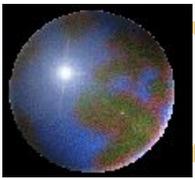


*Общая
нейрофизиология
сенсорных систем*

Нейрофизиология

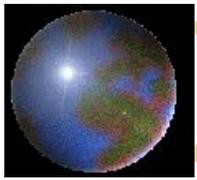
Лекция 5



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

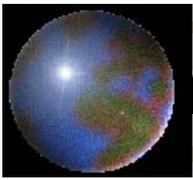
Сенсорная функция ЦНС

- 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

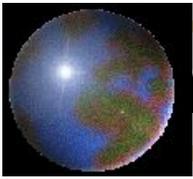
- Каждая сенсорная система является специализированной частью центральной нервной системы.
- **Структура любой сенсорной системы включает:** периферические рецепторы, связанные с ними нервные волокна (проводящие пути), переключательные ядра и проекционные области коры (первичная и вторичная сенсорная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



Процесс сенсорного восприятия

включает следующие этапы:

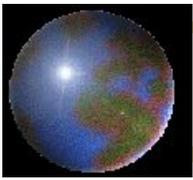
- 1) регистрация действие раздражителя на чувствительные к нему периферические рецепторы (рецепция) и формирование рецепторного потенциала;
- 2) преобразование энергии стимула в электрические сигналы – потенциалы действия, возникающие в первичном сенсорном нейроне и кодирующие информацию о действующем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



Процесс сенсорного восприятия

включает следующие этапы:

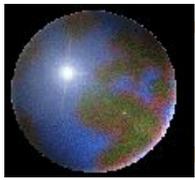
- 3) последующая передача и переработка передаваемых сигналов (в виде ПД) на всех иерархических уровнях сенсорной системы, что обеспечивает усиление одних сигналов и одновременно подавление других;
- 4) возникновение *субъективной реакции* на раздражитель, представляющей собой восприятие действующего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



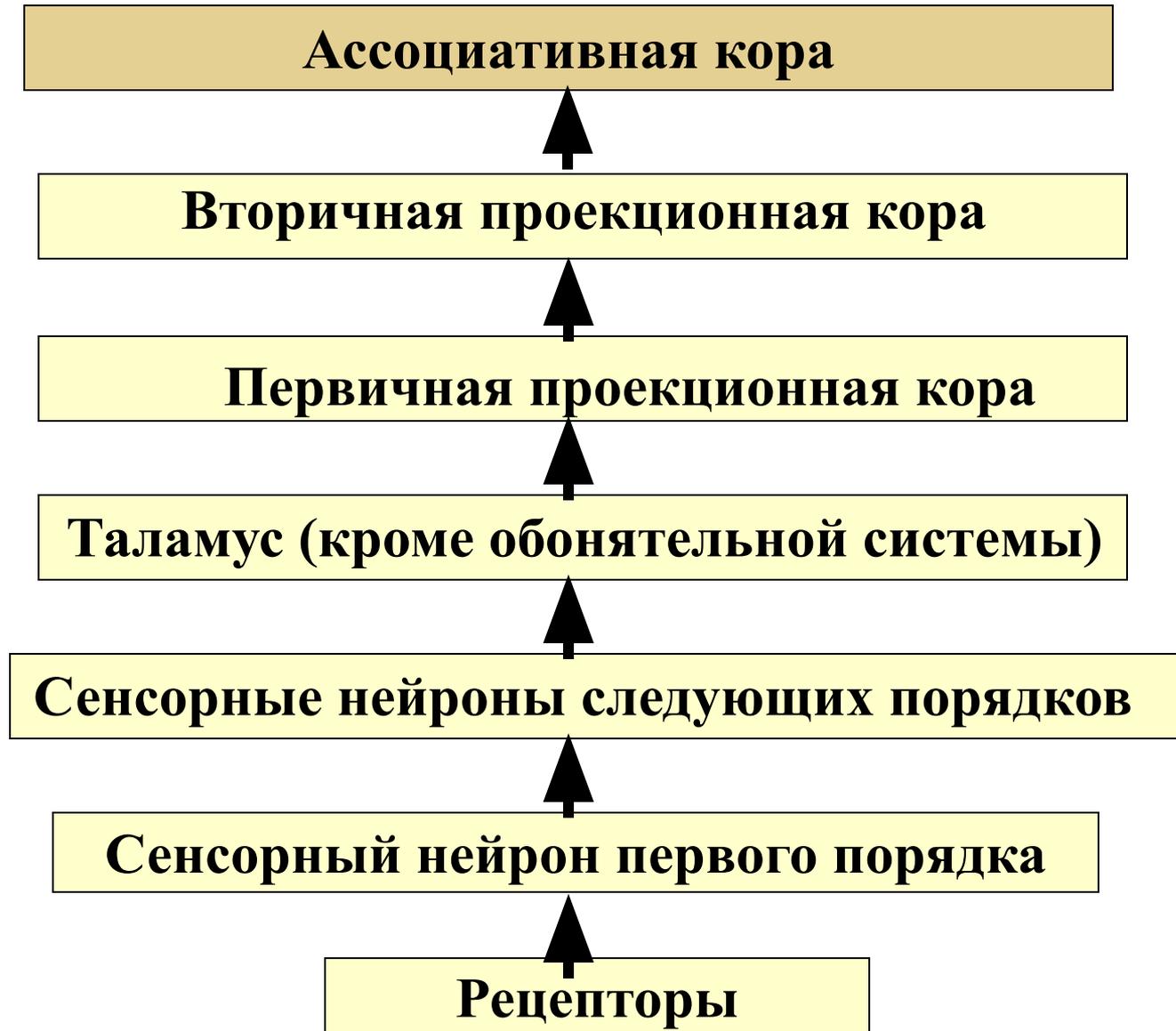
Основные принципы

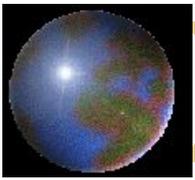
организации сенсорных систем

- 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



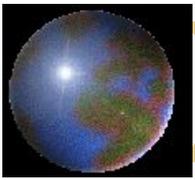
Иерархическая организация сенсорных систем





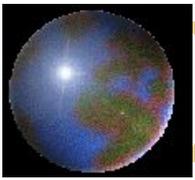
Модальность

- **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).



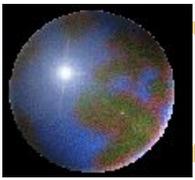
Субмодальности

- 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.



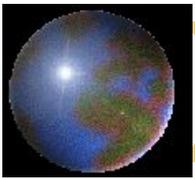
Формирование восприятия

- 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**



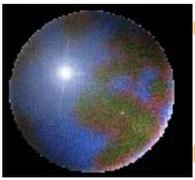
Модальность определяется:

- 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.

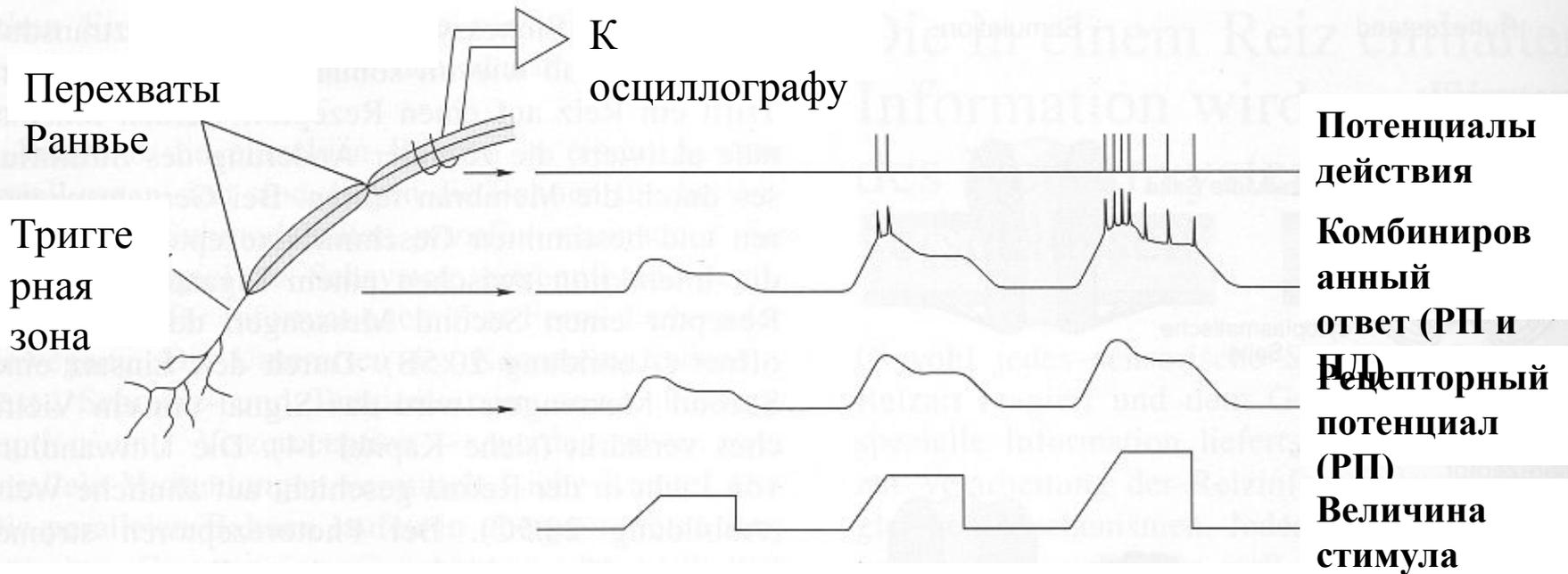


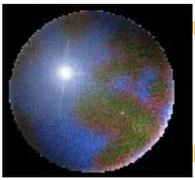
Интенсивность ощущения:

- 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).



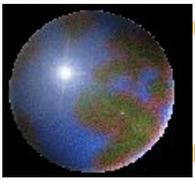
Кодирование интенсивности ощущений частотой ПД





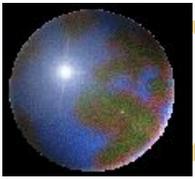
Интенсивность ощущений:

- 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:

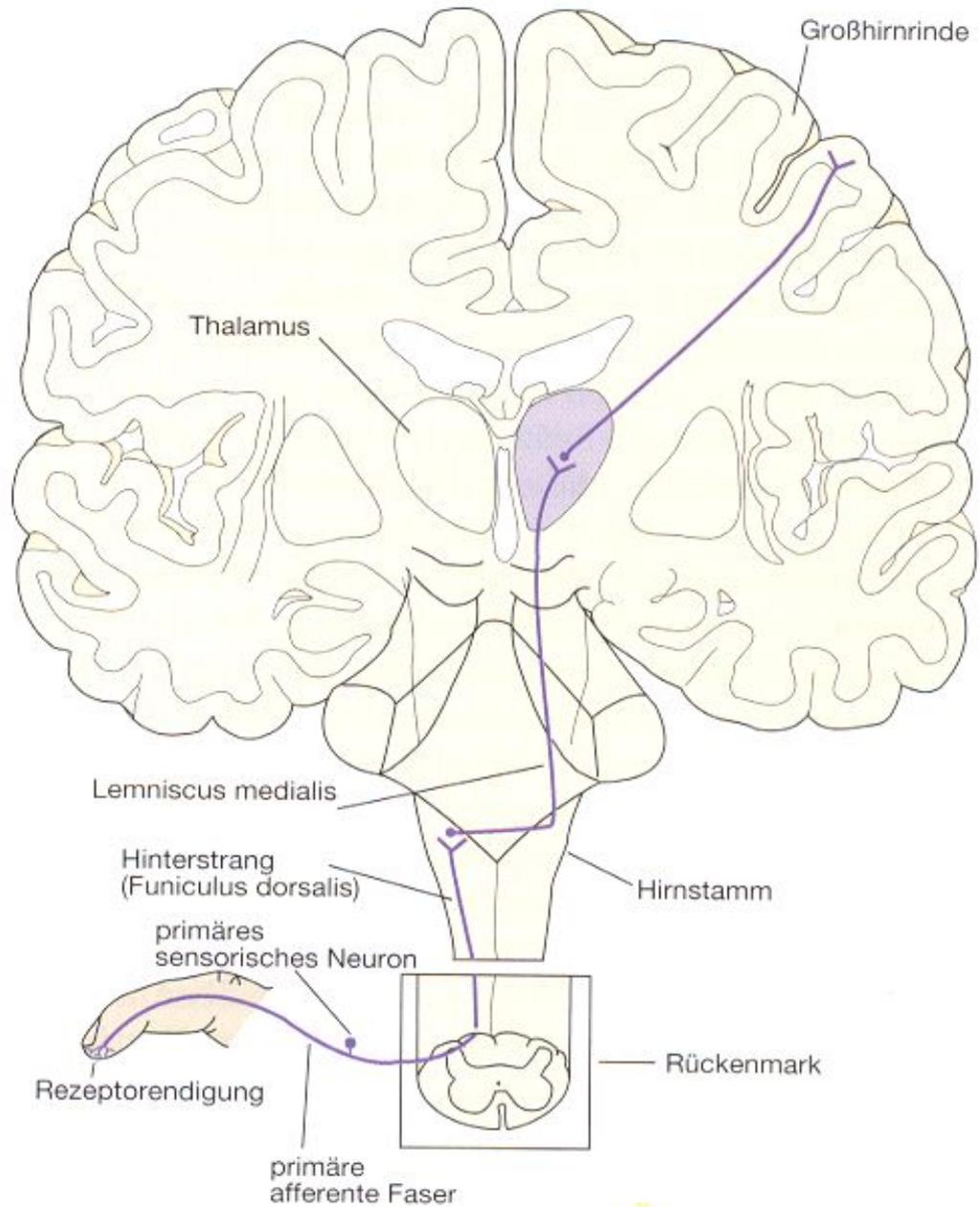
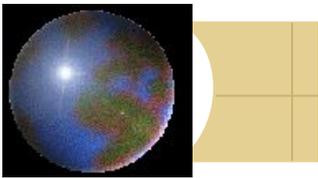
- Зависит от длительности действия стимула, а также от способности разных видов рецепторов к адаптации.
- **Адаптация рецепторов** проявляется в уменьшении или исчезновении импульсной активности сенсорного нейрона при продолжающемся действии адекватного стимула.
- По **скорости адаптации** различают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

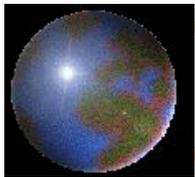


Локализация действия стимула:

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).

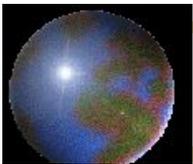




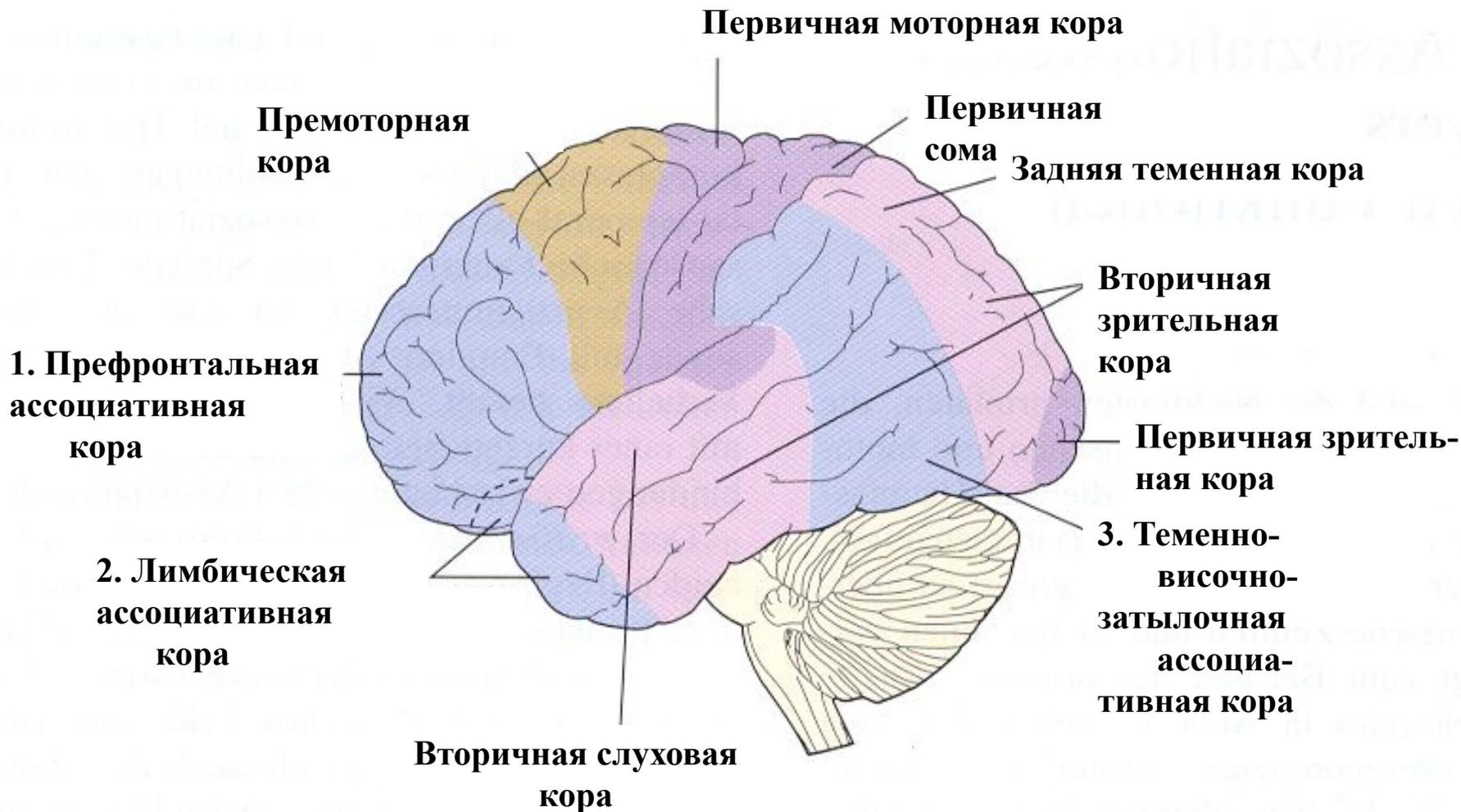
Уровни обработки информации в сенсорных системах

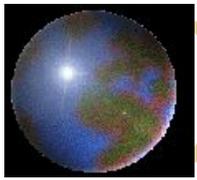


| Модальность | Локализация рецепторов | Первое переключение | Повторные переключения | Проекционные области коры |
|-------------|---|----------------------------|--|---|
| Осязание | Кожа | Продолговатый мозг | Таламус | Постцентральная извилина |
| Зрение | Палочки и колбочки сетчатки | Сетчатка глаза | 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

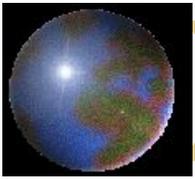




Способы изучения

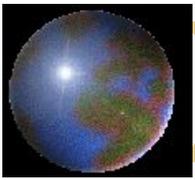
сенсорных способностей

- **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

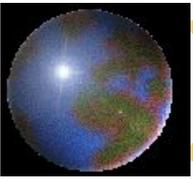
● **$E = k \times \log(S/S_0)$** , где:

E – интенсивность ощущения,

k – постоянная величина,

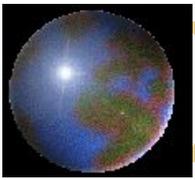
S – интенсивность стимула,

S_0 – абсолютный порог.



Рецепторы

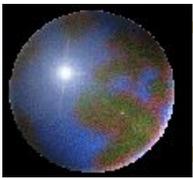
- **Рецепторы** – высокоспециализированные структуры, способные воспринять, преобразовать и передать энергию внешнего стимула в нервную систему. Для рецепторов характерна высокая чувствительность к **адекватным стимулам**.



Классификации рецепторов

I. В зависимости от природы воспринимаемых стимулов рецепторы подразделяются:

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



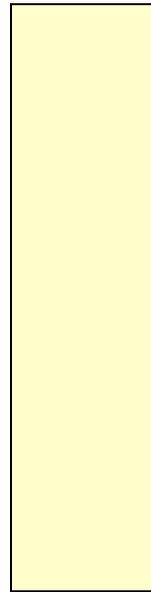
II. Первичные и вторичные рецепторы

Сенсорный Нервное

Первичные:

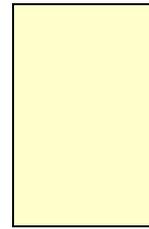
Тактильные
Обонятельные
Проприцепторы
Интерорецепторы
Температурные
Болевые

нейрон



Стимул

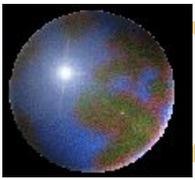
окончание



Стимул

Вторичные:

Слуховые
Вкусовые
Вестибулярные
Зрительные



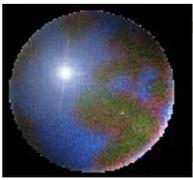
Прочие классификации рецепторов

III. В зависимости от дальности источника раздражения от рецептора:

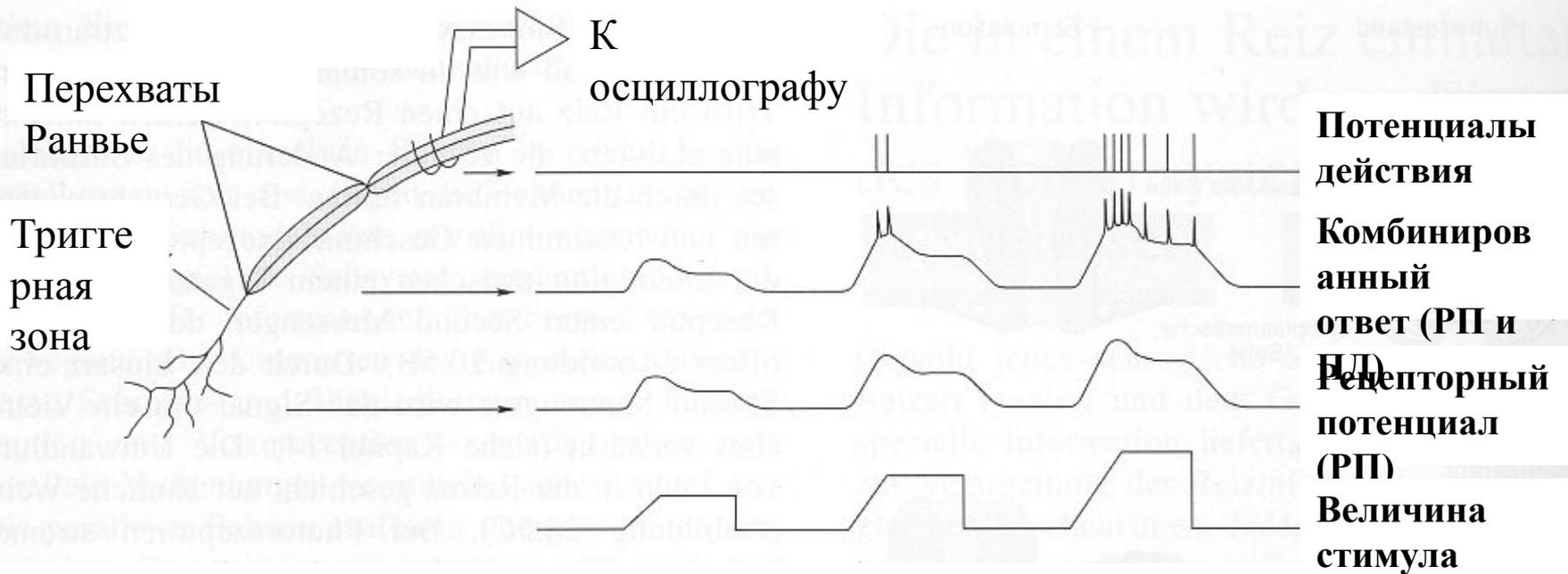
- **Дистантные** (зрение, слух, обоняние);
- **Контактные** (осязание, вкус).

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

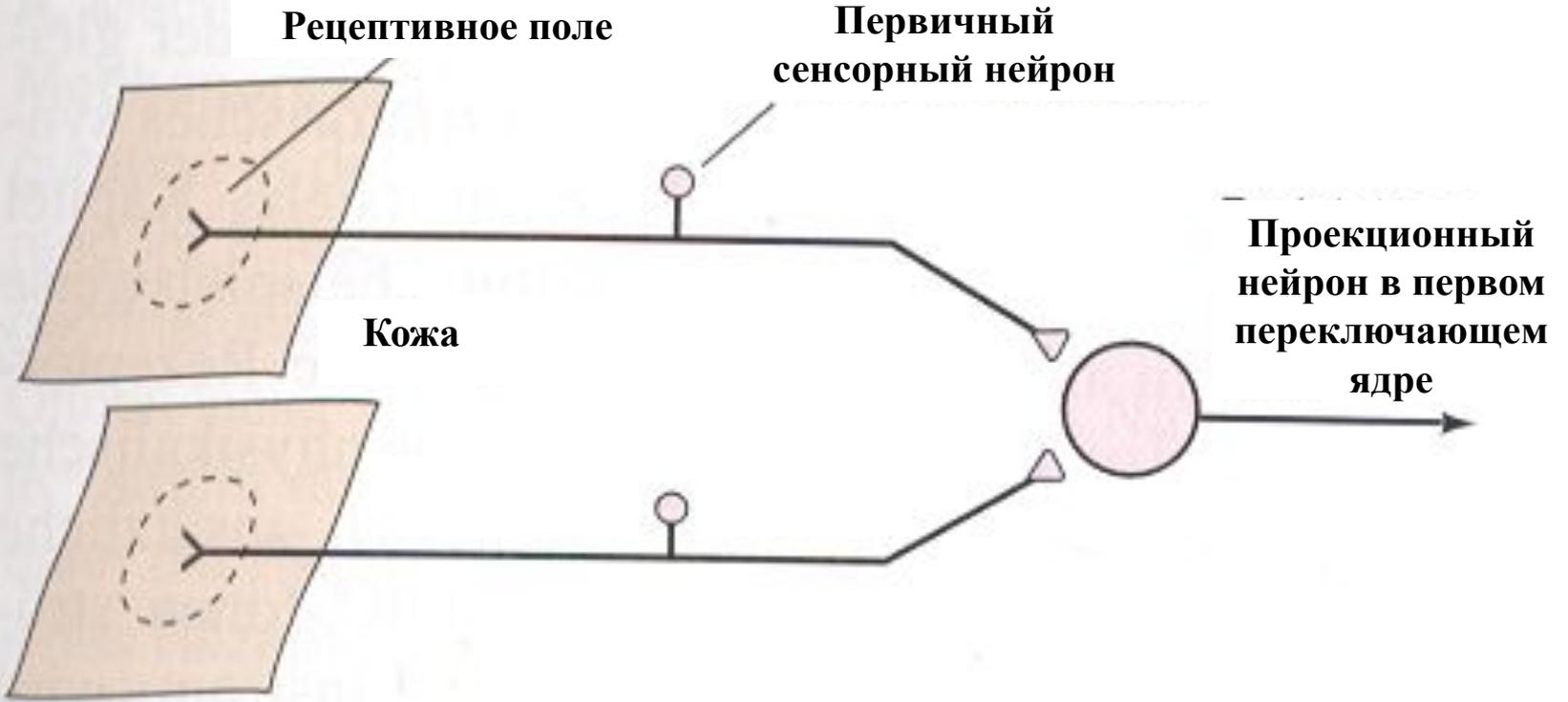
- **Рецепторный потенциал** – изменение значения мембранного потенциала в ответ на действие адекватного стимула вследствие изменения ионной проницаемости мембраны (во всех рецепторах, кроме фоторецепторов, в которых происходит деполяризация мембраны).
- **Генераторный потенциал** – изменение значения 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

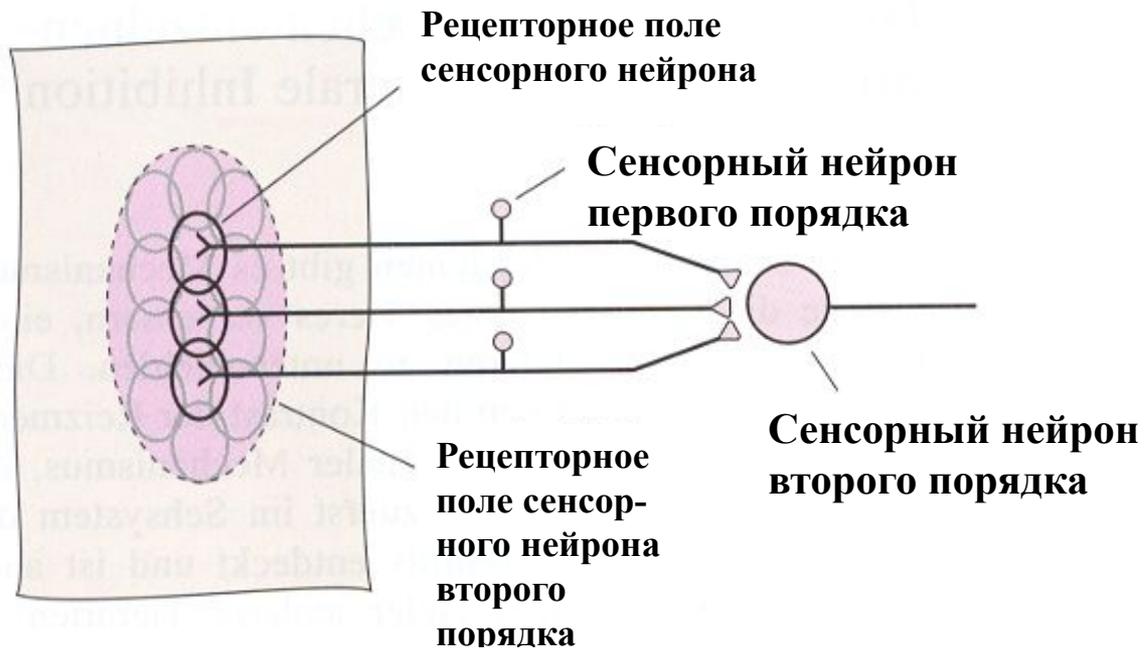
- **Первичное рецептивное поле** – это область, занимаемая совокупностью всех рецепторов, стимуляция которых изменяет активность афферентного волокна или *первичного сенсорного нейрона*.
- **Рецептивное поле** переключательных (центральных) сенсорных нейронов образовано совокупностью всех периферических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



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

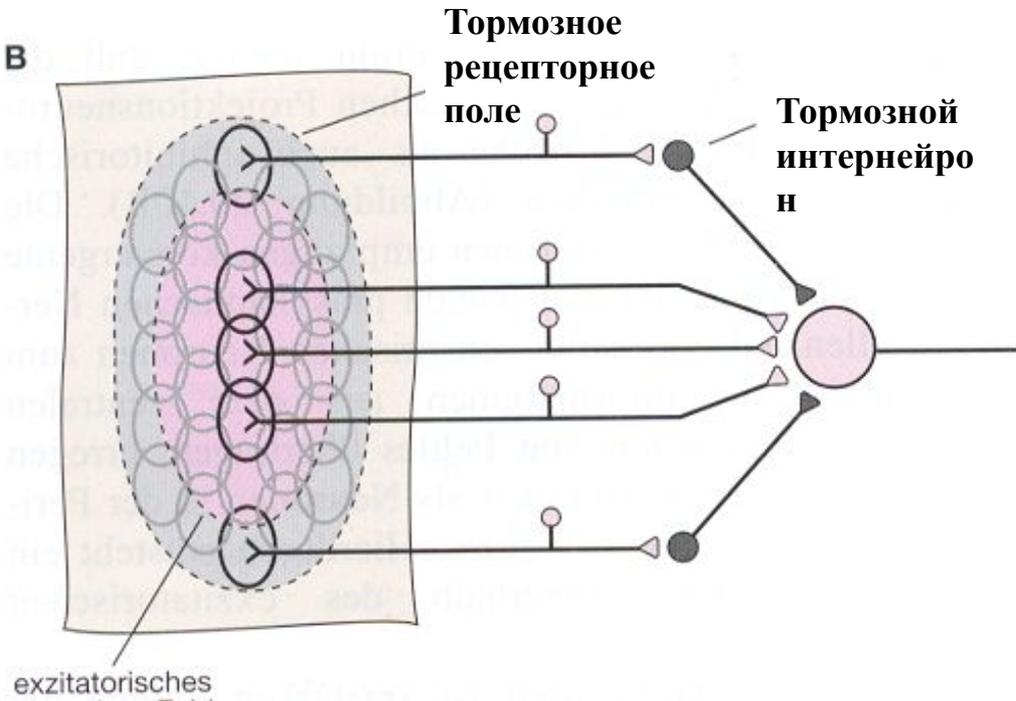


Схема распространения возбуждения в переключательном ядре (так выглядела бы передача информации, если бы не было торможения в переключающих центрах)

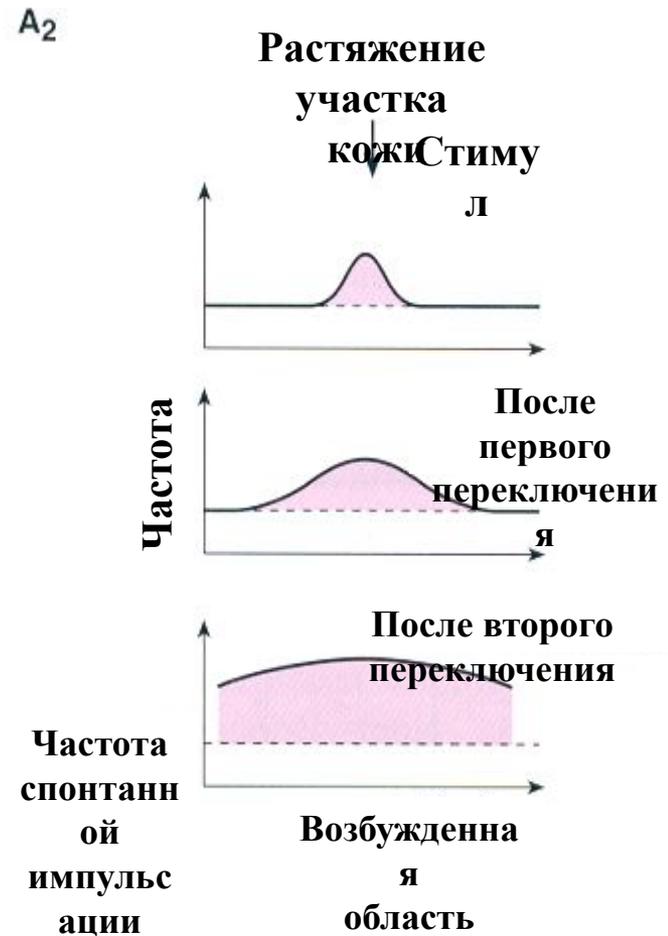
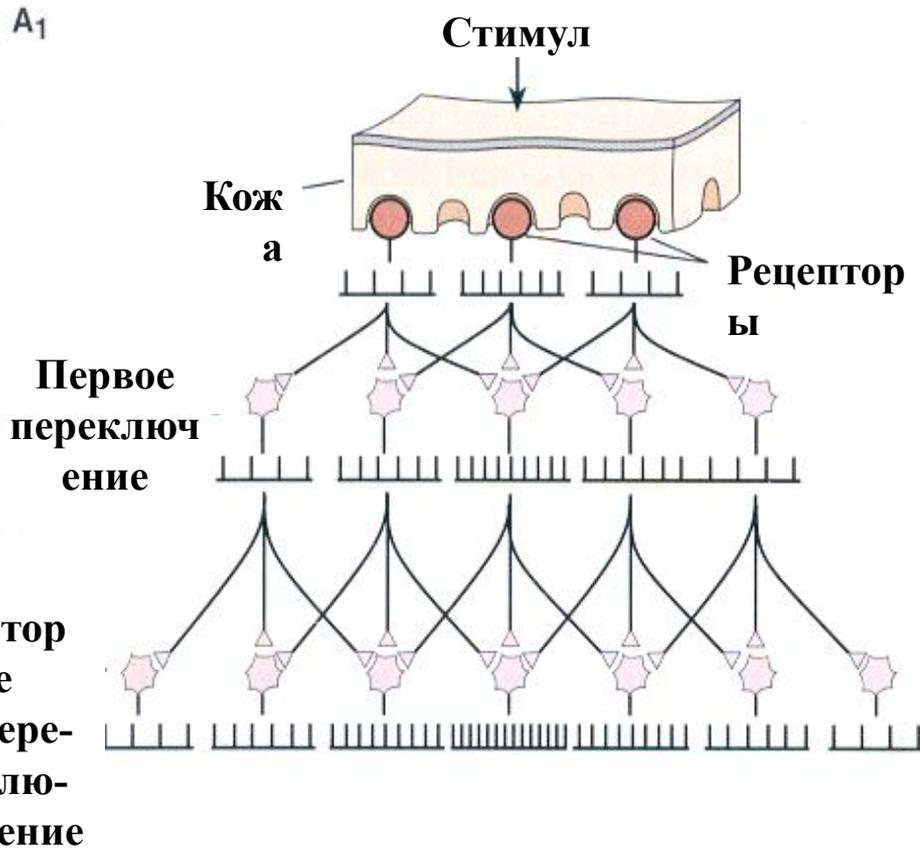
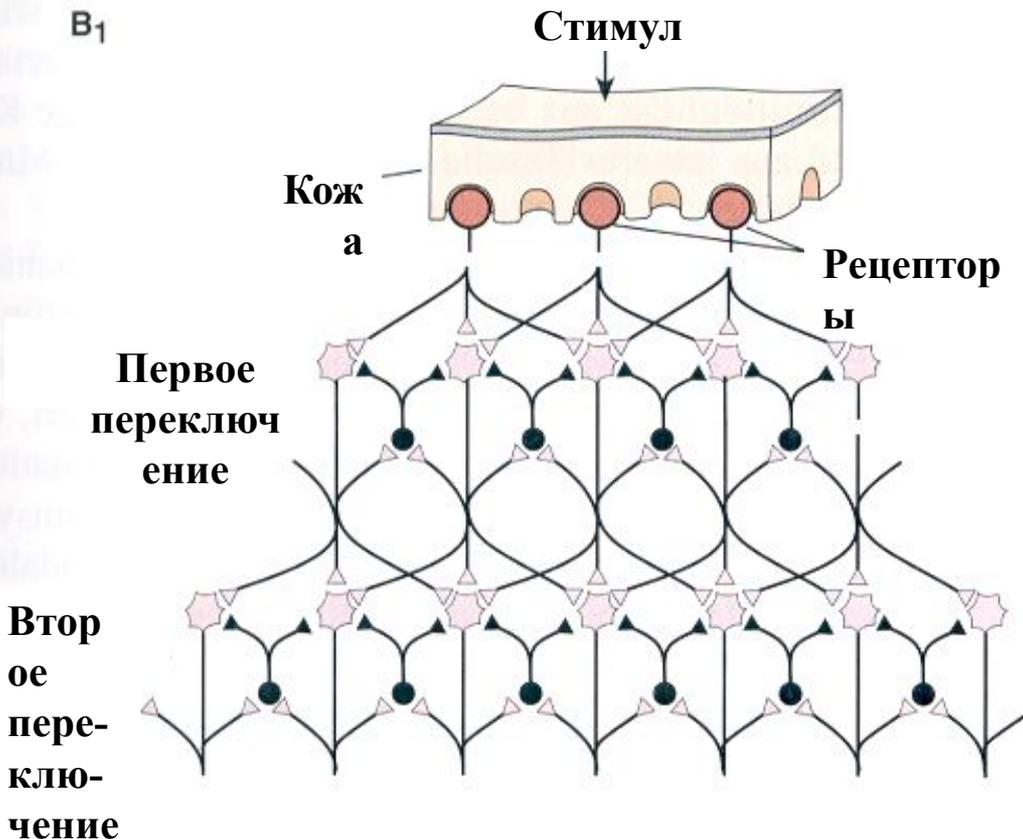
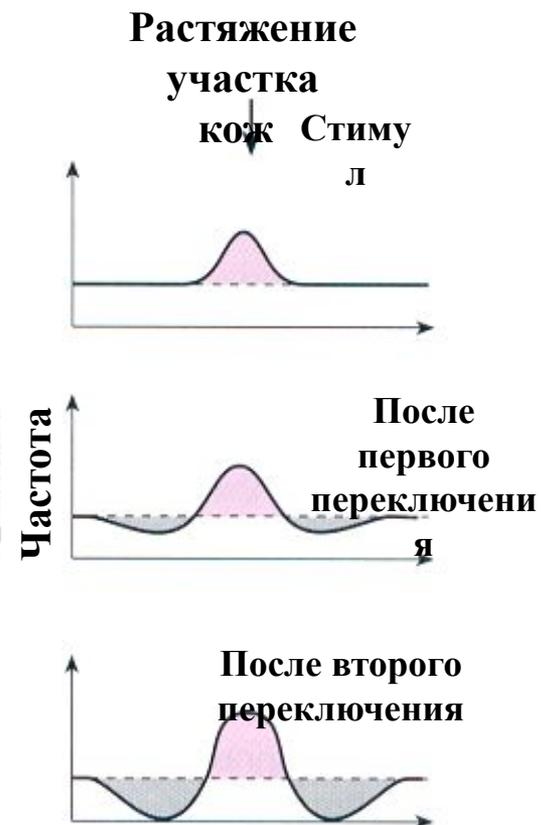


Схема латерального торможения в переключательном ядре

B₁



B₂



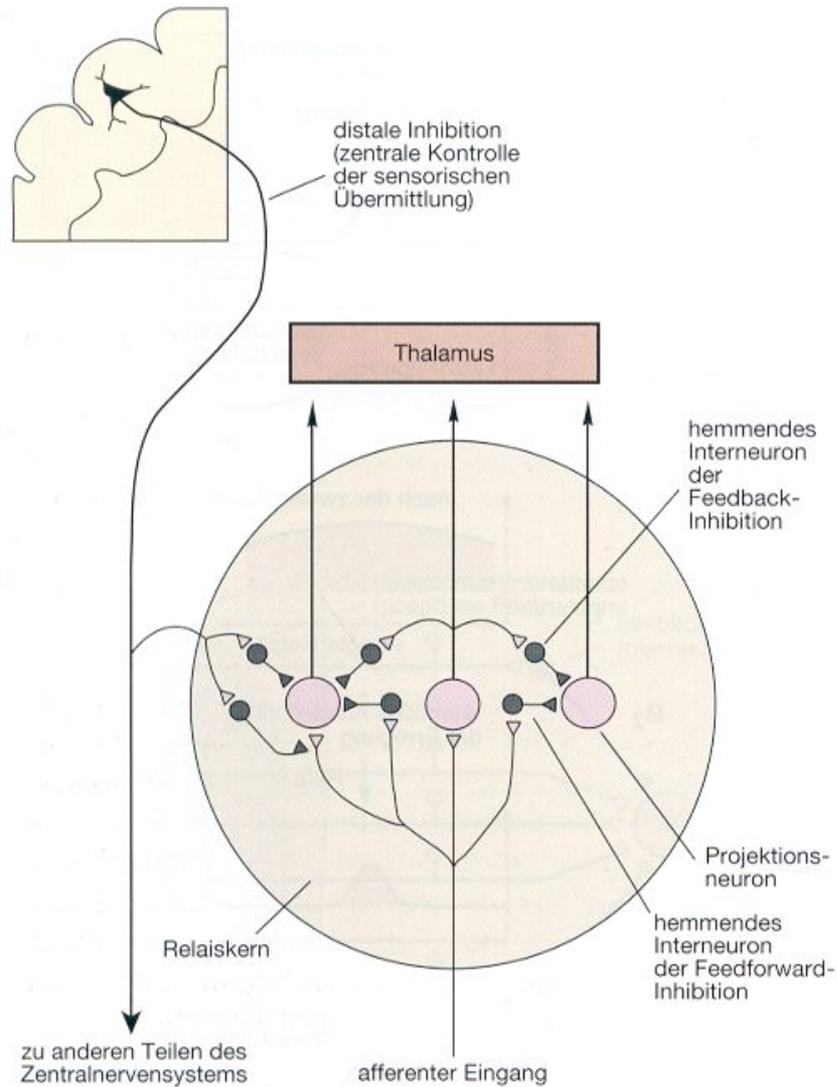
Функция латерального торможения

- 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.

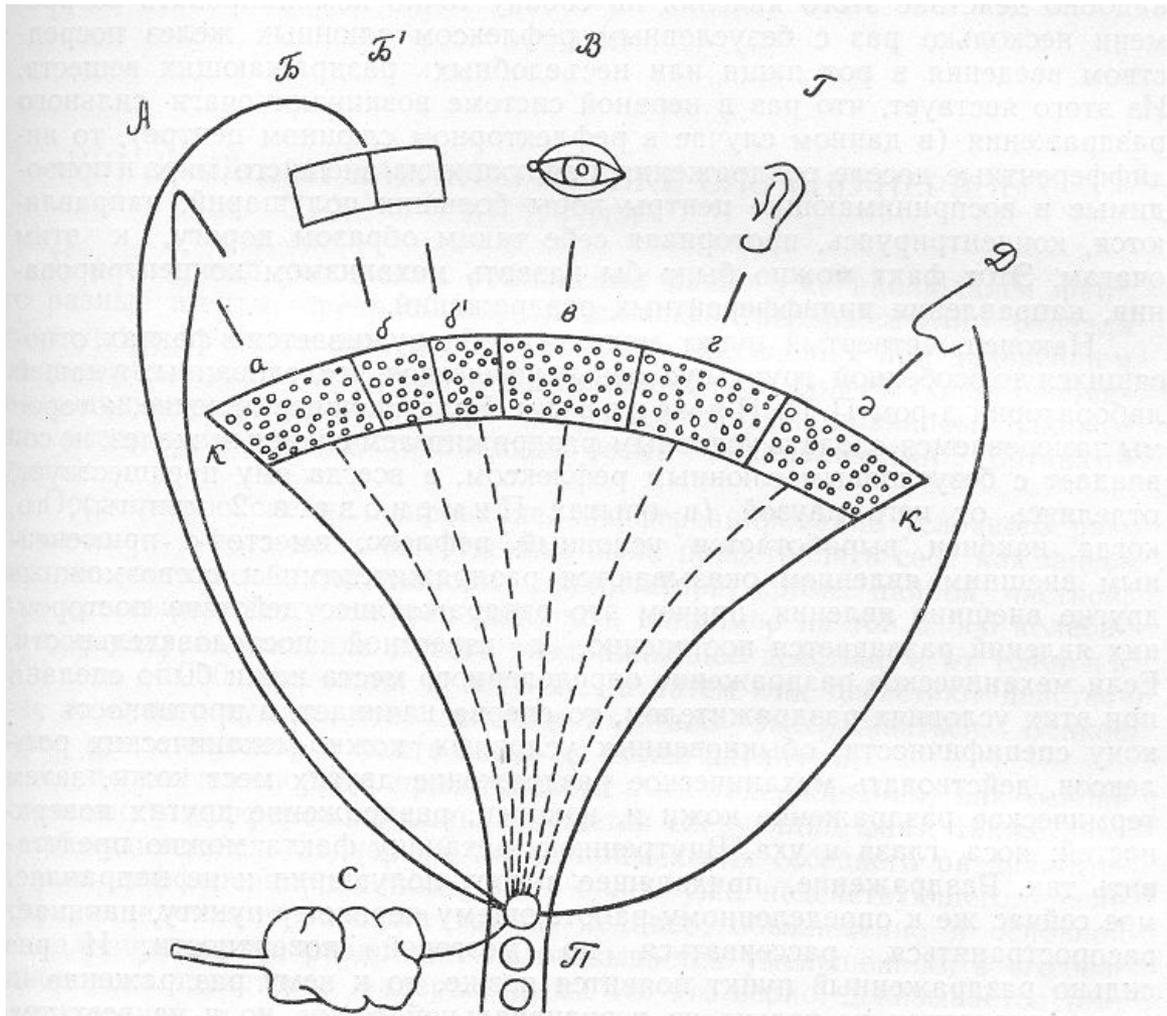
Анализаторы

- 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; В — кожа (тактильные раздражения); В¹ — 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».