Сенсорные системы являются частью нервной системы, служащей для получения и анализа информации, поступающей из внешней и внутренней среды. Чувственное познание человека ограничено следующими сенсорными системами: соматовисцеральной, зрительной, слуховой, вестибулярной, вкусовой, обонятельной. Все они имеют несколько уровней переработки информации: периферические рецепторы, проводящие пути, переключательные ядра, первичная проекционная область коры, вторичная сенсорная кора.

Главными функциями сенсорных систем являются:

1. формирование ощущений и восприятие действующих раздражителей;
2. контроль за исполнением произвольных движений;
3. контроль деятельности внутренних органов;
4. поддержание необходимого для бодрствования уровня активности мозга.

Ощущение представляет собой элементарную чувственную реакцию человека на действующий стимул (ощущение света, звука, холода, прикосновения и т. п.). Однородные сенсорные стимулы вызывают субъективно одинаковые ощущения, совокупность которых обозначается термином *модальность.* Самостоятельными модальностями являются осязание, зрение, слух, обоняние, вкус, чувство холода или тепла, боли, вибрации, ощущение положения конечностей и мышечной нагрузки. Внутри модальностей могут существовать разные качества, или субмодальности, например, во вкусовой модальности различают сладкий, соленый, кислый и горький вкус.

Восприятие - следующая после ощущения ступень чувственного познания, которое слагается из:

1. действия раздражителя на периферические рецепторы;
2. кодирования информации путем преобразования энергии стимула в электрические сигналы - потенциалы действия;
3. переработки передаваемых сигналов на всех уровнях сенсорной системы;
4. возникновения субъективной реакции, заключающейся во внутреннем представительстве действующего раздражителя в виде образа или словесного описания.

Сенсорная специфичность системы по отношению к определенному виду энергии определяется, прежде всего, свойствами ее рецепторов. Рецепторы различают по специфической чувствительности к стимулам, строению и местоположению. Специфическая чувствительность рецепторов к раздражителям разной природы определяется механизмом управления ионными каналами их мембраны. Стимулы, к которым рецепторы наиболее чувствительны, называются адекватными.

Механорецепторы раздражаются деформацией мембраны при давлении или растяжении (тактильные рецепторы кожи, проприоцепторы мышц и сухожилий, слуховые и вестибулярные рецепторы внутреннего уха, барорецепторы и волюморецепторы кровеносных сосудов). Хеморецепторы возбуждаются вследствие присоединения к ним определенных химических молекул (обонятельные и вкусовые рецепторы, хемочувствительные рецепторы внутренних органов и кровеносных сосудов). Адекватным раздражителем для фоторецепторов сетчатки глаза является энергия фотонов, для терморецепторов - изменения действующей температуры. Большинство рецепторов возбуждается в ответ на стимулы только одной физической природы - это мономодальные рецепторы. Наряду с ними существуют полимодальные рецепторы, реагирующие на раздражители разной природы (некоторые болевые рецепторы, или ноцицепторы и терморецепторы).

Рецепторы подразделяют на первичные, являющиеся специализированными окончаниями чувствительного нейрона, и вторичные, представляющие собой клетки эпителиального происхождения. Первичные рецепторы способны генерировать потенциалы действия (обонятельные, болевые, терморецепторы, большинство механорецепторов кожи, проприоцепторы и большинство интерорецепторов внутренних органов). Вторичные рецепторы реагируют на раздражитель только возникновением рецепторного потенциала и выделением медиатора, действующего на сенсорные нейроны (вкусовые, слуховые, вестибулярные рецепторы, хемочувствительные клетки синокаротидного клубочка). Фоторецепторы, имеющие общее происхождение с нервными клетками, обычно относят к первичным рецепторам, но отсутствие у них способности генерировать потенциалы действия указывает на их сходство с вторичными рецепторами.

В зависимости от источника адекватных стимулов рецепторы подразделяют на наружные и внутренние, или экстерорецепторы и интерорецепторы. Первые стимулируются при действии раздражителей внешней среды (электромагнитные и звуковые волны, давление, действие пахучих молекул), а вторые - внутренней (висцерорецепторы внутренних органов, а также проприоцепторы и вестибулярные рецепторы). В зависимости от того, действует стимул на расстоянии или непосредственно на рецепторы, их подразделяют на дистантные и контактные.

Преобразование энергии раздражителя в рецепторах.

Под действием адекватного стимула мембрана рецепторов деполяризуется, что определяют как *рецепторный потенциал* (в фоторецепторах он представляет собой гиперполяризацию). При достижении критической деполяризации потенциал становится генераторным, т. е. вызывающим образование потенциалов действия. Сенсорные нейроны передают информацию в ЦНС с помощью потенциалов действия, возникающих в ближайшем перехвате Ранвье миелинизированных волокон или вблизи рецепторов безмиелинового волокна. Наименьшая сила адекватного стимула, достаточная для генерации потенциалов действия, определяется как *абсолютный порог* сенсорного нейрона. Минимальное изменение силы стимула, сопровождающееся значимым изменением реакции сенсорного нейрона, представляет собой *дифференциальный порог* чувствительности.

Информация о силе раздражителя кодируется двумя способами: частотой потенциалов действия в сенсорном нейроне (частотное кодирование) и числом возбужденных сенсорных нейронов. Амплитуда рецепторного потенциала пропорциональна силе раздражителя, а с ее увеличением над пороговым значением возрастает частота генерации потенциалов действия. Первичные сенсорные нейроны одной модальности различаются порогом возбуждения, и на действие слабых стимулов отвечают только самые чувствительные из них. При увеличении силы раздражителя возбуждаются еще и нейроны с более высоким порогом раздражения, что сказывается на субъективной оценке интенсивности раздражения.

Длительность ощущения зависит от реального времени между началом и прекращением воздействия на рецепторы. При длительном действии стимула порог чувствительности некоторых рецепторов может повышаться, что определяется как *адаптация рецепторов.* Различают быстро адаптирующиеся (например, тактильные рецепторы кожи) и медленно адаптирующиеся (например, проприоцепторы мышц и сухожилий) рецепторы.

Переработка информации в переключательных ядрах.

В переключательных ядрах имеются тормозные интернейроны, которые активируются нейронами предыдущего уровня. Тормозные интернейроны подавляют активность соседних релейных нейронов переключательного ядра, тем самым выделяя линию дальнейшей передачи избранных сигналов и подчеркивая контраст между возбужденными и тормозными нейронами. Этот механизм переработки сигналов получил название *латерального торможения* (торможение вбок).

Высшие уровни сенсорной системы регулируют переработку информации в переключательных ядрах путем *нисходящего торможения* или *усиления* передаваемых сигналов. Нисходящее торможение состоит в активации тормозных интернейронов, повышающих порог синаптической передачи. В результате уменьшается частота передаваемых на следующий уровень сигналов, а сенсорное ощущение ослабляется (регуляция по механизму отрицательной обратной связи).

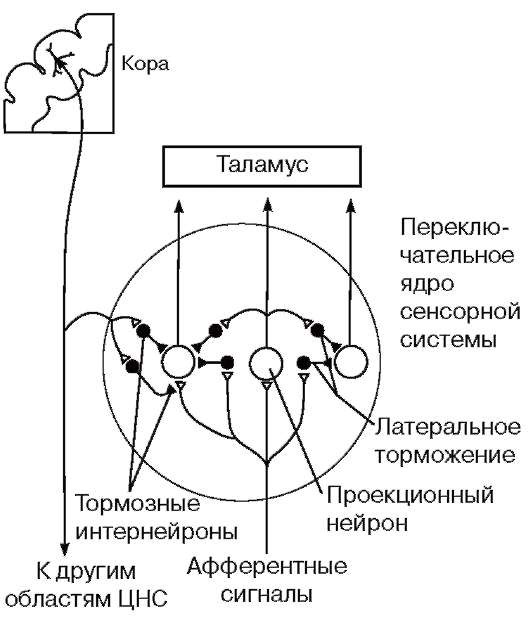


Рис. 1.1. Схема нисходящего торможения в сенсорных системах. Передачу афферентных сигналов от одного иерархического уровня сенсорной системы к другому в переключательных ядрах регулируют высшие иерархические уровни. На схеме показан принцип нисходящего торможения коры, которое осуществляется с помощью тормозных интернейронов (выделены черным цветом) переключательного ядра. Возбуждение тормозных интернейронов под влиянием коры препятствует передаче афферентных (чувствительных) сигналов в переключательном ядре

Большинство раздражителей возбуждает одновременно разные типы рецепторов. Информация о компонентах комплексного раздражителя передается одновременно по нескольким параллельным путям, каждый из которых относится к определенной субмодальности, как, например, форма, движение или цвет наблюдаемого зрительного объекта. Каналы, используемые для передачи обособленной информации на следующий уровень, не дублируют друг друга (принцип многоканальности). Высокая топическая упорядоченность нейронных переключений обеспечивает поступление информации от каждого рецептивного поля к соответствующим именно ему кортикальным колонкам проекционной коры.

В коре происходит объединение информации о разных субмодальностях, что создает целостное восприятие действующего раздражителя.

Субъективное сенсорное восприятие

Сенсорная система воспринимает действие адекватного стимула в ограниченном диапазоне значений его силы. Абсолютный порог ощущения соответствует наименьшему по интенсивности стимулу, способному вызвать у человека соответствующее ощущение. Величина, по которой человек различает стимулы надпорогового диапазона, получила название дифференциального порога, или порога различения. Ощущаемый прирост интенсивности раздражения (дифференциальный порог) должен превышать ранее действовавший стимул на определенную и постоянную величину, что сформулировано в *законе Вебера* как δS/*S=* к, где *S* - раздражение; δS - его ощущаемый прирост; *к* постоянная величина.

Закон Вебера справедлив для разных модальностей в границах раздражения средней силы, а при слабых и сильных стимулах способность к различению силы стимулов снижается. В ступенчатой шкале интенсивности ощущений за ноль принимается величина абсолютного порога, а зависимость между интенсивностью стимула и ощущением выражается как: *E* = *k* х log(S / S0), где *Е* - интенсивность ощущения; *k* - постоянная величина; *S* - интенсивность стимула; S0 - абсолютный порог. Эта зависимость, получившая название *закона Вебера-Фехнера,* показывает, что линейное увеличение интенсивности ощущения отражает логарифмический рост интенсивности стимула. Закон Вебера-Фехнера характеризует субъективную способность человека различать действующие стимулы (шкала различения), но не оценивает саму интенсивность ощущений, поскольку этот закон основан на допущении равенства любых ее приростов как к слабым, так и к сильным стимулам.

Субъективная оценка интенсивности раздражителя (качественное различие) возрастает при увеличении разницы между пороговой и действующей силой стимула (количественное различие).

Соматовисцеральная система перерабатывает сенсорную информацию нескольких модальностей, получая ее от кожи, мышц, суставов, внутренних органов и кровеносных сосудов. Она содержит разные типы рецепторов: механорецепторы, терморецепторы, хеморецепторы, осморецепторы, ноцицепторы. Поступающая от них информация передается в соматосенсорную кору, занимающую постцентральные извилины мозга и организованную топически.

Тактильная чувствительность

Чувство осязания появляется при раздражении механорецепторов кожи, представленных свободными нервными окончаниями либо инкапсулированными, т. е. заключенными в капсулу из соединительной ткани или видоизмененных клеток эпидермиса. Свободные нервные окончания иннервируют волосяные фолликулы пушковых и грубых волос, они возбуждаются при смещении или подергивании волос. Вторая разновидность свободных нервных окончаний реагирует на слабое раздражение кожи, вызывающее ощущения щекотки или зуда.

Среди инкапсулированных окончаний различают тельца Пачини, Мейснера, Руффини, диски Меркеля, тактильные тельца Пинкуса-Игго, колбы Краузе. В зависимости от строения и формы капсулы нервные окончания подвержены наиболее сильному воздействию в результате перпендикулярного давления либо бокового смещения капсулы, которая играет роль механического преобразователя энергии внешних стимулов. Большинство инкапсулированных рецепторов содержится в лишенной волос коже пальцев рук и ног, ладоней и подошв, лица, губ, языка, сосков и половых органов.

Быстро адаптирующиеся (фазные) рецепторы возбуждаются только в момент смещения кожи или волос и служат датчиками скорости воздействия стимула (тельца Мейснера, Пачини) Медленно адаптирующиеся (тонические) рецепторы не прекращают генерировать потенциалы действия при продолжительном действии раздражителя, если он оказывает давление на кожу (тельца Руффини, диски Меркеля).

Инкапсулированные рецепторы иннервируются миелиновыми волокнами сенсорных нейронов, которые проводят нервные импульсы в ЦНС со скоростью около 30-70 м/с. Немиелинизованные волокна передают потенциалы действия от свободных нервных окончаний со значительно меньшей скоростью - около 1 м/с, поэтому ощущение действующего на них стимула возникает относительно позже. Центральные отростки первичных сенсорных нейронов входят в спинной мозг в составе задних корешков и разделяются в задних рогах спинного мозга на коллатерали. Восходящие коллатерали достигают переключательных ядер заднего столба продолговатого мозга, откуда специфическая информация передается на противоположную сторону мозга по лемнисковому пути, поступает к проекционным ядрам таламуса, а затем в соматосенсорную кору, с участием которой формируется чувство осязания.

Проприоцептивная чувствительность

Проприоцептивные ощущения позволяют воспринимать изменения положения отдельных частей тела в покое и при движении. Они используются для контроля позы и точности произвольных движений, помогают дозировать силу мышечных сокращений. Проприоцепторы представлены интрафузальными волокнами мышц (датчики длины мышцы), сухожильными рецепторами Гольджи (датчики напряжения мышцы) и механорецепторами суставных капсул, изменяющими фоновую активность при сгибании или разгибании конечности в суставе.

Афферентная информация от проприоцепторов поступает в спинной мозг и без переключения в нем передается по восходящим путям к ядрам задних столбов продолговатого мозга. Расположенные там сенсорные нейроны второго порядка передают информацию по лемнисковому пути на противоположную сторону мозга к проекционным ядрам таламуса. Нейроны переключательных ядер таламуса образуют соматотопическую проекцию на соматосенсорную кору, с помощью которой формируются проприоцептивные ощущения. Сенсорные сигналы от проприоцепторов мышц лица и головы следуют в ЦНС по чувствительным волокнам черепных нервов, а в соматосенсорную кору информация поступает по лемнисковому пути.

Температурная чувствительность

Ощущения тепла или холода возникают при раздражении одной из двух разновидностей температурных рецепторов, представленных в коже свободными нервными окончаниями. Нервные импульсы от кожных терморецепторов поступают в спинной мозг, в задних рогах которого расположены сенсорные нейроны второго порядка. Их аксоны переходят на противоположную сторону спинного мозга, входя в состав спиноретикулярного и спиноталамического путей.

Спиноталамический путь направляется к задним вентролатеральным ядрам таламуса, на нейронах которых конвергируют проводящие пути температурной и тактильной чувствительности. Благодаря такой конвергенции человек способен определить, на какую часть поверхности тела подействовал температурный стимул. Спиноретикулярный тракт доставляет возбуждение от терморецепторов к ретикулярной формации и принадлежит к неспецифической части сенсорной системы. Ретикулярная формация вместе с неспецифическими ядрами таламуса активирует одновременно многие регионы коры, определяя общую активность мозга и уровень бодрствования. Повышение притока афферентной информации от терморецепторов, например, при приеме холодного душа, оказывает на человека тонизирующее влияние.

Болевая чувствительность

Боль определяется как неприятное сенсорное и эмоциональное переживание, связанное с истинным или потенциальным повреждением ткани или описываемое в терминах такого повреждения. В отличие от других сенсорных модальностей боль всегда субъективно неприятна и служит не столько источником информации об окружающем мире, сколько сигналом повреждения или болезни. Болевая чувствительность побуждает к прекращению контактов с повреждающими факторами среды.

Болевые рецепторы, или ноцицепторы представляют собой свободные нервные окончания, расположенные в коже, слизистых оболочках, мышцах, суставах, надкостнице и во внутренних органах. Чувствительные окончания принадлежат тонким миелиновым либо безмякотным волокнам, что позволяет человеку отличить раннюю боль, короткую и острую, возникающую при проведении импульсов по миелиновым волокнам, от поздней, тупой и длительной боли, в случае медленной передачи сигналов по безмякотным волокнам. Ноцицепторы относятся к полимодальным рецепторам, они могут активироваться стимулами разной природы: механическими (удар, порез, укол, щипок), термическими (действие горячих или холодных предметов), химическими (изменение концентрации ионов водорода, действие гистамина, брадикинина). Порог чувствительности ноцицепторов высок, поэтому лишь достаточно сильные стимулы вызывают возбуждение первичных сенсорных нейронов: порог болевой чувствительности для механических стимулов примерно в тысячу раз превышает порог тактильной чувствительности.

Центральные отростки первичных сенсорных нейронов входят в спинной мозг в составе задних корешков и образуют синапсы с нейронами второго порядка, расположенными в задних рогах спинного мозга. Аксоны нейронов второго порядка переходят на противоположную сторону спинного мозга, где образуют спиноталамический и спиноретикулярный тракты. Спиноталамический тракт оканчивается на нейронах нижнего заднелатерального ядра таламуса, где происходит конвергенция проводящих путей болевой и тактильной чувствительности. Нейроны таламуса образуют проекцию на соматосенсорную кору: этот путь обеспечивает осознаваемое восприятие боли, позволяет определять интенсивность стимула и его локализацию.

Волокна спиноретикулярного тракта оканчиваются на нейронах ретикулярной формации, взаимодействующих с медиальными ядрами таламуса. При болевом раздражении нейроны медиальных ядер таламуса оказывают модулирующее влияние на обширные регионы коры и структуры лимбической системы, что приводит к повышению поведенческой активности человека, сопровождается эмоциональными и вегетативными реакциями. Если спиноталамический путь служит для определения сенсорных качеств боли, то спиноретикулярный путь играет роль сигнала общей тревоги, оказывает на человека общее возбуждающее действие.

Субъективную оценку боли определяет соотношение нейронной активности обоих путей и зависимая от нее активация антиноцицептивных нисходящих путей, способных изменить характер проведения сигналов от ноцицепторов. В сенсорную систему болевой чувствительности встроен эндогенный механизм ее уменьшения путем регуляции порога синаптических переключений в задних рогах спинного мозга («ворота боли»). Здесь на передачу возбуждения влияют нисходящие волокна нейронов серого вещества вокруг водопровода, голубого пятна и некоторых ядер срединного шва. Медиаторы этих нейронов (энкефалин, норадреналин, серотонин) тормозят активность нейронов второго порядка в задних рогах спинного мозга, чем уменьшают проведение афферентных сигналов от ноцицепторов.

Аналгезирующим (обезболивающим) действием обладают опиатные пептиды (дайнорфин, эндорфины), синтезируемые в гипоталамусе и действующие на нейроны лимбической системы и медиальную область таламуса. Секреция опиатных пептидов повышается при эмоциях, стрессе, продолжительных физических нагрузках, у беременных женщин незадолго перед родами, а также в результате психотерапевтического воздействия, акупунктуры. Опиатные пептиды стимулируют антиноцицептивные механизмы, повышая порог болевой чувствительности. Баланс между ощущением боли и ее субъективной оценкой осуществляется в лобных областях мозга, участвующих в восприятии болевых стимулов. При поражении лобных долей (например, в результате травмы или опухоли) порог болевой чувствительности не изменяется, и поэтому сенсорный компонент болевого восприятия сохраняется неизменным, однако субъективная эмоциональная оценка боли становится иной: она начинает восприниматься лишь как сенсорное ощущение, а не как соматовисцеральная чувствительность

Большая часть афферентной информации от висцерорецепторов не осознается и служит для рефлекторной регуляции вегетативных процессов в организме человека. В зависимости от чувствительности к адекватным стимулам висцерорецепторы подразделяются на механорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы, осморецепторы и ноцицепторы. Информация от висцерорецепторов поступает в ЦНС двумя путями: от сенсорных нейронов чувствительных ганглиев и по чувствительным афферентным волокнам, имеющимся в составе эфферентных симпатических и парасимпатических нервов.

Осознаваемые ощущения, вызванные раздражением висцеральных механорецепторов, чаще всего обусловлены изменениями в пищеварительном тракте. Растяжение желудка пищей вызывает ощущение сытости, растяжение стенок кишечника газами - ощущение дискомфорта и тяжести в области живота, а растяжение прямой кишки каловыми массами осознается как позыв к дефекации. Импульсация от механорецепторов, расположенных в стенке мочевого пузыря, ощущается субъективно как позыв к его опорожнению.

Висцеральные хеморецепторы дуги аорты и синокаротидной области раздражаются изменениями концентрации углекислого газа, кислорода и водородных ионов. Активация рецепторов может ощущаться опосредованно как головокружение или удушье.

Раздражение периферических осморецепторов бассейна воротной вены способствует возникновению жажды. Афферентная информация от висцеральных терморецепторов служит причиной ощущений жара или озноба.

Боль, возникающая при раздражении ноцицепторов внутренних органов, называется висцеральной, в отличие от соматической боли, вызванной раздражением болевых рецепторов в коже, мышцах, суставах и костях. Острую висцеральную боль может вызвать сильное растяжение полых органов вследствие закупорки выходных протоков желчного пузыря, мочеточников, в результате непроходимости кишечника, а также спастических сокращений гладких мышц. При воспалительных процессах во внутренних органах выделяются биологически активные вещества, которые раздражают ноцицепторы и служат причиной болевых ощущений.

Висцеральная чувствительность

Большая часть афферентной информации от висцерорецепторов не осознается и служит для рефлекторной регуляции вегетативных процессов в организме человека. В зависимости от чувствительности к адекватным стимулам висцерорецепторы подразделяются на механорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы, осморецепторы и ноцицепторы. Информация от висцерорецепторов поступает в ЦНС двумя путями: от сенсорных нейронов чувствительных ганглиев и по чувствительным афферентным волокнам, имеющимся в составе эфферентных симпатических и парасимпатических нервов.

Осознаваемые ощущения, вызванные раздражением висцеральных механорецепторов, чаще всего обусловлены изменениями в пищеварительном тракте. Растяжение желудка пищей вызывает ощущение сытости, растяжение стенок кишечника газами - ощущение дискомфорта и тяжести в области живота, а растяжение прямой кишки каловыми массами осознается как позыв к дефекации. Импульсация от механорецепторов, расположенных в стенке мочевого пузыря, ощущается субъективно как позыв к его опорожнению.

Висцеральные хеморецепторы дуги аорты и синокаротидной области раздражаются изменениями концентрации углекислого газа, кислорода и водородных ионов. Активация рецепторов может ощущаться опосредованно как головокружение или удушье. Раздражение периферических осморецепторов бассейна воротной вены способствует возникновению жажды. Афферентная информация от висцеральных терморецепторов служит причиной ощущений жара или озноба.

Боль, возникающая при раздражении ноцицепторов внутренних органов, называется висцеральной, в отличие от соматической боли, вызванной раздражением болевых рецепторов в коже, мышцах, суставах и костях. Острую висцеральную боль может вызвать сильное растяжение полых органов вследствие закупорки выходных протоков желчного пузыря, мочеточников, в результате непроходимости кишечника, а также спастических сокращений гладких мышц. При воспалительных процессах во внутренних органах выделяются биологически активные вещества, которые раздражают ноцицепторы и служат причиной болевых ощущений.

Висцеральная чувствительность

Большая часть афферентной информации от висцерорецепторов не осознается и служит для рефлекторной регуляции вегетативных процессов в организме человека. В зависимости от чувствительности к адекватным стимулам висцерорецепторы подразделяются на механорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы, осморецепторы и ноцицепторы. Информация от висцерорецепторов поступает в ЦНС двумя путями: от сенсорных нейронов чувствительных ганглиев и по чувствительным афферентным волокнам, имеющимся в составе эфферентных симпатических и парасимпатических нервов.

Осознаваемые ощущения, вызванные раздражением висцеральных механорецепторов, чаще всего обусловлены изменениями в пищеварительном тракте.

Растяжение желудка пищей вызывает ощущение сытости, растяжение стенок кишечника газами - ощущение дискомфорта и тяжести в области живота, а растяжение прямой кишки каловыми массами осознается как позыв к дефекации. Импульсация от механорецепторов, расположенных в стенке мочевого пузыря, ощущается субъективно как позыв к его опорожнению.

Висцеральные хеморецепторы дуги аорты и синокаротидной области раздражаются изменениями концентрации углекислого газа, кислорода и водородных ионов. Активация рецепторов может ощущаться опосредованно как головокружение или удушье. Раздражение периферических осморецепторов бассейна воротной вены способствует возникновению жажды. Афферентная информация от висцеральных терморецепторов служит причиной ощущений жара или озноба.

Боль, возникающая при раздражении ноцицепторов внутренних органов, называется висцеральной, в отличие от соматической боли, вызванной раздражением болевых рецепторов в коже, мышцах, суставах и костях. Острую висцеральную боль может вызвать сильное растяжение полых органов вследствие закупорки выходных протоков желчного пузыря, мочеточников, в результате непроходимости кишечника, а также спастических сокращений гладких мышц. При воспалительных процессах во внутренних органах выделяются биологически активные вещества, которые раздражают ноцицепторы и служат причиной болевых ощущений.

## 1.1. ЗРИТЕЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

Зрительное восприятие оставляет в памяти человека наибольшую часть его чувственных впечатлений об окружающем мире. Оно происходит в результате поглощения фоторецепторами сетчатки отраженной от окружающих предметов световой энергии - электромагнитных волн в диапазоне от 400 до 700 нм.

Проецирование световых лучей на сетчатку глаза

Световые лучи проходят через роговицу, жидкость передней камеры глаза, хрусталик и стекловидное тело, вместе образующие *оптическую систему глаза* (рис.1.2). Свет преломляется, и на сетчатке возникает уменьшенное и перевернутое изображение наблюдаемого предмета. Этот процесс называется *рефракцией.* Преломляющая сила оптической системы глаза составляет около 58,6 диоптрии при рассматривании удаленных предметов и приблизительно 70,5 диоптрии - при фокусировании световых лучей, отраженных от близко расположенных предметов (1 диоптрия соответствует преломляющей силе линзы с фокусным расстоянием 1 м).

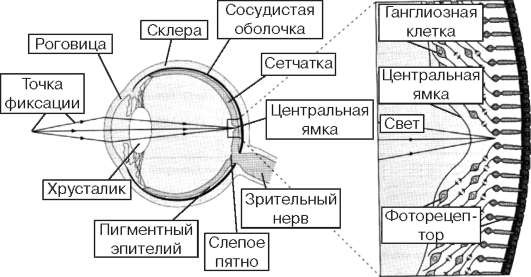


Рис. 1.2. Оптическая система глаза и проекция световых лучей на сетчатку. Световые лучи, отраженные от рассматриваемой части наблюдаемого объекта (точка фиксации), преломляются оптическими средами глаза (роговица, передняя камера, хрусталик, стекловидное тело) и фокусируются в центральной ямке сетчатки. Проекция световых лучей на поверхность центральной ямки обеспечивает максимальную остроту зрения благодаря малым размерам рецептивных полей и отсутствию ганглиозных и биполярных клеток на пути прохождения световых лучей к фоторецепторам

Механизм, с помощью которого глаз настраивается на рассмотрение удаленных или близких предметов и в обоих случаях фокусирует их изображение на сетчатку, называется *аккомодацией.* Ее обеспечивают изменения кривизны хрусталика, зависимой от степени натяжения тонкой и прозрачной капсулы, которая переходит по краям в циннову связку, прикрепляющуюся к ресничному телу. Гладкие мышцы ресничного тела, управляемые парасимпатическими нейронами, регулируют натяжение цинновой связки: при полном расслаблении мышц связка натягивает капсулу хрусталика, заставляя его принимать максимально уплощенную форму, необходимую для рассмотрения далеких предметов. При сокращении ресничных мышц натяжение цинновой связки уменьшается, хрусталик в силу своей эластичности принимает более выпуклую форму и поэтому сильнее преломляет световые лучи, что, например, происходит во время чтения этого текста.

При максимальном сокращении ресничных мышц кривизна хрусталика максимальна, что позволяет фокусировать на сетчатке световые лучи, отраженные от ближайшей точки ясного видения. В связи с возрастным уменьшением диапазона аккомодации (интервала изменения преломляющей силы хрусталика) ближайшая точка ясного видения удаляется с 7 см у детей до примерно 40 см у пятидесятилетних. Возрастное уменьшение аккомодационной способности *(возрастная дальнозоркость)* принуждает человека использовать при чтении очки с двояковыпуклыми линзами.

У большинства людей глаз имеет шарообразную форму, приспособленную для того, чтобы световые лучи фокусировались на сетчатке при любой преломляющей силе хрусталика, т. е. при рассматривании далеких и близких объектов. Эта универсальная рефракционная способность определяется как *эмметропия.* При удлиненной форме глаза изображение фокусируется перед сетчаткой и субъективно воспринимается нечетко *(близорукость* или *миопия).* Дефект ощущается при рассматривании удаленных предметов, тогда как световые лучи, отраженные от близко находящихся предметов, фокусируются точно на сетчатке благодаря ограничению механизма аккомодации. При характерной для *дальнозоркости* укороченной оптической оси глаза световые лучи фокусируются за сетчаткой, что принуждает ресничные мышцы к сокращению даже при рассматривании далеких предметов.

Поверхность роговицы не идеально сферична почти у всех людей, ее кривизна по вертикали выражена больше, чем по горизонтали. При значительном отклонении от идеальной пропорции возникает *астигматизм,* при котором часть лучей фокусируется на сетчатке, а остальные - за ее пределами, что ведет к искажению зрительного восприятия.

Интенсивность светового потока регулируется изменениями просвета зрачка. Ширина зрачка уменьшается при ярком свете благодаря сокращению кольцевых мышц, управляемых парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва. При слабом освещении зрачок расширяется с помощью радиальных мышц, получающих симпатическую иннервацию. Рефлекторно изменяя просвет зрачка, глаз защищается от избытка света, а увеличивая ширину зрачка, он повышает чувствительность зрительной системы к воспринимаемым стимулам. Сужение зрачков увеличивает глубину резкости, что позволяет лучше видеть удаленные предметы. При расширении зрачков глубина резкости снижается, а вместе с ней снижается *острота зрения,* которая характеризуется максимальной способностью глаза различать две соседние точки зрительного пространства как отдельные. В норме глаз различает две точки, видимые под углом в одну минуту при достаточно ярком освещении.

*Зрительное поле* представляет область, видимую обоими глазами в тот момент, когда они и голова неподвижны. При таком условии левая половина зрительного поля проецируется на носовую половину сетчатки левого глаза и височную половину сетчатки правого глаза. Соответственно, правая половина зрительного поля проецируется на носовую половину сетчатки правого глаза и височную половину сетчатки левого глаза. Поскольку оптическая система глаза перевертывает изображение, верхняя половина зрительного поля проецируется на нижнюю половину сетчатки, а нижняя половина зрительного поля - на верхнюю половину сетчатки. Пространственные координаты зрительного поля сохраняются при переработке информации в зрительной коре *(ретинотопия* - рис. 1.3).

Подвижность глаз, позволяющая следить за перемещающимися объектами, обеспечивается сокращениями глазодвигательных мышц (двух косых и четырех прямых), причем оба глаза поворачиваются бинокулярно, т. е. содружественно. При рассмотрении близких предметов глазные оси сходятся (конвергенция глаз), а при рассмотрении далеких предметов - расходятся (дивергенция). При бинокулярном зрении каждая точка зрительного поля проецируется на соответствующие друг другу участки сетчатки обоих глаз, однако изображение на сетчатках левого и правого глаза немного различается, поскольку глаза занимают разную позицию по отношению к зрительному полю. Эта разница определяется как *поперечная диспарация,* она способствует преобразованию двумерного изображения на сетчатке в трехмерное изображение, создаваемое в процессе переработки зрительной информации в коре.

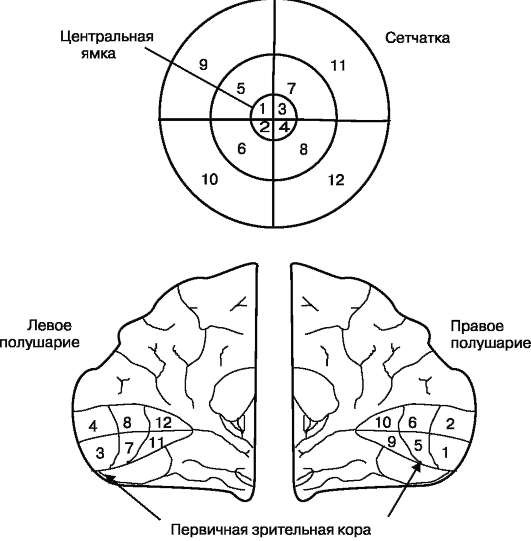


Рис.1.3. Ретинотопическая проекция сетчатки в первичную зрительную кору. Пространственное соотношение между объектами зрительного поля соблюдается в его проекции на соответствующие друг другу (корреспондирующие) области сетчатки каждого глаза (показаны цифрами). Афферентные сигналы от носовых половин сетчаток благодаря частичному перекресту волокон зрительных нервов поступают в противоположное полушарие. Афферентные сигналы от височных половин сетчаток попадают с помощью неперекрещивающихся волокон зрительных нервов в ипсилатеральное полушарие. В связи с этим в каждое полушарие поступает зрительная информация о противоположной ему половине зрительного поля и с сохранением его пространственных координат (принцип ретинотопии). При направленном на определенные объекты внимании световые лучи, отраженные от них, всегда фокусируются в центральной ямке. Поэтому центральная ямка и прилегающие к ней области сетчатки имеют наибольшую площадь представительства в первичной зрительной коре

Следящие движения глаз обеспечивают проекцию движущихся объектов на одну и ту же область сетчатки. При восприятии неподвижных объектов, имеющих многочисленные детали формы, а также при чтении происходят быстрые движения глаз, предназначенные для фиксации наиболее информативных деталей. Например, при восприятии человеческого лица фиксируются его контуры, глаза, рот, изображения которых глаз проецирует на *центральную ямку* - небольшое углубление диаметром около 3 мм в центре сетчатки, где разрешающая способность максимальна.

Глаза ежесекундно совершают около трех очень быстрых непроизвольных и субъективно не ощущаемых движений, которые называются *саккадами.* Необходимость саккад обусловлена свойством зрительной системы реагировать на появление или исчезновение стимула, тогда как на постоянную стимуляцию она отвечает слабо. Саккады смещают изображение на сетчатке, вызывая раздражение разных фоторецепторов. При проецировании постоянного изображения от миниатюрного проектора контактной линзы через несколько секунд в зрительном ощущении возникает сплошное серое поле. По истечении еще нескольких секунд восприятие проецируемого изображения восстанавливается, но затем снова исчезает, и т. д.

Преобразование энергии света в фоторецепторах

Пигментный эпителий задней стенки глаза поглощает излишки света и препятствует его отражению. К нему примыкает слой фоторецепторов, перед ним расположены слои горизонтальных, биполярных, амакриновых и ганглиозных клеток; аксоны последних образуют зрительный нерв. Инверсия (обратное расположение) клеток сетчатки препятствует прямому доступу света к фоторецепторам. Это препятствие преодолевается наличием в сетчатке центральной ямки: биполярные и ганглиозные клетки располагаются вокруг нее, а их относительно прозрачные безмиелиновые волокна не мешают прохождению света. В области центральной ямки кванты света без помех следуют к фоторецепторам, представленным преимущественно колбочками. При направленном внимании на определенный объект его изображение всегда фокусируется в центральной ямке для обеспечения максимальной остроты зрения.

Зрительный нерв образован аксонами ганглиозных клеток, отсутствие в этой области фоторецепторов делает ее нечувствительной к свету *(слепое пятно).* Быстрые движения глаз позволяют получать нужную информацию о любой области рассматриваемого изображения, и отсутствие сигналов от слепого пятна замещается информацией, поступившей от ближайших к нему фоторецепторов, поэтому пробел изображения на сетчатке не осознается.

В сетчатке каждого глаза около 130 млн клеток, среди них примерно 7 млн - колбочки, сосредоточенные преимущественно в центральной ямке, а остальные фоторецепторы представлены палочками. При слабом сумеречном освещении зрение обеспечивают палочки, способные возбуждаться вследствие поглощения всего лишь одного фотона: они образуют систему ночного зрения.

Колбочки активируются лишь при дневном или достаточно ярком искусственном освещении, они образуют *фотопическую систему* дневного зрения.

Фоторецепторы имеют три функциональные области:

1. наружный сегмент, обращенный к пигментному эпителию и содержащий в зрительных дисках светопоглощающий пигмент;
2. внутренний сегмент, в котором расположено клеточное ядро и происходят основные биохимические процессы;
3. пресинаптические окончания фоторецептора для выделения медиатора глутамата, действующего на биполярные клетки.

Зрительный пигмент палочек *родопсин* состоит из двух компонентов: молекулы ретиналя, образующейся из витамина А и способной поглощать свет, а также белковой молекулы опсина, включенной в мембрану зрительного диска. Ретиналь существует в темноте как 11-цисретиналь, энергия поглощенных фотонов превращает его в 11-трансизомер, что приводит к конформационным изменениям молекулы опсина. Вследствие этого родопсин превращается в нестабильный метародопсин, который распадается на ретиналь и опсин. Уменьшение концентрации родопсина изменяет активность вторичных посредников и величину мембранного потенциала фоторецептора. В темноте происходит ферментативный ресинтез расщепленного родопсина, для которого используется витамин А, поступающий в организм человека с пищей.

Родопсин наиболее чувствителен к электромагнитным волнам длиной около 500 нм, однако он поглощает волны почти всего светового диапазона. Это позволяет палочкам обеспечить только ахроматическое, т. е. черно-белое зрение и лишает их возможности различать цвет.

Колбочки содержат меньшее, чем палочки, количество зрительного пигмента, и для их возбуждения требуется энергия нескольких сотен фотонов. В сетчатке имеются три типа колбочек, различающихся между собой по составу аминокислот в опсине. Эти различия определяют специфическую чувствительность колбочек к световым волнам разной длины. Колбочки одного из трех типов максимально поглощают короткие световые волны с длиной 419 нм, что необходимо для восприятия синего цвета. Другой тип зрительного пигмента наиболее чувствителен к волнам средней длины и имеет максимум поглощения при 531 нм, он служит для восприятия зеленого цвета. Третий тип зрительного пигмента максимально поглощает длинные волны с максимумом при 559 нм, что позволяет воспринимать красный цвет. Наличие трех типов колбочек обеспечивает человеку восприятие всей цветовой палитры, в которой существует свыше 7 млн цветовых градаций.

В мембране фоторецепторов имеются катионные каналы, управляемые циклическим гуанозинмонофосфатом (цГМФ), который является вторичным посредником зрительного пигмента. В темноте концентрация цГМФ максимальна, управляемые им каналы открыты, и через них происходит ток катионов в клетку *(темновой ток).* В результате вхождения катионов мембрана деполяризуется, значение мембранного потенциала составляет около 40 мВ (рис.1.4). При таком значении мембранного потенциала фоторецепторы выделяет медиатор.

При поглощении света зрительный пигмент повышает активность фосфодиэстеразы - фермента, расщепляющего цГМФ. В результате уменьшения его концентрации катионные каналы закрываются, ток катионов внутрь клетки прекращается. Вследствие постоянного выхода из клеток ионов калия мембрана фоторецепторов гиперполяризуется приблизительно до -70 мВ. Возникающая при засветке фоторецептора гиперполяризация является его рецепторным потенциалом. В этом состоянии фоторецептора выделение медиатора прекращается.

Фоторецепторы образуют синапсы с биполярными клетками двух типов, различающимися по способу управления их хемозависимыми натриевыми каналами. В одних клетках под действием глутамата эти каналы открываются, в других - закрываются, что, соответственно, сопровождается деполяризацией или гиперполяризацией биполярной клетки. Биполярные клетки одного типа сосредоточены в центре рецептивного поля ганглиозной клетки сетчатки, клетки другого типа - на его периферии. Такое распределение создает антагонизм между центром и периферией рецептивного поля, заключающийся в том, что, если одна его часть возбуждается, то другая - тормозится.

При быстром переходе из темноты к свету возникает временное ослепление, исчезающее благодаря световой адаптации. Темновой ток катионов поддерживает высокую концентрацию кальция в фоторецепторах, что снижает активность гуанилатциклазы - фермента, стимулирующего образование цГМФ из гуанозинтри-фосфата. На свету ток катионов прекращается, но при низкой концентрации кальция растет активность гуанилатциклазы, что приводит к дополнительному синтезу цГМФ. В результате катионные каналы вновь открываются, и входящий ток кальция восстанавливает способность фоторецепторов реагировать на свет.

Способность различать окружающие предметы на некоторое время исчезает при быстром переходе от яркого света к темноте. Темновая адаптация обусловлена переключением зрительного восприятия с фотопической дневной системы на ночную. Темновую адаптацию палочек определяют медленные изменения функциональной активности белков, приводящие к повышению их чувствительности.

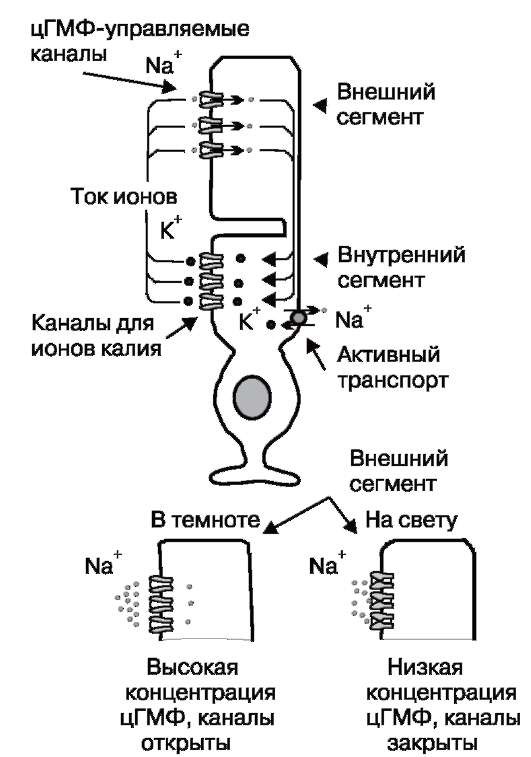


Рис. 1.4. Ток ионов через мембрану фоторецептора в темноте и на свету. Ионы натрия поступают в фоторецептор через катионные каналы внешнего сегмента, которые открываются при высокой концентрации цГМФ в темноте (темновой ток). Поступление в клетку ионов натрия вызывает деполяризацию мембраны фоторецептора до -40 мВ. На свету концентрация цГМФ уменьшается, что приводит к закрытию катионных каналов. Непрекращающийся выход ионов калия ведет к гиперполяризации мембраны, которая представляет собой рецепторный потенциал

Характеристика рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки

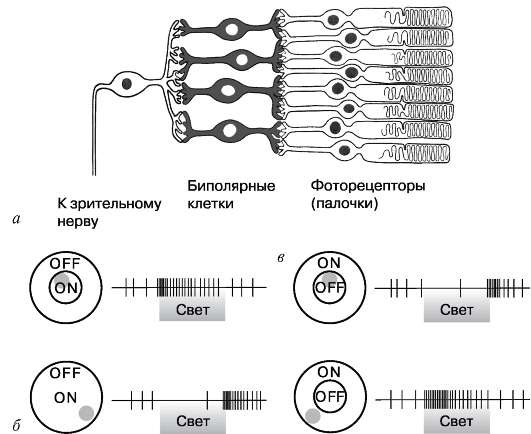
Потенциалы действия возникают в ганглиозных клетках сетчатки, импульсная активность которых определяется текущим состоянием фоторецепторов и биполярных клеток, входящих в округлое рецептивное поле ганглиозной клетки. Размер рецептивных полей и количество фоторецепторов в нем варьируют от минимального в области центральной ямки до наибольшего на периферии сетчатки. Малые рецептивные поля служат для различения мелких деталей наблюдаемых объектов под углом в несколько угловых минут. Большие рецептивные поля вмещают изображение всего объекта, воспринимаемого под углом в несколько угловых градусов (1° соответствует рецептивному полю на поверхности сетчатки с диаметром около 0,25 мм).

Для передачи сигналов от фоторецепторов к ганглиозной клетке имеются два пути: прямой и непрямой. Прямой путь начинается от фоторецепторов, расположенных в центре рецептивного поля и образующих синапс с биполярной клеткой, которая через другой синапс действует на ганглиозную клетку. Непрямой путь берет начало от фоторецепторов периферии рецептивного поля, которая с центром состоит в реципрокных отношениях: активация центра вызывает тормозное состояние периферии, и наоборот. Реципрокное торможение осуществляется с помощью горизонтальных и амакриновых клеток (латеральное торможение). Эти клетки способны также изменять относительные размеры центра и периферии рецептивного поля ганглиозной клетки, приспосабливая их к изменениям освещения.

Ганглиозные клетки слабо отвечают на равномерную диффузную засветку всего рецептивного поля, они реагируют на световой контраст, т. е. различную интенсивность засветки центра и периферии. Восприятие контраста между соседними поверхностями с разной освещенностью является наиболее информативным признаком изображения. Примерно половина ганглиозных клеток возбуждается действием света на центр рецептивного поля ганглиозной клетки и тормозится при действии светового стимула на периферию этого рецептивного поля. Такие клетки принято называть *on-нейронами.* Другая половина ганглиозных клеток возбуждается действием светового раздражителя на периферию рецептивного поля и тормозится в ответ на световую стимуляцию центра рецептивного поля - они получили название *off-нейронов* (рис.1.5). Рецептивные поля обоих типов в сетчатке представлены поровну, что обеспечивает восприятие любых контуров зрительного объекта.

Существование всего лишь трех типов колбочек в сетчатке глаза человека (трихромазия) обеспечивает всю полноту цветового восприятия. При наличии только одного типа колбочек (монохромазия) человек не способен различить ни один цвет и воспринимает окружающий мир в черно-белой градации, как при ночном зрении. При наличии только двух типов колбочек (дихромазия) цветовое восприятие ограничено. Возникновение монохромазии и дихромазии у человека обусловлено дефектами Х-хромосомы.

Три типа колбочек, поглощающих электромагнитные волны определенной длины (синий, зеленый, красный цвет), не кодируют информацию о цвете.



*Рис.* 1.5. Рецептивные поля ганглиозных клеток сетчатки с on- и off-центрами: *а* - рецептивное поле ганглиозной клетки образуют все фоторецепторы и биполярные клетки, имеющие с ней синаптические контакты. Ганглиозная клетка постоянно генерирует потенциалы действия, частота возникновения которых зависит от активности фоторецепторов и биполярных клеток, входящих в ее рецептивное поле; *б* - ганглиозная клетка рецептивного поля *on*-типа увеличивает частоту электрических разрядов в ответ на световое раздражение центра рецептивного поля и снижает свою электрическую активность при действии светового раздражителя на периферию рецептивного поля; *в* - ганглиозная клетка *off-типа* тормозится при действии света на центр ее рецептивного поля и увеличивает частоту нервных импульсов в ответ на раздражение периферии рецептивного поля.

Нейронный канал для передачи такой информации создается наличием антагонистичных (цветооппонентных) фоторецепторов в центре и на периферии рецептивного поля ганглиозной клетки. В сетчатке глаза человека имеются три типа объединения антагонистических фоторецепторов в одном рецептивном поле, которые представляют три цветооппонентные пары: красный - зеленый, синий - желтый, белый - черный.

В зависимости от расположения колбочек в рецептивном поле ганглиозной клетки последние подразделяются на широкополосные и противоцветные. Широкополосные ганглиозные клетки предназначены для фотопического черно-белого зрения. Они суммируют сигналы от колбочек, поглощающих красный и зеленый цвет и расположенных как в центре, так и на периферии рецептивного поля. Такое расположение колбочек не создает цветового антагонизма и не позволяет широкополосным клеткам дифференцировать цвет (рис. 1.6).

Концентрические противоцветные клетки возбуждаются при действии антагонистичных цветов на центр или периферию рецептивного поля. Две разновидности таких клеток различаются реакциями на действие красного и зеленого цвета на центр либо периферию рецептивного поля. Каждая из противоцветных клеток представляет нейронный канал, передающий информацию о действии красного либо зеленого цвета.

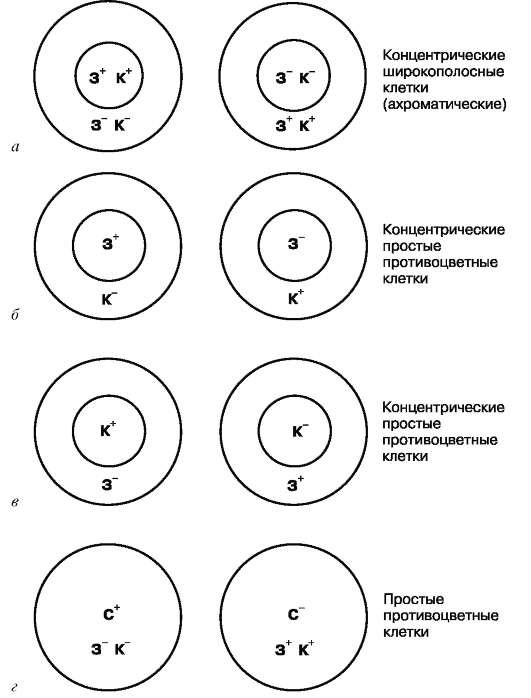


Рис. 1.6. Рецептивные поля ганглиозных клеток, образованные колбочками трех типов: *а* - концентрические широкополосные клетки имеют в своем рецептивном поле колбочки для восприятия красного (К) и зеленого (З) цветов. Колбочки обоих типов расположены в рецептивном поле так, что их входные сигналы суммируются независимо друг от друга, поэтому широкополосные ганглиозные клетки не передают информацию о цвете, а реагируют лишь на световой контраст между центром и периферией рецептивного поля как *on-* или *off-*нейроны; *б* - простые противоцветные клетки двух разновидностей, отвечающие на стимуляцию зеленым цветом центра или периферии рецептивного поля (красный цвет действует как антагонист зеленому); *в* - простые противоцветные клетки двух разновидностей, различающиеся по характеру ответа на действие красного цвета в центре или на периферии рецептивного поля (зеленый цвет действует как антагонист красному); *г* - колбочки, поглощающие короткие волны (синий цвет), находятся в антагонистических отношениях со входящими в общее рецептивное поле колбочками, поглощающими средние и длинные волны светового диапазона (зеленый и красный цвет)

Оппонентные отношения при восприятии синего и желтого цветов обеспечиваются объединением колбочек, поглощающих короткие волны (синий цвет), и комбинацией из колбочек, реагирующих на зеленый и красный цвет, что при смешении дает восприятие желтого цвета. Синий и желтый цвет оппонентны друг другу, сочетание в рецептивном поле колбочек, поглощающих эти цвета, позволяет противоцветной ганглиозной клетке передавать информацию о действии одного из них. Такой нейронный канал возбуждается синим или желтым цветом и тормозится оппонентным цветом.

Проводящие пути и переключательные центры зрительной системы

Независимая переработка информации о форме и глубине зрительного объекта, о его цвете и его движении осуществляется специализированными ганглиозными клетками, которые подразделяются на магноцеллюлярные (М-клетки) и парвоцеллюлярные (Р-клетки). В больших рецептивных полях М-клеток, состоящих преимущественно из палочек, проецируется цельное изображение крупных объектов: М-клетки регистрируют их грубые признаки и движение в зрительном поле. Клетки P-типа имеют малые рецептивные поля, состоящие преимущественно из колбочек и предназначенные для восприятия мелких деталей формы объекта или для восприятия цвета. Существование М- и P-типов ганглиозных клеток позволяет разделить информацию о разных качествах наблюдаемого объекта, которая перерабатывается независимо в параллельных путях зрительной системы.

Около миллиона аксонов ганглиозных клеток образуют зрительный нерв, входящий через зрительное отверстие в череп. Правый и левый зрительные нервы частично перекрещиваются: волокна от носовых половин сетчаток переходят на противоположную сторону, волокна от височных половин сетчаток следуют ипсилатерально. В результате частичного перекреста образуются правый и левый зрительные тракты, передающие информацию от противоположной половины зрительного поля нейронам латерального коленчатого тела.

В каждом латеральном коленчатом теле формируются нейронные карты противопо-ложной половины зрительного поля. Рецептивные поля нейронов латерального коленчатого тела имеют округлую форму с центрами on- или of-типа и антагонистичной по отношению к центру периферией. Нейроны латерального коленчатого тела получают от сетчатки не более 20 % афферентных входов, а остальные афференты представлены в основном нейронами ретикулярной формации и коры и предназначены для регуляции передачи сигналов к коре.

Переработка зрительной информации в коре

Каждый участок проекционной коры (затылочные доли полушарий, поле 17 или V1) получает информацию от определенной области сетчатки, на которой проецируется противоположная полушарию половина зрительного поля (ретинотопическая организация). При рассматривании той или иной части зрительного поля глаза человека устанавливаются так, чтобы наиболее важные для восприятия детали объекта проецировались на центральную ямку. Поэтому проекция центральной ямки и ее окружения занимает около половины зрительной коры. Информация о форме, цвете и движении наблюдаемых объектов поступает от P- и М-клеток сетчатки в разные слои первичной зрительной коры: на этом этапе переработки она обрабатывается раздельно.

Нейроны латерального коленчатого тела возбуждают звездчатые клетки соответствующей кортикальной колонки (входные нейроны), отростки которых конвергируют к так называемому *простому пирамидному нейрону* этой же колонки. Рецептивное поле последнего составлено из нескольких округлых рецептивных полей нейронов предыдущего уровня и имеет форму прямоугольника (рис.1.7). В нем существуют антагонистичные on- и of-зоны, а наиболее эффективным раздражителем простых нейронов является проекция на соответствующий участок сетчатки световой грани (светлой полосы на темном фоне, темной линии на светлом фоне, контраст между темной и светлой плоскостью). В кортикальной колонке зрительной коры имеется около 20 популяций простых нейронов, различающихся чувствительностью к определенному углу наклона световой грани. Этого достаточно для восприятия контуров зрительных объектов любой сложности в пределах 360°.

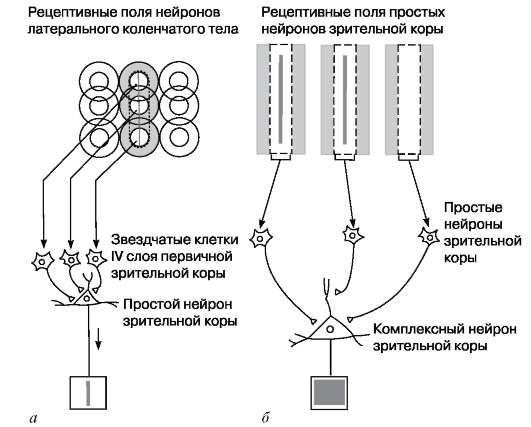


Рис. 1.7. Рецептивные поля нейронов разных иерархических уровней зрительной системы :*а* - нейроны латерального коленчатого тела имеют округлые рецептивные поля с onили of-центрами, подобные рецептивным полям ганглиозных клеток. Конвергенция нейронов латерального коленчатого тела к простым нейронам проекционной зрительной коры (опосредованная звездчатыми клетками) формирует их рецептивные поля прямоугольной формы при максимальной чувствительности к определенному углу наклона линейного стимула; *б* - конвергенция простых нейронов зрительной коры к комплексным нейронам создает рецептивное поле последних, в котором угол наклона линейных стимулов не имеет значения

Наряду с простыми нейронами в той же кортикальной колонке имеются *комплексные нейроны,* получающие афферентную информацию от нескольких простых нейронов и от входных клеток коры. Рецептивные поля комплексных нейронов больше, чем у простых нейронов, а линейная ориентация стимулов не имеет решающего значения: самым значимым раздражителем для них служит движение грани или светового контура через рецептивное поле. Более половины комплексных нейронов глазодоминантны, т. е. сильнее реагируют на раздражение одного глаза, каждый из которых поставляет чуть отличающуюся информацию в связи с поперечной диспарацией. Глазодоминантные нейроны обеспечивают бинокулярное зрение, необходимое для определения пространственной глубины наблюдаемых объектов.

Анализ информации о цвете в зрительной коре осуществляют сосредоточенные в виде так называемых капель *(blobs)* двойные противоцветные клетки, получающие информацию от простых противоцветных клеток сетчатки. Двойные противоцветные клетки возбуждаются или тормозятся при попадании одного цвета в центр рецептивного поля, а антагонистичного цвета - на периферию. Первичная зрительная кора осуществляет только промежуточную переработку информации о цвете, цветовое восприятие происходит с участием других структур мозга.

В формировании зрительного восприятия у человека участвуют свыше 30 регионов коры. Представление о форме и цвете наблюдаемых объектов создается при обязательном участии коры нижних височных долей, а об их пространственном размещении - при участии заднетеменной коры (поля 5, 7). Окончательное объединение компонентов зрительной информации осуществляют ассоциативные области коры.

## 1.2. СЛУХОВАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

Функция слуховой системы состоит в формировании слуховых ощущений человека в ответ на действие звуковых волн.

Психофизические характеристики звуковых сигналов

Звуковые волны представляют собой механические смещения молекул воздуха

(или иной упругой среды), передаваемые от источника звука со скоростью около 343 м/с при 20 °С. Правильно чередующиеся участки сжатия и разрежения молекул упругой среды можно представить в виде синусоид, различающихся по частоте и амплитуде. При суперпозиции звуковых волн с различными частотами и амплитудами образуются комплексные волны. Физическим понятиям амплитуды, частоты и комплексности соответствуют ощущения *громкости, высоты* и *тембра звука* (рис. 1.8). Синусоидальные колебания одной частоты вызывают ощущение определенной высоты звука (чистый тон). Комплексные тоны состоят из *основного тона* (самая низкая частота колебаний) и определяющих тембр *обертонов* или гармоник, представляющих более высокие частоты, кратные основной. Индивидуальное сочетание комплексных волн определяет характерный тембр человеческого голоса или музыкального инструмента. Слуховая система человека различает высоту звука лишь у периодических звуковых сигналов, тогда как раздражители, состоящие из беспорядочного сочетания частотных и амплитудных компонентов, воспринимаются как шум.

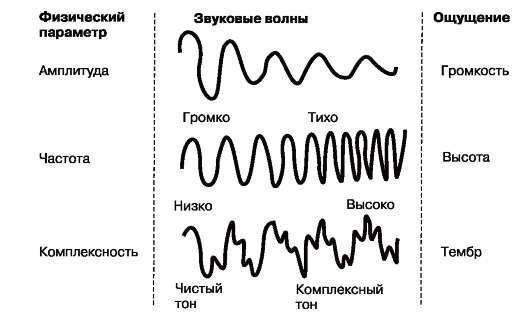


Рис. 1.8. Соотношение физических параметров звуковых раздражителей с субъективными ощущениями человека. Уменьшение амплитуды звуковых волн субъективно воспринимается как уменьшение громкости звука. Увеличение частоты звуковых волн субъективно оценивается как повышение высоты звука. Комплексные звуковые волны, образованные суперпозицией нескольких волн, формируют субъективное восприятие тембра звука

Дети воспринимают звуковые волны от 16 до 20000 Гц, с возрастом диапазон частотного восприятия суживается в связи с утратой чувствительности к самым высоким звукам. Независимо от возраста человек легче всего воспринимает звуковые волны в диапазоне от 100 до 2000 Гц, что соответствует звукам человеческой речи и звучанию музыкальных инструментов. Чувствительность слуховой системы к минимальному изменению высоты звука определяется как разностный порог частоты. В диапазоне примерно 1000 Гц порог различения частот составляет около 3 Гц, т. е. изменение частоты звуковых волн на 3 Гц в большую или меньшую сторону человек замечает как повышение или понижение звука.

Амплитуда звуковых волн пропорциональна звуковому давлению - силе сжатия, действующей на перпендикулярно расположенную к ней площадь. Акустическим эталоном, близким к абсолютному порогу слухового восприятия, принято считать 2 х10-

5 2 Н/м , а сравнительной единицей измерения громкости, выражаемой в логарифмической шкале, служит децибел (дБ). Громкость измеряется в децибелах как 20lg(Px/ Po), где *Px*- действующее звуковое давление, а *Po*- эталонное давление. Также в децибелах принято измерять интенсивность различных источников звука, понимая под интенсивностью звука мощность или плотность звуковых волн в единицу времени. Сравнительная характеристика интенсивности некоторых источников звука представлена в табл. 1.1. Таблица 1.1. Интенсивность некоторых источников звука

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| Интенсивность  (Вт/м2) | Уровень интенсивности (дБ) | Качественная субъективная оценка | Источник звука |
| 10-11 | 10 | Едва слышно | Спокойное дыхание |
| 10-10 | 20 | Очень тихо | Шелест листвы |
| 10-9 | 30 | Тихо | Перелистывание книги |
| 10-8 | 40 | Умеренно | Тихая контора |
| 10-7 | 50 | То же | Домашняя обстановка |
| 10-6 | 60 | « | Обычный разговор |
| 10-5 | 70 | « | Лектор |
| 10-4 | 80 | Шумно | Уличный транспорт |
| 10-3 | 90 | Очень шумно | Близко идущий поезд |
| 10-2 | 100 | То же | Пожарная сирена |
|  | 110 | Невыносимо | Взлет авиалайнера |
| 10 | 120 | Болевое ощущение | Разрыв артиллерийского снаряда |
| Субъективно воспринимаемая громкость звучания зависит не только от уровня | | | |

звукового давления, но и от частоты звукового стимула. Чувствительность слуховой системы максимальна для раздражителей с частотами от 500 до 4000 Гц, при других частотах она снижается.

Периферическая часть слуховой системы

Расположение ушных раковин и их рельеф помогают локализовать источник звука*(ототопика).* Наружный слуховой проход ведет к барабанной перепонке, коллагено-вые волокна которой колеблются с частотой действующих звуковых волн.

Полость среднего уха соединяется евстахиевой трубой с носоглоткой, что позволяет при глотательных движениях выравнивать давление в среднем ухе по атмосферному давлению. Три подвижно сочлененные слуховые косточки (молоточек, наковальня и стремечко) передают колебания от барабанной перепонки к овальному окну, которое ведет в вестибулярную часть внутреннего уха (рис. 1.9). Слуховые косточки образуют рычаг, увеличивающий силу колебаний, передаваемых из воздушной среды среднего уха в заполненную жидкостью полость внутреннего уха. Усилению колебаний способствует и соотношение между площадью барабанной перепонки и овального окна, равное 20 : 1. При высоких значениях звукового давления амплитуда колебаний слуховых косточек уменьшается вследствие рефлекторного сокращения двух мышц *(m. tensor tympani* и *m. stapedius),* прикрепленных к рукоятке молоточка и стремечку. Это средство приспособления слуховой системы к действию звуков высокой интенсивности.

Внутреннее ухо: в пирамиде височной кости имеется сложной формы полость (костный лабиринт), составными частями которой являются преддверие, улитка и полукружные каналы. В костном лабиринте как в футляре размещен перепончатый лабиринт, его полость заполнена жидкостью *(эндолимфа),* а сам он взвешен в наружной жидкости*(перилимфа),* отличающейся по составу от внутренней.

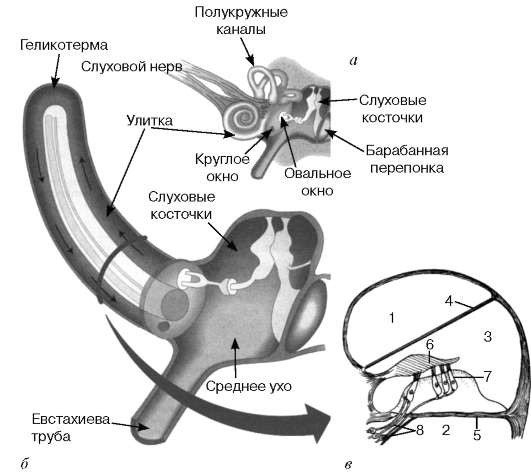
с

Рис. 1.9. Схема среднего и внутреннего уха:

*а* - строение среднего и внутреннего уха: колебания барабанной перепонки сообщаются слуховым косточкам, которые передают их во внутреннее ухо через овальное окно; *6* - улитка показана в развернутом виде: колебания перилимфы вестибулярной лестницы сообщаются через геликотрему перилимфе барабанной лестницы, заставляя колебаться основную мембрану; *в* - поперечный разрез кортиева органа: 1 - вестибулярная лестница; 2 - барабанная лестница; 3 - средняя лестница (перепончатый канал улитки); 4 - вестибулярная мембрана; 5 - основная мембрана; 6 - покровная пластинка; 7 - волосковые клетки; 8 - первичные сенсорные нейроны

Слуховой частью лабиринта является улитка, которая представляет спираль из двух с половиной завитков, закрученных вокруг полого костного веретена. В нем расположены тела чувствительных нейронов, образующие спиральный ганглий. Периферические отростки нейронов спирального ганглия образуют синапсы с вторичными рецепторами улитки (волосковыми клетками), а центральные - составляют слуховой нерв. Перепончатый лабиринт улитки имеет трехгранную форму, его дно образовано основной или базилярной мембраной, крыша - вестибулярной или рейснеровой мембраной. Заполненная перилимфой полость под базилярной мембраной называется барабанной лестницей, а полость над вестибулярной мембраной - вестибулярной лестницей: обе полости сообщаются у вершины улитки посредством тонкого прохода - геликотремы. Собственная полость перепончатого лабиринта заполнена эндолимфой и называется средней лестницей.

На базилярной мембране расположен *кортиев орган,* состоящий из нескольких рядов волосковых рецепторных клеток, поддерживаемых опорным эпителием. Около 3500 волосковых клеток образуют внутренний ряд (внутренние волосковые клетки), а приблизительно 12-20 тысяч наружных волосковых клеток образуют три, а в области верхушки улитки - пять продольных рядов. На обращенной в полость перепончатого лабиринта поверхности волосковых клеток имеются покрытые плазматической мембраной чувствительные волоски - стереоцилии. Волоски соединены с цитоскелетом, их механическая деформация ведет к открытию катионных каналов мембраны и возникновению рецепторного потенциала волосковых клеток. Над кортиевым органом имеется желеобразная покровнаямембрана*,* верхушки стереоцилий наружных волосковых клеток погружены в вещество покровной мембраны.

Преобразование энергии звуковых волн во внутреннем ухе

Различия ионного состава эндолимфы, содержащей около 155 ммоль/л ионов калия, и перилимфы с высокой концентрацией ионов натрия (около 140 ммоль/л) создают между ними разность потенциалов около +80 мВ, которая называется *эндокохлеарным потенциалом.* Мембранный потенциал покоя волосковых клеток составляет около -80 мВ, в результате между вне- и внутриклеточной средой рецепторных клеток существует разность потенциалов порядка 160 мВ. Столь значительная разность потенциалов способствует возбуждению волосковых клеток даже при действии слабых звуковых сигналов, вызывающих незначительные колебания базилярной мембраны.

Звуковые волны вызывают колебания барабанной перепонки и слуховых косточек, которые передаются через овальное окно перилимфе вестибулярной лестницы. Через геликотрему (отверстие на вершине улитки) колебания распространяются на барабанную лестницу, отделенную от полости среднего уха круглым окном. Оно закрыто тонкой и упругой мембраной, повторяющей колебания перилимфы. Звуковая волна распространяется по вестибулярной лестнице к геликотреме практически мгновенно (примерно за 2 × 10-5 секунды). Улитковый ход смещается в направлении барабанной лестницы, покровная мембрана сдвигается относительно кортиева органа и деформирует пучки стереоцилий волосковых клеток. В результате в волосковых клетках возникает рецепторный потенциал, и они выделяют медиатор, возбуждающий окончания первичных сенсорных нейронов.

Движение жидкости внутреннего уха можно вызвать посредством костного проведения звуковых волн. Так, например, звуковые колебания камертона можно услышать, если поставить его ножку на сосцевидный отросток височной кости или на темя. Использование костных телефонов, установленных за ушными раковинами, основано на костном проведении звука.

Вблизи овального окна жесткость основной мембраны приблизительно в 100 раз выше, чем в завитках улитки, поэтому бегущие волны распространяются у овального окна с максимальной скоростью и с минимальной амплитудой. Далее жесткость мембраны уменьшается, амплитуда колебаний возрастает, но вблизи геликотремы гасится сопротивлением жидкости. Между точками возникновения и затухания бегущей волны создается *амплитудный максимум,* в области которого происходит возбуждение волосковых клеток.

Место возникновения амплитудного максимума определяется частотой действующих волн звукового диапазона: чем больше частота, тем ближе к овальному окну создается амплитудный максимум, и наоборот. Поэтому высокочастотные волны (высокие звуки) возбуждают рецепторы, расположенные у овального окна, при действии звуковых волн меньшей частоты возбуждаются другие рецепторы улитки (тонотопическая организация). Область вершины улитки предназначена для возбуждения самыми низкими частотами слухового диапазона.

Вследствие тонотопической организации каждый участок улитки оказывается специфически чувствительным к определенной частоте звуковых колебаний, которая называется *характеристической.* На звуковые волны иных частот волосковые клетки данного участка не реагируют, поскольку при других частотах амплитудный максимум формируется в других участках основной мембраны. Рецепторные потенциалы волосковых клеток отражают не только значение амплитуды, но также крутизну нарастания волн и интервалы между ними, что предоставляет дополнительные характеристики действующего звукового сигнала.

Кодирование информации в окончаниях слухового нерва

Слуховой нерв состоит из 30-40 тысяч волокон, в 90 % несущих сигналы от внутренних волосковых клеток. Нейрон спирального ганглия контактирует только с одной внутренней волосковой клеткой, а она имеет синапсы с 10-20 нейронами, образующими канал отправки информации о характеристической частоте звука на следующий уровень слуховой системы. Волокна слухового нерва имеют фоновую активность (50-100 Гц), которая увеличивается при повышении уровня звука. Таким образом, частота нервных импульсов кодирует информацию об интенсивности звукового давления. Дополнительное кодирование информации об уровне звука происходит при возбуждении высокопороговых нейронов спирального ганглия, реагирующих на интенсивное звуковое давление.

В восприятии характеристической частоты участвуют около 150 наружных волосковых клеток, передающих возбуждение 10-15 сенсорным нейронам. Наружные волосковые клетки являются не только рецепторами, но также эффекторами, получающими в составе слухового нерва эфферентные волокна от верхнеоливарного ядра. В ответ на действие звукового стимула в наружных волосковых клетках возникают сокращения актиновых филаментов, происходящие с частотой звукового сигнала и способствующие его усилению.

Проводящие пути и переключательные ядра слуховой системы

Центральные отростки нейронов спирального ганглия образуют две ветви: к вентральному и дорсальному улитковым (кохлеарным) ядрам продолговатого мозга (рис.

1.10). В каждом из этих ядер тонотопически представлена проекция кортиева органа. Нейроны дорсального ядра образуют проекцию на верхнее ядро оливы противоположной стороны, а нейроны вентрального ядра - на ипсилатеральные и контралатеральные верхние ядра олив. Перекрест нервных волокон обеспечивает передачу акустической информации на противоположную каждому уху сторону мозга.

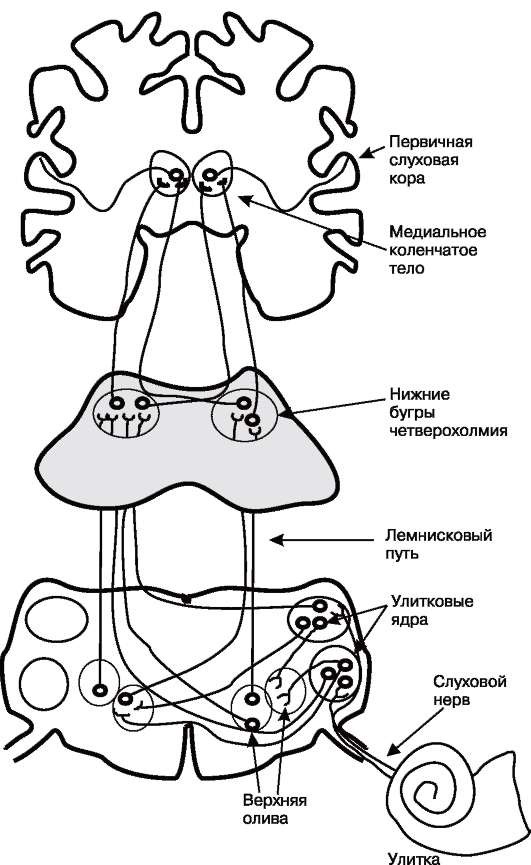


Рис. 1.10. Упрощенная схема проводящих путей и переключательных ядер слуховой сенсорной системы. Сенсорные нейроны второго порядка расположены в улитковых (кохлеарных) ядрах, в каждом ядре имеется собственное тонотопическое представительство кортиева органа. Нейроны улитковых ядер образуют ипсилатеральные и контрлатеральные проекции на ядра верхней оливы, здесь происходит бинауральный анализ звуковых сигналов и сохраняется тонотопия . В нижних буграх четверохолмия существуют нейронные переключения, необходимые для ориентировочных реакций на звуковые стимулы. В медиальном коленчатом теле фоновая активность нейронов изменяется в соответствии с афферентными сигналами, и происходит анализ их временных характеристик. Слуховая кора расположена в 41-м и 42-м полях, кортикальные колонки в ней упорядочены тонотопически

В ядрах верхних олив большинство нейронов возбуждается бинаурально, т. е. в ответ на сигналы, поступающие как от ипсилатерального, так и от контралатерального уха. Однако часть имеющихся в этих ядрах нейронов реагирует на сигналы, поступившие только от одного уха, и тормозится сигналами от противоположного уха. Эти нейроны обеспечивают сравнительный анализ сигналов, возникающих с левой или правой от человека стороны, что необходимо для пространственной ориентации.

Нейроны верхнеоливарного ядра образуют проекцию на верхние бугры четверохолмия, куда одновременно поступает и зрительная информация. Это позволяет создать трехмерную карту слухового пространства и определить пространственное положение источника звука. Благодаря бинауральному слуху человек определяет источники звука, находящиеся в стороне от средней линии, поскольку звуковые волны раньше действуют на ближнее к этому источнику ухо.

Большая часть аксонов верхних оливарных ядер проходит в составе латерального лемнискового пути к нижним буграм четверохолмия, где замыкается рефлекторная дуга ориентировочного рефлекса. В нижних буграх четверохолмия имеются нейроны, которые возбуждаются только частотными модуляциями тона, т. е. повышением или понижением высоты действующего звукового сигнала. Другие нейроны этих переключательных ядер активируются только изменениями амплитуды звуковой волны, т. е. увеличением или уменьшением громкости звукового сигнала. Большинство переключательных нейронов нижнего двухолмия образуют проекцию на медиальное коленчатое тело, представляющее следующий иерархический уровень слуховой системы.

Медиальное коленчатое тело является последним переключательным ядром слуховой системы на пути к коре. Его нейроны расположены тонотопически и образуют проекцию в слуховую кору. Некоторые нейроны медиального коленчатого тела активируются в ответ на возникновение либо на окончание сигнала, другие реагируют только на частотные или амплитудные его модуляции, имеются нейроны, способные постепенно увеличивать активность при неоднократном повторении одного и того же сигнала.

Переработка сенсорной информации в слуховой коре

Кортикальные колонки первичной слуховой коры (поле 41) расположены тонотопически в соответствии с частотами слухового диапазона. Они содержат нейроны, которые избирательно реагируют на звуки различной продолжительности, на повторяющиеся звуки, на шумы с широким частотным диапазоном. В результате происходит объединение информации о высоте, интенсивности тона и временных интервалах между отдельными звуками.

Вслед за простыми нейронами кортикальной колонки в переработку информации включаются комплексные нейроны, избирательно реагирующие только на узкий диапазон частотных или амплитудных модуляций звука. Специализация нейронов позволяет создавать целостные слуховые образы с характерными только для них сочетаниями элементарных компонентов раздражителя. Такие сочетания фиксируются в памяти, что позволяет сравнивать новые акустические стимулы с прежними. В слуховой коре имеются комплексные нейроны, для которых самым сильным раздражителем является человеческая речь, восприятие которой требует участия многих регионов коры, расположенных за пределами слуховой сенсорной системы.

## 1.3. ВЕСТИБУЛЯРНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

Вестибулярная система обеспечивает мозг информацией о положении головы, действии гравитации и сил, вызывающих линейные или угловые ускорения. Получаемая от вестибулярной системы информация необходима для поддержания равновесия, т. е. устойчивого положения тела в пространстве, и для пространственной ориентации человека. Особенность вестибулярной системы состоит в том, что значительная часть перерабатываемой в ней информации используется для автоматической регуляции указанных функций и осуществляется бессознательного контроля. Адекватными раздражителями вестибулярной системы являются гравитация и силы, сообщающие телу линейное или угловое ускорение. Вестибулярная система взаимодействует со зрительной и соматосенсорной системами; три эти системы дополняют друг друга.

Вестибулярный аппарат

В костных лабиринтах пирамид височных костей имеются перепончатые лабиринты, заполненные вязкой жидкостью эндолимфой (рис.1.11). Лабиринт образован двумя *отолитовыми органами* и тремя *полукружными каналами,* расположенными в трех плоскостях: горизонтальный канал, передний вертикальный канал - во фронтальной плоскости и задний вертикальный канал - в сагиттальной плоскости. Каналы соединяются в полости преддверия *(vestibulum),* где они расширяются в виде ампул. В ампулах имеется рецепторный эпителий, выступающий внутрь в форме гребня или кристы. Каждая криста покрыта купулой, представляющей аморфное желеобразное вещество, скрепленное фибриллярными волокнами. При угловых ускорениях происходит инерционный сдвиг эндолимфы, смещающей купулу. Деформация погруженных в купулу рецепторов приводит к образованию рецепторного потенциала.

В полости преддверия имеются два расширения: *мешочек (sacculus)* и *маточка (utriculus),* сообщающиеся между собой с помощью Y-образного протока и представляющие собой отолитовые органы. Рецепторный эпителий расположен в них на возвышениях - макулах, покрытых отолитовой мембраной, которая содержит множество мелких, но тяжелых кристаллов карбоната кальция (отолиты или отокинии). Макула маточки расположена в горизонтальной плоскости, а макула мешочка - в вертикальной (при вертикальном положении головы). При изменении положения тела (головы) или действии на человека линейного ускорения отолитовые мембраны сдвигаются относительно макул, а вследствие этого раздражаются вторичные рецепторные клетки.

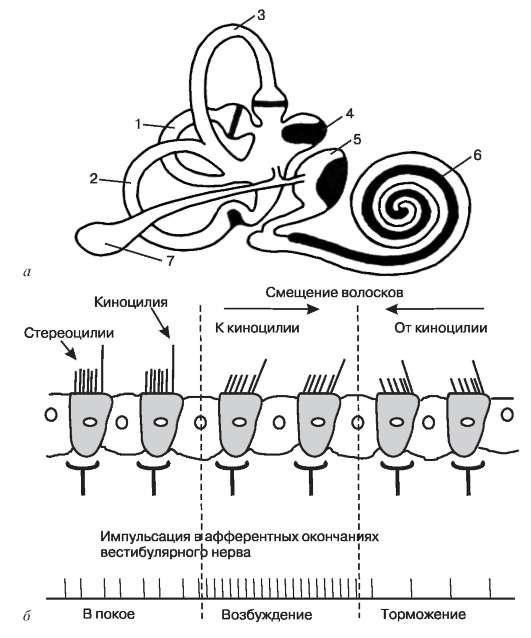


Рис. 1.11. Вестибулярная сенсорная система: *а* - схема перепончатого лабиринта, рецепторные области выделены черным цветом: 1 - горизонтальный канал; 2 - задний вертикальный канал; 3 - передний вертикальный канал; 4 - маточка; 5 - мешочек; 6 - канал улитки; 7 - эндолимфатический мешок; *б* - волосковые рецепторные клетки вестибулярного аппарата: показана зависимость между направлением смещения волосков и активностью клеток.

Таким образом, устройство вестибулярного аппарата обеспечивает возбуждение рецепторных клеток под действием силы тяжести и прямолинейного ускорения (макулы мешочка и маточки) и вследствие угловых ускорений (купулы полукружных каналов).

Возбуждение рецепторов вестибулярного аппарата

Волосковые клетки макул и купул являются вторичными механорецепторами, образующими синапсы с нейронами вестибулярного ганглия. Каждый рецептор имеет пучок из 40-80 волосков - стереоцилий, достигающих в длину 50 мкм, а также расположенный эксцентрично по отношению к стереоцилиям самый длинный волосок – киноцилию. Если пучок стереоцилий наклоняется под влиянием механического стимула в сторону киноцилии, рецептор деполяризуется, а при отклонении стереоцилий от киноцилии происходит гиперполяризация мембраны рецептора. Вследствие этого при сгибании пучка стереоцилий в одном направлении волосковая клетка возбуждается, а при сгибании этого же пучка в противоположном направлении - тормозится, т. е. у каждой волосковой клетки выявляются два функциональных полюса. Направление функцио-нальной поляризации изменяется от одной клетки к другой, а рецепторный эпителий в целом содержит комплект клеток, способных отвечать на стимулы, действующие в любом возможном направлении.

Нейроны вестибулярного ганглия, образующие синапсы на основании рецепторов, обладают спонтанной фоновой активностью, характер которой меняется под влиянием медиаторов волосковых клеток, предположительно глутамата и/или ГАМК. Рецептивные поля нейронов относительно невелики, они состоят в среднем из трех волосковых клеток ампул полукружных каналов или 4-6 рецепторов макул маточки или мешочка.

Адекватным раздражителем рецепторов отолитовых органов является сила тяжести, которая при наклоне головы смещает отолитовую мембрану, а та сгибает стереоцилии рецепторов, что вызывает возникновение рецепторного потенциала. В зависимости от направления и степени наклона головы сильнее других возбуждаются рецепторы, чья функциональная поляризация соответствует направлению наклона. Изменившееся соотношение возбужденных и заторможенных рецепторов вызывает адекватное изменение фоновой активности нейронов вестибулярного ганглия и рефлекторное перераспределение тонуса скелетных мышц, обеспечивающее сохранение вертикального положения тела. Подобный механизм регуляции используется при любом отклонении положения тела от вертикальной оси, например, при спортивной или профессиональной деятельности, случайном падении, использовании аттракционов (качели, американские горки).

Макула мешочка при вертикальном положении тела (головы) расположена в вертикальной плоскости, ее отолитовая мембрана сдвигается при действии на человека линейных ускорений. В зависимости от направления линейного ускорения возбуждаются чувствительные именно к нему рецепторы. Наличие нескольких популяций рецепторов, различающихся функциональной поляризацией, дает возможность воспринимать информацию о линейных перемещениях в любом направлении. Чувствительность рецепторов позволяет человеку ощутить прямолинейное ускорение, превысившее 2 см/с2, и наклон головы в сторону всего на 1°.

Адекватным раздражителем рецепторов полукружных каналов является угловое ускорение. При вращении человека в кресле вокруг вертикальной оси реагируют рецепторы горизонтального канала. Раздражение возникает в начале вращения, когда инертная неподвижная эндолимфа смещает купулу в противоположную вращению сторону. При остановке вращения перемещение эндолимфы продолжается, что вызывает смещение купулы в сторону прекратившегося движения. Таким образом, при смещении купулы стереоцилии сгибаются вначале в одном направлении, что сопровождается деполяризацией волосковых клеток, а затем - в противоположном направлении, что вызывает гиперполяризацию рецепторов. Соответственно этому волосковая клетка увеличивает или уменьшает выделение медиатора, действующего на окончание нейрона вестибулярного ганглия, что повышает или понижает его фоновую активность. В ответ на поступившую в ЦНС информацию происходит адекватное перераспределение тонуса мышц.

При вращении человека вокруг осей, перпендикулярных фронтальной или сагиттальной плоскостям, аналогичная активация рецепторов происходит в переднем или заднем вертикальных полукружных каналах. Вращение вокруг какой-либо диагональной оси вызывает движение эндолимфы в двух каналах одновременно, соответственно реагируют рецепторы, расположенные в купулах обоих каналов. Наличие в вестибулярном аппарате трех полукружных каналов обеспечивает человеку восприятие вращения и поворотов головы в любой плоскости трехмерного пространства. Сенсорная чувствительность вестибулярной системы позволяет ощущать угловые ускорения, достигшие значения 2/с2.

Центральная часть вестибулярной системы

Аксоны нейронов вестибулярного ганглия следуют к вестибулярным ядрам: верхнему (ядро Бехтерева), нижнему (ядро Роллера), латеральному (ядро Дейтерса) и медиальному (ядро Швальбе). Эти ядра объединены в функциональный комплекс, принимающий афферентную информацию от вестибулярных ганглиев и проприоцепторов мышц шеи. Вестибулярные ядра являются подкорковыми центрами позотонических и статокинетических рефлексов (регуляция равновесия), глазодвигательных рефлексов (зрительное наблюдение окружающего мира) и опосредованных через гипоталамус вестибуловисцеральных реакций, с механизмом которых связаны проявления кинетозов - морской болезни, проявляющейся головокружением и тошнотой.

Осознаваемое восприятие положения головы у человека происходит в результате последовательной переработки информации вначале в вестибулярных ядрах, затем в задних вентральных ядрах таламуса, образующих проекцию к постцентральным извилинам. Кроме того, информация доставляется в проекционную кору непрямым путем: от вестибулярных ядер в мозжечок, а из него - к вентролатеральным ядрам таламуса и проекционной коре. Первичная проекционная область вестибулярной чувствительности размещена в задней центральной извилине преимущественно на одноименной с вестибулярным аппаратом стороне тела. Еще одна проекция, отличающаяся двусторонним представительством вестибулярной чувствительности, имеется во вторичной моторной коре. Осознание пространственного расположения и схемы тела происходит с участием заднетеменных регионов коры (поля 5 и 7), где осуществляется интеграция вестибулярной, зрительной и соматосенсорной чувствительности человека.

## 1.4. ВКУСОВАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

Функция вкусовой системы состоит в оценке качества пищи и распознании отвергаемых веществ. Адекватными раздражителями вкусовых рецепторов служат молекулы органических или неорганических веществ, которые поступают в полость рта и связываются с вторичными хеморецепторами языка и ротовой полости. Передачу сигналов от вкусовых рецепторов в центральную нервную систему осуществляют афферентные волокна IX, VII и Х черепных нервов (рис. 1.12).

Вкусовая рецепция

Сосочки языка содержат около 2000 вкусовых почек, состоящих из 30-60 клеток, среди которых различают рецепторные (5-7 %), опорные и базальные. Продолжительность жизни рецепторной клетки составляет 10-12 дней, разрушенные клетки заменяются новыми, образующимися из делящихся базальных клеток и устанавливающими точно такие же, как у своей предшественницы, синаптические контакты с 1-6 отростками первичного сенсорного нейрона, поэтому специфичность вкусовой чувствительности рецепторов после регенерации не изменяется.

Микроворсинки рецепторных клеток имеют специфические участки связывания химических молекул. Вследствие взаимодействия с химическим веществом в чувствительной к нему клетке возникает рецепторный потенциал. У человека различают пять вкусовых ощущений (субмодальностей): сладкое, кислое, соленое, горькое и *umami* (японск., пряное). Различия определяются свойствами действующих на рецепторы химических молекул и специфическими для разных веществ механизмами активации рецепторов.

Действие на рецепторную клетку молекул со сладким вкусом активирует систему аденилатциклазы - цАМФ, закрывающую мембранные каналы калия, что приводит к деполяризации клетки. Вещества с горьким вкусом активируют:

1. фосфолипазу С - инозитол-3-фосфат, что приводит к выходу кальция из внутриклеточного депо с последующим выделением медиатора;
2. специфический G-белок гастдуцин, регулирующий внутриклеточную концентрацию цАМФ.

Молекулы с соленым вкусом способствуют открытию натриевых каналов и деполяризации вкусовой клетки. Вещества, обладающие кислым вкусом, закрывают мембранные каналы для ионов калия, что ведет к деполяризации рецепторной клетки.

Большинство вкусовых клеток полимодальны, поскольку содержат несколько специфических участков связывания для разных химических молекул. В связи с этим строгой зависимости между химической природой вещества и вкусовым ощущением нет. Величина рецепторного потенциала вкусовой клетки зависит от вкусового качества и концентрации действующего химического вещества. Возникновение рецепторного потенциала приводит к выделению медиатора, возбуждающего афферентное волокно первичного сенсорного нейрона. Возникшие в афферентных волокнах нервные импульсы проводятся к ядрам одиночных пучков продолговатого мозга.

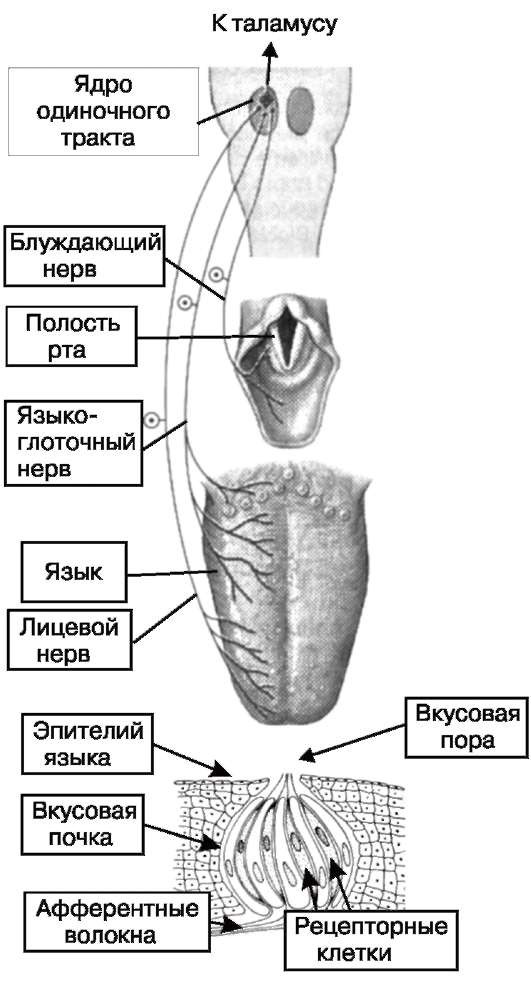


Рис. 1.12. Рецепторы и афферентные пути вкусовой системы. Рецепторные клетки вкусовой почки имеют ворсинки, выступающие во вкусовую пору. Они реагируют на присоединение химических веществ изменением количества медиатора, действующего на афферентные волокна нейронов первого порядка. Афферентные сигналы поступают в ЦНС ипсилатерально по волокнам лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов к нейронам второго порядка, расположенным в ядре одиночного пучка

Центральный отдел вкусовой системы

Афферентную иннервацию вкусовых почек осуществляют чувствительные волокна лицевых нервов (передние 2/3 языка), языкоглоточных (задняя треть языка и твердое нѐбо) и блуждающих нервов (глотка и надгортанник). Волокна барабанной струны лицевого нерва полимодальны и реагируют повышением частоты нервных импульсов на действие веществ с любым вкусовым качеством. Однако если одни волокна максимально возбуждаются при действии веществ со сладким вкусом, то другие - в ответ на действие веществ соленого, либо кислого или горького вкуса. У каждого чувствительного волокна имеется собственный «вкусовой профиль», который отличается от вкусовых профилей соседних волокон.

Сенсорные нейроны второго порядка содержатся в ядре одиночного пучка, вытянутого вдоль продолговатого мозга. Они получают афференты лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов, а их аксоны переходят на противоположную сторону в составе медиального лемниска и оканчиваются на нейронах вентрального ядра таламуса. Электрическая активность нейронов ядра одиночного пучка повышается в ответ на действие вкусовых раздражителей разных модальностей, а также вследствие тактильного и температурного раздражения языка и ротовой полости. Эти нейроны, так же как и нейроны первого порядка, мультимодальны, однако каждый такой нейрон отличается своей индивидуальной активностью. Различия состоят в том, что максимальная или минимальная активность отдельных нейронов проявляется в ответ на действие веществ, обладающих разным вкусом, что формирует индивидуальный профиль вкусовой активности конкретного нейрона.

Нейроны таламуса образуют проекцию на латеральную часть постцентральной извилины - корковую проекционную область вкусовой чувствительности. В проекционной коре имеются клетки, реагирующие только на действие вещества с определенным вкусовым качеством, т. е. обладающие специфической вкусовой чувствительностью. Наряду с ними в проекционной коре имеются нейроны, реагирующие не только на действие вкусовых раздражителей, но и на тактильное и температурное раздражение языка, что способствует целостному восприятию всех качеств потребляемой пищи. Вкусовая чувствительность

Кончик языка более других областей чувствителен к сладкому, боковые стороны языка - к кислому и соленому, а корень языка - к горькому. Вкусовые ощущения в большинстве случаев мультимодальны и основаны не только на избирательной химической чувствительности вкусовых клеток, но и на раздражении пищей терморецепторов и механорецепторов ротовой полости, а также действии летучих компонентов пищи на обонятельные рецепторы.

Абсолютные пороги вкусовой чувствительности различаются индивидуально, но у подавляющего большинства людей самым низким оказывается порог определения веществ с горьким вкусом. Это способствует отказу от употребления веществ горького вкуса, к которым принадлежат алкалоиды многих ядовитых растений. Вкусовые пороги повышаются вследствие длительного употребления веществ с характерным вкусом (сладости или солености), курения, потребления алкоголя, обжигающих напитков.

## 1.5. ОБОНЯТЕЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

Обонятельные ощущения возникают у человека в результате действия пахучих химических веществ, попадающих из внешней среды в полость носа вместе с воздухом во время вдоха или из ротовой полости во время еды. Пахучие вещества возбуждают хеморецепторные клетки обонятельного нейроэпителия (первичные рецепторы) носовой полости.

Классификация запахов

Пахучие вещества должны быть летучими, чтобы поступать в носовую полость с воздухом, и растворимыми, чтобы проникать к рецепторным клеткам через слой слизи, покрывающей обонятельный эпителий. Таким требованиям удовлетворяет огромное количество веществ, а человек способен различать тысячи всевозможных запахов. Стереохимическая теория запахов основана на выявлении соответствия между конфигурацией молекул пахучих веществ и присущим им запахом.

Таблица 1.2. Классификация первичных запахов (по Эймуру)

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Первичный запах | Известные вещества запахом (количество) | с | таким | Примеры веществ с первичным запахом |
| Камфарный | 106 |  |  | Камфара, эвкалипт |
| Едкий | 95 |  |  | Уксус, муравьиная кислота |
| Эфирный | 53 |  |  | Эфир, груши |
| Цветочный | 71 |  |  | Розы |
| Мятный | 77 |  |  | Мята, ментол |
| Мускусный | 69 |  |  | Железы ондатры, кабарги |
| Гнилостный | 49 |  |  | Тухлые яйца |
| Построение трехмерных моделей пахучих молекул на основе их изучения с | | | | |

помощью дифракции рентгеновских лучей и инфракрасной стереоскопии показало, что не только природные, но и искусственно синтезированные молекулы обладают запахом, соответствующим определенной форме и отличным от запаха, присущего другой форме молекул. Среди нескольких сотен экспериментально исследованных пахучих молекул удалось выявить семь классов, в которых расположились вещества со сходной стереохимической конфигурацией молекул и сходным запахом (табл. 1.2).

Периферический отдел обонятельной системы

Обонятельный эпителий верхних и отчасти средних раковин носовой полости состоит из биполярных хеморецепторов, опорных и базальных клеток. Биполярные первичночувствующие клетки (рис. 1.13) существуют около 60 суток и после естественной гибели замещаются новыми рецепторами, образующимися из базальных клеток. Регенерировавшие сенсорные нейроны восстанавливают прежние синаптические контакты с центральными отделами обонятельной системы, а опорные клетки фагоцитируют разрушенные рецепторы.

Дендриты биполярных клеток имеют 10-20 ресничек, выступающих из эпителия в слой обонятельной слизи: они увеличивают рецепторную поверхность плазматической мембраны и содержат специфические хеморецептивные белки, а также G-белки, активирующие вторичные посредники. Пахучие вещества абсорбируются на обонятельной слизи, выделяемой боуменовыми железами, и доставляются к рецепторам неспецифическими белками-переносчиками. Нарушения транспорта пахучих веществ к рецепторам возникают вследствие набухания слизистой оболочки и изменения секреции обонятельной слизи при воспалительных или аллергических поражениях носовой полости.

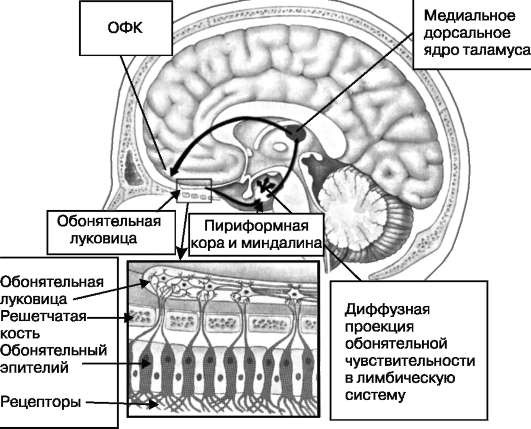


Рис. 1.13. Обонятельная сенсорная система. Пахучие молекулы присоединяются к ресничкам рецепторных клеток обонятельного эпителия (первичные сенсорные нейроны). Сенсорные нейроны второго порядка расположены в обонятельных луковицах, образующих диффузные проекции к нескольким структурам лимбической системы. Передача информации от лимбической системы к орбитофронтальной коре (ОФК) осуществляется с помощью медиального дорсального ядра таламуса

Присоединение пахучих молекул к хеморецепторам активирует систему аденилатциклазы - цАМФ, которая способствует фосфорилированию мембранных каналов, последующему току катионов в клетку и деполяризации мембраны (рецепторный потенциал). Другая разновидность G-белка активирует фосфолипазу С, что сопровождается выходом ионов кальция из депо с последующим выделением медиатора.

Первичные обонятельные нейроны имеют широкий спектр чувствительности, реагируют на многие пахучие вещества, но различаются индивидуальной чувствительностью к ним (обонятельный профиль сенсорного нейрона). Каждый запах возбуждает одновременно большое количество рецепторов, а его субъективная характеристика обусловлена той или иной комбинацией возбужденных хеморецепторов.

Центральный отдел обонятельной системы

Безмиелиновые аксоны биполярных рецепторных клеток объединяются в 15-20 пучков, каждый из которых содержит несколько сотен или тысяч волокон.

Они входят в полость черепа через отверстия решетчатой кости и объединяются в обонятельные нервы (I пара черепных нервов). Окончания первичных сенсорных нейронов образуют синапсы с дендритами митральных нейронов обонятельных луковиц. Каждая митральная клетка (сенсорный нейрон второго порядка) получает сигналы приблизительно от тысячи аксонов рецепторных клеток. Митральным клеткам свойственна ритмическая активность, которая изменяется при вдыхании пахучих веществ.

Аксоны митральных клеток образуют *латеральный обонятельный тракт* к центрам высшего порядка.

Локальные интернейроны обонятельных луковиц (перигломерулярные и зернистые клетки) являются тормозными интернейронами, которые оказывают латеральное торможение и этим обеспечивают контрастирование передаваемых на следующий уровень сигналов. На локальных интернейронах оканчиваются эфферентные волокна противоположной обонятельной луковицы, лимбических структур и ретикулярной формации ствола: эфферентное влияние контролирует характер выходных сигналов обонятельной луковицы.

Латеральный обонятельный тракт разделяется на несколько частей, оканчивающихся в лимбических структурах переднего мозга: переднем обонятельном ядре, перегородке, пириформной и парагиппокампальной извилинах. Нейроны этих структур возбуждаются при поступлении афферентной информации от обонятельных рецепторов и передают ее гиппокампу, миндалинам, орбитофронтальной коре и ретикулярной формации среднего мозга. Большинство областей проекции обонятельного тракта не принимают непосредственного участия в восприятии запахов, их физиологическая роль состоит в образовании ассоциативных связей обонятельной системы с другими сенсорными системами при формировании пищевого, полового или оборонительного поведения.

Физиологическая роль обоняния у человека

Абсолютные пороги обонятельной чувствительности у человека определяются с помощью ольфактометров, позволяющих втягивать носом воздух из емкостей с дозированной концентрацией пахучего вещества. Дифференциальные пороги, характеризующие способность оценивать изменения интенсивности запаха, у человека довольно высоки. При продолжительном действии пахучих молекул на обонятельные рецепторы происходит их адаптация, в результате которой человек перестает воспринимать запах не только действующего вещества, но и всех других веществ со сходным запахом (гетерогенная адаптация). Нарушения обоняния обусловлены чаще всего затрудненным доступом пахучих веществ к обонятельному эпителию, а также поражениями самого эпителия или проводящих путей. Утрата обонятельной чувствительности определяется термином*аносмия.*

Обонятельные ощущения могут сопровождаться возникновением положительных или отрицательных эмоций, возникающих в результате активации лимбической системы. На этом свойстве запахов основано применение благовоний, ароматических эссенций, нюхательных солей, духов, а также различных поглотителей неприятных запахов. Ароматерапия учитывает свойства отдельных запахов (например, лимона, жасмина, лаванды, розмарина и т. п.) и вырабатывает рекомендации их использования для повышения чувствительности сенсорных систем и работоспособности человека. Неприятные запахи (например, сероводорода, сернистого аммония, продуктов гниения) действуют неблагоприятно на ряд физиологических функций: они могут вызывать тошноту, раздражительность, изменения артериального давления и ритма сокращений сердца.

Способность человека к восприятию феромонов

Феромонами называют химические вещества, которые вырабатываются специальными железами, выделяются во внешнюю среду и влияют на половое (и материнское) поведение других представителей вида. У людей феромоны (андростенол и другие продукты расщепления стероидов) выделяют потовые и сальные железы, расположенные на голове, в подмышечных впадинах и области гениталий; некоторые феромоны, видимо, выделяются с мочой.

Человек воспринимает половые феромоны с помощью вомероназального органа или сошника, который расположен у основания носовой перегородки и содержит рецепторные клетки с ворсинками. Центральные отростки рецепторных клеток сошника образуют вомероназальный нерв, переносящий сигналы к дополнительным обонятельным луковицам. Присутствие феромонов во вдыхаемом воздухе большинством людей не осознается, существуют большие различия индивидуальной чувствительности к ним, но некоторые люди способны определить пол другого человека по его запаху.

Предполагается, что восприятие феромонов человека противоположного пола имеет значение при выборе типа сексуального партнера.

Контрольные вопросы

1. Раскройте понятие сенсорных систем организма (анализаторов): опишите их структуру и роль.
2. Раскройте понятие классификации рецепторов по виду адекватного раздражителя, по источнику стимула, по способу преобразования энергии стимула, по модальности. Что такое рецепторный и генераторный потенциалы? Как происходит кодирование сенсорной информации на уровне рецепторов?
3. Что такое специфические и неспецифические сенсорные системы? Каковы их структура и роль? Опишите функции ретикулярной формации и таламуса. Раскройте понятие соматосенсорной коры, топографического картирования, кортикальных колонок.
4. Охарактеризуйте зрительную, слуховую и вестибулярную системы, вкусовую систему.