

Стимулы, раздражение и проведение сигналов

Зрительный анализатор

Наше тело и разум все время улавливают внешние и внутренние изменения. Сама наша жизнь зависит от того, насколько успешно мы ощущаем мир, в котором движемся, и насколько точно эти ощущения руководят нашими движениями.

Мы избегаем угрожающих раздражителей - крайней жары, вида, звуков или запаха хищника - и стремимся к комфорту и благополучию. Способность ощущать и двигаться - это два основных свойства всех животных организмов от самых простых до самых сложных.

Сложная клеточная механика сенсорной (чувствительной) и моторной (двигательной) систем основана на согласовании работы между многими взаимосвязанными клетками, которые совместно осуществляют ряд последовательных актов.

В этом процессе мозг постоянно анализирует сенсорную информацию и руководит телом для осуществления наилучшей реакции - например, чтобы найти тень от жары, укрытие от дождя.

Стимулы

- **СТИМУЛ** (возбуждать, побуждать) — агент внешней или внутренней среды организма, который, действуя на ткани или организм в целом, вызывает активную реакцию живого субстрата.
- Стимулы или раздражители могут быть подразделены по своей энергетической природе на химические, механические, температурные, лучистые, электрические и др.
- По биологическому значению все раздражители делятся на адекватные и неадекватные.
- Адекватными стимулами называют агенты, действующие на определенные возбудимые системы организма в естественных условиях его существования, напр. для органа зрения — видимые световые лучи, для органа слуха — звук определенной частоты.
- К неадекватным раздражителям относятся агенты внешней среды, которые не встречаются в естественных условиях, но при достаточной силе и длительности воздействия способны вызвать возбуждение в раздражаемой ткани. Среди неадекватных раздражителей в физиологических исследованиях наиболее широкое применение получил электрический стимул.

Среди раздражителей, действующих на организм, улавливаются и воспринимаются лишь те, для восприятия которых есть специализированные образования.

Такие раздражители называют *сенсорными стимулами* , а сложноорганизованные структуры, предназначенные для их обработки – *сенсорными системами* .

Сенсорные сигналы различаются *модальностью* , т.е. той формой энергии, которая свойственна каждому из них.

Все известные части сенсорных систем как в простых, так и в сложных нервных системах включают как минимум следующие компоненты:

1) **детекторы стимула** - специализированные рецепторные нейроны;

2) **первичный воспринимающий центр**, куда сходится информация от группы детекторных блоков;

3) один или большее число **вторичных воспринимающих и интегрирующих центров**, получающих информацию от первичных воспринимающих центров. В более сложных нервных системах интегрирующие центры связаны также друг с другом. Взаимодействие этих центров и создает «восприятие».

Сенсорная система начинает действовать тогда, когда какое-либо явление окружающей среды - стимул, или раздражитель, - воспринимается чувствительными нейронами - первичными **сенсорными рецепторами**. В каждом рецепторе воздействующий **физический фактор** (свет, звук, тепло, давление) **преобразуется в потенциал действия**.

Потенциалы действия, или **нервные импульсы**, отображают сенсорные стимулы в виде клеточных сигналов, которые могут быть подвергнуты дальнейшей переработке нервной системой.

Нервные импульсы, вырабатываемые рецепторами, передаются по **сенсорному волокну** в воспринимающий центр, ответственный за данный вид ощущений. Как только импульсы достигают **первичной зоны переработки**, из деталей сенсорных импульсов извлекается информация. Само поступление импульсов означает, что произошло событие, относящееся к данному сенсорному каналу. Частота импульсов и общее число рецепторов, передающих импульсы, отражают силу стимула и размеры воспринимаемого объекта. При восприятии цветка, например, происходит выделение его цвета, формы, размера и расстояния до него. Эта и другая информация затем передается из первичных зон обработки во вторичные, где формируются дальнейшие суждения о воспринимаемых событиях.

В последующих интегративных центрах сенсорной системы может добавляться информация из других источников ощущений, а также информация памяти о сходном прошлом опыте. В какой-то момент природа и значение того, что мы ощущаем, определяются в результате осознанной идентификации, которую мы называем **восприятием**. После этого наступает время для ответного действия, если оно требуется.

По этой общей схеме работают все сенсорные системы. Таким образом, рассмотрев функционирование одной из них, мы в известной степени можем перенести наши общие выводы и на другие системы. Точно так же мы можем проанализировать деятельность моторной, или двигательной, системы как сходно организованной сети, по которой путешествуют импульсы, но только в обратном направлении.

Сенсорные системы перерабатывают информацию, поступающую в **мозг**, а **моторные системы** - информацию, идущую **от мозга к мышцам**. Но структурная организация тех и других систем обнаруживает черты сходства. Работой отдельных мышц управляют группы двигательных нейронов, или мотонейронов. **Мотонейроны** контролируются клетками двигательных интегрирующих областей, которые в свою очередь находятся под контролем еще более сложных двигательных центров

Каждая из сенсорных систем различает также **одно** или **несколько** **качеств воспринимаемого сигнала**. Мы видим цвета и их яркость. Мы слышим тембр и высоту звука, чувствуем сладкий, кислый или соленый вкус. Мы различаем ощущения с поверхности нашего тела по остроте сигналов (острые или тупые), различаем температуру (горячее или холодное), характер давления на кожу (постоянное или вибрирующее). То, что каждое из этих качеств воспринимается органами чувств по отдельности, означает, что существуют рецепторные клетки, специализированные для восприятия определенных особенностей стимула.

Суждения о количестве тоже основаны на реакции рецепторных клеток. Уровень их активности отражает интенсивность воспринимаемого сигнала. Чем ярче свет, громче звук, сильнее укол, интенсивнее запах, тем выше уровень активности рецепторов; и наоборот, менее интенсивные сигналы вызывают меньшую активность. Сигналы, слишком слабые для восприятия, называют **«подпороговыми»**.

Интенсивность, или сила, ощущения влияет также на его **интерпретацию**. Щекотание может стать мучительным, если щекочат слишком сильно или слишком долго. Хотя мы обычно говорим, что просто «чувствуем боль», было бы вернее сказать, что мы **оцениваем ощущение** как болевое по силе и качеству определенных сенсорных сигналов, которые могут возникать под действием давления, звука и даже света. «Боль» можно рассматривать как «субъективное» чувство, так как решение о том, является ли данный стимул болезненным или нет, требует интерпретации со стороны самого субъекта. Люди различаются по своей чувствительности к болевым сигналам.

В табл. перечислены шесть основных сенсорных систем человека, специализированные органы, которые воспринимают специфические для каждой из них стимулы, распознаваемые ими свойства стимулов и рецепторные клетки, реагирующие на силу и качество стимула.

Таблица Основные категории в области сенсорных процессов - модальность и качество. Основные категории в области сенсорных процессов - модальность и качество.

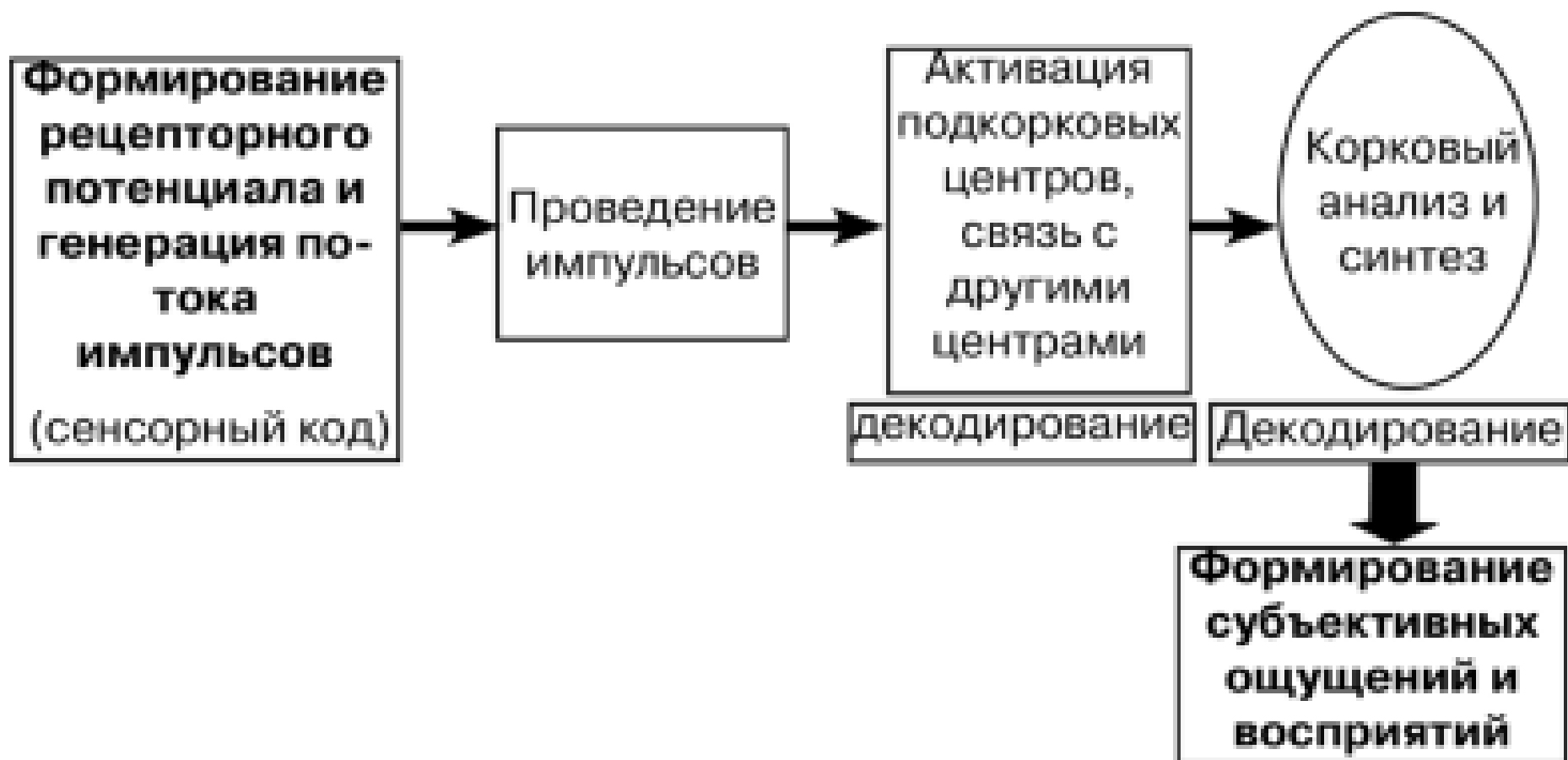
Модальность	Чувствительный орган	Качество	Рецепторы
Зрение	Сетчатка	Яркость Контрастность Движение Размеры Цвет	Палочки и колбочки
Слух	Улитка	Высота Тембр	Волосковые клетки
Равновесие	Вестибулярный орган	Сила тяжести Вращение	Макулярные клетки Вестибулярные клетки
Осязание	Кожа	Давление Вибрация	Окончания Руффини Диски Меркеля Тельца Пачини
Вкус	Язык	Сладкий и кислый вкус	Вкусовые сосочки на кончике языка

Каждый рецептор при своем возбуждении посылает сенсорную информацию по цепи **синаптических переключений**, специфичных для данной **сенсорной системы**; при этом сигналы передаются на более высокие этажи мозга. На каждом уровне сигнал подвергается **дополнительной обработке**. После того как физические раздражители - световые или звуковые волны, запахи, жар, холод, постоянное или вибрирующее давление - были **преобразованы рецептором в нервные импульсы**, они уже не имеют самостоятельного значения. С этого момента физическое событие существует только в виде кода нервных импульсов в специфических сенсорных каналах нервной системы. Впоследствии **мозг реконструирует** внешний мир, складывая вместе всю информацию, получаемую в данный момент от каждого из активированных рецепторов. Вот эта-то **совокупность информации и интерпретируется мозгом для создания той мысленной конструкции**, которая будет нашим восприятием **внешнего мира** в любой данный момент. В табл. перечислены основные места переработки информации, большинство из которых являются также специфическими участками каналов, отведенных для каждого вида сенсорных сигналов.

Таблица Пути для специфических видов сенсорных сигналов

Модальность	Уровень переключения		
	первичный (уровень 1)	вторичный (уровень 2)	третичный (уровень 3)
Зрение	Сетчатка	Латеральное коленчатое тело Верхние бугорки четверохолмия	Первичная зрительная кора Вторичная зрительная кора
Слух	Ядра улитки	Ядра петли, четверохолмия и медиального коленчатого тела	Первичная слуховая кора
Равновесие	Вестибулярные ядра	Таламус Спинной мозг Глазодвигательные ядра Стол мозга Мозжечок	Соматосенсорная кора
Осязание	Спинной мозг или ствол мозга	Таламус	Соматосенсорная кора
Обоняние	Обонятельная луковица	Пириформная кора	Лимбическая система, гипоталамус
Вкус	Продолговатый мозг	Таламус	Соматосенсорная кора

Принцип работы сенсорных систем



Объективная и субъективная сторона восприятия

- При действии сенсорного стимула в рецепторных клетках возникают электрические потенциалы, которые проводятся в центральную нервную систему, где происходит их обработка, в основе которой лежит интегративная деятельность нейрона. Упорядоченная последовательность физико-химических процессов, протекающие в организме при действии сенсорного стимула, представляет объективную сторону функционирования сенсорных систем, которая может быть изучена методами физики, химии, физиологии.
- Развивающиеся в ЦНС физико-химические процессы приводят к возникновению субъективного ощущения. Например, электромагнитные колебания с длиной волны 400 нм вызывают ощущение «Я вижу голубой цвет». Ощущение обычно интерпретируется на основе предшествующего опыта, что приводит к возникновению восприятия «Я вижу небо». Возникновение ощущения и восприятия отражает субъективную сторону работы сенсорных систем. Принципы и закономерности возникновения субъективных ощущений и восприятий изучаются методами психологии, психофизики, психофизиологии.
- Восприятие не есть простое фотографическое отображение окружающего сенсорными системами. Хорошей иллюстрацией этого факта являются двузначные картинки - одно и то же изображение может восприниматься по-разному

Специфичность сенсорных систем

- Любой сенсорный сигнал, независимо от своей модальности, преобразуется в рецепторе в определенную последовательность (паттерн) потенциалов действия. Организм различает виды раздражителей только благодаря тому, что сенсорные системы обладают свойством специфичности, т.е. реагируют только на определенный вид раздражителей.
- Согласно закону «специфических сенсорных энергий» Иоганнеса Мюллера, характер ощущения определяется не стимулом, а раздражаемым сенсорным органом. Например, при механическом раздражении фоторецепторов глаза возникнет ощущение света, но не давления.
- Специфичность сенсорных систем не является абсолютной, однако, для каждой сенсорной системы существует определенный вид стимулов (адекватные стимулы), чувствительность к которому во много раз выше, чем к другим сенсорным стимулам (неадекватные стимулы). Чем больше различаются пороги возбуждения сенсорной системы для адекватных и неадекватных стимулов, тем выше ее специфичность.

Зависимость интенсивности ощущения от силы стимула

Абсолютный порог – наименьший по интенсивности стимул, способный вызвать определенной ощущение.

Величина абсолютного порога зависит от

- характеристик действующего стимула (например, абсолютный порог для звуков разной частоты будет различным);

- условий, в которых проводится измерение;

- функционального состояния организма:

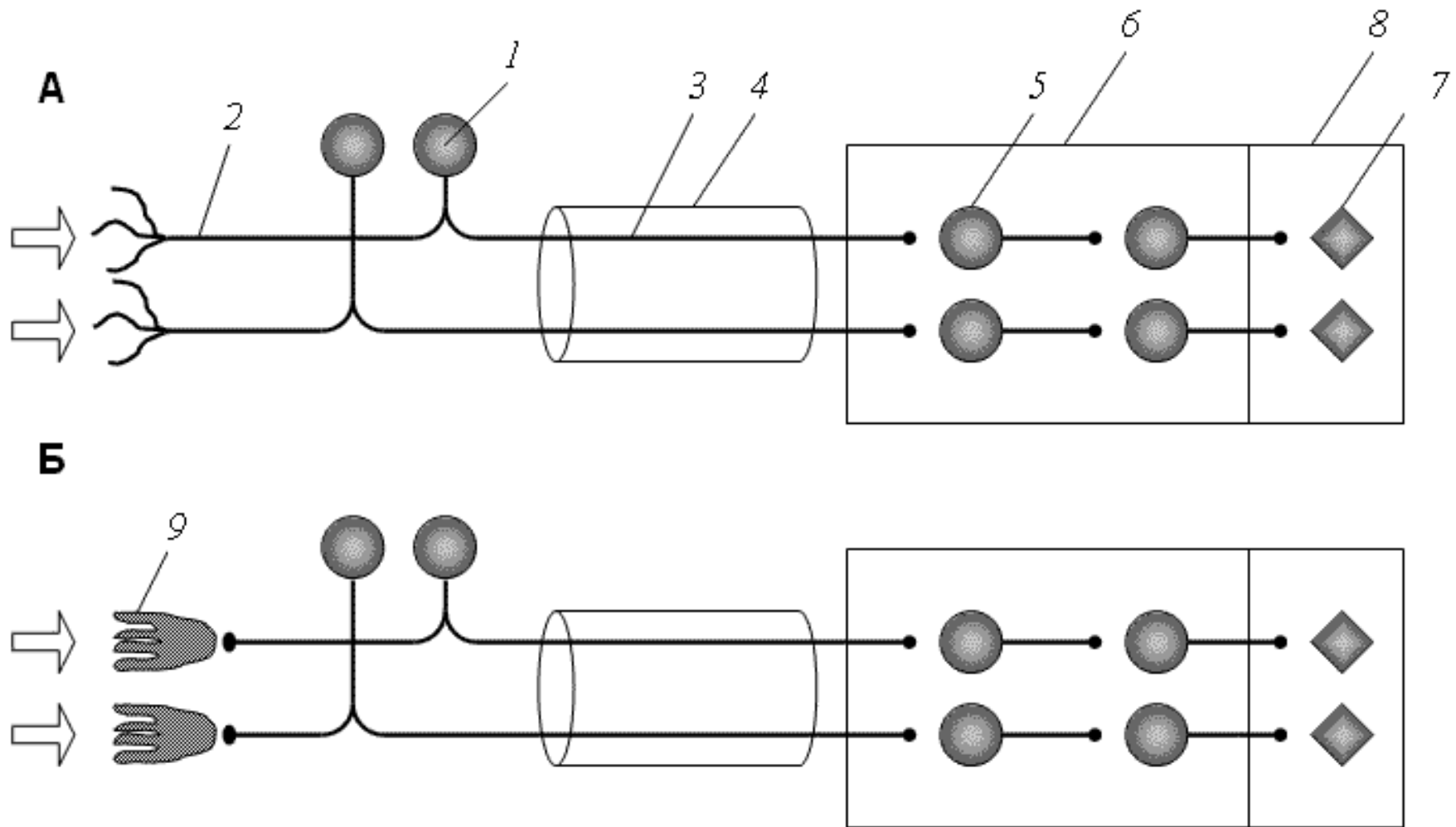
направленности внимания, степени утомления и т.п.

Дифференциальный порог – минимальная величина, на которую один стимул должен отличаться от другого, чтобы эта разница ощущалась человеком.

Строение сенсорной системы

Сенсорная система включает следующие элементы (рис. 2):

- вспомогательный аппарат
- сенсорный рецептор
- сенсорные пути
- проекционная зона коры больших полушарий .



Общий план строения сенсорной системы с первичным (А) и вторичным (Б) сенсорным рецептором.

1 - чувствительный нейрон; 2 – дендрит чувствительного нейрона, 3 – аксон чувствительного нейрона, 4 – чувствительный (афферентный) нерв, 5 – нейрон ЦНС, 6 – ЦНС, 7 – корковый нейрон, 8 – коры больших полушарий, 9 – рецептирующая клетка.

Сенсорный рецептор осуществляет преобразование энергии действующего раздражителя в специфическую энергию нервной системы, т.е. в упорядоченную последовательность нервных импульсов. В первичном рецепторе эта трансформация осуществляется в окончаниях чувствительного нейрона, во вторичном рецепторе она происходит в рецептирующей клетке. Аксон чувствительного нейрона (первичный афферент) проводит нервные импульсы в ЦНС.

В ЦНС возбуждение передается по цепочке нейронов (т.н. сенсорный путь) к коре больших полушарий. Аксон чувствительного (сенсорного) нейрона образует синаптические контакты с несколькими вторичными сенсорными нейронами. Аксоны последних следуют к нейронам, расположенным в ядрах более высоких уровней. По ходу сенсорных путей происходит обработка информации, в основе которой лежит интегративная деятельность нейрона. Окончательная обработка сенсорной информации происходит в коре больших полушарий.

Субъективное ощущение, возникающее в результате действия сенсорного стимула, обладает рядом характеристик, т.е. позволяет определить ряд параметров действующего раздражителя:

- качество (модальность),
- интенсивность,
- временные характеристики (момент начала и окончания действия раздражителя, динамику силы раздражителя),
- пространственная локализация.

Зрительный анализатор состоит из оптической системы глаза, проводящих путей и нервных центров, обеспечивающих восприятие, анализ и интеграцию зрительных раздражений.

(Оптическая система глаза)

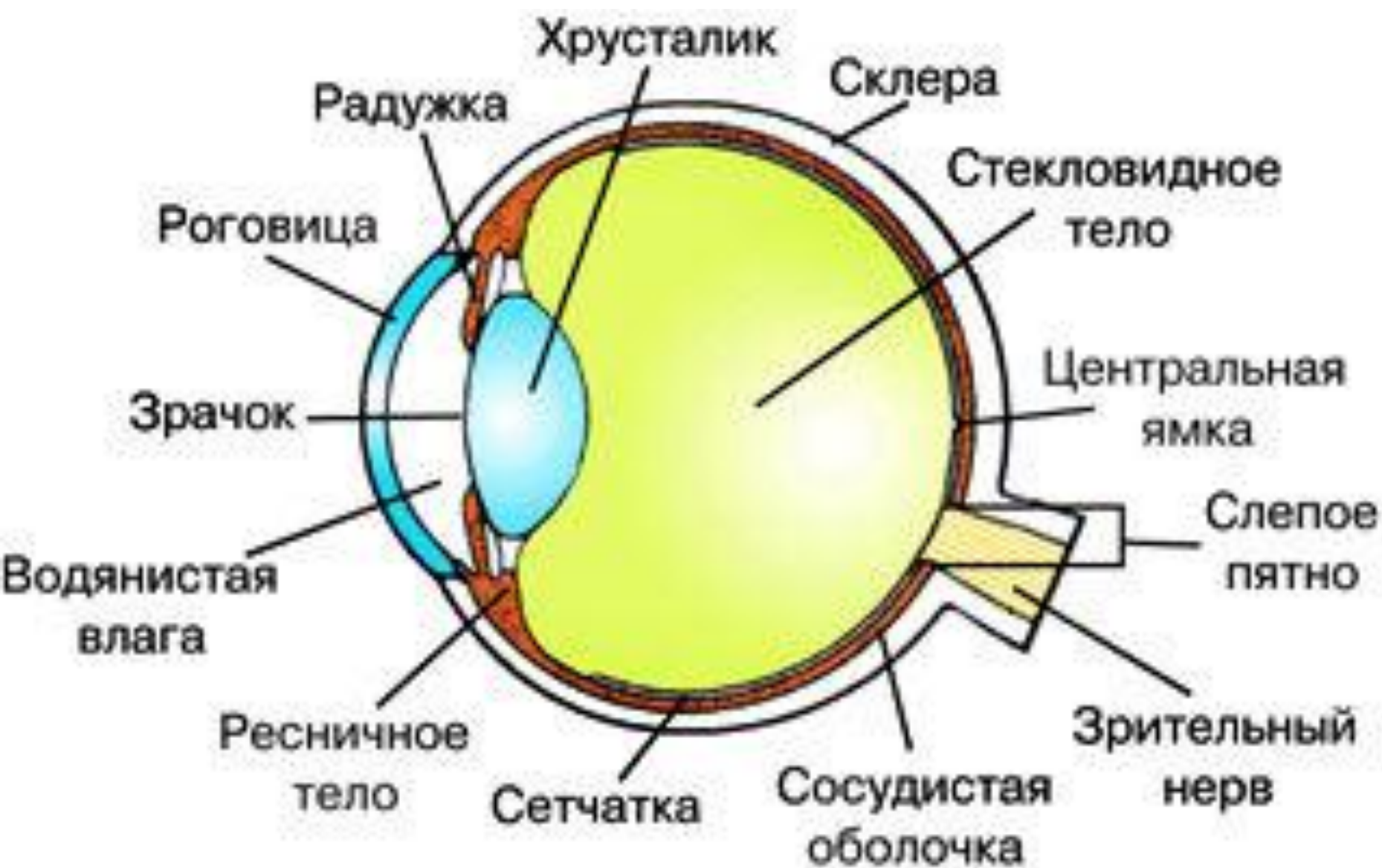
Глазное яблоко состоит из трех оболочек: наружная – фиброзная, включающая роговицу и склеру, средняя- сосудистая, в которой выделяют три части: радужку, ресничное тело и собственно сосудистую оболочку, и внутренняя- сетчатка.

Помимо оболочек в глазном яблоке выделяют еще ряд образований: хрусталик, ресничное тело и стекловидное тело. В целом глазное яблоко представляет собой оптическую систему глаза.

Оптическая система глаза обеспечивает построение изображения на сетчатке и определяет остроту зрения человека, которая представляет собой способность глаза дифференцировать детали изображения.

Периферическая частью зрительного анализатора является сетчатка, а точнее фоторецепторы, расположенные в ней.

Фоторецепторы реагируют на кванты света и преобразуют зрительную информацию в нервные импульсы для передачи ее по зрительным путям в ЦНС.



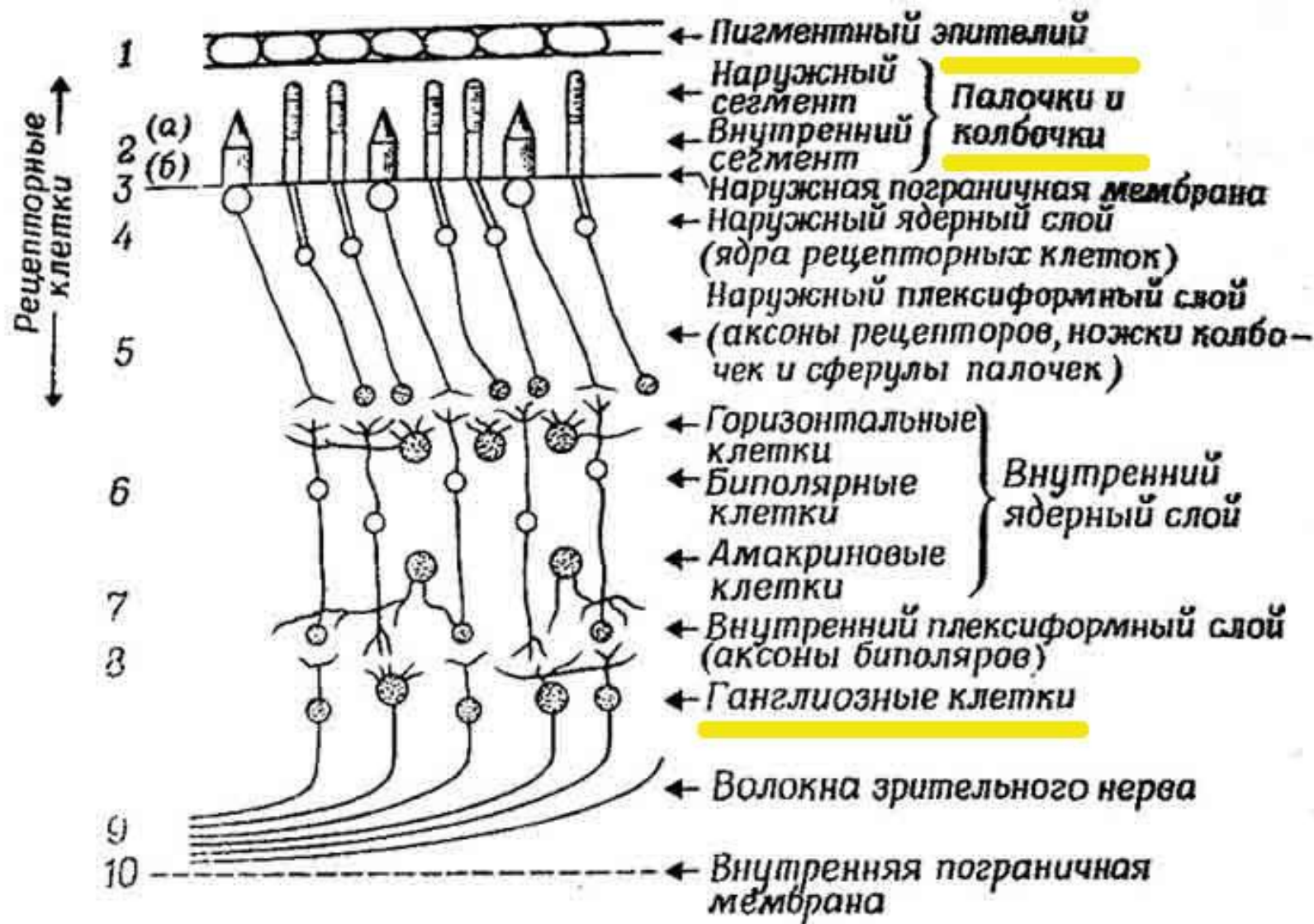
Периферическим отделом зрительного анализатора являются **фоторецепторы**, расположенные в сетчатке глазного яблока.

Существует 4 вида фоторецепторов: один вид палочек и три вида колбочек.

В сетчатке выделяют 10 слоев, она инвертирована, т.е. кванты света могут достигнуть фоторецепторов, только пройдя через все слои сетчатки, расположенные впереди от рецепторного слоя (лишь в области центральной ямки все эти слои сдвинуты и свет сразу попадает на колбочки, составляющие основу этой части сетчатки).

В глазу палочек во много раз больше колбочек, причем колбочки расположены в основном в центре, а палочки на периферии. Палочки имеют более высокую световую чувствительность и обеспечивают сумеречное зрение, колбочки – дневное зрение.

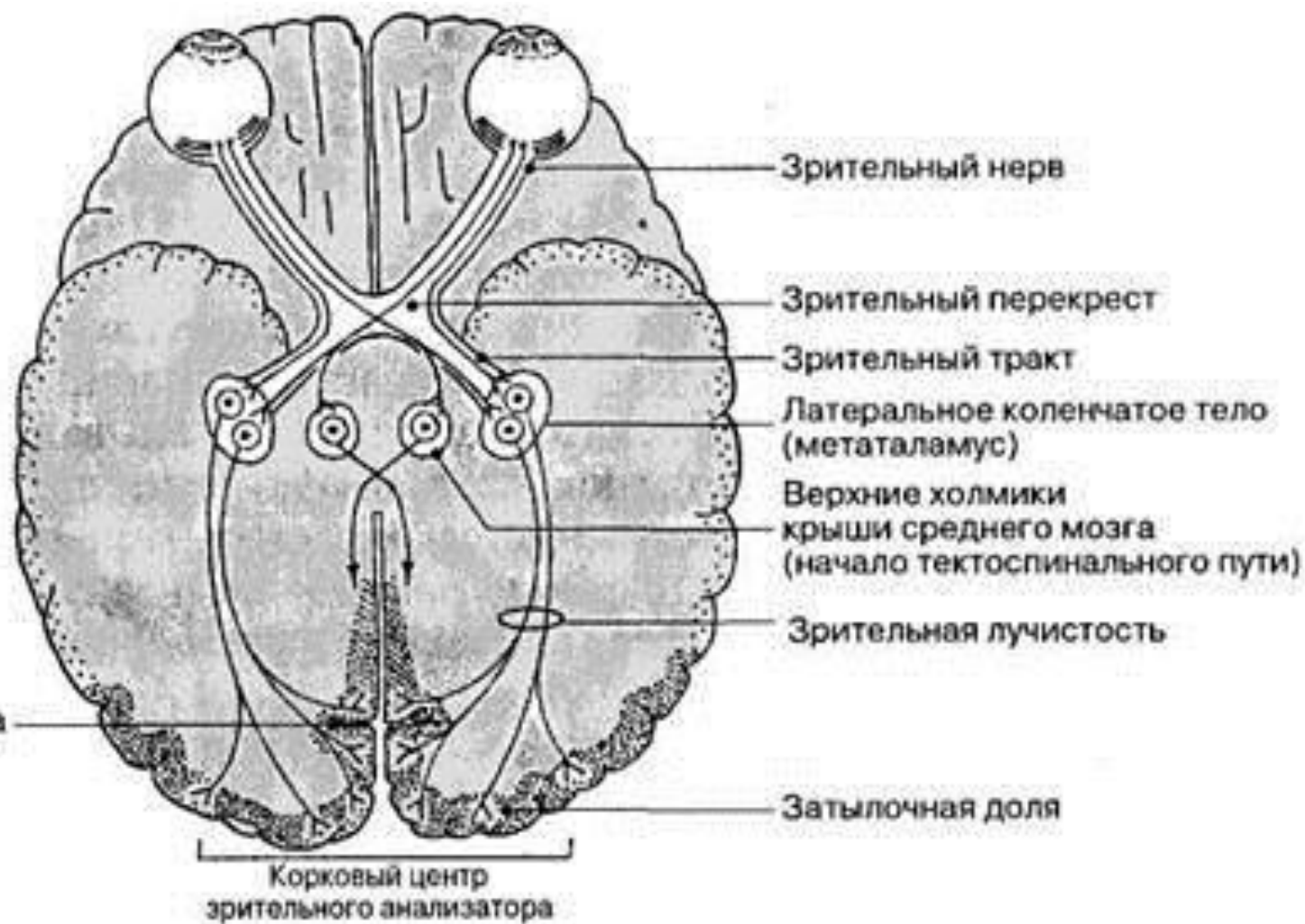
Фоторецепторы состоят из двух сегментов-наружного и внутреннего с митохондриями, обеспечивающими образование энергии. Наружный сегмент выполняет функции поглощения квантов света и генерации нервного импульса. Генерация нервного импульса происходит за счет изменения структуры определенных пигментов внутри фоторецепторов (родопсин в палочках, йодопсин в колбочках), в результате изменения структуры этих соединений в фоторецепторах запускается каскад реакций, который в свою очередь генерирует нервный импульс.



- Импульс с фоторецепторов переходит на биполярные клетки и на горизонтальные клетки, при этом снижается активность тормозных клеток. Следует отметить, что несколько колбочек конвергируют (сходятся) на одной биполярной клетке, а в центральной ямке одна ямка связана с одним биполярным нейроном. Все это обеспечивает хорошую разрешающую способность зрительной ямки в формировании четкого изображения.
- С биполярных клеток импульс переходит на ганглиозные клетки, аксоны которых формируют зрительный нерв, информация по которому передается в ЦНС. Зрительные нервы по выходу их из зрительного канала образуют перекрест (хиазма), в котором часть нервных волокон одного нерва переходят на противоположный нерв и наоборот. После хиазмы образуются зрительные тракты, каждый из которых содержит нервные волокна, идущие от обоих глаз.

Попав в кору больших полушарий импульс проходит несколько полей. Первичная сенсорная кора локализуется в затылочной области. Она играет главную роль в формировании зрительных образов. Нейроны этого уровня форматируют все зрительное поле на отдельные квадранты с последующей оценкой положения объекта в поле зрения. Далее информация идет в претриальную кору, здесь формируется объемное мобильное изображение, обладающее свойствами инвариантности, т.е. узнаваемое в любом размере и положении. В коре осуществляется слияние изображения от сетчатки обоих глаз в единое целое, что улучшает восприятие глубины пространства. Функциями зрительной коры являются обнаружение зрительного стимула, определение его формы, локализации в пространстве, контраста, размеров, цвета, направления движения и формирование зрительного образа.

Совместная работа первичной зрительной и перечисленных областей коры, обеспечивает распознавание зрительных объектов, зрительное внимание, выполнение целенаправленных действий под зрительным контролем.



Механизм преобразования светового сигнала в фоторецепторе

В фоторецепторах сетчатки осуществляется преобразование энергии электромагнитного излучения (света) в энергию колебаний мембранного потенциала клетки.

Обработка информации в нейронной сети сетчатки

Элементы нейронной сети сетчатки и их функции

Нейронная сеть сетчатки включает 4 типа нервных клеток:

- ганглиозные клетки,
- биполярные клетки,
- амакриновые клетки,
- горизонтальные клетки.

Ганглиозные клетки – нейроны, аксоны которых в составе зрительного нерва выходят из глаза и следуют в ЦНС. Функция ганглиозных клеток – проведение возбуждения из сетчатки в ЦНС.

Биполярные клетки соединяют рецепторные и ганглиозные клетки. От тела биполярной клетки отходят два разветвленных отростка: один отросток образует синаптические контакты с несколькими фоторецепторными клетками, другой – с несколькими ганглиозными клетками. Функция биполярных клеток – проведение возбуждения от фоторецепторов к ганглиозным клеткам.

Горизонтальные клетки соединяют расположенные рядом фоторецепторы. От тела горизонтальной клетки отходит несколько отростков, которые образуют синаптические контакты с фоторецепторами.

Основная функция горизонтальных клеток – осуществление латеральных взаимодействий фоторецепторов.

Амакриновые клетки расположены подобно горизонтальным, но

их образуют контакты не с фоторецепторными, а с ганглиозными клетками.

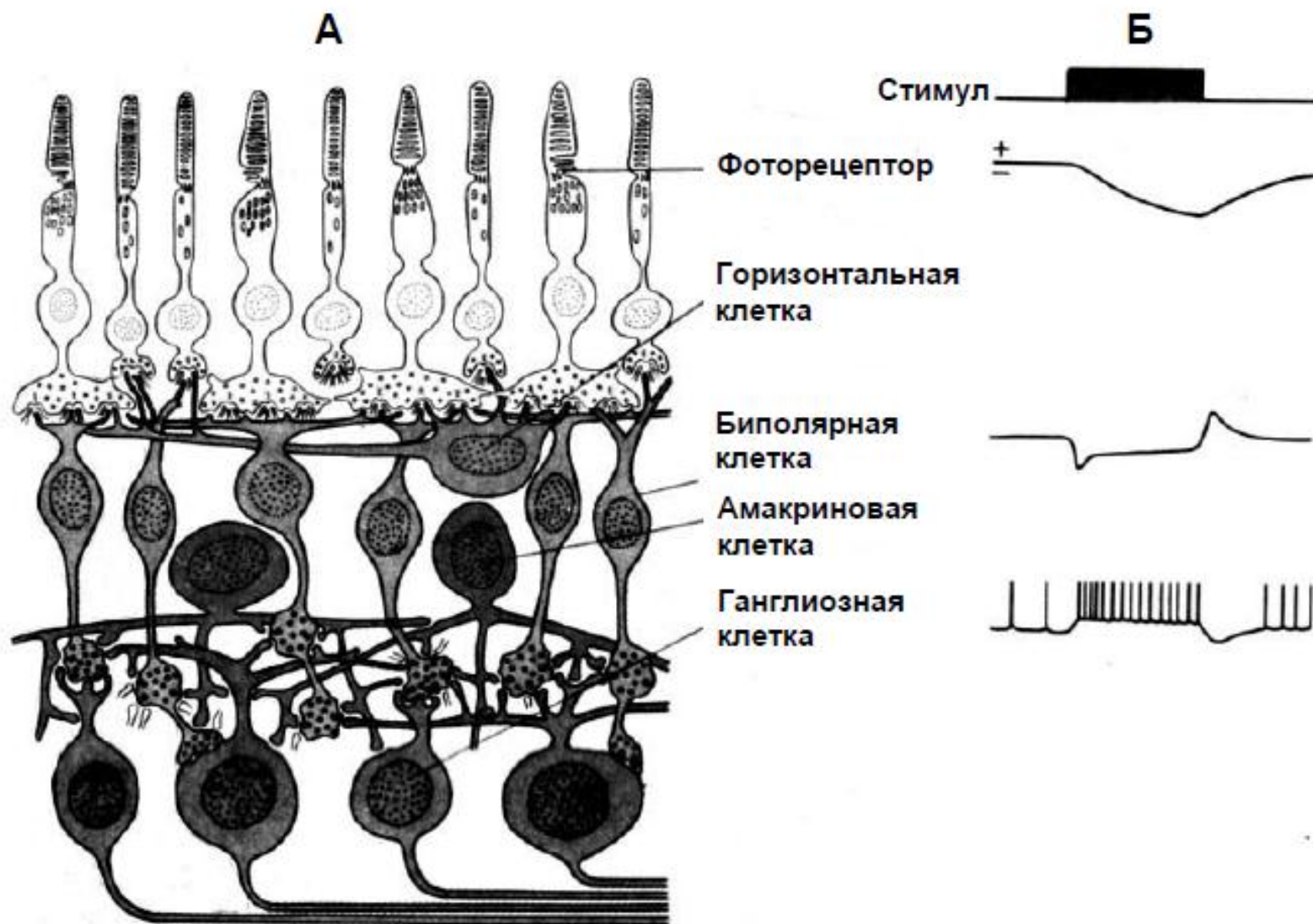


Рис. 2.5. Нейронная сеть сетчатки (А) и электрические ответы разных типов клеток на световой стимул (Б).

Распространение возбуждения в сетчатке

При освещении фоторецептора в нем развивается рецепторный потенциал, который представляет собой гиперполяризацию. Рецепторный потенциал, возникший в фоторецепторной клетке, передается биполярным и горизонтальным клеткам через синаптические контакты с помощью медиатора.

В биполярной клетке может развиваться как деполяризация, так и гиперполяризация, которая через синаптический контакт распространяется на ганглиозные клетки. Последние являются спонтанно активными, т.е. непрерывно генерируют потенциалы действия с определенной частотой. Гиперполяризация ганглиозных клеток приводит к снижению частоты нервных импульсов, деполяризация — к ее увеличению.

Электрические реакции нейронов сетчатки

Рецептивное поле биполярной клетки представляет собой совокупность фоторецепторных клеток, с которым она образует синаптические контакты. Под рецептивным полем ганглиозной клетки понимают совокупность фоторецепторных клеток, с которыми данная ганглиозная клетка соединена через биполярные клетки.

Рецептивные поля биполярных и ганглиозных клеток имеют круглую форму. В рецептивном поле можно выделить центральную и периферическую часть. Граница между центральной и периферической частью рецептивного поля является динамичной и может смещаться при изменении уровня освещенности.

Реакции нервных клеток сетчатки при освещении фоторецепторов центральной и периферической части их рецептивного поля, как правило, противоположны. При этом существует несколько классов ганглиозных и биполярных клеток (ON-, OFF-клетки), демонстрирующих разные электрические ответы на действие света.

Таблица 1 Классы ганглиозных и биполярных клеток и их электрические реакции

Классы клеток	Реакция нервных клеток при освещении фоторецепторов, находящихся	
	в центральной части РП	в периферической части РП
Биполярные клетки ON типа	деполяризация	гиперполяризация
Биполярные клетки OFF типа	гиперполяризация	деполяризация
Ганглиозные клетки ON типа	Деполаризация и увеличение частоты ПД	Гиперполяризация и снижение частоты ПД
Ганглиозные клетки OFF типа	Гиперполяризация и снижение частоты ПД	Деполаризация и увеличение частоты ПД
Ганглиозные клетки ON-OFF типа	Дают короткий ON-ответ на стационарный световой стимул и короткую OFF-реакцию на ослабление света.	

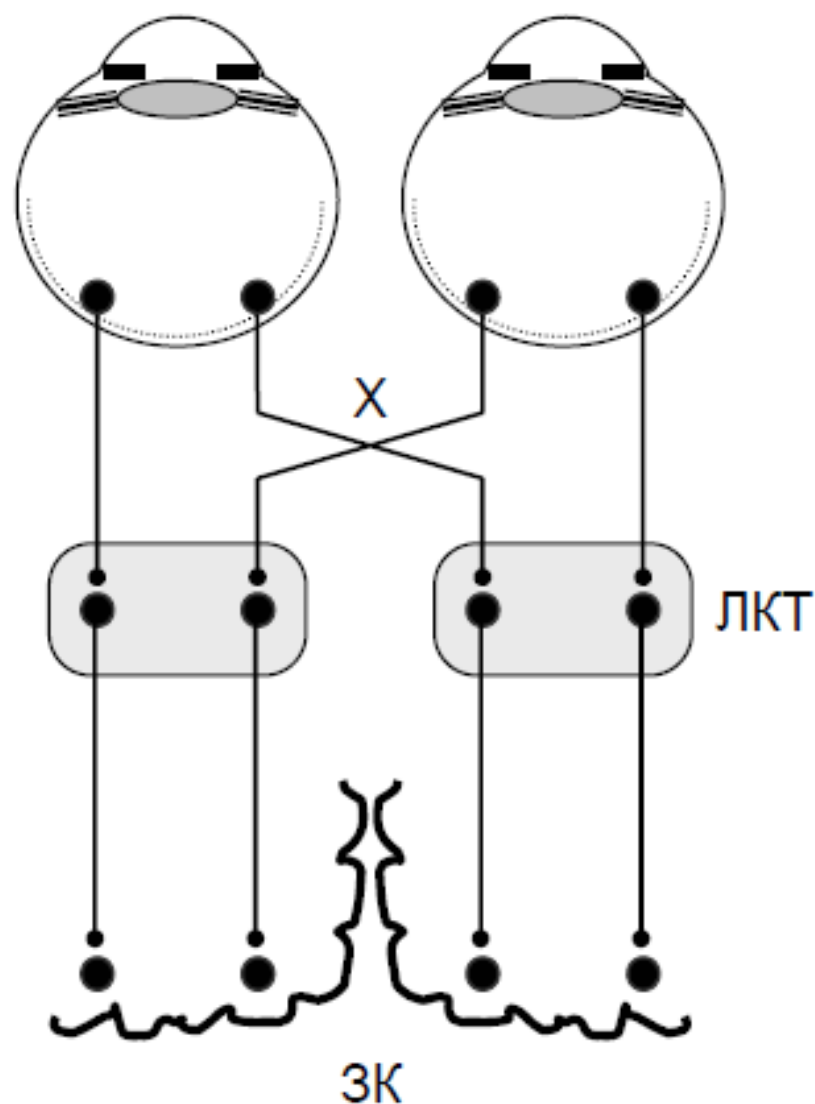
Обработка зрительной информации в ЦНС

Сенсорные пути зрительной системы

Миелиновые аксоны ганглиозных клеток сетчатки направляются в головной мозг в составе двух зрительных нервов. Правый и левый зрительные нервы сливаются у основания черепа, образуя зрительный перекрест (хиазму).

После перекреста аксоны ганглиозных клеток в составе зрительного тракта следуют в латеральные коленчатые тела (ЛКТ), где образуют синаптические контакты с нейронами ЦНС. Аксоны нервных клеток ЛКТ в составе т.н. зрительной лучистости достигают нейронов первичной зрительной коры. Далее по внутрикорковым связям возбуждение распространяется во вторичную зрительную кору и ассоциативные зоны коры.

Сенсорные пути зрительной системы организованы по *ретинотопическому принципу* – возбуждение от соседних ганглиозных клеток достигает соседних точек ЛКТ и коры. Поверхность сетчатки как бы проецируется на поверхность ЛКТ и коры.



Проводящие пути зрительной сенсорной системы.

X - хиазма, **ЛКТ** – латеральное коленчатое тело, **ЗК** – зрительная кора.

Большая часть аксонов ганглиозных клеток заканчиваются в ЛКТ, часть же волокон следует в верхние бугры двуххолмия, гипоталамус, претектальную область ствола мозга, ядро зрительного тракта.

- Связь между сетчаткой и верхними буграми четверохолмия служит для регуляции движений глаз.
- Проекция сетчатки в гипоталамус служит для сопряжения эндогенных циркадных ритмов с суточными колебаниями уровня освещенности.
- Связь между сетчаткой и претектальной областью ствола исключительно важна для регуляции просвета зрачка и аккомодации.
- Нейроны ядер зрительного тракта, которые также получают синаптические входы от ганглиозных клеток, связаны с вестибулярными ядрами ствола мозга. Эта проекция позволяет оценивать положение тела в пространстве на основании зрительных сигналов, а также служит для осуществления сложных глазодвигательных реакций (нистагм).

Обработка зрительной информации в ЛКТ

1. Нейроны ЛКТ имеют рецептивные поля округлой формы. Электрические реакции этих клеток аналогичны таковым ганглиозных клеток.
2. В ЛКТ существуют нейроны, которые возбуждаются при наличии в их рецептивном поле границы свет/темнота (контрастные нейроны) или при передвижении этой границы в пределах рецептивного поля (детекторы движения).