

Анализаторы

Лекция для студентов стоматологического факультета

Рецептор: понятие, функция, классификация рецепторов, свойства и их особенности, механизм возбуждения рецепторов.

Сенсорная система выполняет следующие основные функции, или операции, с сигналами: 1) обнаружение; 2) различение; 3) передачу и преобразование; 4) кодирование; 5) детектирование признаков; 6) опознание образов.

Обнаружение и первичное различение сигналов обеспечивается рецепторами, а детектирование и опознание сигналов — нейронами коры больших полушарий. Передачу, преобразование и кодирование сигналов осуществляют нейроны всех слоев сенсорных систем.

При всем разнообразии стимулов и сенсорных систем все системы имеют одинаковый план строения. Каждая сенсорная система состоит из периферической части – рецепторов, проводниковой – нервных путей и подкорковых нервных центров, корковой части – в ней происходит окончательный анализ информации, поступившей от периферических рецепторов и нервных центров коры больших полушарий.

Классификация рецепторов. В практическом отношении наиболее важное значение имеет психофизиологическая классификация рецепторов по характеру ощущений, возникающих при их раздражении. Согласно этой классификации, у человека различают зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, осязательные рецепторы, термо-, проприо- и вестибулорецепторы (рецепторы положения тела и его частей в пространстве) и рецепторы боли.

Существуют рецепторы внешние (экстерорецепторы) и внутренние (интерорецепторы). К экстерорецепторам относятся слуховые, зрительные, обонятельные, вкусовые, осязательные. К интерорецепторам относятся вестибуло- и проприорецепторы (рецепторы опорно-двигательного аппарата), а также висцерорецепторы (сигнализирующие о состоянии внутренних органов).

По характеру контакта со средой рецепторы делятся на дистантные, получающие информацию на расстоянии от источника раздражения (зрительные, слуховые и обонятельные), и контактные — возбуждающиеся при непосредственном соприкосновении с раздражителем (вкусовые, тактильные).

В зависимости от природы раздражителя, на который они оптимально настроены, рецепторы могут быть разделены на фоторецепторы, механорецепторы, к которым относятся слуховые, вестибулярные рецепторы, и тактильные рецепторы кожи, рецепторы опорно-двигательного аппарата, барорецепторы сердечно-сосудистой системы; хеморецепторы, включающие рецепторы вкуса и обоняния, сосудистые и тканевые рецепторы; терморецепторы (кожи и внутренних органов, а также центральные термочувствительные нейроны); болевые (ноцицептивные) рецепторы.

Все рецепторы делятся на первично-чувствующие и вторично-чувствующие. К первым относятся рецепторы обоняния, тактильные и проприорецепторы. Они различаются тем, что преобразование энергии раздражения в энергию нервного импульса происходит у них в первом нейроне сенсорной системы. К вторично-чувствующим относятся рецепторы вкуса, зрения, слуха, вестибулярного аппарата. У них между раздражителем и первым нейроном находится специализированная рецепторная клетка, не генерирующая импульсы. Таким образом, первый нейрон возбуждается не непосредственно, а через рецепторную (не нервную) клетку.

Общие механизмы возбуждения рецепторов. Рецепторы представляют собой клетки, различающие естественные раздражители и посылающие информацию о них в ЦНС. Стимуляция рецептора вызывает в дендритах изменение потенциала покоя в сторону деполяризации. При действии стимула на рецепторную клетку происходит преобразование энергии внешнего раздражения в рецепторный сигнал, или трансдукция сенсорного сигнала. Этот процесс включает в себя три основных этапа:

- 1) взаимодействие стимула, т. е. молекулы пахучего или вкусового вещества (обоняние, вкус), кванта света (зрение) или механической силы (слух, осязание) с рецепторной белковой молекулой, которая находится в составе клеточной мембраны рецепторной клетки;
- 2) внутриклеточные процессы усиления и передачи сенсорного стимула в пределах рецепторной клетки; и
- 3) открывание находящихся в мембране рецептора ионных каналов, через которые начинает течь ионный ток, что, как правило, приводит к деполяризации клеточной мембраны рецепторной клетки (возникновению так называемого рецепторного потенциала).

В первично-чувствующих рецепторах этот потенциал действует на наиболее чувствительные участки мембраны, способные генерировать потенциалы действия — электрические нервные импульсы. Во вторично-чувствующих рецепторах рецепторный потенциал вызывает выделение квантов медиатора из пресинаптического окончания рецепторной клетки. Медиатор (например, ацетилхолин), воздействуя на постсинаптическую мембрану первого нейрона, изменяет ее поляризацию (генерируется постсинаптический потенциал). Постсинаптический потенциал первого нейрона сенсорной системы называют генераторным потенциалом, так как он вызывает генерацию импульсного ответа.

В первично-чувствующих рецепторах рецепторный и генераторный потенциалы — одно и то же.

Генерация возбуждения в рецепторах. Возникновение рецепторного потенциала обусловлено повышением Na^+ -проводимости дендритов. Возникающее в них возбуждение электротонически распространяется к соме — происходит преобразование или первичная трансформация стимула в рецепторный потенциал. Поэтому рецептор представляет собой преобразователь, датчик. Возбуждение в форме рецепторного потенциала охватывает только сому. В аксоне же первичных рецепторов, начиная от аксонного холмика — места отхода аксона от сомы — происходит трансформация этого возбуждения в серию потенциалов действия.

Очень важно, что после первого потенциала действия мембрана аксона гиперполяризуется существенно ниже уровня потенциала покоя. Благодаря этому обстоятельству Na^+ -каналы после инактивации восстанавливаются настолько, что фаза деполяризации, наступающая после первого следового гиперполяризационного потенциала, вновь достигает порогового значения, достаточного для генерации следующего потенциала действия. Следовательно, гиперполяризационный следовой потенциал служит основой формирования ритмического возбуждения нервного волокна.

Во вторичных рецепторах возникает только рецепторный потенциал, а серия потенциалов действия формируется в терминалях афферентной нервной клетки, образующей контакт с рецептором. В частности, зрительные и слуховые рецепторы являются вторичными.

Когда генераторный потенциал (ГП) достигает критической величины, он вызывает разряд афферентных импульсов в ближайшем перехвате Ранвье. Частота разряда прямо пропорциональна величине ГП (логарифмическая зависимость, соответствующая закону Вебера-Фехнера). Ощущение тоже увеличивается пропорционально логарифму силы раздражения. Новокаин прерывает поток этих импульсов, с чем связан его анальгетический эффект.

Адаптация рецепторов - общее свойство всех рецепторов, заключающееся в приспособлении к силе раздражителя. Она проявляется в снижении чувствительности к постоянно действующему раздражителю. Человек "привыкает" к действию постоянных раздражителей - запаху, давлению одежды, звуку часов и т.п. и перестает замечать их. При адаптации снижается величина генераторного потенциала и частота импульсов, проходящих по афферентному нерву.

Есть медленно адаптирующиеся рецепторы (болевые) и быстро адаптирующиеся (глаз). Не адаптируются (или почти не адаптируются) только вестибуло- и проприорецепторы. Когда действие

постоянного раздражителя прекращается, адаптация исчезает и чувствительность рецептора повышается (эффект возбуждения после торможения).

Когда начинается действие какого-либо стимула рецептор реагирует на него очень энергично. По мере продолжения стимуляции рецептор адаптируется к нему, и активность в сенсорном волокне снижается до более низкого уровня. При коротких и периодических предъявлениях стимула рецептор каждый раз реагирует на него полностью, без адаптации.

Медленно адаптирующиеся рецепторы служат для контроля за длительно сохраняющимися стимулами, например, степенью растяжения мышц, концентрацией H^+ . Быстро адаптирующиеся рецепторы свойственны сенсорным системам, регистрация стимулов в которых происходит с высокой чувствительностью и высоким временным разрешением.

Различение сигналов. Важная характеристика сенсорной системы — способность замечать различия в свойствах одновременно или последовательно действующих раздражителей. Различение начинается в рецепторах, но в этом процессе участвуют нейроны всей сенсорной системы. Оно характеризует то минимальное различие между стимулами, которое сенсорная система может заметить (*дифференциальный, или разностный, порог*).

Зависимость силы ощущения от силы раздражения (закон Вебера—Фехнера) выражается формулой: $E = a \cdot \log I + b$, где E — величина ощущения, I — сила раздражения, a и b — константы, различные для разных модальностей стимулов. Согласно этой формуле, ощущение увеличивается пропорционально логарифму интенсивности раздражения.

Абсолютную чувствительность сенсорной системы измеряют порогом реакции. Чувствительность и порог — обратные понятия: чем выше порог, тем ниже чувствительность, и наоборот. Обычно принимают за пороговую такую силу стимула, вероятность восприятия которого равна 0,5 или 0,75 (правильный ответ о наличии стимула в половине или в 3/4 случаев его действия). Более низкие значения интенсивности считаются подпороговыми, а более высокие — надпороговыми. Оказалось, что и в подпороговом диапазоне реакция на сверхслабые раздражители возможна, но она неосознаваема (не доходит до порога ощущения). Так, если снизить интенсивность вспышки света настолько, что человек уже не может сказать, видел он ее или нет, от его руки можно зарегистрировать неощущаемую кожно-гальваническую реакцию на данный сигнал.

Чувствительность рецепторных элементов к адекватным раздражителям, к восприятию которых они эволюционно приспособлены, предельно высока. Так, обонятельный рецептор может возбудиться при действии одиночной молекулы пахучего вещества, фоторецептор — одиночным квантом света. Чувствительность слуховых рецепторов также предельна: если бы она была выше, мы слышали бы постоянный шум из-за теплового движения молекул.

Выше упоминалось о различении силы раздражителей. Пространственное различение основано на распределении возбуждения в слое рецепторов и в нейронных слоях. Так, если два раздражителя возбудили два соседних рецептора, то различение этих раздражителей невозможно и они будут восприняты как единое целое. Необходимо, чтобы между двумя возбужденными рецепторами находился хотя бы один невозбужденный. Для временного различения двух раздражений необходимо, чтобы вызванные ими нервные процессы не сливались во времени и чтобы сигнал, вызванный вторым стимулом, не попадал в рефрактерный период от предыдущего раздражения.

Амплитуда (интенсивность) стимула кодируется в виде частоты импульсов или потенциалов действия, направляющихся от рецептора в ЦНС. Повышение амплитуды стимула при условии ее надпорогового значения соответственно повышает частоту потенциалов действия.

Анализаторы (И.П. Павлов): понятие, классификация анализаторов, три отдела анализаторов и их значение, принципы построения корковых отделов анализаторов.

Анализатором, по И. П. Павлову, называют часть нервной системы, состоящую из воспринимающих элементов — сенсорных рецепторов, получающих стимулы из внешней или внутренней среды, нервных путей, передающих информацию от рецепторов в мозг, и тех частей мозга, которые перерабатывают эту информацию.

Методы изучения сенсорных систем. Для изучения сенсорных систем используют электрофизиологические, нейрохимические, поведенческие и морфологические исследования на животных, психофизиологический анализ восприятия у здорового и больного человека, методы картирования его мозга. Сенсорные функции также моделируют и протезируют.

Моделирование сенсорных функций позволяет изучать на биофизических или компьютерных моделях такие функции и свойства сенсорных систем, которые пока недоступны для экспериментальных методов.

Основные принципы строения анализаторов. Основными общими принципами построения сенсорных систем высших позвоночных животных и человека являются следующие:

- 1) *Многослойность*, т. е. наличие нескольких слоев нервных клеток, первый из которых связан с рецепторами, а последний - с нейронами моторных областей коры большого мозга.
- 2) *Многоканальность* сенсорной системы, т. е. наличие в каждом слое множества (от десятков тысяч до миллионов) нервных клеток, связанных с множеством клеток следующего слоя. Наличие множества таких параллельных каналов обработки и передачи информации обеспечивает сенсорной системе точность и детальность анализа сигналов и большую надежность;
- 3) *Наличие сенсорных воронок.* Разное число элементов в соседних слоях формирует «сенсорные воронки». Так, в сетчатке глаза человека насчитывается 130 млн фоторецепторов, а в слое ганглиозных клеток сетчатки нейронов в 100 раз меньше («суживающаяся воронка»). На следующих уровнях зрительной системы формируется «расширяющаяся воронка»: число нейронов в первичной проекционной области зрительной области коры в тысячи раз больше, чем ганглиозных клеток сетчатки. В слуховой и в ряде других сенсорных систем от рецепторов к коре большого мозга идет «расширяющаяся воронка». Физиологический смысл «суживающейся воронки» заключается в уменьшении избыточности информации, а «расширяющейся» — в обеспечении дробного и сложного анализа разных признаков сигнала; дифференциация сенсорной системы по вертикали и по горизонтали.
- 4) *Вертикальная и горизонтальная дифференциация.* Дифференциация по вертикали заключается в образовании отделов, каждый из которых состоит из нескольких нейронных слоев. Таким образом, отдел представляет собой более крупное морфофункциональное образование, чем слой нейронов. Каждый отдел (например, обонятельные луковицы, кохлеарные ядра слуховой системы или коленчатые тела) осуществляет определенную функцию. Дифференциация по горизонтали заключается в различных свойствах рецепторов, нейронов и связей между ними в пределах каждого из слоев. Так, в зрении работают два параллельных нейронных канала, идущих от фоторецепторов к коре большого мозга и по-разному перерабатывающих информацию, поступающую от центра и от периферии сетчатки глаза.

Общие принципы формирования анализаторов. Общим для большинства проводящих путей анализаторов является то, что они перед попаданием в ядерные зоны коры отдают коллатерали ретикулярной формации и взаимодействуют с ней, а также проходят через таламус.

Корковым представительством анализаторов являются первичные и вторичные поля, преимущественно расположенные в затылочных, постцентральных и височных отделах второго блока (блока приема, переработки и хранения экстероцептивной информации) мозга.

Все анализаторные системы функционируют на основе следующих общих принципов:

- 1) анализа информации с помощью специальных нейронов-детекторов;
- 2) параллельной многоканальной переработки информации, обеспечивающей ее надежность;
- 3) селекции информации в промежутке от рецептора до проекционного поля;
- 4) последовательного усложнения переработки информации от уровня к уровню;
- 5) целостной представленности сигнала в ЦНС во взаимосвязи с другими сигналами;
- 6) реализации принципов повышения надежности обработки разных признаков сигнала.

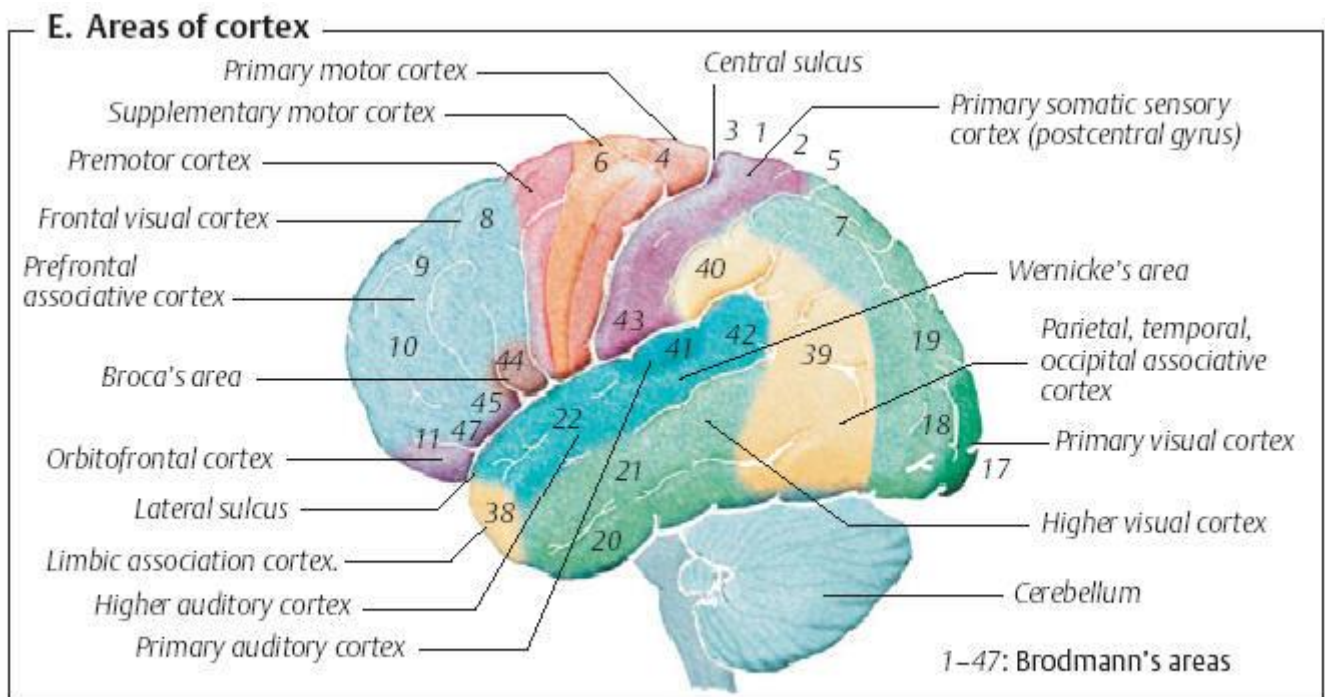
Основу корковых отделов анализаторов составляют первичные или проекционные зоны коры (поля), выполняющие узкоспециализированную функцию отражения только стимулов одной модальности. Их задача — идентифицировать стимул по его качеству и сигнальному значению, в отличие от периферического рецептора, который дифференцирует стимул лишь по его физическим или химическим характеристикам. Основная функция первичных полей — тончайшее отражение свойств внешней и внутренней среды на уровне ощущения.

Все первичные корковые поля характеризуются топическим (экраным) принципом организации, согласно которому любому участку рецепторной поверхности соответствует определенный участок в первичной коре (по принципу «точка в точку»), что и дало основание назвать первичную кору проекционной. Величина зоны представительства того или иного рецепторного участка в первичной коре зависит от функциональной значимости этого участка, а не от его фактического размера.

К числу первичных относятся поля: 17-е (для зрения). 3-е (для кожно-кинестетической чувствительности) и 41-е (для слуха). Экстероцепторная информация в эти участки мозга попадает после прохождения через релейные ядра таламуса.

Вторичные поля представляют клеточные структуры, морфологически и функционально как бы надстроенные над проекционными. В них происходит последовательное усложнение процесса переработки информации, чему способствует предварительное проведение афферентных импульсов через ассоциативные ядра таламуса. Вторичные поля обеспечивают превращение соматотропических импульсов в такую функциональную организацию, которая на уровне психики эквивалентна процессу восприятия.

На поверхности мозга вторичные поля граничат с проекционными или окружают их. Номера вторичных полей: 18,19 — для зрения, 1,2 и частично 5 — для кожно-кинестетической чувствительности, 42 и 22 — для слуха. Первичные и вторичные поля относятся к ядерным зонам анализаторов, расположенных на трех пространственных полюсах заднего мозга – затылочного, теменного и височного соответственно.



Despopoulos, Color Atlas of Physiology © 2003 Thieme

Рис.1 Поля коры головного мозга.

Третичные поля (ассоциативные, зона перекрытия) принимают на себя наиболее сложную функциональную нагрузку. Они находятся вне ядерных зон и в основном расположены в промежутке между вторичными полями или по их периметру. Большая и важнейшая часть третичных полей формируется на границе теменного, затылочного и височного отделов, оказываясь равноудаленной от каждого из указанных полюсов, и не имеет непосредственного выхода на периферию. Их функции почти полностью сводятся к интеграции возбуждений, приходящих от вторичной коры всего комплекса анализаторов. Работа третичных зон своим психологическим эквивалентом имеет восприятие мира во всей полноте и комбинации пространственных, временных и интенсивностных характеристик внешней среды. Все это дает основание рассматривать их как аппарат межанализаторных синтезов.

Кодированием называют совершаемое по определенным правилам преобразование информации в условную форму - код. В сенсорной системе сигналы кодируются двоичным кодом, т.е. наличием или отсутствием электрического импульса в тот или иной момент времени. Такой способ кодирования прост и устойчив к помехам. Информация о раздражении и его параметрах передается в виде отдельных импульсов, а также групп или пачек импульсов (залпов). Амплитуда, длительность и форма каждого импульса одинаковы, но число импульсов в пачке, частота их следования, длительность пачек и интервалов между ними, а также временной рисунок пачки различны и зависят от характеристик стимула. Сенсорная информация кодируется также числом одновременно возбужденных нейронов, а также местом возбуждения в нейронном слое.

Для периферических отделов сенсорной системы типично временное кодирование признаков раздражителя, а на высших уровнях происходит переход к преимущественно пространственному (в основном позиционному) коду.

Способы кодирования информации в нервной системе. Кодирование информации в ЦНС может происходить несколькими способами.

1. Кодирование на основе принципа специфичности рецепторов – заключается в том, что рецепторы настроены на прием определенного сигнала, например термо, баро, хеморецепторы и т.п.

2. Кодирование с использованием меченой линии, т.е. моносинаптическая передача сигналов от рецепторов к некоторому центральному нейрону, возбуждение которого соответствует выделению определенного качества стимула.

3. Кодирование с использованием частотного кода. Наиболее ясно он связан с кодированием интенсивности раздражения. При этом в разных нервах связь интенсивности стимула с частотой генерируемых ПД может быть различной. Для многих периферических нервных волокон установлена логарифмическая зависимость между интенсивностью раздражителя и частотой вызываемых им ПД (закон Фехнера). Для более сложных нервных образований определяется степенная зависимость - ощущение пропорционально показателю степени стимула (закон Стивенса). Для слуховых и вкусовых сенсорных волокон зависимость частоты импульсов от интенсивности описывается S-образной функцией. Кроме того, в передаче информации достаточно велика роль числа одновременно возбуждаемых нервных волокон. Анализ передачи сигнала о вибрации от соматических рецепторов показал, что информация о частоте вибрации передается с помощью частоты ПД, а ее интенсивность кодируется числом одновременно возбуждаемых рецепторов. По мнению Гранита, число активированных волокон является важным фактором в механизме интерпретации частотного кода.

Амплитуда (интенсивность) стимула кодируется в виде частоты импульсов или потенциалов действия, направляющихся от рецептора в ЦНС. Информация передается в виде залпов импульсов, причем частота и число их может быть разным. Считается, что передача нервных импульсов по нервному волокну осуществляется по двоичному коду (есть импульс - 1, нет импульса - 0). "Для того, чтобы из ничего сделать все, достаточно единицы!" (Н.Винер)

4. Кодирование паттерном ответа нейрона, т.е. структурной организацией ПД во времени. Это система передачи информации о стимулах с помощью рисунка разрядов нейрона.

5. Кодирование ансамблем нейронов - основной способ кодирования и передачи информации в мозге. Хебб показал, что различные наборы возбужденных нейронов одного и того же ансамбля соответствуют разным параметрам стимула, а если ансамбль находится на выходе системы, управляющей движением - то и разным реакциям. Этот способ кодирования более надежен, не требует ни операций, ни времени, однако для кодирования каждого типа стимулов необходим свой уникальный состав нейронов.

6. Кодирование информации номером детектора (детекторного канала). Передача информации по номеру канала означает, что сигнал следует по цепочке нейронов, конечное звено которой представлено нейроном-детектором простых или сложных признаков, избирательно реагирующим на определенный физический признак или комплекс (например, горизонтальную или вертикальную линию).

7. Векторное кодирование сигнала в нейронных сетях - способ кодирования информации, открытый в 50-х годах Йохансоном. Он показал, что если две точки на экране движутся навстречу друг другу одна по вертикали, другая по горизонтали, то человек видит движение одной точки по наклонной прямой. Для объяснения иллюзии движения Йохансон использовал векторное представление. Движение точки он рассматривал как результат формирования в нейронных ансамблях мозга двухкомпонентного вектора, отражающего действие двух независимых факторов.

Еще одна важная особенность нервного кодирования - множественность и перекрытие кодов. Так, для одного и того же свойства сигнала (например, его интенсивности) сенсорная система использует несколько кодов: частотой и числом импульсов в пачке, числом возбужденных нейронов и их локализацией в слое. В коре большого мозга сигналы кодируются последовательностью включения параллельно работающих нейронных каналов, синхронностью ритмических импульсных разрядов, изменением их числа.

В коре используется также позиционное кодирование. Оно заключается в том, что какой-то признак раздражителя вызывает возбуждение определенного нейрона или небольшой группы нейронов, расположенных в определенном месте нейронного слоя. Например, возбуждение небольшой локальной группы нейронов зрительной области коры означает, что в определенной части поля зрения появилась световая полоска определенного размера и ориентации.

Передача и преобразование сигналов. Процессы преобразования и передачи сигналов в сенсорной системе доносят до высших центров мозга наиболее важную (существенную) информацию о раздражителе в форме, удобной для его надежного и быстрого анализа.

Преобразования сигналов могут быть условно разделены на пространственные и временные. Среди пространственных преобразований выделяют изменения соотношения разных частей сигнала. Так, в зрительной и соматосенсорной системах на корковом уровне значительно искажаются геометрические пропорции представительства отдельных частей тела или частей поля зрения. В зрительной области коры резко расширено представительство информационно наиболее важной центральной ямки сетчатки при относительном сжатии проекции периферии поля зрения («циклопический глаз»). В соматосенсорной области коры также преимущественно представлены наиболее важные для тонкого различения и организации поведения зоны — кожа пальцев рук и лица («сенсорный гомункулос»).

Для временных преобразований информации во всех сенсорных системах типично сжатие, временная компрессия сигналов: переход от длительной (тонической) импульсации нейронов на нижних уровнях к коротким (фазическим) разрядам нейронов высоких уровней.

Ограничение избыточности информации и выделение существенных признаков сигналов.

Зрительная информация, идущая от фоторецепторов, могла бы очень быстро насытить все информационные резервы мозга. Избыточность сенсорных сообщений ограничивается путем подавления информации о менее существенных сигналах. Менее важно во внешней среде то, что неизменно либо изменяется медленно во времени и в пространстве. Например, на сетчатку глаза длительно действует большое световое пятно. Чтобы не передавать все время в мозг информацию от всех возбужденных рецепторов, сенсорная система пропускает в мозг сигналы только о начале, а затем о конце раздражения, причем до коры доходят сообщения только от рецепторов, которые лежат по контуру возбужденной области.

Опознание образов. Это конечная и наиболее сложная операция сенсорной системы. Она заключается в отнесении образа к тому или иному классу объектов, с которыми ранее встречался организм, т. е. в классификации образов. Синтезируя сигналы от нейронов-детекторов, высший отдел сенсорной системы формирует «образ» раздражителя и сравнивает его с множеством образов, хранящихся в памяти. Опознание завершается принятием решения о том, с каким объектом или ситуацией встретился организм. В результате этого происходит восприятие, т. е. мы осознаем, чье лицо видим перед собой, кого слышим, какой запах чувствуем. Опознание часто происходит независимо от изменчивости сигнала. Мы надежно опознаем, например, предметы при различной их освещенности, окраске, размере, ракурсе, ориентации и положении в поле зрения. Это означает, что сенсорная система формирует независимый от изменений ряда признаков сигнала (инвариантный) сенсорный образ.

Детектирование сигналов. Это избирательное выделение сенсорным нейроном того или иного признака раздражителя, имеющего поведенческое значение. Такой анализ осуществляют *нейроны-детекторы*, избирательно реагирующие лишь на определенные параметры стимула. Так, типичный нейрон зрительной области коры отвечает разрядом лишь на одну определенную ориентацию темной или светлой полоски, расположенной в определенной части поля зрения. При других наклонах той же полоски ответят другие нейроны. В высших отделах сенсорной системы сконцентрированы детекторы сложных признаков и целых образов. Примером могут служить детекторы лица, найденные недавно в нижневисочной области коры обезьян (предсказанные много лет назад, они были названы «детекторы моей бабушки»). Многие детекторы формируются в онтогенезе под влиянием окружающей среды, а у части из них детекторные свойства заданы генетически.

Для зрительной коры описаны нейроны-детекторы, избирательно отвечающие на элементы фигуры контура – линии, полосы, углы и т.п. Затем были открыты нейроны-детекторы высоты звука, положения точки в пространстве, нейронов, кодирующих цвет и т.д.

Многие детекторы формируются в онтогенезе под влиянием окружающей среды, а у части из них детекторные свойства заданы генетически (образ летящего ястреба у птенцов выводковых птиц).

Если у детеныша обезьяны зашить один глаз на какое-то время, то после того, как веки глаза вновь открываются, тестирование свойств нейронов показывает уменьшение числа клеток, отвечающих на

возбуждение ранее депривированного глаза. По данным Хьюбела и Визеля, лишь 15% клеток зрительного анализатора предпочитают реагировать на сигналы от ранее зашитого глаза, в то время как у интактных животных их было 50%. Поведенчески животные были слепы на депривированный глаз. Если при этом закрыть глаз, который не подвергался депривации, животные падают со стола, натыкаются на предметы и т.п.

Существует некий критический (сенситивный) период для такой реакции. У кошки период пластических перестроек нейронов, благодаря которым зрительная депривация приводит к корковому дефекту, длится от 4-й недели до 4-го месяца после рождения. У обезьян – с момента рождения до года. Чувствительность к депривации особенно высока в начале сенситивного периода. Таким образом, отсутствие естественных изображений на сетчатке в раннем периоде жизни ведет к глубоким и стойким изменениям свойств нейронов-детекторов. За открытие сенситивного (критического) периода, в течение которого под влиянием сенсорных воздействий происходит закрепление запрограммированных свойств нейронов-детекторов и их изменение за счет избирательной сенсорной депривации, в 1981 г американские ученые Хьюбел и Визель получили Нобелевскую премию.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ АНАЛИЗАТОРНЫХ СИСТЕМ.

Зрительный анализатор включает в себя - периферическую часть (глазное яблоко), проводящий отдел (зрительные нервы, подкорковые зрительные центры) и корковую часть анализатора. **Орган зрения - глаз** - включает в себя рецепторный аппарат (сетчатку) и оптическую систему, которая фокусирует световые лучи и обеспечивает четкость изображения предметов в сетчатке в уменьшенном и обратном виде.

Оптическая система глаза - состоит из светопреломляющих образований: роговицы, водянистой влаги передней камеры, хрусталика и стекловидного тела. Роговица является фактически линзой, преломляющей свет. Лучи проходящие через нее, преломляются и сходятся в одной точке на сетчатке. Согласно расчетам, главное фокусное расстояние (расстояние от передней поверхности линзы до точки пересечения лучей) при той кривизне, которую имеет роговица, должно составлять 23,8 мм. В этом случае изображение будет четким, правда уменьшенным и перевернутым. Эта цифра приближается к истинной величине фокусного расстояния в нормальном глазу, где это расстояние колеблется от 20 до 26 мм.

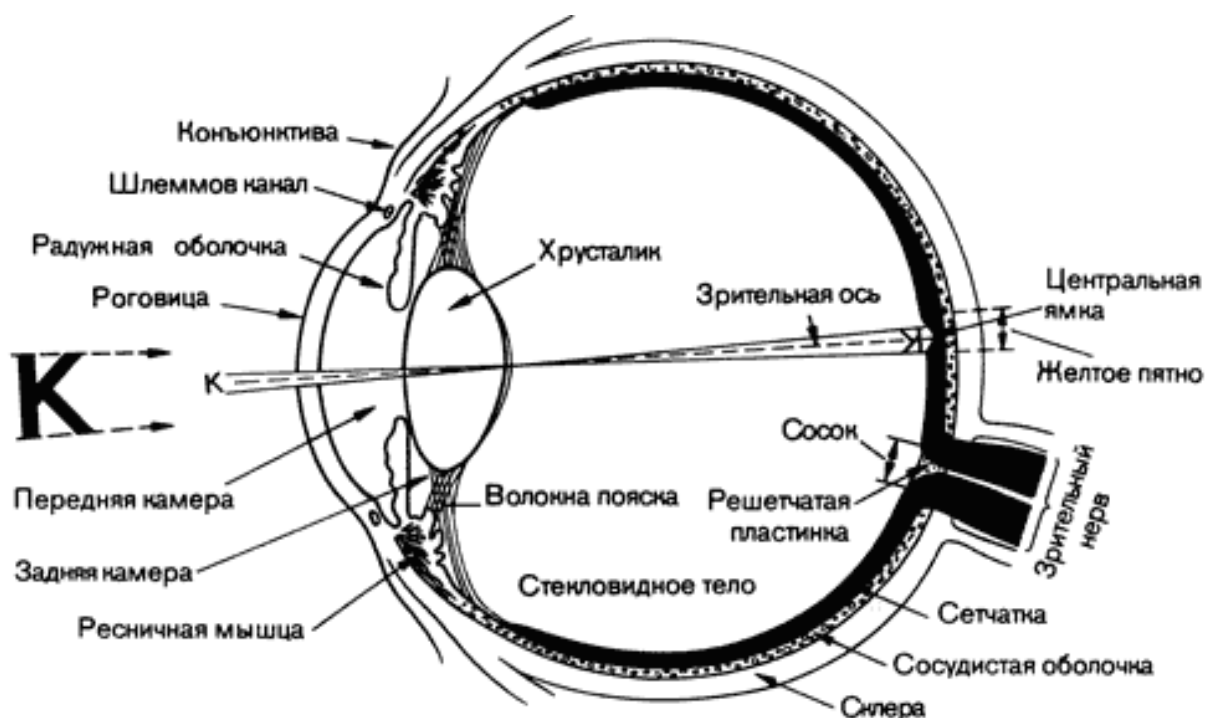


Рис.2 Строение глаза

Преломляющую силу принято выражать в диоптриях (Д). Д - это преломляющая сила линзы с фокусным расстоянием в 100 см. Вычислено, что для роговицы она составляет 43 Д, хрусталика, в зависимости от расстояния до рассматриваемого объекта от 19 до 33 Д. Суммарная преломляющая сила глаза 62-76Д.

Система аккомодации представлена хрусталиком, который имеет форму двояковыпуклой линзы. Основные функции - преломляющая и, следовательно, фокусировка изображения на сетчатке (преломляющая сила - 19-33Д). Это достигается путем аккомодации - изменения формы хрусталика. Изменение формы хрусталика происходит за счет расслабления или сокращения цилиарной мышцы, прикрепляющейся к капсуле хрусталика посредством цинновой связки.

С возрастом хрусталик утрачивает свою прозрачность и эластические свойства - сила аккомодации уменьшается и появляется старческая дальнозоркость - пресбиопия. Нарушение аккомодации связано с нарушением питания хрусталика.

Радужная оболочка практически не проницаемая для лучей. В центре она имеет отверстие, зрачок, диаметр которого меняется (подобие диафрагме фотоаппарата) от 2 до 8 мм - поток света соответственно меняется. Диаметр зрачка меняется медленно под влиянием рефлекторных механизмов (парасимпатические - суживают кольцевые мышцы, симпатические - расширяют - радиально). Основная функция зрачка - он регулирует величину светового потока, а также пропускает световой поток на центральную сферическую часть хрусталика.

Аномалии рефракции. Если у человека имеются дефекты развития глазного яблока, то естественно нарушается рефракция (четкость изображения на сетчатке) и возникают различные ее аномалии. К таким дефектам относятся: миопия - близорукость - когда лучи фокусируются перед сетчаткой, и гиперметропия - дальнозоркость, при которой лучи фокусируются за сетчаткой. В этом случае нужна коррекция при помощи искусственных линз (очки).

Миопия. При миопии, которая проявляется в различных формах, в большинстве случаев глазное яблоко слишком длинно, а преломляющая сила имеет нормальную величину. Поэтому лучи сходятся перед сетчаткой в стекловидном теле, а на сетчатке вместо точки возникает круг светорассеяния. У близорукого дальняя точка ясного видения находится не в бесконечности, а на конечном, довольно близком расстоянии. Корректирование близорукости просто: необходимо уменьшить преломляющую силу глаза путем использования вогнутых линз с отрицательными диоптриями.

Гиперметропия. При гиперметропии, т. е. при дальнозоркости, глазное яблоко является слишком коротким и поэтому параллельные лучи, идущие от далеких предметов, собираются сзади сетчатки, а на ней получается неясное, расплывчатое изображение предмета. Этот недостаток рефракции может быть компенсирован путем аккомодационного усилия, т. е. увеличения выпуклости хрусталика. Поэтому дальнозоркий человек напрягает ресничную мышцу, смотря не только вблизи, но и вдаль. Увеличение преломляющей силы глаза возможно с помощью положительных диоптрий, т. е. выпуклых линз.

Пресбиопия. При пресбиопии, старческой дальнозоркости, длина глазного яблока по сравнению с нормой, остается неизменной. Возникающий в данном случае дефект зрения принципиально отличается от двух других случаев. С возрастом хрусталик становится менее эластичным и при ослаблении натяжения цинновых связок его выпуклость или не меняется, или увеличивается лишь незначительно. Поэтому ближняя точка отодвигается от глаза. Исправлять этот недостаток аккомодации можно с помощью двояковыпуклых линз.

Световоспринимающая система глаза. Кроме оптической и аккомодационной систем в глазу имеется и рецепторная воспринимающая). Это - сетчатка; расположенная на задней стенке глазного яблока, основная роль - преобразование света в электрические потенциалы.

Электромагнитное излучение в диапазоне длин волн от 400 до 750 нм воспринимается человеком как свет. Основу зрения составляет восприятие контраста между светлым и темным, а не восприятие абсолютной яркости. Если объекты отличаются по степени отражения разных спектральных компонентов, то при нулевом яркостном контрасте различать их нам помогает цветовой контраст. Порог световой чувствительности глаза очень низкий – ощущается уже 6–7 фотонов на участке с 50 палочками.

Сетчатка состоит из 4 основных слоев: 1) пигментный; 2) слой палочек и колбочек (около 110-125 млн. палочек и 6 млн. - колбочек); 3) слой биполярных клеток; 4) слой ганглиозных клеток (рис. 3). На глазном дне имеются два образования - слепое пятно (выход нерва, фоторецепторов нет) и желтое пятно (палочек нет, а плотность колбочек самая высокая). Волокна зрительного нерва идут в подкорковую часть зрительного анализатора - наружные коленчатые тела переднего двухолмия, затем в кору головного мозга - затылочную долю. От коры к сетчатке, также идут волокна, обеспечивающие корковый контроль.

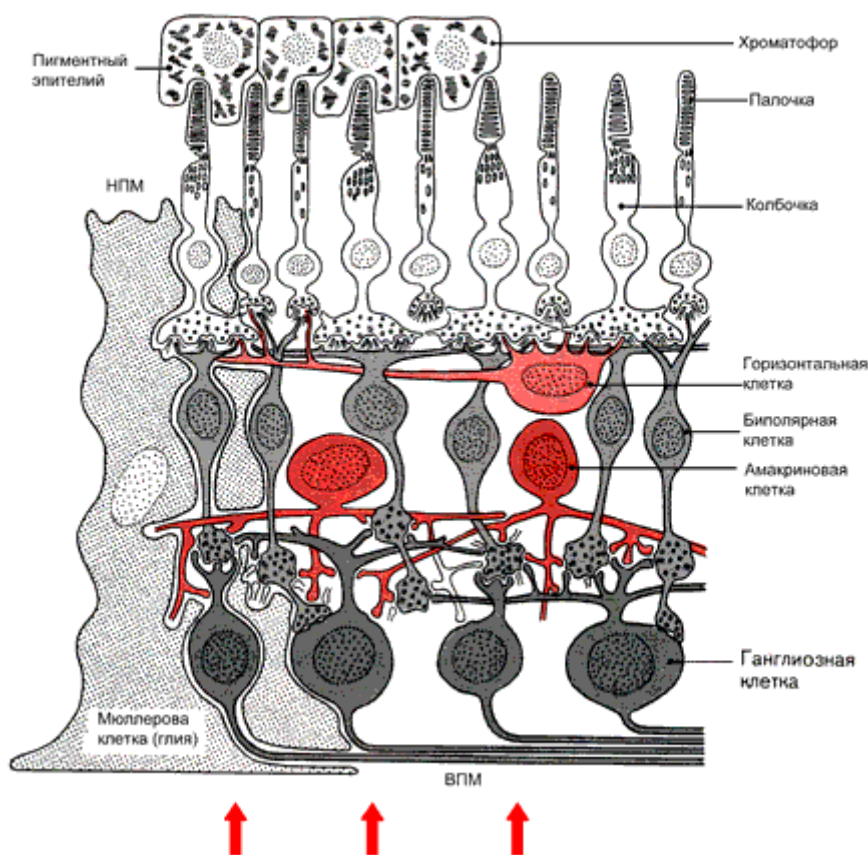


Рис. 3. Схема строения сетчатки человека (по данным электронной микроскопии). НПМ - наружная пограничная мембрана, ВПМ - внутренняя пограничная мембрана. Стрелки внизу рисунка указывают направление падающего света.

Функцию фоторецепторов выполняют колбочки и палочки. Они обладают разной чувствительностью к цвету и свету: колбочки слабо чувствительны к цвету, колбочки - обеспечивают дневное восприятие света. Палочки - не чувствительны к цвету, но чувствительны к свету (сумеречное зрение).

У человека слой рецепторов в сетчатке состоит приблизительно из 120 млн. палочек и 6 млн. колбочек, отличающихся друг от друга по характерным гистологическим признакам. Палочки и колбочки расположены по площади сетчатки неравномерно. Наибольшая плотность колбочек – число рецепторов на единицу площади – имеет место в центральной ямке, тогда как для палочек наибольшая плотность отмечается в области вокруг-вблизи ямки. Палочки в области центральной ямки полностью отсутствуют.

Палочки и колбочки сходны по структуре наружного сегмента (членика) – они состоят примерно из тысячи мембранных дисков (палочки) или складок (колбочки).

Зрительные пигменты. Палочки в 500 раз более чувствительны к свету, чем колбочки. Однако палочки не реагируют на изменение длины волны света, т.е. не проявляют цветочувствительность. Такое функциональное различие объясняется химическими особенностями процесса зрительной рецепции, в основе которой лежат фотохимические реакции.

Эти реакции протекают с помощью зрительных пигментов. В палочках содержится зрительный пигмент *родопсин* или «зрительный пурпур». Свое название он получил потому, что, будучи извлеченным в темноте, имеет красный цвет, так как особенно сильно поглощает зеленые и синие световые лучи. В колбочках же находятся другие зрительные пигменты. Молекулы зрительных пигментов включены в упорядоченные структуры в составе двойного липидного слоя мембранных дисков наружных сегментов.

Фотохимические реакции в палочках и колбочках сходны. Они начинаются с поглощения кванта света – фотона, – что переводит молекулу пигмента на более высокий энергетический уровень. Далее запускается процесс обратимого изменения молекул пигментов. В палочках - родопсин (зрительный пурпур), в колбочках иодопсин. В результате энергия света превращается в электрические сигналы - импульсы. Так, родопсин под влиянием света претерпевает ряд химических изменений - превращается в ретинол (альдегид витамина А) и белковый остаток - опсин. Затем под влиянием фермента редуктазы он переходит в витамин А, который поступает в пигментный слой. В темноте происходит обратная реакция - витамин А восстанавливается, проходя ряд стадий.

Цветовое зрение. Человек видит световые лучи, излучаемые различными предметами, и имеющие длину волны от 400 до 800 нм. Максимум спектра поглощения родопсина в палочках находится на 500 нм – желтая часть спектра. Доказано, что палочки видят мир в черно-белом варианте, а колбочки - в цветном.

Существует ряд различных теорий цветоощущения. Наибольшим признанием пользуется трехкомпонентная теория. Она допускает существование 3 типов колбочек. Они содержат разные светочувствительные вещества, специфически реагирующие на красный, зеленый и фиолетовый цвет. Колбочки имеют три максимума спектра поглощения, примерно 425, 435 и 570 нм, соответственно трем разным пигментам. Всякий цвет оказывает действие на все 3 вида, но разное. В коре возбуждения суммируются и дают ощущение одного цвета.

Если долго смотреть на окрашенный предмет, а затем перевести взор на белую поверхность, то виден тот же предмет, но окрашенный в т.н. дополнительный цвет. Это связано с тем, что при утомлении какого-либо компонента цветового восприятия соответствующий цвет вычитается из белого, получается ощущение дополнительного.

При нарушении каких-то элементов системы цветоощущения возникает различного рода патология цветоощущения (би- и унихроматия, дальтонизм и даже полная цветовая слепота). Для диагностики таких поражений зрения существуют специальные таблицы, например, таблицы Рабкина.

Электрические явления в зрительном рецепторе. Фотохимические изменения зрительных пигментов палочек и колбочек представляют собой начальное звено в цепи явлений возбуждения зрительных рецепторов. Вслед за комплексом фотохимических реакций возникают электрические изменения. При световом раздражении от глаза можно зарегистрировать т.н. электроретинограмму. Анализ ЭРГ может дать немало информации о состоянии сетчатки.

Медленные колебания электрических потенциалов при световом раздражении (ЭРГ) сопровождаются возникновением потенциалов действия в ганглиозных клетках сетчатки, от которых отходят волокна зрительного нерва. Одна ганглиозная клетка через много биполярных и горизонтальных нейронов связана с тысячами фоторецепторов (около 1 млн.). На 130 млн. палочек и колбочек есть 1 млн. нервных волокон. На нейронах сетчатки может возникать как суммация волн

возбуждения, так и их окклюзия. Поскольку нейронам сетчатки свойственны те же самые свойства, что и нервным центрам, это дает основание читать нейроны сетчатки вынесенной на периферию частью ЦНС.

Структура центральных зрительных путей. Зрительная информация передается в мозг через аксоны ганглиозных клеток сетчатки, которые образуют зрительный нерв. Правый и левый зрительные нервы сливаются у основания черепа, образуя хиазму, где нервные волокна, идущие от носовых (назальных) половин обеих сетчаток, пересекаются и переходят на противоположную сторону. Волокна, идущие от височных (темпоральных) половин каждой сетчатки, продолжают идти с той же стороны (ипсилатерально), объединяясь вместе с перекрещенным пучком аксонов из контралатерального зрительного нерва, и образуют зрительный тракт. Зрительный тракт приводит к первым центральным станциям зрительного пути, к которым относятся латеральные колленчатые тела, верхние бугорки четверохолмия, ядра вспомогательного зрительного тракта и претектальная область ствола мозга. Аксоны клеток латерального колленчатого тела образуют зрительную радиацию и оканчиваются в основном в первичной зрительной коре.

По мере повышения уровня зрительной системы происходит усложнение рецептивных полей нейронов. Все поля имеют возбуждающие и тормозные зоны. Концентрические поля, характерные для сетчатки и латерального колленчатого тела, в коре уже отсутствуют. В зрительной системе, подобно другим сенсорным системам, чем выше уровень обработки информации, тем строже ограничены функции отдельных нейронов, т.е. избирательность реакции нейронов на свойства изображения.

Роль движений глаз в зрении. Особенностью зрительного восприятия является его активный характер, так как в зрительном восприятии значительную роль играют движения глаз и головы. С помощью произвольных и произвольных перемещений взгляда человек изучает окружающий мир. Широта и направление движений глаз и головы зависят от внутреннего состояния человека, т.е. степени внимательности и заинтересованности, и от характера зрительной стимуляции. При этом глазодвигательный аппарат функционирует во взаимодействии с сенсорными механизмами.

Глаз человека может вращаться вокруг любой оси, проходящей через центр вращения глаза, который находится в среднем на 1,3 мм позади геометрического его центра. Важная роль движений глаза в процессе зрения определяется тем, что для непрерывного получения зрительной информации необходимо движение изображения на сетчатке. Как показали электрофизиологические исследования, импульсы в зрительном нерве возникают лишь в момент включения и выключения светового изображения.

При непрерывном воздействии света на зрительный рецептор импульсация в соответствующих волокнах зрительного нерва быстро прекращается. Если на роговой оболочке глаза устроить присоски с источником света, который действует всегда на одно место сетчатки, то испытуемый видит свет этого источника только течение 1-2 секунд. Лягушки видят только движущиеся предметы.

Глаз при рассматривании любого предмета совершает непрерывные скачки (саккады) из одной точки фиксации взгляда в другую. Продолжительность скачка - сотые доли секунды, размер около 20 градусов, скорость - 200-400 град. в секунду. Продолжительность фиксации взора - 0,2-0,5 сек. Чем сложнее объект, тем сложнее кривая его движений. Глаз как бы ощупывает контуры изображения, задерживаясь и возвращаясь к тем его участкам, которые по тем или иным причинам привлекли особое внимание.

Фиксация взгляда носит относительный характер, поскольку даже в этот период глаза немного смещаются за счет глазного тремора – произвольных, однотипных, ритмических движений. При наблюдении движущихся объектов глаза совершают плавные следящие движения.

Движения глаз управляются центрами, находящимися в ретикулярной формации, среднем мозге, верхних буграх четверохолмия и претектальной области.

Зрительная адаптация. При переходе от темноты к свету наступает временное ослепление, а затем чувствительность глаза постепенно снижается. Это приспособление зрительной сенсорной системы к условиям яркой освещенности называется световой адаптацией. Обратное явление (темновая адаптация) наблюдается при переходе из светлого помещения в почти не освещенное. В первое время человек почти ничего не видит из-за пониженной возбудимости фоторецепторов и зрительных нейронов. Постепенно начинают выявляться контуры предметов, а затем различаются и их детали, так как чувствительность фоторецепторов и зрительных нейронов в темноте постепенно повышается.

Повышение световой чувствительности во время пребывания в темноте происходит неравномерно: в первые 10 мин она увеличивается в десятки раз, а затем в течение часа — в десятки тысяч раз. Важную роль в этом процессе играет восстановление зрительных пигментов. Пигменты колбочек в темноте восстанавливаются быстрее родопсина палочек, поэтому в первые минуты пребывания в темноте адаптация обусловлена процессами в колбочках. Этот первый период адаптации не приводит к большим изменениям чувствительности глаза, так как абсолютная чувствительность колбочкового аппарата невелика.

Следующий период адаптации обусловлен восстановлением родопсина палочек. Этот период завершается только к концу первого часа пребывания в темноте. Восстановление родопсина сопровождается резким (в 100 000—200 000 раз) повышением чувствительности палочек к свету. В связи с максимальной чувствительностью в темноте только палочек слабо освещенный предмет виден лишь периферическим зрением.

Основные показатели зрения. В число основных показателей, описывающих функцию зрительной сенсорной системы, входят следующие: диапазон воспринимаемых длин волн, диапазон восприятия интенсивностей от порога до болевого ощущения, острота зрения, время суммации и критическая частота слияния мельканий, порог чувствительности и адаптация, способность к восприятию цветов, восприятие глубины пространства – стереоскопия.

Поле зрения. Совокупность точек, одновременно видимых глазом при фиксации взгляда в одной точке, называется полем зрения. Оно разное для различных цветов. Для белого: вверх 60° , вниз 70° , наружу 90° , внутрь 60° . Для зеленого соответственно: 20-30-40- 30° . Определяют поле зрения прибором периметром. Поражение какого-то участка сетчатки приводит к выпадению соответствующего сектора поля зрения.

Если фиксировать взглядом небольшой предмет, то его изображение проецируется на желтое пятно сетчатки. В этом случае мы видим предмет центральным зрением. Его угловой размер у человека $1,5—2^{\circ}$. Предметы, изображения которых падают на остальные места сетчатки, воспринимаются периферическим зрением. Пространство, видимое глазом при фиксации взгляда в одной точке, называется полем зрения. Измерение границы поля зрения производят периметром. Границы поля зрения для бесцветных предметов составляют книзу 70° , кверху — 60° , внутрь — 60° и кнаружи — 90° . Поля зрения обоих глаз у человека частично совпадают, что имеет большое значение для восприятия глубины пространства. Поля зрения для различных цветов неодинаковы и меньше, чем для черно-белых объектов.

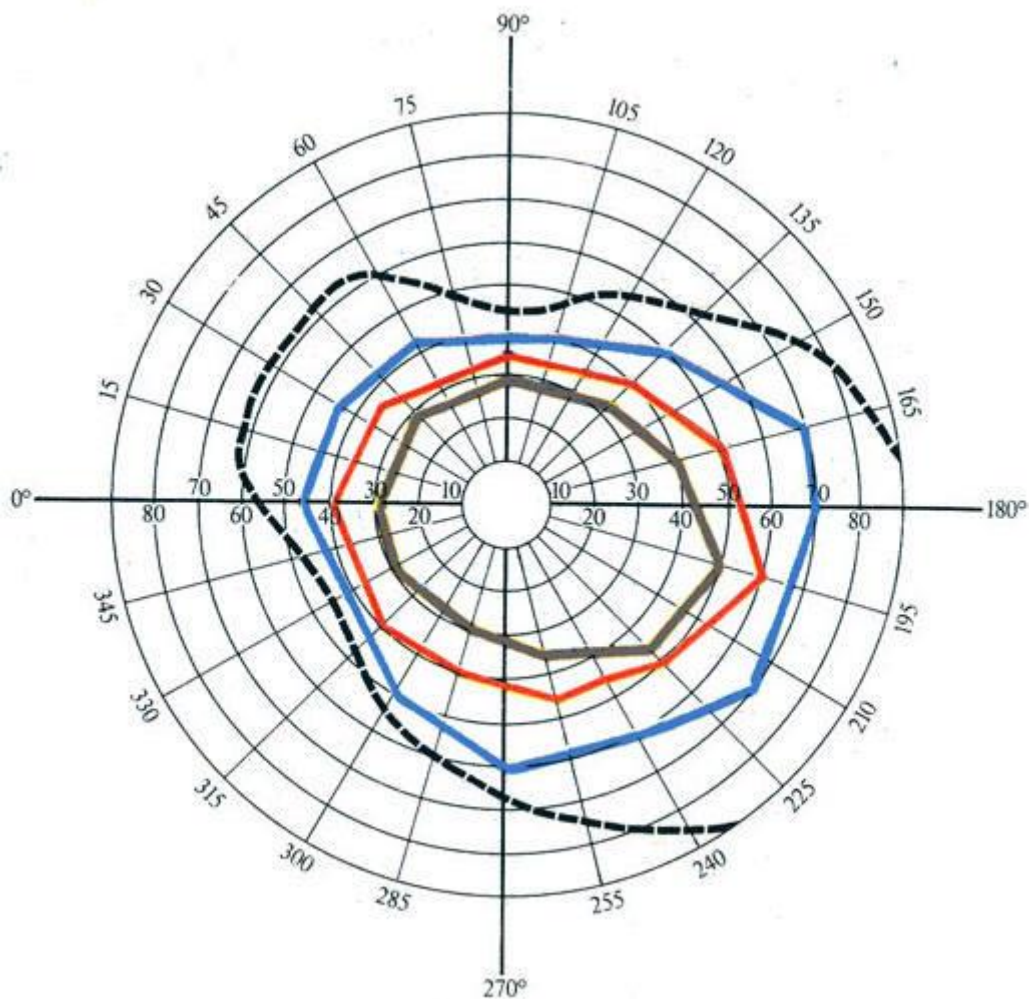


Рис. 4. Графическое изображение поля зрения: пунктиром изображено поле зрения на белый цвет, остальными кривыми — поля зрения на соответствующие им цвета

Оценка расстояния. Восприятие глубины пространства и оценка расстояния до объекта возможны как при зрении одним глазом (монокулярное зрение), так и двумя глазами (бинокулярное зрение). Во втором случае оценка расстояния гораздо точнее. Некоторое значение в оценке близких расстояний при монокулярном зрении имеет явление аккомодации. Для оценки расстояния имеет значение также то, что образ предмета на сетчатке тем больше, чем он ближе

Бинокулярное зрение. При взгляде на какой-либо предмет у человека с нормальным зрением не возникает ощущения двух предметов, хотя и имеется два изображения на двух сетчатках. Изображения всех предметов попадают на так называемые корреспондирующие, или соответственные, участки двух сетчаток, и в восприятии человека эти два изображения сливаются в одно. Надавите слегка на один глаз сбоку: немедленно начнет двоиться в глазах, потому что нарушилось соответствие сетчаток. Если же смотреть на близкий предмет, конвергируя глаза, то изображение какой-либо более отдаленной точки попадает на неидентичные (диспаратные) точки двух сетчаток. Человек способен заметить изменение глубины, создающее сдвиг изображения на сетчатках на несколько угловых секунд.

Бинокулярное слитие или объединение сигналов от двух сетчаток в единый нервный образ происходит в первичной зрительной коре. Бинокулярность зрения помогает оценивать расстояние и объемность предметов. Это возможно потому, что два глаза рассматривают предметы под разным углом. Оценка величины рассогласования происходит в зрительном центре. Один глаз тоже может дать представление о расстоянии - при попеременной фиксации взора на разно удаленных предметах.

Оценка величины объекта. Величина предмета оценивается как функция величины изображения на сетчатке и расстояния предмета от глаза. В случае, когда расстояние до незнакомого предмета оценить трудно, возможны грубые ошибки в определении его величины.

Слуховая система — одна из важнейших дистантных сенсорных систем человека в связи с возникновением у него речи как средства межличностного общения и служит для восприятия звука.

Звук — это колебания молекул, из которых состоит упругая среда, распространяющиеся в виде продольной волны давления. Скорость распространения волны в воздухе составляет 335 м/с. Частота звука определяется в герцах — Гц. Звук, образованный одной частотой, называется тоном.

Периферический отдел слуховой системы. Звук проникает в слуховую систему через наружное ухо — наружный слуховой проход, ведущий к барабанной перепонке. За барабанной перепонкой начинается среднее ухо, в нем находится воздух. В полости среднего уха находится цепочка подвижно соединенных косточек: молоточек, наковальня, стремечко. Стремечко граничит с внутренним ухом. Энергия звука передается от барабанной перепонки через молоточек, наковальню и стремечко в полость среднего уха, которая соединяется с глоткой с помощью евстахиевой трубы.

Внутреннее ухо помещается в каменистой части височной кости вместе с вестибулярным аппаратом. Слуховым органом как таковым является улитка. Улитка состоит из трех, свернутых вместе каналов — барабанной лестницы, средней лестницы, вестибулярной лестницы. Барабанная и вестибулярная лестницы сообщаются в окончании улитки. В основании барабанной лестницы имеется еще одно отверстие, закрытое мембраной, называемое круглым окном.

Основная мембрана разделяет барабанную и среднюю лестницы. Утолщение вдоль основной мембраны представляет собой *звукоспринимающий кортиева орган*, содержащий рецепторы — волосковые клетки. Общее число волосковых клеток достигает 25 000. Волосковые клетки являются рецепторами второго типа и относятся к механоцепторам. Название «волосковые» они получили оттого, что каждая чувствительная клетка увенчана пучком волосков или ресничек. Одним концом реснички прикреплены к нижней поверхности текториальной мембраны.

Рецепция звука во внутреннем ухе. Звук вызывает колебания стремечка. От него энергия передается перилимфе вестибулярной лестницы. Поскольку жидкость является несжимаемой средой, то увеличение давления здесь вызывает отклонение мембраны круглого окна в противоположную сторону.

Стремечко также вызывает колебания основной и рейснеровской мембраны. В жидкости появляются волны, движущиеся по направлению вдоль каналов. При этом амплитуда волны неодинакова вдоль канала. Положение максимума зависит от частоты приходящего звука. Ближе к стремечку располагаются максимумы для высоких частот, дальше от стремечка — максимумы для низких частот. В результате максимум амплитуды для каждой частоты в диапазоне слышимости располагается в определенной точке канала.

Сенсорные клетки возбуждаются сильнее там, где выше амплитуда. Поэтому разные частоты приходящего звука возбуждают разные звукоспринимающие клетки.

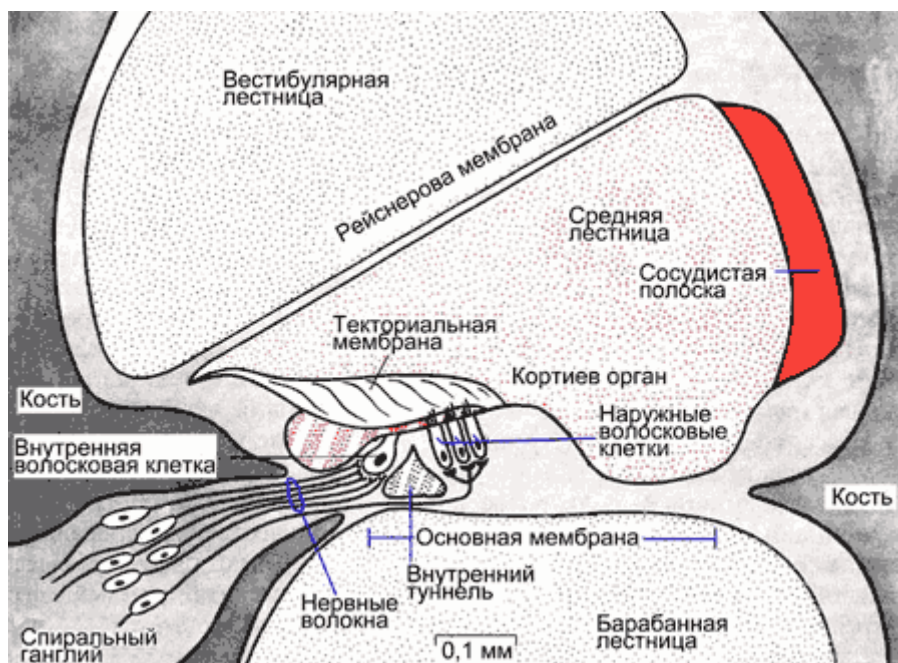


Рис. 4. Схема улитки в разрезе.

Колебания основной мембраны и других структур улитки вызывают механические движения ресничек. Микродеформация мембраны рецептора преобразуется в нервный импульс в форме рецепторного потенциала. Образование рецепторного потенциала опосредовано разностью электрических потенциалов между полостями вестибулярной и средней лестниц. Предполагается, что в формировании рецепторного потенциала участвуют ионные токи, возникающие при колебаниях ресничек.

Возникающий рецепторный потенциал вызывает выброс медиатора из рецептора, который возбуждает афферентные нервные волокна. Каждое волокно слухового нерва приходит из строго определенного участка улитки, т.е. от строго определенных рецепторов. Поэтому каждое волокно сильнее всего возбуждается от звуков одной, определенной частоты. Длительность звукового стимула кодируется продолжительностью нервной активности, а интенсивность кодируется уровнем активности, т.е. частотой импульсов.

Открывания всего нескольких ионных каналов в мембране одной стереоцилии явно мало для возникновения рецепторного потенциала достаточной величины. Важным механизмом усиления сенсорного сигнала на рецепторном уровне слуховой системы является механическое взаимодействие всех стереоцилии (около 100) каждой волосковой клетки. Оказалось, что все стереоцилии одного рецептора связаны между собой в пучок тонкими поперечными нитями. Поэтому, когда сгибаются один или несколько более длинных волосков, они тянут за собой все остальные волоски. В результате этого открываются ионные каналы всех волосков, обеспечивая достаточную величину рецепторного потенциала.

Электрические явления в улитке. При отведении электрических потенциалов от разных частей улитки обнаружено пять различных феноменов: два из них — мембранный потенциал слуховой рецепторной клетки и потенциал эндолимфы — не обусловлены действием звука; три электрических явления — микрофонный потенциал улитки, суммационный потенциал и потенциалы слухового нерва — возникают под влиянием звуковых раздражений.

Если ввести в улитку электроды, соединить их с динамиком через усилитель и подействовать на ухо звуком, то динамик точно воспроизведет этот звук. Описываемое явление называют микрофонным эффектом улитки, а регистрируемый электрический потенциал назван кохлеарным микрофонным потенциалом. Доказано, что он генерируется на мембране волосковой клетки в результате

деформации волосков. Частота микрофонных потенциалов соответствует частоте звуковых колебаний, а амплитуда потенциалов в определенных границах пропорциональна интенсивности звука.

Центральный отдел слуховой системы. Центральная часть слуховой системы очень сложна. Возбуждение от волосковых клеток передается в слуховой центр продолговатого мозга – кохлеарные ядра, затем переключается на нейроны промежуточного мозга и далее поступает к нейронам височной области коры больших полушарий в первичную слуховую кору. Путь электрических импульсов от рецепторов к первичной слуховой коре полушарий мозга содержит 3–5 уровней переключения и не менее трех перекрестов. Направление нервных импульсов от рецепторов каждого уха в оба полушария является необходимым условием для определения пространственного места расположения источника звука.

Информация, содержащаяся в звуковом стимуле, проходит по различным уровням слухового тракта и многократно записывается в виде нейронного возбуждения. В ходе этого процесса синтеза-анализа различные нейроны выделяют специфические свойства звукового стимула, так что нейроны высших уровней могут возбуждаться специфично на одно-единственное свойство. Поэтому люди с определенной тренировкой слуха способны выявлять чистые тона, амплитуду звука, начало и конец стимула, расположение источника звука и другие характеристики. Формирование способностей по анализу звуков происходит в звуковой области коры. Там одни нейроны отвечают только на начало звука, другие – только на конец. Одни нейроны возбуждаются только при определенной длительности звука либо при повторяющихся звуках.

Слуховая система функционирует взаимосвязано с неслуховыми отделами головного мозга, т.е. имеет много входов из других отделов нервной системы. К разным уровням слуховой системы подходят нервные пути из зрительной и моторной областей коры, из мозжечка и ретикулярной формации.

Повреждение височных долей мозга затрудняет восприятие речи, пространственную локализацию звука и идентификацию временных характеристик звука.

Слуховые ощущения. Человек воспринимает звуковые колебания с частотой 16—20 000 Гц. Этот диапазон соответствует 10—11 октавам. Верхняя граница частоты воспринимаемых звуков зависит от возраста человека: с годами она постепенно понижается и старики часто не слышат высоких тонов. Различение частоты звука характеризуется тем минимальным различием по частоте двух близких звуков, которое еще улавливается человеком. При низких и средних частотах человек способен заметить различия в 1—2 Гц. Встречаются люди с абсолютным слухом: они способны точно узнавать и обозначать любой звук даже при отсутствии звука сравнения.

Слуховой порог зависит от частоты приходящего звука. Ухо человека наиболее чувствительно к частотам 2–5 кГц. Громкость звука представляет субъективное восприятие уровня звукового давления.

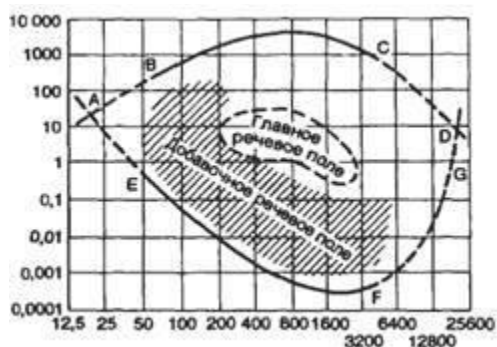


Рис. 5. Область звукового восприятия человека. Зависимость пороговой интенсивности звука (по оси ординат — звуковое давление, дин/см²) от частоты тональных звуков (по оси абсцисс — тональность звуков, Гц). Линия A-E-F-G-D — абсолютные пороги, A-B-C-D — пороги болевого ощущения от громких звуков

Для восприятия звуковых стимулов имеет большое значение продолжительность звука. Если она меньше 50 мс, то звуки воспринимаются в виде щелчков и их полноценное восприятие невозможно. Слуховая система, как и другие сенсорные системы (кроме боли) способна адаптироваться. Это проявляется в том, что длительное воздействие звука вызывает уменьшение чувствительности и наоборот. Слышимость зависит от частоты и звукового давления.

Зона слышимости для молодого здорового человека располагается в диапазоне от 2 до 16 000 Гц.

Речевая зона располагается примерно между 250 и 6000 Гц, а УЗД – от 40 до дБ. Минимальную силу звука, слышимого человеком в половине случаев его предъявления, называют абсолютным порогом слуховой чувствительности. Пороги слышимости зависят от частоты звука (рис. 6).

Сила звука от разных источников, окружающих человека в природной и производственно-бытовой среде очень различна, и может колебаться от 10 децибелл (шелест листьев при ветре) до 120 децибелл (шум авиационного двигателя). Речь средней громкости имеет силу звука, равную 50–60 децибеллам.

Бинауральный слух. Человек и животные обладают пространственным слухом, т. е. способностью определять положение источника звука в пространстве. Это свойство основано на наличии бинаурального слуха, или слушания двумя ушами. Для него важно и наличие двух симметричных половин на всех уровнях слуховой системы. Острота бинаурального слуха у человека очень высока: положение источника звука определяется с точностью до 1 углового градуса. Основой этого служит способность нейронов слуховой системы оценивать интерауральные (межушные) различия времени прихода звука на правое и левое ухо и интенсивности звука на каждом ухе. Если источник звука находится в стороне от средней линии головы, звуковая волна приходит на одно ухо несколько раньше и имеет большую силу, чем на другом ухе. Оценка удаленности источника звука от организма связана с ослаблением звука и изменением его тембра. При раздельной стимуляции правого и левого уха через наушники задержка между звуками уже в 11 мкс или различие в интенсивности двух звуков на 1 дБ приводят к кажущемуся сдвигу локализации источника звука от средней линии в сторону более раннего или более сильного звука. В слуховых центрах есть нейроны с острой настройкой на определенный диапазон интерауральных различий по времени и интенсивности. Найдены также клетки, реагирующие лишь на определенное направление движения источника звука в пространстве.

Ориентация тела человека в пространстве осуществляется с помощью органа равновесия, называемого вестибулярной системой. Она воспринимает информацию о положении, активных и пассивных линейных и угловых перемещениях тела и головы. Вестибулярная система, как и слуховая, относится к числу механорецепторных систем. Чувствительность вестибулярной системы очень велика как к линейным ускорениям (2 см/с^2), так и к угловым вращениям ($2\text{--}3^\circ$ за с^{-2}). Дифференциальный порог наклона головы вперед-назад составляет около 2° , а влево-вправо – 1° .

Вестибулярная система играет наряду со зрительной и соматосенсорной системами ведущую роль в пространственной ориентировке человека. Она получает, передает и анализирует информацию об ускорениях или замедлениях, возникающих в процессе прямолинейного или вращательного движения, а также при изменении положения головы в пространстве. При равномерном движении или в условиях покоя рецепторы вестибулярной сенсорной системы не возбуждаются. Импульсы от вестибулорецепторов вызывают перераспределение тонуса скелетной мускулатуры, что обеспечивает сохранение равновесия тела. Эти влияния осуществляются рефлекторным путем через ряд отделов ЦНС.

Периферический отдел вестибулярной системы включает в себя два отолитовых органа – утрикулус (овальный мешочек) и саккулус (круглый мешочек), и три полукружных канала – горизонтальный, передний вертикальный и задний вертикальный, находящиеся в трех взаимно перпендикулярных направлениях. На одном из концов каждого канала находится расширение – ампула. Утрикулус,

саккулус и полукружные каналы состоят из тонких перепонки, образующих замкнутые трубки, так называемый перепончатый лабиринт.

Внутри перепончатого лабиринта находится эндолимфа, связанная с эндолимфой улитки. Кроме того, он окружен перилимфой, также переходящей в перилимфу органа слуха. Улитка и вестибулярный аппарат заключены в костный лабиринт. Таким образом, вестибулярный аппарат состоит из 10 частей – по 5 с каждой стороны головы (два мешочка и три полукружных канала).

Функция утрикулуса и саккулуса состоит в восприятии линейных ускорений. Эффективным стимулом для них является сила тяжести. Утрикулус и саккулус слева и справа расположены относительно черепа в определенных положениях. При прямом положении тела и головы утрикулус находится в горизонтальном, а саккулус – в вертикальном положении. Наклон головы приводит к смещению мешочков – утрикулуса и саккулуса – на некоторый угол между горизонтальным и вертикальным положением. Внутри мешочков расположен сенсорный эпителий – чувствительные пятна мешочков или макулы, содержащие рецепторные волосковые клетки, поддерживаемые опорными клетками. На поверхности рецепторной клетки, обращенной в просвет перепончатого лабиринта, находятся волоски - цилии. Наиболее длинный волосок и самый подвижный – киноцилия. Остальные волоски – стереоцилии – более короткие, менее подвижные и многочисленные (порядка 60) на клетке.

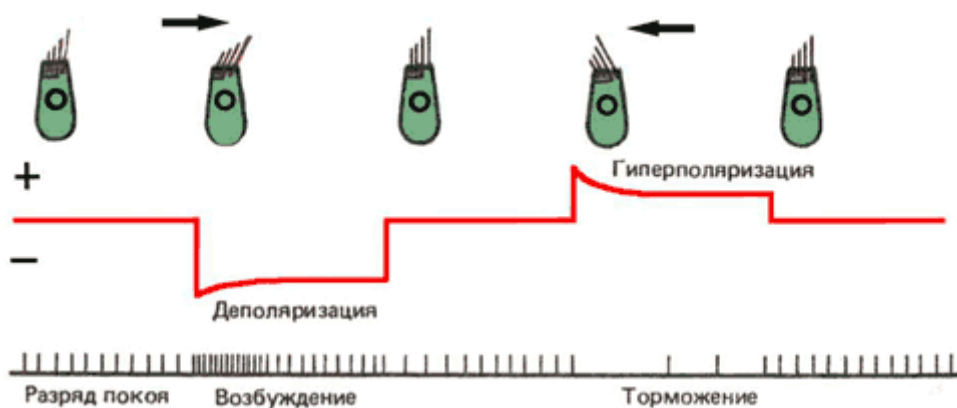


Рис. 6. Схема двух рецепторных клеток сенсорного эпителия вестибулярного органа и их нервных волокон. При наклоне пучка ресничек в сторону киноцилии частота импульсации в афферентном нервном волокне повышается, а при наклоне в противоположную сторону - снижается.

Волоски (цилии) рецепторных клеток чувствительных пятен (макул) мешочков погружены в желатинообразную массу, так называемую отолитовую мембрану, содержащую мелкие, но тяжелые гранулы – отолиты, представляющие собой кристаллы карбоната кальция. При наклоне головы сила тяжести отолитов смещает эту мембрану относительно сенсорного эпителия и цилии, погруженные в мембрану с отолитами, сгибаются благодаря скольжению отолитовой мембраны вдоль них. Направление сгибания в сторону самой длинной цилии – киноцилии, построенной иначе, чем остальные волоски, является решающим фактором в появлении импульсного разряда вестибулярных афферентных нервных волокон, связанных с рецептором у его основания.

Поскольку волокна вестибулярного нерва находятся в состоянии постоянной спонтанной активности (импульсация без воздействия раздражителя), то всякое смещение волосков приводит к увеличению или снижению частоты этого спонтанного разряда. Если смещение цилии направлено к киноцилии, то происходит усиление импульсной активности афферентного волокна, при смещении в противоположную сторону – от киноцилии – частота спонтанного разряда афферентного волокна снижается. Утрикулус участвует в оценке положения головы и тела и его вращения, а саккулус – в восприятии вибраций.

В отличие от отолитовых органов, воспринимающих линейные ускорения, рецепторы в полукружных каналах отвечают на угловые ускорения. Человеку необходима способность определять положение в пространстве при повороте головы и туловища вокруг вертикальной оси,

при наклоне головы вперед или назад, при наклоне головы влево и вправо. Информацию об угловых ускорениях при движении вокруг этих осей и всех возможных комбинациях двигательной активности обеспечивают полукружные каналы, по одному для каждой оси вращения.

В каждом канале имеется расширение – ампула, в которой находится желатинообразная масса – купула, вдающаяся в эндолимфу. Поскольку удельный вес купулы равен удельному весу эндолимфы, в отличие от отолитовой мембраны она при линейном ускорении не передвигается. Угловое ускорение воспринимается в силу инерции эндолимфы. Когда голова поворачивается, эндолимфа сохраняет прежнее положение, а свободный конец купулы, прикрепленной другим концом к стенке канала, отклоняется в направлении, противоположном повороту. При сгибании купулы, погруженные в нее цилии рецепторных клеток оказываются под действием смещения. Это смещение является адекватным стимулом для рецепторов полукружных каналов. Например, в горизонтальном полукружном канале волокна нерва возбуждаются, когда купула смещается в сторону утрикулуса.

Центральное представительство рецепторов вестибулярной системы. Афферентные нервные волокна передают возбуждение от рецепторов по терминальным дендритным волокнам биполярных клеток вестибулярного ганглия к вестибулярным ядрам в продолговатом мозге. Отсюда импульсация, возникающая при раздражении вестибулоцепторов, направляется к мозжечку, ядрам глазодвигательных мышц, к вестибулярным ядрам противоположной стороны, прямо к мотонейронам шейного отдела спинного мозга, через вестибулоспинальный тракт к мотонейронам мышц-разгибателей, к ретикулярной формации, гипоталамусу и таламическим ядрам. Функциональное значение этих связей состоит в осуществлении автоматического контроля равновесия тела без участия сознания, т.е. за счет врожденных рефлексов.

От таламических зон информация об изменениях положения головы и тела поступает к задней постцентральной извилине коры большого мозга. Это область мозга, которая связана с осознанием положения тела в пространстве. Функциональная роль таламокортикальной проекции состоит в сознательном анализе положения тела в пространстве, а также в восприятии перемещений (скорость, ориентация и т.д.). Кроме того, вестибулярное представительство существует в моторной коре кпереди от нижней центральной извилины. Сюда афферентация поступает через вестибуло-мозжечково-таламический путь, который переключается в медиальной части вентрального ядра таламуса. Функция этого опосредованного мозжечком пути заключается в поддержании тонических реакций, связанных с оценкой позы и со схемой тела.

Чувство равновесия. Схема тела и представление о положении тела и головы в пространстве является комплексным восприятием, которое определяют как чувство равновесия. Схема тела в текущий момент строится мозгом на основе интеграции движений головы, туловища и конечностей. В центрах мозга объединяются сигналы от органа равновесия и идущая параллельно информация от проприоцепторов о положении суставов и мышц. В основе ориентировки человека в пространстве лежит нервная модель схемы тела и положения головы в поле земного тяготения в сочетании со зрительным контролем. Существенная роль в этом принадлежит врожденным рефлексам, базирующимся на взаимодействии сигналов разных модальностей в различных, преимущественно подкорковых, областях мозга.

Рефлексы, вызываемые вестибулярными раздражениями, подразделяются на статические и статокинетические. Статические рефлексы поддерживают равновесие при положениях тела стоя и разных углах наклона. Они осуществляются с участием отолитовых органов – утрикулуса и саккулуса. Статокинетические рефлексы реализуются во время движений, например, при повороте тела во время свободного падения и усилении тонуса разгибателей. Статокинетические рефлексы обеспечиваются как отолитовыми органами, так и полукружными каналами.

Среди статокинетических рефлексов особое значение имеет вестибулярный нистагм (вестибуло-окуломоторная реакция). Он представляет собой серию последовательных движений глаз в сторону, противоположную вращению тела. Благодаря этому, направление взгляда сохраняется неизменным и, тем самым, поддерживается стабильная картина внешнего мира.

Вестибулярная система играет важную функциональную роль в регуляции и контроле моторных реакций. Это, в частности, вестибулоспинальные и вестибуло-висцеральные реакции.

Вестибулоспинальные реакции имеют отношение к перераспределению мышечного тонуса и поддержанию равновесия, они быстрые, срочные, находятся под контролем мозжечка.

Вестибуловисцеральные реакции проявляются в нарушениях работы желудочно-кишечного тракта в форме тошноты и рвоты, сердечно-сосудистой системы в виде аритмии, возникающих при нагрузках на вестибулярную систему во время медленного качания, поворота. Эти расстройства называют болезнью движения или морской болезнью. В их осуществлении принимают участие структуры продолговатого мозга, ствола и среднего мозга.

Кожно-кинестетическая чувствительность филогенетически является самой древней, жизненно значимой и объединяет несколько видов сенсорных модальностей, отличающихся качественными особенностями субъективного переживания тех или иных раздражителей. Выделяют две группы:

- кожные виды чувствительности — температурную, тактильную, болевую и вибрационную;
- проприоцептивная чувствительность, передающая сигналы из мышц, суставов и сухожилий.

К числу основных воспринимающих аппаратов кожи и слизистых обычно относят:

- рецепторы, находящиеся около волосяных луковиц, обеспечивающие ощущения прикосновения. Волосы кожи в отношении их играют роль рычага, воспринимающего тактильные раздражители (своеобразным функциональным эквивалентом подобных аппаратов являются вибриссы — осязательные волоски, расположенные на брюхе и морде некоторых животных);

- тельца Мейснера, также являющиеся рецепторами прикосновения, но реагирующие на деформацию поверхности кожи на участках, лишенных волосяного покрова, и свободные нервные окончания, выполняющие аналогичную функцию;

- диски Меркеля и тельца Руффини — более глубоко залегающие рецепторы, реагирующие на давление. К числу полимодальных механорецепторов относят и колбы Краузе, которые предположительно имеют отношение и к отражению температурных изменений;

- тельца Паччини в нижней части кожи, фильтрующие синусоидальные раздражения и поэтому реагирующие на вибрационную стимуляцию, а также в какой-то мере на давление и прикосновение;

- температурные рецепторы, передающие ощущение холода, и расположенные поверхностно рецепторы, при раздражении которых возникают тепловые ощущения. И те и другие ощущения являются субъективно зависимыми от исходной температуры кожи,

- свободные нервные окончания, связанные с болевыми ощущениями (ноцицепторы). Им же, как наиболее многочисленной группе рецепторов, приписывается опосредование температурных и тактильных раздражений. К числу рецепторов позы и движения относятся:

- мышечные веретена — рецепторы, находящиеся в мышцах и раздражающиеся в момент активного или пассивного растяжения и сокращения мышц;

- орган Гольджи — рецепторы находящиеся в сухожилиях, воспринимающие различную степень их натяжения, то есть реагирующие на момент начала движения;

- суставные рецепторы, реагирующие на смену положения суставов относительно друг друга. Есть предположение, что «предметом» их оценки является угол между костями, образующими сочленение.

По современным представлениям, в эпидермисе (верхнем слое кожи) разветвляются волокна, воспринимающие болевые раздражения, максимально быстро передающиеся в ЦНС. Под ними

располагаются рецепторы прикосновения (тактильные), глубже — болевые сплетения, связанные с кровеносными сосудами, еще глубже — давления. На разных уровнях лежат рецепторы тепла (в верхнем и среднем слоях собственно кожи) и холода (в эпидермисе). В целом кожа человека и его опорно-мышечный аппарат представляют собой огромный комплексный рецептор — периферический отдел кожно-кинестетического анализатора, частично вынесенного наружу для оценки контактных воздействий, учета пространственных характеристик ближайшей окружающей среды и адаптивного соотнесения с ней перемещающегося организма.

Рецепторная поверхность кожи огромна (1,4—2,1 м²). Больше всего рецепторов в коже пальцев рук, ладоней, подошв, губ и половых органов.

Афферентные раздражения кожно-кинестетического анализатора проводятся по волокнам, различающимся по степени миелинизации и, следовательно, по скорости проведения импульса.

Волокна, проводящие в основном глубокую болевую и температурную чувствительность (очень мало тактильную), после входа в спинной мозг переходят на противоположную сторону боковых и передних столбов немного выше места входа. Их перекрест происходит на большом протяжении спинного мозга, после чего они поднимаются до зрительного бугра, откуда начинается очередной нейрон, направляющий отростки в кору головного мозга.

Отношения между интенсивностью стимула и ответом. Существует количественная зависимость между интенсивностью стимула и ответом в форме частоты возникающих потенциалов действия. Такая же зависимость описывает и чувствительность сенсорного нейрона в ЦНС. Различие только в том, что рецептор отвечает на амплитуду стимула, а центральный сенсорный нейрон на частоту потенциалов действия, приходящих к нему от рецептора.

Для центральных сенсорных нейронов важен не столько абсолютный порог S_0 стимула, а дифференциальный, т.е. разностный порог. Под дифференциальным порогом понимают минимальное изменение в данном параметре стимула (пространственном, временном и других), которое вызывает измеримое изменение в частоте импульсации сенсорного нейрона.

Дифференциальный порог можно определить для любых параметров стимулов. Он зависит от конкретного органа чувств и от условий стимуляции, т.е. абсолютной интенсивности стимула. Обычно сильнее всего он зависит от силы стимула. Иначе говоря, чем выше интенсивность стимула, тем выше дифференциальный порог, т.е. тем хуже распознаются различия между стимулами.

Например, для давления на кожу в ограниченном диапазоне некоторых интенсивностей дифференциальный порог равен усилению давления на 3%. Это означает, что два стимула, интенсивности которых по абсолютной величине отличаются на 3% и более, будут распознаваться. Если же их интенсивности отличаются менее чем на 3%, то стимулы будут восприниматься как одинаковые.

Адаптация ощущения. Под адаптацией ощущения понимают уменьшение субъективной чувствительности к стимулу на фоне его непрерывного действия. По скорости адаптации при длительном действии раздражителя большинство кожных рецепторов разделяют на быстро- и медленно адаптирующиеся. Наиболее быстро адаптируются тактильные рецепторы, расположенные в волосяных фолликулах, а также пластинчатые тельца. Адаптация кожных механорецепторов приводит к тому, что мы перестаем ощущать постоянное давление одежды или привыкаем носить на роговице глаз контактные линзы.

Свойства тактильного восприятия. Ощущение прикосновения и давления на кожу довольно точно локализуется, т.е. относится человеком к определенному участку кожной поверхности. Эта локализация вырабатывается и закрепляется в онтогенезе при участии зрения и проприорецепции. Абсолютная тактильная чувствительность существенно различается в разных частях кожи: от 50 мг до 10 г. Пространственное различение на кожной поверхности, т.е. способность человека различать воспринимать прикосновение к двум соседним точкам кожи, также сильно отличается в разных ее

участках. На слизистой оболочке языка порог пространственного различия равен 0,5 мм, а на коже спины — более 60 мм. Эти отличия обусловлены главным образом различными размерами кожных рецептивных полей (от 0,5 мм² до 3 см²) и степенью их перекрытия.

Температурная рецепция. Температура тела человека колеблется в сравнительно узких пределах, поэтому информация о температуре окружающей среды, необходимая для деятельности механизмов терморегуляции, имеет особо важное значение. Терморепторы располагаются в коже, роговице глаза, в слизистых оболочках, а также в ЦНС (в гипоталамусе). Они делятся на два вида: холодные и теплые (их намного меньше и в коже они лежат глубже, чем холодные). Больше всего терморепторов в коже лица и шеи. Гистологический тип терморепторов до конца не выяснен, полагают, что ими могут быть немиелинизированные окончания дендритов афферентных нейронов.

Терморепторы можно разделить на специфические и неспецифические. Первые возбуждаются лишь температурными воздействиями, вторые отвечают и на механическое раздражение. Рецептивные поля большинства терморепторов локальны. Терморепторы реагируют на изменение температуры повышением частоты генерируемых импульсов, устойчиво длительно все время действия стимула. Повышение частоты импульсации пропорционально изменению температуры, причем постоянная импульсация у теплых рецепторов наблюдается в диапазоне температуры от 20 до 50°C, а у холодных — от 10 до 41°C. Дифференциальная чувствительность терморепторов велика: достаточно изменить температуру на 0,2°C, чтобы вызвать длительные изменения их импульсации.

В некоторых условиях холодные рецепторы могут быть возбуждены и теплом (выше 45°C). Этим объясняется возникновение острого ощущения холода при быстром погружении в горячую ванну. Важным фактором, определяющим установившуюся активность терморепторов, связанных с ними центральных структур и ощущения человека, является абсолютное значение температуры. В то же время начальная интенсивность температурных ощущений зависит от разницы температуры кожи и температуры действующего раздражителя, его площади и места приложения. Так, если руку держали в воде температуры 27°C, то в первый момент при переносе руки в воду, нагретую до 25°C, она кажется холодной, однако уже через несколько секунд становится возможной истинная оценка абсолютной температуры воды.

Рецепция химических свойств вещества. Ощущения вкуса и запаха возникают на основе избирательной и высокочувствительной реакции рецепторов на присутствие молекул некоторых соединений.

Вкусовой анализатор.

В процессе эволюции вкус формировался как механизм выбора или отвергания пищи. В естественных условиях вкусовые ощущения комбинируются с обонятельными, тактильными и термическими, также создаваемыми пищей. Важным обстоятельством является то, что предпочтительный выбор пищи отчасти основан на врожденных механизмах, но в значительной мере зависит от связей, выработанных в онтогенезе условнорефлекторным путем. Вкус, так же как и обоняние, основан на хеморецепции.

Вкусовые рецепторы несут информацию о характере и концентрации веществ, поступающих в рот. Их возбуждение запускает сложную цепь реакций разных отделов мозга, приводящих к различной работе органов пищеварения или к удалению вредных для организма веществ, попавших в рот с пищей.

Рецепторы вкуса. Вкусовые почки — рецепторы вкуса — расположены на языке, задней стенке глотки, мягком небе, миндалинах и надгортаннике. Больше всего их на кончике, краях и задней части языка. Вкусовая почка имеет колбовидную форму; у человека ее длина и ширина около 70 мкм. Вкусовая почка не достигает поверхности слизистой оболочки языка и соединена с полостью рта через вкусовую пору (рис. 7). Распознаваемая молекула достигает вкусовых сенсорных клеток, диффундируя через эту пору.

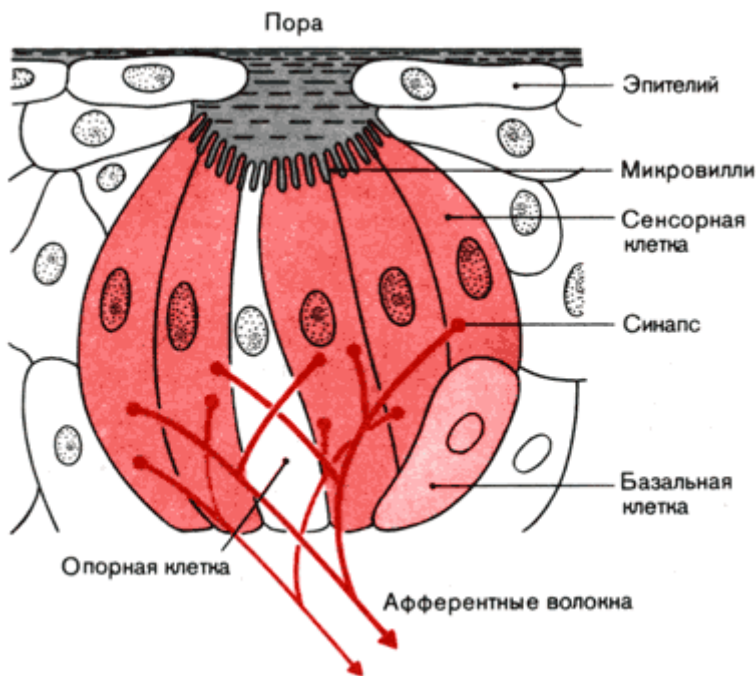


Рис. 7. Схема вкусовой почки, погруженной в сосочек языка; показаны базальная и опорная, а также сенсорные клетки и афферентные волокна соответствующего черепно-мозгового нерва.

Одна и та же одиночная вкусовая клетка в большинстве случаев реагирует на вещества, обладающие разными вкусовыми качествами. Однако форма рецепторного потенциала при этом разная, специфическая картина возбуждения афферентного волокна называется вкусовым профилем волокна. Разные волокна черепно-мозговых нервов с разной силой возбуждаются от соленого, сладкого, кислого, горького. Вкусоспецифические различия в уровне возбуждения несут информацию о вкусовом качестве, т.е. о виде молекул. Общий уровень возбуждения в группе нервных волокон содержит информацию об интенсивности стимула, т.е. о концентрации вещества.

Как и любой вторичный рецептор, вкусовая клетка реагирует на раздражение генерацией рецепторного потенциала. Он через синапсы передается в афферентные волокна черепно-мозговых нервов, которые проводят его к мозгу. В этом процессе участвуют: барабанная струна – ветвь лицевого нерва (VII), которая иннервирует переднюю и боковые части языка, языкоглоточный нерв (IX), иннервирующий заднюю часть языка. Благодаря разветвлению каждое одиночное нервное волокно получает сигналы от рецепторных клеток разных вкусовых почек.

Проводящие пути и центры вкуса. Проводниками всех видов вкусовой чувствительности служат барабанная струна и языкоглоточный нерв, ядра которых в продолговатом мозге содержат первые нейроны вкусовой системы. Считается, что информация о 4 основных вкусовых ощущениях: горьком, сладком, кислом и соленом — кодируется не импульсацией в одиночных волокнах, а разным распределением частоты разрядов в большой группе волокон, по-разному возбуждаемых вкусовым веществом. Вкусовые афферентные сигналы поступают в ядро одиночного пучка ствола мозга. От ядра одиночного пучка аксоны вторых нейронов восходят в составе медиальной петли до дугообразного ядра таламуса, где расположены третьи нейроны, аксоны которых направляются в корковый центр вкуса.

Центральная обработка информации, поступающей от рецепторов, происходит на разных уровнях. VII и X пары черепно-мозговых нервов оканчиваются в продолговатом мозге, отсюда импульсы направляются в таламус, который переключает их и направляет в постцентральную извилину коры

головного мозга. Повышение уровня обработки информации сопровождается увеличением числа высокоспецифичных нейронов, реагирующих на раздражение веществами, обладающими одним вкусом. Другие нейроны описанных центров отвечают не только на вкусовые, но и в той же степени на температурные или механические раздражения языка

Вкусовые ощущения и восприятие. У разных людей абсолютные пороги вкусовой чувствительности к разным веществам существенно отличаются вплоть до «вкусовой слепоты» к отдельным агентам (например, к креатину). Абсолютные пороги вкусовой чувствительности во многом зависят от состояния организма (они изменяются в случае голодания, беременности и т.д.). При измерении абсолютной вкусовой чувствительности возможны две ее оценки: возникновение неопределенного вкусового ощущения (отличающегося от вкуса дистиллированной воды) и осознанное восприятие или опознание определенного вкуса. Порог восприятия, как и в других сенсорных системах, выше порога ощущения. Пороги различения минимальны в диапазоне средних концентраций веществ, но при переходе к большим концентрациям резко повышаются. Поэтому 20% раствор сахара воспринимается как максимально сладкий, 10% раствор натрия хлорида — как максимально соленый, 0,2% раствор соляной кислоты — как максимально кислый, а 0,1% раствор хинина сульфата — как максимально горький.

Человек различает 4 основных вкусовых качества – сладкое, кислое, горькое и соленое, которое достаточно хорошо характеризуется соответствующими веществами. Вкус сладкого связан, главным образом, с природными сахарами, такими, как сахароза или глюкоза; вкус NaCl соленый; другие соли, например KCl, вызывают одновременно ощущение горького и соленого. Подобные смешанные ощущения характерны также для многих естественных вкусовых раздражителей и соответствуют природе их компонентов. Например, апельсин имеет кисло-сладкий вкус, а грейпфрут – кисло-сладко-горький. Веществами с кислым вкусом являются кислоты, а горький вкус имеют многие растительные алкалоиды.

На поверхности языка можно выделить области специфической чувствительности. Вкус горького ощущается в первую очередь основанием языка; другие вкусовые раздражители действуют на боковые поверхности и кончик языка с перекрыванием областей



Рис. 8. Схема языка человека, иллюстрирующая его иннервацию различными черепно-мозговыми нервами, а также распределение сосочков (1 - грибовидные, 2 - желобоватые, 3 - листовидные). Негомогенность распределения зон восприятия разных вкусовых качеств показана символами.

Междухимическими свойствами вещества и его вкусом не существует никакой определенной корреляции. Например, не только сахара, но и соли свинца имеют сладкий вкус, а наиболее сладкими веществами являются искусственные заменители сахара, такие, как сахарин. Более того, воспринимаемое качество вещества зависит от его концентрации. Поваренная соль в малых концентрациях кажется сладкой и приобретает исключительно соленый вкус только в более концентрированном виде. Чувствительность к горьким веществам заметно выше. Поскольку подобные вещества часто ядовиты, благодаря высокой чувствительности мы получаем предостережение об их присутствии в воде или пище, даже если они находятся в ничтожных концентрациях. Сильные горькие раздражители могут вызывать рвоту или рвотный рефлекс. Эмоциональные компоненты восприятия вкуса широко варьируют в зависимости от состояния организма. Человек с дефицитом соли в организме считает пищу вполне пригодной, даже если концентрация соли в ней настолько велика, что нормальный человек не станет ее есть.

Биологическое значение. Биологическая роль вкусовых ощущений заключается не только в проверке съедобности пищи; они влияют также на процесс пищеварения. Благодаря наличию автономных эфферентов вкусовые ощущения рефлекторно связаны с секрецией пищеварительных желез и действуют не только на интенсивность секреции, но и на состав секрета – в зависимости от того, какие вкусовые качества в пище преобладают: например, сладкая она или соленая. С возрастом способность к различению вкуса снижается. Употребление лекарственных препаратов, таких, как кофеин и интенсивное курение, также снижают вкусовую чувствительность.

Вкусовая адаптация. При длительном действии вкусового вещества наблюдается адаптация к нему (снижается интенсивность вкусового ощущения). Продолжительность адаптации пропорциональна концентрации раствора. Адаптация к сладкому и соленому развивается быстрее, чем к горькому и кислому. Обнаружена и перекрестная адаптация, т. е. изменение чувствительности к одному веществу при действии другого. Применение нескольких вкусовых раздражителей одновременно или последовательно дает эффекты вкусового контраста или смешения вкуса. Например, адаптация к горькому. повышает чувствительность к кислому и соленому, адаптация к сладкому обостряет восприятие всех других вкусовых стимулов. При смешении нескольких вкусовых веществ может возникнуть новое вкусовое ощущение, отличающееся от вкуса составляющих смесь компонентов.

Обонятельный анализатор.

Обонятельная область, содержащая большую часть чувствительных клеток, ограничена верхней носовой раковиной, хотя средняя раковина также содержит небольшие островки обонятельного эпителия. Обонятельная область содержит рецепторные клетки диаметром 5—10 мкм, расположенные между опорными клетками. Общее число обонятельных рецепторов у человека около 10 млн. На поверхности каждой обонятельной клетки имеется сферическое утолщение — обонятельная булава, из которой выступает по 6—12 тончайших (0,3 мкм) ресничек длиной до 10 мкм.

Обонятельные реснички погружены в жидкую среду, вырабатываемую обонятельными (боуменовыми) железами. Наличие ресничек в десятки раз увеличивает площадь контакта рецептора с молекулами пахучих веществ. Обонятельные рецепторы являются первичными биполярными сенсорными клетками, от которых отходит по два отростка: от верхней части – дендрит, несущий реснички, и от основания – аксон. Реснички погружены в слой слизи, покрывающей обонятельный эпителий, и не способны активно двигаться. Пахучие вещества, переносимые вдыхаемым воздухом, вступают в контакт с мембраной ресничек – наиболее вероятным местом взаимодействия между стимулирующей молекулой и рецептором. Молекулы достигают ресничек обонятельного рецептора и взаимодействуют с находящимся в них обонятельным рецепторным белком. В свою очередь обонятельный белок активирует, как и в случае фоторецепции, ГТФ-связывающий белок (G-белок), а тот в свою очередь — фермент аденилатциклазу, синтезирующую цАМФ. Повышение в цитоплазме концентрации цАМФ вызывает открывание в плазматической мембране рецепторной клетки натриевых каналов и как следствие — генерацию деполяризационного рецепторного потенциала. Это приводит к импульсному разряду в аксоне рецептора (волокне обонятельного нерва).

Аксоны, направляющиеся в обонятельную луковицу, объединены в пучки. Слизистая оболочка носа, кроме того, содержит свободные окончания тройничного нерва, часть которых также способна реагировать на запахи. В области глотки обонятельные стимулы способны возбуждать волокна языкоглоточного (IX) и блуждающего (X) нервов. Слой слизи, покрывающий обонятельный эпителий и предохраняющий его от высыхания, постоянно возобновляется благодаря секреции и движению киноцилий окружающего эпителия.

Электроolfактограмма. Суммарный электрический потенциал, регистрируемый от поверхности обонятельного эпителия, называют электроolfактограммой (рис. 9). Это монофазная негативная волна с амплитудой до 10 мВ и длительностью несколько секунд, возникающая в обонятельном эпителии даже при кратковременном воздействии на него пахучего вещества. Нередко на электроolfактограмме можно видеть небольшое позитивное отклонение потенциала, предшествующее основной негативной волне, а при достаточной длительности воздействия регистрируется большая негативная волна на его прекращение (off-реакция). Иногда на медленные волны электроolfактограммы накладываются быстрые осцилляции, отражающие синхронные импульсные разряды значительного числа рецепторов.

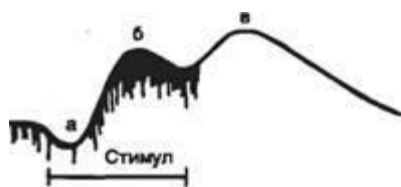


Рис. 9. Электроolfактограмма (ЭОГ). а — положительный потенциал; б — ЭОГ; в — ответ на выключение раздражителя.

Молекулы пахучих веществ поступают к рецепторам во время вдоха через ноздри, в меньшей степени — из полости рта благодаря диффузии через хоаны. Во время еды, таким образом, возникает смешанное ощущение, представляющее собой комбинацию вкуса и запаха. Обнюхивание — характерная черта многих млекопитающих — позволяет увеличить поток воздуха над обонятельной слизистой и, таким образом, концентрацию стимулирующих молекул в ней.

Человек способен различать запах нескольких тысяч различных веществ. Обонятельные клетки способны реагировать на миллионы различных пространственных конфигураций молекул пахучих веществ. Между тем каждая рецепторная клетка способна ответить физиологическим возбуждением на характерный для нее, хотя и широкий, спектр пахучих веществ. Существенно, что эти спектры у разных клеток сходны. Вследствие этого более чем 50% пахучих веществ оказываются общими для любых двух обонятельных клеток. Раньше считали, что низкая избирательность отдельного рецептора объясняется наличием в нем множества типов обонятельных рецепторных белков, однако недавно выяснено, что каждая обонятельная клетка имеет только один тип мембранного рецепторного белка. Сам же этот белок способен связывать множество пахучих молекул различной пространственной конфигурации. Правило «одна обонятельная клетка — один обонятельный рецепторный белок» значительно упрощает передачу и обработку информации о запахах в обонятельной луковице — первом нервном центре переключения и обработки хемосенсорной информации в мозге.

Центральные проекции обонятельной системы. Особенность обонятельной системы состоит, в частности, в том, что ее афферентные волокна не переключаются в таламусе и не переходят на противоположную сторону большого мозга. Выходящий из луковицы обонятельный тракт состоит из нескольких пучков, которые направляются в разные отделы переднего мозга: переднее обонятельное ядро, обонятельный бугорок, препириформную кору, периамигдаллярную кору и часть ядер миндалевидного комплекса. Связь обонятельной луковицы с гиппокампом, пириформной корой и другими отделами обонятельного мозга осуществляется через несколько переключений. Показано, что наличие значительного числа центров обонятельного мозга (rhinencephalon) не является необходимым для опознания запахов, поэтому большинство нервных центров, в которые проецируется обонятельный тракт, можно рассматривать как ассоциативные центры, обеспечивающие связь обонятельной сенсорной системы с другими сенсорными системами и

организацию на этой основе ряда сложных форм поведения — пищевой, оборонительной, половой и т. д.

Чувствительность обоняния. Обоняние человека очень чувствительно, однако ряд животных обладает намного большей чувствительностью. Для примера можно указать, что если человек ощущает концентрации порядка 10^8 молекул в 1 мл, то в живой природе порог чувствительности достигает 10^2 – 10^4 . При действии очень малых концентраций веществ ощущение неспецифично. Увеличение концентрации позволяет выявить запах и идентифицировать его. Например, запах скатола в малых концентрациях не так неприятен, тогда как при превышении некоторой пороговой величины ощущается типичный для этого вещества в высшей степени отталкивающий запах. Это показывает, что следует различать порог выявления запаха и порог его распознавания. В то же время изменение интенсивности действия веществ (порог различения) оценивается людьми довольно грубо (наименьшее воспринимаемое различие в силе запаха составляет 30—60 % от его исходной концентрации). У собак эти показатели в 3—6 раз выше. Адаптация в обонятельной системе происходит сравнительно медленно (десятки секунд или минуты) и зависит от скорости потока воздуха над обонятельным эпителием и от концентрации пахучего вещества.

Современная концепция обоняния предусматривает существование двух обонятельных систем — основной и дополнительной. Первая, рассмотренная выше, играет в природе важную роль в восприятии запахов, связанных с питанием, поведением в системе «хищник — жертва», а также при распознавании индивидуальных или «предметных» запахов.

Вторая отвечает за восприятие феромонов — летучих хемосигналов, управляющих нейроэндокринными, поведенческими реакциями и играющих ключевую роль в регуляции полового и материнского поведения. Именно феромонная стимуляция становится для большинства животных источником, ориентирующим в поиске полового партнера, либо избегания «непригодных» особей. Рецепторную роль в решении подобных задач выполняет вомероназальный, или Якобсонов орган, открытый в 1703 г. Многие годы считалось, что он появляется у зародыша человека, но после 5-го месяца исчезает и рассасывается. В настоящее время анатомически показано, что вомероназальный орган у эмбриона не исчезает, а сохраняется в течение всей жизни человека. У человека он представлен небольшим углублением (вомероназальной ямкой) носовой полости (на срединной перегородке), отстоящей примерно на 15–20 мм от края ноздри. Вомероназальный орган наблюдается в явном виде у людей всех рас и обоего пола, почти у 70% взрослых людей билатерально.

Большая роль в жизнедеятельности организма принадлежит висцеральной, или интерорецептивной, сенсорной системе. Она воспринимает изменения внутренней среды организма и поставляет центральной и автономной нервной системе информацию, необходимую для рефлекторной регуляции работы всех внутренних органов. Типичными в этом отношении являются рефлексы Геринга и Брейера (саморегуляция дыхания), рефлексы с прессы- и хеморецепторов каротидного синуса, рефлекторное выделение желудочного сока, рефлекторные акты мочеиспускания и дефекации, рефлекторные кашель и рвота и др.

Интерорецепторы. Описаны разнообразные интерорецепторы, (интероцепторы), которые представлены свободными нервными окончаниями (дендриты нейронов спинальных ганглиев или клеток Догеля II типа из периферических ганглиев автономной нервной системы), инкапсулированными нервными окончаниями: пластинчатые тельца (тельца Фатера—Пачини), колбы Краузе, расположенные на особых гломусных клетках (рецепторы каротидного и аортального клубочков). Механорецепторы реагируют на изменение давления в полых органах и сосудах, их растяжение и сжатие. Хеморецепторы сообщают ЦНС об изменениях химизма органов и тканей. Их роль особенно велика в рефлекторном регулировании и поддержании постоянства внутренней среды организма. Возбуждение хеморецепторов головного мозга может быть вызвано высвобождением из его элементов гистамина, индольных соединений, изменением содержания в желудочках мозга CO_2 и другими факторами. Рецепторы каротидных клубочков реагируют на недостаток в крови кислорода, на снижение величины рН (в пределах 6,9—7,6) и повышение напряжения CO_2 . Терморецепторы ответственны за начальный, афферентный этап процесса терморегуляции. Контроль за

концентрацией солей осуществляют а осморецепторы: они обнаружены в интерстициальной ткани вблизи капилляров.

Проводящие пути и центры висцеральной системы. Проводящие пути висцеральной системы представлены в основном блуждающим, чревным и афферентные сигналы в ЦНС по тонким волокнам с малой скоростью от практически всех органов грудной и брюшной полости, чревный нерв — от желудка, брыжейки, тонкого отдела кишечника, а тазовый — от органов малого таза. В составе этих нервов имеются как быстро-, так и медленнопроводящие волокна. Импульсы от многих интероцепторов проходят по задним и вентролатеральным столбам спинного мозга.

Интероцептивная информация поступает в ряд структур ствола мозга и подкорковые образования. Так, в хвостатое ядро поступают сигналы от мочевого пузыря, в задневентральное ядро — от многих органов грудной, брюшной и тазовой областей. Исследование нейронов таламуса показало, что на многие из них конвергируют как соматические, так и вегетативные влияния. Важную роль играет гипоталамус, где имеются проекции чревного и блуждающего нервов. В мозжечке также обнаружены нейроны, реагирующие на раздражение чревного нерва.

Высшим отделом висцеральной системы является кора большого мозга. Двустороннее удаление коры сигмовидной извилины резко и надолго подавляет условные реакции, выработанные на механические раздражения желудка, кишечника, мочевого пузыря, матки. В условно-рефлекторном акте, начинающемся при стимуляции интероцепторов, участвуют лимбическая система и сенсомоторные зоны коры большого мозга.

Висцеральные ощущения и восприятие. Возбуждение некоторых интероцепторов приводит к возникновению четких, локализованных ощущений (восприятия), как при растяжении стенок мочевого пузыря или прямой кишки. В то же время возбуждение интероцепторов сердца и сосудов, печени, почек, селезенки, матки и ряда других органов не вызывает ясно осознаваемых ощущений. Возникающие в этих случаях сигналы часто имеют подпороговый характер. И. М. Сеченов указывал на «темный, смутный» характер этих ощущений. Только при выраженном патологическом процессе в том или ином внутреннем органе эти сигналы доходят до сознания и часто сопровождаются болевыми ощущениями

Изменение состояния внутренних органов, регистрируемое висцеральной сенсорной системой, даже если оно не осознается человеком, может оказывать значительное влияние на его настроение, самочувствие и поведение. Это связано с тем, что интероцептивные сигналы доходят до высоких уровней ЦНС (вплоть до коры большого мозга), что может приводить к изменениям активности многих нервных центров, выработке новых условно-рефлекторных связей. Особенно важна роль интероцептивных условных рефлексов в формировании сложных цепных реакций, составляющих пищевое, половое и другие формы поведения и являющихся важной частью жизнедеятельности человека и животных.

После изучения лекции **необходимо** пройти тестирование при помощи сервиса Гугл-формы.

Пожалуйста, корректно заполняйте поля ФИО, факультет и номер группы.

Ссылка для прохождения тестирования:

<https://forms.gle/X8rfPwUBsEVRviuL9>