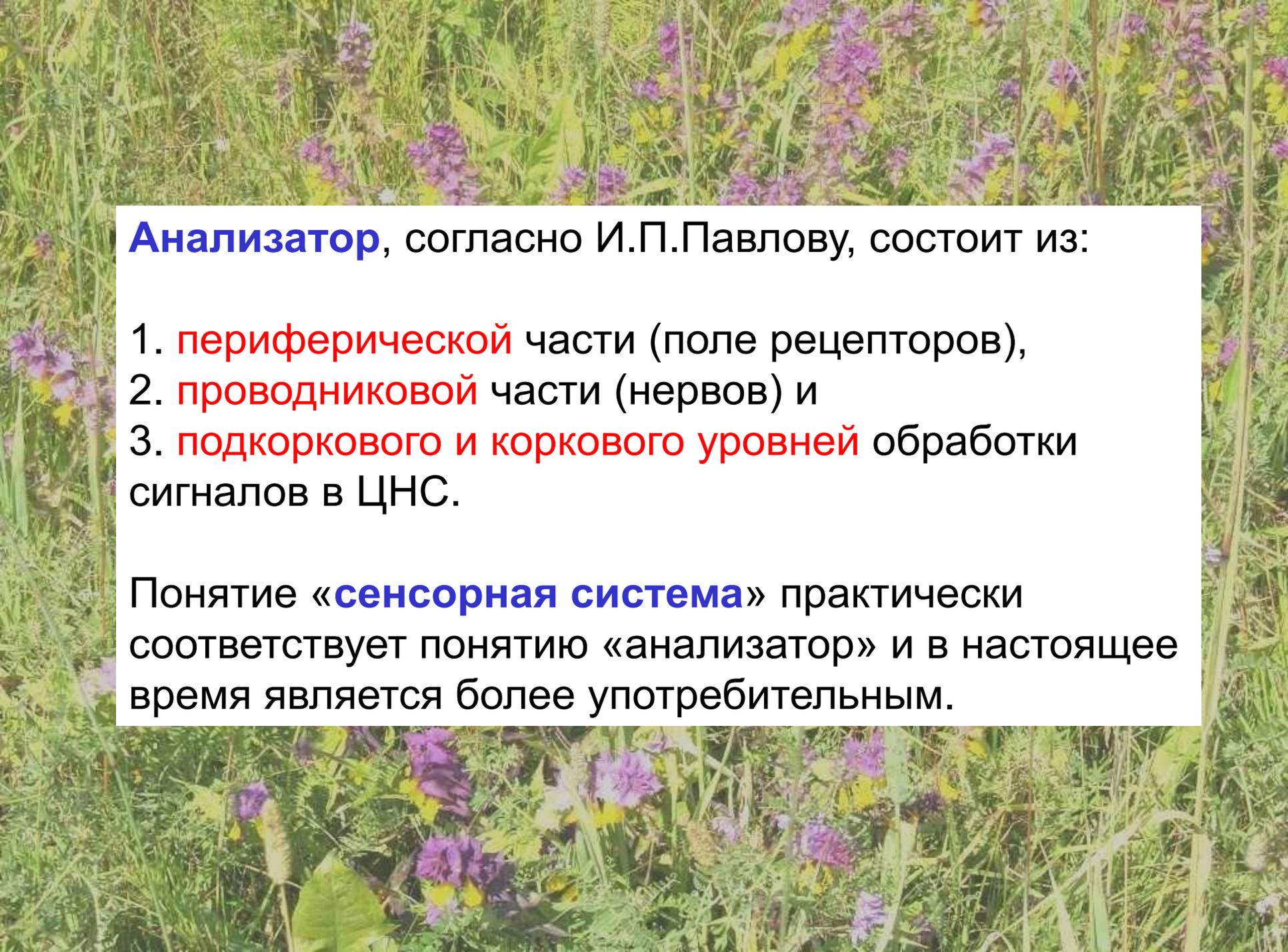


2016

# Физиология высшей нервной деятельности

Сенсорные системы  
(анализаторы)

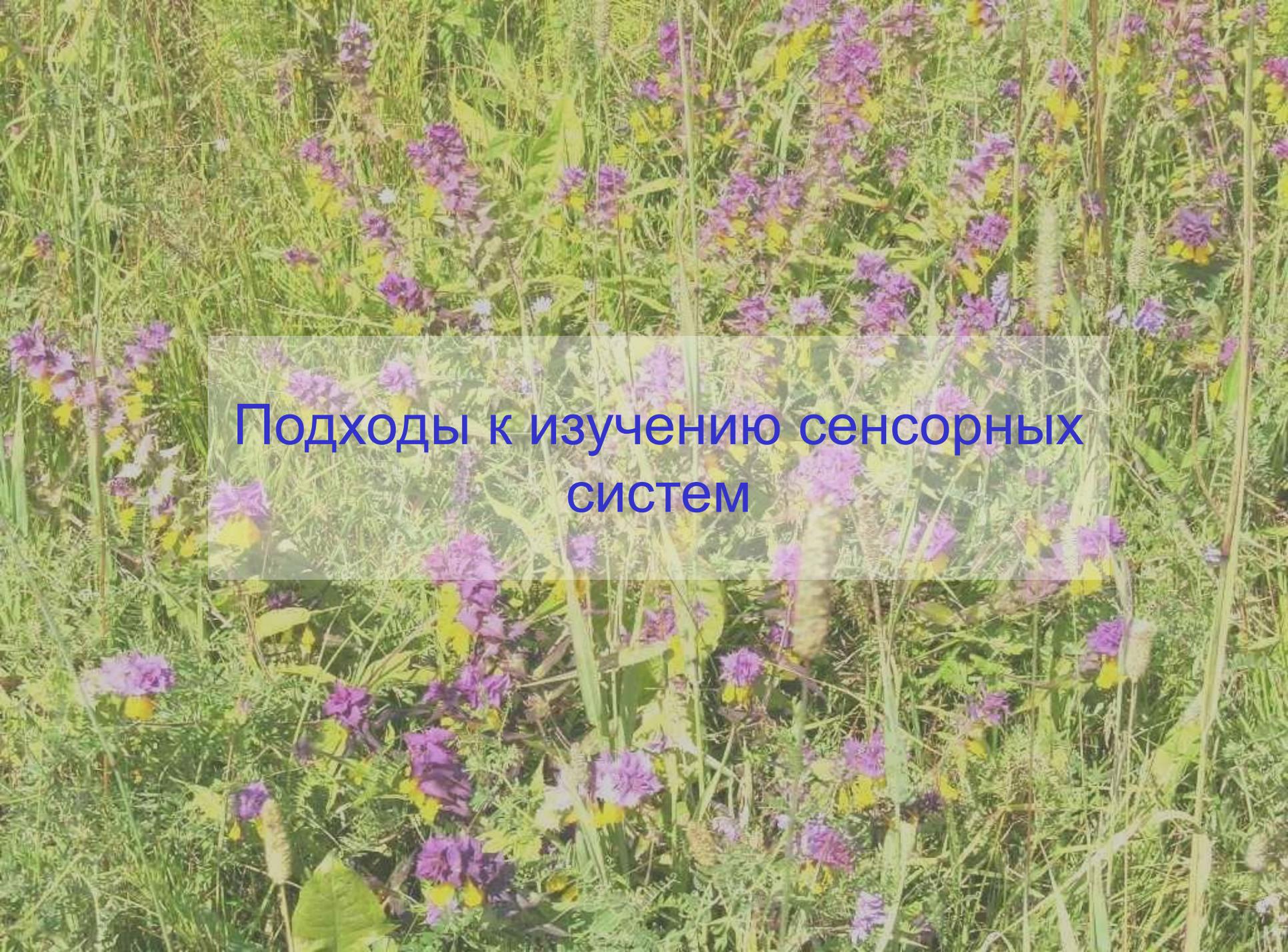
Гаврилова Ю.А., к.м.н.



**Анализатор**, согласно И.П.Павлову, состоит из:

1. **периферической** части (поле рецепторов),
2. **проводниковой** части (нервов) и
3. **подкоркового и коркового уровней** обработки сигналов в ЦНС.

Понятие «**сенсорная система**» практически соответствует понятию «анализатор» и в настоящее время является более употребительным.

A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely a meadow or garden. The flowers are in various stages of bloom, and the background is filled with green foliage. A semi-transparent rectangular box is overlaid in the center of the image, containing the text "Подходы к изучению сенсорных систем" in blue font.

Подходы к изучению сенсорных систем

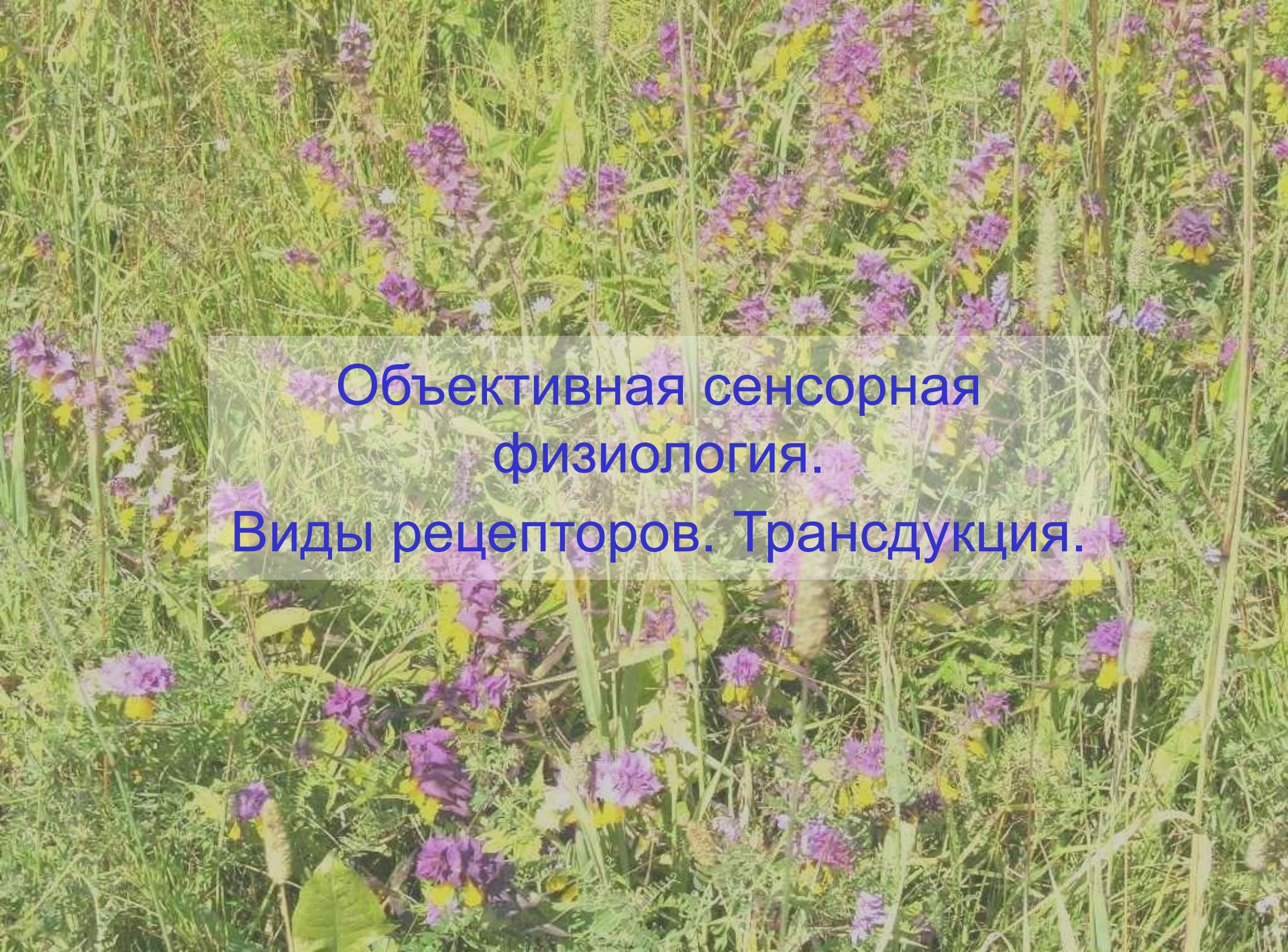


Неоднозначное изображение служит хорошей иллюстрацией того факта, что восприятие - не просто фотографическое отображение окружающего сенсорными органами.

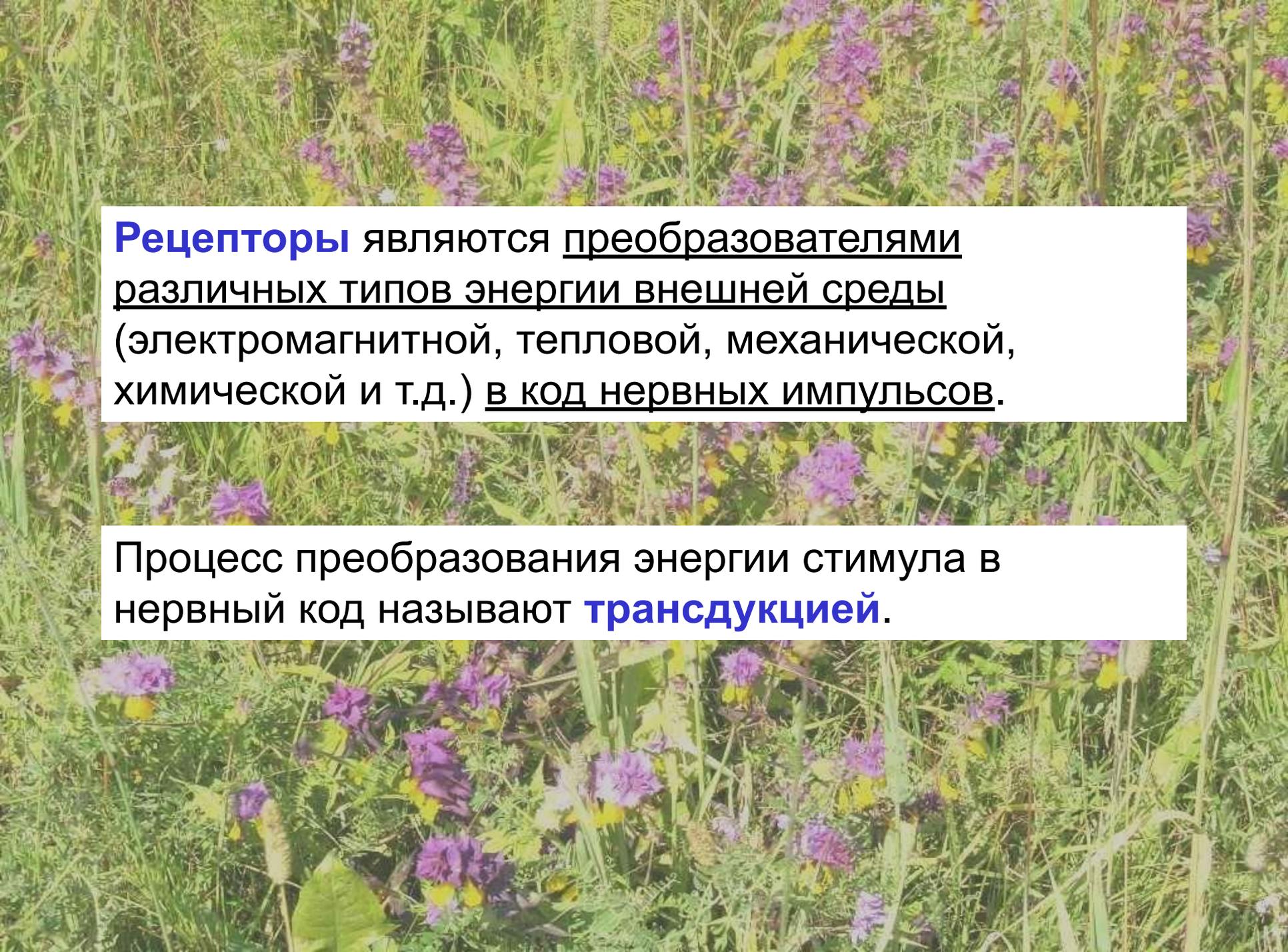
Объективная сенсорная физиология: раздел **физиологии**, направленный на изучение работы сенсорных систем от рецепторов до коры больших полушарий.

Субъективная сенсорная физиология:

**Психофизика** – раздел **психологии**, направленный на то, чтобы установить количественные соотношения между интенсивностью стимула и силой субъективного ощущения.

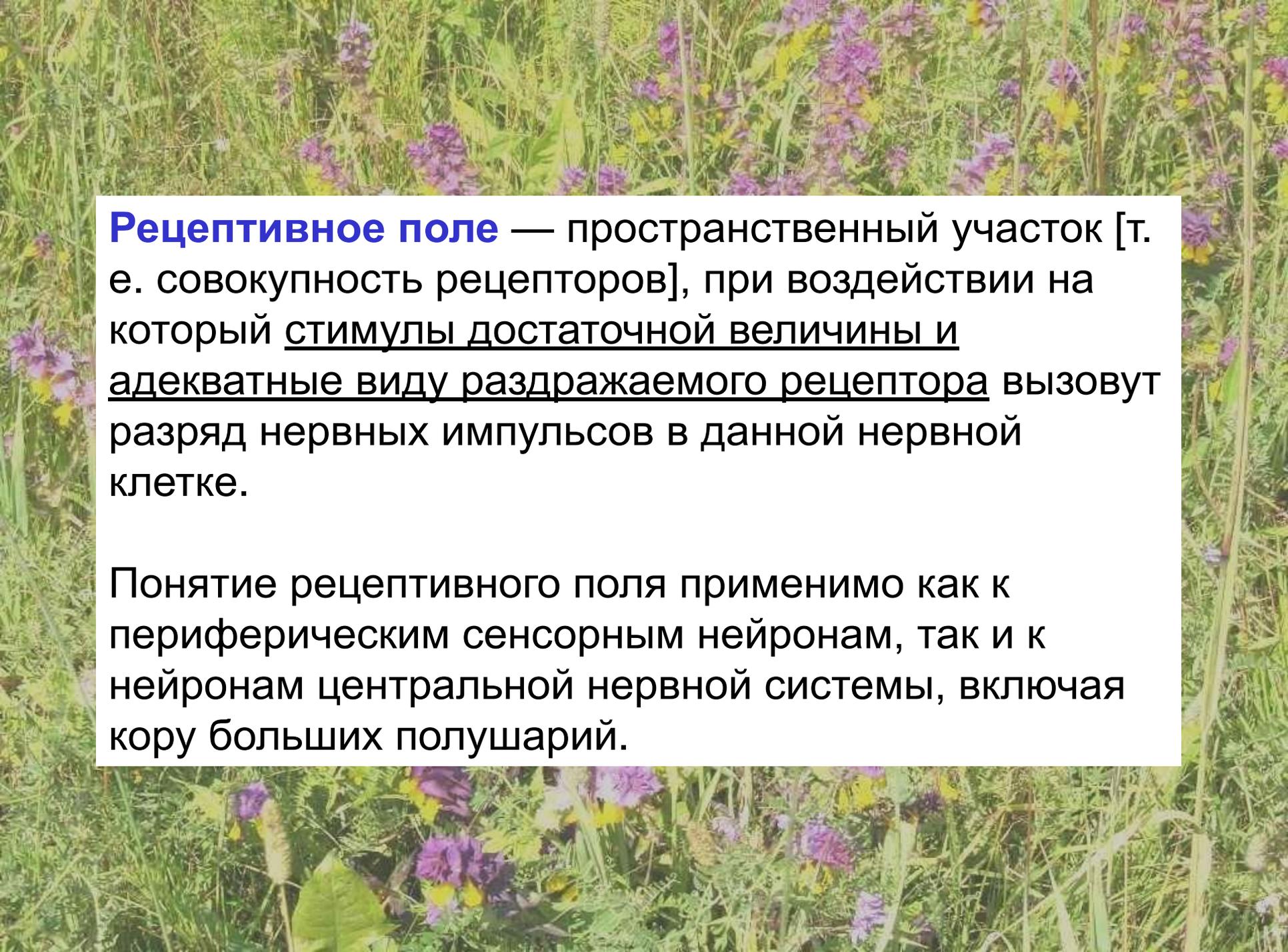
A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely a meadow or garden, with green grass and foliage. The flowers are in various stages of bloom, and the overall scene is vibrant and natural.

Объективная сенсорная  
физиология.  
Виды рецепторов. Трансдукция.



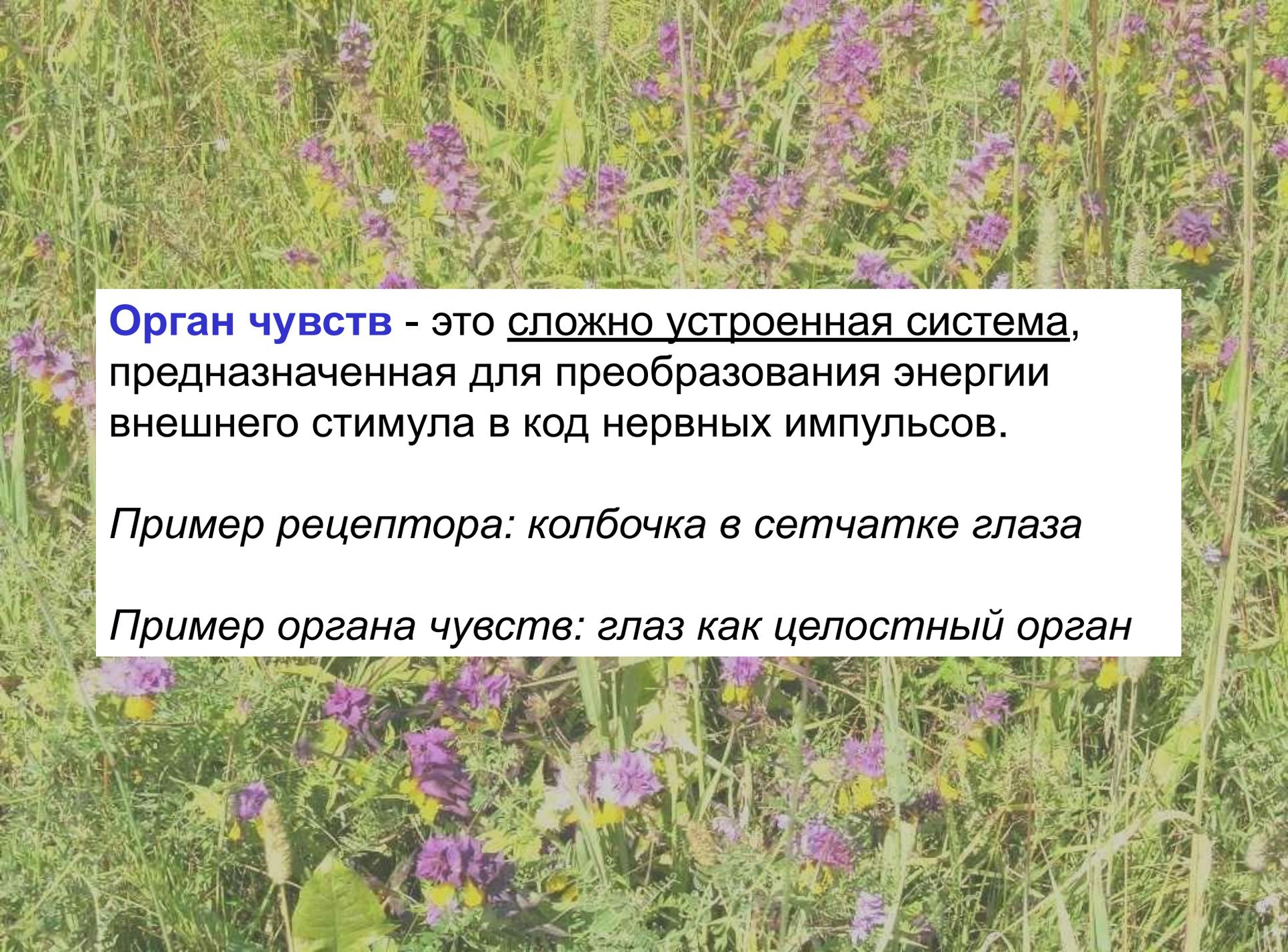
**Рецепторы** являются преобразователями различных типов энергии внешней среды (электромагнитной, тепловой, механической, химической и т.д.) в код нервных импульсов.

Процесс преобразования энергии стимула в нервный код называют **трансдукцией**.



**Рецептивное поле** — пространственный участок [т. е. совокупность рецепторов], при воздействии на который стимулы достаточной величины и адекватные виду раздражаемого рецептора вызовут разряд нервных импульсов в данной нервной клетке.

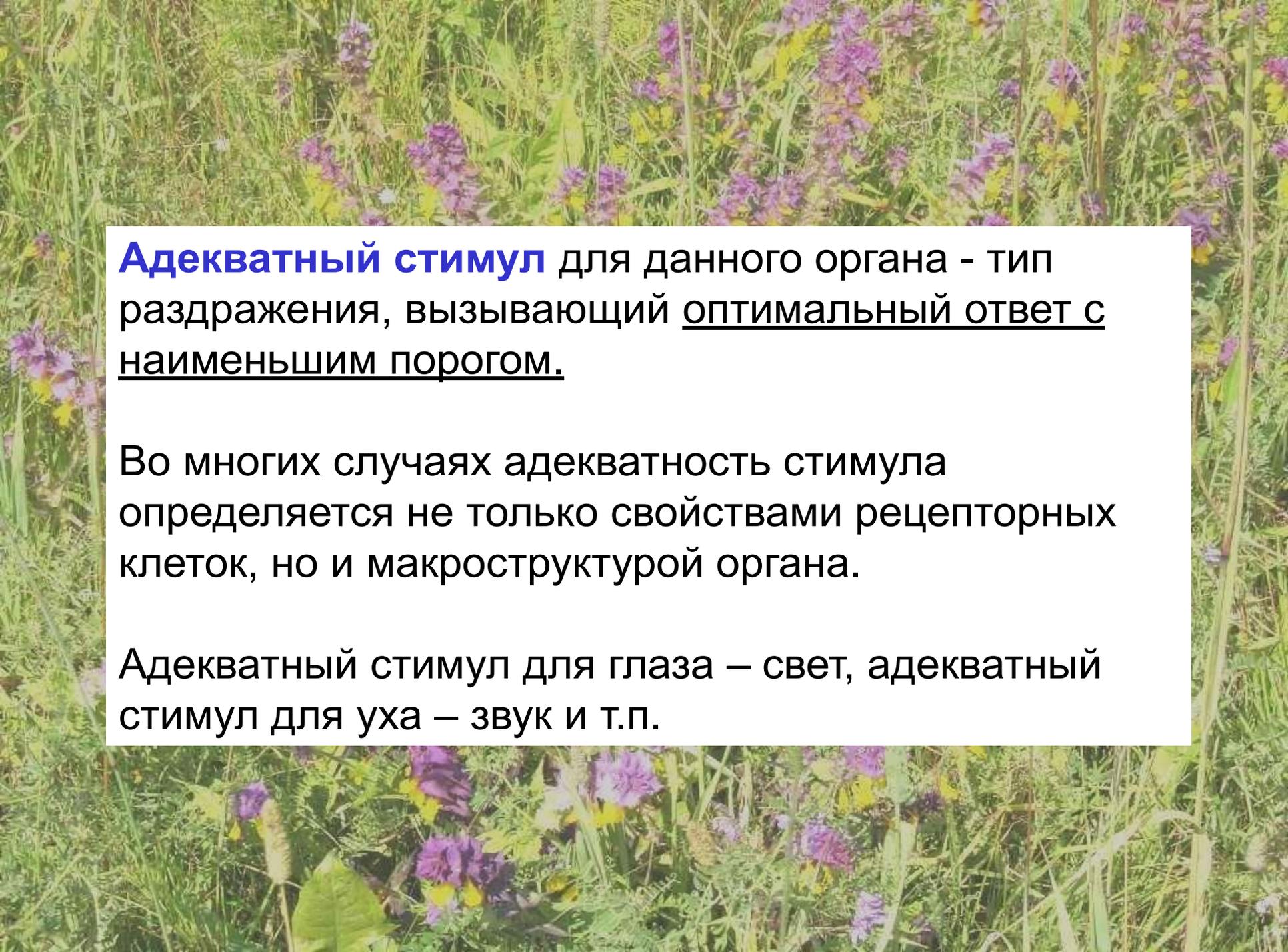
Понятие рецептивного поля применимо как к периферическим сенсорным нейронам, так и к нейронам центральной нервной системы, включая кору больших полушарий.



**Орган чувств** - это сложно устроенная система, предназначенная для преобразования энергии внешнего стимула в код нервных импульсов.

*Пример рецептора: колбочка в сетчатке глаза*

*Пример органа чувств: глаз как целостный орган*



**Адекватный стимул** для данного органа - тип раздражения, вызывающий оптимальный ответ с наименьшим порогом.

Во многих случаях адекватность стимула определяется не только свойствами рецепторных клеток, но и макроструктурой органа.

Адекватный стимул для глаза – свет, адекватный стимул для уха – звук и т.п.

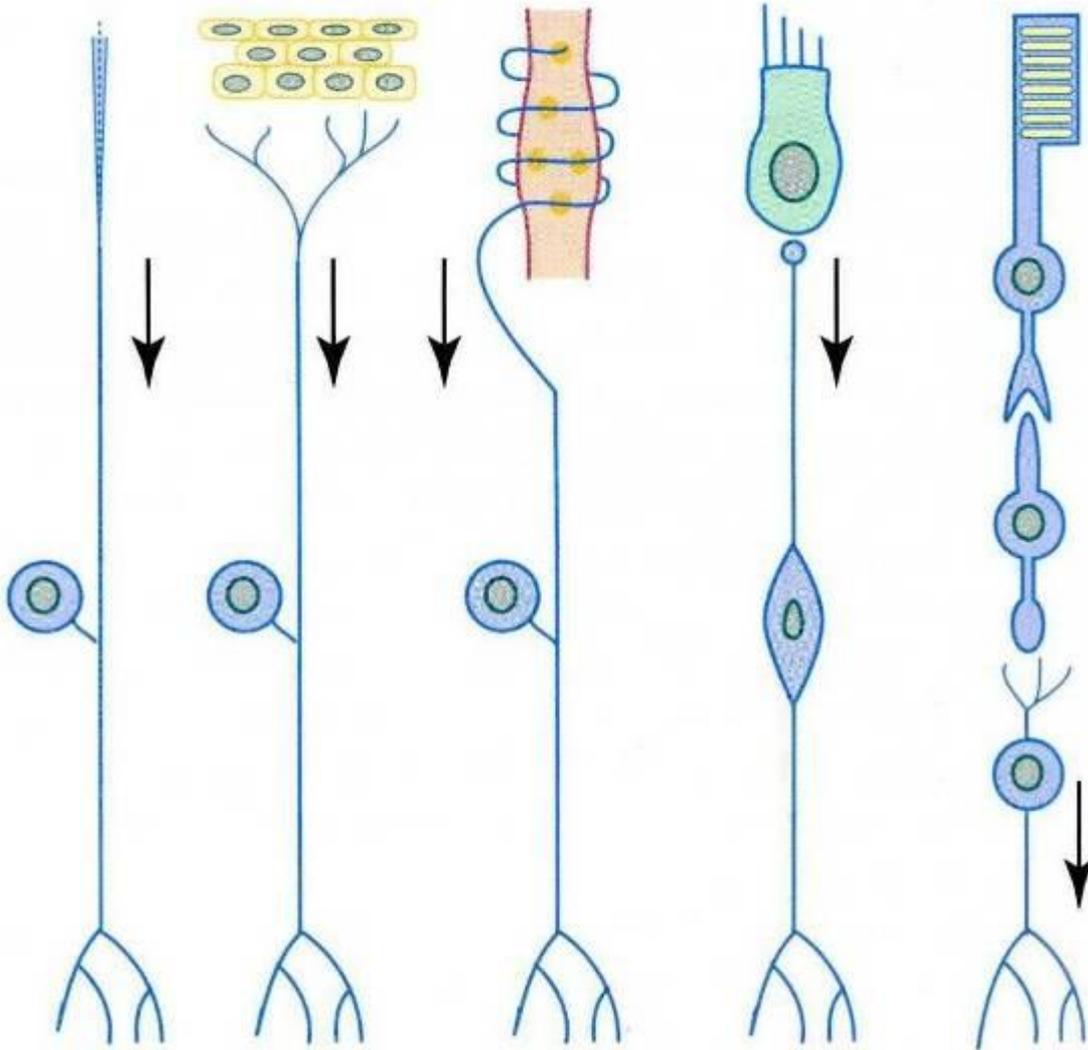
**По локализации в организме, а также с учетом вида сигнала внешней среды, сенсорные органы можно подразделить на три группы:**

1. **экстероцепторы** – регистрируют воздействия из внешней среды
  - дистантные (зрительные, слуховые)
  - контактные (температурные, тактильные, болевые)
2. **интерорецепторы** – регистрируют параметры работы внутренних органов, состав крови и т.п. (барорецепторы, осморорецепторы и др., а также болевые рецепторы)
3. **проприорецепторы** – регистрируют параметры нагрузки, приходящейся на мышцы и сухожилия (мышечные веретена, сухожильные органы Гольджи)

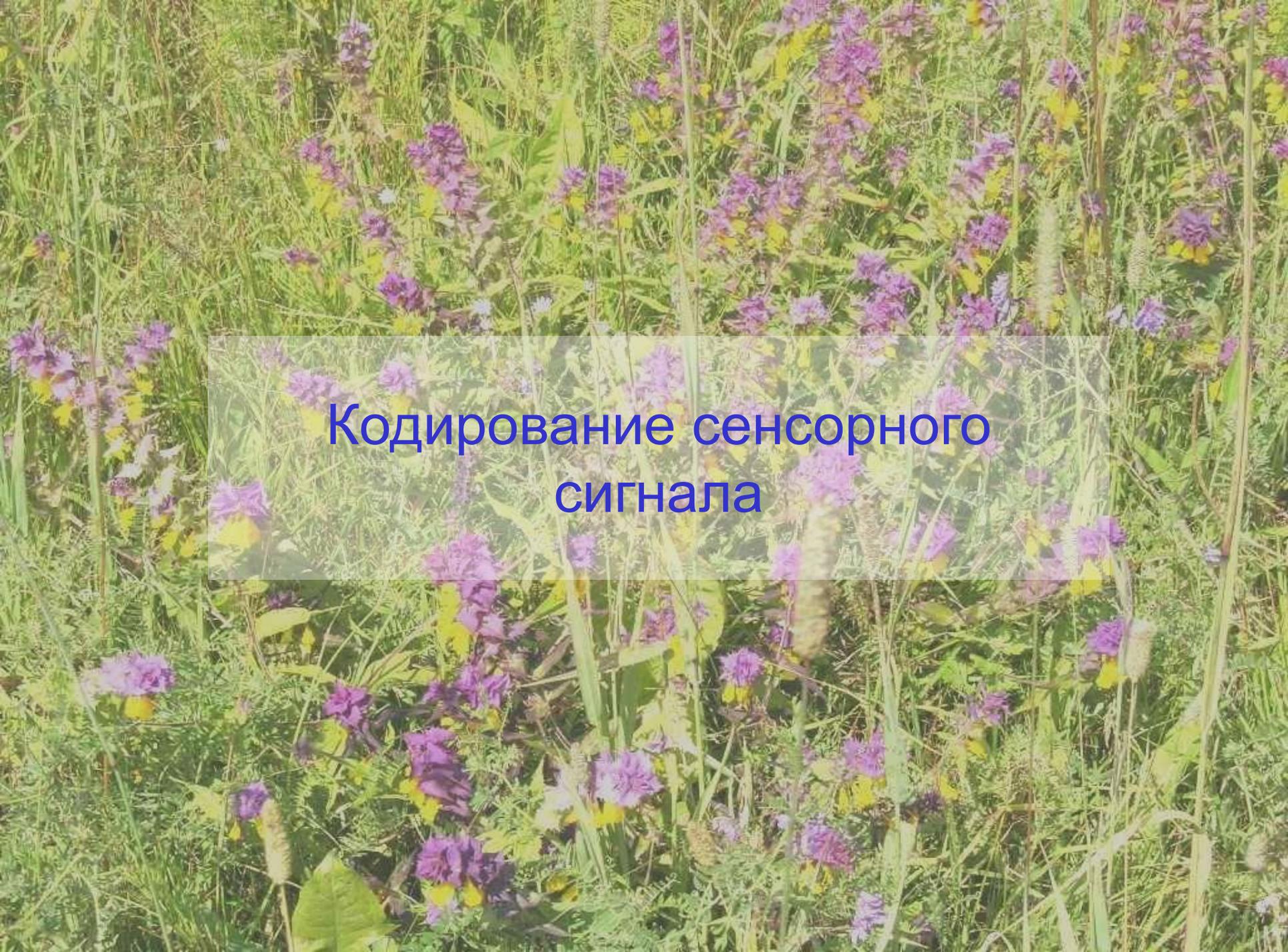
Somatosensory

Auditory

Visual



**Различные виды рецепторов у человека**

A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely a meadow or garden. The flowers are in various stages of bloom, and the background is filled with green foliage. A semi-transparent rectangular box is overlaid in the center of the image, containing the text "Кодирование сенсорного сигнала" in blue font.

Кодирование сенсорного  
сигнала



Иоганнес Мюллер  
(Johannes Müller)  
1801-1858

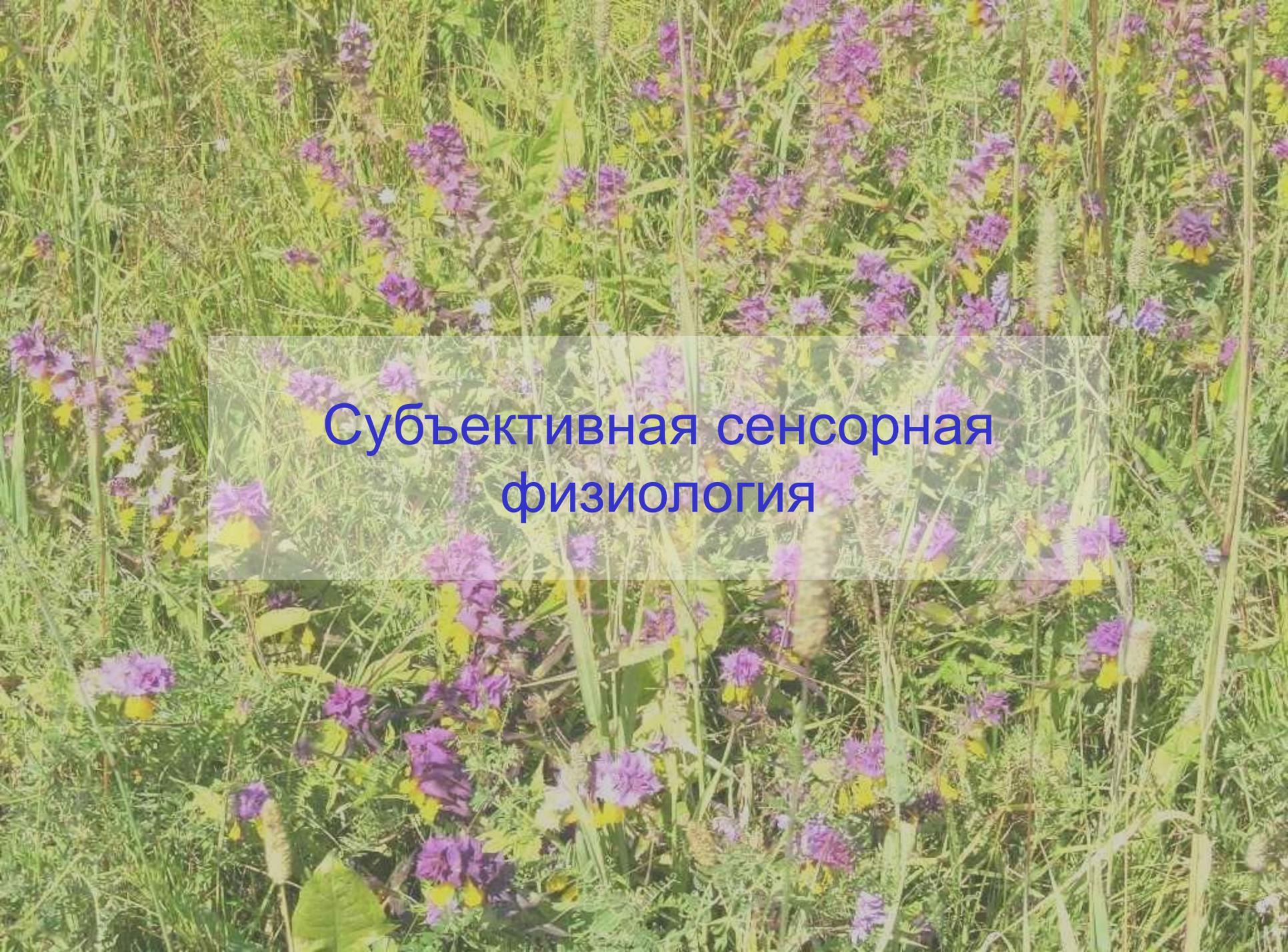
**Закон «специфических сенсорных энергий»**, сформулированный 150 лет назад И.Мюллером, гласит, что характер ощущения определяется не стимулом, а раздражаемым сенсорным органом.

*Пример: механическое воздействие на глаз вызывает ощущение света.*

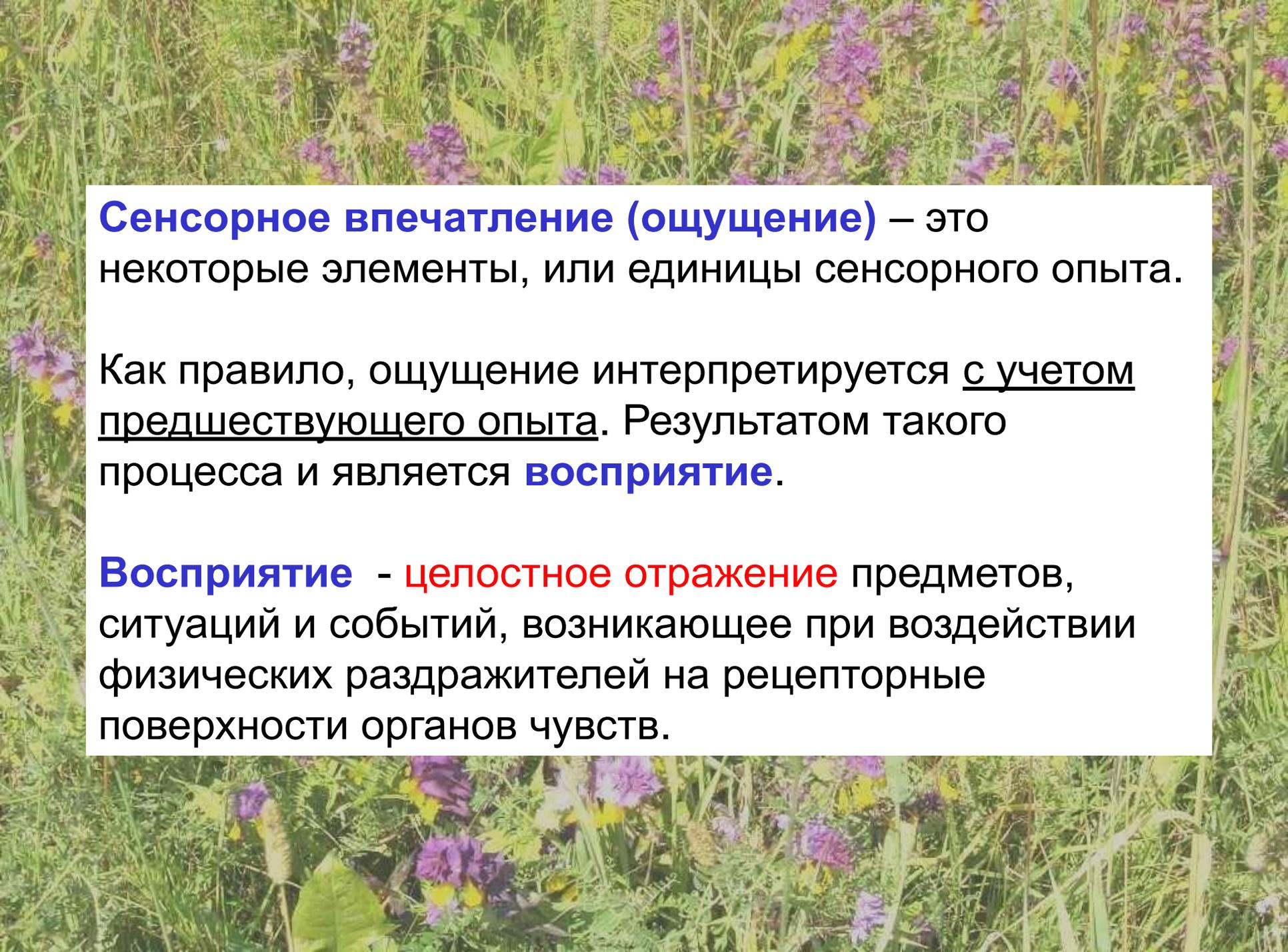
Специфичность нервных волокон проводящих только одну разновидность ощущения (модальность), получила название «**принцип меченой линии**» (или «кодирование номером линии»).

Таким образом, **кодирование** в сенсорных системах происходит:

1. **номером линии** (т.е. тем, по какому конкретно волокну направляется импульс); например, каждое волокно слухового нерва передает информацию о наличии звука определенной высоты, и не реагирует на другие звуки
2. **частотой нервных импульсов** (обычно чем сильнее стимул, тем больше частота импульсов)
3. **паттерном нервных импульсов** (т.е. характером распределения их во времени); например, импульсы в волокнах слухового нерва привязаны к фазе звуковых колебаний.

A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely a meadow or garden, with green grass and foliage. The flowers are in various stages of bloom, and the overall scene is vibrant and natural. A semi-transparent white box is overlaid on the center of the image, containing the text.

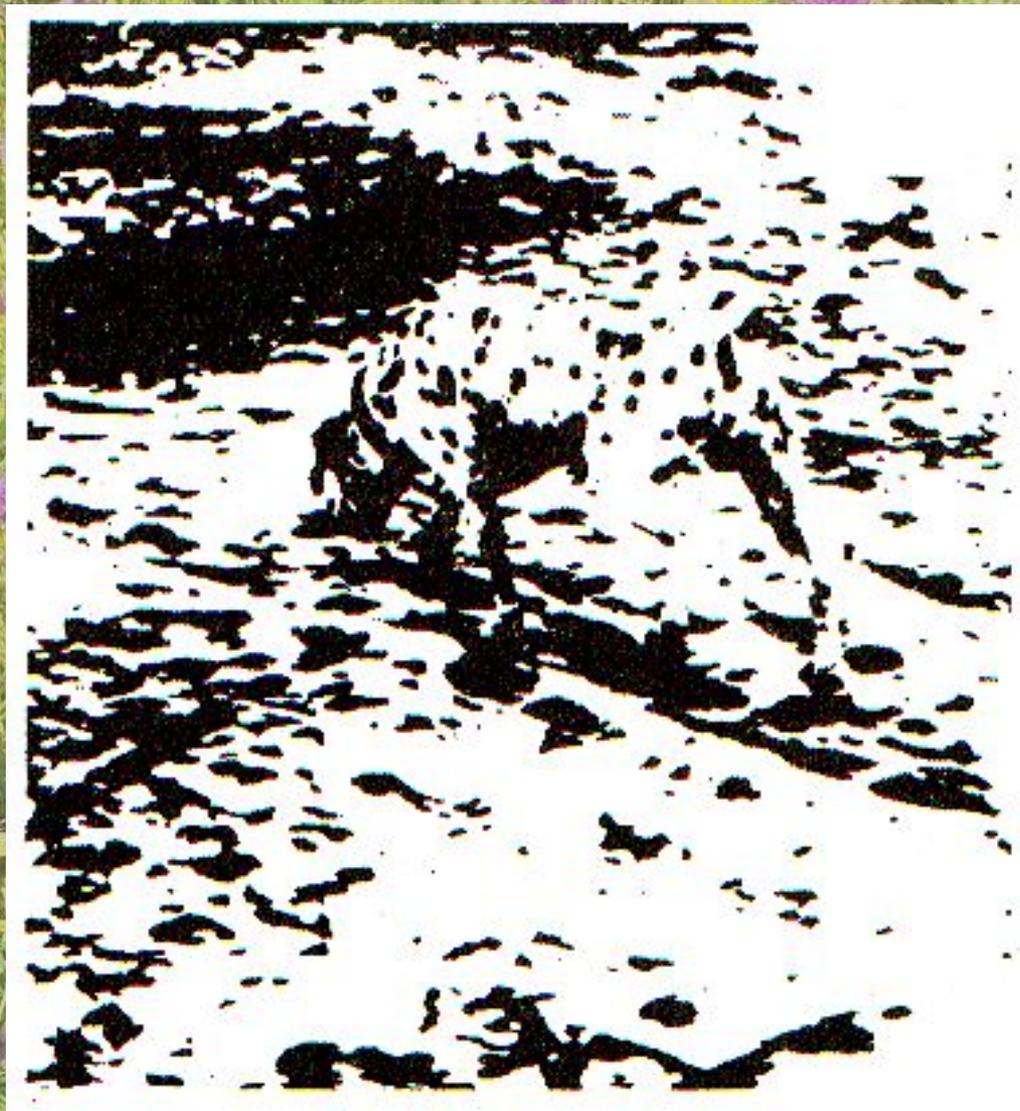
# Субъективная сенсорная физиология



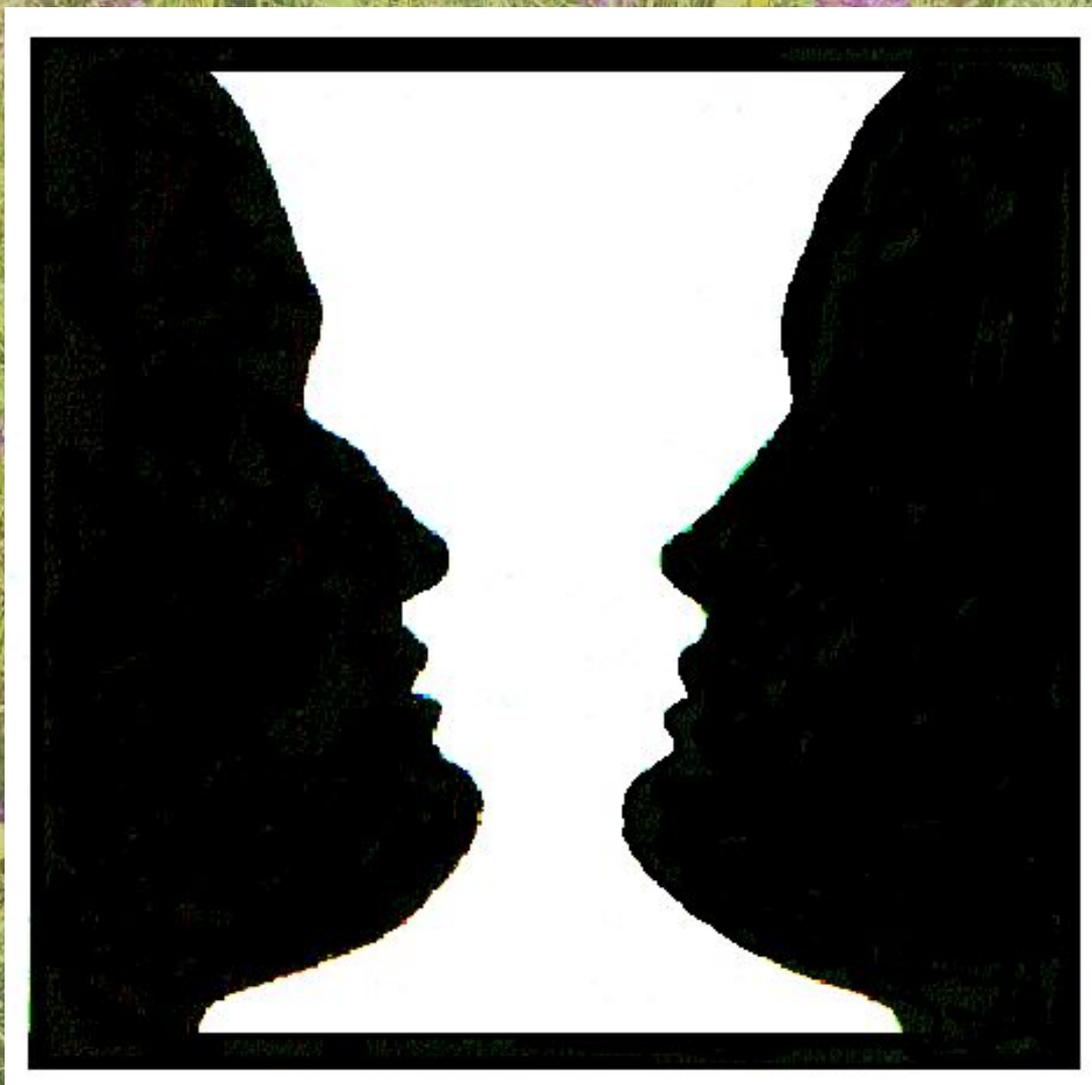
**Сенсорное впечатление (ощущение)** – это некоторые элементы, или единицы сенсорного опыта.

Как правило, ощущение интерпретируется с учетом предшествующего опыта. Результатом такого процесса и является **восприятие**.

**Восприятие** - **целостное отражение** предметов, ситуаций и событий, возникающее при воздействии физических раздражителей на рецепторные поверхности органов чувств.



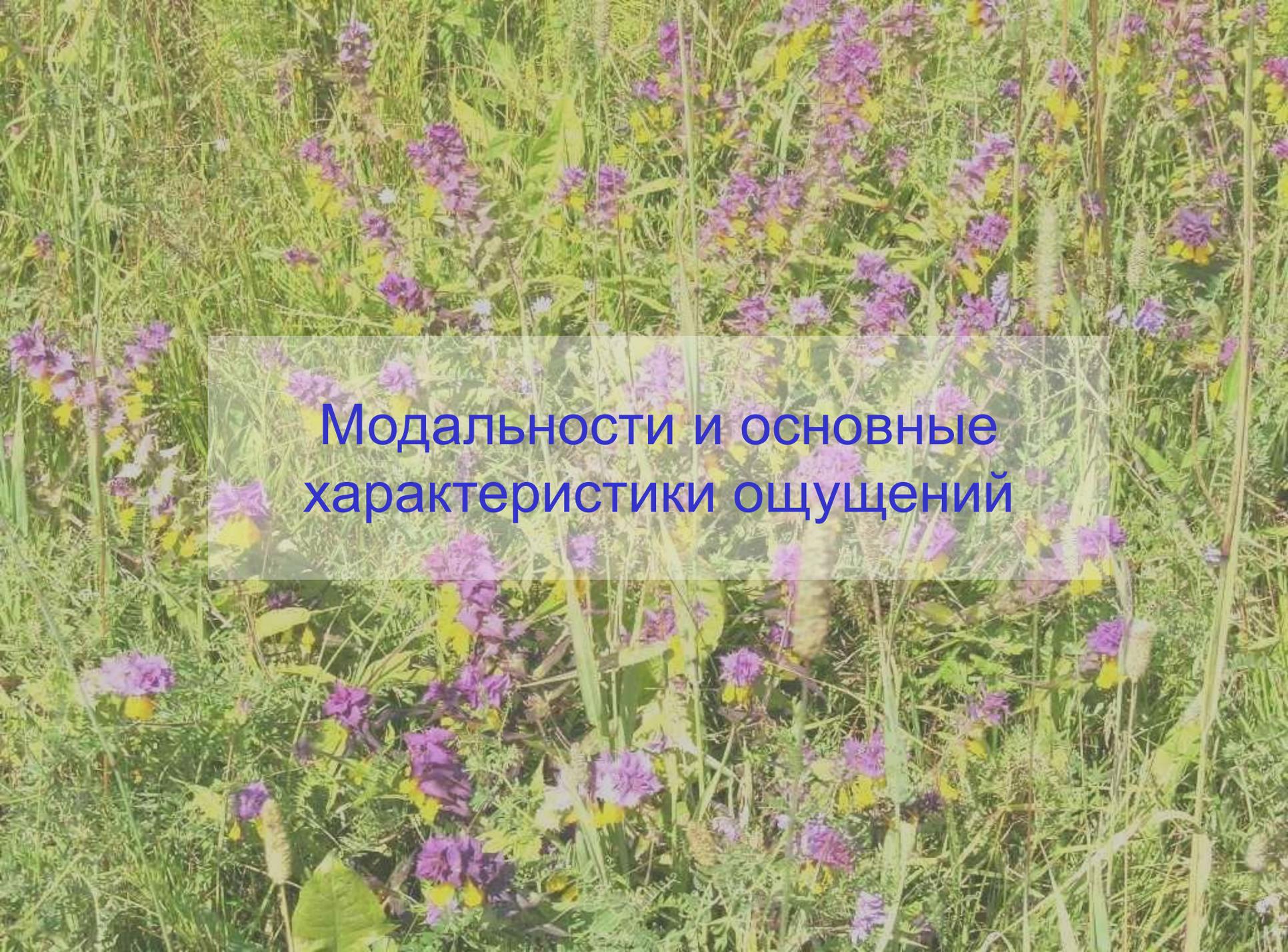
На уровне восприятия это или хаотический набор пятен, или собака.



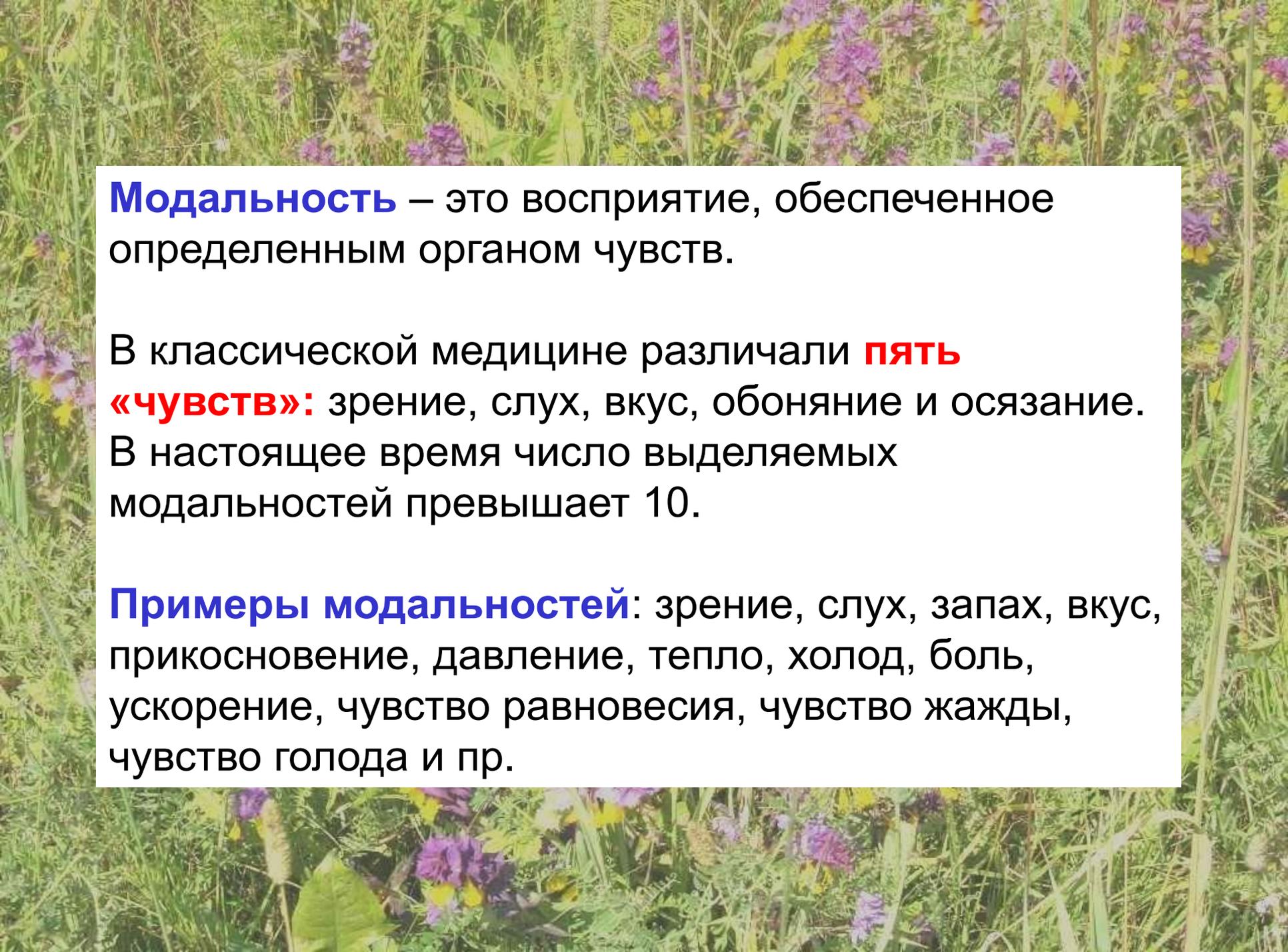
На уровне восприятия это или ваза,  
или два лица.



Подобного рода пятна используются в тесте Роршаха. Испытуемый волен сообщать все, что он видит в этой фигуре.

A photograph of a field of tall grasses and numerous purple and yellow flowers. The flowers are scattered throughout the field, with some appearing in clusters. The background is a dense field of green grass. A semi-transparent rectangular box is overlaid in the center of the image, containing the text.

**Модальности и основные  
характеристики ощущений**



**Модальность** – это восприятие, обеспеченное определенным органом чувств.

В классической медицине различали **пять «чувств»**: зрение, слух, вкус, обоняние и осязание. В настоящее время число выделяемых модальностей превышает 10.

**Примеры модальностей**: зрение, слух, запах, вкус, прикосновение, давление, тепло, холод, боль, ускорение, чувство равновесия, чувство жажды, чувство голода и пр.

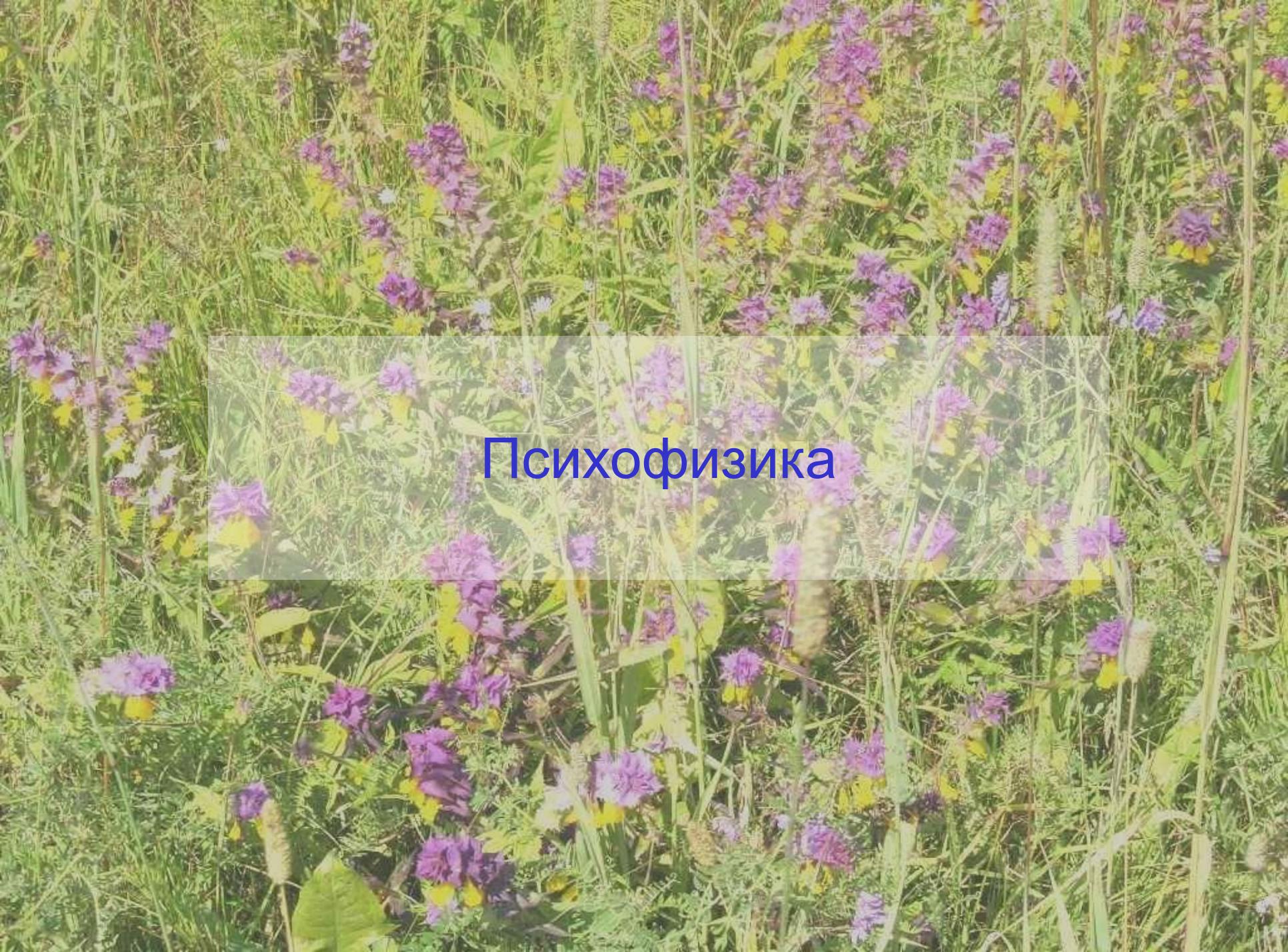
Каждая из модальностей включает различные **качественные типы ощущений (субмодальности)**.

Например, для зрения: красный цвет, зеленый цвет и т.д.  
Вкус обладает качествами: сладкое, соленое, кислое, горькое.

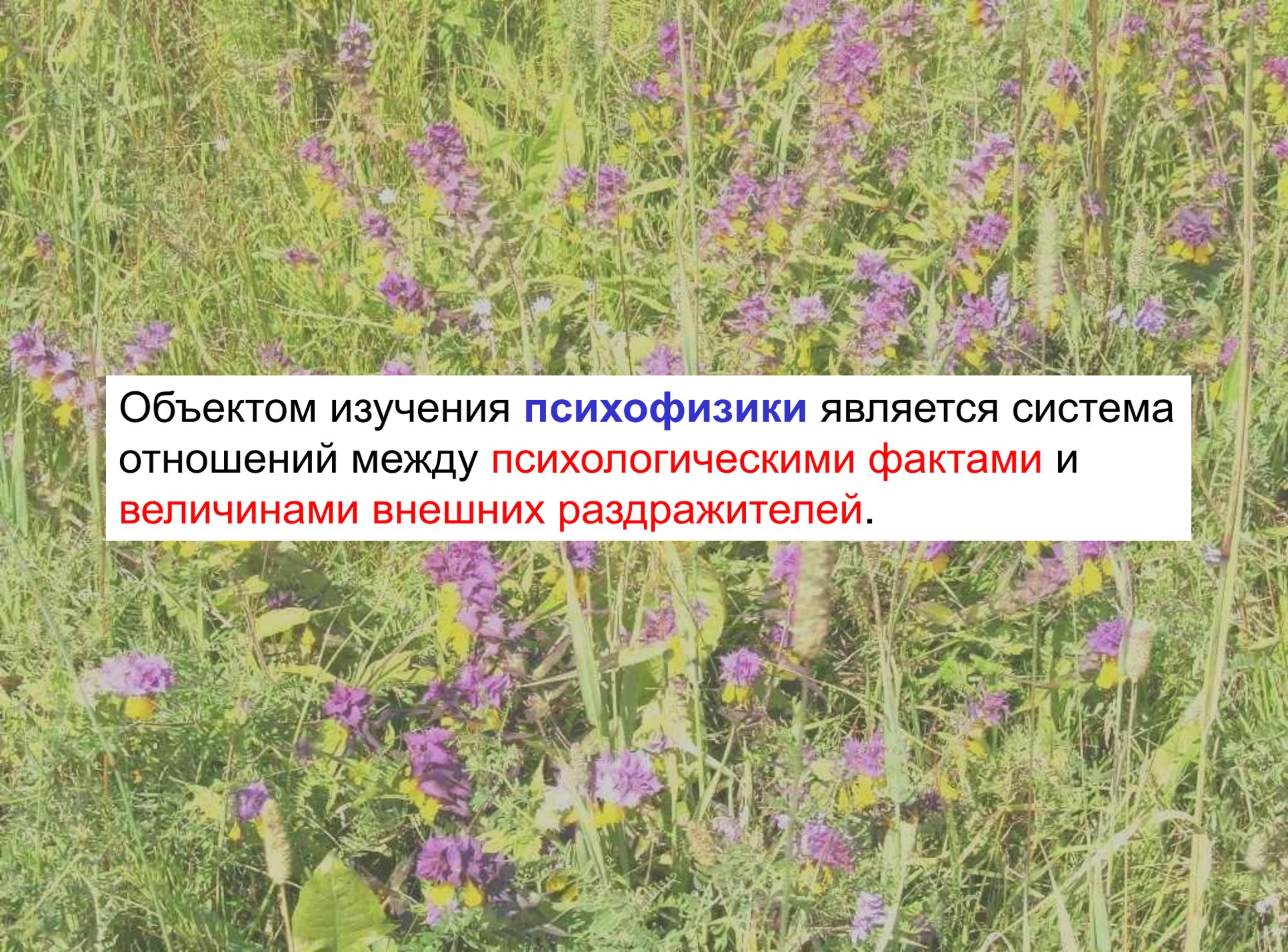
У **ощущений** в пределах каждой модальности различают четыре основные характеристики:

- качественный тип,
- интенсивность,
- временную длительность и
- пространственную протяженность (местоположение)

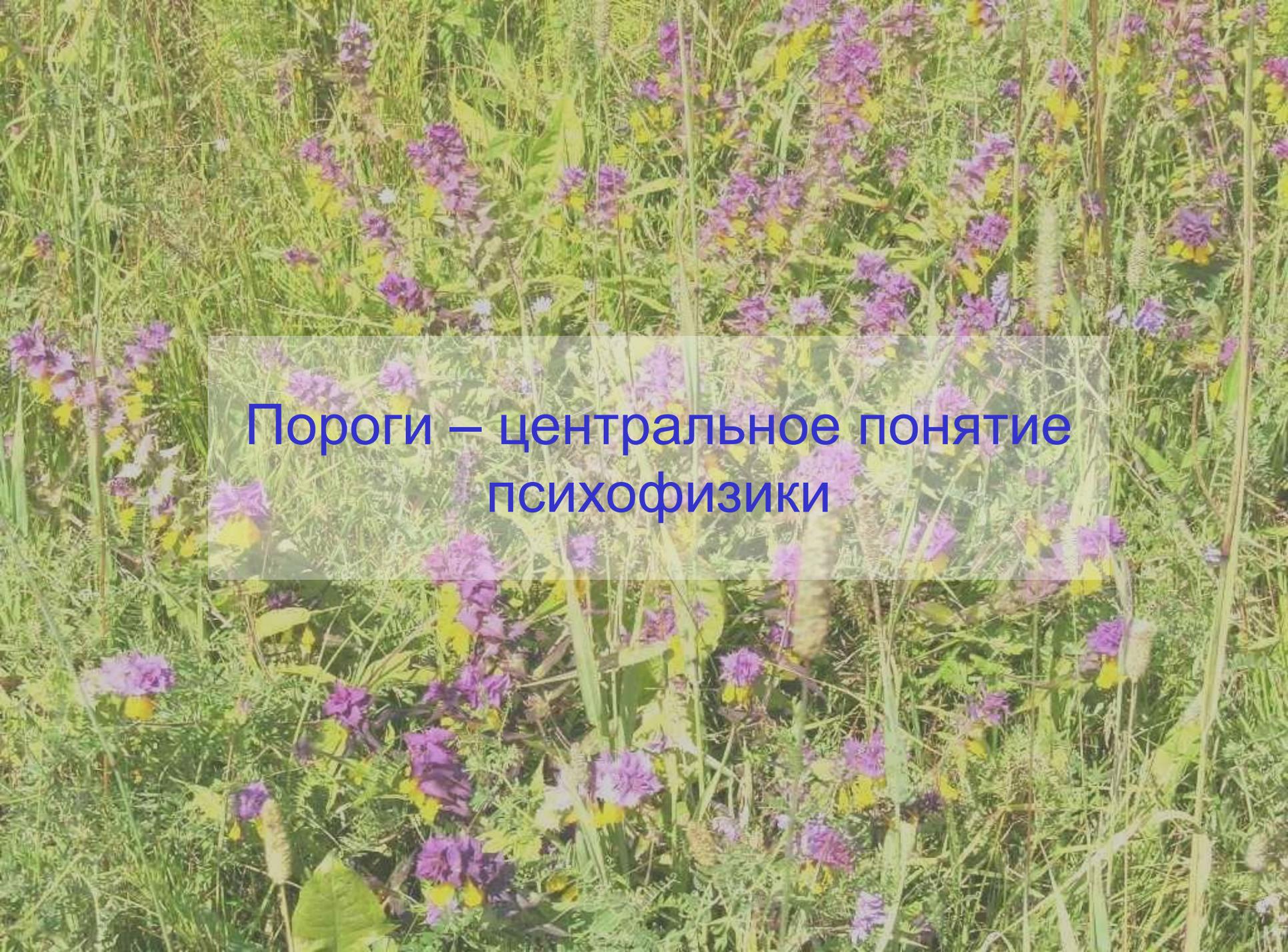
В сенсорной физиологии существует понятие **сенсориума**, который имеет размерность  $N * 4$ , где  $N$  модальности, каждая из которых имеет 4 измерения: качество, количество, время и пространство.

A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely a meadow or garden. The flowers are scattered throughout the frame, with some in the foreground and others in the background. The background is a dense field of green grass and foliage. A semi-transparent rectangular box is overlaid in the center of the image, containing the text "Психофизика" in a blue, sans-serif font.

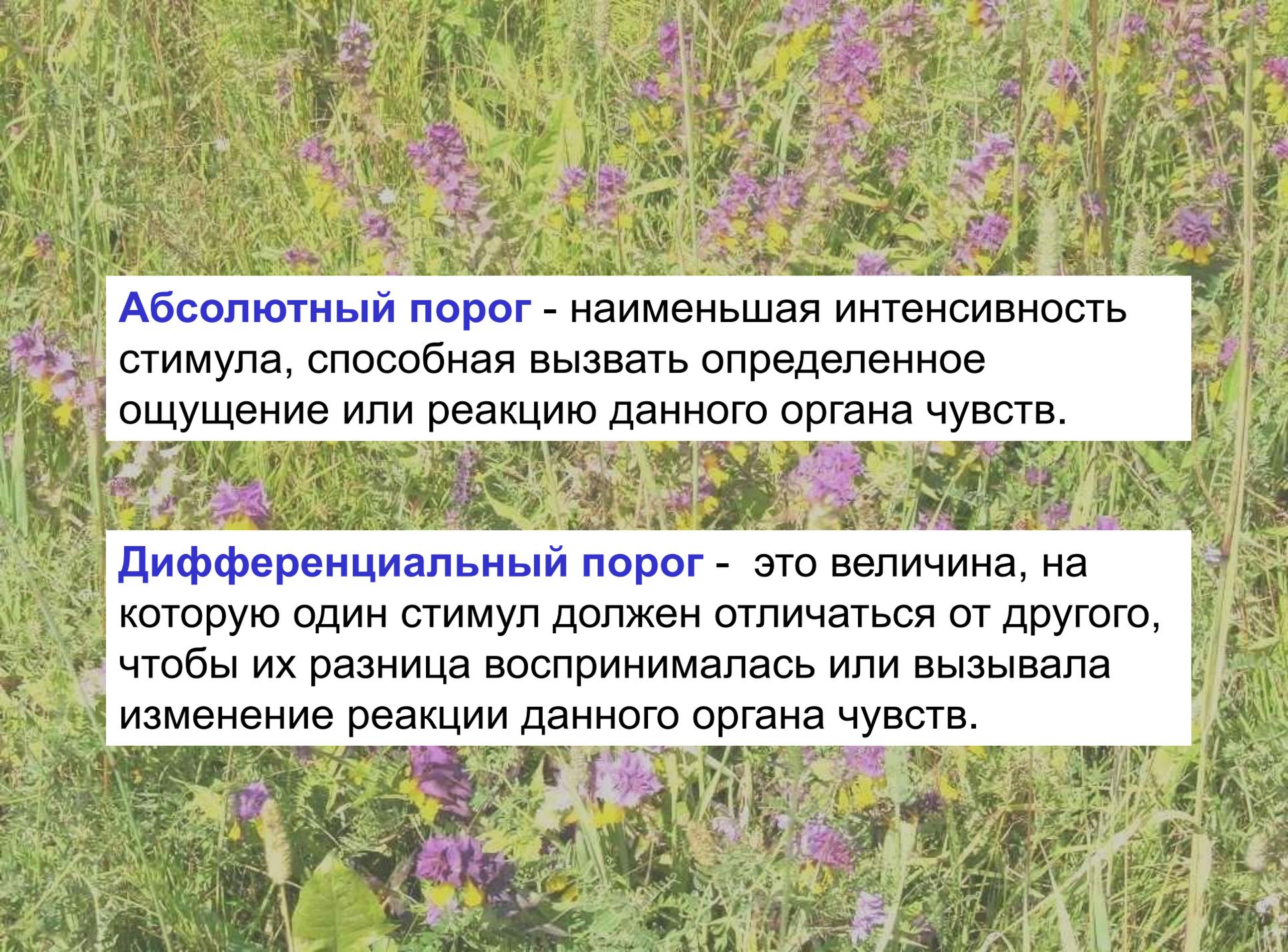
# Психофизика

A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely a meadow or garden, with green foliage. The flowers are in various stages of bloom, and the background is a dense thicket of green plants.

Объектом изучения **психофизики** является система отношений между **психологическими фактами** и **величинами внешних раздражителей**.

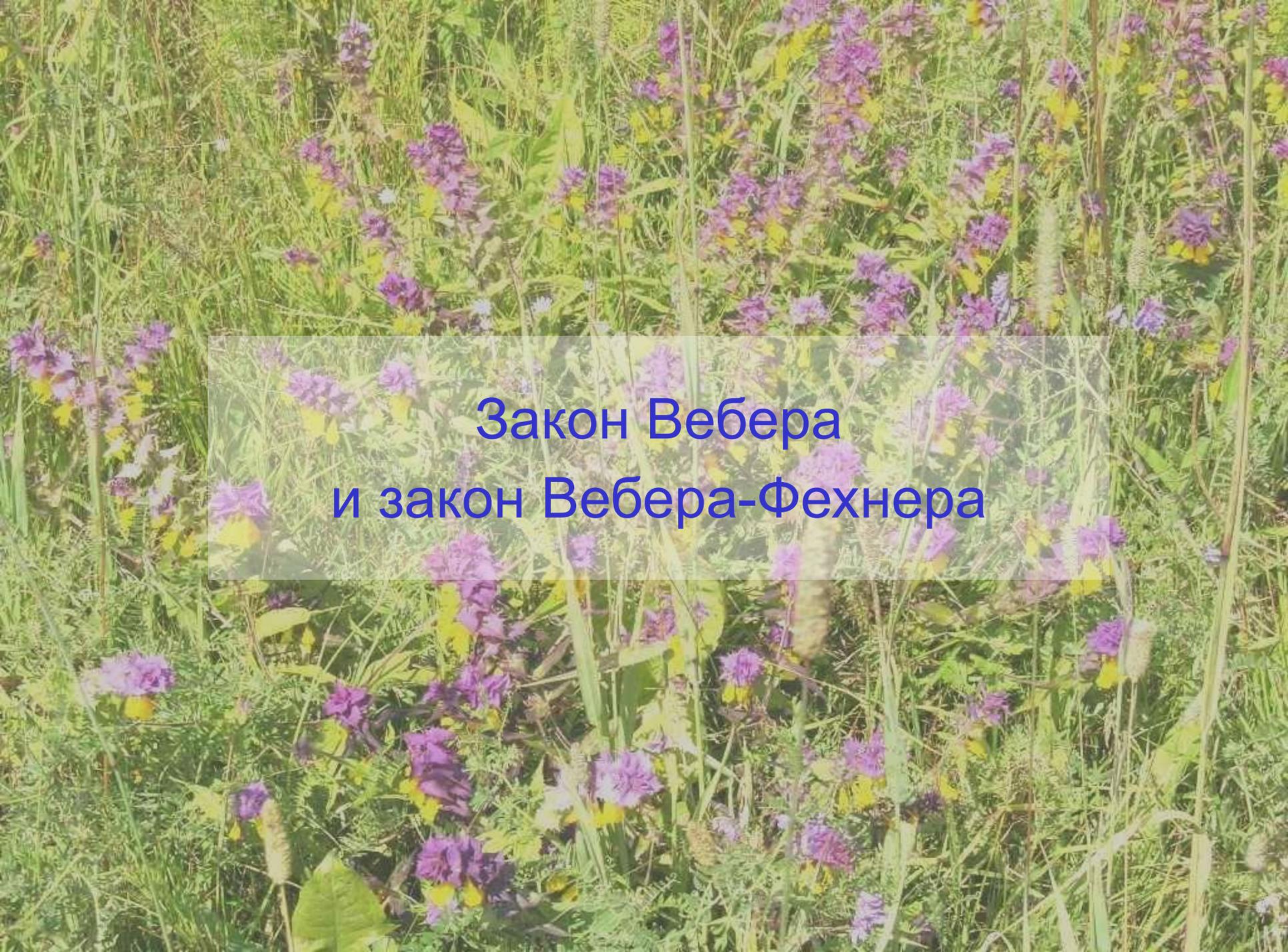
A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely a meadow or garden. The flowers are in various stages of bloom, and the background is filled with green foliage. A semi-transparent white box is overlaid on the center of the image, containing the text.

Пороги – центральное понятие  
психофизики

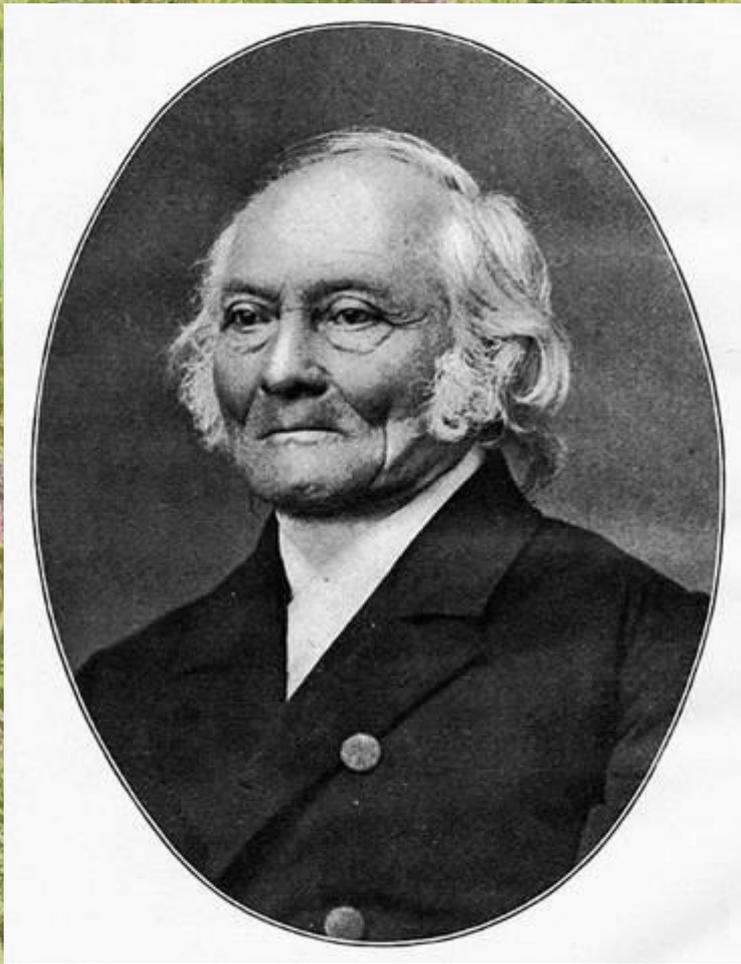
A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely irises, with green grass. The flowers are in various stages of bloom, and the background is a soft-focus field of similar plants.

**Абсолютный порог** - наименьшая интенсивность стимула, способная вызвать определенное ощущение или реакцию данного органа чувств.

**Дифференциальный порог** - это величина, на которую один стимул должен отличаться от другого, чтобы их разница воспринималась или вызывала изменение реакции данного органа чувств.

A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely a meadow or prairie. The flowers are scattered throughout the frame, with some in the foreground and others in the background. The background is a dense field of tall grasses and other vegetation. A semi-transparent rectangular box is overlaid in the center of the image, containing the text "Закон Вебера и закон Вебера-Фехнера" in blue font.

Закон Вебера  
и закон Вебера-Фехнера



Эрнст Вебер  
(Ernst Henrich Weber)  
1795–1878



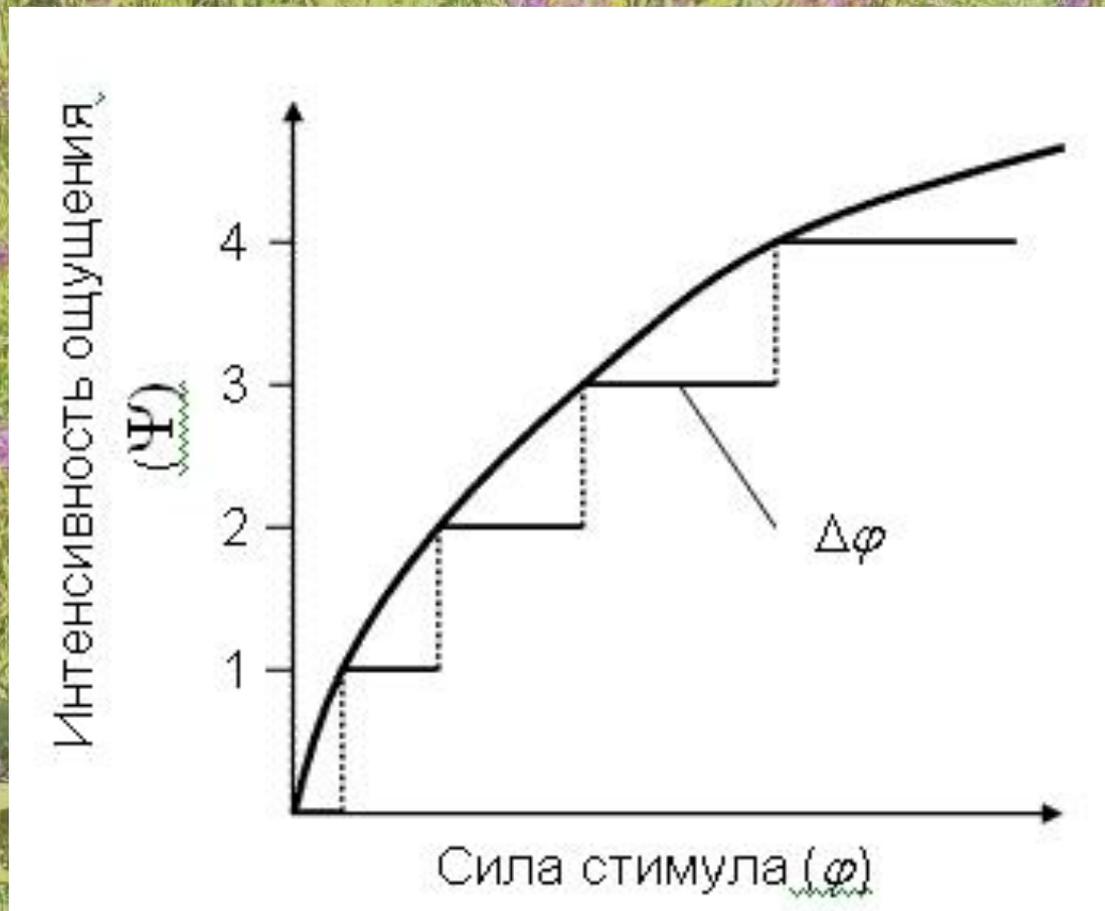
Густав Фехнер  
(Gustav Theodor Fechner)  
1801—1887

## Психофизический закон Фехнера (закон Вебера-Фехнера):

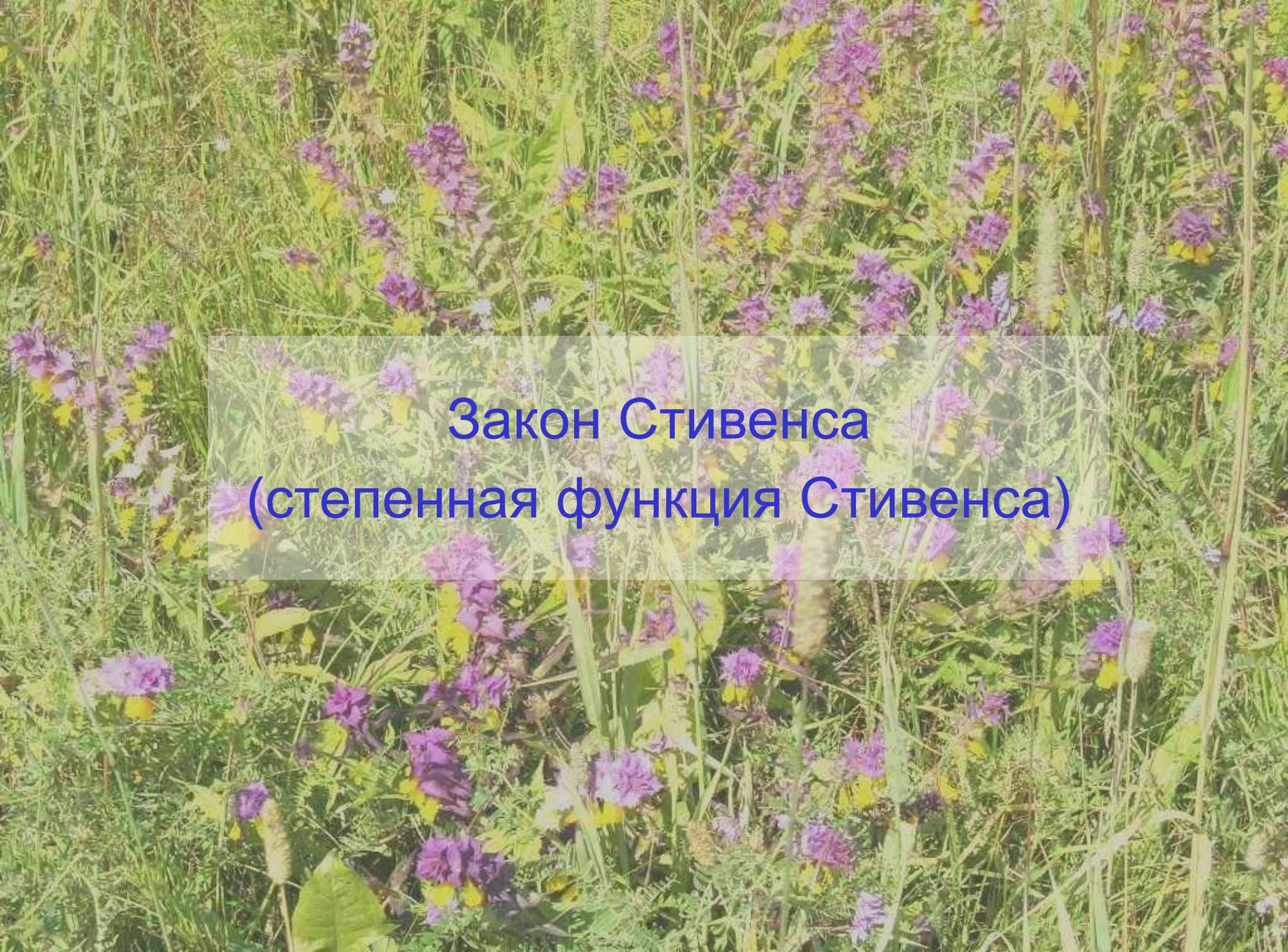
Интенсивность ощущения ( $\psi$ ) пропорциональна логарифму интенсивности раздражителя ( $\varphi$ ):

$$\psi = k \cdot \log(\varphi/\varphi_0),$$

где  $\psi$  – **субъективная** интенсивность ощущения,  $k$  – константа,  $\varphi$  – **физическая** интенсивность стимула и  $\varphi_0$  – его абсолютный порог.



**Графическое изображение закона Вебера - Фехнера.**

A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely a meadow or prairie. The flowers are scattered throughout the frame, with some in the foreground and others in the background. The background is a dense field of tall grasses and other vegetation. A semi-transparent white rectangular box is overlaid in the center of the image, containing the text "Закон Стивенса (степенная функция Стивенса)".

Закон Стивенса  
(степенная функция Стивенса)



Стенли Стивенс (Stanley Smith Stevens)  
1906-1973  
Американский психолог

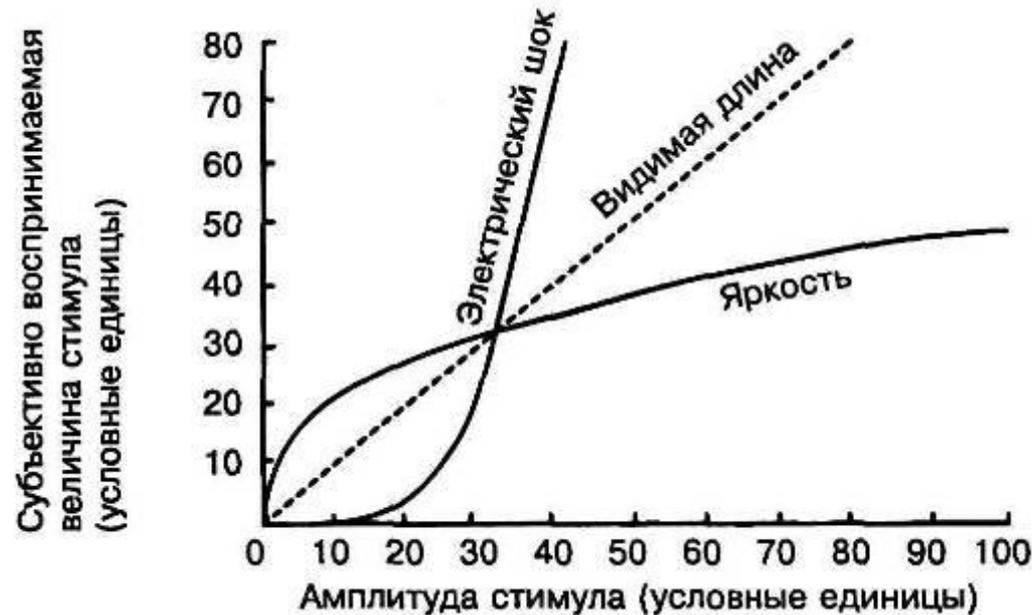
В соответствии с **законом Стивенса (степенной функцией Стивенса)**:

$$\psi = k \cdot (\varphi - \varphi_0)^a,$$

где  $\psi$  - интенсивность ощущения,  $k$ -константа, зависящая от шкалы,  $\varphi$  - интенсивность стимула, а  $\varphi_0$ -его интенсивность при абсолютном пороге.

**Показатель степени  $a$** , зависящий от сенсорной модальности и условий стимуляции, определяет форму кривой зависимости  $\psi$  от  $\varphi$ .

Для большинства рецепторов показатель степени  $<1$ . Это свойство рецепторов позволяет как бы "сжимать" нашу шкалу ощущений.

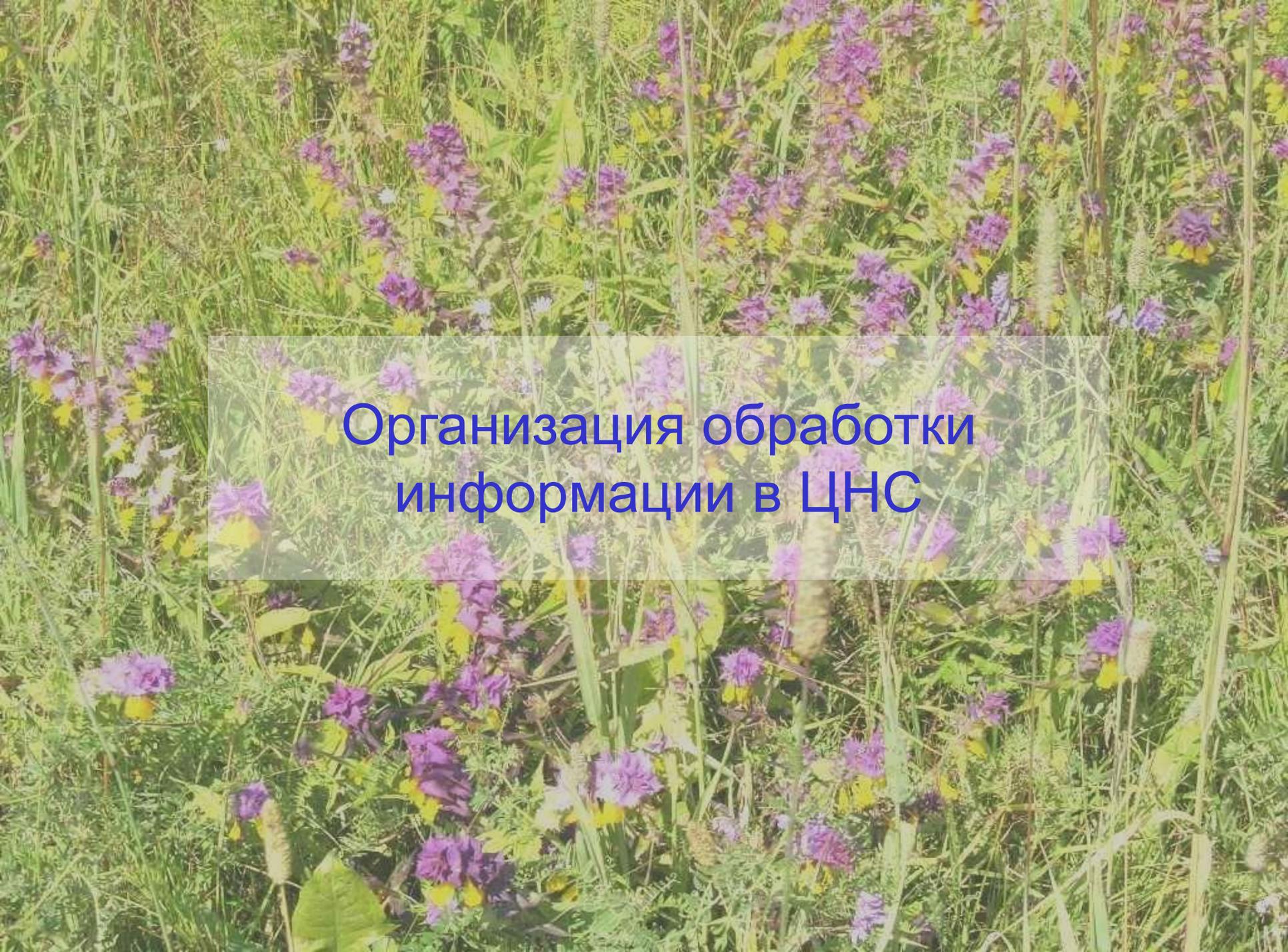


$$\psi = k \cdot (\varphi - \varphi_0)^a,$$

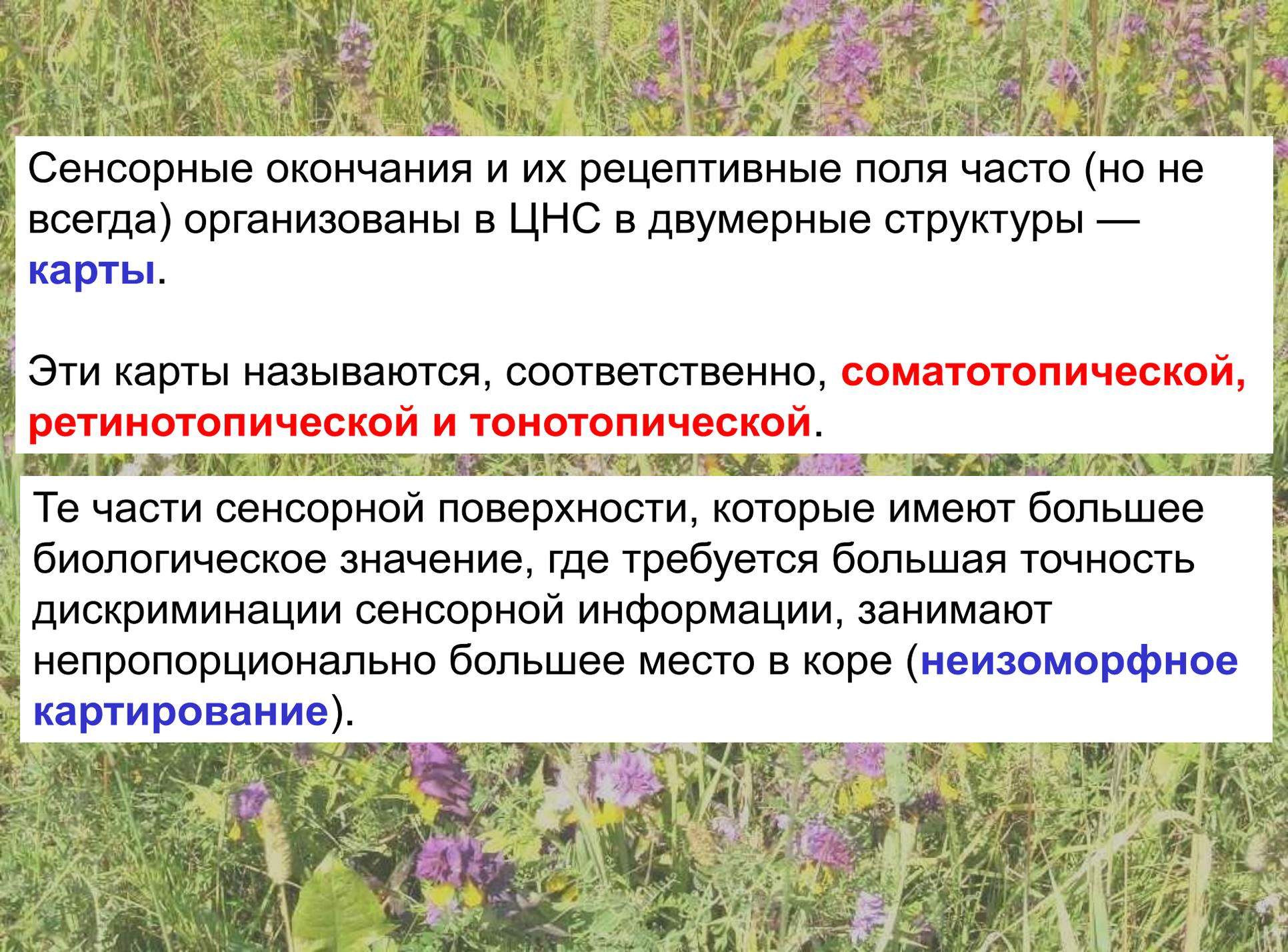
## Иллюстрация закона Стевенса

Лишь для боли (например, «электрический шок») показатель степени  $a$  в законе Стевенса **больше единицы** и кривая резко поднимается вверх (это отражает тот факт, что ощущение боли резко возрастает при усилении стимула).

Для всех остальных модальностей (например, для яркости света) показатель степени  $a$  **меньше единицы**. Это позволяет нам хорошо различать малые интенсивности стимулов, но одновременно не лишает нас возможности воспринимать и большие интенсивности стимулов).

A photograph of a field of tall grasses and numerous purple and yellow flowers. A semi-transparent rectangular box is centered over the image, containing the text 'Организация обработки информации в ЦНС' in blue font.

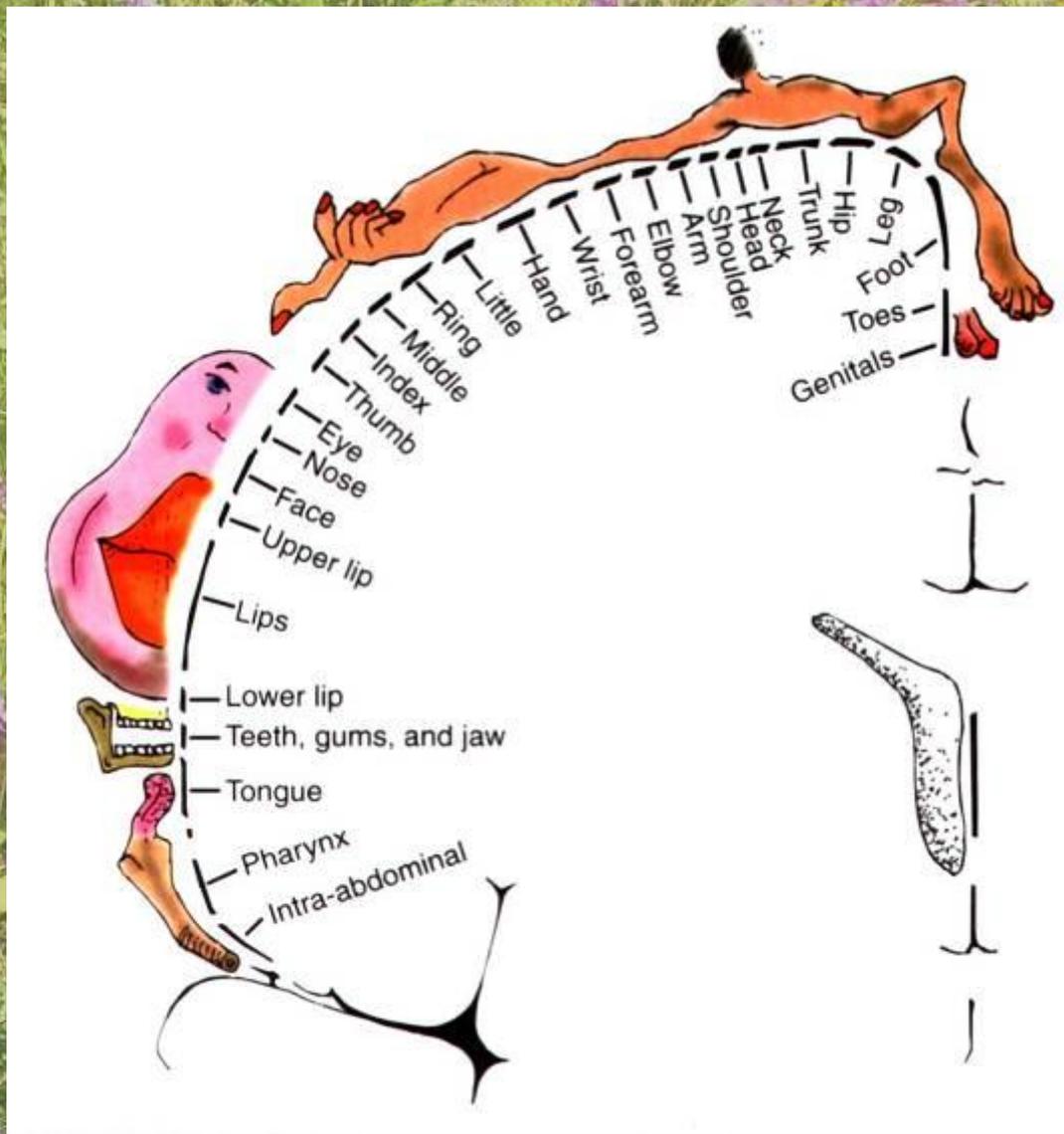
## Организация обработки информации в ЦНС



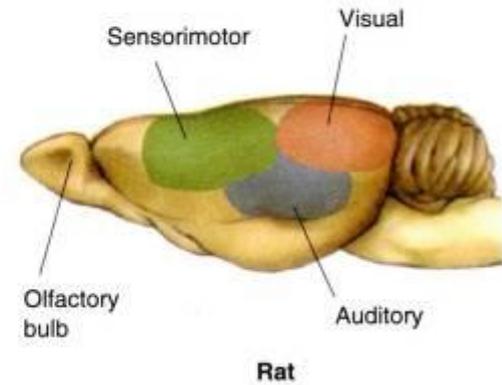
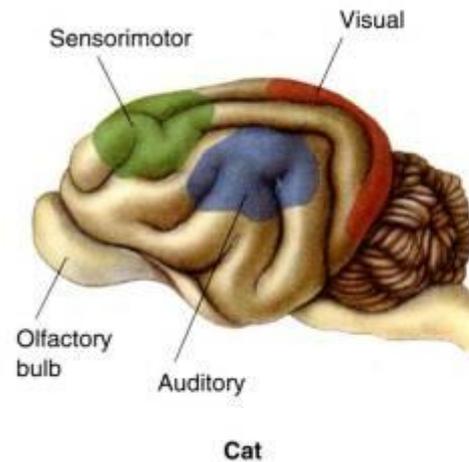
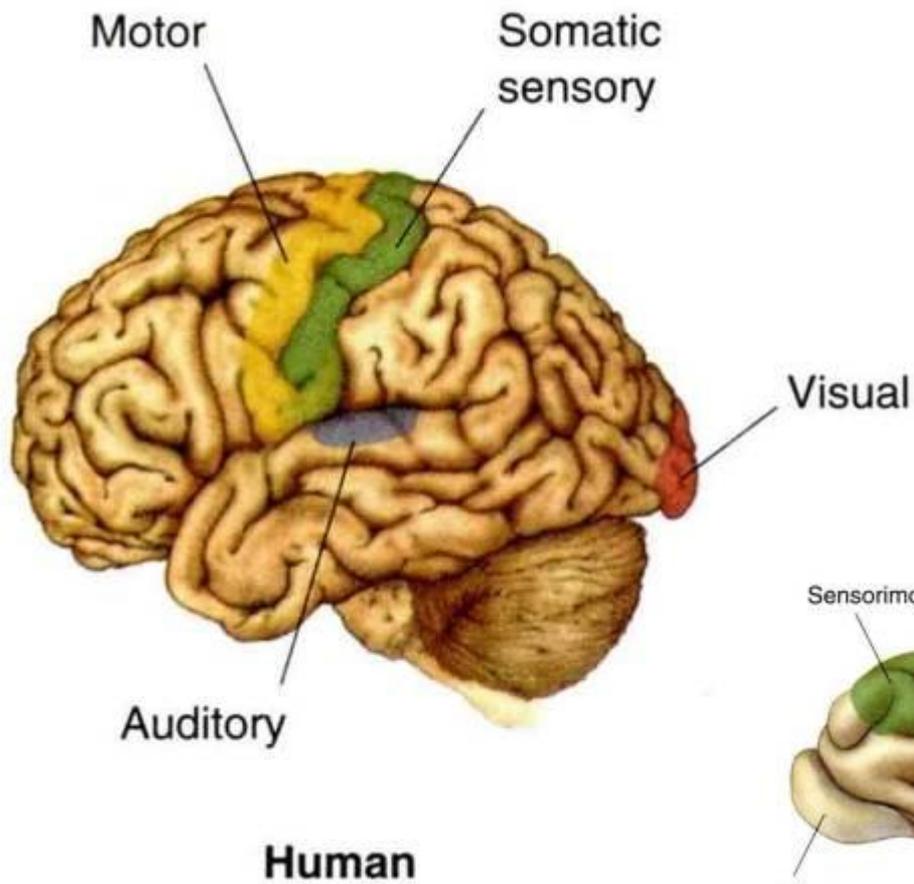
Сенсорные окончания и их рецептивные поля часто (но не всегда) организованы в ЦНС в двумерные структуры — **карты**.

Эти карты называются, соответственно, **соматотопической, ретинотопической и томотопической**.

Те части сенсорной поверхности, которые имеют большее биологическое значение, где требуется большая точность дискриминации сенсорной информации, занимают непропорционально большее место в коре (**неизоморфное картирование**).

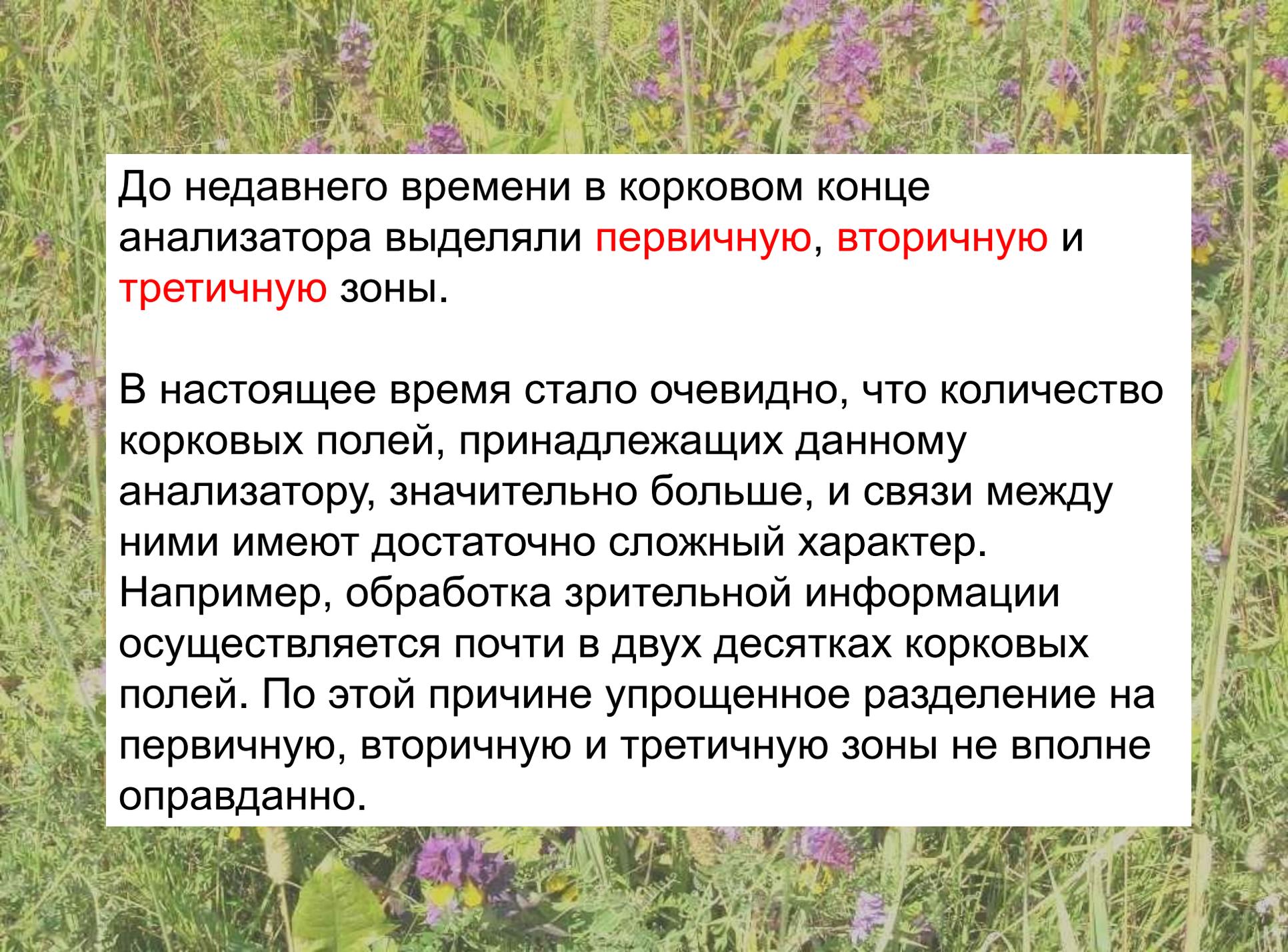


**Соматотопическая организация первичной соматосенсорной коры человека (S1).** Наибольшая площадь коры связана с областями пальцев и губ, а также в меньшей степени – ладоней и всего лица.



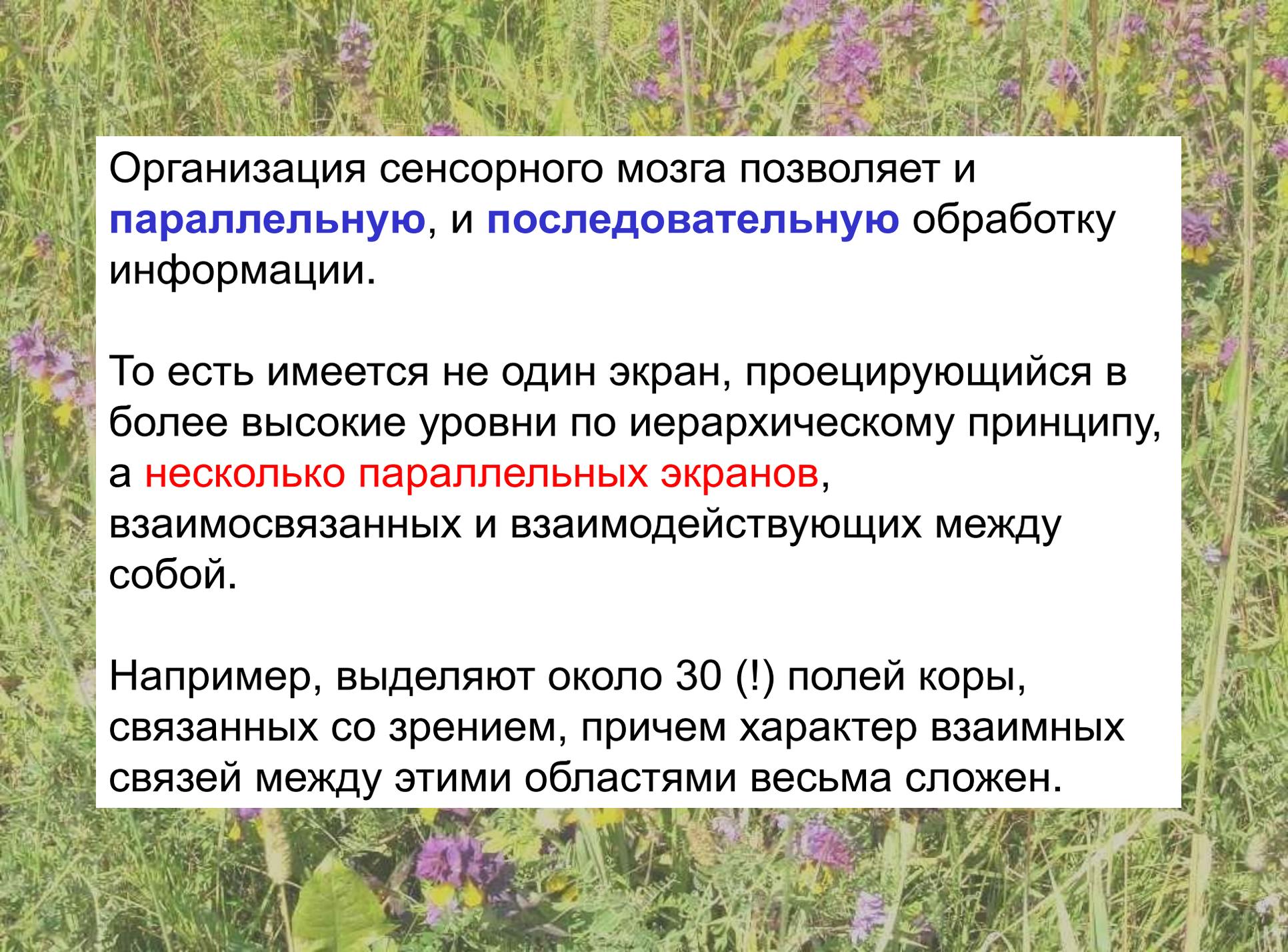
**Площадь сенсорных и моторных областей у человека, кошки и крысы. Остальные области – ассоциативные.**

Ассоциативные области обеспечивают высокоуровневый анализ сенсорных стимулов, высокоуровневое планирование поведения, мышление и речь.



До недавнего времени в корковом конце анализатора выделяли **первичную**, **вторичную** и **третичную** зоны.

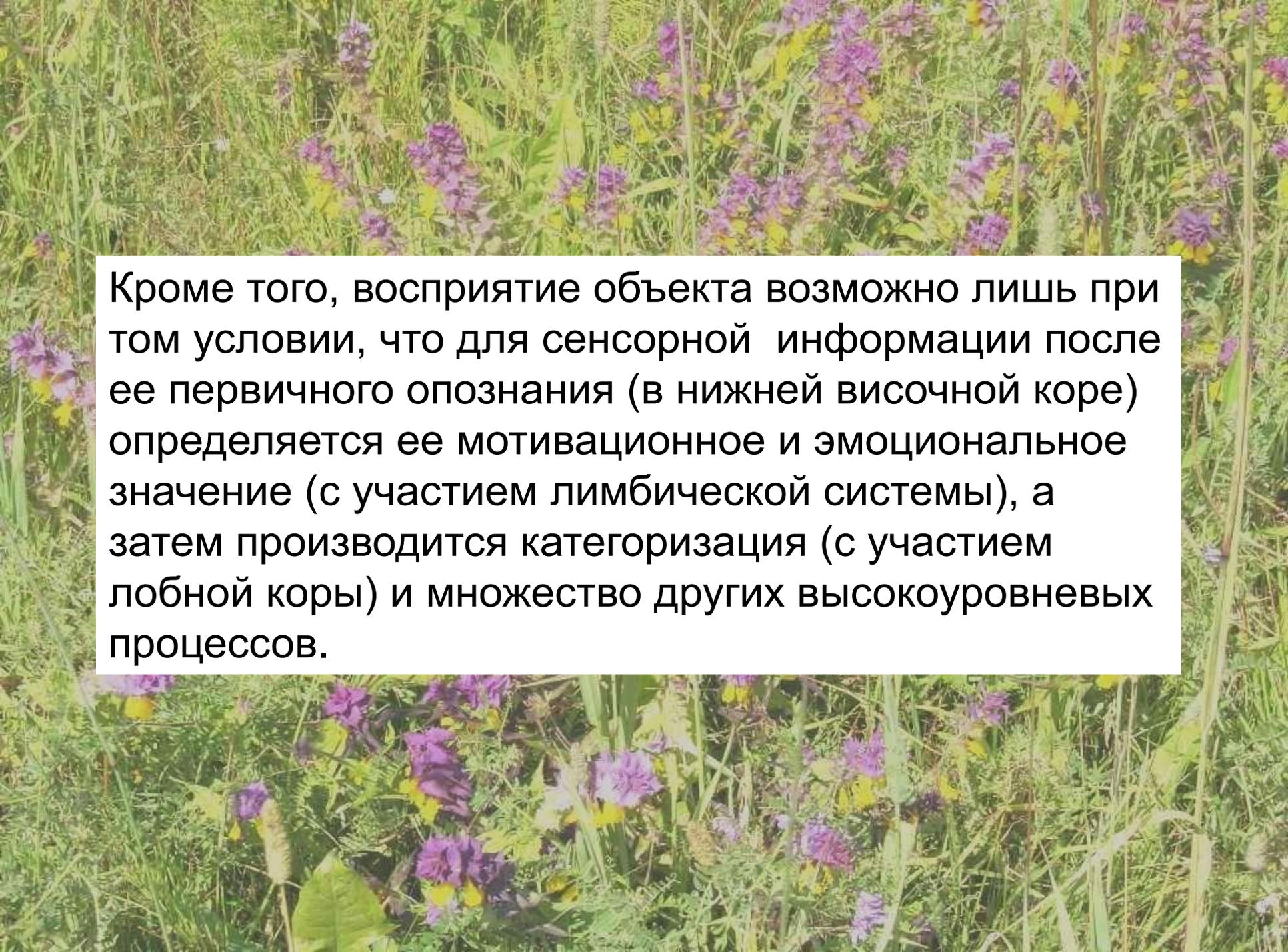
В настоящее время стало очевидно, что количество корковых полей, принадлежащих данному анализатору, значительно больше, и связи между ними имеют достаточно сложный характер. Например, обработка зрительной информации осуществляется почти в двух десятках корковых полей. По этой причине упрощенное разделение на первичную, вторичную и третичную зоны не вполне оправданно.



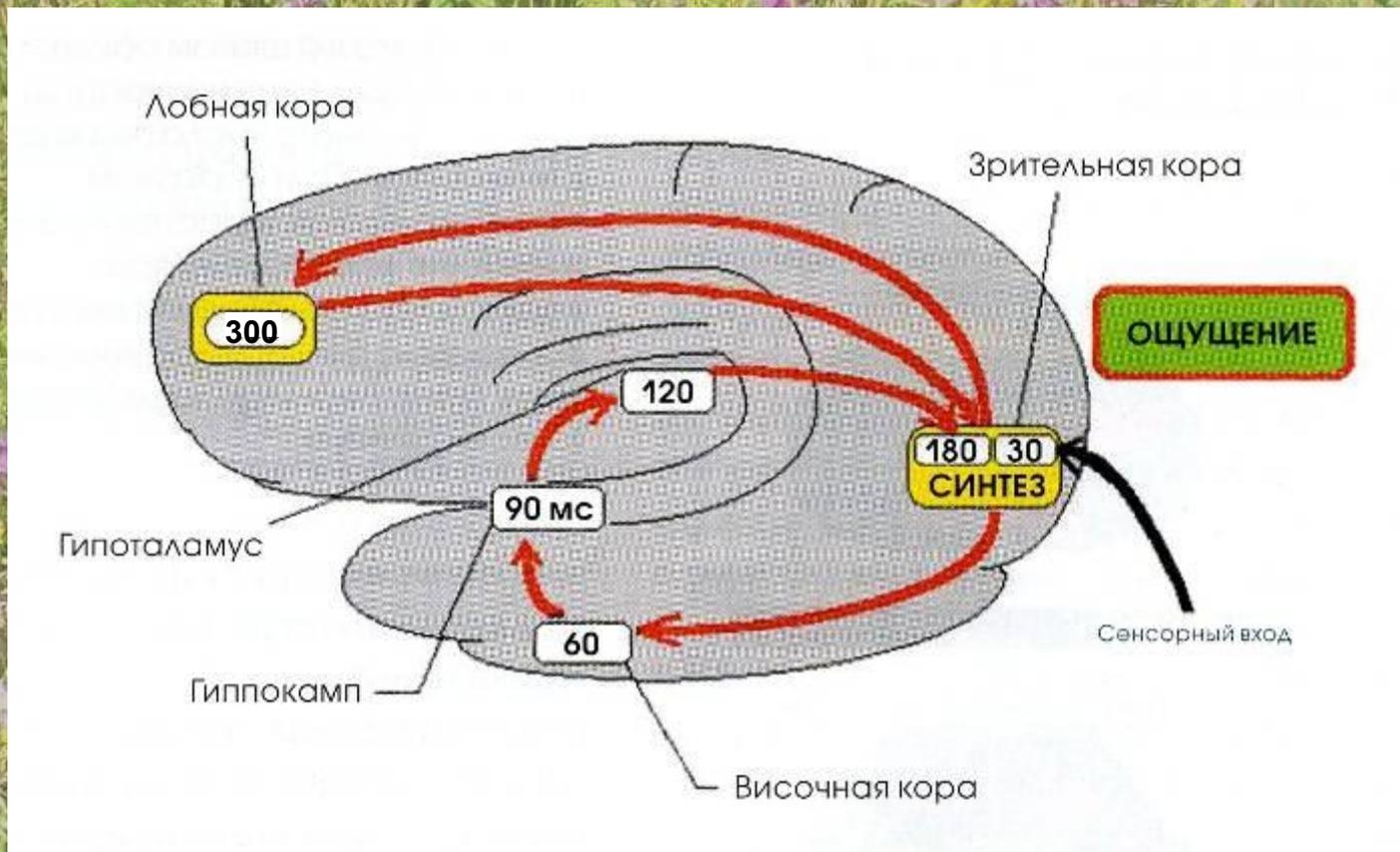
Организация сенсорного мозга позволяет и **параллельную**, и **последовательную** обработку информации.

То есть имеется не один экран, проецирующийся в более высокие уровни по иерархическому принципу, а **несколько параллельных экранов**, взаимосвязанных и взаимодействующих между собой.

Например, выделяют около 30 (!) полей коры, связанных со зрением, причем характер взаимных связей между этими областями весьма сложен.

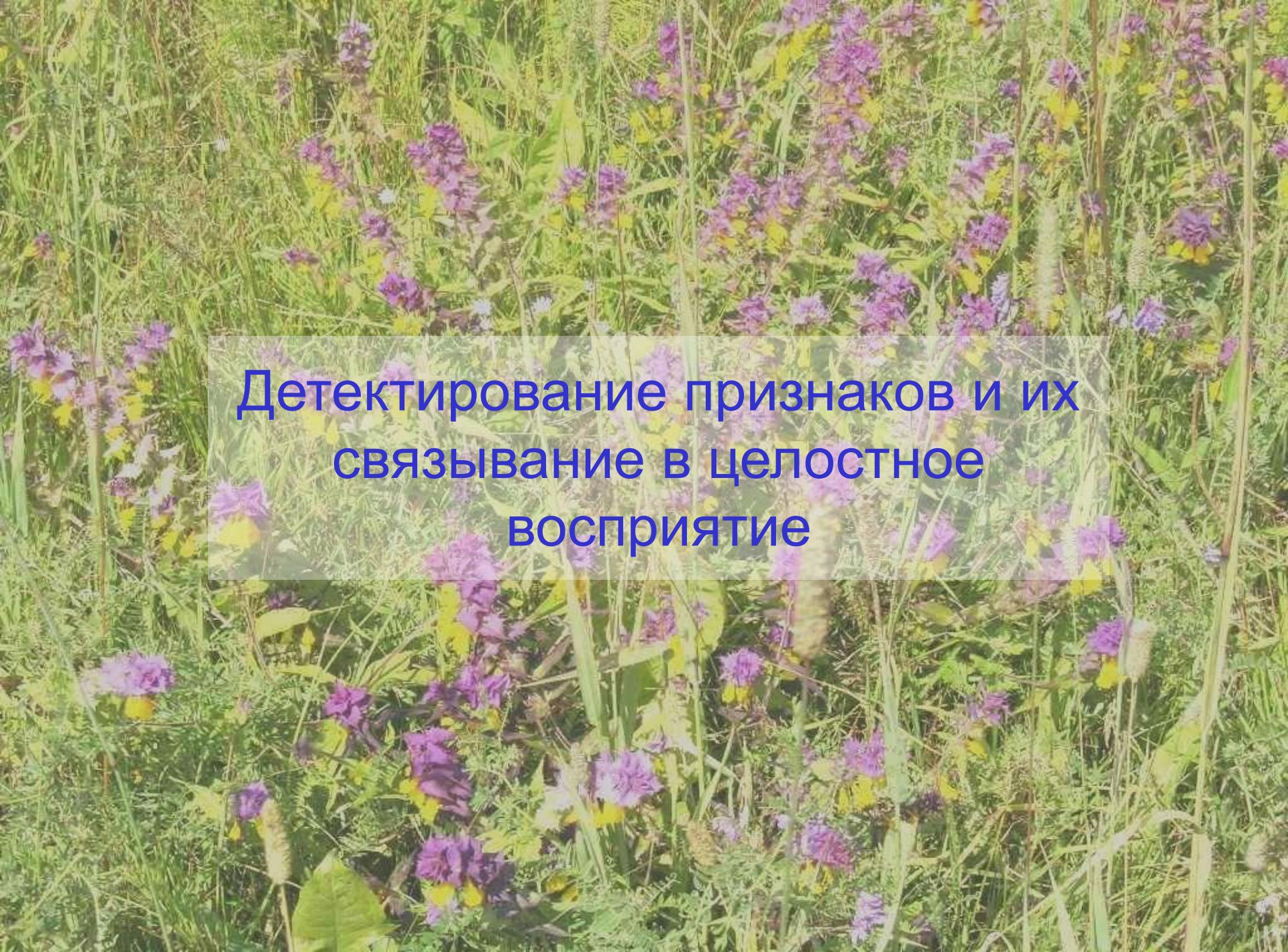
A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely irises, with green foliage. The flowers are in various stages of bloom, and the background is a dense field of similar plants.

Кроме того, восприятие объекта возможно лишь при том условии, что для сенсорной информации после ее первичного опознания (в нижней височной коре) определяется ее мотивационное и эмоциональное значение (с участием лимбической системы), а затем производится категоризация (с участием лобной коры) и множество других высокоуровневых процессов.

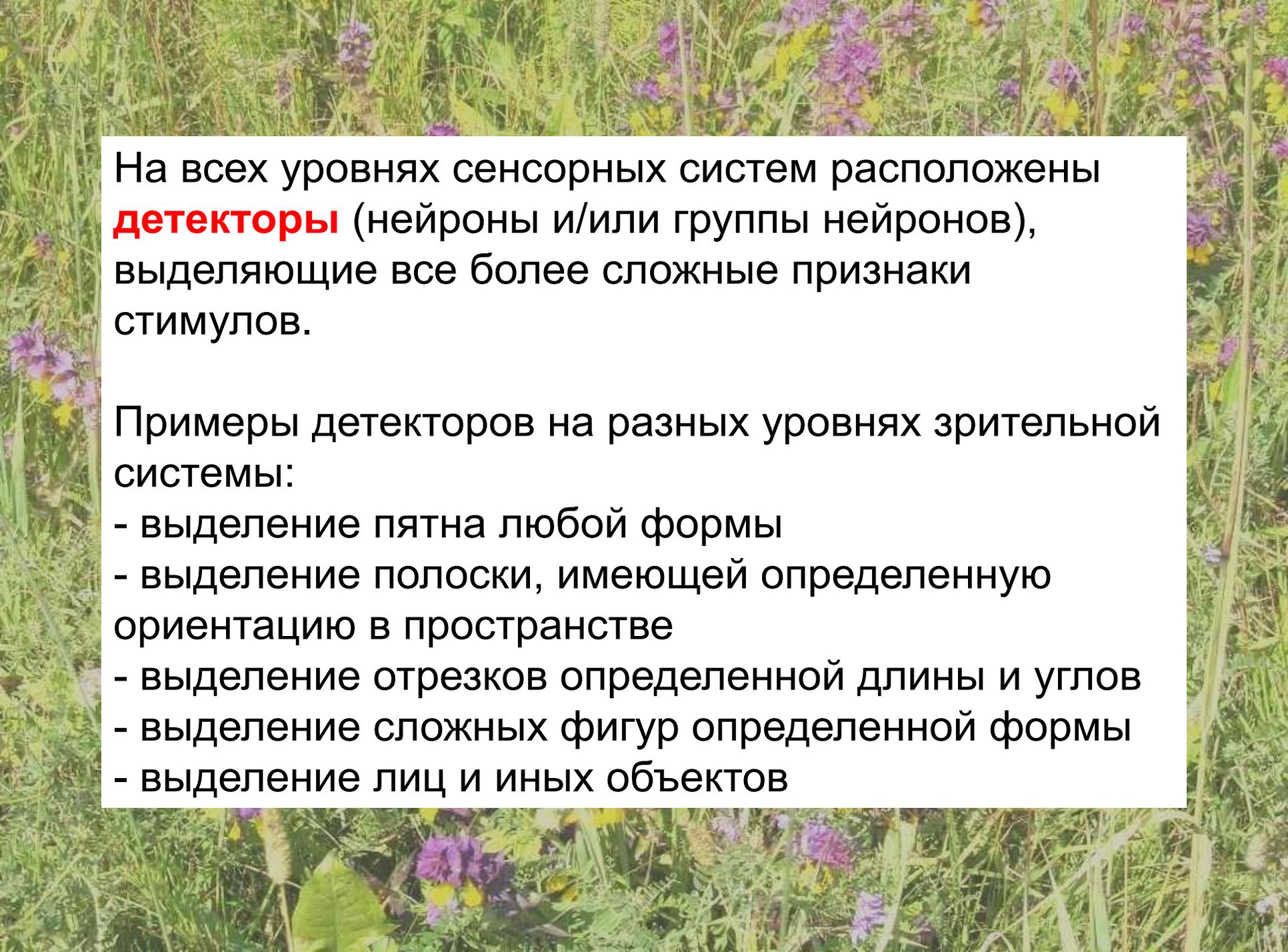


Синтез информации о физических и сигнальных свойствах стимула на нейронах зрительной коры приводит к возникновению ощущения, которое затем опознается, категоризируется при участии лобной коры. Ощущения возникают в результате циклического движения нервных импульсов и синтеза в проекционной коре сенсорной информации со сведениями, извлекаемыми из памяти. Числа в рамках - миллисекунды после предъявления стимула.

А.М.Иваницкий с изм.

A photograph of a field of purple and yellow flowers, likely a meadow or garden. The flowers are scattered throughout the frame, with some in the foreground and others in the background. The background is a dense field of green grass and foliage. A semi-transparent rectangular box is overlaid in the center of the image, containing text in blue. The text is centered and reads: "Детектирование признаков и их связывание в целостное восприятие".

Детектирование признаков и их  
связывание в целостное  
восприятие



На всех уровнях сенсорных систем расположены **детекторы** (нейроны и/или группы нейронов), выделяющие все более сложные признаки стимулов.

Примеры детекторов на разных уровнях зрительной системы:

- выделение пятна любой формы
- выделение полосы, имеющей определенную ориентацию в пространстве
- выделение отрезков определенной длины и углов
- выделение сложных фигур определенной формы
- выделение лиц и иных объектов

Явление целостного восприятия объекта, характеризующегося некоторой комбинацией отдельных независимых признаков, называют «**связыванием**» (англ. «binding»).

Соответствующие признаки могут происходить как из одной, так и из различных модальностей одновременно.

Например:

Буква «А» + зеленый цвет шрифта

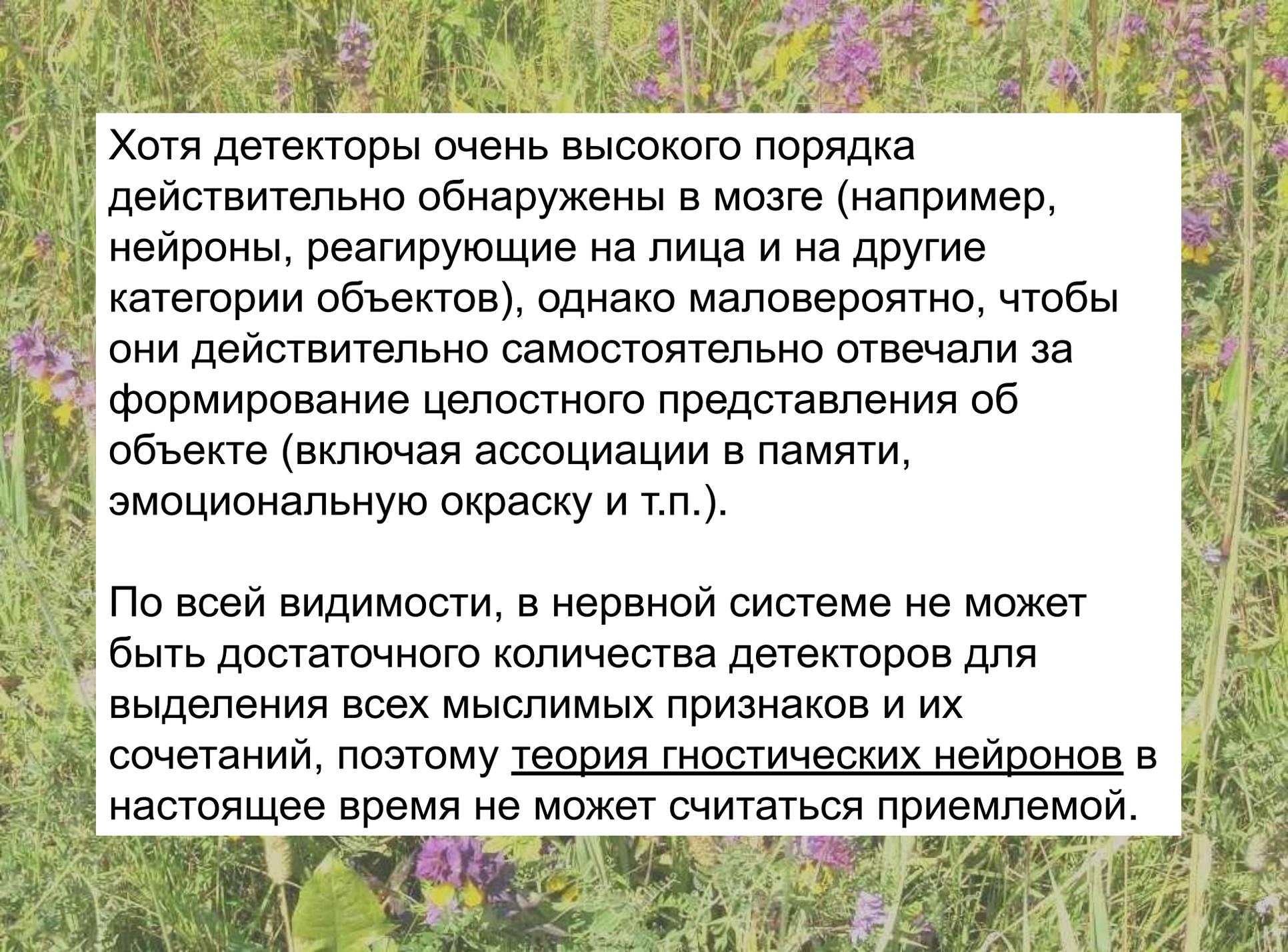
Красный + круглый мяч (два зрительный признака)

Черный + пушистый + мяукающий котенок  
(мультимодальные признаки)

Есть две теории, стремящиеся разрешить «проблему связывания» - то, как мозг кодирует и объединяет разрозненные формы активности нервных сетей:

- **Теория гностических нейронов** (теория «клеток моей бабушки») – целостное восприятие каждого объекта обеспечивается активностью совершенно определенных нейронов (которые выступают в качестве **детекторов** высшего порядка)

- **Теория распределенного кодирования**, согласно которой нейроны, занятые обработкой различных аспектов одного объекта, синхронизируют свою активность друг с другом, и в то же время разряжаются несинхронно с остальными нейронами, не участвующими в обработке информации о данном объекте



Хотя детекторы очень высокого порядка действительно обнаружены в мозге (например, нейроны, реагирующие на лица и на другие категории объектов), однако маловероятно, чтобы они действительно самостоятельно отвечали за формирование целостного представления об объекте (включая ассоциации в памяти, эмоциональную окраску и т.п.).

По всей видимости, в нервной системе не может быть достаточного количества детекторов для выделения всех мыслимых признаков и их сочетаний, поэтому теория гностических нейронов в настоящее время не может считаться приемлемой.

В теории распределенного кодирования в настоящее время большое значение отводится синхронизации разрядов нейронов на частоте **гамма-ритма** (от 30 до 70 Гц и выше).

В последние 10-15 лет накопилось множество фактов, указывающих на важность синхронизированной активности. Вероятно, первое наблюдение этого явления было сделано Вольфом Зингером в конце 80-х гг.: он показал, что нейроны зрительной коры, удаленные друг от друга и отвечающие за разные участки зрительного поля, синхронизировались друг с другом в том случае, если соответствующие участки зрительного поля представляли собой единый объект (две полосы на экране двигались как единое целое); синхронизация не возникала, если те же полосы двигались независимо друг от друга.

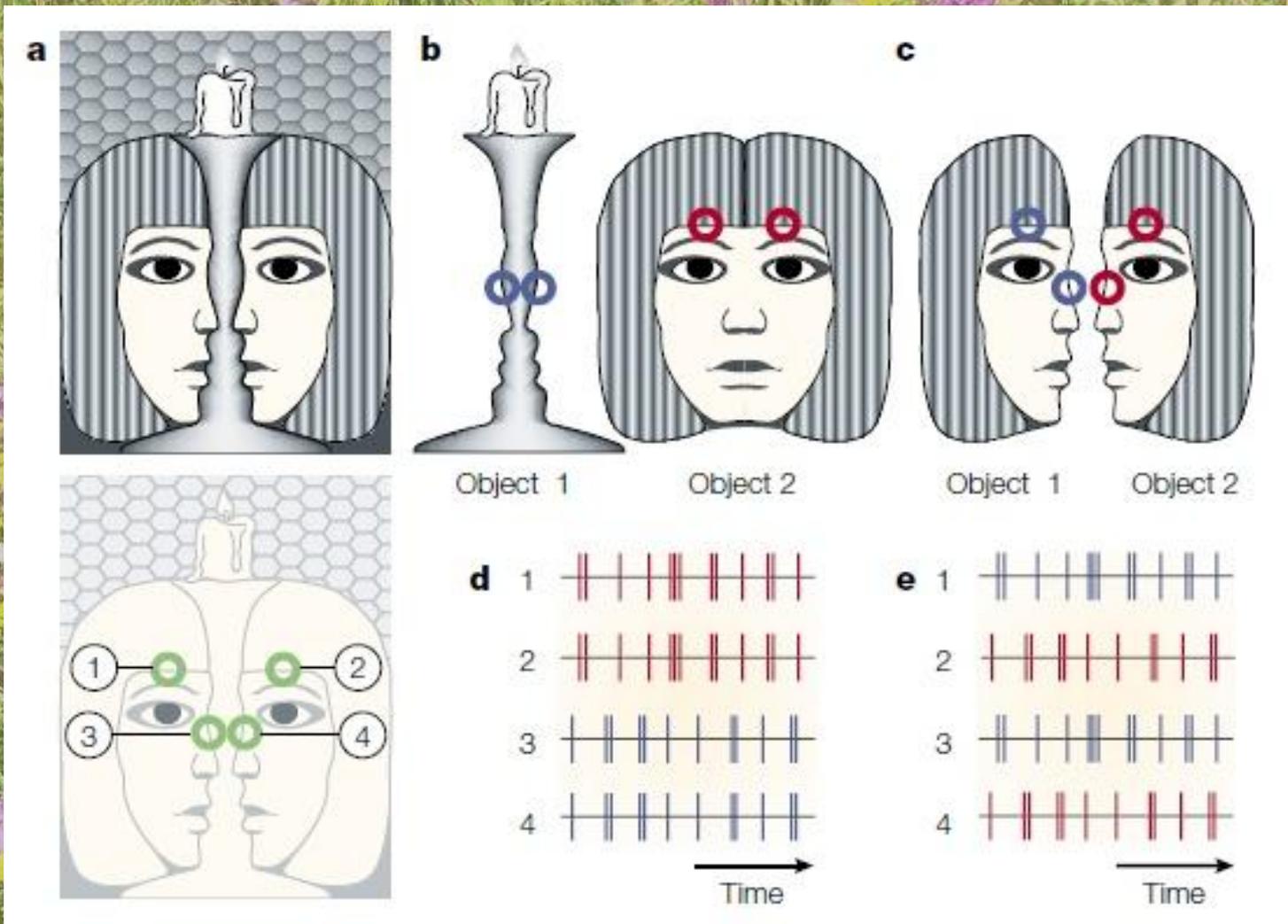


Иллюстрация гипотетического эксперимента Зингера: временное связывание обеспечивается синхронизацией между группами нейронов и позволяет выделить целостные объекты на неоднозначных изображениях.

