

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
КЫРГЫЗСКО-РОССИЙСКИЙ СЛАВЯНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ГУМАНИТАРНЫЙ ФАКУЛЬТЕТ  
Кафедра психологии

**ФИЗИОЛОГИЯ  
АНАЛИЗАТОРОВ**  
**Учебно-методическое пособие  
для студентов-психологов**

Бишкек 2015

УДК 612.01(075.8)

Ф 48

Рецензенты:

*В.П. Иванова*, д-р психол. наук, профессор,

*Е.М. Бебинов*, доцент, зав. лаб. ЛОУП

Составитель

*О.К. Обидина*, канд. мед. наук, доцент

Рекомендовано к изданию кафедрой психологии  
и Ученым советом гуманитарного факультета

Ф 48 ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ: учебно-методическое  
пособие для студентов-психологов / сост. О.К. Обидина.  
Бишкек: КРСУ, 2015. 116 с.

В учебном пособии представлен материал по анатомии, физиологии сенсорных систем и работе анализаторов. Дана подробная информация о формировании ощущений и представлений и специфических форм приспособительного поведения.

Предназначено для студентов-психологов.

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Раздел 1. ОБЩАЯ АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ</b> .....	4
1. Учение И.П. Павлова об анализаторах .....	4
2. Основные принципы строения анализаторов .....	5
3. Рецепторный отдел анализаторов .....	7
4. Проводниковый отдел анализаторов .....	13
5. Центральный (корковый) отдел анализаторов .....	15
<b>Раздел 2. ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ</b> .....	20
1. Зрительный анализатор .....	21
2. Слуховой анализатор .....	46
3. Физиология чувства равновесия .....	58
4. Соматовисцеральный анализатор .....	65
5. Ноцицепция и боль .....	72
6. Физиология вкуса и обоняния .....	88
7. Системный механизм восприятия .....	98
<b>РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА</b> .....	115

Для обеспечения нормальной жизнедеятельности организма необходимы постоянство его внутренней среды, связь с непрерывно меняющейся окружающей внешней средой и приспособление к ней. Информацию о состоянии внешней и внутренней сред организм получает с помощью сенсорных систем, которые анализируют (различают) эту информацию, обеспечивают формирование ощущений и представлений, а также специфических форм приспособительного поведения.

## **Раздел 1. ОБЩАЯ АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ**

### **Вопросы для самоподготовки**

1. Учение И.П. Павлова об анализаторах.
2. Основные принципы строения.
3. Рецепторный отдел анализаторов.
  - Функции рецепторов.
  - Классификация рецепторов.
  - Свойства рецепторов.
  - Рецептивные поля
  - Кодирование информации.
4. Проводниковый отдел анализаторов.
5. Центральный (корковый) отдел анализаторов (роль первичных, вторичных корковых полей).

### **1. Учение И.П. Павлова об анализаторах**

Получение информации от окружающей среды и собственного тела является обязательным и необходимым условием существования человека. Термин «сенсорные (от *лат.* *sensus* – чувство) системы» сменил название «органы чувств», сохранившееся только для обозначения анатомически обособленных периферических отделов некоторых сенсорных систем (как, например, глаз или ухо).

*Сенсорные системы* (рисунок 1) человека являются частью его нервной системы, способной воспринимать внешнюю для



Рисунок 1 – Общая блок-схема сенсорной системы

мозга информацию, передавать её в мозг и анализировать. В советской и российской литературе в качестве синонима сенсорной системы применяется предложенное И.П. Павловым в 1909 г. понятие «анализатор» (разложение, расчленение). Оно обозначает совокупность нервных образований, активность которых обеспечивает восприятие и анализ в нервной системе раздражителей, воздействующих на организм.

*Анализатор* впервые рассматривался И.П. Павловым как единая система, включающая рецепторный аппарат (периферический отдел анализатора), афферентные нейроны и проводящие пути (проводниковый отдел) и участки коры больших полушарий мозга, воспринимающие афферентные сигналы (центральный конец анализатора).

## 2. Основные принципы строения

Основными общими *принципами построения сенсорных систем* человека являются:

1) *многослойность*, то есть наличие нескольких слоев нервных клеток, первый из которых связан с рецепторами, а последний – с нейронами моторных областей коры большого мозга. Это свойство дает возможность специализировать нейронные слои на переработке разных видов сенсорной информации, что позволяет организму быстро реагировать на простые сигналы, анализируемые уже на первых уровнях сенсорной системы. Создаются также условия для избирательного регулирования свойств нейронных слоев путём восходящих влияний из других отделов мозга;

2) *многоканальность* сенсорной системы, т. е. наличие в каждом слое от десятков тысяч до миллионов нервных клеток, связанных с множеством клеток следующего слоя. Наличие множества таких параллельных каналов обработки и передачи информации обеспечивает сенсорной системе точность и детальность анализа сигналов и большую надёжность;

3) *принцип «суживающейся – расширяющейся воронки»*. Физиологический смысл «суживающейся воронки» заключается в уменьшении избыточности информации, а «расширяющейся» – в обеспечении дробного и сложного анализа разных признаков сигнала;

4) *дифференциация* сенсорной системы по вертикали и по горизонтали. Дифференциация по вертикали заключается в образовании отделов, каждый из которых состоит из нескольких нейронных слоёв. Каждый отдел (обонятельные луковицы или коленчатые тела) осуществляет определённую функцию. Дифференциация по горизонтали заключается в различных свойствах рецепторов, нейронов и связей между ними в пределах каждого из слоёв. Так, в зрении работают два параллельных нейронных канала, идущих от фоторецепторов к коре большого мозга и по-разному перерабатывающих информацию, поступающую от центра и от периферии сетчатки глаза.

Сенсорные системы человека обеспечивают:

- 1) формирование ощущений и восприятие действующих стимулов;
- 2) контроль произвольных движений;
- 3) контроль деятельности внутренних органов;
- 4) необходимый для бодрствования человека уровень активности мозга.

*Ощущение* представляет собой субъективную чувственную реакцию на действующий сенсорный стимул (например, ощущение света, тепла или холода, прикосновения и т. п.). Однородные сенсорные стимулы активируют одну из сенсорных систем и 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, солёный, кислый и горький вкус). На основе совокупности ощущений формируется чувственное *восприятие*, т. е. осмысление ощущений и готовность их описать. Восприятие не является простым отражением действующего стимула, оно зависит от распределения внимания в момент его действия, памяти о прошлом сенсорном опыте и субъективного отношения к происходящему, выражающегося в эмоциональных переживаниях.

Сенсорное восприятие включает следующие этапы:

- 1) действие раздражителя на периферические рецепторы;
- 2) преобразование энергии стимула в электрические сигналы – потенциалы действия, возникающие в первичном сенсорном нейроне;
- 3) последующую переработку передаваемых сигналов на всех иерархических уровнях сенсорной системы;
- 4) возникновение субъективной реакции на раздражитель, представляющей собой восприятие или внутреннее представительство действующего стимула в виде образов или словесных символов. Указанная последовательность соблюдается во всех сенсорных системах, отражая иерархический принцип их организации.

### 3. Рецепторный отдел анализаторов

Сенсорная специфичность каждой системы определяется свойствами входящих в неё рецепторов (периферический отдел анализатора). **Рецептор** – это высокоспециализированное обра-

зование, предназначенное для восприятия раздражений из внешней и внутренней среды и кодирования их в рецепторный электрический потенциал. Рецепторами могут быть периферические окончания афферентного нейрона, сложные участки мембраны клеток и целые клетки (палочки и колбочки).

### Классификация рецепторов

1. По локализации:
  - *экстерорецепторы* (кожные, зрительные, слуховые, обонятельные и др.);
  - *интерорецепторы* (вестибуло-, висцеро-);
  - *проприорецепторы* (тельца Гольджи и мышечные веретена).
2. По расстоянию с действующего раздражителя:
  - *контактные*, возбуждающиеся при непосредственном соприкосновении с раздражителем (тактильные, температурные, болевые);
  - *дистантные*, получающие информацию на расстоянии от источника раздражителя (зрительные, слуховые, обонятельные).
3. По количеству ощущений:
  - *мономодальные*, возбуждаются в ответ на действие стимулов только одной физической природы;
  - *полимодальные*, (возбуждаются стимулами разной природы. Например, ноцицепторы, которые можно возбудить механическими, термическими и химическими стимулами; терморецепторы, реагирующие на повышение концентрации калия во внеклеточном пространстве так же, как на повышение температуры.
  - По характеру раздражителя: *фото* – свет; *фоно* – звук; *термо* – температура; *хемо* – сдвиг pH; *осмо* – осмотическое давление; *баро* – давление крови и пр.
4. По механизму рецепции:
  - *первично-чувствующие*, в которых преобразование энергии раздражения в энергию нервного импульса происходит в первом нейроне сенсорной системы (рецепторы обоняния, тактильные и проприорецепторы);

- *вторично-чувствующие*, у них между раздражителем и первым нейроном находится специализированная рецепторная клетка, не генерирующая импульсы. Таким образом, первый нейрон возбуждается не непосредственно, а через рецепторную клетку.
5. По скорости адаптации:
- *быстроадаптирующиеся* (тактильные рецепторы кожи);
  - *средняя скорость адаптации* (термо-, фото-, тельца Мейснера);
  - *медленно адаптирующиеся* (механорецепторы в стенках альвеол);
  - *неадаптирующиеся* (болевые, вестибулорецепторы, проприорецепторы).

### **Свойства рецепторов:**

- 1) специфичность – избирательная чувствительность и высокая возбудимость рецепторов к адекватным раздражителям;
- 2) сенсбилизация – повышение чувствительности рецепторов;
- 3) адаптация рецепторов – снижение чувствительности к длительному действию раздражителя;
- 4) пороги ощущений (абсолютный, разностный, пространственный и временной):
  - *абсолютный порог раздражения* – это минимальная сила раздражителя, вызывающая возбуждение рецептора и воспринимаемая субъективно в виде изменения интенсивности ощущения;
  - *разностный порог раздражения* (порог различения силы, дифференциальный порог) – это способность рецепторов и органов чувств ощущать минимальные изменения в силе действия раздражителя (его прирост в норме составляет 3–5 % – закон Вебера). По закону Фехнера интенсивность ощущения прямо пропорциональна логарифму силы раздражителя, а также зависит от возбудимости всей анализаторной системы;

- *пространственный порог* – это наименьшее расстояние между точками приложения двух раздражителей, когда возможно их раздельное ощущение;
- *порог времени* – это способность рецепторов и органов чувств ощутить за единицу времени минимальные изменения в характере действующего раздражителя.

### **Общие свойства анализаторов**

- Чрезвычайно высокая чувствительность к адекватным раздражителям. Количественной мерой чувствительности является пороговая интенсивность, то есть наименьшая интенсивность раздражителя, воздействие которого дает ощущение.
- Наличие дифференциальной чувствительности (иначе: различительной, разностной, контрастной), то есть способности улавливать различие по интенсивности между раздражителями.
- Адаптация, то есть способность анализаторов приспосабливать уровень своей чувствительности к интенсивности раздражителя.
- Тренируемость анализаторов, то есть повышение чувствительности и ускорение адаптационных процессов под влиянием самой сенсорной деятельности.
- Способность анализаторов некоторое время сохранять ощущение после прекращения действия раздражителя. Такая «инерция» ощущений обозначается как последствие, или последовательные образы.
- Постоянное взаимодействие анализаторов в условиях нормального функционирования.

### **Кодирование информации в рецепторах**

Этот процесс происходит по следующим показателям: *качеству, амплитуде (силе), времени и в пространстве.*

*Кодирование качества* осуществляется, во-первых, за счет избирательной чувствительности рецептора к адекватному с низким порогом возбуждения раздражителю, то есть рецептор «узнаёт» свой стимул (глаз – свет, ухо – звук). Во-вторых, существует цепь

модально-специфичных нейронов, соединённых синапсами в определённую жёсткую цепь, передающую информацию только от своего рецептивного поля. Это принцип «меченой линии», или топической организации. Этому принципу противопоставляется теория «структуры ответа», согласно которой качество стимула и его кодирование осуществляются «паттернами» или пространственно-временным распределением импульсов, то есть группой импульсов с определённой частотой и длительностью межимпульсных интервалов. Например, зрительные раздражители распознаются «мечеными линиями», а вкусовые – паттернами.

*Интенсивность*, или *сила стимула*, кодируется двумя способами: частотой потенциалов действия (ПД), возникающих в сенсорном нейроне (*частотное кодирование*), и числом сенсорных нейронов, возбуждённых в ответ на действие стимула. Первичные сенсорные нейроны одинаковой модальности различаются порогом возбуждения, поэтому при действии слабых стимулов возбуждаются только наиболее чувствительные нейроны, но с увеличением силы раздражителя на него реагируют и менее чувствительные нейроны. Чем больше первичных сенсорных нейронов возбуждётся одновременно, тем сильнее будет их совместное действие на общий нейрон второго порядка, что и отразится на субъективной оценке интенсивности действующего раздражителя.

*Пространственное кодирование* осуществляется за счет того, что каждое рецептивное поле имеет свое представительство в определенных структурах центральной нервной системы. Кроме того, имеет место явление перекрытия рецептивных полей, что обеспечивает надёжность в работе системы и позволяет слабым раздражителям вступать в контакт с наиболее чувствительными рецепторами и вовлекать в возбуждение менее чувствительные.

*Кодирование во времени* происходит за счет изменения частоты импульсов и продолжительности межимпульсных интервалов. Процесс кодирования, то есть преобразования соответствующих раздражителей в РП, затем в нервный импульс или ПД происходит уже на уровне рецепторов. В результате действия адекватного раздражителя у большинства рецепторов увеличивается проницаемость клеточной мембраны для катионов, что

приводит к ее деполяризации (исключением являются фоторецепторы, на мембране которых возникает гиперполяризация). Изменение величины мембранного потенциала рецепторов в ответ на действие стимула представляет собой рецепторный потенциал (РП) – входной сигнал первичных сенсорных нейронов. Если величина РП достигнет критического уровня деполяризации или превысит его, генерируются потенциалы действия (ПД), с помощью которых сенсорные нейроны передают в ЦНС информацию о действующих стимулах.

*Перекодирование* – переключение сигнала внутри системы осуществляется в проводниковом отделе анализатора, представленном афферентными и эфферентными путями и подкорковыми центрами. Основная функция этого отдела – анализ и передача информации, формирование рефлексов, а также межанализаторные взаимодействия. Передача информации в проводниковой части анализатора проходит или по строго специфическим проекционным путям с небольшим количеством переключений в спинном, продолговатом мозге, таламусе и в соответствующей проекционной зоне коры больших полушарий, или по неспецифическим с большим количеством коллатералей, синапсов и с участием ретикулярной формации, гипоталамуса, лимбической системы и двигательных центров коры больших полушарий. Эти структуры обеспечивают вегетативный, эмоциональный и двигательный компоненты сенсорного ответа.

### **Рецептивные поля**

*Рецептивным полем* (РП) называется область, занимаемая совокупностью всех рецепторов, стимуляция которых приводит к возбуждению сенсорного нейрона. Максимальная величина РП первичного сенсорного нейрона определяется пространством, которое занимают все ветви его периферического отростка, а число рецепторов, имеющих в этом пространстве, указывает на плотность иннервации. Высокая плотность иннервации сочетается, как правило, с малыми размерами рецептивных полей и с высоким пространственным разрешением, позволяющим различать стимулы, действующие на соседние рецептивные поля. Малые рецептив-

ные поля типичны, например, для центральной ямки сетчатки и для пальцев рук, где плотность рецепторов значительно выше, чем на периферии сетчатки или в коже спины (для них характерна большая величина рецептивных полей и меньшее пространственное разрешение). РП соседних нейронов могут частично перекрывать друг друга, поэтому информация о действующих на них раздражителях передается по нескольким параллельным аксонам, что повышает надежность ее передачи.

Величина рецептивных полей сенсорных нейронов второго и следующего порядков больше, чем у первичных сенсорных нейронов, так как центральные нейроны получают информацию от нескольких конвергирующих к ним нейронов предшествующего уровня. От центра рецептивного поля информация передается непосредственно к сенсорным нейронам следующего порядка, а от периферии – к тормозным интернейронам переключательного ядра, поэтому центр и периферия являются реципрокными по отношению друг к другу. В результате сигналы от центра рецептивного поля достигают следующего иерархического уровня сенсорной системы, а сигналы, поступающие от периферии РП, тормозятся (в другом варианте организации РП легче пропускаются сигналы от периферии, а не от центра). Такая функциональная организация рецептивных полей обеспечивает выделение наиболее значимых сигналов, легко различаемых на контрастном с ним фоне.

## **4. Проводниковый отдел анализаторов**

### **Кодирование в проводниковом отделе сенсорной системы**

Кодирование в проводниковом отделе осуществляется только при передаче сигнала от одного нейрона к другому, где происходит смена кода. Импульсы в нервных волокнах формируются в пачки (паттерны), между которыми могут быть различные интервалы, в пачках – различное число импульсов, между отдельными пачками – различные интервалы. Все это отражает харак-

тер закодированной в рецепторах информации, или результат переработки информации в нервном центре. В нервном пучке при этом может изменяться также число возбужденных нервных волокон, что определяется числом возбужденных нейронов на предыдущем переходе сигнала с одного нейрона на другой. На «станциях переключения», например, в таламусе, информация кодируется, во-первых, за счет изменения объема импульсации на входе и выходе, и, во-вторых, за счет пространственного кодирования, то есть связи определенных нейронов с определенными рецепторами. Следует отметить, что чем сильнее раздражитель, тем большее число нейронов возбуждается. Однако по мере поступления импульсов к вышележащим отделам ЦНС продолжительность и частота разряда большинства нейронов не соответствует длительности стимула. Количество таких нейронов, которые лишь частично отражают свойства стимула, возрастает на каждом последующем уровне анализатора. Но в то же время на каждом уровне анализатора имеются нейроны, дублирующие свойства нейронов предыдущего отдела, что создает основу надежности функции анализаторов.

Наряду с возбуждением, в сенсорных ядрах происходит и торможение. Тормозные процессы осуществляют фильтрацию и дифференциацию сенсорной информации, а также обеспечивают ее контроль, позволяющий устранять несущественные, неприятные, избыточные сигналы, то есть снижают шум и изменяют соотношение спонтанной и вызванной активности нейронов, предотвращают возбуждение латеральных нейронов (импульсы поступают по «меченой линии»). Такой механизм реализуется за счет латерального и возвратного торможения в процессе восходящих нисходящих влияний. Однако главным фактором, обеспечивающим распространение возбуждения по «меченой линии», является специфичность сенсорных путей для передачи сигнала одного вида (свет, звук и т. д.) вплоть до коры больших полушарий мозга.

Вследствие переработки информации на «станциях переключения» проводникового отдела анализатора, в корковый отдел поступает сильно измененная в количественном и качественном отношении информация.

Большинство раздражителей, воспринимаемых сенсорными системами, оказывает на них комплексное действие, поскольку возбуждает разные типы рецепторов. Например, прикасающийся к ограниченному участку кожи предмет может быть гладким или шершавым, теплым или холодным, сухим или влажным, а его давление на кожу может усиливаться или ослабевать, он может передвигаться в том или ином направлении. Зрительные ощущения представляют собой сочетание определенной формы предмета, его движения и комбинации различных цветов. Сенсорные системы организма организованы так, что информация о каждом компоненте комплексного раздражителя передается одновременно по нескольким *параллельным путям*, каждый из которых относится к определенной субмодальности (форма, движение или цвет наблюдаемого зрительного объекта). В каждом из таких путей независимо друг от друга перерабатываются сигналы, несущие информацию о разных качествах действующего раздражителя. При этом разные каналы, используемые для передачи сенсорной информации, не дублируют друг друга, в чем проявляется *принцип многоканальности*, присущий всем сенсорным системам. Высокая упорядоченность нейронных переключений на каждом иерархическом уровне обеспечивает поступление информации от каждого рецептивного поля к соответствующим именно ему кортикальным колонкам проекционной коры. Необходимое для целостного восприятия раздражителя объединение информации, относящейся к разным субмодальностям, происходит в сенсорных отделах коры.

## **5. Центральный (корковый) отдел анализаторов**

### **Кодирование в корковом отделе анализатора**

К корковому концу анализаторов относят задние отделы коры полушарий мозга, включающие в свой состав аппараты зрительной (затылочной), слуховой (височной) и обонятельной (теменной) коры. В эту систему включаются и центральные аппараты вкусовой и обонятельной рецепции, но у человека

они настолько оттесняются центральными представительствами высших экстероцептивных, дистантных анализаторов, что занимают в коре головного мозга незначительное место.

В центральном (корковом) отделе анализатора происходит частотно-пространственное кодирование. Нейрофизиологической основой его является пространственное распределение ансамблей специализированных нейронов и их связей с определенными видами рецепторов. При этом наиболее важные в функциональном отношении участки рецептивных зон занимают большие пространства в коре. Импульсы от рецепторов поступают в корковые зоны данного анализатора. По специфическому пути возбуждение вначале поступает в первичную сенсорную зону по принципу «точка в точку». Первичные сенсорные зоны характеризуются высоким развитием нейронов IV афферентного слоя, значительная часть которых обладает высокой специфичностью – субмодальностью.

Над первичными, или проекционными, зонами коры надстроены аппараты вторичных (гностических) зон коры, в которых IV афферентный слой уступает ведущее место II и III слоям, не имеющим столь выраженной модальной специфичности и включающим в свой состав значительное число ассоциативных нейронов с короткими аксонами, что позволяет комбинировать поступающие возбуждения в нужные «функциональные узоры» и осуществлять синтетическую функцию (объединять субмодальные импульсы в целостный перцептивный образ).

Подобное иерархическое строение свойственно всем областям коры, являющимся корковыми центрами анализаторов.

Первичные и вторичные корковые зоны составляют в коре «ядерную» зону анализатора.

Однако познавательная деятельность человека никогда не протекает, опираясь лишь на одну изолированную модальность (зрение, слух, осязание); любое предметное восприятие (и тем более представление) является результатом полимодальной деятельности. Поэтому естественно, что она должна опираться на совместную работу целой системы зон коры головного мозга.

Функцию обеспечения такой совместной работы целой группы анализаторов несут третичные зоны, или, как их приня-

то обозначать, зоны перекрытия корковых отделов различных анализаторов. Эти зоны расположены на границе затылочного, височного и заднецентрального отделов коры; их основную часть составляют образования нижнетеменной области, которая у человека составляет едва ли не четвертую часть всех образований описываемого блока. Это дает основание считать третичные зоны («задний ассоциативный центр») специфически человеческими образованиями.

Как уже говорилось, третичные зоны задних отделов мозга состоят почти целиком из клеток II и III (ассоциативных) слоев коры и, следовательно, функция их почти полностью сводится к интеграции возбуждений, приходящих из разных анализаторов. Есть основания думать, что подавляющая часть нейронов этих зон имеет мульти-модальный характер и реагирует на комплексные признаки среды (например, на признаки пространственного расположения, количество элементов), на которые не реагируют нейроны первичных и даже вторичных зон коры. Именно к таким третичным образованиям задних отделов мозговой коры относятся 7, 39 и 40 поля Бродмана (верхние и нижние отделы теменной области), 21 поле височной и 37 поле височно-затылочной областей.

Деятельность третичных зон задних отделов коры необходима не только для успешного синтеза наглядной информации, но и для перехода от уровня непосредственного наглядного синтеза к уровню символических процессов, для оперирования значениями слов, сложными грамматическими и логическими структурами, системами чисел и отвлеченными соотношениями. Другими словами, третичные зоны задних отделов коры являются аппаратами, участие которых необходимо для превращения наглядного восприятия в отвлеченное мышление, опосредствованное всегда внутренними схемами, и для сохранения в памяти организованного опыта.

### **Контрольные вопросы**

1. Что такое рецепторы?
2. Павловское определение анализатора.
3. Назвать отделы анализатора, выделенные И.П. Павловым.

4. Чем отличается понятие анализатор от органов чувств?
5. Отличие понятия анализатор от сенсорной системы.
6. Перечислить типы рецептирующих структур.
7. Классификация рецепторов по модальности.
8. Классификация рецепторов по механизму рецепции.
9. Оголенные дендриты, волосковые клетки, сома чувствительной клетки, аксоны – выбрать из предложенных образований: а) первично-чувствующие; б) вторично-чувствующие рецепторы.
10. Что называется РП?
11. Последовательность процессов преобразования сигналов в рецепторах.
12. Свойства рецептирующих систем (перечислить).
13. Как зависит амплитуда РП от энергии раздражителя?
14. Что такое адаптация сенсорной системы на: а) объективном; б) субъективном уровнях?
15. Как различаются рецепторы по скорости адаптации?
16. Что такое ощущение?
17. Сущность основного закона психофизиологии с точки зрения: а) психологии; б) физиологии. Кто автор этого закона?
18. Что является функциональной единицей сенсорной системы?
19. Дать определение анатомическому и физиологическому понятиям рецептивного поля.
20. Как клетка с on-центром реагирует на свет, падающий в центр рецептивного поля? Как изменяется ее электрический разряд: увеличивается, уменьшается, подавляется?
21. Как клетка с on-центром реагирует на свет, падающий на периферию ее рецептивного поля? Как изменяется ее электрический разряд: увеличивается, уменьшается, подавляется?
22. Как клетка с off-центром реагирует на свет, если он попадает в центр ее рецептивного поля? Как изменяется ее электрический разряд: увеличивается, уменьшается, подавляется?
23. Как клетка с off-центром реагирует на свет, если он попадает на периферию ее рецептивного поля? Как изменяется её электрический разряд: увеличивается, уменьшается, подавляется?

24. Как называется принцип взаимодействия центра и периферии клеток с on- и off-центрами при их раздражении?
25. С какими полями коры больших полушарий связаны процессы осознания воспринимающих образов?
26. Перечислить области третичных полей.
27. Перечислить корковые отделы сенсорных систем.
28. Перечислить нейроны, связывающие рецепторы с корковыми клетками.
29. Где располагаются первичные и вторичные поля?
30. Физиологическое значение первичных и вторичных полей.
31. Функция третичных полей.
32. Сущность латерализации функций.
33. Сущность функциональной асимметрии мозга.
34. Назвать доминантное и субдоминантное полушарие у правой.

## Раздел 2. ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ

1. Зрительный анализатор.
  - 1.1. Общий принцип строения.
  - 1.2. Физиологические механизмы рефракции и аккомодации.
  - 1.3. Механизмы свето- и цветовосприятия.
  - 1.4. Обработка сигналов в центральных отделах зрительной системы.
  - 1.5. Практические и клинические (психические) аспекты физиологии зрения.
2. Физиология слухового анализатора.
  - 2.1. Строение слухового анализатора.
  - 2.2. Механизм восприятия звуковой информации.
  - 2.3. Центральная слуховая система (обработка слуховой информации).
  - 2.4. Нарушения слуха:
    - нарушения проведения звука;
    - нарушения восприятия звука;
    - ретрокохлеарные нарушения.
3. Физиология чувства равновесия.
  - 3.1. Физиология периферического сенсорного аппарата.
  - 3.2. Центральная вестибуляторная система.
  - 3.3. Вестибуляторные рефлексy; клинические тесты.
  - 3.4. Нарушение вестибуляторной системы.
4. Соматовисцеральный анализатор.
  - 4.1. Физиология кожной механорецепции.
  - 4.2. Психофизика терморцепции.
  - 4.3. Висцеральная чувствительность.
  - 4.4. Проприоцепция.
  - 4.5. Передача соматовисцеральной информации в ЦНС.
  - 4.6. Соматосенсорные проекционные области в коре.

5. Ноцицепция и боль.
  - 5.1. Характеристика боли. Виды боли.
  - 5.2. Нейрофизиология боли.
    - возбуждение ноцицепторов;
    - периферическое и центральное проведение ноцицептивных сигналов.
  - 5.3. Патофизиология ноцицепции и боли.
  - 5.4. Эндогенное и экзогенное торможение боли:
    - внутренние системы подавления боли (опиатные рецепторы; роль РФ, центрального серого вещества и гипоталамуса);
    - фармакологические методы;
    - физические методы;
    - психологические методы (психотерапия, гипноз, биологическая обратная связь).
6. Физиология вкуса и обоняния.
  - 6.1. Характеристика химических ощущений.
  - 6.2. Вкус.
  - 6.3. Обоняние.
7. Системный механизм восприятия.

## **1. Зрительный анализатор**

Зрительный анализатор представляет собой совокупность структур, воспринимающих световую энергию в виде электромагнитного излучения с длиной волны 400–700 нм и дискретных частиц фотонов, или квантов, формирующих зрительные ощущения. С помощью зрительного анализатора воспринимается 80–90 % всей информации об окружающем мире.

Благодаря деятельности зрительного анализатора различают освещенность предметов, их цвет, форму, величину, направление передвижения, расстояние, на которое они удалены от глаза и друг от друга. Все это позволяет оценивать пространство, ориентироваться в окружающем мире, выполнять различные виды целенаправленной деятельности.



Рисунок 2 – Орган зрения

Наряду с понятием зрительного анализатора существует понятие органа зрения (рисунок 2).

**Орган зрения** – это глаз, включающий три различных в функциональном отношении элемента:

- 1) глазное яблоко, в котором расположены световоспринимающий, светопреломляющий и светорегулирующий аппараты;
- 2) защитные приспособления, то есть наружные оболочки глаза (склера и роговица), слезный аппарат, веки, ресницы, брови;
- 3) двигательный аппарат, представленный тремя парами глазных мышц (наружная и внутренняя прямые, верхняя и нижняя прямые, верхняя и нижняя косые), которые иннервируются III (глазодвигательный нерв), IV (блоковый нерв) и VI (отводящий нерв) парами черепных нервов.

**Рецепторный (периферический) отдел** зрительного анализатора (фоторецепторы) подразделяется на палочковые и кол-

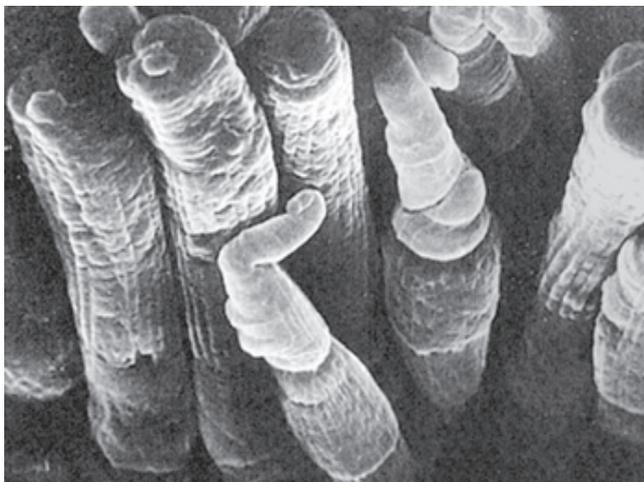


Рисунок 3 – Палочки и колбочки

бочковые нейросенсорные клетки, наружные сегменты которых имеют соответственно палочковидную («палочки») и колбочковидную («колбочки») формы (рисунок 3). У человека насчитывается 6–7 млн колбочек и 110–125 млн палочек.

Место выхода зрительного нерва из сетчатки не содержит фоторецепторов и называется слепым пятном. Латерально от слепого пятна в области центральной ямки лежит участок наилучшего видения – желтое пятно, содержащее преимущественно колбочки. К периферии сетчатки число колбочек уменьшается, а число палочек возрастает, и периферия сетчатки содержит одни лишь палочки.

Различия функций колбочек и палочек лежит в основе феномена *двойственности зрения*. Палочки являются рецепторами, воспринимающими световые лучи в условиях слабой освещенности, то есть бесцветное, или ахроматическое, зрение. Колбочки же функционируют в условиях яркой освещенности и характеризуются разной чувствительностью к спектральным свойствам света (цветное или хроматическое зрение). Фоторецепторы обладают очень высокой чувствительностью, что обусловлено особенностью строения рецепторов и физико-химических процес-

сов, лежащих в основе восприятия энергии светового стимула. Полагают, что фоторецепторы возбуждаются при действии на них 1–2 квантов света.

Палочки и колбочки состоят из двух сегментов – наружного и внутреннего, которые соединяются между собой посредством узкой реснички. Палочки и колбочки ориентированы в сетчатке радиально, а молекулы светочувствительных белков расположены в наружных сегментах таким образом, что около 90 % их светочувствительных групп лежат в плоскости дисков, входящих в состав наружных сегментов. Свет оказывает наибольшее возбуждающее действие в том случае, если направление луча совпадает с длинной осью палочки или колбочки, при этом он направлен перпендикулярно дискам их наружных сегментов.

**Фотохимические процессы в сетчатке глаза.** В рецепторных клетках сетчатки находятся светочувствительные пигменты (сложные белковые вещества) – хромопротеиды, которые обесцвечиваются на свету. В палочках на мембране наружных сегментов содержится *родопсин*, в колбочках – *йодопсин* и другие пигменты.

Родопсин и йодопсин состоят из ретиналя (альдегида витамина A<sub>1</sub>) и гликопротеида (опсина). Имея сходство в фотохимических процессах, они различаются тем, что максимум поглощения находится в различных областях спектра. Палочки, содержащие родопсин, имеют максимум поглощения в области 500 нм. Среди колбочек различают три типа, которые отличаются максимумами в спектрах поглощения: одни имеют максимум в синей части спектра (430–470 нм), другие в зеленой (500–530), третьи – в красной (620–760 нм) части, что обусловлено наличием трех типов зрительных пигментов. Красный колбочковый пигмент получил название «йодопсин». Ретиналь может находиться в различных пространственных конфигурациях (изомерных формах), но только одна из них – 11-ЦИС-изомер ретиналя выступает в качестве хромофорной группы всех известных зрительных пигментов. Источником ретиналя в организме служат каротиноиды.

В темноте происходит ресинтез пигментов, протекающий с поглощением энергии. Восстановление йодопсина протекает в 530 раз

быстрее, чем родопсина. Если в организме снижается содержание витамина А, то процессы ресинтеза родопсина ослабевают, что приводит к нарушению сумеречного зрения, так называемой куриной слепоте. При постоянном и равномерном освещении устанавливается равновесие между скоростью распада и ресинтеза пигментов. Когда количество света, падающего на сетчатку, уменьшается, это динамическое равновесие нарушается и сдвигается в сторону более высоких концентраций пигмента. Этот фотохимический феномен лежит в основе темновой адаптации.

Особое значение в фотохимических процессах имеет *пигментный слой сетчатки*, который образован эпителием, содержащим *фусцин*. Этот пигмент поглощает свет, препятствуя отражению и рассеиванию его, что обуславливает четкость зрительного восприятия. Отростки пигментных клеток окружают светочувствительные членики палочек и колбочек, принимая участие в обмене веществ фоторецепторов и в синтезе зрительных пигментов.

Вследствие фотохимических процессов в фоторецепторах глаза при действии света возникает *рецепторный потенциал*, который представляет собой гиперполяризацию мембраны рецептора. Это отличительная черта зрительных рецепторов, активация других рецепторов выражается в виде деполяризации их мембраны. Амплитуда зрительного рецепторного потенциала увеличивается при увеличении интенсивности светового стимула. Так, при действии красного цвета, длина волны которого составляет 620–760 нм, рецепторный потенциал более выражен в фоторецепторах центральной части сетчатки, а синего (430–470 нм) – в периферической.

Синаптические окончания фоторецепторов конвергируют на *биполярные нейроны сетчатки*. При этом фоторецепторы центральной ямки связаны только с одним биполяром.

**Проводниковый отдел.** *Первый нейрон* проводникового отдела зрительного анализатора представлен *биполярными клетками* сетчатки (рисунок 4). Считают, что в биполярных клетках возникают потенциалы действия подобно рецепторным и горизонтальным НС. В одних биполярах на включение и выключение света возникает медленная длительная деполяризация, а в других – на включение – гиперполяризация, на выключение – деполяризация.

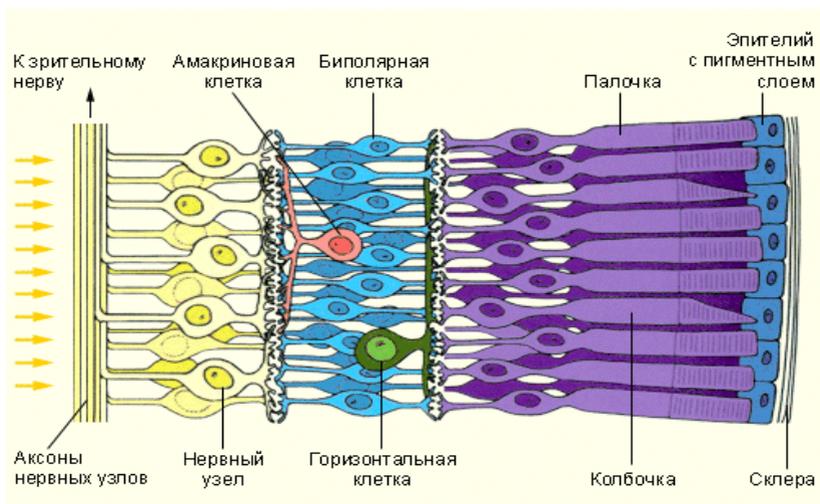


Рисунок 4 – Схема строения сетчатки  
(по данным электронной микроскопии)

Аксоны биполярных клеток, в свою очередь, конвергируют на *ганглиозные клетки* (второй нейрон). В результате на каждую ганглиозную клетку могут конвергировать около 140 палочек и 6 колбочек, при этом, чем ближе к желтому пятну, тем меньше фоторецепторов конвергируют на одну клетку. В области желтого пятна конвергенция почти не осуществляется и количество колбочек почти равно количеству биполярных и ганглиозных клеток. Именно это объясняет высокую остроту зрения в центральных отделах сетчатки.

Периферия сетчатки отличается большой чувствительностью к слабому свету. Это обусловлено, по-видимому, тем, что до 600 палочек конвергируют здесь через биполярные клетки на одну и ту же ганглиозную клетку. В результате сигналы от множества палочек суммируются и вызывают более интенсивную стимуляцию этих клеток.

В ганглиозных клетках даже при полном затемнении спонтанно генерируются серии импульсов с частотой 5 в секунду. Эта импульсация обнаруживается при микроэлектродном ис-

следовании одиночных зрительных волокон или одиночных ганглиозных клеток, а в темноте воспринимается как «собственный свет глаз».

В одних ганглиозных клетках учащение фоновых разрядов происходит на включение света (on-ответ), в других – на выключение света (off-ответ). Реакция ганглиозной клетки может быть обусловлена и спектральным составом света.

В сетчатке кроме вертикальных существуют также латеральные связи. Латеральное взаимодействие рецепторов осуществляется *горизонтальными клетками*. Биполярные и ганглиозные клетки взаимодействуют между собой за счет многочисленных латеральных связей, образованных коллатералиями дендритов и аксонов самих клеток, а также с помощью *амакриновых клеток*.

Горизонтальные клетки сетчатки обеспечивают регуляцию передачи импульсов между фоторецепторами и биполярами, регуляцию цветовосприятия и адаптации глаза к различной освещенности. В течение всего периода освещения горизонтальные клетки генерируют положительный потенциал – медленную гиперполяризацию, названную S-потенциалом (от *англ.* slow – медленный). По характеру восприятия световых раздражений горизонтальные клетки делят на два типа: 1) L-тип, в котором S-потенциал возникает при действии любой волны видимого света; 2) C-тип, или «цветовой» тип, в котором знак отклонения потенциала зависит от длины волны. Так, красный свет может вызвать их деполяризацию, а синий – гиперполяризацию. Полагают, что сигналы горизонтальных клеток передаются в электротонической форме.

Горизонтальные, а также амакриновые клетки называют *тормозными нейронами*, так как они обеспечивают латеральное торможение между биполярными или ганглиозными клетками.

Совокупность фоторецепторов, посылающих свои сигналы к одной ганглиозной клетке, образует ее *рецептивное поле*. Вблизи желтого пятна эти поля имеют диаметр 7–200 нм, а на периферии – 400–700 нм, то есть в центре сетчатки рецептивные поля маленькие, а на периферии сетчатки они значительно больше по диаметру. Рецептивные поля сетчатки имеют округлую форму, построены концентрически, каждое из них имеет возбуждатель-

ный центр и тормозную периферическую зону в виде кольца. Различают рецептивные поля с on-центром (возбуждаются при освещении центра) и с off-центром (возбуждаются при затемнении центра). Тормозная кайма, как предполагают в настоящее время, образуется горизонтальными клетками сетчатки по механизму латерального торможения, то есть чем сильнее возбужден центр рецептивного поля, тем большее тормозное влияние он оказывает на периферию. Благодаря таким типам рецептивных полей (РП) ганглиозных клеток (с on- и off-центрами) происходит обнаружение светлых и темных объектов в поле зрения уже на уровне сетчатки.

Центр и периферия рецептивного поля имеют максимальную чувствительность в противоположных концах спектра. Так, если центр рецептивного поля отвечает изменением активности на включение красного света, то периферия аналогичной реакцией отвечает на включение синего.

**Электрические явления в сетчатке.** В сетчатке глаза, где локализуется рецепторный отдел зрительного анализатора и начинается проводниковый отдел, в ответ на действие света происходят сложные электрохимические процессы, которые можно зарегистрировать в виде суммарного ответа – *электроретинограммы* (ЭРГ).

ЭРГ отражает такие свойства светового раздражителя, как цвет, интенсивность и длительность его действия. ЭРГ может быть зарегистрирована от целого глаза или непосредственно от сетчатки. Для ее получения один электрод помещают на поверхность роговой оболочки, а другой прикладывают к коже лица вблизи глаза или на мочку уха.

Показатели ЭРГ широко используются в клинике глазных болезней для диагностики и контроля лечения различных заболеваний глаза, связанных с поражением сетчатки.

**Проводниковый отдел**, начинающийся в сетчатке (первый нейрон – биполярный, второй нейрон – ганглиозные клетки), анатомически представлен далее зрительными нервами и после частичного перекреста их волокон – зрительными трактами. В каждом зрительном тракте содержатся нервные волокна, идущие от

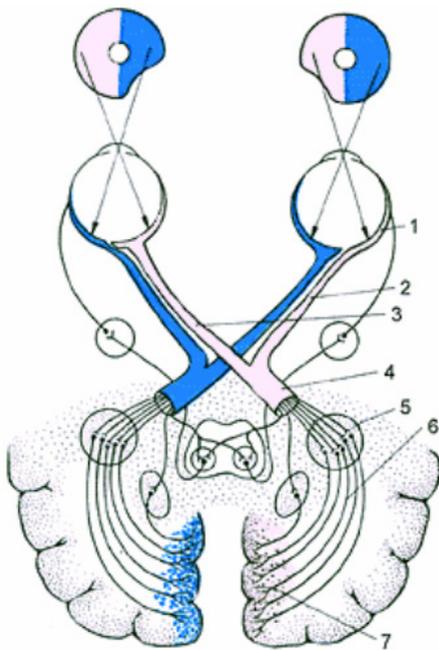


Рисунок 5 – Схема строения зрительного анализатора: 1 – сетчатка; 2 – неперекрещенные волокна зрительного нерва; 3 – перекрещенные волокна зрительного нерва; 4 – зрительный тракт; 5 – наружное коленчатое тело; 6 – латеральный корешок; 7 – зрительные доли

внутренней (носовой) поверхности сетчатки глаза одноименной стороны и от наружной половины сетчатки другого глаза. Волокна зрительного тракта направляются к зрительному бугру (собственно таламус), к метаталамусу (наружные коленчатые тела) и к ядрам подушки. Здесь расположен *третий нейрон* зрительного анализатора. От них зрительные нервные волокна направляются в кору полушарий большого мозга (рисунок 5).

В *наружных (или латеральных) коленчатых телах*, куда приходят волокна из сетчатки, есть рецептивные поля, которые также имеют округлую форму, но меньше по размеру, чем в сетчатке. Ответы нейронов здесь носят фазический характер, но более выражены, чем в сетчатке. На уровне наружных коленчатых

тел происходит процесс взаимодействия афферентных сигналов, идущих от сетчатки глаза, с эфферентными из области коркового отдела зрительного анализатора. С участием ретикулярной формации здесь происходит взаимодействие со слуховой и другими сенсорными системами, что обеспечивает процессы избирательного зрительного внимания путем выделения наиболее существенных компонентов сенсорного сигнала.

**Центральный, или корковый, отдел** зрительного анализатора расположен в затылочной доле (поля 17, 18, 19 по Бродману или VI, V2, V3 согласно принятой номенклатуре). Считают, что первичная проекционная область (поле 17) осуществляет специализированную, но более сложную, чем в сетчатке и в наружных коленчатых телах, переработку информации. Рецептивные поля нейронов зрительной коры небольших размеров имеют вытянутые, почти прямоугольные, а не округлые формы. Наряду с этим имеются сложные и сверхсложные рецептивные поля детекторного типа. Эта особенность позволяет выделять из цельного изображения лишь отдельные части линий с различным расположением и ориентацией, при этом проявляется способность избирательно реагировать на эти фрагменты.

В каждом участке коры сконцентрированы нейроны, которые образуют колонку, проходящую по глубине через все слои вертикально, при этом происходит функциональное объединение нейронов, выполняющих сходную функцию. Разные свойства зрительных объектов (цвет, форма, движение) обрабатываются в разных частях зрительной коры большого мозга параллельно.

В зрительной коре существуют функционально различные группы клеток – простые и сложные.

*Простые клетки* создают рецептивное поле, которое состоит из возбуждательной и тормозной зон. Определить это можно путем исследования реакции клетки на маленькое световое пятно. Структуру рецептивного поля *сложной клетки* установить таким путем невозможно. Эти клетки являются детекторами угла, наклона и движения линий в поле зрения.

В одной колонке могут располагаться как простые, так и сложные клетки. В III и IV слоях зрительной коры, где заканчиваются

таламические волокна, найдены простые клетки. Сложные клетки расположены в более поверхностных слоях поля 17, в полях 18 и 19 зрительной коры простые клетки являются исключением, там расположены сложные и сверхсложные клетки.

В зрительной коре часть нейронов образует «простые» или концентрические цветоопponentные рецептивные поля (IV слой). Цветовая опponentность РП проявляется в том, что нейрон, расположенный в центре, реагирует возбуждением на один цвет и тормозится при стимуляции другого цвета. Одни нейроны реагируют оп-ответом на красное освещение и off-ответом на зеленое, реакция других – обратная.

У нейронов с концентрическими РП помимо опponentных отношений между цветоприемниками (колбочками) существуют антагонистические отношения между центром и периферией, то есть имеют место РП с двойной цветоопponentностью. Например, если при воздействии на центр РП в нейроне возникает оп-ответ на красное и off-ответ на зеленое, то у него избирательность к цвету сочетается с избирательностью к яркости соответствующего цвета, и он не реагирует на диффузную стимуляцию светом волны любой длины (из-за опponentных отношений между центром и периферией РП).

В простом РП различают две или три параллельно расположенные зоны, между которыми имеется двойная опponentность: если центральная зона имеет оп-ответ на красное освещение и off-ответ на зеленое, то краевые зоны дают off-ответ на красное и оп-ответ на зеленое.

От поля VI – другой (дорзальный) канал проходит через средневисочную (медийотемпоральную – МТ) область коры. Регистрация ответов нейронов этой области показала, что они высокоселективны к диспаратности (неидентичности), скорости и направлению движения объектов зрительного мира, хорошо реагируют на движение объектов на текстурированном фоне. Локальное разрушение резко ухудшает способность реагировать на движущиеся объекты, но через некоторое время эта способность восстанавливается, свидетельствуя о том, что данная область не является единственной зоной, где производится анализ движущихся

объектов в зрительном поле. Но наряду с этим предполагается, что информация, выделенная нейронами первичного зрительного поля V1, далее передается для обработки во вторичную (поле V2) и третичную (поле V3) области зрительной коры.

Однако анализ зрительной информации не завершается в полях стриарной (зрительной) коры (V1, V2, V3). Установлено, что от поля V1 начинаются пути (каналы) к другим областям, в которых производится дальнейшая обработка зрительных сигналов.

Так, если разрушить поле V4, которое находится на стыке височной и теменной областей, то нарушается восприятие цвета и формы. Обработка зрительной информации о форме, как предполагают, происходит также и в нижневисочной области. При разрушении этой области базисные свойства восприятия (острота зрения и восприятие света) не страдают, но выходят из строя механизмы анализа высшего уровня.

Таким образом, в зрительной сенсорной системе происходит усложнение рецептивных полей нейронов от уровня к уровню, и чем выше синаптический уровень, тем строже ограничены функции отдельных нейронов.

Изучение передачи сигналов на разных уровнях зрительной сенсорной системы проводят, регистрируя суммарные вызванные потенциалы (ВП) путем отведения у человека с помощью электродов от поверхности кожи головы в области зрительной коры (затылочная область). У животных можно одновременно исследовать вызываемую активность во всех отделах зрительной сенсорной системы.

### **Механизмы, обеспечивающие ясное видение в различных условиях**

При рассмотрении объектов, находящихся на разном удалении от наблюдателя, ясному видению способствуют следующие процессы:

**1. Конвергенционные и дивергенционные движения глаз**, благодаря которым осуществляется сведение или разведение зрительных осей. Если оба глаза двигаются в одном направлении, такие движения называются содружественными.

**2. Реакция зрачка**, которая происходит синхронно с движением глаз. Так, при конвергенции зрительных осей, когда рассматриваются близко расположенные предметы, происходит сужение зрачка, то есть *конвергентная реакция зрачков*. Эта реакция способствует уменьшению искажения изображения, вызываемого сферической аберрацией. *Сферическая аберрация* обусловлена тем, что преломляющие среды глаза имеют неодинаковое фокусное расстояние в разных участках. Центральная часть, через которую проходит оптическая ось, имеет большее фокусное расстояние, чем периферическая часть. Поэтому изображение на сетчатке получается нерезким. Чем меньше диаметр зрачка, тем меньше искажения, вызываемые сферической аберрацией. Конвергентные сужения зрачка включают в действие аппарат аккомодации, обуславливающий увеличение преломляющей силы хрусталика.

Зрачок является также аппаратом устранения хроматической аберрации, которая обусловлена тем, что оптический аппарат глаза, как и простые линзы, преломляет свет с короткой волной сильнее, чем с длинной. Исходя из этого, для более точной фокусировки предмета красного цвета требуется большая степень аккомодации, чем для синего. Именно поэтому синие предметы кажутся более удаленными, чем красные, будучи расположенными на одном и том же расстоянии.

**3. Аккомодация** является главным механизмом, обеспечивающим ясное видение разноудаленных предметов, и сводится к фокусированию изображения от далеко или близко расположенных предметов на сетчатке. Основным механизмом аккомодации заключается в произвольном изменении кривизны хрусталика глаза (рисунок 6).

Благодаря изменению кривизны хрусталика, особенно передней поверхности, его преломляющая сила может меняться в пределах 10–14 диоптрий. Хрусталик заключен в капсулу, которая по краям (вдоль экватора хрусталика) переходит в фиксирующую хрусталик связку (циннова связка), в свою очередь, соединенную с волокнами ресничной (цилиарной) мышцы. При сокращении цилиарной мышцы натяжение цинновых связок уменьшается, а хру-

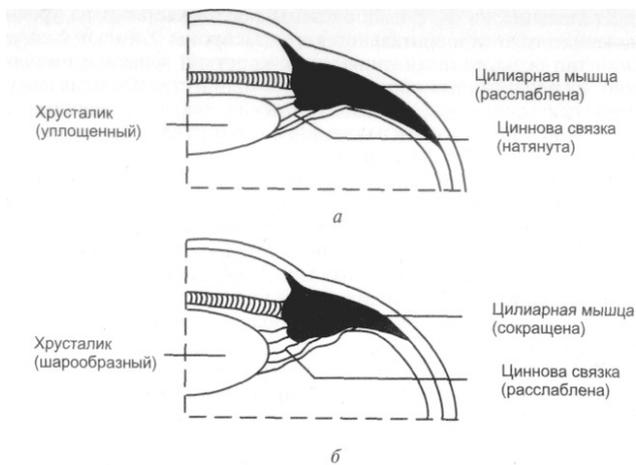


Рисунок 6 – Механизм аккомодации глаза: а – покой; б – напряжение

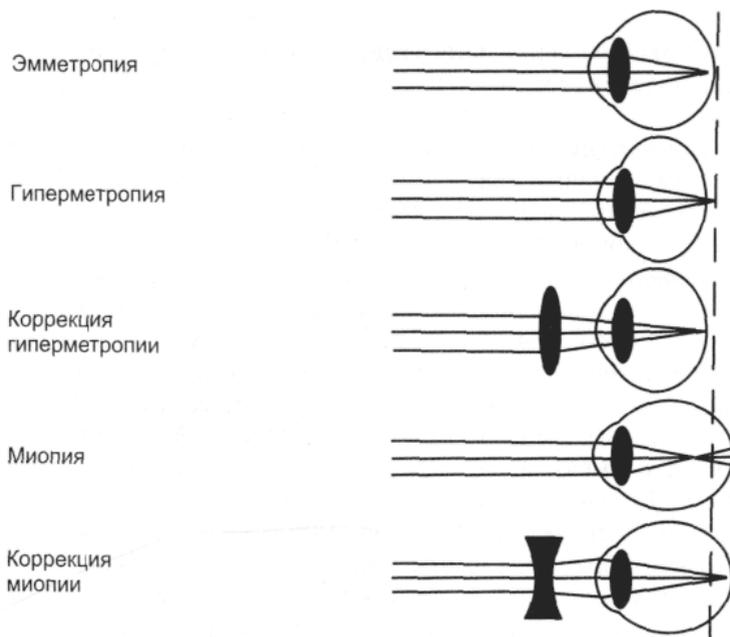


Рисунок 7 – Схема хода лучей через преломляющие среды глаза

сталик вследствие своей эластичности становится более выпуклым. Преломляющая сила глаза увеличивается, и глаз настраивается на видение близко расположенных предметов. Когда человек смотрит вдаль, циннова связка находится в натянутом состоянии, что приводит к растягиванию сумки хрусталика и его утолщению. Иннервация цилиарной мышцы осуществляется симпатически и парасимпатическими нервами. Импульсация, поступающая по парасимпатическим волокнам глазодвигательного нерва, вызывает сокращение мышцы. Симпатические волокна, отходящие от верхнего шейного узла, вызывают ее расслабление. Изменение степени сокращения и расслабления цилиарной мышцы связано с возбуждением сетчатки и находится под влиянием коры головного мозга. Преломляющая сила глаза выражается в диоптриях (Д). Одна диоптрия соответствует преломляющей силе линзы, главное фокусное расстояние которой в воздухе равно 1 м. Если главное фокусное расстояние линзы равно, например, 0,5 или 2 м, то ее преломляющая сила составляет, соответственно, 2Д или 0,5Д. Преломляющая сила глаза без явления аккомодации равна 58–60Д и называется рефракцией глаза.

При нормальной рефракции глаза лучи от далеко расположенных предметов после прохождения через светопреломляющую систему глаза собираются в фокусе на сетчатке в центральной ямке. Нормальная рефракция глаза носит название эметропии, а такой глаз называют эметропическим. Наряду с нормальной рефракцией наблюдаются ее аномалии (рисунок 7).

**Миопия** (близорукость) – это такой вид нарушения рефракции, при котором лучи от предмета после прохождения через светопреломляющий аппарат фокусируются не на сетчатке, а впереди нее. Это может зависеть от большей преломляющей силы глаза или от большой длины глазного яблока. Близкие предметы близорукий видит без аккомодации, отдаленные предметы видит неясными, расплывчатыми. Для коррекции применяются очки с рассеивающими двояковогнутыми линзами.

**Гиперметропия** (дальнозоркость) – вид нарушения рефракции, при котором лучи от далеко расположенных предметов в силу слабой преломляющей способности глаза или при малой длине глаз-

ного яблока фокусируются за сетчаткой. Даже удаленные предметы дальнороркий глаз видит с напряжением аккомодации, вследствие чего развивается гипертрофия аккомодационных мышц. Для коррекции применяют двояковыпуклые линзы.

**Астигматизм** – вид нарушения рефракции, при котором лучи не могут сходиться в одной точке, в фокусе (от *греч.* *stigma* – точка), обусловлен различной кривизной роговицы и хрусталика в различных меридианах (плоскостях). При астигматизме предметы кажутся сплюснутыми или вытянутыми, его коррекцию осуществляют сфероцилиндрическими линзами.

Следует отметить, что к светопреломляющей системе глаза относятся также: роговица, влага передней камеры глаза, хрусталик и стекловидное тело. Однако их преломляющая сила, в отличие от хрусталика, не регулируется и в аккомодации участия не принимает. После прохождения лучей через преломляющую систему глаза на сетчатке получается действительное, уменьшенное и перевернутое изображение. Но в процессе индивидуального развития сопоставление ощущений зрительного анализатора с ощущениями двигательного, кожного, вестибулярного и других анализаторов, как отмечалось выше, приводит к тому, что человек воспринимает внешний мир таким, какой он есть на самом деле.

**Бинокулярное зрение** (зрение двумя глазами) играет важную роль в восприятии разноудаленных предметов и определении расстояния до них, дает более выраженное ощущение глубины пространства по сравнению с монокулярным зрением, то есть зрением одним глазом. При рассматривании предмета двумя глазами его изображение может попадать на симметричные (идентичные) точки сетчаток обоих глаз, возбуждения от которых объединяются в корковом конце анализатора в единое целое, давая при этом одно изображение. Если изображение предмета попадает на неидентичные (диспаратные) участки сетчатки, то возникает раздвоение изображения. Процесс зрительного анализа пространства зависит не только от наличия бинокулярного зрения, существенную роль в этом играют условно-рефлекторные взаимодействия, складывающиеся между зрительным и двигательным анализаторами. Определенное значение имеют

конвергенционные движения глаз и процесс аккомодации, которые управляются по принципу обратных связей. Восприятие пространства в целом связано с определением пространственных отношений видимых предметов – их величины, формы, отношения друг к другу, что обеспечивается взаимодействием различных отделов анализатора; значительную роль при этом играет приобретенный опыт.

**При движении объектов** ясному видению способствуют следующие факторы: 1) *произвольные движения глаз* вверх, вниз, влево или вправо со скоростью движения объекта, что осуществляется благодаря содружественной деятельности глазодвигательных мышц; 2) при появлении объекта в новом участке поля зрения срабатывает *фиксационный рефлекс* – быстрое произвольное движение глаз, обеспечивающее совмещение изображения предмета на сетчатке с центральной ямкой. При слежении за движущимся объектом происходит медленное движение глаз – следящее движение.

**При рассматривании неподвижного предмета** для обеспечения ясного видения глаз совершает три типа мелких произвольных движений: *тремор* – дрожание глаза с небольшой амплитудой и частотой, *дрейф* – медленное смещение глаза на довольно значительное расстояние и *скачки (флики)* – быстрые движения глаз. Также существуют саккадические движения (*саккады*) – содружественные движения обоих глаз, совершаемые с большой скоростью. Наблюдаются саккады при чтении, просматривании картин, когда обследуемые точки зрительного пространства находятся на одном удалении от наблюдателя и других объектов. Если заблокировать эти движения глаз, то окружающий нас мир вследствие адаптации рецепторов сетчатки станет трудно различимым, каким он является у лягушки. Глаза лягушки неподвижны, поэтому она хорошо различает только *движущиеся предметы*, например, бабочек. Именно поэтому лягушка приближается к змее, которая постоянно выбрасывает наружу свой язык. Находящуюся в состоянии неподвижности змею лягушка не различает, а ее движущийся язык принимает за летающую бабочку.

**В условиях изменения освещенности** ясное видение обеспечивают зрачковый рефлекс, темновая и световая адаптация.

**Зрачок** регулирует интенсивность светового потока, действующего на сетчатку путем изменения своего диаметра. Ширина зрачка может колебаться от 1,5 до 8,0 мм. Сужение зрачка (*миоз*) происходит при увеличении освещенности, а также при рассматривании близко расположенного предмета и во сне. Расширение зрачка (*мидриаз*) происходит при уменьшении освещенности, а также при возбуждении рецепторов, любых афферентных нервов, при эмоциональных реакциях напряжения, связанных с повышением тонуса симпатического отдела нервной системы (боль, гнев, страх, радость и т. д.), при психических возбуждениях (психозы, истерии и т. д.), при удуще, наркозе. Зрачковый рефлекс при изменении освещенности хотя и улучшает зрительное восприятие (в темноте расширяется, что увеличивает световой поток, падающий на сетчатку, на свету сужается), однако главным механизмом все же является темновая и световая адаптация.

**Темновая адаптация** выражается в повышении чувствительности зрительного анализатора (сенситизация), **световая адаптация** – в снижении чувствительности глаза к свету. Основу механизмов световой и темновой адаптации составляют протекающие в колбочках и палочках фотохимические процессы, которые обеспечивают расщепление (на свету) и ресинтез (в темноте) фоточувствительных пигментов, а также процессы функциональной мобильности: включение и выключение из деятельности рецепторных элементов сетчатки. Кроме того, адаптацию определяют некоторые нейронные механизмы и, прежде всего, процессы, происходящие в нервных элементах сетчатки, в частности способы подключения фоторецепторов к ганглиозным клеткам с участием горизонтальных и биполярных клеток. Так, в темноте возрастает число рецепторов, подключенных к одной биполярной клетке, и большее их число конвергирует на ганглиозную клетку. При этом расширяется рецептивное поле каждой биполярной и, естественно, ганглиозной клеток, что улучшает зрительное восприятие. Включение же горизонтальных клеток регулируется ЦНС.

Снижение тону́са симпатической нервной системы (десимпатизация глаза) уменьшает скорость темновой адаптации, а введение адреналина оказывает противоположный эффект. Раздражение ретикулярной формации ствола мозга повышает частоту импульсов в волокнах зрительных нервов. Влияние ЦНС на адаптивные процессы в сетчатке подтверждается также тем, что чувствительность неосвещенного глаза к свету изменяется при освещении другого глаза и при действии звуковых, обонятельных или вкусовых раздражителей.

**Цветовая адаптация.** Наиболее быстрая и резкая адаптация (снижение чувствительности) происходит при действии сине-фиолетового раздражителя. Красный раздражитель занимает среднее положение.

**Зрительное восприятие крупных объектов и их деталей** обеспечивается за счет центрального и периферического зрения – изменений угла зрения. Наиболее тонкая оценка мелких деталей предмета обеспечивается в том случае, если изображение падает на желтое пятно, которое локализуется в центральной ямке сетчатки глаза, так как в этом случае имеет место наибольшая острота зрения. Это объясняется тем, что в области желтого пятна располагаются только колбочки, их размеры наименьшие, и каждая колбочка контактирует с малым числом нейронов, что повышает остроту зрения. *Острота зрения* определяется наименьшим углом зрения, под которым глаз еще способен видеть отдельно две точки. Нормальный глаз способен различать две светящиеся точки под углом зрения в  $1^\circ$ . Острота зрения такого глаза принимается за единицу. Острота зрения зависит от оптических свойств глаза, структурных особенностей сетчатки и работы нейрональных механизмов проводникового и центрального отделов зрительного анализатора. Определение остроты зрения осуществляется с помощью буквенных или различного вида фигурных стандартных таблиц. Крупные объекты в целом и окружающее пространство воспринимаются в основном за счет периферического зрения, обеспечивающего большое поле зрения.

*Поле зрения* – пространство, которое можно видеть фиксированным глазом. Различают отдельно поле зрения левого и право-

го глаз, а также общее поле зрения для двух глаз. Величина поля зрения у людей зависит от глубины положения глазного яблока и формы надбровных дуг и носа. Границы поля зрения обозначаются величиной угла, образуемого зрительной осью глаза и лучом, проведенным к крайней видимой точке через узловую точку глаза к сетчатке. Поле зрения неодинаково в различных меридианах (направлениях). Книзу –  $70^\circ$ , кверху –  $60^\circ$ , кнаружи –  $90^\circ$ , кнутри –  $55^\circ$ . Ахроматическое поле зрения больше хроматического в силу того, что на периферии сетчатки нет рецепторов, воспринимающих цвет (колбочек). В свою очередь, цветное поле зрения неодинаково для различных цветов. Самое узкое поле зрения для зеленого, желтого, больше для красного, еще больше для синего цветов. Величина поля зрения изменяется в зависимости от освещенности. Ахроматическое поле зрения в сумерках увеличивается, на свету уменьшается. Хроматическое поле зрения, наоборот, на свету увеличивается, в сумерках уменьшается. Это зависит от процессов мобилизации и демобилизации фоторецепторов (функциональной мобильности). При сумеречном зрении увеличение количества функционирующих палочек, то есть их мобилизация, приводит к увеличению ахроматического поля зрения, в то же самое время уменьшение количества функционирующих колбочек (их демобилизация) ведет к уменьшению хроматического поля зрения (П.Г. Снякин).

Зрительный анализатор имеет также механизм для различения длины световой волны – цветное зрение.

**Цветовое зрение** – способность зрительного анализатора реагировать на изменение длины световой волны с формированием ощущения цвета. Определенной длине волны электромагнитного излучения соответствует ощущение определенного цвета. Так, ощущение красного цвета соответствует действию света с длиной волны в 620–760 нм, а фиолетового – 390–450 нм, остальные цвета спектра имеют промежуточные параметры. Смешение всех цветов дает ощущение белого цвета. В результате смешения трех основных цветов спектра – красного, зеленого, сине-фиолетового – в разном соотношении можно получить также восприятие любых других цветов. Ощущение цветов связано с освещенностью. По

мере ее уменьшения сначала перестают различаться красные цвета, позднее всех – синие. Восприятие цвета обусловлено в основном процессами, происходящими в фоторецепторах. Наибольшим признанием пользуется трехкомпонентная теория цветоощущения Ломоносова – Юнга – Гельмгольца – Лазарева, согласно которой в сетчатке глаза имеются три вида фоторецепторов – колбочек, раздельно воспринимающих красный, зеленый и сине-фиолетовые цвета. Комбинации возбуждения различных колбочек приводят к ощущению различных цветов и оттенков. Равномерное возбуждение трех видов колбочек дает ощущение белого цвета. Трехкомпонентная теория цветового зрения получила свое подтверждение в электрофизиологических исследованиях Р. Гранита (1947). Три типа цветочувствительных колбочек были названы *модуляторами*, колбочки, которые возбуждались при изменении яркости света (четвертый тип), были названы *доминаторами*. Впоследствии методом микроспектрофотометрии удалось установить, что даже одиночная колбочка может поглощать лучи различной длины волны. Обусловлено это наличием в каждой колбочке различных пигментов, чувствительных к волнам света различной длины.

Несмотря на убедительные аргументы трехкомпонентной теории в физиологии цветового зрения описаны факты, которые не находят объяснения с этих позиций. Это дало возможность выдвинуть теорию противоположных, или контрастных, цветов, то есть создать так называемую оппонентную теорию цветного зрения Эвальда Геринга.

Согласно этой теории, в глазу и/или в мозге существуют три оппонентных процесса: один – для ощущения красного и зеленого, второй – для ощущения желтого и синего, третий – качественно отличный от двух первых процессов – для черного и белого. Эта теория применима для объяснения передачи информации о цвете в последующих отделах зрительной системы: в ганглиозных клетках сетчатки, наружных колоччатых телах, корковых центрах зрения, где функционируют цветооппонентные РП с их центром и периферией.

Таким образом, на основании полученных данных можно полагать, что процессы в колбочках более соответствуют трех-

компонентной теории цветоощущения, тогда как для нейронных сетей сетчатки и вышележащих зрительных центров подходит теория контрастных цветов Геринга.

В восприятии цвета определенную роль играют и процессы, протекающие в *нейронах* разных уровней зрительного анализатора (включая сетчатку), которые получили название *цветоопponentных нейронов*. При действии на глаз излучений одной части спектра они возбуждаются, а другой – тормозятся. Такие нейроны участвуют в кодировании информации о цвете.

Наблюдаются аномалии цветового зрения, которые могут проявляться в виде частичной или полной цветовой слепоты. Людей, вообще не различающих цвета, называют *ахроматами*. Частичная цветовая слепота имеет место у 8–10 % мужчин и 0,5 % женщин. Полагают, что цветослепота связана с отсутствием у мужчин определенных генов в половой непарной X-хромосоме. Различаются три вида частичной цветослепоты: *протанопия* (дальтонизм) – слепота в основном на красный цвет. Этот вид цветослепоты впервые был описан в 1794 г. физиком Дж. Дальтоном, у которого наблюдался этот вид аномалии. Людей с таким видом аномалии называют «краснослепыми»; *дейтеранопия* – понижение восприятия зеленого цвета. Таких людей называют «зеленослепыми»; *тританопия* – редко встречающаяся аномалия. При этом люди не воспринимают синий и фиолетовый цвета, их называют «фиолетовослепыми».

С точки зрения трехкомпонентной теории цветового зрения каждый из видов аномалии является результатом отсутствия одного из трех колбочковых цветовоспринимающих субстратов. Для диагностики расстройства цветоощущения пользуются цветными таблицами Е.Б. Рабкина, а также специальными приборами, получившими название *аномалоскопов*. Выявление различных аномалий цветового зрения имеет большое значение при определении профессиональной пригодности человека для различных видов работ (шофера, летчика, художника и др.).

Возможность оценки длины световой волны, проявляющаяся в способности к цветоощущению, играет существенную роль в жизни человека, оказывая влияние на эмоциональную сферу

и деятельность различных систем организма. *Красный цвет* вызывает ощущение тепла, действует возбуждающе на психику, усиливает эмоции, но быстро утомляет, приводит к напряжению мышц, повышению артериального давления, учащению дыхания. *Оранжевый цвет* вызывает чувство веселья и благополучия, способствует пищеварению. *Желтый цвет* создает хорошее, приподнятое настроение, стимулирует зрение и нервную систему. Это самый «веселый» цвет. *Зеленый цвет* действует освежающе и успокаивающе, полезен при бессоннице, переутомлении, понижает артериальное давление, общий тонус организма и является самым благоприятным для человека. *Голубой цвет* вызывает ощущение прохлады и действует на нервную систему успокаивающе, причем сильнее зеленого (особенно благоприятен голубой цвет для людей с повышенной нервной возбудимостью), больше, чем при зеленом цвете, понижает артериальное давление и тонус мышц. *Фиолетовый цвет* не столько успокаивает, сколько расслабляет психику. Создается впечатление, что человеческая психика, следуя вдоль спектра от красного к фиолетовому, проходит всю гамму эмоций. На этом основано использование теста Люшера для определения эмоционального состояния организма.

**Зрительные контрасты и последовательные образы.** Зрительные ощущения могут продолжаться и после того, как прекратилось раздражение. Такое явление получило название последовательных образов. Зрительные контрасты – это измененное восприятие раздражителя в зависимости от окружающего светового или цветового фона. Существуют понятия светового и цветового зрительных контрастов. Явление контраста может проявляться в преувеличении действительной разницы между двумя одновременными или последовательными ощущениями, поэтому различают одновременные и последовательные контрасты. Серая полоска на белом фоне кажется темнее такой же полоски, расположенной на темном фоне. Это пример одновременного светового контраста. Если рассматривать серый цвет на красном фоне, то он кажется зеленоватым, а если рассматривать серый цвет на синем фоне, то он приобретает желтый оттенок. Это явление *одновременного* цветового контраста. *Последовательный* цветовой контраст заключается в изменении

цветового ощущения при переводе взгляда на белый фон. Так, если долго смотреть на окрашенную в красный цвет поверхность, а затем перевести взор на белую, то она приобретает зеленоватый оттенок. Причиной зрительного контраста являются процессы, которые осуществляются в фоторецепторном и нейрональном аппаратах сетчатки. Основу составляет взаимное торможение клеток, относящихся к разным рецептивным полям сетчатки и их проекциям в корковом отделе анализаторов.

### Контрольные вопросы

1. Назвать пигменты колбочек и палочек.
2. Значение пигментного эпителия для фоторецепции.
3. Реакция выцветания родопсина сопровождается появлением (выбрать нужное) ПД, раннего РП, ГП.
4. Как изменяется МП наружных сегментов фоторецепторов на свету: де- или гиперполяризуется?
5. Что такое «темновой ток»? Какими ионами он обусловлен?
6. Как изменяется поперечное сечение глазного яблока при близорукости и дальнозоркости?
7. Назовите структуры оптической системы глаза.
8. Чему равна общая преломляющая сила глаза?
9. Что такое диоптрия?
10. Что такое фокусное расстояние?
11. Как изменяется преломляющая сила глаза при аккомодации (на какое количество диоптрий)?
12. Какие элементы входят в состав зрительной сенсорной системы?
13. Что называется глазным яблоком?
14. Какие вы знаете оболочки глаза?
15. Какие вы знаете камеры глаза? Где они находятся?
16. Перечислите образования, относящиеся к вспомогательному аппарату глаза.
17. Где вырабатывается слезная жидкость и каково ее значение? Каким образом избыток ее попадает в полость носа?
18. Что такое конъюнктива и каково ее значение?

19. Как построены веки и какую функцию они выполняют?
20. Глазодвигательный аппарат и его значение.
21. Роговица и ее значение.
22. Как построена сосудистая оболочка, на какие отделы она подразделяется и какие функции выполняет?
23. Что такое радужная оболочка, какую функцию она выполняет? От чего зависит цвет глаз?
24. Что ещё известно вам о «радужке» в свете современных представлений о соматотопических соотношений радужки с состоянием внутренних органов?
25. Что такое зрачок? Какова его функция? За счет чего изменяется величина зрачка?
26. Как называется светочувствительная оболочка глаза? Из каких слоев она состоит?
27. Каковы структурные и функциональные различия палочковых и колбочковых клеток?
28. Что такое желтое пятно и слепое пятно сетчатки?
29. Чем образован зрительный нерв?
30. Как построен хрусталик? Каково его значение? Каким образом изменяется кривизна хрусталика?
31. Передняя и задняя камеры глаза, их положение.
32. Что такое стекловидное тело, какова его функция?
33. В чем сходство глаза и фотоаппарата?
34. Почему для зрительного процесса необходимы движения глаз и с помощью чего они осуществляются?
35. В каких отделах мозга расположены зрительные центры и какую роль они играют?
36. В области какой борозды расположен корковый зрительный центр?
37. Все ли зрительные волокна в области перекреста переходят на противоположную сторону?
38. Что такое первичные (центральные) и вторичные (периферические) зрительные поля коры больших полушарий?
39. В чем состоит многообразие фоторецепторов?
40. Латеральное взаимодействие в сетчатке, его значение.

41. Физиологические особенности яркостных альфа-клеток и цветопозирующих горизонтальных с-клеток.
42. Физиологические основы цветового зрения.
43. Что такое рефракция?
44. Что такое острота зрения?
45. Какие системы в сетчатке – палочковые или колбочковые – оказываются более индивидуализированными и как это связано с остротой зрения?
46. Что такое бинокулярное зрение?
47. В чем суть трехкомпонентной теории цветового зрения?
48. Какие разновидности дальтонизма вы знаете?
49. Принципы построения зрительного образа в коре больших полушарий.

## 2. Слуховой анализатор

С помощью слухового анализатора человек ориентируется в звуковых сигналах окружающей среды, формирует соответствующие поведенческие реакции, например, оборонительные или пищедобывательные. Способность восприятия человеком разговорной и вокальной речи, музыкальных произведений делает слуховой анализатор необходимым компонентом средств общения, познания, приспособления.

Адекватным раздражителем для слухового анализатора являются звуки, т. е. колебательные движения частиц упругих тел, распространяющихся в виде волн в самых различных средах, включая воздушную среду, и воспринимающиеся ухом. Звуковые волновые колебания (звуковые волны) характеризуются *частотой* и *амплитудой*. Частота звуковых волн определяет высоту звука. Человек различает звуковые волны с частотой от 20 до 20 000 Гц. Звуки, частота которых ниже 20 Гц – инфразвуки и выше 20000 Гц (20 кГц) – ультразвуки, человеком не ощущаются. Звуковые волны, имеющие синусоидальные, или гармонические, колебания, называют *тоном*. Звук, состоящий из не связанных между собой частот, называют *шумом*. При большой частоте звуковых волн – тон высокий, при малой – низкий.

Второй характеристикой звука, которую различает слуховая сенсорная система, является его *сила*, зависящая от амплитуды звуковых волн. Сила звука или его интенсивность воспринимаются человеком как *громкость*. Ощущение громкости нарастает при усилении звука и зависит также от частоты звуковых колебаний, то есть громкость звучания определяется взаимодействием интенсивности (силы) и высоты (частоты) звука. Единицей измерения громкости звука является *бел*, в практике обычно используется *децибел* (дБ) – 0,1 бела. Человек различает звуки также по *тембру*, или «окраске». Тембр звукового сигнала зависит от спектра, то есть от состава дополнительных частот (обертонов), которые сопровождают основной тон (частоту). По тембру можно различить звуки одинаковой высоты и громкости, на чем основано узнавание людей по голосу. *Чувствительность слухового анализатора* определяется минимальной силой звука, достаточной для возникновения слухового ощущения. В области звуковых колебаний от 1000 до 3000 Гц, что соответствует человеческой речи, ухо обладает наибольшей чувствительностью. Эта совокупность частот получила название *речевой зоны*. В данной области воспринимаются звуки, имеющие давление меньше чем 0,001 бара (1 бар составляет приблизительно одну миллионную часть нормального атмосферного давления). Исходя из этого, в передающих устройствах, чтобы обеспечить адекватное понимание речи, речевая информация должна передаваться в речевом диапазоне частот.

**Рецепторный (периферический) отдел слухового анализатора**, превращающий энергию звуковых волн в энергию нервного возбуждения, представлен рецепторными волосковыми клетками кортиева органа (*орган Корти*), находящимися в улитке. Слуховые рецепторы (фонорецепторы) относятся к механорецепторам, являются вторичными и представлены внутренними и наружными волосковыми клетками. У человека приблизительно 3500 внутренних и 20000 наружных волосковых клеток, которые расположены на основной мембране внутри среднего канала внутреннего уха.

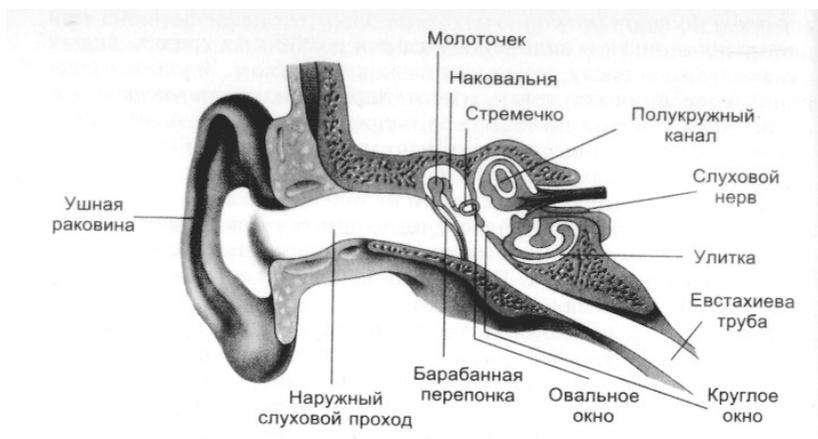


Рисунок 8 – Орган слуха

Внутреннее ухо (звукоспринимающий аппарат), а также среднее ухо (звукопередающий аппарат) и наружное ухо (звукоулавливающий аппарат) объединяются в понятие **орган слуха** (рисунок 8).

**Наружное ухо** за счет ушной раковины обеспечивает улавливание звуков, концентрацию их в направлении наружного слухового прохода и усиление интенсивности звуков. Кроме того, структуры наружного уха выполняют защитную функцию, охраняя барабанную перепонку от механических и температурных воздействий внешней среды.

**Среднее ухо** (звукопроводящий отдел) представлено барабанной полостью, где расположены три слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремечко. От наружного слухового прохода среднее ухо отделено барабанной перепонкой. Рукоятка молоточка вплетена в барабанную перепонку, другой его конец сочленен с наковальней, которая, в свою очередь, сочленена со стремечком. Стремечко прилегает к мембране овального окна. Площадь барабанной перепонки ( $70 \text{ мм}^2$ ) значительно больше площади овального окна ( $3,2 \text{ мм}^2$ ), благодаря чему происходит усиление давления звуковых волн на мембрану овального окна примерно в 25 раз. Так как рычажный механизм косточек уменьшает амплитуду звуковых

волн примерно в 2 раза, то, следовательно, происходит такое же усиление звуковых волн на овальном окне. Таким образом, происходит общее усиление звука средним ухом примерно в 60–70 раз. Если же учитывать усиливающий эффект наружного уха, то эта величина достигает 180–200 раз.

Среднее ухо имеет специальный защитный механизм, представленный двумя мышцами: мышцей, натягивающей барабанную перепонку, и мышцей, фиксирующей стремечко. Степень сокращения этих мышц зависит от силы звуковых колебаний. При сильных звуковых колебаниях мышцы ограничивают амплитуду колебаний барабанной перепонки и движение стремечка, предохраняя тем самым рецепторный аппарат во внутреннем ухе от чрезмерного возбуждения и разрушения. При мгновенных сильных раздражениях (удар в колокол) этот защитный механизм не успевает срабатывать. Сокращение обеих мышц барабанной полости осуществляется по механизму безусловного рефлекса, который замыкается на уровне стволовых отделов мозга. В барабанной полости поддерживается давление, равное атмосферному, что очень важно для адекватного восприятия звуков. Эту функцию выполняет евстахиева труба, которая соединяет полость среднего уха с глоткой. При глотании труба открывается, вентилируя полость среднего уха и уравнивая давление в нем с атмосферным. Если внешнее давление быстро меняется (быстрый подъем на высоту), а глотания не происходит, то разность давлений между атмосферным воздухом и воздухом в барабанной полости приводит к натяжению барабанной перепонки и возникновению неприятных ощущений, снижению восприятия звуков.

**Внутреннее ухо** представлено улиткой – спирально закрученным костным каналом, имеющим 2,5 завитка, который разделен основной мембраной и мембраной Рейснера на три узких части (лестницы). Верхний канал (вестибулярная лестница) начинается от овального окна и соединяется с нижним каналом (барабанной лестницей) через геликотрему (отверстие в верхушке) и заканчивается круглым окном. Оба канала представляют собой единое целое и заполнены перилимфой, сходной по составу со спинномозговой жидкостью. Между верхним и нижним

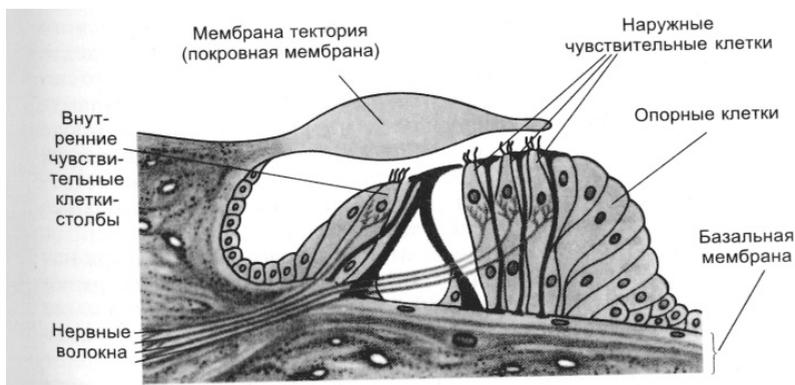


Рисунок 9 – Кортиев орган

каналами находится средний (средняя лестница). Он изолирован и заполнен эндолимфой. Внутри среднего канала на основной мембране расположен собственно звуковоспринимающий аппарат – орган Корти (кортиев орган) с рецепторными клетками, представляющий периферический отдел слухового анализатора (рисунок 9).

Основная мембрана вблизи овального окна по ширине составляет 0,04 мм, затем по направлению к вершине она постепенно расширяется, достигая у геликотремы 0,5 мм. Над кортиевым органом лежит текториальная (покровная) мембрана соединительно-тканного происхождения, один край которой закреплен, второй – свободен. Волоски наружных и внутренних волосковых клеток соприкасаются с текториальной мембраной. При этом изменяется проводимость ионных каналов рецепторных (волосковых) клеток, формируются микрофонный и суммационный рецепторные потенциалы. Образуется и выделяется в синаптическую щель рецепторно-афферентного синапса медиатор ацетилхолин. Все это приводит к возбуждению волокна слухового нерва, к возникновению в нем потенциала действия. Так происходит трансформация энергии звуковых волн в нервный импульс. Каждое волокно слухового нерва имеет кривую частотной настройки, которая называется также *частотно-пороговой кривой*. Этот показатель характеризует

площадь рецептивного поля волокна, которая может быть узкой или широкой. Узкой она бывает при тихих звуках, а при увеличении их интенсивности расширяется.

**Проводниковый отдел** слухового анализатора представлен периферическим биполярным нейроном, расположенным в спиральном ганглии улитки (первый нейрон). Волокна слухового (или кохлеарного) нерва, образованные аксонами нейронов спирального ганглия, заканчиваются на клетках ядер кохлеарного комплекса продолговатого мозга (второй нейрон). Затем после частичного перекреста волокна идут в медиальное коленчатое тело метаталамуса, где опять происходит переключение (третий нейрон), отсюда возбуждение поступает в кору (четвертый нейрон). В медиальных (внутренних) коленчатых телах, а также в нижних буграх четверохолмия располагаются центры рефлекторных двигательных реакций, возникающих при действии звука.

**Центральный, или корковый, отдел** слухового анализатора находится в верхней части височной доли большого мозга (верхняя височная извилина, поля 41 и 42 по Бродману). Важное значение для функции слухового анализатора имеют поперечные височные извилины (извилины Гешля).

**Слуховая сенсорная система** дополняется механизмами обратной связи, обеспечивающими регуляцию деятельности всех уровней слухового анализатора с участием нисходящих путей. Такие пути начинаются от клеток слуховой коры, переключаясь последовательно в медиальных коленчатых телах метаталамуса, задних (нижних) буграх четверохолмия, в ядрах кохлеарного комплекса. Входя в состав слухового нерва, центробежные волокна достигают волосковых клеток кортиева органа и настраивают их на восприятие определенных звуковых сигналов.

### **Восприятие высоты, силы звука и локализации источника звука**

Восприятие высоты, силы звука и локализации источника звука начинается с попадания звуковых волн в наружное ухо, где они приводят в движение барабанную перепонку. Колебания барабанной перепонки через систему слуховых косточек среднего уха

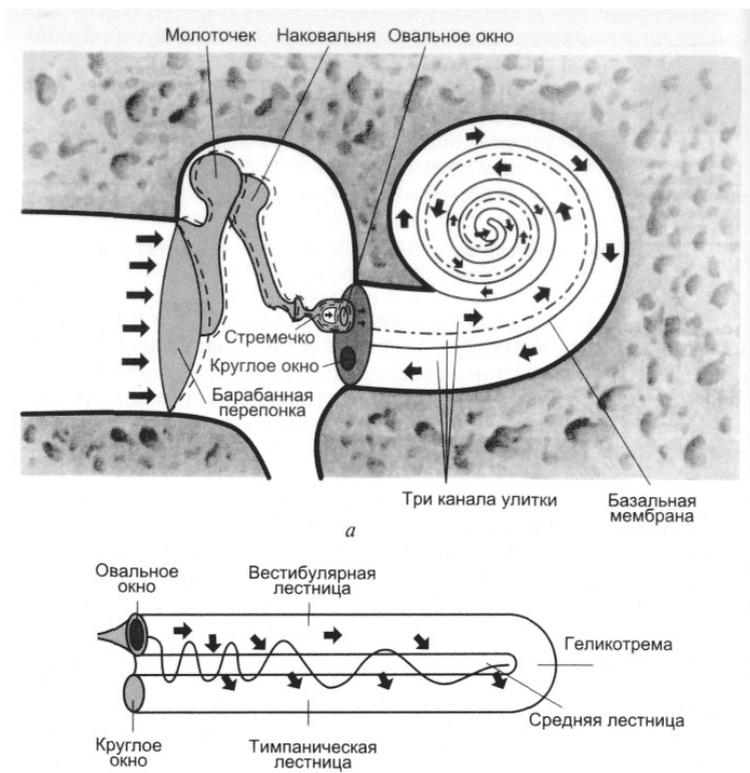


Рисунок 10 – Каналы улитки: а – среднее и внутреннее ухо в разрезе (по П. Линдсею и Д. Норману, 1974); б – распространение звуковых колебаний в улитке

передаются на мембрану овального окна, что вызывает колебание перилимфы вестибулярной (верхней) лестницы. Эти колебания через геликотрему передаются перилимфе барабанной (нижней) лестницы и доходят до круглого окна, смещая его мембрану по направлению к полости среднего уха (рисунок 10).

Колебания перилимфы передаются также на эндолимфу перепончатого (среднего) канала, что приводит в колебательные движения основную мембрану, состоящую из отдельных волокон, натянутых, как струны рояля. При действии звука волокна мембраны

приходят в колебательные движения вместе с рецепторными клетками кортиева органа, расположенными на них. При этом волоски рецепторных клеток контактируют с текториальной мембраной, реснички волосковых клеток деформируются. Возникает вначале рецепторный потенциал, а затем потенциал действия (нервный импульс), который далее проводится по слуховому нерву и передается в другие отделы слухового анализатора.

**Электрические явления в улитке.** В улитке можно зарегистрировать пять различных электрических феноменов.

1. *Мембранный потенциал* слуховой рецепторной клетки характеризует состояние покоя.

2. *Потенциал эндолимфы*, или *эндокохлеарный потенциал* обусловлен различным уровнем окислительно-восстановительных процессов в каналах улитки, в результате чего возникает разность потенциалов (80 мВ) между перилимфой среднего канала улитки (потенциал которой имеет положительный заряд) и содержимым верхнего и нижнего каналов. Этот эндокохлеарный потенциал оказывает влияние на мембранный потенциал слуховых рецепторных клеток, создавая у них критический уровень поляризации, при котором незначительное механическое воздействие во время контакта волосковых рецепторных клеток с текториальной мембраной приводит к возникновению в них возбуждения.

3. *Микрофонный эффект* улитки был получен в эксперименте на кошках. Электроды, введенные в улитку, соединялись с усилителем и громкоговорителем. Если рядом с ухом кошки произносили различные слова, то их можно услышать, находясь у громкоговорителя в другом помещении. Этот потенциал генерируется на мембране волосковой клетки в результате деформации волосков при соприкосновении с текториальной мембраной. Частота микрофонных потенциалов соответствует частоте звуковых колебаний, а амплитуда потенциалов в определенных границах пропорциональна интенсивности звуков речи. Звуковые колебания, действующие на внутреннее ухо, приводят к тому, что возникающий микрофонный эффект накладывается на эндокохлеарный потенциал и вызывает его модуляцию.

4. *Суммационный потенциал* отличается от микрофонного потенциала тем, что отражает не форму звуковой волны, а ее огибающую. Он представляет собой совокупность микрофонных потенциалов, возникающих при действии сильных звуков с частотой выше 4000–5000 Гц. Микрофонный и суммационный потенциалы связывают с деятельностью наружных волосковых клеток и рассматривают как рецепторные потенциалы.

5. *Потенциал действия* слухового нерва регистрируется в его волокнах, частота импульсов соответствует частоте звуковых волн, если она не превышает 1000 Гц. При действии более высоких тонов частота импульсов в нервных волокнах не возрастает, так как 1000 имп/с – это почти максимально возможная частота генерации импульсов в волокнах слухового нерва. Потенциал действия в нервных окончаниях регистрируется через 0,5–1,0 мс после возникновения микрофонного эффекта, что свидетельствует о синаптической передаче возбуждения с волосковой клетки на волокно слухового нерва.

**Восприятие звуков различной высоты** (частоты), согласно резонансной теории Гельмгольца, обусловлено тем, что каждое волокно основной мембраны настроено на звук определенной частоты. Так, звуки низкой частоты воспринимаются длинными волнами основной мембраны, расположенными ближе к верхушке улитки, звуки высокой частоты воспринимаются короткими волокнами основной мембраны, расположенными ближе к основанию улитки. При действии сложного звука возникают колебания различных волокон мембраны.

В современной интерпретации резонансный механизм лежит в основе *теории места*, в соответствии с которой в состоянии колебания вступает вся мембрана. Однако максимальное отклонение основной мембраны улитки происходит только в определенном месте. При увеличении частоты звуковых колебаний максимальное отклонение основной мембраны смещается к основанию улитки, где располагаются более короткие волокна основной мембраны, – у коротких волокон возможна более высокая частота колебаний. Возбуждение волосковых клеток именно этого участка мембраны при посредстве медиатора передается на

волокна слухового нерва в виде определенного числа импульсов, частота следования которых ниже частоты звуковых волн (лабильность нервных волокон не превышает 800–1000 Гц). Частота воспринимаемых звуковых волн достигает 20000 Гц. Таким способом осуществляется пространственный тип кодирования высоты и частоты звуковых сигналов.

При действии тонов примерно до 800 Гц кроме *пространственного* кодирования происходит еще и *временное (частотное)* кодирование, при котором информация передается также по определенным волокнам слухового нерва, но в виде импульсов (залпов), частота следования которых повторяет частоту звуковых колебаний. Отдельные нейроны на разных уровнях слуховой сенсорной системы настроены на определенную частоту звука, то есть каждый нейрон имеет свой специфический частотный порог, свою определенную частоту звука, на которую реакция нейрона максимальна. Таким образом, каждый нейрон из всей совокупности звуков воспринимает лишь определенные достаточно узкие участки частотного диапазона, не совпадающие между собой, а совокупности нейронов воспринимают весь частотный диапазон слышимых звуков, что и обеспечивает полноценное слуховое восприятие.

Правомерность этого положения подтверждается результатами протезирования слуха человека, когда электроды вживлялись в слуховой нерв, а его волокна раздражались электрическими импульсами разных частот, которые соответствовали звукосочетаниям определенных слов и фраз, обеспечивая смысловое восприятие речи.

**Анализ интенсивности звука** также осуществляется в слуховой сенсорной системе. При этом сила звука кодируется как частотой импульсов, так и числом возбужденных рецепторов и соответствующих нейронов. В частности, наружные и внутренние волосковые рецепторные клетки имеют разные пороги возбуждения. Внутренние клетки возбуждаются при большей силе звука, чем наружные. Кроме того, у внутренних клеток пороги возбуждения также различны. В связи с этим в зависимости от интенсивности звука меняются соотношения возбужденных рецепторных клеток кортиева органа и характер импульсации, по-

ступающей в ЦНС. Нейроны слуховой сенсорной системы имеют различные пороги реакций. При слабом звуковом сигнале в реакцию вовлекается лишь небольшое число более возбудимых нейронов, а при усилении звука возбуждаются нейроны с меньшей возбудимостью.

Необходимо отметить, что кроме воздушной проводимости имеется **костная проводимость звука**, то есть проведение звука непосредственно через кости черепа. При этом звуковые колебания вызывают вибрацию костей черепа и лабиринта, что приводит к повышению давления перилимфы в вестибулярном канале больше, чем в барабанном, так как перепонка, закрывающая круглое окно, эластична, а овальное окно закрыто стремечком. В результате этого происходит смещение основной мембраны так же, как и при воздушной передаче звуковых колебаний.

Определение **локализации источника звука** возможно с помощью **бинаурального слуха**, то есть способности слышать одновременно двумя ушами. Благодаря бинауральному слуху человек способен более точно локализовать источник звука, чем при моноауральном слухе, и определять направление звука. Для высоких звуков определение их источника обусловлено разницей силы звука, поступающего к обоим ушам, вследствие различной их удаленности от источника звука. Для низких звуков важной является разность во времени между приходом одинаковых фаз звуковой волны к обоим ушам.

Определение местоположения звучащего объекта осуществляется либо путем восприятия звуков непосредственно от звучащего объекта – первичная локализация, либо путем восприятия отраженных от объекта звуковых волн – вторичная локализация, или эхолокация. При помощи эхолокации ориентируются в пространстве некоторые животные (дельфины, летучие мыши).

**Слуховая адаптация** – это изменение слуховой чувствительности в процессе действия звука. Она складывается из соответствующих изменений функционального состояния всех отделов слухового анализатора. Ухо, адаптированное к тишине, обладает более высокой чувствительностью к звуковым раздражениям (слуховая сенситизация). При длительном слушании слуховая

чувствительность снижается. Большую роль в слуховой адаптации играет ретикулярная формация, которая не только изменяет активность проводникового и коркового отделов слухового анализатора, но и за счет центробежных влияний регулирует чувствительность слуховых рецепторов, определяя уровень их «настройки» на восприятие слуховых раздражителей.

### Контрольные вопросы

1. Где находится слуховой рецептор?
2. На какие отделы делится орган слуха? Каково их функциональное значение?
3. Как построено среднее ухо?
4. Что такое «молоточек», «наковаленка» и «стремечко»? Какую функцию они выполняют?
5. Как воздух из окружающей среды попадает в полость среднего уха? Какое это имеет функциональное значение? Что происходит в случае нарушения этого сообщения?
6. Каково строение внутреннего уха, его отделов?
7. Какие отделы органа слуха относятся к звукопроводящему аппарату и какие – к звуковоспринимающему?
8. Как построен звуковоспринимающий аппарат?
9. Как построена улитка, ее костная и перепончатая части?
10. Строение и функция спирального органа.
11. В какой части мозга находятся ядра слухового нерва?
12. Назовите долю и извилину коры больших полушарий, где находится корковый центр слуха.
13. Если закрыть одно ухо, например, правое и воспринимать звуки только левым, то в какое полушарие попадут слуховые импульсы; в левое, правое или в оба полушария? Чем это объяснить?
14. Каковы процессы преобразования звуковых стимулов в волосковых клетках кортиева органа?
15. Как называется изменение мембранного потенциала волосковых клеток?
16. Где формируется ПД (нервный импульс)?

17. Каковы особенности кодирования интенсивности и частотности звуков в улитке?
18. Психофизические основы слуха. Слуховые пороги. Аудиометрия.
19. Что вам известно о соматотопических соотношениях наружного уха с состоянием различных функциональных систем организма?

### 3. Физиология чувства равновесия

**Вестибулярный анализатор** обеспечивает так называемое акселерационное чувство, то есть ощущение, возникающее при прямолинейном и вращательном ускорении движения тела, а также при изменениях положения головы. Вестибулярному анализатору принадлежит ведущая роль в пространственной ориентации человека, сохранении его позы.

**Структурно-функциональная характеристика.** Периферический (рецепторный) отдел *вестибулярного анализатора* представлен волосковыми клетками вестибулярного органа, расположенного, как и улитка, в лабиринте пирамиды височной кости. Вестибулярный орган (орган равновесия, орган гравитации) состоит из трех полукружных каналов и преддверия (рисунок 11).

Полукружные каналы расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: верхний – во фронтальной, задний – в сагиттальной и наружный – в горизонтальной. Преддверие состоит из двух мешочков: круглого (саккулус), расположенного ближе к улитке, и овального (утрикулус), расположенного ближе к полукружным каналам. Полукружные каналы своими устьями открываются в преддверие и сообщаются с ним пятью отверстиями (колено двух каналов, а именно верхнего и заднего, соединены вместе). Один конец каждого канала имеет расширение, которое называется ампулой. Все эти структуры состоят из тонких перепонки и образуют перепончатый лабиринт, внутри которого находится эндолимфа. Вокруг перепончатого лабиринта и между ним и его костным футляром имеется перилимфа, которая переходит в перилимфу органа слуха. В каждом мешочке преддверия име-

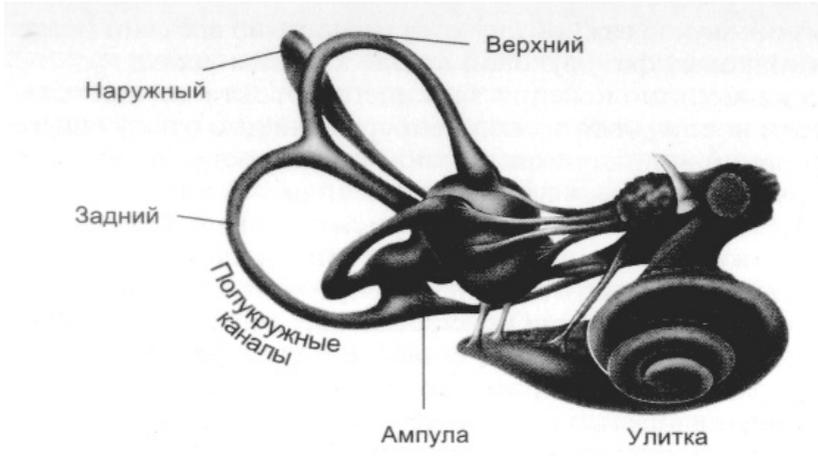


Рисунок 11 – Вестибулярный орган

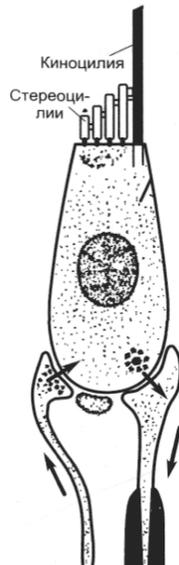


Рисунок 12 – Структурно-функциональные элементы волосковой (рецепторной) клетки вестибулярного аппарата

ются небольшие возвышения, называемые пятнами, а в ампулах полукружных каналов – гребешками. Они состоят из нейроэпителиальных клеток, имеющих на свободной поверхности волоски (реснички), которые разделяются на две группы: тонкие, их много, – стереоцилии и один более толстый и длинный на периферии пучка – киноцилии (рисунок 12).

Волосковые клетки представляют собой рецепторы вестибулярного анализатора и являются вторичными. Рецепторные клетки преддверия покрыты желеобразной массой, которая состоит в основном из мукополисахаридов и благодаря содержанию значительного количества кристаллов карбоната кальция получила название *отолитовой мембраны*. В ампулах полукружных каналов желеобразная масса не содержит солей кальция и называется *листовидной мембраной* (купулой). Волоски рецепторных клеток пронизывают эти мембраны. Возбуждение волосковых клеток происходит вследствие скольжения мембраны по волоскам, изгибания волосков (стереоцилии) в сторону киноцилии. При этом возникает рецепторный потенциал волосковых клеток и выделяется медиатор ацетилхолин, который стимулирует синаптические окончания волокон вестибулярного нерва. Этот эффект проявляется в усилении постоянной спонтанной активности вестибулярного нерва. Если же смещение стереоцилии направлено в противоположную от киноцилии сторону, то спонтанная активность вестибулярного нерва снижается.

Для *волосковых клеток преддверия* адекватными раздражителями являются ускорение или замедление прямолинейного движения тела, а также наклоны головы. Под действием ускорения отолитовая мембрана скользит по волосковым клеткам, а при изменении положения головы меняет свое положение по отношению к ним. Это вызывает отклонение ресничек и возникновение возбуждения в рецепторных волосковых клетках. Порог различения ускорения равен 2–20 см/с. Порог различения наклона головы в сторону составляет около 1°, а вперед и назад – около 2°. При сопутствующих раздражениях (вибрация, качка, тряска) происходит снижение чувствительности

вестибулярного аппарата. Так, вибрации, имеющие место в самолетах, повышают порог различения наклона головы вперед и назад до  $5^\circ$ , при наклонах в стороны – до  $10^\circ$ .

Для *волосковых клеток полукружных каналов* адекватным раздражителем является ускорение или замедление вращательного движения в какой-либо плоскости. Поскольку полукружные каналы заполнены эндолимфой, имеющей такую же плотность, как и купула ампул, линейные ускорения не оказывают влияния на положение ресничек и купулы. При поворотах головы или вращении тела, то есть при появлении углового ускорения, эндолимфа в них, в силу своей инерции, в первый момент остается неподвижной или потом движется, но с иной скоростью, нежели полукружные каналы. Это вызывает сгибание ресничек рецепторов в купуле и их возбуждение. В зависимости от характера вращательного ускорения или замедления происходит неодинаковое раздражение рецепторов различных полукружных каналов. По картине импульсов, приходящих в центральные структуры вестибулярного анализатора из полукружных каналов с каждой стороны, мозг получает информацию о характере вращательного движения.

Рецепторы полукружных каналов дают возможность различать угловое ускорение, равное в среднем  $2-3^\circ/\text{с}$  (порог различения вращения).

**Проводниковый отдел.** К рецепторам подходят периферические волокна биполярных нейронов вестибулярного ганглия, расположенного во внутреннем слуховом проходе (первый нейрон). Аксоны этих нейронов в составе вестибулярного нерва направляются к вестибулярным ядрам продолговатого мозга (второй нейрон). Вестибулярные ядра продолговатого мозга (верхнее – ядро Бехтерева, медиальное – ядро Швальбе, латеральное – ядро Дейтерса и нижнее – ядро Роллера) получают дополнительную информацию по афферентным нейронам от проприорецепторов мышц или от суставных сочленений шейного отдела позвоночника. Эти ядра вестибулярного анализатора тесно связаны с различными отделами центральной нервной системы. Благодаря этому обеспечиваются контроль и управление эффекторными

реакциями соматического, вегетативного и сенсорного характера. Третий нейрон расположен в ядрах зрительного бугра, откуда возбуждение направляется в кору полушарий.

**Центральный отдел** вестибулярного анализатора локализуется в височной области коры большого мозга, несколько кпереди от слуховой проекционной зоны (21–22 поля по Бродману, четвертый нейрон).

**Функциональные связи вестибулярного анализатора.** При возбуждении вестибулярного анализатора возникают соматические реакции, которые осуществляются благодаря вестибулоспинальным связям при участии вестибулоретикулярных и вестибулоруброспинальных трактов. При этом происходит перераспределение тонуса скелетной мускулатуры и рефлкторные реакции, необходимые для сохранения равновесия тела в пространстве. Рефлексы, обеспечивающие данную функцию, подразделяются на две группы – статические и статокINETические.

Один из статокINETических рефлексов – вестибулярный нистагм (головы или глаз) – имеет большое клиническое значение. Нистагм возникает в условиях быстрого перемещения тела или его вращения. Так, глазной нистагм проявляется сначала в ритмическом медленном движении глаз в сторону, противоположную вращению, а затем – быстром движении глаз (скачком) в обратном направлении. Реакции такого типа обеспечивают возможность обзора пространства в условиях перемещения тела. Важным моментом является связь вестибулярного аппарата с мозжечком, благодаря чему осуществляется тонкая регуляция моторных вестибулярных рефлексов. При нарушениях функции мозжечка эти рефлексы утрачивают тормозной компонент, что проявляется в возникновении таких симптомов, как, например, спонтанно возникающий нистагм, утрата равновесия, избыточная амплитуда движений. Эти симптомы являются частью синдрома мозжечковой атаксии. Благодаря связям вестибулярных ядер с вегетативной нервной системой проявляются вестибуловегетативные реакции сердечно-сосудистой системы, желудочно-кишечного тракта и других органов. Они могут проявляться в изменениях сердечного ритма, тонуса со-

судов, артериального давления, усилении моторики желудка и кишечника, повышении саливации, тошноте, рвоте и т. д. В условиях невесомости (в космосе) возникает такой тип афферентной импульсации с вестибулярного аппарата, который никогда не встречается на Земле. Однако привыкание к условиям невесомости во время космических полетов происходит быстро. При этом следует учитывать, что космонавты проходят напряженный курс тренировки, чем и объясняется их малая подверженность влиянию условий невесомости.

### **Двигательный (кинестетический) анализатор**

Двигательный, или кинестетический (проприоцептивный), анализатор обеспечивает формирование так называемого мышечного чувства при изменении напряжения мышц, их оболочек, суставных сумок, связок, сухожилий. В мышечном чувстве можно выделить три составляющих: чувство положения, когда человек может определить положение своих конечностей и их частей относительно друг друга; чувство движения, когда, изменяя угол сгибания в суставе, человек осознает скорость и направление движения; чувство силы, когда человек может оценить мышечную силу, нужную для движения или удерживания суставов в определенном положении при подъеме или перемещении груза. Наряду с кожным, зрительным, вестибулярным двигательный анализатор оценивает положение тела в пространстве, позу, участвует в координации мышечной деятельности.

**Периферический отдел** представлен проприорецепторами, расположенными в мышцах, связках, сухожилиях, суставных сумках, фасциях. К ним относятся мышечные веретена, тельца Гольджи, тельца Пачини, свободные нервные окончания.

*Мышечное веретено* представляет собой скопление тонких коротких поперечно-полосатых мышечных волокон, которые окружены соединительно-тканной капсулой. Эти волокна получили название интрафузальных, в отличие от обычных мышечных волокон, которые составляют основную массу мышц и называются экстрафузальными, или рабочими, волокнами. Мышечное веретено с интрафузальными волокнами расположе-

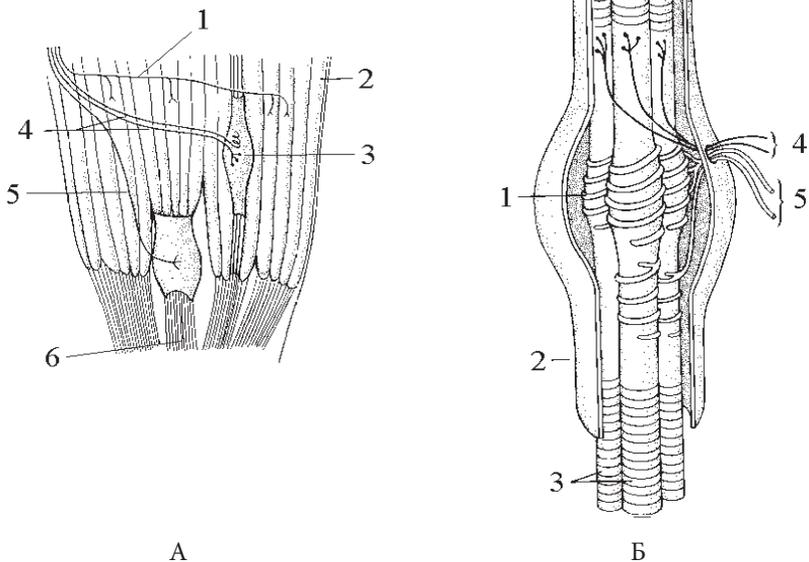


Рисунок 12 – Мышца с мышечным веретеном (А) и строение мышечного веретена (Б). А: 1 – аксон, иннервирующий обычные мышечные волокна; 2 – обычное мышечное волокно; 3 – мышечное веретено; 4 – афференты и эфференты мышечного веретена; 5 – афференты сухожильного рецептора, 6 – сухожилие. Б: 1 – окончания афферентных волокон; 2 – капсула веретена; 3 – видоизмененное мышечное волокно; 4 – эфферентные волокна; 5 – афферентные волокна

но параллельно экстрафузальным, поэтому возбуждаются при расслаблении (удлинении) скелетной мышцы (рисунок 12).

*Тельца Гольджи* находятся в сухожилиях. Это гроздевидные чувствительные окончания, достигающие у человека 2–3 мм в длину и 1–1,5 мм в ширину. Тельца Гольджи, располагаясь в сухожилиях, включены относительно скелетной мышцы последовательно, поэтому они возбуждаются при ее сокращении вследствие натяжения сухожилия мышцы. Рецепторы Гольджи контролируют силу мышечного сокращения, то есть напряжения.

*Тельца Пачини* представляют собой инкапсулированные нервные окончания, локализируются в глубоких слоях кожи, в сухожилиях и связках, реагируют на изменения давления, которое возникает при сокращении мышц и натяжении сухожилий, связок и кожи.

**Проводниковый отдел** двигательного анализатора представлен нейронами, которые располагаются в спинальных ганглиях (первый нейрон). Отростки этих клеток в составе пучков Голля и Бурдаха (задние столбы спинного мозга) достигают нежного и клиновидного ядер продолговатого мозга, где располагаются вторые нейроны. От этих нейронов волокна мышечно-суставной чувствительности, совершив перекрест, в составе медиальной петли доходят до зрительного бугра, где в вентральных заднелатеральном и заднемедиальном ядрах располагаются третьи нейроны.

**Центральным отделом** двигательного анализатора являются нейроны передней центральной извилины.

### Контрольные вопросы

1. Каковы строение и функция полукружных каналов?
2. Каково строение вестибулярного рецептора?
3. Где находятся первый, второй и третий нейроны вестибулярной системы?
4. Чем образован проводниковый отдел вестибулярной системы?
5. Где находится центральный отдел вестибулярной системы?
6. Что такое вестибулярные рефлексy?

## 4. Соматовисцеральный анализатор

Внутренние анализаторы осуществляют анализ и синтез информации о состоянии внутренней среды организма и участвуют в регуляции работы внутренних органов. Можно выделить: 1) внутренний анализатор давления в кровеносных сосудах и давления (наполнений) во внутренних полых органах (периферическим отделом этого анализатора являются механорецепторы); 2) анализатор температуры; 3) анализатор химизма внутренней среды организма;

4) анализатор осмотического давления внутренней среды. Рецепторы этих анализаторов расположены в различных органах, сосудах, слизистых оболочках и ЦНС.

К *механорецепторам* относятся все рецепторы, для которых адекватными стимулами являются: давление, а также растяжение, деформация стенок органов (сосуды, сердце, легкие, желудочно-кишечный тракт и другие внутренние полые органы). К *хеморецепторам* относят всю массу рецепторов, реагирующих на различные химические вещества: это рецепторы аортального и каротидного клубочков, рецепторы слизистых оболочек пищеварительного тракта и органов дыхания, рецепторы серозных оболочек, а также хеморецепторы головного мозга. *Осморецепторы* локализованы в аортальном и каротидном синусах, в других сосудах артериального русла, в интерстициальной ткани вблизи капилляров, в печени и других органах. Часть осморецепторов являются механорецепторами, часть – хеморецепторами. Терморецепторы локализованы в слизистых оболочках пищеварительного тракта, органов дыхания, мочевого пузыря, серозных оболочках, в стенках артерий и вен, в каротидном синусе, а также в ядрах гипоталамуса.

***Проводниковый отдел.*** От интерорецепторов возбуждение в основном проходит в одних стволах с волокнами вегетативной нервной системы. Первые нейроны находятся в соответствующих чувствительных ганглиях, вторые нейроны – в спинном или продолговатом мозге. Восходящие пути от них достигают заднемедиального ядра таламуса (третий нейрон) и затем поднимаются в кору больших полушарий (четвертый нейрон).

***Корковый отдел*** локализуется в зонах  $C_1$ - и  $C_2$ -соматосенсорной областей коры и в орбитальной области коры большого мозга.

Восприятие некоторых интероцептивных стимулов может сопровождаться возникновением четких, локализованных ощущений, например, при растяжении стенок мочевого пузыря или прямой кишки. Но висцеральная импульсация (от интерорецепторов сердца, сосудов, печени, почек и др.) может и не вызывать ясно осознаваемых ощущений. Обусловлено это тем, что такие ощущения возникают в результате раздражения различных рецепторов,

входящих в ту или иную систему органов. В любом случае изменения внутренних органов оказывают значительное влияние на эмоциональное состояние и характер поведения человека.

## **Кожные анализаторы**

### ***Температурный анализатор***

Температурный кожный анализатор обеспечивает информацию о температуре внешней среды и формирование температурных ощущений, что имеет большое значение для осуществления процессов терморегуляции и поведенческих приспособительных реакций. Как и тактильный, он относится к соматосенсорному анализатору.

*Периферический отдел* представлен двумя видами рецепторов: одни реагируют на холодовые стимулы, другие – на тепловые. Тепловые рецепторы – это тельца Руффини, а холодовые – колбы Краузе. Рецепторы холода расположены в эпидермисе и непосредственно под ним, а рецепторы тепла – преимущественно в нижнем и верхнем слоях собственно кожи и слизистой оболочки.

*Проводниковый отдел.* От рецепторов холода отходят миелинизированные волокна типа А, а от рецепторов тепла – немиелинизированные волокна типа С, поэтому информация от холодовых рецепторов распространяется с большей скоростью, чем от тепловых. Первый нейрон локализуется в спинальных ганглиях. Клетки задних рогов спинного мозга представляют второй нейрон. Нервные волокна, отходящие от вторых нейронов температурного анализатора, переходят через переднюю комиссуру на противоположную сторону в боковые столбы и в составе латерального спинно-таламического тракта доходят до зрительного бугра, где находится третий нейрон. Отсюда возбуждение поступает в кору полушарий большого мозга.

*Центральный отдел* температурного анализатора локализуется в области задней центральной извилины коры большого мозга.

***Восприятие температурных раздражителей.*** Существует зона температуры кожи, в пределах которой в результате адаптации к температуре внешней среды происходит полное исчезновение температурных ощущений. Эта зона получила название зоны комфорта, или нейтральной зоны. Изменения температуры кожи

и отклонения от зоны комфорта происходят под влиянием факторов внешней и внутренней сред организма и сопровождаются возникновением ощущения тепла или холода. Интенсивность этих ощущений зависит от величины отклонения от диапазона зоны комфорта. Если температура кожи не меняется и какое-то время остается постоянной, то реакция терморцепторов в этих случаях обозначается как *статическая*. Уровень статической реакции зависит от длительности температурного раздражения и величины отклонения от диапазона зоны комфорта. При длительном воздействии температурных факторов внешней среды и малых отклонениях температуры кожи возможно развитие медленной частичной адаптации с сохранением низкого уровня статической реакции терморцепторов. При значительном изменении температуры внешней среды и больших отклонениях от зоны комфорта, когда развитие адаптации уменьшается, проявляется высокий уровень статической реакции терморцепторов.

Различают также *динамические реакции терморцепторов*, при которых формируются температурные ощущения, связанные с изменениями температуры кожи. Динамические реакции терморцепторов определяются тремя параметрами: исходной температурой и скоростью изменения температуры внешней среды, а также величиной поверхности кожи, на которую действует температурный фактор. Исходная температура кожи определяет уровень возбудимости терморцепторов: чем ниже температура кожи, тем выше возбудимость холодовых и ниже – тепловых рецепторов и наоборот. При большой скорости изменения температуры внешней среды происходят быстрые изменения возбудимости терморцепторов кожи. При малой скорости изменения температуры среды возбудимость рецепторов изменяется медленно и может наблюдаться явление аккомодации, то есть приспособление к воздействию медленно нарастающего температурного фактора, проявляющегося в снижении возбудимости терморцепторов кожи. Интенсивность температурных ощущений находится в прямо пропорциональной зависимости от величины поверхности кожи, на которую воздействует температурный стимул: чем больше площадь воздействия температурного фактора, тем температурные ощущения сильнее,

и наоборот, если маленькие участки кожи подвергаются воздействию температуры, ощущения понижены. Это явление объясняют наличием пространственной суммации на разных уровнях проводникового отдела температурного анализатора, что оказывает влияние на формирование температурных ощущений.

Данное объяснение подтверждается опытом с двусторонней стимуляцией. Так, например, при одновременном температурном воздействии на тыльную поверхность обеих рук температурные ощущения будут выше, чем при обогревании или охлаждении одной руки.

Иногда при воздействии высоких температур наблюдаются парадоксальные ощущения холода. Это можно объяснить тем, что холодовые рецепторы располагаются ближе к поверхности кожи (на глубине 0,17 мм), чем тепловые, расположенные на глубине 0,3–0,6 мм, поэтому холодовые рецепторы возбуждаются быстрее. В то же время считают, что причина этого явления, возможно, лежит в том, что холодовые рецепторы, в норме «молчаливые» при температуре выше +40 °С, вдруг возбуждаются на короткое время, если на них быстро подействовать температурой выше +45 °С.

### ***Тактильный анализатор***

Тактильный анализатор является частью кожного анализатора. Он обеспечивает ощущения прикосновения, давления, вибрации и щекотки.

*Периферический отдел* представлен различными рецепторными образованиями, раздражение которых приводит к формированию специфических ощущений. На поверхности кожи, лишенной волос, а также на слизистых оболочках на прикосновение реагируют специальные рецепторные клетки (тельца Мейснера), расположенные в сосочковом слое кожи. На коже, покрытой волосами, на прикосновение реагируют рецепторы волосяного фолликула, обладающие умеренной адаптацией.

На давление реагируют рецепторные образования (диски Меркеля), расположенные небольшими группами в глубоких слоях кожи и слизистых оболочек. Это медленно адаптирующиеся рецепторы. Адекватным стимулом для них служит прогибание эпидермиса при действии механического стимула на кожу.

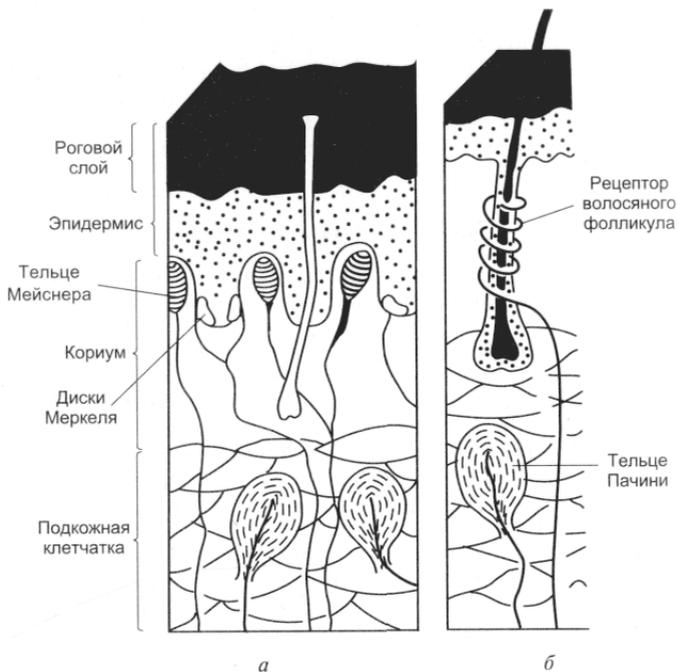


Рисунок 13 – Схема строения и положения механорецепторов в коже на не покрытых волосами (а) и волосистых (б) участках

*Вибрацию* воспринимают тельца Пачини, располагающиеся как в слизистой, так и на не покрытых волосами частях кожи, жировой ткани подкожных слоев, а также в суставных сумках, сухожилиях. Эти рецепторы представлены нервными терминалями, заключенными в слоистые оболочки из соединительной ткани. Тельца Пачини обладают очень быстрой адаптацией и реагируют на ускорение при смещении кожи в результате действия механических стимулов, одновременно вовлекаются в реакцию несколько телец Пачини.

*Щекотание* воспринимают свободно лежащие, неинкапсулированные нервные окончания, расположенные в поверхностных слоях кожи. Для данного вида рецепторов характерна низкая специфичность реакции на стимулы разной интенсивности. С активацией этой группы рецепторов связывают ощущение ще-

котки, что и дало название самим рецепторам – рецепторы щекотки (рисунок 13).

По функциональным особенностям тактильные рецепторы подразделяются на фазные и статические. *Фазные* тактильные рецепторы возбуждаются при динамическом раздражении. Они обладают высокой чувствительностью, коротким латентным периодом, быстро адаптируются. *Статические* тактильные рецепторы возбуждаются в основном от статического раздражения. Они менее чувствительны, чем фазные, с более длительным латентным периодом, медленно адаптируются.

*Проводниковый отдел.* От большинства механорецепторов в спинной мозг информация поступает в центральную нервную систему по А-волокам и лишь от рецепторов щекотки – по С-волокам. Первый нейрон находится в спинальных ганглиях. В заднем роге спинного мозга происходит первое переключение на интернейроны (второй нейрон), от них восходящий путь в составе заднего столба достигает ядер заднего столба в продолговатом мозге (третий нейрон), где происходит второе переключение, далее через медиальную петлю путь следует к вентро-базальным ядрам зрительного бугра (четвертый нейрон), центральные отростки нейронов зрительного бугра идут в кору больших полушарий.

*Центральный отдел* тактильного анализатора локализуется в первичной зоне соматосенсорной области коры большого мозга (задняя центральная извилина).

Исследования уровня тактильной чувствительности можно проводить с помощью «волосков Фрея», а пространственных порогов, которые характеризуют плотность распределения тактильных рецепторов, – «циркулем Вебера».

### Контрольные вопросы

1. Каково строение нервно-мышечного веретена (рецептора) проприорецептивной системы?
2. Что происходит в этом рецепторе при растяжении мышцы?
3. Что такое динамическая и статическая фазы ответа?
4. Что представляют собой сухожильные рецепторы?

5. Каково значение суставной рецепции?
6. Какова соматотопическая проекция органов в прецентральной и постцентральной извилинах больших полушарий мозга? Какое это имеет функциональное значение?
7. Что такое первичные и вторичные корковые поля двигательной и сенсорной систем? Каковы их функциональные особенности?
8. Назовите корковые центры ответственные за организацию членораздельной речи? Выделите моторную часть.
9. Чем объяснить множественное представительство в коре речевой функции? Благодаря чему осуществляется взаимодействие отдельных корковых представительств речи?
10. Назовите образования, при поражении которых наблюдается: алексия; аграфия; сенсорная афазия; двигательная афазия; апраксия.
11. Какие рецепторные образования кожного анализатора вы знаете? Чем они отличаются друг от друга?
12. Какова функциональная классификация кожных рецепторов?
13. Что такое соматическая и висцеральная боль?
14. Адаптация, ее значение.
15. Где расположены первый, второй, и третий нейроны кожного анализатора?
16. Назовите основные восходящие пути спинного и головного мозга, связанные с проведением кожной чувствительности.
17. Назовите извилину и долю полушария мозга, в которой расположен корковый центр кожного анализатора.

## **5. Ноцицепция и боль**

Болевой анализатор осуществляет формирование болевых ощущений (боли), которые возникают при воздействии повреждающих факторов.

Боль – это «сенсорная модальность» подобно слуху, вкусу, зрению и пр., она выполняет сигнальную функцию, которая

заключается в информации о нарушении таких жизненно важных констант организма, как целостность покровных оболочек и определенный уровень окислительных процессов в тканях, обеспечивающих их нормальную жизнедеятельность.

В то же время боль можно рассматривать как психофизиологическое состояние, сопровождаемое изменениями деятельности различных органов и систем, а также возникновением эмоций и мотиваций.

### **Структурно-функциональная характеристика**

***Периферический отдел анализатора*** представлен рецепторами боли, которые по предложению Ч. Шеррингтона называют ноцицепторами (от лат. «posere» – разрушать). Это высокопороговые рецепторы, реагирующие на разрушающие воздействия. По механизму возбуждения ноцицепторы делят на механоноцицепторы и хемоноцицепторы.

*Механоноцицепторы* расположены преимущественно в коже, фасциях, сухожилиях, суставных сумках и слизистых оболочках пищеварительного тракта. Это свободные нервные окончания миелинизированных волокон типа А-дельта со скоростью проведения возбуждения 4–30 м/с. Они реагируют на действие агента, вызывающего деформацию и повреждение мембраны рецептора при сжатии или растяжении тканей. Для большинства этих рецепторов характерна быстрая адаптация.

*Хемоноцицепторы* расположены также на коже и в слизистых оболочках, но преобладают во внутренних органах, где локализируются в стенках мелких артерий. Они представлены свободными нервными окончаниями немиелинизированных волокон типа С со скоростью проведения возбуждения 0,4–2 м/с. Специфическими раздражителями для этих рецепторов являются химические вещества (аллогены), но только те, которые отнимают кислород у тканей, нарушают процессы окисления.

Выделяют три типа аллогенов, каждый из которых имеет собственный механизм активации хемоноцицепторов. *Тканевые аллогены* (серотонин, гистамин, ацетилхолин и др.) образуются при разрушении тучных клеток соединительной ткани и, попадая

в интерстициальную жидкость, непосредственно активируют свободные нервные окончания. *Плазменные алгогены* (брадикинин, каллидин и простагландины), выполняя роль модуляторов, повышают чувствительность хемоноцицепторов к ноцигенным факторам. *Тахикинины* выделяются при повреждающих воздействиях из окончаний нервов (к ним относится вещество П – полипептид), они воздействуют местно на мембранные рецепторы того же нервного окончания.

Представление о наличии специфического сложноорганизованного периферического отдела болевого анализатора основано на *теории специфичности* (М. Фрей, 1895). Согласно этой теории, ощущение боли может возникать только при раздражении определенных рецепторов (ноцицепторов) и специальных путей проведения возбуждения в соответствующие нервные центры. Однако боль может возникать также при очень сильных, в том числе повреждающих воздействиях и на другие рецепторы, например, терморепторы. Такой взгляд сформировался на основе *теории интенсивности* (А. Гольдштейдер, 1894) – *неспецифической теории боли*. Согласно этой теории, ощущение боли формируется в результате суммации в нервных центрах возбуждений, возникающих при раздражении рецепторов различных модальностей.

В настоящее время считают, что боль может возникать как при повреждающих воздействиях на специальные рецепторы – ноцицепторы, так и при интенсивном воздействии на рецепторы различной модальности. Развивается также представление, согласно которому под термином «ноцицептор» подразумевается не только сам рецепторный аппарат, но и связанная с ним периферическая часть афферентного волокна. Это образование получило название «сенсорной болевой единицы». Предполагается, что сенсорная болевая единица имеет два возбудимых участка. Один из них (претерминальная часть дендрита) возбуждается только повреждающими стимулами. Другой (сама терминаль) может активизироваться воздействиями, не несущими ноцицептивной информации (субноцицептивными воздействиями).

**Проводниковый отдел.** Проведение болевого возбуждения от рецепторов осуществляется по дендритам первого нейрона, распо-

ложенного в чувствительных ганглиях соответствующих нервов, иннервирующих определенные участки организма. Аксоны этих нейронов поступают в спинной мозг к вставочным нейронам заднего рога (второй нейрон). Далее проведение возбуждения в центральной нервной системе осуществляется двумя путями: специфическим (лемнисковым) и неспецифическим (экстралемнисковым). Специфический путь начинается от вставочных нейронов спинного мозга, аксоны которых в составе спиноталамического тракта поступают к специфическим ядрам таламуса (в частности в вентробазальное ядро), которые представляют третьи нейроны. Отростки этих нейронов достигают коры.

Неспецифический путь начинается также от вставочного нейрона спинного мозга и по коллатералям идет к различным структурам мозга. В зависимости от места окончания выделяют три основных тракта – неоспиноталамический, спиноретикулярный, спиномезенцефалический.

Последние два тракта объединяются в спиноталамический. Возбуждение по этим трактам поступает в неспецифические ядра таламуса и оттуда во все отделы коры больших полушарий.

**Корковый отдел.** Специфический путь заканчивается в соматосенсорной области коры большого мозга. Согласно современным представлениям выделяют две соматосенсорные зоны. Первичная проекционная зона находится в области заднецентральной извилины. Здесь происходит анализ ноцицептивных воздействий, формирование ощущения острой, точно локализованной боли. Кроме того, за счет тесных связей с моторной зоной коры осуществляются моторные акты при воздействии повреждающих стимулов. Вторичная проекционная зона, которая находится в глубине силвиевой борозды, участвует в процессах осознания и выработке программы поведения при болевом воздействии.

*Неспецифический путь* распространяется на все области коры. Значительную роль в формировании болевой чувствительности играет орбитофронтальная область коры, которая участвует в организации эмоционального и вегетативного компонентов боли.

**Компоненты реакции организма на боль.** В реакцию организма на боль вовлекаются практически все структуры головного мозга, поскольку по коллатералям проводникового отдела болевого анализатора возбуждение распространяется на ретикулярную формацию, лимбическую систему мозга, гипоталамус и двигательные ядра. В связи с этим в реакции организма на боль выделяют несколько компонентов. Импульсы от хеморецепторов проводятся по Аб- и С-афферентам и через задние корешки поступают в спинной мозг – в нейроны заднего рога – первой релейной станции болевой импульсации. Здесь ноцицептивная импульсация переключается и распространяется по ЦНС многими путями.

Прежде всего, это пути, идущие из спинного мозга к мотонейронам, которые посылают импульсы к двигательным мышцам. Это обеспечивает формирование *первого компонента* системной болевой реакции организма – *двигательной* защитной реакции от разрушающего раздражителя, еще даже не почувствовав самой боли.

Следующий путь – *спинно-таламический*, достигающий нейронов задней группы ядер таламуса. Здесь происходит второе переключение ноцицептивной импульсации. Далее импульсация проецируется на нейроны соматосенсорной коры, то есть корковый центр формирования *второго компонента* – *болевого ощущения (ноцицепции)*.

От нейронов заднего рога также начинаются неспецифические, диффузные пути, не имеющие четких морфологических границ – спинно-ретикулоталамические пути – с несколькими станциями переключения. Возбуждение нейронов этих путей влечет за собой вверх и вниз идущие генерализованные активизирующие влияния, что формирует поведенческую реакцию пробуждения – arousal. Таким образом формируется *третий компонент* системной болевой реакции организма – *бодрствование (arousal – реакция)*.

Ноцицептивная импульсация, идущая по неспецифическим путям, активизирует нейроны гипоталамуса – высшего вегетативного центра. Отсюда формируется *четвертый компонент* системной болевой реакции – *вегетативный*: повышается арте-

риальное давление, увеличивается частота дыхания и сердечных сокращений, имеет место выделение гормонов (АКТГ, адреналина, норадреналина), перестраивается обмен веществ и т. д.

Кроме того, известно, что и гипоталамус, и ретикулярная формация, являются эмоциогенной зоной; их возбуждение через активацию лимбических структур формирует *отрицательную эмоцию*, то есть *пятый компонент* системной болевой реакции. В зависимости от индивидуально-генетических особенностей организма, и в частности вегетативного тонуса, отрицательная эмоция формирует различные поведенческие реакции, например, бегство или нападение. В организации защитных поведенческих реакций ведущая роль отводится структурам лобной и теменной областей коры полушарий большого мозга.

Активацию фронтальной и теменной областей коры больших полушарий связывают с формированием *шестого компонента – мотивации избавления от болевых ощущений*, так как операция удаления лобной коры у людей приводит к безразличному отношению к болевым ощущениям, которые могут даже усилиться. Поражение же теменных отделов может приводить больного к состоянию болевой асимболии, то есть боль сохраняется, но при этом не наблюдается никаких психических реакций на болевое раздражение. Отсюда следует, что мотивация устранения болевых ощущений требует активацию процессов памяти – опыта их устранения, что можно считать *седьмым компонентом* системной болевой реакции.

Каждый компонент болевой реакции может быть использован для оценки специфичности болевого ощущения при медицинских и биологических исследованиях.

### **Виды боли и методы ее исследования**

Структурно-функциональная организация передачи ноцицептивной информации четко коррелирует с разделением боли на два вида – эпикритическую и протопатическую. *Эпикритическая (первичная) боль* четко локализована, имеет обычно резкий, колющий характер, возникает при активации механорецепторов и быстропроводящих А-волокон, связана с распространением

возбуждения по неоспиноталамическому тракту в проекционные зоны соматосенсорной коры. *Протопатическая (вторичная) боль* характеризуется медленным возникновением, нечеткой локализацией, имеет ноющий характер, возникает при активации хемонцицепторов с передачей информации по медленно проводящим С-волокам. Затем возбуждение распространяется по палеоспиноталамическому тракту преимущественно в медиальные, интраламинарные и задние неспецифические ядра таламуса. Оттуда возбуждение достигает различных областей коры. Этот вид боли отличается многокомпонентными проявлениями, включающими висцеральные, моторные и эмоциональные реакции.

В зависимости от локализации боль подразделяют на *соматическую*, возникающую в коже, мышцах, суставах и т. д., и *висцеральную*, возникающую во внутренних органах (рисунок 14). Соматическая боль является двухфазной эпикритической и протопатической, то есть она имеет определенную локализацию, а ее интенсивность зависит от степени и площади повреждения. Висцеральные боли трудно локализовать. Они могут быть в области ноцицептивного воздействия на орган, но могут проявляться далеко за ее пределами, в области другого органа или участка кожной поверхности.

В зависимости от соотношения локализации боли и самого болезненного процесса, вызванного ноцицептивным воздействием, выделяют местные, проекционные, иррадиирующие и отраженные боли. *Местные боли* локализуются непосредственно в очаге ноцицептивного воздействия. *Проекционные боли* ощущаются по ходу нерва и на дистальных его участках при локализации ноцицептивного воздействия в проксимальном участке нерва. *Иррадиирующие боли* локализуются в области иннервации одной ветви нерва при ноцицептивном воздействии в зоне иннервации другой ветви того же нерва. *Отраженные боли* возникают в участках кожи, иннервируемых из того же сегмента спинного мозга, что и внутренние органы, в которых расположен источник ноцицептивного воздействия. Они возникают при поражении внутренних органов, проецируясь за пределами больного органа, в области различных участков кожи либо в другие органы. Формирование отраженных болей обусловлено тем, что

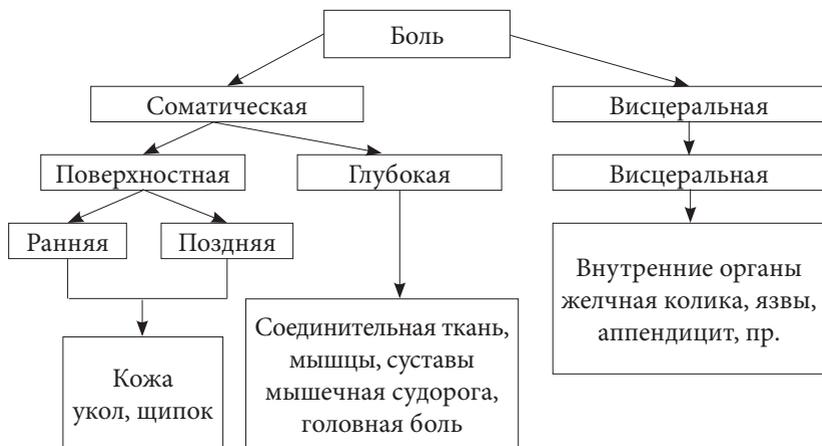


Рисунок 14 – Виды боли

на одном и том же интернейроне спинного мозга могут заканчиваться афферентные волокна от определенного участка кожи и внутреннего органа, в котором имеет место ноцицептивное воздействие. Болевое возбуждение, возникающее во внутреннем органе, активирует тот же интернейрон, поэтому возбуждение распространяется далее в центральной нервной системе по тем же проводникам, что и при раздражении кожи. В результате формируется ощущение, как и при воздействии на кожу. Вследствие полисегментарной иннервации внутренних органов и широкой генерализации ноцицептивных возбуждений в ЦНС боль может отражаться на участки кожи, расположенные далеко от пораженного органа, и в другие органы (рисунок 15). *Фантомные* (центральные или деафферентационные) боли возникают после удаления органа (ампутации) или деафферентации. Обычно этому предшествует длительная боль, сопровождающаяся длительной болевой афферентацией из области поражения. В структурах ЦНС, связанных с переработкой ноцицептивных возбуждений, возникают очаги (генераторы) чрезмерно усиленных возбуждений. Наряду с этим наблюдается дефицит тормозных процессов на разных уровнях ЦНС, обеспечивающих чувствительность определенных участков организма. Все это создает готовность

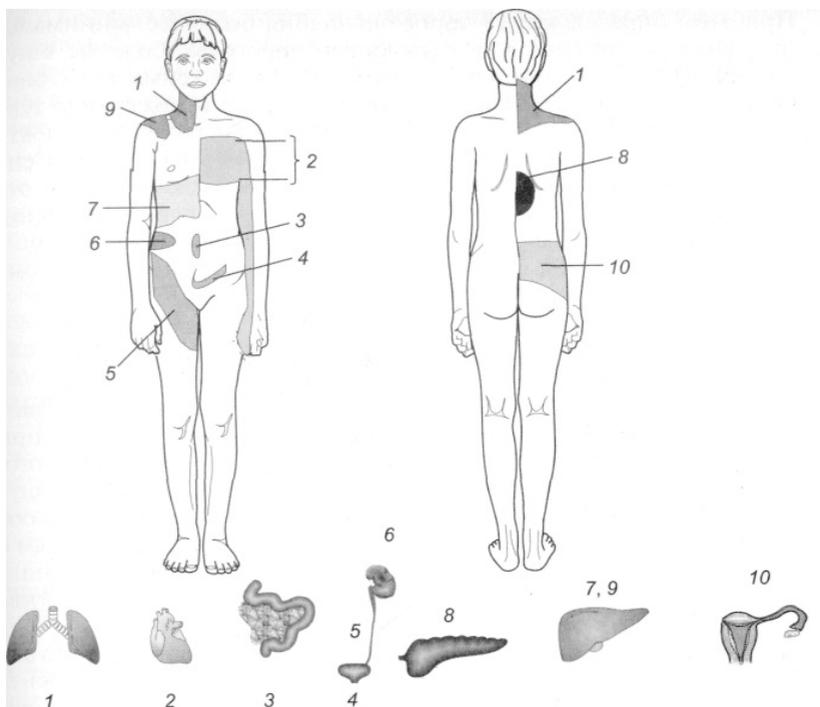


Рисунок 15 – Зоны поверхности тела, где возникают отраженные боли при поражении внутренних органов: 1 – легкие; 2 – сердце; 3 – тонкая кишка; 4 – мочевой пузырь; 5 – мочеточник; 6 – почка; 7, 9 – печень и желчный пузырь; 8 – поджелудочная железа; 10 – матка, яичник

нервных структур к длительной циркуляции возбуждений. Сама операция обеспечивает дополнительную афферентацию, которая и запускает циркуляцию нервных импульсов, создавая очаг («генератор») патологически усиленных возбуждений. Поступая в кору большого мозга, эти возбуждения воспринимаются как длительные, непрерывные и мучительные боли.

Методы исследования болевой чувствительности (алгезиметрии) делят на две группы. К первой группе относят субъективные методы, основанные на оценке самим пациентом своих болевых ощущений, – от полного отсутствия боли до непереносимой боли. Оценка осуществляется по особой шкале.

Ко второй группе относят методы экспериментального определения порога болевых ощущений посредством нанесения на исследуемый участок строго дозируемых раздражений. В зависимости от природы раздражителя различают механо-, термо-, хемо- и электроалгезиметрию. При этом определяют: 1) порог ощущения боли, то есть минимальную силу раздражителя, вызывающую пороговые болевые ощущения; 2) порог непереносимости боли, то есть максимальные значения силы раздражителя, при которых человек может еще терпеть боль. В экспериментальных исследованиях нанесение электрических стимулов сопровождаются регистрацией вызванных потенциалов, в которых выделяют «ноцицептивные» компоненты, отражающие появление боли. В клинических и экспериментальных исследованиях на людях установлена корреляция между возникновением ощущения боли и появлением соответствующих компонентов вызванных потенциалов.

### **Обезболивающая (антиноцицептивная) система**

В практике врача встречаются случаи, когда люди страдают врожденным отсутствием чувства боли (врожденная аналгия) при полном сохранении проводящих ноцицептивных путей. Кроме того, имеют место клинические наблюдения спонтанных болевых ощущений у людей при отсутствии внешних повреждений или заболеваний. Объяснение этих и подобных фактов стало возможным с появлением в 70-х годах XX века представления о существовании в организме не только ноцицептивной, но и антиноцицептивной, антиболевой, или обезболивающей, эндогенной системы. Существование антиноцицептивной системы было подтверждено экспериментами, когда электростимуляция некоторых точек центральной нервной системы приводила к отсутствию специфических реакций на болевые раздражения. При этом животные оставались в бодрствующем состоянии и адекватно реагировали на сенсорные стимулы. Следовательно, можно было заключить, что электростимуляция в таких экспериментах приводила к формированию состояния аналгезии, подобно врожденной аналгии у людей.

**Структурно-функциональная характеристика.** Антиноцицептивная система выполняет функцию «ограничителя» болевого

возбуждения. Эта функция заключается в контроле за активностью ноцицептивных систем и предотвращении их перевозбуждения. Проявляется ограничительная функция в увеличении тормозного влияния антиноцицептивной системы в ответ на нарастающий по силе ноцицептивный стимул. Однако это ограничение имеет предел, и при сверхсильных болевых воздействиях на организм, когда антиноцицептивная система не в состоянии выполнить функцию ограничителя, может развиваться болевой шок. Кроме того, при снижении тормозных влияний антиноцицептивной системы перевозбуждение ноцицептивной системы может приводить к возникновению спонтанных психогенных болей, часто проецирующихся в нормально функционирующие органы (сердце, зубы и др.). Следует учесть, что активность антиноцицептивной системы имеет генетическую обусловленность.

Антиноцицептивная система представляет собой совокупность структур, расположенных на разных уровнях центральной нервной системы, имеющих собственные нейрохимические механизмы.

*Первый уровень* представлен комплексом структур среднего, продолговатого и спинного мозга, к которым относят серое околоводопроводное вещество, ядра шва и ретикулярной формации, а также желатинозную субстанцию спинного мозга. Возбуждение этих структур по нисходящим путям оказывает тормозное влияние на «ворота боли» спинного мозга, угнетая тем самым восходящий ноцицептивный поток. Структуры, реализующие данное торможение, в настоящее время объединяют в морфофункциональную «систему нисходящего тормозного контроля», медиаторами которой является серотонин, а также опиоиды.

*Второй уровень* состоит в основном из гипоталамуса, который: 1) оказывает нисходящее тормозное влияние на ноцицептивные нейроны спинного мозга; 2) активирует «систему нисходящего тормозного контроля», то есть первый уровень антиноцицептивной системы; 3) тормозит таламические ноцицептивные нейроны. Гипоталамус опосредует свое действие через адренергический и опиоидный нейрохимические механизмы.

*Третьим уровнем* является кора полушарий большого мозга, а именно II соматосенсорная зона. Этому уровню отводится веду-

щая роль в формировании активности других структур антиноцицептивной системы и адекватных реакций на повреждающие факторы.

#### **Механизмы деятельности антиноцицептивной системы.**

При изучении нейрохимических механизмов действия эндогенной антиноцицептивной системы были описаны так называемые опиатные рецепторы, посредством которых организм воспринимает морфин и другие опиоиды. Они были обнаружены во многих тканях организма, но главным образом – на разных уровнях переключения афферентной импульсации по всей центральной нервной системе. В настоящее время известно четыре типа опиатных рецепторов: мю-, дельта-, каппа- и сигма-рецепторы.

В организме вырабатываются собственные эндогенные опиоидные вещества в виде так называемых олигопептидов, получивших название эндорфинов (эндоморфинов), энкефалинов и динарфинов. Эти вещества связываются с опиатными рецепторами и приводят к возникновению пре- и постсинаптического торможения в ноцицептивной системе, следствием чего является состояние анальгезии или гипоалгезии. Такая гетерогенность опиатных рецепторов и, соответственно, избирательная к ним чувствительность (аффинитет) опиоидных пептидов отражает различные механизмы болей разного происхождения.

В механизме регуляции болевой чувствительности участвуют и неопиоидные пептиды, такие как нейротензин, ангиотензин II, кальцитонин, бомбезин, холецистокинин, которые также оказывают тормозный эффект на проведение ноцицептивной импульсации. Эти вещества образуются в различных областях ЦНС и имеют соответствующие рецепторы на станциях переключения ноцицептивной импульсации. Их анальгетический эффект зависит от генеза болевого раздражения. Так, нейротензин купирует висцеральную боль, а холецистокинин оказывает сильное анальгетическое действие при боли, вызванной термическим раздражителем. Кроме пептидов эндогенной антиноцицептивной природы существуют и непептидные вещества, участвующие в купировании определенных видов боли, например, серотонин,

катехоламины. Возможно, что существуют и другие нейрохимические вещества антиноцицептивной эндогенной системы организма, которые предстоит открыть в будущем.

В деятельности антиноцицептивной системы различают несколько механизмов, отличающихся друг от друга по длительности действия и по нейрохимической природе медиаторов:

1. *Срочный механизм* активируется непосредственно действием болевых стимулов и реализуется с участием структур нисходящего тормозного контроля. Этот механизм осуществляется через активацию серотонин- и опиоидергических нейронов, входящих в состав серого околотоводопроводного вещества и ядер шва, а также адренергических нейронов ретикулярной формации. Благодаря срочному механизму обеспечивается функция ограничения афферентного ноцицептивного потока на уровне нейронов задних рогов спинного мозга и каудальных отделов ядер тригеминального комплекса. За счет срочного механизма реализуется конкурентная анальгезия, то есть подавление болевой реакции на стимул в том случае, когда одновременно действует другой, более сильный стимул на другую рецептивную зону.

2. *Короткодействующий механизм* активируется при кратковременном действии на организм ноцицептивных факторов, центр которого локализуется в гипоталамусе, преимущественно в вентромедиальном ядре. По нейрохимической природе этот механизм адренергический, вовлекающий в активный процесс систему нисходящего тормозного контроля (I уровень антиноцицептивной системы) с его серотонин- и опиоидергическими нейронами. Данный механизм выполняет функцию ограничения восходящего ноцицептивного потока как на уровне спинного мозга, так и на супраспинальном уровне. Короткодействующий механизм включается также при сочетании действия ноцицептивного и стрессогенного факторов и так же, как и срочный механизм, не имеет периода последействия.

3. *Длительнодействующий механизм* активируется при длительном действии на организм ноцигенных факторов, и центром его являются латеральное и супраоптическое ядра гипоталамуса. По нейрохимической природе этот механизм опиоидный. При этом

вовлекаются системы нисходящего тормозного контроля, поскольку между этими структурами и гипоталамусом имеются хорошо выраженные двусторонние связи. Длительнодействующий механизм имеет хорошо выраженный эффект последствия. Функции этого механизма заключаются в ограничении восходящего ноцицептивного потока на всех уровнях ноцицептивной системы и регуляции активности системы нисходящего тормозного контроля. Данный механизм обеспечивает также выделение ноцицептивной афферентации из общего потока афферентных возбуждений, их оценку и эмоциональную окраску.

4. *Тонический механизм* поддерживает постоянную активность антиноцицептивной системы. Центры расположены в орбитальной и фронтальной областях коры больших полушарий головного мозга, а также в гипоталамусе. Основными нейрхимическими механизмами являются опиоидные и пептидергические. Функция тонического механизма заключается в постоянном тормозном влиянии на активность ноцицептивной системы на всех уровнях ЦНС даже при отсутствии ноцицептивных воздействий.

**Взаимодействие болевой и обезболивающей систем.** Состояние гипералгезии (повышенной болевой чувствительности) может быть обусловлено как увеличением активности ноцицептивной системы, так и снижением тонуса антиноцицептивной системы. При гипоалгезии возникают противоположные взаимоотношения. Функциональные изменения тонуса антиноцицептивной или ноцицептивной систем, приводящие к изменению болевой чувствительности, имеют, безусловно, приспособительное значение. Так, повышение тонуса ноцицептивной или снижение тонуса антиноцицептивной систем при реакции настроения приводит к снижению порогов боли, что дает больше возможностей для идентификации опасных для организма раздражителей внешней среды. Взаимодействие ноцицептивной и антиноцицептивной эндогенных систем формирует порог боли, то есть выступает как механизм регуляции болевой чувствительности. Ноцицептивная и антиноцицептивная системы входят в одну функциональную систему, деятельность которой направлена на сохранение целостности тканей организма. Нормальное

функционирование данных систем возможно только при сохранении активности обеих взаимодействующих частей.

**Физиологическое обоснование различных методов обезболивания, применяемых в клинике.** Клинические методы обезболивания можно разделить на три категории: фармакологические, физиотерапевтические и рефлекторно-анальгетические.

**1. Фармакологические методы** основаны на применении различных фармакологических препаратов, нарушающих проведение возбуждения на разных уровнях болевого анализатора, они применяются для снятия острых и хронических болей. По локализации действия фармакологических препаратов выделяют: местную, проводниковую и общую анестезию (наркоз). При *местной анестезии* осуществляется воздействие на периферический (рецепторный) отдел болевого анализатора. Различают поверхностную анестезию, когда используют обезболивающие вещества в виде аэрозолей, и инфильтрационную, когда обезболивающие вещества вводят под кожу или под слизистую оболочку. *Проводниковая анестезия* осуществляется путем нарушения проведения болевого возбуждения по проводниковому отделу анализатора. При этом возможно нарушение физиологической целостности афферентных нервов и восходящих путей спинного мозга. *Общая анестезия*, или наркоз, обусловлена снижением возбудимости центральных (прежде всего корковых) структур болевого анализатора, что снижает восприятие боли.

**2. Физиотерапевтические методы** обезболивания основаны на применении различных физических факторов, воздействие которых на ноцицептивную систему снижает болевое восприятие. Физиотерапевтические методы либо устраняют первопричину возникновения боли (воспаление, контрактура), либо активируют антиноцицептивную систему. Применяют эти методы в основном при хронических болях.

**3. Рефлекторная аналгезия** реализуется с помощью воздействия на биологически активные точки, то есть особые участки кожи, которые обладают низкой электропроводностью. Воздействия, применяемые в рефлекторной аналгезии, бывают в виде массажа – акупрессура; введения в эти точки специальных игл – аку-

пунктура; электростимуляции через иглы – электроакупунктура. По современным представлениям, рефлекторная аналгезия развивается за счет активации антиноцицептивной системы.

### **Контрольные вопросы**

1. Дайте определение понятию «система боли».
2. Что обеспечивает более точную локализацию болевых ощущений, возникающих при раздражении кожи по сравнению с таковыми при раздражении внутренних органов?
3. Каково значение афферентной части системы боли?
4. Что такое боль? Каковы реакции организма на боль?
5. Что собой представляют болевые рецепторы (ноцицепторы)?
6. Под влиянием каких раздражителей они возбуждаются?
7. В каких условиях возбуждение других рецепторов ведет к возникновению болевых ощущений?
8. Приведите классификацию боли по различным критериям, дайте соответствующие пояснения.
9. Что такое проекционная, иррадирующая, отраженная боль?
10. Что такое фантомные боли? объясните механизм их образования.
11. Опишите нейронную схему распространения возбуждения афферентной части болевой системы от рецептора до коры большого мозга.
12. Что такое антиноцицептивная (обезболивающая) система организма? Опишите сущность механизма действия обезболивающей системы.
13. Охарактеризуйте основные уровни обезболивающей системы.
14. Назовите основные медиаторы обезболивающей системы.
15. Перечислите основные пути и методы обезболивания, применяемые в клинике.

## 6. Физиология вкуса и обоняния

### Вкусовой анализатор

Роль вкусового (химического) анализатора в жизнедеятельности организма изолированно определить трудно, так как адекватный раздражитель для него – пища – является сложным и многокомпонентным раздражителем. В связи с этим возникающее чувство вкуса связано с раздражением не только химических, но и механических, температурных и даже болевых рецепторов слизистой оболочки полости рта, а также обонятельных рецепторов. Вкусовой анализатор определяет формирование вкусовых ощущений, является рефлексогенной зоной.

С помощью вкусового анализатора оцениваются различные качества вкусовых ощущений, сила ощущений, которая зависит не только от силы раздражения, но и от функционального состояния организма. Различают сладкий, соленый, кислый и горький вкусы, а также вкус воды, острый и жгучий вкус. Сходным вкусом могут обладать вещества, различные по своей химической структуре. Разного вкуса могут быть оптические изомеры одинаковых химических веществ. Несовпадение между вкусовыми свойствами и химическим строением характерно преимущественно для веществ, обладающих сладким и горьким вкусом. Что касается соленого и кислого вкуса, то он свойствен, как правило, веществам определенного химического состава. Так, ощущение *сладкого* вызывают полисахариды, дисахариды (сахароза, мальтоза, лактоза), моносахариды (глюкоза, фруктоза, галактоза), двухатомные и многоатомные спирты. Сладким вкусом обладают сахарин и другие вещества, используемые как заменители сахара. Ощущение *горького* вызывают все алкалоиды, а также глюкозиды, пикриновая кислота, эфир и такие вещества, как хинин, морфин, стрихнин, пилокарпин. Ощущение *соленого* связано с присутствием в растворе анионов хлора, йода и брома, поэтому соленый вкус вызывают хлориды натрия, калия, лития, аммония и магния. Ощущение *кислого* возникает при раздражении вкусовых рецепторов свободными ионами кислот и кислых солей.

## Структурно-функциональная характеристика вкусового анализатора

**Периферический отдел.** Рецепторы вкуса (вкусовые клетки с микроворсинками) – это вторичные рецепторы, они являются элементом вкусовых почек, в состав которых входят также опорные и базальные клетки. Во вкусовых почках обнаружены клетки, содержащие серотонин, и клетки, образующие гистамин. Эти и другие вещества играют определенную роль в формировании чувства вкуса. Отдельные вкусовые почки являются полимодальными образованиями, так как могут воспринимать различные виды вкусовых раздражителей. Вкусовые почки в виде отдельных включений находятся на задней стенке глотки, мягком нёбе, миндалинах, гортани, надгортаннике и входят также в состав вкусовых сосочков языка как органа вкуса.

Установлено, что кончик языка и передняя его треть наиболее чувствительны к сладкому, где расположены грибовидные сосочки, боковые поверхности – к кислому и соленому (листовидные сосочки), а корень языка – к горькому (желобоватые сосочки, или вкусовые сосочки, окруженные валом).

**Проводниковый отдел.** Внутрь вкусовой почки входят нервные волокна, которые образуют рецепторно-афферентные синапсы. Вкусовые почки различных областей полости рта получают нервные волокна от разных нервов: вкусовые почки передних двух третей языка – от барабанной струны, входящей в состав лицевого нерва; почки задней трети языка, а также мягкого и твердого нёба, миндалин – от языкоглоточного нерва; вкусовые почки, расположенные в области глотки, надгортанника и гортани, – от верхне-гортанного нерва, являющегося частью блуждающего нерва (рисунок 16).

Эти нервные волокна являются периферическими отростками биполярных нейронов, расположенных в соответствующих чувствительных ганглиях, представляющих первый нейрон проводникового отдела вкусового анализатора. Центральные отростки этих клеток входят в состав одиночного пучка продолговатого мозга, ядра которого представляют второй нейрон.

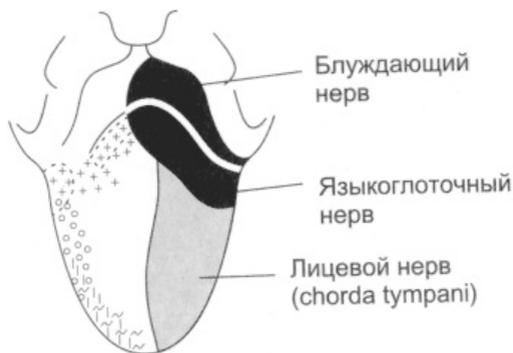


Рисунок 16 – Схема языка человека, иллюстрирующая его иннервацию различными черепными нервами, и зон восприятия разных вкусовых качеств. Условные обозначения: + – горькое; ° – кислое; | – соленое; ~ – сладкое

Отсюда нервные волокна в составе медиальной петли подходят к зрительному бугру (третий нейрон). Отростки нейронов таламуса идут в кору больших полушарий (четвертый нейрон).

**Центральный, или корковый, отдел** вкусового анализатора локализуется в нижней части соматосенсорной зоны коры в области представительства языка. Большая часть нейронов этой области мультимодальна, то есть реагирует не только на вкусовые, но и на температурные, механические и ноцицептивные раздражители. Для вкусовой сенсорной системы характерно то, что каждая вкусовая почка имеет не только афферентные, но и эфферентные нервные волокна, которые подходят к вкусовым клеткам из ЦНС, благодаря чему обеспечивается включение вкусового анализатора в целостную деятельность организма.

**Механизм вкусового восприятия.** Чтобы возникло вкусовое ощущение, раздражающее вещество должно находиться в растворенном состоянии. Сладкое или горькое вкусовое вещество, растворяющееся в слюне до молекул, проникает в поры вкусовых лукович, вступает во взаимодействие с гликокаликсом и адсорбируется на клеточной мембране микроворсинки, в которую встроены «сладкочувствующие» или «горькочувствующие» рецепторные белки. При воздействии соленых или кислых вку-

совых веществ изменяется концентрация электролитов около вкусовой клетки. Во всех случаях повышается проницаемость клеточной мембраны микроворсинок, возникает движение ионов натрия внутрь клетки, происходит деполяризация мембраны и образование рецепторного потенциала, который распространяется и по мембране, и по микротубулярной системе вкусовой клетки к ее основанию. В это время во вкусовой клетке образуется медиатор (ацетилхолин, серотонин, а также, возможно, гормоноподобные вещества белковой природы), который в рецепторно-афферентном синапсе ведет к возникновению генераторного потенциала, а затем потенциала действия во внесинаптических отделах афферентного нервного волокна.

При регистрации импульсов в отдельных афферентных волокнах обнаружено, что многие из них отвечают только на определенные вкусовые вещества (сахар, соль, кислота, хинин), т. е. обладают специфичностью, что свидетельствует о связи этих волокон с определенным видом вкусовых рецепторов. Однако в настоящее время установлено также, что в одном и том же нервном волокне при действии вкусового раздражителя различного качества возникают импульсы определенной частоты, продолжительности и рисунка (паттерна), то есть определенный паттерн нервной активности определяет разные виды вкусовых ощущений.

#### ***Факторы, влияющие на вкусовое восприятие:***

1. Адаптация к одному веществу не исключает сохранения нормальной чувствительности к другому вкусовому веществу. Адаптация к сладкому и соленому развивается быстрее, чем к горькому и кислому.

2. Вкусовое восприятие зависит от функционального состояния организма. Так, в условиях голода или насыщения оно различно: натощак отмечаются повышенная чувствительность к различным вкусовым веществам и высокий уровень мобилизации вкусовых рецепторных элементов (вкусовых сосочков), а после приема пищи вкусовая чувствительность снижается и происходит демобилизация вкусовых воспринимающих структур.

Вкусовое восприятие изменяется под влиянием различных видов социальной деятельности. У студентов перед экзаменом

значительно уменьшается способность воспринимать различные вкусовые вещества. С возрастом происходит снижение вкусовой чувствительности, снижается и способность к различению отдельных вкусовых веществ. На вкусовое восприятие оказывают влияние различные патологические процессы. Снижают вкусовую чувствительность заболевания полости рта (стоматиты, глосситы), заболевания желудочно-кишечного тракта, органов дыхания, болезни крови и центральной нервной системы.

Под воздействием различных факторов возможно расстройство вкусового восприятия.

Различают такие виды расстройств:

- 1) агевзия – потеря;
- 2) гипогевзия – понижение;
- 3) гипергевзия – повышение;
- 4) парагевзия – извращение вкусовой чувствительности;
- 5) дисгевзия – расстройство тонкого анализа вкусовых веществ;
- 6) вкусовые галлюцинации, а также вкусовая агнозия, когда человек чувствует, но не узнает вкус этого вещества.

### **Обонятельный анализатор**

С участием обонятельного анализатора осуществляется ориентация в окружающем пространстве и происходит процесс познания внешнего мира. Он оказывает влияние на пищевое поведение, принимает участие в апробации пищи на съедобность, в настройке пищеварительного аппарата на обработку пищи (по механизму условного рефлекса), а также – на оборонительное поведение, помогая избежать опасности благодаря способности различать вредные для организма вещества.

**Классификация пахучих веществ и запахов.** Первая группа пахучих веществ – это ольфактивные вещества, которые раздражают только обонятельные клетки. К ним относятся запах гвоздики, лаванды, аниса, бензола, ксилыла и др. Вторая группа – это такие вещества, которые одновременно с обонятельными клетками раздражают свободные окончания тройничных нервов в слизистой оболочке носа. К этой группе относятся запах камфоры,

эфира, хлороформа и др. Единой и общепринятой классификации запахов не существует. Мы не можем охарактеризовать запах, не называя вещества или предмета, которому они свойственны. Так, мы говорим о запахе камфоры, роз, лука, в некоторых случаях обобщаем запахи родственных веществ или предметов, например, цветочный запах, фруктовый и т. п. Считают, что возникающее многообразие различных запахов является результатом смешения «первичных запахов». На остроту обоняния влияют многие факторы, в частности голод, который повышает остроту обоняния; беременность, когда возможно не только обострение обонятельной чувствительности, но и ее извращение.

### **Структурно-функциональная характеристика обонятельного анализатора**

*Периферический отдел* обонятельного анализатора – это первично-чувствующие рецепторы, которые являются окончаниями дендрита так называемой нейросекреторной клетки. Верхняя часть дендрита каждой клетки несет 6–12 ресничек, а от основания клетки отходит аксон (рисунок 17).

Реснички, или обонятельные волоски, погружены в жидкую среду – слой слизи, вырабатываемой боуменовыми железами. Наличие обонятельных волосков значительно увеличивает площадь контакта рецептора с молекулами пахучих веществ. Движение волосков обеспечивает активный процесс захвата молекул пахучего вещества и контакта с ним, что лежит в основе целенаправленного восприятия запахов. Рецепторные клетки обонятельного анализатора погружены в обонятельный эпителий, выстилающий полость носа, в котором кроме них имеются опорные клетки, выполняющие механическую функцию и активно участвующие в метаболизме обонятельного эпителия. Часть опорных клеток, располагающихся вблизи базальной мембраны, носит название базальных.

*Проводниковый отдел.* Первым нейроном обонятельного анализатора следует считать нейросенсорную, или нейрорецепторную клетку. Аксон этой клетки образует синапсы, называемые гломерулами, с главным дендритом митральных клеток

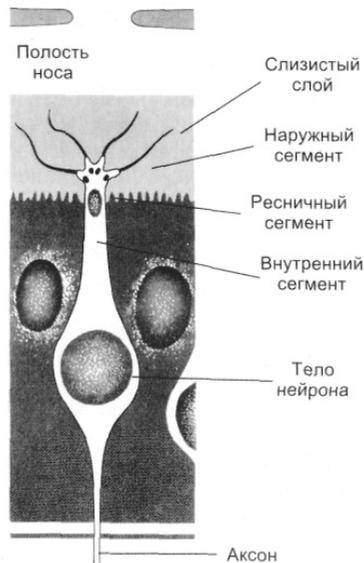


Рисунок 17 – Обонятельный рецептор

обонятельной луковицы, которые представляют второй нейрон. Аксоны митральных клеток обонятельных луковиц образуют обонятельный тракт, который имеет треугольное расширение (обонятельный треугольник) и состоит из нескольких пучков. Волокна обонятельного тракта отдельными пучками идут в передние ядра зрительного бугра. Некоторые исследователи считают, что отростки второго нейрона идут прямо в кору большого мозга, минуя зрительные бугры.

*Эфферентный контроль* осуществляется с участием перигломерулярных клеток и клеток зернистого слоя, находящихся в обонятельной луковице, которые образуют эфферентные синапсы с первичными ( $D_1$ ) и вторичными ( $D_2$ ) дендритами митральных клеток. При этом может быть эффект возбуждения или торможения афферентной передачи.

Некоторые эфферентные волокна приходят из контралатеральной луковицы через переднюю комиссуру. Нейроны, отвечающие на обонятельные стимулы, обнаружены в ретикулярной

формации, имеется связь с гиппокампом и вегетативными ядрами гипоталамуса. Связь с лимбической системой объясняет присутствие эмоционального компонента в обонятельном восприятии (гедонические компоненты ощущения).

**Центральный, или корковый, отдел** обонятельного анализатора локализуется в передней части грушевидной доли коры в области извилины морского коня.

**Восприятие запахов.** Молекулы пахучего вещества взаимодействуют со специализированными белками, встроенными в мембрану обонятельных волосковых нейросенсорных рецепторных клеток. При этом происходит адсорбция раздражителей на хеморецепторной мембране. Согласно стереохимической теории этот контакт возможен в том случае, если форма молекулы пахучего вещества соответствует форме рецепторного белка в мембране (как ключ и замок). Слизь, покрывающая поверхность хеморецептора, является структурированным матриксом. Она контролирует доступность рецепторной поверхности для молекул раздражителя и способна изменять условия рецепции. Современная теория обонятельной рецепции предполагает, что начальным звеном этого процесса могут быть два вида взаимодействия: первое – это контактный перенос заряда при соударении молекул пахучего вещества с рецептивным участком и второе – образование молекулярных комплексов и комплексов с переносом заряда. Эти комплексы обязательно образуются с белковыми молекулами рецепторной мембраны, активные участки которых выполняют функции доноров и акцепторов электронов. Существенным моментом этой теории является положение о многоточечных взаимодействиях молекул пахучих веществ и рецептивных участков. Вслед за этим взаимодействием происходит изменение формы белковой молекулы, активизируются натриевые каналы, происходит деполяризация мембраны и генерируется рецепторный потенциал в области микроворсинок. В обонятельной нейрорецепторной клетке при ее возбуждении образуется медиатор, который, выделяясь в синаптическую щель, ведет к возникновению возбуждающего постсинаптического потенциала и возникновению затем потен-

циала действия во внесинаптических отделах нервного волокна, в импульсной форме возбуждение передается в другие структуры обонятельного анализатора.

**Особенности кодирования обонятельной информации.** Отдельная рецепторная клетка способна реагировать на значительное число различных пахучих веществ. В связи с этим различные обонятельные рецепторы (так же, как и вкусовые) имеют перекрывающиеся профили ответов. Каждое пахучее вещество дает специфическую картину возбуждения в популяции чувствительных клеток, при этом уровень возбуждения зависит от концентрации.

При действии пахучих веществ в очень малых концентрациях возникающее ощущение неспецифично, а в более высоких концентрациях выявляется запах и происходит его идентификация. Поэтому следует различать *поры выявления запаха* и *поры его распознавания*. В волокнах обонятельного нерва при электрофизиологическом исследовании обнаружена непрерывная импульсация, обусловленная подпороговым воздействием пахучих веществ. При пороговой и сверхпороговой концентрациях различных пахучих веществ возникают разные типы (паттерны) электрических импульсов, которые приходят одновременно в различные участки обонятельной луковицы. При этом в обонятельной луковице создается своеобразная мозаика из возбужденных и невозбужденных участков. Предполагают, что это лежит в основе кодирования информации о специфичности запахов.

**Особенности адаптации обонятельного анализатора.** Адаптация к действию пахучего вещества в обонятельном анализаторе зависит от скорости потока воздуха над обонятельным эпителием и концентрации пахучего вещества. Обычно адаптация проявляется по отношению к одному запаху и может не затрагивать другие запахи.

Различают следующие нарушения обоняния:

- 1) anosmia – отсутствие;
- 2) hyposmia – понижение;
- 3) hyperosmia – повышение обонятельной чувствительности;
- 4) parosmia – неправильное восприятие запахов;

- 5) нарушение дифференцировки;
- 6) обонятельные галлюцинации, когда возникают обонятельные ощущения при отсутствии пахучих веществ;
- 7) обонятельная агнозия, когда человек ощущает запах, но его не узнает. С возрастом в связи с преобладанием инволютивных процессов наблюдаются в основном снижение обонятельной чувствительности, а также другие виды функциональных расстройств обоняния.

### **Контрольные вопросы**

1. Каково значение хеморецепции в поддержании жизнедеятельности организма?
2. Что такое гомеостаз?
3. Какие вы знаете контактные и дистантные хеморецепторы?
4. Где находится вкусовой рецептор?
5. Какие вы знаете сосочки языка?
6. Что такое вкусовая луковица?
7. Какие вы знаете основные вкусовые качества?
8. Чем образован проводниковый отдел вкусовой системы?
9. Назовите основные пути и переключательные ядра вкусовой сенсорной системы.
10. Назовите места расположения первого, второго и третьего нейронов вкусовой сенсорной системы.
11. Где находится корковый центр вкуса?
12. Где помещается обонятельный рецептор?
13. Каково строение обонятельного рецептора?
14. Какие элементы относятся к проводниковому отделу обонятельного анализатора?
15. Назовите обонятельные пути головного мозга.
16. Где находится центральный отдел обонятельной системы?
17. Назовите места расположения первого, второго и третьего нейронов обонятельной сенсорной системы.
18. Каковы физиологические принципы обонятельных восприятий?

## 7. Системный механизм восприятия

Сенсорная физиология не может ограничиваться представлениями о механизмах деятельности анализаторов и возникновении ощущений, к ней в равной мере относятся и восприятие, и поведение.

Восприятие в условиях приспособительного поведения недостаточно рассматривать как рецепцию, то есть как процесс энергетического преобразования, опосредования, осуществляемого периферическими рецепторными образованиями. Иначе говоря, эти процессы не могут быть обеспечены одними рецепторами, одними органами чувств и даже анализаторами или сенсорными системами.

Восприятие как высшая психическая функция осуществляется совокупностью центральных и периферических структур, деятельность которых базируется как на механизмах конкретного анализа, так и на механизмах высшего анализа и синтеза. При этом для регуляции физиологических механизмов восприятия обязательно используются не только прямые, но и обратные связи.

Аппарат восприятия должен включать в себя наряду с рецепторными образованиями также аппарат моделирования и аппарат сличения, то есть выполнять функцию акцептора результата действия. Такой подход требует учета непрерывной циклической взаимозависимости функций периферических рецепторных образований от вышележащих образований мозга.

Совокупность структур (периферических и центральных), обеспечивающая процесс восприятия по механизму *акцепции*, обозначается как *акцептор восприятия*.

Как считают большинство исследователей, *процесс рецепции*, то есть восприятия раздражения, осуществляется совокупностью *однотипных* рецепторов, которые пространственно размещены на рецептивной поверхности какого-либо органа чувств. Каждый рецептор энергетически специфичен, воспринимает определенный вид энергии, определенное качество раздражителя.

На самом деле процесс восприятия, например, зрительного или вкусового, не может происходить при участии одиночных

клеток лишь одного типа. Так, зрительная рецепция осуществляется палочками и колбочками, а вкусовая – различными вкусовыми клетками, реагирующими на одно или несколько раздражителей различных вкусовых качеств.

Укрепилось также мнение, что *функция рецептора* состоит в трансформации энергии стимула в специфическое нервное возбуждение, то есть в пассивном преобразовании энергии раздражителя в нервный импульс.

Электрофизиологические исследования, которые впервые были проведены Эдрианом в 1928 г., показали, что действительно при раздражении рецептора идет преобразование возбудящего сигнала в нервный процесс. Причем характер возникающего возбуждения зависит от силы определенного по качеству фактора, действующего на рецептор. Рецептор – это своего рода телефонный диск, на котором раздражитель набирает адрес того конкретного пункта, куда он нацелен. Группа рецепторов объединяется в рецепторное поле. Анализ *рецепторного поля* отдельных анализаторов показал, что в каждом органе чувств существует своего рода ядро или группа компактно расположенных наиболее чувствительных рецепторов, которые постоянно и активно включаются в процесс восприятия. Таким примером в сетчатке глаза может служить *желтое пятно*, расположенное в области центральной ямки, где находятся наиболее чувствительные фоторецепторы дневного зрения – колбочки, или кончик языка как орган вкуса, где сконцентрированы грибовидные сосочки языка – наиболее чувствительные к сладкому, здесь сосредоточены и другие наиболее чувствительные рецепторы – механические (тактильные) и температурные. Мы видим, что рецепторы могут быть разделены *по степени чувствительности* на низкопороговые и высокопороговые. И, подобно тому, как в эффекторной сфере имеются основные и дополнительные элементы, например, основные и дополнительные дыхательные мышцы в двигательном аппарате органов дыхания, которые последовательно включаются при усилении дыхания, так и в периферических отделах анализаторов есть основные и дополнительные рецепторные элементы, обладающие

различной чувствительностью. Такая особенность обеспечивает возможность *градуального участия* рецепторного аппарата в процессе восприятия.

Следует обратить внимание на то, что эта особенность градуального участия рецепторных структур в процессе восприятия в пределах данного органа чувств – видоспецифична и *генетически обусловлена*, то есть постоянна.

Если полагать, что рецептор – это *беспристрастный* преобразователь энергии внешнего стимула в процесс возбуждения, то тогда активность его преобразующей деятельности зависит только от *силы* раздражения.

Но Эдриан, будучи пионером в области изучения электрофизиологии рецепторов, в своих последующих исследованиях, а также Мэтьюз в своих работах (1928, 1931, 1933 гг.) показали, что состояние рецепторов может изменяться в тех случаях, когда действующий фактор оказывает свое влияние *длительно*, хотя и с неизменной силой. В этом случае возникает так называемая *адаптация* рецепторов – процесс, сопровождающийся повышением порога восприятия раздражения, то есть понижением его чувствительности.

*Адаптация* как общее свойство почти всех рецепторов – это приспособление к силе и длительности действия раздражения. Субъективно адаптация проявляется в «привыкании» к действию постоянного раздражителя, например, запаха, шума, давления одежды. Так, войдя в помещение, в котором курили, человек сразу ощущает запах табака, но, пробыв в этом помещении несколько минут, он перестает ощущать этот запах. Точно так же человек «не замечает» привычного шума и давления одежды на кожу.

Это подтверждается в опытах Эдриана, который производил запись электрической активности *афферентных волокон*, отходящих от рецепторов кожи. Раздражение кожи острием иглы ведет к появлению нервных импульсов в афферентных волокнах. Несмотря на то, что сила раздражителя, действующего на рецепторы, не изменялась, частота нервных импульсов постепенно уменьшалась.

То же происходит и при раздражении фоторецепторов глаза. При постоянной силе длительно действующего раздражителя происходит постепенное уменьшение частоты нервных импульсов в афферентных волокнах зрительного нерва вследствие развития адаптации рецепторов. Когда же действие постоянного раздражителя прекращается, возникшая под его влиянием адаптация исчезает и чувствительность рецепторов повышается. Так, повышается чувствительность рецепторов внутреннего уха к тишине, то есть к неслышимым до того звукам, когда прекращаются грохот и шум в помещении, в котором находился человек.

По способности к адаптации все рецепторы были разделены на группы, обладающие различной скоростью адаптации.

Были выделены рецепторы *с быстрой адаптацией*, или *фазные* (например, тактильные); *с малой и медленной адаптацией* (тонические), к которым относятся болевые рецепторы и, по-видимому, многие интерорецепторы; *неадаптирующиеся рецепторы*, такие, как вестибуло- и проприорецепторы.

Большинство исследователей изменение чувствительности рецепторов в условиях адаптации фиксировали по показателям порогов раздражения.

Принципиально новым направлением в изучении деятельности рецепторов явились работы П.Г. Снякина, который выявил *функциональную неоднородность* отдельных, рядом расположенных рецепторных единиц, входящих в данный орган чувств. Эти работы основывались на использовании разработанного ученым *метода функциональной мобильности*.

С помощью этого метода было установлено, что рецепторные элементы, входящие в состав органа чувств, в состоянии активного функционирования находятся непостоянно, а лишь периодически включаются в процесс восприятия. В остальной период времени они неактивны. Состояние деятельности рецептора было обозначено термином «мобилизация», а его недеятельное состояние как «демобилизация».

Вначале этот механизм работы отдельных рецепторных структур, входящих в состав определенного органа чувств, был показан

при изучении органа зрения. (Исследования П.Г. Снякина и его сотрудников Л.М. Куриловой, А.П. Анисимовой, Н.А. Суховской, Н.В. Галузо и др.)

В 1948 г. П.Г. Снякин, изучая функцию сетчатки глаза в течение суток, отметил изменение числа микропробелов чувствующей поверхности сетчатки, которых в сумерки было мало и очень много в полдень. Все наблюдения проводились независимо от времени дня в темном помещении, в стационарных условиях. При этом была обнаружена точная реципрокная зависимость изменения активности обоих видов рецепторных элементов сетчатки (палочек и колбочек) в связи с изменением естественного освещения. Такая зависимость от периода дня, конечно, была обусловлена влиянием солнечного света, под действием которого на протяжении многих миллионов лет развивались все физиологические свойства органа зрения.

Из этих фактов следует, что общее число клеточных элементов, составляющих орган, и число одновременно функционирующих элементов, неодинаково. В то время как общее число клеток практически стабильно, если исключить физиологические процессы регенерации и дегенерации, то число функционирующих постоянно меняется. Такие изменения зависят прежде всего от условий среды, которые постоянно изменяются, а меняясь, приводят к изменению настройки и органа чувств. Последний по мере необходимости мобилизует то большее, то меньшее число рецепторных элементов на единице площади рецепторного поля.

Отсюда очевидно, что рецепторный аппарат имеет еще один механизм адаптации. Этот механизм заключается в явлении *функциональной мобильности* и убеждает нас в том, что периферический участок анализатора является далеко не пассивным образованием и что деятельность рецептора заключается не только в пассивном восприятии раздражений, но и в активной *настройке* на восприятие при качественных и количественных изменениях среды. Справедливость этого положения была подтверждена в исследованиях и кожно-температурного, и вкусового анализаторов, и в ряде других анализаторов и даже эфферентных систем (капилляры, потовые железы и др.).

Все эти и другие исследования легли в основу сформулированной П.Г. Снякиным **научной концепции о функциональной мобильности органов чувств**. По определению П.Г. Снякина (1959), «под функциональной мобильностью понимают процесс, который определяет физиологическую способность организма ослаблять или усиливать действие анализаторных или эффекторных систем путем уменьшения или увеличения числа работающих функциональных единиц». На основании огромного количества наблюдений был установлен коэффициент мобильности  $Q$ , который определяет отношение числа функционирующих элементов  $p$  к общему числу структурных элементов  $P: Q = p/P$ .

Наиболее удобным и точным показателем уровня мобилизации рецепторных элементов, например, сетчатки, является *порог площади* светового раздражения. Он выражает суммарное отношение мобилизованных элементов к демобилизованным. Всякое повышение порога площади раздражения при исследовании функциональной мобильности указывает на значительное увеличение демобилизации. И наоборот, минимальная величина порога площади раздражения указывает на максимальную мобилизацию. Это положение иллюстрируется формулой:  $IS(P - p) = K$ .

Отсюда видно, что при одинаковой интенсивности раздражения ( $I$ ), площадь раздражения ( $S$ ) меняется в зависимости от третьего сомножителя ( $P - p$ ). Последний выражает разность между морфологическим количеством рецепторных элементов на данной площади ( $P$ ) и числом демобилизованных рецепторных элементов ( $p$ ). Именно эта разность постоянно меняется в соответствии с настройкой зрительного анализатора на изменение среды. Многочисленные исследования показали, что мобильность органа можно охарактеризовать по ряду показателей, а именно: по силе, времени, направленности, амплитуде и по соответствию изменившимся условиям среды.

Так, разницу между максимальным и минимальным числами мобилизованных элементов называют *амплитудой* мобильности; чем больше эта разница, тем больше мобильность. Под *силой* мобильности понимают количество функционирующих элементов, то есть уровень мобилизации. *Соответствие* отражает зависи-

мость степени мобилизации от силы действующего раздражителя. Под *направленностью* мобильности понимают отклонение мобилизации от исходного уровня (повышение или понижение) при действии того или иного фактора. *Скорость* (инерция) мобильности есть время, в течение которого происходит изменение исходного уровня мобилизации.

Сила реакции для всякого реагирующего органа с однородными структурными элементами может быть выражена формулой  $E = re$ , где  $r$  – количество функционирующих элементов,  $e$  – возбудимость каждого элемента в отдельности. Отсюда следует, что общая реакция органа зависит от суммарного количества функционирующих элементов и от уровня возбуждения каждого элемента в отдельности. Функциональное состояние органа можно охарактеризовать как по порогу возбудимости, так и по показателю мобильности.

Следовательно, адаптация рецепторов проявляется не только в снижении чувствительности рецепторов к длительно действующему раздражителю, но и в уменьшении количества функционирующих рецепторов, то есть адаптация рецепторов имеет два механизма. В процессе деятельности органа или ткани величина каждого из указанных показателей может меняться благодаря нервной и гуморальной регуляции. Но обычно в нормальных условиях в период мобилизации параллельно возрастает и чувствительность.

При некоторых заболеваниях выявляется односторонность адаптивного процесса и проявляется своего рода компенсация одного процесса другим. Это говорит о нарушении, вернее, о разобщении двух процессов, обеспечивающих адаптацию органа, в результате чего в какой-то мере нарушается и уравнивание организма со средой.

Таким образом, для более точного и тонкого восприятия раздражений объективного мира обе стороны адаптивной реакции рецептора физиологически необходимы.

Итак, для периферического отдела сенсорной системы, обеспечивающей процесс восприятия, характерны следующие особенности:

- 1) *множественность*, то есть процесс восприятия осуществляется определенной совокупностью рецепторов;
- 2) *гетерогенность*, то есть восприятие обеспечивается совокупностью качественно различных рецепторных клеток;
- 3) *функциональная изменчивость* воспринимающих образований.

В исследованиях некоторых ученых было показано, что состояние рецепторов зависит и от состояния активности *других рецепторных* структур. Такие работы появились еще в прошлом веке (С.В. Кравнов, 1928; К.Х. Кекчев, 1936; П.Р. Снякин, 1948). Этот эффект взаимодействия различных органов чувств, их рецепторных структур был назван *сенсо-сенсорным рефлексом*. Такая терминология объясняется, вероятно, тем, что изменение состояния рецепторов было обусловлено, во-первых, возникновением в ответ на раздражение другой рецепторной системы и явно выраженным рефлексорным характером и, во-вторых, тем, что исследования проведены в эпоху нервизма, и терминология соответствовала тому времени. Так, были описаны и названы такие сенсо-сенсорные рефлексы, как гастролингвальный, кожно-зрительный, кожно-вкусовой и др., то есть была установлена взаимосвязь между зрительными и кожными рецепторами, между вкусовыми и висцеральными, между вкусовыми и звуковыми и др.

В классических исследованиях И.П. Павлова и его учеников *рецепторный аппарат* обычно рассматривался как начальное звено рефлексорных дуг, например, в реакциях пищеварительных желез на раздражение рецепторов полости рта. При этом поступление пищи в полость рта приводило к отделению секретов слюнных желез, желудочных желез, активации моторной деятельности. Воздействие яркого света – к рефлексорному сужению зрачка и т. д.

Новым этапом в сенсорной физиологии была сформулированная П.Г. Снякиным (1948) концепция о функциональной мобильности, которая утверждала, что характер деятельности сенсорной системы может меняться не только в связи с изменениями порога чувствительности, но и с помощью иного механизма, а именно: увеличения количества активно функционирующих рецепторных единиц или их уменьшения.

В работах П.Г. Снякина и его учеников было показано, что рецепторный отдел может выступить и как *эффектор*, то есть как *эффекторное звено рефлекса*. При этом рецепторы реагируют на раздражение других рецепторных систем. Это можно наблюдать в пределах одной, например, пищеварительной системы или в пределах разных сенсорных систем (зрительной и кожной, зрительной и вкусовой и др.). Так, вкусовой анализатор, его рецепторный аппарат может выступить как конечное звено рефлекса, возникающего практически с любых рецепторов организма.

Таким образом, рецептор является не только воспринимающей структурой, выполняющей *афферентную* функцию, но и реагирующей структурой, выполняющей *эфферентную* функцию, – это *афферентно-эфферентный аппарат*.

Афферентная функция рецептора является лишь периферическим звеном сложно устроенной анализаторной системы. Именно эта функция и обеспечивает *рецепцию* раздражения, которая сводится на уровне рецептора к восприятию энергетического признака действующего раздражителя или даже только к «детекции» определенных параметров раздражающего объекта и преобразованию их в нервное возбуждение. Чтобы возбуждение рецептора вызвало какое-то рефлекторное действие, необходимо поступление от него информации в ЦНС. Это происходит за счет проводникового отдела анализатора. Для возможности сложного анализа необходим комплекс структур, который И.П. Павлов определил как анализатор с его корковым центральным отделом.

В работах П.Г. Снякина на основании психофизиологических исследований с использованием метода функциональной мобильности был описан «*феномен настройки*». Так, например, было показано, что в условиях понижения температуры окружающей среды происходит увеличение количества функционирующих холодовых рецепторов кожи, при повышении – тепловых рецепторов. При ярком свете мобилизуются колбочки, при сумеречном – палочки и т. д.

Наличие эфферентной регуляции нашло подтверждение в электрофизиологических исследованиях центральной регуляции рецепторов.

Было показано, что к сетчатке, обонятельной луковице, улитке и даже отдельным вкусовым рецепторам подходят нервные волокна, которые осуществляют эту центробежную регуляцию. Таким образом, рецепторы нельзя считать пассивными образованиями, воспринимающими факторы окружающей среды, они активно настраиваются на восприятие среды. Это явление «настройки» возможно благодаря центробежной регуляции (иннервации) рецепторов, то есть постоянному центробежному контролю. Считают, что важное значение в «настройке» уровня возбудимости всех отделов анализаторов, в том числе и рецепторов, имеет симпатическая нервная система. Это показано в работах Л.А. Орбели и его сотрудников, которые доказали, что симпатическая нервная система обладает адаптационно-трофическим действием. Но остается еще недоказанным, снабжены ли рецепторы собственной симпатической иннервацией или изменения их деятельности при разрушении или раздражении симпатических нервов обусловлены изменением кровообращения и обмена в тех органах и тканях, где расположены рецепторы. В опытах показано, что в центробежной регуляции большое значение имеет и ретикулярная формация. Благодаря этой центробежной регуляции рецепторы и выполняют свою эффекторную функцию.

При участии коры происходят не только высший анализ и синтез, но и формирование приспособительной деятельности, в чем большую роль играют анализаторы.

Согласно учению П.К. Анохина о *функциональных системах*, любая приспособительная деятельность формируется в несколько этапов (рисунок 18).

Начальным этапом является этап *афферентного синтеза*. Один из составляющих его компонентов – обстановочная афферентация. Это определенный тип внешних воздействий, который характеризует состояние внешней среды – *стационарную обстановку*, в которой предпринимается то или иное действие. Обстановочная афферентация характеризует также состояние внутренней среды организма. На основе обстановочной афферентации организм оценивает возможности реа-

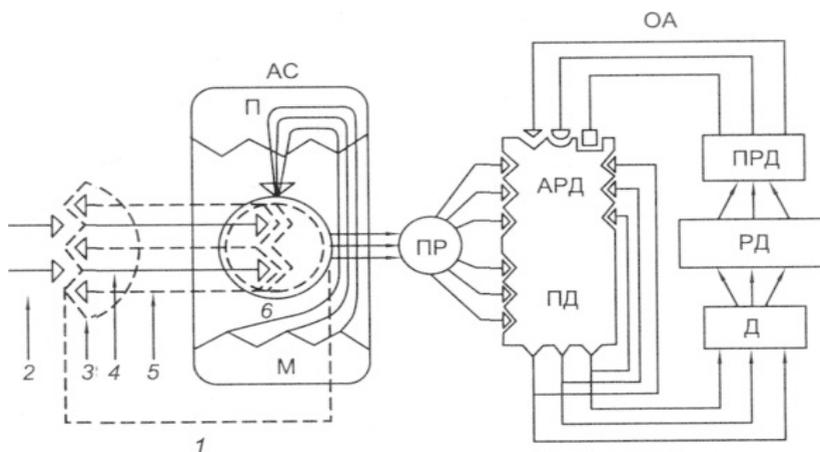


Рисунок 18 – Акцептор восприятия в функциональной системе поведенческого акта (по С.М. Будылиной): 1 – акцептор восприятия; 2 – воздействующий фактор; 3 – орган чувств; 4 – афферентные пути; 5 – афферентный контроль; 6 – система знаний. АС – афферентный синтез; П – память; М – мотивация; ПР – принятие решений; АРД – акцептор результата действия; ПД – программа действия; Д – действие; РД – результат действия; ПРД – параметры результата действия; ОА – обратная афферентация

лизации данного поведения. В одних случаях она способствует, а в других – препятствует совершению целенаправленного действия.

Итак, оценка внешней обстановки и состояния внутренней среды происходит благодаря анализаторам. Анализаторы к тому же отбирают наиболее важную в данных условиях информацию, которая служит *пусковым стимулом* для начала формирования приспособительной реакции.

Центральным звеном каждой функциональной системы является конечный приспособительный эффект, *результат действия*, ради которого эта система формируется.

Совершая то или иное действие и получая определенный результат, необходимо удостовериться в том, какой результат получен, является ли он действительно полезным, приспособи-

тельным, ради которого сложилась эта система, то есть необходимо оценить параметры этого результата. Эта оценка осуществляется в специальном аппарате, куда поступает информация от *рецепторов*, с участием определенных анализаторов, сигнализирующая о достигнутом реальном результате. Этот аппарат предвидения результата, который должен будет удовлетворить доминирующую потребность организма, был назван П.К. Анохиным *акцептором результата действия* (АРД), который является аппаратом и предвидения, и оценки результата действия. Акцептор результата действия представляет собой своеобразный *комплексный «рецептор»* соответствующего подкрепления – модель АРД, доминирующую потребность организма, которая трансформировалась в опережающее возбуждение.

Итак, биологическое значение анализаторов в осуществлении приспособительных реакций организма состоит в следующем.

1. Анализаторы являются специализированными образованиями, которые информируют организм о всех событиях, происходящих в окружающей среде и внутри организма, то есть характеризуют *обстановочную афференцию*.

2. С помощью анализаторов организм отбирает наиболее важную и существенную в данный момент информацию, которая является сигналом для формирования приспособительных реакций, то есть благодаря анализаторам происходит отбор *пусковой афферентации*.

3. Благодаря анализаторам осуществляется контроль и оценка результата приспособительной деятельности, то есть с помощью анализаторов происходит обратная афферентация, которая сообщает о степени полезности приспособительного эффекта.

Такая классификация определяет место и значение каждой афферентации в приспособительных реакциях организма. Таким образом, сенсорное звено в организме рассматривается не только как аппарат оценки изменений внешней и внутренней сред организма, но и как начальное звено при формировании любого вида деятельности, а также как аппарат оценки результата осуществленной деятельности.

Согласно теории функциональных систем П.К. Анохина, состояние сенсорных образований определяется не только внешними раздражителями, но и внутренним состоянием организма, которое в каждый данный момент определяется доминирующей мотивацией. Именно ведущая или доминирующая в данный момент мотивация во взаимодействии с оценкой окружающей среды (*обстановочная афферентация*) и с учетом индивидуального опыта (*память*) предопределяет последующее формирование целенаправленного поведения и его сенсорного обеспечения.

В связи с этим П.К. Анохин считал, что восприятие является интегралом взаимодействия внешних раздражителей и данного субъекта, состояние которого существенно отражается на процессах восприятия.

В результате, опираясь на положение теории функциональных систем о роли доминирующей мотивации в целенаправленном поведении, а также на наличие центробежных механизмов настройки рецепторных структур на восприятие в соответствии с концепцией о функциональной мобильности, анализаторы следует рассматривать с позиции не только их анатомо-физиологической организации, но и той целенаправленной деятельности, в которую включен в данный момент анализатор.

В связи с этим в условиях целенаправленной деятельности каждое сенсорное образование, его активное участие, включение в эту деятельность, не просто изучается с аналитических позиций, а рассматривается в рамках сенсо-сенсорных отношений, определяющих интегративную функцию сенсорных систем, то есть с системных позиций. При этом межанализаторные сенсо-сенсорные связи опираются не только на рефлекторный механизм, осуществляемый при участии специфических анализаторных структур, а эти связи опосредованы и через мотивационный механизм, осуществляемый при участии активирующих систем мозга, обладающих специфической биологической модальностью.

Отсюда следует, что восприятие – это целенаправленный процесс, подчиненный основной, доминирующей в данный момент, мотивационно-обусловленной целенаправленной деятельности организма. Как постулирует концепция о функциональных

системах, доминирующая в данный момент мотивация является тем фильтром, который обеспечивает активный отбор информации и активность процесса восприятия.

Это положение в совокупности с основным положением об эфферентной регуляции рецепторов выдвигает представление о том, что восприятие в условиях целенаправленной деятельности – это качественно иной процесс в отличие от рецепции, ибо в его обеспечении участвуют целые сенсорные системы.

Если в классическом представлении механизм восприятия рассматривается как процесс рецепции, который, по существу, является пассивным актом регистрации энергетических свойств раздражителя, множеством однотипных рецепторных элементов, то с позиции теории функциональных систем в условиях целенаправленной деятельности восприятие следует рассматривать как системный мотивационно-детерминированный процесс, осуществляемый путем **акцепции**.

Восприятие по механизму акцепции представляет собой активный процесс, который носит не только целенаправленный, но и субъективный, индивидуальный характер оценки многих различных параметров воздействующего фактора (раздражителя).

Структурно-функциональной организацией, обеспечивающей этот процесс, является совокупность центрально-периферических образований, а именно **акцептор восприятия**, представленный на периферии сенсорным функциональным элементом – функциональным элементом органа чувств, который объединен с помощью прямых и обратных связей с блоком «система знаний», входящим в аппарат афферентного синтеза функциональной системы поведенческого акта.

Акцептор восприятия наряду с рецепторными образованиями должен включать также аппарат моделирования и аппарат сличения, выполнять функции акцептора результата действия.

Понятие сенсорного функционального элемента органа чувств базируется на концепции функционального элемента (А.М. Чернух, 1977, 1982) (рисунки 19).

Под *функциональным элементом* понимается комплексная микросистема, включающая специализированные клетки органа,

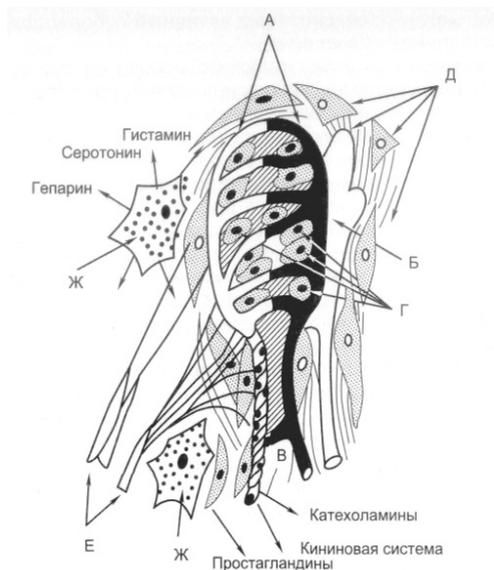


Рисунок 19 – Функциональный элемент органа (по А.М. Чернуху): А – микроциркуляторная система; Б – лимфатические сосуды; В – артериоловеноулярные анастомозы; Г – специфические клетки; Д – соединительная ткань; Е – сосудодвигательные нервы; Ж – тучные клетки

например, для функционального элемента органа зрения – это клетки сетчатки, другие клеточные элементы и внеклеточные образования (соединительно-тканного происхождения), которые ориентированы вокруг микроциркуляторной единицы и имеют единую нейрогуморальную регуляцию (см. рисунок 19).

Так, специфическим сенсорным образованием, имеющим характерные структурные особенности и свойства функционального элемента, определяющим в целом специфическую функцию органа чувств, является вкусовая сосочек и вкусовая почка языка как органа вкуса. Аналогичные образования можно выделить и в органе зрения, и в органе слуха, и в других органах чувств.

Блок «система знаний» входит в аппарат афферентного синтеза и является основным инструментом организации целенаправленного поведения. Он представляет собой совокупность

сведений (знаний), извлеченных из памяти доминирующей в данный момент мотивацией. «Система знаний» может существовать только в условиях связи и сопоставления с реальностью, что и осуществляется с помощью прямых и обратных связей с периферическими воспринимающими аппаратами.

В целом акцептор восприятия осуществляет активный подбор информации путем сопоставления и оценки различных параметров воздействующего фактора уже на периферии благодаря активно настроенным рецепторным аппаратам, в соответствии с доминирующим мотивационным состоянием организма. В связи с этим термин «акцептор восприятия» должен включать не только совокупность центральных и периферических структур, но и процессы и механизмы, которые обеспечивают активный характер восприятия в условиях целенаправленной деятельности.

Такой подход к проблеме восприятия требует непрерывной циклической взаимозависимости функций периферических рецепторных образований от вышележащих образований мозга. Механизмом такого объединения является реверберация возбуждений, которая включает систему нейронов, расположенных на разных уровнях анализаторов. Непосредственная связь с периферией осуществляется благодаря наличию афферентно-эфферентной иннервации рецепторных образований.

Трактовка восприятия как активного процесса добывания информации перекликается с психологическим подходом к этой проблеме. Конечно, возможность восприятия обусловлена особым обустройством органов чувств (анализаторов, сенсорных систем) человека и наличием у него сенсорных способностей. Но для возникновения у человека какого-либо образа предмета (зрительного, слухового или вкусового) необходимо, чтобы между человеком и этим предметом сложилось, как говорят психологи, «деятельное состояние». Опираясь на это положение, психология изучает зависимость восприятия от того, «что человеку нужно», от его потребностей, мотивов, установок.

Рассматривая психику как субъективный образ объективной реальности, психологи считают, что психическое отражение (в отличие от зеркального и других форм пассивного отражения)

является субъективным. А это значит, что данный образ принадлежит реальному субъекту жизни. И здесь интересный и важный акцент психологи делают на понятии субъективности. *Субъективность* на уровне чувственного отражения следует понимать не как его субъективизм, а скорее как субъектность, то есть его принадлежность к деятельному субъекту.

И наконец, восприятие по механизму акцепции позволяет постичь не отдельные признаки, а целиком образ внешнего объекта, то есть восприятие имеет образный характер.

В заключение следует сказать, что акцептор восприятия обеспечивает системный характер восприятия. Иначе говоря, восприятие по механизму акцепции включает в себя такие понятия, как: 1) активный; 2) целенаправленный; 3) субъективный; 4) знаковый, или образный характер восприятия.

Таким образом, рецепторные образования, входящие в состав сенсорных систем, не являются беспристрастными источниками информации о внешнем мире, а «выхватывают» из него то, что мы ожидаем, хотим или надеемся воспринять.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян Н.А. Нормальная физиология: уч. для студентов мед. вузов / Н.А. Агаджанян, В.М. Смирнов. М.: ООО «Мединформагентство», 2009. 520 с.

2. Брин В.Б. Физиология человека в схемах и таблицах / В.Б. Брин. Ростов н/Д., 2007.

3. Начала физиологии / под ред. акад. А.Д. Ноздрачева. СПб.: Изд-во «Лань», 2002. 1088 с.

4. Физиология человека / под. ред. Г.И. Косицкого. М.: Медицина, 1985. 544 с.

5. Физиология человека: в 3 т. / пер. с англ.; под. ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. Т. 1, 2. М.: Мир, 2005. 323 с.

6. Физиология: Основы и функциональные системы: курс лекций / под ред. К.В. Судакова. М., 2000.

7. Чурилова Т.М. Физиология центральной нервной системы: уч. пособие / Т.М. Чурилова. Ставрополь: СКСИ, 2005. 264 с.

Составитель

***Ольга Константиновна Обидина***

**ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ**

Учебно-методическое пособие  
для студентов-психологов

Редактор *Н.В. Шумкина*

Компьютерная верстка *В. Шаповаловой*

Подписано в печать 10.11.2015

Формат 60×84  $\frac{1}{16}$ . Печать офсетная.

Объем 7,25 п. л. Тираж 100 экз. Заказ 57

Издательство КРСУ

720000, г. Бишкек, ул. Киевская, 44

Отпечатано в типографии КРСУ

720048, г. Бишкек, ул. Горького, 2