

*Общая
нейрофизиология
сенсорных систем*

Нейрофизиология

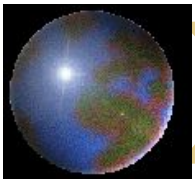
Лекция 5



- ***Сенсорные системы*** – это морфо-функциональное объединение в нервной системе человека нервных клеток, способных воспринимать внешнюю для мозга информацию, передавать её в мозг и анализировать

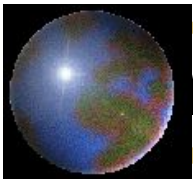
Сенсорная функция ЦНС

- Состоит в решении четырёх **главных задач**:
- **1.** Формирование ощущений и восприятия
- **2.** Контроль движений
- **3.** Осуществление контроля деятельности внутренних органов
- **4.** Поддержание необходимой для бодрствования активности мозга



Сенсорные системы обеспечивают получение информации о состоянии внешней и внутренней среды организма

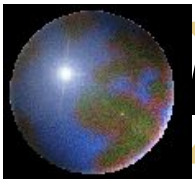
- Каждая сенсорная система является специализированной частью центральной нервной системы.
- **Структура любой сенсорной системы включает:** периферические рецепторы, связанные с ними нервные волокна (проводящие пути), переключательные ядра и проекционные области коры (первичная и вторичная сенсорная кора).



Процесс сенсорного восприятия

включает следующие этапы:

- 1) регистрация действие раздражителя на чувствительные к нему периферические рецепторы (рецепция) и формирование рецепторного потенциала;
- 2) преобразование энергии стимула в электрические сигналы – потенциалы действия, возникающие в первичном сенсорном нейроне и кодирующие информацию о действующем стимуле (трансдукция);



Процесс сенсорного восприятия

включает следующие этапы:

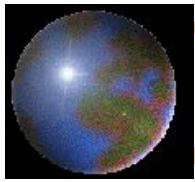
- 3) последующая передача и переработка передаваемых сигналов (в виде ПД) на всех иерархических уровнях сенсорной системы, что обеспечивает усиление одних сигналов и одновременно подавление других;
- 4) возникновение *субъективной реакции* на раздражитель, представляющей собой восприятие действующего стимула в виде образов или словесных символов.



Основные принципы

организации сенсорных систем

- Специфичность передачи информации в сенсорных системах
- Принцип последовательности переработки информации
- Иерархия переработки информации
- Принцип доминанты в передаче информации (латеральное торможение)
- Параллельность переработки информации об объекте по модальностям (субмодальностям)
- Наличие специфического и неспецифического потоков информации



Иерархическая организация сенсорных систем





Модальность

- **Модальность** - сходное сенсорное впечатление, чувство.
- Классические модальности (по Аристотелю): осязание, зрение, слух, обоняние, вкус.
- Кроме этого: чувство равновесия, вибрации, боли, тепла, холода; ощущение положения конечностей, мышечной нагрузки.
- Не осознаются или осознаются косвенно: осмотическое давление крови, концентрация ионов водорода, концентрация кислорода и углекислого газа в крови, растяжение стенок полых органов (кровеносных сосудов).



Субмодальности

- Обработка информации в каждой сенсорной системе осуществляется с помощью нескольких **параллельных путей**.
- В каждом из них происходит переработка информации об отдельном качестве стимула (**субмодальность**).
- Например: в **зрительной системе** отдельно перерабатывается информация о форме наблюдаемого объекта (1), его размерах (2), цвете (2) и движении в зрительном поле (3). Аналогично в **сомато-сенсорной системе**: о характере прикосновения, температуре, положении суставов, боли.



Формирование восприятия

- Происходит при участии первичной и вторичной сенсорной коры, а также ассоциативных областей коры (**иерархическая организация**).
- На каждом из этих уровней существуют функционально различающиеся регионы, специализирующиеся на разных сторонах восприятия.
- В результате **ощущение** (регистрация простых раздражителей) трансформируется в **восприятие** – узнавание (на основе памяти) и интерпретация сложных комбинаций ощущений.



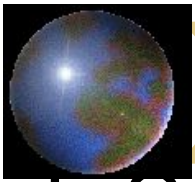
Ощущение: важнейшие признаки

- **Ощущение** – субъективная элементарная чувственная реакция на сенсорный стимул или действующий раздражитель (горячее, зелёное, кислое, высокий звук, прикосновение и т.п.)
- Признаки ощущения:
 1. **Модальность**
 2. **Интенсивность**
 3. **Длительность**
 4. **Локализация**



Модальность определяется:

- Типом активированных стимулом рецепторов (механо-, фото-, хемо-, ноци-), специализированных в процессе эволюции для восприятия данных стимулов, и имеющих самый низкий порог чувствительности к данному воздействию.
- Специфичность рецепторов (и, вследствие этого, сенсорных систем) обеспечивается специфическими механизмами трансдукции для каждой разновидности рецепторов.

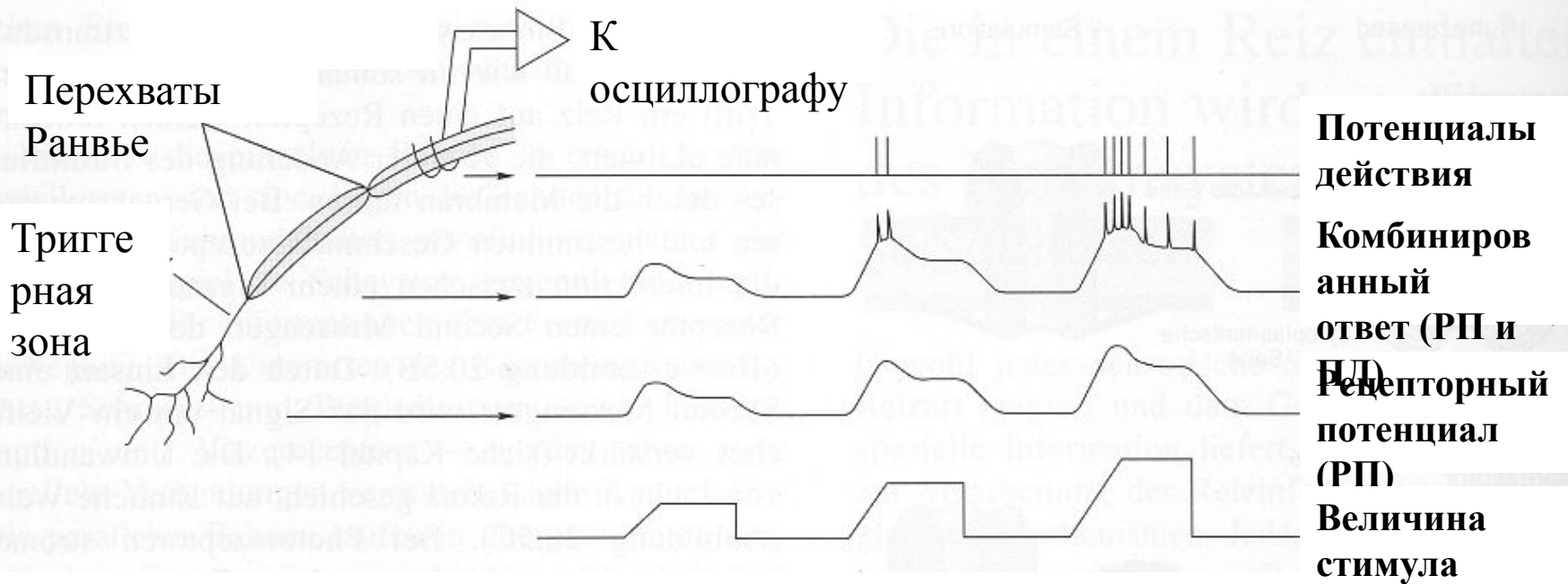


Интенсивность ощущения:

- 1. Определяется силой действующего стимула, которая определяет величину рецепторного потенциала.
- В зависимости от значения рецепторного (генераторного) потенциала в интегративной зоне первичного сенсорного нейрона возникают потенциалы действия, частота (число) которых обычно пропорциональна величине рецепторного потенциала.
- Таким образом, интенсивность ощущения в сенсорном нейроне кодируется частотой нервных импульсов (реже – числом генерированных импульсов).



Кодирование интенсивности ощущений частотой ПД





Интенсивность ощущений:

- II. Зависит не только от частоты ПД, но и от количества одновременно активированных стимулом сенсорных нейронов, различающихся между собой порогом чувствительности.
- В ответную реакцию на сильный стимул одновременно вовлекается большее количество нейронов, нежели при действии слабых стимулов.



Длительность ощущения:

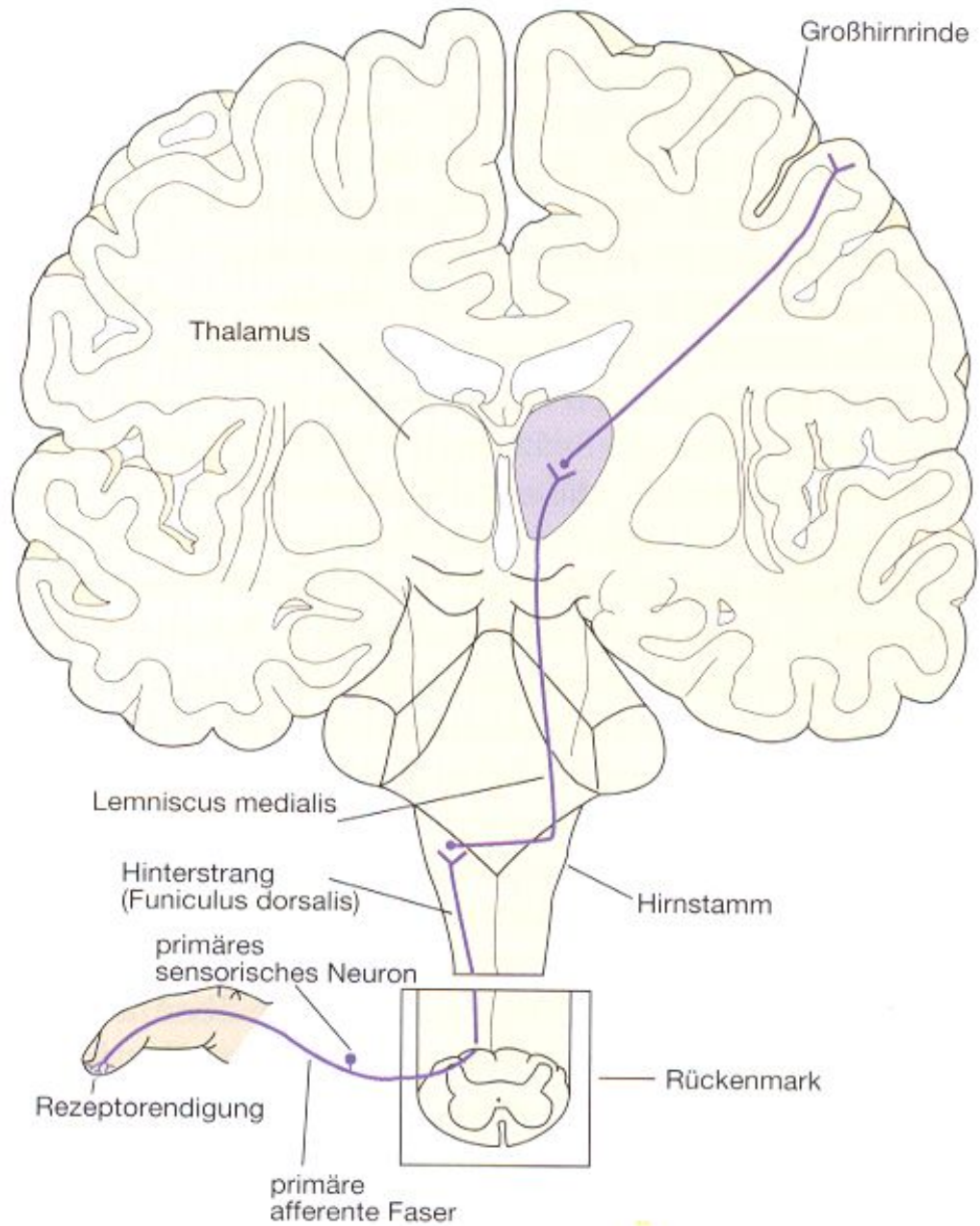
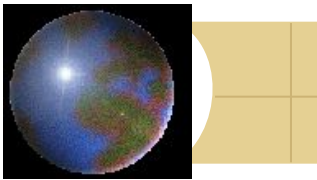
- Зависит от длительности действия стимула, а также от способности разных видов рецепторов к адаптации.
- **Адаптация рецепторов** проявляется в уменьшении или исчезновении импульсной активности сенсорного нейрона при продолжающемся действии адекватного стимула.
- По **скорости адаптации** различают быстро адаптирующиеся рецепторы (например, тактильные) и медленно адаптирующиеся (проприоцепторы мышц и сухожилий).

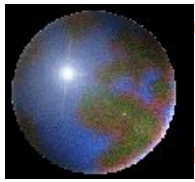


Локализация действия стимула:

Является его пространственной характеристикой.

- Определяется местом нанесения раздражения или нахождения источника раздражения (пространственно организованный вход сенсорной информации).
- Обеспечивается топографической организацией всех звеньев сенсорной системы: от первичного сенсорного нейрона до соответствующей кортикальной колонки проекционной коры (соматосенсорной, зрительной, слуховой).

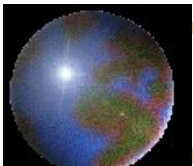




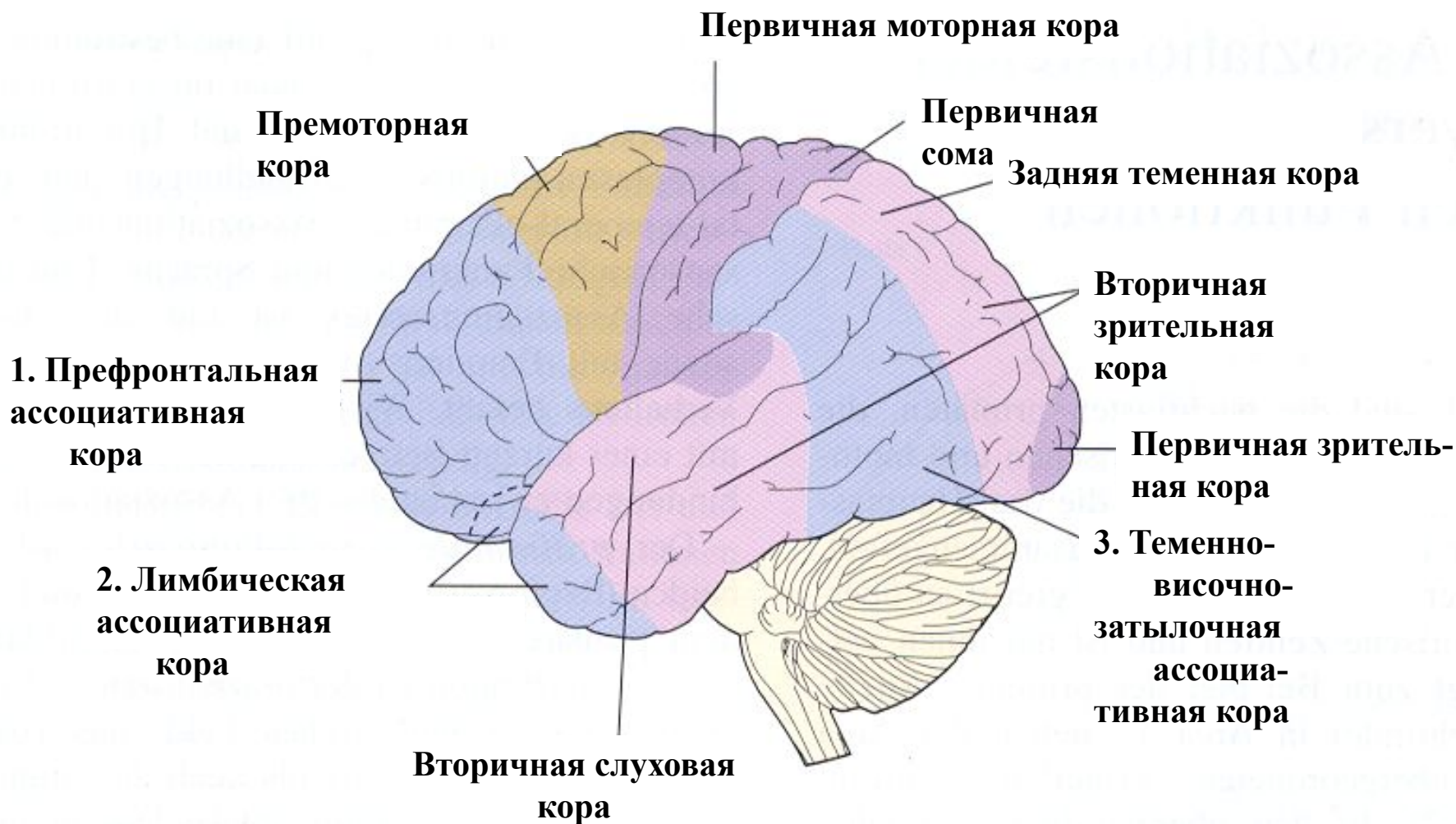
Уровни обработки информации в сенсорных системах

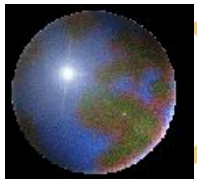


Модальность	Локализация рецепторов	Первое переключение	Повторные переключения	Проекционные области коры
Осязание	Кожа	Продолговатый мозг	Таламус	Постцентральная извилина
Зрение	Палочки и колбочки сетчатки	Сетчатка глаза	Таламус, верхнее четверохолмие	Затылочные доли, поле 17
Слух	Волосковые клетки улитки	Улитка	Мост, оливы, нижнее четверохолмие, таламус	Поперечная височная извилина, поле 41
Равновесие	Волосковые клетки вестибулярного аппарата	Вестибулярные ядра	Глазодвигательные ядра, ствол, спинной мозг, мозжечок, таламус	Постцентральная извилина
Вкус	Вкусовые почки языка	Продолговатый мозг	Таламус	Постцентральная извилина
Обоняние	Биполярные клетки носовой пазухи	Обонятельная луковица	Пириформная кора	Лимбическая система
Боль	Ноцицепторы кожи	Задние рога спинного мозга	Таламус, ретикулярная формация	Постцентральная извилина, передняя поясная извилина



Функциональная специализация регионов коры

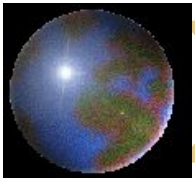




Способы изучения

сенсорных способностей

- **Физиологические** (регистрация активности нейронов, перерабатывающих сенсорную информацию)
- **Психофизические** (сравнение изменения ощущений с физическими или химическими характеристиками стимула)



Пороги чувствительности

- **Абсолютный порог** – уровень стимуляции, при котором возникает ощущение воздействия
- **Дифференциальный порог** – прирост интенсивности стимуляции, при котором возникает ощущение разницы в силе (месте) воздействия



Закон Вебера-Фехнера

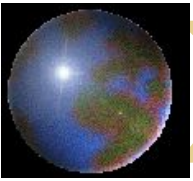
● **$E = k \times \log(S/S_0)$** , где:

E – интенсивность ощущения,

k – постоянная величина,

S – интенсивность стимула,

S_0 – абсолютный порог.



Рецепторы

- **Рецепторы** – высокоспециализированные структуры, способные воспринять, преобразовать и передать энергию внешнего стимула в нервную систему. Для рецепторов характерна высокая чувствительность к **адекватным стимулам**.



Классификации рецепторов

I. В зависимости от природы воспринимаемых стимулов рецепторы подразделяются:

- **Механорецепторы** (тактильные, проприоцепторы, слуховые, вестибулярные, барорецепторы, волюморепторы);
- **Терморепторы** (холодовые и тепловые);
- **Фоторепторы** (палочки и колбочки сетчатки глаза);
- **Хеморецепторы** (обонятельные, вкусовые, хемочувствительные интерорецепторы).



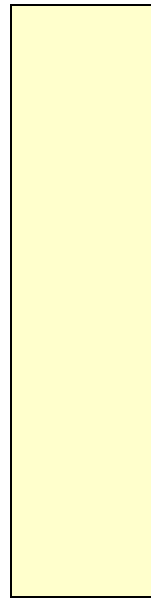
II. Первичные и вторичные рецепторы

Сенсорный Нервное

Первичные:

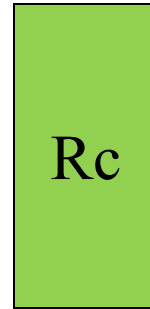
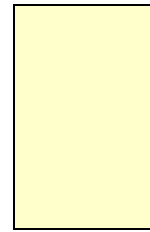
Тактильные
Обонятельные
Проприцепторы
Интерорецепторы
Температурные
Болевые

нейрон



Стимул

окончание



Стимул

Вторичные:

Слуховые
Вкусовые
Вестибулярные
Зрительные



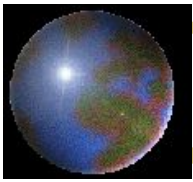
Прочие классификации рецепторов

III. В зависимости от дальности источника раздражения от рецептора:

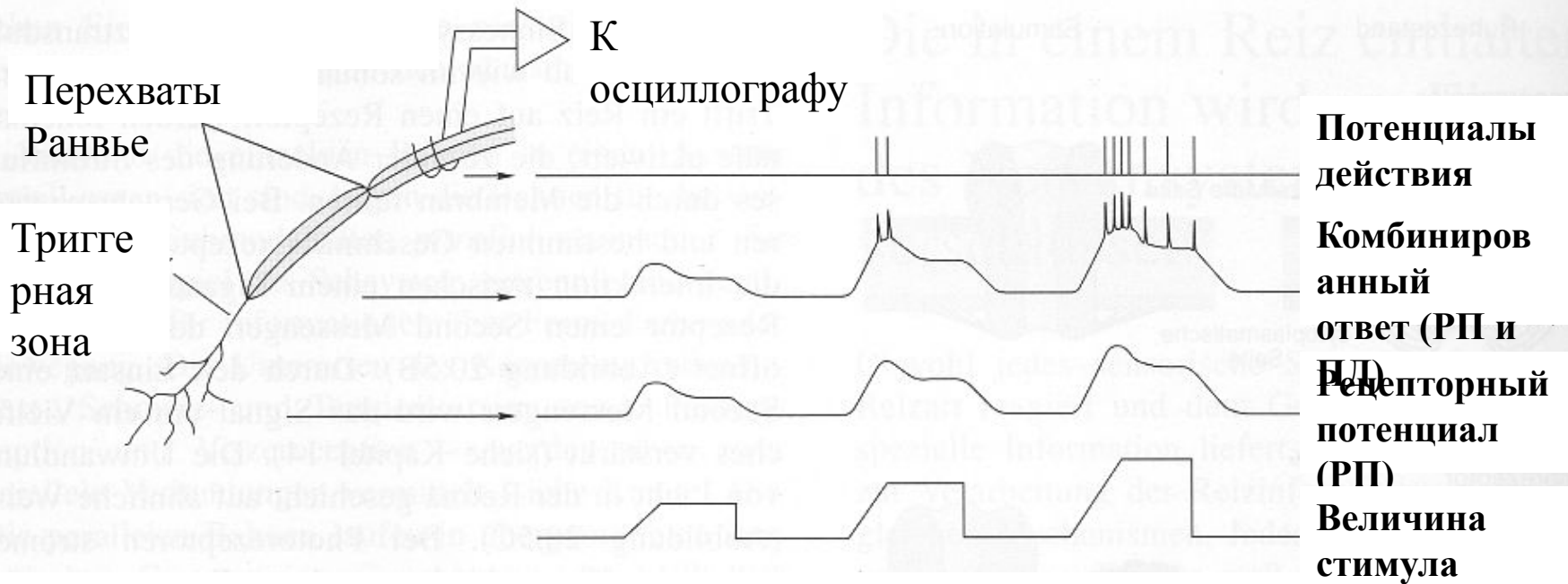
- **Дистантные** (зрение, слух, обоняние);
- **Контактные** (осязание, вкус).

IV. В зависимости от локализации источника раздражения (во внешней или внутренней среде)

- **Экстерорецепторы** (зрение, слух, осязание, обоняние, вкус)
- **Интерорецепторы** (рецепторы, расположенные во внутренних органах и кровеносных сосудах, а также проприоцепторы)



Кодирование интенсивности ощущений частотой ПД



Рецепторный и генераторный потенциалы

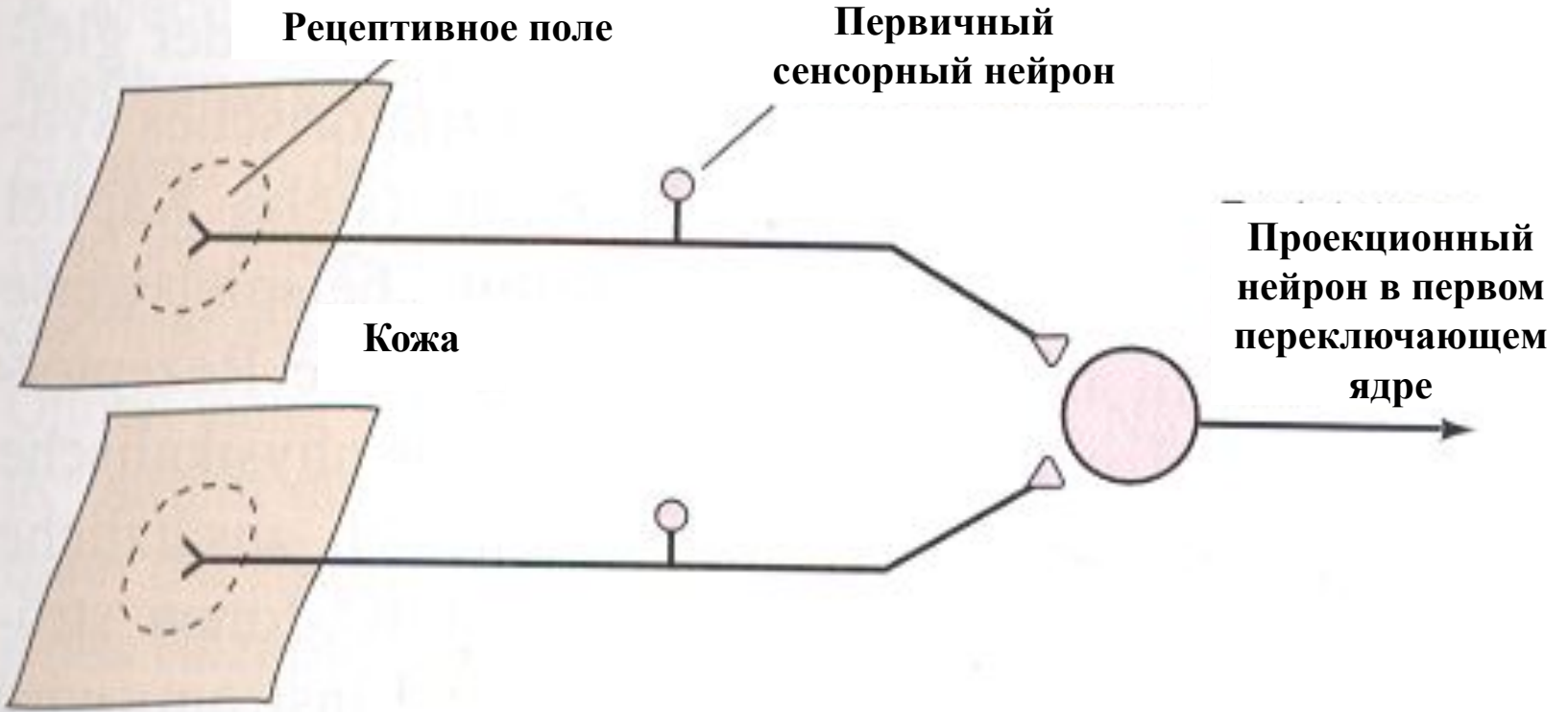
- **Рецепторный потенциал** – изменение значения мембранного потенциала в ответ на действие адекватного стимула вследствие изменения ионной проницаемости мембраны (во всех рецепторах, кроме фоторецепторов, в которых происходит деполяризация мембраны).
- **Генераторный потенциал** – изменение значения мембранного потенциала, приводящее к генерации потенциалов действия. В первичных рецепторах – пороговое или надпороговое значение рецепторного потенциала. Во вторичных рецепторах возникает в результате действия на чувствительное окончание медиатора, выделяемого специализированной чувствительной клеткой.

Трансдукция

- **Трансдукция** – процесс преобразования энергии **специфических** (адекватных) раздражителей в биоэлектрическую активность первичного сенсорного нейрона. Состоит в **активации белковых молекул мембраны** рецепторов, а во многих рецепторах в нём участвуют **вторичные посредники**. В результате трансдукции возникают рецепторный и генераторный потенциалы (деполяризующий ток катионов).
- Рецепторный потенциал (входной сигнал) является **градуальным**: его величина зависит от силы стимула, не подчиняется закону «всё или ничего», распространяется электротонически.

Рецептивное поле

- **Первичное рецептивное поле** – это область, занимаемая совокупностью всех рецепторов, стимуляция которых изменяет активность афферентного волокна или *первичного сенсорного нейрона*.
- **Рецептивное поле** переключательных (центральных) сенсорных нейронов образовано совокупностью всех периферических рецепторов, стимуляция которых изменяет активность таких нейронов.



Рецептивное поле

Первичный сенсорный нейрон

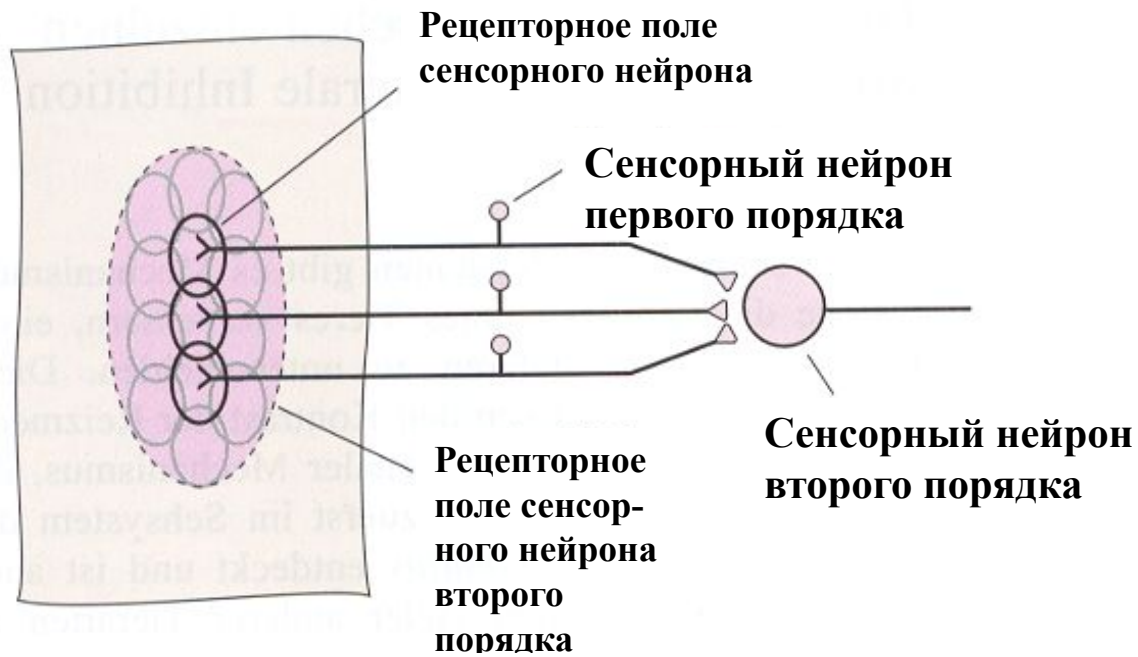
Кожа

Проекционный нейрон в первом переключающем ядре

Конвергенция первичных сенсорных нейронов.

- Несколько *первичных сенсорных нейронов* обычно **конвергируют** к одному *нейрону второго порядка*, расположенному в переключательном ядре.
- В переключательных ядрах содержатся **тормозные интернейроны**, ограничивающие передачу возбуждения от первичных сенсорных нейронов, представляющих периферию рецептивного поля.
- **Латеральное торможение** в переключательном ядре создаёт контраст между *центром* и *периферией* рецептивного поля.

A



B

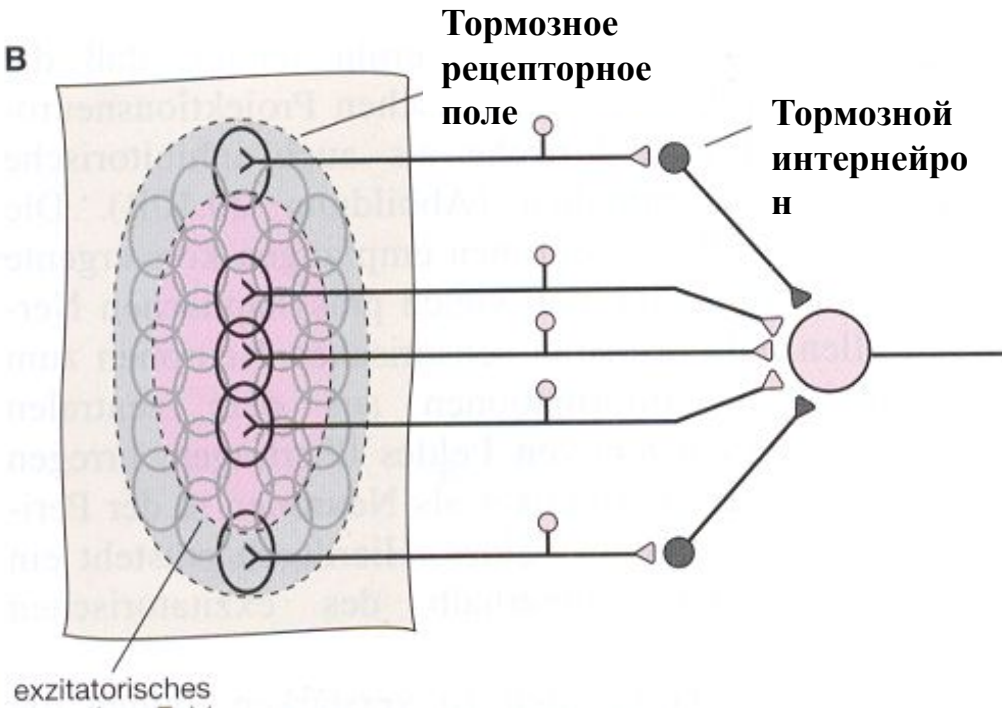


Схема распространения возбуждения в переключательном ядре (так выглядела бы передача информации, если бы не было торможения в переключающих центрах)

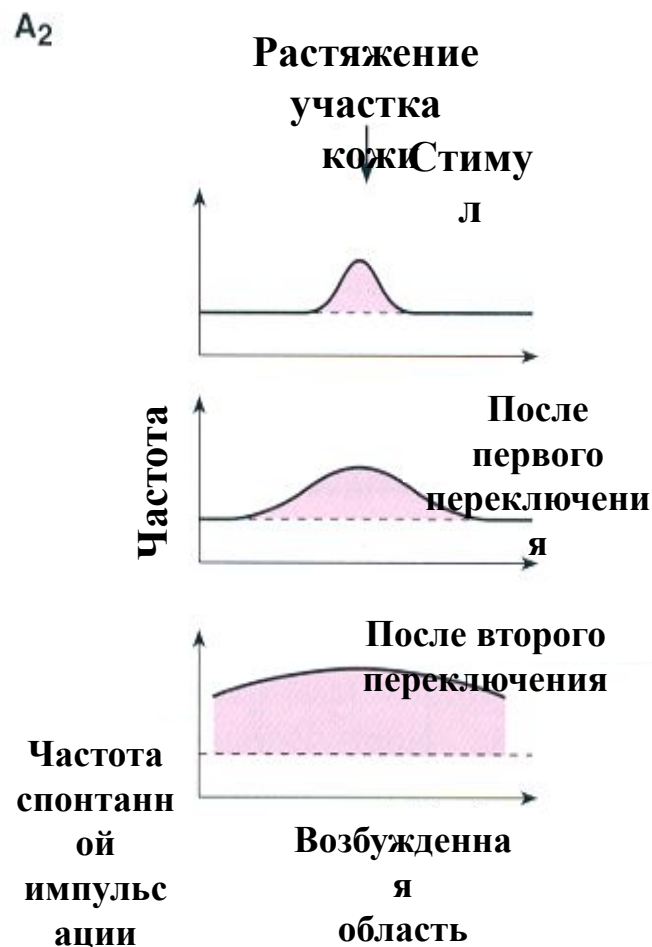
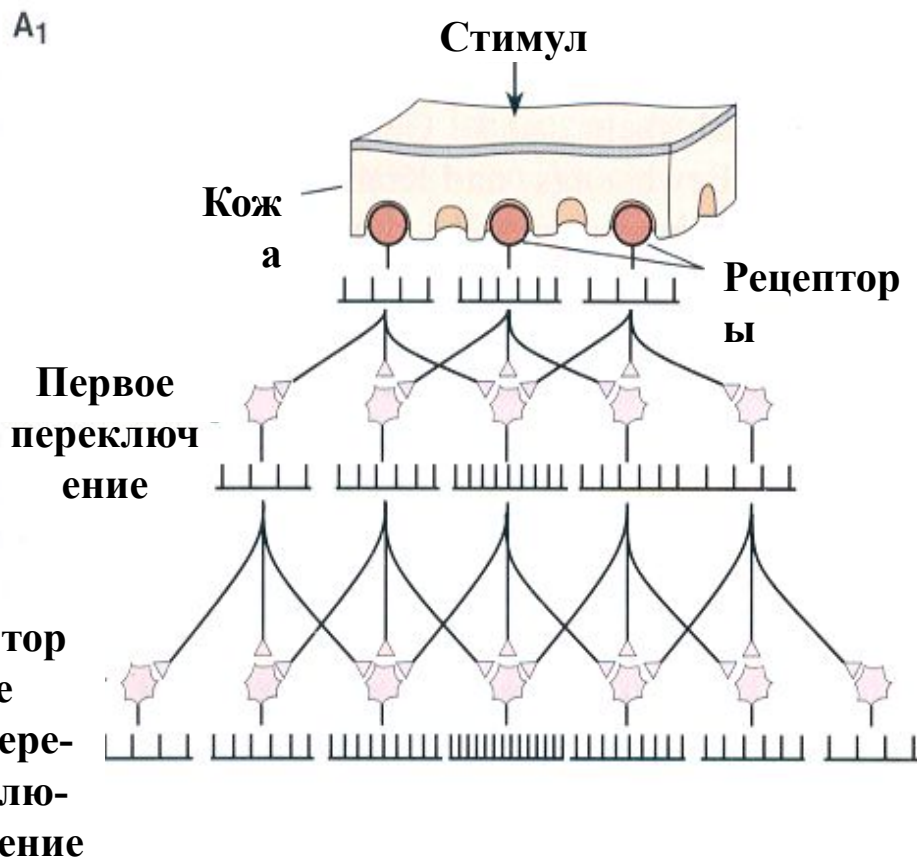
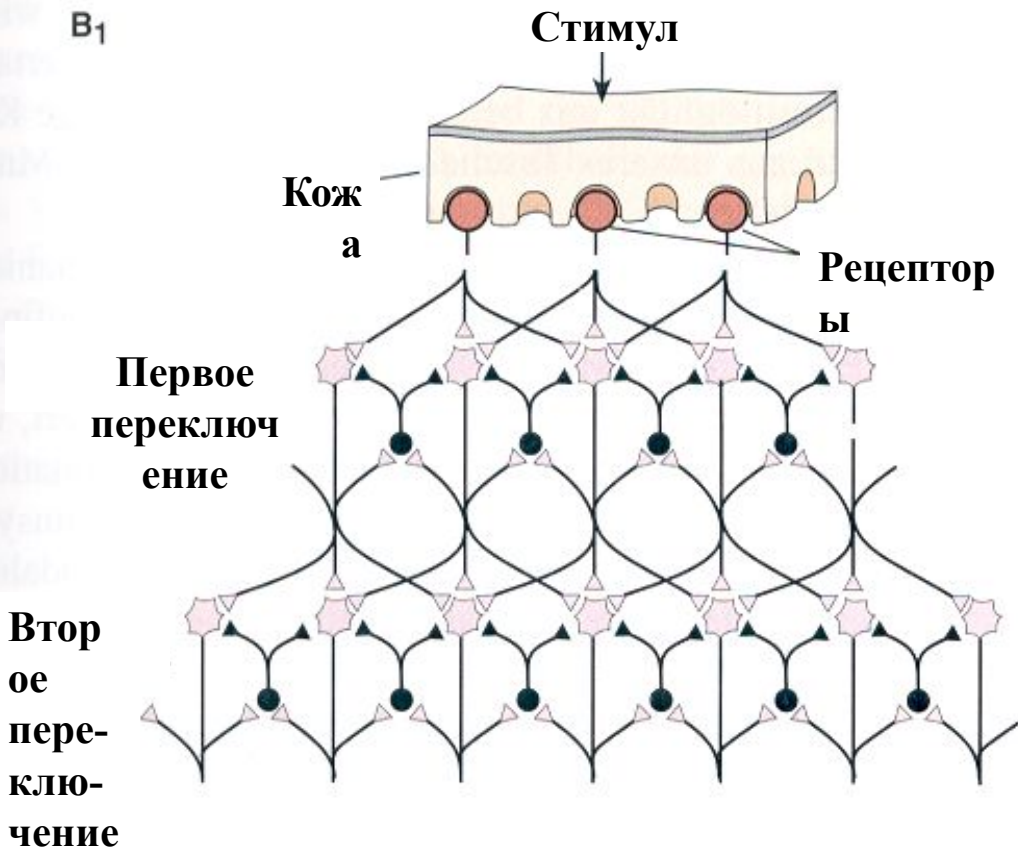
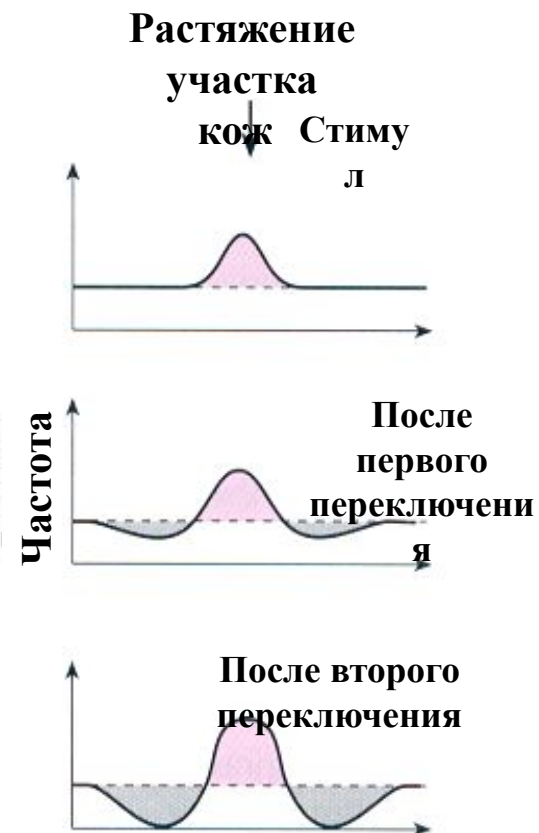


Схема латерального торможения в переключательном ядре

B₁



B₂



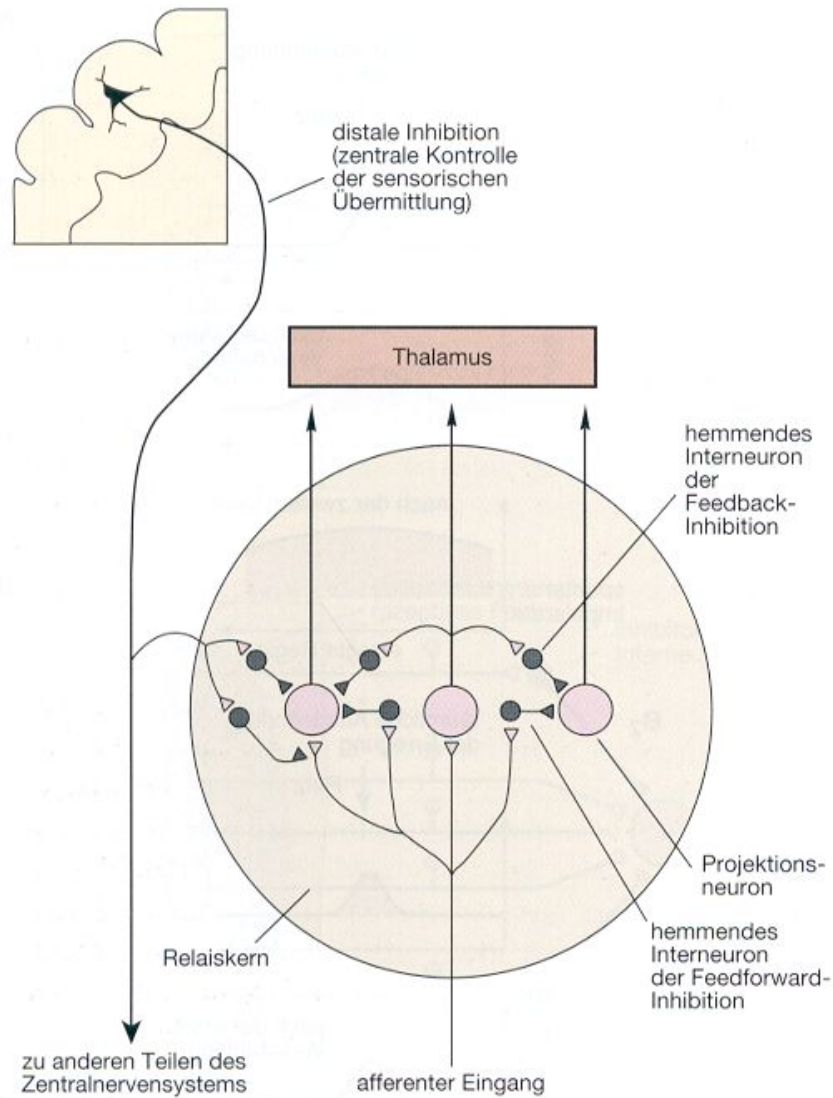
Функция латерального торможения

- Создание **контраста** между возбуждёнными и невозбуждёнными нейронами, что позволяет отличить одни стимулы от других и повышает эффективность сенсорной системы в целом.
- Благодаря латеральному торможению в переключательных ядрах происходит **фильтрация сигналов**, передаваемых на следующий уровень сенсорной системы.
- В итоге **проекционная область коры** получает избранные и контрастированные сигналы (максимальная активность в центре проекции рецептивного поля, минимальная – на периферии).

Нисходящее торможение

- Одновременно с латеральным торможением, действующим локально (в пределах переключательного ядра) в сенсорных системах используется **нисходящее торможение**. Оно осуществляется аксонами, идущими от нейронов из вышележащих центров, и обеспечивает повышение порога синаптической передачи афферентных сигналов в переключательных ядрах низшего уровня. Это один из механизмов настройки чувствительности.

Нисходящее торможение



Облегчение передачи сенсорной информации в переключательных ядрах

- Нейроны *высшего уровня* сенсорной системы могут активировать **возбуждающие интернейроны** переключательных ядер, чтобы уменьшить порог синаптической передачи в этих ядрах и облегчить проведение афферентных сигналов.
- Нисходящее торможение и облегчение позволяют подавить «шум» (биологически незначимую активность нейронов) и выделить сигналы, на которые направлено внимание.

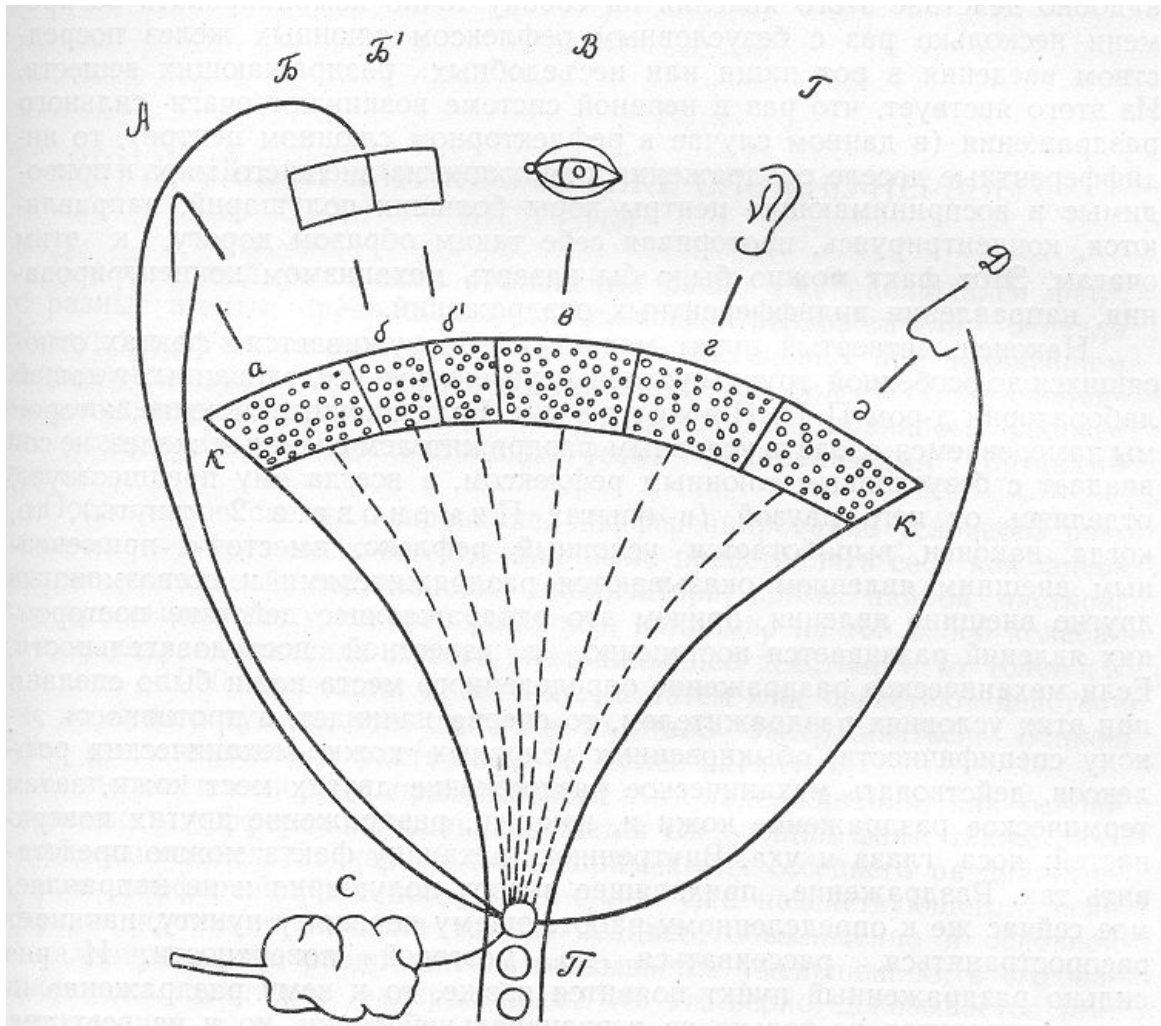
Анализаторы

- Термин, введённый И.П.Павловым в 1909 году:
- «...для меня вся рефлекторная дуга представляется распадающейся на три главные части: первая часть начинается со всяческого натурального конца центростремительного нерва и кончается в мозгу воспринимающей клеткой; эту часть рефлекторной дуги я предлагаю называть и представлять себе в качестве **анализатора**, поэтому задача этой части заключается в том, чтобы весь мир влияний, падающих извне на организм разлагать дробнее и тоньше.

И. П. Павлов:

- «Я склоняюсь к мысли, что большие полушария представляют главнейшим образом, а может быть и исключительно головной мозговой конец анализатора. Следовательно, все большие полушария заняты чувствительными центрами, т.е. мозговыми концами анализатора».
- «То, что называют двигательной областью, ... будет таким же воспринимающим центром, как и затылочная или слуховая область, только центром с другой воспринимающей поверхности, которая имеет особенное отношение к движению».

Схема Павлова



А — язык; Б — кожа (тактильные раздражения); Б¹ — кожа (термические раздражения); В — глаза; Г — ухо; Д — нос; КК — кора больших полушарий. а — корковые воспринимающие центры языка. б — кожи (для тактильных раздражений), в — глаза, г — уха, д — носа. П — продолговатый мозг; С — слюнная железа.

Сенсорная система не синоним анализатора

- 1. **Переработка** информации в сенсорной системе (параллельные пути, субмодальности, фильтрация сигналов), а **не простое проведение**.
- 2. Строгая топография (соматотопия, тонотопия, ретинотопия), а не «провод к каждому пункту мозгового конца от всех периферических элементов» (Павлов).
- 3. Сенсорные области коры занимают не всю поверхность полушарий, никак не являющихся «головным концом анализатора».