растёт». Для человека это явное преувеличение. Но вот многие морские обитатели (например, рыбы и медузы) узнают о надвигающейся буре по неслышимым для человеческого уха звукам. На основе изучения этой способности медуз были созданы приборы, предупреждающие о приближении шторма.

Мир звуков у многих животных сильно отличается от нашего. Волк улавливает звук шагов охотника за 50 м. Человек мог бы услышать этот звук лишь в пяти метрах от себя. Лисица находит мышей под толстым слоем снега и наста по их шуршанию. Но дело не только в том, что животные могут слышать очень тихие звуки: они различают такие высокие и низкие звуки, которые человеческое ухо не воспринимает.

Были проведены опыты с муравьями, их стараясь привлечь их внимание голосом, свистками, игрой на скрипке. Но муравьи оставались глухи к этим звуковым сигналам. Оказалось, что все эти звуки находятся для них за пределами слышимости.

Слух собаки тоже отличается от человеческого по диапазону воспринимаемых ею звуков. Порой собак дрессируют с помощью особых

свистков, подающих ультразвуковые сигналы, которых не слышит даже сам дрессировщик. Затем они удивляют зрителей в цирке, точно выполняя не слышимые людям команды

Ультразвук

Кошка ультразвук улавливает в три раза лучше, чем человек, ей ведь надо охотиться за мышами, часто ориентируясь лишь на их тоненький писк. Интересно, что уши наших домашних любимцев всегда бодрствуют, поворачиваясь в разные стороны, независимо друг от друга, на 180 градусов, даже если их обладатель, на первый взгляд, крепко спит.

Но настоящими чемпионами слуха являются дельфины, киты и летучие мыши. И для тех, и для других слух – гораздо более важное чувство, нежели зрение. Дельфины живут в воде. Даже в самой чистой воде дальше 10-20 метров уже ничего не видно. Дельфины и киты полагаются на слух, они «ощупывают» предметы направленным ультразвуковым лучом,

прислушиваясь к отраженному от предметов звуку – эху.



Дельфины генерируют ультразвуковые щелчки в носовых проходах благодаря дыхалу. Эти звуковые волны фокусируются в узкий пучок в куполообразной, заполненной жиром полости, называемой мелон. Этот пучок затем направляется на потенциальные препятствия. Возвратное эхо

достигает внутреннего уха дельфина через акустический канал в его нижней челюсти, которая заполнена жиром. Кашалот может послать сигнал, и эхо этого сигнала вернется к нему от его возможной добычи – кальмара, плывущего в полукилометре от него. Но зато и особый орган, посылающий

сигналы и находящийся в голове, у кашалота огромный – до 5 м в длину; из-за этого голова животного непропорционально велика. Киты используют ультразвуковой шум в качестве оружия, оглушающего рыбу. С 1942 года у исследователей появились сведения, что дельфины и зубатые киты испускают ультразвуковые эхолокационные щелчки, которые используют для навигации и для ловли рыбы в мутной воде. Работая с гавайским вертящимся дельфином (*Stenella longirostris*), исследователь китов профессор Кен Норрис установил, что, направляя ультразвуковые сигналы на косяки рыб, киты могут оглушать и даже иногда убивать рыбу. Эти сигналы заставляют наполненные воздухом плавательные пузыри рыб резонировать так интенсивно, что вибрация, передающаяся тканям тела, дезориентирует рыб. В воде ультразвуковые щелчки вертящегося дельфина идут быстрее, чем в воздухе, и проходят внутрь тела рыбы. Не менее интересным стало открытие того, что дельфины могут использовать не только очень высокие, но и низкочастотные звуки для оглушения добычи. В 2000 году доктор Винсент Жаник изучал обыкновенную афалину (*Tursiops truncatus*) в заливе Мори-Ферт (графство Элгиншир). Он установил, что афалины издают характерный резкий шум из низкочастотных звуков исключительно во время еды. Поскольку сами дельфины нечувствительны к низким частотам, Жаник предполагает, что дельфины издают эти звуковые сигналы для оглушения добычи.

Так же ориентируются в полёте и летучие мыши. Каждую секунду они посылают впереди себя до 60 ультразвуковых сигналов. Услышанное ими эхо может быть порой в миллион раз слабее исходного сигнала. Высокая чувствительность позволяет летучим мышам на полной скорости огибать натянутую капроновую нитку толщиной 0,1 мм и безошибочно ловить в темноте крошечных, весом в тысячные доли грамма, насекомых. Является фантастичным и то, как рыбацкие летучие мыши могут хватать мелких рыбок, проплывающих у поверхности, ориентируясь только по волнению воды, возникающему от движения рыбы. Эти млекопитающие реагируют на

звуковые частоты до, по крайней мере, 100 кГц. В этом случае не хватает времени на биохимические процессы рецепторных взаимодействий и формирование вторичных мессенджеров, которые работают в хемо- и фоторецепции. Воротные механизмы каналов мембраны волосковых клеток должны открываться и закрываться очень быстро. Электрический ответ должен наступать в результате почти мгновенного потока ионов по градиенту концентрации. Где же расположены эти воротные механизмы? Чтобы ответить на этот вопрос, пришлось провести тонкие эксперименты. Вероятно, наибольший ионный поток в ответ на сдвиг наблюдается вблизи от кончика стереоцилии. Было показано, что ответ развивается очень быстро - начинается через несколько микросекунд после включения стимула, а насыщения достигает за прибл. 100 мкс. Проводимость (ок. 50 пСи при 30°C), главным образом, для ионов K^+ , которые, как мы увидим, присутствуют в эндолимфе, в которую погружены стереоцилии, в высокой концентрации. То обстоятельство, что через канал способны проходить и другие катионы, включая Ca^{2+} и даже малые органические ионы, такие как холин, показывает, что канал стереоцилии волосковой клетки имеет достаточно широкую пору - вероятно, ок. 0,7 нм в диаметре. Расчеты показали, что на каждой стереоцилии порядка четырех таких каналов.

Инфразвук

Говорящие жирафа и слоны, которые могут общаться через большие расстояния, - чего только не встретишь в природе!

Согласно всеобщему заблуждению жирафы считаются немыми. Живущие на огромных пространствах и обладающие острым зрением жирафы могут легко видеть друг друга и, кажется, не нуждаются в голосовом общении. Но недавно исследователям удалось услышать разговоры жирафов, записав и прослушав их в инфразвуковом диапазоне. За этим фактом последовало случайное открытие того, что окапи, короткошейный кузен жирафа, живущий в густых джунглях Конго, также общается со

своими сородичами на инфразвуковых частотах. Прослушивая носорогов в зоопарке Сан-Диего, учёные случайно услышали одного из живущих в зоопарке окапи, подающего голос на частоте 7 Гц – ниже той, которую могут слышать леопарды и другие хищники конголезского леса.

Слон был первым наземным млекопитающим, у которого обнаружили способности к инфразвуковому общению. Первые сообщения об этом пришли независимо от двух исследователей в 1981 году. Дальнейшие исследования показали, что слоны издают короткие крики на частотах 14-24 Гц длительностью 5-10 секунд, в течение 10 минут. Учёные обнаружили также важный внешний признак момента, когда слон издаёт звук. У издающего инфразвук слона кожа на бровях дрожит, слегка вибрируя от воздуха, проходящего по носовым ходам. Открытие неизвестной до сих пор способности объяснило существовавшую много лет загадку поведения слонов: каким образом они координируют движение стада, рассредоточенного на больших пространствах. Только распространение инфразвука на большие расстояния может это объяснить. Слоны в Африке могут слышать инфразвуки, издаваемые друг другом на расстоянии 4 км днём, а вечером в результате температурных инверсий в атмосфере, это расстояние увеличивается до 10 км. Слон может с лёгкостью уловить «басы» частотой всего один герц, и не просто услышать столь низкий звук, но еще и вполне нормально на него среагировать, в отличие от человека, на нервную систему которого инфразвуковые колебания могут подействовать крайне отрицательно. Наравне со слонами аналогичным умением слышать очень низкие звуки обладают, как это ни странно, бабочки.

Общение при помощи инфразвука известно теперь у многих африканских стадных млекопитающих, включая носорогов и гиппопотамов. Эта способность отмечена также у некоторых крупных рептилий, таких как аллигаторы и крокодилы.

Последним из видов, демонстрирующих способность слышать звук на сверхнизких частотах, является голубь. Это открытие позволило некоторым

учёным предположить, что птицы способны узнавать инфразвук, создаваемый восходящими потоками горячего воздуха.

Луговые тетерева из Северной Америки издают громкие брачные крики, которые слышны на расстоянии более километра. Поэтому показалось удивительным, что голос глухаря (*Tetraourogallus*) распространяется только на 200 метров. Когда двое британских исследователей записали и проанализировали голос глухаря, они обнаружили, что большая часть глухариной песни состояла из инфразвуков, благодаря чему голос этих птиц распространяется так же далеко, как голоса их американских собратьев.

Органы слуха

На передних лапках кузнечика растут тонкие волоски, а на них, в свою очередь, размещена чувствительная мембрана. Поворачивая лапки в разные стороны, кузнечик великолепно слышит все доносящиеся до него звуки, причем в два с половиной раза лучше, чем человек.

У позвоночных ухо развилось из органа равновесия. Причём ушная раковина, которую мы видим у млекопитающих, возникла в последнюю очередь.

Слушающие лёгкими

Разве возможно, чтобы позвоночное животное слышало, если у него нет не только внешнего, но и среднего уха для проведения звуков окружающего мира во внутреннее ухо? Один из видов, способных на это, - дальневосточная жерлянка (*Bombina orientalis*). Она чувствительна к ряду шумов, возникающих в воздухе, и является разносторонним вокалистом. Но как она определяет звуковые волны? В 1999 году в университете штата Огайо исследователь доктор Эрик Линдквист и доктор Томас Хетерингтон раскрыли этот секрет. Звуковые волны, проходя через рот и кожу, входят в лёгкие, где они резонируют, перед тем как пройти через мягкие ткани вокруг лёгких к внутреннему уху. Эта слуховая система также функционирует и

когда жерлянка находится под водой. Конечно, поскольку звуковые волны проходят по воде быстрее, чем по воздуху, она должна быть здесь более эффективной.

Слушающие кожей

Система органов боковой линии – это разновидность подводного эхолокатора, очень похожая на основанную на эхолокации систему ориентирования летучих мышей. Неспособные слышать ультразвуковые сигналы, отражающиеся от твёрдых объектов, рыбы чувствуют движение волн, отражённое от объектов, расположенных вокруг них под водой. Система органов боковой линии состоит из горизонтального, похожего на трубку канала, расположенного под кожей вдоль боков рыбы и выходящего на голову, где он разделяется на три коротких ответвления. Канал соединён с линией крошечных полостей, открывающихся наружу. В стенках канала располагаются чувствительные органы, известные как органы боковой линии. Орган боковой линии состоит из нескольких соединённых с нервной системой чувствительных клеток, волосовидные отростки которых объединены слизистым выступом, называемым купула. Когда рыба плывёт, её движения создают мелкие волны, которые расходятся во все стороны. Отражаясь от преград, волны возвращаются к телу рыбы, через полости проникают в канал и двигая купулы, приводят в возбуждение чувствительные клетки. Воспринятые таким образом отражённые волны дают рыбе сложную информацию о её окружении.

3.8. Эволюция слуховой системы

Слуховая сенсорная система позвоночных животных

У всех позвоночных животных рецепция звуковых колебаний осуществляется специальными структурами, расположенными во *внутреннем ухе*, или лабиринте. Возникновение лабиринта как замкнутой системы, расположенной глубоко под кожей головы, рассматривают как значительный прогресс в эволюции органов слуха. У самых примитивных

водных позвоночных — круглоротых — уже имеется хорошо развитый лабиринт. У первичноводных позвоночных, так же как и у некоторых животных, ведущих смешанный образ жизни (земноводных), кроме лабиринта в восприятии звуковых колебаний участвуют еще и органы боковой линии. Рецепторные структуры органов боковой линии и внутреннего уха осуществляют различные функции при обнаружении и опознавании акустических сигналов.

Воспринимающие звуковые волны волосковые клетки лабиринта сгруппированы в виде *макул*, прикрытых желатиновидной отолитовой мембраной с одним крупным отолитом или многими мелкими *отокониями* и *папиллами* (от лат. *papilla* -сосочек), с односторонне прикрепленными кроющими образованиями — *текториальными мембранами*.

Ухо первоначально было органом баланса и равновесия. Детектирование звука, которое принимает самодовлеющие формы в мире млекопитающих, и людей в частности - это позднейшее добавление. Мембранное преддверие осталось поразительно неизменным за те полмиллиарда лет, что прошли с возникновения позвоночных. У всех челюстноротых позвоночных добавился еще один полукружный канал, ортогональный тем, которые присутствуют у миноги. Вся система заполнена водным раствором - эндолимфой - и подвешена в полости уха, где она плавает в другом водном растворе - перилимфе. Эти две жидкости радикально различаются по ионному составу. Тогда как перилимфа напоминает другие внеклеточные жидкости и имеет высокую концентрацию Na^+ (150 мМ/л) и низкую - K^+ (3 - 4 мМ/л). Эндолимфа намного более схожа с внутриклеточной средой, будучи богатой K^+ (150 мМ/л) и бедной Na^+ (1 - 2,5 мМ/л). Ионные потоки в стереоцилии (ресничек) , главным образом, - это потоки K^+ . Ниже мы увидим, что стереоцилии простираются в эндолимфу, а необычный ионный состав эндолимфы играет ключевую роль в физиологии внутреннего уха. Наконец, отметим, что, хотя лабиринт свободно плавает в

полости уха, он подвешен к стенкам полости коллагеновыми волокнами. В большинстве случаев простирается от саккулюса (сенсорный эпителий отолитовых органов) до полости черепа, где оканчивается эндолимфатическим мешком. В стенках утрикулюса, и саккулюса располагаются "пятна", содержащие сенсорные волосковые клетки - макулы саккулюса и утрикулюса. Макула утрикулюса лежит в дне компартмента, в макула саккулюса - обычно в вертикальной плоскости - в стенке камеры (рис.23). Макулы иннервированы волокнами, принадлежащими вестибулярному нерву. У рыб есть небольшое удлинение саккулюса - лагена, тоже содержащее сенсорную макулу. Волосковые клетки макул очень похожи на клетки органов боковой линии. Здесь, однако, могут быть выделены 2 типа клеток: волосковые амфороподобные клетки типа 1 и волосковые цилиндрические клетки типа 2. Как и в органах боковой линии, волосковые клетки погружены в желатинозную купулу. В утрикулюсе, саккулюсе и лагене желатинозная купула часто импрегнирована кристаллами CaCO_3 , образующими отолиты или слуховые камешки. Отолит саккулюса обычно развивается в наибольшей степени и у многих костистых рыб почти заполняет собой камеру. Форма отолитов у разных видов рыб настолько специфична, что может быть использована для определения вида.

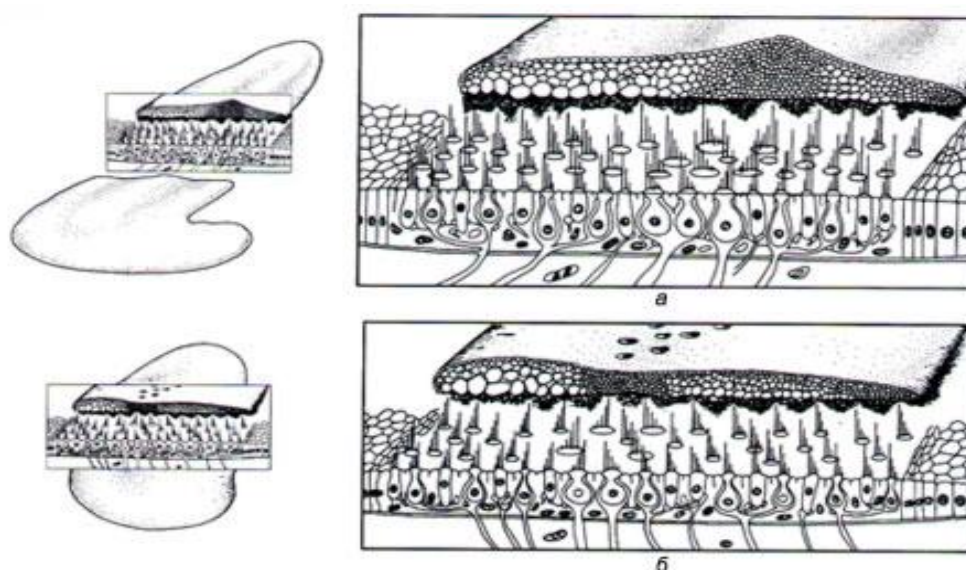


Рис.23. Строение отолитовых органов: (а) саккулюс; (б) утрикулюс

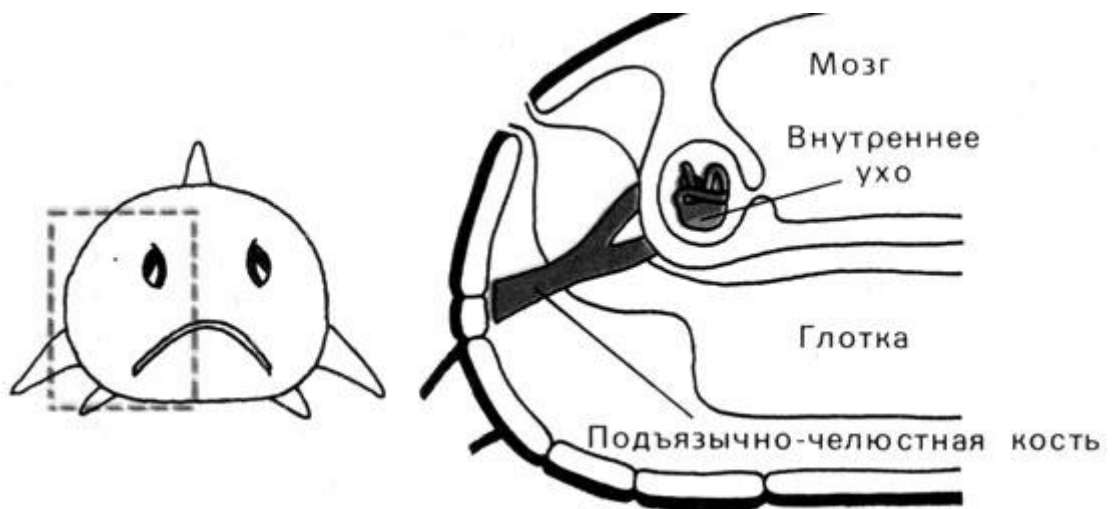


Рис. 24. Орган слуха у рыб

У древних позвоночных ухо было в первую очередь органом равновесия. Как видно на рисунке 24, у рыбы оно состояло только из внутреннего уха. Подъязычно-челюстная кость передавала вибрации воды на внутреннее ухо. Так начинал складываться слуховой аппарат.



Рис. 25. Орган слуха у пресмыкающихся

У наземного пресмыкающегося (рис.25) слуховой аппарат усложнился. Барабанная перепонка передает звуковые волны через среднее ухо (развившееся из подъязычно-челюстной кости рыбы) внутреннему уху. Две кости под барабанной перепонкой образуют челюстной сустав млекопитающих кости, образовывавшие челюстной сустав.



Рис.26. Орган слуха у млекопитающих

Ухо человека - это просто хорошо развитое ухо млекопитающего; оно включает наружное ухо (справа), воспринимающее звуки, канал, передающий их на барабанную перепонку, среднее ухо с тремя косточками и внутреннее ухо, которое дифференцирует частоты и передает информацию мозгу (рис.27).

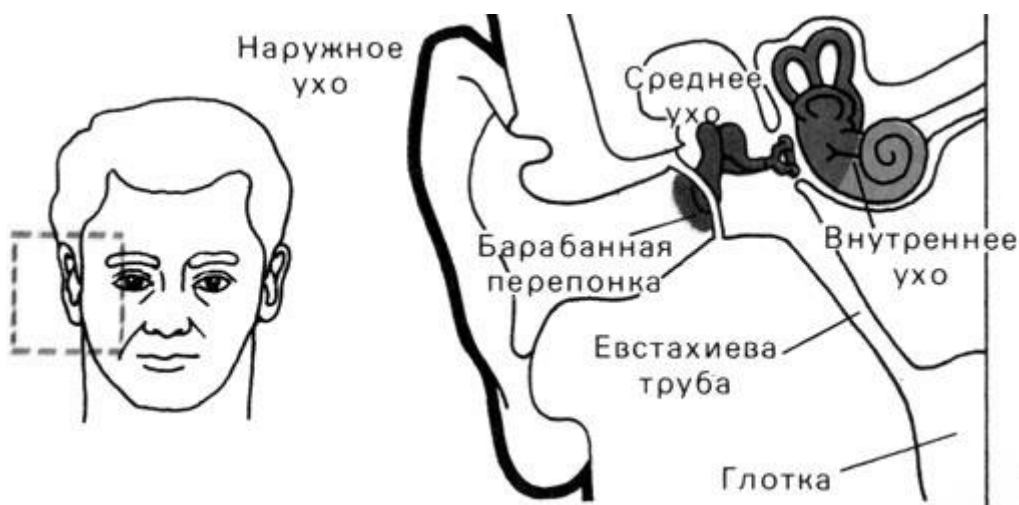


Рис.27. Орган слуха у человека

3.9. Правила гигиены органов слуха

Снижение или потеря слуха ограничивает жизненные возможности человека. Повреждение слуха может произойти на разных участках слуховой сенсорной системы: нарушение передачи звуковых колебаний к внутреннему

уху; изменения во внутреннем ухе, которые приводят к потере чувствительности рецепторов; нарушение передачи нервных импульсов по слуховым путям или повреждение нервных центров в слуховой зоне коры больших полушарий мозга.

Гигиена слуха – это система мер, направленных на охрану слуха; создание оптимальных условий для деятельности слухового анализатора, способствующих нормальному его развитию и функционированию.

Наиболее опасным воздействием на орган слуха обладает шум. Чрезмерный шум ведет к снижению слуха, длительно действующий шум может вызвать нарушение работы сердечно-сосудистой системы, снижает работоспособность. У взрослых уровни шума в 90 дБ, действуя в течение часа, понижают возбудимость клеток коры больших полушарий, ухудшают координацию движения, снижают остроту зрения. При 120 дБ через 4-5 лет происходят изменения со стороны сердечно-сосудистой системы: нарушается ритм сердечной деятельности, изменяется артериальное давление, появляются головные боли, бессонница, расстройства эндокринной системы. А через 5-6 лет – формируется профессиональная тугоухость. Так, если человек находился в течение 6 часов на оживленной улице (90дБ), то у него снижается острота слуха на 3-4%. У детей шум 50 дБ вызывает значимое снижение работоспособности. В 60 дБ – повышается порог чувствительности, снижается внимание.

К мерам профилактики отрицательного воздействия шумов относят:

1. Требования к учебным помещениям:

- Длина класса должна быть не более 8 м, то есть такой, чтобы сидящим последними партами учащимся обеспечить четкое восприятие речи учителя и ясное различение написанного на доске.
- Двери в класс должны быть плотно прикрыты.
- Мастерские, компьютерные классы, гимнастические залы должны размещаться на первом этаже здания или в отдельном крыле.

2. Вдоль периметра школы целесообразна посадка деревьев, а также живой изгороди высотой не менее 6 м.

3. Восстановлению функционального состояния слухового анализатора способствуют перерывы (10-15 минут в тихих комнатах) – на первом году обучения через 50 минут, на втором году – через 1,5 часа, на третьем году – через 2 часа.

4. Речь учителя для наилучшего слухового восприятия учащимися учебного материала должна быть негромкой, ясной, небыстрой, с эмоциональным окрашиванием.

5. Так как во время урока у школьника наибольшая нагрузка падает на слуховую и двигательный анализаторы, а зрительный используется не полностью, то необходимо это учитывать при выборе методов и методических приемов при составлении планов-конспектов и проведении уроков.

Железы внешнего слухового прохода выделяют ушную серу, которая задерживает пыль и микроорганизмы. Если уши продолжительное время не мыть, сера скапливается в чрезмерном количестве, и слух слабнет вследствие образования серной пробки. С таким нарушением нужно обратиться к врачу. Ни в коем случае нельзя прочищать уши самостоятельно, особенно острыми предметами - это может привести к нарушению барабанной перепонки и полной потери слуха.

При некоторых инфекционных заболеваниях (грипп, ангина и т.п.) через слуховую трубку с носоглотки к среднему уху может попасть инфекция. Это может вызвать воспаление среднего уха - отит. В случае его возникновения нужно обратиться к врачу.

Барабанную перепонку можно повредить внезапными слишком сильными звуками. Постоянные производственные и бытовые шумы являются основной причиной ослабления слуха. Чрезмерный шум приводит не только к ослаблению слуха, а и к нарушению психики людей. Особенно это касается резких, ритмических, однообразных звуков. Гигиеническая



норма интенсивности звука составляет около 40 децибел. Для сравнения такую интенсивность имеет тихий разговор, интенсивность звука громкого разговора - 60 децибел, шума транспорта на улице - 70-80 децибел.

Для избежания повреждения слуха нужно соблюдать правила личной гигиены, беречь уши от переохлаждения, своевременно лечить инфекционные заболевания, избегать прослушивание громкой ритмической музыки, особенно через наушники.

Сильный шум очень опасен для слуха, особенно детского и подросткового. Чрезмерно громкие звуки наносят вред находящимся во внутреннем ухе микроскопическим сенсорным рецепторам (их там от 15 до 20 тысяч). Увы, процесс этот необратим. Поврежденные рецепторы больше не смогут передавать звуковую информацию в мозг. Уровень шума измеряется в децибелах (дБ). При 90 дБ может наступить ухудшение слуха, а при 140 дБ возможна акустическая травма и даже потеря слуха. Во время рок-концерта уровень шума может достигать опасных значений, сопоставимых со звуком работающего реактивного двигателя. Меломаны, сами того не подозревая, причиняют огромный вред своему слуху.

MP-3 плеер – постоянный спутник молодых людей. Увы, он тоже не способствует остроте слуха. Ученые измерили уровень шума в ушах среднестатистического меломана. Оказалось, что, по меньшей мере, четверть любителей музыки превышает безопасный уровень громкости, что может вызвать повреждение слуха.

Кстати, от модели наушников тоже многое зависит. Если они маленькие – то уши в опасности! И хотя разница между большими закрытыми наушниками и «таблетками» для ушей составляет примерно 9 дБ, именно столько отличает звук будильника (80 дБ) от шума газонокосилки (90

дБ). К тому же открытые наушники слабо защищают наши уши от посторонних, фоновых шумов, которые не только заставляют меломанов увеличивать громкость музыки, но и дополнительно увеличивают уровень шума. Внутри ушные наушники закрывают внутри звуковой проход, а в наружном звуковом проходе есть железы, которые вырабатывают серу. Наушники давят на кожу наружного звукового прохода, раздражают ее и приводят к тому, что сера наружного звукового прохода вырабатывается все больше и больше и там утрамбовывается.

В Европейском сообществе был принят закон, ограничивающий максимальное звуковое давление, производимое наушниками портативных плееров 100 децибелами, а компания Sony стала применять в своих плеерах систему принудительного ограничения громкости. Тем не менее, мало кто пользуется этой системой, "получается слишком тихо".

Громче всех забили тревогу американские ученые, и это не случайно: всем хотя бы по кинофильмам знаком образ "типичного американского подростка", который не расстаётся с наушниками ни на улице, ни в спортзале, ни в библиотеке. Научный сотрудник университета Пердью Роберт Новак заявляет, что американские врачи начали диагностировать у молодых людей стремительное снижение слуха со скоростью, обычно присущей лишь пожилым пациентам. В ряде случаев это снижение слуха оказывается необратимым и приводит к полной глухоте. Новак напрямую связывает эту тенденцию с постоянным использованием наушников, воспроизводящих музыку с опасной для здоровья громкостью.

Доктор Брайан Флайгор из Гарвардской медицинской школы провел исследование влияния различных типов наушников на здоровье потребителей. Результаты этого исследования были опубликованы в декабрьском номере научного журнала Ear and Hearing за 2004 год. Ученый пришел к выводу, что, как правило, чем меньше головные телефоны, тем выше уровень звукового давления вне зависимости от заданных значений громкости. По сравнению с большими наушниками, в которых ухо

полностью закрыто корпусом, вкладыши такого типа, как, например, поставляемые в комплекте с плеерами Apple iPod, повышают уровень звукового давления на внушительную величину, достигающую 9 дБ.

Цифра может показаться незначительной, если не знать, что децибелы — это логарифмическая единица измерения относительного уровня сигнала. Иными словами, увеличение уровня звукового давления на 9 дБ означает его без малого двукратное увеличение! Для сравнения, максимальный уровень звучания очень громкого мужского пения составляет порядка 90 дБ, а поп-ансамбль со всеми его многочисленными усилительными установками выдает звуковое давление всего на 10 дБ больше.

В ходе другого исследования, проведенного австралийской Национальной акустической лабораторией из Сиднея уже в этом году, выяснилось, что из-за открытого типа массовых наушников-вкладышей, они позволяют слышать то, что происходит вокруг, а это служит стимулом повышения громкости на шумных городских улицах или в транспорте. Результаты исследования, в котором принимали участие австралийские владельцы плееров *iPod* в возрасте от 18 до 54 лет, показали, что около четверти из них выставляют такой уровень громкости, который способен вызвать долговременные повреждения слуха. Как говорится в пресс-релизе Национальной акустической лаборатории, у некоторых поклонников iPod были зафиксированы такие превышения допустимого уровня громкости, которые уже должны были вызвать повреждения слуха.

Александр Евтушенко (журнал *Stereo&Video*, #6, 1997) приводит интересные результаты исследований, в ходе которых установлено, что уровень звукового давления, создаваемый портативной аппаратурой, в области, непосредственно примыкающей к барабанной перепонке, составляет от 70 до 128 дБ. При этом, как показали исследования, любителям рок-музыки свойственно увеличивать необходимый для комфортного прослушивания уровень сигнала на 35-45 дБ (в сто раз!). После плееров с таким уровнем громкости у большинства наблюдалось временное снижение

слуха на 5-10 дБ (в 2-3 раза) на одной или нескольких частотах, причем после 24 часов отдыха показатели слуха пришли в норму. В другой группе после часового прослушивания музыки с уровнем звука от 90 до 106 дБ снижение слуха достигало 30 дБ!

Также ни в коем случае нельзя пользоваться чужими наушниками. Через эти приборы могут передаваться некоторые инфекционные заболевания, которые вызываются грибковыми паразитами. В результате возможно появление зуда, ощущения заложенности уха, снижение слуха.

Но все-таки наушники могут быть полезны. Но только лишь в качестве защиты от шума. Эти приспособления надежно защитят ваши уши при работе с дрелью, электропилой или аппаратурой для газовой сварки. Или изолируют вас от шума, которым досаждают сосед, учинивший в своей квартире грандиозный ремонт с перепланировкой.

Еще один враг острого слуха – никотин. Американские ученые установили, что курение может стать причиной частичной потери слуха к старости. Продолжавшееся пять лет исследование, в ходе которого велось наблюдение за 4 тысячами людей среднего и старшего возраста, показало: курящие граждане в 1,7 раза чаще становятся тугоухими. Кроме того, курение взрослых может быть опасно для детей. Доподлинно известно, что ушные инфекции более распространены у малышей, которые живут в домах, где курят. Даже пары табачного дыма, принесенные родителями в дома на своих волосах и одежде, могут негативно повлиять на здоровье ребенка.

Но есть и другие, на первый взгляд, вроде бы совершенно безобидные привычки. Например, некоторые люди при чихании зажимают нос. Ну и что же в этом плохого? А вот что: во время чихания слизь с большим количеством бактерий (а во время болезни – и вирусов) выходит из носа, и если эту часть лица при этом зажать, то все микробы попадут в полость среднего уха, что может вызвать осложнения. Поэтому ни в коем случае нельзя этого делать.

Во время насморка вредно не только чихать с зажатым носом, но и летать на самолете. Дело в том, что евстахиевы трубы, идущие от задней поверхности горла к среднему уху, могут закупориться под влиянием высокого давления, которое создается в салоне самолета, когда тот идет на посадку. Конечно, в большинстве случаев серьезных последствий для слуха от этого не бывает – разве что в течение нескольких дней беспокоят боли в ушах да временно снижается слух. Но если в результате перепада давления прорвется барабанная перепонка – это очень опасно, поэтому лучше не рисковать и сидеть с насморком дома.

Даже самая невинная процедура – прокалывание ушей – может быть не так уж безобидна, если ее проводит непрофессионал. Как утверждает древнекитайская медицина, на мочке уха расположено больше сотни биологически активных точек, которые «отвечают» за разные органы и участки тела, особенно за глаза, нос и горло. Поэтому, прокалывая уши у неопытного мастера, есть риск попасть «не туда» и приобрести хронические головные боли или насморк и рецидивирующий тонзиллит.

Нарушить слух могут и некоторые лекарства. Большие дозы аспирина, антибиотики, некоторые мочегонные и сердечные препараты могут дать такой побочный эффект. К счастью, в этом случае потеря слуха бывает временной. Но некоторые препараты могут вызывать необратимые нарушения слуха, что служит ограничением к их применению. К таким препаратам относятся, например, антибиотики аминогликозидового ряда. Если при приеме лекарств появляются даже незначительные симптомы ухудшения слуха, следует отказаться от этого лекарства и обратиться к врачу-специалисту.

3.9. Развитие слуховых функций у ребёнка

В развитии человеческого слуха выделяют две системы: систему звуковысотного слуха, обеспечивающего восприятие частоты звука, и

систему речевого, фонематического слуха, обеспечивающего восприятие звуков речи.

Слуховая функция созревает постепенно ещё во внутриутробном периоде и связана с формированием структур органа слуха. Между 20-й и 28-й неделями беременности внешняя акустическая стимуляция начинает вызывать изменение двигательной активности и ритма сердцебиений плода. В амниотической жидкости отмечаются вибрационные звуковые колебания, обусловленные пульсом матери. Брюшная стенка матери снижает интенсивность внешних звуков в зависимости от их силы и частоты на 20-80 дБ.

Таким образом, новорожденный с нормальной слуховой функцией имеет пренатальный специфический слуховой опыт прежде всего в восприятии звуков сердцебиения матери, передаваемых по костно-тканевому пути, а также громких звуков из внешней среды, ослабленных брюшной стенкой матери.

Развитие периферических и подкорковых отделов слухового анализатора в основном заканчивается к моменту рождения, и слуховой анализатор начинает функционировать уже с первых часов жизни ребёнка. При воздействии звуков достаточной громкости у новорожденных можно наблюдать ответные реакции, протекающие по типу безусловных рефлексов и проявляющиеся в виде изменений дыхания и пульса, задержки сосательных движений и пр. Звуки частотой ниже 500 Гц оказывают успокаивающее действие на новорожденных, тогда как более высокочастотные звуки (выше 1000 Гц) усиливают беспокойство и двигательную активность. Кроме того, низкочастотные звуки обладают свойством вызывать более выраженную рефлекторную реакцию. Отмечено, что реакции новорожденного более отчетливы на речеподобные звуки.

В течение первого месяца жизни слуховая система продолжает совершенствоваться и выявляется врожденная приспособленность (адаптация) слуха младенца к восприятию речи. В этот период ребёнок

способен воспринимать голос матери, даже записанный на магнитофон или искаженный фильтрами, лучше, чем незнакомый голос. Ребёнок начинает прислушиваться к голосу взрослых и реагировать на него, что связано уже с достаточной степенью развития корковых отделов анализатора, хотя завершение их развития происходит на довольно поздних этапах онтогенеза.

В конце 1 и 2 месяца жизни у ребенка образуются уже условные рефлексы на звуковые раздражители. Путем многократного подкрепления какого-либо звукового сигнала (например, звука колокольчика) кормлением можно выработать у такого ребенка условную реакцию в виде возникновения сосательных движений в ответ на звуковое раздражение.

В возрасте 2-3 месяцев ребёнок способен воспринимать интервалы между звуками как субъективно значимые величины. Эта генетически заложенная способность человека является необходимым условием для овладения речью, поскольку языковая способность и предусматривает овладение процессом выделения различных элементов речи, имеющих последовательный временной характер. Одновременно ребёнок начинает различать ударение в слове, а также основную частоту голоса говорящего, интонацию и ритм речи.

К 4-6-месячному возрасту у ребенка появляется способность к локализации звуков. Во втором полугодии ребёнок воспринимает определённые звуко-сочетания и связывает их с определёнными предметами или действиями. В возрасте 7–9 месяцев малыш начинает подражать звукам речи окружающих. Постепенно развивается дифференцированное восприятие не только звуков, но и речи, а в связи с этим наступает качественно новый процесс – становление собственной речи ребёнка, к году у него появляются первые слова.

Считается, что дети в возрасте 11-12 месяцев уже чётко реагируют на тихую речь на расстоянии 1,5-3 м, а после 16 месяцев жизни ребёнок выполняет словесные указания с расстояния 4-7 м и хорошо локализует

источник звука. Дети раннего возраста обычно не реагируют на шепот вследствие его малой частотной насыщенности.

В литературе описаны наблюдения за детьми в возрасте 9-18 месяцев, которые имели возможность включать магнитофоны с записанной речью и по желанию выключать их. Все дети проявляли высокую активность в приобретении слуховой информации: в течение дня они слушали речь на протяжении до 3.5 ч. При этом отмечалась высокая избирательность звукоречевого материала. Так, дети предпочитали слушать чужой голос с богатыми интонациями, чем голос матери, говорившей монотонно. С детьми проводилось две беседы: одна многословная, но не несущая смысловой информации, а другая малословная, но богатая интонациями, связанными со смыслом. Сначала все дети слушали первую, но уже через несколько дней – исключительно вторую беседу.

Доказательством важности получения речевой информации в раннем возрасте служат наблюдения за детьми в семьях, члены которых отличались высокой речевой активностью: количественные и качественные голосовые показатели у них были лучше, чем у детей, в семьях которых в самом раннем периоде детства речевому общению с ребенком уделяли мало внимания.

В течение второго и третьего годов жизни, в связи с формированием у ребенка речи, происходит дальнейшее развитие его слуховой функции, характеризующееся постепенным уточнением восприятия звукового состава речи. В конце первого года ребенок обычно различает слова и фразы преимущественно по их ритмическому контуру и интонационной окраске, а к концу второго и началу третьего года он обладает уже способностью различать на слух все звуки речи. При этом развитие дифференцированного слухового восприятия звуков речи происходит в тесном взаимодействии с развитием произносительной стороны речи. Это взаимодействие носит двусторонний характер. С одной стороны, дифференцированность произношения зависит от состояния слуховой функции, а с другой стороны — умение произнести тот или иной звук речи облегчает ребенку различение

его на слух. Следует, однако, отметить, что в норме развитие слуховой дифференциации предшествует уточнению произносительных навыков. Это обстоятельство находит свое отражение в том, что дети 2—3 лет, полностью различая на слух звуковую структуру слов, не могут ее воспроизвести даже отраженно. Если предложить такому ребенку повторить, например, слово **карандаш**, он воспроизведет его как «каландас», но стоит взрослому сказать вместо **карандаш** «каландас», как ребенок сразу же определит фальшь в произношении взрослого.

Можно считать, что формирование так называемого речевого слуха, т. е. способности различать на слух звуковой состав речи и понимать её смысл, заканчивается к началу третьего года жизни. Однако совершенствование других сторон слуховой функции (музыкальный слух, способность к различению всякого рода шумов, связанных с работой некоторых механизмов, и т. п.) может происходить не только у детей, но и у взрослых в связи со специальными видами деятельности.

3.10. Возрастные нарушения слуха

Одним из частных проявлений возрастных изменений в организме является пресбиакузис (от греч. *presbys* - старый, *acusis* - слух) - хроническая прогрессирующая тугоухость, возникающая вследствие инволюционных изменений в органе слуха.

Современное состояние проблемы возрастного снижения остроты слуха позволяет определить пресбиакузис как процесс возрастных изменений слухового анализатора, имеющих дебют в 30-летнем возрасте и быстро прогрессирующих после 50 лет; для людей старше 65 лет пресбиакузис — одно из трех наиболее распространенных хронических заболеваний. При этом известно, что частота нарушений слуха по мере старения организма увеличивается и коррелирует с вестибулярными нарушениями.

Принято считать, что возрастная тугоухость есть результат биологического процесса старения тканей звукового анализатора,

постоянного действия на него внешнего шума и сопутствующих нарушений кровоснабжения в вертебробазилярном бассейне. На снижение слуха в пожилом возрасте влияют и другие причины, в частности, сердечно-сосудистые и эндокринные заболевания. Не исключено, что пресбиакузис генетически детерминирован, а приобретенные в течение жизни заболевания, реологические изменения крови и другие факторы могут только способствовать прогрессированию возрастной тугоухости.

На основании гистологического изучения строения височных костей и мозга людей, имевших при жизни старческую тугоухость и глухоту, А. Сахен полагает, что в основе пресбиакузиса лежат дистрофические и атрофические изменения, обнаруживаемые на протяжении всего звукового анализатора. В результате таких процессов уменьшается число чувствительных клеток и нейронов в спиральном органе и улитковом узле, возникает некроз ядер, уменьшается число пучков и волокон в центрах и проводящих путях, вплоть до слуховой зоны коры полушарий. При этом количество нейронов в центральных отделах анализатора уменьшается намного быстрее, чем количество чувствительных клеток, эфферентных и афферентных волокон в спиральном органе и улитковом узле. Инволюционные структурные изменения происходят и в звукопроводящем аппарате: отмечаются вакуолизация в преддверной стенке улиткового протока, ригидность основной пластинки, ангиосклеротическая дегенерация сосудистой полоски, тугоподвижность суставов слуховых косточек в результате повышения вязкости синовиальной жидкости, атрофии связок и уменьшения массы мышц.

Поскольку перечисленные структурные изменения обычно симметричны, то возрастные нарушения слуховой функции характеризуются примерно одинаковым снижением слуха на оба уха. В такой ситуации важна реабилитация слуха — слухопротезирование, а также использование дополнительных средств реабилитации, например наушников для телевизора.

Стоит отметить, что излечение пресбиакузиса невозможно, так как в результате инволюционных процессов происходят необратимые изменения в структурах органа слуха. Наиболее часто при нейросенсорных нарушениях слуха для замедления дезинтеграционных процессов применяют витамины группы В, обладающие нейротропным действием. Эти витамины входят в схему комплексного лечения больных с нейросенсорной тугоухостью. Хороший эффект витамины группы В у таких больных оказывают в комплексе с магнием. Также в комплексном лечении положительный эффект оказывают витамины-антиоксиданты А, Е и С. Кондуктивная тугоухость обусловлена изменением подвижности барабанной перепонки и цепи слуховых косточек, чаще всего вследствие острого и хронического среднего отита (перфорация барабанной перепонки, рубцы в барабанной полости), отосклероза, нарушения функции слуховой (евстахиевой) трубы, аденоидов и др. Нейросенсорная тугоухость развивается при повреждении чувствительных нервных клеток внутреннего уха, слухового нерва и центральных образований слуховой системы. Причинами этих повреждений в первую очередь являются побочное действие антибиотиков аминогликозидного ряда (неомицина, канамицина, мономицина и др.), стрептомицина и ряда мочегонных препаратов, особенно в сочетании с антибиотиками (снижение слуха могут вызывать препараты салициловой кислоты, но, как правило, слух восстанавливается полностью после их отмены), воздействие промышленного, бытового и транспортного шума, наследственная патология, возрастные атрофические изменения в периферических и центральных отделах слухового анализатора (старческая тугоухость, или пресбиакузис). Нейросенсорная тугоухость может возникать как осложнение некоторых инфекционных болезней (гриппа, скарлатины, кори и др.), а также вследствие интоксикации организма окисью углерода, ртутью, свинцом и др. Наряду с врожденными и хроническими медленно развивающимися формами тугоухости в последние годы стали выделять как самостоятельную нозологическую единицу острую, или внезапную,

нейросенсорную тугоухость. Предполагают, что причиной ее бывают главным образом сосудистые расстройства или воздействие вируса.

3.11. Патология слухового анализатора

Нарушения слуха – это незаметное препятствие, которое может иметь далеко идущие психологические и социальные последствия. Больные со сниженным слухом или страдающие полной глухотой сталкиваются со значительными трудностями. Отрезанные от словесной коммуникации, они во многом утрачивают связь с близкими и другими окружающими их людьми и существенно изменяют свое поведение. С задачами, за решение которых отвечает слух, другие сенсорные каналы справляются крайне неудовлетворительно, поэтому слух – это важнейшее из человеческих чувств, и его потерю нельзя недооценивать. Он требуется не только для понимания речи окружающих, но и для умения говорить самому. Глухие от рождения дети не научаются говорить, так как лишены слуховых стимулов, поэтому глухота, возникающая до приобретения речи, относится к особенно серьезным проблемам. Невозможность говорить приводит к всеобщему отставанию в развитии, уменьшая возможности обучаться. Поэтому тугоухие от рождения дети, должны начинать пользоваться слуховыми аппаратами до 18-месячного возраста.

Дети с нарушением слуха делятся на три категории (классификация):

1. глухие – это дети с тотальным выпадением слуха, среди которых выделяются глухие без речи (рано оглохшие) и глухие, сохранившие речь. К рано оглохшим детям относятся и дети с двусторонним стойким нарушением слуха. У детей с врожденным или приобретенным до речевого развития нарушением слуха, в последствии глухота компенсируется другими анализаторами (наглядно-зрительными образами, вместо словесно-логических). Основная форма общения – мимика и жесты. У детей, сохранивших речь, из-за отсутствия слухового контроля, она нечёткая, смазанная. У детей часто возникают нарушения голоса

(неадекватная высота голоса, фальцет, гнусавость, резкость, неестественность тембра), так же встречаются нарушения речевого дыхания. В психическом плане дети неустойчивы, заторможены, с большими комплексами.

2. позднооглохшие – дети с потерей слуха, но с относительно сохранной речью. Они обучаются в специальных школах по специальным программам с соответствующими ТСО для нормализации остаточного слуха (прибор для вибрации, прибор механической защиты речи). Устная речь воспринимается на слух с искажениями, поэтому возникают трудности в обучении, в подборе восприятия речи, в выражении и проговаривании речи. Эти дети замкнуты, раздражительны, владеют речью с нарушениями лексического и грамматического строя речи.

3. слабослышащие – эти дети с частичной слуховой недостаточностью, затрудняющей слуховое развитие, но сохранившие возможность самостоятельно накапливать речевой запас.

По глубине нарушения слуха выделяют 4 степени:

1. легкая – восприятие шепота на расстоянии 3-6 м, разговорной речи 6-8 м;
2. умеренная – восприятие шепота – 1-3 м, разговорной речи 4-6 м;
3. значительная – восприятие шепота – 1 м, разговорной речи 2-4 м;
4. тяжелая – восприятие шепота – не бол. 5-10 см от уха, разговорной речи – е более 2 метров.

Снижение остроты слуха в силу каких-либо патологических процессов в любом из отделов слухового анализатора (гипоакузия) или потеря слуха – это наиболее частое следствие патологии слухового анализатора. Более редкими формами нарушения слуха являются гиперакузия, когда даже обычная речь вызывает болевые или неприятные звукоощущения (может наблюдаться при поражении лицевого нерва); двоение звука (диплакузия), возникающее при неодинаковом воспроизведении левым и правым ухом высоты звукового сигнала; паракузия – улучшение остроты слуха в шумной обстановке, характерная для отосклероза.

Гипоакузия условно может быть связана с тремя категориями причин:

1. Нарушения проведения звука. Ослабление слуха вследствие механического препятствия для прохождения звуковых волн может быть вызвано накоплением в наружном слуховом проходе ушной серы. Она выделяется железами наружного слухового прохода и выполняет защитную функцию, но, скапливаясь в наружном слуховом проходе, образует серную пробку, удаление которой полностью восстанавливает слух. Сходный эффект даёт и присутствие инородных тел в слуховом проходе, которое особенно часто отмечается у детей. Следует отметить, что основную опасность представляет не столько присутствие инородного тела в ухе, сколько неудачные попытки его удаления.

Нарушение слуха может быть вызвано разрывом барабанной перепонки при воздействии очень сильных шумов или звуков, например, взрывной волны. В таких случаях рекомендуется открывать рот к моменту, когда произойдет взрыв. Частой причиной перфорации барабанной перепонки является ковыряние в ухе шпильками, спичками и другими предметами, а также неумелые попытки удаления инородных тел из уха. Нарушение целостности барабанной перепонки при сохранности остальных отделов слухового органа, сравнительно мало отражается на слуховой функции (страдает лишь восприятие низких звуков). Главную опасность несут последующие инфицирование и развитие гнойного воспаления в барабанной полости. Потеря эластичности барабанной перепонки при воздействии производственных шумов приводит к постепенной потере остроты слуха (профессиональной тугоухости).

Воспаление тимпанально-косточкового аппарата снижает его способности по усилению звука и даже при здоровом внутреннем ухе слух ухудшается.

Воспаления среднего уха представляют опасность для слухового восприятия своими последствиями (осложнениями), которые наиболее часто отмечаются при хроническом характере воспаления (хронический средний

отит). Например, вследствие образования спаек между стенками барабанной полости и перепонкой, подвижность последней снижается, в результате чего возникает ухудшение слуха, шум в ушах. Очень частым осложнением как хронического, так и острого гнойного отита, является прободение барабанной перепонки. Но главная опасность таится в возможном переходе воспаления на внутреннее ухо (лабиринтит), на мозговые оболочки (менингит, абсцесс мозга), либо в возникновении общего заражения крови (сепсиса).

Во многих случаях даже при правильном и своевременном лечении, особенно хронического среднего отита, восстановления слуховой функции в полном объёме не достигается, в силу возникающих рубцовых изменений барабанной перепонки, сочленений слуховых косточек. При поражениях среднего уха, как правило, возникает стойкое понижение слуха, но полной глухоты не наступает, поскольку сохраняется костная проводимость. Полная глухота после воспаления среднего уха может развиваться лишь в результате перехода гнойного процесса из среднего уха во внутреннее.

Вторичный (секреторный) отит является следствием перекрытия слуховой трубы вследствие воспалительных процессов в носоглотке или разрастания аденоидов. Находящийся в среднем ухе воздух частично поглощается его слизистой оболочкой и создаётся отрицательное давление воздуха, с одной стороны, ограничивающее подвижность барабанной перепонки (следствие – ухудшение слуха), а с другой стороны – способствующее пропотеванию плазмы крови из сосудов в барабанную полость. Последующая организация плазменного сгустка может приводить к развитию спаечного процесса в барабанной полости. Особое место занимает отосклероз, заключающийся в разрастании губчатой ткани, чаще всего в области ниши овального окна, в результате чего стремечко оказывается замурованным в овальном окне и теряет свою подвижность. Иногда это разрастание может распространяться и на лабиринт внутреннего уха, что приводит к нарушению не только функции звукопроводения, но и

звукослушания. Проявляется, как правило, в молодом возрасте (15-16 лет) прогрессирующим падением слуха и шумом в ушах, приводя к резкой тугоухости или даже полной глухоте.

Поскольку поражения среднего уха касаются только звукопроводящих образований и не затрагивают звукослушающие нейроэпителиальные структуры, вызываемая ими тугоухость называется кондуктивной. Кондуктивная тугоухость (кроме профессиональной) у большинства больных достаточно успешно корригируется микрохирургическим и аппаратным путем.

2. Нарушения слухослушания звука. В этом случае повреждены волосковые клетки кортиева органа, так что нарушено либо преобразование сигнала, либо выделение нейромедиатора. В результате страдает передача информации из улитки в ЦНС и развивается сенсорная тугоухость. Причина – воздействие внешних или внутренних неблагоприятных факторов: инфекционные заболевания детского возраста (корь, скарлатина, эпидемический цереброспинальный менингит, эпидемический паротит), общие инфекции (грипп, сыпной и возвратный тиф, сифилис); лекарственная (хинин, некоторые антибиотики), бытовая (окись углерода, светильный газ) и промышленная (свинец, ртуть, марганец) интоксикации; травмы; интенсивное воздействие производственного шума, вибрации; нарушение кровоснабжения внутреннего уха; атеросклероз, возрастные изменения.

В силу своего глубокого расположения в костном лабиринте, воспаления внутреннего уха (лабиринтиты), как правило, носят характер осложнений воспалительных процессов среднего уха или мозговых оболочек, некоторых детских инфекций (кори, скарлатины, эпидемического паротита). Гнойные диффузные лабиринтиты в подавляющем большинстве случаев заканчиваются полной глухотой, вследствие гнойного расплавления кортиева органа. Результатом ограниченного гнойного лабиринтита является частичная потеря слуха на те или иные тоны, в зависимости от места поражения в улитке. В некоторых случаях при инфекционных заболеваниях в

лабиринт проникают не сами микробы, а их токсины. Развивающийся в этих случаях сухой лабиринтит протекает без гнойного воспаления и обычно не ведёт к гибели нервных элементов внутреннего уха. Поэтому полной глухоты не наступает, но нередко наблюдается значительное понижение слуха вследствие образования рубцов и сращений во внутреннем ухе. Нарушения слуха возникают вследствие повышения давления эндолимфы на чувствительные клетки внутреннего уха, которое наблюдается при болезни Меньера. Несмотря на то, что повышение давления при этом имеет преходящий характер, снижение слуха прогрессирует не только во время обострений болезни, но и в межприступный период.

3. Ретрокохлеарные нарушения – внутреннее и среднее ухо здоровы, но нарушены либо передача нервных импульсов по слуховому нерву к слуховой зоне коры больших полушарий, либо сама деятельность корковых центров (например, при опухоли головного мозга).

Поражения проводникового отдела слухового анализатора могут возникать на любом его отрезке. Наиболее частыми являются невриты слухового нерва, под которыми понимается воспалительное поражение не только ствола слухового нерва, но и поражения нервных клеток, входящих в состав спирального нервного узла, находящегося в улитке. Нервная ткань очень чувствительна к любым токсическим воздействиям. Поэтому очень частым следствием воздействия некоторых лекарственных (хинин, мышьяк, стрептомицин, салициловые препараты, антибиотики группы аминогликозидов и мочегонные средства) и токсических (свинец, ртуть, никотин, алкоголь, окись углерода и др.) веществ, бактериальных токсинов является гибель нервных ганглиев спирального узла, которая приводит к вторичной нисходящей дегенерации волосковых клеток кортиева органа и восходящей дегенерации нервных волокон слухового нерва, с формированием полного или частичного выпадения слуховой функции. Причём, хинин и мышьяк имеют такое же сродство к нервным элементам слухового органа, как метиловый (древесный) спирт – к нервным окончаниям

в глазу. Снижение остроты слуха в таких случаях может достигать значительной выраженности, вплоть до глухоты, а лечение, как правило, не эффективно. В этих случаях реабилитация больных происходит с помощью тренировки и использования слуховых аппаратов. Заболевания ствола слухового нерва возникают вследствие перехода воспалительных процессов с мозговых оболочек на оболочку нерва при менингите. Проводящие слуховые пути в головном мозгу могут страдать при врождённых аномалиях и при различных заболеваниях и повреждениях мозга. Это, прежде всего, кровоизлияния, опухоли, воспалительные процессы мозга (энцефалиты) при менингите, сифилисе и др. Во всех случаях такие поражения обычно не бывают изолированными, а сопровождаются и другими мозговыми расстройствами.

Если процесс развивается в одной половине мозга и захватывает слуховые пути до их перекреста – полностью или частично нарушается слух на соответствующее ухо; выше перекреста – наступает двустороннее понижение слуха, более выраженное на стороне, противоположной поражению, но полной потери слуха не наступает, т. к. часть импульсов поступает по сохранившимся проводящим путям противоположной стороны.

Повреждение височных долей мозга, где располагается слуховая кора, может происходить при кровоизлияниях в мозг, опухолях, энцефалитах. Затрудняется понимание речи, пространственная локализация источника звука и идентификация его временных характеристик. Однако подобные поражения не влияют на способность различать частоту и силу звука. Односторонние поражения коры ведут к понижению слуха на оба уха, больше – на противоположной стороне. Двусторонних поражений проводящих путей и центрального конца слухового анализатора практически не отмечается.

Дефекты органов слуха:

1. Аллозия – врождённое полное отсутствие или недоразвитие (например, отсутствие кортиева органа) внутреннего уха.

2. Атрезия – заращение наружного слухового прохода; при врождённом характере обычно сочетается с недоразвитием ушной раковины или полным её отсутствием. Приобретённая атрезия может быть следствием длительного воспаления кожи ушного прохода (при хроническом гноетечении из уха), либо рубцовых изменений после травм. Во всех случаях к значительному и стойкому понижению слуха ведёт лишь полное заращение слухового прохода. При неполных заращениях, когда в слуховом проходе имеется хотя бы минимальная щель, слух обычно не страдает.

3. Оттопыренные ушные раковины, сочетающиеся с увеличением их размера – макротия, или маленькими размерами ушной раковины – микроотия. Ввиду того, что функциональное значение ушной раковины невелико, все её заболевания, повреждения и аномалии развития, вплоть до полного отсутствия, не влекут за собой существенного нарушения слуха и имеют в основном лишь косметическое значение.

4. Врожденные свищи – незаращение жаберной щели, открытой на передней поверхности ушной раковины, несколько выше козелка. Отверстие малозаметно и из него выделяется тягучая, прозрачная жидкость желтого цвета.

5. Врождённые аномалии среднего уха – сопутствуют нарушениям развития наружного и внутреннего уха (заполнение барабанной полости костной тканью, отсутствие слуховых косточек, сращивание их). Причина врождённых дефектов уха чаще всего кроется в нарушениях хода развития зародыша. К таким факторам относится патологическое воздействие на зародыш со стороны организма матери (интоксикации, инфицирование, травмирование плода). Известную роль играет и наследственное предрасположение.

От врождённых дефектов развития следует отличать повреждения органа слуха, возникающие во время родового акта. Например, даже травмы внутреннего уха могут быть следствием сдавления головки плода узкими

родовыми путями или последствиями наложения акушерских щипцов при патологических родах.

Врожденная глухота или тугоухость – это либо наследственное нарушение эмбриологического развития периферической части слухового анализатора или отдельных его элементов (наружное, среднее ухо, костная капсула лабиринта, кортиева орган); либо нарушения слуха, связанные с вирусными инфекциями, перенесенными беременной в ранние сроки (до 3-х месяцев) беременности (корь, грипп, паротит); либо последствия поступления в организм беременных токсичных веществ (хинин, салициловые препараты, алкоголь). Врожденное снижение слуха обнаруживается уже в первый год жизни ребенка: он не переходит от «гуления» к произнесению слогов или простых слов, а, напротив, постепенно полностью замолкает. Кроме того, самое позднее, к середине второго года нормальный ребенок научается поворачиваться по направлению к звуковому стимулу. Роль наследственного (генетического) фактора в качестве причины врожденных нарушений слуха в прежние годы несколько преувеличивалась. Однако этот фактор, несомненно, имеет некоторое значение, т. к. известно, что у глухих родителей дети с врожденным дефектом слуха рождаются чаще, чем у слышащих.

Субъективные реакции на шум. Помимо звуковой травмы, т. е. объективно наблюдаемого повреждения слуха, длительное пребывание в среде, «загрязненной» избыточными звуками («звуковой шум»), ведет к повышению раздражительности, ухудшению сна, головным болям, повышению артериального давления. Дискомфорт, вызываемый шумом, в значительной степени зависит от психологического отношения субъекта к источнику звука. Например, жильца дома может раздражать игра на пианино двумя этажами выше, хотя уровень громкости объективно невелик и у других жильцов жалоб не возникает.

Глава 4. Вестибулярная сенсорная система

Вестибулярная сенсорная система служит для анализа положения и движения тела в пространстве. Это одна из древнейших сенсорных систем, развившаяся в условиях действия силы тяжести на земле. Импульсы вестибулярного аппарата используются в организме для поддержания равновесия тела, для регуляции и сохранения позы, для пространственной организации движений человека.



Рис.28. Перепончатый лабиринт вестибулярного аппарата

4.1. Общий план организации вестибулярной системы

Так же как улитка, вестибулярный аппарат представляет собой перепончатый лабиринт, находящийся в костном лабиринте. На каждой стороне головы вестибулярный аппарат образован тремя полукружными каналами [горизонтальным, вертикальным передним (верхним) и вертикальным задним] и двумя отолитовыми органами (рис.28).

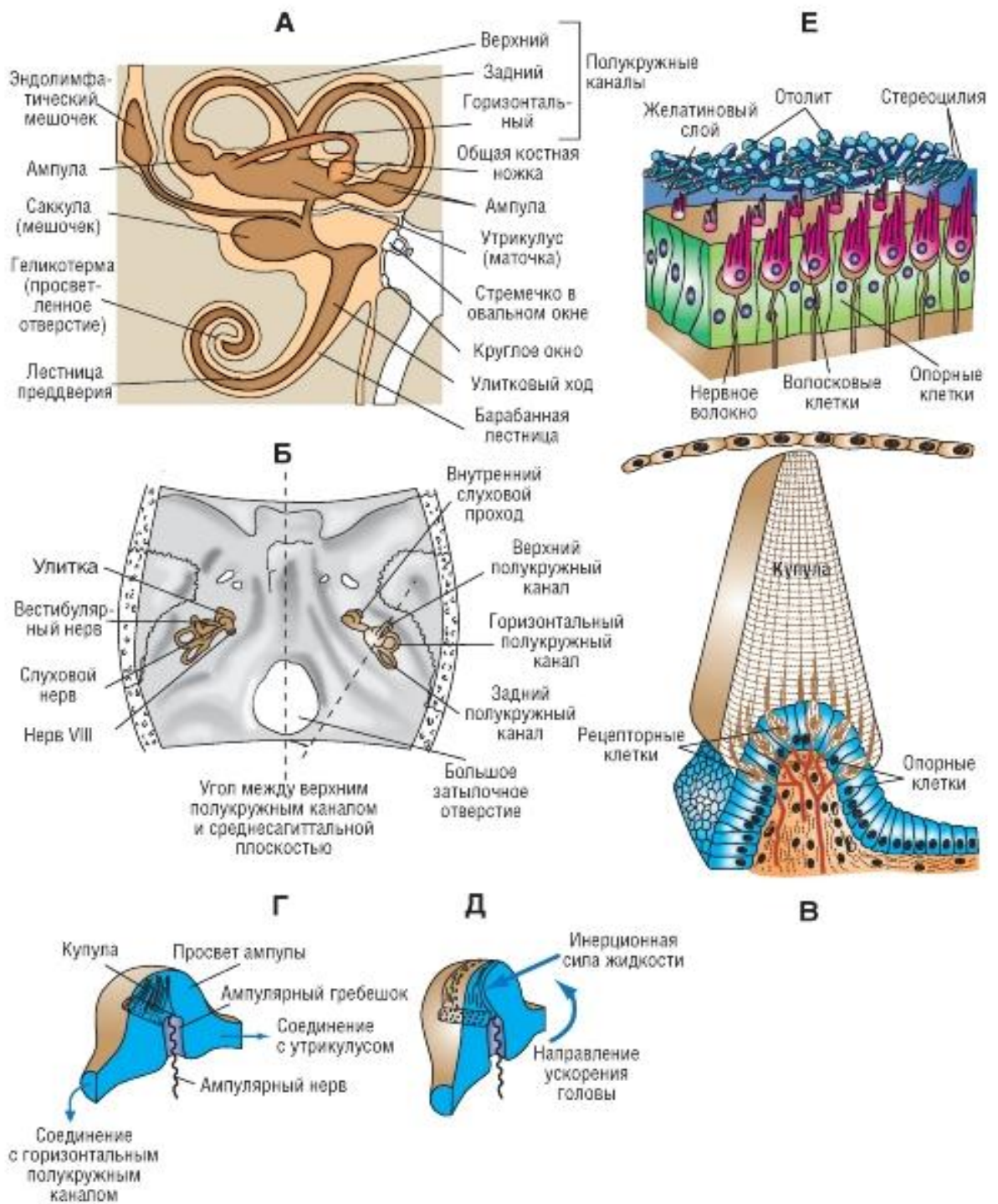
Все эти структуры погружены в перилимфу и заполнены эндолимфой. В состав отолитового органа входят утрикулус (*utricle* - эллиптический мешочек, маточка) и саккулус (*sacculus* - сферический мешочек). Один конец каждого полукружного канала расширен в виде ампулы. Все полукружные каналы входят в утрикулус. Утрикулус и саккулус сообщаются между собой через соединяющий проток (*ductus reuniens*). От него берет начало эндолимфатический проток (*ductus endolymphaticus*), заканчивающийся эндолимфатическим мешком, образующим соединение с улиткой. Через это соединение в вестибулярный аппарат поступает эндолимфа, секретиремая сосудистой полоской улитки. Каждый из полукружных каналов одной стороны головы расположен в той же плоскости, что и соответствующий ему канал другой стороны. Благодаря этому корреспондирующие участки сенсорного эпителия двух парных каналов воспринимают движения головы в любой плоскости. На рисунке 29 - Б показана ориентация полукружных каналов по обе стороны головы; обратите внимание, что улитка находится рострально от вестибулярного аппарата и что верхушка улитки лежит латерально. Два горизонтальных канала по обе стороны головы образуют пару, так же как два вертикальных передних и два вертикальных задних канала. У горизонтальных каналов есть интересная особенность: они находятся в плоскости горизонта при наклоне головы на 30°. Утрикулус ориентирован почти горизонтально, а саккулус - вертикально. Ампула каждого полукружного канала содержит сенсорный эпителий в виде так называемого ампулярного гребешка (*crista ampullaris*) с вестибулярными волосковыми клетками (схема разреза через ампулярный гребешок представлена на рис. 29- В). Они иннервируются первичными афферентными волокнами вестибулярного нерва, составляющего часть VIII черепного нерва. Каждая волосковая клетка вестибулярного аппарата, подобно аналогичным клеткам улитки, несет на своей верхушке пучок стереоцилий (ресничек). Однако, в отличие от клеток улитки, вестибулярные волосковые клетки еще

имеют одиночную киноцилию. Все реснички ампулярных клеток погружены в желеобразную структуру - купулу, которая располагается поперек ампулы, полностью перекрывая ее просвет. При угловом (вращательном) ускорении головы купула отклоняется; соответственно сгибаются реснички волосковых клеток. У купулы такой же удельный вес (плотность), как у эндолимфы, поэтому на нее не влияет линейное ускорение, создаваемое силой тяжести (гравитационное ускорение). На рисунке 29- Г, Д представлено положение купулы до поворота головы (Г) и во время поворота (Д).

Сенсорный эпителий отолитовых органов это пятно эллиптического мешочка (*macula utriculi*) и пятно сферического мешочка (*macula sacculi*) (рис. 29-Е). Каждая макула (пятно) выстлана вестибулярными волосковыми клетками. Их стереоцилии и киноцилия, так же как реснички волосковых клеток ампулы, погружены в желеобразную массу. Отличие желеобразной массы отолитовых органов в том, что она содержит многочисленные отолиты (мельчайшие «каменистые» включения) - кристаллы карбоната кальция (кальцита). Желеобразная масса вместе с ее отолитами называется отолитовой мембраной. За счет присутствия кристаллов кальцита удельный вес (плотность) отолитовой мембраны примерно в два раза выше, чем у эндолимфы, поэтому отолитовая мембрана легко сдвигается под действием линейного ускорения, создаваемого силой тяжести. Угловое ускорение головы к такому эффекту не приводит, поскольку отолитовая мембрана почти не выступает в просвет перепончатого лабиринта.

Рис.29. Вестибуляторная система

А - строение вестибулярного аппарата. Б - вид сверху на основание черепа. Заметна ориентация структур внутреннего уха. Обратите внимание на пары контралатеральных полукружных каналов, находящиеся в одной плоскости (по два горизонтальных, верхних - передних и нижних - задних канала). В - схема разреза через ампулярный гребешок. Стереоцилии и киноцилия каждой волосковой клетки погружены в купулу. Положение купулы до поворота головы (Г) и во время поворота (Д). Е - строение отолитовых органов



4.2. Иннервация сенсорного эпителия вестибулярного аппарата

Тела клеток первичных афферентных волокон вестибулярного нерва располагаются в ганглии Scarpaе. Так же как нейроны спирального ганглия, это биполярные клетки; их тела и аксоны миелинизированы. Вестибулярный нерв посылает отдельную ветвь к каждой макуле сенсорного эпителия (рис. 30- А). Вестибулярный нерв идет вместе с улитковым и лицевым нервами во внутреннем слуховом проходе (*meatus acusticus internus*) черепа.

Вестибулярные волосковые клетки делят на два типа (рис. 30- Б). Клетки I типа имеют форму колбы и образуют синаптические соединения с бокаловидными окончаниями первичных афферентов вестибулярного нерва. Клетки II типа цилиндрические, их синаптические контакты находятся на тех же первичных афферентах. Синапсы вестибулярных афферентных волокон расположены на окончаниях первичных афферентов клеток I типа. С клетками II типа вестибулярные афферентные волокна образуют прямые синаптические контакты. Такая организация аналогична рассмотренной выше при описании контактов афферентных и эфферентных волокон улиткового нерва с внутренними и наружными волосковыми клетками кортиева органа. Присутствием эфферентных нервных окончаний на клетках II типа может объясняться нерегулярность разрядов в афферентах этих клеток.

Рис. 30. А - иннервация перепончатого лабиринта. Б - вестибулярные волосковые клетки I и II типов. На врезке справа: вид сверху на стереоцилии и киноцилии. Обратите внимание, где находятся контакты афферентных и эфферентных волокон

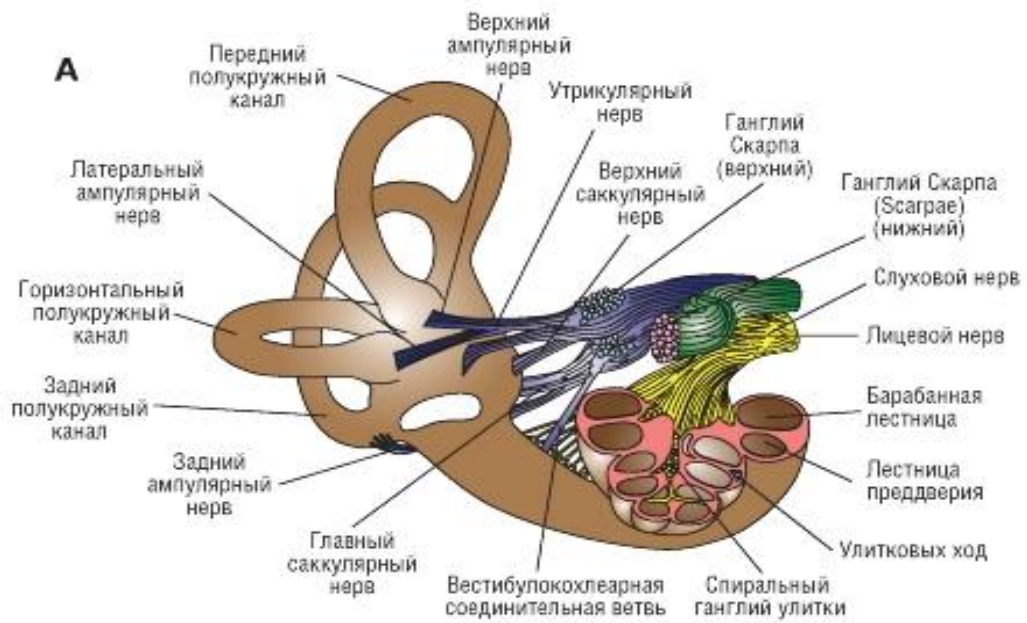


Рис.30. Иннервация сенсорного эпителия вестибулярного аппарата

Преобразование (трансдукция) вестибулярных сигналов

Так же как у волосковых клеток улитки, мембрана вестибулярных волосковых клеток функционально поляризована. Когда стереоцилии

сгибаются в сторону самой длинной реснички (киноцилии), возрастает катионная проводимость мембраны верхушки клетки, и вестибулярная волосковая клетка деполяризуется (рис. 31- В). И наоборот, при наклоне стереоцилий в противоположную сторону происходит гиперполяризация клетки. Из волосковой клетки тонически (постоянно) высвобождается возбуждающий нейромедиатор (глутамат либо аспартат), так что афферентное волокно, на котором эта клетка образует синапс, генерирует импульсную активность спонтанно, при отсутствии сигналов. При деполяризации клетки увеличивается высвобождение нейромедиатора, и частота разряда в афферентном волокне возрастает. В случае гиперполяризации, наоборот, высвобождается меньшее количество нейромедиатора, и частота разряда снижается вплоть до полного прекращения импульсации.

Полукружные каналы

Как уже говорилось, при поворотах головы волосковые клетки ампулы получают сенсорную информацию, которую они направляют в головной мозг. Механизм этого явления заключается в том, что угловые ускорения (повороты головы) сопровождаются сгибанием ресничек на волосковых клетках ампулярного гребешка и как следствие сдвигом мембранного потенциала и изменением количества высвобождаемого нейромедиатора. При угловых ускорениях эндолимфа в силу своей инерции смещается относительно стенки перепончатого лабиринта и давит на купулу. Сдвиговое усилие заставляет реснички сгибаться. Все реснички клеток каждого ампулярного гребешка ориентированы в одинаковом направлении. В горизонтальном полукружном канале реснички обращены к утрикулусу, в ампулах двух других полукружных каналов - от утрикулуса.

Изменения разряда афферентов вестибулярного нерва под действием углового ускорения можно обсудить на примере горизонтального полукружного канала. Киноцилии всех волосковых клеток обычно обращены к утрикулусу. Следовательно, при сгибании ресничек к утрикулусу частота

афферентного разряда повышается, а при их сгибании от утрикулуса - снижается. При повороте головы налево эндолимфа в горизонтальных полукружных каналах смещается вправо. В результате реснички волосковых клеток левого канала сгибаются в сторону утрикулуса, а в правом канале - от утрикулуса. Соответственно частота разряда в афферентах левого горизонтального канала повышается, а в афферентах правого - уменьшается.

Рис. 31. Механические преобразования в волосковых клетках.

А - Волосковая клетка; Б - Положительная механическая деформация; В - Отрицательная механическая деформация; Г - Механическая чувствительность волосковой клетки; Д - функциональная поляризация вестибулярных волосковых клеток.

При сгибании стереоцилий по направлению к киноцилии волосковая клетка деполяризуется и в афферентном волокне возникает возбуждение. При сгибании стереоцилий в сторону от киноцилии волосковая клетка гиперполяризуется и афферентный разряд ослабевает или прекращается

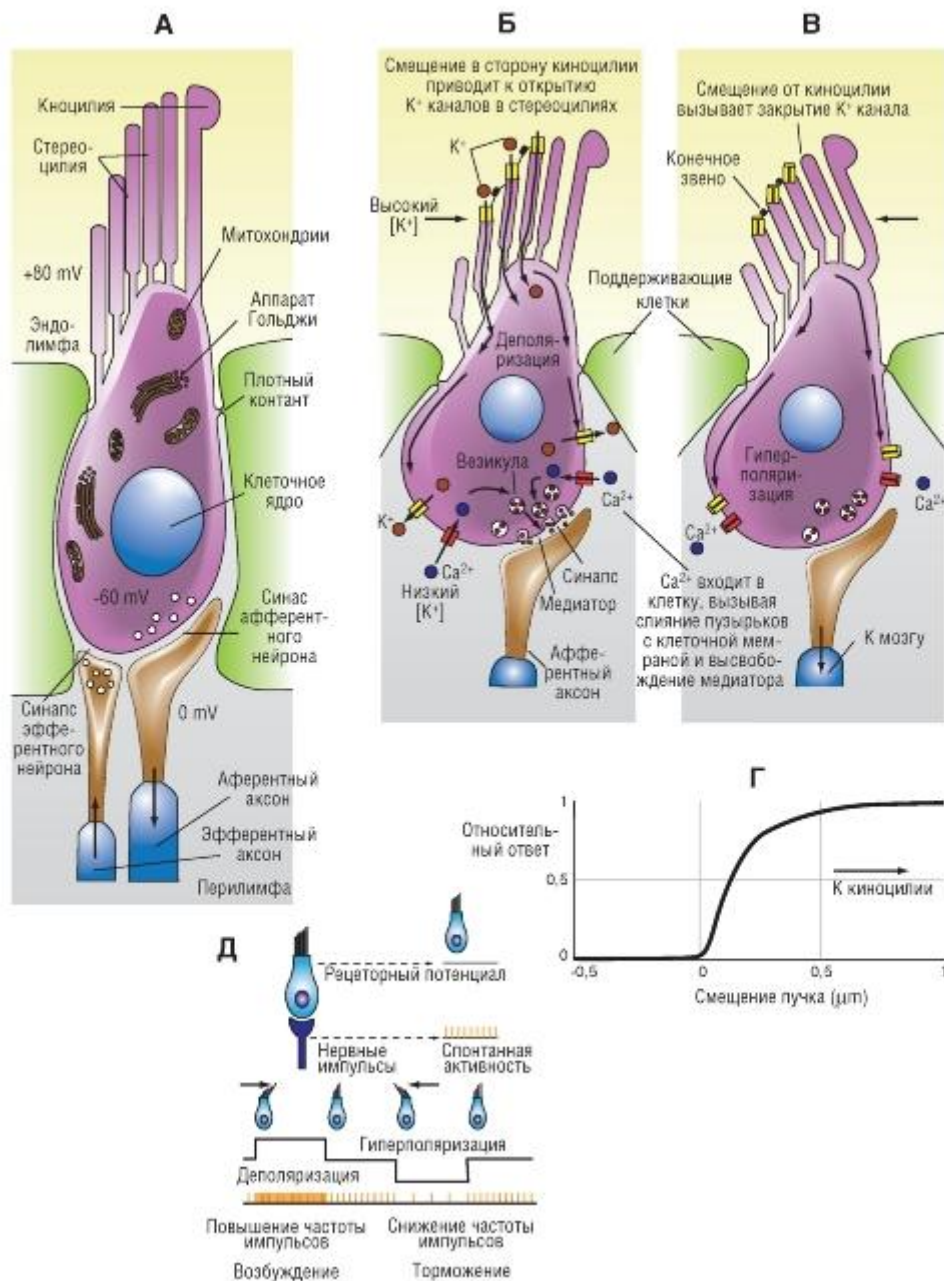


Рис.31. Механические преобразования в волосковых клетках

Проводниковый отдел начинается от рецепторов волокнами биполярной клетки (первого нейрона) вестибулярного узла, расположенного в височной кости, другие отростки этих нейронов образуют вестибулярный нерв и вместе со слуховым нервом в составе 8-ой пары черепно-мозговых нервов входят в продолговатый мозг; в вестибулярных ядрах продолговатого мозга находятся вторые нейроны, импульсы от которых поступают к третьим

нейронам в таламусе (промежуточный мозг);

Корковый отдел представляют четвертые нейроны, часть которых представлена в проекционном (первичном) поле вестибулярной системы в височной области коры, а другая часть — находится в непосредственной близости к пирамидным нейронам моторной области коры и в постцентральной извилине (рис. 32). Точная локализация коркового отдела вестибулярной сенсорной системы у человека в настоящее время не установлена.

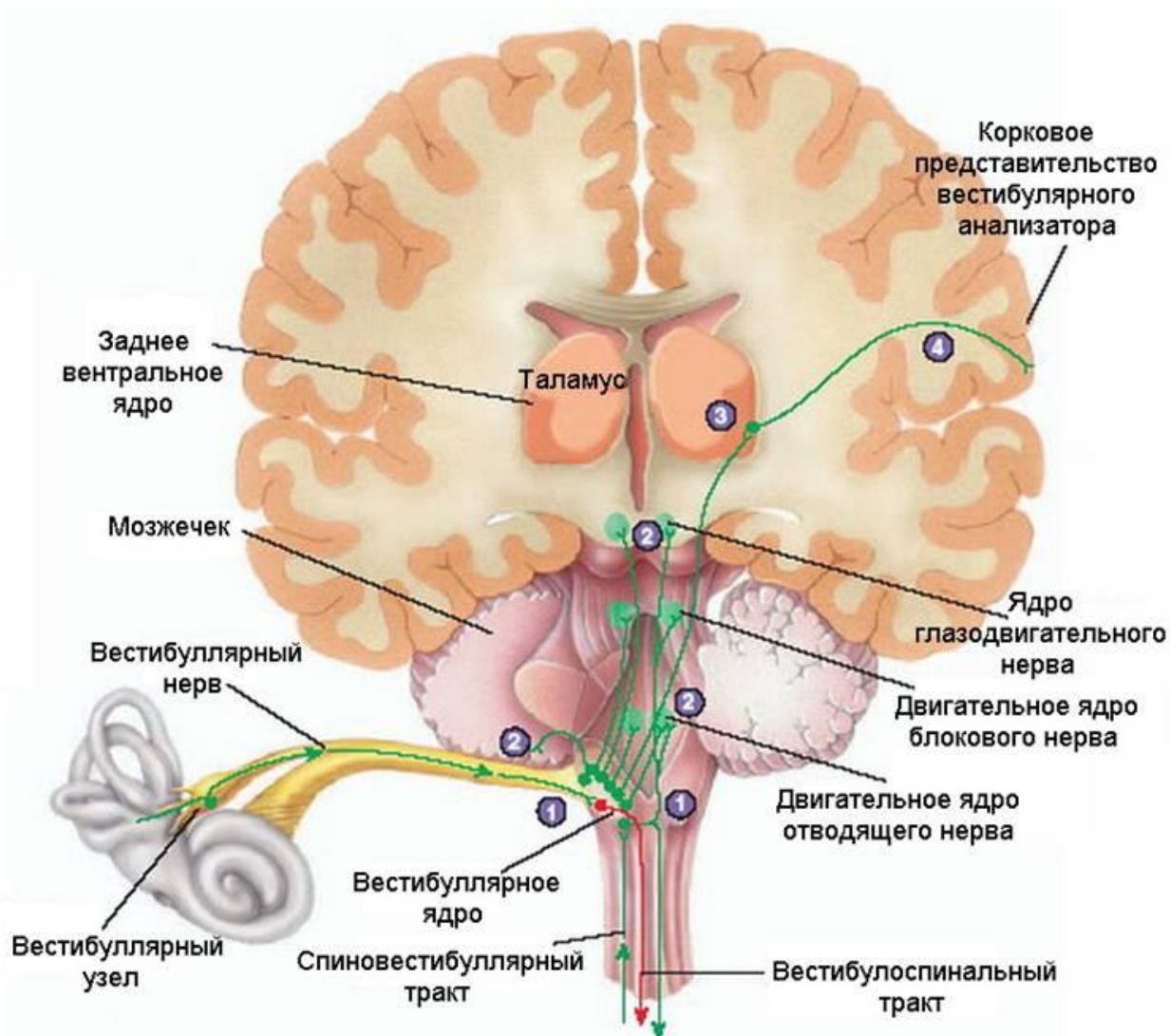


Рис.32. Корковый отдел вестибулярной сенсорной системы

Некоторые волокна вестибулярных нервов идут к разным центрам мозжечка. Нервные волокна вестибулярных ядер контактируют с многими

отделами ЦНС: с α - и γ -мотонейронами мышц-разгибателей, ядрами глазодвигательного нерва, мозжечка, ретикулярной формации, с таламусом и гипоталамусом. Вследствие этого при интенсивном раздражении рецепторов вестибулярного анализатора возникают не только соответствующие моторные рефлексы, а и нистагм глаз, вегетативные реакции (изменение частоты сердечных сокращений, сужение сосудов кожи, усиленное потовыделение, тошнота и т.п.), что характерно для так называемой морской болезни.

Вследствие контакта нейронов вестибулярного нерва с двигательными центрами ствола мозга, мозжечка зарождается много двигательных рефлексов, направленных на поддержание позы. Тем не менее афферентные импульсы от вестибулярных рецепторов не могут дать точного представления о положении тела в пространстве, поскольку угол поворота головы через подвижность в шейном сочленении не всегда отвечает положению корпуса. Поэтому при зарождении моторных рефлексов в центрах ствола мозга (рядом с рецепцией вестибулярных нервов) используется афферентация шейных проприорецепторов, которые информируют о положении головы.

Импульсы от вестибулярного аппарата поступают в таламус, а оттуда к постцентральной извилине коры большого мозга, где анализируется информация, которая поступила, и осознается ориентация в пространстве.

Вестибулярные реакции

Афферентные импульсы от вестибулярных рецепторов не могут дать точного представления о положении тела в пространстве, поскольку угол поворота головы из-за подвижности в шейном сочленении не всегда отвечает положению корпуса. Поэтому при зарождении рефлексов в центрах ствола мозга (наряду с рецепцией вестибулярных нервов) используется афферентация с шейных проприорецепторов, которые информируют о положении головы.

Импульсы от вестибулярного аппарата поступают в таламус, а оттуда к постцентральной извилине коры большого мозга, где анализируется информация, которая поступила, и осознается ориентация в пространстве.

Соматические вестибулярные реакции - это двигательные рефлексы, которые возникают вследствие раздражения вестибулярного аппарата и направлены на поддержание определенного положения тела в пространстве. Они осуществляются при участии двигательных центров ствола мозга, мозжечка, таламуса и постцентральной извилины коры большого мозга, где осознается ориентация в пространстве.

К вестибулосоматическим реакциям относят также вестибулярный нистагм - ритмические скачкообразные движения глазных яблок. Он возникает вследствие раздражения рецепторов полукружных каналов. Раздражение горизонтальных каналов вызывает горизонтальный нистагм, сагиттальных - вертикальный, фронтальных - ротаторный. Раздражение отолитового аппарата тормозит проявления нистагма и активирует рефлексы поперечнополосатых мышц.

Вестибулосенсорные реакции проявляются ощущением иллюзорного положения тела в пространстве, головокружением. Возникновение этих реакций связано с чрезмерным раздражением вестибулярных рецепторов, от которых импульсация поступает к ассоциативным зонам коры больших полушарий.

Импульсы от вестибулярного аппарата поступают в таламус, а оттуда к постцентральной извилине коры большого мозга, где анализируется информация, которая поступила, и осознается ориентация в пространстве.

Вестибуловегетативные реакции - это комплекс разнообразных по проявлениям реакций, которые возникают при участии вегетативной нервной системы вследствие раздражения вестибулярного аппарата.

Они обеспечивают в норме необходимый уровень обмена веществ в мышечной системе.

При продолжительном и чрезмерном действии вестибулярных раздражителей возможен срыв адаптационных механизмов автономной нервной системы.

Это проявляется повышением тонуса парасимпатической нервной системы. Вследствие этого возникает потливость, побледнение кожи, тошнота, рвота, снижение частоты сердечных сокращений, снижение артериального давления.

4.3. Функциональность вестибулярной системы

Сила инерции, которая возникает при линейных ускорениях во время движений "вверх - вниз", "вперед - назад", действует на эндолимфу и отолитовую мембрану по-разному (рис.33). Более тяжелая, и инерционная мембрана отстает от эндолимфы в начале движения и позднее останавливается в случае торможения. Поэтому именно в эти моменты и создаются условия для возникновения возбуждения.



Рис.33. Отолитовый орган

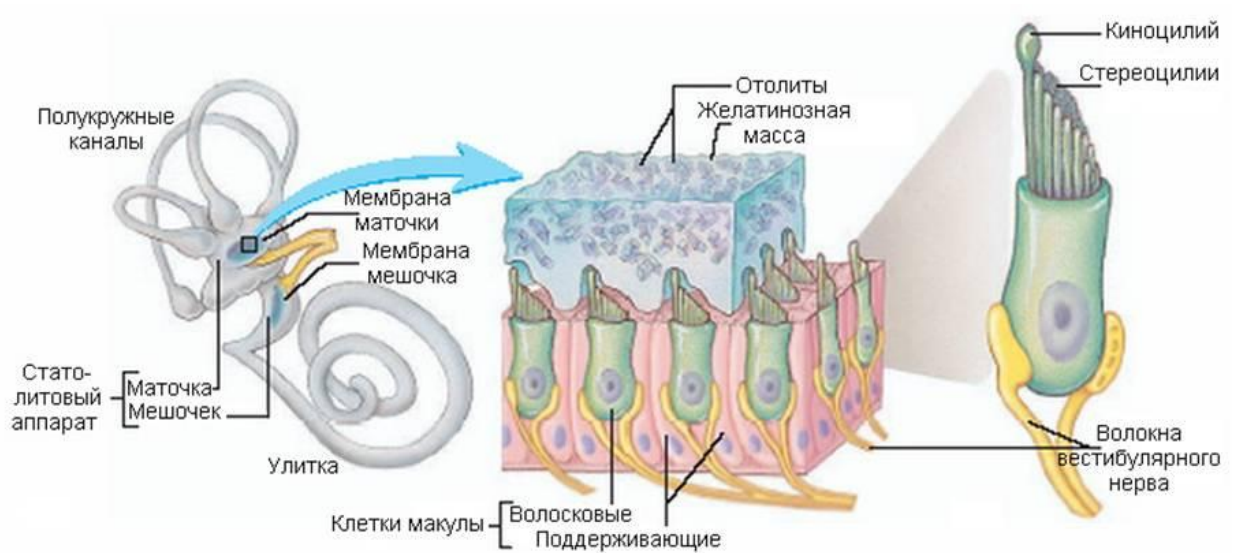
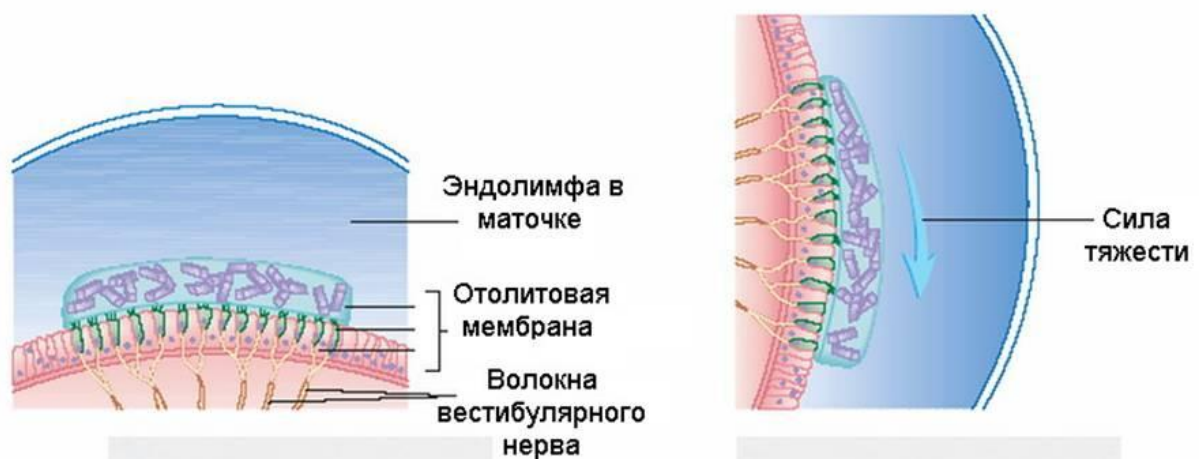


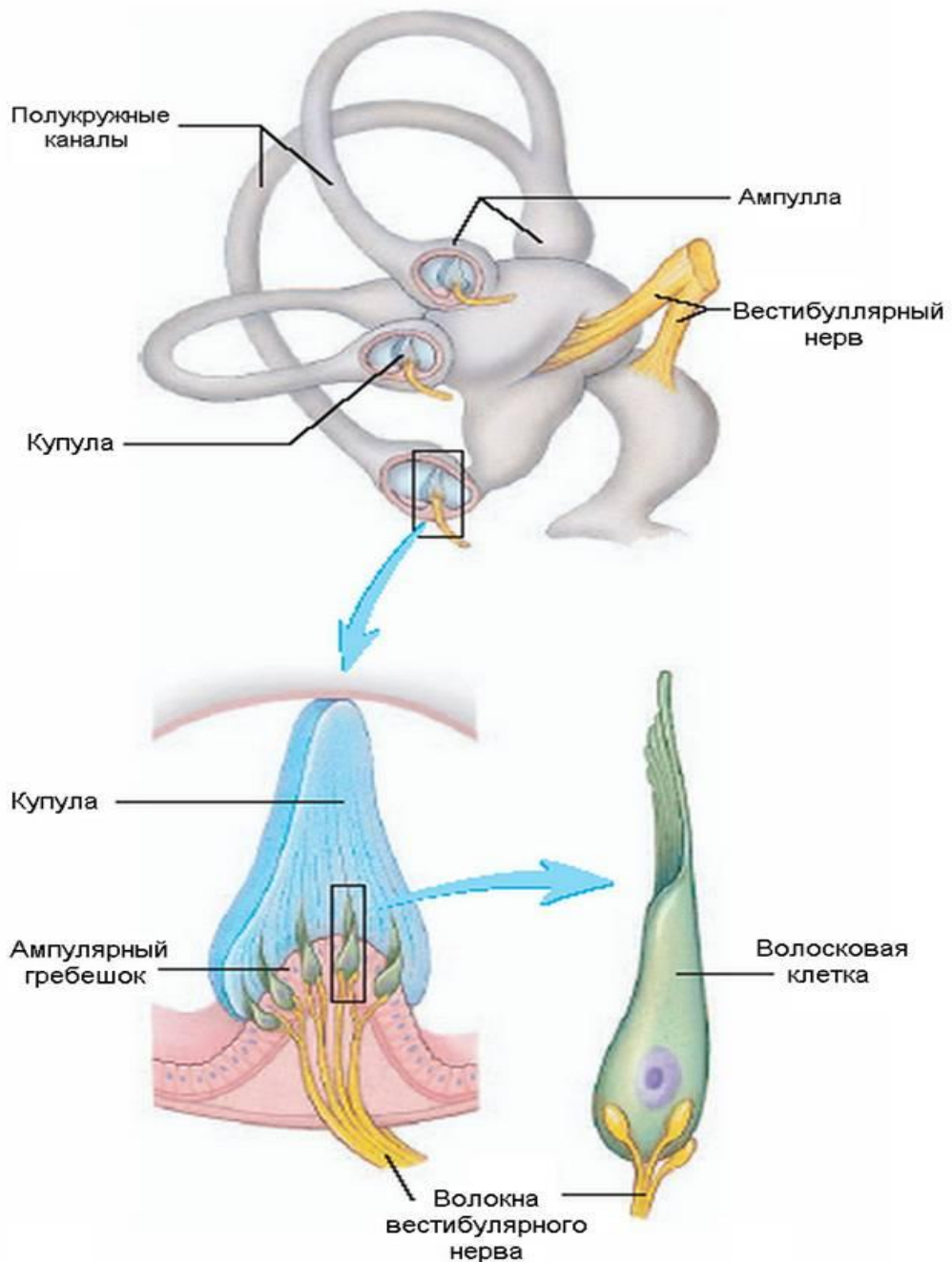
Рис.34. Положение структур маточки и мешочка

Отолитовая мембрана маточки расположена вертикально, а мешочка – горизонтально. В связи с этим начало и окончания горизонтальных движений воспринимаются рецепторами маточки, а вертикальных – мешочка (рис.34).



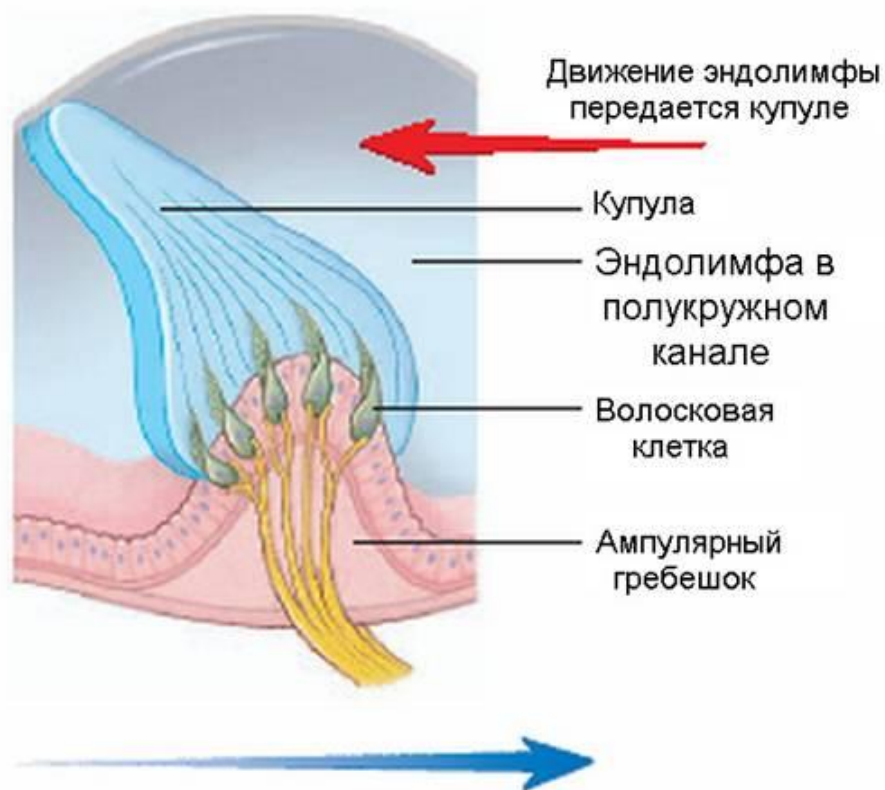
Обычным стимулом для рецепторов полукружных каналов есть угловое ускорение. Здесь волоски рецепторных клеток в каждом канале

сгруппированы в *cristae ampularis*, а их волоски содержатся в желатинозной массе - купуле. Волоски омиваются эндолимфой, удельный вес которой почти такой, как и желатинозной массы.



Тело рецепторной клетки и волоски при вращательном движении головы находятся в разных условиях. Поскольку жидкость (эндолимфа) в начале движения остается еще некоторое время недвижимым относительно твердого матрикса, а останавливается позднее, движение волосков большей мерой зависит от движения эндолимфы, чем движение собственно клеток, которые

крепко соединяются с матриксом. Раздражение в этих рецепторах возникает в начале и в конце вращательных движений головы.



Движение полукружных каналов повторяет движения тела



4.4. Понятие об адекватности вестибулярного раздражителя

Вестибулярный аппарат, будучи связанным с соответственно организованной нервной системой, дает животному не только информацию о его статическом положении в пространстве, но и сведения о параметрах его движения. Снабженный системой рецепторов, вестибулярный аппарат в нормальных условиях реагирует при действии на него адекватного раздражителя. Точное определение адекватного раздражителя вестибулярного аппарата дал В.И. Воячек (1941): "адекватным раздражителем вестибулярного аппарата являются: 1) новые механические силы, начинающие действовать на наше тело, и 2) перемена направления прежних, уже действовавших сил (что однородно).. какой бы вид движения или статических перемещений тела мы ни рассматривали, выходит так, что во всех случаях исходным моментом нужно считать внешнюю силу, измеряемую тем или иным сообщаемым ускорением". (В.И.Воячек. Военная отоларинтология.1941). Следовательно, в качестве адекватного раздражителя вестибулярного анализатора В.И. Воячек рассматривал единый фактор – механическую силу, от параметров которой зависят различные ее производные – направление, ускорение, скорость, путь, которые сами по себе не могут являться раздражителями, то есть носителями энергии. Поскольку установлено, что любое адекватное для вестибулярного аппарата воздействие трансформируется внутри лабиринта в тангенциальное смещение инерциальных структур крист или макул, то это смещение можно рассматривать в качестве связующего звена между внешним воздействием и ответной физиологической реакцией, а его параметры – информацией, определяющей свойства реакции. Иначе говоря, вестибулярный аппарат выделяет в адекватном раздражителе для дальнейшего его анализа ряд параметров и, прежде всего такие, как направленность действия силы, ее величина и время действия. Фактор направленности является универсальной характеристикой адекватного раздражителя вестибулярного анализатора, информация о которой учитывается всеми звеньями сенсомоторной системы

– от инерциальных систем датчика (эндолимфа в полукружных каналах, отолиты в мешочках преддверия) до ответных моторных реакций. Количественный показатель, выраженный величиной силы ответной реакции, которая должна компенсировать возмущающий эффект внешней силы. Согласно В.И. Воячеку, адекватный раздражитель вестибулярного аппарата может быть статическим и динамическим. В связи с этим, и рецепторы вестибулярного аппарата могут быть разделены на гравитационные (статические) и инерциальные (динамические). Деформация волоскового аппарата рецепторов при действии на организм ускорений становится возможной благодаря тому, что его волоски связаны с так называемой "пробной массой" (отолиты или купуло-эндолимфатический аппарат). В покое отолиты испытывают действие только силы земного притяжения, которое пропорционально ускорению свободного падения тела. В этом случае их вес, определяемый как гравитационная масса, деформирует гравитационные рецепторы с силой, пропорциональной этой массе. При действии на тело внешней механической силы, вызвавшей его движение, в последнее вовлекается и жестко фиксированное основание рецепторного эпителия, а свободные волоски, заключенные в "пробной массе", следуют ее относительному (инерционному) смещению. Таким образом, "пробная масса", определяемая в этом случае как инерциальная масса, деформирует волосковый аппарат рецепторных клеток крист или макул. Поскольку в количественном отношении гравитационная масса и инерциальная масса идентичны, то, как отмечает Я.А. Винников и соавт. (1971), в определенных условиях стимуляции при движении можно добиться такого отклонения отолита, как при статическом наклоне. Итак, лабиринтную часть вестибулярного анализатора можно рассматривать как инерциально-гравитационный датчик, действующий по общеизвестным законам механики. Конструктивные особенности датчика обеспечивают выделение из сложного движения элементарных его составляющих и их анализ системой поляризованных рецепторов. (А.Е. Курашвили, В.И. Бабияк, 1975).

4.5. Влияние утомления вестибулярного анализатора на вестибулярные последовательные образы

Механизмы, обуславливающие возникновение вестибулярных последовательных реакций, тесно связаны с функциональным состоянием вестибулярного анализатора и, вероятно, центральной нервной системы в целом. Проводился опыт по влиянию специфического утомления вестибулярного анализатора на течение последовательных образов. Утомление вестибулярного анализатора у испытуемых вызывалось путем кумуляции раздражения знакопеременными ускорениями Кориолиса по методике А.Е. Курашвили (1967). Данные исследования свидетельствуют о тесной корреляции между специфическими вестибулярными последовательными реакциями и состоянием вегетативной нервной системы; следовательно, вестибулярные последовательные образы не замыкаются лишь в сенсорной сфере, но, по-видимому, тесно связаны с функциями неспецифических систем мозга. Вестибулярный последовательный образ возникает после действия начального стимула и протекает в виде циклических реверсивных фаз, сочетаясь с аналогичной циклическостью в соматической и вегетативной сферах. В возникновении сенсорного компонента вестибулярных последовательных реакций, по-видимому, принимает участие циклическая активность в кортикоталамических кругах, а вегетативные компоненты свидетельствуют об участии в возникновении вестибулярных последовательных реакций ретикулярной формации и гипоталамуса. (Л.Т. Загорулько, 1948; Л.Я. Баллонов, 1971; Э. Гельгорн, Д. Луфборроу, 1966) Специфические и неспецифические системы мозга интегрированы посредством вестибулярной системы в единый функциональный комплекс. Фазовое течение вегетативных реакций, синхронизирующихся со специфическими последовательными вестибулярными образами, по-видимому, следует рассматривать как проявление этой интеграции. Вполне допустимо предположение, что вестибулярному анализатору присуща не только специфическая функция, но

и функция активации адаптационно-трофических влияний вегетативной нервной системы. Соматосенсорные компоненты вестибулярных последовательных образов, по-видимому, отражают внутренние процессы регуляции вестибулярной функции, происходящие в центральных отделах нервной системы. По данным Л.Т. Загорулько, центральные аналептики, кофеин, фенамин, резко усиливают вестибулярные последовательные образы, а стрихнин, наоборот, затормаживает их. Вполне возможно, что вестибулярные образы есть проявление механизмов трансформации характеристик адекватного стимула в сфере восприятия пространства. Не исключено также, что последовательные образы определенным способом подготавливают сенсорную систему к восприятию нового стимула. Л.А. Орбели (1939) подчеркивал, что конечная картина деятельности сенсорных систем во всех случаях является результатом взаимодействия следов предшествующих раздражений с эффектами действующих в данный момент стимулов. Даже если эти следовые процессы протекают замаскировано, скрыто и, их значение в рецепции всегда может быть обнаружено в условиях эксперимента. Таким образом, вестибулярные последовательные образы проявляются как "спонтанные" феномены в период последействия раздражителя и могут изменять последующие проявления рецепции, вызывая модификацию восприятия движения. Ряд авторов считают, что зрительные последовательные образы несут целесообразные функции (концепции последовательных образов, как элементарной основы зрительной памяти – Е. Jaensch, 1923; W. Jaensch, 1926; как оперативной памяти – А.Р. Лурия, 1962; как процесса формирования новых зрительных ощущений – Prentise, 1960; Wright, 1961), то подобные функции для вестибулярных последовательных образов требует доказательств. Последовательные вестибулярные реакции нуждаются в дальнейшем изучении с применением методов психофизиологии и психофармакологии, что позволит ученым приблизить к общей теории вестибулярной функции. (А.Е. Курашвили, В.И. Бабияк, 1975)

4.6. Роль вестибулярного анализатора в жизни человека

Исследование функционального состояния вестибулярного анализатора у человека производится либо с целью диагностики болезненных процессов неслуховой части лабиринта, либо для определения пригодности данного лица к той или иной профессии. Для оценки функционального состояния вестибулярного анализатора в качестве адекватного раздражителя используется как равномерно ускоренное (положительное ускорение), так и равномерно замедленное (отрицательное ускорение) вращательные движения. Наряду с этим применяются методы комбинированного раздражителя рецепторов вестибулярного анализатора, а также определение его устойчивости к кумулятивному воздействию адекватного раздражителя. Методические подходы при адекватометрии в клинической практике по своим задачам отличаются от исследований, проводимых при профотборе. Лабиринтолог при профотборе определяет индивидуальную способность исследуемого лица реагировать на значительные по величине и продолжительности действия адекватного раздражителя, воздействия на вестибулярный анализатор. В клинической практике данный методический прием также вполне допустим, когда ставится задача выявить скрытые повреждения вестибулярного анализатора.

При этом интенсивность раздражения вестибулярного анализатора должна быть ненамного меньше, чем при профэкспертизе здоровых лиц, чтобы не вызывать обострения патологического процесса. Количественной оценке подлежат сенсорные, соматические и вегетативные компоненты вестибулярных реакций. Наибольшую диагностическую ценность имеют те из них, которые могут быть объективно зарегистрированы и оценены количественно. Поэтому при применении вращательных проб изучаются нистагмы, отклонение конечностей и туловища, артериальное давление, изменения кожно-гальванического рефлекса. (Ю.Г. Григорьев, 1970) Всем

известно, что существует связь между вестибулярным анализатором и внешними мышцами глаз.

Роль отдельных лабиринтных рецепторов при ориентации глаз и головы в пространстве изучал венгерский исследователь Сентаготаи. Движения головы вызывают одновременное раздражение различных рецепторов. Их взаимодействие характеризуется следующим. Во время движений головы импульсы с полукружных каналов рефлекторно приводят глаза в новое положение, соответствующее новому положению головы; при этом макулы удерживают глаза в определенном положении. Представим себе взаимодействие рефлексов с вестибулярного анализатора для простого и часто встречающегося в жизни случая поворота головы. Предположим, голова человека с фронтально расположенными глазами пассивно или активно поворачивается в какую-либо сторону вокруг назоокципальной оси 25 гр. за 0.4 сек. и сохраняет это положение.

В этом случае в обоих вертикальных полукружных каналах на стороне, обращенной вниз, возникает кратковременный ампулофугальный ток и вследствие этого происходит сокращение верхних прямой и косой мышц глаза той же стороны и нижних прямой и косой мышц противоположной стороны. У человека это соответствует вращению обоих глаз вокруг оптических осей в направлении, противоположном повороту головы. В конце поворота глаза остаются в своем положении до тех пор, пока голова сохраняет это положение в пространстве. Такое "компенсаторное положение глаз" поддерживается рефлекторно посредством импульсов макулы. Таким образом, следует представлять себе взаимодействие вестибулярных рецепторов при установке головы в пространстве.

Изменения функционального состояния вестибулярного анализатора отражается на оценке пространства посредством зрительных ощущений, так как в течение жизни у человека вырабатывается способность сочетать нормальное положение глаз с определенным положением головы. Перераздражение вестибулярного анализатора, особенно при повышенной

его возбудимости, вызывает характерное ощущение головокружения. Причина этого патологического ощущения заключается в последствии сильного возбуждения вестибулярного анализатора, которое воспринимается как вращение в сторону, противоположную реальному вращению. Оно также связано с кратковременным нарушением кровообращения в мозгу. Благодаря тесным связям вестибулярных нервных путей и центров с вегетативной системой раздражение вестибулярного аппарата сопровождается различными вегетативными рефлексам: учащением и замедлением сердцебиений, сужением и расширением кровеносных сосудов, повышением и понижением артериального давления, усилением перистальтики, рвотой, усиленным потоотделением (Ломов, 1970).

Существует ряд профессий, при которых на функции вестибулярного анализатора постоянно сказываются разнообразные длительные и интенсивные воздействия, что ведет к повышению устойчивости организма к этим воздействиям (пилоты, артисты балета и цирка). Значительные нагрузки воздействуют на вестибулярный анализатор и при космических полетах. В состоянии невесомости отсутствуют раздражения вестибулярного аппарата, что может привести к нарушению физиологических функций и ухудшению самочувствия. Велико значение вестибулярного анализатора в занятиях физической культурой и спортом (гимнастика, акробатика, горнолыжный спорт, прыжки в воду, фигурное катание и т.д.).

Систематическая спортивная тренировка повышает устойчивость вестибулярного анализатора в плавании раздражителями этого анализатора являются ускорения, возникающие при повороте головы во время вдоха и выдоха, а также непривычное положение тела спортсмена. В фигурном катании раздражителями являются вращательные упражнения и смена позиций во время вращения. Спортивные игры с их быстрыми перемещениями, резкими остановками и поворотами, прыжками предъявляют повышенные требования к вестибулярному анализатору. Вестибулярный анализатор относится к области подсознательных

(субсенсорных) воспринимающих механизмов. "Мы постоянно пользуемся, - пишет академик А.А. Ухтомский, - превосходными координациями и ориентировками нашего тела по показаниям проприоцепции и лабиринтов, тогда как ощущения из этой области доносятся до нашего сознания лишь в экстренных случаях, при необычных положениях или при заболеваниях". (А.А. Ухтомский, 1945) большое участие вегетативных реакций при раздражении лишь подчеркивает его роль в субсенсорной сфере нервной деятельности. Вместе с тем существует тесная связь вестибулярного анализатора с внутренними органами.

При любом (адекватном и неадекватном) раздражении этого анализатора вместе с моторной дискоординацией наблюдаются те или иные вегетативные реакции, а при длительных или особо сильных раздражениях возникают рефлекторные нарушения дыхания, кровообращения и пищеварения. При некоторых воздействиях производственной среды на человека (шум, вибрация, ультразвук), а также в некоторых профессиях (вождение транспорта) и спортивных упражнениях происходят изменения в состоянии вестибулярного анализатора. Для их оценки у испытуемых изучаются реакции на вращение или лифтные реакции, возникающие при быстрых подъемах или опусканиях. Вестибулярный анализатор – второй по значимости афферентный источник регуляции позного тонуса и положения тела.

В этом отношении его превосходит только проприоцепция (кинестезия). Устойчивость функций вестибулярного анализатора повышается очень значительно при разносторонней тренировке, особенно использовании специальных упражнений, связанных с изменением положения тела в пространстве. (М.Р. Могендович и И.Б. Темкин, 1971).

4.4. Филогенез вестибулярной системы

Механорецепция как средство ориентации в пространстве наблюдается уже у простейших. Инфузории различают «верх» и «низ», используя твердые

внутриклеточные включения как прототипы статоцистов высших животных. У медуз по краю колокола располагаются статоцисты – замкнутые пузырьки, в полости которых статолиты, состоящие из CaSO_4 , своей тяжестью раздражают первичные рецепторные клетки, сигнализируя о положении тела в пространстве. У ракообразных в статоцистах, расположенных у основания антеннул, образуются вертикальный и горизонтальный каналы, движение жидкости в которых раздражает волоски групп клеток, осуществляющих рецепцию углового ускорения. Роль статолитов в них играют песчинки. У позвоночных основную роль в определении положения и движения тела играет вестибулярный аппарат. Он развивается на основе органа боковой линии рыб, из полости которого выпячиваются мешочки, дающие начало полукружным каналам. У миоксин образуется единственный вертикальный канал, у миног их два, а у остальных их три. Они дают информацию о движениях в любом направлении трехмерного пространства. Вестибулярный аппарат высших позвоночных животных представлен двумя мешочками и тремя полукружными каналами с ампулами. Один из мешочков круглый (саккулюс), другой – овальный (утрикулус). В них имеются участки с сенсорными (чувствительными) волосковыми клетками, которые входят в состав, так называемых макул. В последних присутствуют еще и опорные клетки. Поверх таких скоплений клеток располагается студенистая отолитовая мембрана с вкрапленными в нее кристаллами карбоната кальция – отолитами. На верхней поверхности сенсорных клеток имеется кутикула, от которой отходят неподвижные чувствительные волоски – стереоцилии и одна подвижная ресничка – киноцилия, располагающаяся полярно относительно пучка стереоцилий.

Стимуляция сенсорных клеток обеспечивается скольжением по их поверхности отолитовой мембраны. Возникающее при этом возбуждение воспринимается чувствительными нейронами, дендриты которых образуют синапсы на сенсорных клетках. Возникающий при этом нервный импульс

передается в соответствующую часть вестибулярного анализатора.

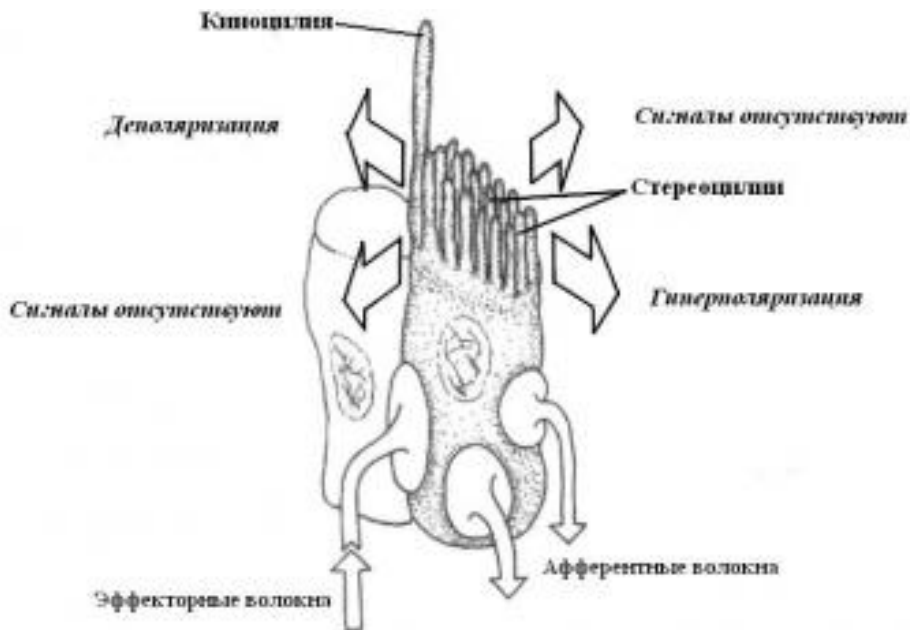


Рис. 35. Строение и принципы чувствительности волосковых механорецепторов в органах боковой линии, слуховой и вестибулярной системах

Макулы овальных мешочков – это места восприятия линейных ускорений, рецепторы гравитации (земного притяжения), связанные с изменением тонуса мышц, определяющих установку тела. Макулы круглых мешочков, кроме гравитации, воспринимают и вибрационные колебания. Рецепторные образования вестибулярного аппарата присутствуют и в ампулах полукружных каналов (рис. 19).



Рис. 36. Схема строения ампулы полукружного канала (поперечный разрез)

Они воспринимают сигналы главным образом о движении головы в трех взаимоперпендикулярных направлениях и называются кристами

(ампулярными гребнями). Кресты имеют вид поперечных складок, состоящих из волосковых и поддерживающих эпителиальных клеток, над вершинами которых располагается желеобразный купол. Последний смещается при движении эндолимфы в полукружных каналах и раздражает волосковые клетки. Их возбуждение воспринимается волокнами вестибулярного нерва и передается в соответствующие участки головного мозга, откуда нервные импульсы поступают скелетным мышцам.

Особенно важен вестибулярный аппарат для птиц: ведь положение их тел в воздухе особенное - нет опоры о землю; к тому же им свойственны резкие повороты. Но вот лет сто назад обратили внимание, что голуби с разрушенным вестибулярным аппаратом не только плохо летают, но и не находят дороги домой. Решили было, что вестибулярный аппарат является и органом равновесия, и в определенной степени "компасом" - органом, помогающим ориентироваться в пространстве. Однако тогда эта версия была отвергнута. Возможно, еще не пришло время раскрыть эту тайну. Академик Бериташвили подошел к вопросу ориентации иначе. Он понял, что ориентироваться в пространстве помогают все органы чувств. И зрение у одних, и обоняние у других помогают оценить обстановку, получить представление об окружающем пространстве и о том, что находится в нем. У животных возникает представление о конкретном образе. Но если обстановка будет все время меняться, например человек или животное будут двигаться, то необходимо еще какое-то ориентирующее его чувство, которое создавало бы у человека и у животного образ пройденного пути, его длины, поворотов, подъемов и спусков на нем. Этому и служит вестибулярный аппарат. Не помогает ли он и нашим кошкам и собакам ориентироваться на местности, фиксировать пройденный путь или путь, которым их провезли (в сочетании, конечно, с "работой" других чувств - слуха, обоняния, зрения?!). Может быть, комбинационная, так сказать, ориентация: где-то вестибулярный аппарат играет основную роль, где-то - зрение, где-то - обоняние? Но тут есть очень серьезный контраргумент: часто животные возвращаются к дому

не по тому самому пути, по которому их везли, а идут напрямик, хотя, сокращая расстояние, они лишаются каких-либо ориентиров. Как это можно объяснить? Пока объяснить нельзя. Так же, как и многое другое. Например, на пути кошки, которая обычно идет к кормушке с завязанными глазами, но идет уверенно, так как уже не раз шла этим путем, ставили щит. Причем принимались меры, чтоб обоняние не подсказало кошке об этой "каверзе" людей. Но кошка уверенно проходила часть пути, не доходя 15 - 20 сантиметров до щита, поворачивала, обходила его и снова направлялась к кормушке. И так - много раз. Меняли размеры щитов, изменяли их местоположение - кошка ни разу не задела препятствие.

Примерно так же, несколько, правда, менее четко вели себя и собаки. Что помогает им обходить препятствия так, будто они его прекрасно видят? В лаборатории Бериташвили, где проводились эти опыты, сшили животным комбинезончики — на случай, если они как-то кожей воспринимают препятствия. "Работать" животные стали немного хуже, но все равно препятствия обходили. Не изменяли кошки своего поведения и когда им отрезали усы. В чем дело? Известно, что летучие мыши облетают препятствие, не видя его. Но у них есть прекрасный ультразвуковой локатор. А у кошек и у собак таких локаторов не обнаружили. Однако когда животным затыкали уши, они наталкивались на препятствие. Если же его не существовало — и с заткнутыми ушами уверенно шли к кормушке. Можно сделать приблизительный вывод: кошка за многие тысячелетия "научилась" распознавать в темноте препятствия — улавливать малейшие звуки, отражающиеся от них, и обходить эти препятствия. Но уверенно двигаться к кормушке с завязанными глазами, обходить препятствия и тем самым менять маршрут, а потом снова брать правильное направление помогает ей, видимо, именно вестибулярный аппарат: однажды он воспринял место, где находится кормушка, и, зафиксировав его, ведет кошку в нужную точку.

Вестибулярный аппарат помогает кошке во многом. В том числе и становиться на ноги во время приземления.

Издавна удивляла кошка людей своей способностью, падая с высоты — будь то большая, будь то совсем малая, — становиться на лапы. Брем, рассказывая о своих опытах с кошкой, с удивлением описывал эту ее особенность и никак не мог понять, почему же такое происходит. И не удивительно. Много лет после Брема пытались люди понять это. Лишь с помощью киносъепок установили, что при падении кошка очень ловко пользуется своим хвостом — в момент падения хвост вращается так, что заставляет все тело кошки поворачиваться в обратном направлении. И вращается до тех пор, пока органы равновесия не отметят, что тело приняло нужное положение. Затем кошка, опять-таки с помощью хвоста, выравнивает положение тела, выбрасывает лапы и падает уже так, чтобы встать на них. А хвост в это время служит стабилизатором. Вроде бы все объяснимо. И в то же время невольно напрашивается вопрос: как же это у нее все-таки получается?

Например, для чего она мурлычет? Тоже ведь непонятно. Но во всяком случае — не зря: зря животные ничего не делают. Тут что-то есть. Но что? Или вот еще. При холоде в комнате кошка сворачивается в плотный клубочек. Чем теплее становится, тем больше кошка распрямляется. В очень теплой комнате она изгибается крутой дугой. Но, как подметил американский ученый Р. Бертон, чем жарче становится, тем больше начинает снова сжиматься, свертываться кошка. И "до сих пор никто не сумел объяснить, почему это происходит", — пишет Бертон. Мы тут лишь чуть-чуть коснулись некоторых загадочных, непонятных или еще плохо изученных вопросов поведения наших домашних животных. А ведь их — тысячи! Домашние животные — наши ближайшие соседи по планете. О них известно очень многое и написаны о них тысячи и тысячи книг. И можно написать еще гораздо больше. И в то же время о них известно так мало, что еще тысячи вопросов остаются без ответа!

4.5. Нарушение вестибулярного аппарата

Вестибулярный аппарат — это важный орган, который отвечает за вертикальное положение тела человека, координацию его движений, ориентир в пространстве, стабилизацию положения головы и фиксацию взгляда. Если рассматривать этот орган детально, то находится он во внутреннем ухе и состоит из скоплений реснитчатых клеток, эндолимфы, включенных в неё отолитов и желеобразных купул в ампулах полукружных каналов. Сила, действующая со стороны отолита на чувствительные волоски меняется, в зависимости от изменения положения тела и направления.

Причины нарушения вестибулярного аппарата

Самой частой причиной нарушения вестибулярного аппарата является вестибулярный неврит (вестибулярный нейронит, острая периферическая вестибулопатия). Это заболевание может появиться в любом возрасте и одна из возможных причин — инфекция верхних дыхательных путей. У пожилых людей нарушение вестибулярного аппарата возникает, чаще всего, вследствие вертебрально-базилярной недостаточности. К другим причинам нарушения вестибулярного аппарата могут относиться: вестибулопатия, болезнь Меньера, черепно-мозговые травмы, некоторые заболевания лор-органов (отосклероз, дисфункция евстахиевой трубы, средний отит, меньероподобный синдром, серная пробка), закупорка внутренней слуховой артерии, опухоли мостомозжечкового угла, базилярная мигрень, эпилепсия и краниовертебральная аномалия.

Следует отметить, что в 30-40% случаев не удается выявить причину нарушения вестибулярного аппарата.

Основные симптомы нарушения вестибулярного аппарата

Нарушение системы вестибулярного аппарата приводит к возникновению крайне неприятных симптомов, которые проявляются в зависимости от силы нарушения. К ним можно отнести:

- головокружение;
- нистагм (колебательные движения глаз);
- ощущение тошноты различной интенсивности;
- рвота;
- побледнение или покраснение кожи лица и шеи;
- усиленное потоотделение;
- нарушение уровня артериального давления;
- нарушение частоты сердцебиения и/или дыхательных движений;
- нарушение координации движения;
- потеря равновесия.

Из всех перечисленных могут присутствовать многие признаки, а могут лишь некоторые, но обязательным и самым главным симптомом нарушения вестибулярного аппарата является головокружение. Нарушение координации движения и потеря равновесия проявляются при особо тяжелых нарушениях. Все симптомы могут носить приступообразный характер, возникая совершенно внезапно на фоне различных внешних раздражителей: резкий запах, изменение погоды и других. В промежутках между приступами человек ощущает себя здоровым.

Вестибулярная дисфункция

Вестибулярная дисфункция вызывает ощущения вращения или движения по прямой. В первом случае "вращение" окружающих предметов или собственного тела направлено в сторону, противоположную пораженному лабиринту; в эту же сторону направлена и быстрая фаза нистагма. В положении стоя больной отклоняется и падает в сторону поражения. Если голова неподвижна и располагается прямо, импульсация от обоих вестибулярных аппаратов одинакова. При любом вращательном ускорении благодаря расположению полукружных каналов импульсация с одной стороны усиливается, а с другой - уменьшается. Эти изменения передаются в кору головного мозга, где они анализируются вместе с

информацией от соматосенсорной и зрительной систем, благодаря чему возникает осознанное ощущение поворота головы. После остановки головы увеличивается импульсация от того периферического вестибулярного аппарата, от которого она была уменьшена, а от противоположного - уменьшается. В результате на короткое время возникает ложное ощущение поворота головы в противоположную сторону - головокружение. Любое заболевание, приводящее к рассогласованию поступления импульсов от вестибулярных аппаратов к стволу мозга, а затем к коре головного мозга, вызывает головокружение. Другими словами, головокружение можно рассматривать как результат ошибочной интерпретации корой головного мозга импульсации, поступающей из ствола мозга. Преходящие нарушения проявляются кратковременным головокружением.

При стойком одностороннем поражении головокружение в конце концов уменьшается за счет центральных механизмов компенсации. Поскольку последние зависят от пластичности связей между вестибулярными ядрами и мозжечком, поражение этих образований замедляет компенсацию, что приводит к длительному головокружению.

При тяжелых стойких двусторонних поражениях восстановление всегда неполное, даже несмотря на сохраненные связи с мозжечком.

Острая односторонняя вестибулярная дисфункция возникает в результате инфекции, травмы или ишемии. Часто причина остается неизвестной, и тогда ставят диагноз вестибулярного нейронита (острой периферической вестибулопатии, вестибулярного неврита). После впервые возникшего приступа головокружения невозможно предсказать, повторится ли он в будущем. Острая двусторонняя вестибулярная дисфункция обычно развивается при алкогольной интоксикации, отравлениях или под действием лекарственных средств (чаще - аминогликозидов).

Шваннома (невринома) преддверно-улиткового нерва растет медленно, так что центральные компенсаторные механизмы успевают предотвратить головокружение или свести его к минимуму. В результате характерными

признаками шванномы становятся снижение слуха и шум в ухе. При повреждении ствола мозга или мозжечка может возникать острое головокружение. Отличить эти поражения от периферических можно по сопутствующим симптомам. Однако необходимо помнить, что ишемия лабиринта может быть единственным проявлением нарушения мозгового кровообращения в вертебробазилярной системе, а острое поражение медиальной зоны мозжечка иногда проявляется только головокружением (как при поражении лабиринта).

Рецидивирующая односторонняя вестибулярная дисфункция в сочетании с признаками поражения улитки (прогрессирующее снижение слуха и шум в ушах) характерна для синдрома Меньера. При повторяющихся приступах головокружения без нарушения слуха чаще ставят диагноз вестибулярного нейронита. Преходящая ишемия мозга в вертебробазилярной системе (вертебробазилярная недостаточность) очень редко проявляется головокружением без сопутствующих двигательных расстройств, чувствительных расстройств, зрительных расстройств или мозжечковых расстройств, а также поражений черепных нервов.

Позиционное головокружение появляется при изменениях положения головы - в частности, когда больной в постели поворачивается с одного бока на другой. Особенно часто встречается доброкачественное позиционное головокружение. Иногда оно бывает следствием черепно-мозговой травмы, но в большинстве случаев этиология остается неизвестной. Как правило, головокружение проходит самостоятельно через несколько недель или месяцев. Головокружение и нистагм при доброкачественном позиционном головокружении характеризуются латентным периодом, истощением и привыканием. Этим данное заболевание отличается от более редкого позиционного головокружения центрального генеза, возникающего при поражении образований в области четвертого желудочка. Более того, нистагм при доброкачественном позиционном головокружении имеет

характерные отличия. При осмотре глаза, расположенного ниже (в положении лежа с повернутой направо или налево головой), выявляется высокоамплитудный ротаторный нистагм, а при осмотре глаза, расположенного выше, - ротаторный нистагм меньшей амплитуды и вертикальный нистагм, направленный вверх. При повороте глаз в сторону расположенного выше уха амплитуда вертикального нистагма возрастает.

Вестибулярная эпилепсия - разновидность височной эпилепсии - встречается редко и, как правило, сочетается с другими проявлениями эпилепсии.

Психогенное головокружение обычно сочетается с агорафобией (страх открытых пространств и толпы). Типичный признак этого состояния - боязнь выходить из дому. При других вариантах головокружения большинство больных стремятся к активной деятельности.

Головокружение при органическом поражении сопровождается нистагмом; его отсутствие - характерный признак психогенного головокружения.

Вестибулопатия - дисфункция вестибулярной системы. Может быть вызвана поражением вестибулярного аппарата внутреннего уха и вестибулярного нерва, вестибулярных ядер или их связей в стволе головного мозга.

Вестибулярное головокружение - ощущение вращения собственного тела или окружающих предметов. Основная причина этого состояния - поражение вестибулярной системы. Периферический отдел вестибулярной системы - вестибулярный аппарат - находится в костном лабиринте внутреннего уха с обеих сторон и состоит из трех полукружных каналов и отолитового аппарата, расположенного в маточке и мешочке. Рецепторы полукружных каналов воспринимают угловое ускорение, а рецепторы отолитового аппарата - линейное ускорение и силу тяжести (и тем самым - и положение головы в пространстве). От вестибулярного аппарата импульсы поступают по преддверно-улитковым нервам к вестибулярным ядрам

продолговатого мозга, и далее по соответствующим путям - к ядрам глазодвигательного, блокового и отводящего нервов, спинному мозгу, коре головного мозга и мозжечку. Благодаря вестибулоокулярным рефлексам поддерживается фиксация взгляда при движениях головы. Эти рефлексы обеспечиваются прямой связью вестибулярных ядер с ядром отводящего нерва в варолиевом мосту, а также связями вестибулярных ядер с ядрами глазодвигательного и блокового нерва в среднем мозге через медиальный продольный пучок. За счет этих связей при поражении вестибулярной системы практически всегда возникает нистагм.

Вестибулоспинальные пути обеспечивают поддержание равновесия, а связи с корой головного мозга (через таламус) - сознательное восприятие положения головы и движений. Вестибулярные ядра связаны также с мозжечком (в первую очередь с клочком и узелком). Мозжечок принимает участие в вестибулоокулярных рефлексах.

Вестибулярная система - одна из трех сенсорных систем, отвечающих за пространственную ориентацию и позу. К двум другим относят зрительную систему и соматосенсорную систему. Последняя отвечает за информацию от рецепторов кожи, суставов и мышц.

Если одна из этих систем полностью или частично выходит из строя, то две другие компенсируют возникшие нарушения.

При физиологической стимуляции или, наоборот, выпадении функции одной из этих систем возникает головокружение.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеева Н. С., Петрова Е. И., Яковлева И. Я., Корнилова Л. Н. Метод оценки функционального состояния отолитового аппарата // Вестн. оторинолар. – 1980.-№5-с. 41-45.
2. Альтман Я.А. Слуховая система. - В кн.: физиология сенсорных систем. Часть II. - Л.: Наука, 1976, с.159-199
3. Бабияк В. И. Нейрооториноларингология: руководство для врачей // СПб.: Гиппократ-2002.-728 с.
4. Балабанцев А. Г., Зуев Л.А. Методика исследования вестибулярного анализатора. Russian Medical Bunner Network., 20042. Брин В.Б.Физиология человека в схемах и таблицах. / Брин В.Б.// 2-е изд., перераб. и доп. - Ростов н/Д: Феникс, 1999
5. Безруких М.М., Сонькин В.Д., Фарбер Д.А. Возрастная физиология: физиология развития ребенка: Учеб. пособие для вузов. – М.: Академия, 2003. – 416 с.
6. Беляев Н.Г. Возрастная физиология. – Ставрополь: СГУ, 1999. – 103 с.
7. Билич Г.Л., Сапин М.Р. Анатомия человека: учебник для студ. биол. и мед. спец. ВУЗов. Кн. 2 – М.: Издат. Дом ОНИКС: Альянс-В, 1998.
8. Ванников Я.А., Титова Л.К. Кортивв орган. М.-Л.: Наука, 1961, 260 с.
9. Винников Я.А. Эволюция рецепторов. Л.: Наука, 1979, 140 с.
10. Гаврилин В.К. Отолитовый рефлекс противовращения глаз здорового человека// Журн. учин., нос. и горл. бол. - 1986.-№1.- с. 40-45.
11. Гальперин С.И. и Татарский Н.Э. Методики исследования высшей нервной деятельности человека и животных: учебное пособие для студентов биологических специальностей университетов. – Л.: Издательство «Высшая школа», 1967.
12. Ганат С.А. Конспекты лекций по анатомии, физиологии и гигиене ребенка. М.: Айрис-Пресс, 208с. Высшее образование, 2008.

13. Генрих Г. Кобрак. Среднее ухо. Russian Medical Bunner Network., 2004.
- Гринберг Г.И., Засосов Р.А. Основы физиологии и методы функционального исследования слухового вестибулярного и обонятельного анализаторов. Медгиз./ Ленинградское отделение, 1994
14. Гигиена: Учебник / Под ред. Г.И. Румянцева. – М.: ГЭОТАР-МЕД, 2001. – 608 с.
15. Голубев В.В., Голубева С.В. Основы педиатрии и гигиены детей дошкольного возраста. – М.: Академия, 1998.
16. Гофман В.Р., Корюкин В.Е., Решетников В.Н., Усачев В.И. // Асимметрия и компенсация вестибулярной функции при поражении ушного лабиринта. // СПб.-1994.-с.4-13.
17. Григорьев Ю.Г., Фарбер Ю.В., Волохова Н.А. Вестибулярные реакции. М.: Медицина, 1989.
18. Дробинская А.О. Основы педиатрии и гигиены детей раннего и дошкольного возраста. М.: Владос, 2003.
19. Жиллов Ю.Д. и др. Основы медико-биологических знаний. – М.: Высшая школа, 2001.
20. Зимкина, Н. В. Физиология человека: Учебник / Н.В. Зимкина. - М.: Физкультура и спорт, 1964
21. Крылова Н.В., Наумец Л.В. Анатомия органов чувств (в схемах и рисунках): Атлас пособие. – М.: Изд-во УДН, 1991.
22. Курашвили А.Е., Бабияк В.И. Физиологические функции вестибулярной системы. Л.: Медицина, 1985.
23. Карпман В. А. и др. Тестирование в спортивной медицине / В. А. Карпман, З. Б. Белоцерковский, М. А. Гудков. - М. Физкультура и спорт, 1989
24. Курашвили А.Е., Бабияк В.И. Физиологические функции вестибулярной системы // Л: Медицина.-1975.- 279с.
25. Левашов М.М. Нистагмометрия в оценке состояния вестибулярной функции // Л: Наука.-1984.-22с.

26. Лихачев А.Г. Справочник по оториноларингологии// М.: Медицина.-1981.-326с.
27. Магнус Р. Установка тела// Л.-М.-Изд. АН СССР.-1962.
- 28.Макарова Г.А. спортивная медицина. М. советский спорт, 2003.
Могендович М.Р., Темкин И.Б. Анализаторы и внутренние органы. М.: "высшая школа", 1991
- 29.Молчанов А.П., Бабкина Л.Н. Электрические модели механизмов улитки органа слуха. Л.: Наука, 1978, 181 с.
- 30.Назарова Е.Н., Жилов Ю.Д. «Возрастная анатомия и физиология». Москва, Академия, 2008г.
- 31.Обреимова Н.И., Петрухин А.С. Основы анатомии, физиологии и гигиены детей и подростков. – М.: Академия, 2000. – 376 с.
- 32.Обреимова Н.Н., Петрухин А.С. Основы анатомии, физиологии и гигиены детей и подростков. – М.: Академия, 2000
- 33.Основы педиатрии и гигиены детей дошкольного возраста// под редакцией Дорошкевич М.П., Кравцова М.Л. - Ростов-на –Дону.: Университетское, 2003.
34. Пальчун В.Т., Лучихин Л.А., Булаев Ю.О., Патрин А.Ф. Результаты вестибулометрических исследований в возрастном аспекте// Вестн. оторинолар.-1988.-№1.-с. 23-27.
- 35.Сапин М.Р., Брыксина З.Г. Анатомия, физиология детей и подростков. – М.: Академия, 2002. – 456 с.
- 36.Саркисов С.А. Очерки по структуре и функции мозга. – Изд-во «Медицина» 1964.
- 37.Семенов Э.В. Анатомия и физиология человека: Пособие для поступающих в ВУЗы. – М.: Изд-во АМНИ, 1995.
- 38.Соколов В.А., Быков К.А. Под редакцией д. д. н. А. И. Константинова. Основы сравнительной физиологии сенсорных систем: Учебное пособие. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1980.

39. Солдатов И.Б. Вестибулярная дисфункция// М: Медицина.-1980.-с.3,-с.7-8.
- 40.Солдатов И.Б. Лекции по оториноларингологии// М: Медицина.-1994.-с.40-50.
- 41.Солдатов И.Б. Руководство по оториноларингологии// М: Медицина.-1997.-с.39-48.
- 42.Темкин И.Б., Могендович М.Р.. Анализаторы и внутренние органы: Справочник для ВУЗов. – М.: Издательство «Высшая школа», 1971.
- 43.Ундриц В.Ф., Хилов К.Л., Лозанов Н.Н., Супрунов В.К. Болезнь уха, горла и носа// Л: Медгиз.-1960.-с.559-561.
- 44.Физиологические особенности организма людей разного и их адаптация к физическим нагрузкам / под ред. А.С. Солодкова. – СПб.: СПбГАФК им. П.Ф. Лесгафта, 1998.
- 45.Ухтомский А.А. сборник сочинений. /изд. Ленинградского ун-та том 4, 1945. стр. 193
- 46.Физиология вестибулярного анализатора. Изд. "наука", М.,1968./ под ред. В.В. Парина, М.Д. Емельянова12. Солодков А.С., Сологуб Е.Б. Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная. Учебник.-М.: Терра-Спорт, Олимпия пресс, 200113.
- 47.Руководство к практическим занятиям по нормальной физиологии.: учебное пособие/ под ред. К.В. Судакова, А.В. Котова, Т.Н. Лосевой. – М.:Медицина, 2002.
- 48.Физиология человека. Т. 1: В двух т. / Под ред. В. М. Покровского, Г. Ф. Коротько. - М.: Медицина, 1997
- 49.Фомин Н.А. Физиология человека. – 3-е издание – М.: Просвещение; Владос, 1995.
50. Хечинашвили С. Н. Вестибулярные функции // Тбилиси: Изд. АН ГССР.-1958.
51. Хилов К. Л. Функции органа равновесия и болезни передвижения // Л.: Медицина.-1969.

52. Циммерман Г. С. Ухо и мозг // М.: Медицина.-1974.-407 с.
53. Черник, Е.С. Физическая культура и здоровье школьников / Е.С. Черник; М, 1984
- 54.Швецов А.Г. «Анатомия, физиология и патология органов слуха, зрения и речи». Великий Новгород, 2006г
- 55.Шипицына Л.М., Вартанян И.А. «Анатомия, физиология и патология органов слуха, речи и зрения». Москва, Академия, 2008г.
- 56.'A mutation in OTOF, encoding otoferlin, a FER-1-like protein, causes DFNB9, a nonsyndromic form of deafness', Nature Genetics, 21, 363-369
- 57.Crawford, ea, 1981 Holton, ea, 1983
- 58.Fischer I., Heinrich U. R., Brieger J. et al. Protection of the cochlea by ascorbic acid in noise trauma // HNO. 2009, vol. 57, № 4, p. 339–344.
- 59.Flocke, A. 1965 , 'Transducing mechanisms in lateral line canal organ receptors', in 'Sensory receptors', L. Frisch, ed., Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology, xxx, 133-145, New York: Cold Spring Harbor
60. Gillespie, P. G., 1995 , 'Molecular machinery of auditory and vestibular transduction', Current Opinion in Neurobiology, 5, 449-455 Gillespie, P. G. and D. P. Corey, 1997 ,
- 61.Hackney, C. M. and D. N. Furness, 1995 , 'Mechanotransduction in vertebrate hair cells: structure and function of the stereociliary bundle', American Journal of Physiology, 268, C215-221
- 62.'Hair-bundle mechanics and a model for mechano-electrical transduction by hair cells', in Sensory Transduction, D. P. Corey and S. D. Roper, eds, New York: Rockefeller Press, pp. 357-370
- 63.Hudspeth, A. J., 1989 , 'How the ear's works work', Nature, 341, 398-404 Hudspeth, A. J., 1992 ,

64. Hudspeth, A. J., 1997 , 'How hearing happens', *Neuron*, 19, 947-950 Pickles, J. O., 1988 , *An Introduction to the Physiology of Hearing*, New York: Academic Press Pickles, J. O. and D. P. Corey, 1992 ,
65. 'Mechanoelectrical transduction by hair cells', *Trends in Neurosciences*, 15, 254-258 Yasunaga, S. et al., 1999 ,
66. 'Myosin and adaptation by hair cells', *Neuron*, 19, 955-958 Griffith, A. J. and T. B. Friedman, 1999 , 'Making sense of sound', *Nature Genetics*, 21, 347-349
67. Quaranta A., Scaringi A., Bartoli R. et al. The effects of supra-physiological vitamin B12 administration on temporary threshold shift // *International Journal of Audiology*. 2004, vol. 43, № 3, p. 162–165.
68. Rosenblatt, ea, 1997 Santos-Sacchi, 1992
69. Saxen A. Inner ear in presbycusis // *Acta Otolaryngol*. 1972, vol. 1, p. 14–21.