

Б 28.6
Ф50

Высшее профессиональное образование

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В двух томах

Том 1

Физиология
сенсорных
систем

Учебник



Психология

828.6
Ф50
ВЫСШЕЕ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ ОБРАЗОВАНИЕ

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В ДВУХ ТОМАХ

Том 1

Физиология сенсорных систем

Под редакцией проф. Я.А.Альтмана
и проф. Г.А.Куликова

Допущено

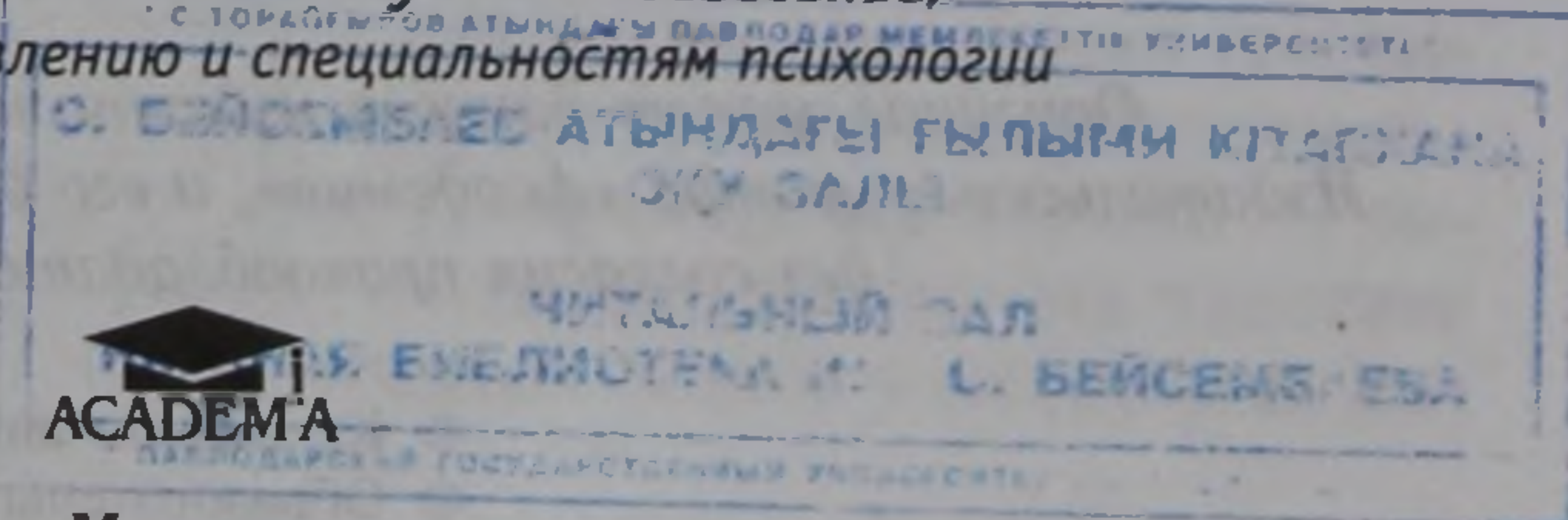
Советом по психологии учебно-методического объединения
по классическому университетскому образованию в качестве
учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению и специальностям психологии



Москва

Издательский центр «Академия»

2009



828.673я73
УДК 612.821.8(075.8)

ББК 28.67я73

Ф504

Авторы:

Я. А. Альтман, И. А. Вартанян, И. А. Горлинский, Е. В. Бигдай,
В. О. Самойлов, А. Д. Ноздрачев, Н. П. Алексеев

Рецензенты:

проф. Ю. Е. Шелепин (зав. лабораторией физиологии зрения
Института физиологии им. И. П. Павлова РАН);
проф. Ч. А. Измайлов (Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова)

С. Торайгыров
атындағы ПМУ-дің
академик С. Бейсембаев
атындағы ғылыми

КІТАПХАНАСЫ

637067

Физиология сенсорных систем и высшей нервной дея-
Ф504 тельности : в 2 т. Т. 1. Физиология сенсорных систем : учеб-
ник для студ. высш. учеб. заведений / [Я. А. Альтман, И. А. Вар-
танян, И. А. Горлинский и др.] ; под ред. Я. А. Альтмана,
Г. А. Куликова. — М. : Издательский центр «Академия», 2009. —
288 с.

ISBN 978-5-7695-3100-2

В двух томах учебника изложены основы сложных форм деятельности мозга, направленных на восприятие и обработку информации о внешней среде, на формирование поведения животных и человека, адекватного изменениям среды. В первом томе приведены основные сведения по физиологии сенсорных систем. Рассмотрены главные принципы электрофизиологического анализа деятельности сенсорных систем, нейрофизиологические закономерности формирования этой деятельности. Представлены данные по психофизике, структуре и нейрофизиологическим механизмам деятельности зрительной, слуховой, вестибулярной, соматосенсорной, обонятельной и вкусовой систем, а также по общей хеморецепции и interoцепции.

Для студентов высших учебных заведений.

УДК 612.821.8(075.8)

ББК 28.67я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом
без согласия правообладателя запрещается*

© Коллектив авторов, 2009

© Образовательно-издательский центр «Академия»,
2009

ISBN 978-5-7695-3099-9

ISBN 978-5-7695-3100-2 (т. 1)

© Оформление. Издательский центр «Академия»,
2009

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящее время организация высшего образования по ряду специальностей предусматривает разделение обучения по программам «магистр» и «бакалавр» (так называемая Болонская система). В соответствии с этим изменяется и содержание учебной литературы. В полной мере это относится и к учебникам в области физиологии, в том числе к такому важному ее разделу, как физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем.

Предлагаемый вашему вниманию учебник включает оба раздела физиологии центральной нервной системы. Для удобства пользования книгой материал по этой кардинальной проблеме физиологии мозга разбит на два тома.

Первый том — физиология сенсорных систем — подробно описывает те «входные ворота», по которым необходимая организму человека и животных информация об окружающей среде обрабатывается мозгом для последующего использования при организации различных состояний и форм поведения.

Во втором томе изложены физиология высшей нервной деятельности и современные представления об интегративной деятельности мозга и о физиологии поведения животных и человека. Очевидно, что для организации поведения животных мозговые структуры базируются на данных, полученных от различных сенсорных систем.

Огромное значение сенсорных систем для нормальной и эффективной жизнедеятельности человека и животных настолько очевидно, что уже в философской (т.е. научной) литературе глубокой древности возникло понятие «органы чувств» и была дана их классификация. Так были выделены пять основных, «классических», органов чувств — зрение, слух, обоняние, вкус и осязание (Демокрит, V в. до н.э.).

Впоследствии круг органов чувств был расширен. В него включили такие виды чувствительности, как орган равновесия (вестибулярная система), температурная чувствительность, чувствительность мышц, сухожилий и суставов (современный термин — соматосенсорная чувствительность), специализированная чувствительность к электрическим и магнитным полям у некоторых видов водных животных.

В учебнике описаны также чувствительные системы внутренних органов, обычно не рассматриваемые в рамках учебников по физиологии сенсорных систем. Эти системы воспринимают меха-

нические и химические раздражения (интероцептивные системы). Расширение перечня рассматриваемых сенсорных систем обусловлено определенным происхождением стимулов, их активирующих, и результатами такой активации. Например, активация упомянутых выше пяти «классических» органов чувств непреложно вызывается стимулами внешней среды, а воздействие этих стимулов преобразуется у человека в акт сознания.

Относительно органа равновесия (вестибулярной системы) помимо воздействия стимулов внешней среды (например, ускорения, передаваемого животному организму в целом) значительное влияние на формирование адекватного положения тела оказывают сигналы, идущие от ряда внутренних органов (мышц, суставов, сухожилий). Вместе с тем данные о равновесии организма становятся у человека также актом сознания. Интероцептивные системы активируются механическими и химическими стимулами не внешней, а внутренней средой организма, и, что весьма существенно, результаты активации интероцептивных систем у человека в норме не становятся актами сознания.

В настоящее время высшая нервная деятельность все в большей степени становится физиологией адаптивного поведения. Это соответствует представлениям И. П. Павлова, классическая книга которого многократно была издана под названием «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных».

Многочисленные исследования с использованием самых разных методов существенно расширили и углубили наши представления об организации различных форм адаптивного поведения. Уже давно стала очевидной невозможность сведения всех форм поведения к безусловно-рефлекторным и условно-рефлекторным реакциям.

Сегодня нельзя сводить формирование новых поведенческих актов лишь к тем или иным формам условно-рефлекторной деятельности. Доказаны такие специфические формы обучения, отличающиеся от условно-рефлекторных, как импринтинг (запечатление), имитация, латентное обучение.

Многие классические представления существеннейшим образом трансформировались в результате естественного хода познания.

Радикально изменилось понимание физиологических основ обучения, сна, речевой деятельности человека. Поэтому рассмотрение тех проблем, которые традиционно излагаются в учебниках по физиологии высшей нервной деятельности, требует не декларативного изложения классических представлений с добавлением современных сведений, а эволюционного подхода к их анализу.

Физиология сенсорных систем и поведения быстро развивается, поэтому при отборе материала учебника авторы опирались пре-

имущественно на испытанные экспериментальной практикой данные, полученные представителями самых разных областей знания.

В какой мере авторскому коллективу удалось справиться с поставленной задачей — судить читателям.

Главы 1, 3, 4 и 5 написаны Я.А.Альтманом, глава 2 — И.А.Горлинским, главы 3 и 6 — И.А.Вартанян, глава 7 — В.О.Самойловым и Е.В.Бигдай, подраздел 7.4 — В.О.Самойловым, глава 8 — А.Д.Ноздрачевым и Н.П.Алексеевым.

РАЗДЕЛ 1. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Каждая сенсорная система отвечает лишь на определенные физические характеристики внешнего стимула (например, обонятельная система реагирует на запахи и не реагирует на звуковые стимулы и т.д.). Такая специфичность в деятельности органов чувств привела к одному из основных понятий сенсорной физиологии — к понятию *модальности*. Стимулом данной модальности, адекватным для конкретной сенсорной системы, принято считать стимул, вызывающий реакцию при минимальной физической интенсивности (т.е. силе) стимула.

Кроме термина «органы чувств» в отечественной литературе иногда как синоним используется термин «анализаторы» (введен И. П. Павловым). Однако в настоящее время для обозначения органов чувств и в отечественной, и в англоязычной литературе наиболее распространен термин «сенсорные системы» (англ. — sensory systems).

Сенсорная система — это совокупность вспомогательных образований, рецепторов, нервных путей и центров, раздражение которых у человека приводит к появлению специфического чувства, характерного для данной сенсорной модальности. Основные функции сенсорной системы дают возможность человеку и животным обнаруживать, различать и опознавать сигналы внешней и внутренней среды или, другими словами, возможность формировать сенсорные образы. В свою очередь, реализация этих функций приводит к определенному состоянию и (или) двигательному поведению живого организма. При этом оценка своего состояния и поведения в сопоставлении с состоянием и поведением внешних объектов составляет основу мышления. (Последние вопросы рассматриваются во втором томе учебника.)

Данные о деятельности сенсорных систем были получены двумя группами методов — *субъективными* и *объективными*. Совокупность этих методов с разных сторон характеризует физиологические процессы, развивающиеся в сенсорных системах. Для реализации этих методов в исследованиях по физиологии сенсорных систем к настоящему времени использованы два основных подхода: психофизический (субъективный) и электрофизиологический (объективный). Подробно характеристика этих мето-

дов будет представлена в последующем изложении. Здесь вкратце укажем, что первый из них дает представление о работе сенсорной системы в целом, основываясь на оценке ощущений наблюдателя, второй, являясь аналитическим методом, характеризует участие в сенсорном процессе больших совокупностей или единичных элементов, составляющих сенсорные системы. Кроме электрофизиологического используются и другие объективные аналитические методы: биохимические (например, медиаторная организация синаптической передачи в сенсорных нейронах), фармакологические (например, вещества, влияющие на синаптическую передачу сенсорных нейронов) и морфологические (например, установление системы связей между сенсорными центрами). В последнее время стали использоваться такие сложные аппаратные методы, как позитронно-эмиссионная томография (ПЭТ), функциональная магнитно-ядерная томография (fMRI) и др. Широко распространено использование различных маркеров, позволяющих с помощью иммунных реакций выявить структурную организацию путей и центров сенсорных систем при действии стимулов.

Следует подчеркнуть, что перечисленные выше методы — и субъективные, и объективные — в сенсорной физиологии направлены на решение двух основных вопросов: 1) каковы возможности сенсорной системы при формировании сенсорных образов и их опознании; 2) как обрабатывается информация о сигнале в сенсорной системе для этого опознания.

Вместе с тем использование первого (субъективного) метода исследования для оценки сенсорной деятельности ставит важный для сенсорной физиологии теоретический вопрос. Речь идет о *психофизическом параллелизме*, т. е. о том, в какой мере воспринимаемые внешние объективные физические явления соответствуют их субъективной оценке вследствие физиологических мозговых процессов. В результате многовековых дискуссий в литературе сложились две теоретические концепции. Согласно одной из них, *монистической точке зрения (монизм)*, сложные физиологические процессы, идущие в мозгу в ответ на сенсорный стимул, идентичны субъективному восприятию этого стимула в сознании. Согласно второй, *дуалистической точке зрения (дуализм)*, сознание не зависит от процессов, происходящих в мозгу при действии сенсорных стимулов, при этом мозговые процессы могут влиять на сознание, но и сознание влияет на мозговые процессы. Другими словами, обе эти точки зрения принципиально различно рассматривают взаимоотношения «тела» (структур мозга) и «души» (сознания). Взаимодействие психического (сознание) и физического (тело) вне естественно-научного исследования и понимания (психофизический параллелизм) — предмет рассмотрения философских наук.

Глава I

МЕХАНИЗМЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Психофизические исследования позволяют получить данные о закономерностях обнаружения, различения и опознавания сенсорных стимулов по работе сенсорной системы в целом. Между тем исключительно важен вопрос о механизмах, обеспечивающих реализацию этих функций сенсорных систем. Из методов исследования этих механизмов наиболее распространены электрофизиологические методы. Поскольку деятельность структурных элементов сенсорных систем сопровождается электрическими явлениями, электрофизиологические методы позволяют регистрировать электрическую активность рецепторов, нервных клеток и путей, соединяющих нервные центры сенсорных систем при воздействии на эти системы сенсорных стимулов. При этом электрофизиологический метод позволяет изучать как результаты деятельности больших совокупностей рецепторных и нервных элементов, так и активность одиночных рецепторов и одиночных нервных клеток. Кроме того, при исследовании больших совокупностей нервных элементов методы анализа могут быть инвазивными (с проникновением отводящего электрода в рецепторное поле или нервную структуру) и неинвазивными (без такого проникновения).

1.1. Суммарные электрические реакции

1.1.1. Электроэнцефалограмма

Исторически наиболее ранним методом электрофизиологического исследования в сенсорной физиологии явилось изучение электроэнцефалограммы (ЭЭГ)¹, отводимой от поверхности черепа животных или человека. ЭЭГ представляет собой суммарные электрические колебания, генерируемые мозгом. Как известно, среди ритмических колебаний в ЭЭГ в спокойном бодрствующем состоянии мозга наиболее выражен и распространен α -ритм (10 — 12 колебаний в секунду). При обнаружении сенсорного стимула мозгом наблюдается десинхронизация этого α -ритма и появление в ЭЭГ более частых колебаний (20 — 30 колебаний в секунду). Обычно никаких других параметров сенсорного стимула в ЭЭГ не отра-

¹ Данные по электроэнцефалографии подробно изложены в курсах нейрофизиологии.

жается, поэтому принято считать, что в ЭЭГ регистрируется только сам факт воспринятого мозгом сенсорного стимула. Тем не менее на начальных этапах изучения электрических проявлений деятельности сенсорных систем этот метод широко использовался. В настоящее время благодаря возможности отведения ЭЭГ от множества точек поверхности черепа (несколько десятков отведений) достаточно распространена компьютерная обработка результатов отдельных отведений для выявления корреляционных связей между различными областями поверхности черепа. Но, как правило, эти процедуры используются не для анализа собственно механизмов деятельности сенсорных систем. Такие исследования обычно проводят для оценки участия различных отделов мозга (областей отведения) в когнитивной (познавательной) деятельности мозга в целом.

1.1.2. Вызванные потенциалы

Наиболее информативными электрографическими показателями деятельности сенсорных систем (по сравнению с ЭЭГ) являются вызванные потенциалы.

Вызванные потенциалы животных, как правило, регистрируются с помощью инвазивного метода, т.е. при помещении электрода отводящего реакцию непосредственно в (или на) мозговую структуру после хирургической операции. В литературе они получили ряд обозначений, употребляющихся (не вполне строго) как синонимы: «*суммарные реакции*» или «*суммарные ответы*», «*вызванные потенциалы*», «*первичные ответы*». Эти обозначения характеризуют различные свойства этого класса биоэлектрических явлений: участие суммы нервных элементов в их генерации, их «вызов», т.е. обусловленность их появления воздействием стимула, более раннее («первичное») время их появления по сравнению с более поздними (по скрытому периоду) «вторичными» реакциями. Отметим, что термин «первичные реакции» использовался при описании ответов проекционных областей коры больших полушарий головного мозга, где регистрируются и «вторичные» реакции. Обычно суммарные реакции представляют собой несколько позитивно-негативных колебаний потенциала, возникающих после определенного скрытого периода, характерного для данного отдела конкретной сенсорной системы.

Вызванные потенциалы позволили получить обширный и важный материал о функциональной организации сенсорных систем. Прежде всего установлены те области мозга, в которых могут быть зарегистрированы электрические реакции при действии стимулов различной модальности. Другими словами, было проведено электрографическое картирование сенсорных систем. Определены также

фокусы максимальной активности, т.е. анатомические области в рамках того или иного мозгового сенсорного центра, где регистрируются вызванные потенциалы максимальной амплитуды, что позволило электрофизиологически определить области максимальной афферентации этих центров. Определено время распространения афферентной импульсации по ходу сенсорной системы на основе измерения скрытых периодов вызванных потенциалов. Установлена зависимость амплитуды ответов от интенсивности сенсорного стимула (силовые отношения). Изучен также ряд существенных временных характеристик различных центральных отделов сенсорных систем. Так, по длительности суммарных реакций можно судить о степени синхронизированности афферентного потока импульсации по ходу сенсорного пути. При увеличении длительности сенсорного сигнала (в пределах) была изучена временная суммация в различных отделах сенсорных систем. При использовании ритмически следующих сенсорных стимулов установлена пропускная способность различных центральных отделов сенсорных систем. Следует также указать, что вызванные потенциалы животных по своим амплитудно-временным параметрам варьируют от предъявления к предъявлению одного и того же стимула. Поэтому измерения повторяют многократно (количество измерений зависит от вариабельности этих параметров). В последнее время для анализа вызванных потенциалов пользуются методом когерентного накопления, изложенным ниже.

Возможность неинвазивной регистрации и изучения деятельности сенсорных систем с помощью *вызванных потенциалов человека* стало доступным в течение последних четырех десятилетий. Появление компьютерных систем позволило выделить малый по амплитуде электрический сигнал на фоне значительно превосходящих по амплитуде электрических помех. Действительно, некоторые классы вызванных потенциалов человека при регистрации их от поверхности черепа обладают амплитудой в диапазоне от долей до 1 мкВ, в то время как амплитуда α -ритма в ЭЭГ, на фоне которой регистрируются эти вызванные потенциалы человека, на один-два порядка превышает эту величину ($\sim 10 - 20$ мкВ).

Для выявления таких небольших электрических колебаний используется *когерентный метод накопления*. Стимул подается ритмически через одинаковые промежутки времени. Фазы, а следовательно, и полярность колебаний α -ритма в ЭЭГ относительно момента предъявления сенсорного стимула случайны. Это приводит к тому, что позитивные и негативные колебания в ЭЭГ (при их достаточном многократном предъявлении) погасят друг друга за счет алгебраической суммации. Что же касается вызванного потенциала, имеющего при каждом предъявлении стимула близкую по времени появления последовательность позитивных и негативных колебаний и сходный скрытый период, то он сохраня-

ется в регистрируемом участке электрограммы. В результате вызванный потенциал малой амплитуды выделяется на фоне помех большой амплитуды.

Исследование вызванных потенциалов сенсорных систем человека позволило разделить их на 3 класса: *коротколатентные*, *среднелатентные* и *длиннолатентные*. Принято считать, что коротколатентные вызванные потенциалы отражают деятельность периферических и стволовых структур сенсорной системы. Достоверно установлено, что длиннолатентные потенциалы генерируются в корковых структурах мозга, причем не только в корковых отделах сенсорных систем, но и в так называемых «ассоциативных» отделах больших полушарий головного мозга человека. Последовательность этих трех классов потенциалов на примере слуховых вызванных потенциалов человека схематически изображена на рис. 1.1. Отметим, что в разных сенсорных системах временные параметры трех классов потенциалов могут несколько отличаться по абсолютным значениям временных параметров и количеству отдельных компонентов. Вместе с тем их сходство достаточно велико.

Таким образом, основные свойства вызванных потенциалов человека позволяют отнести их к определенным структурам мозга человека, а их амплитудно-временные зависимости от параметров стимула сходны с тем, что было изложено при рассмотрении вызванных потенциалов животных.

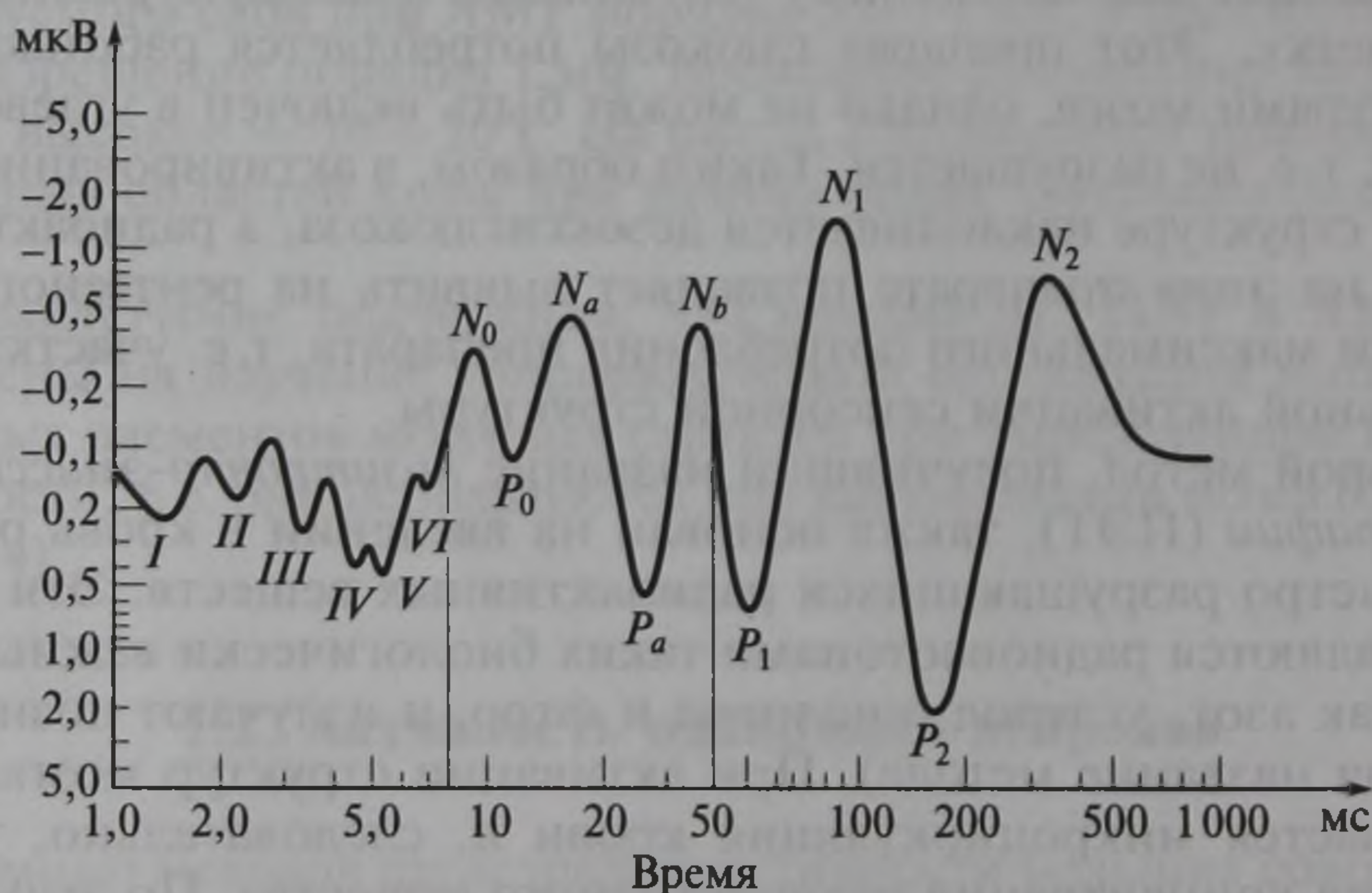


Рис. 1.1. Слуховые вызванные потенциалы человека:

I—VI — компоненты коротколатентного слухового потенциала; *N₀—N_b* — компоненты среднелатентного слухового потенциала; *P₁—N₂* — компоненты длиннолатентного слухового потенциала. Три класса потенциалов отделены на графике вертикальными прямыми

Укажем еще на ряд методов, используемых при анализе деятельности мозговых отделов сенсорных систем в самое последнее время.

Один из них направлен на регистрацию вызванных магнитных явлений (*магнитные вызванные потенциалы*) в мозговых структурах при действии сенсорных стимулов. При этом регистрируются колебания, по форме близкие к уже описанным вызванным потенциалам. Для реализации метода требуются дорогостоящие камеры, в которые помещают объект исследования для того, чтобы изолировать магнитное поле мозговых структур от магнитных полей окружающей среды, в том числе от магнитного поля Земли. Преимущество метода определяется возможностью достаточно точной локализации источника генерации тех или иных компонентов ответной реакции.

Второй метод основан на возможности с помощью чувствительных термодатчиков и компьютерных способов усреднения изменений температуры мозговой ткани выявить максимальное повышение температуры участков центральных отделов сенсорных систем, которые реагируют на сенсорное раздражение (*термоэнцефалоскопия*).

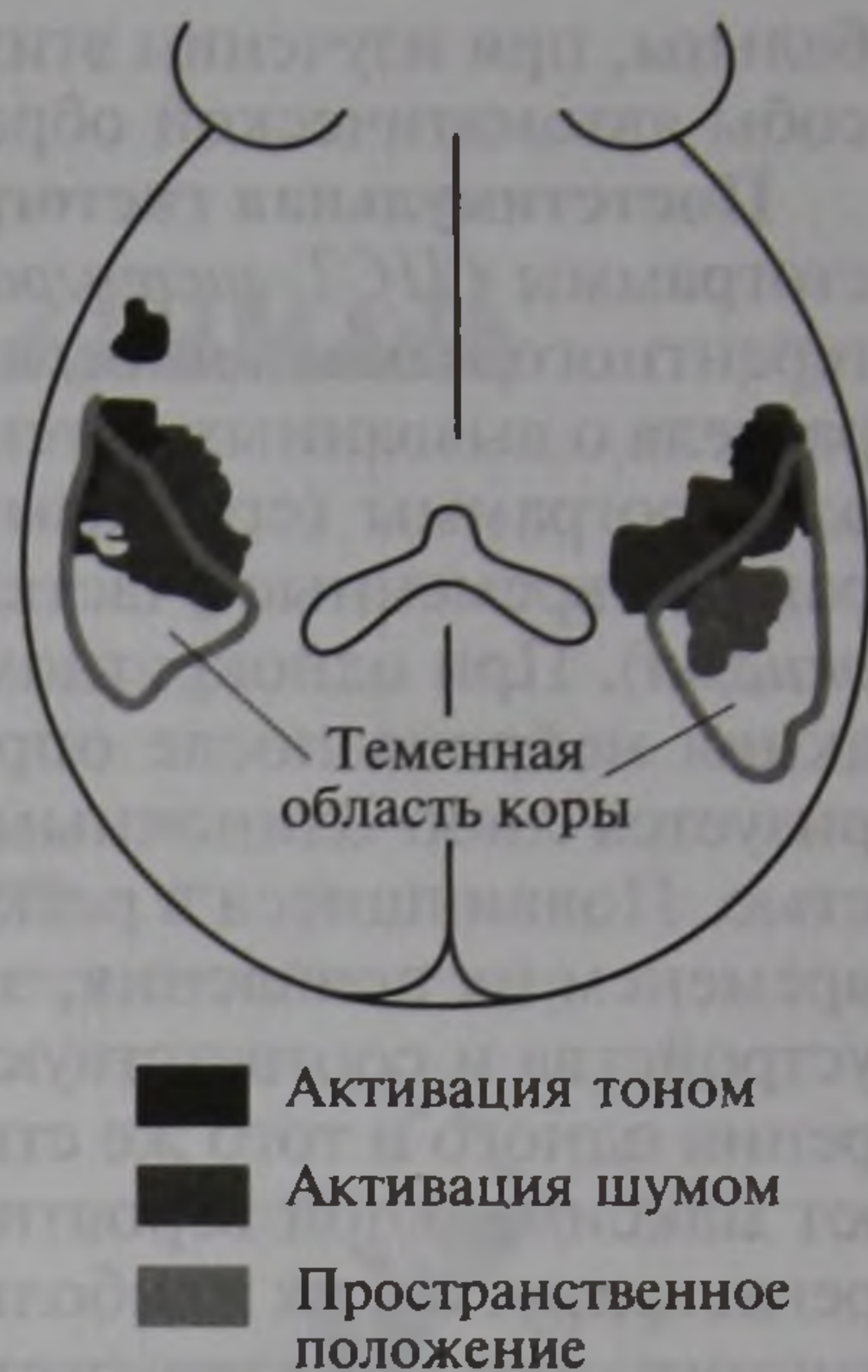
Следующие два метода исследования деятельности сенсорных систем базируются на использовании радиоактивных веществ.

Один из этих методов основан на увеличении потребления глюкозы активно работающей мозговой тканью. Для определения участков, максимально активируемых сенсорным стимулом, в организм вводят дезоксиглюкозу (*ДГ-метод*), имеющую радиоактивную метку. Этот препарат глюкозы потребляется работающими структурами мозга, однако не может быть включен в углеводный обмен, т.е. не разрушается. Таким образом, в активированной нервной структуре накапливается дезоксиглюкоза, а радиоактивная метка на этом препарате позволяет выявить на рентгенограмме участки максимального потребления препарата, т.е. участки максимальной активации сенсорной структуры.

Второй метод, получивший название *позитронно-эмиссионной томографии* (ПЭТ), также основан на введении в кровь растворов быстро разрушающихся радиоактивных веществ. Эти вещества являются радиоизотопами таких биологически важных атомов, как азот, углерод, кислород и фтор, и излучают позитроны (отсюда название метода). При активации структур мозга в них усиливается микроциркуляция крови и, следовательно, увеличивается концентрация радиоактивного вещества. По этим участкам мозга, выявляющимся специальными аппаратными и компьютерными методами, достаточно точно судят о локализации очага возбуждения в центральных мозговых структурах. Пространственное разрешение при этом методе составляет 4—8 мм, а временное — 1 с.

Рис. 1.2. Определение областей активации коры полушарий головного мозга при действии разных звуковых сигналов (шум, тон, пространственное положение)

Еще один метод, широко распространяющийся в самое последнее время, получил название метода *ядерно-магнитного резонанса*, сокращенно ЯМР (на английском языке аббревиатура MRI — Magnetic Resonance Investigation). Метод основан на том, что при вращении атомы веществ обладают моментом вращения, или спином. При этом вращении за счет протонов атомов генерируется магнитное поле, полюса которого расположены на оси вращения. Обычно оси вращения распределены случайно, но под влиянием внешнего магнитного поля их направления меняются. В определенных условиях это приводит к резонансу атомных ядер и они испускают электромагнитное излучение. Такое излучение, ограниченное во времени, и является регистрируемым параметром при ЯМР. Изображение этого резонанса можно получить в разных плоскостях, и оно определяет активацию той или иной нервной структуры. Толщина анализируемого слоя при ЯМР порядка 5—10 мм, а пространственное разрешение порядка 1 мм. Временное разрешение метода не очень высокое — 10—20 с. На рис. 1.2 приводится пример ЯМР теменных областей коры при разных видах звукового раздражения.



В заключение подчеркнем, что методы ДГ, ПЭТ и ЯМР направлены на изучение топографической организации множества нервных элементов мозговых структур при определенной их деятельности, т.е. они используются при картировании мозга (см. раздел 1.4).

1.2. Активность одиночных нейронов

Помимо методов регистрации активности больших совокупностей нейронов, изложенных в предыдущем параграфе, при изучении деятельности сенсорных систем широкое распространение получила регистрация активности одиночных нейронов сенсорных центров. В связи с тем, что реакции одиночных нейронов сенсорных центров (особенно их высших отделов) достаточно вари-

бельны, при изучении этих реакций используются различные способы автоматической обработки данных.

Постстимульная гистограмма. Построение постстимульной гистограммы (*ПСТ-гистограмма*) также основано на принципе когерентного накопления, который рассматривался при изложении раздела о вызванных потенциалах человека. Необходимый участок электрограммы (его называют *временем анализа*) разбивается на равные временные участки (их называют *бинами* или *временными окнами*). При однократном предъявлении сенсорного стимула реакция нейрона после определенного скрытого периода характеризуется либо одиночным импульсом, либо их последовательностью. Появившиеся в реакции импульсы, в точном соответствии с временем их появления, записываются в память автоматического устройства и соответствуют определенному бину. По мере повторения одного и того же стимула в тех бинах, которые соответствуют максимальной вероятности появления одиночных импульсов, регистрируется их наибольшее количество. Таким образом, ПСТ-гистограмма характеризует и общий узор реакции сенсорного нейрона на использованный стимул (по-английски этот узор обычно обозначают словом *pattern*), и наибольшее проявление реакции в этом узоре (рис. 1.3, А). Если в анализ включаются участки электрограммы до момента предъявления стимула, так называемые участки фона (обычно это делается при спонтанной активности нейрона), то постстимульные гистограммы принято называть *неристимульными*.

Гистограммы межимпульсных интервалов и скрытых периодов. Первые характеризуют распределение значений *межимпульсных интервалов* в реакции. Время анализа электрограммы также разбивается на бины. Однако в этом случае каждый бин соответствует определенному значению межимпульсного интервала, последовательно увеличиваясь от малых значений интервалов к большим. Усредняя определенное время импульсной реакции, получают распределение межимпульсных интервалов в импульсной активности. Обычно этот вид гистограмм позволяет выявить разного вида периодичность в импульсной активности например, повторяющиеся пачки импульсов в реакции. В этом случае значения межимпульсных интервалов в пачках импульсов заведомо короче, чем интервалы между отдельными пачками. Поэтому в гистограмме межимпульсных интервалов будут два максимума: один — соответствующий преобладающему короткому интервалу между импульсами в пачке, второй — соответствующий интервалу между пачками (бимодальное распределение).

Таким же способом строится *гистограмма* распределения *скрытых периодов* реакции. Однако в этой гистограмме оценивается не значение интервала между импульсами, а значения скрытых периодов (см. рис. 1.3, Б).

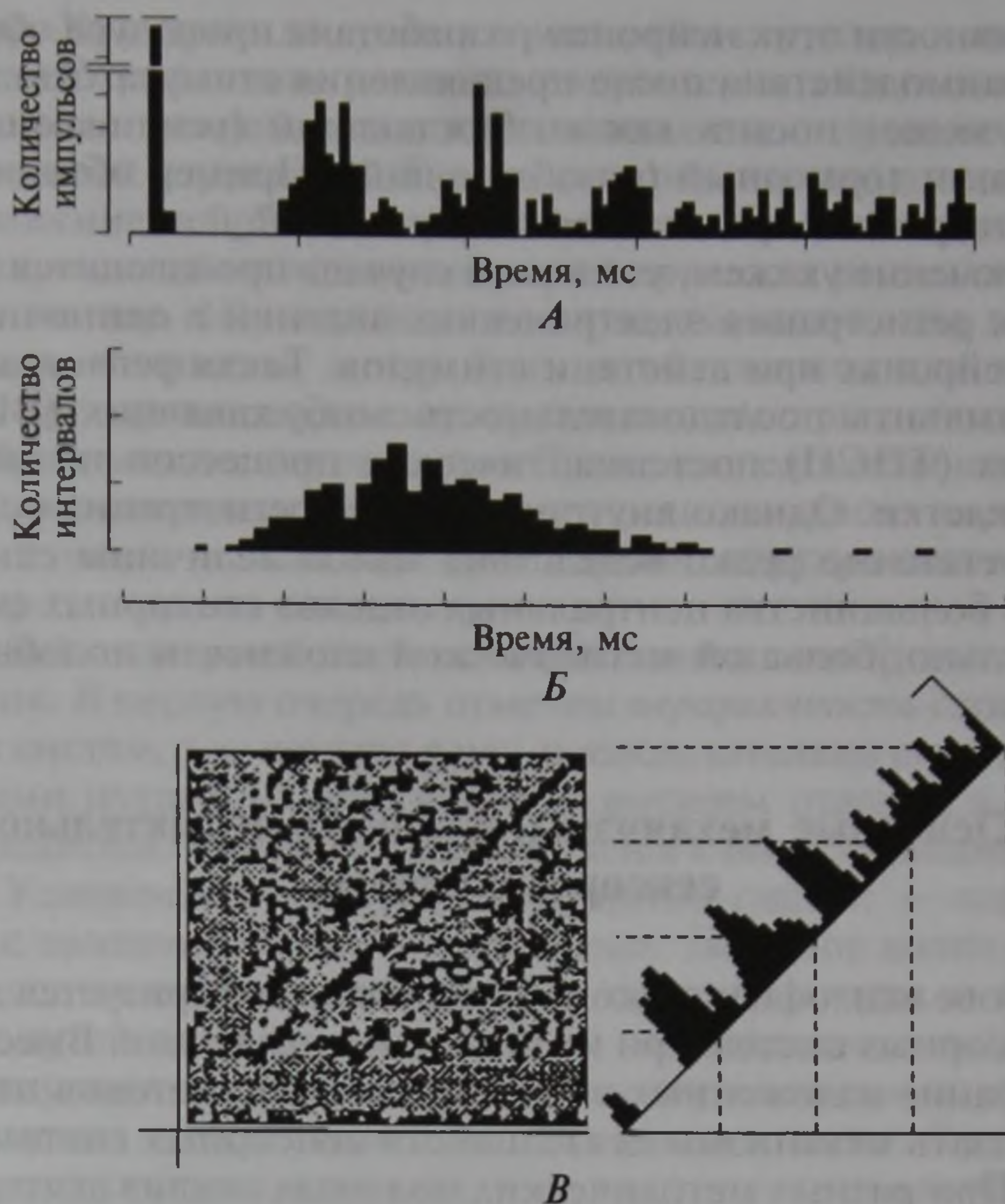


Рис. 1.3. Гистограммы: *А* — постстимульная, *Б* — межимпульсных интервалов, *В* — объединенная:

А — гистограмма демонстрирует начальный импульсный разряд нейрона (горизонтальная черта над начальным разрядом — время действия стимула), близкий к периодичному поздний разряд (2—3 пика активности) и спонтанную активность (правая часть гистограммы); *Б* — распределение интервалов близко к нормальному. В левой части гистограммы намечается проявление периодичности (два выступающих пика); *В* — в левой части рисунка матрица возможного взаимодействия активности двух нейронов. ПСТ-гистограммы нейронов приведены по краям горизонтали и вертикали матрицы слева и внизу. На матрице сгущение окраски — усиление взаимодействия нейронов во время их импульсной активности. Максимально взаимодействие усиливается в более поздних частях разряда нейронов (диагональная область на матрице). В правой части рисунка в виде гистограммы показано наиболее сильное взаимодействие активности нейронов. Справа на оси ординат этой гистограммы линия с горизонтальной черточкой — уровень статистической достоверности этого взаимодействия. Достоверными оказываются три небольших участка на трех пиках максимального взаимодействия. Штриховые линии — снесенные временные интервалы анализа взаимодействия

Объединенные ПСТ-гистограммы. В настоящее время разработаны методы, позволяющие одновременно регистрировать реакции многих нейронов. При построении ПСТ-гистограмм импуль-

сной активности этих нейронов разработана процедура обнаружения их взаимодействия после предъявления стимула. Это взаимодействие может носить как возбуждающий (усиливающий) характер, так и тормозный (ослабляющий). Пример объединенной ПСТ-гистограммы представлен на рис. 1.3, В.

В заключение укажем, что в ряде случаев производится внутриклеточная регистрация электрических явлений в одиночных сенсорных нейронах при действии стимулов. Такая регистрация позволяет выявить последовательность возбуждающих (ВПСП) и тормозных (ТПСП) постсинаптических процессов на мембране нервной клетки. Однако внутриклеточная регистрация осуществляется достаточно редко вследствие малой величины сенсорных нейронов большинства центральных отделов сенсорных систем и, следовательно, большой методической сложности подобного эксперимента.

1.3. Основные механизмы организации деятельности сенсорных систем

На основе психофизического изучения характеризуется деятельность сенсорных систем при их целостном изучении. Вместе с тем использование изложенных в настоящей главе методов позволяет рассматривать механизмы деятельности сенсорных систем аналитически. При разных методических подходах анализ деятельности одиночных нейронов и их совокупностей в наркотизированном и бодрствующем состоянии, в статике и динамике позволил установить ряд базовых механизмов работы сенсорных систем. Эти механизмы свойственны всем сенсорным системам человека и животных с той или иной степенью выраженности.

При рассмотрении механизмов деятельности сенсорных систем первое основное понятие — понятие кодирования. Этот термин был привнесен в физиологию из кибернетики. Под кодированием обычно понимают представление информации о сигнале набором символов и их последовательности. Применительно к физиологии сенсорных систем под *кодированием* понимают преобразование энергии внешнего сигнала в форму, адекватную работе мозга. При характеристике кодирования в мозге в целом и в сенсорных системах в частности основной гипотезой служит представление о том, что сведения о сигнале передаются с помощью *кода временной последовательности электрических импульсов*, или с помощью *временного кодирования*. Наряду с временным кодированием различают также пространственное кодирование. Под *пространственным (позиционным) кодированием* понимают отражение разных признаков сенсорного сигнала в виде импульсной последовательности в пространственно различных участках мозговых

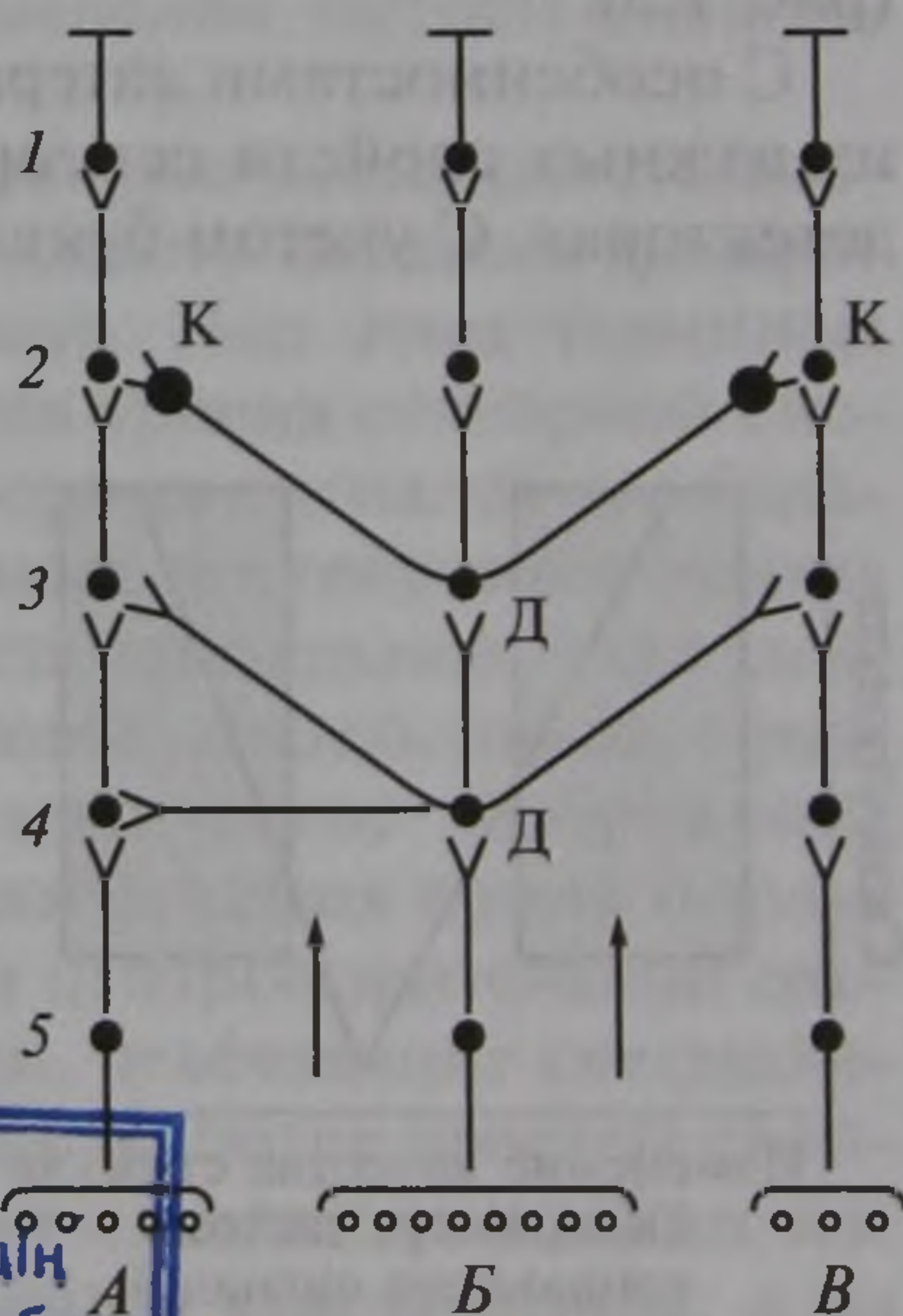
структур. Как правило, участки мозговых структур и их нервные элементы, отражающие различные характеристики сенсорных стимулов, имеют упорядоченное расположение в пределах конкретной мозговой структуры. Такое пространственно упорядоченное расположение нейронов, отражающих свойства сенсорных стимулов, получило название *топического принципа* деятельности сенсорных систем. Из вышеизложенного очевидно, что описанные методы, в частности, могут быть использованы для выявления топической организации сенсорных систем при действии самых разнообразных классов стимулов. Такие исследования широко проводятся в настоящее время и получили название *картирования функций мозга* и, как частный случай, *картирования функций структур сенсорных систем*.

Каждой сенсорной системе свойственна своя функциональная анатомия. В первую очередь отметим *иерархичность* строения сенсорных систем, т. е. центры в ней последовательно соединены проводящими путями от периферии к высшим отделам и информация передается от нижележащих отделов к вышележащим (рис. 1.4, 5—1). Усложнение иерархии сенсорных систем — характерный признак эволюции мозга позвоночных. Большое количество нейронов, составляющих сенсорные мозговые центры, и соединяющих их путей создают возможность передачи сведений о сенсорном стимуле одновременно по многим нервным каналам. При этом передаваемая информация в разных каналах может быть сходной, что создает определенную степень надежности в такой передаче. Эта особенность передачи сходной информации по многим нервным каналам получила название *многоканальной передачи* (на рис. 1.4 изображены 3 канала).

Вместе с тем прохождение афферентной импульсации в отдельных нервных волокнах по ходу сенсорной системы может иннервировать ряд нейронов и своего уровня, и вышележащего уровня сенсорной системы (рис. 1.4, 4—3). Такое расхождение иннервации от конкретного нейрона

Рис. 1.4. Схема многоканального (А—В) и иерархического (5—1) строения сенсорной системы.

Рецепторы обозначены светлыми кружками, нейроны — черными. К — конвергенция афферентации; Д — дивергенция, толстые кружки на уровне 2 при К — тормозная иннервация. Стрелками обозначено направление афферентного потока импульсации.



получило название *дивергенции* (рис. 1.4, Д). С другой стороны, каждый нейрон данного уровня может получать иннервацию от нескольких нейронов нижележащих уровней и своего уровня. Это свойство иннервации получило название *конвергенции* (рис. 1.4, К).

Важным результатом перечисленных в предыдущем тексте свойств сенсорных систем (иерархичность, многоканальность, конвергенция, дивергенция) является формирование некоторых базовых характеристик деятельности сенсорных нейронов. Каждый уровень сенсорной системы, начиная от ее первого уровня до конкретной нервной клетки, получает множество входов. Эти входы в конечном итоге отражают деятельность той группы рецепторов, с которой прямо или косвенно (за счет конвергенции) связан данный сенсорный нейрон. Таким образом, прямые или опосредованные через другие нейроны связи нейрона образуют *рецептивное поле нейрона* (напр. рис. 1.4, 3, 4). Определение рецептивного поля для данной нервной клетки позволяет в общем виде ограничить набор стимулов, активирующих этот нейрон. Но такое условное рассмотрение предполагает, что все входы данного нейрона возбуждающие и ограничение по какому-либо параметру сенсорного стимула определяется только системой его возбуждающих связей. Между тем очевидно, что связи сенсорного нейрона могут быть не только возбуждающими, но и тормозными (рис. 1.4, 2, 2). В этом случае какая-то часть активации нейрона по сенсорной шкале может быть заторможена по сравнению с тем, что произошло при наличии только возбуждающих связей. Обычно тормозные связи при активации сенсорного нейрона воздействуют на периферию его рецептивного поля, т.е. они тормозят латеральные участки поля. Торможение активации латеральных участков рецептивного поля получило название *латерального торможения* (рис. 1.5).

С особенностями латерального торможения тесно связано одно из важных свойств сенсорных нейронов. Речь идет о нейронах-детекторах. С учетом буквального значения термина (детектор оз-

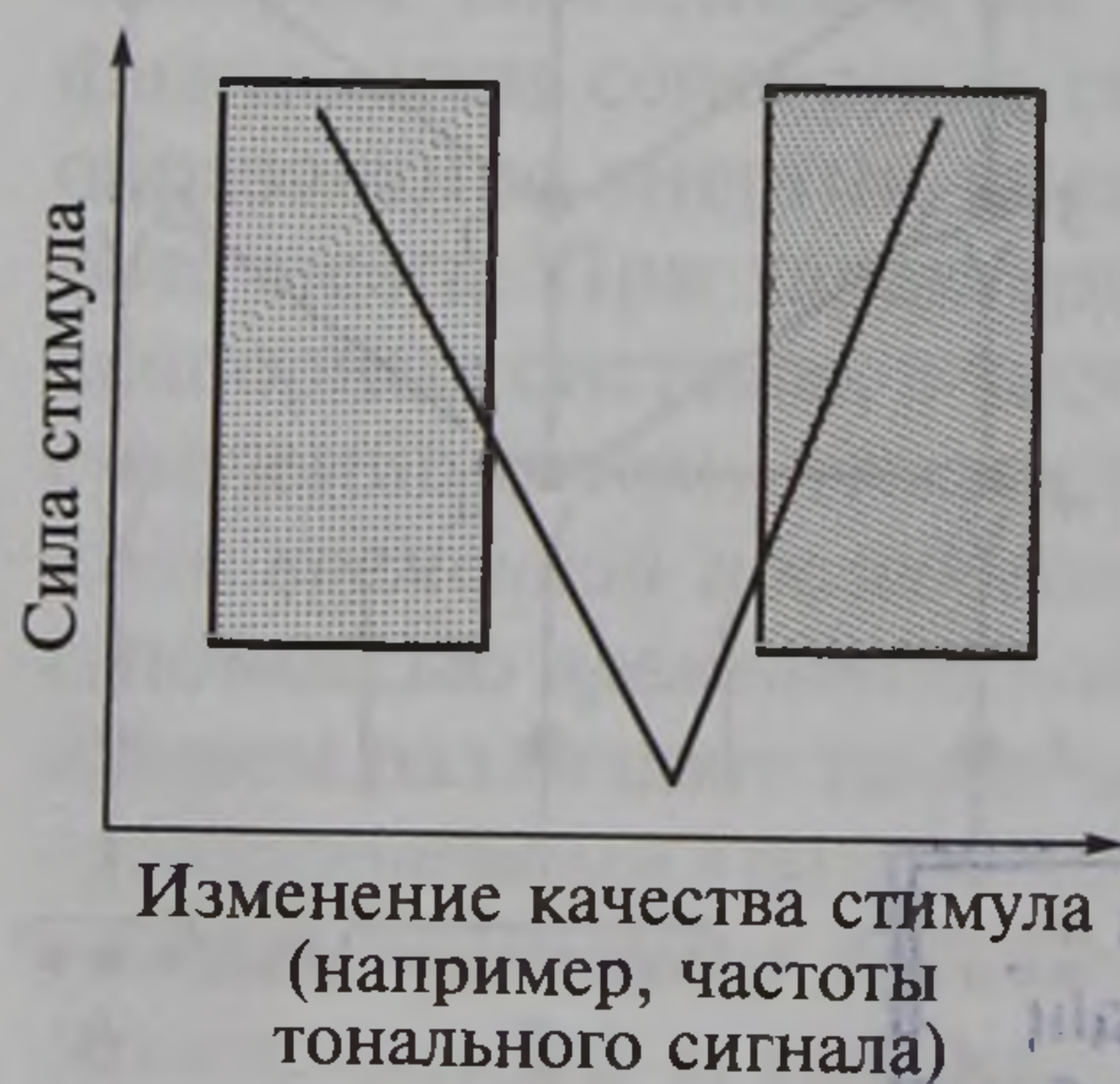
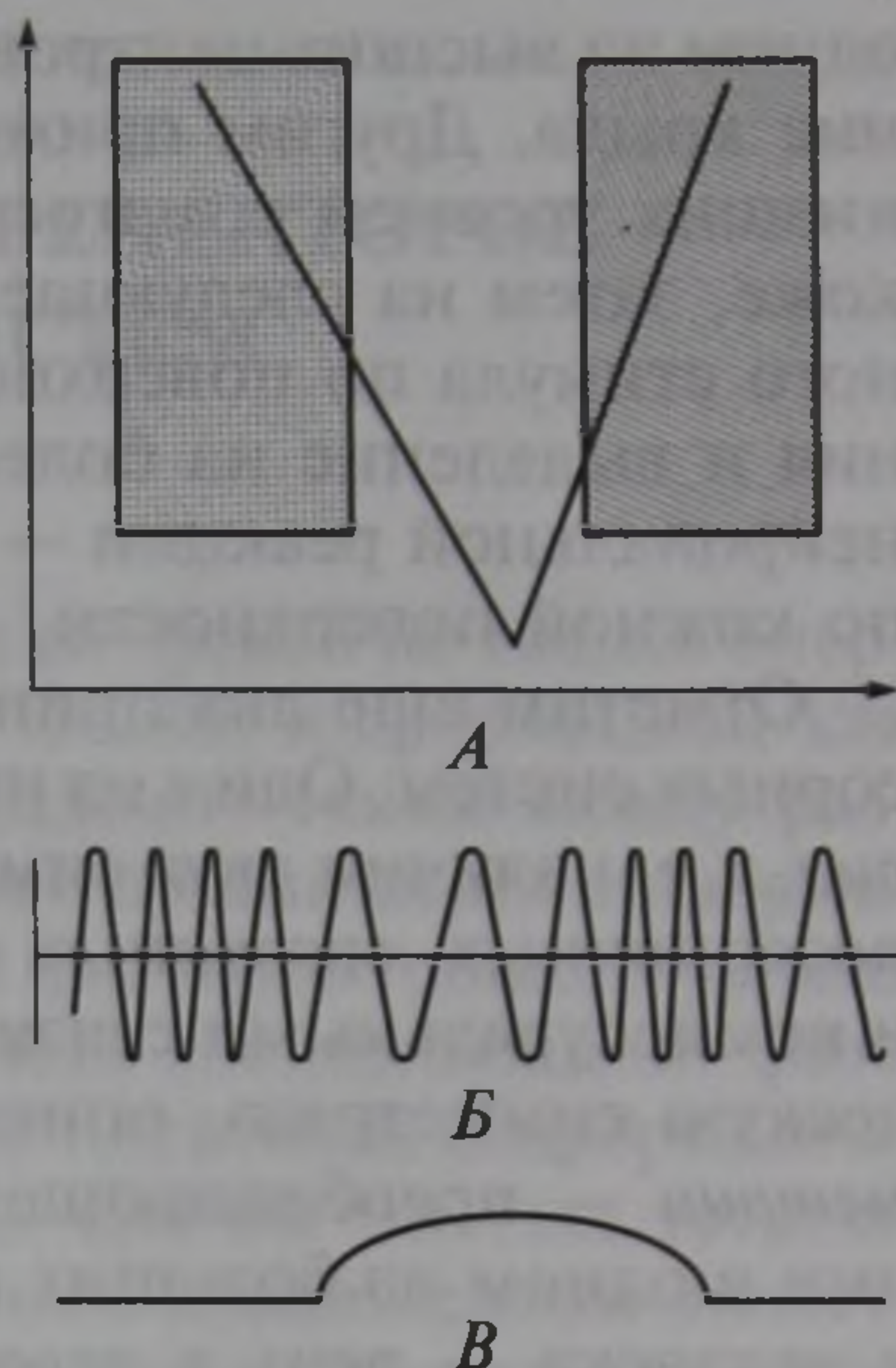


Рис. 1.5. Схема латерального торможения.

Угол, обозначенный черной линией, — пороговая кривая возникновения реакции нейрона при действии стимула. Редкие точки — слабо выраженное тормозное воздействие, частые точки справа — сильно выраженное тормозное воздействие. В результате возбуждительно-тормозного взаимодействия (латерального торможения) образуется рецептивное поле нейрона, более узкое, чем только за счет возбуждающих связей (угол в центре рисунка)

Рис. 1.6. Формирование нейрона-детектора направления изменения частоты тонального сигнала:

A — рецептивное поле нейрона (обозначения на рис. 1.5); *B* — изменение частоты тона от низких частот к высоким и обратно; *B* — огибающая импульсной активности нейрона



начает определитель) каждый сенсорный нейрон служит детектором, так как определяет своей активностью определенный диапазон физических характеристик сенсорного стимула. Между тем обычно принято считать нейроном-детектором сенсорный нейрон, выделяющий своей реакцией определенную совокупность свойств стимула более сложных, чем простые свойства стимула. Условимся под простыми свойствами понимать те его качества, без которых сенсорный стимул не может существовать. Таких простейших качеств всего три — сила, время воздействия и качество (например, для слуха — частота тона, для вкуса — сладкое, для зрения — угол наклона световой полосы). Если же нейрон специализированной реакцией выделяет одну совокупность качеств стимула или *признаков стимула* и не выделяет другую, то такой нейрон принято называть *сенсорным нейроном-детектором*, а описание в мозговых структурах свойств стимула с помощью нейронов-детекторов обозначают как *детекторный принцип кодирования*. Для примера приводим схематическое изображение реакции нейрона-детектора направления изменения частоты (направления частотной модуляции) звука (рис. 1.6).

В заключение укажем еще на одно свойство деятельности восходящего пути сенсорных систем, получившего название *преобразование афферентного потока импульсации*. Под этим термином понимают выделение по мере повышения уровня сенсорной системы в ее нервной сети признаков сенсорных сигналов все большей степени сложности. В качестве примера постепенного усложнения приведем следующий ряд свойств зрительных стимулов: прямые линии, различный их наклон, совокупность линий с различным наклоном, формирующих схематическое изображение крыла птицы, ритмическое движение изображения крыла (машущее крыло). По мере повышения уровня центров зрительной системы можно обнаружить нервные клетки, отвечающие специализированной (детекторной) реакцией лишь на более простые свойства стимулов (например, прямые линии и определенный их наклон), затем лишь на контур неподвижного крыла птицы, а на

одном из высших центров зрительной системы — только на махание крыла. Другим примером может служить реакция нейронов низших уровней соматосенсорной системы на прикосновение к коже, затем на следующем уровне реакция на движение сенсорного стимула по поверхности кожи независимо от его направления и выделение на более высоком уровне специализированной нейрональной реакции — только направления движения стимула по кожной поверхности.

Отметим еще два принципа, реализуемых в деятельности сенсорных систем. Один из них проявляется в *билатеральной симметрии*, т.е. наличии двух симметричных половин сенсорных систем у позвоночных, связанных между собой массивными перекрестами и комиссуральными связями. Несмотря на выраженную анатомическую симметрию, описана возможность *функциональной асимметрии* — преобладающем представительстве какой-либо функции в одном из больших полушарий головного мозга (например, у человека — речь в левом полушарии, восприятие зрительного пространства в правом). Второй принцип касается существования в сенсорных системах *нисходящих эфферентных связей* (иногда их называют обратными связями), в определенной мере регулирующих восходящий сенсорный поток импульсов.

Глава 2

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ РЕЦЕПТОРОВ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Любой живой организм обменивается со средой не только энергией и веществом, но и информацией. Обмен информацией как компонент внутренней регуляции происходит также между различными частями организма. Конкретная организация информационных потоков зависит от множества факторов: общего уровня организации организма, его экологической специализации, фазы онтогенеза, используемых источников и носителей информации, специфики каналов связи и др. Однако как бы ни был устроен информационный канал, его обязательным компонентом является воспринимающее устройство, использующее энергию носителя информации (сигнала) для запуска специфических процессов, осуществляемых системой при организации ответных реакций. В биологических системах такие устройства принято называть рецепторами или биологическими детекторами, а запускаемые ими вышеупомянутые процессы — процессами трансдукции сигнала.

На клеточном уровне организации функции рецепторов могут выполнять отдельные молекулы (например, рецепторные молекулы, участвующие в процессах внутриклеточной сигнализации) или надмолекулярные комплексы, чаще всего связанные с клеточной мембраной. Они информационно обеспечивают самые разные стороны функционирования различных клеток (в том числе и одноклеточных организмов) или клеточных популяций.

Для деятельности целостного многоклеточного организма существенны информационные каналы более высокого уровня организации, обеспечивающие координированное функционирование всех его систем с учетом изменений биологически важных параметров внешней и внутренней среды. У животных с развитой нервной системой в организации таких информационных потоков принимают участие различные сенсорные системы, рецепторный аппарат которых представляет собой специализированные клетки или клеточные комплексы с более или менее сложными вспомогательными структурами. Именно эти комплексы могут быть определены как рецепторы сенсорных систем. Наиболее общая задача таких рецепторов — преобразование биологически значимой информации, носители которой имеют различную физико-химическую природу, в универсальный язык нервной системы — совокупность нервных импульсов.

В последние десятилетия наблюдается значительный прогресс в изучении механизмов работы рецепторов сенсорных систем,

связанный с применением широкого арсенала современных ультрамикроскопических, электрофизиологических, биохимических, биофизических и генетических методов исследований, хотя степень изученности разных типов рецепторов и различных сторон их деятельности неодинакова.

2.1. Многообразие и классификация рецепторов

Ввиду многообразия описанных в литературе рецепторов сенсорных систем возникает потребность в их классификации. Известны различные способы классификации, опирающиеся на разные признаки рецепторов.

Классификация по модальности адекватного раздражителя (т.е. по избирательности к физико-химической природе носителей информации). Различают фоторецепторы, механорецепторы, хеморецепторы, электрорецепторы, терморецепторы и некоторые другие виды рецепторов.

Фоторецепторы избирательно реагируют на электромагнитные колебания определенных длин волн так называемого светового диапазона. У позвоночных они расположены в сетчатке глаза. Общий план строения двух основных типов фоторецепторов представлен на рис 2.1, А и Б.

Механорецепторы объединяют большое число разнообразных рецепторов, адекватно реагирующих на разные виды механиче-

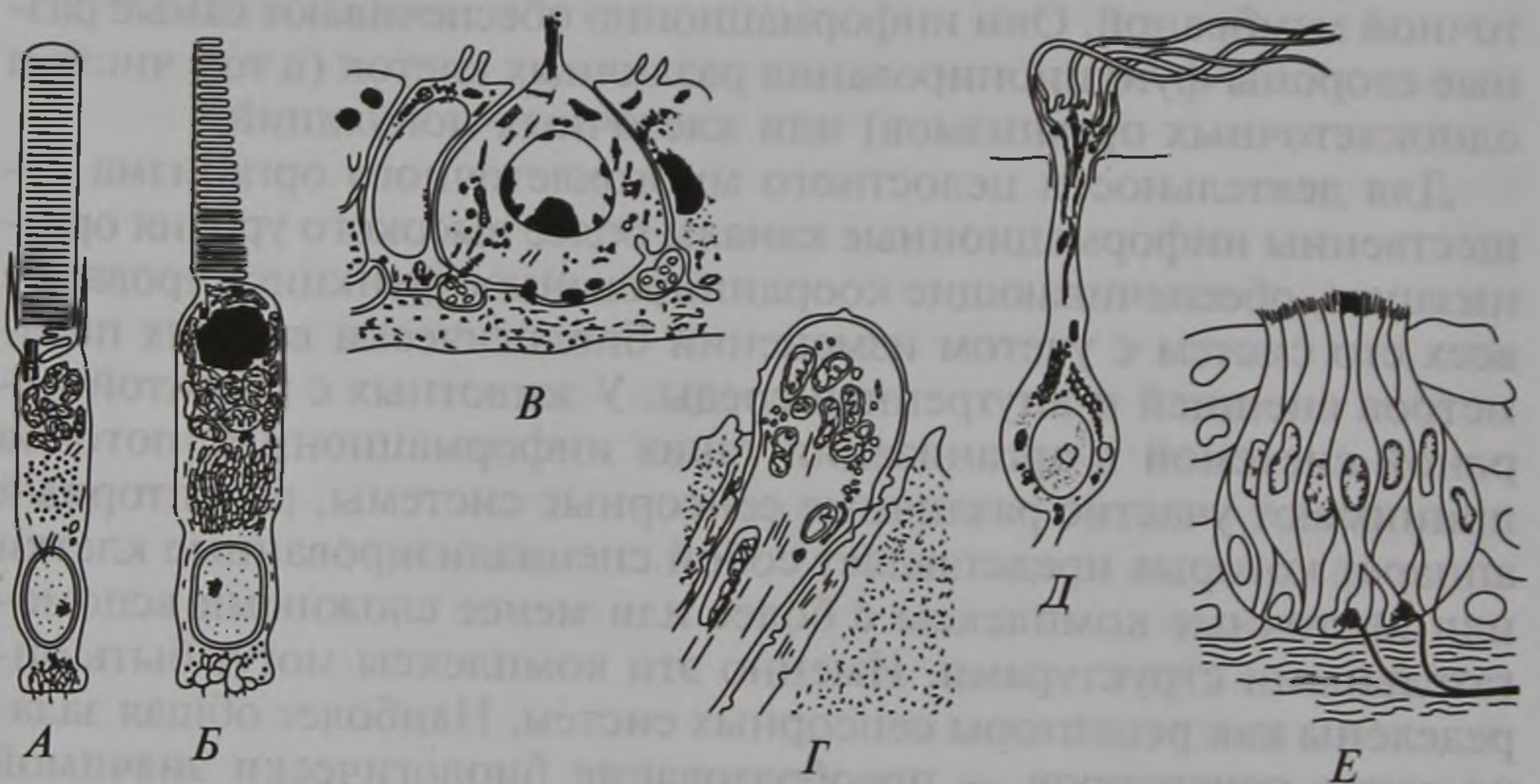


Рис. 2.1. Общий план строения фоторецепторов сетчатки (А — палочка, Б — колбочка), электрорецептора рецепторного эпителия ампул Лоренцини (В), холодового рецептора нервного окончания кожи (Г), обонятельного нейрона (Д) и рецепторной клетки вкусовой луковицы (Е) позвоночных животных

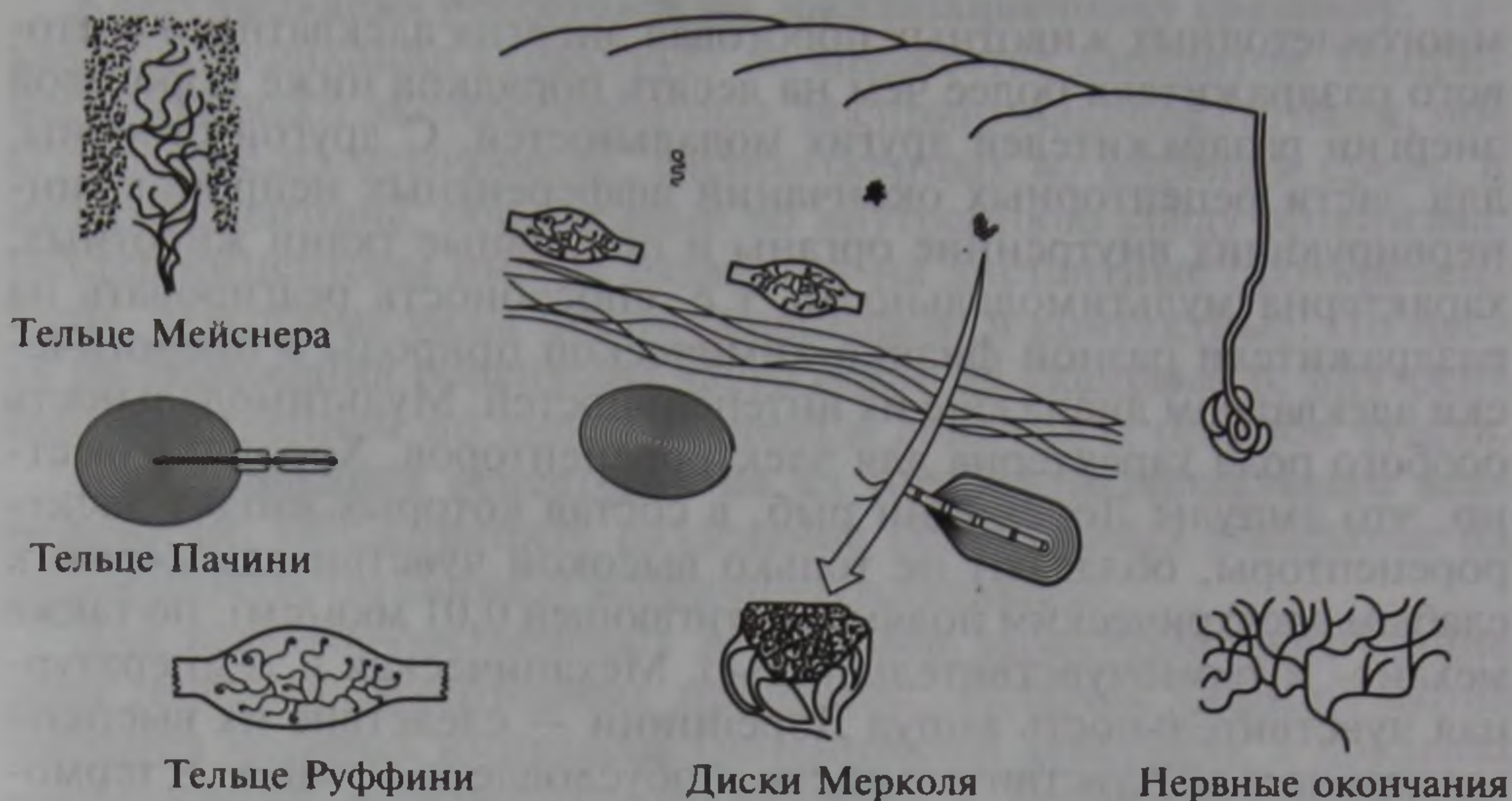


Рис. 2.2. Различные виды рецепторов кожи. Пояснения в тексте

ских воздействий. К их числу относят тактильные рецепторы разных типов, рецепторы сухожилий, мышц, суставов, барорецепторы сердечно-сосудистой системы, а также рецепторы слуховой системы, органов боковой линии позвоночных, органов восприятия гравитации и угловых ускорений. Некоторые виды механорецепторов представлены на рис. 2.2 и 2.3.

Хеморецепторы (хемиорецепторы) воспринимают изменения химических свойств среды. К ним относятся обонятельные (рис. 2.1, Д) и вкусовые рецепторы (рис. 2.1, Е), а также разнообразные хеморецепторы внутренних органов.

Электрорецепторы высокочувствительны к изменению параметров окружающего электрического поля и составляют периферическую основу деятельности электрочувствительной сенсорной системы первичноводных позвоночных. В качестве примера на рис. 2.1, В схематично представлена электрочувствительная клетка в составе рецепторного эпителия ампулы Лоренцини рыб.

Терморецепторы воспринимают колебания температуры в окружающей их среде. У млекопитающих они могут располагаться в дерме, стенках кожных и подкожных кровеносных сосудов и некоторых структурах мозга. Этот тип рецепции остается мало изученным, а сами терморецепторы за редким исключением (рис. 2.1, Г) окончательно неидентифицированы.

В литературе, кроме вышеперечисленных типов рецепторов сенсорных систем, можно встретить упоминание об осморецепторах, реагирующих на изменения осмотического давления; магнеточувствительных и других еще слабоизученных рецепторных аппаратах.

Степень специализации конкретных рецепторов различна. Так, для классических мономодальных рецепторов — фоторецепторов

многоклеточных животных пороговая энергия адекватного светового раздражителя более чем на десять порядков ниже пороговой энергии раздражителей других модальностей. С другой стороны, для части рецепторных окончаний афферентных нейронов, иннервирующих внутренние органы и покровные ткани животных, характерна мультимодальность, т.е. способность реагировать на раздражители разной физико-химической природы в биологически адекватном диапазоне их интенсивностей. Мультимодальность особого рода характерна для электрорецепторов. Хорошо известно, что ампулы Лоренцини рыб, в состав которых входят электрорецепторы, обладают не только высокой чувствительностью к слабым электрическим полям (достигающей $0,01$ мкВ/см), но также механо- и термочувствительностью. Механическая и температурная чувствительность ампул Лоренцини — следствие их высокой электрической чувствительности и обусловлена механо- и термоэлектрическими преобразованиями в тканях рецепторного органа или на коже.

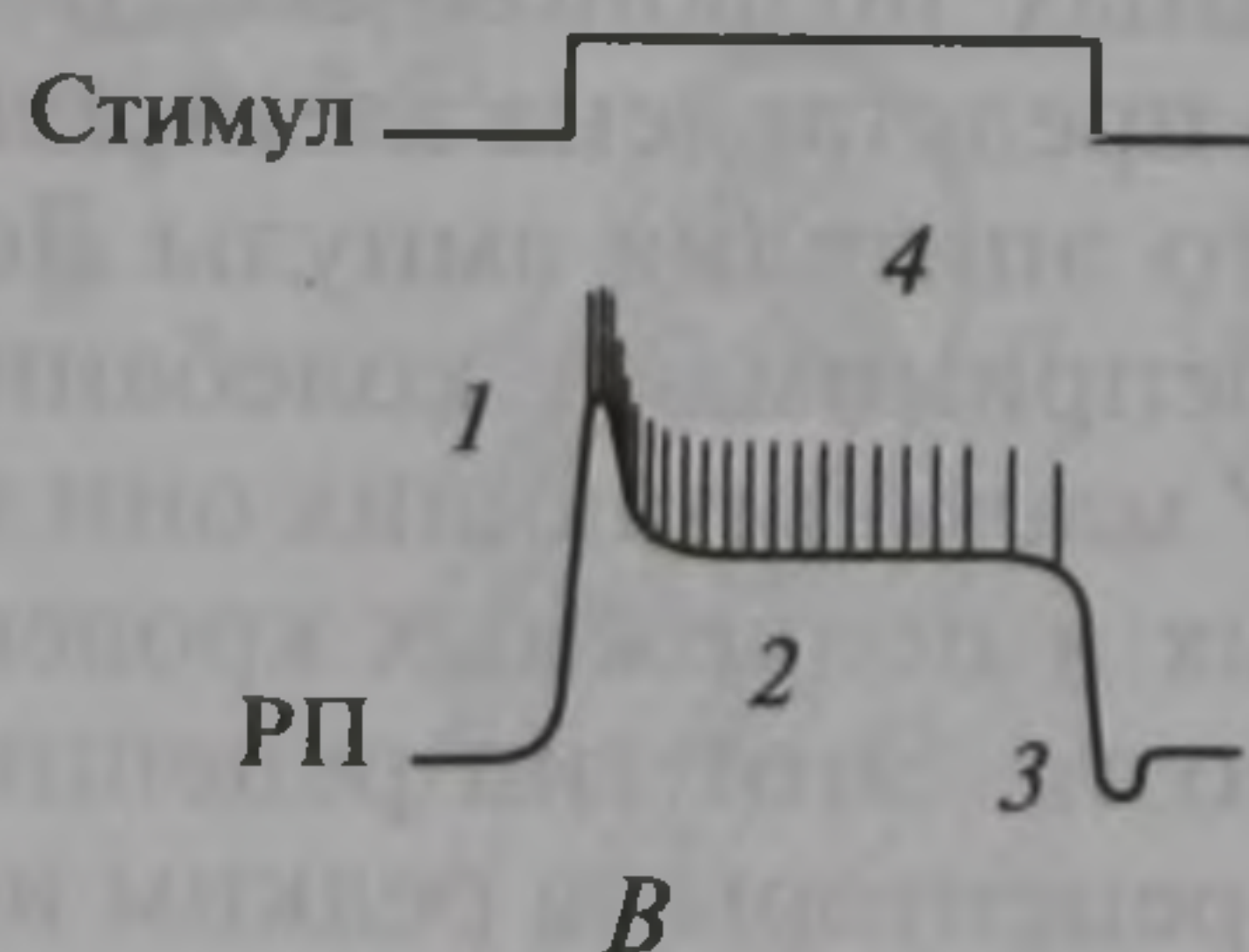
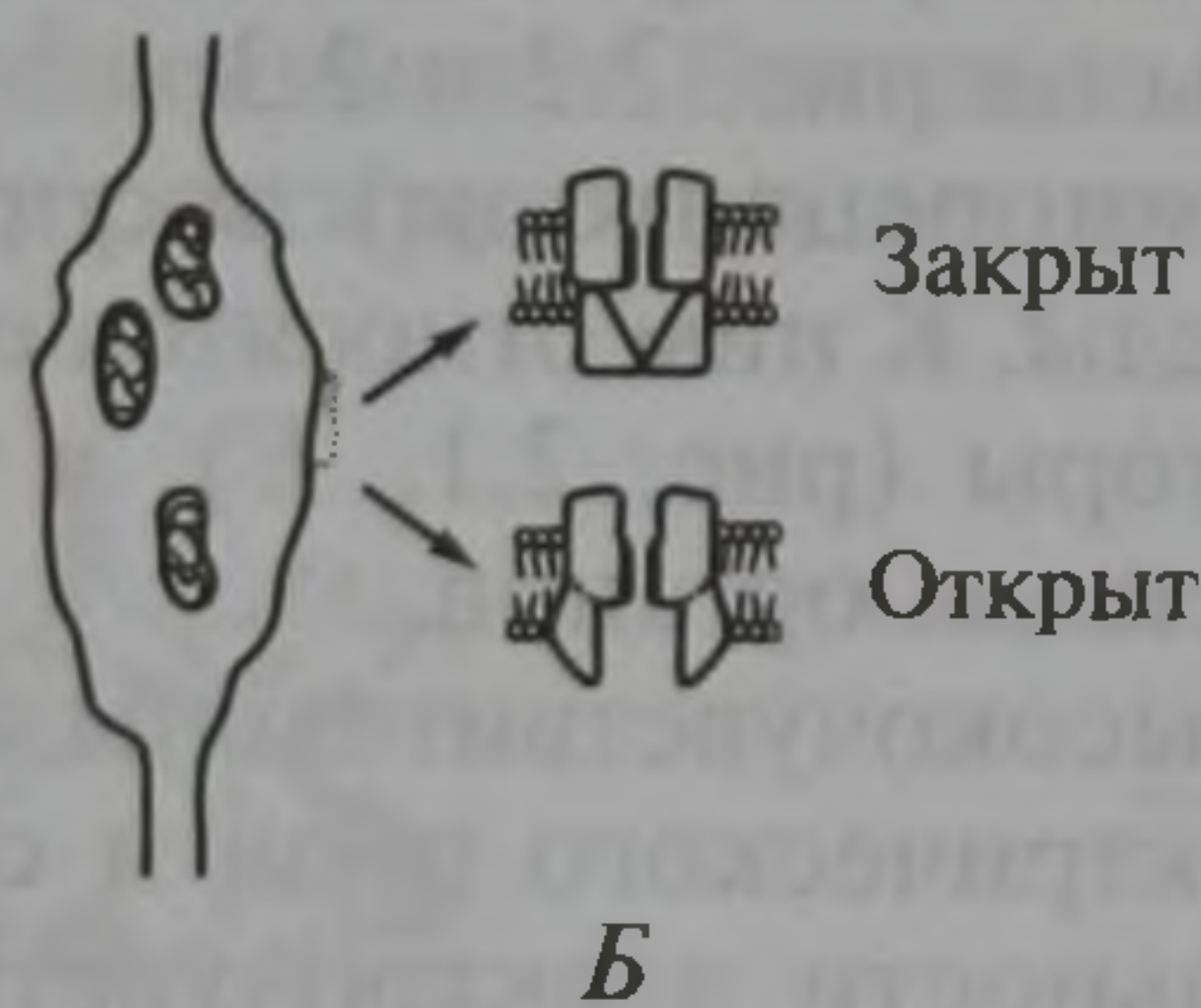
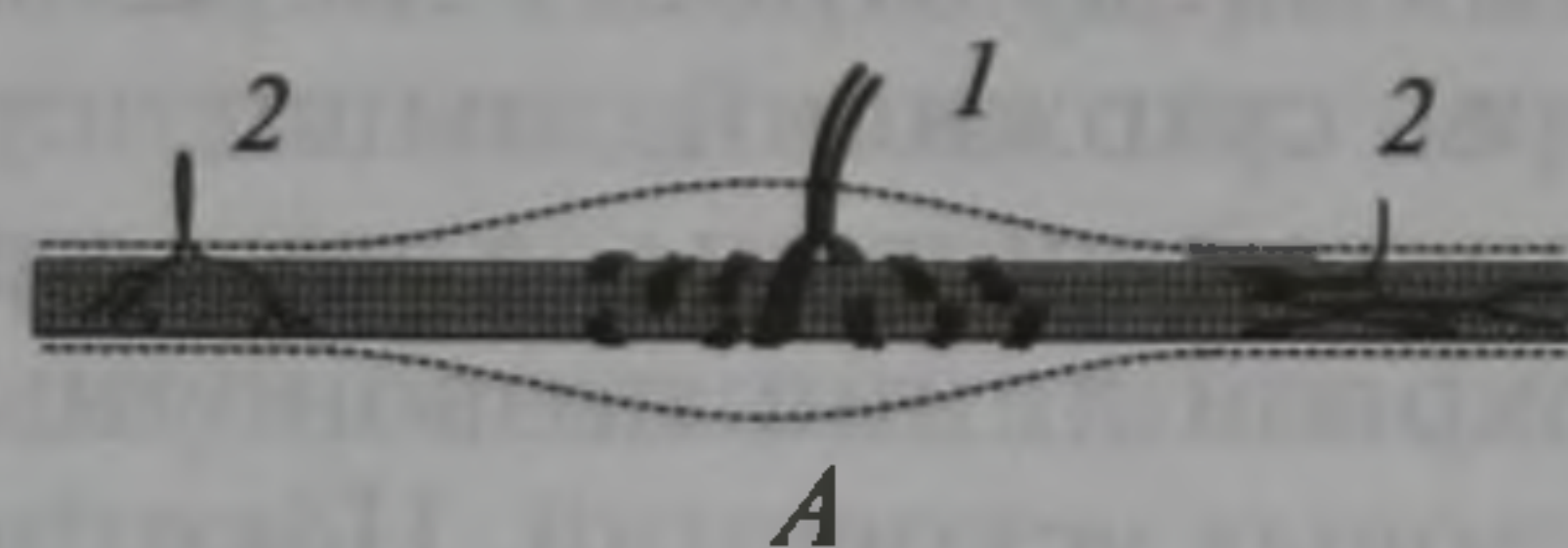


Рис. 2.3. Мышечное веретено лягушки:

А — общий план строения (*1* — сенсорное нервное волокно, *2* — аксоны мотонейронов); *Б* — микроверетено механочувствительных терминалей (слева) и модель механочувствительных трансмембранных каналов (справа); *В* — типичная форма рецепторного потенциала (РП) в ответ на одиночный стимул (*1* — динамическая, *2* — статическая, *3* — гиперполяризационная фазы). Вертикальной штриховкой обозначены потенциалы действия (*4*), накладывающиеся на РП

Классификация рецепторов по локализационному принципу. Такая классификация существует во множестве вариантов. Например, различают экстерорецепторы, воспринимающие сигналы, поступающие из источников, расположенных во внешней среде, и интерорецепторы, обращенные во внутреннюю среду организма. Экстерорецепторы иногда разделяют на дистантные (фоторецепторы, некоторые виды механорецепторов) и контактные. По месту расположения рецепторы часто делят на тканевые (с внутренним разделением по типам тканей) и рецепторы органов чувств.

Классификация рецепторов по их морфофункциональным особенностям. Общепринято разделение рецепторных аппаратов на первичночувствующие и вторичночувствующие.

Для *первичночувствующих рецепторов* характерно протекание всей цепочки рецепторных процессов, включая формирование паттерна нервных импульсов (потенциалов действия), в пределах одной клетки — рецепторного нейрона. К этому типу принадлежит большое количество изученных рецепторов животных разных модальностей. Из рецепторов органов чувств позвоночных животных к их числу относятся обонятельные рецепторы. Фоторецепторы позвоночных по происхождению также являются первичночувствующими, однако регенеративная система, ответственная за генерацию нервных импульсов, у них редуцирована.

Вторичночувствующие рецепторные аппараты характеризуются тем, что роль биологического детектора в этом случае выполняет специализированная «рецепторная» клетка (чаще всего эпителиального или глиального происхождения), не имеющая центростремительных отростков и не способная генерировать нервные импульсы. Эту функцию принимают на себя концевые участки афферентных нервных волокон, с которыми рецепторная клетка образует синаптические контакты. Рецепторы органа слуха, боковой линии, вестибулярной системы, электрорецепторы и вкусовые рецепторы позвоночных, как и небольшое число рецепторных структур беспозвоночных животных, устроены именно таким образом.

Различают также рецепторы «реснитчатого» и «ареснитчатого» типов. Первые отличаются от вторых наличием на клеточных мембранах, обращенных к действующему раздражителю, киноцилий, стереоцилий или микроворсинок. У позвоночных животных типичные представители «реснитчатых» рецепторов — волосковые механочувствительные клетки и обонятельные рецепторы, в то время как тканевые рецепторы разных типов представляют собой примеры «ареснитчатых» рецепторов. Интерес к этому варианту классификации объясняется попытками увязать указанные особенности строения рецепторов этих двух типов с механизмами восприятия адекватных для них стимулов. Действительно, имеющиеся данные свидетельствуют о важной роли киноцилий и стереоцилий в трансдукции сигналов у «реснитчатых» рецепторов.

Между действующим раздражителем и рецептором всегда расположены специализированные вспомогательные структуры. Существуют классификации рецепторов, построенные на различиях в организации таких структур, влияющих на конкретные свойства рецептора в целом. В качестве примера приведем распространенный вариант такой классификации для механорецепторов «ареснитчатого» типа позвоночных животных, представляющий интерес также с точки зрения эволюции этих рецепторов.

Так называемые простые нервные окончания представляют собой утонченные терминали немиелинизированных афферентных нервных волокон, отделенных от окружающей среды лишь безъядерной цитоплазмой нейроглии (основной мембраной). Такие механорецепторы в рамках типа хордовых, по-видимому, наиболее эволюционно древние, они встречаются у всех позвоночных животных и отличаются невысокой чувствительностью и полимодальностью.

Сложные неинкапсулированные нервные окончания появляются у костистых рыб и амфибий и отличаются от простых нервных окончаний тем, что они окружены совокупностью глиальных клеток или глиальным синцитием и обладают высокой степенью специализации. Часто в литературе две упомянутые группы рецепторов объединяют под архаичным названием — свободные нервные окончания.

Инкапсулированные нервные окончания встречаются в тканях рептилий, птиц и млекопитающих. Они обладают настоящим многоклеточным вспомогательным аппаратом, обеспечивающим высокую абсолютную и дирекционную чувствительность этих рецепторов.

На рис. 2.2 схематично изображены некоторые типы инкапсулированных и неинкапсулированных рецепторов, локализованных в кожных покровах высших позвоночных животных.

По общим адаптационным характеристикам рецепторы часто разделяют на *быстро- и медленноадаптирующиеся*. Для первых характерна способность избирательного отображения в своей активности свойств только динамических компонентов воздействующего адекватного стимула с быстрым восстановлением исходного состояния рецептирующих механизмов. К числу таких рецепторов с типично фазным типом ответа относится, например, тельце Пачини, благодаря чему этот тканевой механорецептор, представляющий собой инкапсулированное нервное окончание, способен кодировать не только одиночные импульсы давления, но и вибрации в широком диапазоне частот.

Медленноадаптирующиеся рецепторы реагируют на стимул в течение всего времени его действия (тонический тип ответа), обеспечивая нервную систему информацией о параметрах статической компоненты действующего стимула. Примером такого типа рецептора может служить мышечное веретено позвоночных животных (рис. 2.3, А). Очевидно, его способность отображать в своей активности свойства адекватного раздражителя на протяжении всех фаз

его действия существенна для организации системы сенсорного слежения за механическими параметрами работающих мышц.

2.2. Общая схема функционирования рецепторов сенсорных систем

При всем многообразии морфофункциональных особенностей исследованных рецепторных аппаратов сенсорных систем существует возможность отобразить последовательность основных процессов, протекающих в рецепторах, в виде некоторой обобщенной схемы, представленной на с. 28.

2.2.1. Взаимодействие раздражителя с вспомогательными структурами

На первом этапе раздражитель взаимодействует не с собственно рецепторной клеткой, а с окружающими ее специализированными вспомогательными структурами. Эти структуры могут иметь строение разной степени сложности — от безъядерной цитоплазмы нейроглии у простых нервных окончаний до многокомпонентных структур органов чувств. Соответственно варьирует и характер происходящей модификации адекватного раздражителя. Вспомогательные структуры могут выполнять различные функции. Вот некоторые из них:

защитная и проводящая — вполне очевидны и характерны для всех рецепторных аппаратов;

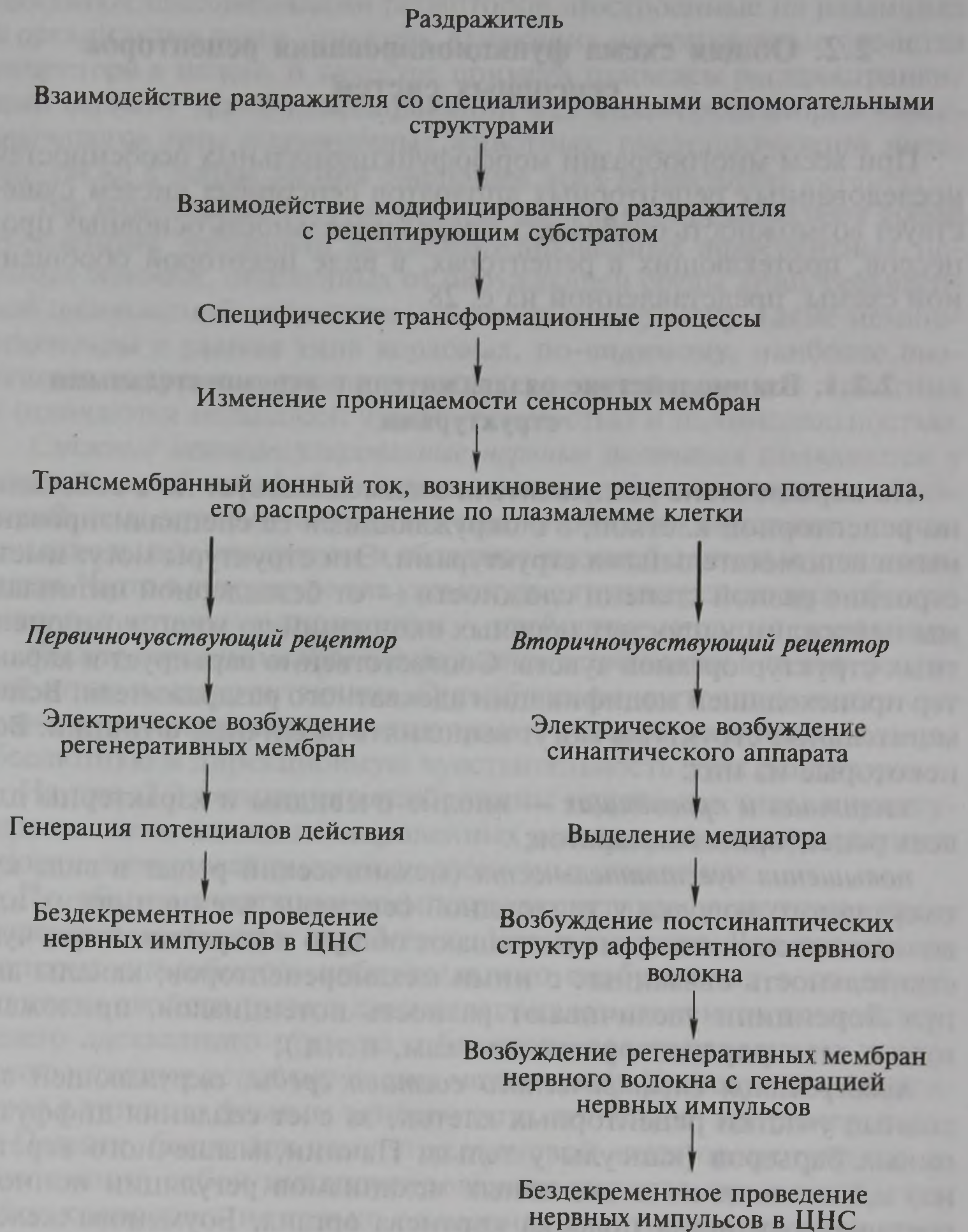
повышения чувствительности (механический рычаг в виде кутикулярного волоска у трихоидной сенсиллы членистоногих или волоска млекопитающих повышают общую и дирекционную чувствительность связанных с ними механорецепторов; каналы ампул Лоренцини увеличивают разность потенциалов, приложенную к электрорецепторным клеткам, и т.д.);

поддержания специфического состава среды, окружающей активные участки рецепторных клеток, за счет создания диффузионных барьеров (капсулы у тельца Пачини, мышечного веретена) и/или включения активных механизмов регуляции ионного состава (сосудистая полоска кортиева органа, Боуменова железа обонятельной выстилки и т.д.);

обеспечения конкретной специализации рецепторных клеток.

В качестве примера реализации последней из названных функций приведем в схематичной форме особенности строения специализированных вспомогательных структур, взаимодействующих с близкими в морфофункциональном и филогенетическом отношениях волосковыми механочувствительными клетками, входящими в состав нескольких сенсорных систем позвоночных живот-

Обобщенная схема процессов, протекающих в рецепторах сенсорных систем



ных (рис. 2.4). Так, цилии волосковых клеток, расположенных в невромастах органов боковой линии, погружены в желеобразную купулу, которая, обладая значительными размерами и относительно невысокой плотностью, эффективно преобразует энергию низкочастотных гидродинамических возмущений окружающей жидкости (адекватный раздражитель для органов боковой линии) в тангенциальные силы, действующие на стереоцилии. Волоски

рецепторных клеток крист полукружных каналов также заключены в желатинообразный материал купулы, которая имеет еще большие, чем у невромастов, размеры. В результате при поворотах головы вследствие значительной инерционности эндолимфы, заполняющей полукружные каналы, на поверхности купулы возникают механические напряжения, достаточные для стимуляции волосковых клеток, что составляет физическую основу механизма восприятия угловых ускорений. В макулах лабиринта цилии волосковых клеток механически нагружены на отолитовые мембраны, обладающие значительно большей, чем купула, плотностью и выступающие поэтому в качестве «пробной массы» в составе органа гравитации позвоночных животных. В составе кортиева органа слуховой системы волосковые клетки реагируют на смещения мембран, с которыми они структурно взаимодействуют. Такой меха-

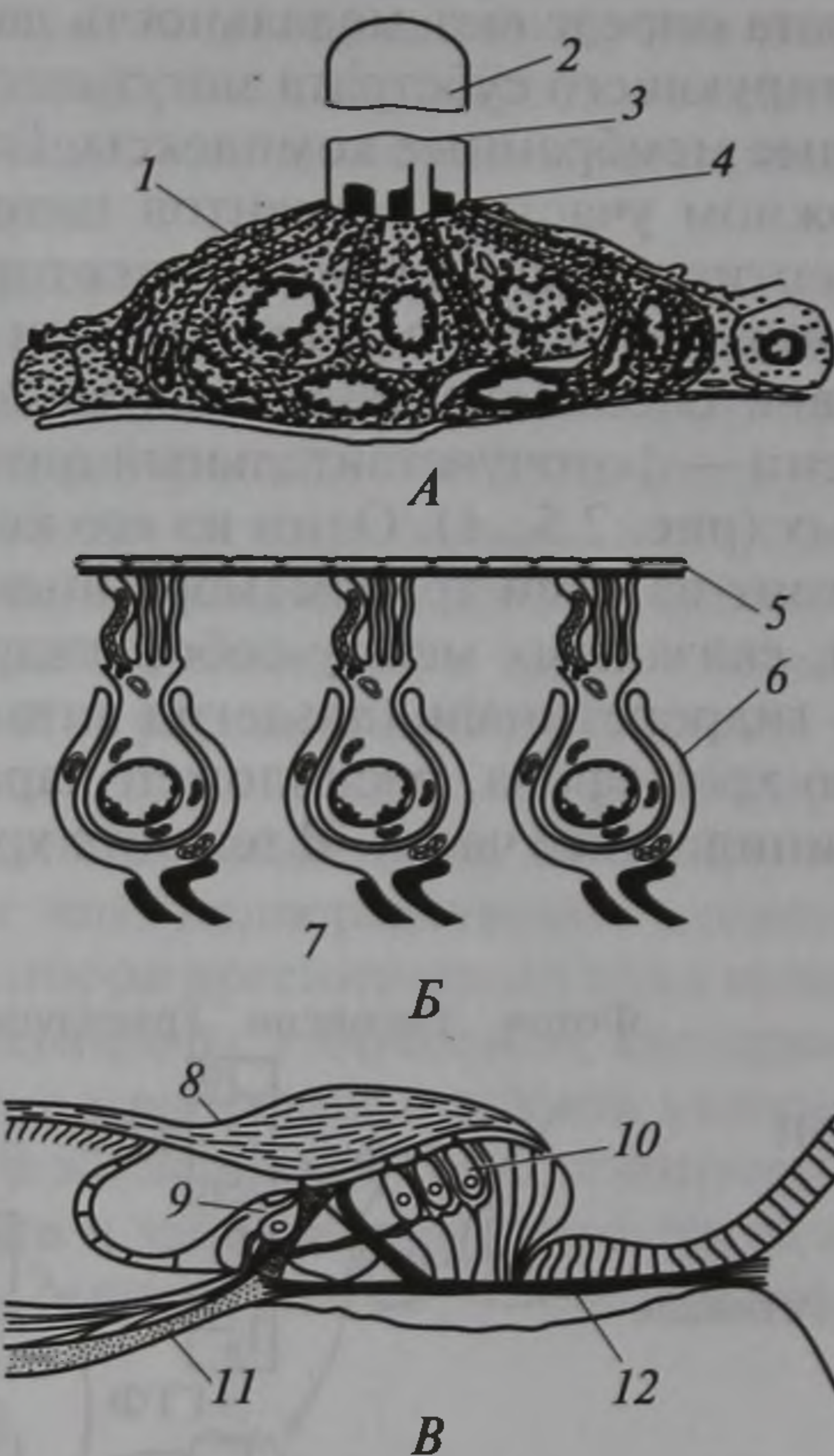


Рис. 2.4. Волосковые клетки позвоночных животных в составе невромаста органов боковой линии (А), утрикулуса лабиринта (Б) и кортиева органа слуховой системы (В):

1 — рецепторная клетка; 2 — купула; 3 — киноцилия; 4 — стереоцилии; 5 — отолитовая мембрана; 6 — волосковые клетки; 7 — нервные окончания; 8 — текторальная мембрана; 9 — внутренняя волосковая клетка; 10 — наружные волосковые клетки; 11 — нервные волокна; 12 — базилярная мембрана

На этом примере видно, как особенности в строении вспомогательных структур могут способствовать эффективному участию волосковых клеток в организации рецепторных аппаратов различных сенсорных систем, специализированных на восприятии механических стимулов различной природы.

2.2.2. Взаимодействие раздражителя с рецептирующим субстратом

На втором этапе модифицированный раздражитель взаимодействует с рецептирующим субстратом рецепторной клетки. Природа этого субстрата определяет модальность данного рецептора. В качестве рецептирующего субстрата могут выступать отдельные молекулы или целые мембранные комплексы. Есть также предположения о возможном участии элементов цитоскелета клеток в деятельности рецептирующего аппарата некоторых рецепторов.

Хорошо изученным примером организации рецептирующего субстрата на уровне специализированных молекул служит хромопротеид родопсин — фоточувствительный пигмент палочек сетчатки позвоночных (рис. 2.5, А). Один из его компонентов — белок опсин — состоит из семи трансмембранных доменов (гидрофобные спирали), связанных между собой гидрофильными петлями, а второй — гидроретиналь (альдегид витамина А1), выполняющий функцию хромофора, расположен параллельно плоскости мембраны в липидной ее части. В темноте хромофор энергией



Рис. 2.5. Схема «упаковки» молекулы родопсина в мембране диска наружного сегмента палочки млекопитающих (А) и биохимического каскада регуляции концентрации вторичного посредника в фоторецепторе (Б)

взаимодействия с опсином удерживается в неустойчивой для него форме (11-*цис*), но при поглощении фотона с длиной волны, близкой к 500 нм, изомеризуется в более устойчивую форму (полностью *транс*-форму). Этот процесс инициирует сложную цепочку конформационных изменений молекулы родопсина, которые запускают клеточный механизм трансдукции зрительного сигнала.

Интересно отметить, что протеины, включенные в мембраны цилий обонятельных нейронов и обладающие повышенным сродством к молекулам одорантов, также содержат в своем составе семь трансмембранных участков. Предполагается, что в зависимости от того, является ли одорант гидрофильным или гидрофобным веществом, участок рецепторной молекулы, ответственный за его связывание, может находиться внутри или снаружи мембраны цилиндии. Также полагают, что взаимодействие молекул одоранта и чувствительного к нему ольфакторного белка вызывает конформацию последнего, индуцирующую дальнейшую реакцию обонятельного нейрона.

Экспериментально подтверждено то, что рецепция сладких и, возможно, горьких вкусовых стимулов осуществляется сходным образом при участии специализированных трансмембранных белков вкусовых клеток.

В качестве примера рецептирующих структур, представляющих собой мембранные комплексы, можно привести так называемую механочувствительную мембрану механорецепторов, имеющую в своем составе ионные каналы, проводимость которых зависит от величины механического напряжения, действующего на мембрану. На рис. 2.4, Б приведена одна из моделей механоактивируемых каналов. Вероятность нахождения таких каналов в открытом состоянии возрастает с увеличением растяжения мембраны. Таким образом, в данном случае в качестве рецептирующего субстрата выступают не отдельные молекулы, а обширные участки мембраны и связанные с нею непосредственно элементы цитоскелета.

У механорецепторов ареснитчатого типа механочувствительностью обладают мембраны утонченных концевых участков афферентных волокон, а у волосковых клеток позвоночных — мембраны стереоцилий. В экспериментах на изолированных стереоцилиях было показано, что в мембране верхней трети каждой из них находятся единичные механоактивируемые каналы с проводимостью около 25 — 50 пСм.

2.2.3. Трансформационные процессы в клетке

Вслед за взаимодействием рецептирующего субстрата с адекватным раздражителем в рецепторной клетке развиваются трансформационные процессы, ведущие к изменению проницаемости определенных участков плазмалеммы, называемой сенсорной мем-

браной. Механизмы этого явления неодинаковы для рецепторов разной модальности и типа.

В относительно простых случаях рецептирующий субстрат топографически совпадает с сенсорной мембраной или является ее частью. Например, как было сказано выше, предполагается, что трансдукция механостимула по мере возрастания его амплитуды и площади действия сводится к увеличению вероятности нахождения достаточно большой популяции механоактивируемых каналов в открытом состоянии. В результате проницаемость соответствующего участка клеточной мембраны для ряда положительных ионов (различных у разных механорецепторов) возрастает. Доказательством того, что механостимул действует на состояние каналов, непосредственно минуя какие-либо промежуточные стадии, может служить чрезвычайно малая величина латентного периода изменения проводимости мембраны стереоцилий волосковых клеток. Она не превышает нескольких десятков микросекунд, т.е. времени одного конформационного преобразования белковой молекулы.

В качестве рецептирующего субстрата электрорецепторов выступают непосредственно либо базальная (у круглоротых и низших рыб), либо апикальная (у костистых рыб) мембраны клетки, деполяризация которых осуществляется током, проходящим через рецепторный эпителий.

В более сложных случаях рецептирующий субстрат и сенсорная мембрана пространственно разнесены и функционально связаны через системы вторичных внутриклеточных посредников — *вторичных мессенжеров*. Молекулам вторичных посредников свойственно изменять проводимость определенных ионных каналов рецепторной мембраны, а их концентрация в цитоплазме (а следовательно, и электрическое состояние сенсорной мембраны) контролируется системой ферментов, активность которых в свою очередь зависит от функционального состояния рецептирующего субстрата.

Так, у фоторецепторов позвоночных животных на одной из стадий светоиндуцированного конформационного изменения молекулы зрительного пигмента (стадия метародопсина II) один из ее активных центров при участии гуанозинтрифосфата (ГТФ) расщепляет белок трансдуцин (Т), относящийся к группе G-белков, на димер ($T\beta - T\gamma$) и активную субъединицу $T\alpha$ -ГДФ (рис. 2.5, Б). $T\alpha$ -ГДФ, в свою очередь, активирует фермент фосфодиэстеразу (ФДЭ), способный к гидролизу циклических нуклеотидов. Один из них — циклический гуанозинмонофосфат (цГМФ) в данном рецепторе выступает в роли вторичного мессенжера, так как способен к активированию натриевых каналов, расположенных в мембране внутреннего сегмента фоторецепторной клетки. При увеличении активности фосфодиэстеразы (ФДЭ) концентрация цГМФ в цитоплазме уменьшается, а следовательно, падает и число «открытых» натриевых каналов. В результате наблюдается умень-

шение величины входящего в рецептор потока положительно заряженных ионов, что приводит к гиперполяризационному сдвигу трансмембранного потенциала.

Сходный биохимический каскад ферментативных процессов, по-видимому, инициируется также в цилиях обонятельного нейрона в ответ на взаимодействие одоранта с рецепторной трансмембранной молекулой (рис. 2.6, А). В отличие от фоторецептора в данном случае предполагается, что G-белок активирует не фосфодиэстеразу, а аденилатциклазу (АЦ) — фермент, действующий в противоположном направлении, т.е. переводящий нуклеотиды из линейной в циклическую форму. В результате в цитоплазме увеличивается концентрация циклического аденозинмонофосфата (цАМФ), способного усилить проводимость цАМФ-зависимых каналов в плазмалемме обонятельного нейрона.

Вкусовые клетки при взаимодействии с веществами, представляющими разные вкусовые качества, по-видимому, характеризуются различными трансформационными процессами (рис. 2.6, Б). Восприятие сладких агентов связано так же, как и в предыдущих

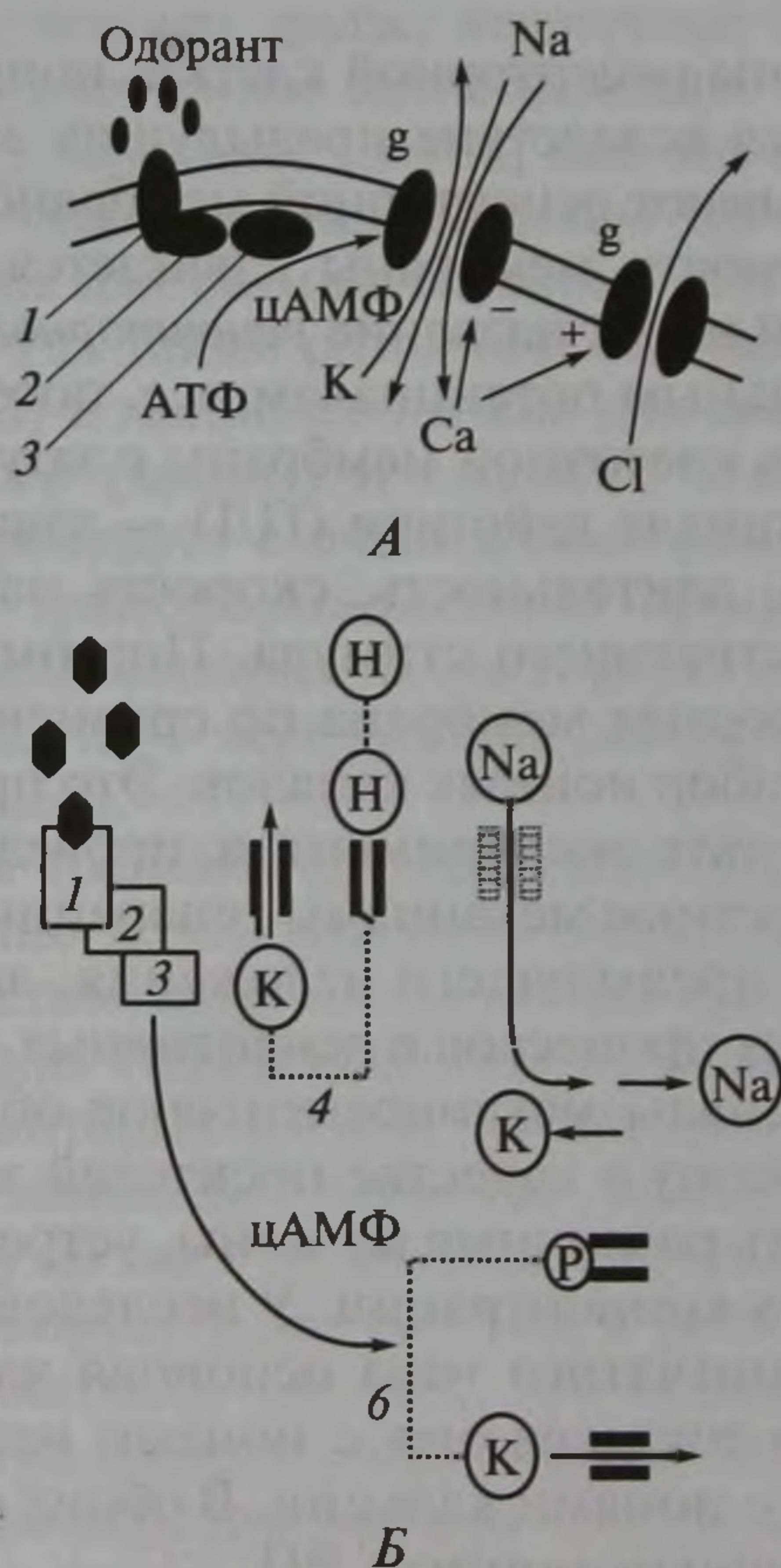


Рис. 2.6. Схемы трансдукции стимула в обонятельных (А) и вкусовых (Б) рецепторных клетках. (Пояснения в тексте)

случаях, с использованием вторичного посредника — цАМФ, присутствие которого снижает проводимость потенциалнезависимых калиевых каналов базолатеральной мембраны вкусовой клетки. Предполагается, что реакция на «кислые агенты» (кислоты) сводится к эффекту блокирования ионами водорода потенциалзависимых калиевых каналов апикальной мембраны. На этой же мембране находятся и так называемые амилоридчувствительные натриевые каналы, через которые внутрь клетки могут поступать ионы натрия, образующиеся в результате диссоциации поваренной соли (соленый вкус). Во всех случаях наблюдается деполяризация клеточной мембраны. Многообразие механизмов трансдукции у вкусовых рецепторных клеток в отличие от рецепторов других модальностей, по-видимому, отображает большую гетерогенность вкусовых стимулов, связанную с глубокими различиями в химическом строении молекул биологически наиболее важных групп воздействующих веществ.

2.2.4. Рецепторная мембрана и рецепторный потенциал

Участок мембраны рецепторной клетки, ионная проницаемость которого изменяется вследствие предыдущих этапов трансдукции стимула, часто называют рецепторной мембраной. В результате изменения проницаемости мембраны сдвигается трансмембранный потенциал, который носит название *рецепторного потенциала* (РП). РП относят к локальным потенциалам, т. е. потенциалам, распространяющимся вдоль клеточной мембраны с затуханием. Другое отличие РП от потенциала действия (ПД) — зависимость его параметров (амплитуда, длительность, скорость нарастания и др.) от характеристик действующего стимула. Поэтому логично предположить, что рецепторная мембрана по сравнению с регенеративной имеет другой набор ионных каналов. Это предположение подтвердилось в результате экспериментов, проведенных в последнее десятилетие. Конкретные механизмы генерации РП разнообразны и, как это ясно из предыдущего изложения, зависят от природы трансформационных процессов в рецепторных клетках. Так, механоактивируемые каналы механорецепторов обладают низкой селективностью. Поэтому в качестве носителей заряда во входящем токе могут выступать различные катионы, устремляющиеся внутрь клетки по градиенту концентрации. У исследованных видов механорецепторов ареснитчатого типа основная часть входящего механоактивируемого тока связана с ионами натрия, а у волосковых, по-видимому, с ионами кальция. В обоих случаях в результате возникает деполяризационный РП.

В фоторецепторах позвоночных поглощение света родопсином, напротив, приводит к возникновению гиперполяризационного РП

на мембране внутреннего сегмента палочек вследствие падения числа открытых цГМФ-зависимых катионных каналов, по которым внутрь клетки устремляются главным образом ионы натрия.

В обонятельных нейронах позвоночных в качестве рецепторных мембран выступают мембраны цилий, где плотность цАМФ-зависимых ионных каналов составляет от 200 до 2 400 мкМ² против 0,2 — 25 мкМ² на мембране сомы клетки. Эти каналы так же, как и механочувствительные, характеризуются низкой селективностью. Поэтому предполагается, что при их активации в клетку по градиенту концентрации устремляются не только одновалентные ионы натрия, но и бóльшие по диаметру ионы кальция. Последние, переходя в цитозоль, активируют кальцийзависимые хлорные каналы, выход по которым из клетки отрицательных ионов хлора усиливает формирование деполяризационного РП (см. рис. 2.6, А). В последнее время появились данные о том, что в ответ на действие некоторых одорантов на сенсорной мембране ольфакторных нейронов могут регистрироваться и гиперполяризационные РП. Кроме того, возможно, что кроме аденилатциклазного пути внутриклеточной передачи сигнала в обонятельных рецепторах могут быть задействованы другие вторичные посредники — инозитолтрифосфат и свободные ионы кальция.

Генерация РП у вкусовых клеток, как это следует из предыдущего изложения, связана с изменением проводимости каналов различной природы для разных вкусовых агентов. При этом скорость нарастания РП также различна: она наибольшая для реакции на соли (NaCl) и наиболее низкая для веществ, вызывающих ощущение горького (хинин) и сладкого (сахароза) вкуса. Этот факт хорошо коррелирует с очевидными различиями в кинетике соответствующих трансформационных процессов (для NaCl — прямое действие ионов натрия на сенсорную мембрану, а для сладких и горьких веществ — через каскад реакций с включением вторичных посредников).

Кроме системы трансмембранных каналов, состояние которых прямо или косвенно контролируется механизмами внутриклеточной трансдукции стимула, в состав рецепторных мембран входят и другие типы каналов. Развернувшиеся в настоящее время исследования свойств некоторых из них (потенциалзависимых калиевых каналов, кальцийзависимых калиевых каналов и др.) позволяют предположить их участие в формировании различных фаз РП.

Форма РП варьирует у разных типов рецепторов и зависит от модальности адекватного сигнала, его параметров, адаптационных и многих других свойств рецепторного аппарата. Здесь в качестве типичного примера рассмотрим только схематичное изображение РП ареснитчатого механорецептора мышечного веретена лягушки (см. рис. 2.3, Б), регистрируемого в ответ на механический стимул (растяжение) прямоугольной формы. Хорошо разли-

чимы три его фазы. В ответ на передний фронт стимула возникает высокоамплитудная, но короткая динамическая компонента, переходящая в плавноспадающую деполяризацию, сопровождающую стимул на всем его протяжении. Эта часть ответа носит название статической компоненты РП. После завершения действия стимула может наблюдаться небольшая по длительности и амплитуде фаза гиперполяризации. У других рецепторов может отсутствовать одна из вышеупомянутых фаз РП, а также изменяться его знак.

Генерация нервных импульсов в первичночувствующих рецепторах происходит там, где распространяющийся по плазмалемме РП достигает особых участков мембраны, обладающей сложной системой каналов разного типа, способных при совместной работе обеспечить трансформацию медленной волны РП в последовательность нервных импульсов — спайков. Для тельца Пачини такой участок мембраны локализован в зоне первого перехвата Ранвье (рис. 2.7). По сути здесь осуществляется перекодирование информации типа «аналог — код».

У вторичночувствующих рецепторных клеток собственный механизм генерации нервных импульсов отсутствует. Рецепторный потенциал распространяется в этих клетках в синаптическую зону, где при достижении пороговых значений деполяризации мембраны вызывает выделение медиатора в синаптическую щель. Попадание медиатора на постсинаптическую мембрану афферентного нервного волокна запускает известную цепь событий, состоящую из генерации локального постсинаптического потенциала и генерации нервных импульсов на регенеративной мембране нервного волокна. Механизмы работы синапсов, участвующих в работе вто-

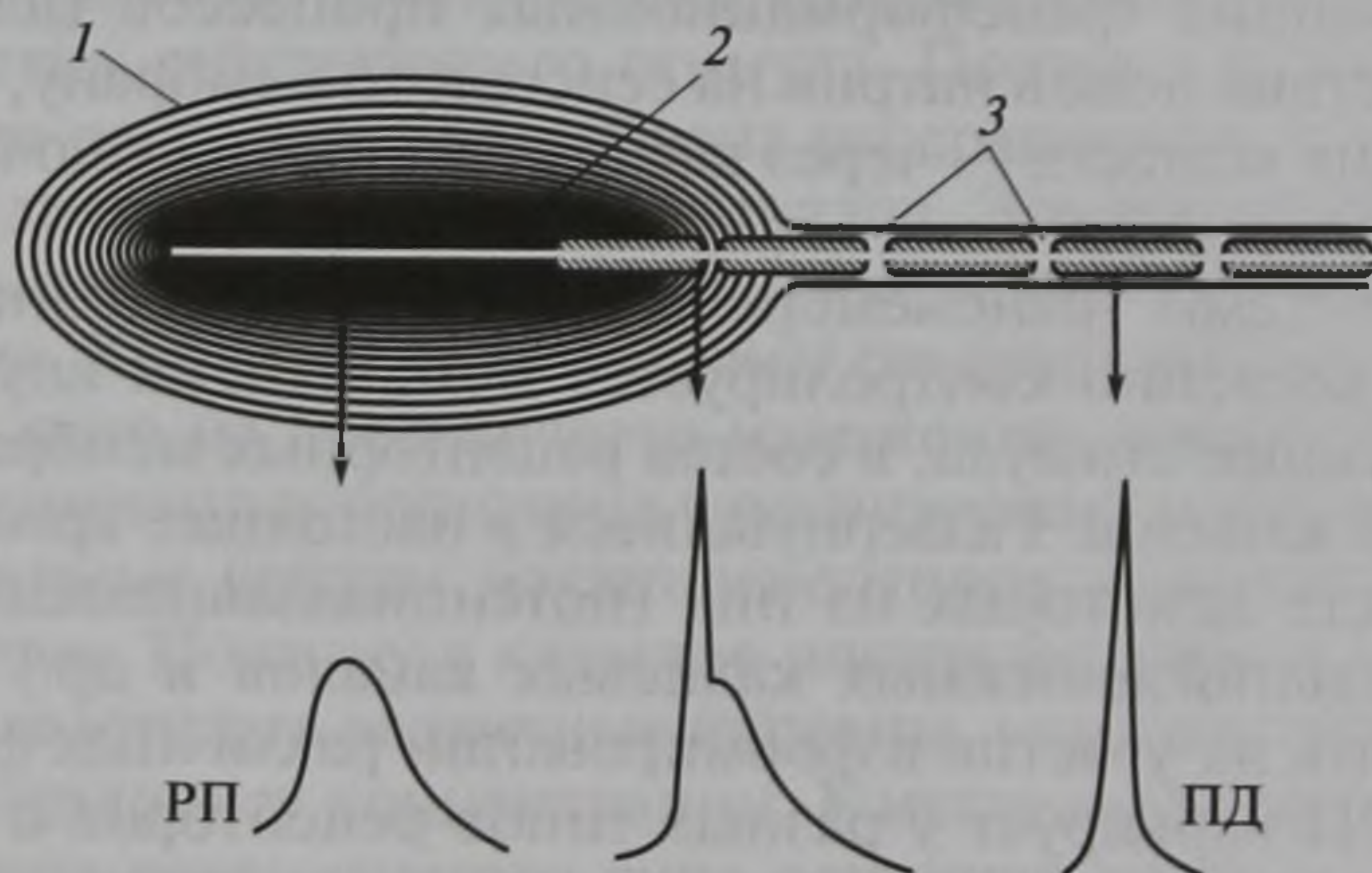


Рис. 2.7. Схема строения тельца Пачини (вверху) и рецепторный потенциал (РП). Суперпозиция РП и потенциала действия (ПД) на мембране первого перехвата Ранвье, потенциал действия, распространяющийся вдоль нервного волокна (внизу слева направо):

1 — капсула; 2 — рецепторное окончание; 3 — перехват Ранвье

ричночувствующих рецепторов, к настоящему времени исследованы слабо. Однако ясно, что они должны отличаться от уже известных синаптических механизмов в силу специфики сенсорного процесса. В частности, через систему синаптической передачи волосковых клеток органа слуха должна поступать информация о временной структуре сигнала в микросекундном диапазоне, а такие рецепторы, как волосковые клетки вестибулярной системы и фоторецепторы, нуждающиеся в длительных процессах передачи сигнала, должны обладать синапсами с большим временем адаптации. Предполагается, что кальциевые каналы пресинаптической мембраны вторичночувствующих рецепторных клеток, участвующие в процессе высвобождения химического медиатора, имеют особые свойства.

2.3. Основные функции рецепторов сенсорных систем

Деятельность разнообразных рецепторных аппаратов в конце концов направлена на обеспечение эффективной работы сенсорных систем, анализирующих состояние и изменение биологически важных параметров внешней и внутренней среды. Это предполагает, несмотря на разнообразие в строении и механизмах работы конкретных рецепторов, решение некоторых общих задач, стоящих перед ними. К их числу следует отнести достижение достаточной чувствительности к адекватным раздражителям, обеспечение в ряде случаев высокой избирательности к параметрам действующего стимула, кодирование биологически важной информации, содержащейся в воспринимаемых сигналах, в параметры рецепторного потенциала и паттерна нервных импульсов, восстановление работоспособности после окончания реакции на стимул и некоторые другие. Исследования тонких механизмов этих сторон деятельности рецепторов сенсорных систем еще только разворачиваются, однако для некоторых из них накоплен значительный материал.

Обеспечение высокой чувствительности к адекватным раздражителям. Эта чувствительность имеет очевидный биологический смысл. Существуют примеры того, что у ряда рецепторов органов чувств абсолютная чувствительность достигает физических границ для данной модальности стимула. Известно, например, что фоторецепторы позвоночных могут реагировать на поглощение всего одного фотона, обонятельные нейроны — на взаимодействие с одной молекулой ферромона, а смещения стереоцилий волосковых клеток органа слуха, соответствующие пороговой интенсивности звука, составляют всего около 1 нм и т.д.

Понятно, что такая предельная чувствительность к адекватному раздражителю связана с использованием сверхчувствительных датчиков (молекул хромофора, одорантсвязывающих молекул,

кластера стереоцилий и т.п.), находящихся к тому же в отсутствие стимула в состоянии неустойчивого равновесия. Однако проблема чувствительности рецепторного аппарата сенсорных систем не может быть сведена только к выяснению механизмов работы рецептирующих субстратов. Ее следует рассматривать в контексте необходимости увеличения вероятности их срабатывания при решении общей задачи обнаружения сигнала.

Роль специализированных вспомогательных структур в повышении общей чувствительности рецепторов уже упоминалась. Добавим лишь, что на уровне органов чувств можно обнаружить своеобразные «антенны», эффективно собирающие энергию стимула и направляющие ее в сторону рецепторных клеток. К их числу можно отнести оптическую систему глаза, акустическую систему наружного уха, мукус обонятельного эпителия, каналы ампул Лоренцини и т.д.

Отдельные рецепторные клетки часто также обладают специализированными органеллами — «антеннами». Яркий пример — наружный сегмент палочек сетчатки позвоночных животных. Его строение и способ «упаковки» молекул зрительного пигмента увеличивают вероятность поглощения фотона минимум по следующим причинам:

- высокая объемная концентрация молекул зрительного пигмента (около миллиарда молекул родопсина в одной клетке);

- большое число дисков, плотно уложенных в «стопку», увеличивает путь прохождения света через поглощающий субстрат;

- ориентация ретиналя параллельно плоскости мембран дисков приводит к тому, что дипольный конец молекулы хромофора направлен перпендикулярно лучу света, что увеличивает вероятность поглощения фотона хромофором;

- толщина диска достаточно мала (около 30 нм), чтобы обеспечить отсутствие потерь энергии на рассеивание и отражение электромагнитных волн светового диапазона внутри наружного сегмента палочки.

Увеличение вероятности связывания молекул одорантов рецепторными молекулами ольфакторных нейронов происходит за счет их расположения в мембранах многочисленных цилий, что приводит к значительному увеличению общей поверхности чувствительной мембраны по сравнению с площадью апикальной поверхности клетки. Например, подсчитано, что у кролика общая поверхность всех обонятельных волосков составляет около 600 см^2 при общей площади обонятельного эпителия примерно 10 см^2 . Кроме того, часть киноцилий обонятельных нейронов обладает подвижностью, что также увеличивает вероятность «встречи» молекул одоранта и одорантсвязывающего трансмембранного белка. Имеются также сведения о существовании в обонятельной слизи молекул-переносчиков одорантов. Эти низкомолекулярные водо-

растворимые пептиды вырабатываются клетками желез, участвующих в секреции мукуса. Предполагается, что они связывают молекулы одорантов в толще обонятельной слизи и транспортируют их к трансмембранным рецепторным молекулам, тем самым увеличивая вероятность их взаимодействия.

У волосковых клеток позвоночных отдельные цилии связаны между собой несколькими типами связей. В результате деформация одной или нескольких цилий передается на весь кластер стереоцилий, что увеличивает суммарную вероятность перехода большего числа механоактивируемых каналов в «открытое» состояние.

Для рецепторов, способных реагировать на единичные кванты адекватного раздражителя (фоторецепторы, некоторые хеморецепторы), возникает проблема «усиления» сигнала. Суть ее сводится к тому, что энергии одиночного кванта (фотона, энергии единичного взаимодействия молекулы химического вещества с рецепторной молекулой) явно недостаточно для инициализации статистически значимого сдвига трансмембранного потенциала клетки. Решение этой задачи происходит на этапах внутриклеточной трансдукции стимула с использованием внутриклеточных источников энергии. В качестве примера вновь обратимся к процессам, происходящим в фоторецепторе сетчатки позвоночных (см. рис. 2.5, Б). Оказывается, что за время нахождения родопсина на стадии конформации метародопсин II ($4 \cdot 10^{-6}$ с) активный центр этой молекулы успевает «включить» примерно 500 молекул трансдуцина. В свою очередь каждая активная субъединица этого G-белка за время, предшествующее его возвращению в неактивное состояние, переводит около 5 000 молекул цГМФ в линейную форму. Таким образом, поглощение родопсином всего одного фотона приводит к инактивации примерно 2,5 млн молекул вторичного посредника, контролирующего проницаемость рецепторной мембраны фоторецептора. Возможно, что аналогичный принцип усиления клеточного ответа реализуется и для других рецепторов, использующих вторичные посредники для модулирования проводимости рецепторной мембраны.

Избирательность к параметрам стимула. Это важное свойство рецепторов сенсорных систем обеспечивает селективное восприятие из всего многообразия потенциальных стимулов тех, которые содержат биологически важную информацию. Конкретные механизмы избирательности можно обнаружить на разных уровнях организации рецепторного аппарата.

На уровне вспомогательных структур они хорошо изучены для ряда рецепторов. Так, капсула тельца Пачини, представляющая собой многие десятки концентрических пластин и ликвороподобной жидкости между ними, служит эффективным механическим фильтром, пропускающим без заметной потери энергии к механочувствительной мембране рецепторного волокна только дина-

мические компоненты действующего стимула. В результате этот инкапсулированный рецептор приобретает свойства виброчувствительности в определенном диапазоне частот. Другой пример — орган слуха, где системы наружного и среднего уха имеют неравномерные характеристики звукопередачи с максимумом в частотном диапазоне, охватывающим наиболее важный для данного вида животных участок спектра поступающих звуковых сигналов.

На уровне рецептирующих структур избирательность может быть связана с характеристиками рецепторных молекул. Например, чувствительность конкретного фоторецептора к определенному спектру электромагнитных волн определяется главным образом значением максимума в спектре поглощения используемого зрительного пигмента. Для родопсина палочки большинства позвоночных он составляет около 500 нм (сине-зеленая часть спектра), для порфиropsина палочки рыб — около 520—530 нм. Разные популяции колбочек, обеспечивая цветное зрение, имеют пигменты с различными поглощающими свойствами. Суммарно максимумы спектров поглощения известных к настоящему времени зрительных пигментов различных животных перекрывают диапазон от 400 до 620 нм. Все они имеют такой же план строения, что и родопсин палочек позвоночных (см. рис. 2.5, А), и отличаются друг от друга заменой гидроретиналя на дегидроретиналь, а также составом гидрофильных участков молекулы опсина, что и обеспечивает различия в спектрах поглощения световых волн.

В настоящее время активно разворачиваются молекулярно-биологические исследования механизмов хеморецепции. В частности, в конце XX в. была получена серия новых результатов, позволивших существенно прояснить механизмы распознавания запахов человеком. За работы в этой области в октябре 2004 г. двое американских ученых — Ричард Эксел (Richard Axel) и Линда Бак (Linda Buck) получили Нобелевскую премию по физиологии и медицине. Было обнаружено, что в геноме человека существует «обонятельный субгеном», включающий несколько сотен генов, кодирующих рецепторные одорантсвязывающие молекулы и распределенных по всем хромосомам кроме 20 и Y. Было также показано, что каждый конкретный ген экспрессируется в небольшом числе обонятельных рецепторных клеток, при этом одна клетка экспрессирует только один тип рецепторных белковых молекул, каждая из которых способна связываться с очень небольшим числом одорантов. Таким образом, обеспечивается определенная избирательность реагирования отдельных обонятельных клеток. Кроме того, с использованием метода *in situ* гибридизации было обнаружено, что рецепторные одорантсвязывающие молекулы одного и того же типа находятся в рецепторных клетках, расположенных в строго ограниченной области обонятельного эпителия, вытянутой по его длине. В результате воздействие каждого конкретного

одоранта (из всего спектра воспринимаемых запахов) приводит к активации определенной группы обонятельных рецепторных клеток, локализованной на ограниченной поверхности обонятельной выстилки. Предполагается, что анализ обонятельными центрами мозга паттерна активности совокупности обонятельных рецепторов и лежит в основе механизма распознавания запахов.

В рецепторах, где в качестве рецептирующих структур выступают не отдельные молекулы, а сложные мембранные (и связанные с мембраной) комплексы, избирательность к действию конкретных раздражителей может определяться спецификой специализированных трансмембранных каналов (рецепция солей и кислот у вкусовых клеток, электрорецепция), а также свойствами самой мембраны и связанными с нею участками цитоскелета (механорецепция).

На уровне клетки в целом обнаруживаются дополнительные механизмы селекции стимулов. Интересный пример таких механизмов — две системы частотной фильтрации сигнала, обнаруженные у волосковых клеток позвоночных.

Первая обусловлена упругостью стереоцилий, придающей им свойства механической колебательной системы, собственная частота колебаний которой обратно пропорциональна длине стереоцилии. При совпадении частот собственных колебаний и внешнего периодического воздействия амплитуда смещений стереоцилии вследствие резонанса резко возрастает, что увеличивает и механическое напряжение механочувствительных мембран. Возможность использования механического резонанса для увеличения селективных свойств волосковых клеток органа слуха косвенно подтверждается наблюдаемой корреляцией между средними длинами стереоцилий данной клетки, ее местоположением на соответствующем участке базилярной мембраны и, следовательно, оптимальной для нее частотой стимуляции. Так, в области вершины улитки, где наибольшие амплитуды колебаний базилярной мембраны вызываются низкочастотными звуками, средняя длина стереоцилий волосковых клеток максимальна, а в направлении к ее основанию (т.е. при переходе в более «высокочастотные» области) постепенно уменьшается.

Еще одной, но уже электрической резонансной системой обладают волосковые клетки внутреннего уха позвоночных животных (за исключением млекопитающих). Оказалось, что при стимуляции базолатеральных мембран этих клеток прямоугольным толчком электрического тока на мембране фиксируются не классический скачок деполяризации с амплитудой, уменьшающейся по экспоненте, а постепенно затухающие синусоидальные колебания трансмембранного потенциала (рис. 2.8, А). В настоящее время механизм этих осцилляций связывают с сопряженностью работы потенциалзависимых кальциевых и кальцийзависимых калиевых каналов, образующих своеобразный замкнутый электрический

контур (рис. 2.8, *Б*). При деполяризации мембраны (например, при распространении РП) увеличивается проводимость кальциевых каналов, в результате чего внутри клетки повышается концентрация свободных ионов кальция. Последние активируют кальцийзависимые калиевые каналы, обуславливающие выходящий калиевый ток, гиперполяризующий мембрану. Этот цикл повторяется несколько раз, создавая осцилляции трансмембранного потенциала. Собственная частота этих колебаний, вероятно, определяется кинетикой калиевого тока — неодинаковой для разных волосковых клеток. Обнаружено совпадение значений частоты осцилляций мембранного потенциала данной клетки с частотой звука, при которой ее ответ максимален. По-видимому, это связано с тем, что базолатеральная мембрана избирательно усиливает распространяющийся вдоль нее РП только в случае, когда частота стимуляции (частота поступающего звука) близка к собственной частоте описанного мембранного резонансного контура. Недавно сходные механизмы частотной фильтрации описаны и для электрорецепторов первичноводных позвоночных.

У млекопитающих явление электрического резонанса на мембранах волосковых клеток не обнаружено. Механизм частотной избирательности (а также повышение общей чувствительности) в деятельности органа Корти основан на разных функциях двух популяций волосковых клеток: наружных и внутренних (см. рис. 2.4, *В*). Роль рецепторных структур выполняют внутренние волосковые клетки, образующие синаптические контакты с афферентными волокнами слуховых нейронов первого порядка. Более многочисленные наружные волосковые клетки способны к сокращению при механической стимуляции. Это приводит к увеличению амплитуды взаимного перемещения базилярной и текториальной мембран и, как следствие, к возрастанию сил, действующих на стереоцилии внутренних волосковых клеток со стороны эндолимфы. Таким об-

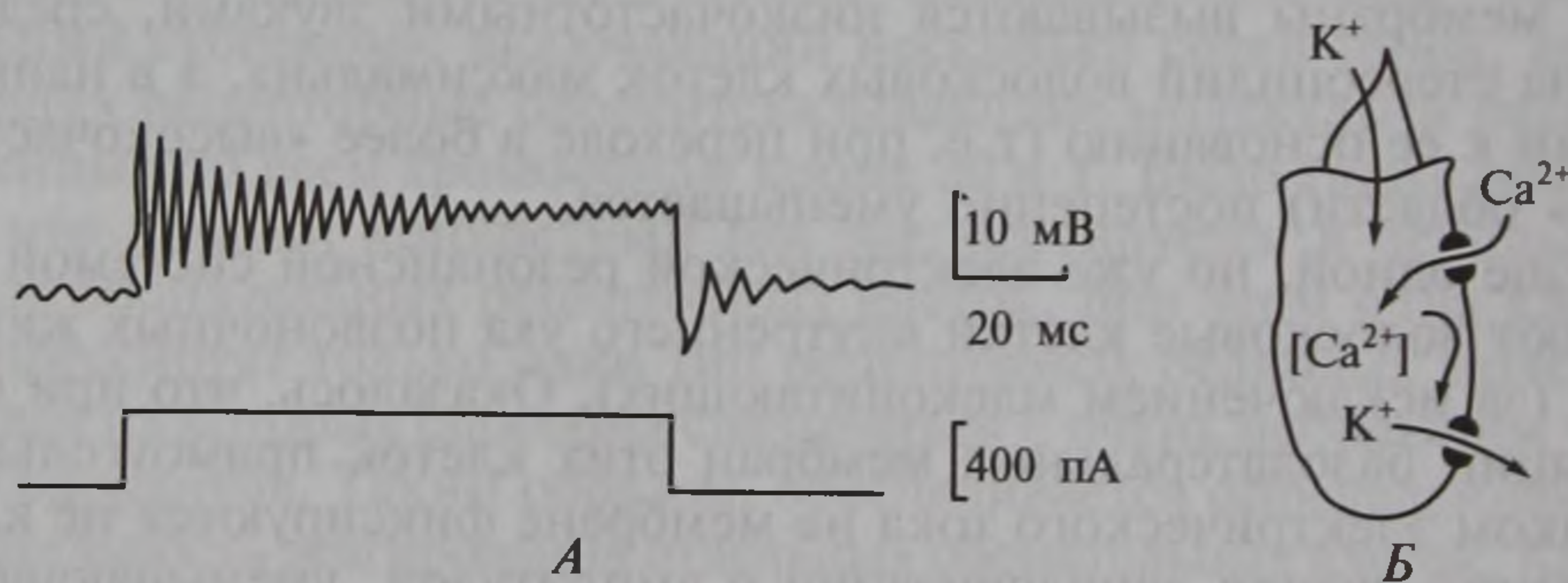


Рис. 2.8. Осцилляции мембранного потенциала базолатеральной мембраны волосковой клетки органа слуха позвоночных (исключая млекопитающих) в ответ на деполяризующий электрический стимул (*А*) и предполагаемые трансмембранные ионные токи, обуславливающие это явление (*Б*)

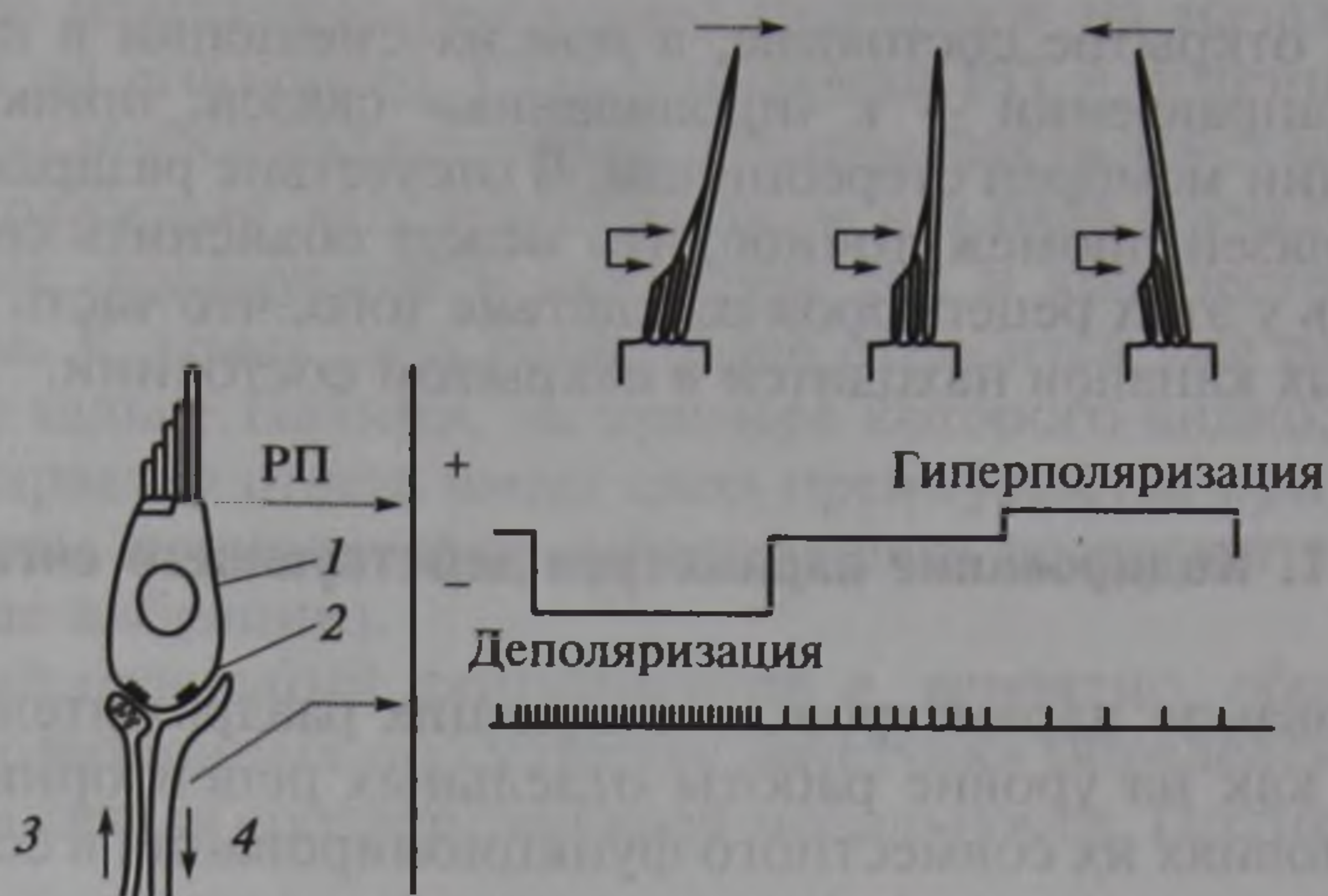


Рис. 2.9. Дирекционная чувствительность волосковых клеток.

Внизу: слева — волосковая клетка (1 — рецепторная клетка, 2 — синапс, 3 — эфферентный нейрон, 4 — афферентный нейрон); справа — рецепторный потенциал (РП, верхний трек) и спайковая активность афферентного нейрона (нижний трек). Вверху: направления действующего стимула (стрелки сверху), смещения цилий и состояние связей между ними (спаренные стрелки)

разом этот механизм увеличивает эффективность реализации принципа кодирования «частота — место» в кортиевом органе.

Одна из разновидностей избирательности к параметрам действующего стимула — дирекционная чувствительность, т.е. неодинаковая чувствительность к различным направлениям действия раздражителя. Дирекционная чувствительность характерна для тех рецепторов, для которых априорная вероятность поступления сигнала с разных направлений примерно одинакова, а также очевидно биологическое значение информации о направлении прихода стимула. Классическим примером рецептора, обладающего выраженной направленной чувствительностью, может служить волосковая клетка позвоночных (рис. 2.9). Хорошо известно, что если действие механического раздражителя направлено в сторону возрастания длин стереоцилий, в волосковой клетке развивается деполяризация, приводящая к увеличению частоты нервных импульсов, генерируемых в постсинаптическом участке подходящего нервного волокна. При действии стимула в противоположном направлении наблюдаются деполяризация рецепторной клетки и торможение спайковой активности афферентного волокна. Современная гипотеза, объясняющая это явление, исходит из представления об особой роли одного из видов тонких связей, существующих между стереоцилиями. В данном случае речь идет о филаментах, соединяющих вершины соседних стереоцилий разной длины. Предполагается, что отклонение стереоцилий в сторону больших длин натягивает упругие филаменты, вызывая переход механоактивируемых

каналов в открытое состояние, а при их смещении в противоположном направлении — к «провисанию» связей, приводящему к инактивации мембран стереоцилий. В отсутствие раздражителя состояние связей промежуточное, что может объяснить спонтанную активность у этих рецепторов вследствие того, что часть механоактивируемых каналов находится в открытом состоянии.

2.3.1. Кодирование параметров действующего сигнала

Кодирование параметров действующих раздражителей осуществляется как на уровне работы отдельных рецепторных клеток, так и в условиях их совместного функционирования в составе специализированного рецепторного эпителия в органах чувств.

Одиночные рецепторы разных модальностей и разного типа существенно различаются по характеру кодирования информации о внешнем стимуле. Так, медленноадаптирующиеся механорецепторы позвоночных (рис. 2.10, А) способны кодировать амплитуду действующего раздражителя в диапазоне как динамической, так и статической фаз РП. Зависимость между ними имеет монотонный участок однозначного кодирования. При этом чувствительность этого механизма кодирования выше для динамической компоненты (большой градиент соответствующей зависимости), а его динамический диапазон — для статической фазы рецепторного потенциала (большая протяженность монотонного участка). Длительность сигнала с высокой точностью отображается в суммарной длительности деполаризационной части РП, а скорость нарастания стимула пропорционально отражается в скорости нарастания и длительности динамической фазы рецепторного потенциала (см. рис. 2.10, Б). Понятно, что изменения параметров РП вызывают соответствующие модификации в рисунке импульсной активности. На рис. 2.10, Г в качестве примера приведена типичная зависимость характера импульсации механорецептора неинкапсулированного нервного окончания кожи млекопитающих от величины действующей механической силы. Хорошо заметно монотонное увеличение частоты следования потенциалов действия с ростом величины воздействия.

Волосковые клетки органа слуха позвоночных обнаруживают определенную способность отображения в форме РП формы, огибающей действующего сигнала. На рис. 2.10, В приведен типичный пример зависимости формы РП волосковой клетки кортиева органа млекопитающих от частоты тонального стимула. Видно, что на относительно низких частотах РП повторяет форму синусоидального стимула (обуславливая периодичность импульсных разрядов соответствующей частотой в волокнах слухового нерва), а на более высоких частотах отображает только общую длительность и амплитуду сигнала.

Фазные одиночные рецепторы реагируют на начало стимула (иногда и на его конец). Соответственно РП и потенциалы действия несут информацию только о самом факте действия адекватного раздражителя, его интенсивности и в ряде случаев скорости нарастания, кодируемой в амплитуде РП и количестве нервных импульсов. К этому типу рецепторов относится уже рассмотренное выше тельце Пачини, на примере которого видно, что такой фазный характер ответа имеет свои преимущества при кодировании частоты периодически действующего раздражителя (в данном случае вибрации).

Каждый отдельный фоторецептор и, вероятно, обонятельный нейрон позвоночных по существу «счетчик» определенных квантов раздражителя соответствующей модальности. Поэтому для рас-

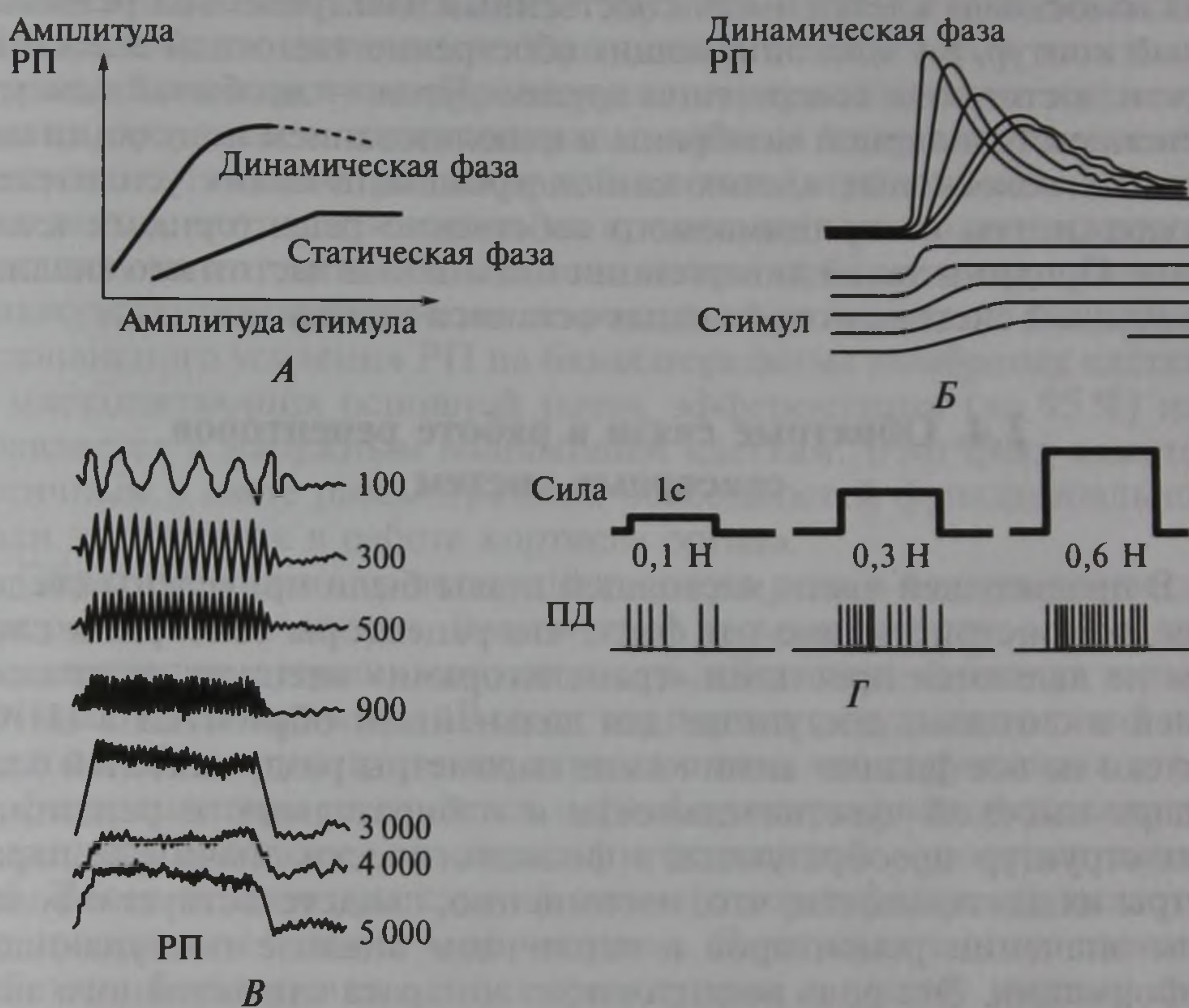


Рис. 2.10. Кодирование параметров стимула в механорецепторах:

А — схематическое изображение зависимости амплитуды динамической и статической фаз РП от амплитуды длительного стимула для рецептора мышечного веретена позвоночных; Б — зависимость формы динамической фазы РП этого же рецептора от длительности переднего фронта стимула постоянной амплитуды; В — РП внутренней волосковой клетки морской свинки в ответ на синусоидальные стимулы разной частоты (цифры справа); Г — изменение частоты следования ПД от величины силы, действующей на неинкапсулированный рецептор кожи млекопитающих

познавания зрительных и ольфакторных сигналов необходимы совместная деятельность многих тысяч таких рецепторов и аналитические «мощности» центральной нервной системы. С этих позиций кажется логичным расположение в сетчатке глаза, рядом с рецепторами (не нужно даже генерировать потенциалы действия), многослойной нейронной сети. В органе слуха волосковые клетки также объединены в тонко организованный рецепторный эпителий, находящийся на базилярной мембране. Пространственное разнесение максимумов амплитуды смещения мембраны в зависимости от частоты звука способствует созданию механизма спектрального анализа сигнала на основе уже упоминавшегося принципа «частота — место». Однако роль самих волосковых клеток в частотном анализе у млекопитающих и всех остальных позвоночных животных неодинакова. У позвоночных, кроме млекопитающих, каждая волосковая клетка имеет собственный электрический резонансный контур, а у млекопитающих обострение частотной селективности достигается совершенно другим путем — необычайным удлинением базилярной мембраны и использованием популяции наружных волосковых клеток как элетромеханических усилителей раздражителя, воспринимаемого собственно рецепторными клетками. Причины такой дивергенции механизмов частотного анализа в слуховой системе позвоночных остаются неясными.

2.4. Обратные связи в работе рецепторов сенсорных систем

В предыдущей части настоящей главы были приведены сведения, демонстрирующие тот факт, что рецепторы сенсорных систем не являются простыми «трансляторами» внешних раздражителей в сигналы, доступные для дальнейшей обработки в ЦНС. Далеко не все физико-химические параметры раздражителей благодаря высокой чувствительности и избирательности рецепторных структур преобразуются в физиологически значимые параметры их деятельности, что, несомненно, свидетельствует о большом значении рецепторов в первичном анализе поступающей информации. Эта роль рецепторного аппарата как активного звена в общем процессе восприятия биологически важного сигнала усиливается благодаря существованию ряда обратных влияний со стороны центральной нервной системы. Эти обратные связи могут быть несколько условно разделены на две группы по месту приложения.

К первой группе можно отнести влияния со стороны ЦНС на деятельность специализированных вспомогательных структур. Один из примеров такой активности — регуляция собственного мышечного аппарата глаз, наружного и среднего уха органа слуха млеко-

питающих, существенно модифицирующих по механизму обратной связи конкретные параметры адекватных раздражителей, действующих на рецепторные клетки. Другим хорошо изученным примером может служить эфферентная регуляция функционального состояния мышечного веретена через моторную иннервацию интрафузальных волокон (см. рис. 2.3, А). Смысл ее заключается в регулировании степени растяжения центральной зоны веретена, механически связанной с чувствительными терминалями афферентного волокна, что в свою очередь модифицирует механическое состояние их механочувствительной мембраны.

Во вторую группу можно объединить обратные связи, действующие непосредственно на рецепторные клетки. Они могут быть реализованы через прямую эфферентную иннервацию рецепторных клеток. Характерным примером такого способа функционирования обратных связей могут служить эфферентные волокна, образующие синаптические контакты с волосковыми клетками позвоночных животных. Предполагается, что активация этих контактов приводит к гиперполяризационным сдвигам трансмембранного потенциала рецепторной клетки (отрицательная обратная связь), что, как это ясно из предыдущего изложения, может повлиять на интенсивность потока ионов через активируемые механочувствительные каналы стереоцилий, а также на амплитуду резонансного усиления РП на базолатеральных мембранах клетки. У млекопитающих основной поток эфферентации (до 95 %) направляется к наружным волосковым клеткам. Этот факт кажется логичным в свете рассмотренных особенностей функциональной роли этих клеток в работе кортиева органа.

Обратные связи играют существенную роль в деятельности самих рецепторных клеток. В настоящее время их участие в механизмах адаптации и терминации ответа на действующий стимул только начинают исследоваться. В качестве первых результатов таких исследований можно привести данные о том, что терминация ответа фоторецептора начинается с фосфорилирования фотоактивированного родопсина специальным ферментом — родопсинкиназой. Вслед за этим зрительный пигмент специфично связывается с растворимым белком — аррестином. В результате этого взаимодействия блокируется доступ трансдуцина к своему участку связывания, что прерывает работу всего механизма внутриклеточной трансдукции светового стимула. При анализе механизмов генерации и распространения РП адаптационные характеристики рецепторной мембраны часто связывают с работой включенных в нее потенциалзависимых ионных каналов, являющихся элементами системы обратных связей, вовлеченных в электрогенез.

Кроме отрицательных, в работе рецепторных клеток существуют и положительные обратные связи. Примером такой связи может служить явление электромеханического преобразования в во-

лосковых клетках органа слуха. Суть его сводится к тому, что в ответ на деполяризацию клеточной мембраны наблюдается угловое смещение стереоцилий в направлении увеличения их длины, а при гиперполяризации — в обратном направлении. По-видимому, этот эффект связан с существованием электровозбудимого внутриклеточного сократительного аппарата, локализованного в районе корешков стереоцилий. Таким образом, волосковые клетки обладают «входным контуром» с типичной положительной обратной связью: смещение стереоцилий в направлении возрастания их длин вызывает деполяризацию клеточной мембраны, которая инициирует срабатывание контрактильного аппарата, приводящего к еще большему смещению стереоцилий в этом же направлении. Похожая цепь событий только на уровне сокращения всего тела клетки происходит в наружных волосковых клетках млекопитающих. Как хорошо известно, для технических систем, существование положительных обратных связей стимулирует возрастание входной чувствительности рецептирующих приборов, но как неизбежное следствие переводит их в состояние неустойчивости, в результате чего возрастает вероятность самовозбуждения в отсутствии реального сигнала. Возможно, что эфферентные тормозящие влияния, столь характерные для волосковых клеток, стабилизируют глубину рассмотренных выше положительных обратных связей на оптимальном уровне.

РАЗДЕЛ 2. ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Глава 3

ЗРЕНИЕ

Зрительная система (зрительный анализатор) представляет собой совокупность защитных, оптических, рецепторных и нервных структур, воспринимающих и анализирующих световые раздражители. Зрение обеспечивается дистантной рецепцией, в основе которой лежат фотохимические процессы. Для осуществления этих процессов необходима энергия света, которая поступает в виде электромагнитных волн и дискретных частиц — *фотонов* или *квантов*.

3.1. Психофизика зрения

3.1.1. Природа света

В физическом смысле *свет* — это электромагнитное излучение с различными длинами волн — от коротких (синяя область спектра) до длинных (красная область спектра). В то же время каждый фотон представляет собой пакет электромагнитных волн. Человек воспринимает только узкую часть диапазона электромагнитных излучений (400 — 700 нм), называемую видимым светом. Смесь лучей с разными длинами волн называют *белым светом*.

Возможность восприятия света ограничивается длиной волны, т.е. интервалом между максимумами (гребнями) или минимумами следующих друг за другом волн. Для человека этот интервал составляет около 0,0000001 м (0,0005 мм; 0,5 мкм или 500 нм). Волновой состав световых лучей измеряют с помощью оценки энергии, заключенной в узких диапазонах длин волн, например 700 — 690, 690 — 680, 680 — 670 нм и т.д. вплоть до 390 нм — границы зрительного восприятия.

Энергия белого света, например Солнца, распределена в широком диапазоне почти равномерно. Все раскаленные объекты дают широкий спектр энергии, на котором может определяться слабо выраженный широкий максимум. Он зависит от температуры раскаленного источника: чем выше температура, тем ближе максимум к коротковолновой части спектра. Монохроматический свет создается искусственно с использованием различных фильтров,

лазеров, призм, дифракционных решеток. Энергия монохроматического света сосредоточена в узком диапазоне длин волн. Отметим, что представление о том, что красные, оранжевые и желтые цвета теплые, а зеленые, синие и фиолетовые холодные, не имеют отношения к спектральному составу света от раскаленных объектов, т.е. к тому, что в физике обозначают «цветовой температурой».

Рассмотрим, что происходит, когда свет попадает на предметы. Свет может: а) поглощаться, и тогда его энергия превращается в тепло; б) проходить через оптически прозрачные среды, например через стекло или воду; в) отражаться, как это происходит в случае попадания света на зеркало или на другой предмет, например чистый лист бумаги или мел. Часто происходят все три события, а в большинстве случаев сочетаются два — поглощение и отражение. Количество поглощенного или отраженного света зависит от длины волны. Так, лист растения поглощает коротко- и длинноволновую части спектра света и отражает ту часть спектра, которая находится между ними. Поэтому отраженный свет будет иметь выраженный максимум на средних длинах волн, т.е. в области зеленого цвета.

Окрашенные объекты отражают свет, энергия которого достаточно широко распределена по сравнению с энергией монохроматического света. Поглощение части падающего света и отражение другой его части обеспечивается веществом, которое называется *пигментом*. Какой именно цвет видит глаз человека, зависит от трех факторов: длин волн, распределения энергии разных участков спектра, свойств зрительной системы. Таким образом, следует помнить, что при рассмотрении зрительного восприятия важную роль играют как физические параметры световых раздражителей, так и психобиологические особенности человека. Так, способность определять различные уровни интенсивности диффузного освещения — светочувствительность — осуществляется благодаря фотохимическим процессам в рецепторах, в результате которых при поглощении света изменяется активность внутриклеточных ферментных систем, что свидетельствует о существенной роли биологических факторов.

Зрительное восприятие представляет собой результат взаимодействия сенсорных и двигательных механизмов глаза и воспринимающих и управляющих структур центральной нервной системы. Движения глаз, головы и тела приводят к смещению изображений внешнего мира на сетчатке каждые 200—600 мс. И тем не менее мозг создает целостную картину мира на основе последовательности дискретных изображений на сетчатке. При этом человек видит неподвижные предметы как они есть — неподвижными, расположенными под одними и теми же углами к смотрящему, т.е. в фиксированной системе координат.

3.1.2. Психофизические эквиваленты света

Как отмечалось выше, зрение характеризуется прежде всего диапазоном воспринимаемых частот, или длин волн света, и диапазоном интенсивностей световых волн от порога восприятия до болевого порога.

Психофизические эквиваленты частоты (длина волны, нм) и интенсивности света (дБ над порогом ощущения) показаны в табл. 3.1, 3.2.

Электромагнитное излучение с короткими волнами (менее 380 — 300 нм) называют *ультрафиолетовым*; в связи с высоким энергетическим уровнем оно вызывает повреждение молекулярных структур. Низкоэнергетические длинноволновые электромагнитные излучения (более 700 нм) называют *инфракрасными*. Как ультрафиолетовые, так и инфракрасные лучи не воспринимаются глазом, который чувствителен только к узкой полосе видимого света. Диапазон интенсивностей света от порога его восприятия в темноте до величины, вызывающей болевые ощущения, огромен — 160 дБ.

Воспринимаемая человеком яркость объекта зависит не только от его интенсивности, но и от окружающего его фона. Если *фигура* (зрительный стимул) и *фон* освещены одинаково, т.е. между ними нет контраста, то яркость фигуры возрастает с увеличением физической интенсивности освещения. Если контраст между фигурой и фоном увеличивается, то яркость воспринима-

Таблица 3.1. Психофизические эквиваленты длин волн видимого света

Длина волны, нм	Психологический коррелят
400	Фиолетовый
450	Синий
500	Зеленый
550	Желто-зеленый
600	Оранжевый
700	Красный
400 — 700	Белый

Таблица 3.2. Психофизические эквиваленты интенсивности света

Интенсивность света, дБ	Психологический коррелят
160	Болевой порог
140	Солнечный свет
80	Белая бумага при свете настольной лампы
60	Экран телевизора
40	Наименьшее освещение, при котором различимы цвета
0	Пороговая освещенность для темноадаптированного глаза

емой фигуры уменьшается с увеличением освещенности. Разница в средней яркости соседних объектов определяет их *физический контраст*.

Зрительное восприятие основано на соотношении *контрастов светлого и темного*, а для предметов с неоднородной спектральной отражательной способностью — на *цветовых контрастах*. Именно за счет цветовых контрастов человек различает объекты, между которыми нет физического контраста.

3.1.3. Пространственная разрешающая способность зрения

Острота зрения — минимальное различимое глазом угловое расстояние между двумя точками. Острота зрения оценивается с помощью специальных таблиц из букв и колец и измеряется величиной $1/\alpha$, где α — угол, соответствующий минимальному расстоянию между двумя соседними точками, которые глаз воспринимает раздельно. Острота зрения зависит от общей освещенности окружающих предметов. При дневном свете она максимальна (1 угл. мин), в сумерках и в темноте острота зрения падает (рис. 3.1). Острота зрения зависит также от контрастной чувствительности глаза и уровня его адаптации к данному уровню освещения.

С физиологической точки зрения плотность колбочек и палочек в сетчатке является вторым после оптических свойств глаза

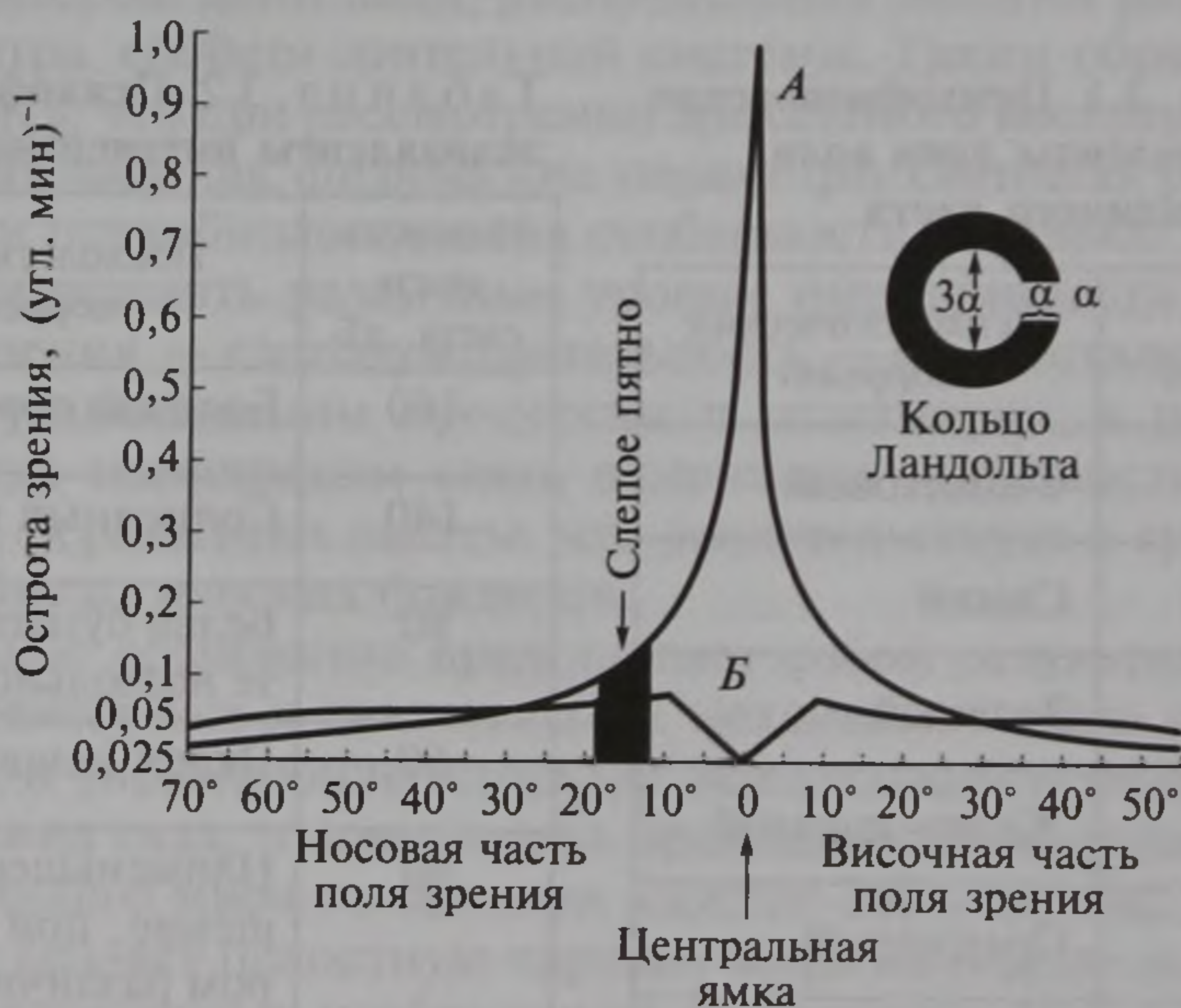


Рис. 3.1. Острота зрения при различном положении тестирующего светового пятна на сетчатке (ось абсцисс) в фотопических (А) и скотопических условиях (Б)

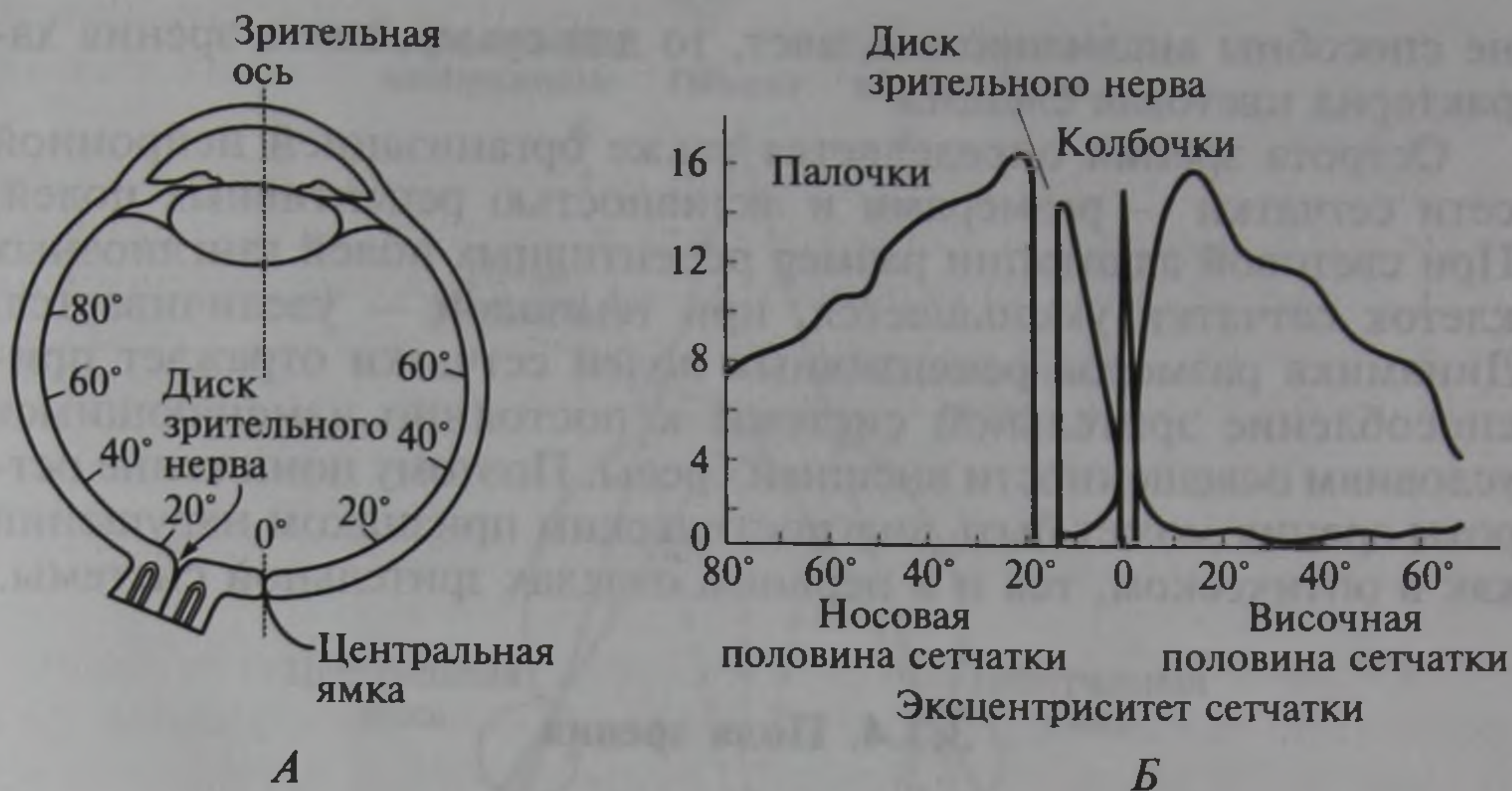


Рис. 3.2. Схема центрального и периферического зрения (в градусах от центральной ямки) и количество палочек и колбочек на разных расстояниях от зрительной оси и центральной ямки сетчатки:

А — локализация центральной ямки (0°) и различных областей сетчатки по отношению к ней; Б — плотность распределения палочек и колбочек в зависимости от участка сетчатки

фактором, определяющим остроту зрения. Теоретически, чтобы функция глаза была согласована с лимитом его оптической разрешающей способности, область рассеяния света должна затронуть не менее трех рецепторов, что практически и осуществляется. Таким образом, рецепторное звено зрительной системы полностью согласовано с ее оптическими свойствами и соответствует пределу, ограниченному физическими свойствами света и его волновой природой.

Наибольшая острота зрения свойственна центральной ямке сетчатки, ее желтому пятну. Чем дальше от центральной ямки, тем меньше острота зрения. Это связано с уменьшением количества колбочек в направлении от центральной ямки к периферии сетчатки. На рис. 3.2 представлена зависимость остроты зрения от положения изображения относительно центральной ямки сетчатки, полученная в условиях хорошей освещенности.

При дневном свете функционирует так называемое *фотопическое* зрение, в ночном «свете» преобладает *скотопическое* зрение. В фотопическом зрении главным воспринимающим элементом служат колбочки сетчатки, в скотопическом — палочки. В условиях сумеречной освещенности, когда функционирует *мезопическое* зрение, работают как палочки, так и колбочки, но в «слабом» режиме. Для скотопического зрения характерна максимальная чувствительность не в центральной ямке сетчатки, а по ее периферии, где концентрация палочек максимальна. Поскольку палочки

не способны анализировать цвет, то для сумеречного зрения характерна цветовая слепота.

Острота зрения определяется также организацией нейронной сети сетчатки — размерами и активностью рецептивных полей. При световой адаптации размер рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки уменьшается, при темновой — увеличивается. Динамика размеров рецептивных полей сетчатки отражает приспособление зрительной системы к постоянно изменяющимся условиям освещенности внешней среды. Поэтому понижение остроты зрения может быть диагностическим признаком нарушений как в оптическом, так и в нервном отделах зрительной системы.

3.1.4. Поля зрения

Поле зрения — пространство, видимое глазом при фиксации взора в одной точке. Каждый глаз имеет соответственное *монокулярное* поле зрения — часть пространства, воспринимаемая неподвижным глазом. Когда для рассматривания внешнего мира используют оба глаза, то говорят об *общем поле зрения*. В нем имеется *центральная область* — зона перекрытия монокулярных полей и две *периферические области* — с обеих сторон от центральной, каждая для одного глаза. Та область, которую видят оба глаза одновременно, называется *бинокулярным* полем зрения.

Границы полей зрения каждого глаза: снаружи 90 %, изнутри 60 %, книзу 70 %, кверху 60 %. В полях зрения существует такая область, которая вообще не воспринимается. Это так называемое *слепое пятно*. С точки зрения структурно-функциональных особенностей сетчатки слепое пятно соответствует месту выхода зрительного нерва из глазного яблока. В этом месте нет никаких рецепторов.

Бинокулярное зрение — это зрение с помощью обоих глаз, создаваемое за счет объединения двух монокулярных изображений объектов; оно усиливает впечатление глубины зрительного пространства. Бинокулярное зрение обеспечивает получение единого сочетанного зрительного образа и осуществляется в результате совместной деятельности сенсорных и моторных систем обоих глаз, обеспечивающих одновременное направление зрительной оси каждого глаза на объект фиксации взора. Построение единого зрительного образа возможно при условии одновременного раздражения центральных ямок или симметрично расположенных по отношению к ним точек обеих сетчаток, так называемых *корреспондирующих точек* (рис. 3.3).

Нарушение полей зрения — важнейший диагностический признак локализации патологического процесса в зрительной системе. Так, при первичных и вторичных дегенеративных изменениях



Рис. 3.3. Схема бинокулярного зрения.

Расположение рассматриваемого объекта снаружи от поверхности горноптера. Проекция объекта — справа от центральной ямки в левом глазу и слева — в правом, т.е. его проекции попадают на корреспондирующие точки сетчатки (углы α и β). Если же на продолжении горноптера посередине между глазами расположить воображаемый «циклопический глаз», то он «увидит» два мнимых изображения справа и слева от реального объекта. Одно изображение глаз будет видеть только тогда, когда оно будет располагаться на горноптере, а корреспондирующие точки правой и левой сетчатки будут проецироваться в один и тот же участок циклопического глаза

сетчатки наблюдается концентрическое сужение полей зрения, а локальные кровоизлияния в сетчатку приводят к частичному выпадению поля зрения (*скотома*). При блокаде волокон зрительного нерва также возникает скотома. Если поражена зона перекреста зрительных нервов (*хиазма*) или зрительный тракт, то возникает односторонний дефект поля зрения, расположение которого зависит от локализации патологического процесса. К изменениям полей зрения приводит также расширение третьего желудочка мозга, опухоли гипофиза, патологические процессы в зрительной коре и др. (рис. 3.4).

Поскольку глаза расположены в нескольких различных «точках» головы справа и слева, то в изображениях, фиксируемых разными глазами, имеются небольшие геометрические различия — *диспаратность*. Она тем больше, чем ближе расположен рассматриваемый объект. Диспаратность изображений на сетчатках лежит в основе *стереоскопии*, т.е. восприятия глубины изображения. Когда

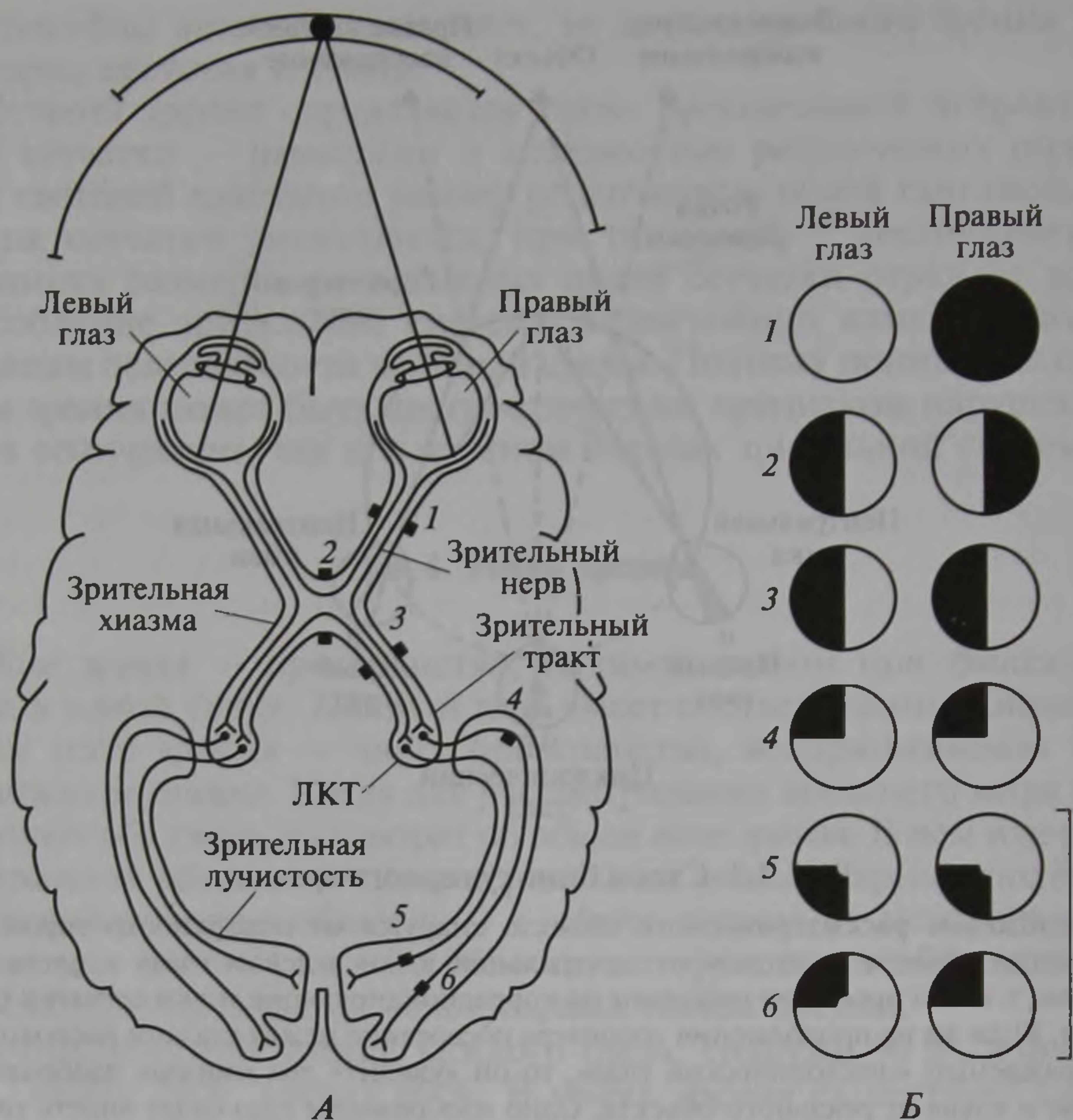


Рис. 3.4. Нарушение и дефекты полей зрения при различной локализации патологического процесса в зрительном пути (А, Б):

1 — правый зрительный нерв, скотома в ипсилатеральном поле зрения; 2 — зрительный перекрест (хиазма), гетерономная билатеральная гемианопсия; 3 — зрительный тракт, гомонимная гемианопсия; 4 — зрительная радиация, гомонимная квадранопсия; 5 и 6 — клинообразная и язычная извилина (затылочная доля)

голова человека находится в нормальном положении, возникают отклонения от точно соответствующих друг другу проекций изображений в правом и левом глазах. Это так называемая диспаратность рецептивных полей. Она составляет $0,6 - 0,9^\circ$ и уменьшается с увеличением расстояния между глазами и объектом. Поэтому на больших расстояниях между рассматриваемым предметом и глазами глубина изображений не воспринимается. Сдвиг изображения на сетчатке в несколько угловых секунд воспринимается как изменение глубины пространства. Оценка глубины и расстояния до объекта одним глазом (монокулярно) гораздо хуже, чем при видении двумя глазами (бинокулярно). Если при фиксации взора

проекции объекта не попадают на корреспондирующие точки сетчатки, возникает *косоглазие* (страбизм).

Положения объектов в пространстве, дающие возможность видеть их как единое целое, находятся на изогнутой трехмерной поверхности, которая обязательно включает точку фиксации взора. Такая поверхность называется *гороптером*.

Для каждой точки фиксации имеется свой гороптер (см. рис. 3.3). В стороне, на расстоянии от гороптера, объекты дwoятся, поскольку их изображения попадают не на корреспондирующие точки сетчатки глаз.

Из данных о корреспондирующих точках сетчатки двух глаз можно было бы заключить, что вне или внутри гороптера все видимые объекты будут дwoиться. Но этого не происходит благодаря некоторым механизмам, препятствующим такому дwoению. Во-первых, это низкая острота зрения в стороне от центральной ямки сетчатки. Во-вторых, бинокулярный тормозной механизм, подавляющий восприятие одного или другого диспаратного изображения на основе *бинокулярной конкуренции*. Это отчетливо выявляется при рассматривании двух разных объектов: одного правым, другого левым глазом через трубку длиной около 30 см. Отдельные части рассматриваемых объектов могут быть видны одновременно рядом, но никогда не накладываются друг на друга. Это связано с устройством центральных отделов зрительной системы.

На уровне латерального коленчатого тела (таламус) и первичной зрительной коры (поле 17) зрительные пути от каждого из двух глаз пространственно обособлены, а зрительная информация от рецепторов каждого глаза идет параллельными путями до зрительной коры. В зрительной коре пути проходят чередующимися *колонками глазодоминантности*, которые расположены на расстоянии 0,4—0,5 мм друг от друга по всей толще коры. В этих колонках преобладает активность, связанная с левым или правым глазом, т.е. нейроны лучше реагируют на сигналы от одного глаза, чем от другого. Разница в расположении глаз приводит к небольшим различиям зрительной информации, идущей по параллельным путям. Когда эта информация объединяется в интегративных центрах мозга, возникает возможность объемного восприятия окружающего трехмерного мира.

3.1.5. Временные характеристики зрения

Два основных показателя — *временная суммация* и *критическая частота мельканий* характеризуют временные свойства зрения. Зрительная система обладает определенной *инерционностью*: после включения стимула необходимо время для появления зрительного ощущения (т.е. время, требующееся для развития химиче-

ских процессов в зрительных рецепторах). Зрительное впечатление исчезает не сразу после выключения зрительного раздражения, а лишь через некоторое время, поскольку для восстановления зрительного пигмента в сетчатке глаза также требуется время.

Существует эквивалентность длительности и интенсивности действия света на глаз: чем короче зрительный стимул, тем большую интенсивность он должен иметь, чтобы вызвать зрительное ощущение. Таким образом, для возникновения зрительного ощущения имеет значение суммарное количество световой энергии. Эта связь между длительностью и интенсивностью сохраняется при коротких стимулах длительностью до 20 мс. Для более длительных сигналов (до 250 мс) полная компенсация пороговой яркости за счет длительности не наблюдается. Всякая зависимость между способностью к обнаружению света и длительностью исчезает после того, как продолжительность стимула достигает 250 мс. При больших длительностях решающей для возникновения зрительного ощущения становится интенсивность раздражения. Зависимость пороговой интенсивности света от длительности его воздействия называется *временной суммацией*.

Зрительная система сохраняет следы светового раздражителя в течение некоторого времени (50—250 мс) после его выключения. Из этого следует, что глаз воспринимает прерывистый свет как непрерывный при определенных интервалах между вспышками. Частота вспышек, при которой ряд последовательных вспышек воспринимается как непрерывный свет, называется *критической частотой мельканий*. Этот показатель неразрывно связан с временной суммацией. Именно процесс суммации обеспечивает плавное слияние последовательных изображений в непрерывный поток зрительных впечатлений. Чем больше яркость световых вспышек, тем выше критическая частота мельканий.

С функциональной точки зрения это легко объяснимо большей инерционностью палочек, которые активируются в условиях низкой освещенности лучше, чем колбочки, реагирующие при более высокой освещенности. При средней интенсивности света критическая частота мельканий составляет 16—20 в 1 с. Свойства временной суммации ограничивают скорость зрительного восприятия изменений в структуре стимула, воздействующего на глаз. Зрительная система воспринимает прерывистый свет при частоте кадров выше критической как равный по яркости постоянному непрерывному свету половинной интенсивности. Фактически это значит, что зрительная система усредняет интенсивность света по некоторому временному интервалу в соответствии со своими интеграционными возможностями. Процесс усреднения обеспечивает плавное слияние последовательных изображений, в результате чего создается иллюзия непрерывного движения.

3.1.6. Световая чувствительность и адаптация

Порог абсолютной световой чувствительности — это наименьшая интенсивность света, которую человек способен увидеть в условиях темновой адаптации глаза (10^{-10} эрг/с). Порог дифференциальной световой чувствительности — это наименьшая разница в освещенности, которую человек способен различить. Он составляет $1,0—1,5^\circ$ и постоянен при разных условиях освещенности.

В реальных условиях на величину зрительной чувствительности влияет процесс *адаптации*. Чувствительность зрительной системы (порог) зависит от исходной освещенности. При низкой интенсивности света в окружающей среде развивается темновая адаптация зрительной системы. По мере развития темновой адаптации чувствительность зрения возрастает. Длительность темновой адаптации составляет 30 мин. При увеличении освещенности происходит световая адаптация, которая завершается в течение 15—60 с. В условиях световой адаптации чувствительность глаза уменьшается. Различия темновой и световой адаптации связаны со скоростью химических процессов распада и синтеза пигментов сетчатки.

Изменения световой чувствительности во времени, так называемая кривая темновой адаптации глаза, показаны на рис. 3.5. Для получения этой кривой на глаз человека действуют сначала очень ярким светом, чтобы максимально снизить его чувствительность к восприятию света. Затем в совершенно темном помещении ему дают увидеть все более слабые вспышки света. Чувствительность глаза к свету в темноте возрастает в течение 30—35 мин, после чего сохраняется постоянной. На уровне 10-минутной отметки времени после начала темновой адаптации на кривой световой чувствительности видно некое изменение. Соответственно функциям палочек и колбочек сетчатки именно в это время после на-

Рис. 3.5. Кривые темновой адаптации.

Прерывистая линия — результат исследования человека с полной цветовой слепотой (палочковый монохромат); штрихпунктир — исследование при освещении красным светом центральной ямки; сплошная линия — исследование при освещении белым светом области вне центральной ямки у испытуемого с нормальным зрением



чала темновой адаптации происходит взаимодействие этих двух рецепторных систем, что и отражается в форме кривой темновой адаптации. Действительно, если отдельно исследовать чувствительность палочек, ограничив световое воздействие периферией сетчатки, то можно получить данные для палочковой и колбочковой чувствительности порознь. Поскольку палочки и колбочки имеют максимум чувствительности к световым волнам разной длины, то их чувствительность изучают выборочно — отдельно для палочек (длина волны света около 450 нм, фиолетовый цвет) и колбочек (длина волны света более 600 нм, красный свет). Начальная адаптация — колбочковая — происходит быстрее, чем палочковая, но конечная колбочковая чувствительность ниже, чем палочковая, которая и позволяет лучше видеть в условиях плохой освещенности.

Известно, что чувствительность рецепторов сетчатки в благоприятных условиях освещенности очень велика: одна палочка может быть возбуждена всего одним квантом света. В то же время для возникновения порогового ощущения света в темноте требуется от 8 до 50 квантов. Следовательно, для психологического процесса восприятия света необходима пространственная и временная суммация возбуждения в рецепторных элементах сетчатки.

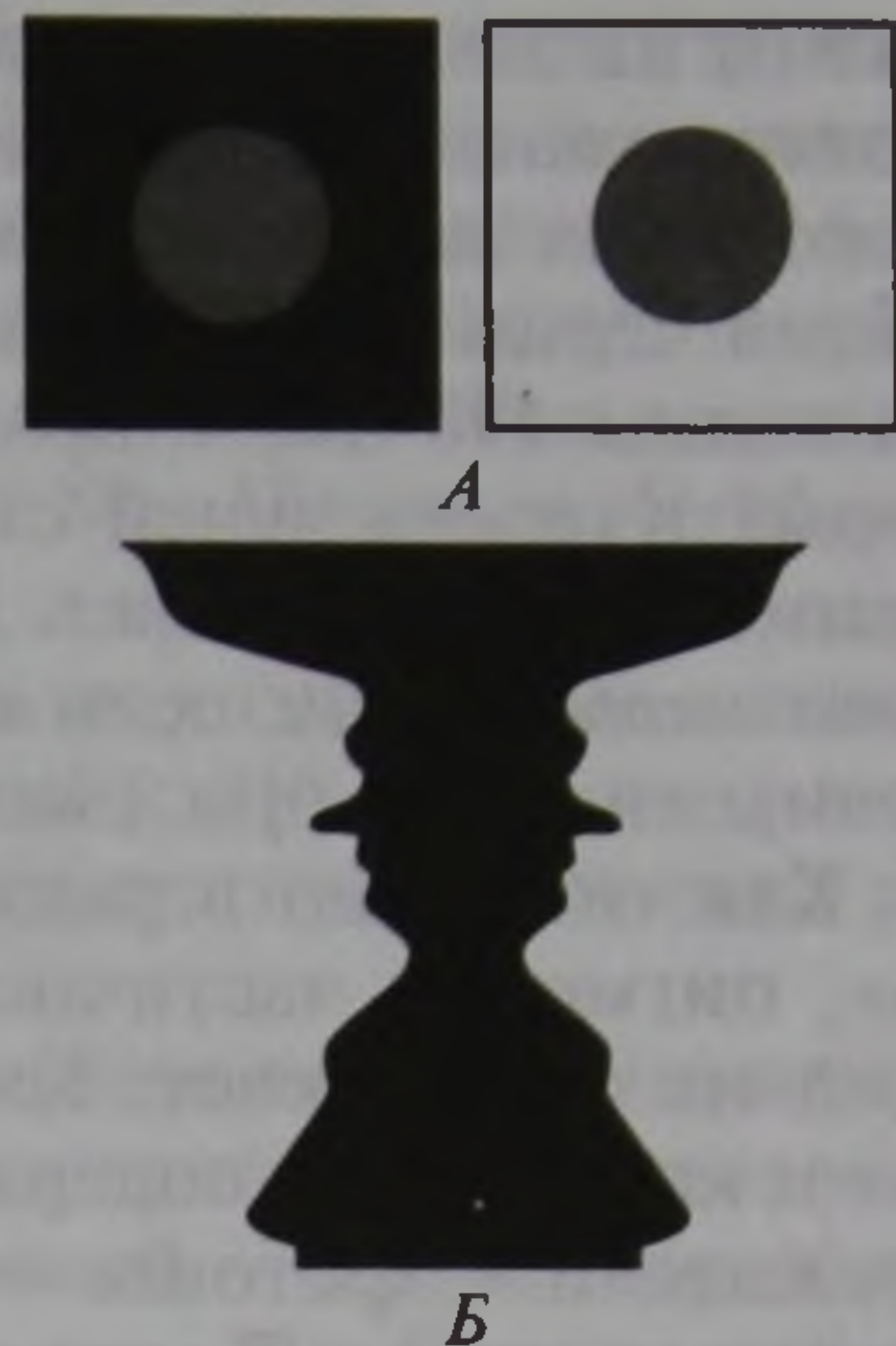
Итак, при изменении уровня яркости засветки поля зрения автоматически включаются механизмы, обеспечивающие адаптационную перестройку зрения. Так, уменьшение пороговой яркости при темновой адаптации включает механизм перехода от колбочкового зрения к палочковому. При этом происходит компенсаторное расширение зрачка, увеличение рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки и возрастание концентрации светочувствительного вещества в зрительных рецепторах. Процесс темновой адаптации зависит от уровня яркости предварительной засветки глаз, от так называемого уровня преадаптации. Чем выше этот уровень, тем позже переход от колбочкового зрения к палочковому.

Пороги световой чувствительности даже для здоровых людей различаются в широких пределах. Световая чувствительность максимальна в возрасте около 20 лет и постепенно падает почти до половины к 50 годам, а в 60 лет составляет одну треть от максимальной. Наиболее часто встречающееся расстройство светоощущения — ухудшение зрения в условиях пониженного освещения, которое называется *гемеранопией* (или куриной слепотой). Это нарушение связано с недостаточной выработкой родопсина.

3.1.7. Одновременный и последовательный контраст

На белом фоне серый квадрат воспринимается как более темное пятно, чем тот же квадрат на черном фоне. Чем светлее фон, тем ярче серый квадрат. Вдоль границы между темной и светлой

Рис. 3.6. Соотношение «фигуры» и «фона»
А — одновременный контраст, Б — чередование
фигуры и фона



частью рисунка также наблюдается усиление краевого контраста: светлая часть выглядит более яркой, а темная более темной, чем на некотором расстоянии от границы. Участки измененного восприятия называют полосами Маха (по имени описавшего этот факт ученого). Таким образом, субъективное ощущение зависит от освещенности предмета и фона, которые определяют явление *одновременного контраста*. Помимо одновременного контраста в зрении существует также *последовательный контраст*.

При одинаковой освещенности объекта и фона (различия 0 дБ) яркость объекта возрастает с увеличением освещенности. При средних различиях объекта и фона (8 дБ) достигается константное восприятие — яркость объекта не меняется при увеличении освещенности. При более сильном контрасте объекта и фона возникает парадоксальная ситуация: чем больше освещенность, тем темнее объект. Кажется удивительным, что с увеличением освещенности объект воспринимается как более темный. Однако известно, что нейтральное состояние восприятия освещенности задается фоновой активностью зрительных нейронов, т.е. это состояние восприятия «серого». Если говорить о *серой шкале*, то в условиях дневного освещения можно различить до 40 градаций серого — от черного до белого. Восприятие черного, серого и белого (т.е. серой шкалы) зависит от количества света, попадающего на каждый рецептор сетчатки в единицу времени, и от относительной освещенности соседних рецепторов сетчатки.

Для восприятия фигуры необходимо, чтобы она выступала из фона. Однако если фигура и фон создают изображение одновременно двух фигур, то воспринять их одновременно невозможно: они будут чередоваться при рассматривании (рис. 3.6).

3.1.8. Восприятие цвета

Известно, что солнечный свет, проходя через призму, расщепляется на множество цветов, каждый из которых имеет свою длину волны, а человек воспринимает этот спектр как непрерывный ряд цветов от красного до фиолетового цвета. Свет каждой длины

волны называется *монохроматическим лучом*. При смешении двух монохроматических лучей образуется новый цвет. При смешении некоторых монохроматических лучей человек видит одну из градаций черно-белой шкалы. Например, смесь сине-зеленого (длина волны 490 нм) и красно-желтого (длина волны 600 нм) монохроматических лучей определенной интенсивности человек воспримет как серый цвет. Два монохроматических цвета называются *дополнительными*, если их волновой состав и интенсивность подобраны так, что при смешении они дают ощущение белого цвета.

Как отмечено в разделе «Психофизические эквиваленты света», пигменты частично поглощают, частично отражают падающий на объект свет. Каждый рецептор сетчатки — как палочка, так и колбочка — содержит пигмент, поглощающий световые раздражители — фотоны — в каком-то участке спектра лучше, чем в других участках. Когда зрительный пигмент рецептора поглощает световой фотон (квант), то пигмент изменяет свою молекулярную форму, за счет чего высвобождается энергия. Она запускает цепь химических реакций, которые приводят к возникновению электрических потенциалов в рецепторах и выделению медиатора в синапсе, соединяющим рецептор и биполярную нервную клетку сетчатки. Измененная под действием света пигментная молекула восстанавливает свою исходную конфигурацию под действием химических механизмов сетчатки.

Сетчатка содержит рецепторы четырех типов — одного типа палочек и трех типов колбочек, каждый из которых содержит свой специфический пигмент.

Пигменты колбочек трех типов имеют пики поглощения в области 430, 530 и 560 нм, поэтому их называют «синим», «зеленым», «красным». Эти названия не точны, поскольку монохроматический свет с обозначенными выше длинами волн не синий, зеленый и красный, а фиолетовый, желто-зеленый и красный. В то же время названия колбочек («синие», «зеленые», «красные») отражают их относительную чувствительность, т.е. способность поглощать свет.

Обозначенные типы колбочек имеют широкие и перекрывающиеся зоны чувствительности, т.е. они реагируют не только на тот или иной «собственный» свет соответствующей длины волны, но и на другие длины волн, характерные для максимальной реакции иных типов колбочек.

Окраска (цвет) объектов воспринимается человеком в соответствии с соотношением трех объективных факторов: цветового тона, насыщенности и светлоты (яркости).

Первая теория цветового зрения была связана с наблюдением Исаака Ньютона (1704) о разложении солнечного света при прохождении через призму. Согласно этой теории, видимый свет зависит от длины волны света, попадающего в глаз. В 1802 г. Томас

Юнг предположил существование в сетчатке трех видов структур как отдельных приемников в фотопическом зрении и чувствительных соответственно к красному, зеленому и фиолетовому (синему) цветам. Герман Гельмгольц принял и отстаивал теорию Юнга, и в истории она известна как теория Юнга — Гельмгольца. И только в 1959 г. Д. Уолд, К. Браун, Э. МакНикол и У. Маркс обнаружили у человека три вида колбочек и три колбочковых пигмента, обуславливающих избирательность по отношению к цвету: 445 — 450 нм (синий); 525 — 535 нм (желтый); 555 — 570 нм (красный). Как известно, трем пигментам соответствуют три типа рецепторов.

Существует также выдвинутая Э. Герингом теория оппонентных процессов в цветовом зрении: при восприятии пар цветов — синий — желтый, красный — зеленый и белый — черный происходят антагонистические нейронные процессы. По Герингу, красный, желтый, зеленый, синий считаются «основными» цветами.

Действительно, монохроматические стимулы из красной области спектра активируют центр рецептивного поля ганглиозных клеток и вызывают торможение на его периферии. Монохроматические стимулы из зеленой части спектра вызывают ответы противоположной направленности. Так же противоположно реагируют ганглиозные клетки сине-желтой системы. Эту теорию подтверждают и психологические данные. В частности, известен феномен наведенного (или индуцированного) цветового контраста. Если смотреть на синее пятно, то в соседних участках поля зрения повышается чувствительность к желтому; восприятие красного повышает чувствительность к зеленому, а восприятие белого — чувствительность к черному.

Теорию Э. Геринга об оппонентных цветах около 100 лет рассматривали как альтернативную трехкомпонентной теории Юнга — Гельмгольца. Физики считали правильной трехкомпонентную теорию, психологи — оппонентную. Оба варианта противоречили данным, накапливающимся с 50-х годов XX в. в исследованиях одиночных клеток сетчатки. В конце концов стало ясно, что представления Юнга — Гельмгольца верны для рецепторного уровня, а идеи Геринга — для последующих уровней зрительной системы. Таким образом, обе теории имеют доказательства в нейрофизиологических и психофизических исследованиях и взаимно дополняют друг друга.

Нарушение восприятия цвета называется цветовой слепотой, или дальтонизмом по имени физика Дальтона, описавшего этот факт на основе собственного опыта. Цветовой слепотой страдают в основном мужчины (около 10 %) в связи с отсутствием определенного гена в X-хромосоме. Врожденные нарушения цветоощущения передаются по наследству как рецессивный признак. Известны три типа нарушений цветового зрения: *протанопия* — отсут-

ствие чувствительности к красному цвету, *дейтеранопия* — отсутствие чувствительности к зеленому цвету и *тританопия* — отсутствие чувствительности к синему цвету. Протанопы воспринимают красный цвет как черный, серый, коричневый, зеленый. Для дейтеранопов затруднительна оценка зеленого цвета и его оттенков, а тританопы не различают желтый и синий цвета, а фиолетовый воспринимают как нечто среднее между синим и черным.

Полная цветовая слепота — монохроматия — встречается редко, при ней резко нарушается световая адаптация, снижается острота зрения. Нарушения цветового зрения связаны с патологией колбочкового аппарата сетчатки глаза.

Вопросами цветового зрения занимались блестящие ученые: Ньютон, Гете, Гельмгольц, Юнг, Геринг и исследователи XX в. Только объединение психофизических и нейрофизиологических методов позволит понять такие явления, как результаты смешения цветов и константность цвета. В то же время следует признать, что биологическое значение цветовосприятия существенно меньше, чем восприятие формы и движения объектов, поскольку цвет может служить одним из механизмов проявления формы объекта и воздействия на эмоциональную сферу человека.

3.2. Движение глаз

Для успешной работы системы распознавания зрительных образов очень важны *движения глаз* (рис. 3.7).

Глаз человека приводится в движение шестью наружными мышцами. Относительно координат головы глаза двигаются горизонтально, вертикально и вокруг своей оси. Движения глаз тесно связаны с регуляцией со стороны вестибулярного аппарата.

Если оба глаза двигаются в одном направлении, такие движения называют *содружественными*. При переводе взгляда с ближней точки на дальнюю осуществляются дивергентные движения. При наклоне головы в сторону наблюдаются небольшие вращательные движения глаз.

Движения глаз регистрируются электроокулографическим методом, основанном на дипольном свойстве глазного яблока. Роговица относительно сетчатки заряжена положительно. Поскольку оптическая и электрическая оси глаза совпадают, то электроокулограмма показывает направление взора. При изменении направления взора меняется угол электрической оси глаза.

При взгляде на любой предмет глаза двигаются от одной точки фиксации к другой быстрыми скачками — *саккадами*. Длительность саккад от 10 до 80 мс, длительность периодов фиксации 150—300 мс. Медленные движения глаз совершаются при слежении за движущимися объектами — *следающие движения* (рис. 3.8).

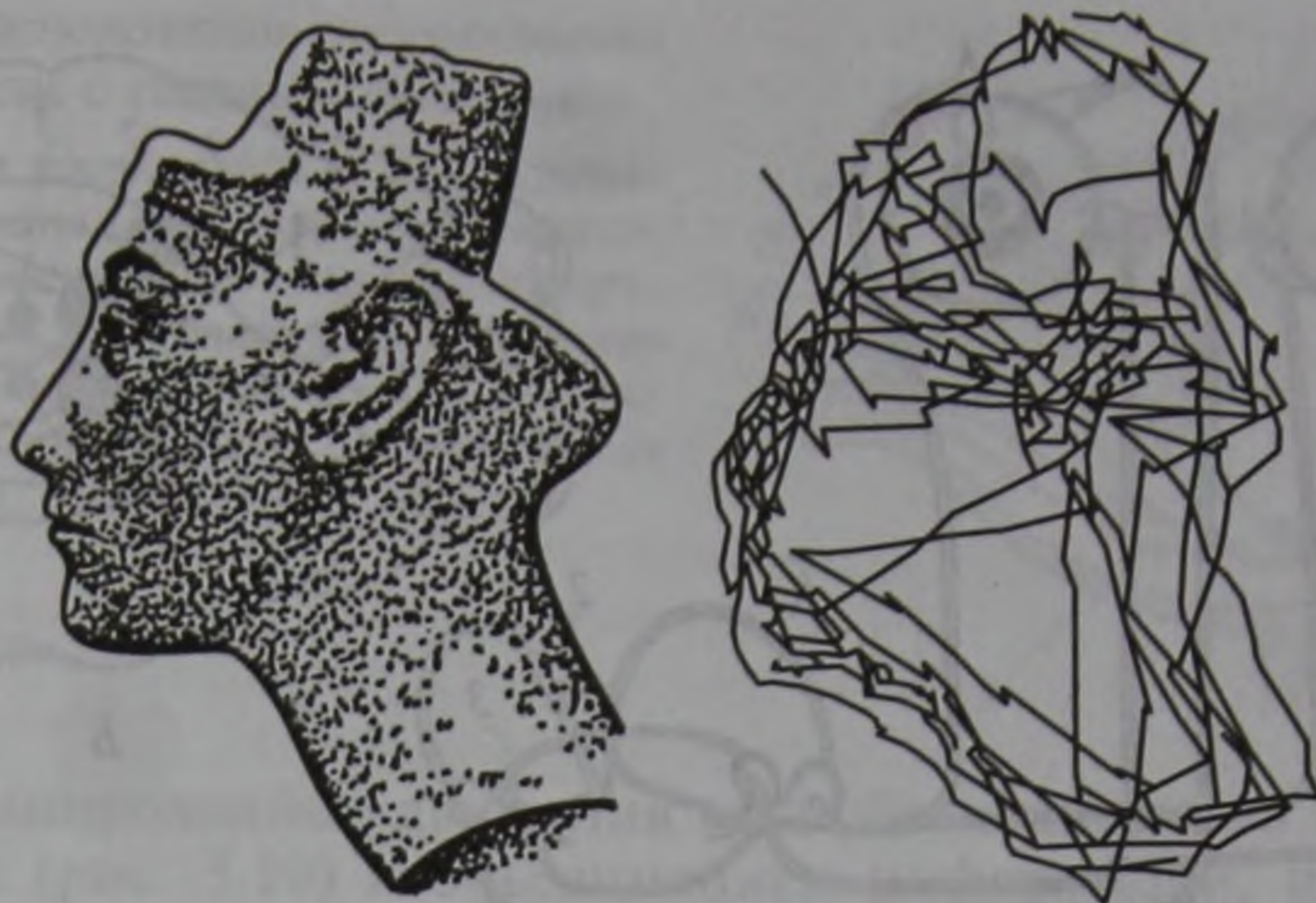


Рис. 3.7. Движения глаз при рассматривании изображения

Движения глаз управляются центрами, которые находятся в области ретикулярной формации мозга и среднего мозга, в верхних буграх четверохолмия и в претектальной области. Все эти подкорковые центры координируются сигналами из зрительной, теменной и лобной коры, ответственными за программирование движений тела и оценку его положения в пространстве. Для наиболее тонкой рецепции глазодвигательных функций весьма существенно влияние мозжечка, сравнивающего тонический и фазный компоненты движения при ориентации в пространстве (рис. 3.9).

В процессе зрительного восприятия, особенно при слежении за движущимся объектом, возникает *оптический нистагм*, вызываемый движущимися оптическими стимулами и состоящий из чередования саккад и медленных следящих движений. Движения глаз имеют огромное значение для восприятия: при неподвижном глазном яблоке восприятие изображения пропадает в связи с распадом пигмента и адаптацией фоторецепторов.

Возникновение патологии в любой из шести наружных глазных мышц, в проводящих путях или центрах иннервации мышц

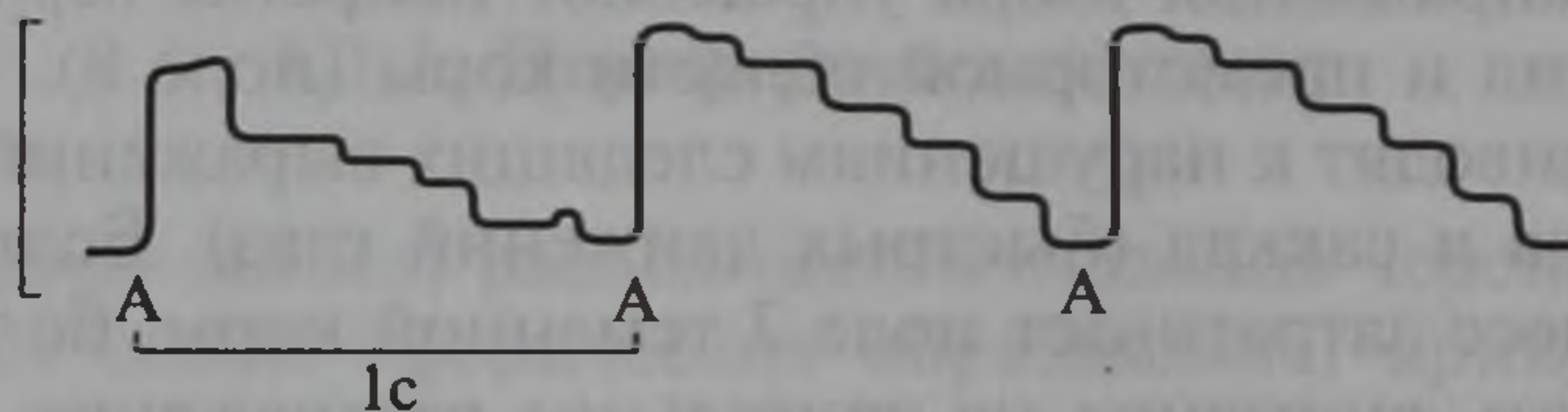


Рис. 3.8. Саккады при чтении текста.

Каждая строчка текста (здесь представлены три) сканируется пятью-шестью мелкими саккадами. Крупные саккады возвращают глаз к началу следующей строки (А, А, А)

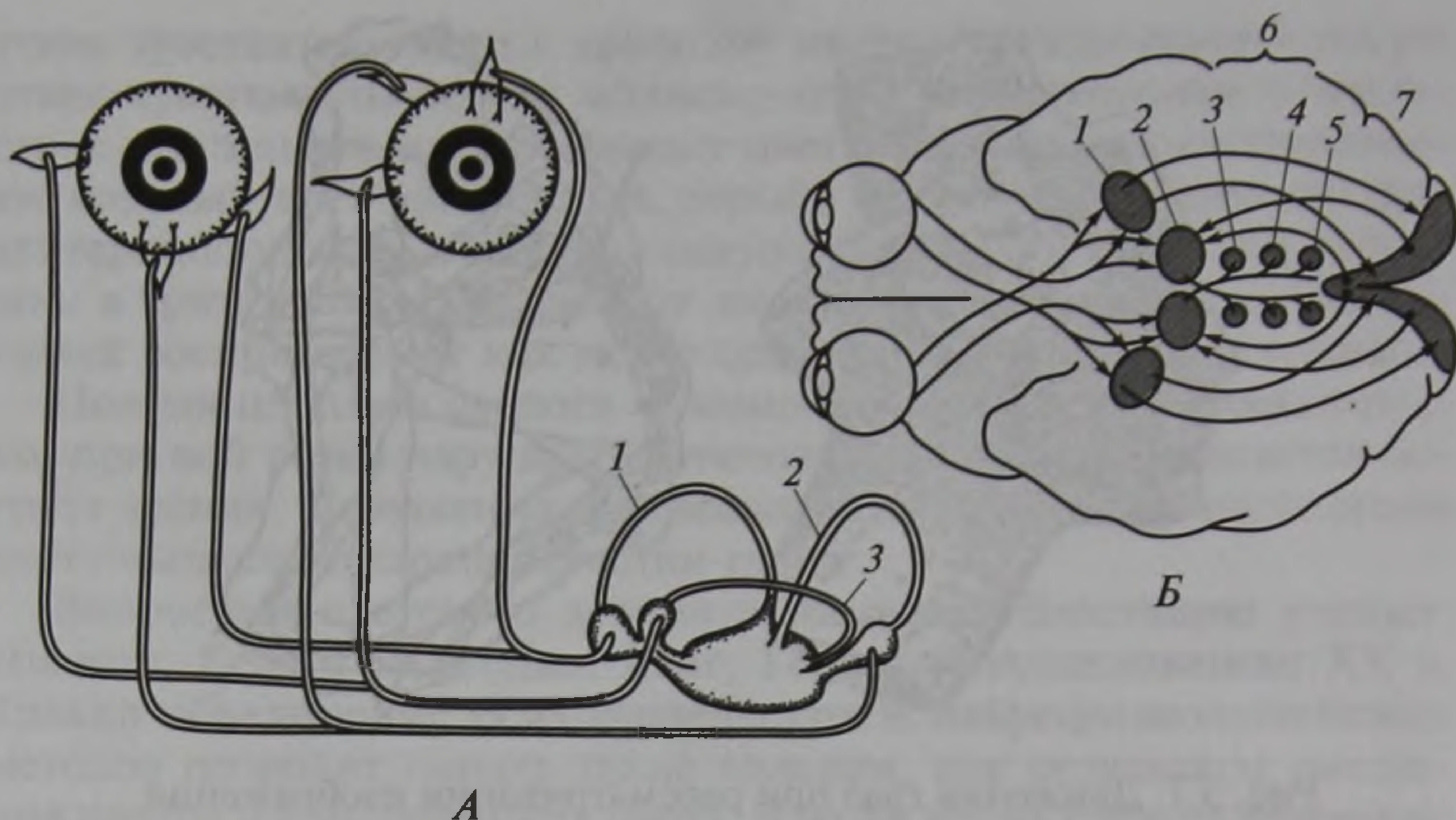


Рис. 3.9. Схема связей наружных мышц глаз и трех полукружных каналов вестибулярной части внутреннего уха (А) и схематическое изображение основных путей регуляции движения глаз, осуществляемых через передние холмы (Б):

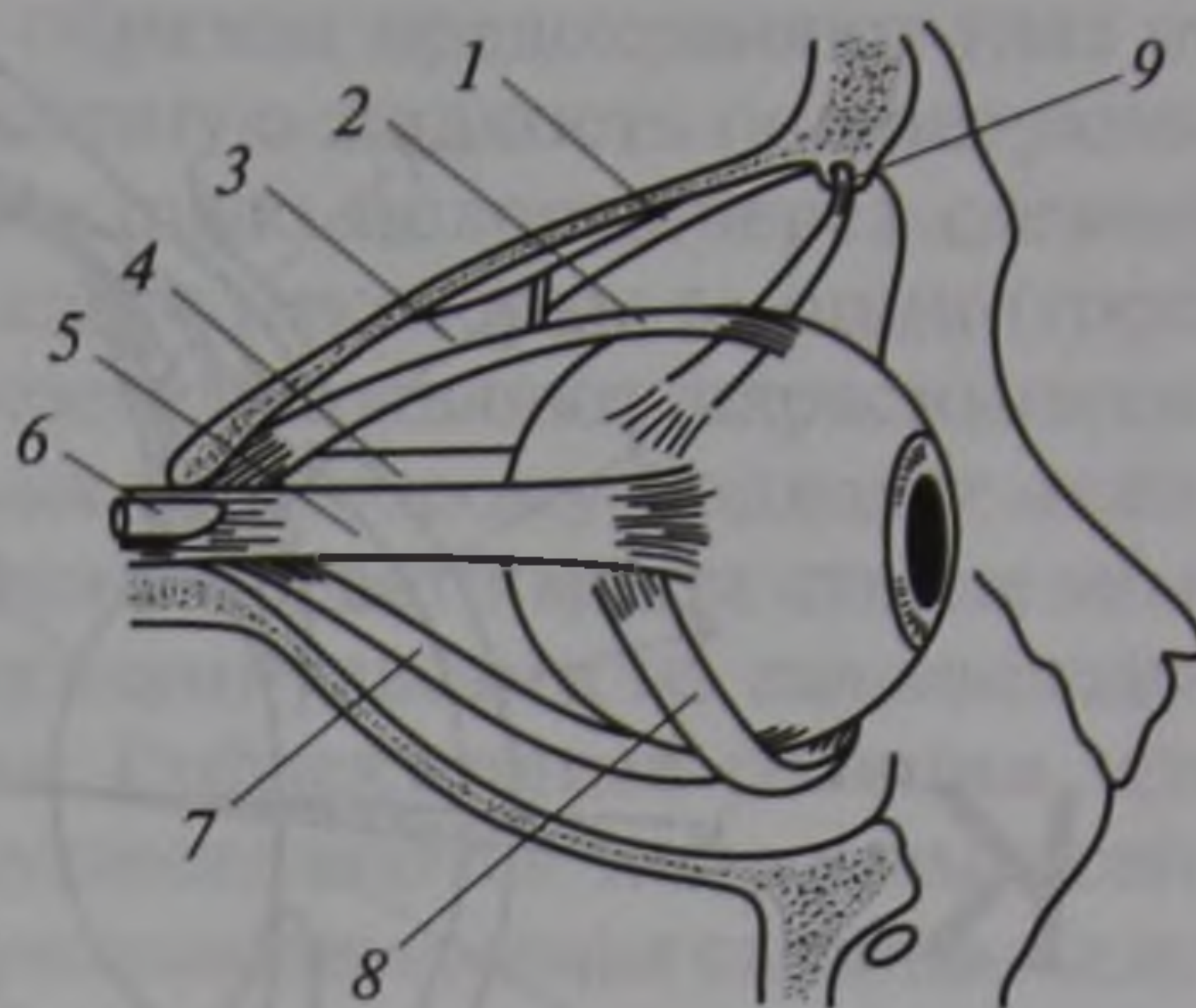
А: 1 — передний; 2 — задний; 3 — горизонтальный каналы; Б: 1 — наружное коленчатое тело; 2 — верхние холмы; 3, 4, 5 — ядра глазодвигательного, блокового и отводящего нервов соответственно, расположенные на уровне среднего мозга (6) и управляющие глазодвигательными мышцами; 7 — зрительная кора

(III, IV и VI пары черепно-мозговых нервов и их ядер в стволе мозга) приводит к двоению изображения при определенном направлении взора.

Горизонтальные движения глаз управляются нейронами, расположенными в ретикулярной формации моста. При патологических процессах, затрагивающих эту зону мозга, возникает паралич горизонтального смещения глаз в сторону очага поражения. Вертикальные движения глаз регулируются нейронами, также расположенными в этой области, но управление глазными мышцами осуществляется из ретикулярной формации среднего мозга, находящейся под передними буграми четверохолмия. Рефлекторным изменением направления взора управляют нейроны верхних бугров четверохолмия и премоторной области коры (поле 8). Поражения мозжечка приводят к нарушениям следящих выражений глаз, фиксации взгляда и саккад (быстрых движений глаз). Если патологический процесс затрагивает поле 7 теменной коры, больной перестает обращать внимание на зрительное раздражение, исходящее из поля зрения, противоположное месту поражения; это так называемое *зрительное игнорирование*. Оно возникает при патологии правого полушария и очень редко встречается при левосторонних поражениях, что важно при диагностике патологических процессов.

Рис. 3.10. Расположение глазных мышц и их связи с глазным яблоком:

1 — верхняя косая мышца; 2 — верхняя прямая мышца; 3 — верхняя мышца, поднимающая веко; 4 — медиальная прямая мышца; 5 — латеральная прямая мышца; 6 — зрительный нерв; 7 — нижняя прямая мышца; 8 — нижняя косая мышца; 9 — блоковая мышца



Координированные движения глаз обеспечиваются глазными мышцами (рис. 3.10) и объединением информации, идущей от обоих глаз в центры мозга. Особое значение для восприятия и координации движения играют нейроны переднего двухолмия. Они организованы в колонки, которые воспринимают сигналы, поступающие от одних и тех же участков полей зрения: активность нейронов этого отдела мозга, на которые конвергирует импульсация от правого и левого глаза, является пусковым механизмом для глазодвигательных нейронов. В коре обнаружены также колонки, связанные не только со зрительным восприятием, но и с сенсорной интеграцией. В клетках колонок (кроме IV слоя) влияние одного глаза превалирует над влиянием другого. Пути от каждого глаза подходят к чередующимся колонкам «глазодоминантности», расположенным на расстоянии 0,1 мм друг от друга.

На высших уровнях зрительной системы параллельно функционируют две системы анализа: одна определяет место предмета в пространстве, другая описывает его признаки. Конечные результаты параллельных процессов интегрируются, и возникает законченный зрительный образ внешнего предметного мира.

3.3. Структурно-функциональная организация зрительной системы

3.3.1. Периферический отдел

Глаз (*глазное яблоко*) расположен в глазнице черепа и снаружи представляет собой сферическое образование, прикрытое верхним веком и состоящее из склеры, конъюнктивы, роговицы, радужной оболочки (рис. 3.11). Веки, ресницы и слезная жидкость являются защитными структурами глаза.

Склера состоит из соединительной ткани белого цвета, окружающей глазное яблоко. Иногда на склере глаз ближе к внутрен-

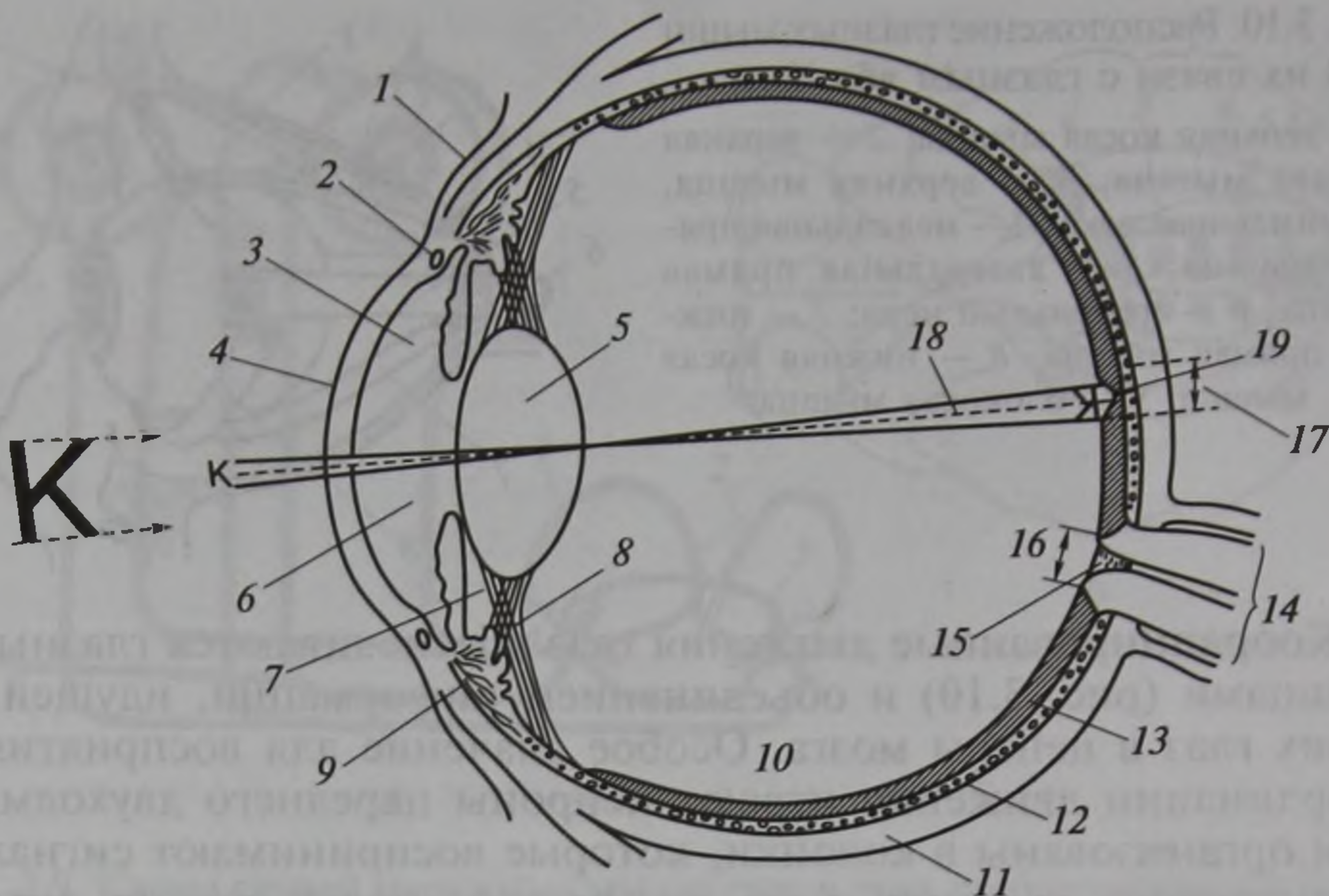


Рис. 3.11. Схема строения глаза человека:

1 — конъюнктура; 2 — слезный канал; 3 — радужная оболочка; 4 — роговица; 5 — хрусталик; 6 — передняя камера; 7 — задняя камера; 8 — волокна пояски; 9 — ресничная мышца; 10 — стекловидное тело; 11 — склера; 12 — сосудистая оболочка; 13 — сетчатка; 14 — зрительный нерв; 15 — решетчатая пластинка; 16 — сосок зрительного нерва; 17 — желтое пятно; 18 — зрительная ось; 19 — центральная ямка

нему углу глаза образуются желтоватые выпуклости, называемые *пингвекулами*. Они представляют собой отложения белка и жира, которые не мешают зрению и не требуют лечения. *Конъюнктура* — прозрачная ткань, снабженная кровеносными сосудами, которая на переднем полюсе глаза соединяется с роговицей. При воспалении конъюнктивы (*конъюнктивите*) сосуды расширяются и глаз выглядит красным. Конъюнктивит появляется в результате инфекции, аллергии или внешних раздражителей. *Роговица* представляет собой прозрачное защитное и первое на пути света наружное оптическое образование, кривизна поверхности которого определяет особенности преломления светового пучка.

В конъюнктиве и роговице находится множество *механорецепторов*, связанных с волокнами *тройничного нерва*, очень чувствительных к прикосновениям.

Роговица и конъюнктура покрыты тонкой пленкой *слезной жидкости*, которая постоянно образуется в слезных железах, расположенных в височной части глазницы. Протоки слезных желез заканчиваются в конъюнктиве над наружным углом глаза. Слезы по составу близки к ультрафильтрату крови. Они улучшают оптические свойства роговицы, защищая глаз от высыхания, разрушают бактерии благодаря действию ферментов с бактерицидными

ми свойствами (лизоцим) и таким образом предохраняют глаз от инфекции. Мигание распределяет слезную жидкость по поверхности глаза, ее излишки стекают в носовую полость через *слезный проток*. Выделение слезы сопровождается некоторыми эмоциями (горе, радость). Секретцией слезной жидкости управляют парасимпатические нейроны *крылонебного ганглия*, к которому подходят аксоны нейронов, тела которых находятся в области моста ствола мозга. Те, в свою очередь, возбуждаются импульсами из *гипоталамуса* и структур *лимбической системы*. Рефлекторные реакции при раздражении механорецепторов осуществляются нейронами сенсорного тройничного ядра. *Симпатическая иннервация* слезных желез подавляет их секрецию, которая осуществляется нейронами *верхнего шейного ганглия*.

3.3.2. Оптика глаза

Оптическая система глаза называется *диоптрическим аппаратом*. Он представляет собой неточно центрированную систему линз и проводящих свет сред, формирующих на сетчатке перевернутое и уменьшенное изображение окружающего мира. Роговица — самая первая наружная структура диоптрического аппарата глаза. Позади роговицы находится *радужная оболочка*, цвет которой зависит от пигментации составляющих ее клеток и их распределения. Между роговицей и радужной оболочкой расположена *передняя камера глаза*, заполненная жидкостью — *водянистой влагой*. В центре радужной оболочки имеется *зрачок* круглой формы, пропускающий внутрь глаза свет после его прохождения через роговицу (см. рис. 3.11).

Размер зрачка зависит от освещенности. При снижении освещенности зрачки расширяются, при увеличении — суживаются. Контроль за изменениями размера зрачка осуществляется автоматически нервными волокнами, заканчивающимися в мускулатуре радужной оболочки. Круговая мышца, суживающая зрачок, — *сфинктер* — иннервируется *парасимпатическими* волокнами, выходящими из ресничных ганглиев, расположенных позади глаза.

В среднем мозге находятся ядра Эффенгера-Вестфала (парасимпатическая часть глазодвигательного ядра ствола мозга), управляющие зрачково-двигательными реакциями. Они направляются к ресничному ганглию в составе глазодвигательного нерва. Радиальная мышца, расширяющая зрачок, — *дилатор* — иннервируется *симпатическими* волокнами ресничного нерва, исходящими из верхнего шейного симпатического ганглия. Они возбуждаются нейронами симпатического спинального центра, расположенного на уровне восьмого шейного и первого — второго грудных сегментов спинного мозга.

Изменения диаметра зрачка регулируют интенсивность светового раздражения потока, поступающего к сетчатке, в 16—17 раз (диапазон интенсивности света изменяется в 16 млрд раз). Реакция расширения зрачка до максимального размера (7,5 мм) очень медленная: она длится около 5 мин. Максимальное сокращение диаметра зрачка до 1,8 мм достигается быстрее — всего за 5 с. Это значит, что основная функция зрачка состоит не только в регуляции интенсивности проходящего внутрь глаза света вообще, но и в том, чтобы пропускать лишь тот свет, который проходит через центральную часть хрусталика, где фокусировка наиболее точная. Сужение зрачка направлено на сохранение наиболее оптимальной при данных условиях освещенности глубины резкости.

Диаметр зрачка зависит также от расстояния до рассматриваемого объекта. При переводе взора с далеко расположенного предмета на близко расположенный зрачок суживается, при этом оси глаз сходятся (конвергируют). Эта реакция зрачка называется *реакцией конвергенции*. Если освещать только один глаз, а второй закрыть, то сужением реагируют оба зрачка. Сокращение зрачка освещенного глаза — *прямая* реакция на свет, а закрытого от освещения глаза — *содружественная* реакция.

Диаметр зрачка и его реакции на свет имеют важное диагностическое значение. Их изменения позволяют выявить поражение глазодвигательной области ствола мозга, шейного отдела спинного мозга, ядер автономной нервной системы, регулирующих зрачковые реакции, а также патологию сетчатки и зрительного нерва.

Позади радужной оболочки расположены хрусталик и *задняя камера глаза*, так же как и передняя камера, заполненная оптически прозрачной жидкостью — *водянистой влагой*. Хрусталик — двояковыпуклая линза, находящаяся в сумке, волокна которой (циннова, или ресничная связка) соединены с ресничными мышцами (ресничным телом) и наружным сосудистым слоем сетчатки. В зависимости от расстояния между глазом и объектом хрусталик может становиться более плоским или более выпуклым. Изменение кривизны хрусталика (преимущественно его передней поверхности) называется *аккомодацией*. Внутри глаза, позади хрусталика, на пути света находится *стекловидное тело*. Оно представляет собой коллоидный раствор гиалуроновой кислоты во внеклеточной жидкости и оптически прозрачно. Стекловидное тело и водянистая влага передней и задней камер глаза поддерживают форму глазного яблока. Лучи света, пройдя через оптические среды глаза, попадают на *сетчатку*.

Кривизна хрусталика зависит от его упругости и тех сил, которые действуют на его сумку. Упругие силы, развиваемые склерой, сосудистой оболочкой и ресничным телом, действуют на сумку через волокна ресничного пояска, которые сумку поддер-

живают. Ресничное тело содержит эпителиальные структуры, секретирующие водянистую влагу, и мышечные волокна (ресничная мышца), способные сокращаться. Когда натяжение волокон сумки увеличивается, например при расслаблении ресничной мышцы или за счет механического напряжения склеры, хрусталик растягивается и уплощается. Если ресничная мышца сокращается, то возникает противодействие упругим силам, влияющим на натяжение сумки, которая уменьшается, а кривизна хрусталика и его преломляющая сила увеличиваются. При расслаблении ресничной мышцы кривизна хрусталика и его преломляющая сила уменьшаются. Эта мышца иннервируется парасимпатическими волокнами, входящими в систему глазодвигательного нерва.

Между сетчаткой и склерой сосредоточена *сосудистая оболочка* глаза. Она представляет собой сеть кровеносных сосудов, питающих те части сетчатки, которые примыкают к склере. Части сетчатки, граничащие со стекловидным телом, получают кровоснабжение от центральной артерии сетчатки, которая проходит в глаз через сосок зрительного нерва (рис. 3.12).

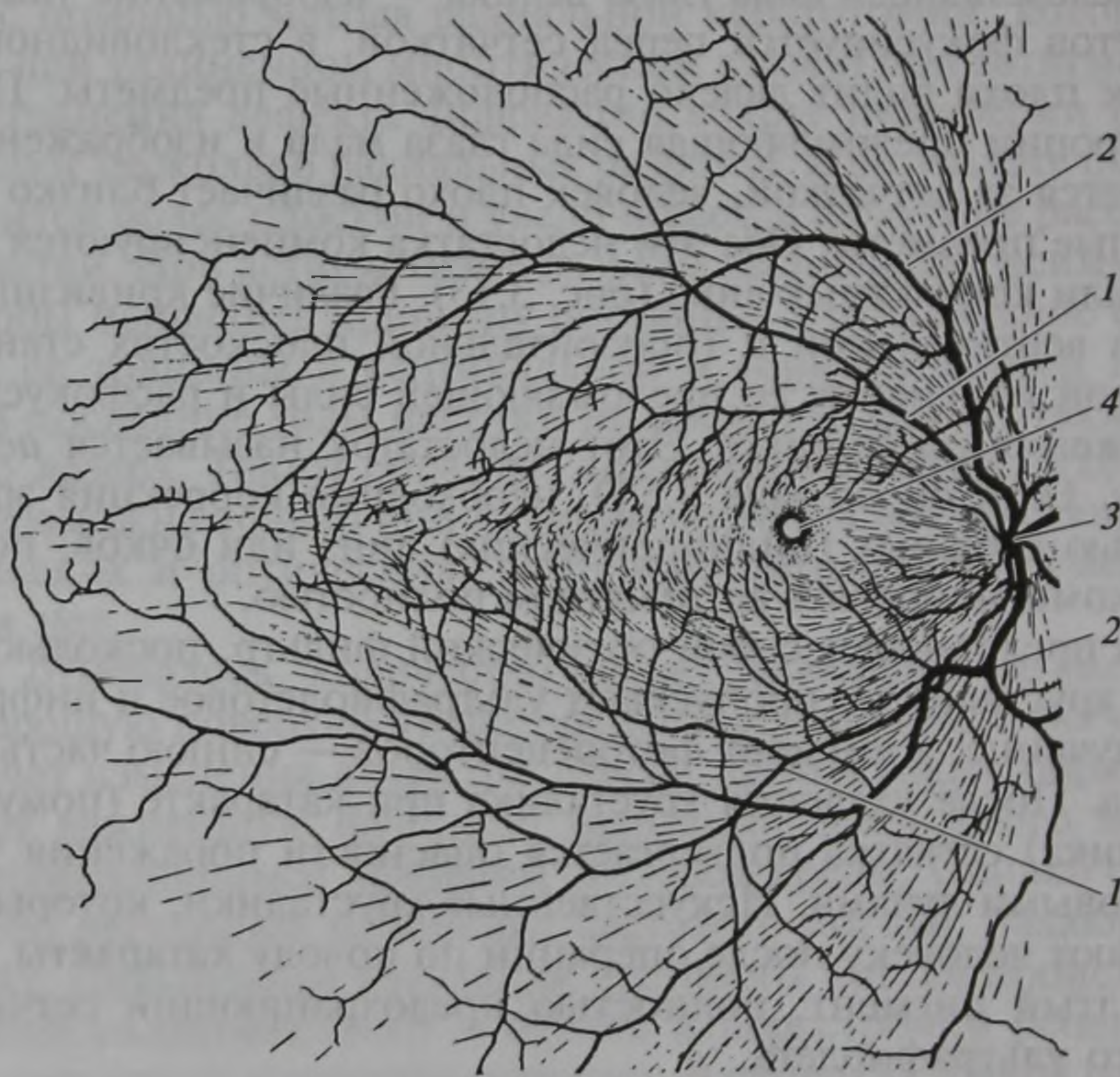


Рис. 3.12. Дно глаза человека.

Артерии (1) и вены (2) глазного яблока видны в области диска зрительного нерва (3), недалеко от которого находится центральная ямка сетчатки (4)

3.3.3. Регуляция и коррекция в оптической системе глаза

В норме размер глаза и степень преломления оптических сред (преломляющая сила, или рефракция) варьируют в очень малых пределах.

Рефракция выражается в *диоптриях* (D) и связана с фокусным расстоянием оптической системы глаза. Одна диоптрия равна преломляющей силе линзы, обратно пропорциональной фокусному расстоянию ($1/f$) хрусталика, выраженному в метрах.

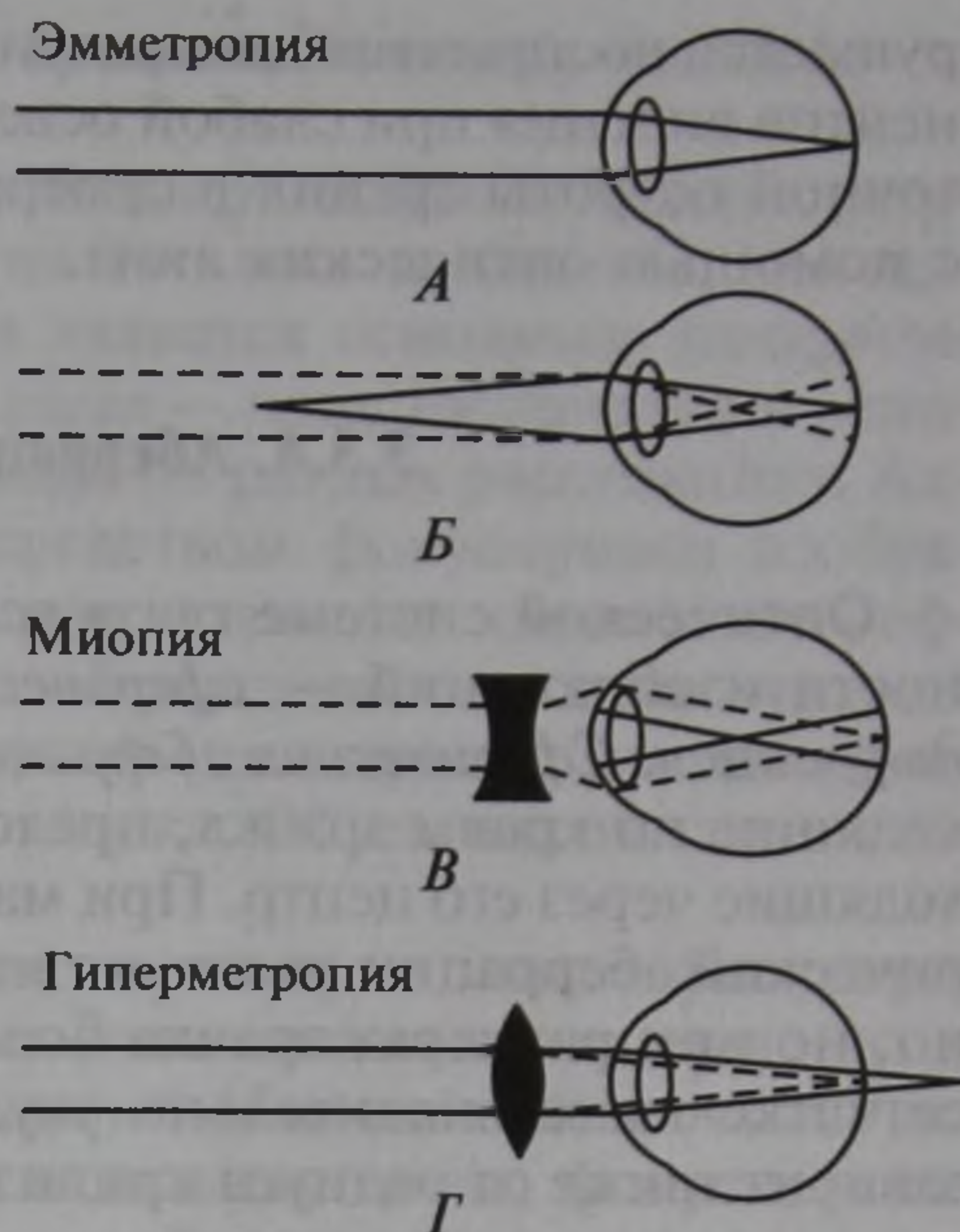
Преломляющая сила (рефракция) роговицы колеблется в пределах 38—46 D, хрусталика — 13—26 D, общая преломляющая сила глаза (роговица плюс хрусталик) составляет 51—72 D. Длина оси глаза индивидуальна и у разных людей колеблется в пределах 19—30 мм. Рефракция глаза без каких-либо аномалий минимальна (около 50 D) при рассматривании далеко расположенных объектов и максимальна (около 70 D) при рассматривании близко расположенных объектов. Отклонения в длине оси глаза, как и аномалии рефракции роговицы или хрусталика, приводят к изменению фокусного расстояния, в результате чего возникают миопия (близорукость) или гиперметропия (дальнозоркость). При миопии преломляющая сила глаза велика — изображение удаленных предметов фокусируется перед сетчаткой, в стекловидном теле, человек плохо видит далеко расположенные предметы. При гиперметропии преломляющая сила глаза мала и изображение фокусируется за сетчаткой, человек плохо различает близко расположенные предметы. Оба эти недостатка компенсируются за счет очков или контактных линз (рис. 3.13). Различие кривизны роговицы в вертикальной и горизонтальной плоскостях становится причиной изменения ее преломляющей силы и расфокусировки изображения на сетчатке. Этот недостаток называется *астигматизмом*. Если он больше 0,5 D, необходима коррекция зрения с помощью сложных (цилиндрических) линз или очков, позволяющих компенсировать астигматизм полностью.

Глаз представляет собой оптический фильтр, поскольку роговица и хрусталик не пропускают ультрафиолетовое и инфракрасное излучение, а пигмент фоторецепторов — синюю часть спектра света. После удаления хрусталика при катаракте (помутнение хрусталика) сетчатка подвергается опасности поражения ультрафиолетовыми лучами. Искусственные хрусталики, которые устанавливают человеку после операции по поводу катаракты, содержат желтый пигмент, полностью предохраняющий сетчатку от вредного ультрафиолета.

Преломляющая сила глаза существенно зависит от радиуса кривизны роговицы, который определяется упругостью роговицы и внутриглазным давлением. Если давление постоянно и не повышено, то, изменяя упругость роговицы, можно менять реф-

Рис. 3.13. Аккомодация глаза, ее нарушения и их коррекция с помощью линз:

А — нормальная аккомодация глаза — эмметропия; лучи от дальнего источника фокусируются точно на сетчатку; *Б* — близорукость (миопия) выражается в фокусировке изображения далеко расположенного предмета перед сетчаткой, а близко расположенный предмет фокусируется на сетчатке благодаря аккомодации; *В* — при миопии для фокусировки дальних предметов на сетчатке требуется коррекция с помощью двояковогнутых линз; *Г* — гиперметропия (дальнозоркость) выражается в фокусировке изображения позади сетчатки, требуется коррекция с помощью двояковыпуклых линз



ракцию глаза. Это используют хирурги для коррекции близорукости с помощью метода радиальной кератотомии, которая помогает при удлинённом миоптическом глазе и при астигматизме. Для устранения дефекта дифракции вокруг периферии роговицы делают несколько радиальных разрезов. В результате роговица становится более плоской и увеличивается фокусное расстояние до сетчатки. При астигматизме разрезы располагают асимметрично, чтобы исправить кривизну роговицы, неправильное соотношение ее толщины в вертикальной и горизонтальной плоскостях. В последние годы насечки на роговице делают также с помощью лазера. Таким образом, компенсация недостатков роговицы возможна только при помощи внешних воздействий — хирургических и оптических, внутрисистемных механизмов коррекции нет.

Как отмечалось, количество света, падающего на световоспринимающую поверхность фоторецепторов сетчатки, регулируется за счет изменения диаметра зрачка. Зрачок таким образом выполняет важнейшую функцию адаптации зрительного восприятия к изменяющимся условиям световой среды. Однако он лишь частично регулирует изменение светового потока, падающего на сетчатку. Дальнейшая регуляция светового потока происходит за счет свойств пигментного эпителия и перестройки рецептивных полей клеточных элементов сетчатки. В сумерках зрачок расширен и острота зрения падает, особенно у лиц, имеющих миопическую рефракцию. Механизм «сумеречной близорукости» связан с тем, что расширение зрачка увеличивает неравномерность преломления световых лучей (сферическая аберрация глаза). При этом на-

рушается восприятие контрастности и яркости — главных компонентов видения при слабой освещенности. Компенсация недостаточной остроты зрения в сумерках при миопии возможна только с помощью оптических линз.

3.3.4. Аберрация и дифракция

Оптической системе глаза всегда присущи некоторые погрешности изображений — *сферическая* и *хроматическая аберрация* и *дифракция*. *Сферическая аберрация* обусловлена тем, что лучи, проходящие по краям зрачка, преломляются сильнее, чем лучи, проходящие через его центр. При малых размерах зрачка влияние сферической аберрации на качество восприятия объекта незначительно, но при размерах зрачка более 4 мм качество изображения на сетчатке глаза значительно ухудшается. Сферическая аберрация зависит также от радиуса кривизны хрусталика, увеличиваясь, как правило, с ростом его кривизны, что особенно выражено при близорукости, вызванной спазмом аккомодации.

Хроматическая аберрация — это свойство оптической системы глаза, связанное с различными показателями преломления его прозрачных сред в зависимости от длины световой волны: падающий на хрусталик параллельный пучок белого света фокусируется не в одной, а в нескольких точках сетчатки. Лучи из середины спектра белого света образуют четкое изображение в центре сетчатки, тогда как красные лучи (длинные волны) собираются в точке, лежащей за сетчаткой, а фокус синих лучей (короткие волны) располагается перед сетчаткой. Величина хроматической аберрации для крайних длин волн видимого спектра в среднем составляет 1,3 D. Хроматическая аберрация мало влияет на остроту зрения, что объясняется хорошей чувствительностью глаза к узкой области светового спектра при обычных условиях освещения.

Дифракция — это нарушение прямолинейного распространения света, наблюдающееся при прохождении световых пучков мимо краев предмета. Изображение точечного источника света на сетчатке имеет вид кружка с диаметром, равным $\lambda \cdot f/d$, где d — диаметр зрачка, f — фокусное расстояние, а λ — длина волны. Следовательно, чем больше диаметр зрачка, тем меньше пятно светорассеяния и тем больше резкость изображения. Таким образом, размер зрачка определяет качество изображения на сетчатке при условии правильной фокусировки: при широком зрачке изображение ухудшается в результате аберрации, а при узком — за счет дифракции. Сосуществование аберрации и дифракции обеспечивает максимальную остроту зрения и минимальное искажение изображений при разных условиях освещенности.

3.3.5. Аккомодация глаза и ее приспособительное значение

Хрусталик глаза за счет изменения кривизны позволяет регулировать резкость изображений на сетчатке предметов, находящихся на разном расстоянии. Он является основным аппаратом аккомодации глаза. *Аккомодация глаза* — приспособление к ясному видению предметов, находящихся на разных расстояниях. Аккомодация глаза реализуется посредством фокусировки изображения на сетчатке благодаря непроизвольному изменению рефракции глаза. Аккомодация глаза обеспечивается согласованной работой трех элементов — ресничной (цилиарной) мышцы, ресничной (цинновой) связки и хрусталика. Объем аккомодации измеряется в диоптриях.

Пределы удаленности объектов, на которые может фокусироваться глаз, т. е. в пределах которых возможна аккомодация, называются *дальней (дальнейшей) и ближней (ближайшей) точками ясного зрения*. Для нормального глаза дальняя точка, фокусируемая без усилий, лежит в бесконечности, а ближняя — на расстоянии, зависящем от «возраста» нормального глаза. У пожилых людей пределы аккомодации сужаются. Как уже отмечалось, возрастное состояние глаз, связанное с потерей эластичности хрусталика, называется *пресбиопией*. Максимальный объем аккомодации соответствует возрасту 10 лет и составляет в среднем 14 D, а для 20 — 30 лет — 8 D. С возрастом объем аккомодации убывает почти по линейной зависимости в связи с потерей упругости и эластичности всех трех элементов аппарата аккомодации. После 65 лет объем аккомодации практически равен нулю.

Аккомодация хрусталика иногда оказывается недостаточной, чтобы спроецировать изображение точно на сетчатку. Аккомодацию и ее нарушения демонстрирует рис. 3.13. Если расстояние между хрусталиком и сетчаткой больше, чем фокусное расстояние хрусталика, т. е. если глазное яблоко длинное, то возникает *близорукость* (миопия). Если сетчатка расположена слишком близко к хрусталику и фокусировка хороша только при рассматривании далеко расположенных предметов, возникает *дальнозоркость* (гиперметропия). Близорукость и дальнозоркость корректируют очками с вогнутыми и выпуклыми линзами соответственно. Для их исправления используют также контактные линзы, которые, плавая в слезной жидкости над роговицей, компенсируют ее отклонения от правильной формы. Итак, *оптическая система* глаз обеспечивает фокусировку изображения на рецепторной поверхности сетчатки. *Диоптрический аппарат*, состоящий из систем линз, передает на сетчатку уменьшенное и перевернутое изображение предметов.

Диапазон аккомодации хрусталика — изменение преломляющей силы в диоптриях при фиксации объекта вдали от глаза

(«в бесконечности») и в наиболее ближней точке, в которой еще сохраняется ясное видение. В молодом возрасте этот диапазон максимальный, с возрастом он уменьшается.

Снижение объема аккомодации корректируется с помощью собирающих линз, усиливающих рефракцию глаза. Возможность аккомодации зависит от освещенности и функционального состояния организма: ухудшение наблюдается при слабом свете, утомлении, большой физической нагрузке, при стрессе, гипоксии и т.д.

Перенапряжение зрения в процессе учебы или работы также приводит к изменениям аккомодации. Например, если человек с нормальным зрением, а тем более со скрытой и некорректированной гиперметропией вынужден выполнять зрительную работу на близком расстоянии от объектов и таким образом излишне напрягать аккомодационный аппарат, у него может развиваться патологическое состояние — *спазм аккомодации*. Это снижение способности компенсации четкости изображения на сетчатке за счет неправильной функции всех трех или одного-двух элементов глаза — ресничной (цилиарной) мышцы, ресничной связки, входящей в состав пояска и хрусталика (рис. 3.14). Чтобы устранить этот спазм, требуется разгрузка аккомодационного аппарата, например атропинизация глаза или специальные тренировочные упражнения для глаз. С помощью тренировки можно задержать раз-

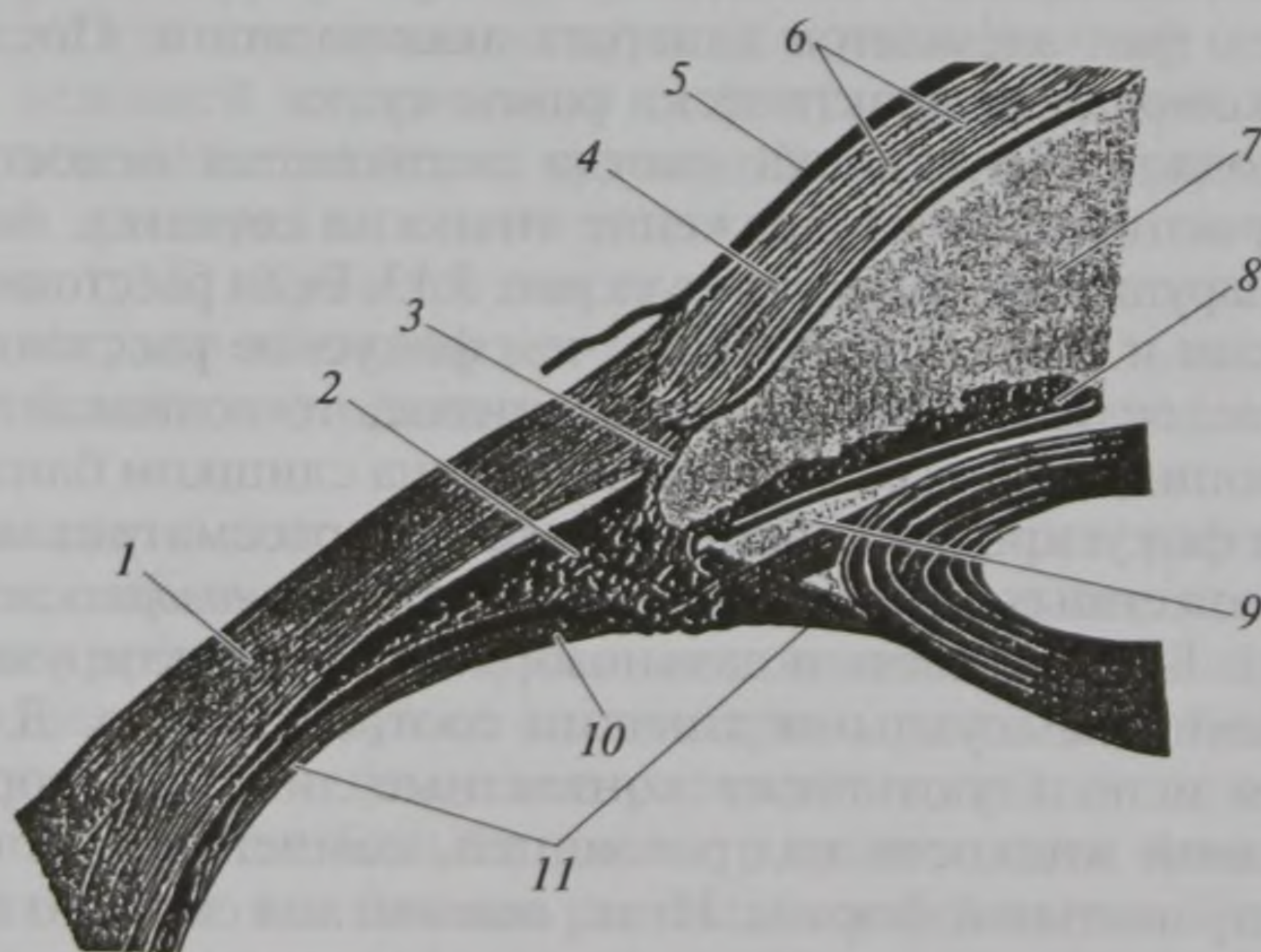


Рис. 3.14. Схема строения передней части глаза в области соединения роговицы и склеры (лимба), ресничного (цилиарного) тела и хрусталика: 1 — склера; 2 — ресничный эпителий; 3 — шлемов канал; 4 — лимб; 5 — конъюнктивa; 6 — роговица; 7 — передняя камера; 8 — сфинктер зрачка; 9 — задняя камера; 10 — цилиарная мышца; 11 — волокна пояска

витие спазма аккомодации в самой начальной стадии. Поэтому упражнения для глаз особенно полезны для детей. При длительном спазме нарушения зрения с помощью тренировки устраняются с трудом и лишь частично и в конечном счете нередко требуется оптическая коррекция.

3.3.6. Внутриглазное давление

Водянистая влага, заполняющая переднюю и заднюю камеры глаза, — продукт секреции *ресничного* (цилиарного) *тела*, которое выполняет две функции — сократительную и секреторную (см. рис. 3.14). Сократительная функция обеспечивает аккомодацию хрусталика и осуществляется гладкими мышечными волокнами, ориентированными радиально, по окружности и вертикально сверху вниз. Секреторная функция реализуется секреторными клетками, также составляющими часть ресничного тела. Из кровеносных капилляров, снабжающих ресничное тело, постоянно происходит ультрафильтрация плазмы крови в межклеточное пространство, откуда ультрафильтрат поступает в эпителиальные клетки ресничного тела, а они секретируют водянистую влагу в заднюю камеру глаза. Из задней камеры водянистая влага протекает в переднюю камеру, а оттуда в венозную систему через трабекулярную сеть, находящуюся у места соединения радужной оболочки и роговицы, а также через шлемов канал. Если количество секретируемой и отводимой водянистой влаги в единицу времени одинаково, то внутриглазное давление нормально и постоянно. Если скорость секреции водянистой влаги превышает скорость ее отведения, внутриглазное давление повышается, что приводит к развитию *глаукомы*. При глаукоме страдает роговица и ухудшается кровоснабжение волокон зрительного нерва, а при резком повышении внутриглазного давления в сетчатке нарушается кровоток.

3.4. Сетчатка и механизм рецепции света

С нейроанатомической точки зрения *сетчатка* — высокоорганизованная слоистая структура, объединяющая рецепторы и нейроны (рис. 3.15). Ее называют даже «мозгом, вынесенным на периферию».

Фоторецепторные клетки — *палочки* и *колбочки* — расположены в пигментном слое, содержащем также эпителиальные пигментные клетки, наиболее удаленном от хрусталика и пучка падающего света. Фоторецепторы расположены таким образом, что их светочувствительные концы спрятаны в промежутках между сильно пигментированными эпителиальными клетками. Эпители-

альные пигментные клетки участвуют в метаболизме фоторецепторов и синтезе зрительных пигментов.

Палочки и колбочки отличаются как структурно (рис. 3.16), так и функционально. Оба типа рецепторов имеют наружный сегмент, состоящий у палочек из множества мембранных дисков, а у колбочек из мембранных складок. Наружный сегмент узким перешейком соединяется с остальной частью клетки, где находятся митохондрии и ядро, принимающие участие в энергетических процессах при действии света. Зрительные пигменты расположены в наружном сегменте палочек и колбочек.

В глазу человека около 6 млн колбочек и 120 млн палочек — всего около 130 млн фоторецепторов. Палочка в 500 раз чувствительнее к свету, чем колбочка, но не реагирует на свет с разной длиной волны, т.е. она нецветочувствительна. Плотность колбочек наиболее высока в центре сетчатки и падает к периферии.

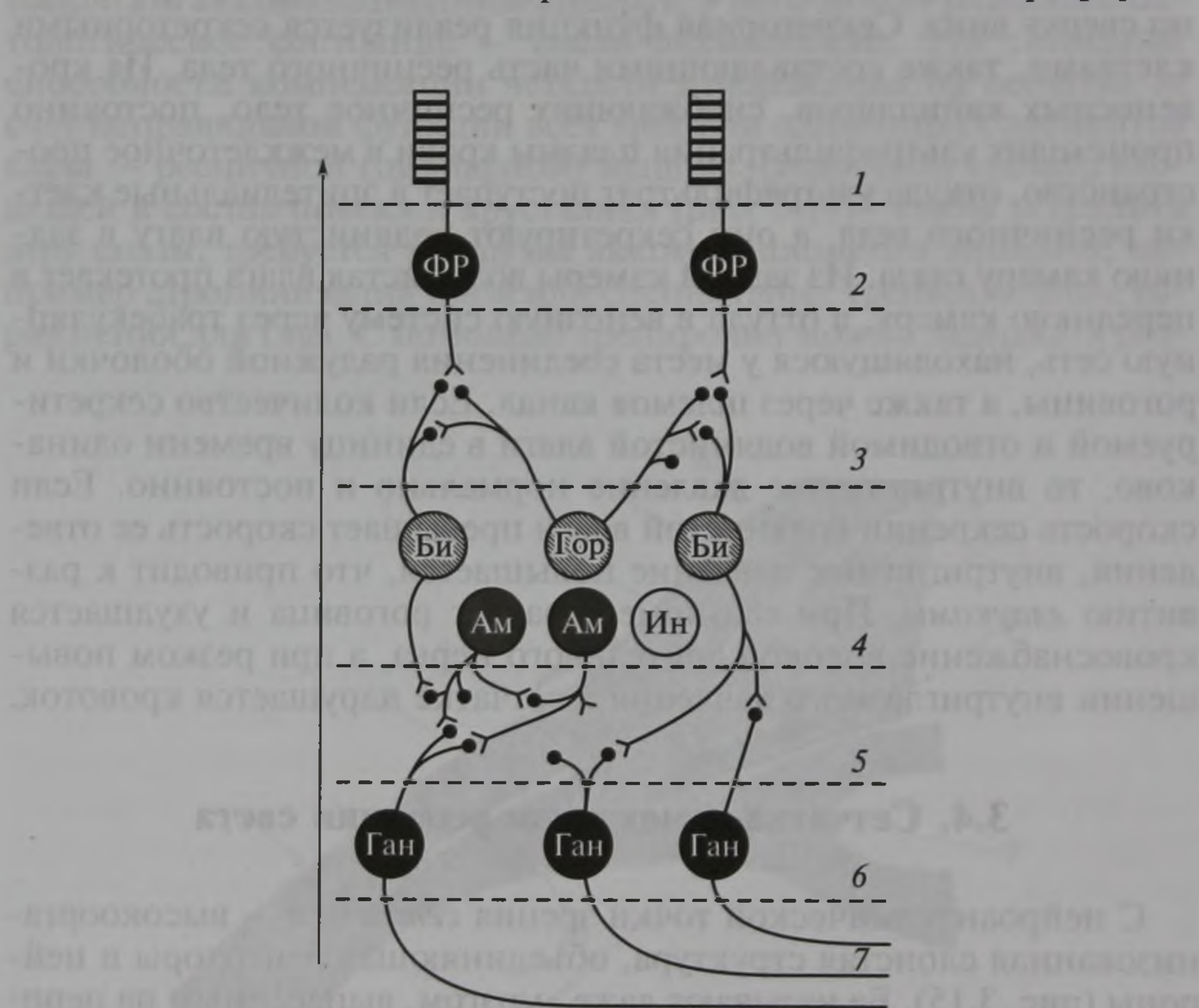
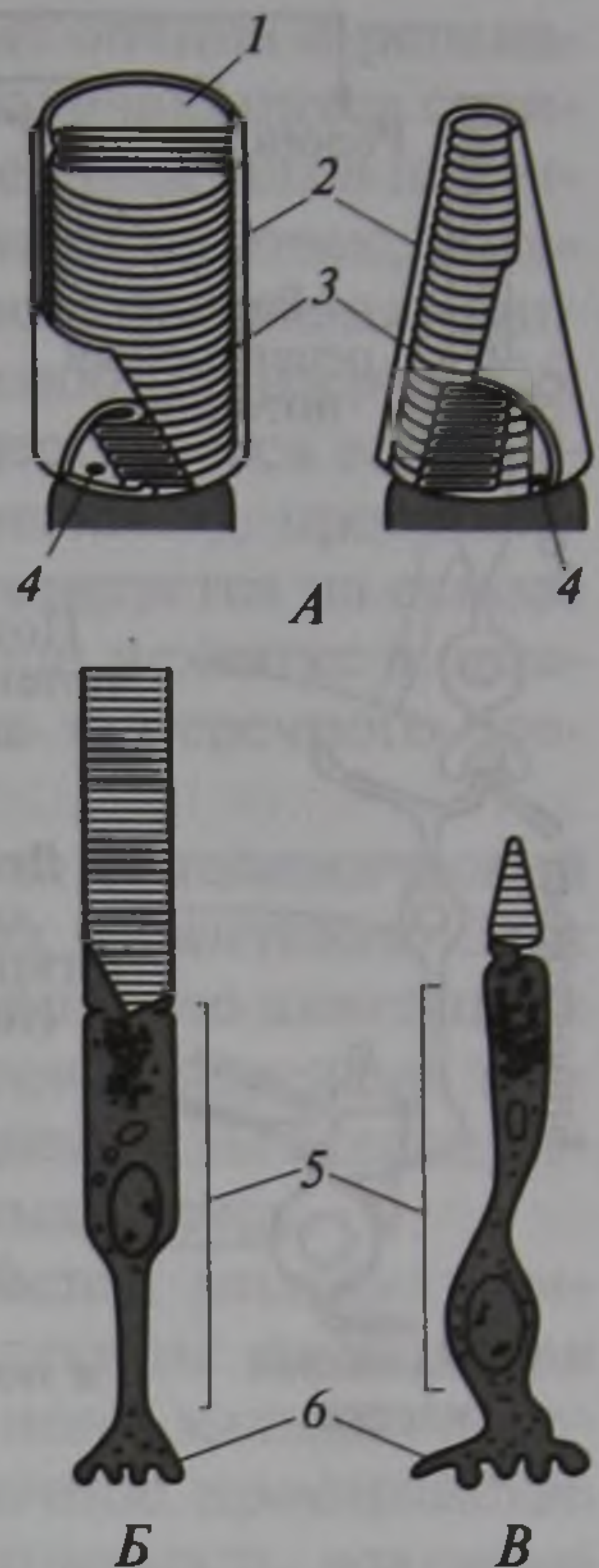


Рис. 3.15. Схема нейронной сети сетчатки:

ФР — фоторецепторы; Би — биполярные клетки; Гор — горизонтальные клетки; Ам — амакриновые клетки; Ин — интерплексиформные клетки; Ган — ганглиозные клетки; 1 — рецепторный слой; 2 — наружный ядерный слой; 3 — наружный сетчатый слой; 4 — внутренний ядерный слой; 5 — внутренний сетчатый слой; 6 — слой ганглиозных клеток; 7 — зрительные волокна; вертикальная стрелка — направление света

Рис. 3.16. Рецепторы: палочки и колбочки:

А — детальные схемы наружного сегмента рецепторов; Б, В — строение палочек и колбочек: 1 — свободноплавающие диски; 2 — плазматическая мембрана; 3 — складчатость мембраны; 4 — цилия; 5 — внутренние сегменты; 6 — синаптические окончания



В центре сетчатки, в небольшом ее участке, находятся только колбочки. Этот участок называется *центральной ямкой*, а область скопления колбочек — *желтым пятном*. Здесь плотность колбочек равна 150 тыс. на 1 мм^2 , поэтому в области центральной ямки острота зрения максимальна. Палочек в центре сетчатки очень мало, их больше на периферии сетчатки, но острота периферического зрения при хорошей освещенности невелика. При дневном свете работают колбочки (фотопическое зрение). В условиях сумеречного освещения работают палочки и преобладает периферическое (скотопическое) зрение, а острота зрения в области центральной ямки падает. Таким образом, колбочки функционируют при большой освещенности, выполняют функцию восприятия цвета и обеспечивают дневное зрение, а палочки воспринимают свет и не реагируют на цвет объектов, но обеспечивают зрительное восприятие при слабой освещенности.

3.4.1. Фотохимическая реакция

Первичный процесс зрительной рецепции — *фотохимическая реакция* (рис. 3.17). Фотоны (кванты света) поглощаются молекулами зрительных пигментов. Каждая молекула пигмента поглощает один фотон (квант света) и переходит на более высокий энергетический уровень. Поглощение кванта света в фоторецепторе запускает многоступенчатый процесс распада молекул пигмента. Зрительный пигмент палочек — *родопсин* — максимально поглощает зеленые и синие лучи, спектры поглощения зрительного пигмента находятся в области длин волн около 500 и 350 нм. Пигмент состоит из белка (опсина) и хромофорной части — 11-цис-ретинала (альдегид витамина А). Конечные продукты распада родопсина — опсин и ретиналь — альдегид витамина А. У зрительных пигментов палочек и колбочек разные спектры поглощения.

Основные пигменты колбочек также состоят из опсина и ретиналя. В сетчатке находятся три типа колбочек, различающихся своими зрительными пигментами. Фотохимические процессы в палочках и колбочках в принципе сходны. В отличие от палочек, которые включают один пигмент, колбочки содержат три разных пигмента, максимумы поглощения которых составляют примерно 425, 535 и 570 нм. Восстановление пигментов осуществляется в темноте в результате цепи химических реакций (*ресинтез*), протекающих с поглощением энергии. Ретиналь ресинтезируется на основе цис-изомера альдегида витамина А, поэтому при нехватке в организме витамина А возникает недостаточность сумеречного зрения.

Если освещение постоянно и равномерно, то фотохимический распад пигментов находится в равновесии с их ресинтезом. Этот фотохимический процесс обеспечивает светотемновую адаптацию. Для использования фотохимических процессов в передаче зрительных сигналов необходимо, чтобы эти процессы вызывали изменение мембранных потенциалов рецепторных клеток.

Существует гипотеза, согласно которой распад молекул зрительного пигмента запускает процесс трансдукции: кальциевая проводимость мембраны диска повышается и ионы кальция переходят из мембранных дисков во внутриклеточное пространство наружных сегментов фоторецепторов. Проницаемость *наружной мембраны* наружного сегмента фоторецепторов для мелких ионов, в первую очередь для натрия, снижается. Возникает рецепторный потенциал фоторецепторов. Он называется поздним рецепторным потенциалом и в темноте составляет от -25 до -40 мВ. Таким образом, при освещенности фоторецепторов увеличивается электроотрицательность потенциала внутри клетки по отношению к внеклеточному пространству. В то же время в рецепторах уменьшается трансмембранный ток. В результате в фоторецепторах возникает гиперполяризационный ответ на свет.

Как показано на рис. 3.17, преобразование зрительных сигналов связано с гиперполяризацией палочек и колбочек. В рецепторах существует специальный усиливающий механизм, преобразующий сигнал. Огромная чувствительность палочек, способность реагировать всего на один фотон (квант света) связаны именно с этим механизмом и большим количеством фотопигмента. В результате темновой адаптации натриевые каналы палочек открыты, появляется *темновой ток*, так как в рецепторы входят ионы Na^+ . Он обеспечивает постоянную деполяризацию мембраны рецептора (-40 мВ). Поэтому в синапсах палочек на биполярных и горизонтальных клетках постоянно высвобождается медиатор (глутамат). После поглощения света и активации G-белка трансфуцина происходит каскад событий, приводящих к поддержанию открытого состояния натриевых каналов благодаря определенной кон-

центрации цГМФ. Так в общем виде выглядит рецепторный процесс в палочках и в колбочках.

Существует также мнение, что в темноте натриевая проводимость мембраны наружного сегмента рецепторов высокая, в результате чего через нее проходит темновой ток, поскольку из-за различных внутриклеточных взаимодействий натриевые каналы остаются открытыми. За счет ферментативных реакций натриевая проводимость уменьшается и возникает гиперполяризационный рецепторный потенциал.

Каким бы ни был механизм появления гиперполяризационного потенциала, он возникает от конформационных изменений молекул зрительного пигмента, приводящих к его распаду или ресинтезу. Вследствие этих изменений появляется электрический потенциал, называемый *ранним рецепторным потенциалом*. При постоянном освещении существует равновесие между распадом и ресинтезом родопсина. Если освещение уменьшается, то концентрация родопсина увеличивается. Эта фотохимическая реакция — основа *темновой адаптации глаза*.

Гиперполяризация отличает зрительные рецепторы от всех других рецепторов, например от слуховых и вестибулярных, где возбуждение связано с деполяризацией мембраны. Амплитуда рецепторного зрительного потенциала усиливается при увеличении интенсивности света (освещенности относительно предыдущего состояния адаптации). Амплитуда рецепторного потенциала зависит также от длины волны света, максимум ответа палочек проявляется при длине волны максимального поглощения родопсина — 500 нм, колбочек — 560 — 570 нм.

Зрительные пигменты включены в мембрану рецепторной клетки. При действии света молекулы пигмента располагаются в направлении его распространения, что способствует поглощению квантов света (фотонов). Поэтому передача информации о свете в рецепторах, а затем и в нейронах сетчатки происходит не импульсным, а электротоническим путем. Фоторецептор «считает» фотоны, реагируя коротким одиночным изменением потенциала. Так как свет имеет дискретную квантовую природу, то и фоторецепторы используют дискретные всплески — коды, передающие информацию о восприятии каждого кванта энергии.

3.4.2. Рецептивные поля нейронов

В сетчатке описаны четыре типа нейронов: биполярные, горизонтальные, амакриновые и ганглиозные. Палочки и колбочки соединены с *биполярными* и *горизонтальными нейронами* сетчатки, которые в свою очередь с *ганглиозными клетками* образуют синапсы, выделяющие ацетилхолин. Фоторецепторы, соединенные че-

рез биполярные нейроны с ганглиозными клетками, формируют их *рецептивные поля*. После преобразования энергии света в рецепторах сигналы проводятся по двум направлениям: от рецепторов прямо к биполярным, а затем к ганглиозным клеткам сетчатки и латерально, в боковых направлениях — по слоям горизонтальных клеток (связывающих между собой рецепторы и биполяры) и по слоям амакриновых клеток (связывающих между собой ганглиозные клетки и биполяры) (рис. 3.18).

Поскольку рецепторы и нервные клетки сетчатки связаны короткими отростками (дендритами или аксонами), то величина всплеска потенциала рецептора при электротонической передаче не уменьшается и сигнализирует о действии кванта света. Важно лишь, чтобы синапс «отметил» появление кванта энергии света.

Каждая биполярная клетка связана с несколькими фоторецепторами — это ее *рецептивное поле*. Биполярные клетки классифицируются на два типа: «on»-клетки и «off»-клетки. При освещении фоторецепторов центра рецептивного поля биполярной клетки «on»-типа ее мембрана деполяризуется. Если освещается периферия рецепторного поля, то биполярная клетка гиперполяризуется. Гиперполяризация реализуется благодаря контактам горизонтальных клеток с биполярными.

При освещении центра рецептивного поля биполярной клетки «off»-типа происходит гиперполяризация, а при освещенной периферии — деполяризация. Сетчатка содержит равное количество «on»- и «off»-биполярных клеток.

Рассмотренные характеристики слоя биполярных клеток имеют важное функциональное значение, связанное с двумя основными принципами обработки зрительной информации.

Во-первых, возбуждение фоторецепторов передается в центральную нервную систему по двум независимым каналам. Один канал — это так называемая «on»-система, активируемая при стимуляции рецептивного поля, другой канал — «off»-система, активируемая при уменьшении освещения.

Во-вторых, пространственная организация рецептивных полей построена антагонистически: свет вызывает диаметрально противоположную реакцию в зависимости от освещенности центра или периферии рецептивного поля. Таким образом реализуется принцип конвергенции сигналов и принцип латерального торможения не только на уровне биполярных клеток, но и на следующем уровне обработки информации в сетчатке — в ганглиозных клетках.

Два типа тормозных нейронов — *горизонтальные и амакриновые клетки* — расположены в том же слое, где находятся биполярные нейроны, и функционально связаны как с распространением зрительного возбуждения внутри сетчатки, так и с его ограничением. Горизонтальные и амакриновые клетки контактируют с биполярными и ганглиозными горизонтальными связями, обеспечиваю-

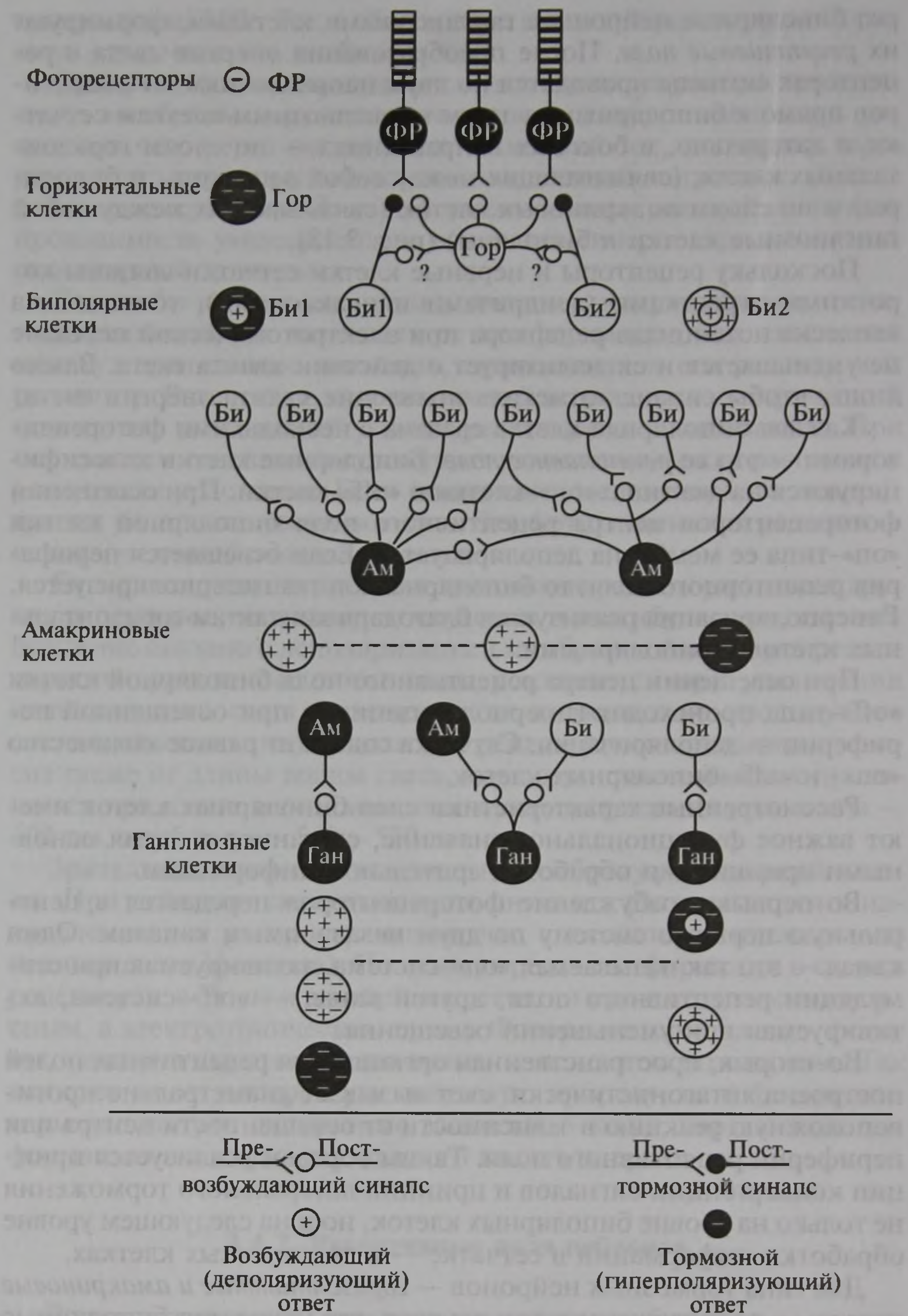


Рис. 3.18. Нейронные структуры сетчатки: рецептивные поля и нейронные сети для фоторецепторов (ФР), горизонтальных клеток (Гор), биполярных клеток (Би1, Би2), амакриновых клеток (Ам) и ганглиозных клеток (Ган)

щими латеральное торможение между соседними клеточными элементами сетчатки: горизонтальные — между биполярными, амакриновые — между ганглиозными. В горизонтальных, амакриновых и биполярных клетках потенциалы действия не возникают. Сигнал передается путем медленных изменений их мембранных потенциалов: в области синапсов медиатор освобождается в количестве, которое зависит от величины мембранного потенциала в терминалях, образующих синаптические окончания. Итак, рецептивное поле каждой ганглиозной клетки включает все анатомически и функционально связанные с ней рецепторы, горизонтальные, биполярные и амакриновые клетки. Поэтому окончательный результат взаимодействий всех элементов рецептивного поля находит отражение в активности ганглиозных клеток.

3.4.3. Ганглиозные клетки

При слабой освещенности ганглиозные клетки сетчатки дают непрерывную импульсацию. При усилении освещенности половина клеток усиливает импульсацию, половина — ослабляет. Следовательно, первые являются *детекторами яркости*, вторые — *детекторами темноты*. Все ганглиозные клетки сетчатки в отличие от неправильных несимметричных рецептивных полей слуховых и соматических нейронов имеют круглые рецептивные поля. Оптимальным стимулом для ганглиозных клеток служит либо светлое пятно, окруженное темным поясом, либо темное пятно, окруженное ярким поясом. Многие ганглиозные клетки реагируют только на изменение освещения (включение-выключение), но не реагируют на постоянный свет. Схематическое изображение рецептивных полей и реакций нейронов сетчатки показано на рис. 3.19.

Как отмечалось, каждая ганглиозная клетка имеет свое рецептивное поле (или поле зрения), т.е. охватывает ограниченный участок сетчатки, фоторецепторы которого через биполярные клетки связаны с данной клеткой. Реакция ганглиозной клетки на свет вне ее рецептивного поля отсутствует. Ганглиозные клетки функционально различны, их разделяют на три типа:

- нейроны, которые возбуждаются светом, падающим на центр рецептивного поля, но затормаживаются, если свет падает на его периферию («on»-реакция, возникает у нейронов с «on»-центром);
- нейроны, которые затормаживаются светом в центре рецептивного поля и возбуждаются при действии света на его краях («off»-реакция, возникает у нейронов с «off»-центром);
- нейроны, отвечающие как на включение, так и на выключение света («on» — «off»-реакция).

Связи интерплексиформных клеток (см. рис. 3.15) окончательно не выяснены.

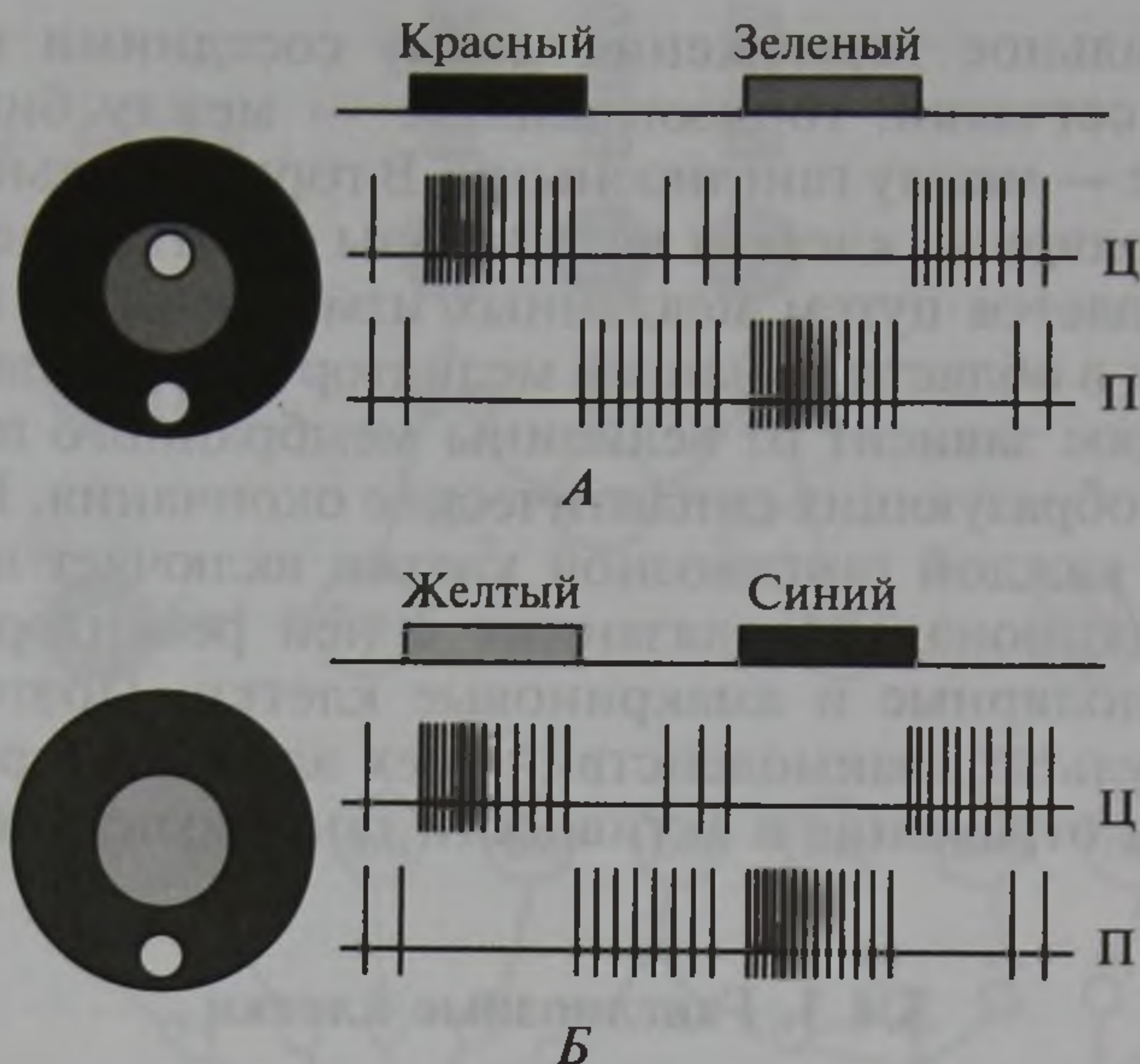


Рис. 3.19. Схема пространственной организации рецептивных полей двух цветоспецифичных ганглиозных клеток сетчатки.

Слева — круглые рецептивные поля красно-зеленой (А) и желто-синей (Б) систем колбочек, справа — импульсные реакции нейронов на освещение центра (Ц) и периферии (П) соответствующих рецептивных полей. Освещение показано белыми пятнами на рецептивных полях. Отмечается антагонизм центра и периферии рецептивного поля

Поскольку рецептивные поля ганглиозных клеток круглые, то на сетчатке возникает поточечное описание зрительного объекта. Это «дискретная мозаика» активированных нейронов сетчатки. Если исследование проводят в условиях световой адаптации, то для нейрона с «on»-центром освещение в середине его рецептивного поля способствует увеличению частоты потенциалов действия, т.е. к возбуждению. Освещение периферии рецептивного поля такого нейрона приводит к уменьшению частоты потенциалов действия, т.е. к торможению. Если центральные и периферические участки рецептивного поля освещают одновременно, то для нейронов с «on»-центром преобладает возбуждающий процесс (т.е. увеличение частоты импульсов, связанное с серединой рецептивного поля). У таких нейронов между центром и периферией рецептивного поля существуют антагонистические отношения. Особенно четко они выявляются при выключении светового пятна, освещающего центральную часть рецептивного поля клетки. В этом случае преобладает ответ в виде снижения частоты импульсов, т.е. торможение. И наоборот, при выключении освещения периферической части рецептивного поля частота импульсации возрастает, т.е. преобладает возбуждение.

Нейроны с «off»-центром ведут себя противоположно нейронам с «on»-центром и тоже имеют антагонистические отношения

между центром и периферией рецептивного поля. Освещение середины рецептивного поля вызывает уменьшение частоты импульсов, т.е. торможение, а освещение периферической части — возрастание частоты импульсов, т.е. возбуждение. При выключении засветки центра рецептивного поля, наоборот, возникает возбуждение, а при выключении освещения периферии — торможение. Эти свойства нейронов сетчатки очень важны для объяснения феномена одновременного контраста.

Реакции нейронов первого и второго типов лежат в основе феномена *одновременного контраста* за счет подчеркивания края изображения их антагонистическими рецептивными полями.

На основании физиологических особенностей организации рецептивных полей сетчатки глаза можно объяснить психооптический феномен как одновременного, так и последовательного контраста. Начнем с рассмотрения того, как реагируют нейроны с «оп»-центром, когда краевой контраст между светом и темнотой пересекает разные участки рецептивного поля. Если все рецептивное поле как периферическая, так и его центральная части освещены одинаково и равномерно, то в нейроне с «оп»-центром преобладает возбуждение, связанное с активацией середины рецептивного поля. Но если периферическая часть рецептивного поля не находится в зоне освещения, то возбуждение будет больше, чем при равномерной освещенности всего рецептивного поля. Это связано с антагонистическими отношениями центра и периферии рецептивного поля. Часть периферической зоны рецептивного поля, которая находится в темноте, усиливает свою активность. Складываясь с возбуждением от центра рецептивного поля, общее возбуждение становится больше при частичном затемнении периферии рецептивного поля.

Если же освещается только небольшая часть рецептивного поля, а остальная его часть и центральная область находятся вне освещения, то преобладает торможение ответа нейрона. Из всего сказанного следует, что максимальная активация нейронов возникает тогда, когда границы между освещенной и неосвещенной частью рецептивного поля находятся на грани между центром и периферией рецептивного поля, когда центр рецептивного поля освещен. В этом случае возникает возможность восприятия одновременного контраста за счет положительной корреляции степени яркости воспринимаемого объекта с частотой импульсов в нейроне с «оп»-центром.

Аксоны ганглиозных клеток сетчатки в составе зрительного нерва идут к различным мозговым структурам. Около 130 млн фоторецепторов связаны с 1,3 млн волокон зрительного нерва, что свидетельствует о конвергенции зрительных структур и сигналов на одной ганглиозной клетке. В центральной ямке каждая колбочка связана с одной биполярной клеткой, а она, в свою оче-

редь, с одной ганглиозной. Таким образом, для центра сетчатки характерно высокое пространственное разрешение при относительно невысокой чувствительности. К периферии от центральной ямки на одной биполярной клетке конвергирует множество палочек и несколько колбочек, а на ганглиозной — множество биполярных. Для периферии сетчатки характерно слабое пространственное разрешение при высокой световой чувствительности. Последнее связано с тем, что функционально такая система обеспечивает переработку первичного рецепторного сигнала, повышающую вероятность его обнаружения за счет широкой конвергенции связей от периферических рецепторов к ганглиозной клетке, посылающей сигнал в мозг.

Размеры рецептивных полей, равно как и их функциональные свойства, зависят от расположения фоторецепторов на сетчатке относительно центральной ямки (*эксцентриситет*). Величина рецептивных полей растет от области центральной ямки к периферии сетчатки. В связи с тем, что в середине сетчатки, в области центральной ямки, где плотность колбочек максимальная и одна колбочка через отдельную биполярную клетку соединяется с отдельной ганглиозной клеткой, рецептивные поля ганглиозных клеток, связанных с центром сетчатки, очень узкие и не перекрываются. На периферии сетчатки, где множество палочек связано с одной ганглиозной клеткой, отмечаются широкие рецептивные поля.

3.4.4. Острота зрения в разных условиях освещенности

Чувствительность зрительной системы зависит от освещенности. В темноте абсолютная чувствительность возрастает, но острота зрения значительно хуже, чем при свете. При снижении освещенности в сумерках начинается *темновая адаптация*. В ходе темновой адаптации палочковая система сетчатки становится чувствительнее колбочковой. В сумерках слабые световые стимулы лучше воспринимаются периферической частью сетчатки. На свету чувствительность возрастает, что характеризует процесс световой адаптации, которая протекает значительно быстрее, чем темновая. Процессы световой и темновой адаптации связаны: 1) со сдвигом равновесия между распадом и ресинтезом зрительных пигментов; 2) с переключением колбочковой системы на палочковую с помощью горизонтальных клеток сетчатки, имеющих широкие рецептивные поля; 3) с увеличением функциональных размеров рецептивных полей нейронов сетчатки при темновой адаптации; 4) с размером зрачка на свету и в темноте.

При освещении сетчатка генерирует электрические потенциалы, которые называют электроретинограммой (ЭРГ). Источник

волн электроретинограммы — все клеточные элементы сетчатки, кроме ганглиозных. На основе оценки волн ЭРГ можно судить о состоянии сетчатки в целом и ее отдельных структурных элементов, а также диагностировать некоторые заболевания.

Функционально острота зрения зависит от свойств рецептивных полей. Острота зрения — возможность различения двух соседних точек — максимальна для узких рецептивных полей центральной ямки сетчатки. Она снижается от центра поля зрения к его периферии. В то же время слабые сигналы с периферии сетчатки выделяются зрением благодаря взаимодействию широких перекрывающихся рецептивных полей нейронов за счет пространственной суммации раздражителей.

В сетчатке обнаружены нервные клетки, для которых наиболее эффективны цвета-антагонисты: красный и зеленый, а также клетки, для которых пару антагонистов составляют желтый и синий или зеленый и синий. Ганглиозные клетки реагируют так, что можно говорить не о трех, а о четырех первичных цветах: красном, желтом, зеленом и синем. Поскольку пигменты, содержащиеся в колбочках, могут обеспечить восприятие только трех цветов (красного, желтого, синего), то возникает вопрос: каким образом воспринимается зеленый цвет, рассматриваемый как основной первичный в цветовом восприятии? Выяснено, что решающее значение для восприятия зеленого цвета имеют горизонтальные клетки сетчатки. Известно, что ганглиозные клетки, реагирующие на красный центр, воспринимают зеленый с периферии рецептивного поля, а реагирующие на желтый центр чувствительны к синей периферии.

Благодаря взаимодействию колбочек, чувствительных к определенным цветам спектра, с горизонтальными клетками, объединяющими эти колбочки, разные «цветовые сигналы» от рецепторов конвергируют на горизонтальных, а затем на ганглиозных клетках. В результате происходит комбинирование разных цветов на ганглиозных клетках, и поэтому они получают возможность определить оппонентные цвета: зеленый выступает антагонистом красного. Объяснение антагонистического действия цветов на ганглиозные клетки состоит в том, что из трех типов колбочек два всегда связаны с одним объединяющим их горизонтальным нейроном, при этом часть колбочек имеет возбуждательные синапсы, другая часть — тормозные.

По сложности организации сетчатка сравнима с мозгом. Здесь с фоторецепторами связаны несколько слоев нейронов, формирующих афферентный поток, который идет в головной мозг к подкорковым и корковым центрам зрительной системы. Горизонтальные и биполярные клетки сетчатки, как и многие центральные сенсорные нейроны, входящие в локальные цепи, не генерируют потенциалов действия, но отвечают на зрительные стимулы

гиперполяризацией или деполяризацией. Они выполняют интегративные функции для рецепторов и формируют рецептивные поля ганглиозных клеток. Только ганглиозные клетки генерируют потенциалы действия, которые распространяются в виде импульсов по их длинным аксонам, составляющим зрительный нерв.

Структурные особенности и функциональные преобразования в основных клеточных и синаптических областях сетчатки обеспечивают свойства волокон зрительного нерва и их проекций.

Все зрительные волокна, выходящие из сетчатки, лежат в виде переплетенного пучка на пути света, создавая препятствие на пути его попадания в рецепторы, которое не сказывается на чувствительности рецепторов в силу оптических свойств. Кроме того, в том месте, где зрительные волокна выходят из сетчатки по направлению к мозгу, светочувствительные рецепторы отсутствуют — это так называемое *слепое пятно*. Свет, попадающий на сетчатку в области слепого пятна, не воспринимается элементами сетчатки, поэтому остается «дефект» изображения, проецируемого на сетчатку. Однако существование слепого пятна не сказывается на целостности зрительного восприятия. Этот дефект или, точнее, эффект слепого пятна компенсируют движения глаз и высшие зрительные центры.

Основные нарушения зрения связаны с патологическими изменениями в сетчатке и в примыкающей к ней сосудистой оболочке глаза: вырождение желтого пятна, диабетическая ретинопатия, отслоение сетчатки, пигментный ретинит, вирусный ретинит, опухоли, нарушение сетчатки у недоношенных детей и др.

3.4.5. Передача информации в путях и центрах зрительной системы

Зрительный нерв содержит более 1 млн волокон ганглиозных клеток сетчатки. Зрительные нервы обоих глаз направляются к основанию передней доли гипоталамуса, где пересекаются, образуя *хиазму* (зрительный перекрест).

Все аксоны ганглиозных клеток от той половины сетчатки, которая ближе к носу, в области хиазмы переходят на противоположную сторону мозга, проходя в составе зрительного тракта вместе с неперекрещенными волокнами от височной половины сетчатки «своей стороны». Таким образом, после хиазмы вся зрительная информация, относящаяся к левой стороне внешнего мира, воспринимается правой половиной мозга, а относящаяся к правой стороне — левой половиной мозга.

Расположение аксонов ганглиозных клеток в зрительном тракте носит упорядоченный характер. Волокна от соответствующих половин обеих сетчаток объединяются и направляются в таламус

к латеральному коленчатому телу. Если взор направлен строго вперед, то все объекты, не находящиеся в области вертикали, пересекающей середину глаза, попадают на рецептивные поля сетчатки следующим образом. Височная половина сетчатки одного глаза объединяется с носовой половиной сетчатки другого глаза, т.е. внутренняя и наружная половины каждого глаза получают изображения из одних и тех же точек пространства, которые проецируются на корреспондирующие точки обеих сетчаток. Далее в проекциях сетчатки в центры мозга наблюдается упорядоченность проекций корреспондирующих точек сетчатки, которые обозначаются как *ретинотопические* проекции поля зрения (рис. 3.20).

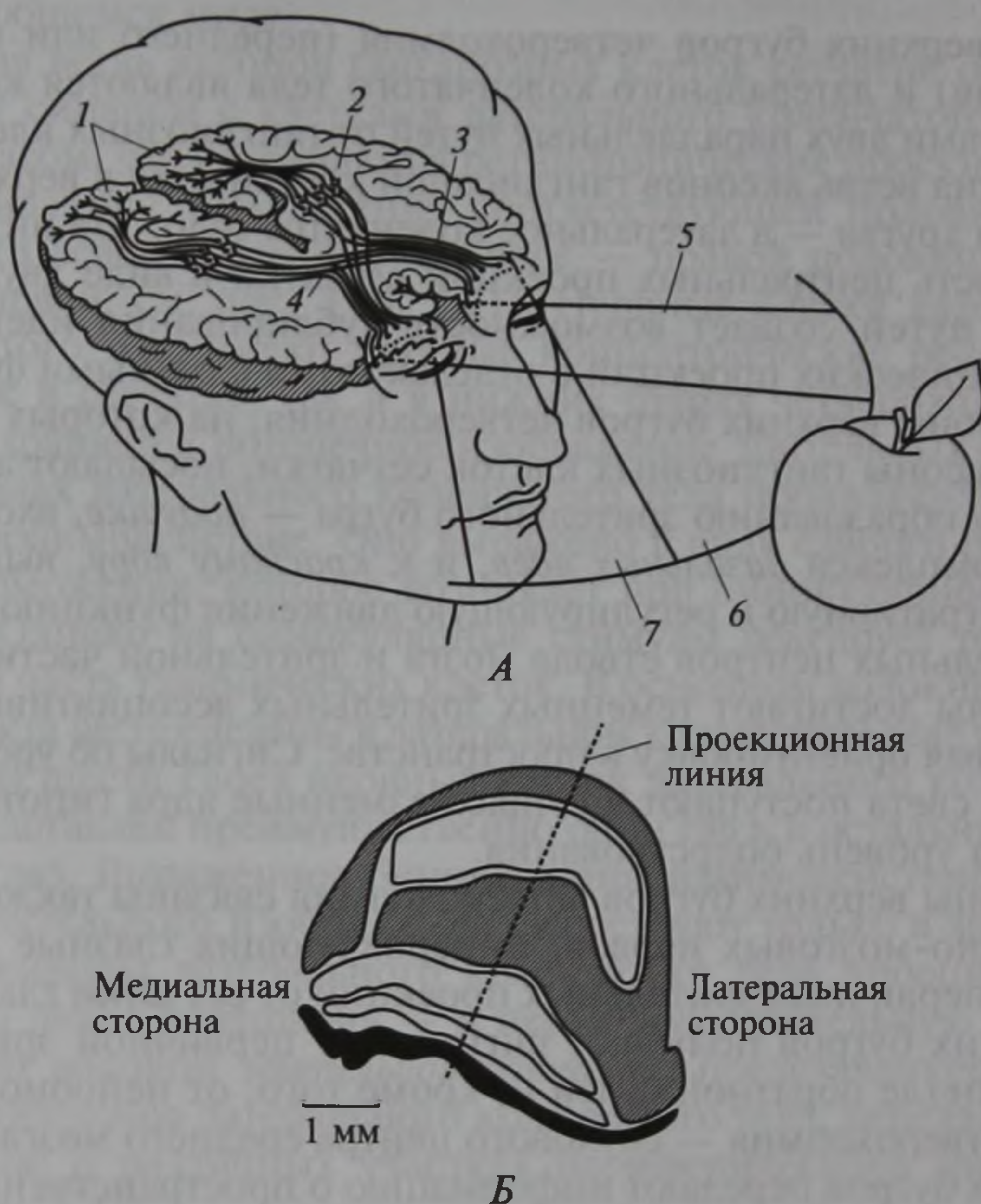


Рис. 3.20. Зрительный путь: топографическая упорядоченность — основа бинокулярного зрения:

А: 1 — первичная зрительная кора; 2 — наружное коленчатое тело; 3 — зрительный нерв; 4 — зрительный тракт; 5, 7 — монокулярные поля зрения; 6 — бинокулярное поле зрения; Б — слоистое строение латерального коленчатого тела (таламус), темные слои связаны с контралатеральным глазом, светлые — с ипсилатеральным. Пунктир — относительное расположение клеток, связанных с одной точкой зрительного поля

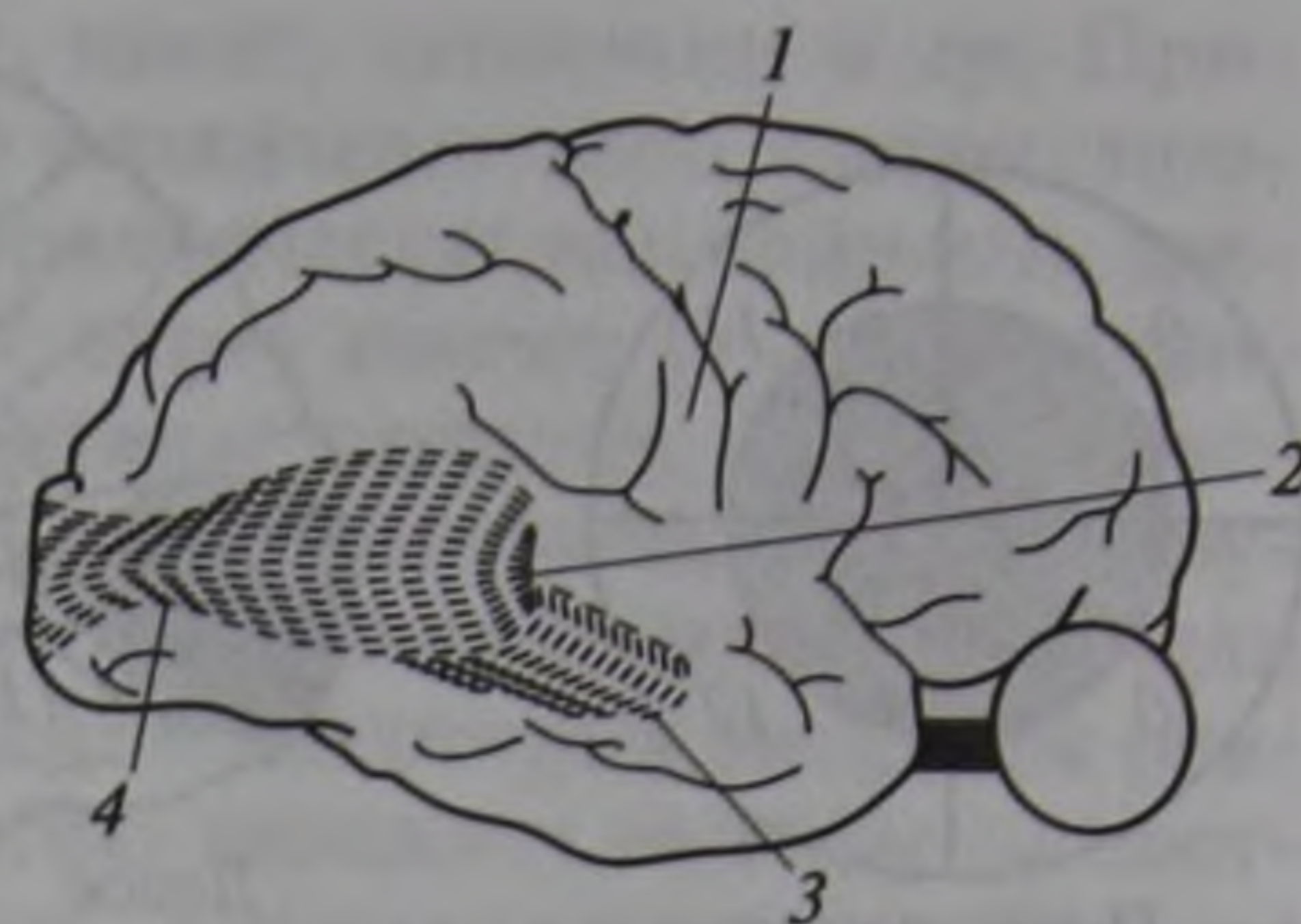
После перекреста зрительные пути в виде правого и левого *зрительных трактов* проходят к следующим структурам мозга: 1) к ядрам верхних бугров четверохолмия (средний мозг); 2) к ядрам наружного (латерального) коленчатого тела (зрительный бугор или таламус, промежуточный мозг); 3) к ядрам претектальной области ствола мозга и к ядрам глазодвигательных нервов; 4) к супрахиазменным ядрам гипоталамуса и 5) к ядрам вспомогательного зрительного тракта. Для оценки проведения сигналов по зрительным путям регистрируют вызванные потенциалы (ВП), которые отводят от затылочной или теменной (вертекс) области мозга с поверхности черепа. ВП имеют диагностическое значение, а также широко применяются в исследованиях зрительных функций.

Ядра верхних бугров четверохолмия (переднего или верхнего двуххолмия) и латерального коленчатого тела являются конечными пунктами двух параллельных путей от ганглиозных клеток сетчатки: одна ветвь аксонов ганглиозной клетки идет в верхнее двуххолмие, а другая — в латеральное коленчатое тело. Эта интересная особенность центральных проекций сетчатки в виде двух параллельных путей создает возможность дублирования идентичных ретинотопических проекций в отделах мозга с разными функциями. Нейроны верхних бугров четверохолмия, на которых проецируются аксоны ганглиозных клеток сетчатки, посылают аксоны к крупному образованию зрительного бугра — *подушке*, входящей в состав комплекса *базальных ядер*, и к *красному ядру*, выполняющих интегративную и регулирующую движения функцию. Из глазодвигательных центров ствола мозга и зрительной части подушки сигналы достигают теменных зрительных ассоциативных зон, обеспечивая ориентировку в пространстве. Сигналы об уровне рассеянного света поступают в супрахиазменные ядра гипоталамуса, регулируя уровень бодрствования.

Нейроны верхних бугров четверохолмия связаны также с ядрами черепно-мозговых нервов, иннервирующих глазные мышцы. Помимо первичных зрительных проекций от сетчатки глаз нейроны верхних бугров получают сигналы от первичной зрительной коры по петле обратной связи и, кроме того, от нейронов задних бугров четверохолмия — слухового центра среднего мозга. Нейроны задних бугров передают информацию о пространственном расположении источников звуков во внешней среде, а также о положении головы в пространстве. В верхних буграх четверохолмия зрительные нейроны имеют концентрические рецептивные поля как и в сетчатке, здесь выявлены также нейроны, реагирующие на движение зрительных объектов, т.е. нейроны регистрируют направление и скорость движения. Будучи центром интеграции различных сигналов от зрительной, слуховой и вестибулярной систем и в то же время от центров координации движения глаз, вер-

Рис. 3.21. Волокна, связывающие латеральное коленчатое тело (таламус) и зрительную (стриарную) кору головного мозга, — зрительная лучистость:

1 — расположение бокового желудочка; 2 — дорсальная часть ЛКТ (латерального коленчатого тела); 3 — петля Мейера; 4 — зрительная лучистость



хние бугры четверохолмия рефлекторно выполняют важнейшую функцию пространственной ориентации в окружающем постоянно меняющемся мире.

Другая ветвь аксонов ганглиозных клеток сетчаток обоих глаз образует синапсы с клетками латерального коленчатого тела таким образом, что сохраняются ретинотопические проекции и восстанавливаются изображения соответствующей половины поля зрения (в левом таламическом ядре — правой половины, в правом — левой, см. рис. 3.20; 3.21). Нервные клетки латерального коленчатого тела имеют простые концентрические рецептивные поля как в сетчатке, так и в нижних буграх четверохолмия, т.е. здесь сохраняется поточечное изображение зрительных объектов. В нейронах латерального коленчатого тела проявляется бинокулярное взаимодействие. Оно выражено в виде слабого реципрокного торможения, которое возникает при бинокулярном раздражении. Однако на бинокулярные стимулы реагирует только небольшая часть таламических клеток. В основном волокна зрительного тракта распределены в латеральном коленчатом теле послойно. В трех из шести слоев нервных клеток латерального коленчатого тела представлен преимущественно один глаз, в остальных трех — другой глаз. Выраженное бинокулярное взаимодействие и интеграция зрительного изображения существуют только в зрительной коре. Нейроны латерального коленчатого тела проецируются в правое и левое полушария — в первичную зрительную кору — с помощью волокон *зрительной радиации*, представляющих собой аксоны нейронов латерального коленчатого тела, передающих информацию о различных участках периферического зрительного поля (рис. 3.22).

Итак, связи сетчатки с различными центрами головного мозга выполняют следующие функции:

проекция зрительного пути в латеральном коленчатом теле участвует в цветовом зрении, восприятии движения, стереоскопическом восприятии глубины расположения объектов и в их распознавании;

проекция зрительного пути в верхнем двухолмии служит для управления саккадическими движениями глаз;

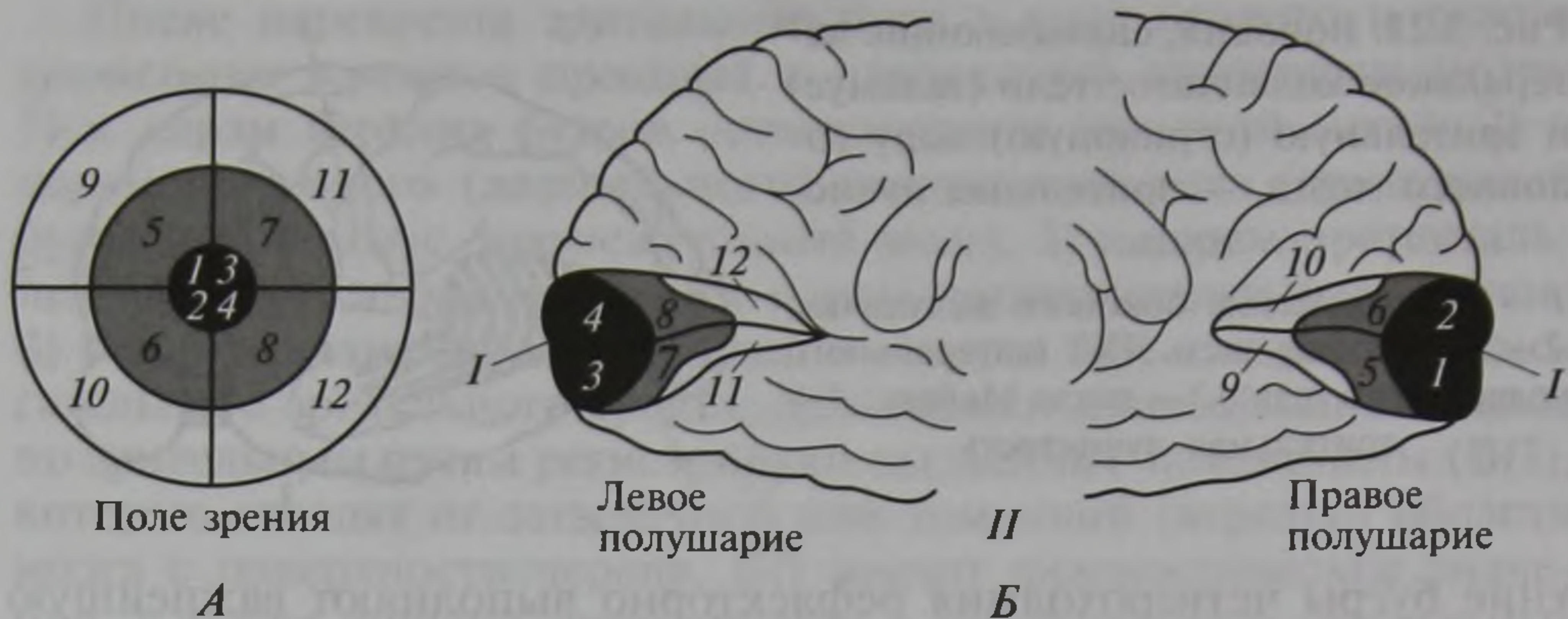


Рис. 3.22. Представительства различных участков зрительного поля на карте зрительной коры:

А — схема зрительного поля, разделенного на участки цифрами; *Б* — схема зрительных корковых проекций участков зрительного поля в левом и правом полушариях головного мозга: *I* — шпорная борозда; *II* — стриарная кора

проекция в гипоталамус сопрягает циркадные ритмы сна-бодрствования со сменой ночи и дня. Они участвуют в управлении эндокринными функциями гипоталамуса, а за счет связей его с эпифизом сетчатка влияет на пигментные функции кожи;

проекция в претектальную область служит для регуляции диаметра зрачка при изменении освещенности. Кроме того, связи претектальных ядер с ядрами ствола мозга, направляющими взор, обеспечивают вертикальные, дивергентные и конвергентные движения глаз;

непрямая проекция зрительного тракта в ядра зрительного тракта обеспечивает глазодвигательную регуляцию оптокинетического нистагма, а также собственное перемещение в пространстве.

3.4.6. Нейроны зрительной коры

Первичная зрительная кора (поле 17, по Бродману), называемая также «стриарной» корой, имеет уникальное по сложности строение по сравнению с другими отделами коры головного мозга. Она состоит из шести слоев нейронов, таких же, как и в других отделах коры, которые подразделяются на еще большее количество citoархитектонических единиц, что особенно типично для IV и V слоев, где заканчиваются аксоны клеток латерального колленчатого тела. На сегодняшний день гистологи определяют более 12 отчетливых слоев клеток первичной зрительной коры, различающихся по структурно-функциональным особенностям.

В первичную зрительную кору одновременно по нескольким афферентным путям поступает информация о разных свойствах

зрительных стимулов — контрасте, цвете, движении и др. Принято выделять три функционально различных типа клеток: простые, сложные и сверхсложные. Практически все нейроны зрительной коры (кроме нейронов IV слоя) имеют не концентрические рецептивные поля, как нейроны сетчатки, верхних бугров четверохолмия и латерального коленчатого тела, а прямоугольные, вытянутые по вертикали, горизонтали или диагонали рецептивные зрительные поля, причем некоторые нейроны реагируют на определенную ориентацию (наклон) полосы — светлой или темной. Реакции нейронов, расположенных в IV слое зрительной коры, получающей информацию от нейронов латерального коленчатого тела, сходны с реакциями нейронов нижележащих отделов зрительной системы. Клетки других слоев реагируют на стимулы в виде линий на конкретном фоне, мало того, они предпочитают отвечать на стимулы, расположенные под определенным углом. Часть клеток отвечает только на движущиеся стимулы или на «края» — границы между темными и светлыми участками.

Простые клетки имеют рецептивное поле, состоящее из возбуждательной и тормозной зон, свойства которого можно предсказать на основе исследований реакций клетки на маленькое световое пятнышко. Простые клетки активируются под влиянием импульсации, исходящей из латерального коленчатого тела.

Структуру рецептивного поля *сложной* клетки невозможно предсказать сканированием светового пятнышка. Они служат «детекторами» угла наклона изображения, направления движения, размера и формы изображения. В первичной зрительной коре уже отчетливо проявляется бинокулярная конвергенция: в одной и той же точке коры представлены симметричные поля зрения — правые и левые.

Близко расположенные клетки коры «видят» только небольшую часть поля зрения. Однако нейроны образуют «колонку», включающую все вертикальные слои коры головного мозга: сенсорные сигналы, идущие от одного и того же рецептивного поля, возбуждают группу нейронов, расположенных *по вертикали*. Нейроны внутри колонки связаны между собой интернейронами. Информация, поступающая в кортикальные колонки, уже частично обработана нижележащими отделами зрительной системы. Дальнейшая переработка информации осуществляется внутри колонки благодаря специфической организации синаптических связей, а затем передается другой колонке близко или далеко расположенных нейронов. Рецептивные поля нейронов соседних колонок частично перекрываются. Обычная корковая колонка содержит примерно одинаковое число клеток — около 100.

Лежащие друг под другом нейроны одной колонки реагируют на один и тот же стимул, оптимальный по ориентации, наклону

и направлению движения в рецептивном поле. В одной колонке могут располагаться как простые (IV слой, редко III слой), так и сложные зрительные нейроны (в других слоях). К типу сложных клеток отнесены также нейроны, чувствительные к углам объекта и к различным крестообразным формам. Они отнесены к детекторам второго порядка (детекторы первого порядка избирательно выделяют более простые свойства стимулов — наклон, направление движения и т.д.).

В зрительной коре существуют нейроны с различной частотно-пространственной настройкой, т.е. они избирательно реагируют на решетки из светлых и темных полос разной ширины, являясь таким образом фильтрами пространственных частот. Это свойство нейронов обеспечивает восприятие участков изображений с различной текстурой. Поскольку сложные клетки поля 17 реагируют раньше простых, то видимо те и другие обрабатывают информацию не последовательно (от простой клетки к сложной), а параллельно. При этом клетки с концентрическими полями — «детекторы точек» — являются фильтрами частот точек, из которых создается изображение, а сложные клетки выделяют другие признаки стимулов независимо и параллельно простым фильтрам.

Нейроны в колонке возбуждаются сигналами либо от левого, либо от правого глаза. Это «*глазодоминантные колонки*». Между ними находятся нейроны, которые одинаково реагируют на сигналы от обоих глаз, обеспечивая *бинокулярную интеграцию*, необходимую для восприятия трехмерного мира.

В зрительных областях коры к первичной проекционной зоне примыкают вторичные поля 18 и 19 (по Бродману). Здесь простые клетки — исключение, в основном встречаются *сложные* и *сверхсложные* клетки. Последние реагируют, например, только на стимулы определенной конструкции (ширина, длина, ориентация и пересечение линий).

Цветовая специфичность сигналов от сетчатки сохраняется и в зрительной коре. Нейроны верхних слоев цветоспецифичны и реагируют на оппонентные цвета, но не обнаруживают специфичности в отношении реакции на края или ориентацию линий. Из этого следует, что система цветового восприятия отделена от системы восприятия ориентации объектов, т.е. это параллельные системы.

В соответствии с современными экспериментальными данными считают, что информация о форме, цвете, движении, удаленности, расположении объектов обрабатывается в разных частях зрительной системы как последовательно, так и параллельно. Наиболее сложные объекты обрабатываются в ассоциативных областях мозга, причем в этом принимают участие такие процессы, как внимание и память. После того как конечные результаты по-

В природе звук распространяется в виде изменяющегося во времени возмущения упругой среды. Колебательные движения частиц такой упругой среды, возникающие под воздействием звука, называются *звуковыми колебаниями*, а пространство распространения звуковых колебаний создает *звуковое поле*. Естественно, что распространение колебаний в среде должно иметь какое-либо направление. Основные физические характеристики звука — его интенсивность и частота.

4.1. Начальные сведения по акустике

Для перехода к характеристике интенсивности звука вначале необходимо рассмотреть ряд других характеристик звуковых сигналов, имеющих отношение к их интенсивности.

Звуковое давление — $p(t)$ — характеризует силу, действующую на площадь, расположенную перпендикулярно к движению частиц. В системе СИ звуковое давление измеряется в Ньютонах (Н). Ньютон — это сила, придающая массе в 1 кг ускорение в 1 м/с² и действующая на 1 м², сокращенно Н/м².

В литературе приводятся и другие единицы измерения звукового давления. Соотношение основных используемых единиц следующее:

$$1 \text{ Н/м}^2 = 10 \text{ дин/см}^2 = 10 \text{ мкбар.}$$

Энергия акустических колебаний (Е) характеризует энергию частиц, движущихся под действием звукового давления (измеряется в Джоулях). Собственно *интенсивность звуковых колебаний* (I) определяется как мощность или плотность акустического потока за единицу времени, т.е. Дж/м²/с или Вт/м².

Человек и животные воспринимают весьма большой диапазон звуковых давлений (от 0,0002 до 200 мкбар). Поэтому для удобства измерения принято пользоваться относительными величинами — десятичной или натуральной шкалой логарифмов. Звуковое давление измеряется в децибелах и Белах (10 дБ = 1 Б). Однако следует учесть, что оценка в Белах и децибелах была принята как логарифмическая мера отношения мощностей. Между тем мощность и интенсивность пропорциональны квадрату звукового давления.

Поэтому для перехода к интенсивности звука устанавливаются следующие отношения:

$$N(\text{Б}) = \lg(I/I_0) = \lg(P^2/P_0^2) = 2\lg(P/P_0);$$

$$N(\text{дБ}) = 10\lg(I/I_0) = 10\lg(P^2/P_0^2) = 20\lg(P/P_0),$$

где N — интенсивность, или звуковое давление (P), в белах (Б) или децибелах (дБ), I_0 и P_0 — условно принимаемые уровни отсчета интенсивности и звукового давления. Уровень обычного отсчета звукового давления равен $2 \cdot 10^{-5} \text{ Н/м}^2$ (часто в литературе используют сокращение УЗД, от начальных букв слов «уровень звукового давления», а в английском языке используется сокращение — «SPL» от аналогичного выражения «sound pressure level»). Этот уровень находится в следующем соотношении с другими единицами измерения интенсивности звука:

$$2 \cdot 10^{-5} \text{ Н/м}^2 = 2 \cdot 10^{-4} \text{ дин/см}^2 = 2 \cdot 10^{-4} \text{ мкбар.}$$

Рассмотрим акустические характеристики *частоты* звуковых сигналов. В большинстве случаев при анализе слуховой функции используют гармонические звуковые сигналы.

Гармонический звуковой сигнал (иначе *синусоидальный сигнал*, или *чистый тон*), обладающий также начальной *фазой* включения тонального сигнала (ϕ_0), помимо звукового давления, характеризуется такой важной физической характеристикой, как *длина волны*. Все гармонические звуковые сигналы (или чистые тоны) обладают периодичностью (например, периодом T). В этом случае *длина звуковой волны* определяется как расстояние между соседними фронтами волны при одинаковой фазе колебаний.

Частоту тона оценивают количеством звуковых колебаний в секунду, получившую обозначение Герц (Гц). Исходя из диапазона воспринимаемых человеком частот звуковых колебаний, частоты (f) в диапазоне 20 — 20 000 Гц (слышимый диапазон частот) называют *звуковыми*, более низкие частоты ($f < 20 \text{ Гц}$) — *инфразвуковыми*, а более высокие ($f > 20 000 \text{ Гц}$) — *ультразвуковыми*.

В свою очередь, из практических соображений диапазон звуковых частот, воспринимаемых человеком, иногда условно делят на низкие (ниже 500 Гц), средние (500 — 4 000 Гц) и высокие (4 000 Гц и выше). Заметим, что для обозначения звуковых колебаний от 1 000 Гц и выше часто пользуются обозначением килогерц, сокращенно кГц.

Если в сигнале есть несколько тонов (*многокомпонентный тональный сигнал*), которые при этом могут обладать разной амплитудой, звуковой сигнал описывается частотным спектром. *Частотный спектр* представляет собой совокупность амплитуд состав-

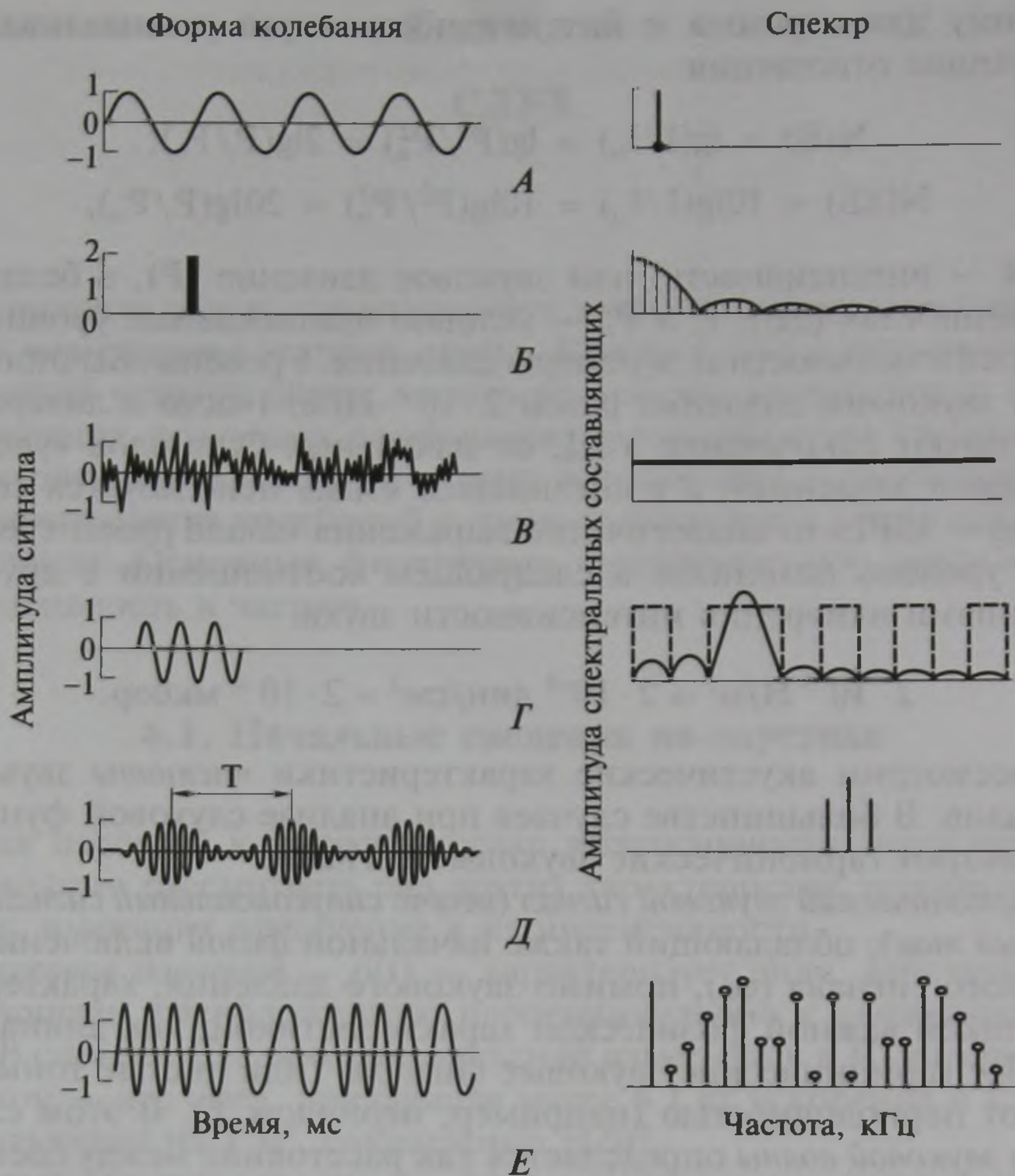


Рис. 4.1. Схематическое изображение основных звуковых сигналов, используемых при изучении слуха:

A — чистый тон; *B* — короткий звуковой импульс (щелчок); *B* — широкополосный шум; *Г* — короткая тональная посылка; *Д* — амплитудно-модулированный сигнал (*T* — период амплитудной модуляции); *Е* — частотно-модулированный сигнал

ляющих частот. Разложение любого многокомпонентного сигнала на его гармонические составляющие (отдельные тоны) называется *разложением по Фурье*, или *Фурье-разложением*.

Если в звуковом сигнале представлено много разных частот, то возникает так называемый шумовой сигнал.

В идеале в шумовом сигнале должны быть представлены все частоты звукового спектра, в этом случае его принято обозначать как *белый шум*.

Схематические изображения сигналов, наиболее часто используемых в при анализе слуховой функции, приведены на рис. 4.1.

4.2. Психоакустические характеристики восприятия параметров звуковых сигналов

4.2.1. Абсолютная слуховая чувствительность

Абсолютную слуховую чувствительность характеризует минимальная интенсивность звука, при которой вероятность его обнаружения равна 0,5. Это значение принимается за порог слышимости, или *абсолютный порог*.

Оказалось, что пороги слышимости зависят от частоты сигнала. Наибольшая чувствительность у человека наблюдается на частотах 1—4 кГц. Слух человека воспринимает частоты в диапазоне 16 Гц — 20 кГц. Начиная с 35—40 лет пороги слышимости на высоких частотах повышаются.

На основании измерений среднего порога слышимости, проведенных на больших группах здоровых молодых людей в разных странах, установлен нулевой аудиометрический уровень ISO-R389 и действует международный аудиометрический стандарт. Кривые аудиометрического стандарта, измеренные в разных странах, представлены на рис. 4.2. Как видно из рисунка, измерения, проведенные в разных странах, несколько отличаются, хотя эти различия крайне невелики. Согласно этому стандарту, использование

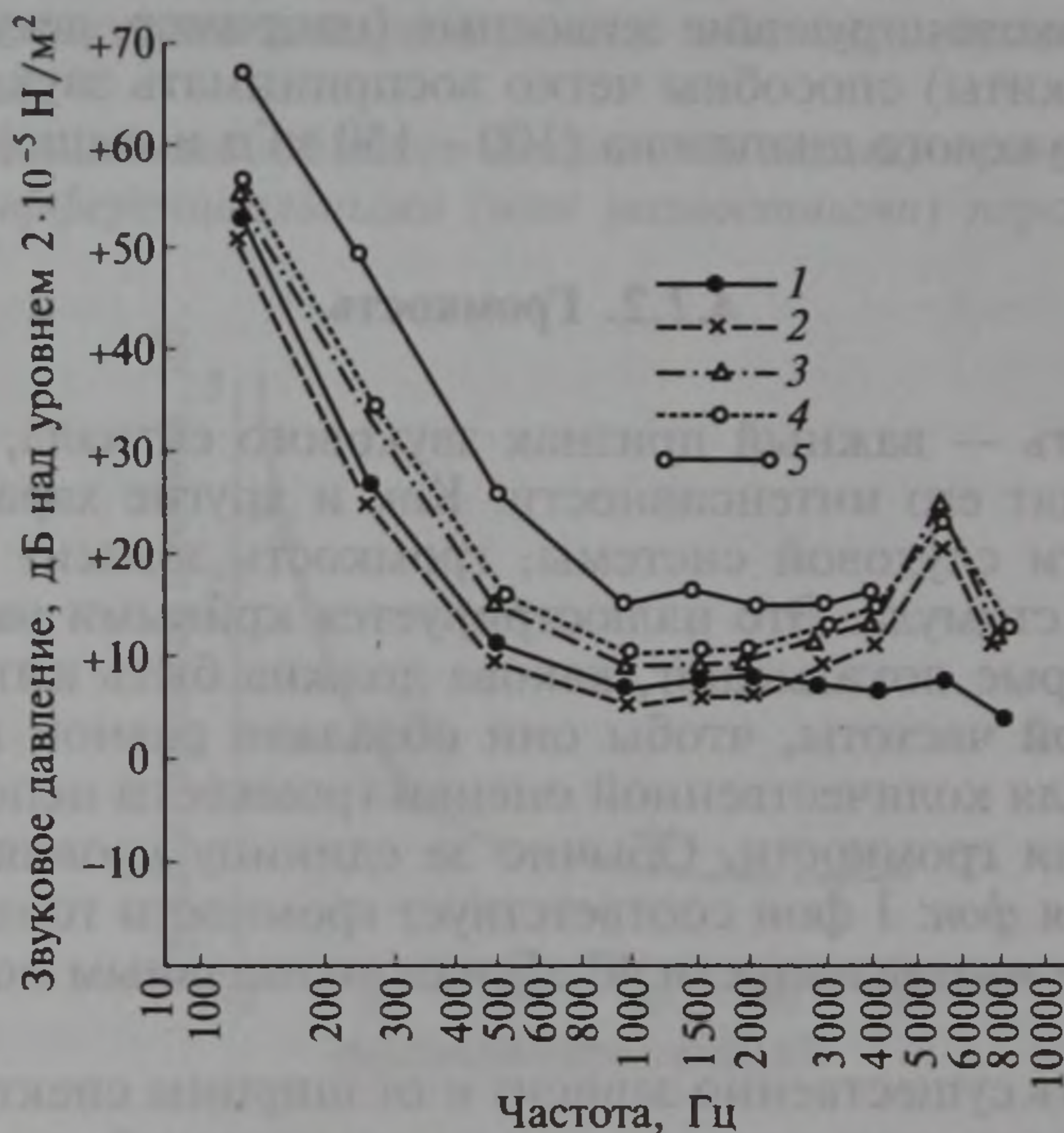


Рис. 4.2. Абсолютные пороги слышимости человека на разной частоте тона, измеренные в разных странах (1—5)

определенной стандартной аппаратуры отечественного производства дает значения стандартного (нормального) порога слышимости человека для разных частот звукового сигнала. При измерении порога слышимости используют обычные и автоматические аудиометры. Результаты таких измерений фиксируются на кривой, которая получила название *аудиограммы*. При оценке состояния слуха человека и в клинической практике аудиограммы регистрируются отдельно для каждого уха.

В последние два десятилетия при определении слуховой чувствительности человека получил широкое распространение метод определения слуховой чувствительности по вызванным потенциалам, требующий ввиду незначительной амплитуды потенциалов (несколько мкВ), автоматического усреднения очень большого количества измерений (см. ниже).

Помимо абсолютного порога деятельность слуховой системы человека характеризуется *порогом болевого ощущения*, под которым понимается минимальная интенсивность звука, вызывающая ощущение боли в ушах. Эта величина в среднем равна примерно 140 дБ над уровнем $2 \cdot 10^{-5}$ Н/м².

Изложенное выше характеризовало абсолютный слуховой порог у человека. Между тем абсолютные пороги слышимости на разных частотах у разных животных резко различаются. Так, у разных видов рыб максимальная слуховая чувствительность обнаруживается в диапазоне низких частот — от 200 до 1 500 Гц, в то время как эхолоцирующие животные (например, летучие мыши, дельфины, киты) способны четко воспринимать звуковые частоты ультразвукового диапазона (100 — 150 кГц и выше).

4.2.2. Громкость

Громкость — важный признак звукового сигнала, субъективный коррелят его интенсивности. Как и другие характеристики деятельности слуховой системы, громкость зависит от частоты тонального стимула. Это иллюстрируется кривыми равной громкости, которые показывают, какова должна быть интенсивность тонов разной частоты, чтобы они обладали равной громкостью (рис. 4.3). Для количественной оценки громкости используют понятие уровня громкости. Обычно за единицу уровня громкости принимается *фон*: 1 фон соответствует громкости тона с частотой 1 000 Гц при интенсивности 40 дБ над нормальным порогом слышимости.

Громкость существенно зависит и от ширины спектра звукового сигнала, если этот сигнал многокомпонентный, т.е. состоит из ряда частот. При ширине полосы частот, не выходящей за пределы критической полосы (см. раздел «Маскировка»), при средней

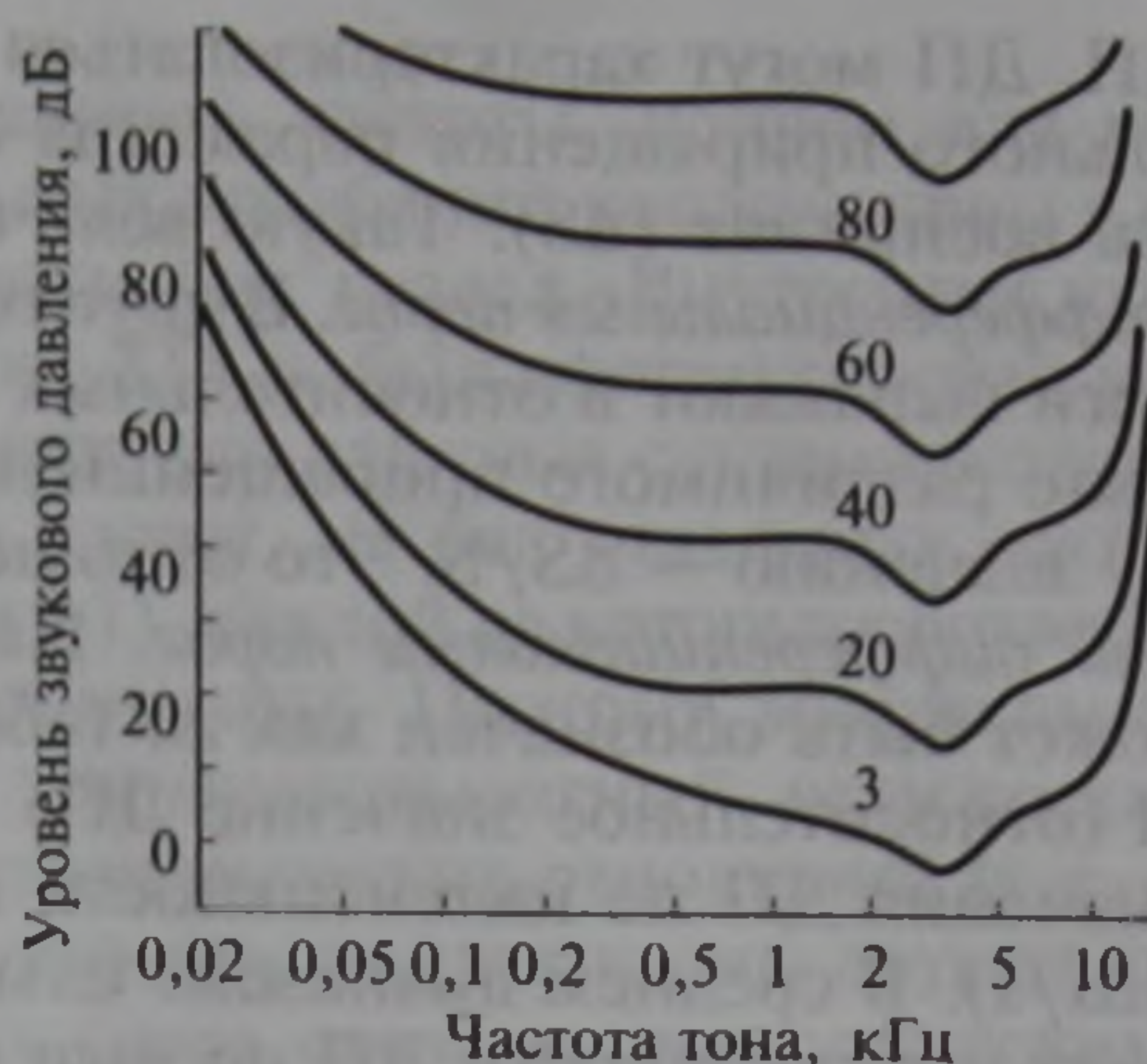


Рис. 4.3. Кривые равной громкости.

Цифры у кривых — значения уровня громкости в фонах

интенсивности стимула громкость остается постоянной. Существенно влияют на громкость маскирующие шумы; на их фоне она оказывается меньше, чем в тишине. Чем выше уровень маскирующего шума, тем быстрее растет громкость маскируемого звука при увеличении его интенсивности. Феномен ускоренного нарастания громкости звука при маскировке получил название *выравнивания громкости* (английский термин *resruitment*). Выравнивание громкости наблюдается и у больных при нарушении деятельности звуковоспринимающего аппарата улитки и без воздействия маскирующего шума.

Разрешающая способность механизма оценки громкости определяется *дифференциальными* (или *разностными*) *порогами по ин-*

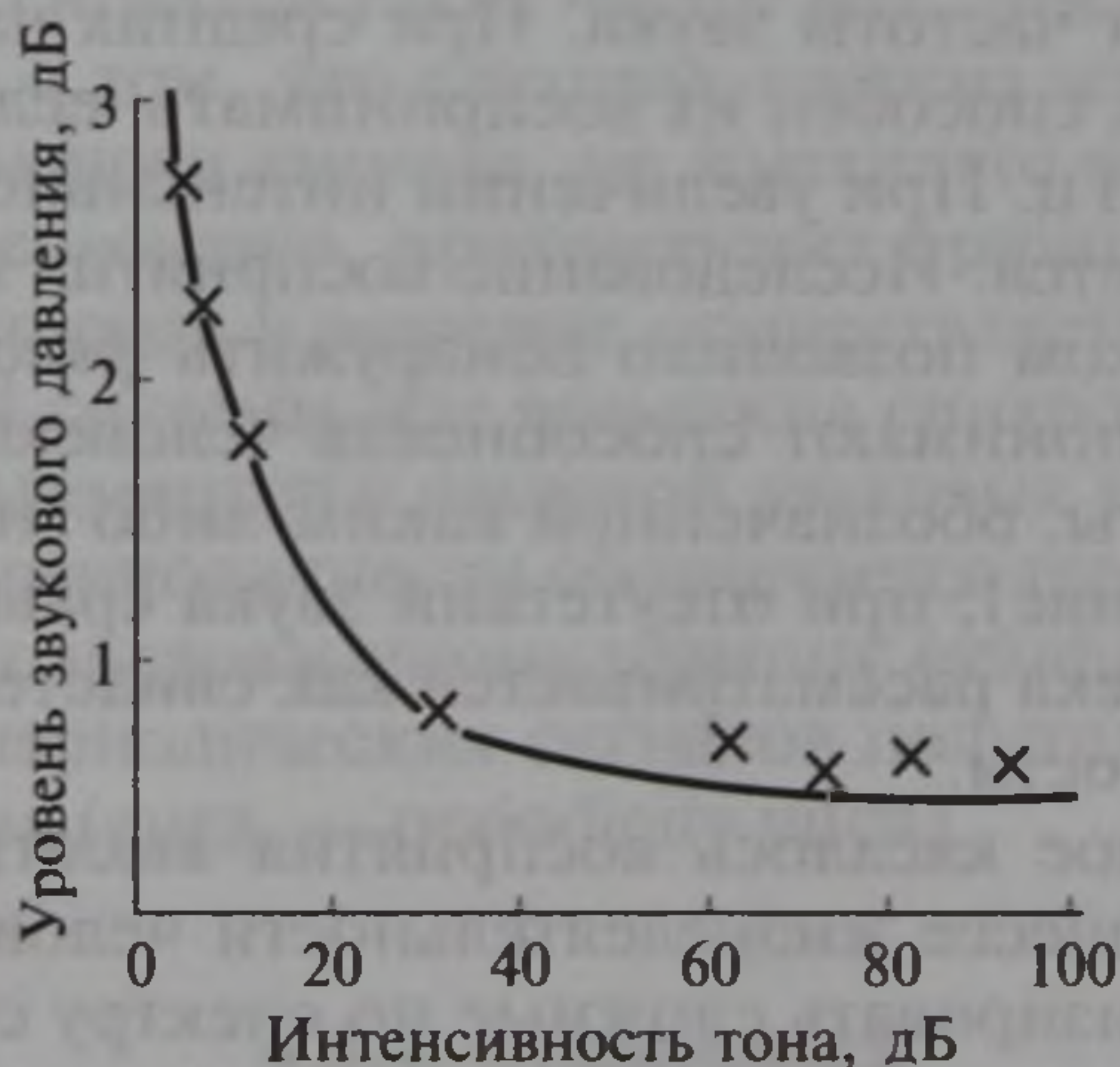


Рис. 4.4. Абсолютные дифференциальные пороги по интенсивности при разной интенсивности тона с частотой 1 000 Гц, на которой проводится измерение

тенсивности — ДП. ДП могут характеризоваться абсолютной величиной минимального приращения параметра стимула (S), который может быть воспринят (ΔS). Такую величину обозначают как *абсолютный дифференциальный порог*. В других случаях дифференциальные пороги выражают в относительных единицах: отношением минимально различимого приращения параметра стимула к его исходному значению — $\Delta S/S$. Это отношение обозначают как *относительный дифференциальный порог*. Например, ДП по интенсивности может быть обозначен как ΔI (абсолютное значение ДП) или $\Delta I/I$ (относительное значение ДП). Для выражения относительного значения ДП по интенсивности в дБ используют выражение $10 \lg (\Delta I/I)$. В среднем диапазоне слышимых частот и при средних уровнях интенсивности ДП по интенсивности равен 0,3—0,7 дБ. ДП по интенсивности практически не зависит от частоты стимула, однако существенно зависит от уровня звукового давления различаемых стимулов: при его возрастании ДП уменьшается (рис. 4.4). Длительность сигнала также увеличивает громкость звуковых стимулов (*временная суммация громкости*).

4.2.3. Высота

Высота звуковых сигналов — субъективный коррелят их частоты, или периодичности. Высота тона определяется методами численного шкалирования. При пропорциональном шкалировании за единицу высоты тона был принят *мел*. Высота в 1 000 мел соответствует высоте тона с частотой 1 000 Гц при интенсивности 40 дБ над порогом слышимости.

Различение частоты тонов характеризуется ДП по частоте, который зависит от частоты звука. При средних частотах звуковых сигналов человек способен их воспринимать, если они отличаются всего на 1—2 Гц. При увеличении интенсивности звука ДП по частоте уменьшается. Исследование восприятия высоты звуковых сигналов человеком позволило обнаружить *феномен абсолютного слуха*. Под ним понимают способность человека к абсолютному узнаванию высоты, обозначенной каким-либо знаком (например, нотное обозначение), при отсутствии звука сравнения. Абсолютный слух у человека рассматривается как свидетельство его музыкальной одаренности.

Все изложенное касалось восприятия высоты чистых тонов. Между тем в процессе жизнедеятельности человеку и животным приходится анализировать сложные по спектру сигналы. Некоторые особенности их оценки представляют существенный интерес, так как свидетельствуют об ограниченности представлений о частотном анализе только по принципу «места». Принцип места определяется максимальным колебанием базилярной мембраны

улитки на тон данной частоты, причем для разных частот эти места максимальных колебаний неодинаковы в разных местах базилярной мембраны (см. раздел «Внутреннее ухо»).

Еще в середине XIX в. был сформулирован акустический закон Ома. Он утверждает, что слуховая система разлагает сигнал, состоящий из многих частот, на ряд отдельных составляющих (анализ Фурье, см. раздел 4.1), каждой из которых соответствует свой субъективный коррелят высоты. Поэтому многокомпонентный сигнал воспринимается как многовысотный, если составляющие его частоты не имеют гармонических отношений (т.е. отношений целых чисел) и достаточно далеко отставлены друг от друга. Если же частоты сложного сигнала связаны гармоническим отношением, то воспринимается высота, соответствующая самой низкой его частоте, т.е. его первой (основной) гармонике. Акустический закон Ома и послужил основой для разработки принципа «места» в частотном анализе. В дальнейшем было установлено, что закон Ома не распространяется на многокомпонентный сигнал, если его составляющие сравнительно близки по частоте и не выходят за пределы критической полосы (см. раздел «Маскировка»). В этом случае высота сигнала определяется некоторой средней частотой. Кроме того, при исследовании восприятия высоты сложных звуков был обнаружен еще один феномен, который не мог быть объяснен с точки зрения принципа «места». Этот феномен проявляется при восприятии ряда периодических сигналов — например, серии импульсов, амплитудно-модулированных синусоидальных сигналов, шума с определенной частотой прерывания (см. рис. 4.1). При действии таких сигналов воспринимаются, например, частоты, соответствующие частоте $1/T$, хотя, как видно из этого же рисунка, в физических спектрах сигналов таких частот нет. Эти факты привели к предположению о том, что слуховая система измеряет периодическую составляющую сигнала, не имеющего эквивалента в его спектре, что, несомненно, противоречит принципу «места». Повидимому, такого рода измерение осуществляется в центральных отделах слуховой системы, где возможна синхронизация деятельности нервных элементов с частотой звуковых колебаний. Феномен восприятия периодичности обозначается термином «резидуе», что соответствует англоязычному термину «residue», т.е. «остаток», а высота таких периодических сигналов получила название *высоты периодичности* (англ. — periodicity pitch).

4.2.4. Маскировка

Ухудшение слышимости одних звуков под влиянием других называется *маскировкой*. Сигнал, подлежащий обнаружению в условиях маскировки, получил название маскируемого сигнала, а сиг-

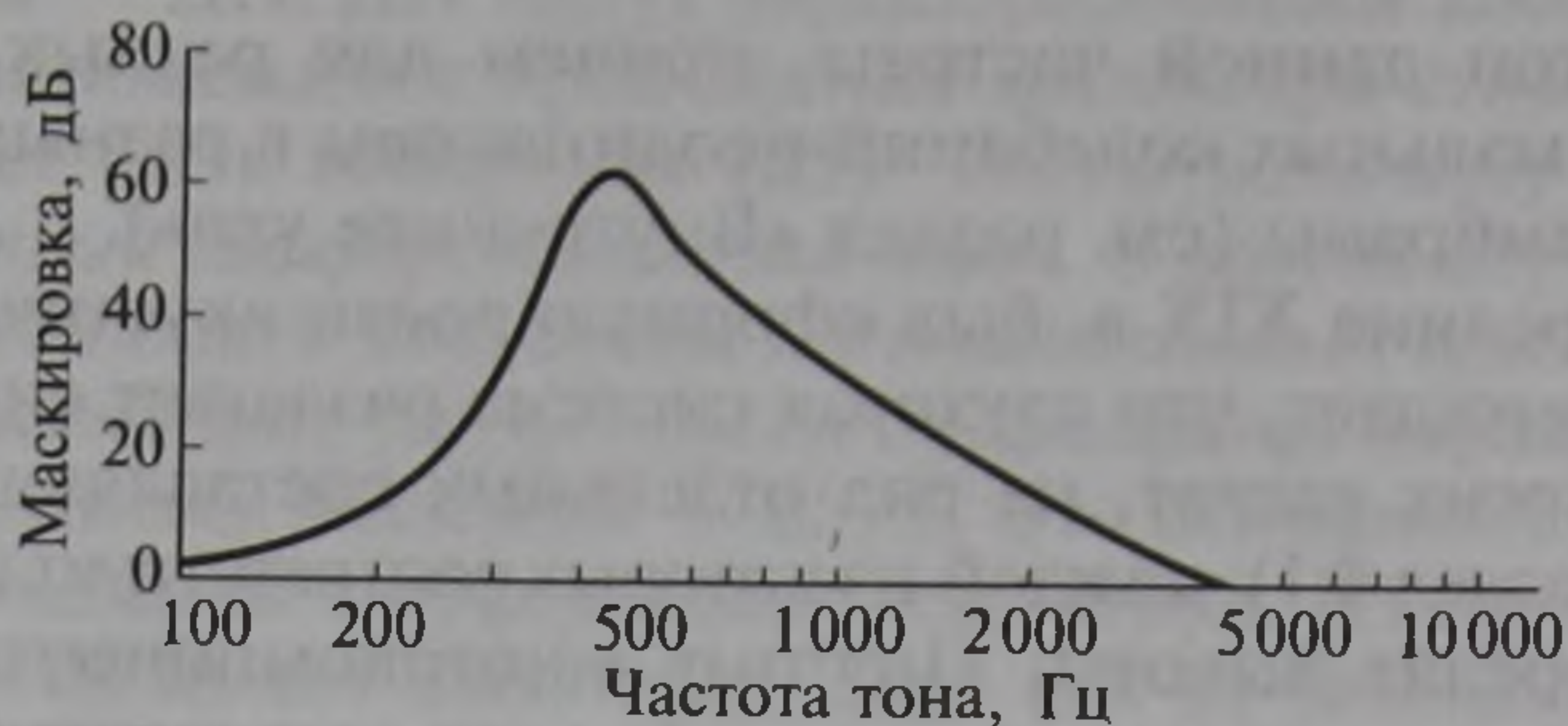


Рис. 4.5. Кривая маскировки тона шумом.

Маскирующий сигнал полосовой шум с шириной полосы 90 Гц и центральной частотой 410 Гц

нал, мешающий восприятию, — маскирующим сигналом, или маскером. За меру маскировки принимается повышение порога обнаружения маскируемого сигнала в дБ относительно порога в тишине. Максимальный эффект маскировки наблюдается при частотах маскируемого сигнала, близких к частоте маскера (рис. 4.5). Как видно из рисунка, кривая маскировки несимметрична. Наклон кривых маскировки в сторону высоких частот может оказаться очень крутым (до 280 дБ на октаву), в то время как в сторону низких частот наклон значительно более пологий (до 60 дБ на октаву). Исследование кривых маскировки привело к предположениям, имеющим принципиальное значение для теории частотного анализа, осуществляемого слуховой системой. При ряде допущений кривые маскировки можно рассматривать как характеристику частотно-избирательных элементов слуховой системы, которые по своей форме близки к аналогичным характеристикам базилярной мембраны.

Исследование маскировки позволило подойти к оценке частотно-избирательных свойств слуха в другом плане и сформулировать концепцию критических полос. Так, при маскировке тона

узкополосным шумом расширение полосы частот маскера приводит к возрастанию эффекта маскировки только до определенной ширины полосы маскирующего шума, дальнейшее ее расширение не изменяет порога маскировки. Ширина полосы маскирующего шума, за пределами которой порог маскировки перестает возрастать, служит мерой шири-

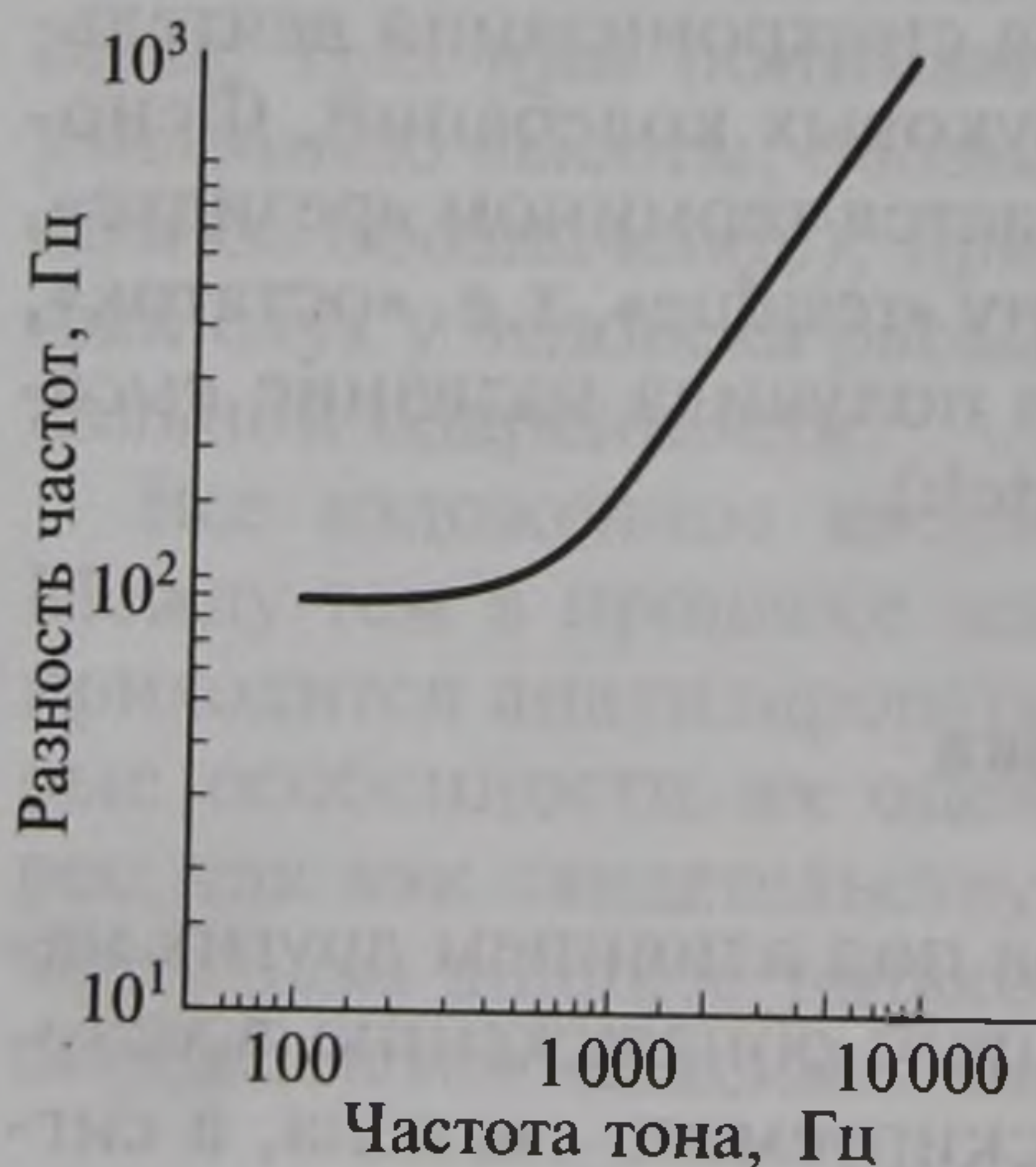


Рис. 4.6. Зависимость ширины критических полос от частоты тона

ны критической полосы. Величина критических полос зависит от частоты маскируемого тона: чем частота выше, тем шире критическая полоса (рис. 4.6).

4.2.5. Длительность сигнала

Абсолютный порог слышимости снижается при увеличении длительности сигнала. Это явление называется *временной суммацией*. Однако порог снижается до некоторой критической величины длительности звукового сигнала (время порядка 100 — 150 мс). После достижения этой величины дальнейшее возрастание длительности звукового сигнала неэффективно для снижения порога слышимости (рис. 4.7). Эту критическую величину называют *критическим временем слуховой пороговой суммации*.

Увеличение длительности сигнала повышает точность работы слуховой системы при измерении ДП по частоте и интенсивности: на частоте 1 000 Гц ДП по частоте уменьшается примерно от 100 до 1 — 10 Гц при увеличении длительности тона от 1 до 100 мс.

4.2.6. Слуховая адаптация

Под *слуховой адаптацией* понимают повышение порогов слышимости, которое наблюдается после длительного (секунды и минуты) действия звука средней или большой надпороговой интенсивности (до 130 дБ). Это повышение порогов слышимости длится секунды и более. Как и другие характеристики слуха, адапта-

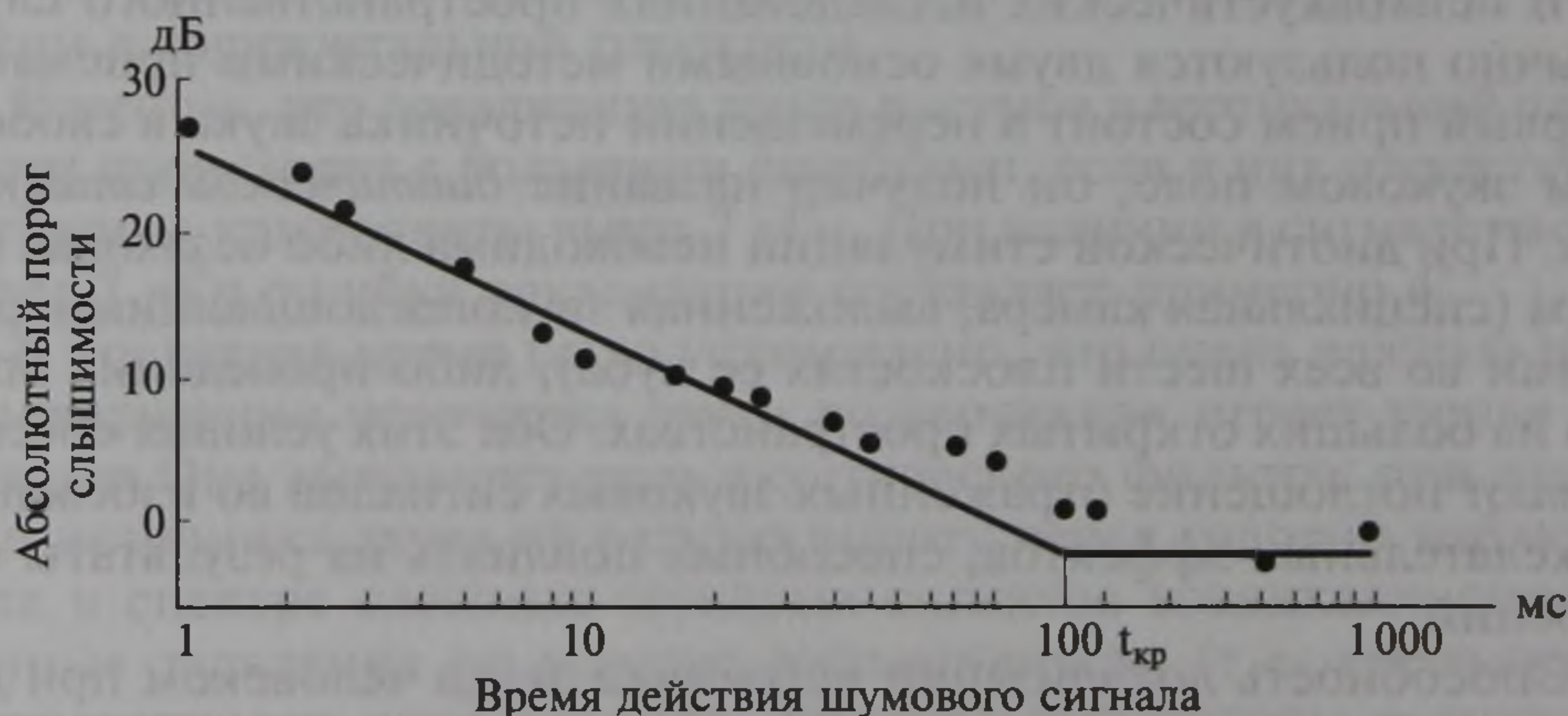


Рис. 4.7. Временная суммация.

Абсолютный порог слышимости (дБ) во время действия шумового сигнала (мс).
Вертикальной черточкой указано критическое время суммации ($t_{кр}$)

ция зависит от частоты звука — наибольшее повышение порогов слышимости наблюдается при их оценке как на самой воздействующей частоте, так и на частотах, близких к ней. Величина порога слышимости возрастает также с увеличением частоты адаптирующего стимула. Чем продолжительнее и интенсивнее адаптирующий звук, тем больше величина адаптации.

4.2.7. Пространственный слух

Способность человека и животных локализовать источник звука, т.е. определять его местоположение в пространстве, называется *пространственным слухом*. Данное определение предполагает способность локализовать источник звука в горизонтальной и вертикальной плоскостях, а также определять степень его удаленности от организма. Пространственный слух играет значительную роль в пространственной ориентации человека и животных, которая может быть как пассивной, так и активной. В первом случае происходит локализация звучащего объекта, во втором случае акустическая ориентация осуществляется за счет излучения самим животным звука и локализации отражающего звук объекта (эхолокация).

У большинства животных и человека локализация источников звука происходит с помощью симметричных половин слуховой системы (*бинауральный слух*). Однако несмотря на то что бинауральный слух является универсальной основой локализации, человек и животные способны с помощью движений головы локализовать источник звука в горизонтальной плоскости и с помощью одного уха, т.е. монаурально, а также монаурально определить степень его удаленности.

В психоакустических исследованиях пространственного слуха обычно пользуются двумя основными методическими приемами. Первый прием состоит в перемещении источника звука в свободном звуковом поле, он получил название *диотической стимуляции*. При диотической стимуляции необходима либо безэховая камера (специальная камера, выложенная звукопоглощающими клиньями во всех шести плоскостях ее куба), либо проведение опытов на больших открытых пространствах. Оба этих условия обеспечивают поглощение отраженных звуковых сигналов во избежание нежелательных эффектов, способных повлиять на результаты измерений.

Способность локализации источника звука человеком при диотической стимуляции высока. Минимально различимый угол при определенном сочетании азимута и частоты стимулирующего тона может достигать долей градуса. Лучше всего локализуются звуки с крутым передним фронтом нарастания и широким спектром, на-

пример щелчки, речевые сигналы. Локализация существенно улучшается при небольших движениях головы испытуемого.

Основой бинаурального механизма локализации в горизонтальной плоскости являются межушные (интерауральные) различия стимуляции по времени (фазе) и по интенсивности. Интерауральные различия по времени (интерауральная задержка) оказываются существенными, если источник звука смещен от средней линии головы, а длина волны тонального сигнала больше расстояния между ушами. В этом случае звуковая волна огибает голову слушателя, что и обеспечивает поступление раздражения на одно ухо раньше, чем на противоположное. Расстояние между ушами у человека в среднем принято считать равным 21 см, и эта величина получила название эффективной интерауральной базы. Для данного животного величина базы определяет тот диапазон частот, который может создавать интерауральную задержку. Например, для человека интерауральную задержку создают частоты до 1,5 кГц. Как и следовало ожидать, наибольших значений (немного больше 0,6 мс) она достигает при положении источника звука у одного из ушей (90°) и равна 0 при расположении источника спереди или сзади по средней линии головы, когда интерауральные различия отсутствуют (рис. 4.8, А). При частоте источника звука выше 1,5 кГц у человека вступает в действие другой бинауральный механизм локализации — интерауральная разность по интенсивности. Она возникает в связи с тем, что частоты выше 1,5 кГц уже не огибают голову слушателя, а поглощаются и отражаются головой как экраном (*экранирующий*, или *теневогой*, эффект головы). Повышение частоты тона приводит к существенному повышению разности звукового давления в наружных слуховых проходах испытуемого (см. рис. 4.8, Б).

Все изложенное касалось локализации источника звука человеком в горизонтальной плоскости.

Известно, что локализация тонов и шумов в вертикальной плоскости происходит с большими ошибками, если в них отсутствуют частотные компоненты выше 7 кГц. При наличии в сигнале частот выше 7 кГц ошибка локализации составляет примерно 4° .

В последнее время было установлено, что очень важную роль в локализации источника звука по вертикали играет ушная раковина. Она выполняет роль акустического фильтра: при элевации источника звука на разную высоту перед головой наблюдателя в спектре сложных звуковых сигналов возникают определенные западения по уровню интенсивности (т.е. уменьшение интенсивности определенной спектральной полосы в широкополосном по спектру сигнале). Эти западения связаны с углом элевации, перемещаясь в сторону более высоких частот при увеличении угла элевации. Было показано, что именно эти западе-

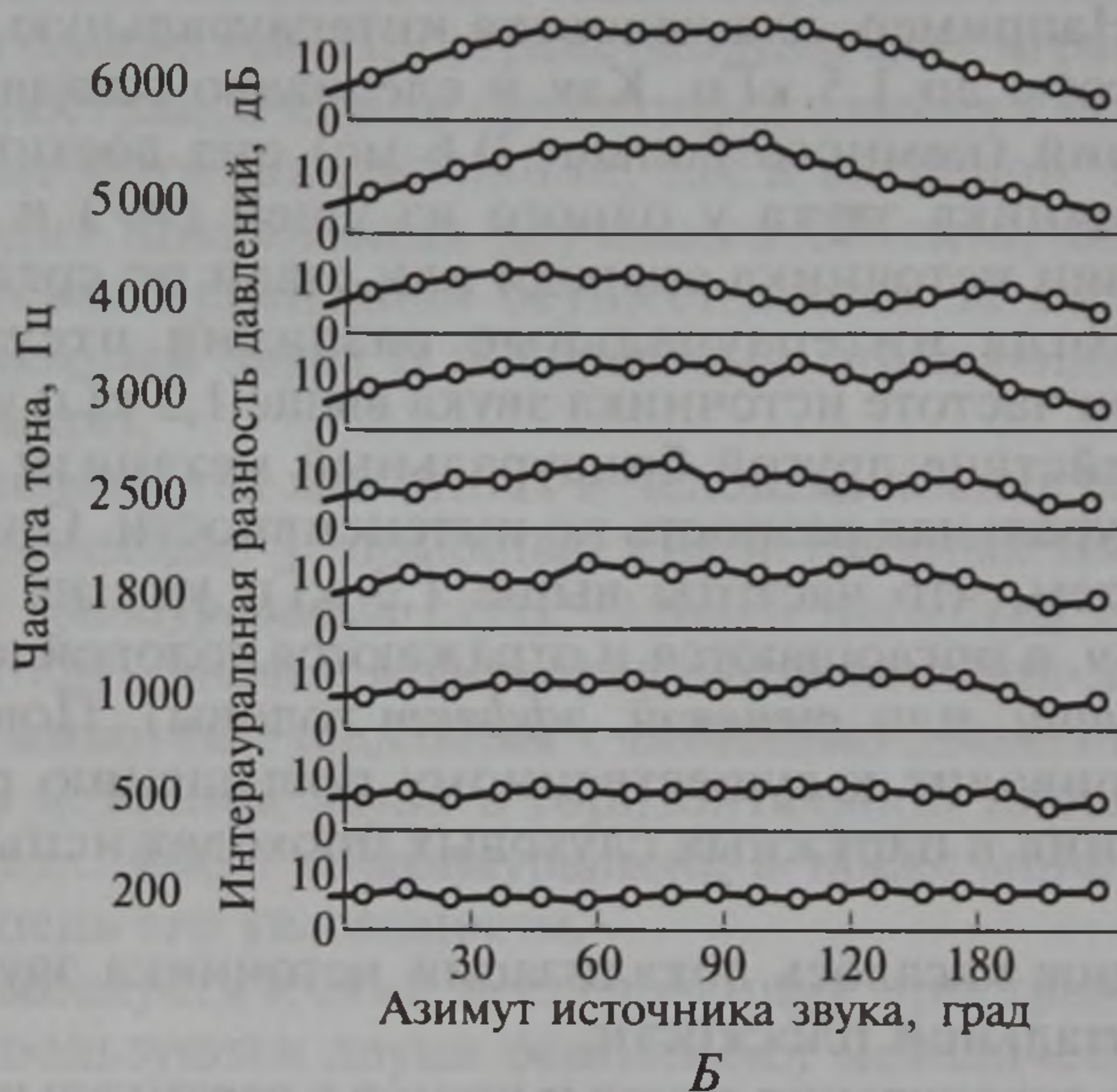
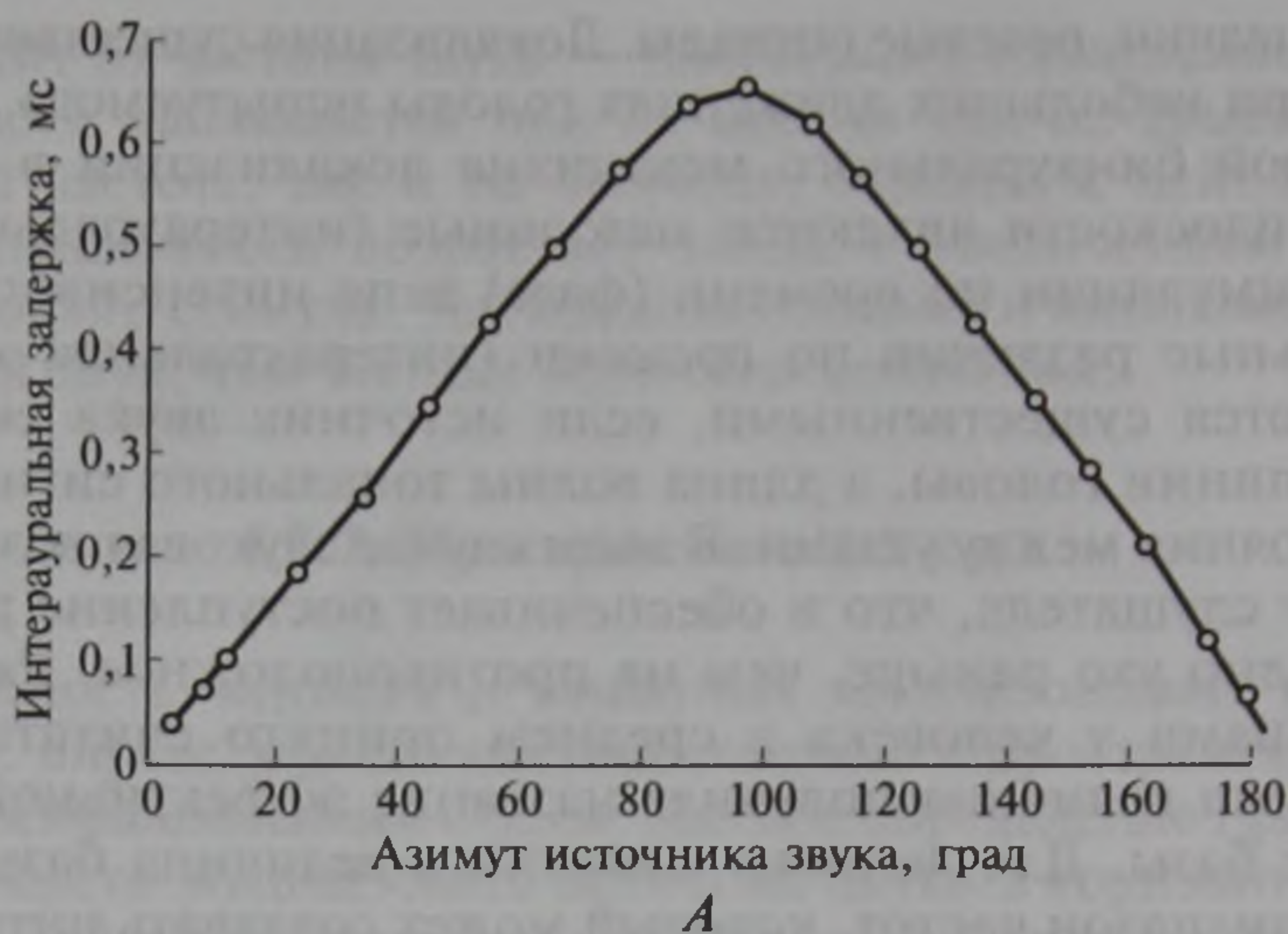


Рис. 4.8. Межушные различия стимуляции по времени (А) и по интенсивности (Б):

А — значение межушной задержки (в мс) при разных азимутальных углах расположения источника звука («0» — средняя линия головы); Б — левый ряд цифр — частоты стимуляции (Гц), второй ряд цифр — изменение межушных различий звукового давления (дБ) при разных азимутальных углах расположения источника звука («0» — средняя линия головы). Измерение межушных различий по времени и интенсивности в наружном слуховом проходе

ния — существенные признаки элевации. В связи с этим была построена математически передаточная функция наружного уха и головы человека. Эта формула используется при синтезе сигналов с разными западениями в спектре, которые при предъявляе-

нии через головные телефоны вызывают ощущение разной элевации звукового образа.

Что касается оценки удаленности источника звука от организма, то факторы, его определяющие, связаны с ослаблением звука и изменением его тембра с удалением источника.

Хорошо известно, что в реальных условиях источники звука локализируются правильно, несмотря на их многократное отражение от объектов внешней среды. Это свидетельствует о высокой помехоустойчивости слуховой системы при локализации звука. Экспериментальные исследования подтвердили наличие такой помехоустойчивости. Оказалось, что если два источника звука, расположенные на одинаковом расстоянии от средней линии головы слушателя, излучают одинаковые звуки и один из излучателей включается раньше второго, то воспринимается один звуковой образ, локализуемый у более раннего включенного источника звука. Этот эффект получил название *эффекта предшествования*.

Другой механизм помехоустойчивости пространственного слуха позволяет эффективно выделять один источник звука на фоне действия других источников, в данный момент не представляющих интереса для слушателя. Так, например, удастся выделить речь собеседника в обществе одновременно разговаривающих людей (отсюда английское название этого явления — *cocktail party effect* — *эффект коктейльной партии*).

Вышеизложенное касалось локализации источника звука в свободном звуковом поле. Существует еще один метод исследования пространственного слуха. Он основан на следующем психоакустическом эффекте: если к ушам испытуемого через два головных телефона подвести одновременно два идентичных звука, то испытуемым воспринимается один слитный звуковой образ, локализуемый строго по средней линии головы. Если же один из бинаурально предъявленных звуков опережает другой или превышает его по интенсивности, то слитный звуковой образ смещается в сторону более раннего или более сильного звука. Описанное смещение слитного звукового образа получило название *латерализации*, а предъявление двух сигналов отдельно на два уха при наличии интерауральных различий получило название *дихотического раздражения*. После того как было показано сходство процессов латерализации и локализации в свободном звуковом поле, феномен латерализации стал широко использоваться при исследовании локализационных механизмов. Его преимущества состоят в том, что ему не требуются особые условия эксперимента и он позволяет отдельно в широких пределах и с большой точностью регулировать интерауральные различия стимуляции по времени и по интенсивности, т.е. параметры звуковых сигналов, которые обеспечивают локализацию источника звука в горизонтальной плоскости свободного звукового поля.

С помощью дихотической стимуляции установлено, что минимальный интерауральный интервал, необходимый для смещения слитного звукового образа от средней линии головы, равен 11 мкс, а полное смещение образа к одному из ушей достигается при задержке 630 мкс. Именно этот интервал соответствует максимально возможной интерауральной задержке при диотической стимуляции (см. рис. 4.8, А). При опережении раздражения на одном из ушей более чем на 2 мс слитный звуковой образ исчезает и испытуемый воспринимает два отдельных звука. Что касается интерауральных различий по интенсивности, то при дихотической стимуляции латерализация наступает, если разность по интенсивности достигает 1 дБ. Дихотическим же способом раздражения установлено, что латерализация, вызванная опережением раздражения одного из ушей, может быть снята (образ возвращается к средней линии головы) усилением интенсивности запаздывающего раздражения противоположного уха (*феномен компенсации*).

С помощью дихотической стимуляции был обнаружен еще один интересный феномен, связанный с маскировкой. Оказалось, что если интерауральные различия стимуляции вводятся либо в маскируемом, либо в маскирующем сигналах, предъявляемых дихотически, то маскировка существенно уменьшается (до 14 — 16 дБ). Это явление получило название *бинауральной разности уровня маскировки* (по англ. binaural masking level difference, сокращенно BMLD).

Все вышеизложенное касалось локализации неподвижных источников звука. Вместе с тем важным параметром определения положения в пространстве источников звука служит локализация движущихся источников звука.

Следует отметить, что при локализации движущихся источников звука слуховая система обнаруживает определенную инерцию. Это естественно, так как слуховой системе необходимо определенное время наблюдения за источником звука, чтобы определить как факт его движения, так и его направление. Эта инерционность обычно характеризуется временем наблюдения за источником звука порядка 100 — 150 мс при движении источника звука во всех трех взаимно-перпендикулярных плоскостях. Инерционность слуховой системы при локализации движущихся источников звука сказывается на значениях минимально различимого угла движения, т.е. расстояния, выраженного в угловых градусах, которое должен пройти источник звука, чтобы наблюдатель воспринял сам факт движения. При движении источника звука в горизонтальной плоскости и средних скоростях движения этот угол равен примерно 4°. Таким образом, за счет инерции восприятия движения разрешающая способность слуховой системы при локализации этого движения оказывается на порядок больше, чем

разрешающая способность локализации неподвижного источника звука (доли угловых градусов).

Отметим, что на основе закономерностей восприятия неподвижных и движущихся источников звука с помощью компьютерной техники появилась возможность синтезировать звуковые сигналы, обладающие физическими характеристиками движущихся источников звука в свободном звуковом поле. Предъявленные через головные телефоны эти синтезированные сигналы создают у наблюдателя ощущение динамичной звуковой сцены, проецируемой во внешнее пространство. Такая акустическая сцена получила название *акустической виртуальной реальности*.

4.2.8. Эхолокация

В заключение рассмотрим еще одну форму пространственной ориентации, основанной на деятельности слуховой системы. Этот вид пространственной ориентации — *эхолокация* — основан на определении положения внешних объектов, направления и скорости их перемещения благодаря отраженным звуковым сигналам, причем звуки генерируются самим животным. История открытия основных фактов по эхолокации насчитывает около 150 лет (с конца XVIII в. примерно до середины XX в.). Вначале итальянским ученым Ладзаро Спалланцани было показано, что летучие мыши прекрасно ориентируются в темной комнате, затем было установлено, что эту ориентацию обеспечивают именно органы слуха. И только в конце 30-х годов XX в. американским студентом Д. Гриффином было установлено, что летучие мыши излучают большое количество ультразвуковых сигналов, которые и представляют основу эхолокации. Помимо летучих мышей, из наземных позвоночных эхолокационной ориентировкой пользуются птицы (глухарь, стрижи-саланганы), предположительно некоторые грызуны и насекомоядные (полевки, золотые хомячки, землеройки).

У ряда водных позвоночных эхолокация проявляется в развернутом виде. К ним относятся китообразные (киты, дельфины) и ластоногие (моржи, тюлени).

Основной принцип эхолокации состоит в следующем. Животные излучают в основном короткие (порядка нескольких миллисекунд), многокомпонентные по спектру звуковые сигналы. В поисковом режиме эти сигналы повторяются несколько раз в секунду. Однако при появлении цели частота излучения эхолоцирующих сигналов возрастает, достигая десятков в секунду. При этом излучение сигналов обладает высокой направленностью, что увеличивает их эффективность. Отраженные от цели сигналы обнаруживают некоторые изменения в спектре и интенсивности. Имен-

но это обстоятельство позволяет эхолоцирующим животным обнаруживать цель в трехмерном пространстве. Разрешающие способности эхолокационного механизма достаточно высоки. Так, некоторые летучие мыши способны избегать препятствия в виде натянутых проволочек диаметром от нескольких сотых до десятой миллиметра. При отражающих звук поверхностях и определенной величине препятствия летучие мыши способны определять дальность до препятствия в диапазоне от нескольких до 10 м. Для оценки движущихся целей эхолоцирующие животные используют доплеровский сдвиг (изменение длины волны λ при движении источника волн относительно их приемника). Кроме того, животные с помощью эхолокации способны определять форму и материал предметов, фигурирующих в эксперименте в качестве целей эхолокации.

4.3. Периферические отделы слуховой системы

На рис. 4.9 представлен разрез периферического отдела слуховой системы, который подразделяется на наружное, среднее и внутреннее ухо.

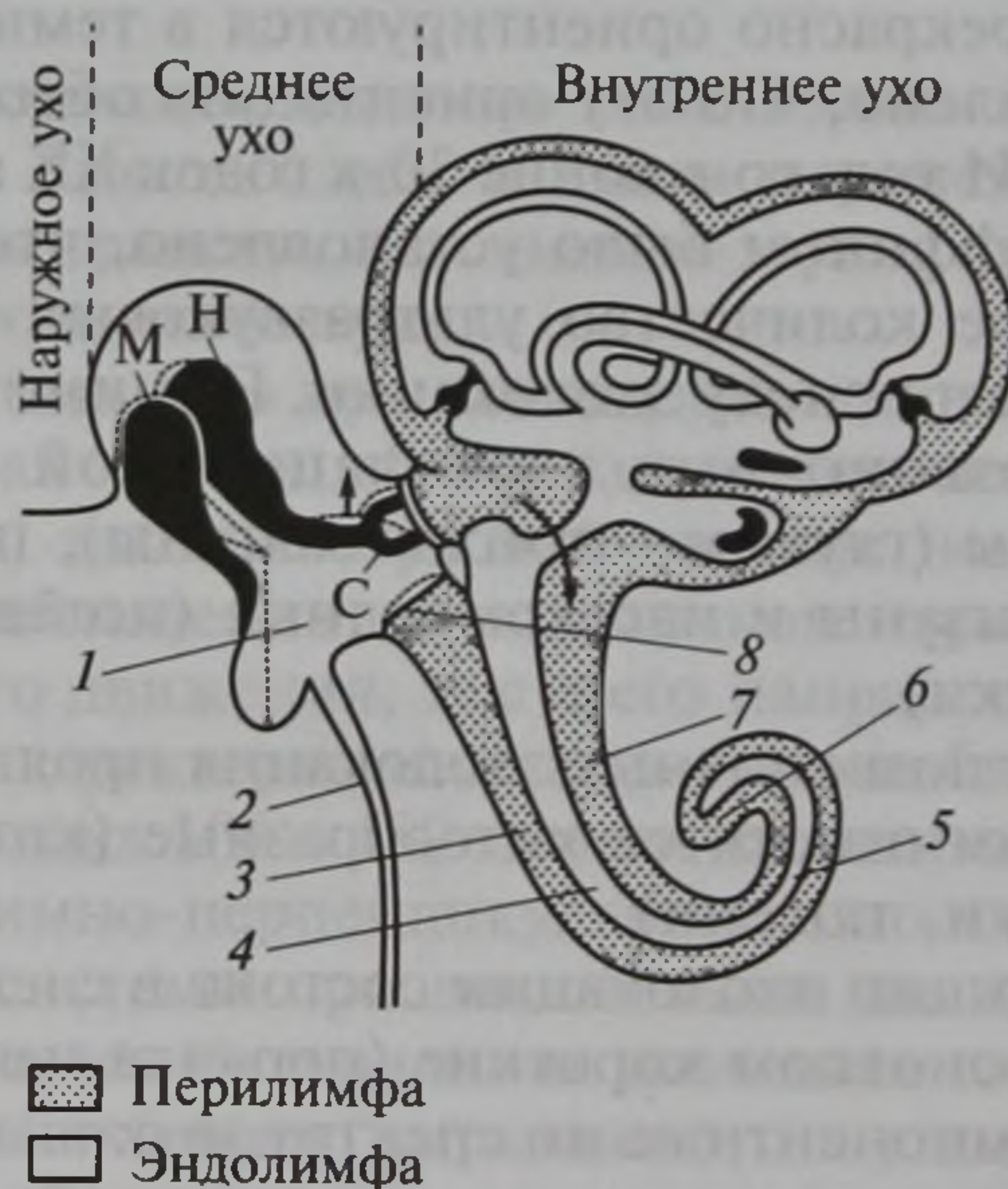


Рис. 4.9. Схема строения среднего и внутреннего уха:

1 — барабанная перепонка; 2 — евстахиева труба; 3 — барабанная лестница; 4 — средняя лестница; 5 — основная мембрана; 6 — гелиотрема; 7 — вестибулярная лестница; 8 — круглое окно; М, Н, С — косточки среднего уха (молоточек, наковальня, стремечко)

4.3.1. Наружное ухо

Наружное ухо состоит из двух основных компонентов: ушной раковины и наружного слухового прохода. Оно выполняет различные функции. Прежде всего длинный (2,5 см) и узкий (5—7 мм) наружный слуховой проход выполняет защитную функцию. Во-вторых, наружное ухо (ушная раковина и наружный слуховой проход) имеет собственную резонансную частоту. Так, резонансная частота наружного слухового прохода у взрослых людей равна приблизительно 2 500 Гц, а ушной раковины — 5 000 Гц. Это обеспечивает усиление поступающих звуков каждой из этих структур на их резонансной частоте до 10—12 дБ.

4.3.2. Среднее ухо

Среднее ухо состоит из барабанной полости, клеток сосцевидного отростка, барабанной перепонки, слуховых косточек. У человека барабанная перепонка имеет коническую форму с эллиптическими контурами и площадью около 85 мм² (из которых лишь 55 мм² подвержены воздействию звуковой волны). Большая часть барабанной перепонки состоит из радиальных и циркулярных коллагеновых волокон. С помощью метода голографии установлено, что барабанная перепонка колеблется не как единое целое. Ее колебания неравномерно распределены по ее площади. В частности, между частотами 600 и 1 500 Гц имеются два выраженных участка максимального смещения (максимальной амплитуды) колебаний.

Амплитуда колебаний барабанной перепонки при максимальной интенсивности звука равна $2 \cdot 10^{-5}$ см, в то время как при пороговой интенсивности стимула она составляет 10^{-9} см. Колебания барабанной перепонки частотно зависимы: они имеют равную амплитуду в диапазоне частот до 2 кГц и уменьшаются при возрастании частоты.

Между барабанной перепонкой и внутренним ухом располагаются три косточки: *молоточек*, *наковальня* и *стремечко*. Непосредственно с перепонкой соединяется рукоятка молоточка, в то время как его головка контактирует с наковальней. Длинный отросток наковальни соединяется с головкой стремени. Стремя располагается в овальном окне. Таким образом, непосредственная связь барабанной перепонки с внутренним ухом осуществляется через цепь трех слуховых косточек. К среднему уху относятся также две мышцы, располагающиеся в барабанной полости: мышца, натягивающая барабанную перепонку (*m. tensor tympani*), и стремениная мышца (*m. stapedius*), длина которой не превышает 6 мм. Сухожилие стремениной мышцы присоединяется к головке стремени. Порог рефлекторного сокращения мышц среднего уха лежит около

интенсивности звука порядка 40 дБ УЗД, а скрытый период этого сокращения составляет примерно 10 мс, поэтому защитный эффект сокращения мышц среднего уха не сказывается при действии коротких импульсных шумов (короче 10 мс). При нарушении работы косточек слуховая чувствительность понижается на 30—40 дБ. При этом сохраняется возможность передачи звуковых колебаний во внутреннее ухо либо по воздуху, либо через кости черепа (костная проводимость).

4.3.3. Внутреннее ухо

Внутреннее ухо млекопитающих (лабиринт) расположено в пирамиде височной кости черепа. Оно включает два рецепторных аппарата — слуховой и вестибулярный (см. гл. 5 и рис. 4.9). Слуховая часть лабиринта у млекопитающих представляет собой спирально закрученный канал. У человека длина улитки составляет примерно 2,5 витка (35 мм). Две мембраны — базилярная (или основная) и рейснерова делят полость канала на 3 части: барабанную (или тимпанальную) лестницу, иначе барабанный ход, или канал (*scala tympani*), вестибулярную лестницу, иначе вестибулярный ход, или канал (*scala vestibuli*) и среднюю, внутреннюю лестницу (*scala media*). Барабанная и вестибулярная лестницы заполнены жидкостью — перилимфой — и соединяются между собой у вершины улитки с помощью небольшого отверстия — геликотремы. Колебания стремечка передаются на мембрану овального окна и перилимфу вестибулярной лестницы и далее на перилимфу барабанной лестницы и на мембрану круглого окна (см. рис. 4.9). При этом мембрана круглого окна движется в направлении, обратном движению стремечка. Это движение мембраны круглого окна позволяет сохранить объем перилимфы, поскольку жидкость несжимаема. По своему ионному составу перилимфа близка к плазме крови.

Средняя лестница заполнена вязкой жидкостью — эндолимфой, в которой содержание ионов K^+ на порядок выше, чем в перилимфе, а содержание ионов Na^+ на порядок ниже. В целом по своему ионному составу эндолимфа отличается от остальной внеклеточной среды организма и приближается к внутриклеточной среде. Эндолимфа заряжена положительно (до +80 мВ) относительно перилимфатического пространства.

4.3.4. Механика улитки

Основные механические процессы, происходящие во внутреннем ухе при действии звуковых сигналов, показаны на

рис. 4.10, А. На рисунке схематически представлены основные механические структуры улитки внутреннего уха в изображении «выпрямленного» улиткового канала. На рис. 4.10, Б показано изменение положения косточек среднего уха и направление колебаний базилярной мембраны при звуковой волне сжатия (базилярная мембрана прогибается книзу). Обратное направление колебания базилярной мембраны наблюдается при разрежении звуковой волны (рис. 4.10, В). При действии низкочастотного тонального сигнала (рис. 4.10, Г) колебательный процесс охватывает апикальную часть базилярной мембраны, при средних частотах — среднюю часть (рис. 4.10, Д), а при высокочастотных

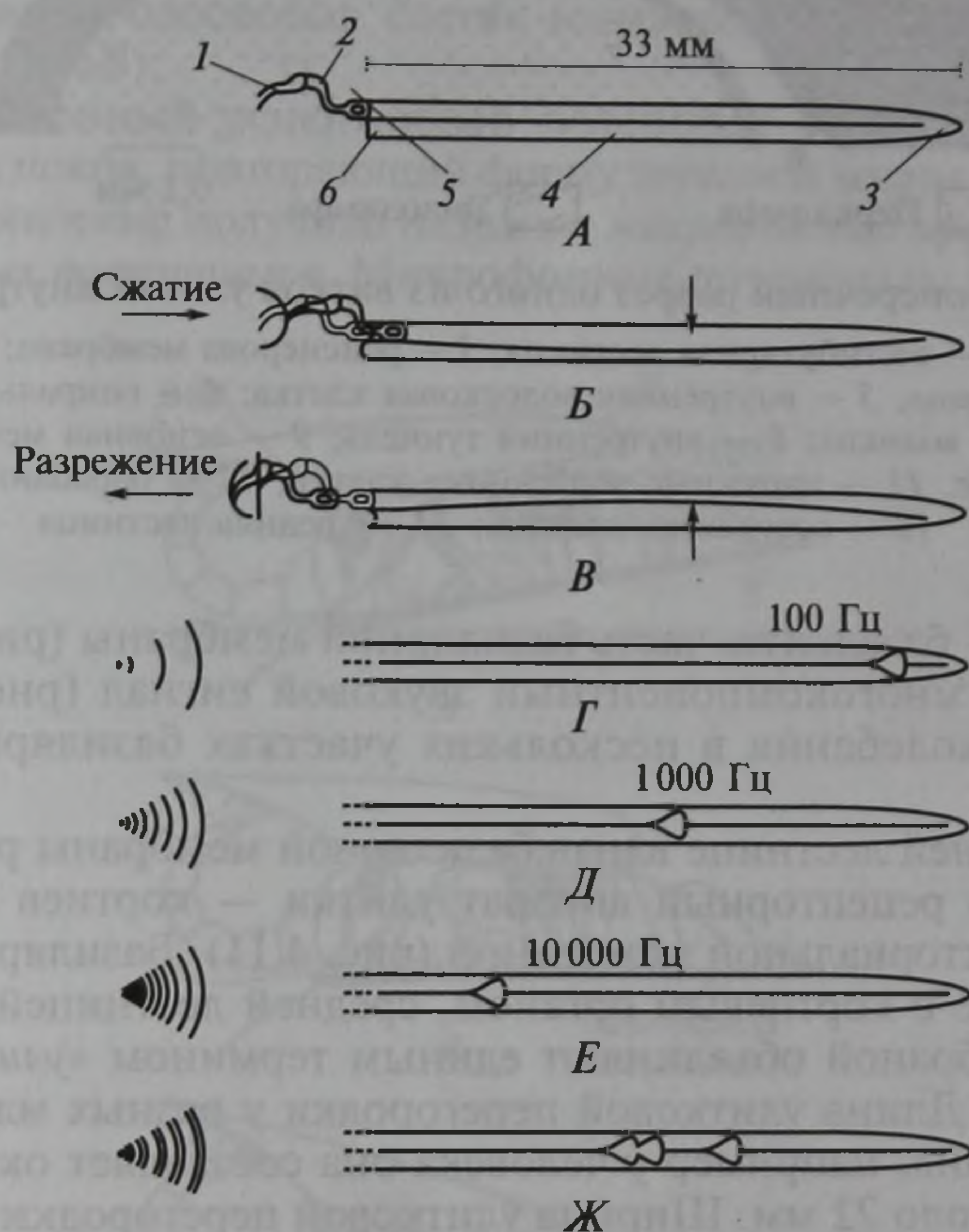


Рис. 4.10. Схематическое изображение механических процессов на базилярной мембране улитки внутреннего уха при действии звука:

А — «выпрямленная» улитка; Б — изменения при действии звукового сигнала, вызывающего сжатие; В — при действии сигнала, вызывающего разрежение; Г — действие звука низкой частоты (под обозначением «100 Гц» изображена огибающая колебаний базилярной мембраны); Д — действие звука средней частоты (1000 Гц); Е — действие звука высокой частоты; Ж — действие сложного звука; 1 — барабанная перепонка; 2 — косточки; 3 — геликотрема; 4 — базилярная мембрана; 5 — овальное окно; 6 — круглое окно

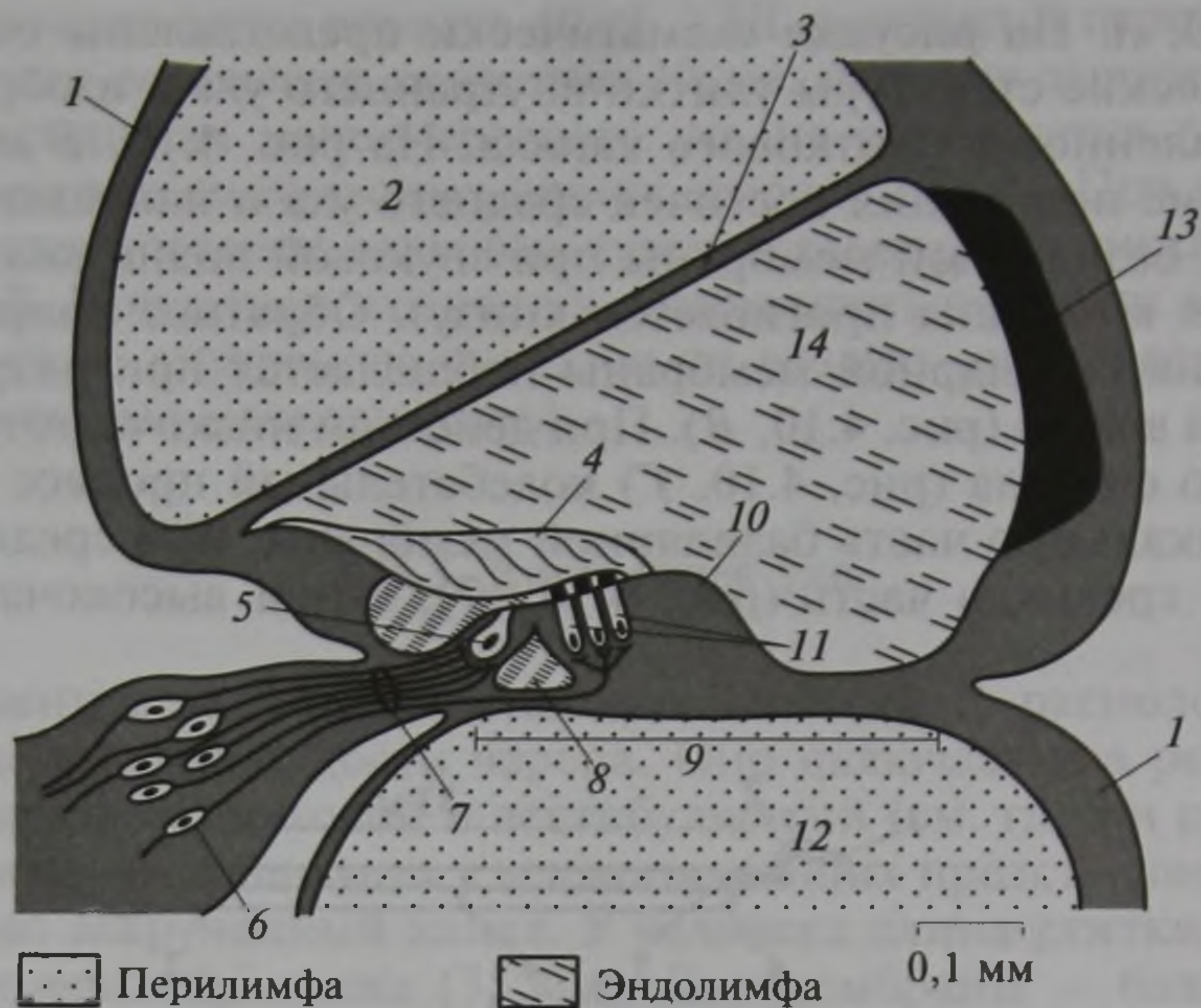


Рис. 4.11. Поперечный разрез одного из витков улитки внутреннего уха:
 1 — кость; 2 — вестибулярная лестница; 3 — рейснерова мембрана; 4 — тектори-
 альная мембрана; 5 — внутренняя волосковая клетка; 6 — спиральный ганглий;
 7 — нервные волокна; 8 — внутренний туннель; 9 — основная мембрана; 10 —
 кортиев орган; 11 — наружные волосковые клетки; 12 — барабанная лестница;
 13 — сосудистая полоска; 14 — средняя лестница

сигналах — базальную часть базилярной мембраны (рис. 4.10, *Е*). Сложный, многокомпонентный звуковой сигнал (рис. 4.10, *Ж*) вызывает колебания в нескольких участках базилярной мембраны.

На средней лестнице вдоль базилярной мембраны расположен собственно рецепторный аппарат улитки — кортиев орган, покрытый текториальной мембраной (рис. 4.11). Базилярную мембрану вместе с кортиевым органом, средней лестницей и рейснеровой мембраной объединяют единым термином «улитковая перегородка». Длина улитковой перегородки у разных млекопитающих различна, например у человека она составляет около 35 мм, у кошки около 22 мм. Ширина улитковой перегородки возрастает от основания улитки к геликотреме.

4.3.5. Рецепторы улитки

Рецепторные клетки кортиева органа снабжены волосками — цилиями и образуют один ряд *внутренних* (ВВК) и 3—4 ряда *наружных волосковых клеток* (НВК). В улитке человека около 3 500 тыс. внутренних и 12 000 наружных волосковых клеток. ВВК и НВК

существенно различаются по форме и ориентации относительно базилярной мембраны, по своей целлюлярной и цилиарной организации и по иннервации (см. рис. 4.11; 4.12). Кроме того, они отличаются по потенциалу покоя. Предполагается, что НВК регулируют функцию ВВК, роль которых состоит в передаче информации о звуке от рецепторов к волокнам слухового нерва. При действии звуковых стимулов, вызывающих колебания базилярной и текториальных мембран, цилии рецепторных клеток деформируются (см. рис. 4.12). Этот процесс обеспечивает преобразование механической энергии звуковых колебаний в электрическую энергию возбуждения волосковых клеток. Возникшее возбуждение проявляется двояко:

как постоянный рецепторный потенциал в виде деполяризации мембраны волосковых клеток (снижение потенциала покоя на несколько мВ);

как переменный рецепторный потенциал в виде колебаний потенциала покоя, повторяющий форму звуковой волны (рис. 4.13). Последнее явление получило название *микрофонного эффекта*, или *микрофонных потенциалов*. Микрофонные потенциалы могут быть

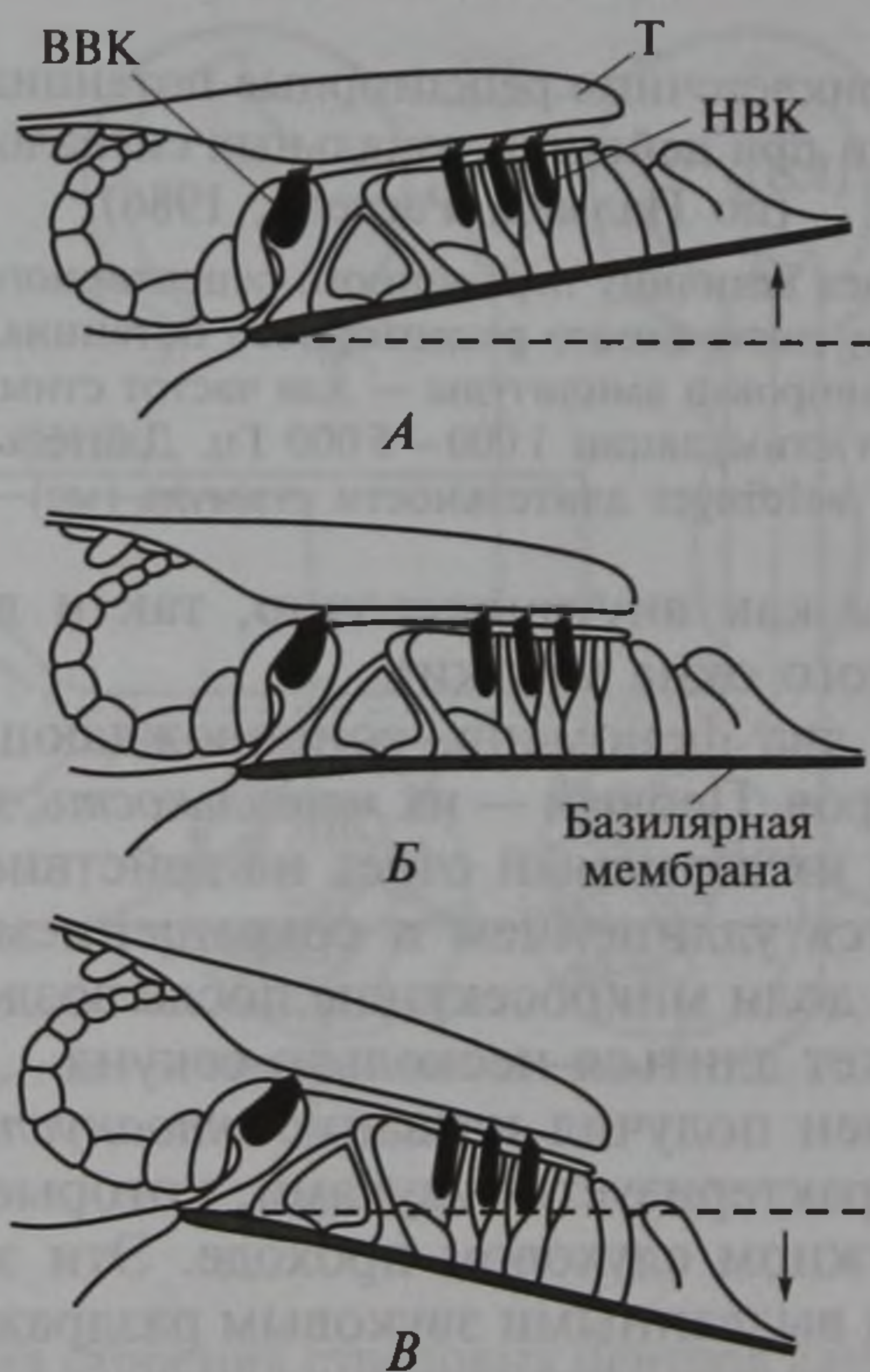


Рис. 4.12. Смещение волосков слуховых рецепторов при разных отклонениях базилярной мембраны (А, В; указаны стрелками); Б и пунктир на А и В — отсутствие смещений базилярной мембраны. ВВК и НВК — внутренние и наружные волосковые клетки; Т — текториальная мембрана

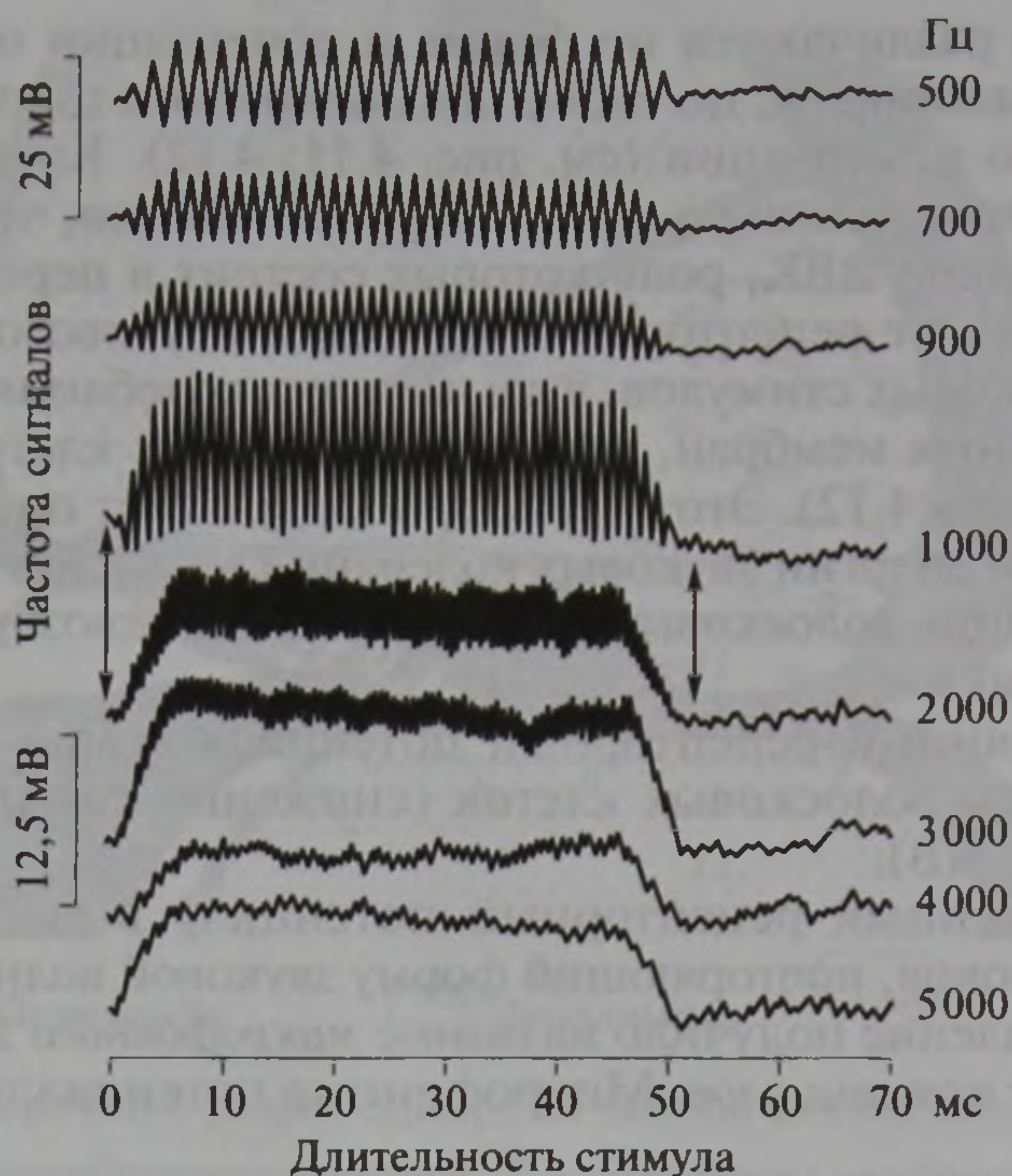


Рис. 4.13. Внутриклеточные рецепторные потенциалы внутренней волосковой клетки при действии тональных сигналов разной частоты (по Палмер, Расселл, 1986).

Стрелка слева отмечает величину переменного рецепторного потенциала, стрелка справа — величину постоянного рецепторного потенциала при частоте звука 2 000 Гц. Верхняя калибровка амплитуды — для частот стимуляции 500—900 Гц, нижняя — для частот стимуляции 1 000—5 000 Гц. Длительность реакции соответствует длительности стимула (мс)

зарегистрированы как внутриклеточно, так и внеклеточно (например, от круглого окна улитки).

Отметим еще два феномена, сопровождающие возбуждение слуховых рецепторов. Первый — их *мотильность*, характерная только для НВК, как их активный ответ на действие звука. Мотильность определяется удлинением и сокращением тела НВК. Она начинается через доли микросекунды после воздействия звукового стимула и может длиться несколько секунд.

Второй феномен получил название *отоакустической эмиссии*. Этот феномен характеризуется звуками, которые можно зарегистрировать в наружном слуховом проходе. Эти звуки могут быть «спонтанными» и вызванными звуковым раздражением. Отоакустическая эмиссия имеет определенное клинико-диагностическое значение, так как при определенных формах патологии характер эмиссии существенно меняется.

Предполагается, что именно мотильность НВК лежит в основе отоакустической эмиссии.

4.3.6. Слуховой нерв

Вся информация о звуке, воспринимаемая органом слуха — улиткой внутреннего уха, — передается в мозг волокнами слухового нерва. Число волокон в слуховом нерве неодинаково у разных млекопитающих: так, у человека это число составляет около 30 тыс., у кошки — около 50 тыс. Основная масса этих волокон — аксоны биполярных нейронов, тела которых расположены внутри спирального канала, образующего *стержень улитки*. Периферические отростки биполярных клеток (дендриты) образуют типичные синаптические контакты с волосковыми клетками кортиева органа (см. рис. 4.11). Дендриты, контактирующие с наружными волосковыми клетками, ветвятся и таким образом получают возбуждение от большого числа рецепторов. Однако подавляющее большинство дендритных волокон (90—95 %) идет от внутренних волосковых клеток, причем каждое волокно, как правило, контактирует с одной волосковой клеткой. На одной внутренней волосковой клетке оканчиваются 10—20 волокон. Таким образом, иннервацию наружных волосковых клеток следует признать «диффузной», обеспечиваю-

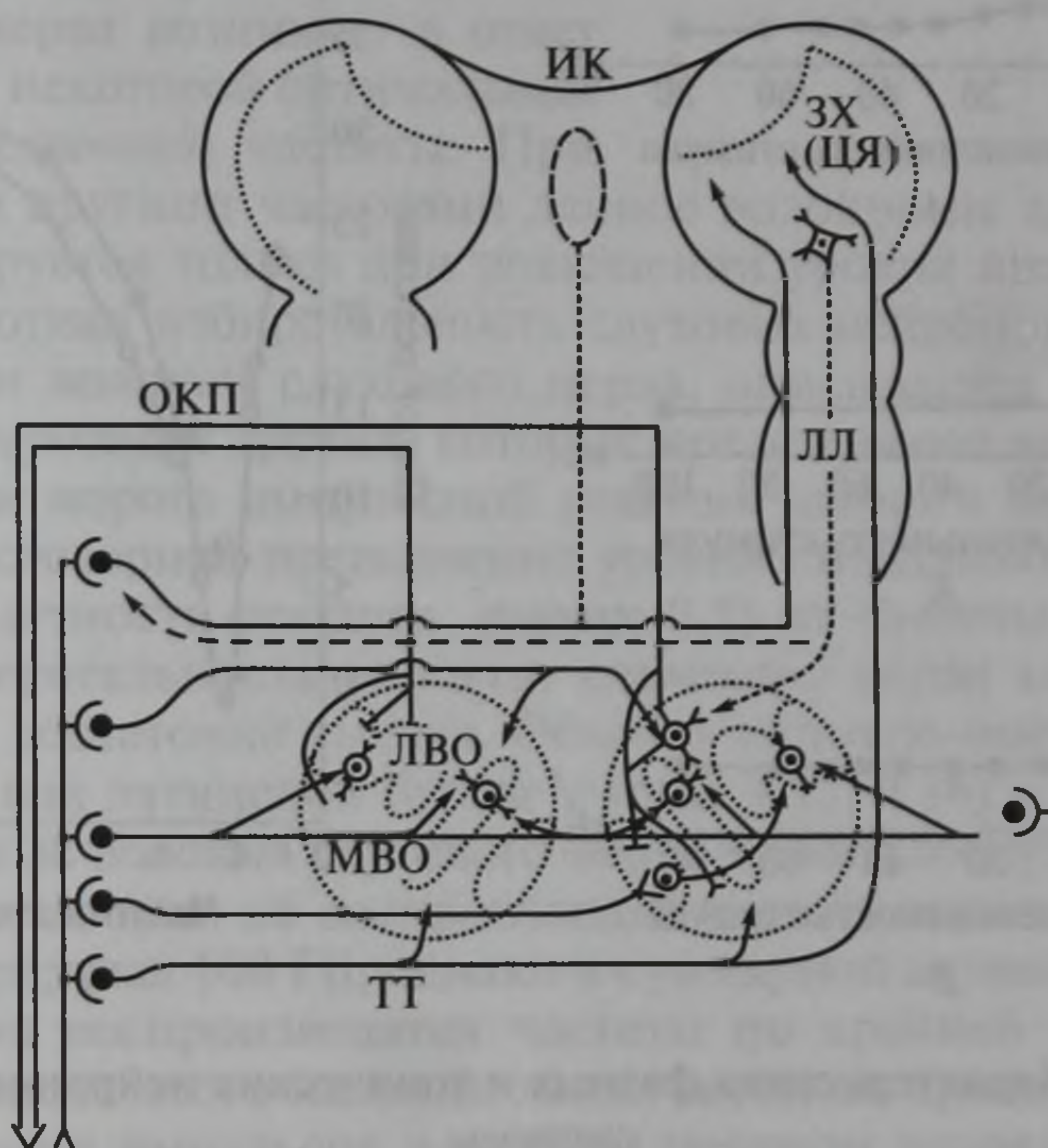


Рис. 4.14. Схема строения стволовых центров слуховой системы:

ТТ — трапециевидное тело; МВО — медиальное, ЛВО — латеральное ядра верхнеоливарного комплекса; ЛЛ — латеральный лемниск; ЗХ — задний холм и его центральное ядро (ЦЯ); ИК — интерколликварная комиссура; ОКП — эфферентный оливокохлеарный пучок Расмуссена

щей пространственную суммацию их возбуждения, в то время как иннервация внутренних волосковых клеток «точечная», при этом возбуждение каждой клетки умножается за счет большого числа идущих от нее волокон слухового нерва.

Кроме афферентных, в составе слухового нерва есть эфферентные волокна, тела которых находятся в ядрах верхнеоливарного комплекса (рис. 4.14). Число эфферентных волокон невелико и составляет 1—2 % от общего числа волокон. Их основная масса оканчивается крупными синапсами на наружных волосковых клетках, которые оказываются под мощным эфферентным контролем. В области внутренних волосковых клеток эфферентные волокна дают синаптические окончания на афферентных волокнах, идущих от рецепторов.

Волокна слухового нерва миелинизированы. Их диаметр в среднем равен 3—4 мкм, что обеспечивает скорость проведения импульсов в 15—20 м/с. Как правило, волокна слухового нерва обнаруживают импульсную активность и в отсутствие звуковой сти-

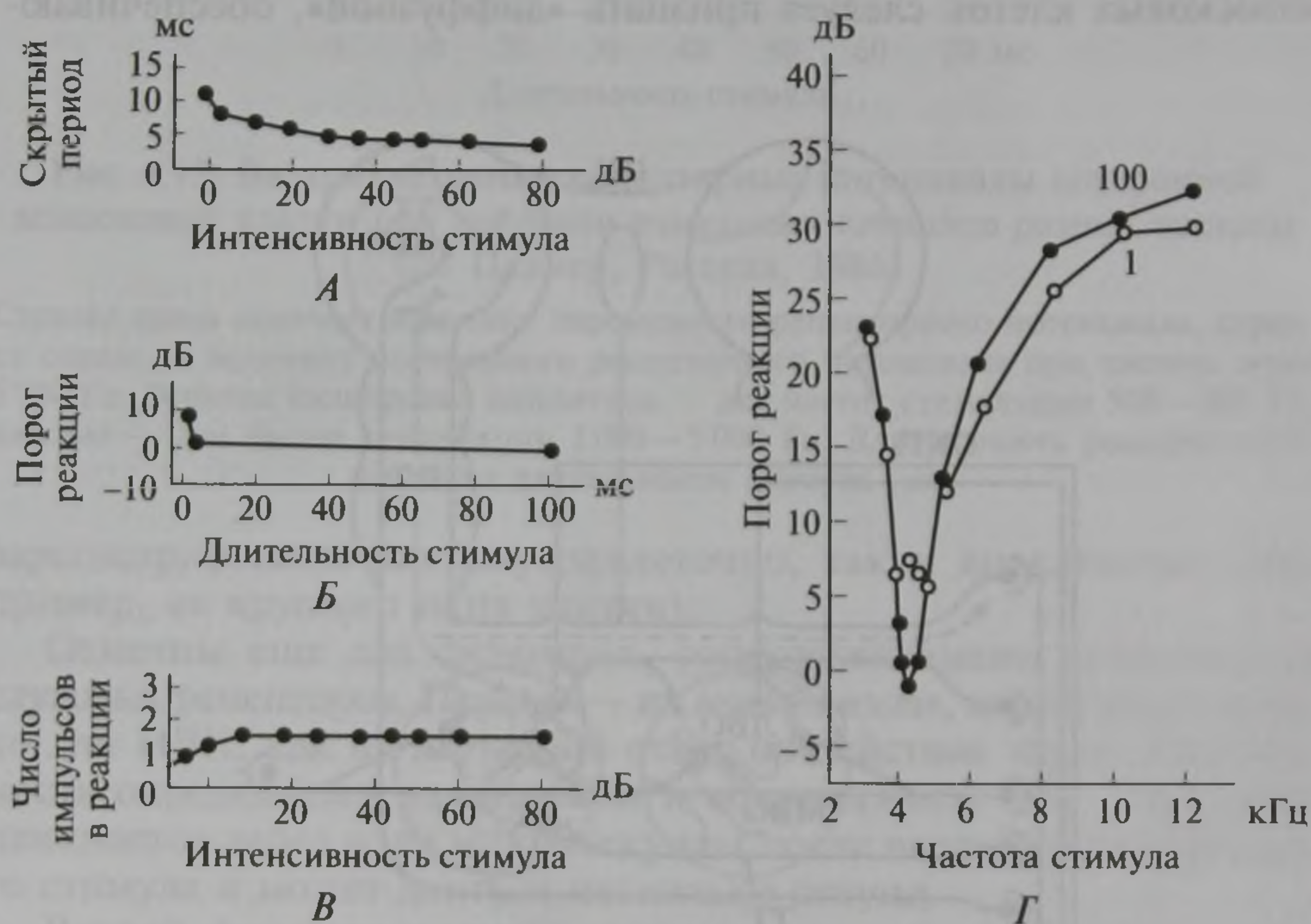
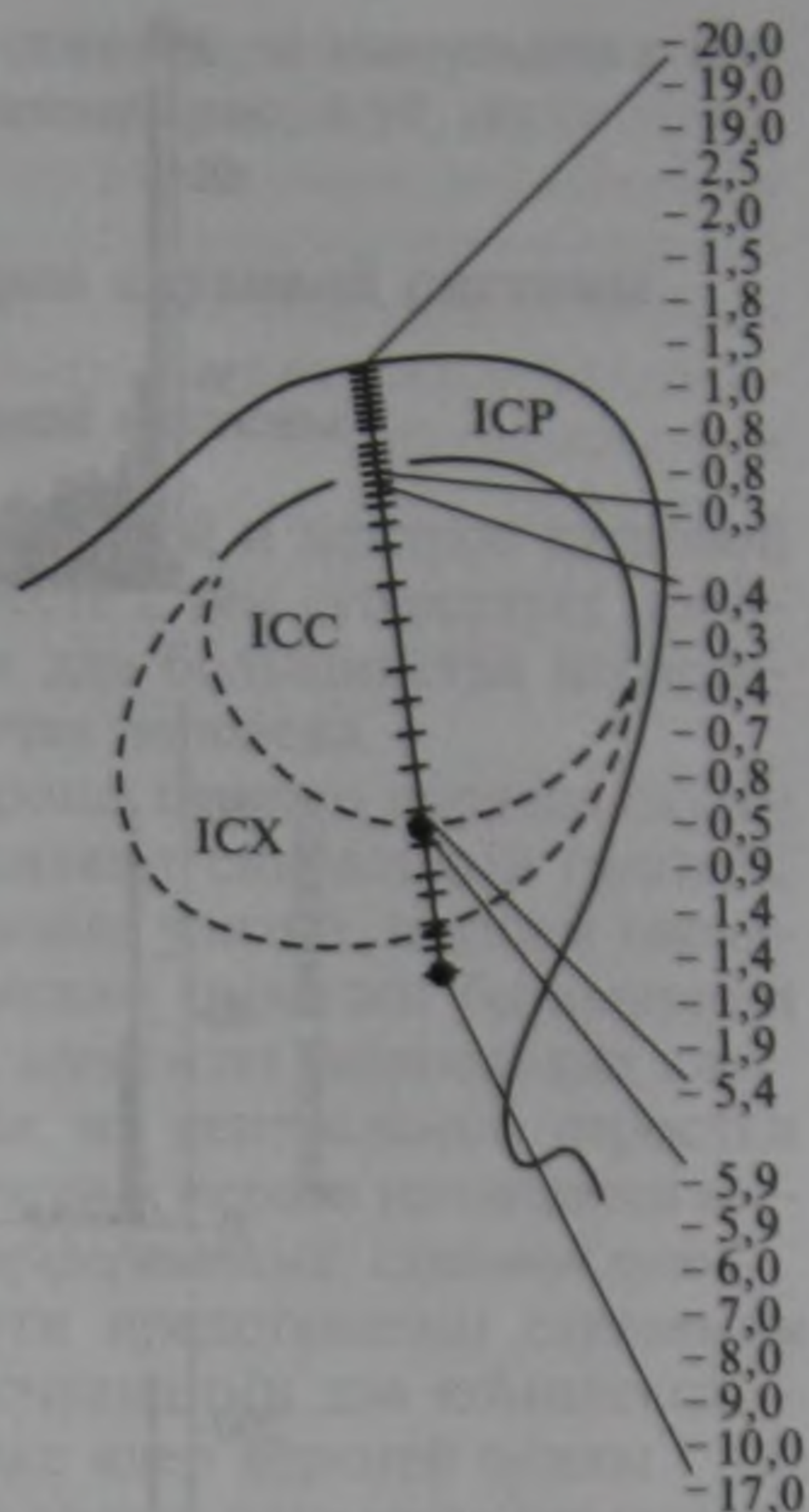


Рис. 4.15. Характеристика фазных и тонических нейронов слуховой системы.

Для фазного нейрона: *A* — зависимость скрытого периода от интенсивности звука; *B* — зависимость порога реакции нейрона от длительности сигнала; *В* — зависимость числа импульсов в реакции от интенсивности звука; *Г* — частотно-пороговые кривые тонического нейрона при длительностях сигнала 100 мс (точки) и 1 мс (светлые кружки). Обратите внимание на снижение порога при длительности 100 мс

Рис. 4.16. Представительство оптимальных частот нейронов в заднем холме кошки.

Вертикальная черта — ход отводящего электрода. Поперечные черточки на вертикальной черте — места отведения активности нейрона. Цифры — оптимальные частоты нейронов. ICP, ICC, ICX — ядра заднего холма: соответственно заднее, центральное, наружное



муляции (спонтанная активность). Частота спонтанной активности может достигать величин порядка 100 имп/с. Как указывалось выше, каждое волокно слухового нерва идет от определенного участка улитковой перегородки. Так как каждый участок улитковой перегородки возбуждается определенной частотой звука (см. рис. 4.10), максимальный ответ каждого нервного волокна слухового нерва возникает в ответ на действие некоторой оптимальной (*характеристичной*) частоты. При

стимуляции другими частотами данное волокно не активируется или активируется только при повышении уровня интенсивности звука. Частотная избирательность слуховых нейронов в целом, в том числе и волокон слухового нерва, описывается с помощью *частотно-пороговых кривых*, которые представляют собой график зависимости порога импульсной реакции данного элемента (например, достоверное превышение уровня спонтанной активности или вероятность реакции, равная 0,5) от частоты звука. Частотная избирательность волокон слухового нерва как слуховых рецепторов достаточно высока. Обычно частотно-пороговые кривые имеют вид латинской буквы V (рис. 4.15, 4.16).

Одиночные волокна слухового нерва в своей импульсации, как правило, полностью не воспроизводят частоту тонального сигнала даже в пределах 100 Гц, однако в суммарной активности слуховых волокон воспроизводятся частоты по крайней мере до 4—5 кГц. В основе этого явления лежит жесткая привязка момента возникновения импульсов в каждом нервном волокне к определенной фазе тонального сигнала (*«принцип залпов»*, см. рис. 4.23). Таким образом, в слуховом нерве реализуется временной механизм анализа частоты звуковых сигналов в дополнение к пространственному механизму, начальные этапы которого осуществляются в улитке.

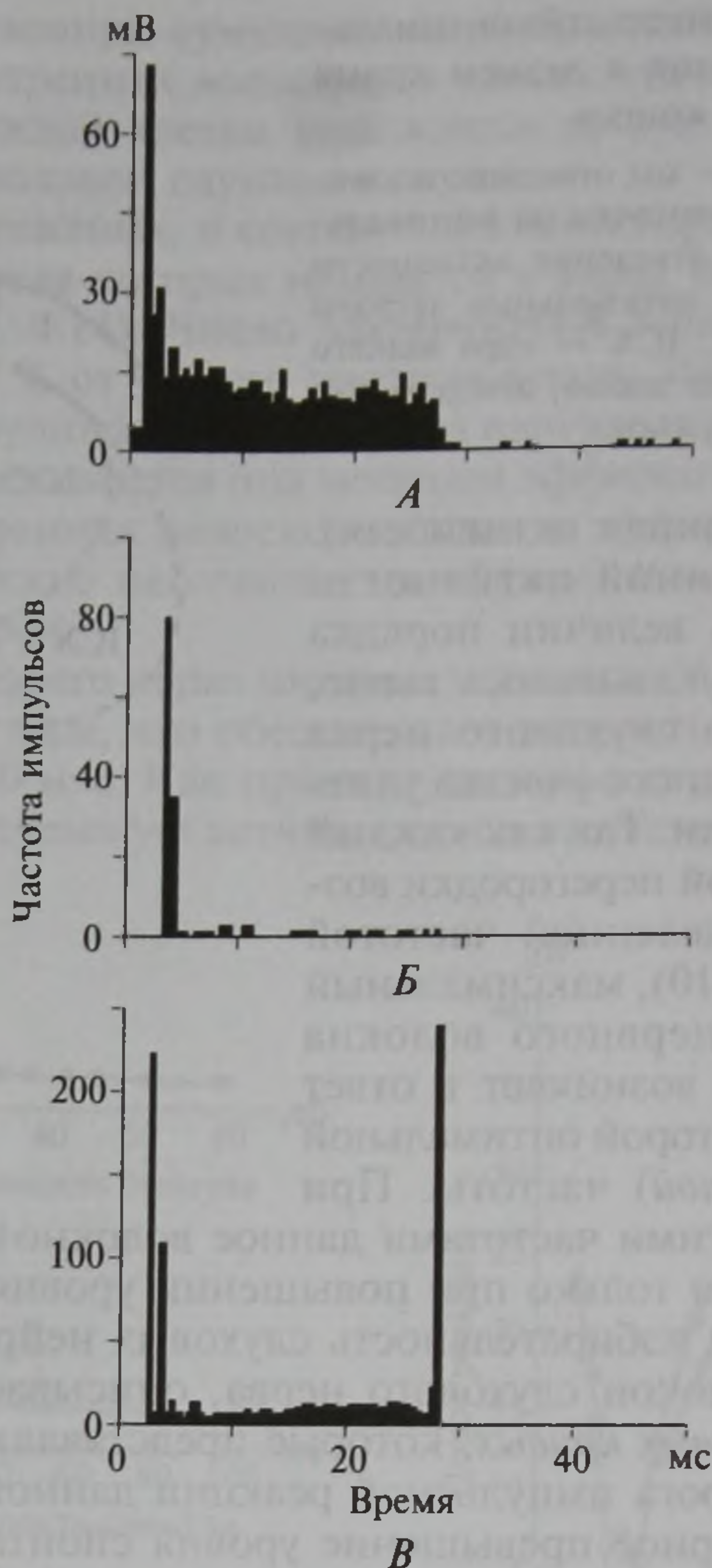


Рис. 4.17. Основные типы разрядов нейронов слуховой системы (пост-стимульные гистограммы):

А — тонический узор разряда во время действия звука; *Б* — разряд на включение («on»-ответ); *В* — разряд на включение и выключение звука («on-off»-ответ)

Помимо частоты звука в импульсации слуховых волокон отражаются и другие параметры звуковых сигналов. Так, при повышении интенсивности звука (до определенного предела) возрастает импульсация в слуховых волокнах и увеличивается количество волокон, вовлекаемых в реакцию. При возрастании длительности сигнала увеличивается длительность импульсации, которая соответствует длительности стимула. Узор импульсного разряда в ответ на тональную или шумовую посылку обычно представляет собой последовательность импульсов, следующих с высокой час-

тотой в начальный момент действия стимула, и импульсов с более низкой частотой в последующее время (рис. 4.17, А).

4.4. Физиология путей и центров слуховой системы

4.4.1. Строение слуховой системы

У разных млекопитающих строение путей и центров слуховой системы существенно отличается. Вместе с тем существует принципиально общая схема, характерная для большинства исследованных видов млекопитающих, включая человека.

Как указывалось в разделе 4.3, нейроны первого порядка слухового пути (биполярные клетки) составляют спиральный ганглий, который расположен в спиральном канале улитки, идущем параллельно кортиеvu органу. Периферические отростки биполярных клеток оканчиваются на рецепторных элементах (волосковых клетках) кортиева органа, в то время как их центральные отростки образуют *слуховой нерв*. Именно со слуховых нервов начинается *восходящий, центростремительный, или афферентный, слуховой путь*.

Следующие отделы слухового пути представлены *слуховыми центрами продолговатого мозга*, включающими два комплекса — комплекс кохлеарных ядер и комплекс ядер верхней оливы.

Нейроны второго порядка входят в состав *комплекса кохлеарных ядер*. В них переключаются все волокна слухового нерва. На основе цитоархитектонических данных в кохлеарном комплексе выделяют три основных ядра: переднее вентральное, заднее вентральное и дорсальное, или слуховой бугорок (рис. 4.18, А, Б). Волокна слухо-

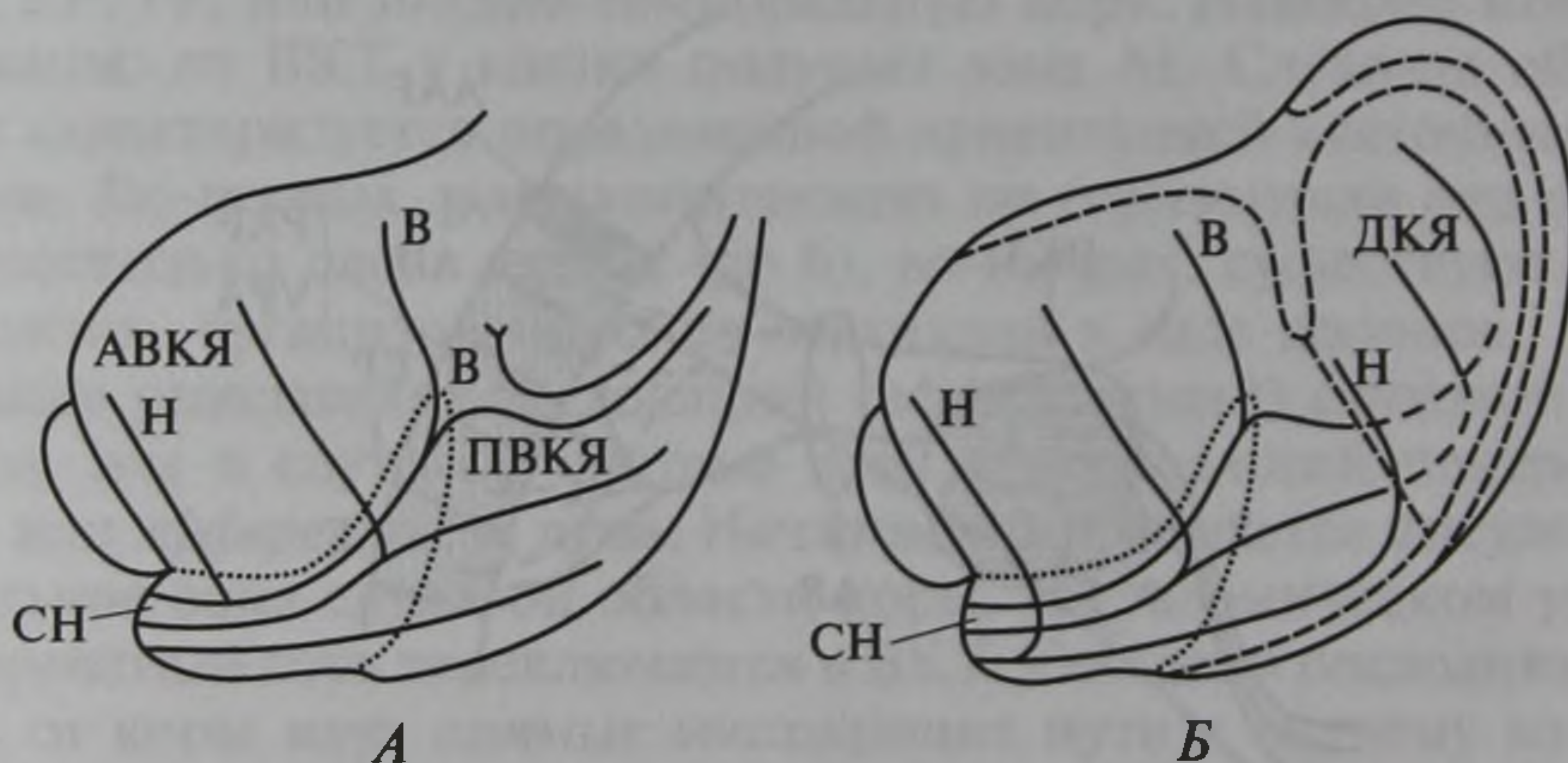


Рис. 4.18. Схематические сагиттальные срезы комплекса кохлеарных ядер на разном уровне (А, Б):

СН — слуховой нерв; АВКЯ — антеровентральное, ПВКЯ — постеровентральное, ДКЯ — дорсальное кохлеарные ядра. Н и В — улитковое представительство низких и высоких частот. Точечным пунктиром обозначена область вхождения слухового нерва; штриховым пунктиром — разделение ядер

вого нерва при входе в кохлеарное ядро разделяются на две ветви — нисходящую и восходящую, иннервирующие соответственно клетки заднего и переднего ядер. Волокна от апикальной части улитки иннервируют вентролатеральную часть кохлеарного комплекса, а от базальной части — его дорсомедиальную область.

Аксоны клеток кохлеарных ядер идут в вышележащие центры как с ипси-, так и с контралатеральной стороны. Аксоны с контралатеральной стороны составляют большинство, и они проходят в основном в составе *трапецевидного тела* (см. рис. 4.14, ТТ).

Следующим после кохлеарных ядер центром слуховой системы продолговатого мозга является *комплекс ядер верхней оливы*: его основные ядра — *S-образное*, или *латеральное*, и *акцессорное*, или *медиальное*. S-образное ядро получает афферентацию только от ипсилатерального кохлеарного ядра, в то время как аксоны его клеток иннервируют вышележащие ядра как своей, так и противоположной стороны (см. рис. 4.14). Клетки акцессорного ядра имеют два дендрита; на медиальном дендрите оканчиваются аксоны клеток переднего кохлеарного ядра противоположной стороны, а на латеральном дендрите — аксоны клеток того же ядра той же стороны. Таким образом, акцессорное ядро верхней оливы представляет собой первый уровень слуховой системы, где осуществляется *бинауральная конвергенция афферентации* от правой и левой улиток.

Основным коллектором аксонов клеток слуховых ядер продолговатого мозга служит латеральная петля, или *латеральный лемниск*, в составе которой следуют аксоны клеток II и III порядка (см. рис. 4.14, ЛЛ). Часть из них переключается в группе ядер латеральной петли. Следовательно, при подходе к среднему мозговому

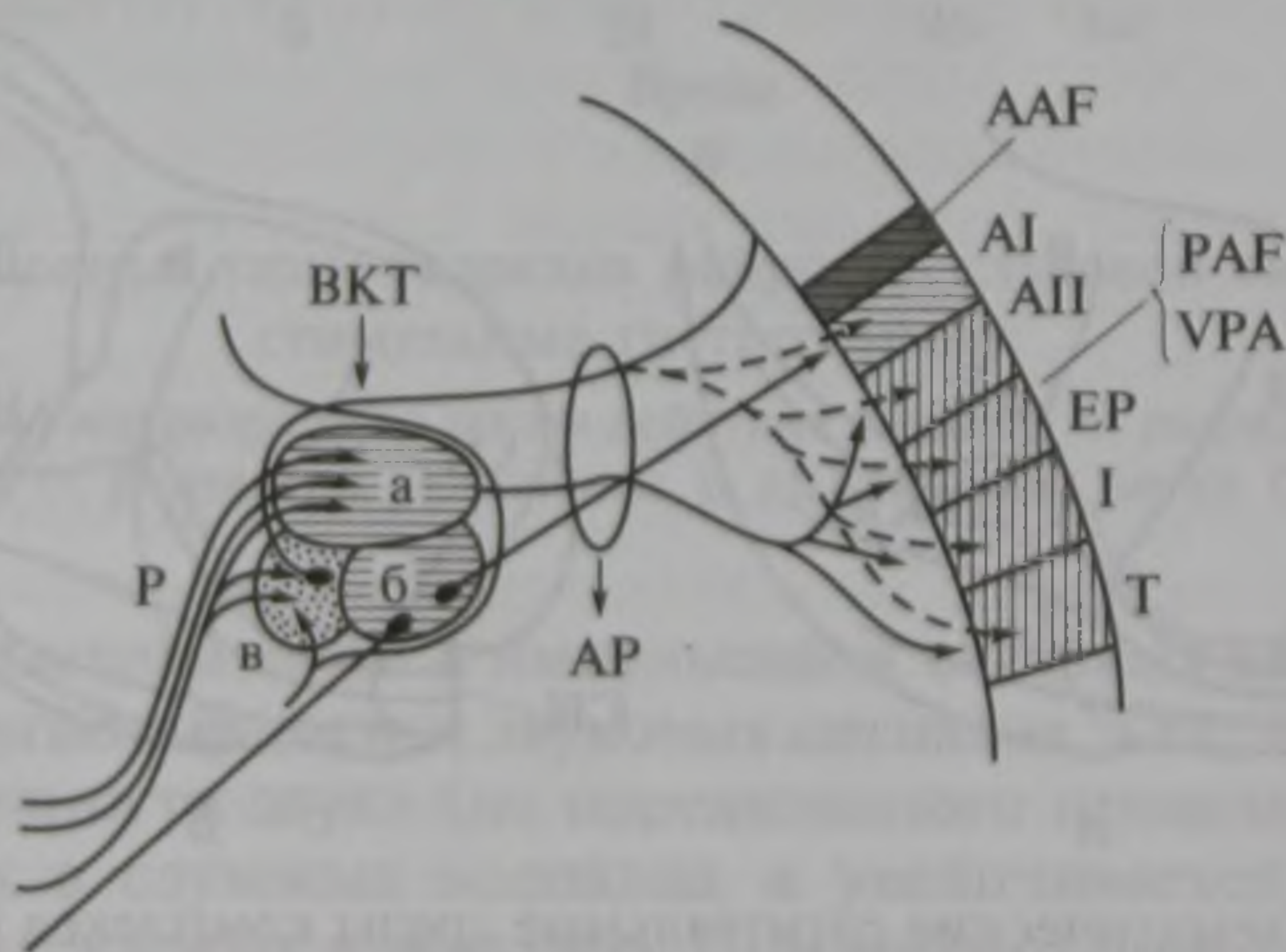


Рис. 4.19. Таламокортикальная часть слуховой системы:

P — ручки заднего холма; ВКТ — внутреннее коленчатое тело; ААФ, АІ, АІІ, РАФ, VPA, EP, I, T — зоны слуховой области коры. Остальные объяснения см. в тексте

центру слуховой системы — *заднему холму* — в составе латеральной петли уже имеются аксоны клеток II, III и IV порядков. Часть волокон латеральной петли не переключается в заднем холме, а проходит в таламический центр слуховой системы — внутреннее коленчатое тело. Кроме того, часть волокон латеральной петли направляется к латеральному лемнisku и заднему холму противоположной стороны, образуя интерколликкулярную комиссуру (см. рис. 4.14, ИК).

Задние холмы (иначе они называются задним, или нижним, двуххолмием) состоят из нейронов III — V порядков. Основная часть клеточных элементов заднего холма расположена в центре и составляет его центральное ядро (см. рис. 4.14, ЗХ и ЦЯ). Аксоны клеток заднего холма направляются в составе его ручки (см. рис. 4.19, Р) к внутреннему коленчатому телу своей стороны.

Внутреннее коленчатое тело (ВКТ) — таламический центр слуховой системы. В нем различают крупно- и мелкоклеточную (или главную) области. По другой классификации, мелкоклеточная область состоит из вентральной части, а в крупноклеточной области выделяют медиальную и дорсальную части (рис. 4.19, а — в). Своеобразие строения определенного участка мелкоклеточной части составляет ее ламинарная структура, причем клетки каждого слоя иннервируются афферентными волокнами с двух сторон. Аксоны клеток ВКТ образуют *акустическую радиацию* (рис. 4.19, АР) и оканчиваются на клетках слуховой области коры.

Слуховая область коры — конечный *корковый уровень* — классического слухового пути располагается в височной доле. В ней принято выделять ряд зон. Так, у человека выделяют 41, 42 и отчасти 22 поля по Бродману. У кошки различают зоны AI, AII, AIII, EP, IT, или инсуло-темпоральную кору. Наиболее мощную проекцию от ВКТ у кошки получает зона AI. Слуховая область коры характеризуется определенной ориентацией клеточных элементов. Во-первых, у млекопитающих по горизонтали она содержит несколько слоев клеток (до 6), во-вторых, существуют группы клеток, организованных по вертикали в виде колонок.

Выше описывался восходящий (афферентный) слуховой путь. Между тем в слуховой системе есть и нисходящий центробежный, или *эфферентный, путь*. Началом его признается инсуло-темпоральная зона слуховой области коры. На таламическом уровне эфферентный путь переключается в ВКТ. Согласно последним данным, от коры идут прямые нисходящие пути к заднему холму и верхней оливе. От ВКТ нисходящий путь ведет к задним холмам, а от них — к комплексу верхней оливы своей и противоположной сторон, а также в кохлеарные ядра. От ретрооливарной группы клеток верхней оливы начинается хорошо известный оливокохлеарный пучок, или пучок Рассмусена (см. рис. 4.14, ОКП), который оканчивается на волосковых клетках улитки своей и противопо-

ложной стороны. Расположение эфферентных путей в улитке внутреннего уха подробно рассматривалось в разделе 4.3.

4.4.2. Повреждение отделов слуховой системы у животных

У животных слуховые центры слуховой системы, как правило, повреждаются хирургическим путем. Нарушения слуха оценивают приемами психоакустических методов. У животных нарушения слуховой функции в большинстве случаев определяют по условно-рефлекторным реакциям, выработанным на звук до и после операции, или по безусловно-рефлекторным реакциям на звук.

Сам метод исследования слуховой функции при экспериментальных (хирургических) повреждениях центров слуха накладывает два основных ограничения. Во-первых, дефицит восприятия тех или иных характеристик сигнала не обязательно свидетельствует о том, что поврежденный отдел осуществляет эту функцию. Этот дефицит позволяет только утверждать, что разрушенный отдел слуховой системы необходим (возможно наряду с другими) для ее выполнения. Во-вторых, повреждение того или иного слухового центра через некоторое время неизбежно приводит к дегенерации клеточных элементов нижележащего центра (ретроградная дегенерация), что затрудняет разграничение роли обоих отделов в реализации исследуемой функции.

Разрушение *волокон слухового нерва*, идущих от базальной части улитки в условиях полного разрушения противоположной улитки, вызывает выраженную потерю слуха на высоких частотах при отсутствии изменений на низких частотах. При перерезке волокон от апикальной части улитки слуховая чувствительность на низких частотах понижается, в то время как повышение порогов на высоких частотах отсутствует. Таким образом, подтверждаются данные об определенной пространственной проекции частот вдоль кортиева органа, установленной другими методами.

При повреждениях структур *среднего мозга* (двустороннее удаление ядер заднего холма и рассечение латеральных лемнисков) обнаружено резкое повышение порогов слышимости (30 — 50 дБ). При сходных разрушениях среднего мозга нарушаются дифференциальные пороги по интенсивности (на 5 — 10 дБ). Что касается частоты звуковых сигналов, то разрушение заднего холма приводит к возрастанию дифференциальных порогов незначительно — всего на 4 — 6 Гц. При разрушениях задних холмов весьма выраженными оказываются нарушения локализационной функции животных. Так, при этом теряется такой важный компонент локализационного поведения, как ориентировочная реакция на звук, а также способность локализовать источник звука в про-

странстве при измерениях в свободном звуковом поле и при дихотической стимуляции. Кроме того, при повреждении задних холмов резко нарушается способность к временной суммации сигналов. Эти данные привели к представлению о том, что для нормального обнаружения и удовлетворительного различения частоты и интенсивности стационарных звуковых сигналов большой длительности (секунда и больше) достаточно периферических отделов слуховой системы и слуховых ядер продолговатого и среднего мозга.

Наибольшее количество данных было получено при одно- и двустороннем удалении *слуховой области коры*. Так, двустороннее удаление всех зон слуховой области коры у разных животных (кошка, собака, обезьяна) при действии длительных стационарных тонов (более 1 с) существенно не влияет на пороги обнаружения сигнала и дифференциальные пороги по частоте и интенсивности. Высшие отделы слуховой системы необходимы для обнаружения и различения сигналов малой длительности. Удаление слуховой области коры у собак приводит к повышению порогов слышимости (до 20 дБ) сигналов, длительность которых не превышает 10—16 мс. Пороги слышимости звуков длительностью больше 0,1—1 с не изменяются. Повреждение слуховой области коры нарушает также различение временной последовательности сигналов. На основании этих фактов было высказано предположение о том, что для обнаружения и различения коротких звуковых сигналов необходимы высшие отделы слуховой системы: они обеспечивают длительную циркуляцию разрядов нервных элементов как основу фиксации в слуховой краткосрочной (иначе эхоической) памяти параметров короткого звукового стимула.

Отметим также, что повреждение слуховой области коры приводит к значительным нарушениям способности локализовать источники звука в пространстве как неподвижные, так и движущиеся.

4.4.3. Нарушение слуха у человека при поражениях мозговых центров

Нарушения слуха при центральных повреждениях оценивается при таких заболеваниях, как опухоль, кровоизлияние, инфекция, эпилептический очаг, операция или травма. Необходимо иметь в виду, что в этих случаях патологии обследование больных (с точки зрения результатов) имеет еще большие ограничения, чем экспериментальное разрушения слуховых центров у животных. Дело в том, что при патологическом очаге в мозгу, как правило, патологическим изменением охвачены не только структура данного слухового ядра, но и рядом расположенные другие структуры мозга.

Поэтому точно локализовать область поражения слуховых центров и близлежащих мозговых структур у человека неизмеримо труднее, чем у животных. Именно этим обстоятельством можно объяснить существенную противоречивость данных о нарушениях различных сторон слуховой функции при повреждении различных отделов слуховой системы у больных.

Единственным отделом слуховой системы, повреждение которого, как правило, приводило к сходным результатам, это правая теменная область коры больших полушарий в целом и нижнетеменная долька коры, в частности. Кроме того, при повреждении правого полушария обнаруживаются значительные нарушения локализации источника звука, что свидетельствует об его ведущей роли в области пространственного слуха.

4.5. Электрическая активность путей и центров слуховой системы

4.5.1. Электрическая активность одиночных нейронов слуховой системы

Рассмотрим активность одиночных нейронов при анализе слуховой системой различных физических параметров звуковых стимулов.

Характерная особенность активности нейронов слуховой системы — их *спонтанная активность*. В различных отделах спонтанная активность существенно различается. Так, по мере повышения уровня от слухового нерва к заднему холму наблюдается постепенное уменьшение количества спонтанно-активных нейронов и частоты спонтанной импульсации. Однако в высших отделах (слуховая область коры, внутреннее коленчатое тело) количество спонтанно-активных нейронов возрастает. В настоящее время значение спонтанной активности по существу не выяснено.

4.5.2. Узор разряда

Узоры разряда нейронов слуховой системы чрезвычайно разнообразны. Предложены различные классификации, основанные главным образом на оценке временной структуры реакции. Схематическое изображение основных типов реакции нейронов слуховой системы на примере нейронов верхнеоливарного комплекса при действии тональной посылки длительностью несколько десятков миллисекунд и средней надпороговой интенсивности представлено на рис. 4.17, А—В.

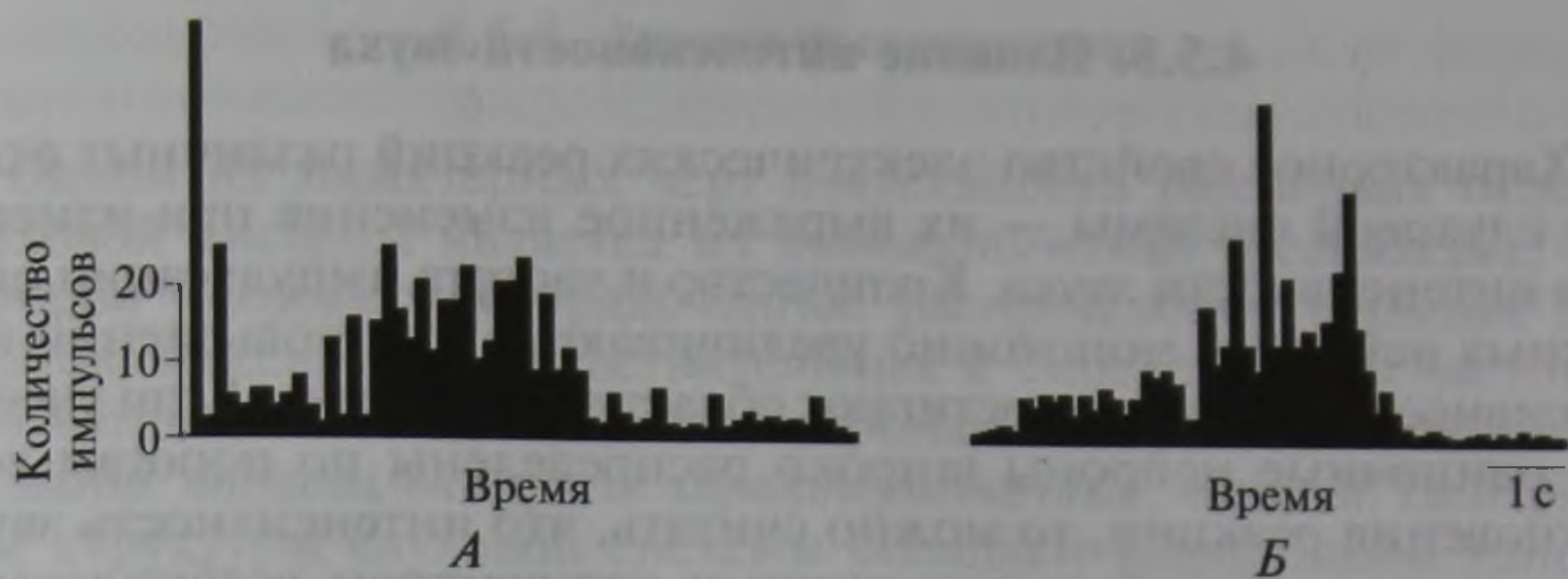


Рис. 4.20. Следовые реакции нейронов внутреннего коленчатого тела (постстимульные гистограммы):

А — начальный и следовые разряды; *Б* — только следовой разряд. Длительность звукового сигнала 100 мс

Несмотря на большое разнообразие, удастся проследить преобладание того или иного узора разряда в разных отделах. В дальнейшем рассматриваются узоры разряда нейронов, возникающие при действии одних и тех же сигналов.

Наиболее характерная реакция волокон слухового нерва — увеличение частоты импульсации над уровнем спонтанной активности, довольно точно совпадающее с длительностью стимула. Реакция волокон слухового нерва наиболее отчетлива непосредственно после включения стимула и постепенно уменьшается по мере его действия, отражая процесс адаптации (см. рис. 4.17, *А*).

В кохлеарных ядрах узоры разряда гораздо разнообразнее. К типам реакции, характерным для слухового нерва, присоединяются разряды с выраженной периодичностью, не связанной с частотой стимулирующего тона, реакция только на включение звука, т.е. «on»-ответ (см. рис. 4.17, *Б*). В задних холмах также наблюдаются многочисленные типы разрядов. Однако в отличие от нижележащих отделов слуховой системы около 50 % нейронов характеризуются фазным разрядом на включение («on»-ответ) или выключение («off»-ответ) или включение и выключение («on» — «off»-ответ) звука (см. рис. 4.17, *Б, В*).

На уровне ВКТ еще больше (до 80 %) увеличивается количество нейронов, отвечающих на включение и выключение стимула одним или несколькими импульсами. Значительно меньше нейронов, отвечающих во все время действия звука. Кроме того, на уровне ВКТ обнаружены следовые реакции при наличии начального разряда или без него (рис. 4.20). В слуховой области коры наряду со всеми описанными типами ответов обнаружено большое число нейронов, характеризующихся изменениями как уровня, так и временной структуры спонтанной активности, длящейся секунды (иногда десятки секунд).

4.5.3. Влияние интенсивности звука

Характерное свойство электрических реакций различных отделов слуховой системы — их выраженное изменение при изменении интенсивности звука. Количество и частота импульсации одиночных нейронов монотонно увеличиваются при повышении интенсивности стимула и достигают области насыщения. Если учесть, что одиночные нейроны широко распределены по порогам возникновения реакции, то можно считать, что интенсивность звука кодируется частотой импульсации и количеством возбужденных нейронов. Именно поэтому в психоакустике за нейрофизиологический коррелят громкости принимается плотность потока импульсации в слуховой системе.

Вместе с тем в центральных отделах слуховой системы существуют элементы с определенной избирательностью к интенсивности звука, реагирующие лишь на определенный, иногда узкий диапазон интенсивностей стимула, выше и ниже которых реакция отсутствует (рис. 4.21). Такие реакции получили название *немонотонных*. Нейроны с немонотонной реакцией впервые появляются на уровне кохлеарных ядер, по мере повышения уровня слуховой системы их количество возрастает, а диапазон выделяемых ими интенсивностей сужается, достигая минимальных значений на уровне слуховой коры. По-видимому, такая специализация нейронов, с одной стороны, отражает последовательный анализ интенсивности звука в слуховой системе, а с другой стороны, может способствовать выделению более сложных признаков звукового стимула, участвуя в формировании рецептивных полей разной степени сложности.

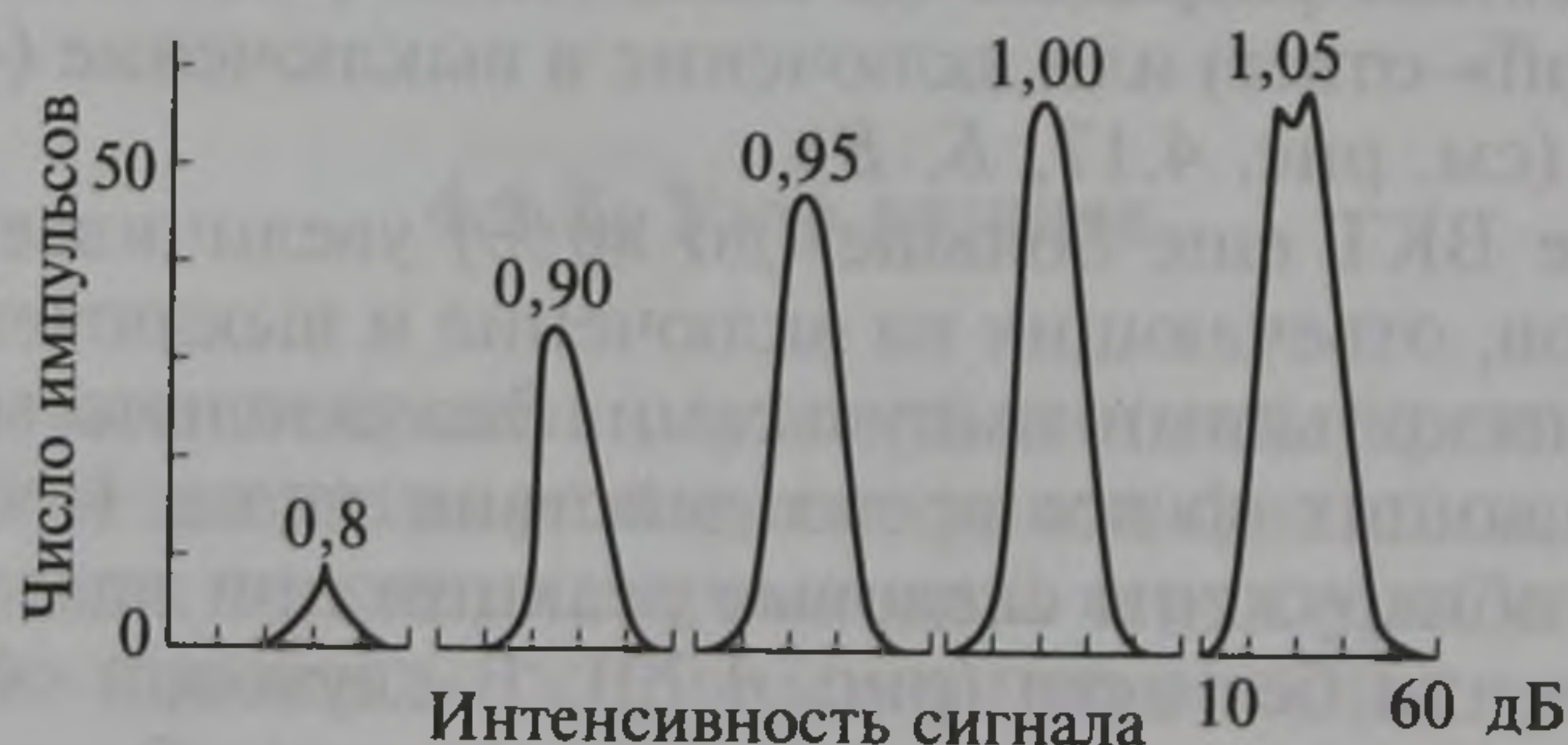


Рис. 4.21. «Немонотонный» тип реакции слухового нейрона.

Цифры над огибающими постстимульных гистограмм — частота звукового сигнала (кГц)

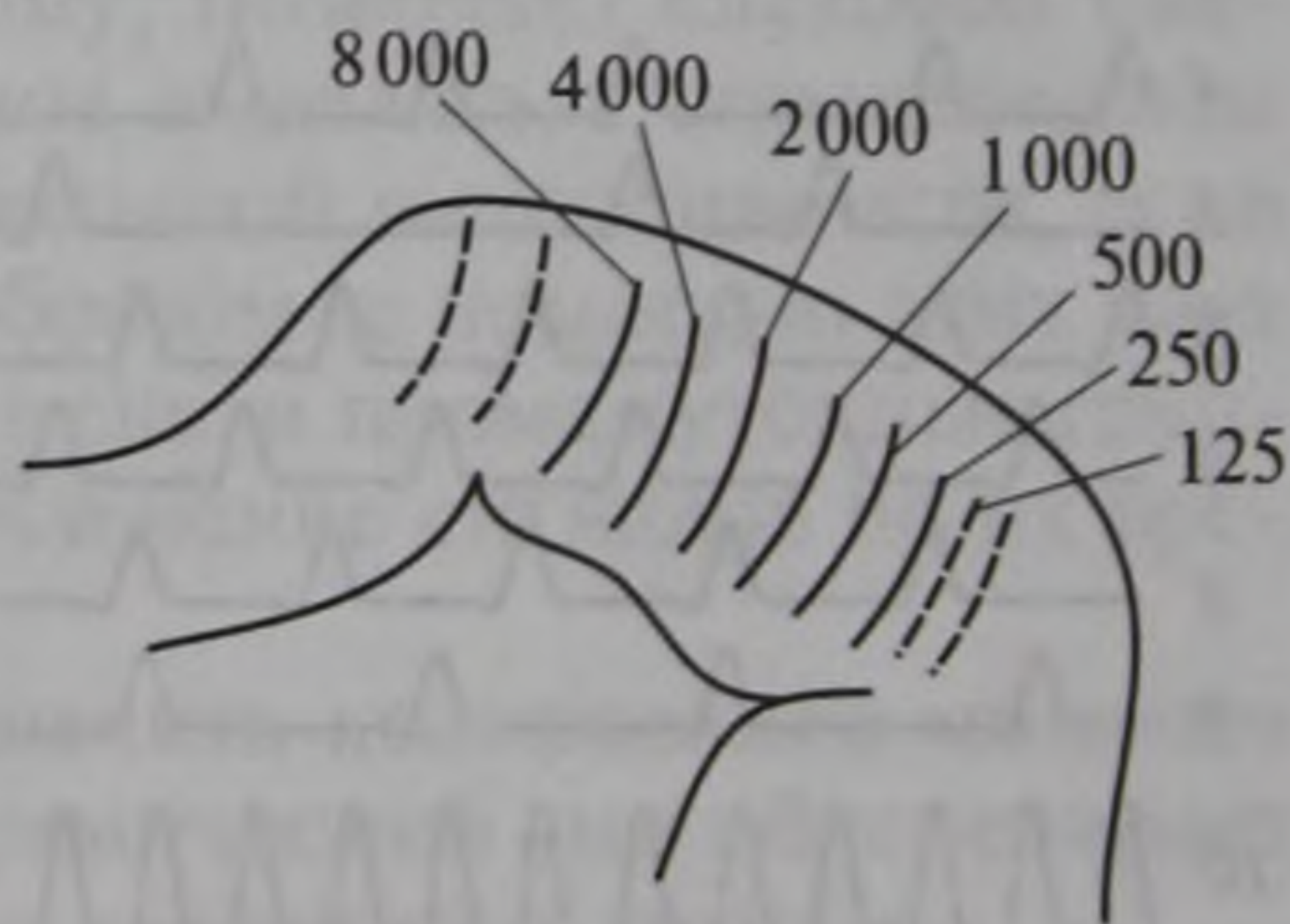
4.5.4. Анализ частоты звука

Одной из характерных черт деятельности различных отделов слуховой системы является их *тонотопическая организация*, под которой понимают упорядоченное распределение нервных элементов, максимально чувствительных к определенным частотам. Применительно к одиночным нейронам такие частоты получили название *оптимальных*, или *характеристичных, частот*. Центральные структуры слуховой системы обладают выраженной тонотопической организацией. Первые данные о тонотопической организации слуховой области коры были получены методом вызванных стрихнинных потенциалов в виде отчетливого пространственного распределения частот, вызывающих реакцию с наиболее низким порогом (рис. 4.22). Однако дальнейшие исследования как суммарных ответов, так и реакции одиночных нейронов, но без стрихнинизации коры показали, что частоты, вызывающие реакцию с наиболее низким порогом, сложным образом перекрываются. Нейроны, принадлежащие к одной колонке слуховой области коры по вертикали, нередко частотно упорядочены, т.е. обладают одной и той же характеристичной частотой. В последнее время установлено, что клеточные элементы центрального ядра заднего холма организованы в своеобразные изогнутые слои. В соответствии с этим оценка оптимальных частот этих нейронов обнаружила четкую тонотопическую организацию, представляющую собой изочастотные полосы в заднем холме (см. рис. 4.16).

Для понимания организации частотного анализа в слуховой системе существенна частотная избирательность составляющих ее элементов. При оценке этого достаточно универсального свойства нейронов слуховой системы наиболее широко распространенный критерий — характер частотно-пороговых кривых. Под *частотно-пороговой кривой* (ЧПК) понимают зависимость порога реакции нейрона от частоты воздействующего тонального стимула (см. рис. 4.15, Г). Из этого определения следует, что оптимальная (или характеристичная) частота, о которой упоминалось выше, — лишь одна точка на ЧПК. ЧПК отражает область базилярной мембра-

Рис. 4.22. Тонотопическая организация слуховой области коры головного мозга кошки.

Цифры над схемой полушария мозга — представительство разных частот тонального сигнала (Гц)



ны, с которой прямо или через цепь нейронов связан исследуемый элемент слуховой системы. При этом оптимальные частоты перекрывают весь частотный диапазон слышимых звуков. В кохлеарных ядрах ЧПК в общем сходны с ЧПК волокон слухового нерва. Начиная с ядер верхней оливы, отмечаются характерные особенности в ЧПК нейронов всех центральных отделов. Появляется много нейронов с несколькими минимумами в ЧПК и нейроны с несколькими областями ответа, разделенные по частотной оси областью отсутствия реакции. Кроме того, у так называемых «немонотонных» нейронов (см. рис. 4.21) ЧПК оказываются замкнутыми или, как иногда принято обозначать это явление, обладают «верхним порогом».

Частотная избирательность исследована не только с помощью ЧПК, т.е. на пороговом уровне раздражения, но и на надпороговом уровне; при этом оцениваются либо кривые равного количества импульсов на разных частотах, либо кривые зависимости числа импульсов от интенсивности при разной частоте стимула.

Таким образом, приведенные факты свидетельствуют о том, что одним из механизмов кодирования частоты является пространственный принцип — различная частотная избирательность, присущая разным элементам слуховой системы, причем в ряде отделов удастся проследить упорядоченную организацию этих элементов в пространстве структуры того или иного ядра.

Помимо пространственного принципа, для низких частот возможен и другой вид анализа — временной. О нем уже упоминалось при рассмотрении активности волокон слухового нерва. Он основан на том, что реакция нейронов слуховой системы синхронизирована с определенной фазой тонального сигнала. Из-за того что импульс возникает не на каждую звуковую волну, временная картина последовательности импульсов выглядит перио-

дической, однако анализ гистограмм межимпульсных интервалов позволяет установить связь между периодом частоты стимулирующего тона и интервалом между импульсами реакции. На этом основании Э. Уивером была

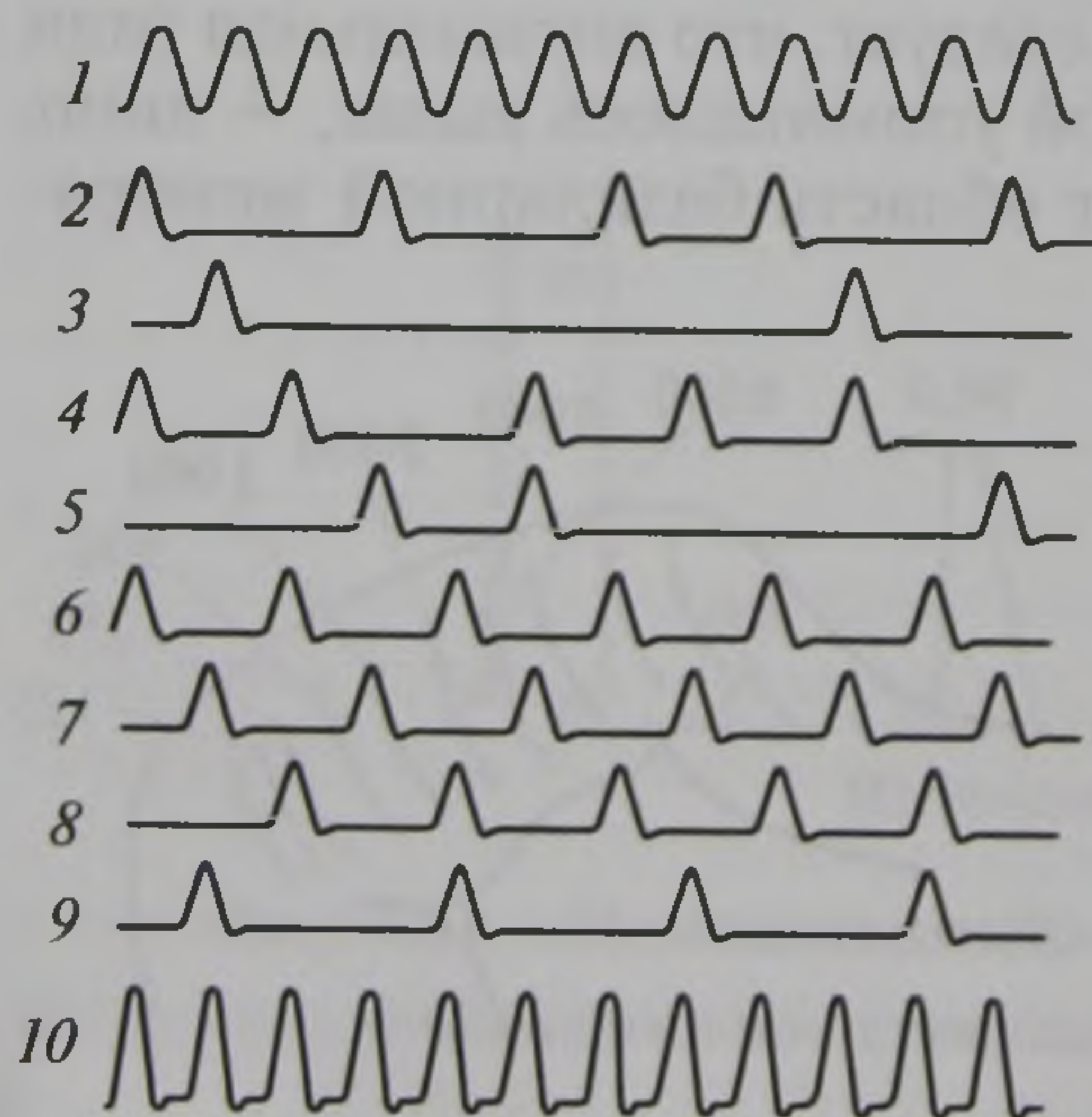


Рис. 4.23. Схематическое изображение принципа «залпов»:

1 — тональный сигнал; 2—9 — изображение реакции нескольких нейронов в ответ на тональный сигнал «1»; 10 — суммарная реакция нейронов на тональный сигнал «1»

выдвинута гипотеза, получившая название принципа «залпов», согласно которой группа элементов слуховой системы может полностью воспроизвести частоту сигнала, хотя каждый из них в отдельности не отвечает на каждое периодическое колебание сигнала (рис. 4.23). Временной принцип кодирования наблюдается только на низких частотах стимуляции до 5 кГц.

4.5.5. Длительность сигнала

Выше указывалось, что ряд нейронов при действии звуковых сигналов длительностью в несколько десятков миллисекунд отвечает разрядом только на включение стимула (см. рис. 4.17, А), в то время как другие нейроны отвечают разрядом, длящимся во все время действия звука (см. рис. 4.17, Б). Эти две крайние по своим реакциям группы нейронов получили название соответственно быстро и медленно адаптирующихся, или фазных и тонических.

Фазные нейроны характеризуются коротким скрытым периодом, почти не зависящим от интенсивности звука, и весьма умеренной зависимостью числа импульсов от интенсивности звука. Увеличение длительности не приводит к существенному понижению порога их реакции, что позволило иначе обозначить фазные нейроны как быстросуммирующие (см. рис. 4.15, А — В).

Тоническая группа нейронов обладает прямо противоположной совокупностью свойств — значительными изменениями скрытого периода и числа импульсов при изменении интенсивности звука, резким понижением порога реакции при увеличении его длительности (см. рис. 4.15, Г). Последнее свойство позволило обозначить тонический тип нейрона как медленно суммирующий. Одно из следствий описанных выше свойств фазных и тонических нейронов — различный характер ЧПК при изменении длительности сигнала. Так, у фазных нейронов в результате отсутствия пороговой суммации ЧПК при увеличении длительности сигнала практически не меняется (см. рис. 4.15, Г, 1). У тонических нейронов ЧПК существенно меняется при увеличении длительности (см. рис. 4.15, Г, 100): наблюдается значительное частотное обострение, что, по-видимому, позволяет слуховой системе с помощью тонических нейронов выделять в определенном диапазоне частот сигналы очень небольшой интенсивности, если их длительность возрастает. Таким образом, с помощью этих двух крайних групп нейронов (существуют еще и промежуточные группы) в слуховой системе происходит членение сигналов по их временной шкале.

Фазный тип реакций может обеспечить кодирование момента включения сигнала, в то время как тонический тип обеспечивает возможность накопления во времени сведений о сигнале.

4.5.6. Реакции на сигналы, изменяющиеся во времени

Все изложенное выше касалось реакций нейронов при действии достаточно простых сигналов, параметры которых не изменяются во времени. Между тем для коммуникативных сигналов животных характерно изменение во времени таких параметров, как амплитуда и частота, т.е. они представляют собой амплитудно-модулированные (АМ) и частотно-модулированные (ЧМ) сигналы. Эти сигналы близки к естественным звукам. Так, ЧМ-сигналы при подборе частот могут напоминать мяуканье кошки, а АМ-сигналы — трель пения птиц. Использование таких сигналов в эксперименте позволило перейти к более детальному исследованию весьма существенного вопроса — как наряду с полным описанием сигнала слуховая система выделяет некоторые достаточно сложные их признаки. Как правило, в экспериментах с ЧМ-сигналами используются сигналы с симметричным изменением частоты, например от высоких частот к низким, а затем от низких к высоким. Симметричную реакцию нейрона на обе указанные фазы ЧМ-сигнала (понижение, а затем повышение частоты импульсов) следует считать обусловленной лишь зоной ответа нейрона. Однако если реакция несимметрична и нейрон отвечает выраженной импульсацией лишь на одну из фаз действия стимула, то такую реак-

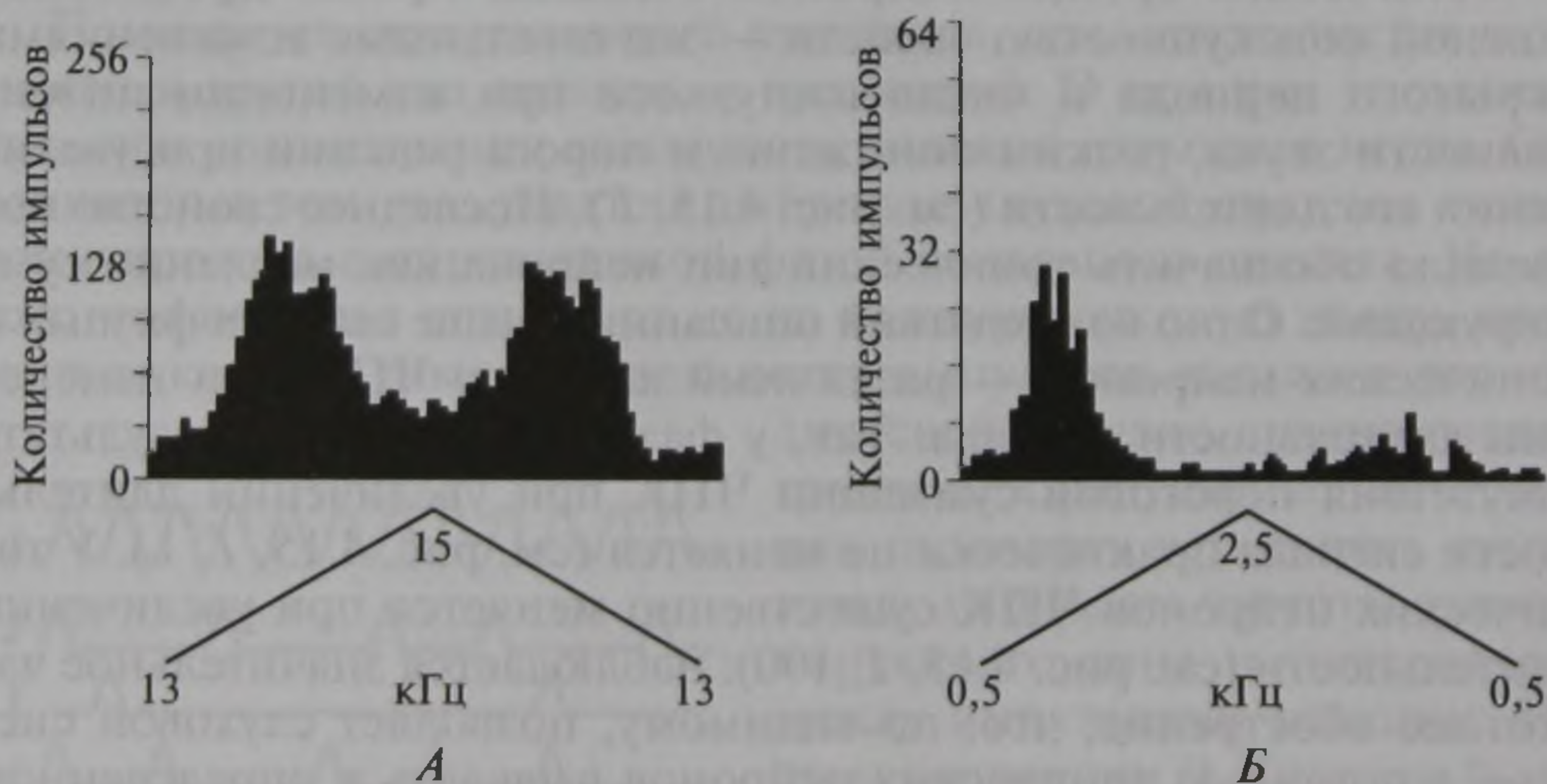


Рис. 4.24. Симметричная (А) и несимметричная (Б) реакции нейронов заднего холма мозга крысы (постстимульные гистограммы) при действии частотно-модулированных сигналов:

А — частота возрастает (восходящая линия под гистограммой) и уменьшается (нисходящая линия) в частотной области ответа. Диапазон изменения частоты указан в килогерцах под гистограммой; Б — такие же направления изменения частоты при регистрации активности другого нейрона. Реакция нейрона выделяет только возрастание частоты. Время анализа 2 с

цию можно отнести к специализированным реакциям, фиксирующим лишь определенное направление изменения частоты сигнала (рис. 4.24). Нейроны, специализированно реагирующие на определенное направление изменения частоты ЧМ-сигнала, единичны в кохлеарных ядрах и ядрах оливарного комплекса. Их значительно больше в задних холмах и в слуховой области коры. Определенную специализацию обнаруживают нейроны высших отделов слуховой системы и к АМ-сигналам. Ряд нейронов воспроизводит лишь определенную частоту амплитудной модуляции.

4.5.7. Эфферентные влияния

Выше указывалось, что наряду с афферентным слуховым путем имеется эфферентный центробежный путь. Так, электрическое раздражение эфферентного пучка Расмуссена тормозит активность волокон слухового нерва. При электрическом раздражении пучка Расмуссена в кохлеарных ядрах были обнаружены тормозные и положительные эффекты в виде усиления активности. Исследование нейронов верхнеоливарного комплекса, дающих начало пучку Расмуссена, позволило обнаружить регулярную спонтанную активность (40—50 имп/с), значительно более редкую, чем спонтанная активность других ядер этого образования. Подавление импульсной активности обнаружено в нейронах ВКТ при электрическом раздражении зоны А1 слуховой области коры. В целом деятельность эфферентного пути изучена недостаточно.

4.5.8. Нейрофизиологические механизмы пространственного слуха

Исследования на людях не позволили достаточно точно установить, повреждение каких именно центральных отделов приводит к нарушениям пространственного слуха. Оказалось, что при поражениях одной и той же локализации нарушения пространственного слуха могут наблюдаться, но могут и отсутствовать. Единственной локализацией очага повреждения, при которой закономерно наблюдали наибольшие нарушения латерализации звука, оказалась нижнетеменная доля коры полушарий.

В экспериментах на животных установлено, что двусторонняя экстирпация слуховой области коры приводит к отчетливым нарушениям локализации, тестируемой условными рефлексам, до невозможности определить правое и левое положение источника звука. При усложнении локализационной задачи одностороннее разрушение слуховой коры у кошек также приводит к дефициту локализационных способностей. Существенно, что экстирпация

коры вызывает нарушение лишь условно-рефлекторных локализационных реакций, в то время как такой важный элемент локализационного поведения, как ориентировочная реакция на звук, сохраняется. Двусторонняя перерезка ручек задних холмов, разрушение задних холмов или же перерезка латеральных лемнисков вызывает резкий дефицит локализационных способностей животных. Кроме того, при разрушении задних холмов полностью исчезает и ориентировочная реакция на звук.

Вопреки длительно существовавшей точке зрения перерезка комиссуральных связей (мозолистое тело, интерколликкулярная комиссура) у различных позвоночных существенно не изменяет локализационных способностей. При этом отмечено лишь небольшое повышение различения порогового угла на $2-7^\circ$.

Электрофизиологическое исследование нейронов различных отделов слуховой системы, начиная с первого уровня билатеральной конвергенции афферентации — комплекса ядер верхней оливы — и кончая слуховой областью коры, позволило обнаружить определенную тенденцию преобразования афферентной импульсации по ходу слухового пути. Установлено, что преобладающим типом реакции на уровне верхней оливы при дихотическом предъявлении звуковых сигналов и варьировании интерауральных различий по времени (ΔT) и по интенсивности (ΔI) является монотонное реципрокное изменение величины реакций во всем диапазоне варьирования интерауральных различий стимуляции. Эти изменения активности позволяют оценить (рис. 4.25, А—Б) направление и степень смещения источника звука от средней линии.

На уровне заднего холма преобладает совершенно иной тип реакций. Он характеризуется реципрокным или нереципрокным изменением активности в строго ограниченном диапазоне варьирования

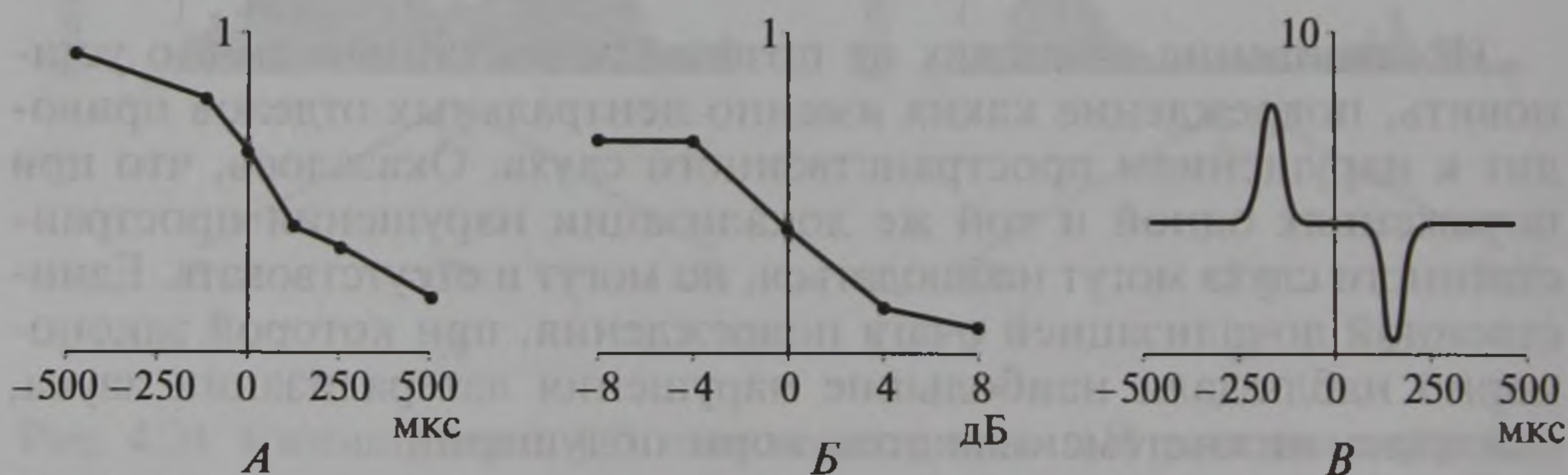


Рис. 4.25. Схематическое изображение монотонных (А, Б) и немонотонных (В) реакций нейронов слуховой системы при варьировании межушных различий стимуляции по времени и интенсивности:

А—В — «0» межушные различия равны нулю (звуковой образ располагается по средней линии головы); «-» звуковой образ смещается влево, «+» — вправо. По оси ординат — величина реакции в условных единицах

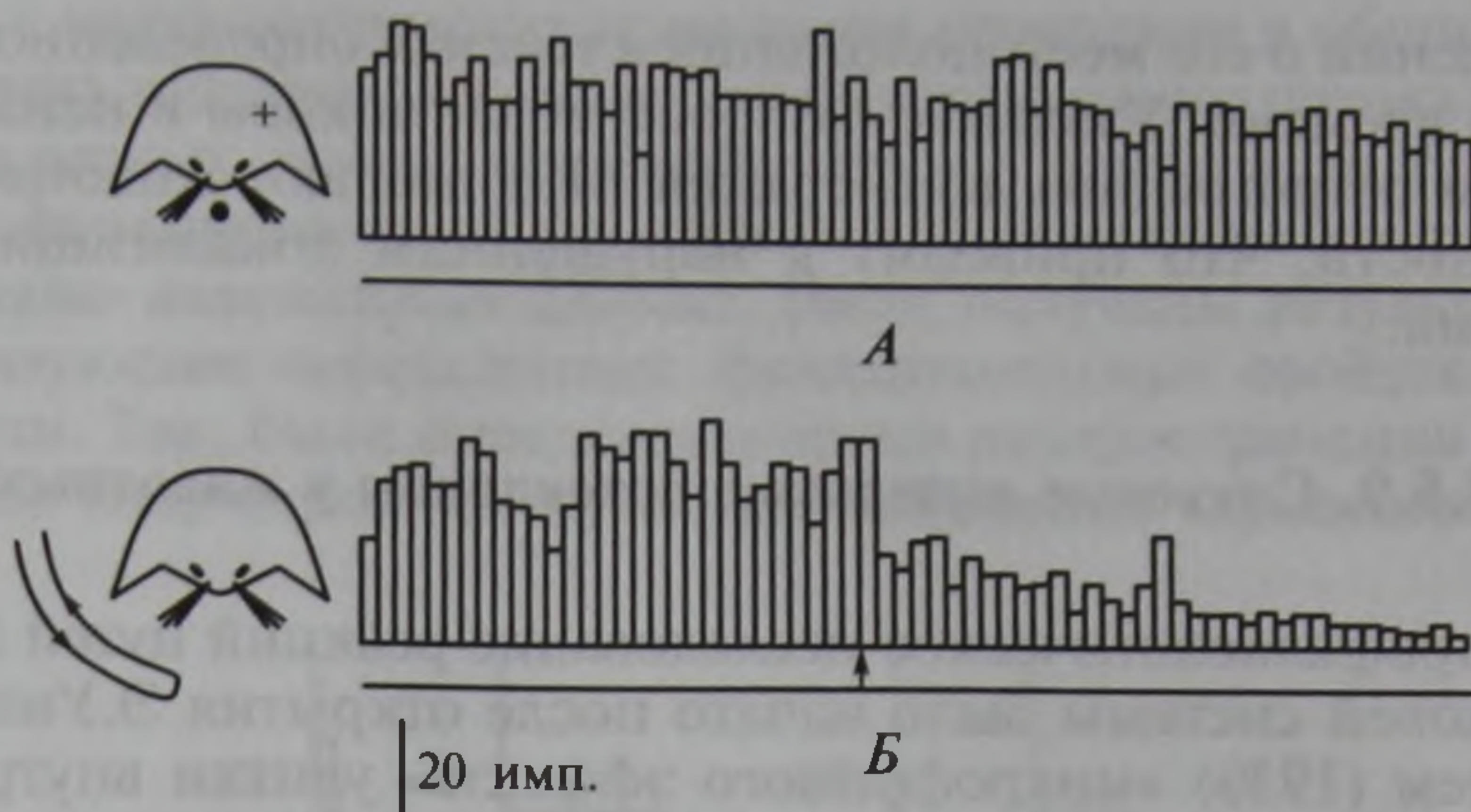


Рис. 4.26. Нейрон-детектор направления движения звукового образа в заднем холме мозга кошки (постстимульные гистограммы):

А — звуковой образ располагается по средней линии головы кошки (точка); *Б* — движение звукового образа от уха к средней линии головы (выраженная реакция) и в обратном направлении (слабая реакция). Крестиком обозначена сторона отведения. Линия под гистограммами — время стимуляции — 1,7 с. Стрелка — момент изменения направления движения звукового образа

рования ΔI или ΔT (рис. 4.25, *В*). Этот диапазон, специфичный для данного нейрона, но резко отличающийся у разных нейронов, получил название *характеристичной задержки*. Переход от монотонных изменений активности на уровне верхней оливы к немонотонным на уровне заднего холма позволяет характеризовать это преобразование как обострение по времени и интенсивности, так как и сторона, и степень смещения источника звука от средней линии более остро оцениваются набором специализированных элементов. На уровне ВКТ и слуховой коры сведения об интерауральных различиях стимуляции сохраняются в том же виде, что и на уровне заднего холма. Вместе с тем на этих уровнях слуховой системы у нейронов появляется новое существенное свойство: способность сохранять в позднем разряде сведения о ΔT и ΔI в течение нескольких секунд. Наконец, начиная с уровня заднего холма обнаружены нейроны, специализированно реагирующие на сигнал, моделирующий направленное движение источника звука (рис. 4.26), причем в высших отделах слуховой системы количество таких нейронов возрастает.

Сопоставление данных, полученных поведенческим и электрофизиологическим методами, позволило высказать предположение о том, что для разных элементов локализационного поведения требуется интактность разных отделов слуховой системы. Так, для реализации ориентировочной реакции на звук необходимо и достаточно сохранности слуховой системы до заднего холма включительно. Вместе с тем локализация звука, тестируемая условно-рефлекторным методом, несомненно, требует запомина-

ния сведений о его местоположении в течение определенного промежутка времени. Удаление слуховой области коры и неизбежная при этом ретроградная дегенерация ВКТ лишают животное этой возможности, что приводит к нарушениям локализационного поведения.

4.5.9. Слуховые вызванные потенциалы у животных

Электрофизиологическое исследование реакций путей и центров слуховой системы было начато после открытия Э.Уивером и С.В.Бреем (1930) «микрофонного эффекта» улитки внутреннего уха, ее суммарного потенциала, который повторял своей формой форму звуковой волны. Вызванные потенциалы слуховой системы, зарегистрированные у животных при непосредственном помещении электрода в исследуемую структуру, представлены на рис. 4.27. Как видно из рисунка, эти потенциалы характеризуются, во-первых, многокомпонентностью реакций, т.е. чередованием положительных и отрицательных колебаний потенциала. Вторая характерная особенность реакций — увеличение скрытых периодов их возникновения от нижележащих отделов слуховой системы к вышележащим. Во время регистрации ответов слуховой области коры при медленной развертке (см. рис. 4.27, СК, внизу рисунка) в ряде случаев видно проявление крайне переменных вторичных (более поздних) реакций.

Следует указать, что данные, приведенные на рис. 4.27, не вполне однозначны для проводниковых (слуховой нерв, латеральная петля) и слуховых отделов мозга, обладающих клеточной организацией (кохлеарные ядра, верхняя олива, задние холмы, внутреннее коленчатое тело, слуховая область коры больших полушарий). В первом случае речь идет о суммарной импульсной реакции волокон аксонов клеток спирального ганглия или клеток слуховых центров продолговатого мозга, в то время как во втором случае представлены суммарные реакции, включающие как синаптическую, так и импульсную активность клеточных элементов ядра, а также реакцию волокон нижележащих уровней слуховой системы, афферентирующих исследуемое ядро. Исследование суммарных электрических реакций, проведенное в основном на наркотизированных животных, позволило изучить целый ряд существенных сторон в организации деятельности слуховой системы. Прежде всего были установлены те области мозга, в которых могут быть зарегистрированы суммарные ответы при действии звука. Были определены фокусы максимальной активности различных отделов слуховой системы в зависимости от частоты звукового сигнала и стороны (справа или слева), с которой предъявляют стимул. В частности, характеристики суммарных ответов при сопоставле-

нии их с морфологическими данными позволили в общих чертах определить характер конвергенции билатерального потока импульсации в разных отделах слуховой системы. Кроме того, был выделен ряд функциональных зон слуховой области коры (см. рис. 4.19).

Помимо изложенных данных, были получены результаты, характеризующие определенные функциональные свойства слухового пути. Так, были определены время распространения возбуждения по ходу слухового пути при включении звукового сигнала

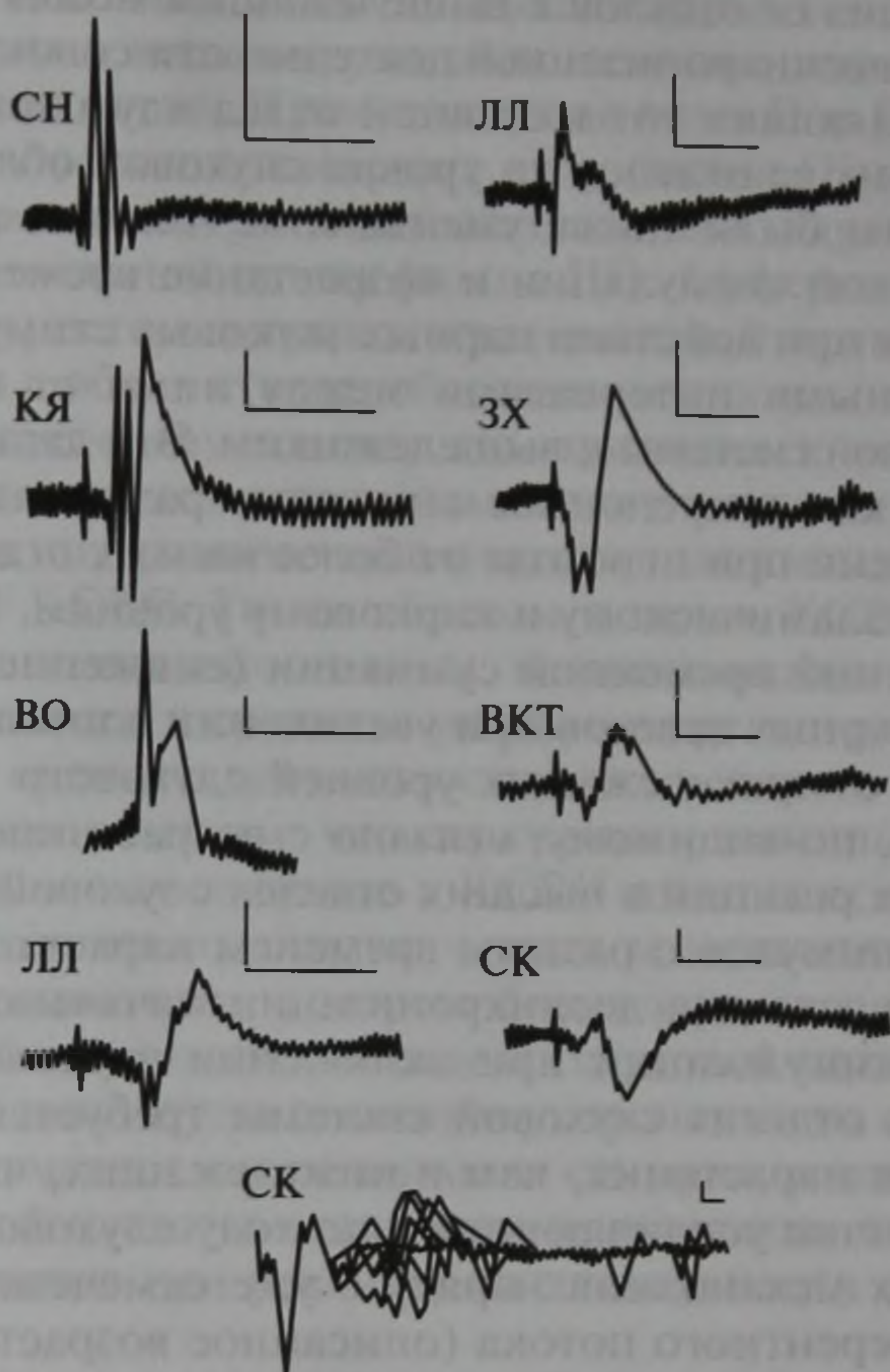


Рис. 4.27. Вызванные потенциалы разных отделов слуховой системы кошки, возникающие при действии одиночного короткого акустического импульса (щелчка):

СН — слуховой нерв; КЯ — кохлеарное ядро; ВО — верхняя олива; ЛЛ — латеральный лемниск; ЗХ — задний холм; ВКТ — внутреннее коленчатое тело; СК — слуховая кора. Нижняя осциллограмма СК — реакции, зарегистрированные в слуховой области коры при медленной развертке луча, демонстрируют вторичные вызванные потенциалы. Калибровка времени в левом столбце осциллограмм — 5 мс, в правом и в СК внизу рисунка — 20 мс. Вертикальная черточка на осциллограммах — момент предъявления щелчка (в ВО момент предъявления щелчка с началом развертки луча). Потенциалы зарегистрированы методом наложения (10 реакций)

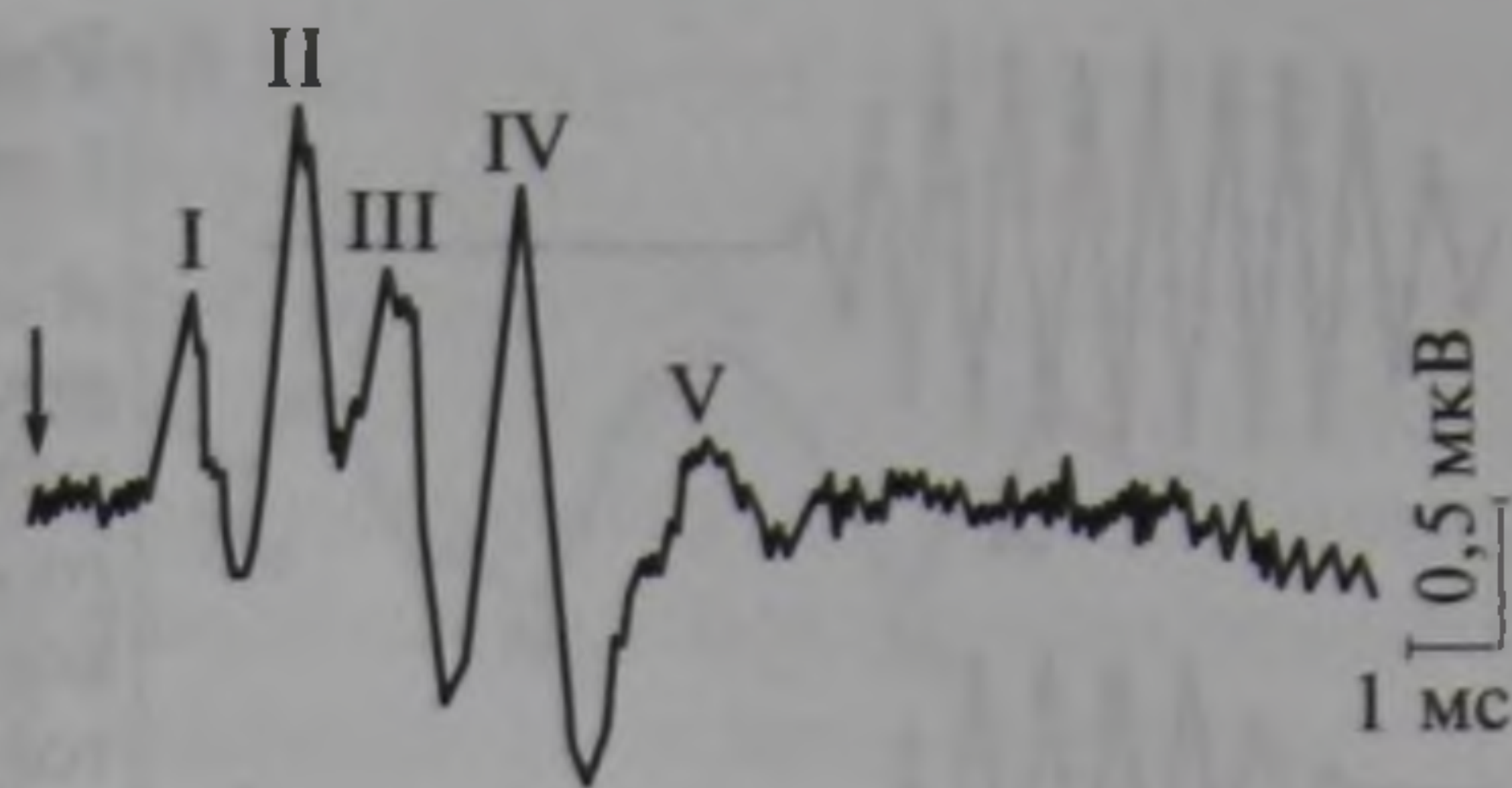
по величинам скрытых периодов реакций и изменение этого времени распространения при разной интенсивности звуковых сигналов. Установлена также зависимость амплитуды звуковых сигналов от интенсивности звука. С помощью суммарных ответов был оценен ряд существенных временных характеристик центральных отделов слуховой системы. Представляется вероятным, что длительность суммарных реакций определяет степень синхронизации афферентного потока импульсации при его включении, поэтому возрастание длительности суммарных реакций слуховой системы от нижележащих ее отделов к вышележащим может быть вызвано все большей рассинхронизацией деятельности совокупностей нейронов, составляющих тот или иной отдел слуховой системы, от периферических ее отделов до уровня слуховой области коры.

Установлены были также уменьшение частоты воспроизведения ритмической стимуляции и возрастание времени восстановления реакции при действии парных звуковых стимулов с различными временными интервалами между ними от нижележащих отделов слуховой системы к вышележащим. Эти данные могут рассматриваться как постепенное снижение разрешающей способности во времени при переходе от более низких отделов слуховой системы к ее таламическому и корковому уровням. Показано увеличение значений временной суммации (снижение порога обнаружения суммарных ответов при увеличении длительности звукового сигнала) от нижележащих уровней слухового пути к вышележащим, что, по-видимому, связано с возрастанием длительности суммарных реакций в высших отделах слуховой системы. Использование стимулов с разным временем нарастания их амплитуды показало, что для десинхронизации начального афферентного потока импульсации при включении звукового сигнала в вышележащих отделах слуховой системы требуется значительно большее время нарастания, чем в нижележащих, что может указывать на наличие усиливающих по ходу слухового пути синхронизирующих механизмов наряду с уже отмеченной десинхронизацией афферентного потока (описанное возрастание длительности суммарных ответов). Таким образом, перечисленные параметры суммарных электрических ответов слухового пути свидетельствуют о том, что с их помощью можно охарактеризовать ряд существенных сторон деятельности популяций нейронов, образующих центры слуховой системы или слуховые пути (слуховой нерв, латеральный лемниск).

Исследование слуховых вызванных потенциалов неинвазивными методами у животных с поверхности черепа при когерентном накоплении ответов выявило в них ряд волн. При этом, как правило, зарегистрированы коротколатентные слуховые вызванные потенциалы (КСВП) (рис. 4.28). Предполагается, что эти волны (за исключением волны II) представляют собой постсинаптиче-

Рис. 4.28. Коротколатентные слуховые вызванные потенциалы кошки:

I—V — компоненты КСВП



ские потенциалы клеточных элементов различных слуховых ядер мозгового ствола. Что касается локализации генераторов волн КСВП, то волна I закономерно соотносится с деятельностью волокон слухового нерва. Происхождение волн II и III соотносят с активностью волокон кохлеарных ядер (волна II) и активностью проекций передневентрального кохлеарного ядра к клеточным элементам медиальной оливы (волна III). Афферентация из этого же ядра кохлеарного комплекса в латеральный лемниск и его вентральные ядра с обеих сторон обеспечивает активацию клеточных элементов заднего двухолмия, что приводит к возникновению волны IV. Этот же источник совместно с результатом возбуждения элементов внутреннего коленчатого тела вызывает возникновение волны V КСВП. Таким образом, в целом КСВП представляет собой последовательность волн, возникающих в слуховых центрах продолговатого и среднего мозга, а их регистрация позволяет в общем виде судить о деятельности этих центров.

В заключение отметим, что отражение различных физических параметров звуковых сигналов в КСВП животных и в их длиннолатентных потенциалах сходно с теми изменениями вызванных потенциалов животных, которые были зарегистрированы инвазивным способом в различных отделах слуховой системы. Речь идет о возрастании амплитуды ответов и укорочении их скрытых периодов при увеличении интенсивности стимула, о наличии определенной верхней частоты воспроизведения ритма стимуляции, об изменении ответов при увеличении длительности сигнала и т. п.

4.5.10. Слуховые вызванные потенциалы человека

Потенциалы улитки внутреннего уха регистрируются с поверхности черепа в виде кохлеограммы. Пример кохлеограммы представлен на рис. 4.29. На рис. 4.29, А изображена тональная посылка, используемая в качестве стимула, на рис. 4.29, Б — ответ улитки внутреннего уха после когерентного накопления и усреднения, в котором отражены как микрофонный (синусоида), так и нервный (отклонение от нулевой линии) потенциалы. Существенно подчеркнуть, что фаза включения тонального сигнала была случайной. Если же половина из большого числа стимулов, предъявленных

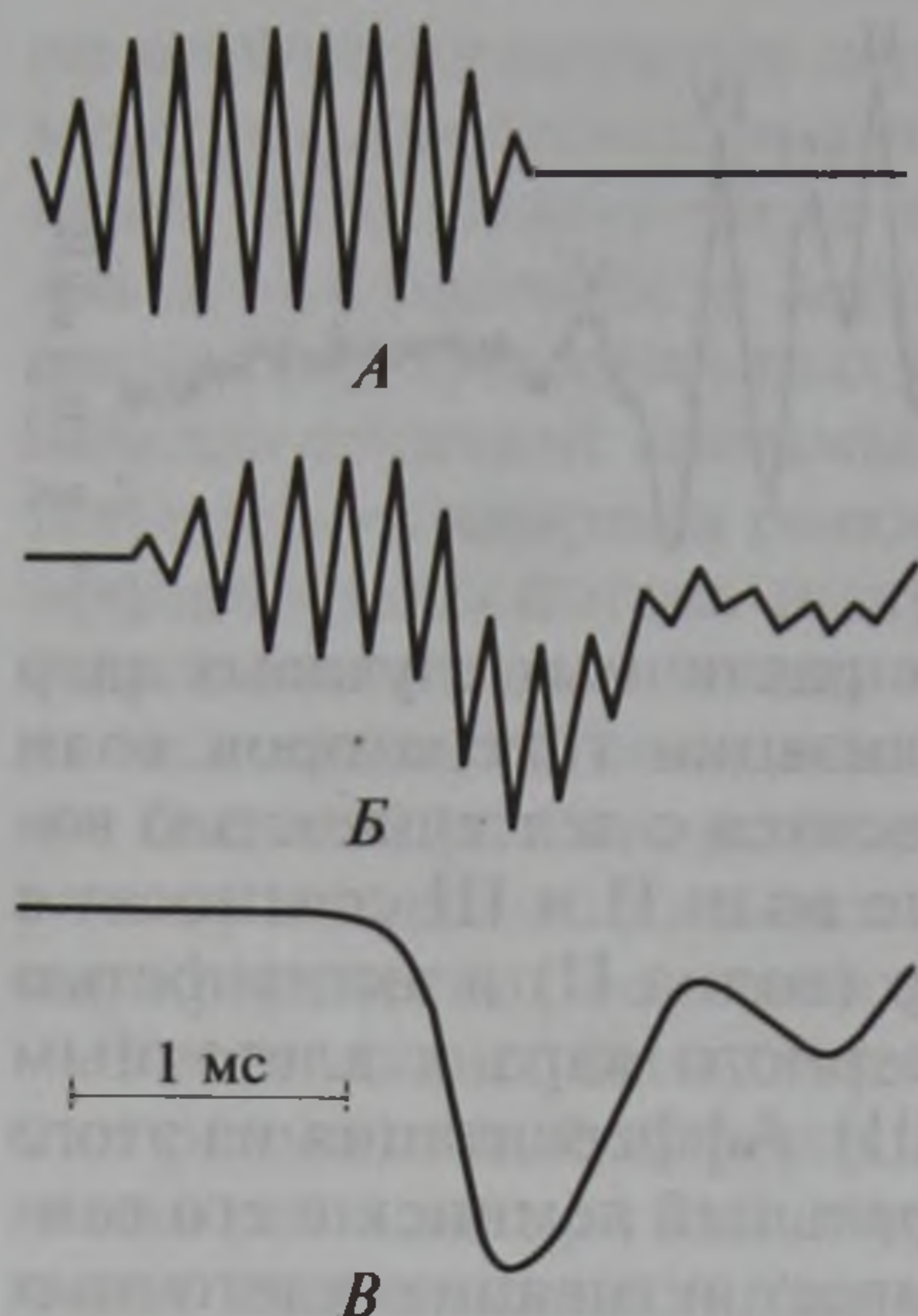


Рис. 4.29. Выделение нервного компонента ответа улитки в кохлеограмме:

А — изображение тональной посылки; *Б* — проявление в кохлеограмме микрофонного (повторяет форму звуковой волны) и нервного компонентов ответа улитки; *В* — нервный компонент ответа улитки, выделенный методом когерентного накопления (объяснения в тексте)

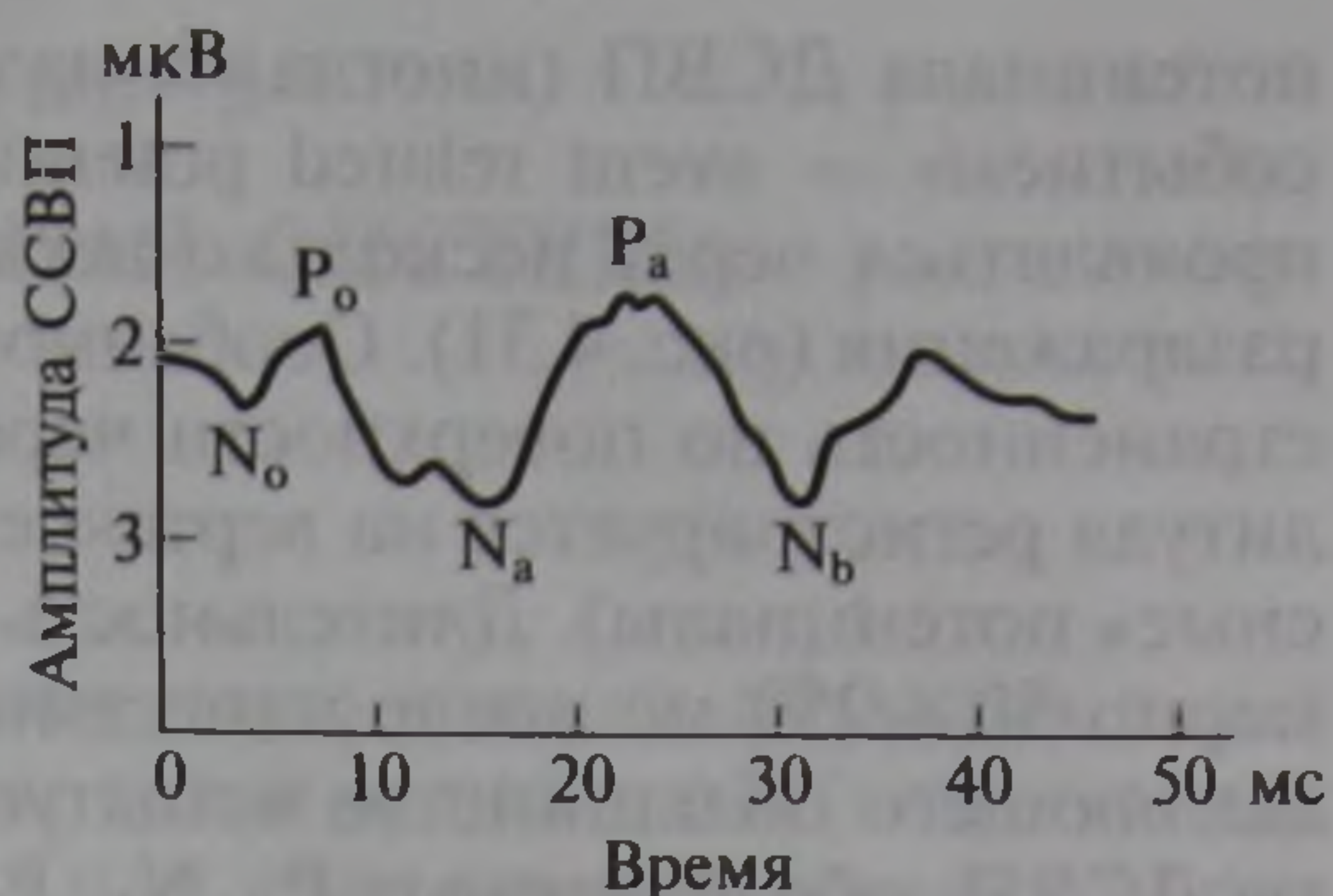
при когерентном накоплении, подается в одной фазе, а вторая половина в противофазе, то в результате алгебраической суммации микрофонный потенциал нивелируется и при регистрации исчезает, а нервный компонент ответа выражен отчетливо (рис. 4.29, *В*).

Коротколатентные слуховые вызванные потенциалы (КСВП). По своей форме они в основном совпадают с реакциями, описанными при рассмотрении КСВП животных (см. рис. 4.28). Отметим, что в КСВП человека иногда регистрируются два дополнительных колебания, которые были обозначены, как волны VI и VII. В КСВП человека наблюдается зависимость от спектра звуковых сигналов. Возрастание интенсивности стимула увеличивает скрытые периоды и амплитуду наиболее выраженных волн КСВП. Изменение времени нарастания сигнала также сказывается на амплитуде и скрытых периодах отдельных компонентов КСВП. Увеличение времени нарастания стимула приводит, во-первых, к уменьшению амплитуды отдельных компонентов КСВП, во-вторых, к увеличению скрытых периодов компонентов, в частности волн I и V. Установлено также, что увеличение частоты повторения стимулов вызывает уменьшение амплитуды сигнала и увеличение скрытого периода компонентов КСВП. В литературе происхождение компонентов КСВП у человека в основном рассматривается по аналогии с тем, что получено при исследовании КСВП у животных.

Среднелатентные слуховые вызванные потенциалы (ССВП). Вслед за последовательностью положительных и отрицательных волн коротколатентных слуховых вызванных потенциалов следует ряд колебаний, которые развиваются примерно в течение 8 — 50 мс после действия звукового стимула. Приведем обычное обозначение отдельных волн ССВП (рис. 4.30).

Рис. 4.30. Среднелатентные слуховые вызванные потенциалы (ССВП):

N_o , P_o , N_a , P_a , N_b — компоненты ответа



Предполагается, что компоненты N_o , P_o , N_a возникают в результате возбуждения таламического уровня слуховой системы — внутреннего коленчатого тела и ряда неспецифических ядер таламуса. Более поздние волны ССВП связывают с деятельностью ряда ассоциативных областей коры больших полушарий головного мозга. Максимальная амплитуда ССВП наблюдается при регистрации от вертекса. Компоненты ССВП, как и другие суммарные электрические реакции, возрастают по амплитуде при увеличении интенсивности звуковых стимулов. В то же время наблюдается обычное уменьшение скрытых периодов отдельных волн ССВП при возрастании интенсивности стимула. Возрастание частоты повторения стимула от 1 до 10 в/с мало влияет на амплитуду отдельных компонентов ССВП, в то время как большие частоты стимуляции приводят к некоторому ее уменьшению. При больших интенсивностях звуковых стимулов обнаруживается выраженное бинауральное взаимодействие в ССВП.

Длиннолатентные слуховые вызванные потенциалы (ДСВП). После ССВП при действии звука следуют последовательные колебания

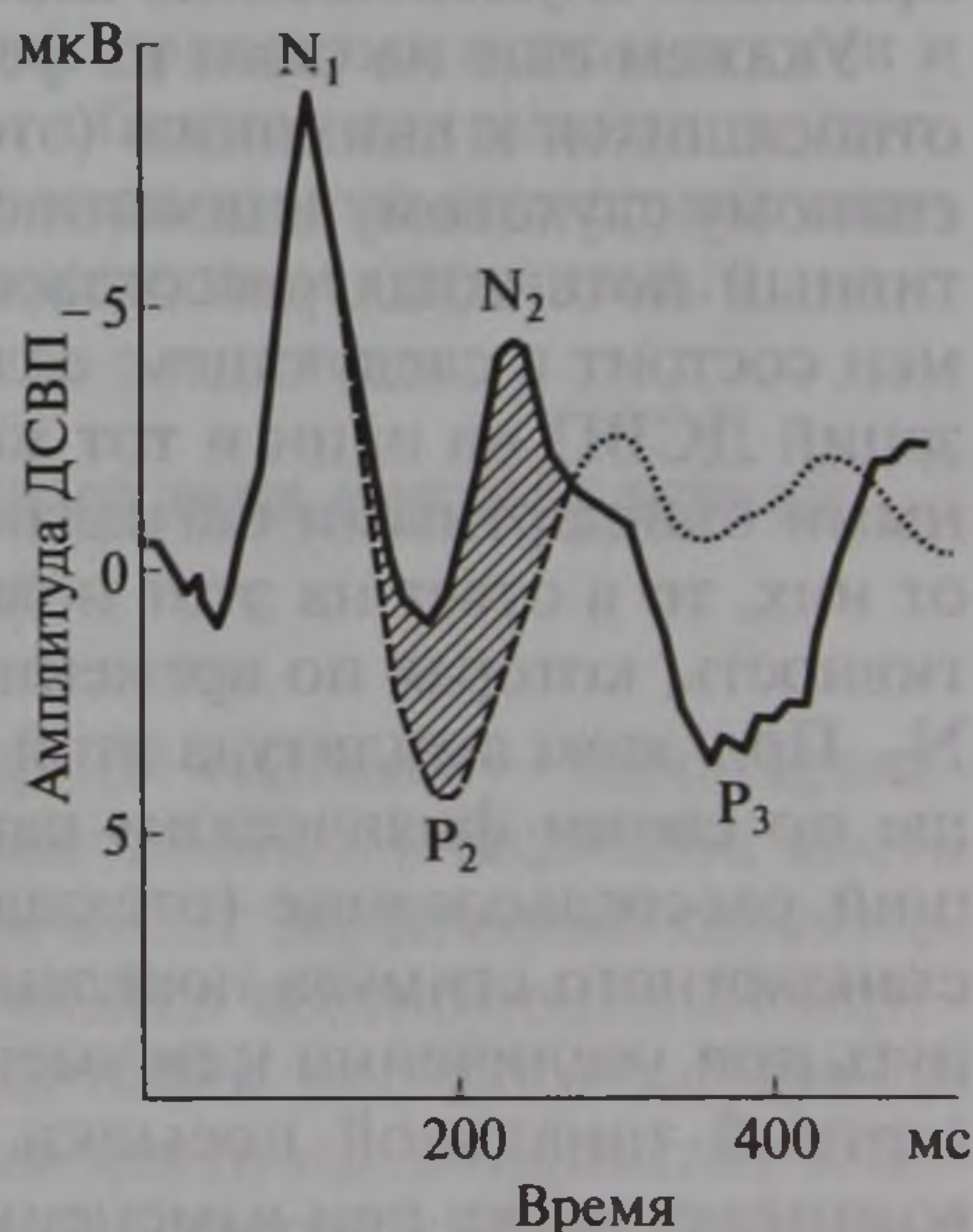


Рис. 4.31. Длиннолатентный слуховой вызванный потенциал (ДСВП, пунктир) и потенциал рассогласования (сплошная линия)

N_1 , P_2 , N_2 , P_3 — компоненты ответа. Штриховка — различие между ДСВП и потенциалом рассогласования

потенциала ДСВП (иногда их называют «потенциалы, вызванные событием» — event related potentials). По времени они начинают проявляться через несколько десятков миллисекунд после начала раздражения (рис. 4.31). Особенность ДСВП — их широкая распространенность по поверхности черепа, хотя максимальная их амплитуда регистрируется на вертексе (отсюда их название — «вертексные» потенциалы). Длительность развития комплекса ДСВП примерно 50 — 250 мс после нанесения звукового раздражения. У подавляющего большинства испытуемых регистрируются компоненты ДСВП, обозначенные P_1 , N_1 , P_2 , N_2 (см. рис. 4.31). В настоящее время основная гипотеза состоит в том, что генерируют ДСВП корковые отделы полушарий головного мозга. Упомянувшееся ранее широкое распространение проявлений ДСВП по поверхности черепа позволило предположить, что они связаны с деятельностью не только слуховой проекционной зоны, но и с обширными «ассоциативными» структурами коры больших полушарий, а также с афферентной активностью подкорковых центров.

Отдельные компоненты ДСВП, уже упоминавшиеся выше, обнаруживают обычные для вызванных потенциалов зависимости от физических параметров стимула. Так, увеличение интенсивности стимула приводит к увеличению амплитуды отдельных компонентов и уменьшению значений их скрытых периодов. При увеличении времени нарастания сигнала уменьшается амплитуда ответов, а увеличение длительности вызывает некоторое возрастание амплитуды и снижение порогов реакции. При увеличении времени нарастания сигнала увеличиваются также значения пиковых скрытых периодов отдельных компонентов ДСВП. Существенным становится значение межстимульного интервала для проявления амплитуды ДСВП. Так, сокращение межстимульного интервала приводит к уменьшению амплитуды реакции.

Укажем еще на один из феноменов, проявляющихся в ДСВП и относящихся к вниманию (этот феномен принято относить к пассивному слуховому вниманию). Феномен получил название «негативный потенциал рассогласования» (mismatch negativity). Феномен состоит в следующем: если при накоплении отдельных реализаций ДСВП на один и тот же стандартный стимул между отдельными стандартными сигналами возникает стимул, отличающийся от них, то в ответ на этот новый стимул в ДСВП появляется негативность, которая по времени примерно совпадает с компонентом N_2 . При этом амплитуда этой негативности тем больше, чем больше по своим физическим параметрам отличается стимул, вносящий рассогласование (отсюда название феномена). Например, от стандартного стимула появление этой негативности может возникнуть при увеличении или уменьшении на несколько децибел стандартной тональной посылки, вызывающей ДСВП; негативность возникает также при изменении частоты стимула (см. рис. 4.31).

ВЕСТИБУЛЯРНАЯ СИСТЕМА

Для любого целенаправленного перемещения объектов как в живой (биологические объекты), так и в неживой (технические устройства) природе требуется та или иная степень точности ориентации в трехмерном пространстве Земли. Так, в более простых перемещающихся устройствах (например, автомобили, лодки, катера) ориентацию при движении фиксирует человек-оператор, управляющий этим устройством. Перемещение таких сложных современных технических устройств, как самолеты, надводные и подводные корабли, космические аппараты и т.п., сопровождается изошренными системами регистрации с огромной точностью любого поворота или ускорения движения объекта (например, лазерные гироскопы, соединенные с компьютерами). Между тем в живых объектах при движении инерциальные системы определения поворота и ускорения используются примерно 500 млн лет у позвоночных, а у беспозвоночных в еще более ранние сроки. Сенсорная система животных, воспринимающая линейные ускорения при перемещении организма, изменения положения головы и угловые ускорения движений головы, получила название *вестибулярной системы*. Благодаря этой функции вестибулярная система обеспечивает адекватное равновесие и неподвижного положения организма, и его перемещение в трехмерном пространстве. Отсюда другой синоним обозначения вестибулярной системы — орган равновесия. При этом необходимо подчеркнуть, что помимо вестибулярной системы в создании равновесия организма используются и другие сенсорные системы, главным образом зрительная и проприоцептивная система и в меньшей мере другие сенсорные ощущения, связанные с движением и положением организма.

5.1. Строение периферического отдела вестибулярной системы

Периферический отдел вестибулярной системы — билатерально-симметричное образование, расположенное в височной кости черепа. Эта билатеральная симметрия носит зеркальный характер. Костной основой периферического отдела вестибулярной системы служит лабиринт неакустической части костного лабиринта височной кости. В акустической части костного лабиринта расположена улитка внутреннего уха — периферический отдел слухо-

вой системы; костный лабиринт содержит *преддверие* и сообщающиеся с ним три *полукружных канала*. Эти каналы (рис. 5.1, А) в соответствии со своим расположением получили следующие названия: *верхний* (другое название — *передний вертикальный*), *нижний* (задний вертикальный) и *наружный* (горизонтальный, или латеральный). Таким образом, эти три канала взаимно-перпендикулярны и расположены в трех взаимно-перпендикулярных плоскостях трехмерного пространства. Каждый канал имеет сравнительно одинаковый диаметр на значительном протяжении своего хода и расширяющуюся часть на одном из концов, получившую название *ампулярной части*. Оба вертикальных канала объединены общей ножкой. Ампулы горизонтального и переднего каналов открываются в переднюю часть преддверия, а ампула заднего канала — в заднюю часть преддверия. Диаметр в нерасширенной части каналов у человека колеблется в пределах 1,0—1,5 мм. Костный канал вестибулярного лабиринта заполнен жидкостью — *перилимфой*, которая по своему составу близка к плазме крови. Перилимфа играет демпфирующую роль для мембранозной части вестибулярного лабиринта при различных смещениях головы.

Внутри костного лабиринта расположена мембранозная часть лабиринта, повторяющая форму костного лабиринта и прикрепленная к стенкам костной части соединительнотканными тяжами (рис. 5.1, А). Мембранозная часть лабиринта заполнена *эндолимфой*, которая по своему ионному составу близка к эндолимфе улит-

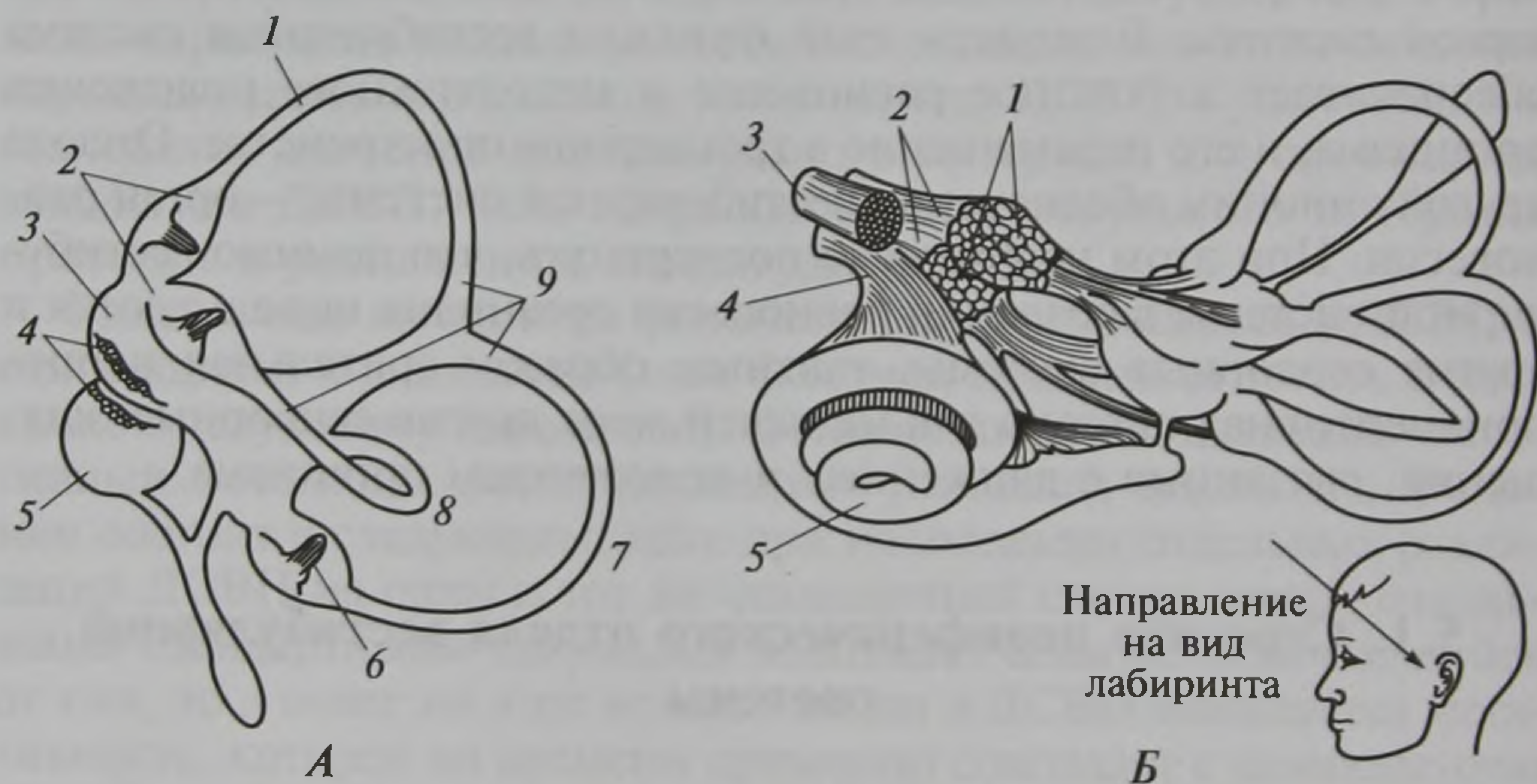


Рис. 5.1. Периферический отдел вестибулярной системы:

А — вестибулярный лабиринт: 1 — верхний отдел лабиринта; 2 — ампулы; 3 — утрикулус; 4 — макулы и отоконии; 5 — саккулус; 6 — криста; 7 — задний отдел лабиринта; 8 — наружный отдел лабиринта; 9 — полукружные каналы; Б — иннервация вестибулярного лабиринта: 1 — верхний и нижний отделы вестибулярного нерва; 2 — вестибулярный нерв; 3 — лицевой нерв; 4 — улитковый нерв; 5 — улитка

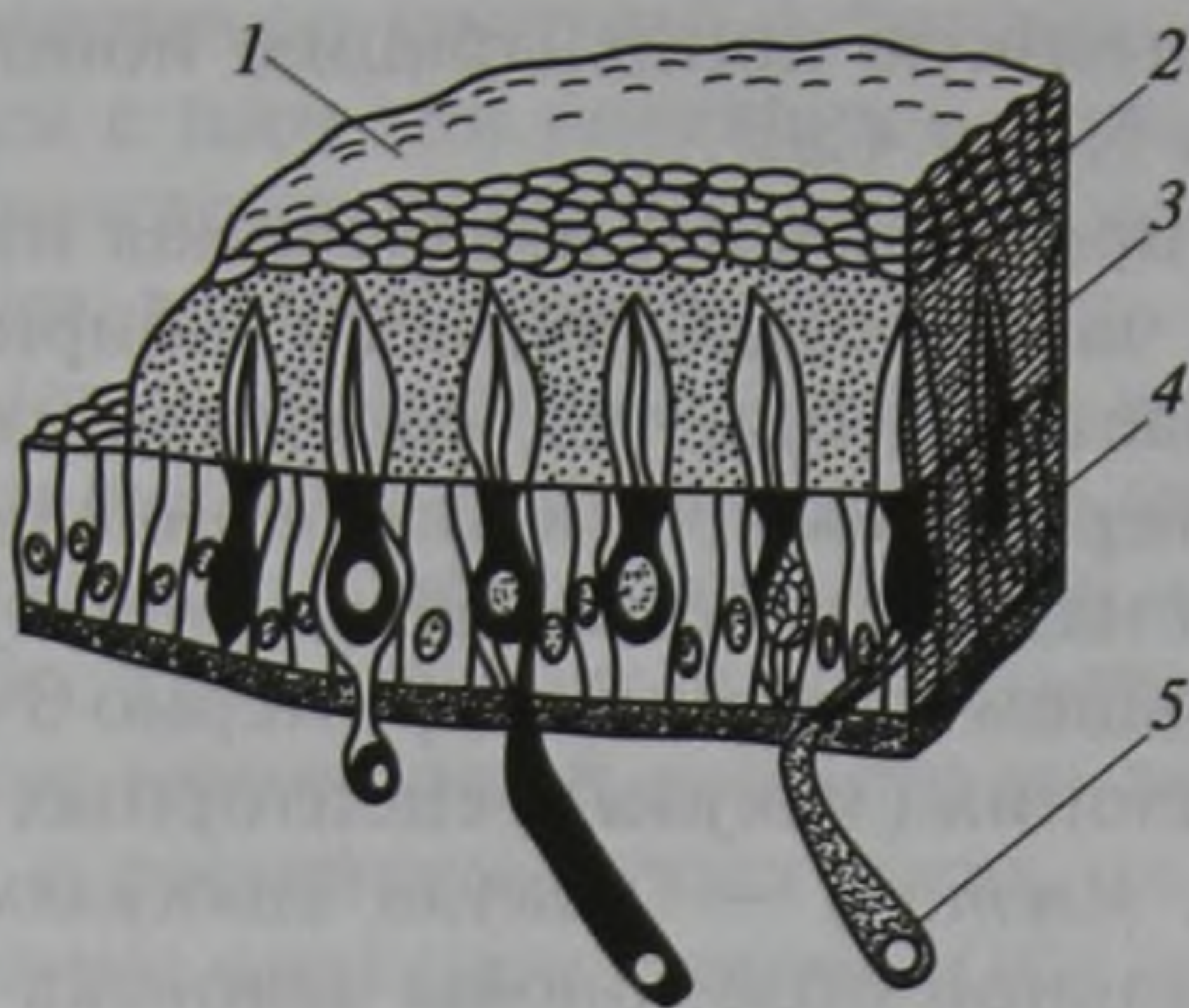
ки внутреннего уха: она имеет высокую концентрацию ионов K^+ при малой концентрации ионов Na^+ и Ca^{2+} .

Как видно из рис. 5.1, А, где представлены извлеченная из костного лабиринта мембранозная часть вестибулярного лабиринта, вестибулярный лабиринт включает ряд отделов, содержащих рецепторные клетки. Так, в преддверии находятся два овоидальных по форме мешочка, получивших название *саккулюса* и *утрикулюса* (размер мешочка в его наибольшем измерении примерно 3 мм). В этих мешочках находятся скопления (*макулы*) рецепторных вестибулярных клеток (*волосковых клеток*) — *макула саккулюса* и *макула утрикулюса*. При вертикальной позе головы человека саккулярная макула расположена вертикально, а утрикулярная горизонтально. Отметим, что рецепторные клетки утрикулюса и саккулюса чувствительны к гравитации в пределах применения закона Ньютона о всемирном тяготении. Кроме того, в каждой ампуле полукружных каналов находится также область расположения вестибулярных рецепторов (волосковых клеток). Эта область получила название *ампулярной кресты*.

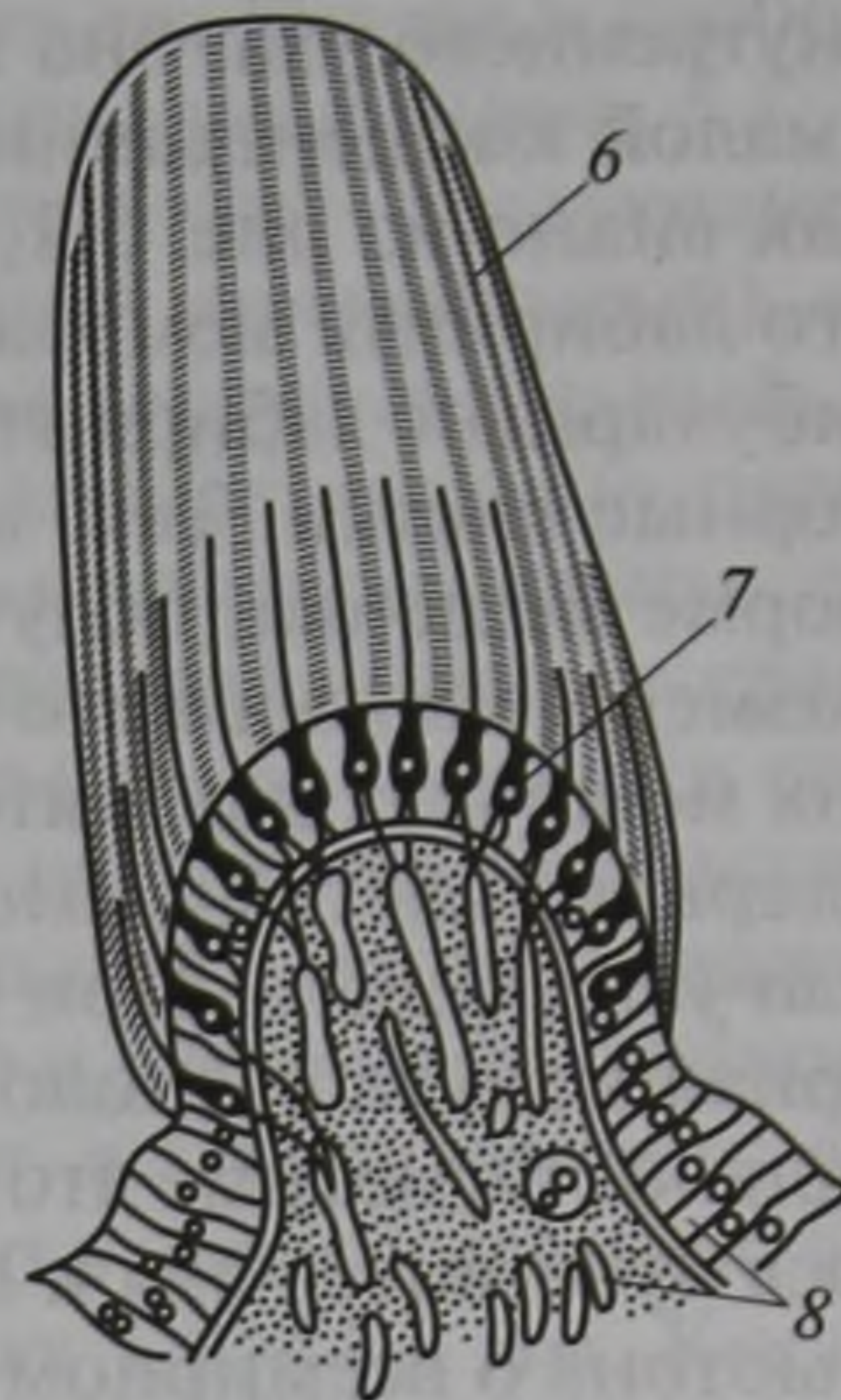
Вестибулярные рецепторные клетки с помощью обычных синапсов соединяются с отростками (дендритами) биполярных нейронов *вестибулярного нерва* (другое название клеточного скопления — *ганглий Скарпа*). Отростки его верхней части (верхняя ветвь вестибулярного нерва, см. рис. 5.1, Б) иннервируют утрикулярную макулу и кресты латерального и верхнего полукружных каналов. Отростки нижней части (нижняя ветвь вестибулярного нерва) иннервируют основную часть саккулярной макулы и кресту заднего полукружного канала. В совокупности эти две ветви образуют вестибулярный компонент VIII пары черепно-мозговых нервов. По разным оценкам, суммарное количество волокон вестибулярного нерва — от 18 до 20 тыс. миелинизированных волокон.

5.2. Функция утрикулюса и саккулюса

Эти части периферического отдела органа равновесия — наиболее простые органы вестибулярной системы. Как указывалось, в этих двух образованиях находится неправильной эллипсовидной формы область скопления рецепторных клеток (макула). У человека в утрикулюсе содержится примерно 30 000 рецепторов, а в саккулюсе — 16 000. На апикальном конце рецепторных клеток вестибулярной системы находится пучок выростов — волосков, отсюда название волосковые клетки. Волоски вестибулярных рецепторов ориентированы в эндолимфатическое пространство утрикулюса и саккулюса и прикреплены к желатинозному слою (иначе — отолитовой мембране), который покрывает рецепторные клетки обеих макул (рис. 5.2, А).



А



Б

Рис. 5.2. Строение участка макулы (А) и участка купулы (Б) периферического отдела вестибулярной системы:

1 — отоконии; 2 — желатинозный слой; 3 — волоски; 4, 7 — волосковые клетки; 5 — нервные волокна; 6 — желатинозная масса купулы; 8 — нервные волокна

В отолитовую мембрану встроены мелкие плотные частички *отоконии* (образно их называют «ушная каменная пыль»). По химическому составу это в основном карбонат кальция (минеральный кальцит). Миллионы таких частичек (их размер колеблется от 0,5 до 10,0 мкм) заполняют эндолимфатическое пространство саккулюса и утрикулюса, поэтому эти два образования получили название *отолитовых органов*.

Когда голова млекопитающих начинает двигаться с определенным линейным ускорением, мембранный лабиринт движется вместе с головой, так как он фиксирован к костному лабиринту височной кости. В то же время масса отоконий может свободно перемещаться в эндолимфатическом пространстве. Это движение передается отолитовой мембране, которая начинает двигаться относительно волосков рецепторных клеток. Благодаря инерции движение отолитовой мембраны отстает по времени от движений головы. Упомянутое отставание вызывает смещение волосков рецепторных клеток, что, в свою очередь, приводит к их возбуждению (деполяризация) или торможению (гиперполяризация) в зависимости от направления линейного ускорения. Такой разный знак реагирования рецепторных клеток отолитовых органов определяется ориентацией волосков (эти механизмы будут рассмотрены ниже при описании деятельности рецепторов). Хотя линейные ускорения могут различаться величиной и направлением, отолитовые органы организованы таким образом, чтобы обеспечить

центральные мозговые отделы вестибулярной системы уникальной картиной параметров линейных ускорений в физиологическом диапазоне. Так, ось механической чувствительности волосковых клеток утрикулуса ориентирована по направлению к бороздке (*стриоле*), покрывающей отолитовые органы.

Чувствительность рецепторов обеих макул организована таким образом, что любая амплитуда и направление ускорения приводят к активации одних групп макулярных рецепторов и торможению других. Это позволяет по волокнам вестибулярного нерва передавать в мозг сведения о линейном ускорении головы наблюдателя. При этом рецепторы, расположенные в утрикулусе, обеспечивают фиксацию ускорений в горизонтальной плоскости, а саккулуса — в вертикальной. Очевидно, что вертикальное положение саккулуса и соответствующая ориентация его рецепторов существенны для анализа ускорений в вертикальной плоскости, где гравитация повсеместна и является наиболее важным стимулом. При этом некоторые саккулярные рецепторы чувствительны также к ускорениям в горизонтальной плоскости.

5.3. Функция полукружных каналов

Когда какой-либо объект поворачивается вокруг определенной оси, такое движение всегда сопровождается определенным угловым ускорением. Поэтому голова млекопитающего всегда испытывает угловые ускорения при любых ее поворотах и наклонах, вращательных движениях туловища и при активной локомоции (например, ходьбе, беге, ползании и т.д.). Именно вторая часть периферического отдела вестибулярной системы (т.е. полукружные каналы) предназначена для определения угловых ускорений и передает через вестибулярный нерв в мозговые центры сведения о направлении и величине этих угловых ускорений. Для фиксации угловых ускорений также используется инерционный механизм. Однако в отличие от саккулярного и утрикулярного механизмов для фиксации угловых ускорений используется не инерция линейных ускорений отолитовой мембраны с расположенными на ней отоконалиями относительно вестибулярных рецепторов. В случае активации рецепторов полукружных каналов на угловые ускорения отвечает сама эндолимфа, заполняющая полукружные каналы. Представим постепенно ускоряющийся поворот головы человека. В этом случае вместе с головой с такой же скоростью поворачивается и костный и мембранозный лабиринт. В силу инерции от этого поворота отстает масса эндолимфы внутри полукружного канала и, следовательно, эта масса вращается в сторону, противоположную повороту головы. Возбуждение вестибулярных рецепторов, находящихся в определенном участке полу-

круглых каналов (ампулярная криста; см. выше) осуществляется расположенным над этими волосковыми клетками желатинозным образованием, получившим название *купулы*. Именно в нее внедрены волоски вестибулярных рецепторов (см. рис. 5.2, *Б*). Таким образом, движение эндолимфы при угловом ускорении смещает купулу, а та в свою очередь смещает волоски вестибулярных рецепторов, что и приводит к активации рецепторных клеток. В зависимости от направления движения эндолимфы и соответствующего смещения купулы активация рецепторов может проявляться либо в их возбуждении (деполяризирующий рецепторный потенциал), либо в их торможении (гиперполяризирующий потенциал) (рис. 5.3, *А*). В отличие от разнонаправленной чувствительности рецепторов саккулюса и утрикулюса рецепторы ампулярной кристы имеют одну и ту же дирекциональную чувствительность, т.е. все они возбуждаются или тормозятся в каждой ампулярной кристе. Возбуждение или торможение рецепторных клеток приводит к соответствующим эффектам в волокнах вестибуляр-

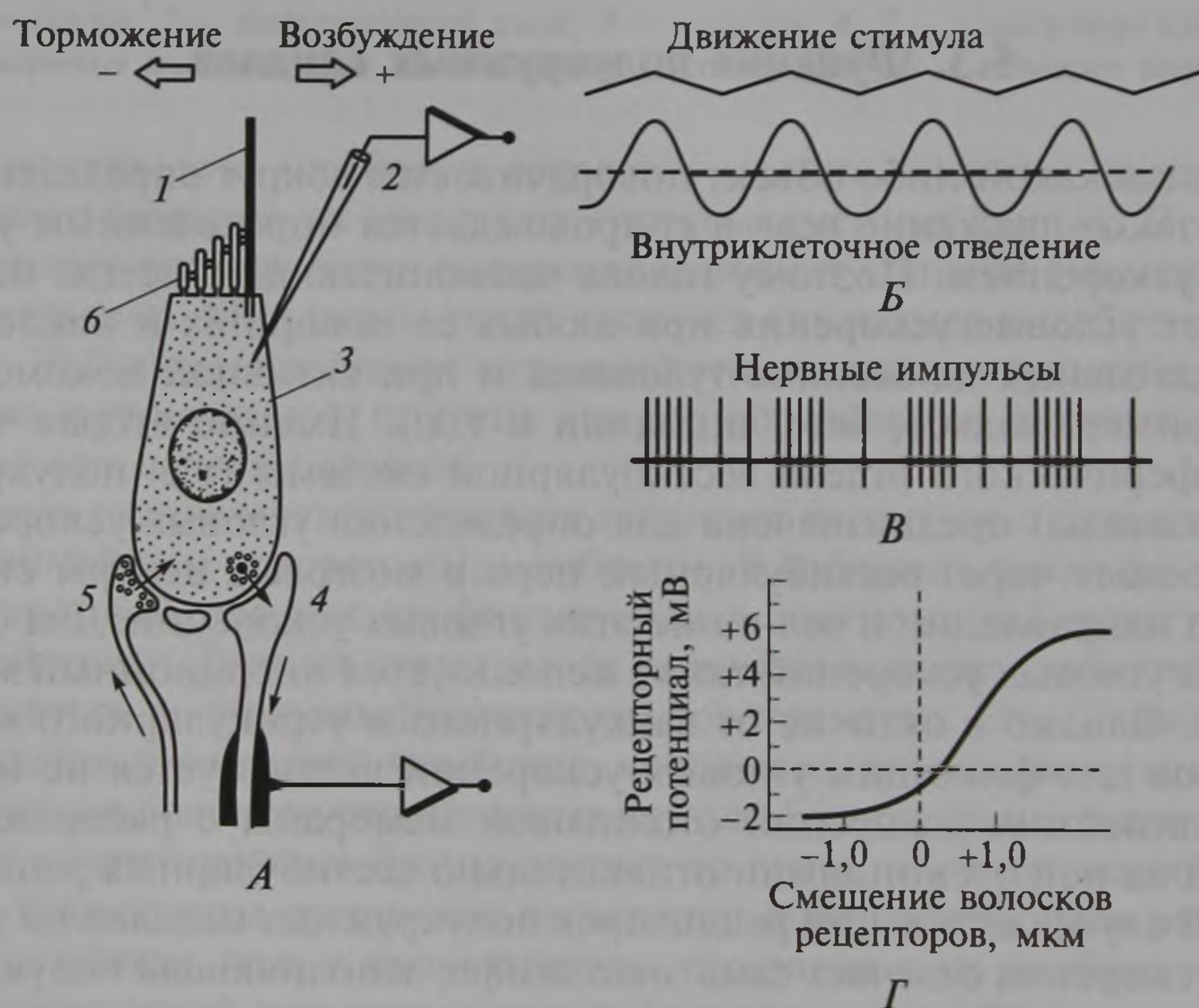


Рис. 5.3. Рецептор вестибулярной системы (*А*), характеристики преобразования стимула в рецепторный потенциал (*Б*), активность нервного волокна (*В*) и соотношение перемещения волосков вестибулярного рецептора с амплитудой рецепторного потенциала (*Г*):

1 — киноцилий; 2 — электрод; 3 — волосковая клетка; 4 — эфферентный тормозной синапс; 5 — афферентный синапс; 6 — стереоцилий

ного нерва. Для количественной характеристики отметим, что отклонения купулы порядка 0,005 углового градуса при быстром повороте головы оказывается уже надпороговым для возбуждения рецепторов. Таким образом, рецепторы полукружных каналов фиксируют угловые ускорения движений головы в трех взаимно-перпендикулярных плоскостях наряду с фиксацией линейных ускорений движения, которые определяются с помощью рецепторного аппарата саккулюса и утрикулюса. Выше была рассмотрена изолированная активация групп вестибулярных рецепторов различной анатомической локализации в периферическом отделе вестибулярной системы при линейных и угловых ускорениях. Вместе с тем необходимо иметь в виду, что реализация даже сравнительно простых двигательных задач сопровождается сложной комплексной активацией разных групп вестибулярных рецепторов. Самое схематическое изображение такой простой задачи, как выход человека, сидящего за рулем автомобиля, отчетливо демонстрирует всю сложность каскада последовательного возбуждения разных групп вестибулярных рецепторов. Так, начало поворота к двери автомобиля приводит к стимуляции обоих горизонтальных полукружных каналов, одновременное латеральное движение для прохода через проем автомобильной двери стимулирует рецепторы в обоих утрикулюсах и сочетает эту активацию с постепенным поворотом головы и тела. Определенная группа саккулярных рецепторов возбуждается, а определенная тормозится при вертикальном ускорении, необходимом для достижения вертикальной позы, и т.д.

5.4. Вестибулярные рецепторы

Рассмотрим подробнее структуру и функцию вестибулярных рецепторов. Они представляют собой волосковые клетки двух типов. Более сложные клетки I типа и более простые II типа. После появления в процессе эволюции клеток II типа (рыбы, земноводные) в дальнейшем (рептилии, птицы, млекопитающие) появляются клетки I типа (см. рис. 5.3, А). Вестибулярные клетки по принципу обычного синапса иннервируются отростками клеток ганглия Скарпа. Для апикальной части волосковых клеток вестибулярного аппарата характерны пучки выростов (волоски), получившие название *цилий*. В клетках крист содержится примерно от 50 до 80 цилий и 40—110 цилий в клетках макул. Среди цилий рецепторов выделяется один крупный отросток (*киноцилий*), вблизи которого находятся убывающие по длине отростки (*стереоцилии*) (см. рис. 5.3, А). Благодаря такому расположению киноцилия волосковые клетки обладают определенной дирекциональной чувствительностью, т.е. чувствительностью по направлению смеще-

ния цилий. При активации каждая волосковая клетка действует как одиночный рецептор. Вместе с тем в последнее время получены данные о возможной сетевой организации рецепторов макул, что не соответствует преобладающей в настоящее время точке зрения о том, что интеграция деятельности одиночных вестибулярных рецепторов происходит в вестибулярных центрах.

Возбуждение вестибулярных рецепторов достигается за счет окружения их жидкостью разного ионного состава. Апикальные поверхности клеток контактируют с эндолимфой, в которой очень высока концентрация ионов калия, а базальная часть — с перилимфой, где его концентрация обычна для плазмы крови. Поэтому малейшее нарушение этого на грани неустойчивости электрохимического равновесия (а таковым является смещение цилий и изменение мембранной проницаемости) приводит к возбуждению или торможению клетки с соответствующим рецепторным потенциалом (см. рис. 5.3, А). Подробно аналогичный механизм был рассмотрен при описании слуховых рецепторов (гл. 4), и последовательность электрохимических изменений в вестибулярном рецепторном аппарате при возбуждении аналогична тому, что было описано для слуховых рецепторов.

Преобразование движения стимула в рецепторный потенциал и последующую импульсную активность схематически представлено на рис. 5.3, Б, В, а зависимость между смещением волосков и величиной рецепторного потенциала волосковой клетки на рис. 5.3, Г.

Выше указывалось, что вестибулярные рецепторы связаны с волокнами вестибулярного нерва обычным синапсом. Этот синапс имеет химическую природу, и афферентными нейротрансмиттерами служат гамма-аминомасляная кислота (ГАМК) и L-глутамат.

5.5. Вестибулярный нерв и вестибулярные центры

Количество волокон вестибулярного нерва у человека составляет порядка 18—20 тыс. миелинизированных волокон. Толщина волокон колеблется от 1 до 10 мкм. Характерная особенность волокон вестибулярного нерва — их спонтанная активность, увеличение или уменьшение которой позволяет отражать возбуждение или торможение вестибулярных рецепторов. В составе вестибулярного нерва имеются не только *афферентные*, но и *эфферентные* волокна, которые подходят к рецепторным клеткам всех зон вестибулярного лабиринта. Источником их являются некоторые ядра ствола мозга, включая ядро Дейтерса, а также определенная область мозжечка. Эфферентные волокна также образуют синаптическое переключение на вестибулярных рецепторах и могут контролировать афферентный вестибулярный вход. Активация эффе-

рентных волокон также осуществляется химическим путем: нейротрансмиттерами эфферентной вестибулярной системы служат ацетилхолин, глицин и серотонин.

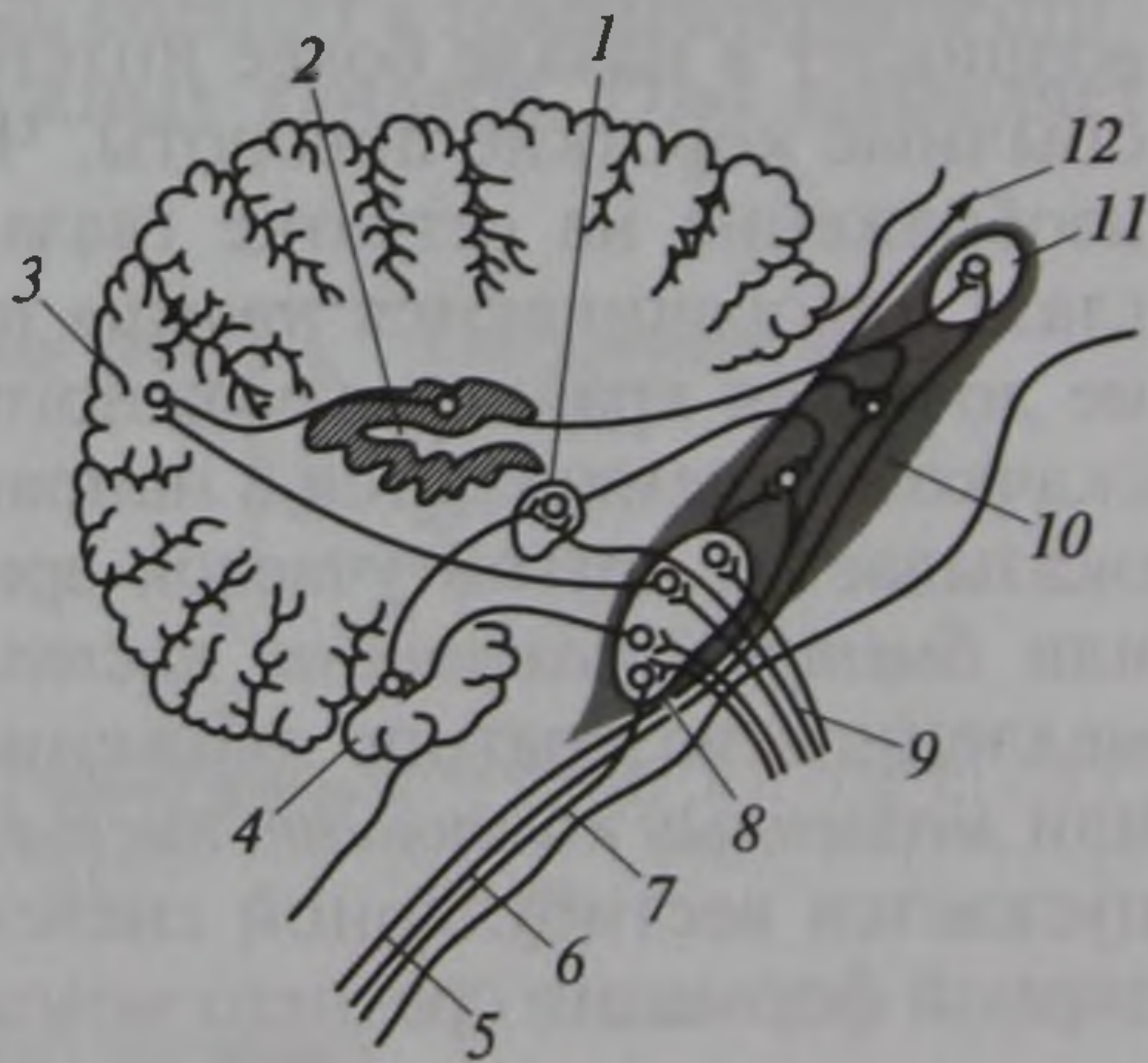
Афферентные волокна вестибулярного нерва поступают в центральные отделы мозгового ствола симметрично с каждой из сторон. Большинство афферентных волокон оканчивается на клетках группы вестибулярных ядер, расположенных примерно в месте соединения продолговатого мозга и моста (рис. 5.4). Вместе с тем часть афферентных волокон проходит без синаптического перерыва в ряд других мозговых структур. При этом необходимо отметить значительные связи волокон вестибулярного нерва с рядом структур мозжечка. В продолговатом мозгу различают четыре основных билатерально-симметричных ядра — *верхнее* (ядро Бехтерева), *латеральное* (ядро Дейтерса), *медиальное* (ядро Швальбе) и *нисходящее* (ядро Роллера). Клетки перечисленных ядер на каждой стороне (справа или слева) связаны между собой. Кроме того, имеются также комиссуральные связи между правым и левым комплексами вестибулярных ядер. Эти связи между указанными ядрами поддерживают баланс возбуждения и торможения. Следует также отметить, что, помимо вестибулярных входов, на активность нейронов вестибулярных ядер влияют также сигналы от рецепторов шейных мышц и суставов (сведения об ориентации головы и шеи) и суставов конечностей (сведения об ориентации тела).

Далее восходящая вестибулярная система идет в ряд ядер таламуса — как «специфических» (внутреннее и наружное коленчатые тела — таламические центры слуха и зрения), так и «неспецифических» (вентральная и ретикулярная группа ядер таламуса).

Что касается корковых проекций вестибулярной системы, то у кошки основные проекции выявлены электрофизиологическим методом в экто- и супрасильвиевой извилинах. В целом проекции вестибулярной системы с той или иной выраженностью занимают довольно обширные области коры больших полушарий головного мозга.

Рис. 5.4. Схема восходящих и нисходящих путей вестибулярной системы в стволе мозга и мозжечке:

1 — фастигиальное ядро; 2 — зубчатое ядро; 3 — мозжечок; 4 — флокулонодулярная доля; 5 — руброспинальный тракт; 6 — ретикулоспинальный тракт; 7 — вестибулоспинальный тракт; 8 — вестибулярные ядра; 9 — вестибулярный нерв; 10 — ретикулярная формация; 11 — красное ядро; 12 — медиальный продольный фасцикул



5.6. Вестибулоокулярные рефлексy

Очевидно, что поддержание равновесия организма невозможно без активного участия двигательной системы, которая непосредственно исполняет команды, формирующиеся в центральной нервной системе. Поэтому ряд двигательных рефлексов инициируется вестибулярной системой для формирования разных сторон активности, направленной для поддержания равновесия. В этом отношении весьма существенны вестибулоокулярные рефлексy, которые служат для стабилизации изображения на сетчатке глаз, достигаемой компенсаторными движениями глазных яблок. Это изображение на сетчатке — важный элемент контроля и положения тела (его частей) и его соотношения с окружающей средой. Входным сигналом для вестибулоокулярных рефлексов служит активация рецепторов ампулярных крист, утрикулюса и саккулюса. Эта активация передается к нейронам вестибулярных ядер, а от них к глазодвигательным мышцам. Таким образом, в общем виде глазодвигательные рефлексy реализуются трехнейронной рефлекторной дугой. Существует шесть билатерально-симметричных глазодвигательных пар мышц — *внутренняя и наружная прямые, верхняя и нижняя прямые, верхняя и нижняя косые*. Мышцы каждого глаза иннервируются черепно-мозговыми нервами — *глазодвигательным* (3-я пара), *блоковидным* (4-я пара) и *приводящим* (6-я пара). Стимуляция одного из полукружных каналов вызывает сокращение главным образом одной из глазодвигательных мышц при одновременном расслаблении ее антагониста. При таком взаимодействии достижение адекватной внешней среде стабилизации положения глаз осуществляется шестью возбуждающими и шестью тормозящими билатерально-симметричными парами трехнейронных рефлекторных дуг.

Важное проявление глазодвигательных рефлексов — *вестибулярный нистагм*. Ввиду его значительного прикладного применения рассмотрим этот феномен подробнее. Вестибулярный нистагм возникает в начале более интенсивного вращения головы, чем ее обычные короткие повороты. Чтобы стабилизировать зрительное изображение на сетчатке глаза, при быстром вращении головы глаза поворачиваются *против* направления вращения. При этом, не достигая крайне возможного положения глазных яблок, глаза скачком перемещаются в направлении вращения, а в поле зрения оказывается другой участок зрительной картины (*быстрая фаза, или быстрый компонент нистагма*). После этого скачка следует медленное возвратное движение глазных яблок (*медленная фаза, или медленный компонент нистагма*). Медленная фаза нистагма запускается вестибулярной системой, а быстрая — частью ретикулярной формации среднего мозга. Если тело вращается вокруг своей

вертикальной оси, возникает горизонтальный нистагм, а вокруг горизонтальной оси — вертикальный (рис. 5.5).

Регистрация нистагма широко используется в экспериментальной и клинической практике для оценки функционального состояния вестибулярной системы. Наиболее простой метод исследования нистагма — *электронистагмография*, основанная на регистрации электрического потенциала, возникающего между роговицей глаза и сетчаткой (корнеоретинальный потенциал) при движениях глазного яблока. Примерно в диапазоне ± 25 угловых градусов этот потенциал линейно-пропорционален траектории движения глаза. Поэтому метод может быть использован для оценки амплитудных, фазовых и скоростных характеристик нистагма. Зарегистрированная таким образом кривая получила название *электронистагмограммы* (см. рис. 5.5). Все большее распространение получает метод *видеоокулографии*, основанный на видеозаписи положения глазных яблок и их движений с последующей компьютерной обработкой количественных параметров видеоизображения. При этом методе контрастность и яркость изображению создает инфракрасная подсветка радужной оболочки глаза.

Основные приемы тестирования вестибулярной функции проводятся при описанных выше способах регистрации нистагма. Так, один из показателей функции вестибулярной системы — спонтанный нистагм. Для его выявления используют специальные очки с сильновыпуклыми линзами и встроенным источником света. Такие очки делают обследуемого близоруким и неспособным фиксировать взгляд, что позволяет выявить спонтанный нистагм. Для оценки вестибулярной функции распространен прием регистрации *поствращательного нистагма*. С этой целью используют специальное кресло (кресло Барани), которое вращают в горизонтальной плоскости, а затем резко останавливают. Остановка вызывает отклонение купулы в направлении противоположном тому, которое наблюдалось в начале вращения обследуемого в кресле. Это отклонение купулы и приводит к появлению нистагма. Более простой способ получения нистагма состоит в температурной стимуляции горизонтальных полукружных каналов. Оно позволяет

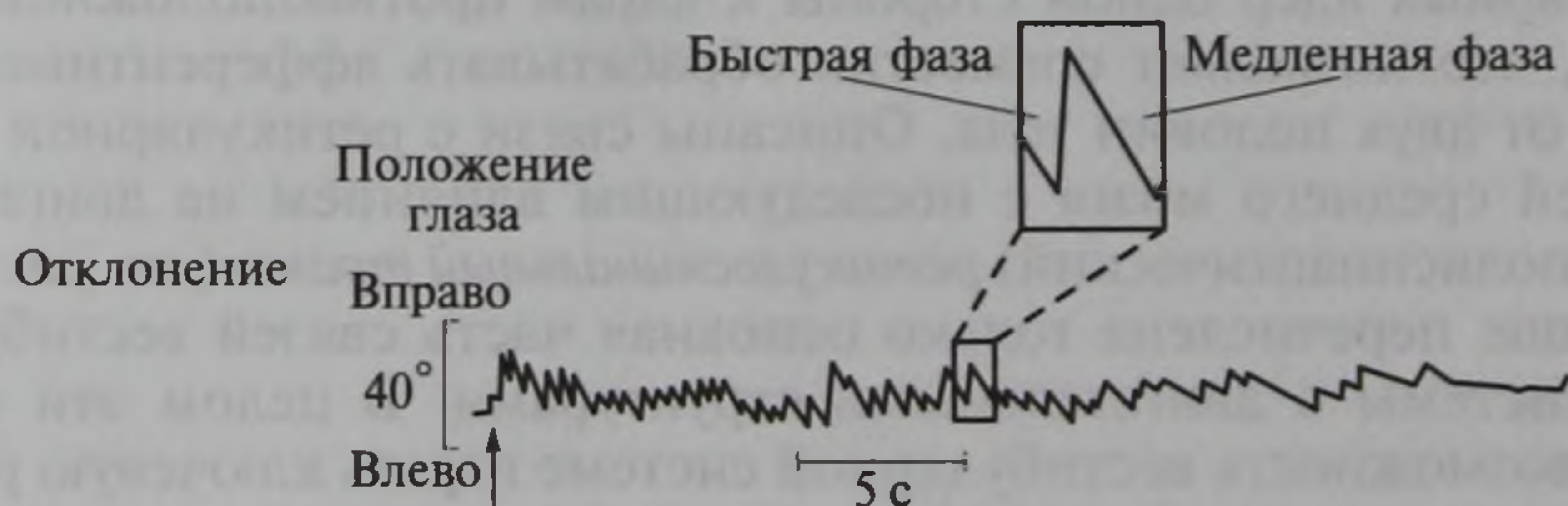


Рис. 5.5. Нистагмограмма

раздельно тестировать правую и левую части вестибулярной системы. При этом способе наружный слуховой проход обследуемого омывают холодной или теплой водой, что приводит к нагреванию или охлаждению полукружного канала. Изменение температуры эндолимфы, воздействуя на купулу, способствует появлению нистагма. При нагревании он направлен к месту термического воздействия, при охлаждении — в обратную сторону. Полученный таким образом нистагм получил название *калорического*, а температурное воздействие — *калорической пробы*.

Реализацию глагодвигательных рефлексов могут контролировать и другие структуры мозга. Выше указывалось, что часть афферентации от периферических структур мозжечка проходит в структуры мозга, не переключаясь в вестибулярных ядрах продолговатого мозга. Эта часть афферентных путей оканчивается на нейронных структурах ряда образований мозжечка — в фастигиальных ядрах, в области клочка, узелка, язычка и околоклочковой области (см. рис. 5.4). Такая обширная афферентация от вестибулярной системы позволяет структурам мозжечка контролировать вестибулоокулярные рефлексy, сравнивая уже на интегративном уровне сигналы с различных полукружных каналов и уточняя проявление вестибулоокулярных рефлексов.

5.7. Нисходящая вестибулярная регуляция двигательной активности

Если связи вестибулярной системы с глагодвигательными ядрами черепно-мозговых нервов обеспечивают использование зрительных сигналов для создания равновесия организма, то другие пути от вестибулярных ядер направлены на создание равновесия за счет регуляции положения корпуса организма. Это обеспечивается совокупностью нисходящих путей от вестибулярной системы к различным двигательным центрам. Так, *вестибулоспинальный тракт* влияет на мотонейроны различных групп мышц конечностей. По сути к этому же тракту относятся связи вестибулярной системы с шейными мышцами. Существуют пути, идущие от вестибулярных ядер одной стороны к ядрам противоположной стороны, что позволяет совместно обрабатывать афферентные сигналы от двух половин тела. Описаны связи с ретикулярной формацией среднего мозга с последующим влиянием на двигательный (полисинаптический) *ретикулоспинальный тракт* (см. рис. 5.4).

Выше перечислена только основная часть связей вестибулярной системы с двигательными структурами. В целом эти связи дают возможность вестибулярной системе играть ключевую роль в создании двигательных эфферентных влияний, обеспечивающих адекватное ситуации положение тела и положение глазных яб-

лок, необходимое для контроля равновесия организма. При этом вертикальная поза и походка обеспечиваются в основном сигналами с отолитовых аппаратов, а полукружные каналы главным образом управляют направлением взгляда.

Заканчивая рассмотрение регуляции равновесия, осуществляемого вестибулярной системой, отметим выделение в литературе *статических* и *статокинетических* рефлексов. Первые обеспечивают положение тела (взаимное расположение конечностей, туловища и головы), формирующее позу тела, так называемые *позные рефлексy*. Вторые представляют собой рефлексy на двигательные стимулы, сами проявляющиеся в движениях. С этой точки зрения нистагм представляет собой типичный пример таких статокинетических рефлексов.

В заключение отметим одну из форм расстройств при неадекватной стимуляции вестибулярного аппарата у человека. Речь идет о *кинестозе* (бытовые названия — укачивание, морская болезнь). При этом возникает головокружение, рвота, усиленное потоотделение, учащенное сердцебиение. Основная причина возникновения кинестозов — это рассогласования между параметрами зрительных и вестибулярных стимулов при морской качке или необычные для повседневной жизнедеятельности ускорения в современных самолетах.

СОМАТОСЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

Соматосенсорная система включает рецепторы кожи, мышц, связок, суставов, надкостницы, сенсорные проводящие пути (параллельные и последовательные), ядра спинного и головного мозга и проекции периферических рецепторов в коре головного мозга. К соматосенсорной системе относятся также регуляторные (центробежные) пути из центров мозга, обеспечивающие настройку чувствительности рецепторов.

Сигналы, возникающие в рецепторах, поступают в ЦНС через *нейроны первого порядка*, называемые первичными афферентами или чувствительными волокнами. Они представляют собой периферические отростки клеток спинального ганглия и входят в состав смешанных нервов тела. На конце периферического отростка находится сенсорный рецептор, а центральный отросток входит в спинной мозг. Чувствительные волокна, связанные с различными структурами головы, входят в состав черепно-мозговых нервов.

Следующими на пути передачи информации являются *нейроны второго порядка*, тело которых находится в спинном мозге или в стволе головного мозга, а аксоны проецируются в таламус (зрительный бугор). Сенсорная информация от одной половины тела поступает к ядрам таламуса противоположной стороны. *Нейроны третьего порядка*, расположенные в таламусе, по аксонам передают информацию в кору больших полушарий, где находятся *нейроны четвертого, пятого и т.д. порядков*. В коре головного мозга формируется осознанное восприятие стимула.

Соматосенсорная система обеспечивает восприятие прикосновения, давления, вибрации, зуда, поверхностной боли, расположения суставов, напряжения, сокращения и расслабления мышц, болевых ощущений от мышц, суставов, связок. Рецепторы по месту их расположения описывают как: *кожные* (поверхностные), *мышечные* (глубинные) и *суставные* (проприоцепторы). По качеству воспринимаемого стимула независимо от места их расположения рецепторы соматосенсорной системы — это *механо-, термо- и хеморецепторы*. Рецепторы соматосенсорной системы не образуют компактные сенсорные органы, а широко распространены по всему телу. Кроме того, их афферентные волокна не образуют высокоспециализированных нервов, подобных зрительному и слуховому, а входят в многочисленные смешанные нервы тела и центральные проводящие тракты спинного и головного мозга.

Функции различных рецепторных систем и связанных с ними центральных механизмов ощущений и восприятий различаются. Более того, не вся информация, поступающая от глубоких структур тела, осознается. Большинство регуляторных процессов также осуществляется автоматически, бессознательно. Однако функции каждой части соматосенсорной системы известны, хотя механизмы их действия не всегда очевидны. Так, кожная механорецепция связывает тело с внешним трехмерным миром, о котором человек получает информацию с помощью осязания.

Терморецепция также участвует в осязании, позволяя оценить тепло и холод, присущие внешним объектам. Ноцицепция, дающая ощущение боли, сигнализирует об опасности — потенциальной или существующей. Проприоцепция позволяет оценить положение и движение суставов и мышц. Интероцепция служит для определения состояния внутренних органов.

В конечном счете головной мозг обеспечивает интеграцию всех элементов сенсорной информации, поступающей через тело. В результате создается субъективный образ тела и его положения во внешнем пространстве, обеспечивается координация движений, автоматическая регуляция температуры тела, состояния внутренних органов и осуществляются защитные рефлекторные реакции.

6.1. Психофизика кожной рецепции

Механорецепция. *Абсолютный порог* ощущения прикосновения в течение более 100 лет измерялся комбинированными волосками Фрея. Метод измерения разработан немецким физиологом Максом фон Фреем и до настоящего времени применяется в клинике. Современные механические стимуляторы, выполненные на основе электромагнита, обеспечивают градуированное воздействие с помощью специального стержня определенного диаметра (рис. 6.1). Таблица 6.1 позволяет сравнить данные о порогах тактильного восприятия, измеренных с помощью волосков Фрея, и электромагнитного стимулятора, дающего вибрации с частотой 200 Гц. Различные части тела неодинаково чувствительны к тактильным стимулам. Наиболее низкие пороги (высокая чувствительность) имеют кончики пальцев рук (см. рис. 6.1), губы и язык, наиболее высокие — кожа бедер, плеч, спины. Пороги постепенно возрастают от кончиков пальцев к дистальным частям руки.

Интенсивность тактильных раздражителей (давление), постепенно увеличивающихся над порогом, оценивается испытуемыми по-разному, что выражается различными показателями степенных функций.

Пространственное различение стимулов, измеренное с помощью циркуля, определяется как минимальное расстояние, при



Рис. 6.1. Пороги восприятия тактильных стимулов в различных участках кожи ладони руки:

А — сила давления «волоска Фрея», измеряемая в миллиньютонх (мН); В — механический стимулятор, стержень которого управляется электрически; В — глубина прогиба кожи в микрометрах (мкм), при которой возникает пороговое ощущение

котором оба кончика циркуля еще ощущаются отдельно. Это так называемое *одновременное* пространственное различие (или двухточечный порог).

При помощи ножек циркуля с тупыми концами, устанавливаемых на кожу неодновременно, легко определяются пороги после-

Таблица 6.1. Пороги восприятия механической стимуляции кожи человека

Участок тела	Точечная стимуляция волосками Фрея, мг	Стимуляция площади в 1 см ² вибратором с частотой 200 Гц, мкм
Нос	5,3	4,7
Лоб	7,8	4,2
Кончик пальца	36	0,07
Ладонь	77	0,07
Плечо	34	2,2
Подошва	164	0,45
Икра	112	5,6
Вентральная поверхность бедра	66	2,8
Грудь	42	1,7
Живот	21	5,2
Плечо	26	1,4

довательного пространственного различия, т.е. минимального расстояния между двумя тактильными стимулами, при последовательном действии которых они воспринимаются как одиночный (а не двойной) стимул.

Терморцепция. Температурный диапазон, в котором человек при постоянстве температуры не ощущает ни тепла, ни холода, называется *нейтральной зоной*. Ее характерная особенность — полная адаптация температурной чувствительности. Для участка кожи площадью 15 см^2 нейтральная зона находится в пределах $30\text{—}36^\circ\text{C}$. При температуре кожи выше 36°C ощущение тепла тем сильнее, чем больше температура. При 45°C появляется боль. При температуре ниже 30°C возникает ощущение прохлады или холода, а при 17°C появляется боль.

Температурные ощущения связаны: 1) с исходной температурой кожи; 2) со скоростью ее изменения; 3) с размерами участка кожи, подвергавшегося изменению температуры.

Опыт Вебера с тремя чашками показывает роль различных температурных условий в ощущениях. В одну чашку наливают холодную воду, в другую — чуть теплую, в третью — отчетливо теплую. Испытуемый опускает одну руку в холодную, а другую — в теплую воду. Затем переносит обе руки в чашку с чуть теплой водой. Возникает отчетливое ощущение тепла в руке, которая была в холодной воде, и ощущение холода в руке, которая была в теплой воде. Относительная интенсивность ощущений при разных температурах представлена на рис. 6.2.

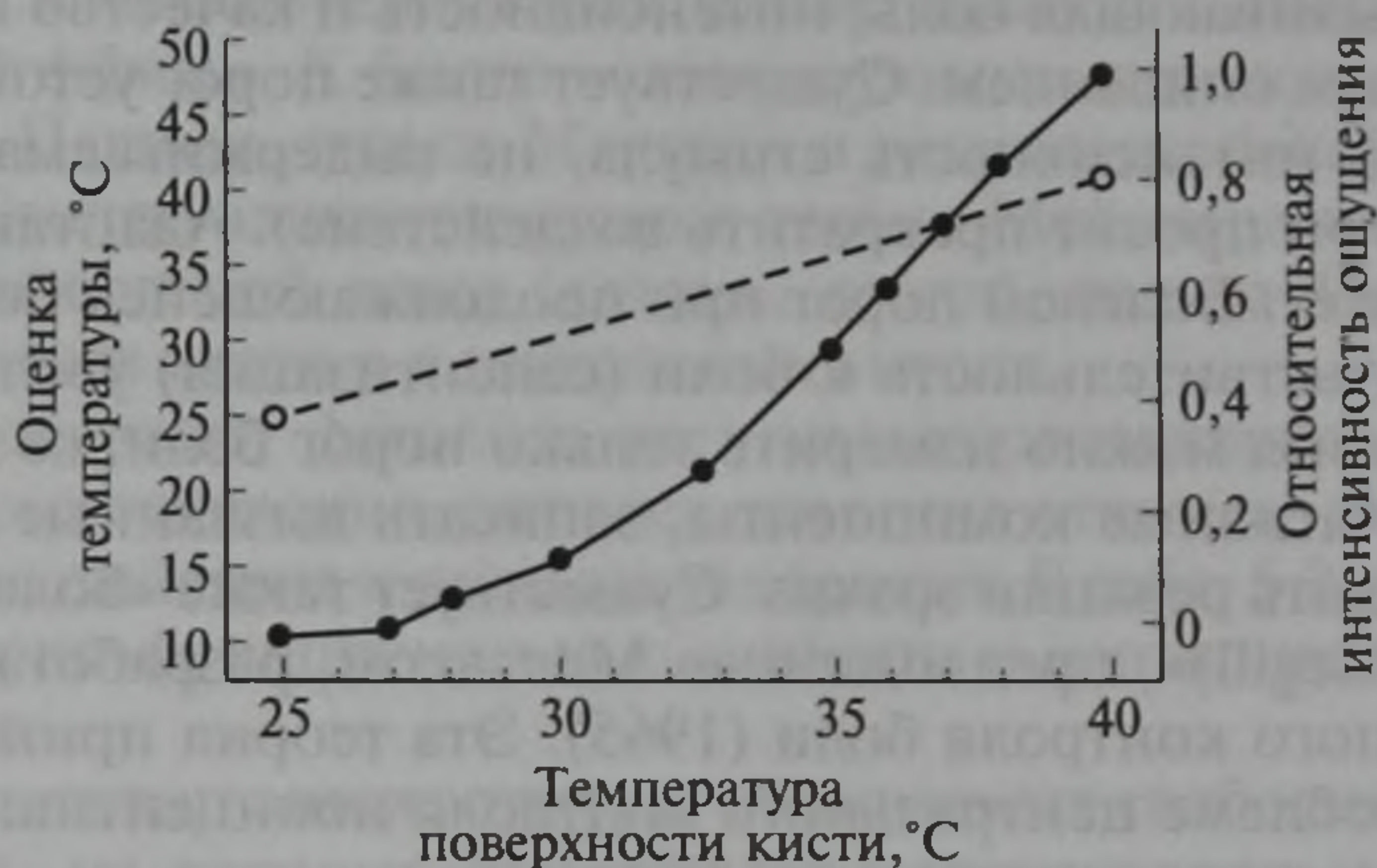


Рис. 6.2. Психофизические оценки температуры раздражителя (сплошная линия). Средние данные для 18 испытуемых. Оценка проводилась после адаптации поверхности ладони к каждому значению температуры в течение 30 мин. Пунктирная линия — теоретическая зависимость психофизических оценок от температуры стимуляции без предварительной адаптации

Проприоцепция. Восприятие позы и движения тела называется *кинестетической* чувствительностью. Простые тесты дают представление о возможностях регуляции положения тела. Так, если у человека с закрытыми глазами конечность находится в каком-либо положении, то он может с высокой точностью воспроизвести это же положение другой конечностью. Если попросить человека показать какой-либо участок тела, то он сделает это безошибочно. Это так называемое *чувство позы*.

Чувство движения обеспечивает оценку направления и скорости движения; разницы в порогах активного и пассивного движения (измерение в градусах) не обнаружено.

Чувство силы дает возможность определить степень мышечного усилия, необходимого для поддержания позы, совершения движения, оценить массу предметов. Например, сравнение массы двух предметов, поднимаемых обеими руками, позволяет воспринять их разницу всего в 3 %.

Боль. Боль содержит несколько различных компонентов: сенсорный (связан с реакцией ноцицепторов); эмоционально-аффективный (сенсорное ощущение вызывает удовольствие или неудовольствие); вегетативный (сосудистые, потовые и другие реакции); двигательный (рефлекс защиты или избегания, мимика, мышечное напряжение); психомоторный (оценка и выражение боли); когнитивный (сравнение текущей боли и ранее испытанной и оценка ее в свете индивидуального, социального и этнического опыта).

Боль можно вызвать механическими, химическими, тепловыми и электрическими воздействиями. Ее характеризуют порог, интенсивность и качество. Порог — наименьшая интенсивность стимула, вызывающая боль; интенсивность и качество выражаются словесным описанием. Существует также порог устойчивости к боли — это интенсивность стимула, не выдерживаемая индивидом (когда он просит прекратить воздействие). Адаптации к боли не существует. Болевой порог при продолжающейся боли снижается, т. е. чувствительность к боли (сенситизация) увеличивается.

Объективно можно измерить только порог боли, ее двигательные и вегетативные компоненты, записать вызванные потенциалы, определить реакции зрачка. Существует также «болевая анкета Макгила (Mcgill)», предложенная Мелзаком, разработавшим теорию воротного контроля боли (1965). Эта теория привлекла внимание к проблеме центрального контроля ноцицептивных входов на уровне первых центральных нейронов.

6.2. Физиология кожной рецепции

Механорецепция. На разных участках кожи человека расположены многочисленные *инкапсулированные механорецепторы*, которые иннервируются миелинизированными афферентными во-

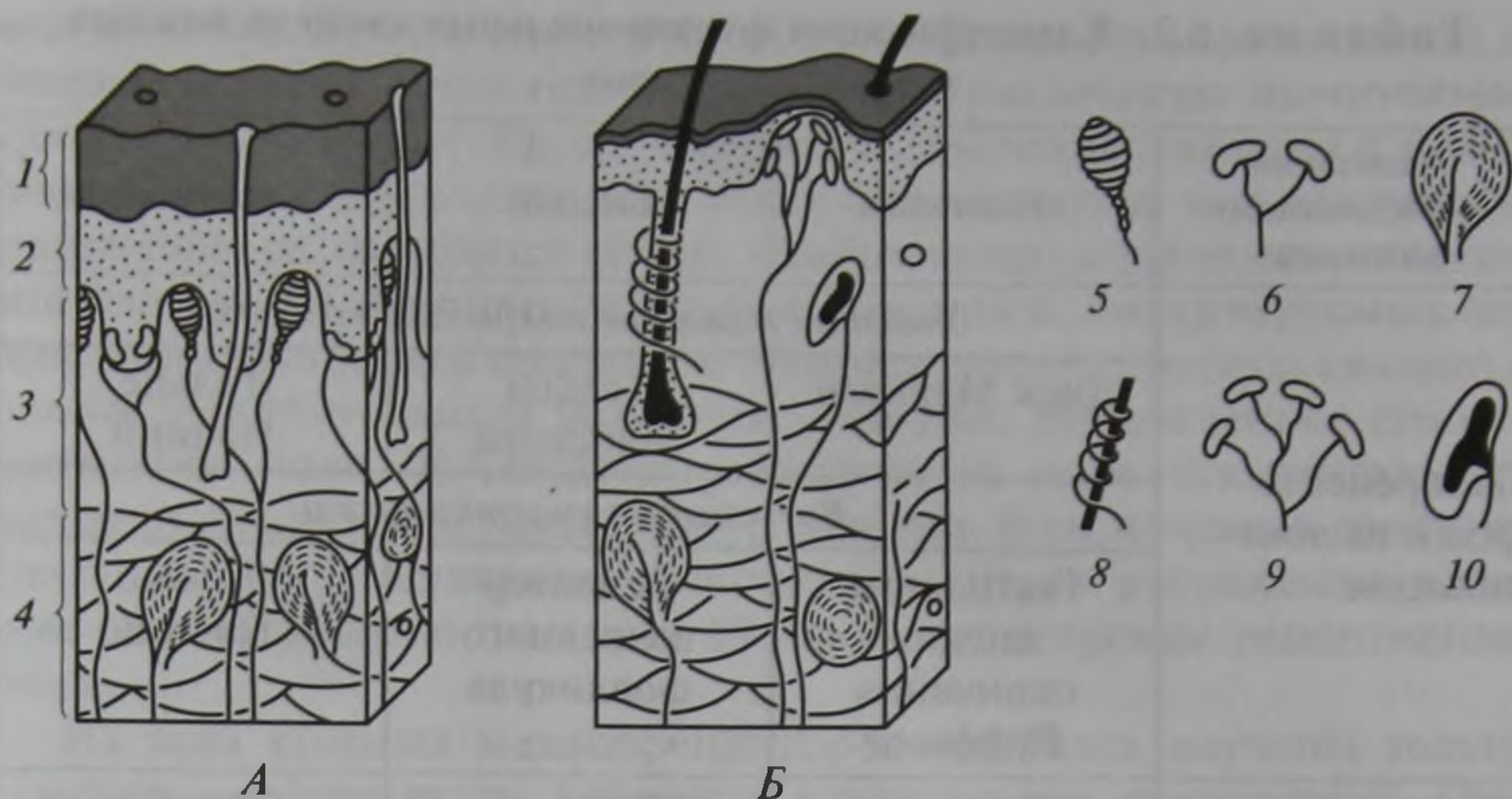


Рис. 6.3. Механорецепторы кожи:

А — на гладкой коже ладони; *Б* — на волосистых участках кожи; 1 — роговой слой; 2 — эпидермис; 3 — кориум (собственно кожа); 4 — подкожная клетчатка; 5 — тельце Мейснера; 6 — диски Меркеля; 7 — тельце Пачини; 8 — рецептор волосяного фолликула; 9 — тактильный диск; 10 — окончание Руффини

локнами диаметром 5—12 мкм, проводящими импульсы со скоростью 30—70 м/с. Структурные особенности инкапсулированных механорецепторов и их расположение на гладкой коже и на волосистых участках кожи иллюстрирует рис. 6.3. Механорецепторы реагируют на прикосновение или давление и бывают быстро и медленно адаптирующимися. В качестве примера медленно адаптирующихся механорецепторов можно привести диски Меркеля и тельца Руффини. К быстро адаптирующимся рецепторам относят тельца Пачини, тельца Меркеля и рецепторы волосяных фолликулов. Быстро адаптирующиеся тельца Мейснера находятся на голой и безволосой коже (ладонь, стопа), тельца Пачини — в глубоких слоях кожи и в подкожных тканях.

Таким образом, функции всех механорецепторов делятся на датчики прикосновения, датчики давления стимула, датчики скорости его воздействия и датчики ускорения. В табл. 6.2 суммируются структурно-функциональные свойства и соотношения кожных рецепторов.

Кожа содержит множество так называемых свободных нервных окончаний, на которых отсутствуют корпускулярные структуры (капсулы). Афферентные волокна свободных нервных окончаний немиелинизированы и характеризуются скоростью проведения около 1 м/с. Геометрия свободных нервных окончаний весьма разнообразна. Свободные нервные окончания реагируют импульсом не более чем на один уровень интенсивности — пороговый. Поэтому они считаются пороговыми датчиками, отмечающими на-

Таблица 6.2. Классификация функциональных свойств кожных механорецепторов

Адаптация к постоянному давлению	Медленная	Быстрая	Очень быстрая
Тип рецепторов и их локализация	<i>Участки кожи, не покрытые волосами</i>		
	Диск Меркеля	Тельца Мейснера	Тельце Пачини
	<i>Волосистые участки кожи</i>		
	Тактильные диски, окончания Руффини	Рецептор волосяного фолликула	Тельце Пачини
Функциональное назначение	Датчики интенсивности (рецепторы давления)	Датчики скорости (рецепторы прикосновения)	Датчики ускорения (виброрецепторы)

личие стимула в определенном месте кожи. Свободные нервные окончания принимают участие в передаче информации о слабых (околопороговых) движущихся по коже стимулах и имеют отношение к ощущениям *щекотки* и *зуда*.

Ощущение *прикосновения* или *давления* (тактильные ощущения) можно вызвать только в определенных точках кожи, которые называются *чувствительными тактильными точками*. Наибольшее число тактильных точек и разнообразных рецепторов сосредоточено на коже кончиков пальцев, на губах и на роговице глаза.

На коже, покрывающей плечи, бедра и спину, тактильные точки встречаются редко. Для появления тактильного ощущения на внутренней стороне руки достаточно вдавить кожу на глубину 0,01 мм (10 мкм). Пороги тактильных ощущений на кончиках пальцев значительно ниже, чем на остальной поверхности кисти, что связано с их богатой иннервацией и ее высокой плотностью.

Решающую роль в пространственном разрешении играет число афферентных волокон на 1 см² поверхности кожи (плотность иннервации). Для человека максимальное пространственное разрешение было установлено для кончиков пальцев руки, где находятся в основном быстро адаптирующиеся рецепторы — тельца Мейснера.

Пороги *одновременного пространственного различия* рассматриваются в качестве меры пространственного различия кожей тактильных стимулов в исследуемой части тела. Так, например, величины одновременного пространственного различия кончика языка, пальцев и губ — порядка 1—3 мм — свидетельствуют о

высокой чувствительности этих областей тела. На спине, плечах и бедрах одновременное пространственное различие значительно хуже — 50—100 мм. Различия чувствительности связаны с плотностью рецепторов в тех или иных областях тела и с величиной (шириной) рецептивных полей. Рецептивные поля соответствуют анатомической протяженности участков кожи, иннервируемых одним чувствительным волокном. Чем меньше рецепторов связано с одним чувствительным волокном, тем уже, ограниченнее его рецептивное поле. У человека рецептивные поля чувствительных волокон голы кожи самые ограниченные. В то же время волокна, связанные с рецепторами, реагирующими на растяжение кожи или ее деформацию, имеют в 10 раз более широкие рецептивные поля.

Из всех кожных механорецепторов наиболее изучены тельца Пачини — *детекторы коротких механических воздействий*. Они расположены преимущественно в глубоких слоях кожи, фасциях, связках, суставах. Многократное частое раздражение этих рецепторов вызывает ощущение *вибрации*. Капсула тельца Пачини состоит из множества одинаковых слоев, вложенных друг в друга наподобие матрешки. В сердцевине матрешки находится нервное окончание. Эта многослойная конструкция работает как высокочастотный фильтр: при кратковременном воздействии капсула деформируется и механически действует на нервное окончание. Если действие механического раздражителя продолжается, то происходит изменение расстояний между слоями капсулы, которое компенсирует постоянное давление на тельце Пачини и приводит к отсутствию деформации нервного волокна, т. е. к адаптации. Тельце Пачини — очень быстро адаптирующийся рецептор, его относят к рецепторам ускорения.

При воздействии механического раздражителя капсула тельца Пачини деформируется и действует на нервное окончание. В нервном окончании возникает генераторный потенциал. Поскольку капсула работает как высокочастотный фильтр, она не реагирует на стимуляцию постоянным давлением. В самом возбуждающем процессе нейрона капсула не участвует, она только меняет характер и силу раздражения. При многократном раздражении амплитуда генераторных потенциалов телец Пачини снижается.

Потенциалы действия нервных волокон, отходящих от телец Пачини, следуют частоте раздражения до 200—400 Гц, в интервале 400—500 Гц соответствие импульсации частоте стимула нарушается, а выше 500 Гц они перестают реагировать (см. табл. 6.2). Люди при одинаковом раздражении кожи ладони отмечают два вида ощущений — вибрации и трепетания. Для возникновения ощущения вибрации необходимы более высокая частота и меньшая амплитуда (сила), чем для ощущения трепетания, которое появляется при более низких частотах, но большей амплитуде

колебаний. Трепетание исчезает при поверхностной анестезии, так же как разряды рецепторов, реагирующих на низкие частоты вибрации. Местная анестезия поверхностных слоев кожи не уничтожает вибрационную чувствительность и ответы высокочастотных рецепторов, поскольку тельца Пачини располагаются в глубоких структурах кожи и подкожных тканей. Условием появления ощущения вибрации в собственно коже служит одновременное вовлечение в реакцию нескольких телец Пачини, поскольку именно в этом случае импульсный разряд в афферентных волокнах становится эффективным стимулом.

Терморцепция. *Терморцепция*, или *температурное чувство*, соотносится с двумя ощущениями — *тепла* и *холода*. Эти ощущения можно вызвать в *температурных точках тела*. Специальные рецепторы тепла и холода выполняют две основные функции: они отвечают на изменения температуры окружающей среды и участвуют в регуляции температуры тела.

Рецепторы кожи, чувствительные к холоду и теплу (точки тепла и холода), расположены на разных участках тела. Плотность и общее число температурных точек меньше, чем число тактильных точек во всех областях тела человека. Точек холода на коже значительно больше, чем точек тепла. Например, на каждом квадратном сантиметре поверхности кисти руки имеется по 1—5 точек холода и лишь в среднем по 0,4 точки тепла. Максимальная плотность тех и других точек характерна для кожи лица, наиболее чувствительной к низким температурам. Число точек холода достигает здесь 16—19 на 1 см².

Малая по сравнению с плотностью механорецепторов плотность точек холода и особенно тепла свидетельствует о том, что одновременные пространственные пороги для температурных стимулов относительно велики. Пространственные пороги для холодовых стимулов ниже (т. е. чувствительность больше), чем для тепловых. Так, на бедре одновременный пространственный порог для тепловых стимулов в продольном направлении составляет 26 см, а в поперечном — 9 см. Холодовым стимулам соответствуют значения 16,5 и 2,9 см.

Специфические терморцепторы (рецепторы холода и тепла) предположительно представляют собой свободные нервные окончания, которые несут также и механорецепторные функции. У человека рецепторы холода располагаются в эпидермисе и непосредственно под ним, а рецепторы тепла — преимущественно в верхнем и среднем слоях собственно кожи. Рецепторы холода связаны с тонкими миелинизированными волокнами, а рецепторы тепла — с немиелинизированными волокнами.

Специфические терморцепторы характеризуются рядом общих показателей. Так, при постоянной температуре кожи они тонически длительно разряжаются с частотой, зависящей от температу-

ры, — это *статическая реакция*. В случае изменения температуры кожи они увеличивают или уменьшают частоту разряда — это *динамическая реакция*. Специфические терморесепторы имеют малые рецептивные поля (1 мм^2 и менее), и каждое афферентное волокно обслуживает только одну точку тепла или холода. Кроме того, у афферентных температурных нервных волокон скорости проведения ниже 20 м/с , а у некоторых видов волокон они достигают до $0,4 \text{ м/с}$.

В гипоталамусе головного мозга есть рецепторы, чувствительные к температуре тока крови, обильно снабжающей этот отдел мозга. Температура этой области мозга активирует механизмы регуляции температуры тела: нагревание вызывает потоотделение и одышку, охлаждение — сужение сосудов и дрожь.

Ощущения, появляющиеся при изменении температуры кожи, определяются: 1) исходной температурой кожи, 2) скоростью изменения температуры кожи, 3) площадью кожи, на которую действует стимул. Исходная температура влияет на пороги ощущения тепла и холода. При низких температурах, например при 20°C , порог ощущения тепла высокий, а порог ощущения холода — низкий. Если исходную температуру кожи повысить, то тепловые пороги уменьшатся, а холодовые увеличатся. При этом следует иметь в виду, что в зависимости от условий стимуляции одна и та же температура кожи может вызывать и ощущение тепла, и ощущение холода. Если, например, исходная температура окружающей среды равна 32°C , то нагревание на $0,5^\circ\text{C}$ вызовет ощущение тепла, а при исходной температуре, равной 33°C , охлаждение на $0,5^\circ\text{C}$ — отчетливое ощущение холода. Однако в том и другом случае конечная температура кожи будет одинаковой ($32,5^\circ\text{C}$).

Скорость изменения температуры, если она превышает $0,1^\circ\text{C}$ в 1 с (6°C в 1 мин), почти не влияет на пороги ощущения тепла и холода.

Площадь кожи, на которой меняется температура, отражается на порогах ощущений при охлаждении и нагревании. Изменения порогов ощущения больше в случае нагревания или охлаждения малых площадей, чем больших. При подобном надпороговом изменении температуры кожи интенсивность ощущений возрастает с увеличением стимулируемой площади. Следовательно, и в околопороговом, и в надпороговом диапазонах происходит пространственная суммация импульсных реакций терморесепторов в нервных центрах.

Проприоцепция. *Проприоцепцией* называется совокупность способностей человека ориентироваться в положении своих конечностей по отношению их друг к другу, воспринимать собственные движения и оценивать сопротивление совершаемым движениям. Во всех этих случаях источником эффективных стимулов является само тело, в мышцах, сухожилиях и суставах которого расположены преимущественно соответствующие рецепторы — *проприоцепторы*.

Проприоцепция как модальность обладает тремя качествами. Это, во-первых, *ощущение положения конечностей*, базирующееся на информации об углах в каждом суставе. Так человек может судить об относительном положении конечностей. Поскольку ощущение положения конечностей хорошо сохраняется, например после долгого сна, оно лишь в незначительной степени подвержено адаптации. Во-вторых, проприоцепция обеспечивает *ощущение движения*. В этом случае проприоцепторы воспринимают и направление, и скорость движения при изменениях суставного угла даже без зрительного контроля (например, сгибание и разгибание руки в локте).

Порог восприятия движения зависит от величины и скорости изменения угла соприкасающихся суставных поверхностей. Для проксимальных суставов (например, плечевых) он ниже, чем для дистальных (например, межфаланговых суставов пальцев).

Третье качество проприоцепции — *ощущение усилия*. Проприоцепторы способны оценивать величину мышечного усилия, необходимого для совершения определенного движения, а также для сохранения некоторого положения сустава при действии того или иного сопротивления движению.

Проприоцепторы находятся в подкожных структурах — *мышцах, сухожилиях и суставных сумках*. В мышцах — это мышечные веретена, а в сухожилиях они сосредоточены в местах их соединения с мышцами — сухожильных органах Гольджи. По типу адекватного раздражителя мышечные веретена и сухожильные органы относятся к *рецепторам растяжения*. Они представляют собой образования вытянутой веретенообразной или цилиндрической формы и участвуют в восприятии положения и движения тела и конечностей. Сухожильные органы Гольджи регистрируют напряжение мышцы. В суставных сумках, помимо сухожильных органов Гольджи, находятся рецепторы типа окончаний Руффини и в меньшем числе рецепторы типа телец Пачини. Все эти рецепторы связаны с миелинизированными нервными волокнами. Кроме того, в суставных сумках имеется небольшое количество свободных нервных окончаний с немиелинизированными афферентами. Суставные механорецепторы при изменениях положения сустава и соответствующих сжатиях или растягиваниях суставной сумки передают информацию о положении суставов, направлении и скорости движения конечностей тела. Свойства суставных рецепторов проявляются не только тогда, когда сустав движется так, что обуславливает возрастание активности рецептора, но и тогда, когда движение осуществляется в обратном направлении. Работу рецепторов положения суставов объясняет рис. 6.4.

Специализированными рецепторами мышц являются мышечные веретена. Они представляют собой структуру, расширенную посередине и внешне сходную с веретеном. Интрафузальные (за-

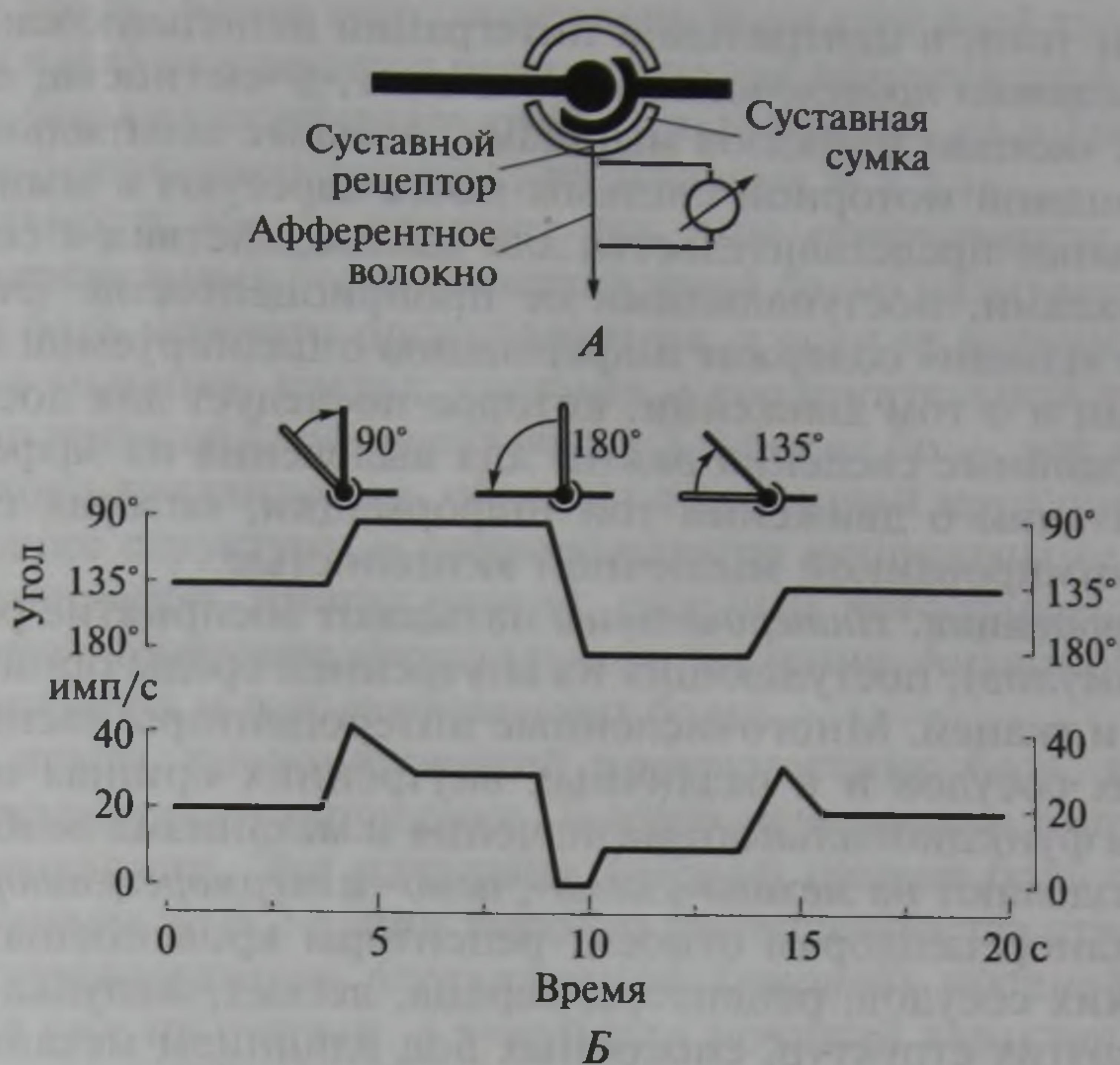


Рис. 6.4. Схемы реакций суставных рецепторов на сгибание и разгибание суставов:

А — механорецептор сустава; Б — импульсный ответ афферентного волоска (имп/с) при изменении угла сгибания и разгибания сустава

ключенные в капсулу) мышечные волокна иннервируются крупными сенсорными окончаниями спиралевидной формы, называемыми первичными. Кроме того, интрафузальные волокна иннервируются вторичными, более мелкими спиралевидными нервными окончаниями. Функции первичных окончаний — передача информации об изменении натяжения мышц и скорости растяжения. Вторичные окончания специализированы для передачи информации о постоянном натяжении и положении мышц. Они служат датчиками статической длины мышцы.

Спинальные двигательные рефлекс обеспечивает участие проприоцепторов мышц и суставов. Так, кратковременное растяжение четырехглавой мышцы бедра легким ударом молоточка по ее сухожилию ниже коленной чашечки вызывает сокращение и подъем свободно висющей нижней части ноги. Это коленный рефлекс, осуществляемый благодаря возбуждению рецепторов растяжения.

Общее представление об относительном положении суставов формируется у человека в результате процесса интеграции информации от рецепторов различных мышц, сухожилий и суставов. Как и в других сенсорных системах, этот процесс начинается на уровне подкорковых ядер и завершается в соматосенсорной области коры головного мозга.

Кроме того, в центральной интеграции используются и *сигналы несенсорного происхождения*. Речь идет, в частности, об эфферентных «копиях приказов мышцам», которые центральные отделы командной моторной системы мозга адресуют в мышцы и их центральные представительства для взаимодействия с сенсорными сигналами, поступающими от проприоцепторов. Эти эфферентные «копии» содержат информацию о планируемой активности мышц и о том движении, которое последует для достижения цели. Подобные сведения важны для выделения из эфферентной афферентации о движении той информации, которая связана с запрограммированной мышечной активностью.

Интероцепция. *Интероцепцией* называют восприятие раздражений (стимулов), поступающих из внутренней среды организма: от органов и тканей. Многочисленные интероцепторы расположены в стенках сосудов и в различных внутренних органах и тканях. С учетом функционального назначения и механизма возбуждения их подразделяют на *механо-, хемо-, осмо- и терморецепторы*.

К механорецепторам относят рецепторы кровеносных и лимфатических сосудов, рецепторы сердца, легких, желудка, кишечника и других структур, способных под влиянием механического раздражения растягиваться и деформироваться.

К обширной группе интероцепторов — хеморецепторам — причисляется вся масса тканевых рецепторов, реагирующих на различные химические вещества. Это рецепторы аортального и каротидного клубочков, рецепторы слизистых оболочек пищеварительного тракта и органов дыхания, рецепторы серозных оболочек. К группе хеморецепторов относятся также осморецепторы, выделяемые среди интероцепторов на основе их избирательной чувствительности к изменениям концентрации осмотически активных веществ в крови и внеклеточной жидкости.

Существование термочувствительных интероцепторов подтверждено только для верхних отделов пищеварительного тракта. Об их наличии в других внутренних органах судят по косвенным данным. Интероцепторы представлены в организме в основном свободными нервными окончаниями, а также различными видами инкапсулированных рецепторов, воспринимающих давление, например тельцами Пачини.

Ноцицепция. *Ноцицептивная чувствительность* связана с действием стимулов, вызывающих в организме ощущение *боли*. Ощущение боли коренным образом отличается от других сенсорных модальностей содержанием информации, которую она в себе заключает. Боль информирует организм об опасности, о нарушениях в процессах, протекающих в различных органах и тканях. Она вызывается вредными для организма стимулами. Трудно переоценить значение этой информации для клиники, так как именно болевое проявление действия вредных факторов чаще всего приводит па-

циента к врачу. Более того, ощущение боли при всей его субъективности часто оказывается решающим для диагноза заболевания. Качества боли классифицируются с учетом места их происхождения и свойств (интенсивность, иррадиация и т.д.).

Модальность «боль» сочетает два типа *соматических болей*, а также висцеральные боли. *Поверхностной болью* называется соматическая боль кожного происхождения, а если ее источник локализован в мышцах, костях, суставах и соединительной ткани, ее называют *глубокой (глубинной) болью*. Глубокая боль, как правило, тупая, плохо локализуется, обладает тенденцией иррадиировать в окружающие структуры и сопровождается неприятными ощущениями, тошнотой, иногда рвотой, сильным потоотделением (холодный пот), падением артериального давления. Аналогичная картина характерна и для *висцеральных болей*.

Укол иглой, провоцирующий поверхностную боль, вызывает легко локализуемое ощущение, быстро исчезающее с прекращением стимуляции. Эта начальная (*первая*) ранняя боль с латентным периодом до 0,2 с, при высоких интенсивностях стимуляции часто сопровождается отставленной (*второй*) поздней болью, имеющей уже не острый, а тупой или ноющий характер с латентным периодом 0,5—1 с. Отставленная боль пространственно ощущается как более диффузная, исчезает медленно, иногда ей сопутствуют тошнота и другие негативные реакции организма.

Расположенные в коже специальные болевые рецепторы — *ноцицепторы* — подразделяются на чисто *механочувствительные* и *механотермочувствительные*. Вторые называют еще полимодальными ноцицепторами, и их число в коже человека превышает количество ноцицепторов других типов. Ноцицепторы кожи, так же как ноцицепторы внутренних органов и скелетных мышц, представляют собой свободные нервные окончания с тонкими миелинизированными (скорость проведения приблизительно 11 м/с) или немиелинизированными (скорость проведения около 1 м/с) нервными волокнами. При поверхностной боли сигналы начальной боли передаются по тонким миелинизированным волокнам, а сигналы отставленной боли — по немиелинизированным волокнам. Это свидетельствует о том, что различия во времени появления ощущений начальной и отставленной боли связаны главным образом с разными скоростями проведения по соответствующим нервным волокнам.

В полых внутренних органах, образованных гладкими мышцами (например, желудок, кишечник, мочевого пузырь и др.), находятся механочувствительные висцеральные ноцицепторы, часть которых реагирует на пассивное растяжение, а другая часть на активное напряжение гладких мышц. Множество ноцицепторов, активизируемых раздражающими газами или частицами пыли, содержат легкие. Однако пока еще неизвестно, чем вызываются

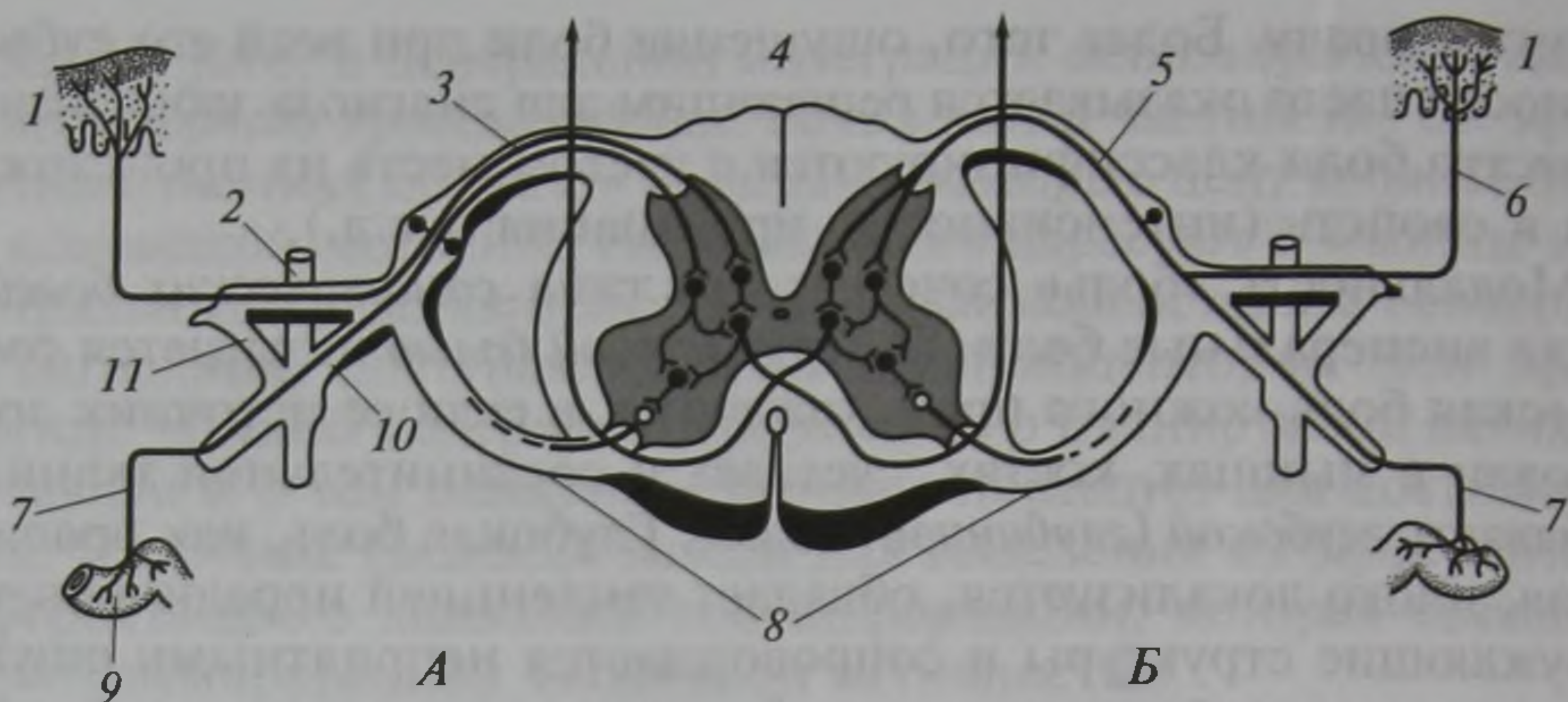


Рис. 6.5. Схемы проецируемой (А) и отраженной (Б) боли:

1 — кожа; 2 — симпатический ствол; 3 — задний корешок; 4 — спиноталамический тракт; 5 — задний корешок; 6 — кожный нерв; 7 — висцеральный нерв; 8 — передние корешки; 9 — внутренности; 10 — белая соединительная ветвь; 11 — серая соединительная ветвь

ощущения сильных висцеральных болей — сопутствующими механическими явлениями или химическими изменениями в тканях. Предполагается, что по характеру возникновения возбуждения ноцицепторы относятся к хеморецепторам. Химическими раздражителями становятся вещества, которые до раздражения находятся внутри клеток (брадикинины, ионы калия и др.).

Существуют особые виды боли — *проецируемая* и *отраженная** (рис. 6.5). Как пример причины проецируемой боли можно привести резкий удар по локтевому нерву, проходящему в области локтя у самой поверхности. Подобный удар вызывает очень неприятное трудно описываемое ощущение, распространяющееся на те участки руки, которые обслуживаются этим нервом, — на участок от локтя до кисти и на саму кисть. В принципе проецируемые ощущения могут возникать в рамках любой сенсорной модальности, причем многие длительные проецируемые боли (в отличие от боли от удара по локтевому нерву) имеют клиническое значение.

Механизм возникновения проецируемой боли объясняется следующим образом: сигналы, вызываемые ненормальной стимуляцией афферентного волокна, обычно передаются в мозг по латеральному спиноталамическому тракту, порождая там ощущения, относимые к области, которую иннервирует данное афферентное волокно. Одна из распространенных причин проецируемых болей — это пережатие спинальных нервов в местах их вхождения в спинной мозг в результате повреждения межпозвонковых хрящевых дисков. При такой патологии афферентные импульсы в но-

* Отраженная боль возникает, если болевые (нацицептивные) афференты от внутренних органов заканчиваются в заднем роге спинного мозга на тех же нейронах, что и болевые рецепторы от кожи.

цицептивных волокнах вызывают болевые ощущения, которые проецируются в область, связанную с травмируемым спинальным нервом (радикулит).

Отраженная боль отличается от проецируемой боли тем, что она вызывается не прямой стимуляцией нервных волокон, а раздражением каких-либо рецепторных окончаний. Отраженными болями называются болевые ощущения не во внутренних органах, от которых поступают болевые сигналы, а в расположенных на некотором расстоянии от больного органа поверхностных областях. Хорошо известный пример отраженной боли — боль, возникающая в сердце, но ощущаемая в плече и в узкой полоске на медиальной поверхности руки, источником которой является сердце. Так как взаимоотношения между отдельными участками кожи (*дерматомами*) и внутренними органами хорошо известны, подобные отраженные боли играют большую роль в диагностике различных заболеваний.

Механизм возникновения отраженной боли сводится к следующему. Некоторые кожные болевые афференты и болевые афференты, идущие от внутренних органов, при вхождении в один и тот же сегмент спинного мозга могут конвергировать на один и тот же нейрон. Возбуждение таких клеток на периферии интерпретируется человеком как боль.

Пример проявления конвергенции ноцицептивных афферентов от дерматомов и от внутренних органов на одни и те же нейроны — гиперчувствительность кожи (*гиперпатия*) в соответствующих дерматомах. Она возникает в результате повышения возбудимости вставочных нейронов под действием висцеральных импульсов. Известно, например, явление «солнечного ожога», возникающее после воздействия на кожу ультрафиолетовым облучением и сопровождающееся повышением ее чувствительности к механическим стимулам. Аналогичные патологии случаются при повреждениях кожи нагреванием, охлаждением, рентгеновскими лучами и механической травмой.

Понижение болевого порога называется *гипералгезией*. Повышение болевого порога — *гипоалгезия*, равно как и полная потеря болевой чувствительности — *аналгезия*, обычно устанавливаются лишь в сочетании с нарушением или ослаблением других модальностей кожной рецепции.

В результате воздействия болевого стимула, повреждающего клетки, из них выделяются протеолитические ферменты. Они взаимодействуют с белками крови, в результате чего образуется брадикинин, который связывается с мембраной рецептора ноцицептивного афферентного волокна. В итоге увеличивается чувствительность к последующим стимулам. Аналогичное действие оказывают различные вещества: простагландины, гистамин, серотонин, ионы калия (K^+). Из ноцицептора высвобождаются вещества (например,

вещество Р), которые вызывают расширение сосудов, повышение температуры и покраснение кожи. При этом проницаемость капилляров увеличивается и из них в ткань выходит плазма крови, что сопровождается местным отеком.

Субъективные ощущения боли зависят не столько от интенсивности стимула, сколько от состояния эмоциональной, мотивационной и волевой сферы человека. Уменьшению боли способствует отвлечение внимания, стресс, гипнотическое внушение, экстремальные ситуации и др. Адаптации к боли в физиологическом смысле не существует: болевые пороги при повторном раздражении не изменяются или даже снижаются, т.е. наблюдается *сенсibilизация* (повышение чувствительности) участка кожи, стимулируемого болевым раздражителем. Такой сенситизации способствует включение эмоционального компонента реакции на раздражитель при измерениях порогов боли.

В организме человека существуют внутренние (эндогенные) способы и системы уменьшения боли вплоть до ее полного подавления. Это *опиатные* рецепторы и связывающиеся с ними *лиганды* (эндорфины, энкефалины, динарфины). Кроме того — действие супраспинальных областей мозга, вызывающее аналгезию. Эффект аналгезии связан с ядром шва и магноцеллюлярным ядром ретикулярной формации, от которых идут нисходящие пути к спинному мозгу. Торможение осуществляется на уровне задних рогов спинного мозга.

6.3. Распределение первичных афферентов

Первичные афференты распределены топологически, т.е. в определенном пространственном порядке. Тело человека (как и у млекопитающих) сегментировано: каждый сегмент тела связан с ближайшим сегментом спинного мозга, а сегменты головы — с черепными нервами. Индивидуальный сегмент носит название *сомит*, его кожная часть — *дерматом*, мышечная — *миотом*, костная — *склеротом*. Дерматом снабжается нервными волокнами от ближайшего сегмента. Однако некоторое количество нервных волокон связывают дерматом с соседними сегментами. Благодаря этому травма или перерыв одного заднего корешка не ведут к полной потере чувствительности: несколько соседних сегментов частично обеспечивают чувствительность дерматома.

Первичные соматосенсорные афференты в составе задних корешков спинного мозга каждого сегмента несут информацию от рецепторов и распределяют ее в двух направлениях. Медиально расположенные толстые миелинизированные волокна, войдя в задние столбы, раздваиваются. При этом одна ветвь идет вверх, вторая — вниз. Они проходят несколько сегментов, образуя про-

приоспинальные связи и завершаясь в задних рогах, а часть идет в продолговатый мозг в составе медиального лемнискового тракта. Афферентные волокна, связанные с висцеральными рецепторами, в составе заднего корешка входят в задние рога спинного мозга вместе с волокнами, связанными с кожей, мышцами, суставами, связками.

Все афферентные волокна от поверхности и до глубоких структур тела, а также внутренних органов поступают в спинной мозг в составе задних корешков. Эти волокна имеют упорядоченную (топологическую) организацию.

Каждый внутренний орган связан с определенной областью кожи вследствие конвергенции чувствительных волокон от кожи и внутренних органов на одни и те же нейроны спинного мозга. Поэтому сигналы от внутренних органов, особенно при патологических процессах (например, кишечные и почечные колики), локализуется человеком на поверхности тела. Каждый внутренний орган имеет проекцию на поверхности тела — это *зоны Гедда*.

Первичные афференты лица также организованы соматотопически. Они являются периферическими отростками нейронов ядер тройничного нерва и образуют его глазную, верхне- и нижнечелюстную ветви, обеспечивая чувствительность кожи и мышц лица, головы, полости носа, рта и твердой оболочки головного мозга.

6.4. Центральные проекции соматосенсорных рецепторов

Спинной мозг проводит сигналы соматосенсорной и соматомоторной систем. Морфофункционально он организован в форме *сегментов*, деление на которые определяется зонами распределения клеток, образующих *задние афферентные* (чувствительные) и *передние эфферентные* (двигательные) корешки (*закон Белла — Мажанди*). Схема центральных проекций соматосенсорной системы представлена на рис. 6.6.

Афферентные входы спинного мозга образованы входами от рецепторов: 1) кожной чувствительности — болевой, температурной, прикосновения, давления, вибрации; 2) проприоцептивной чувствительности — рецепторов мышц, сухожилий, надкостницы, оболочек суставов; 3) висцеральных органов — висцерорецепция (интерорецепция). Волокна каждой группы имеют свою характеристику.

Афферентация, связанная с тонкими механическими ощущениями — вибрацией, оценкой положения и движений суставов, осязанием мелких шероховатостей поверхностей, т.е. ощущениями с *высоким пространственным разрешением*, — проводится по волокнам задних столбов (*пучки Голля и Бурдаха*). Эти волокна *первого порядка* заканчиваются в ядрах задних столбов — под самым

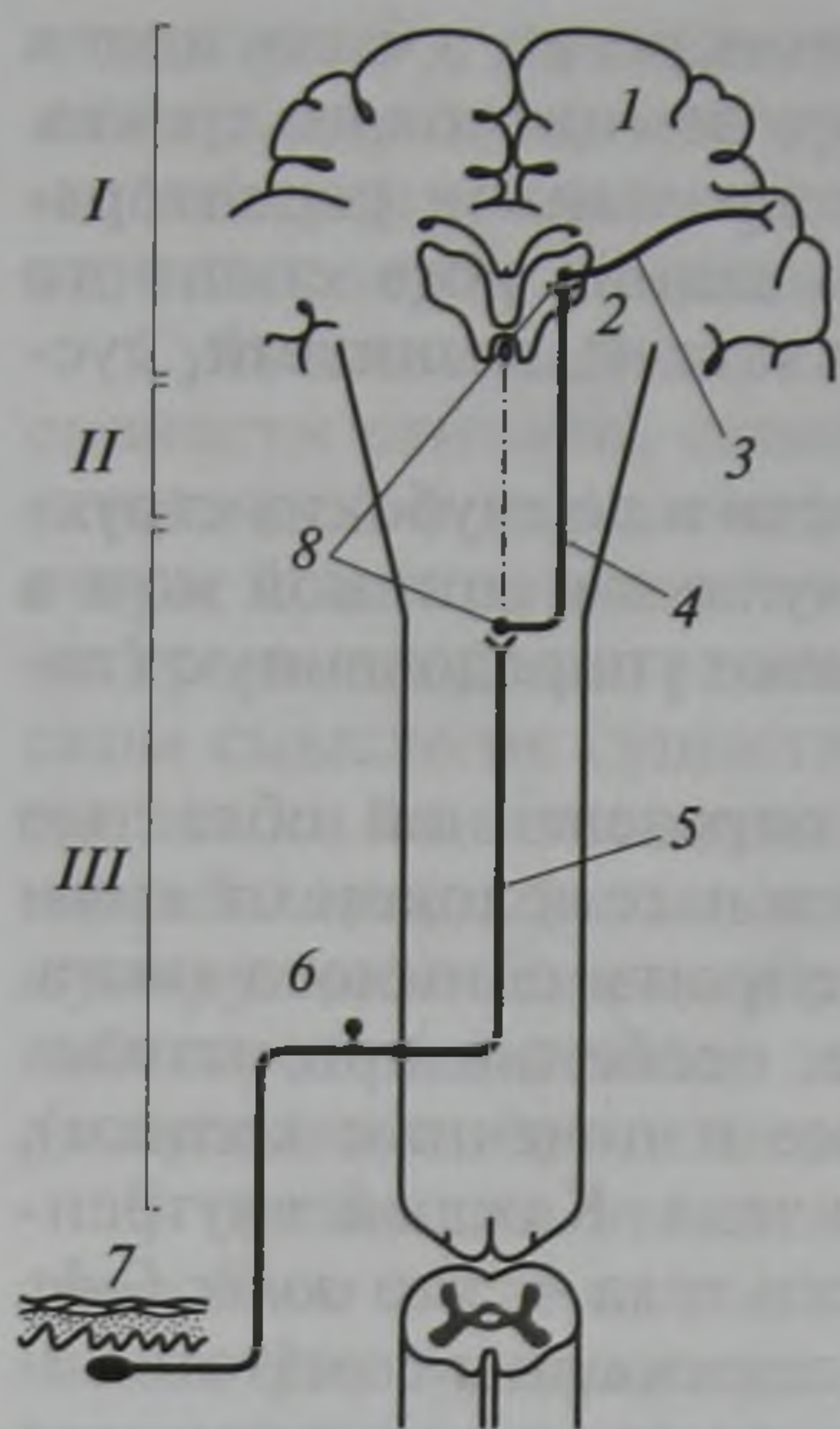


Рис. 6.6. Принципиальная схема центральных проекций соматосенсорных рецепторов. Показаны нейроны первого, второго и третьего порядков, причем аксон нейрона второго порядка переходит на противоположную сторону головного мозга:

I — полушарие головного мозга; *II* — ствол мозга; *III* — спинной мозг; 1 — кора мозга; 2 — таламус; 3 — аксон нейрона третьего порядка; 4 — аксон нейрона второго порядка; 5 — аксон нейрона первого порядка; 6 — клетка спинального ганглия; 7 — кожа; 8 — ядра переключения

основанием черепа. Отсюда после переключения отходит новая группа аксонов (волокна второго порядка), образующих медиальную петлю, которая после пересечения средней линии в области ствола мозга заканчивается в вентробазальной группе ядер таламуса. Здесь начинается новая группа аксонов,

которые заканчиваются в первичной соматической проекционной зоне коры головного мозга — S_1 (поля 1, 2, 3 по Бродману) (рис. 6.7, А).

Афферентация, связанная с ощущениями плохо локализуемого давления, температуры и боли, в составе *переднебокового пучка* восходит по спиноталамическому и спиноретикулоталамическому путям, содержащим в основном нейроны третьего-четвертого порядков, к неспецифическим ядрам таламуса, откуда широко проецируется в разные области коры. Это мультисинаптическая афферентная система, в которой имеются короткоаксонные вставочные клетки на всем ее протяжении, причем на первичных афферентах от рецепторов заканчиваются вставочные нейроны спинного мозга. В этой системе нет четкой соматотопической организации (см. рис. 6.7, Б).

Волокна заднего столба (пучки Голля и Бурдаха) заканчиваются в ядрах продолговатого мозга (клиновидном и тонком) своей стороны. На этом уровне происходит перекрест нервных волокон, клеточные тела которых находятся в соответствующих ядрах продолговатого мозга. Эти волокна идут в контралатеральный таламус в составе *медиального лемнискового пути*. В этот путь включаются также волокна тройничного (V) и лицевого (VII) черепно-мозговых нервов. Все афферентные волокна, которые заканчиваются в главном сенсорном ядре (ГСЯ), идут от низкопороговых механорецепторов головы. В этом ядре происходит переключение волокон. Аксоны нейронов ГСЯ переходят на противоположную сторону и направляются к таламусу в составе медиального лемниска.

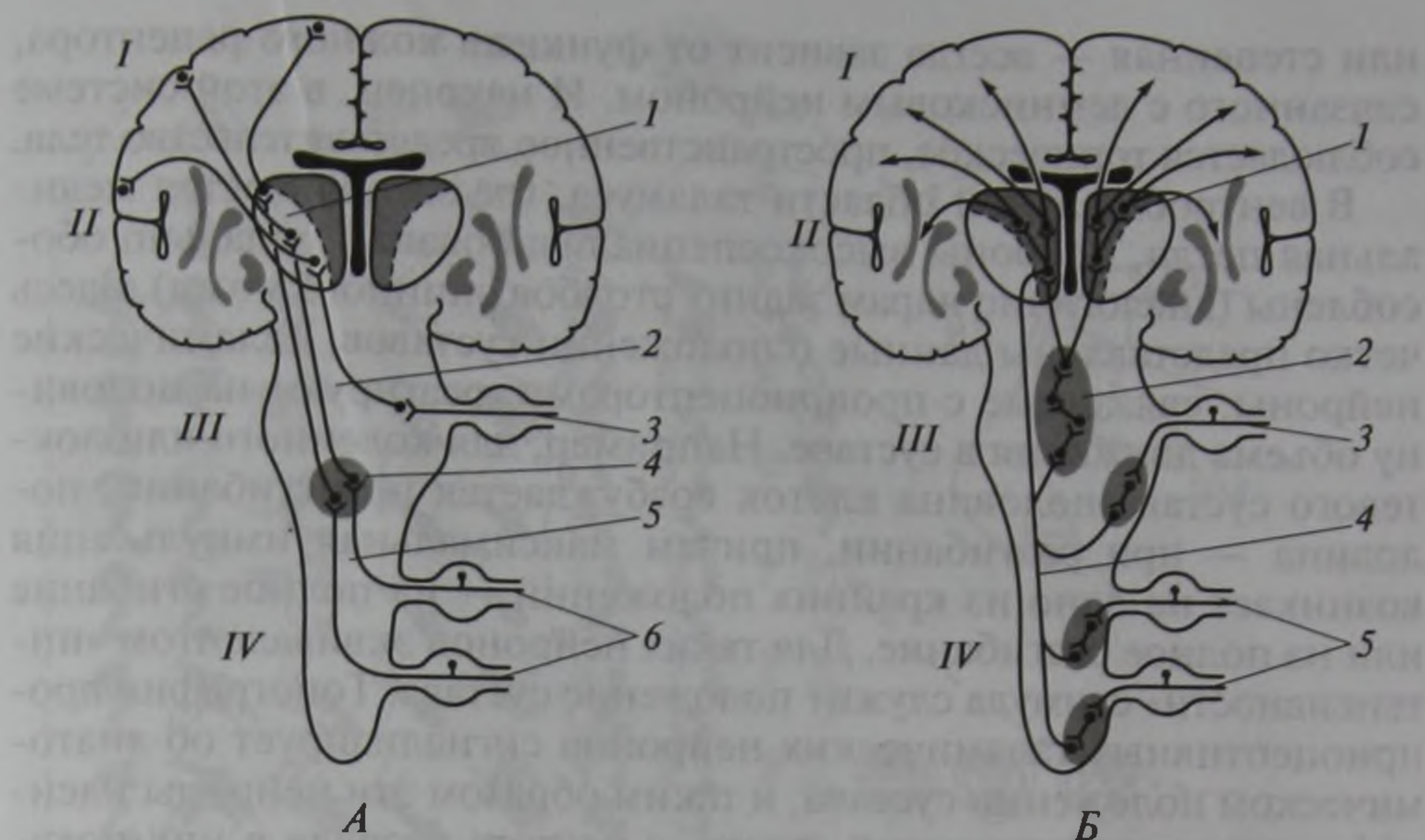


Рис. 6.7. Схема связей соматосенсорных путей:

А — специфические пути афферентов спинальных и тройничных нервов в таламус (вентробазальное ядро) и проекционные зоны коры; *Б* — неспецифические связи афферентов — через ретикулярную формацию ствола мозга и неспецифические ядра таламуса к различным областям коры головного мозга. *А*: *I* — кора; *II* — таламус; *III* — ствол мозга; *IV* — спинной мозг; *1* — вентробазальное ядро; *2* — медиальная петля; *3* — тройничный нерв; *4* — ядра заднего столба; *5* — задний столб; *6* — спинальные нервы. *Б*: *1* — неспецифические ядра таламуса; *2* — ретикулярная формация; *3* — тройничный нерв; *4* — переднебоковой пучок; *5* — спинальные нервы

Разные тракты, составляющие соматические афферентные пути, действуют как единая система, а не как отдельные независимые каналы связи. Так считают, поскольку часть волокон спиноталамического тракта заканчивается не только в неспецифических ядрах таламуса, но и в вентробазальной группе таламических ядер, где смешивается с окончаниями волокон медиальной петли. Данные о ходе путей от рецепторов к мозгу соотносятся с концепцией об *эпикритической* (точной) и *протопатической* (диффузной) чувствительности.

Нейроны *медиальной лемнисковой системы* имеют следующие свойства. Во-первых, у них небольшие рецептивные поля, связанные с ограниченными, малыми участками кожной поверхности. Рецептивные поля центральных нейронов лемнисковой системы расширяются в каждом следующем синаптическом переключении. Во-вторых, лемнисковые нейроны сохраняют специфическую модальность. Например, нейрон, который возбуждается при воздействии механического стимула, нечувствителен к температурному воздействию или к движению сустава. В-третьих, функция зависимости числа импульсов от силы раздражения — линейная

или степенная — всегда зависит от функции кожного рецептора, связанного с лемнисковым нейроном. И наконец, в этой системе соблюдается топическое, пространственное представительство тела.

В вентробазальной области таламуса, где заканчивается медиальная петля, нейроны высокоспециализированы, модально обособлены (аналогично ядрам задних столбов спинного мозга). Здесь четко представлены данные о положении суставов. Таламические нейроны, связанные с проприоцепторами, реагируют на половину объема движения в суставе. Например, для коленного или локтевого сустава половина клеток возбуждается при сгибании, половина — при разгибании, причем максимальная импульсация возникает на одно из крайних положений — на полное сгибание или на полное разгибание. Для таких нейронов эквивалентом «интенсивности» стимула служит положение сустава. Топография проприоцептивных таламических нейронов сигнализирует об анатомическом положении сустава, и таким образом эти нейроны идентифицируют действующий сустав, а частота разряда в них показывает, под каким углом сустав согнут.

Нейроны *спиноталамической системы* по сравнению с лемнисковыми имеют более широкие рецептивные поля, отвечают на разные стимулы, т.е. являются мультимодальными. Функция зависимости частоты импульсации от силы стимула не связана с аналогичной характеристикой какого-либо из рецепторов.

Топографическое представительство периферических рецепторов, или карты, создаваемые проекцией афферентных волокон на ядрах мозгового ствола, промежуточного мозга или коры, не отражают реальных проекций тела в объеме мозга. Особое значение в величине проекции играет плотность иннервации кожи. Поэтому участки тела с наиболее обильной рецепцией, сложной функцией и ее высокой значимостью для поведения имеют наибольший объем проекций в центрах мозга, например рука, рот, язык.

Соматическая карта таламических ядер обезьяны (рис. 6.8) демонстрирует принцип неравномерной неравнозначной организации проекций рецепторных зон поверхности тела на слабые механические стимулы.

В трактовке способов кодирования соматосенсорной чувствительности много трудностей, связанных с недостаточностью и противоречивостью фактов, полученных преимущественно на животных.

Первичная соматосенсорная кора человека (S_1), расположенная в задней центральной (постцентральной) извилине, организована соматотопически (рис. 6.9). Эта проекция получила название «сенсорный гомункулус». Она отражает принцип пространственного кодирования информации в наиболее отчетливом виде, хотя этот принцип соблюдается и на таламическом уровне. Пер-

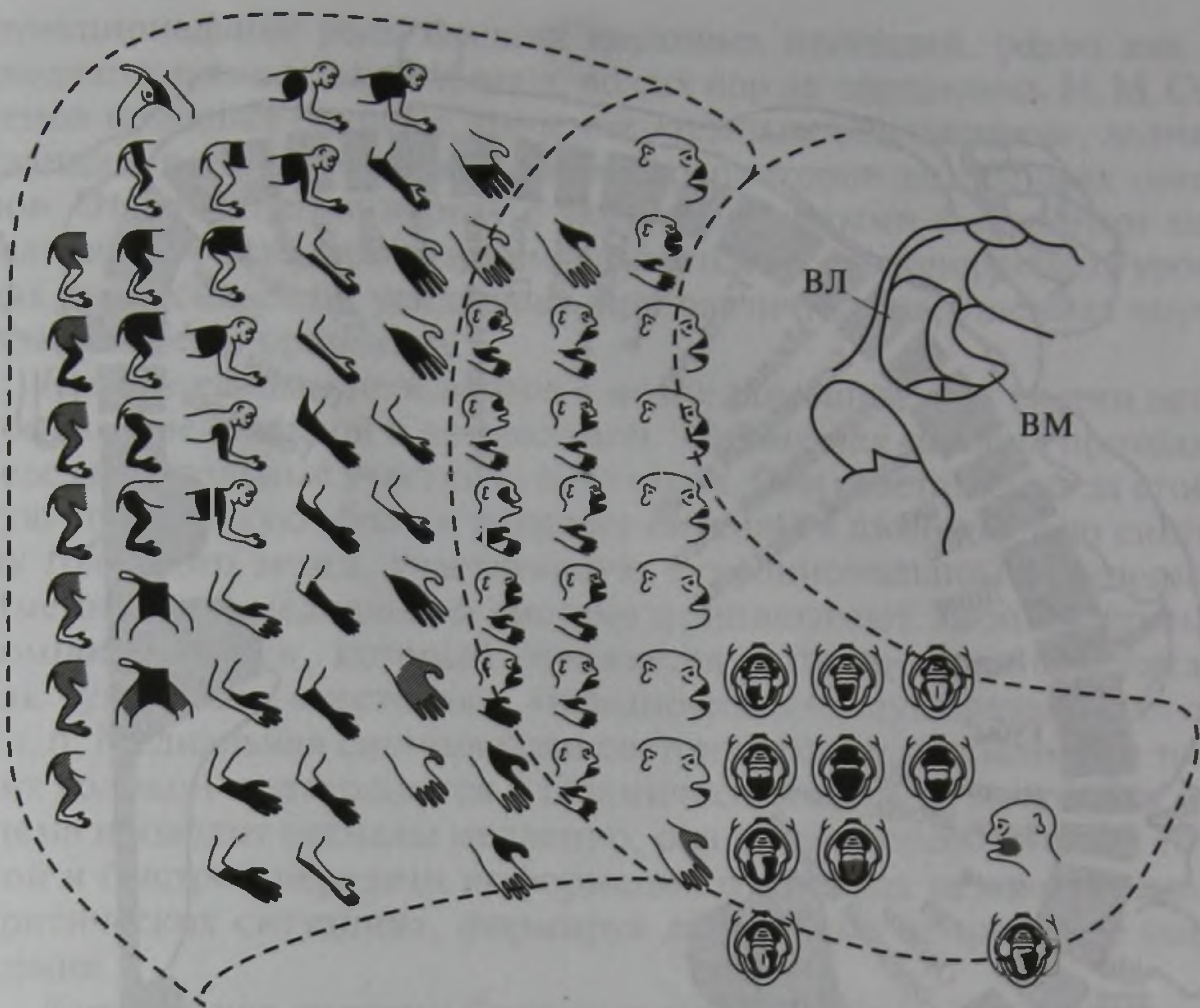


Рис. 6.8. Соматотопическая карта таламических ядер обезьяны.

Картирование осуществляется на основе регистрации реакций нейронов на механические стимулы. Вверху справа показаны места регистрации в ВЛ (вентролатеральном ядре) и в ВМ (вентромедиальном ядре)

вичная соматосенсорная кора неоднородна. Определенные ее области специализируются на переработке сигналов от мышечных и суставных рецепторов.

Нейроны соматической проекционной коры (S_1 и S_2) делят на несколько групп: 1) реагирующие на движение волос; 2) быстро адаптирующиеся клетки, отвечающие на раздражение поверхности кожи; 3) быстро адаптирующиеся клетки, возбуждаемые действием раздражителя на более глубокие ткани кожи — тельца Пачини; 4) медленно адаптирующиеся клетки, отвечающие на стационарную стимуляцию — на диски Меркеля; 5) нейроны, связанные с проприоцепторами глубоких тканей, сигнализирующих о движении и положении суставов; 6) нейроны, реагирующие на вибрацию.

Первичная соматосенсорная кора связана с другими областями коры — вторичной соматосенсорной областью — S_2 и двигательной зоной, расположенной в прецентральной извилине. Связи первичной соматосенсорной области с теменной ассоциативной корой обеспечивают ощущение положения тела в пространстве.

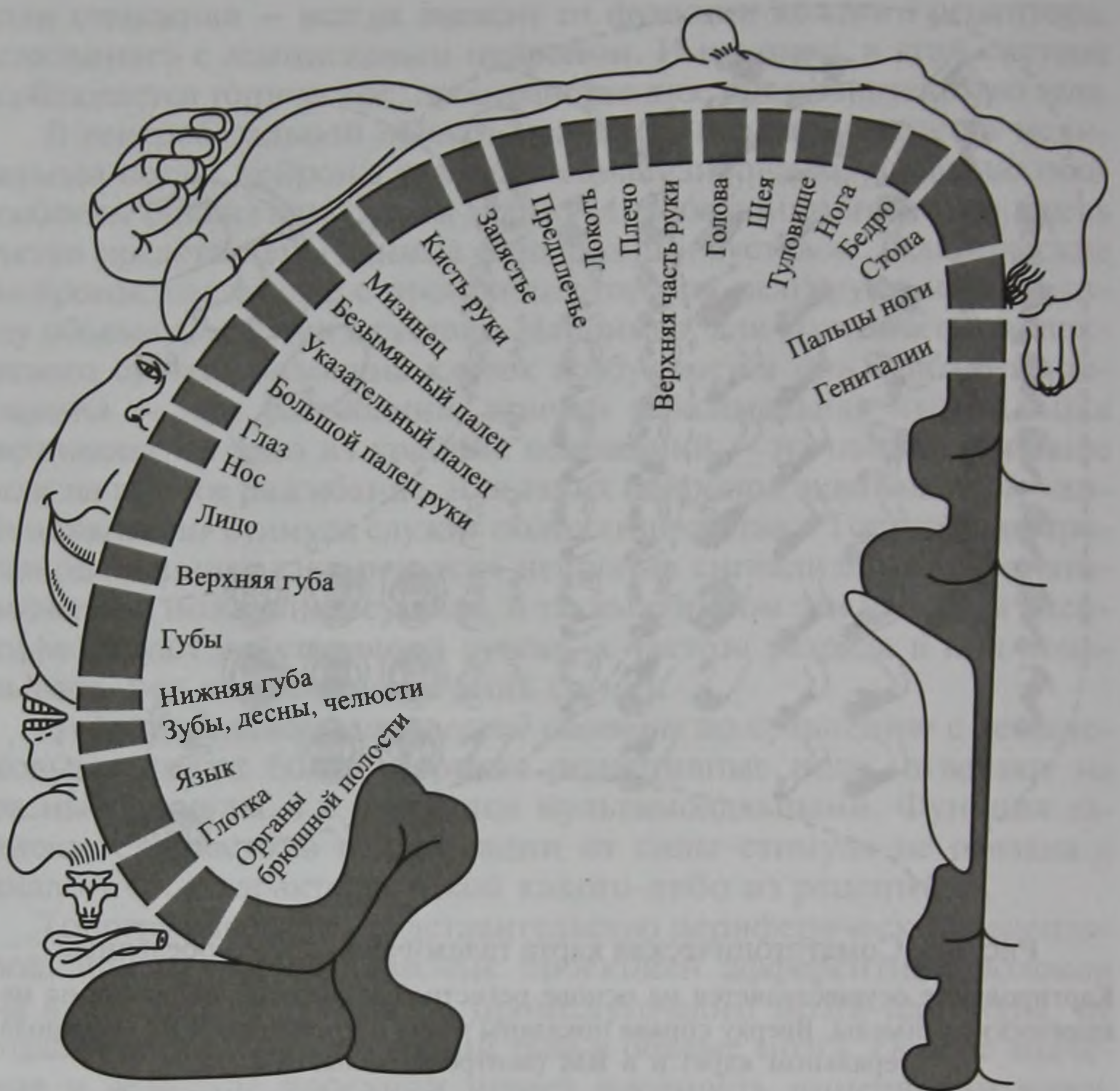


Рис. 6.9. Проекции чувствительности различных участков тела в задней центральной извилине (сенсорный гомункулус)

Висцеральные рецепторы связаны с мозгом с помощью волокон спинно-мозговых нервов. В основном это аксоны с медленной скоростью проведения, проходящие в задних и вентролатеральных столбах спинного мозга. Они заканчиваются в различных ядрах ствола и промежуточного мозга (заднеventральное ядро таламуса и хвостатое ядро). В таламических ядрах конвергируют соматическая, проприоцептивная и интероцептивная афферентация, обеспечивая мультимодальную интеграцию раздражителей. Важная роль в интероцептивной интеграции принадлежит гипоталамусу и разным частям лимбической системы мозга, где широко представлены проекции висцеральных рецепторов, которые обнаружены также в мозжечке. Соматовисцеральные волокна по спиноретикулярному пути приходят и в ретикулярную формацию.

В различных областях соматосенсорной и двигательной коры имеются представительства различных внутренних органов. Однако

функциональная роль высших корковых проекций, равно как и входящих в их состав нейронов, до сих пор не определена. И. М. Сеченов придавал большое значение «темным ощущениям», возникающим в результате раздражения рецепторов внутренних органов. Эти ощущения наряду с экстроцептивными формируют поведение человека, хотя в норме находятся на околопороговых уровнях интенсивности, усиливаясь при различных нарушениях внутренней среды организма.

Болевые сигналы передаются в мозг с помощью двух систем нейронов — медиальной и латеральной. *Медиальная система* проходит через центральные участки ствола мозга. Она ответственна за стойкую (тоническую) боль и передает сигналы в лимбическую систему головного мозга, участвующую в эмоциональном поведении. Именно этой медиальной системе приписывают эмоциональный компонент боли, который отражается в таких характеристиках, как «ужасная», «жестокая», «невыносимая», «душераздирающая» и т. п. Медиальная система боли состоит преимущественно из тонких волокон и завершается в таламической области мозга. Эта система проводит сигналы медленно, она не приспособлена для точной и быстрой передачи информации о сильных раздражителях в критических ситуациях, формируя диффузные неприятные ощущения.

Латеральная система боли состоит из нервных трактов, проецирующихся в соматосенсорную кору головного мозга. Она наиболее активна при внезапной и резкой (физической) боли с четко выраженной локализацией. Латеральные пути отвечают за сенсорное качество боли, т. е. за характер ощущения — пульсирующая боль, укол, жжение и т. д. Активность латеральной системы быстро затухает, поэтому физическая боль кратковременна, подвергаясь мощному торможению со стороны других структур. Например, торможение исходит из центрального околотоводопроводного серого вещества среднего мозга: оно проводится в основном по нисходящему тормозному тракту в задние рога спинного мозга, куда входят нервы от периферических рецепторов. Нисходящая тормозная система влияет на латеральную систему боли сильнее, чем на медиальную; при сильных болевых раздражителях эта нисходящая система активизируется эндогенными, т. е. образующимися в самом организме, опиоидами — эндорфинами и энкефалинами.

В результате нарушения процесса переработки болевых сигналов в центральной нервной системе чувствительность, как правило, не исчезает — видоизменяются болевые ощущения. Нормальные болевые ощущения возможны только в условиях «правильной» активации корковых и подкорковых отделов центральной нервной системы, относящихся к ноцицептивной чувствительности. Так, если повреждение затрагивает таламические структуры,

участвующие в проведении болевых сигналов, болевые стимулы вызывают чрезвычайно неприятные ощущения. Возникают также невыносимые *спонтанные боли* (таламические боли) в контрлатеральной половине тела, при этом включается также эмоционально-мотивационный компонент боли.

Соматосенсорные сигналы регулируются действием нисходящих путей, которые начинаются в корковых областях соматосенсорной чувствительности и в двигательных зонах коры. Это нисходящая система контроля и модуляции всех видов чувствительности.

6.5. Контроль афферентного входа

Контроль соматосенсорной афферентации осуществляется с помощью *нисходящих тормозных путей*. Тактильная и проприоцептивная системы регулируются нисходящими путями, которые начинаются в зоне S_1 и в двигательных областях коры (передняя центральная система). Тормозные пути идут к ядрам заднего столба спинного мозга. Известна также эндогенная (внутренняя) система подавления боли.

Особую роль играет контроль боли, поэтому система подавления боли рассматривается как особая *эндогенная система анальгезии*. В ней участвуют околоводопроводное серое вещество, голубое пятно и ядра шва, а также тормозные пути, которые начинаются в гипоталамусе и ретикулярной формации. Эндогенная система анальгезии содержит два компонента — опиоидный и неопиоидный. Опиоидная система подавляет активность нейронов ноцицептивного пути за счет действия нейропептидов энкефалина, эндорфина, динарфина. Неопиоидная система подавления боли связана с центральными механизмами стресса. Нейроны ядер шва выделяют нейромедиатор серотонин, тормозящий активность ноцицептивных нейронов. Другие медиаторы — норадреналин и адреналин — тоже тормозят ноцицептивную систему.

Нисходящее торможение «настраивает» чувствительность и тем самым изменяет коэффициент усиления афферентной передачи. Существенное влияние оказывают нисходящие двигательные системы: они контролируют состояние мышечных веретен, ощупывающие движения пальцев при тактильном исследовании окружающих предметов.

Вопрос о том, каким образом в естественных условиях активируются системы контроля соматосенсорной информации, мало изучен.

ХЕМОСЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ

Хемосенсорные системы обеспечивают человеку и животным восприятие многообразных химических стимулов внешней и внутренней сред организма и формирование соответствующих ощущений и реакций в форме безусловных и условных рефлексов.

На химические стимулы способны реагировать все клетки многоклеточных, а также одноклеточные организмы. Под действием солей, кислот, щелочей и других веществ изменяются форма и объем клеточных тел, мембранные электрические потенциалы, цитоскелет, двигательная активность и прочие свойства и функции клеток. Эти реакции зависят от интенсивности стимула. И хотя многие клетки реагируют на определенные химические агенты избирательно, такая хеморецепция называется *общим химическим чувством*.

Развитие селективности и основанной на ней специфической чувствительности клеток к химическим веществам связано с формированием в плазмалемме рецепторов, имеющих глико- и липопротеидную природу, а также внутриклеточных сигнальных систем. Становление мембранных рецепторов и внутриклеточных вторичных посредников произошло у протистов. В жгутиках кишечной палочки (*E. coli*) выявлены 12 разновидностей гликопротеидов, обладающих специфической чувствительностью к различным сахарам. На основе селективной чувствительности мембранных хеморецепторов сформировался *хемотаксис*.

Дальнейшая молекулярная эволюция хемочувствительности происходила благодаря совершенствованию хеморецепторных аппаратов органов чувств многоклеточных животных, достигнув совершенства в хеморецепции насекомых, обонянии позвоночных, а также в рецепторных системах субсинаптических мембран. Вместе с тем «в отношении кислот и солей общее химическое чувство и вкус (контактная хеморецепция) перекрываются друг другом» (Л. Проссер, Ф. Браун, 1967).

Принципиальное отличие рецепторов хемосенсорных систем от клеток, обладающих общим химическим чувством, — их способность не только *реагировать* на химические агенты, но и *передавать* информацию о них в центральную нервную систему. Развитие коммуникаций обеспечило специализированным рецепторам хемосенсорных систем выполнение особой миссии: они служат сенсорами для всего организма, обеспечивая ему приспособление к изменениям среды обитания благодаря координирован-

ной деятельности различных физиологических систем. Общее химическое чувство обеспечивает жизнедеятельность отдельных клеток.

Классификация хемосенсорных систем человека и животных лишь отчасти соответствует классификации рецепторов, предложенной Ч. Шеррингтоном (Sherrington C.S., 1906). Он подразделял все рецепторные аппараты на экстероцепторы, интероцепторы и проприоцепторы. Первые реагируют на изменения внешней среды организма. Среди хеморецепторов к ним относятся вкусовые и обонятельные. Проприоцепторами являются механорецепторные аппараты мышц и сухожилий. Следуя логике Ч. Шеррингтона, интероцепторами следует называть рецепторные аппараты, реагирующие на изменения внутренней среды организма. Однако он относил к ним рецепторы слизистых оболочек желудочно-кишечного тракта, дыхательных и мочевыводящих путей. Следует заметить, что их содержимое к внутренней среде организма не относится.

Согласно концепции К. Бернара (1856) и У. Кеннона (1932), внутреннюю среду составляют кровь, лимфа, ликвор, межклеточная жидкость. Дополняя классификацию Ч. Шеррингтона, В. Н. Черниговский (1974) ввел понятие о тканевой рецепции как рецепции внутренней среды организма. Тканевые рецепторы и рецепторы слизистых оболочек были объединены В. Н. Черниговским в интероцептивную сенсорную систему. Ее составляют механо-, термо- и осморецепторные аппараты, но важнейшей составляющей являются многообразные хеморецепторы. Заметим, что у тканевых хеморецепторных аппаратов, выполняющих функцию реагирования на изменения внутренней среды организма, чувствительность и селективность значительно выше, чем у рецепторов слизистых оболочек.

Итак, к хемосенсорным системам человека относятся обонятельная, вкусовая и интероцептивная.

В первой присутствуют первично чувствующие, во второй — вторично чувствующие, а в интероцептивной — свободные нервные окончания и вторично чувствующие рецепторы. Естественно, что механизмы преобразования химических стимулов в нервную импульсацию в разных хемосенсорных системах неодинаковы. Вместе с тем неоднородность хеморецепторных механизмов проявляется не только в наличии (во вторично чувствующих рецепторах) или отсутствии (в первично чувствующих рецепторах и свободных нервных окончаниях) синаптической передачи от той структуры, где взаимодействует химический агент с рецептором, к месту генерации потенциала действия. Неоднородны и сами процессы взаимодействия стимулов с рецепторами. Они зависят от химической природы адекватных раздражителей хеморецепторов. Такое представление развивается сторонниками *теории гетеро-*

генности хеморецепции. Она формулировалась как своеобразная альтернатива теориям, каждая из которых постулировала единый механизм первичного взаимодействия любого химического агента с хеморецепторами. Среди них наибольшее распространение получили *адсорбционная (стереохимическая) и метаболическая (ферментативная) теории*.

Согласно первой из них, химический агент взаимодействует с рецепторными молекулярными комплексами (преимущественно гликопротеидами) в мембране специальной клетки или нервного окончания. Результат такого взаимодействия — изменение конформации мембранного рецептора, обеспечивающее его реакцию с G-белками, которая приводит к открыванию в плазмалемме рецептора ионных каналов. Влияние конформационных перестроек мембранных рецепторов на изменения проницаемости ионных каналов осуществляется либо при участии различных вторичных мессенджеров (для одних стимулов), либо без них (для других стимулов). В свою очередь, потоки ионов через каналы, открывающиеся под действием раздражителей, создают рецепторные потенциалы, которые обеспечивают дальнейшее преобразование сигналов в потенциалы действия.

Основные положения адсорбционной теории вкуса сформулировал Л. Бейдлер (1961), а стереохимической теории обоняния — Д. Эймур (1963). Согласно предположению первого, адсорбция химического агента на вкусовых рецепторах определяется следующим выражением:

$$K = \frac{Z}{C(N - Z)},$$

где K — константа равновесия; Z — количество активных центров на плазмалемме вкусовой клетки, занятых химическим веществом; N — общее количество активных центров на этой мембране; C — концентрация химического вещества (вкусового стимула).

Рецепторный ответ вкусовой клетки прямо пропорционален количеству активных центров на ее плазмалемме, занятых вкусовым стимулом (Z), причем реакция достигает максимума, когда $Z = N$, т.е. при заполнении им всех активных центров.

Результатом исследований Л. Бейдлера стало уравнение вкуса, отражающее зависимость величины реакции вкусового рецептора (R) от концентрации химического стимула:

$$\frac{C}{R} = \frac{C}{R_{\max}} + \frac{1}{KR_{\max}}.$$

Заметим, однако, что уравнение Бейдлера подтвердилось в опытах далеко не для всех вкусовых агентов и в довольно узком диапазоне их концентраций. Не меньше недоразумений возникает

при использовании аналогичных уравнений для обонятельной рецепции.

Что же касается интероцептивных хемосенсорных систем, то применительно к ним адсорбционная теория даже не рассматривается. Многие исследователи укладывали механизмы трансдукции в интероцепторах (например, в клетках каротидного тельца) в рамки метаболической теории. Согласно ей, под действием химических стимулов в рецепторных клетках происходят сдвиги метаболизма, что и служит механизмом преобразования раздражителя в электрические реакции рецептора. Аналогичные взгляды существуют и на механизмы трансдукции во вкусовых рецепторах (ферментативная теория А. Баради и Г. Бурна, 1951).

7.1. Обоняние

Обоняние представляет собой древний вид сенсорной рецепции. Недаром существует удивительное сходство в организации обонятельной системы от насекомых до позвоночных. Обонятельный анализатор информирует организм о существовании в среде полезных или вредных пахучих веществ. Ольфакторные раздражители обычно присутствуют в низких концентрациях и играют роль меток, определяющих значимые для животного предметы и события.

7.1.1. Физические параметры стимулов

Специфика адекватных сенсорных сигналов. Адекватными раздражителями органа обоняния являются пары пахучих веществ (одорантов). Все одоранты принято делить на ольфакторные (вещества, вызывающие чисто обонятельные ощущения) и вещества смешанного действия (действующие на тройничный нерв).

Все одоранты делят на три класса. В первый класс входят вещества со сходной структурой и подобными запахами. Второй класс объединяет вещества, обладающие сходной структурой (*цис*- и *транс*-изомеры, отличающиеся только пространственным положением групп у двойной связи), но разными запахами. В составе третьего класса находятся вещества с различной структурой, но с одинаковыми запахами.

Свойства пахучих веществ. В физиологии органов чувств принято различать силу раздражителя и интенсивность вызываемых им ощущений. В отношении обоняния можно говорить о сильных и слабых запахах (запах лимонного масла и камфоры и запах анилина соответственно). Интенсивность обонятельных ощущений меняется при изменениях концентрации паров данного пахучего вещества. Обоняние характеризуется рядом особенностей. Предель-

ная интенсивность запаха многих веществ достигается раньше, чем будет достигнута максимально возможная концентрация их паров. Более того, некоторые вещества в концентрированном состоянии пахнут слабее, чем в разбавленном. Нарастание интенсивности ощущения по мере увеличения концентрации отчетливее выражено для сильно пахнущих веществ, чем для слабо пахнущих. Поэтому при вдыхании разных веществ, особенно разнородных, трудно сравнивать силу этих ощущений.

Возможность проникновения пахучих веществ в обонятельную область носа определяется их *летучестью*. Вещества с молекулярной массой ниже 17 и выше 300 не способны возбуждать орган обоняния. С увеличением молекулярной массы и длины цепи пахучих веществ интенсивность запаха сначала увеличивается, а затем снижается их летучесть и, следовательно, интенсивность их запаха. Большое влияние на запах оказывает то, состоит ли вещество из простых или ветвящихся цепей. Последним присущ более интенсивный запах.

Интенсивность зависит также от *растворимости* одорантов в воде и липидах. Чем она лучше, тем вещество пахнет сильнее. Различение запаха существенно связано с *диффузией* молекул пахучего вещества в воздухе. Первыми воспринимаются пахучие молекулы с большей скоростью диффузии. Качество запаха зависит от степени разбавления и чистоты пахучих веществ. Так, в концентрированном виде они обладают неприятным запахом, а в разбавленном используются в парфюмерной промышленности для создания различных ароматов. В процессе обоняния большую роль играет явление *адсорбции*, которая обеспечивает увеличение концентрации пахучих веществ в области рецептирующих клеток, даже если их концентрация в воздухе ничтожна.

Чувствительность органа обоняния к данному веществу зависит как от точки его кипения, так и от напряжения его паров. Пахучие жидкости (эфир, хлороформ, керосин) с высоким давлением паров обладают более сильным запахом, чем нелетучие вещества (парафиновое масло, глицерин).

Одоранты понижают поверхностное натяжение пограничного слоя воздух-вода и заряжают металлические поверхности при напылении на них. Большинство пахучих веществ обладает свойствами диамагнетиков.

Способы оценки, измерения. Исследование чувствительности органа обоняния состоит в следующем: 1) определение абсолютных порогов — этот метод называется одорометрией (измерение запахов); 2) оценка чувствительности одного и того же человека при разных условиях или разных людей при одинаковых условиях к определенным запахам (ольфактометрия, или измерение остроты обоняния); 3) оценка различной чувствительности органа обоняния, т.е. способности различать разные запахи или интенсив-

ность одного и того же запаха (метод исследования тонкости обоняния) — таким образом измеряются абсолютный и количественный различительные пороги.

Для исследования обоняния испытуемому предлагают либо понюхать раствор одоранта данной концентрации, либо вдувают этот раздражитель ему в носовую полость. После этого просят описать ощущения с указанием о появлении либо какого-то неопределенного запаха, либо конкретного правильно различимого запаха.

7.1.2. Психофизика

Субъективная оценка физических характеристик сенсорных сигналов. Органу обоняния свойственны *адаптация* и *устомление*, когда при длительном воздействии одорантом исчезает способность к ощущению запаха. Различают гомогенную и гетерогенную адаптацию. Первая представляет собой изменение чувствительности к действующему запаху, вторая — изменение чувствительности к запаху других веществ. Одна из особенностей процесса обонятельной адаптации — не только количественные (повышение порогов), но и качественные изменения ощущений. Запахи многих веществ меняют свой характер при длительном их вдыхании.

При действии адекватного раздражителя можно наблюдать сенсификацию органа обоняния, которая возникает при многократной стимуляции рецепторных клеток пороговыми раздражителями, наносимыми через определенный промежуток времени. При этом пороги восприятия могут понижаться на 45 %. Известно, что сенсификация к запаху одного вещества повышает чувствительность к запахам близких к нему одорантов. Обостренная чувствительность сохраняется от 7 до 22 дней.

Трудно оценить способность человека анализировать сложные запахи наподобие того, как орган слуха анализирует сложные звуки. При стимуляции смесью из нескольких пахучих веществ возникает подавление одного запаха другим (*маскировка*), если интенсивность запаха одного вещества выше интенсивности другого. При большой разнице в интенсивности запах смеси почти не отличается от запаха вещества, который пахнет сильнее. Если же смесь составлена из одорантов одинаковой интенсивности, то происходит слияние запахов, и запах смеси приобретает новые качества, отличные от компонентов. Это наиболее типичный случай восприятия смеси. Возможен другой вариант восприятия смеси, когда происходит смешение типа «музыкального аккорда». В таком случае все компоненты могут быть выделены, но вместе с тем образуют некий новый цельный образ. Обонятельные ощущения могут также чередоваться. Тогда запахи компонентов проявляются по очереди, сменяя друг друга.

Классификация запахов по субъективному признаку. Качественная оценка запахов представляет собой довольно трудную задачу, так как у человека представление о качестве запаха предметное: предъявляемый стимул характеризуется как запах конкретного цветка (роза, фиалка), фруктов (яблоко, груша, банан), вещества (камфорный, синильный), а также по тому ощущению, которое это пахучее вещество вызывает (приятный или отталкивающий).

Существуют два подхода к классификации запахов. При первом система классификации основана на некоторых элементах сходства специфических запахов, позволяющих их группировать. К. Линней (1756) все запахи объединил в 7 классов. Позже Г. Цвардемакер (1895) предложил свою систему классификации, состоящую из 9 классов пахучих веществ. При другом подходе ищут определенное количество основных (первичных) запахов, с помощью которых можно было бы упорядочить все остальные совокупности запахов. Так, Г. Хеннинг (1924) предложил графическое изображение всех обонятельных ощущений в виде призмы, у которой в углах располагались 6 первичных запахов (цветочный, гнилостный, фруктовый, пригорелый, пряный и смолистый, рис. 7.1). Все другие запахи должны размещаться на ребрах, гранях или внутри призмы в зависимости от того, с какими классами у них обнаруживается сходство.

Однако ощущение запаха вещества человеком зависит от многих обстоятельств. Выделить основные обонятельные ощущения можно только предположительно. Поэтому в предложенной классификации существует некоторая произвольность и субъективность в отнесении веществ к тому или иному классу.

Единицы субъективных оценок физических характеристик сенсорных сигналов. Для субъективной оценки пахучего стимула определяют обонятельные пороги, обычно измеряемые концентрацией пахучего вещества (в граммах, молях или числе молекул на единицу объема) во внешней среде. Порог служит вероятностной характеристикой, о его достижении судят по проценту правильных ответов.

Абсолютная чувствительность. Чувствительность органов обоняния характеризуется *абсолютным, количественным разностным и качественным различительным* порогами.

Абсолютный порог определяется минимальной концентрацией пахучего вещества ($C_{\text{пор}}$), вызывающей обонятельное ощущение. Животные обладают чрезвычайно высокой обоня-



Рис. 7.1. Призма Хеннинга

тельной чувствительностью. Так, многие рыбы ощущают пахучие вещества в концентрации 10^{-11} мг/мл. Примерами пахучих веществ с низкими пороговыми концентрациями для человека могут служить скатол — $4 \cdot 10^{-7}$ мг/мл, этилмеркаптан — $4,4 \cdot 10^{-8}$ мг/мл. Это означает, что для возбуждения одной обонятельной клетки этим гнилостным запахом достаточно от одной до восьми молекул. Для возникновения обонятельного ощущения необходимо не менее 40 пахучих молекул или одновременное взаимодействие с 40 обонятельными клетками, каждая из которых реагирует на одну молекулу одоранта. Оценка «рецепторного» порога, т.е. истинного наименьшего числа молекул пахучего вещества, участвующих в рецепторном акте, довольно трудна. Это связано с тем, что при движении пахучего потока через полость носа часть молекул проходит «транзитом» носовые ходы, а часть адсорбируется на обонятельных слизистых оболочках. Подсчитано, что только 2 % молекул, поступающих в носовую полость человека при нормальном вдохе, достигает обонятельного эпителия.

На обонятельные пороги влияют не только интенсивность запаха и время его воздействия, но и скорость прохождения пахучей молекулы через носовую полость. Максимальная чувствительность возникает в том случае, если концентрация пахучего вещества возрастает с наибольшей скоростью. Медленное предъявление пахучего стимула, например увеличение концентрации с 0 до 5-го пороговых значений в течение 1 мин, не вызывает никаких ощущений. При скорости потока более 4 л/мин обонятельный порог стабилизируется. Кратковременное действие стимула стабилизирует пороги, а при длительной стимуляции пороги возрастают пропорционально времени воздействия. Прерывистая стимуляция в течение 1 с через каждые 10 с не вызывает адаптации к одорантам.

Дифференциальная чувствительность. При очень малых концентрациях обонятельные ощущения неспецифичны: человек не может определить качество одоранта. Поэтому различают порог обнаружения и порог опознания запаха. Второй из них выше.

Количественный разностный порог определяется минимальной обнаруживаемой разностью концентраций данного пахучего вещества.

Качественный различительный порог определяется минимальной примесью одного вещества к другому, способной изменять характер ощущений.

7.1.3. Рецепторы и вспомогательные структуры рецепции

Органами обоняния служат периферические отделы обонятельного анализатора. У человека он образован обонятельной выстилкой, расположенной в верхней и средней раковинах полости и перегородке носа, и трубчатым (Якобсоновым) вомероназальным

органом. У наземных позвоночных орган обоняния локализован в нижнемедиальной стенке носовой полости и сообщается с полостью носа и рта. Особенно хорошо он развит у некоторых пресмыкающихся и млекопитающих (рис. 7.2). У человека вомероназальный орган редуцирован.

В состав вомероназального органа входят микровиллярные рецепторные клетки, которые специализируются на восприятии феромонов. Он обеспечивает стереотипное поведение и нейроэндокринные реакции. Обонятельные и вомероназальные клетки отличаются по своим электрическим свойствам и механизмам сигнальной трансдукции. Кроме того, рецепторные клетки вомероназального

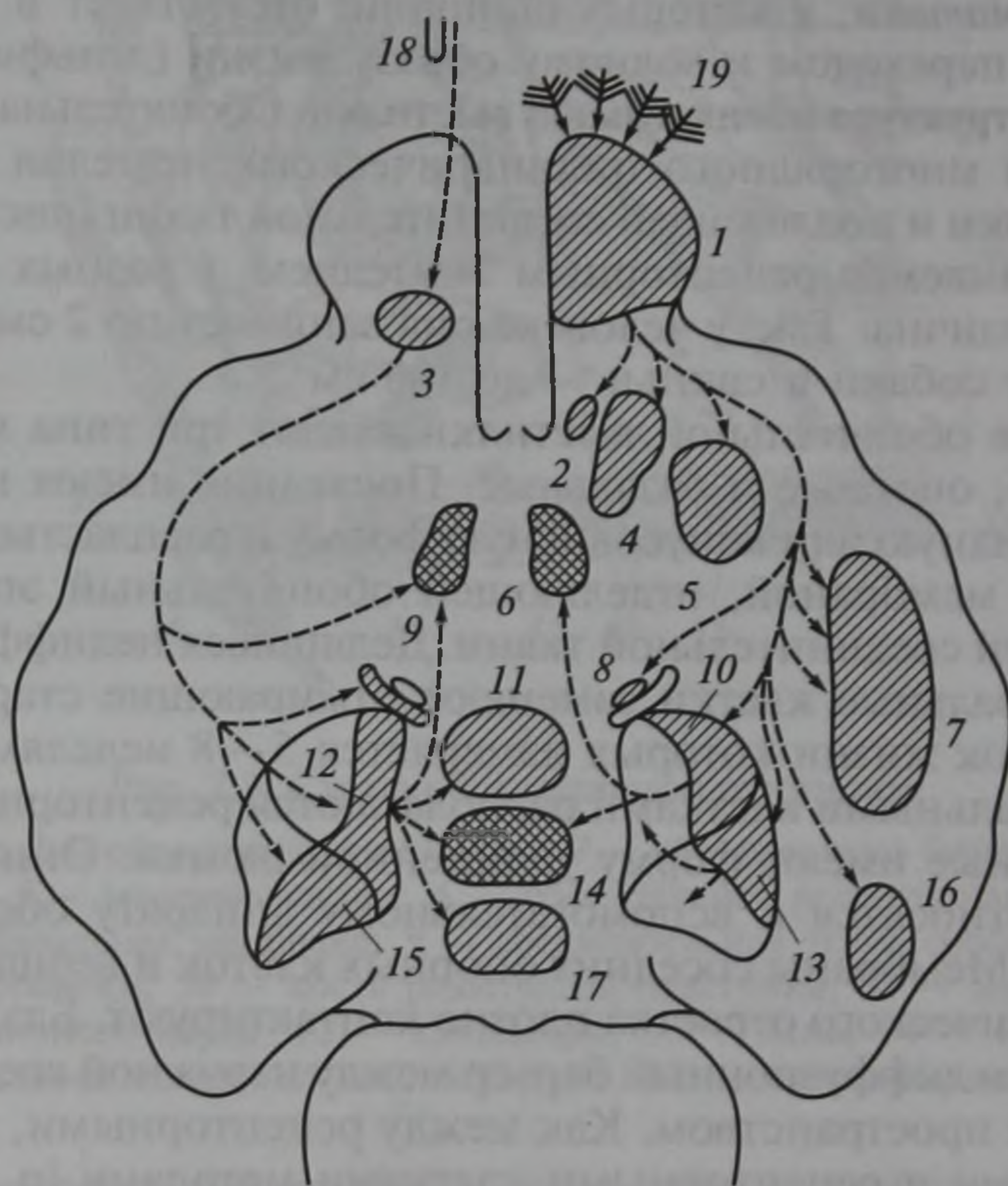


Рис. 7.2. Схема проекций основной и дополнительной обонятельных систем (С. Н. Новиков, 1988).

Справа — основная обонятельная система, слева — дополнительная. 1 — основная обонятельная луковица; 2 — передний гиппокамп; 3 — дополнительная обонятельная луковица; 4 — переднее обонятельное ядро; 5 — обонятельный бугорок; 6 — ядро-ложе конечной полоски; 7 — обонятельная кора; 8 — ядро латерального обонятельного тракта; 9 — ядро дополнительного обонятельного тракта; 10 — переднее кортикальное ядро амигдалы; 11 — преоптическая область; 12 — медиальное ядро амигдалы; 13 — заднелатеральное ядро амигдалы; 14 — вентромедиальное ядро гипоталамуса; 15 — заднемедиальное кортикальное ядро амигдалы; 16 — энторинальная кора; 17 — преаммилярное ядро; 18 — вомероназальный орган; 19 — обонятельный эпителий

роназального органа посылают сигналы в дополнительную обонятельную луковицу, которая через амигдалу связана с гипоталамическими структурами, влияющими на половое и репродуктивное поведение. По-видимому, вомероназальная и обонятельная системы развивались в процессе эволюции независимо.

По степени развития органа обоняния и способности воспринимать запахи все виды животных делят на три категории:

- *макросматики*, для которых обоняние — основной источник информации об окружающей среде; они обладают сильно развитым обонянием (пресмыкающиеся, многие млекопитающие);

- *микросматики*, которым свойственна низкая обонятельная чувствительность (птицы, приматы, человек);

- *аносматики*, у которых обоняние отсутствует в связи, например, с переходом к водному образу жизни (дельфины).

Микроструктура обонятельной выстилки. Обонятельная выстилка состоит из многорядного цилиндрического эпителия толщиной 100—200 мкм и подлежащей соединительной ткани (рис. 7.3). Площадь, занимаемая рецепторным эпителием, у разных типов животных различна. Так, у человека она занимает по 2 см² в каждой ноздре, а у собаки и свиньи — до 100 см².

В состав обонятельной выстилки входят три типа клеток: рецепторные, опорные и базальные. Последние имеют неправильную кубовидную или конусовидную форму и распластываются над базальной мембраной, отделяющей обонятельный эпителий от подлежащей соединительной ткани. Делящиеся недифференцированные базальные клетки заменяют отмирающие старые рецепторные, срок жизни которых измеряется 5—8 неделями.

Над базальными клетками располагаются рецепторные и опорные. Опорные имеют форму удлиненной рюмки. Они, как и базальные, относятся к вспомогательному аппарату обонятельной рецепции. Мембраны соседних опорных клеток и вершина каждого периферического отростка плотно контактируют. Благодаря этому создается диффузионный барьер между наружной средой и межклеточным пространством. Как между рецепторными, так и между опорными и рецепторными клетками методами *in situ* гибридизации и иммуногистохимии обнаружены щелевые контакты, играющие важную роль в переработке информации в обонятельном эпителии. В обонятельных клетках они обеспечивают передачу ионов и метаболитов в момент роста, дифференцировки клеток и переработки сигнала.

Щелевые контакты между опорными клетками участвуют в поддержании определенного ионного состава интерстициальной жидкости, в частности они удаляют из нее избыток ионов калия при высокой активности обонятельных клеток.

Опорные клетки не имеют жгутиков и снабжены микровиллами длиной от 1,5 до 3 мкм. В цитозоле этих клеток скапливаются

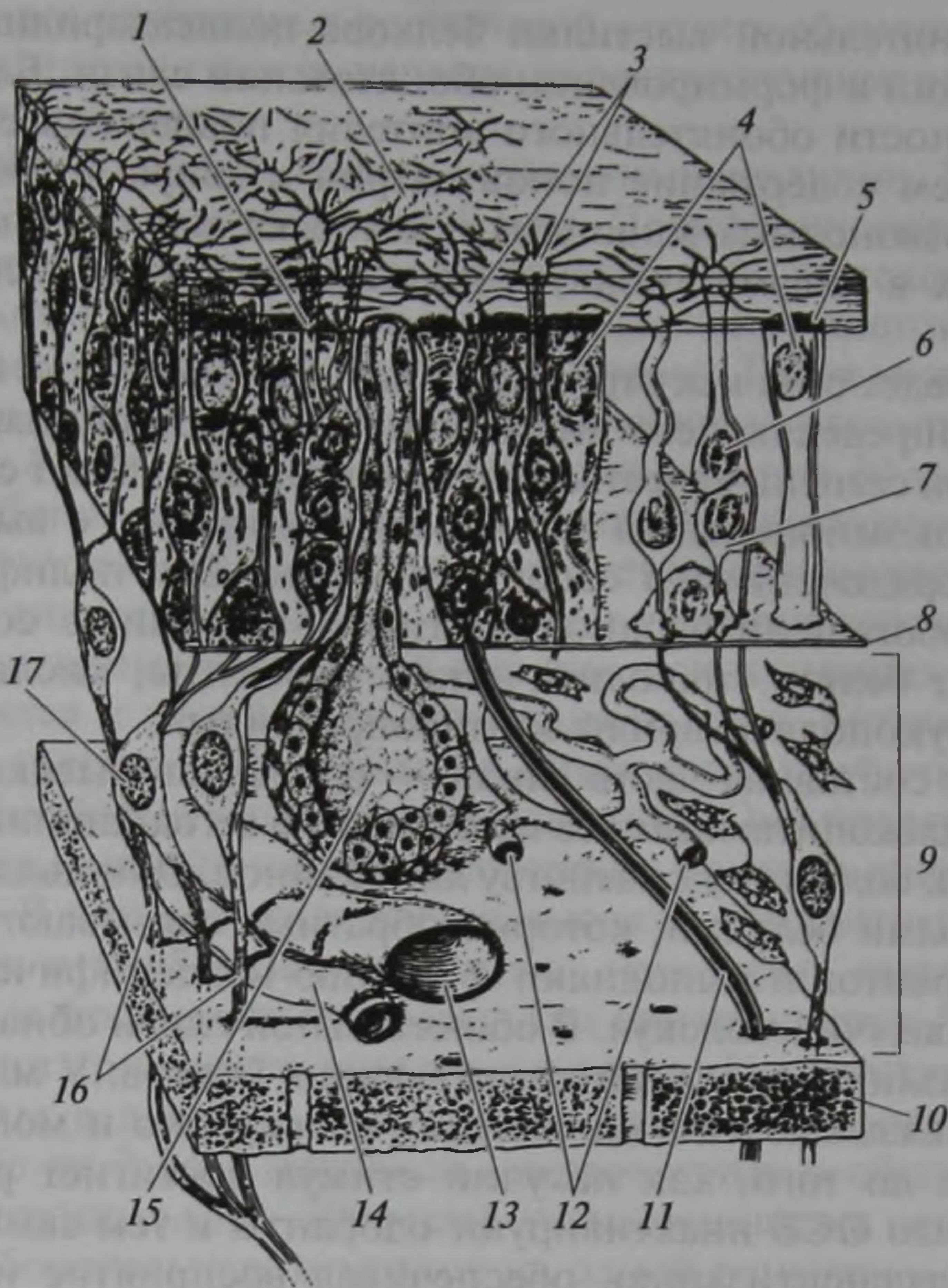


Рис. 7.3. Схема обонятельной выстилки:

1 — дендрит; 2 — обонятельная ресничка; 3 — обонятельные булавки; 4 — опорные клетки; 5 — микроворсинки; 6 — обонятельная рецепторная клетка; 7 — аксон; 8 — базальная мембрана; 9 — соединительная ткань собственного слоя слизистой оболочки; 10 — кость решетчатой пластинки; 11 — миелиновое волокно тройничного нерва; 12 — капилляры; 13 — вена; 14 — артерия; 15 — Боуменова железа; 16 — fila olfactoria; 17 — шванновская клетка

крупные секреторные гранулы, участвующие в образовании обонятельной слизи. Они служат не только поддерживающим аппаратом, но и выполняют трофическую и секреторную функции, а также участвуют в удалении дегенерировавших обонятельных клеток. Специализированные микровиллярные клетки, также относящиеся к опорным, экспрессируют α - и μ -глутатион-S-трансферазу (GST) — фермент, осуществляющий биотрансформацию ксенобиотиков, и, следовательно, обеспечивают детоксикацию. Таким образом, опорные клетки полифункциональны.

У всех наземных позвоночных в соединительнотканном слое располагаются Боуменовы железы, выводные протоки которых пронизывают ольфакторный эпителий. Они выделяют на поверх-

ность обонятельной выстилки белково-полисахаридный секрет, участвующий в формировании обонятельной слизи. Благодаря ей на поверхности обонятельного эпителия поддерживается изоиония, причем содержание ионов натрия и хлора в обонятельной слизи у позвоночных животных и человека сопоставимо с содержанием их в плазме крови, а ионов калия — в несколько раз больше.

Слизь ведет себя как структурированный матрикс и играет роль фактора, определяющего интенсивность, крутизну нарастания и в некоторой степени качество запаха. Она представляет собой сложный многокомпонентный раствор биополимеров с высокой степенью упорядоченности своей структуры. Эта полиферментная система, обогащенная одновалентными ионами, в состав которой входят белки, гидролитические ферменты, кислые и нейтральные мукополисахариды и гликопротеиды.

Важная составная часть слизи — одорантсвязывающие белки (ОСБ). У млекопитающих все известные на сегодняшний день ОСБ относятся к большому семейству липокаинов. Они являются водорастворимыми белками, которые обратимо связывают несколько типов одорантов и выполняют функцию неспецифических переносчиков пахучих молекул. В обонятельной слизи обнаружено несколько различных одорантсвязывающих белков. У млекопитающих они связываются с одорантами селективно и могут служить фильтрами до того, как пахучий стимул достигнет рецепторов. Считают, что ОСБ инактивируют одоранты и тем самым предотвращают десенситизацию, обеспечивая восприятие нового стимула.

В соединительнотканном слое слизистой оболочки носа располагаются многочисленные кровеносные сосуды, питающие обонятельные клетки. Здесь проходят веточки обонятельного нерва, а также мякотные и безмякотные волокна тройничного нерва. В его составе в обонятельную выстилку носа проникают вегетативные волокна, оканчивающиеся на кровеносных сосудах, Боуменовых железах и в основном веществе соединительной ткани.

Строение обонятельных клеток. С пахучими стимулами непосредственно взаимодействуют рецепторные (обонятельные) клетки. Они являются первично чувствующими рецепторами. Живут от 5 до 8 недель, а затем замещаются новыми. Их тела имеют веретенообразную форму с поперечным диаметром 5—8 мкм. От верхнего полюса биполярной клетки отходит периферический отросток (дендрит) толщиной 1—3 мкм. Он простирается до апикальной поверхности ольфакторного эпителия и у различных животных имеет длину от 20 до 90 мкм. От нижнего полюса отходит тонкий аксон толщиной 0,2—0,5 мкм. У млекопитающих, в том числе у человека, эти отростки объединяются в многочисленные (до 20) короткие и тонкие обонятельные нити (*fila olfactoria*), про-

ходящие через отверстия в решетчатой кости к обонятельным луковицам, которые служат первым переключающим реле обонятельного анализатора.

Число обонятельных клеток у животных различно. У собаки и свиньи их 225 млн, у человека 10 млн. Периферический отросток на всем протяжении содержит микротрубочки, митохондрии, аппарат Гольджи и вакуоли. Часть обонятельных клеток на своем апикальном полюсе покрыта микровиллами. Таких микровиллярных клеток в обонятельном эпителии свиньи насчитывается до 250 тыс. на 1 мм^2 эпителия, а у человека — около 30 тыс. У большинства обонятельных клеток на вершине, обращенной к апикальной поверхности эпителия, образуется утолщение — булава. Она имеет диаметр порядка 1—2 мкм и увенчана жгутиками. Поэтому рецепторные клетки как низших, так и высших позвоночных относятся к рецепторам жгутикового типа. Булава содержит базальные тельца и связанные с ними микротрубочки, мелкие вакуоли и особенно богата митохондриями. Она представляет собой один из важнейших метаболических центров обонятельного рецептора. В ней обнаруживается высокая концентрация сульфгидрильных и карбоксильных групп, некоторых окислительных ферментов и фосфомоноэстеразы. Там синтезируется АТФ.

Различают три разновидности жгутиков: 1) короткие и тонкие (20—30 мкм в длину); 2) такой же длины, но более толстые, содержащие от 2 до 8 жгутиков, заключенных в общую плазмалемму; 3) длинные (50—200 мкм), утончающиеся к вершине. Количество обонятельных жгутиков на одной рецепторной клетке у разных животных различается: от одного у некоторых видов рыб до 15—20 у собак и белых крыс.

Все три разновидности этих образований в своем проксимальном отделе содержат набор из $9 \times 2 + 2$ микротрубочек, которые начинаются в цитоплазме булав от базального тельца, снабженного ножкой, спицеобразными выростами и поперечно исчерченным корешком. Эти ультраструктуры характерны для всех локомоторных ресничек и жгутиков, обеспечивая их движения. Тубулярного цитоскелета в дистальных участках обонятельных волосков нет, вследствие чего они пассивно следуют за проксимальным отделом. В отсутствие одорантов обонятельные жгутики совершают неупорядоченные асинхронные изгибательные волнообразные и воронкообразные движения. Двигательная активность их обеспечивается энергией АТФ. Генератор движений сосредоточен в проксимальном отделе жгутика, а дистальный участок движется наподобие хлыста.

С цилиарной подвижностью связывают способность обонятельных клеток воспринимать пахучий стимул. По мнению А. А. Бронштейна (1966), цилиарные аппараты обонятельных клеток являются специализированными антеннами, обеспечивающими актив-

ный поиск и обнаружение одорантов, растворенных в слизи. Обнаружив одорант, жгутик начинает совершать упорядоченные движения. Как полагают, для этого в дистальных участках обонятельных жгутиков под действием одорантов инициируется полимеризация актина, т.е. построение актиновых нитей (F-актина) из G-актина. По этим «цитокостям» перемещаются молекулы миозина, что и обеспечивает активные упорядоченные движения жгутиков.

Обонятельным жгутикам принадлежит основная роль в рецепции одорантов. Именно в их дистальных участках сосредоточены рецепторные молекулы и другие компоненты механизма трансдукции обонятельного стимула.

7.1.4. Теории обоняния

В настоящее время существует несколько теорий, пытающихся объяснить механизм восприятия запаха. Исходной посылкой Р.Х. Райта, автора *колебательной теории*, было предположение, что молекулам всех пахучих веществ свойственны внутримолекулярные колебания, в результате которых они испускают электромагнитные излучения в инфракрасной области спектра. Веществам с определенными запахами присущи специфические спектры излучения. По механизму резонанса они взаимодействуют с молекулами обонятельной выстилки, в результате чего запускается механизм генерации потенциала действия. Однако эта теория не нашла экспериментального подтверждения.

Согласно *ферментативной теории* Д.В.Ланцета, в обонятельном эпителии присутствуют два типа ферментов. Один из них устраняет старые запахи, а второй подготавливает обонятельную клетку к восприятию новых. У разных людей активность этих ферментов различна, что и обуславливает различия в чувствительности.

В соответствии с теориями, основанными на взаимодействии молекул пахучего стимула с *каротиноидами* или *липидами* обонятельных клеток, протеинсвязывающие каротиноиды обонятельного эпителия являются рецепторами энергии молекул пахучего вещества, проникающего в носовую полость. Эти теории встретили серьезные возражения, так как в обонятельном эпителии многих позвоночных животных каротиноиды не обнаружены.

В настоящее время сохранила актуальность только *стереохимическая теория*, предложенная Д.Эймуром (1963). Она основана на предположении о существовании семи основных «первичных» запахов: камфорного, мускусного, цветочного, мятного, эфирного, острого, гнилостного. Исследовав 600 пахучих веществ, Д.Эймур установил, что каждому из семи типов запахов соответствует семь типов стереоспецифических «активных мест» на молекуляр-

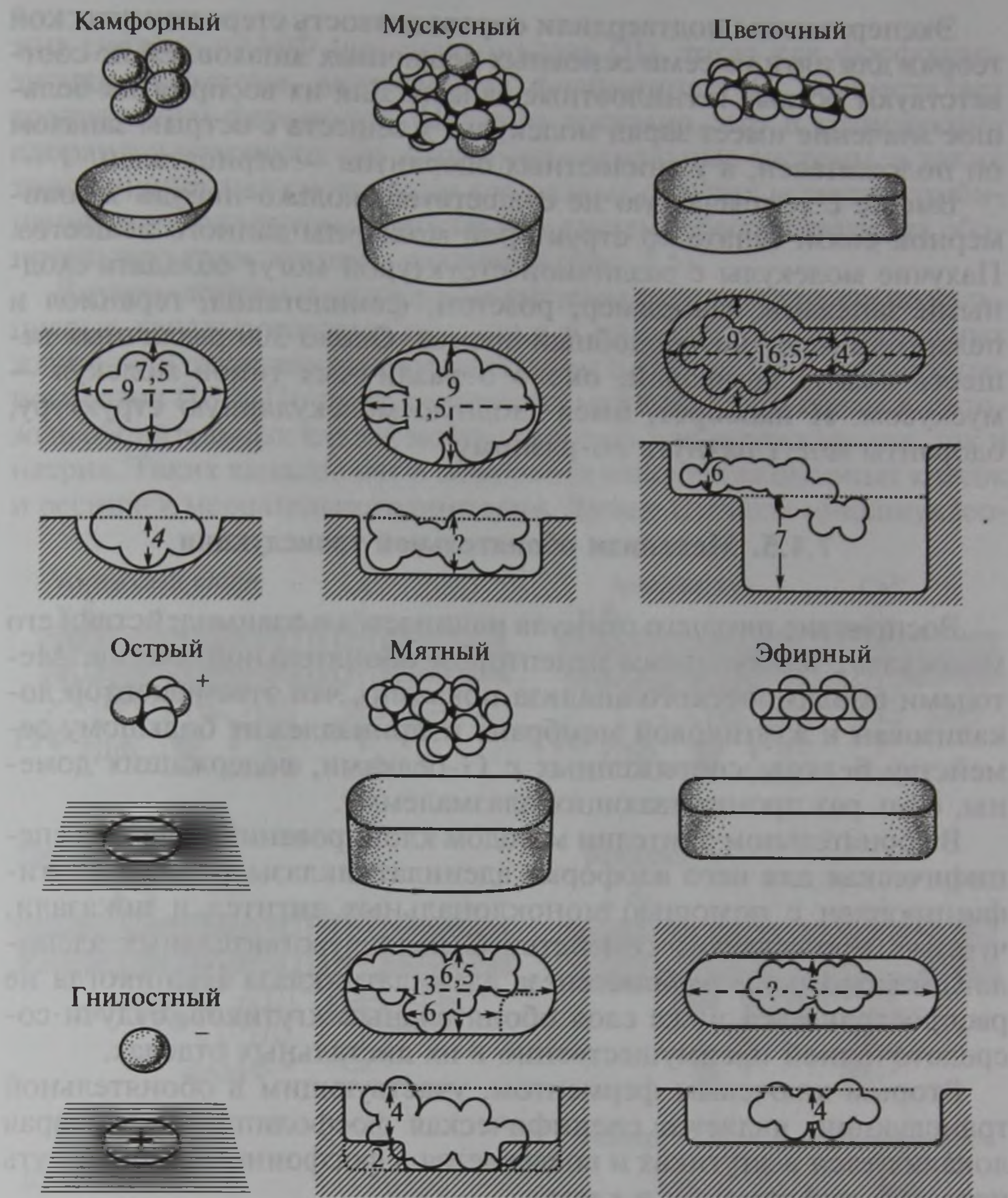


Рис. 7.4. Модели молекул пахучих веществ и соответствующие им активные центры рецепторов. Цифры означают размеры активного центра молекулы, с которой взаимодействует данное пахучее вещество

ном рецепторе (рис. 7.4). Запах определяется формой и размером молекулы одоранта, которая имеет стереоструктуру, сходную с активным центром рецептора. Например, молекулы с камфороподобным запахом имеют форму, близкую к сферической с диаметром около 0,7 мкм. Такой молекуле должен соответствовать участок на рецепторе полусферической формы с таким же диаметром.

Эксперименты подтвердили справедливость стереохимической теории для пяти из семи основных первичных запахов. Ей не соответствуют острые и гнилостные запахи. Для их восприятия большое значение имеет заряд молекулы: у веществ с острым запахом он положителен, а у гнилостных одорантов — отрицателен.

Вместе с тем зачастую не существует сколько-нибудь закономерной связи запаха со структурой молекулы данного вещества. Пахучие молекулы с различной структурой могут обладать сходными запахами. Например, розетон, фенилэтанол, гераниол и пеларгол имеют розоподобный аромат. Около 300 различных веществ пахнут камфорой, около 5 различных типов молекул — мускусом. И наоборот, имея сходную молекулярную структуру, одоранты могут пахнуть по-разному.

7.1.5. Механизм обонятельной трансдукции

Восприятие пахучего стимула начинается с взаимодействия его молекулы с мембранным рецептором обонятельной клетки. Методами биохимического анализа показано, что этот рецептор локализован в жгутиковой мембране и принадлежит большому семейству белков, сопряженных с G-белками, содержащих домены, семь раз пронизывающих плазмалемму.

В обонятельном эпителии методом клонирования выделена специфическая для него изоформа аденилатциклазы III. Ее идентифицировали с помощью моноклональных антител и показали, что она принадлежит семейству G-белокчувствительных аденилатциклаз. В ходе эмбриогенеза аденилатциклаза III никогда не распространяется ниже слоя обонятельных жгутиков, будучи сосредоточенной преимущественно в их дистальных отделах.

Вторым ключевым ферментом, участвующим в обонятельной трансдукции, является специфическая фосфолипаза C, которая локализуется в жгутиках и вовлекается в фосфоинозитидный путь передачи информации в клетке.

В этих же зонах обнаружен и специфический для обонятельного эпителия ГТФ-связывающий белок (G_{olf}). По своим свойствам он сходен со стимуляторными G-белками в других тканях, но представлен особой разновидностью, характерной для обонятельного эпителия. Его свойства обуславливаются уникальной для ольфакторного G-протеина конфигурацией ГТФ-связывающего сайта.

Таким образом, в обонятельной трансдукции возбуждение рецепторной молекулы передается на аденилатциклазу III и фосфолипазу C чувствительным к холерному токсину стимуляторным специфическим ольфакторным ГТФ-связывающим протеином (G_{olf}). Раньше полагали, будто внутриклеточной сигнальной системой, обеспечивающей трансдукцию сигналов от одорантов, слу-

жит система цАМФ (аденилатциклаза II), тогда как фосфоинозитидная система, включающая фосфолипазу C, осуществляет трансдукцию феромонов. Недавно доказано, что в трансдукции одорантов участвуют обе названные сигнальные системы, а также тирозинкиназная система, но для разных пахучих веществ комбинации внутриклеточных сигнальных систем, обеспечивающих обонятельную трансдукцию, различны (рис. 7.5).

Внутриклеточные сигнальные системы передают сигнал на кальциевые каналы, которые находятся в плазмалемме обонятельных жгутиков и открываются под действием цАМФ и 1,4,5-трифосфоинозитидов (IP_3). По этим каналам из межклеточной среды в цитозоль обонятельных клеток могут поступать как ионы кальция, так и натрия. Таких каналов нет в мембранах микровилл опорных клеток и ресничек мерцательного эпителия. Лучше изучены циклонуклео-

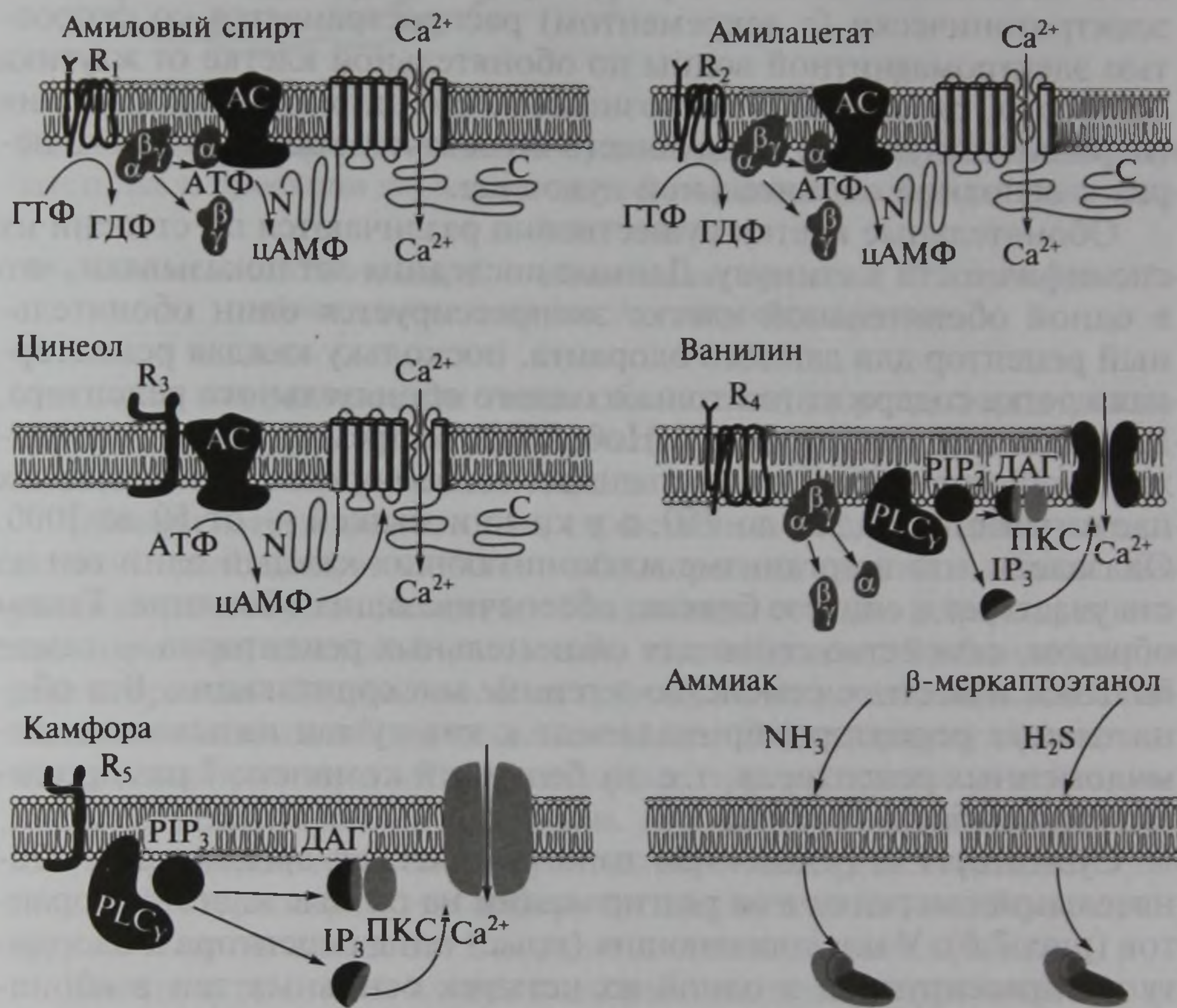


Рис. 7.5. Схема путей обонятельной трансдукции:

R_1 , R_2 , R_4 — обонятельные рецепторы, сопряженные с G-белком; R_3 , R_5 — рецепторные тирозинкиназы; ГТФ — гуанозинтрифосфат; ГДФ — гуанозиндифосфат; АС — аденилатциклаза; цАМФ — циклический аденозинмонофосфат; PLC $_{\gamma}$ — фосфолипаза C; PIP_2 — дифосфоинозитид; ДАГ — диацилглицерол; PIP_3 — трифосфоинозитид; IP_2 — 1, 4, 5-дифосфоинозитид; IP_3 — 1, 4, 5-трифосфоинозитид; ПКС — протеинкиназа C

тидзависимые ионные каналы. Они идентифицированы и охарактеризованы. Плотность этих каналов в мембране жгутиков обонятельных клеток тритона составляет 920 каналов на 1 мкм^2 , а у жабы — 2 400 каналов на 1 мкм^2 , тогда как в дендрите и коме выявлено всего 2 канала на 1 мкм^2 у тритона и 6 каналов на 1 мкм^2 у жабы. В отсутствие одорантов цАМФ-регулируемые каналы закрыты, и поток катионов в рецепторные клетки невелик. Им обеспечивается стабилизация мембранного потенциала на обонятельных жгутиках.

Одорант вступает во взаимодействие с рецепторными молекулами мембраны жгутиков. Сопряженные с рецепторными молекулами G-белки (G_{olf}) активируют внутриклеточные сигнальные системы, что приводит к открытию цАМФ- или IP_3 -регулируемых Ca^{2+} -каналов. Входящие катионные токи деполяризуют мембрану обонятельных клеток. Деполяризационный сдвиг мембранного потенциала является рецепторным потенциалом, который электротонически (с декрементом) распространяется со скоростью электромагнитной волны по обонятельной клетке от жгутика до аксона, где инициирует возникновение потенциалов действия (нервных импульсов), следующего по веточкам обонятельного нерва к основной обонятельной луковице.

Обонятельные клетки существенно различаются по степени их специфичности к стимулу. Данные последних лет показывают, что в одной обонятельной клетке экспрессируется один обонятельный рецептор для данного одоранта, поскольку каждая рецепторная клетка содержит ген только одного обонятельного рецептора. Р. Аксель и Л. Бак, лауреаты Нобелевской премии 2004 г., открыли семейство генов, ответственных за обоняние. У человека их насчитывается от 500 до 750, а у крыс и мышей — от 50 до 1000. Оказалось, что в организме млекопитающих каждый один ген из ста участвует в синтезе белков, обеспечивающих обоняние. Таким образом, семейство генов для обонятельных рецепторов — самое большое известное семейство в геноме млекопитающих. Все обонятельные рецепторы принадлежат к классу так называемых семидоменных рецепторов, т. е. их белковый комплекс 7 раз пронизывает мембрану жгутика.

Существует определенная топографическая организация обонятельной выстилки в ее реагировании на разные классы одорантов (рис. 7.6). У млекопитающих (крыс) гены рецептора к одоранту экспрессируются в одной из четырех основных зон в обонятельном эпителии, и экспрессия одиночного гена рассеивается в пределах определенной зоны случайно. Таким образом, на поверхности обонятельного эпителия рецепторные клетки образуют «пространственные карты запахов». В каждой из зон ольфакторный рецептор может взаимодействовать со своим специфическим лигандом, а клетки объединяются в группы, имеющие рецепторы со сходной лигандной специфичностью. Существование простран-

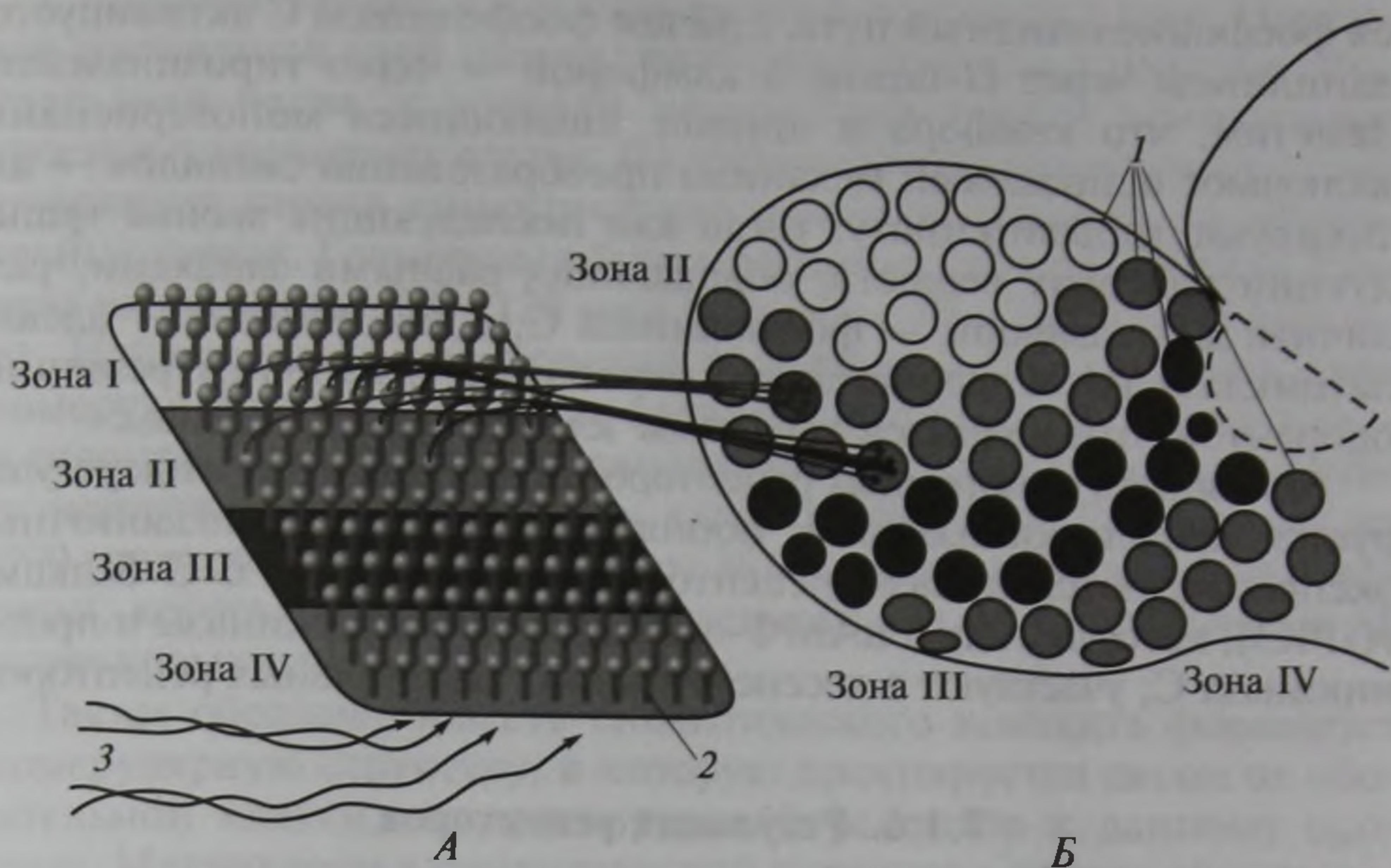


Рис. 7.6. Топография локализации рецепторных молекул в обонятельной выстилке и проекции аксонов в соответствующие гломерулы обонятельной луковицы

А — обонятельный эпителий; *Б* — обонятельная луковица; 1 — гломерулы; 2 — обонятельные сенсоры; 3 — молекулы одоранта

ственных зон экспрессии генов обонятельных рецепторов указывает на то, что сенсорная информация до передачи ее в мозг организована в периферическом отделе.

Обонятельным рецепторам свойственна неоднородность механизмов трансдукции сигналов об одорантах разных классов. Как уже говорилось, для веществ, обладающих острым (аммиак) и гнилостным (меркаптаны) запахами, специфических обонятельных рецепторов не обнаружено. В их трансдукцию не вовлекаются и сигнальные системы обонятельных клеток. Эти одоранты проникают через плазмалемму в цитоплазму рецепторных клеток и действуют непосредственно на митохондрии. Для одорантов, относящихся к пяти другим классам, выявлены мембранные рецепторы, которые по своей стереоструктуре конгруэнтны соответствующему одоранту, т.е. пахучие вещества подходят к ним как ключ к замку.

Вместе с тем пяти классам одорантов, воспринимаемых молекулярными рецепторами, присущи разные внутриклеточные сигнальные системы. Трансдукция амилового спирта (прогорклый запах), цинеола (эвкалиптовый запах) и амилацетата (фруктовый запах) осуществляется системой цАМФ, причем аденилатциклаза III активируется амиловым спиртом и амилацетатом через G-белок, а цинеолом — через тирозинкиназу. В обонятельную трансдукцию камфоры и ванилина (цветочный запах) вовлекает-

ся фосфоинозитидный путь, причем фосфолипаза С активируется ванилином через G-белок, а камфорой — через тирозинкиназу. Заметим, что камфора и цинеол, являющиеся монотерпенами, включают одинаковый механизм преобразования сигналов — активируют тирозинкиназу, тогда как последующие звенья трансдукции для этих веществ, обладающих разными запахами, различны: для камфоры — фосфолипаза С, а для цинеола — аденилатциклаза III. Следовательно, первичные механизмы рецепции одорантов, относящихся к разным классам, неодинаковы.

Активность мембранных рецепторов обонятельных клеток регулируется протеинкиназами. В обонятельных клетках позвоночных экспрессируются киназы рецепторов, сопряженных с G-белками (GPR3), которые, как и цАМФ-зависимые протеинкиназы и протеинкиназа С, участвуют в десенситизации обонятельных рецепторов.

7.1.6. Регуляция рецепторов

Обонятельные клетки не имеют непосредственных эфферентных входов. На этом уровне регуляция осуществляется косвенно — через изменение условий доступа пахучего вещества к рецепторным клеткам. К ним относятся изменение частоты и глубины дыхания, а также реакции мышц носа на одоранты. Существенную роль в развитии дыхательных рефлексов на одоранты играют афферентные системы не обонятельного, а тройничного нерва.

7.1.7. Центры

Морфология обонятельной луковицы. Центральные отростки рецепторных клеток проходят через базальную пластинку и образуют обонятельные веточки, в совокупности называемые обонятельным нервом. Они достигают обонятельных луковиц. То, что отростки рецепторных клеток, контактирующих с внешней средой, прямо (без дополнительных переключений) достигают переднего мозга, представляет уникальное свойство обонятельного анализатора, отличающего его от других сенсорных систем. Обонятельная луковица выполняет роль релейной структуры, в которой происходит первая стадия обработки обонятельной информации. У человека обонятельные луковицы лежат на базальной поверхности лобных долей у переднего конца обонятельной борозды (*sulcus olfactorius*). Они имеют овальную форму, длину 8—10 мм, ширину 3—4 мм и толщину 2—3 мм. Однако размеры этого образования у разных животных различаются, а у зубатых китов типичные обонятельные луковицы вообще отсутствуют. Обонятельные луковицы рассматриваются как особая часть обонятельного мозга.

У млекопитающих в них различают 6 основных слоев. Наружный сетевидный слой состоит из густого сплетения волокон обонятельного нерва, в котором перераспределяются центральные отростки рецепторных клеток. В клубочковом (гломерулярном) слое происходит первая синаптическая передача сигналов от обонятельных клеток. Гломерулы обычно располагаются в 1 — 2 ряда. Размеры их различны: 50 — 120 мкм (у крыс), 170 — 215 мкм (у кролика). Наблюдается конвергенция обонятельных волокон на одну гломерулу. Каждая гломерула включает окончания большого числа аксонов. При этом число синаптических контактов с дендритами значительно меньше числа клеток луковицы. Так, каждая из 1 900 гломерул кролика соединяет 26 000 входных рецепторных волокон, которые контактируют с дендритами 24 митральных и 68 кисточковых клеток.

Таким образом, область синаптического контакта формирует гломерулярную структуру, в которую проецируется аксон от обонятельной клетки, экспрессирующей рецептор к данному одоранту. Медиатором в синаптической передаче с аксона обонятельной клетки на митральную клетку луковицы служит карнозин. В гломерулах сосредоточена информация о свойствах отдельных молекул пахучих веществ, которая локализуется в определенном месте обонятельной луковицы (см. рис. 7.6). Это позволило определить гломерулу как функциональную единицу, которая интегрирует ольфакторную информацию. На обонятельной луковице наблюдается соответствующая ринотипическая организация проекции эпителия. Иными словами, нейроны обонятельной луковицы образуют своего рода матрицу гломерул, а конкретный запах воспринимается мозгом как возбуждение определенной комбинации нейронов в обонятельной луковице. Это классический пример кодирования качества раздражителя по принципу меченой линии.

В гломерулы посылают свои дендриты основные нейроны (митральные клетки) луковицы, располагающиеся в ее IV слое. Аксоны этих клеток образуют основной проекционный путь из обонятельной луковицы к центрам следующего порядка. У млекопитающих у каждой митральной клетки имеется только один главный (апикальный) дендрит, который контактирует только с одной гломерулой. Боковые их дендриты ветвятся в III слое луковицы (наружный сетевидный). Таким образом, обонятельная луковица топографически организована.

Кисточковые клетки («вторичные нейроны») и мелкие клетки (наружные зерна или межклубочковые клетки), расположенные во II слое луковицы, также связаны с гломерулами. Межклубочковые клетки посылают свои дендриты в одну или несколько рядом расположенных клубочков, а их аксоны ветвятся в клубочковом и наружном сетевидном слоях, где локализуются тела пучковых клеток. Главный дендрит этих клеток образует контакты с гло-

мерулами, подобно митральным клеткам. В этом слое осуществляется торможение торможения. В обонятельных клубочках обнаружены дендрит-дендритные синапсы. Они образуются между дендритами митральных и кисточковых клеток, с одной стороны, и дендритами межклубочковых клеток — с другой. Синапс, образуемый дендритами митральных и кисточковых клеток на дендритах межклубочковых клеток, — возбуждающий, а синапс, образуемый дендритами межклубочковых клеток и дендритами митральных и кисточковых клеток, — тормозный. Таким образом, митральные и кисточковые клетки представляют собой возбуждающие релейные нейроны, а межклубочковые клетки — тормозные (первичные и вторичные) интернейроны.

Зерновидные клетки VI слоя контактируют с большим числом волокон луковицы. Слой клеток-зерен непосредственно переходит в клеточные массы переднего обонятельного ядра (*nucleus olfactorius*), относящегося к обонятельным центрам третьего порядка.

У млекопитающих описано несколько групп центробежных волокон в обонятельной луковице. Единственной эфферентной системой обонятельной луковицы является латеральный обонятельный тракт. Однако роль центробежных влияний пока неясна.

Прямой сенсорный путь обонятельной системы начинается аксонами рецепторных клеток в обонятельном эпителии. Последовательность структур в прямом обонятельном пути имеет следующий вид. Первое переключение находится в обонятельной луковице, второе и третье — в структурах первичной обонятельной коры, четвертое переключение осуществляется в таламусе и пятое — в новой коре. От обонятельной луковицы и первичной коры часть волокон достигает новой коры без промежуточных переключений, а большинство структур посылает центробежные волокна в предшествующие области. Предложена модель, согласно которой при различении двух одорантов в обонятельной луковице сначала определяется и кодируется один из них и распознается в обонятельной коре ассоциативными связями памяти. Затем обонятельная кора обеспечивает специфическую для одоранта обратную связь в обонятельную луковицу, вследствие чего ответ на этот одорант ингибируется так, чтобы накладываемый второй одорант, пришедший позже, можно было определить и распознать. Механизмом этого распознавания служит высокая чувствительность к нему на фоне снижения чувствительности к прежде существовавшему запаху. Эта модель хорошо объясняет явление кросс-корреляции — подавление и искажение восприятия запаха сразу после воздействия другим одорантом.

Влияние последствия удаления мозговых структур на обнаружение и восприятие сенсорных сигналов. В 1970-е годы было пересмотрено представление о функциональном значении тех древних отделов мозга, которые называют «обонятельным мозгом» (*rhinen-*

сerphalon). Показано, что удаление мозговых структур, принадлежащих этому отделу, а также гиппокампа и почти всех отделов новой коры не вызывает серьезных расстройств собственно обонятельной функции. Обонятельная луковица — единственный отдел мозга, двустороннее удаление которого приводит к потере обоняния. Разрушение обонятельных луковиц приводит также к резкому повышению возбудимости, гиперэмоциональности, повышению уровня кортикостероидов в крови, изменению деятельности пищеварительной, сердечно-сосудистой и дыхательной систем.

Повреждение миндалины и грушевидной коры вызывает «психическую слепоту», апатичность или, наоборот, гиперэмоциональность и гиперсексуальность. Кроме того, оперированные животные (и человек с синдромом Клювера — Бюси) берут в рот любые предметы, включая несъедобные. У них исчезают сложные поведенческие реакции, что приводит к неспособности жить в природных условиях. Следовательно, миндалина и грушевидная кора образуют единую систему, которая участвует в регуляции эмоционально-мотивационных реакций организма.

Сравнительно-морфологические, электрофизиологические и поведенческие эксперименты показали, что как гиппокамп, так и другие отделы ринэнцефалона, не получающие прямых афферентных сигналов от обонятельной луковицы, не относятся к обонятельным центрам. Однако, как полагают, и области прямой

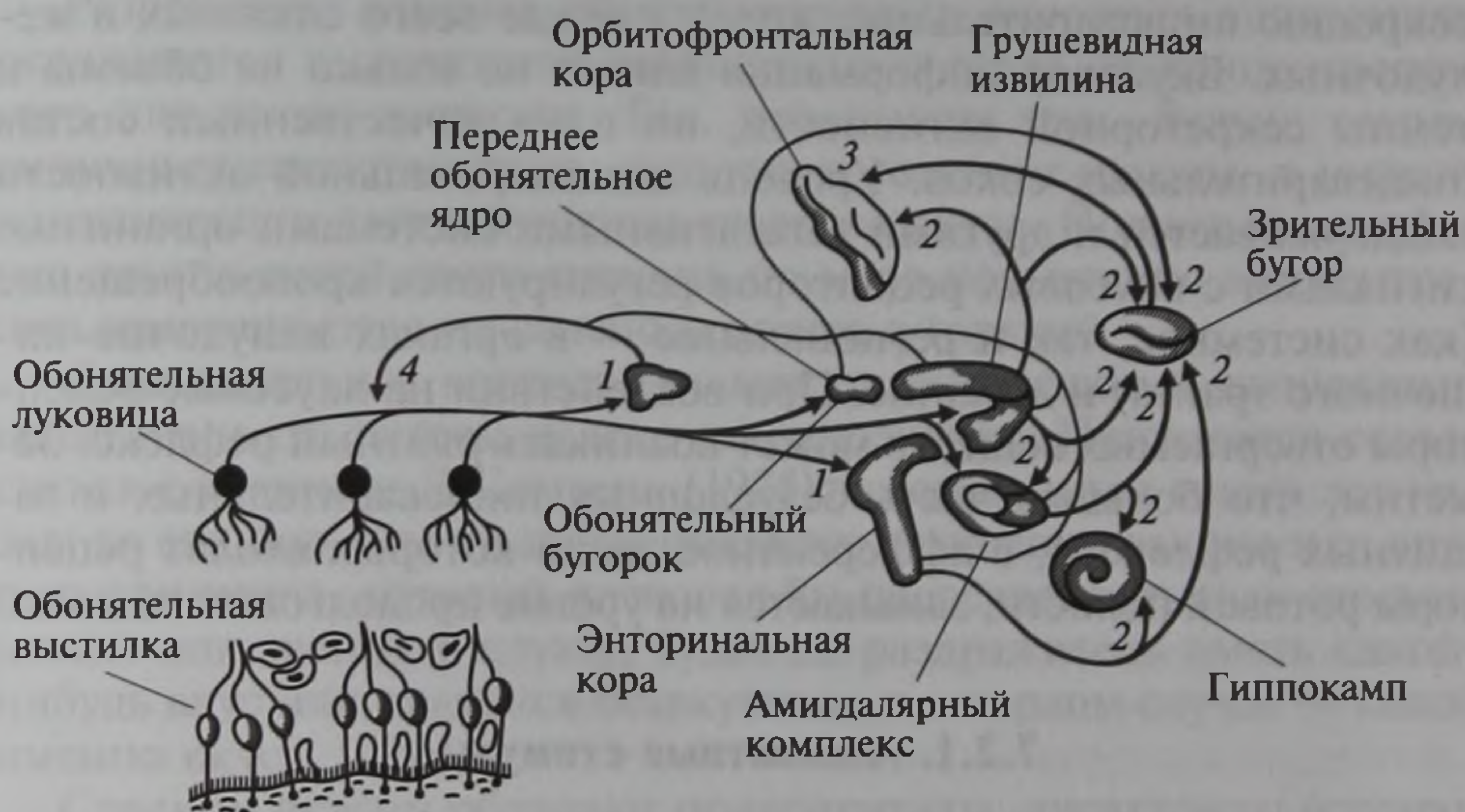


Рис. 7.7. Периферическая проводниковая и центральная части обонятельной сенсорной системы:

1 — первое переключение в центральной нервной системе из обонятельной луковицы; 2 — второе переключение с тех областей центральной нервной системы, в которые сигнал приходит из обонятельной луковицы; 3 — третье переключение; 4 — эфферентная иннервация обонятельной луковицы

проекции из обонятельной луковицы связаны с интеграцией соматовегетативных реакций, управлением эмоциональным состоянием, мотивацией поведения. Импульсация от обонятельной луковицы поступает непосредственно в ряд лимбических структур мозга, а также в другие структуры, начиная от ствола мозга до новой коры (рис. 7.7).

Таким образом, области прямой проекции из луковицы можно рассматривать как ассоциативные обонятельные центры. Приходящие к ним сигналы вызывают сложные типы активности — пищевую, половую, оборонительную и др.

7.2. Вкус

Вкусовые рецепторы млекопитающих служат организму источником сигналов о пользе или вреде химических веществ, попадающих в ротовую полость. Благодаря вкусу они либо усваиваются организмом, либо отвергаются им. Предпочтительный выбор пищи основан как на безусловных рефлексах, афферентным звеном которых является вкусовая сенсорная система, так и на условных, формирующихся на базе безусловных вкусовых рефлексов.

Биологическое значение сигналов с вкусовых рецепторов не ограничивается проверкой съедобности пищи. Эти сигналы непосредственно влияют на пищеварение, рефлекторно регулируя секрецию пищеварительных желез, прежде всего слюнных и желудочных. Вкусовая информация влияет не только на объемы и темпы секреторной активности, но и на качественный состав пищеварительных соков. Уровень пищеварительной активности поддерживается и другими вегетативными системами организма: сигналами с вкусовых рецепторов регулируются кровообращение (как системное, так и региональное — в органах желудочно-кишечного тракта) и дыхание. При воздействии на вкусовые рецепторы отвергаемых веществ может возникать рвотный рефлекс. Заметим, что большая часть безусловных пищеварительных и защитных рефлексов, в афферентное звено которых входят рецепторы ротовой полости, замыкается на уровне продолговатого мозга.

7.2.1. Адекватные стимулы

Адекватными стимулами вкусовой сенсорной системы служат молекулы органических и неорганических веществ, преимущественно нелетучих.

Многообразие вкусовых ощущений, вызываемых этими веществами, принято сводить к четырем основным (первичным, элементарным): соленому, кислому, горькому и сладкому. Из их со-

четаний складываются более сложные вкусовые оттенки. Это отражает модель формирования сложных (смешанных) вкусов — пирамида Хеннинга (рис. 7.8). В пространстве между вершинами пирамиды, соответствующими четырем основным вкусам, находятся сложные вкусовые оттенки.

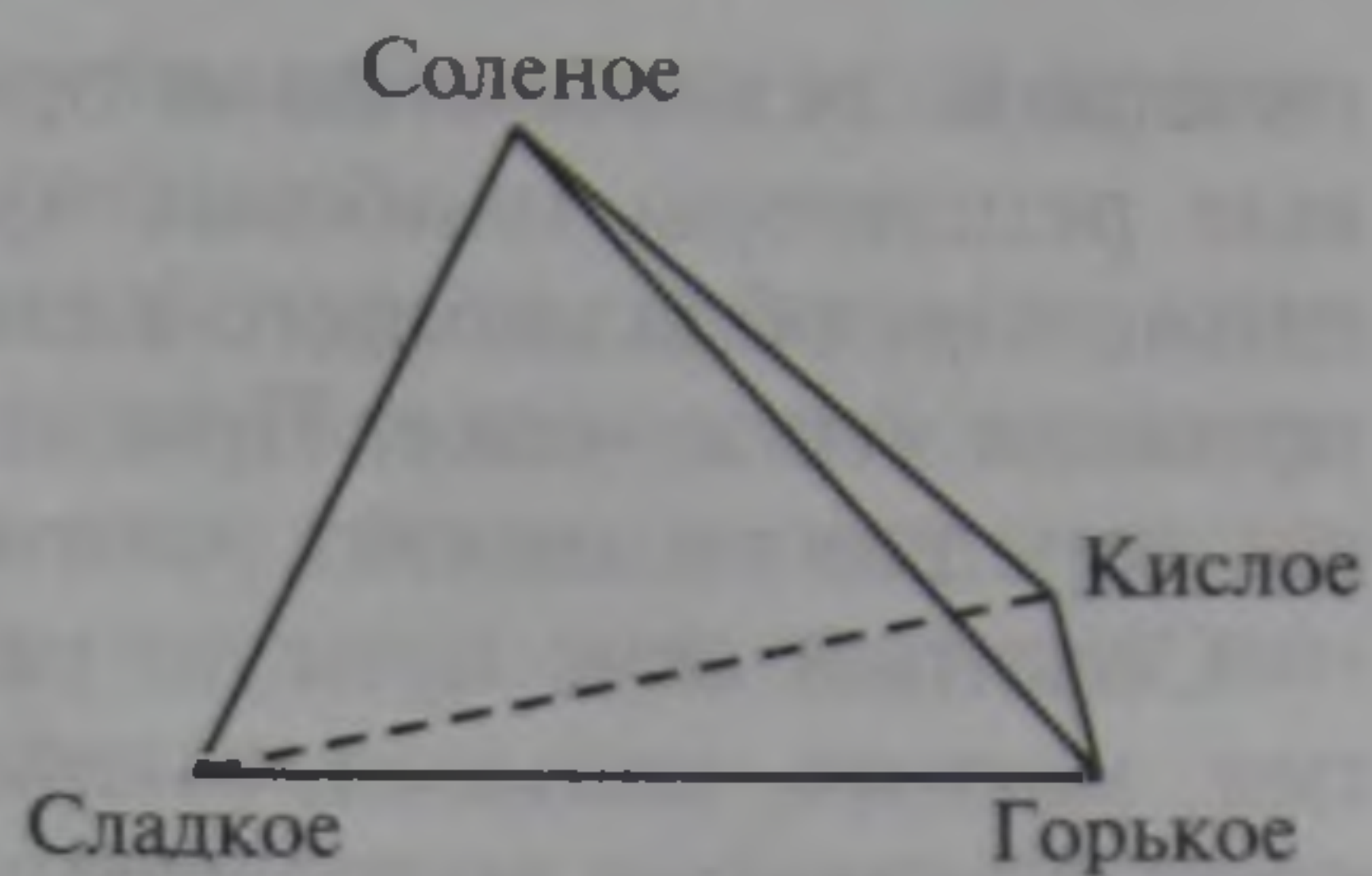


Рис. 7.8. Пирамида вкусов Хеннинга

Некоторые исследователи вкусовой рецепции выделяют еще две категории элементарных вкусовых ощущений: вкусы воды и «умами». Японским словом, взятым в кавычки, обозначают приятный (изысканный) вкус пищи, который придают ей глутамат натрия и соли некоторых других аминокислот. Однако среди двух десятков аминокислот очень мало веществ, обладающих сходными вкусами, еще меньше со вкусом глутамата, который содержится в мясе, сыре, некоторых овощах. Кулинары изготовили из него пищевую приправу. Физиологи выявили в плазмалемме клеток вкусового сосочка языка глутаматный рецептор, сопряженный с G-белком. И все же большинство исследователей вкусовой рецепции не склонны пока выделять «умами» в качестве пятого элементарного вкуса. То же можно сказать и о вкусе воды.

Разрешение вопроса об элементарных вкусовых ощущениях осложняется выраженной зависимостью вкуса от концентрации того или иного вещества. Так, поваренная соль, будучи самым типичным представителем веществ с соленым вкусом, в низкой концентрации дает ощущение сладкого вкуса. Йодистый калий и ряд других солей этого катиона по мере повышения концентрации превращаются из соленого агента в горький.

Следовательно, корреляция между химическими свойствами вещества и его вкусом далеко не однозначна. Приходится согласиться с мнением Д. Сомьена (1975), высказанным много лет назад: до сих пор «мы не знаем никакого основного закона или другого принципа, который позволял бы предсказывать (как это возможно для зрения и слуха), будет ли раздражитель иметь какой-нибудь вкус или окажется безвкусным, а в первом случае — какой именно вкус».

Сладким вкусом обладают полисахариды, дисахариды (сахароза, мальтоза, лактоза), моносахариды (глюкоза, фруктоза, галактоза), двух- и многоатомные спирты, белок монеллин, аминокислота L-аланин, сахарин, соли свинца и некоторые другие вещества.

К горечам принадлежат алкалоиды, пикриновая кислота, стрихнин, пилокарпин и др. Все эти вещества обладают сильной биоло-

гической активностью и организмом отвергаются. К ним вкусовые рецепторы наиболее чувствительны, причем у горького соединения, обладающего вдвое большей токсичностью, порог восприятия втрое ниже. При действии горечей на вкусовые рецепторы нередко возникает рвотный рефлекс.

Соленый вкус присущ растворам хлоридов натрия, калия, лития, магния, кальция, аммония, но только в средних концентрациях. В высоких концентрациях большая часть этих солей горчит.

Ощущение кислого вызывают свободные водородные ионы кислот и кислых солей.

7.2.2. Восприятие вкусовых стимулов человеком

Эмоциональные компоненты вкусовых ощущений у разных людей сильно различаются. Вместе с тем они неодинаковы и у одного и того же человека в разных функциональных состояниях.

Чувствительность к пищевым веществам повышается при голоде и понижается при насыщении и эмоциях. Например, у студентов перед экзаменом повышается не только абсолютный порог вкусовой чувствительности, но и порог различения как разных концентраций одного и того же вещества, так и разных вкусовых агентов. Беременность, стоматит, глоссит, гастрит понижают и даже извращают вкусовую чувствительность. Под действием кокаина постепенно утрачиваются все типичные вкусовые ощущения, причем в определенной последовательности: сначала пропадает способность воспринимать горечи, затем сладости, соль и, наконец, кислоту. Белок, содержащийся в плодах *Synsepalium dulcificum* (растения из Западной Африки), изменяет кислый вкус на сладкий (например, лимон ощущается как апельсин). Гимнемат калия выключает чувствительность только к сладким веществам. С возрастом вкусовая чувствительность притупляется. Такой же эффект оказывают курение и увлечение напитками с высоким содержанием кофеина.

Наиболее характерные расстройства вкуса следующие:

- агевзия (потеря вкусовой чувствительности);
- гипогевзия (понижение вкусовой чувствительности);
- дисгевзия (расстройство тонкого анализа вкусовых веществ);
- вкусовые галлюцинации (возникновение ощущения вкуса при отсутствии в ротовой полости вкусовых агентов);
- вкусовая агнозия (человек ощущает, но не опознает вкус).

Из сказанного следуют правила определения вкусовых порогов: натощак, в бодром расположении духа, отражающем хорошее функциональное состояние. Испытуемый (или пациент клиники) набирает в рот несколько миллилитров раствора тестирующего вкусового агента и сообщает исследователю (или врачу) о

своих ощущениях. Довольно редко для объективности этой процедуры используется электроэнцефалография.

В оценке абсолютных порогов вкусовой чувствительности принято различать *порог неопределенного вкусового ощущения* (испытываемый говорит, что ощущает какой-то вкус, но не может определить его качество) и *порог восприятия* (испытываемый осознает определенный вкус и правильно его называет).

Для вкусовой сенсорной системы характерен *эффект насыщения* — по достижении определенной концентрации вкусового агента у человека возникает максимальное ощущение его вкуса, которое не усиливается при дальнейшем повышении концентрации. Такие ощущения максимально сладкого, соленого, кислого и горького вкусов вызывают соответственно 20%-й раствор сахарозы, 10%-й раствор хлорида натрия, 0,2%-й раствор соляной кислоты, 0,1%-й раствор сульфата хинина.

Кроме того, принято определять *дифференциальные пороги* (пороги различения разных концентраций элементов). Они минимальны в диапазоне средних концентраций вкусовых веществ.

У разных вкусовых агентов сильно различается так называемый *пороговый контраст*, представляющий собой отношение прибавки (или уменьшения) концентрации тестируемого вещества к его исходной концентрации, чтобы у испытуемого появилось ощущение изменения силы ощущения.

Диапазон различаемых вкусовых ощущений по силе невелик (примерно два порядка), о чем свидетельствует величина показателя степени в функции Стивенса: $\Psi = k(C - C_0)^n$, где Ψ — характеристика силы вкусового ощущения, C — концентрация тестируемого раствора, C_0 — его пороговая концентрация, n — показатель степени. Для обоняния $n = 0,4 - 0,6$, а для вкуса $n = 1$, что свидетельствует о невысокой дифференциальной чувствительности обеих хемосенсорных систем, особенно вкусовой.

При всей условности сравнения обонятельной и вкусовой чувствительности можно сказать, что первая гораздо выше. Если для восприятия запаха меркаптана достаточно, чтобы в 1 см³ воздушной смеси присутствовало всего 10—100 молекул одоранта, то для возникновения ощущения горечи во рту должен находиться раствор, в каждом 1 мл которого содержится не менее 10¹⁶ молекул горького агента.

При стимуляции вкусовых рецепторов химическими веществами возникают не только ощущения, но и рефлекторные реакции (слюноотделительные, сосудодвигательные, дыхательные и др.), подсознательные «эмотивные состояния», вкусовые предпочтения при пищевом поведении. Наиболее низким порогом безусловных рефлексов, вызываемых воздействием химических агентов на вкусовые рецепторы, обладают слюноотделительные рефлекторные реакции. Для них пороговые концентрации всех типич-

Таблица 7.1. Абсолютные пороги восприятия человеком типичных вкусовых агентов

Элементарные вкусовые ощущения	Вещества	Пороговые концентрации, моль · л ⁻¹
Горький	Хинин сернокислый	0,000 008
	Никотин	0,000 016
Кислый	Кислота соляная	0,000 9
	Кислота лимонная	0,0023
Сладкий	Сахароза	0,01
	Глюкоза	0,08
	Сахарин	0,000 023
Соленый	Натрия хлорид	0,01
	Кальция хлорид	0,01

ных вкусовых агентов примерно такие же, как и для ощущений. Для неосознаваемых вкусовых предпочтений пороги ниже.

Абсолютные пороги восприятия вкусовых веществ человеком представлены в табл. 7.1.

Вкусовой анализатор обладает более продолжительной *адаптацией*, чем другие сенсорные системы. Ее продолжительность пропорциональна концентрации вкусового агента. Адаптация к сладостям и соли развивается быстрее, чем к горечам и кислотам.

При смешении разных веществ возникает *вкусовой контраст*. Он проявляется в том, что при адаптации к одному агенту изменяется вкусовая чувствительность к другим. Так, адаптация к горечам обостряет чувствительность к веществам, обладающим кислым и соленым вкусом, адаптация к соли усиливает ощущение сладкого, а адаптация к сладким веществам обостряет восприятие кислых продуктов.

Вместе с тем при смешении веществ, обладающих различными вкусами, может появиться новое вкусовое ощущение, совершенно не похожее на вкус любого из компонентов смеси.

7.2.3. Функциональная анатомия рецепторного органа вкуса

Вкусовые почки. Периферической частью вкусовой сенсорной системы (вкусового анализатора) служит так называемый *рецепторный орган вкуса*. Он имеет несколько названий: вкусовая почка, вкусовая рюмка, вкусовая луковица. Анатомическая номенклатура рекомендует последнее из них, но в данном учебнике будет применяться первое. *Вкусовые почки* были открыты в 1868 г.

К. Ловеном и Г. Швальбе. Долгое время считалось, будто клеточные элементы вкусовой почки служат «пассивным остовом» для нервных волокон, которым приписывалась роль вкусовых рецепторов. Одним из главных противников этого мнения был основоположник казанской нейрогистологической школы К. А. Арншейн, поддержанный В. М. Бехтеревым и М. Д. Лавдовским.

Форма вкусовой почки различна у разных представителей животного мира: у земноводных — блюдцеобразная (рис. 7.9; 7.10), у млекопитающих имеет форму эллипсоида и похожа на апельсин (рис. 7.11), среди «долек» которого присутствуют рецепторные и опорные клетки.

В свою очередь, вкусовые почки лежат в эпителии грибовидных, желобоватых и листовидных сосочков, представляющих собой выпячивания слизистой оболочки ротовой полости (на дорсальной и боковых поверхностях языка, мягкого нёба), надгортанника, передних отделов глотки и гортани. У человека половина всех вкусовых почек сосредоточена в *желобоватых сосочках*. Они находятся на корне языка в V-образной бороздке. Каждый такой

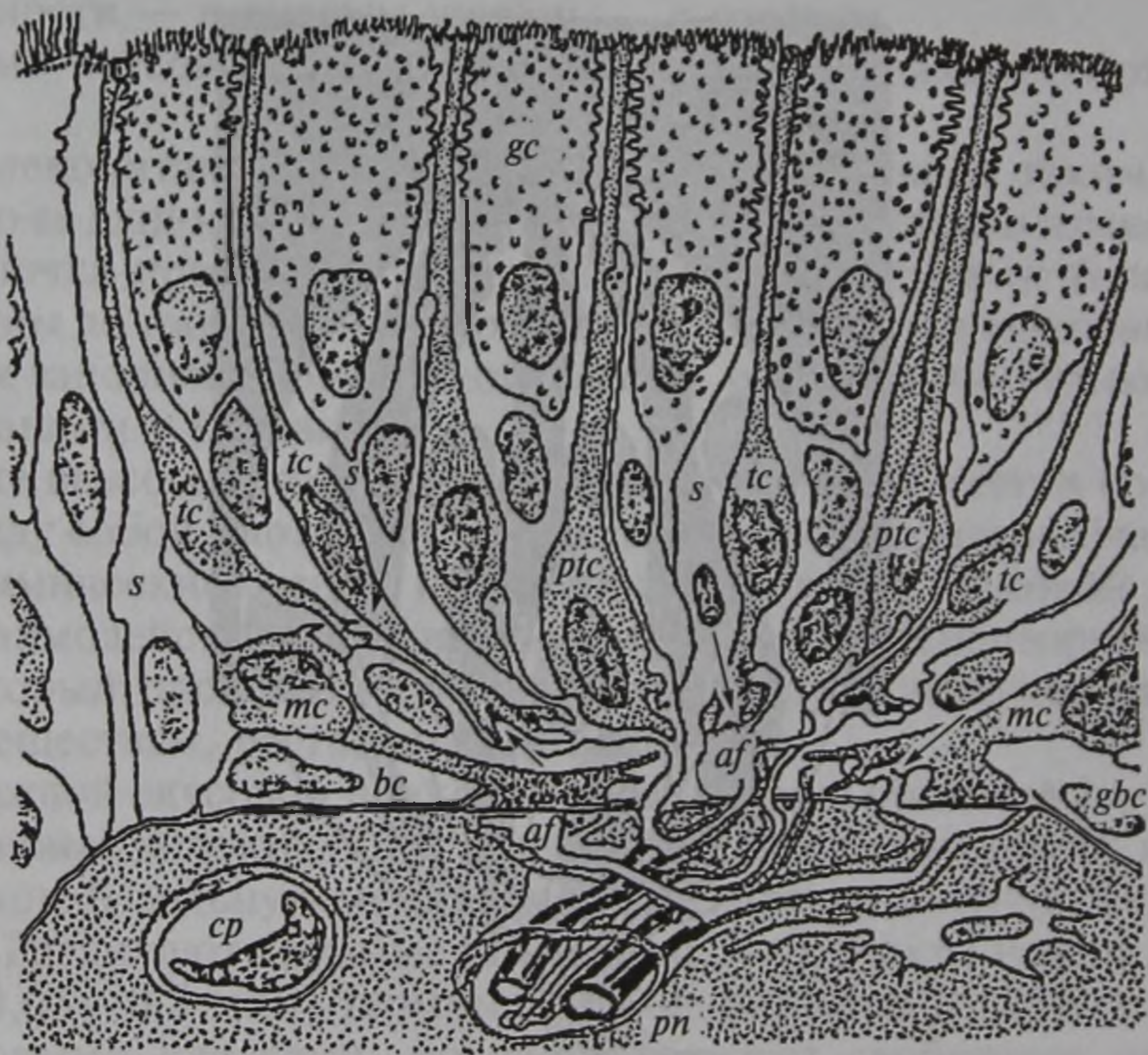


Рис. 7.9. Схема клеточной организации вкусовой почки лягушки (по During, Andress, 1976):

tc — вкусовые клетки; *ptc* — предвкусовые клетки; *s* — опорные клетки; *gc* — секретирующие опорные клетки; *mc* — клетки Меркеля; *bc* — базальные клетки; *gbc* — бокаловидные клетки; *af* — афферентные волокна; *pn* — периневрий; *cp* — кровеносный капилляр; стрелками указаны синапсы на вкусовых клетках

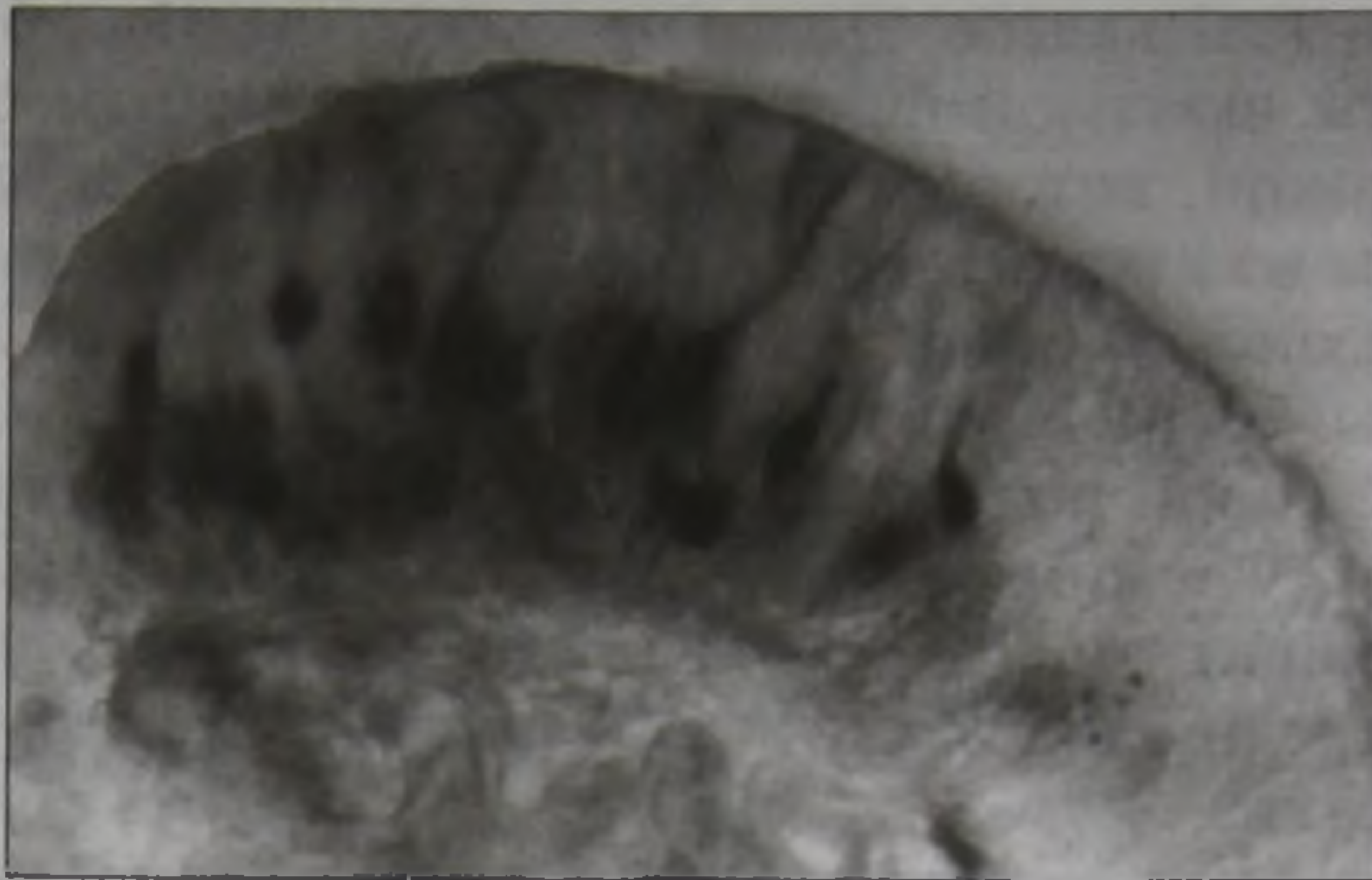


Рис. 7.10. Грибовидный сосочек языка лягушки (Прижизненное окрашивание метиленовым синим, $5 \cdot 10^{-3}$ моль, ионофорез. Витальный препарат. Об. 40, ок. 3, насадка 1,1).

Между контуром наружной поверхности грибовидного сосочка и базальной мембраной находится вкусовая почка, поперек которой расположены вкусовые клетки (с апикальными отростками). Под базальной мембраной — петля кровеносного капилляра



Рис. 7.11. Схема вкусовой почки млекопитающих.

Вкусовые клетки (темные) лежат между опорными (светлыми). Базолатеральные участки вкусовых клеток контактируют с чувствительными нервными волокнами

сосочек окружен ровиком, на дне которого находятся отверстия выводных протоков эбнеровских желез, секретирующих жидкий сок, в котором растворяются вкусовые агенты для лучшего взаимодействия с рецепторами. В языке человека примерно 10 (от 7 до 12) желобоватых сосочков, а в каждом из них около 250 вкусовых почек.

Грибовидные сосочки расположены в передних 2/3 языка, они мельче желобоватых (диаметр не более 1 мм и высота до 2 мм). У человека их количество не более 2 000. В 60 % грибовидных сосочков нет вкусовых почек, а в тех, где они присутствуют, их число неодинаково. *Листовидные сосочки* расположены на боковых поверхностях языка, ближе к его корню. Их много у кролика, а у человека очень мало, причем у взрослых людей они встречаются крайне редко.

Заметим, что по мере старения человек утрачивает часть вкусовых почек, число которых в цветущем возрасте достигает 10 тыс.

С топографией вкусовых сосочков отчасти коррелируют зоны преимущественной вкусовой чувствительности: кончик языка наиболее чувствителен к сладким и соленым веществам, боковые поверхности — к кислым, корень — к горечам.

У рыб вкусовые почки рассредоточены по всей поверхности тела.

У млекопитающих вкусовая почка расположена таким образом, что ее длинная ось перпендикулярна поверхности языка. Вкусовая почка простирается на всю толщу эпителия от базальной мембраны до свободной поверхности, где находится вкусовая пора, которая заполнена гомогенной массой, образованной гликозаминогликанами и белками.

Ниже вкусовой поры рецепторные и опорные клетки соединены между собой плотными контактами и десмосомами, благодаря чему химические агенты не проникают в глубь вкусовой почки. Они взаимодействуют с апикальным отростком рецепторной клетки, который проходит через вкусовую пору и доступен химическим веществам, растворенным в слюне.

К каждой вкусовой почке подходят тонкие (диаметр 1 — 6 мкм) миелиновые волокна. Они разветвляются на терминали, пронизывающие базальную мембрану, и оказываются внутри вкусовой почки. Различают крупные (диаметр 0,5 — 1,0 мкм) и мелкие (диаметр 0,05 — 0,5 мкм) терминали. Большинство их контактирует с вкусовыми клетками, но часть образует свободные нервные окончания. Существует мнение, что они представляют собой рецепторные аппараты высокопороговой афферентной системы, обеспечивающей реакцию на раздражающие агенты, например на перец. Очевидно, ощущение жгучего вкуса перца формируется на основе сигналов не от вкусовых клеток, а от свободных нервных окончаний, часть которых сосредоточена внутри вкусо-

вых почек. Рецептор «жгучести» (VR 1) принадлежит рецепторному семейству ваниллоидов и локализован в мембране С-волокон, являющихся дендритами нейронов Гассерова узла и спинальных ганглиев. При его стимуляции может ощущаться не только жжение, но и боль.

Большая часть нервных терминалей, проникших во вкусовую почку, взаимодействует с рецепторными клетками. С одной такой клеткой контактирует от 12 до 30 терминалей, причем среди них больше эфферентных, чем афферентных. Первые регулируют созревание вкусовых клеток, включая молекулярные механизмы трансдукции, а также уровень вкусовой чувствительности, а вторые служат проводниками сигналов от рецепторов в центральную нервную систему.

Таким образом, рецепторный орган вкуса является как источником информации, поступающей в мозг, так и объектом его регулирования. Благодаря этому вкусовая почка представляет собой динамическую непрерывно обновляющуюся структуру, элементы которой зарождаются, вызревают, совершенствуются в осуществлении рецепторной функции, подвергаются инволюции и отмирают. Все это происходит с каждой рецепторной клеткой вкусовой почки за 10—12 сут.

Вкусовые клетки. Рецепторные (вкусовые) клетки образуют низкопороговую афферентную систему вкусового анализатора и составляют примерно 10 % клеточного состава вкусовой почки. В ней еще меньше базальных клеток, а большая часть приходится на опорные клетки. Предполагают, что многие из них представляют собой «несозревшие» рецепторные, т.е. промежуточную форму развития вкусовых клеток, срок жизни которых составляет 250 ± 50 ч. Непрерывное обновление рецепторных клеток управляется центральной нервной системой. При денервации языка новые рецепторные клетки не образуются и по мере отмирания старых животное лишается вкусовой рецепции.

В эпителиальных клетках, расположенных на периферии вкусовой почки, происходит непрерывно митотическое деление. Образующиеся клетки движутся к ее центру со средней скоростью порядка $10 \text{ нм} \cdot \text{мин}^{-1}$. Процесс обновления клеточного состава вкусовой почки сопровождается утратой синаптических контактов отмирающими рецепторными клетками с подходящими к ним нервными волокнами и образованием с этими же волокнами новых синапсов молодыми (созревающими) вкусовыми клетками.

Каждая из них в течение короткой жизни не обладает фиксированными параметрами хемочувствительности. В каждой клетке механизмы рецепции разных вкусовых стимулов развиваются в определенной последовательности.

Длина вкусовой клетки от 15 до 25 мкм, толщина вдвое меньше. От апикального полюса к поверхности вкусовой почки

(у млекопитающих — к вкусовой поре) устремляется *апикальный отросток*. Некоторые клетки имеют более одного такого отростка. В этом случае апикальный полюс увенчан конусообразной структурой, служащей своеобразным корнем одного и более отростков. Однако у большинства рецепторных клеток апикальный полюс постепенно вытягивается, истончается и переходит в единственный для клетки нитевидный отросток длиной от 30 до 60 мкм. Он увенчан *микровиллами*, которые, во-первых, увеличивают поверхность контакта рецептора со стимулом, а во-вторых, как предполагал Я.А. Винников (1979), способны совершать движения в направлении вкусового раздражителя. Это предположение было обосновано морфологическими исследованиями внутренней структуры микровилл, где обнаружены упорядоченные системы микротрубочек и фибрилл. Заметим, однако, что до сих пор зарегистрировать подвижность вкусовых микровилл не удалось.

Клетки вкусовой почки обладают весьма интенсивным метаболизмом, причем наибольшей энзиматической активностью и содержанием митохондрий отличаются апикальный и базальный участки рецепторных клеток. Вместе с тем уровень метаболических процессов разных вкусовых клеток в одной и той же вкусовой почке далеко не одинаков, что отражается в различиях их восстановительных потенциалов, индикатором которых служил в наших опытах метиленовый синий.

Главными признаками идентификации клеток служат, с одной стороны, рецепторный контакт с содержимым ротовой полости (посредством апикального отростка), а с другой — существование синапсов с терминалями афферентных волокон. *Синапсы* сосредоточены в области базального полюса вкусовой клетки. Как уже говорилось, их большая часть обеспечивает эфферентный контроль, осуществляя так называемые трофические влияния центральной нервной системы на развитие, метаболизм и чувствительность рецепторных клеток.

Вместе с тем базальный полюс вкусовой клетки содержит типичные элементы пресинаптической ультраструктуры — гранулы и везикулы диаметром от 40 до 60 нм. На одной рецепторной клетке находится от 1 до 6 таких пресинаптических участков, каждый из которых контактирует с чувствительными нервными волокнами. Предполагается, что медиатором в таких (афферентных) синапсах вкусовой клетки служит либо ацетилхолин, либо серотонин, либо норадреналин, либо пептиды (например, субстанция П). Именно эти синапсы обеспечивают передачу информации о свойствах химических (вкусовых) веществ из ротовой полости в центральную нервную систему. Следовательно, вкусовые рецепторы по структуре и механизму трансдукции относятся ко *вторично чувствующим*.

7.2.4. Механизмы вкусовой трансдукции

Механизмы вкусовой трансдукции пытались объяснить с позиций унитарной адсорбционной теории вкуса. Однако во вкусовых клетках до сих пор выявлены мембранные рецепторы только для сладких веществ, горечей и глутамата. Методом молекулярного клонирования получен специфический для вкусовых клеток G-белок, одна из субъединиц которого (α -гастдуцин) оказалась сходной с α -трансдуцином, выявленным в фоторецепторах.

Механизм трансдукции *сладкого стимула* представляется следующим образом (рис. 7.12). Вкусовой агент связывается со сладкочувствительным мембранным рецептором на апикальном отростке вкусовой клетки. Семейство сладкочувствительных мембранных рецепторов обозначают символом *T1R*. Каждый из них имеет 7 трансмембранных доменов, длинный внеклеточный аминокислотный терминальный участок, с которым могут связываться сладкие агенты, и сопряжен с α -гастдуцином. Различают три разновидности сладкочувствительного рецептора: *T1R1*, *T1R2*, *T1R3*, для каждой из которых выявлен свой ген.

Восприятие естественных сладких веществ осуществляется благодаря совместному функционированию *T1R2* и *T1R3*, а детекция глутамата и искусственных сахаров нуждается во взаимодействии *T1R1* и *T1R3*. Следовательно, периферическое распознавание сладких стимулов осуществляют *рецепторные димеры*.

Мышь, утратившая димер *T1R2* и *T1R3*, реагирует на сахара только в высокой концентрации (по-видимому, за счет осморцепции, как в каротидном тельце) и не различает оттенки вкусов разных сладостей. Вместе с тем интактная мышь не реагирует на аспарат как на сладкое вещество, тогда как для человека он является сладким стимулом. Однако при замене гена *T1R2* мыши на аналогичный ген человека она начинает реагировать на аспарат так же, как человек. У кошки выявлены микроделеции в кодирующей последовательности гена *T1R2*, что, как полагают, приводит к отсутствию у нее этого рецептора, чем объясняют безразличное отношение кошек к сладкой пище. Основываясь на таких генетических экспериментах, некоторые ученые предлагают для борьбы с лишним весом блокировать у человека образование *T1R2*, что должно приводить к ограничению стремления к сладкой пище.

Изучение димеров сладкочувствительных рецепторов привело к выводу о том, что у *T1R2* аминокислотный терминальный домен, лежащий за пределами плазмалеммы апикального отростка вкусовой клетки, связывается с любыми сахарами, а трансмембранные карбоксилтерминальные домены *T1R3* и *T1R2* — соответственно с искусственными сахарами и α -гастдуцином.

Рецепторный димер *T1R1* и *T1R3* является сенсором глутамата и других стимулов, обладающих вкусом «умами». У мыши срод-

ство этого димера к веществам со вкусом «умами» примерно одинаково, а у человека оно на порядок выше, чем к другим аминокислотам.

Благодаря адсорбционному взаимодействию сладких веществ со сладкочувствительными мембранными белками изменяется конформация мембранного рецепторного димера, что обеспечивает его реакцию с G-белком (α -гастдуцином). Вследствие этого активируется аденилатциклаза, катализирующая превращение АТФ в цАМФ, который, в свою очередь, активирует протеинкиназу А, а она блокирует калиевые каналы в плазмалемме вкусовой клетки, за счет чего мембрана деполяризуется. Деполяризационный сдвиг мембранного потенциала на апикальном полюсе вкусовой клетки является *рецепторным потенциалом*. Он распространяется электротонически (с декрементом) к базальному полюсу рецепторной клетки, где инициирует синаптическую передачу на терминали чувствительных волокон барабанной струны. В этих волокнах генерируются потенциалы действия, в *паттернах* которых закодирована информация о свойствах вкусового агента, поступающая в мозг.

По аналогии с рецепцией сладких веществ пытаются рассматривать трансдукцию других типичных вкусовых агентов. Однако трансгенные мыши, лишенные гена α -гастдуцина, могли ощущать соленые и кислые вещества, но не реагировали на сладости и горечи.

Восприятие веществ, вызывающих у человека ощущение *горького вкуса*, происходит благодаря мембранным рецепторам, обозначенным символом $T2R$, которые генетически не родственны семейству $T1R$. Выявлено 25 генов $T2R$ у людей и 35 — у крыс и мышей. Большинство этих генов образует крупные кластеры, что

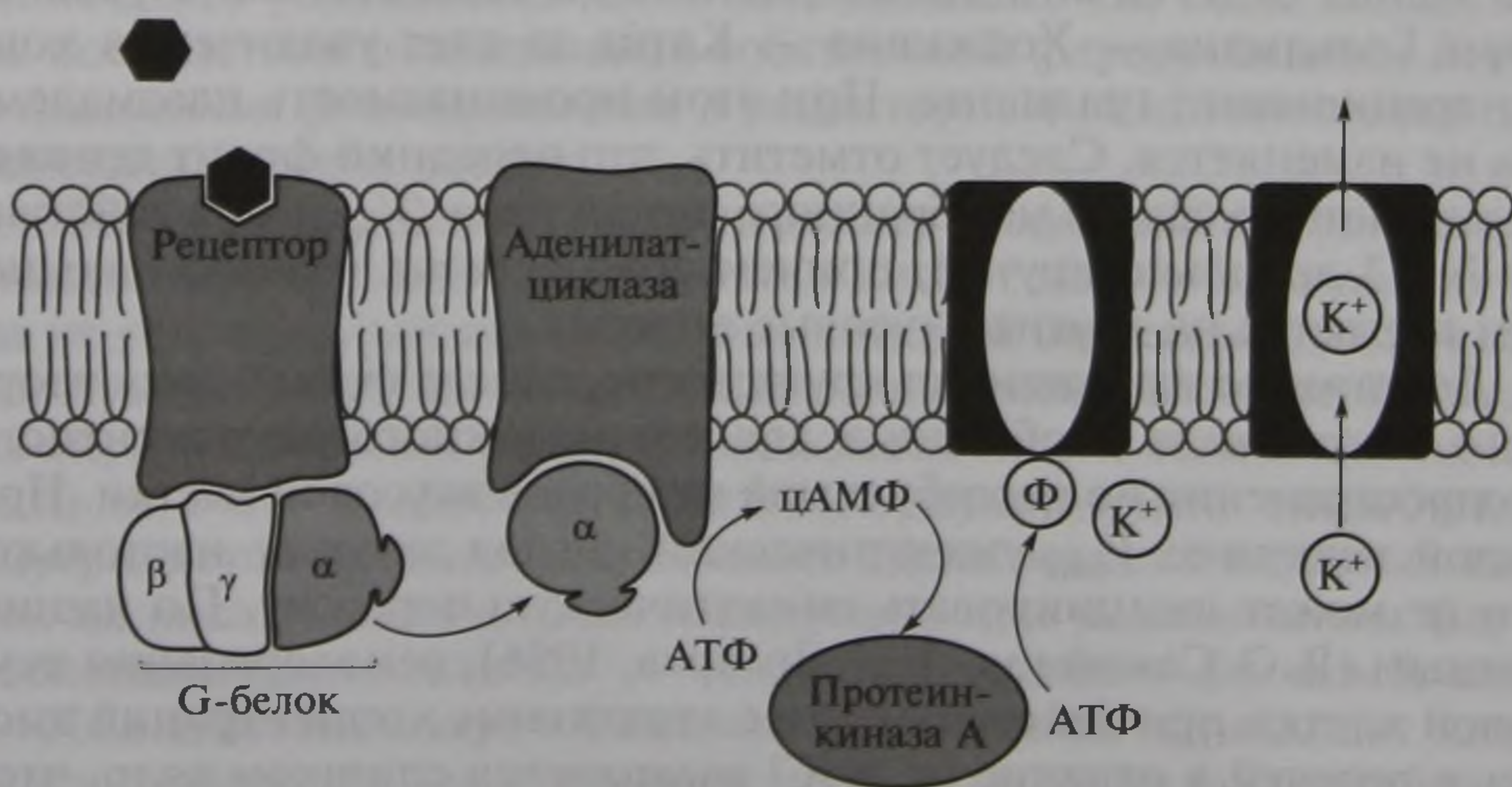


Рис. 7.12. Механизм трансдукции веществ, обладающих сладким вкусом

свидетельствует об их экспансии. *T2R* родственны феромоновым (*V1R*) рецепторам млекопитающих.

Разновидности *T2R* обеспечивают селективное распознавание различных горечей. Так, *mT2R5* связывается с циклогексимидом, *hT2R16* — с β -глюкопиранозидами, *hT2R14* — с пикротоксинами, *hT2R38* — с фенилтиокарбамидом. В каждой вкусовой клетке экспрессируется множество разновидностей *T2R*, но за счет более высокой аффинности одной из них к тому или иному горькому стимулу данная рецепторная клетка реагирует преимущественно на один тип горечи.

Вместе с тем вещества, вызывающие у человека ощущение горького вкуса, могут действовать на внутриклеточные сигнальные системы вкусовой клетки, минуя мембранные рецепторы. Большинство горечей липофильны, благодаря чему способны легко преодолевать плазмалемму. Очевидно, поэтому степень горькости того или иного агента коррелирует с его липофильностью. Проникнув во вкусовую клетку, горечь может действовать на внутриклеточные сигнальные системы. Доказано, что многие горькие агенты ингибируют фосфодиэстеразу и тем самым активируют систему цАМФ, резко усиливая катаболические процессы во вкусовой клетке. По-видимому, механизмы трансдукции горьких агентов в ней неоднородны.

Согласно *теории гетерогенности хеморецепции*, трансдукция химических стимулов, вызывающих основные (типичные) вкусовые ощущения, происходит за счет различных (неоднородных) физико-химических процессов.

При исследовании рецепции реакций вкусовых клеток на *хлорид натрия* было установлено, что если его концентрация на поверхности вкусовых клеток достигает пороговой величины ($10 \text{ ммоль} \cdot \text{л}^{-1}$), то они деполяризуются в соответствии с уравнением Гольдмана — Ходжкина — Катца за счет увеличения концентрационного градиента. При этом проницаемость плазмалеммы не изменяется. Следует отметить, что передний фронт деполяризационного сдвига мембранного потенциала (\dot{V}_{max}) под действием NaCl довольно крутой, причем его крутизна гораздо больше, чем в ответах на другие вкусовые агенты.

Достаточно выраженная крутизна переднего фронта рецепторного потенциала необходима для его надежного декрементного распространения по невозбудимой мембране вкусовой клетки. При малой величине \dot{V}_{max} электрический сигнал затухает настолько, что не может инициировать синаптическую передачу. По нашим данным (В. О. Самойлов, А. Н. Лотарев, 1986), деполяризация вкусовой клетки при действии на нее адекватных концентраций кислот и горечей в отличие от NaCl развивается слишком вяло, чтобы ее можно было считать рецепторным потенциалом. По нашему мнению, только в рецепции поваренной соли деполяризацион-

ный сдвиг мембранного потенциала может выполнять миссию рецепторного потенциала (в функциональном смысле этого термина). Его роль заключается в том, чтобы деполяризовать пресинаптическую мембрану и открыть в ней кальциевые каналы, благодаря чему Ca^{2+} входит из интерстиция в цитозоль вкусовой клетки и обеспечивает пиноцитоз медиатора.

Кислоты в высоких концентрациях могут сдвигать мембранный потенциал вкусовой клетки по тому же механизму, что и NaCl . Однако при более высоком рН он не может обеспечить рецепцию кислых веществ. С давних пор известно, что присутствие в ротовой полости слюны понижает порог реагирования вкусовых рецепторов на кислоту. Оказалось, что аналогичный эффект обуславливает раствор бикарбоната во рту. Эффект повышения вкусовой чувствительности к кислым агентам в присутствии слюны и раствора бикарбоната устраняется после аппликации на язык ингибиторов карбоангидразы — фермента, катализирующего реакцию гидратации CO_2 . Гистохимическое изучение вкусовых клеток земноводных и млекопитающих выявило в них высокое содержание карбоангидразы.

Совокупность приведенных фактов привела к выводу о том, что *кислые агенты*, попав в ротовую полость, вступают в реакцию с бикарбонатами, входящими в состав слюны. Продукт реакции — диоксид углерода, который легко проникает через плазмалемму вкусовой клетки, где гидратируется. Благодаря карбоангидразе реакция образования H_2CO_3 протекает в цитозоле вкусовой клетки менее чем за 10 мс. Синтезированная угольная кислота диссоциирует на H^+ и HCO_3^- . Ион водорода вмешивается в метаболизм рецепторной клетки, создавая эффект кратковременной гипоксии за счет избытка субстратов биологического окисления. Вследствие этого усиливается клеточное дыхание, что было обнаружено посредством исследования собственной флуоресценции *НАДН* и *окисленных флавопротеидов* в рецепторном эпителии языка при действии на него кислот.

Инициация синаптической передачи с вкусовой клетки на чувствительное волокно при рецепции кислот может быть обеспечена не рецепторным потенциалом, который открывает каналы для поступления Ca^{2+} из интерстиция, а выделением ионов кальция из внутриклеточных депо (эндоплазматической сети и митохондрий) за счет ослабления кальцийаккумулирующей способности внутриклеточных мембран. Именно такая реакция вкусовых клеток на кислые агенты была обнаружена при исследовании флуоресценции комплекса Ca^{2+} — хлортетрациклин — биомембрана.

Под действием *горечей* во вкусовых клетках происходят качественно такие же изменения клеточного дыхания и кальцийаккумулирующей способности внутриклеточных мембран, как и при рецепции кислых агентов. К таким выводам пришли в результате

прижизненной флуориметрии вкусовых клеток. Вместе с тем механизм воздействия горечей на клеточное дыхание и метаболизм кальция оказался иной, чем у кислот. Вещества с горьким вкусом являются ингибиторами *фосфодиэстеразы* — фермента, уменьшающего содержание в клетке цАМФ за счет превращения его в нециклический АМФ. Ингибирование фосфодиэстеразы дает такой же результат, как и активация аденилатциклазы, — повышение содержания цАМФ. Активация аденилатциклазы во вкусовой клетке под действием горечей, по-видимому, происходит за счет реакции *T2R* с α -гастдуцином (см. выше).

В свою очередь, цАМФ активирует протеинкиназы, обеспечивающие перенос фосфатных групп на различные вещества, которые благодаря фосфорилированию приобретают высокую реакционную способность. В клетке резко усиливаются катаболические процессы, приводящие к повышению содержания субстратов биологического окисления. Клеточное дыхание кратковременно, но резко усиливается, что и обнаруживается в ходе прижизненной флуориметрии НАДН и окисленных флавопротеидов в рецепторном эпителии языка. Повышение содержания Ca^{2+} в пресинаптической области вкусовой клетки может обеспечиваться не деполяризацией мембраны за счет декрементного распространения рецепторного потенциала, а выходом ионов кальция из внутриклеточных депо благодаря ослаблению кальцийаккумулирующей способности мембран, что также удалось установить посредством флуориметрического анализа.

Фосфодиэстераза содержится в цитозоле. Для воздействия на нее горечам необходимо проникать внутрь вкусовой клетки. Для подавляющего большинства горьких агентов это удастся легко в силу их липофильности. Однако есть и гидрофильные горечи. Их детекцию могут обеспечивать семейство мембранных рецепторов *T2R* и небольшая мембранная фракция фосфодиэстеразы, обнаруженная во вкусовых клетках Р.А. Певзнер и Н.А. Тихоновой (1980) в лаборатории Я.А. Винникова. Наличие мембранной фракции фосфодиэстеразы — характерная особенность вкусовых рецепторов.

Сладкие вещества рецептируются посредством рецепторных димеров семейства *T1R* (см. рис. 7.12).

Таким образом, трансдукция качественно различных вкусовых агентов (соленых, кислых, горьких, сладких) осуществляется посредством разнообразных физико-химических процессов. Вместе с тем механизмы восприятия одних и тех же веществ разными хеморецепторами (вкусовыми, каротидными, медуллярными, тканевыми) одинаковы за исключением рецепции веществ, обладающих сладким вкусом. Адсорбционный механизм сахаров присущ вкусовым клеткам и отсутствует в интероцепторах. Они реагируют на глюкозу как осморецепторы.

По-видимому, разнообразные механизмы хеморецепции формируются в развивающейся вкусовой клетке неодновременно. Косвенным аргументом в пользу такого предположения служат данные об электрических реакциях вкусовых клеток на NaCl, кислоту, горечь и сахар. На поваренную соль реагируют все вкусовые клетки, на кислоту — 90 %, на горький и сладкий агенты — 60—70 %. Можно полагать, что весьма примитивным механизмом рецепции NaCl вкусовая клетка обладает, едва зародившись, тогда как активность карбоангидразы достигает необходимого уровня чуть позже, а система цАМФ, рецепторные белки, сопряженные с ними G-белки и вторичные мессенджеры нуждаются в еще большем времени для своего развития в течение тех 250 ± 50 часов, которые живет вкусовая клетка.

Такая особенность онтогенеза вкусовой рецепции — важный аргумент, подтверждающий теорию гетерогенности хемосенсорных систем.

7.2.5. Центральные механизмы вкусовой рецепции

От хеморецепторов, расположенных в передних 2/3 языка, сигналы поступают в ЦНС по афферентным волокнам, входящим в состав *язычного нерва*. Большую часть его волокон составляют дендриты нейронов Гассерова узла, принадлежащие системе тройничного нерва. Они обеспечивают тактильную, температурную, болевую, но не вкусовую чувствительность языка.

Сигналы от хеморецепторов проводят волокна так называемой *барабанной струны*, отходящие от языка в составе язычного нерва, причем хемосенсорные терминалы принадлежат дендритам нейронов не Гассерова, а *коленчатого ганглия*. Их центральные отростки образуют так называемый Врисбергов нерв (его называют XIII парой черепно-мозговых нервов) и следуют к нейронам *ядра одиночного пучка* (*nucleus tractus solitarii*), где происходит синаптическая передача на следующий нейрон (нейрон II порядка) вкусовой сенсорной системы. Это место считается *первичным переключающим реле* для афферентной импульсации от вкусовых рецепторов. К нему поступают сигналы и от вкусовых рецепторов задней половины и корня языка. Их проводят афферентные волокна *языкоглоточного и блуждающего нервов*. Они представляют собой дендриты и аксоны псевдоуниполярных нейронов *нижних узлов (ганглиев)* этих нервов.

Барабанная струна несет сигналы к ростральной части одиночного пучка, языкоглоточный нерв — к его средней, а блуждающий нерв — к каудальной части.

Импульсные ответы афферентных волокон, возбуждаемых генераторными потенциалами вкусовых рецепторных аппаратов,

называются «*вкусовым профилем*». У разных групп афферентов он вкусоспецифичен и обеспечивает кодирование качества вкусового стимула. Следовательно, информация о том, какой вкусовой стимул (соленый, кислый, горький или сладкий) присутствует в ротовой полости, содержится в пространственно-временном распределении потенциалов действия (*паттерне*). Иными словами, кодирование качества вкусового раздражителя осуществляется по принципу «*структуры ответа*». Вместе с тем есть данные о существовании модально-специфических вкусовых волокон, а это означает, что в кодировании качества вкусовой стимуляции принцип «структуры ответа» сочетается с принципом «*меченой линии*».

Кодирование силы вкусовых агентов определяется частотой импульсации в отдельных волокнах и числом одновременно возбужденных афферентов. Функциональная зависимость выходных сигналов от силы стимуляции рецепторов нелинейна. В определенном диапазоне она подчиняется логарифмическому закону.

После переключения в первичном вкусовом реле (на нейронах ядер одиночного пучка) сигналы о вкусовых стимулах следуют по аксонам этих нейронов. Аксоны имеют частичный перекрест в составе *медиальной петли* и достигают *зрительного бугра*. На нейронах вентральных таламических ядер (главным образом, *заднемедиального вентрального ядра*) происходит следующая синаптическая передача. Часть сигналов переключается в *мамиллярных телах*. Аксоны таламических нейронов проходят через *внутреннюю капсулу* и образуют синапсы главным образом на нервных клетках *латеральной части постцентральной извилины коры больших полушарий головного мозга* (в области представительства языка). Определенная часть вкусовых путей заканчивается в *гиппокампе*, *височной области коры* и *operculum Rolandi*.

Нейроны ядер одиночного пучка, зрительного бугра и коры больших полушарий, входящие в состав вкусовой сенсорной системы, полимодальны. Они отвечают как на химическую, так и на механическую и тепловую стимуляцию ротовой полости и языка. Сигналы от механо- и терморецепторов языка следуют в мозг по волокнам тройничного нерва.

В результате конвергенции на одни и те же нейроны разномодальных сигналов *вкусовые ощущения становятся комплексными*. Они отражают не только химические, но также механические и тепловые свойства содержимого ротовой полости. Поэтому на вкусовые ощущения сильно влияют температура и консистенция пищи.

Вместе с тем ряд нейронов вкусовой сенсорной системы реагирует на вещества с одним вкусовым качеством, причем количество нейронов с высокоспецифической вкусовой чувствительностью увеличивается от продолговатого мозга к коре больших полушарий.

Сочетание мультимодальных и мономодальных нейронов в центральной части вкусовой сенсорной системы служит еще одним свидетельством в пользу представления о кодировании качества вкусовых веществ по принципам и «структуры ответа», и «меченой линии».

Следует отметить, что разрушение корковых проекций вкусовой сенсорной системы слабо влияет на вкусовые ощущения.

Вкус — древнейшее чувство животных. Очевидно, он в значительной степени обеспечивается не самыми молодыми структурами головного мозга даже у человека.

7.3. Интероцептивная хемосенсорная система

Обратимся к интероцептивным хемосенсорным системам, которые реагируют на изменения химического состава внутренней среды организма.

7.3.1. Характеристика адекватных стимулов и реакций на них

Рассмотрим, например, комплекс рефлекторных реакций, возникающих с интероцепторов при нарушении энергетического баланса организма, когда расход свободной энергии преобладает над ее восполнением. Изменения химического состава внутренней среды как следствие этого состояния воспринимаются хеморецепторами, с которых возникают безусловные рефлексы, направленные на восстановление в тканях нормального баланса энергии. Среди них в первую очередь следует назвать дыхательные рефлексы, проявляющиеся в усилении внешнего дыхания, поскольку для компенсации затрат свободной энергии клетки нуждаются в усиленной доставке им кислорода. В результате усиления внешнего дыхания и легочного кровообращения повышаются темпы поступления кислорода в кровь.

Наряду с дыхательными и сосудодвигательными рефлексами рефлекторно сокращается селезенка, что приводит к увеличению количества эритроцитов в циркулирующей крови и тем самым способствует лучшему транспорту кислорода от легких к тканям. Безусловно-рефлекторные связи между интероцепторами и селезенкой осуществляются при участии мозгового вещества надпочечников, создающего под действием интероцептивных сигналов гипердреналемию (повышенное содержание в крови адреналина).

Вместе с влиянием на селезенку адреналин усиливает распад гликогена в печени, что приводит к гипергликемии. Эффективному извлечению тканями глюкозы из крови способствует повы-

шенная продукция инсулина, которая также регулируется рефлекторно при возбуждении интероцепторов.

При нарушении энергетического баланса организма возникают и другие интероцептивные безусловные рефлексы, а перечисленные реакции были экспериментально изучены выдающимся советским фармакологом С. В. Аничковым и его учениками (С. В. Аничков, М. Л. Беленький, 1962). Установленные ими факты были квалифицированы как открытие — одно из первых открытий, официально зарегистрированных в Советском Союзе. С. В. Аничков стал лауреатом Ленинской премии. В течение многих лет он исследовал функцию каротидного тельца — органа, в котором сосредоточены интероцепторы со специальными (глумусными) клетками. Именно в каротидном тельце лучше, чем в других органах, изучены механизмы химического анализа внутренней среды организма интероцепторами. Рассмотрим их в качестве примера.

7.3.2. Функциональная анатомия

Каротидное тельце млекопитающих расположено в развилке общей сонной артерии (рис. 7.13).

Хеморецепторы, сосредоточенные в этом органе, осуществляют проточный химический анализ артериальной крови, которая



Рис. 7.13. Каротидный клубочек сонной артерии кошки (микрофото, съемка на МФН-5, $\times 30$):

1 — каротидный клубочек; 2 — глоточная восходящая артерия; 3 — затылочная артерия; 4 — внутренняя сонная артерия; 5 — синусный нерв (нерв Геринга); Л — лигатура

течет по его капиллярам. В пространстве между капиллярами находятся специальные (гломусные) клетки, образующие синапсы с чувствительными нервными окончаниями. Следовательно, каротидные хеморецепторы относятся к вторичночувствующим, и не трудно подметить аналогию их с вкусовыми рецепторами. На эту аналогию первым обратил внимание Б. И. Лаврентьев (1944), который образно назвал каротидное тельце «органом вкуса крови».

7.3.3. Рецепторные механизмы

На рис. 7.14 схематически представлен механизм преобразования в каротидном хеморецепторе информации о химическом составе крови.

Генерация РП под действием *хлорида натрия* происходит при неизменяющейся ионной проницаемости плазмалеммы гломусной клетки. Эта деполяризация осуществляется за счет сдвига концентрационного градиента ионов натрия на мембране при возрастании концентрации хлорида натрия в плазме крови. Такая возможность прямо следует из уравнения Гольдмана — Ходжкина — Катца. В ответах на хлорид натрия выявлена логарифмическая зависимость амплитуды РП от концентрации стимула. Только под действием NaCl генерируется РП с крутым передним фронтом — необходимое условие надежного декрементного распространения потенциала по невозбудимой мембране.

Создается впечатление, будто деполяризационный сдвиг мембранного потенциала гломусной клетки выполняет функцию кодирования сигнала (химического раздражителя) только в ответах на хлорид натрия. Иными словами, только под действием этого стимула на плазмалемме гломусной клетки возникает рецепторный потенциал в настоящем значении (подлинном смысле) этого термина.

При воздействии *кислот* и *алкалоидов* деполяризация гломусной клетки развивается вяло, вследствие чего так называемый РП достигает амплитудного значения позже, чем возникают потенциалы действия в афферентных нервных волокнах, связанных синапсами с гломусными клетками.

В 1970-е годы установили, что кислоты и алкалоиды в отличие от хлорида натрия и сахаров вызывают в гломусных клетках очень быстрые сдвиги метаболизма. Их латентный период оказался короче, чем у генерации РП, и тем более потенциалов действия. Интенсивность метаболических реакций гломусных клеток имеет логарифмическую зависимость от концентрации H^+ -ионов и исследованных алкалоидов.

По-видимому, *кислоты*, проникая из крови в гломусные клетки, вмешиваются в их метаболизм. Особая роль при этом принад-

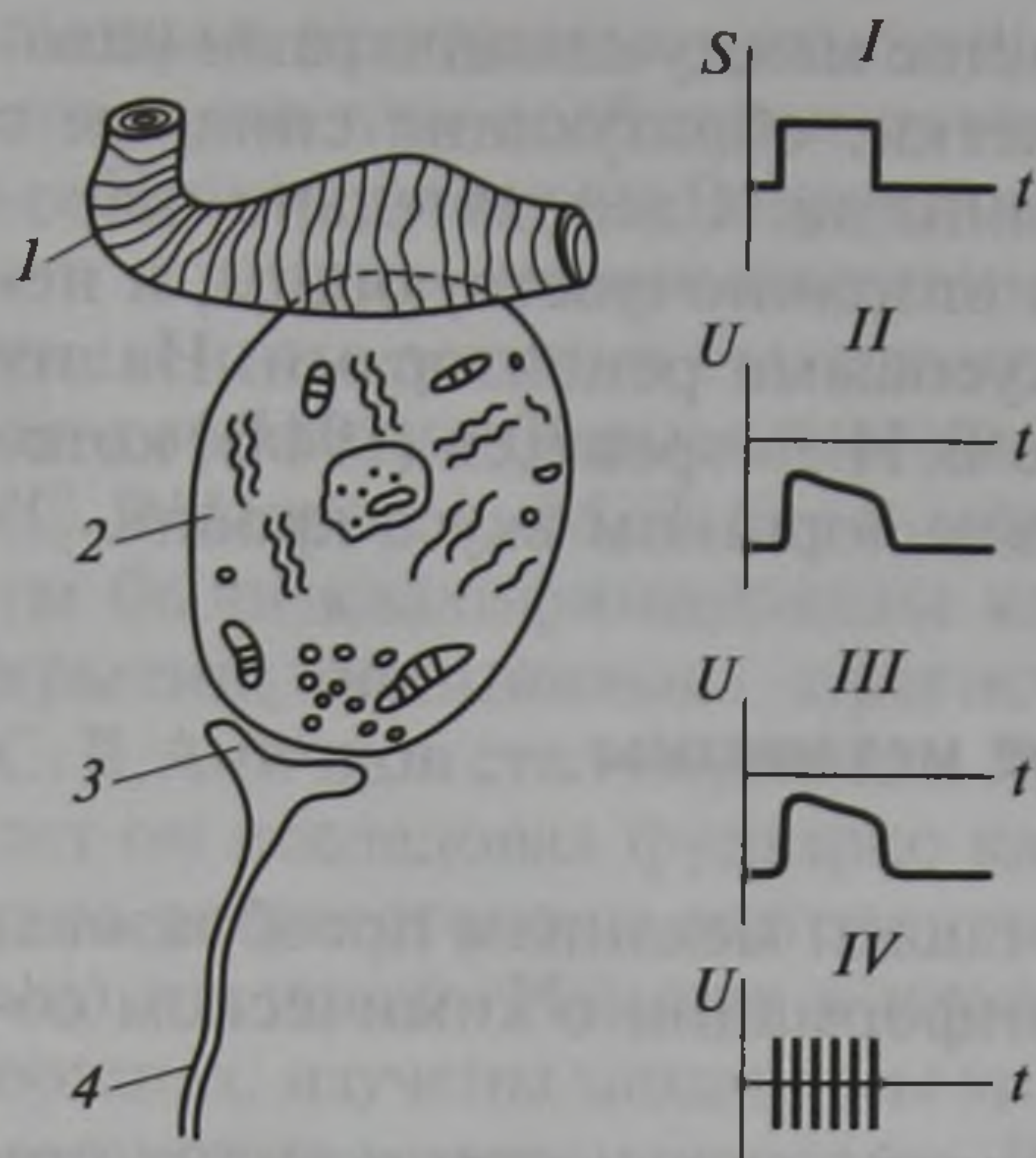


Рис. 7.14. Схема преобразования химического стимула в потенциалы действия каротидными хеморецепторами: *I* — действие стимула; *II* — рецепторный потенциал; *III* — генераторный потенциал; *IV* — потенциалы действия; *S* — стимул (химический агент); *U* — разность потенциалов; *t* — время; 1 — кровеносный капилляр; 2 — гломерульная клетка; 3 — чувствительное нервное окончание; 4 — афферентное волокно

лежит буферным системам крови и *карбоангидразе* гломерульных клеток. При закислении крови бикарбонатный буфер нейтрализует H^+ -ионы с образованием CO_2 . Это вещество в силу почти абсолютной неполярности легко проникает через клеточные мембраны. В течение нескольких миллисекунд CO_2 оказывается в цитозоле гломерульных клеток. Благодаря присутствию там карбоангидразы происходит быстрая гидратация диоксида углерода и образуется угольная кислота, диссоциирующая на H^+ и HCO_3^- .

Так водородные ионы проникают в гломерульные клетки, «переодевшись» в CO_2 , с тем, чтобы в их цитоплазме сбросить с себя эти «одежды» и вступить во внутриклеточные реакции, итогом которых будут усиление биологического окисления, мобилизация Ca^{2+} из клеточных депо и другие метаболические сдвиги. Накопление Ca^{2+} в базальном полюсе гломерульной клетки поблизости от чувствительного нервного окончания обеспечивает синаптическую передачу сигнала с рецепторной клетки на терминали афферентного волокна, которое проводит информацию о химической стимуляции каротидного рецептора в центральную нервную систему.

Алкалоиды в силу липофильности легко проникают через плазмалемму гломерульной клетки и в ее цитоплазме ингибируют *фосфодиэстеразу* — один из ключевых ферментов системы циклического аденозинмонофосфата (цАМФ). При угнетении фосфодиэстеразы содержание цАМФ в гломерульной клетке возрастает, что приводит к усилению в ней гликолиза, липолиза и других метаболических процессов. Образно говоря, гломерульную клетку охватывает «метаболическая буря», которая затихает столь же быстро, как и возникает. В ходе этих метаболических процессов кодируется информация о действии на рецепторные клетки алкалоидов. В синаптической передаче сигнала с гломерульной клетки на афферент-

ное волокно участвуют ионы кальция, освобождающиеся из внутриклеточных депо в области пресинапса при «метаболической буре». Ca^{2+} способствует выходу медиатора в синаптическую щель.

Природа медиатора пока не установлена. Наиболее вероятными кандидатами на эту роль являются катехоламины (прежде всего, допамин). Идентификация медиатора затрудняется тем, что гломусная клетка служит и источником сигналов о действии на нее химических агентов, и объектом управления центральной нервной системы. Поэтому на гломусной клетке присутствуют и афферентные, и эфферентные синапсы. Медиаторы эффекторных влияний также пока не идентифицированы. Среди них предположительно фигурирует ацетилхолин.

Возвращаясь к механизмам трансдукции разнообразных химических веществ в гломусных клетках, можно считать, что они имеют не единообразную, а разнородную физико-химическую природу. *Хлорид натрия* сдвигает мембранный потенциал рецепторной клетки за счет изменения концентрационного градиента ионов натрия (в соответствии с уравнением Гольдмана—Ходжкина—Катца). *Ионы водорода* проникают в гломусные клетки и на короткое время нарушают их метаболизм. *Алкалоиды* делают то же самое, но более сложным путем. Для *ацетилхолина* имеются специфические белки-рецепторы в плазмалемме не гломусных клеток, а нервных окончаний, сосредоточенных в каротидном теле. Так можно вкратце сформулировать теорию гетерогенности хеморецепции применительно к каротидной хемосенсорной системе. Аналогичные механизмы рецепции перечисленных выше классов химических веществ установлены во всех хемосенсорных системах организма.

Рецепторы со специальными клетками, в которых происходят описанные выше события, присутствуют не только в специализированных рецепторных органах (тельцах). Морфологи обнаружили их почти во всех тканях, причем эти клетки оказались весьма полиморфными (рис. 7.15). Многие из них обеспечивают не хеморецепцию, а другие виды чувствительности.

Специальные клетки рецепторных аппаратов долгое время считались вспомогательными элементами (опорой, остовом для нервных окончаний, за которыми признавалась функция рецепции). М. Д. Лавдовский (1887) одним из первых ученых высказал предположение, что присутствие специальных клеток придает рецепторным аппаратам *качественно новые свойства*. Основоположник казанской нейрогистологической школы К. А. Арнштейн (1893) связывал с ними избирательную чувствительность рецепторов к «специфическим агентам». В отношении интероцепторов это положение развивали Б. И. Лаврентьев, Н. Г. Колосов, Г. И. Забусов, А. П. Маслов. Они установили, что эволюция рецепторной функции связана с развитием специальных клеток, обеспечивающих

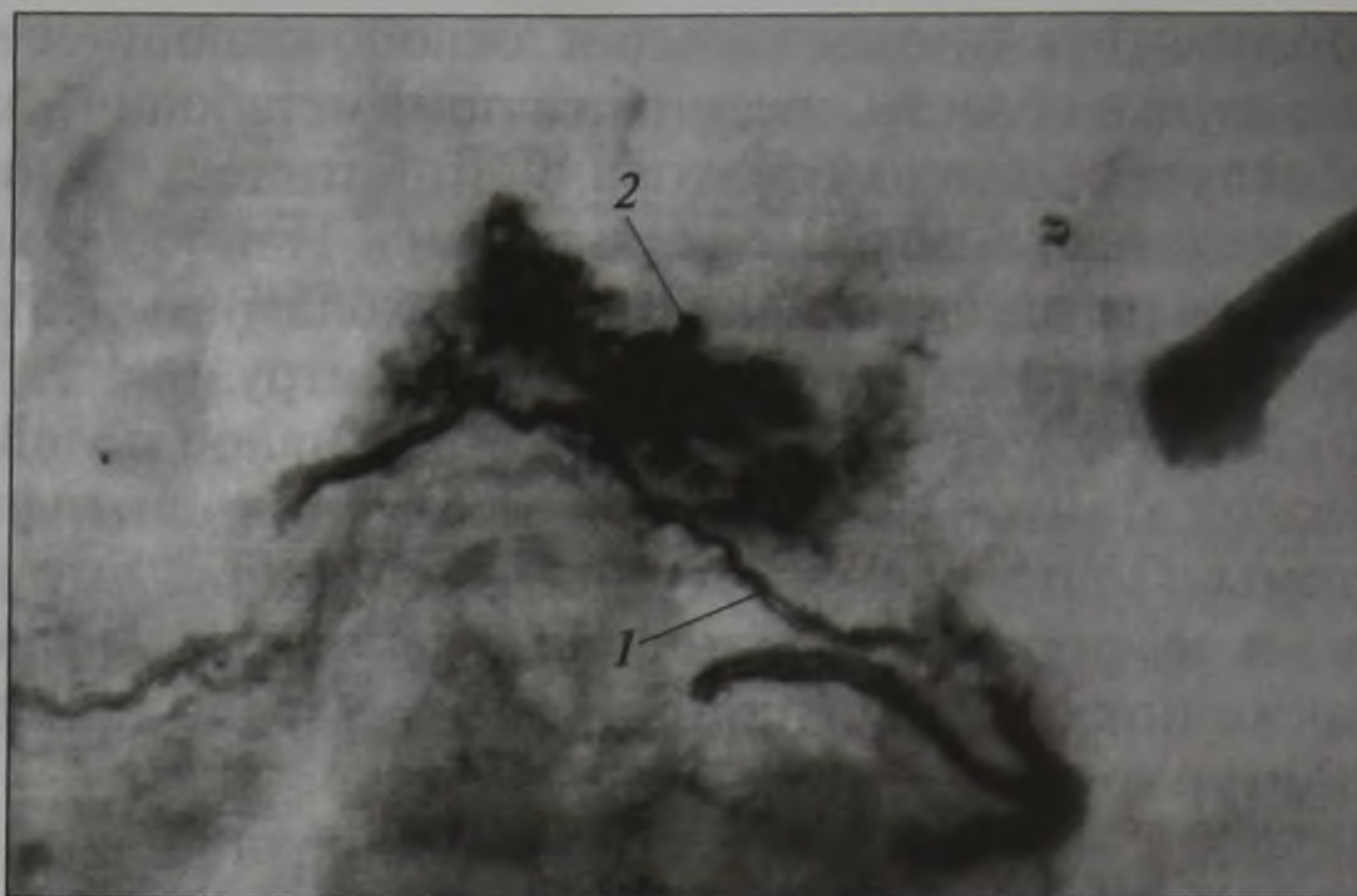


Рис. 7.15. Интероцепторы языка кошки (Цитохимическое выявление карбоангидразы по методике Курата в модификации Хаузлера. Микрофото, съемка на фотомикроскопе «Оптон-3». Об. 16, ок. 3, насадка 1,25).

Нервные волокна (1) погружены в «кисет», образованный специальными клетками (2), содержащими карбоангидразу — фермент, выполняющий важную функцию в рецепции кислотного стимула. Со специальных клеток осуществляется синаптическая передача сигнала на нервную терминаль

по сравнению со свободными нервными окончаниями «более высокую и избирательную чувствительность к адекватным раздражителям», т.е. функционирование низкопороговой афферентной системы интероцептивного анализатора.

7.3.4. Чувствительность интероцептивной сенсорной системы

За счет существования как свободных нервных окончаний, так и рецепторов со специальными клетками, любая интероцептивная зона обладает разнопороговыми афферентными системами. Предполагают, что при возбуждении высокопороговых интероцепторов (свободных нервных окончаний) возникают болевые ощущения, а также генерализованные вегетативные реакции. Низкопороговые афферентные системы служат для формирования более ограниченных и специализированных рефлекторных реакций (например, усиление гемопоза в костном мозге при повышении активности мононуклеарных фагоцитов). Важнейшая особенность низкопороговых афферентных систем интероцептивного анализатора — *отсутствие ощущений* при воздействии на них адекватных раздражителей.

Подобно другим рецепторным приборам, интероцепторы являются нелинейными преобразователями информации об интенсивности раздражителя. Для многих интероцептивных зон уста-

новлена логарифмическая зависимость величины афферентных ответов и рефлекторных реакций от концентрации химических стимулов. Например, так кодируют интенсивность стимуляции каротидные хеморецепторы.

Сейчас пересматривается бытовавшее прежде мнение о низкой чувствительности интероцептивного анализатора. Полагали, будто самой чувствительной хемосенсорной системой является обоняние, второе место отдавали вкусу, думая, что интерорецепция им сильно уступает. Сравнить разные хеморецепторы довольно сложно хотя бы потому, что им свойственны разные адекватные раздражители. Например, на кислоты обонятельные рецепторы реагируют слабо, вкусовые — лучше, но самая высокая чувствительность к кислотному стимулу у каротидных, тканевых и медуллярных хеморецепторов. Так, и каротидные хеморецепторы, и тканевые рецепторы кошки возбуждаются, когда рН крови снижается на 0,1. Никакие сенсорные системы не могут сравниться с каротидной по чувствительности к снижению напряжения кислорода. Перечень подобных примеров уже сейчас довольно велик. Словом, при внимательном рассмотрении этого вопроса выяснилось, что интероцептивный анализатор отнюдь не такой низкочувствительный, как считали прежде.

Нередко роль интероцептивной сигнализации ограничивают только участием в регуляции вегетативных функций. В связи с этим уместно вспомнить, что еще в 1864 г. в докторской диссертации «Хорея, ревматизм и эндокардит» и позднее в монографии «Учение о *tabes dorsalis*» (1867) И. Ф. Цион писал о существовании рефлекторных влияний с рецепторов внутренних органов на скелетные мышцы. В этом он усматривал механизм локомоторных расстройств при ряде внутренних болезней, например подергиваний скелетных мышц при глистных инвазиях. Кстати говоря, именно И. Ф. Цион в лаборатории К. Людвига открыл знаменитый депрессорный нерв и первым высказал мысль о саморегуляции кровяного давления при помощи рефлексов с механорецепторов дуги аорты. И. М. Сеченов утверждал, что «смутное валовое чувство общего благополучия» зависит прежде всего от сигналов, поступающих в мозг от внутренностей и мышц.

В сенсорной физиологии учение об интероцепции составляет особую главу, написанную преимущественно отечественными естествоиспытателями. Причина приоритета заключена, по-видимому, в том, что отечественная физиология развивалась в Военно-медицинской академии и российских университетах прежде всего в связи с потребностями клинической медицины, которая с давних пор ставила перед учеными проблему чувствительности внутренних органов. С. П. Боткин и И. М. Сеченов без обиняков провозгласили тезис о родстве органов чувств и рецепторных приборов всех органов и тканей. Эти парадоксальные для XIX в. идеи,

когда деятельность органов чувств считалась неотделимой от ощущений, развил И. П. Павлов. В 1894 г. он писал: «Все ткани богато снабжены рецепторами... Эти окончания необходимо представлять как крайне разнообразные, специфические, *подобно окончаниям нервов органов чувств*, приспособленное каждое к своему раздражителю механического, физического или химического характера образования».

Объединение закономерностей реагирования органов чувств с особенностями работы тканевых рецепторов явилось одной из важных предпосылок создания И. П. Павловым учения об анализаторах, в котором было преодолено мнение, будто обязательным атрибутом функционирования органов чувств служат специфические ощущения. Результатом аналитической деятельности могут быть также разнообразные рефлекторные акты, многие из которых не осознаются человеком, и «неосознаваемые эмотивные состояния». Открытие интероцептивных условных рефлексов укрепило позиции сторонников такого мнения. В конце 1930-х гг. Г. В. Гершуни доказал, что и работа органов чувств (в частности, слуха) может не осознаваться человеком, особенно при воздействии стимулов, подпороговых относительно ощущений, но пороговых и надпороговых относительно возбуждения рецепторов. В таком случае рецепторы служат источником безусловных рефлексов и подсознательных «эмотивных состояний».

Учение об интероцептивном анализаторе в том виде, как его разработали отечественные физиологи, принадлежавшие научной школе В. Н. Черниговского, не получило за рубежом всеобщего признания. Основные разногласия касаются вопроса о распространенности интероцепторов. Многие зарубежные ученые поддерживают мнение К. Гейманса (K. Neumans), будто интероцепторы сосредоточены только в отдельных участках тела человека (например, в каротидном синусе, в дуге аорты), а не во всех органах и тканях. Такому взгляду противоречат прежде всего данные морфологического изучения интероцепторов, обнаруженных повсеместно. При проведении же физиологических изысканий вначале казалось, будто тканевые хеморецепторы уступают в чувствительности рецепторам сосудистых хемосенсорных зон, в частности каротидным. Позднее было установлено, что сказанное справедливо только для некоторых раздражителей, например для снижения напряжения кислорода в крови. Для большинства стимулов чувствительность тканевых артериальных хеморецепторов примерно одинакова и, что важнее всего, есть раздражители, адекватные только для интероцепторов определенных органов, что связано с особенностями их метаболизма. Этот путь исследования интероцептивного анализатора — изучение специфичности интероцепторов разных органов и тканей — был указан И. П. Павловым, но исследователи встали на него совсем недавно. Успехи на указан-

ном пути важны не только для развития физиологии, но и для прогресса практической медицины.

7.3.5. Центральное представительство интероцептивной сенсорной системы

Сигналы с интероцепторов обеспечивают многообразные реакции организма, причем на основе разных регуляторных механизмов. Среди них обнаружены и аксон-рефлексы, и периферические рефлексы, замыкающиеся в пределах периферического ганглионарного аппарата, и, наконец, безусловные и условные рефлексы.

Первичным переключающим реле для афферентной импульсации, направляющейся с интероцепторов в центральную нервную систему, служат синапсы на нейронах чувствительных ядер как спинальных, так и черепно-мозговых нервов. Очевидно, в организме нет ни одного нерва, содержащего афферентные волокна, который не проводил бы сигналы от интероцепторов. Показано участие в их первичной обработке нейронов задних рогов спинного мозга с последующей передачей информации в таламус по спиноталамическому тракту. Вместе с тем многие внутренние органы имеют вагусную чувствительную иннервацию. Для интероцептивных волокон блуждающего нерва первичным переключающим реле служат нейроны солитарного тракта продолговатого мозга. Туда же стекается импульсация от интероцепторов, образованных афферентными терминалями языкоглоточного нерва (в том числе от каротидных хеморецепторов). Следует отметить, что это звено интероцептивного анализатора изучено слабо. По существу нет данных об особенностях переработки информации в «первичном центре интероцепции».

Большая часть *вторичных* нейронов интероцептивного пути, вероятно, локализована в таламусе. Таламические проекции афферентных систем многих внутренних органов были установлены В. Н. Черниговским и его сотрудниками в конце 60-х — начале 70-х гг. Тогда же в лаборатории В. Н. Черниговского были созданы подробные «карты» проекционных зон интероцептивной чувствительности в коре больших полушарий (рис. 7.16). Их территории оказались весьма обширными, значительно превосходящими корковые проекции любого другого анализатора. И это неудивительно, так как интероцептивное поле в организме имеет огромную поверхность.

Открытие корковых проекций интероцептивных зон подтвердило предположение И. П. Павлова, высказанное им в 1912 г. при создании учения об анализаторах: «...надо признать в больших полушариях существование еще особых анализаторов, которые

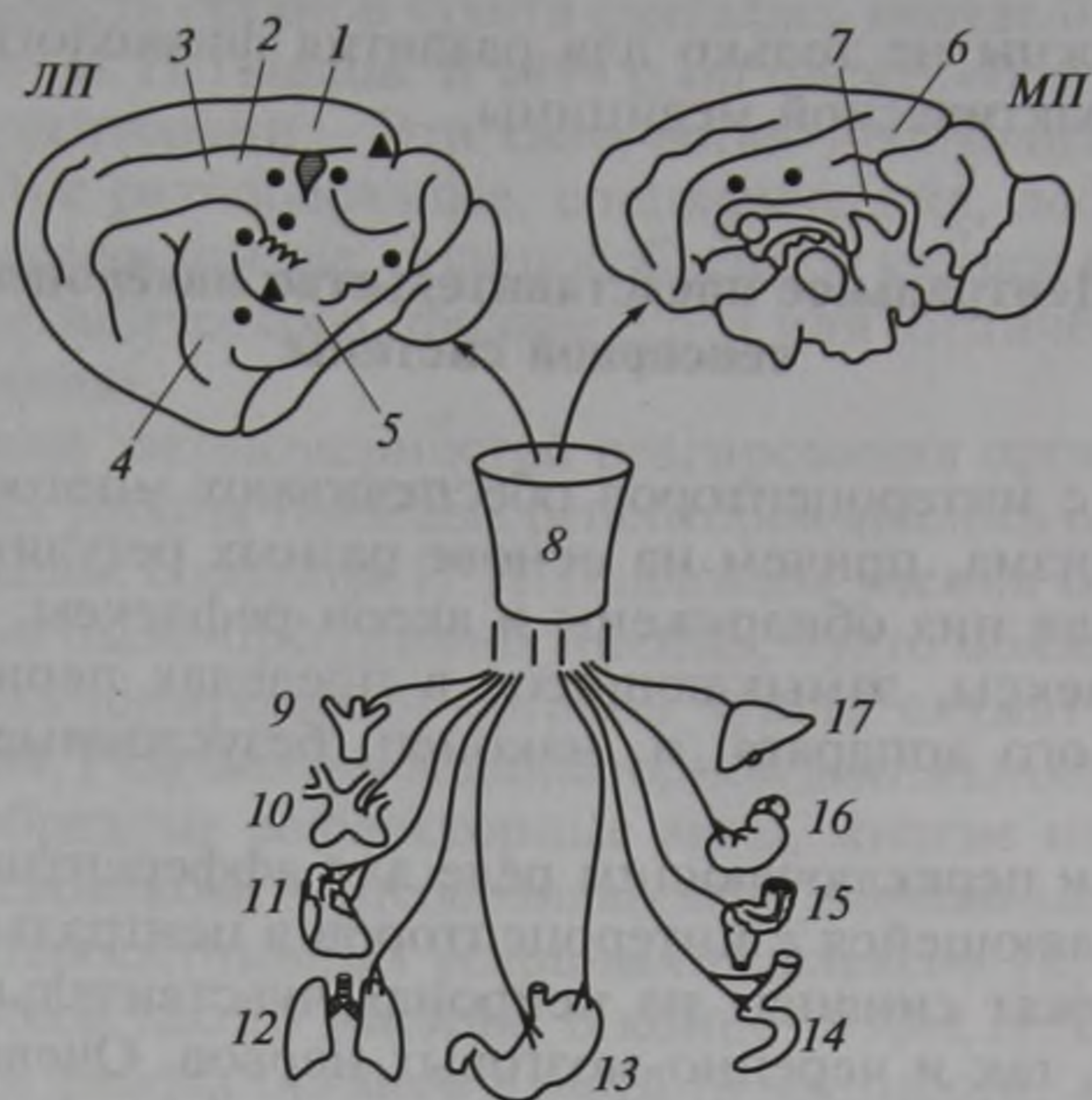


Рис. 7.16. Схема представительства афферентных систем интероцептивного анализатора в коре головного мозга кошки (по данным С.С. Мусьящиковой и В.Н. Черниговского, 1973):

ЛП — латеральная поверхность головного мозга; МП — медиальная поверхность головного мозга; 1 — краевая извилина; 2 — надсильвиева извилина; 3 — эктосильвиева извилина; 4 — передняя сильвиева извилина; 5 — задняя сильвиева извилина; 6 — сводчатая извилина; 7 — мозолистое тело; 8 — ствол мозга; 9 — каротидный синус; 10 — дуга аорты; 11 — сердце; 12 — легкие; 13 — желудок; 14 — тонкая кишка; 15 — толстая кишка; 16 — поджелудочная железа; 17 — печень. Черные кружки — зоны представительства блуждающих нервов (от 9—12 — правого, от 13 — левого и правого, от 14—17 — левого); черные треугольники — зоны представительства тазовых и срамных нервов. Заштрихованы зоны представительства чревных, брыжеечных и селезеночных нервов

имеют целью различать огромный комплекс внутренних явлений, происходящих в самом организме. Нет сомнения, что для организма важен анализ не только внешнего мира — для него также необходимо сигнализирование вверх и анализирование того, что происходит в нем самом. Словом, кроме перечисленных внешних анализаторов, должны существовать анализаторы внутренние».

Следует также иметь в виду, что значительная доля интероцептивной сигнализации не достигает коры больших полушарий, следуя в мозжечок, четверохолмие и другие подкорковые структуры. Очень велика роль импульсации с интероцепторов в функционировании ретикулярной формации. Данные о центральном звене интероцептивной сенсорной системы позволили вывести понимание принципов управления деятельностью внутренних органов за тесные рамки старой идеи о рефлекторной саморегуляции,

пример которой приводился выше (восстановление энергетического баланса тканей).

Известно, например, что интероцепторы участвуют не только в возникновении ощущений жажды и голода, в регуляции глубины и частоты дыхательных движений, но и в предпочтительном выборе животными определенных видов пищи, определенной газовой среды и т.д. На основе неосознаваемой человеком интероцептивной сигнализации формируются разнообразные условные рефлексы, отличающиеся значительной стойкостью. Нередко их не удается угасить даже тогда, когда они становятся помехой жизни.

В медицинской литературе описаны случаи возникновения приступов многих болезней (в частности, бронхиальной астмы, кишечных колик и т.д.) при определенных звуках, запахах, зрительных образах и других раздражителях. Зачастую в анамнезе таких заболеваний удается установить буквально однократное сочетание приступа данной болезни с определенным (до этого случая — индифферентным) стимулом. В основе патогенеза таких страданий лежит формирование условного рефлекса при сочетании сигналов от интероцепторов с возбуждением других анализаторов. По-видимому, подобную же природу могут иметь многие расстройства здоровья при сочетании раздражения различных зон интероцептивного анализатора между собой. Подобные порочные связи установить врачу крайне сложно, так как их возникновение не сопровождается ощущениями.

Успехи в изучении интероцептивного анализатора в недавнее время приобрели еще один важный для медицины и физиологии аспект. Знания об интероцептивном анализаторе позволили по-новому практически реализовать вожделенную мечту многих поколений врачей и ученых — осуществить произвольное управление вегетативными функциями, в первую очередь кровообращением. Уже достигнуты некоторые успехи в регулировании у больных (при помощи выработки интероцептивных условных рефлексов) частоты сердечных сокращений, вазомоторных реакций кожных сосудов, потоотделения по произволу врача в направлении, способствующем выздоровлению.

ВИСЦЕРАЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

Сведения о состоянии собственной внутренней среды человек и животные получают с помощью специальной висцеральной сенсорной системы. Воздействия сигналов внешней среды, поступающие внутрь организма, например, в виде проглоченной пищи, вдыхаемого воздуха или сигналов, возникающих непосредственно в результате функционирования внутренних органов (изменение концентрации химических веществ, объема жидкости, заполняющей полость органа, концентрации кислорода или диоксида углерода и т.д.), вызывают формирование сенсорных образов. Однако сенсорные образы висцеральной сенсорной системы имеют значительно меньшую четкость и определенность, нежели образы, возникающие в результате функционирования экстеросенсорных систем. В большинстве случаев в нормальных условиях работа висцеральных органов не сопровождается появлением какого-либо четко выраженного чувства, увеличение же интенсивности раздражения часто заканчивается появлением чувства боли. Как и у экстероцепторных систем, формирование сенсорных образов висцеросенсорной системой приводит к определенному состоянию и (или) двигательной реакции внутренних органов.

Висцеральная сенсорная система состоит из тех же компонентов, что и экстеросенсорные системы: вспомогательных образований, рецепторов, проводящих путей, центральных отделов и выходящих из них обратных связей, регулирующих функционирование рецепторов. Природа этих связей может быть нервной или гуморальной.

Следует указать, что внутренние органы для выполнения определенной функции анатомически объединены в системы, из которых можно выделить сердечно-сосудистую, дыхательную, пищеварительную, выделительную, репродуктивную и иммунную.

Существующий в настоящее время экспериментальный материал свидетельствует о том, что все эти системы для регуляции работы имеют свои сенсорные аппараты, т.е. висцеральная сенсорная система состоит из ряда специальных сенсорных систем внутренних органов, тесно взаимодействующих друг с другом. Здесь необходимо отметить, что (главным образом по методическим причинам) степень изученности сенсорных систем висцеральных органов к настоящему времени неодинакова.

8.1. Общая схема структуры висцеральной сенсорной системы

Данные клиники и эксперимента позволяют считать, что в основе нервной регуляции функций внутренних органов лежат висцеральные рефлексы, которые осуществляются через рефлекторные дуги, состоящие из рецептора (сенсора), афферентного пути, центрального звена, эфферентного пути и эффектора — рабочего органа. Таким образом, как следует из определения, сенсорная система структурно совпадает с восходящей частью рефлекторной дуги. Висцеральные рефлексы, а также висцеральная сенсорная система формируются за счет элементов автономной нервной системы, включающей симпатический, парасимпатический и метасимпатический отделы (рис. 8.1). Симпатический и парасимпатический отделы автономной нервной системы по строению подразделяют на центральную и периферическую части.

Центральная часть симпатического отдела располагается в спинном мозге и представлена симпатическим ядром бокового рога серого вещества спинного мозга. Ядро тянется от первых грудных до поясничных сегментов. В состав центральной части входят еще спинальные и симпатические паравертебральные (околопозвоночные) и превертебральные (предпозвоночные) ганглии (узлы). Они соединены между собой ветвями из волокон, образованными нервными клетками, сома которых находится в ганглиях. Спинальные ганглии располагаются вдоль по обе стороны позвоночного столба. Паравертебральные ганглии также локализуются по обе стороны позвоночного столба от основания черепа до крестцового, а у животных — до хвостового отдела в виде цепочек, называемых правым и левым пограничными симпатическими стволами. Стволы соединены между собой поперечными комиссурами. Превертебральные ганглии находятся на значительном удалении от спинного мозга и вдали от иннервируемых органов, поэтому от них идут довольно длинные постганглионарные нервные волокна, совокупность которых в каждом случае носит название специального нерва. Исключение составляют небольшие ганглии, находящиеся вместе с половыми органами и иннервирующими их короткими постганглионарными нервными волокнами. К числу наиболее крупных превертебральных ганглиев относятся чревной, краниальный и каудальный брыжеечные. Два первых вместе с отходящими нервными стволами образуют самое крупное из автономных нервных сплетений организма — чревое сплетение, чаще всего называемое солнечным сплетением. От нервных клеток этих ганглиев начинаются постганглионарные симпатические волокна, иннервирующие почти все органы брюшной полости.

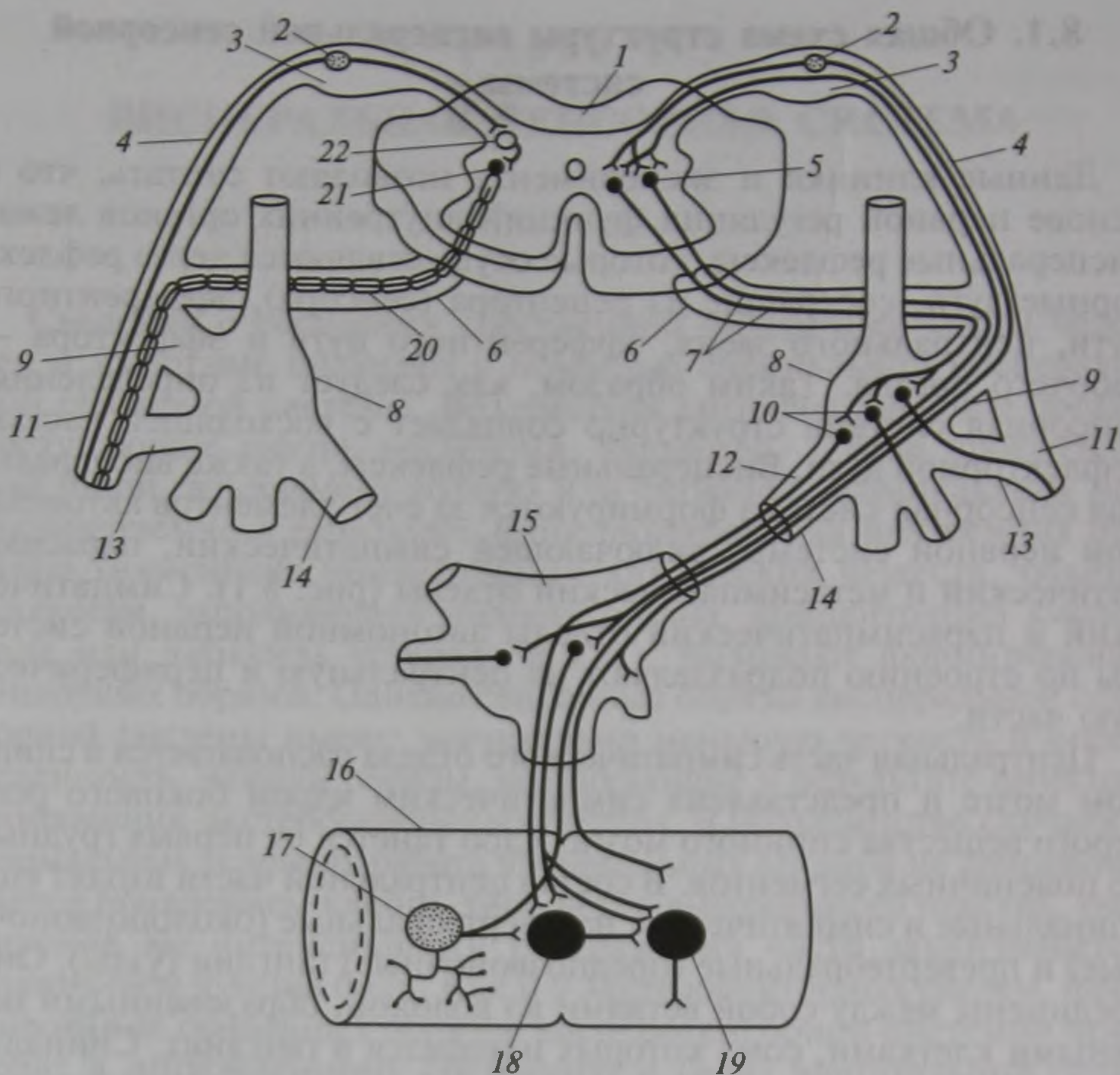


Рис. 8.1. Принципиальная схема дуги автономного (справа) и соматического (слева) рефлексов:

1 — спинной мозг; 2 — чувствительный нейрон; 3 — спинальный ганглий (спинно-мозговой узел); 4 — дорсальный корешок; 5 — вставочный (преганглионарный) нейрон дуги автономного рефлекса; 6 — вентральный корешок; 7 — преганглионарное (предузловое) нервное волокно; 8 — симпатический паравертебральный ганглий (узел симпатического ствола); 9 — белая соединительная ветвь; 10 — двигательный (постганглионарный) нейрон дуги автономного рефлекса; 11 — соматический нерв; 12 — постганглионарное (послеузловое) нервное волокно; 13 — серая соединительная ветвь; 14 — висцеральная ветвь; 15 — симпатический превертебральный ганглий (узел брыжеечного сплетения); 16 — кишка; 17, 18, 19 — соответственно афферентный, вставочный и эффекторный нейроны метасимпатического отдела; 20 — двигательное соматическое волокно; 21 — двигательный нейрон соматической рефлекторной дуги; 22 — вставочный нейрон соматической рефлекторной дуги

Центральная часть парасимпатического отдела устроена по тому же принципу, что и центральная часть симпатического отдела. Вместе с тем в отличие от него центральные структуры располагаются в трех различных далеко отстоящих участках: среднем и продолговатом отделах головного мозга и в крестцовом отделе

спинного мозга (рис. 8.2). Среднемозговая часть представлена парасимпатическим ядром глазодвигательного нерва, лежащим вблизи верхних холмов на дне сильвиего водопровода среднего мозга. Нейроны этого ядра соединены с парасимпатическими ганглиями, расположенными в области головы через нервные ветви, входящие в состав трех пар черепных нервов: III (глазодвигательного), VII (лицевого), IX (языкоглоточного). Нервные клетки, находящиеся в парасимпатических ядрах продолговатого мозга, связаны с парасимпатическими ганглиями в основном посредством нервных ветвей, проходящих в составе X пары — блуждающего нерва. Среди этих ядер особое значение для функционирования внутренних органов имеет ядро солитарного (одиночного) тракта. В крестцовом отделе спинного мозга парасимпатические нейроны располагаются главным образом в боковых рогах серого вещества (нижнее интермедиолатеральное ядро). С помощью нервных веточек они участвуют в формировании тазового сплетения.

Необходимо отметить, что обработка информации о функционировании висцеральных органов не заканчивается на уровне центральных отделов автономной нервной системы. Большой экспериментальный материал, полученный с помощью различных методов при исследовании структуры и функции внутренних органов, показывает, что в вышележащих отделах головного мозга есть нервные структуры, непосредственно участвующие в работе висцеросенсорной системы. Среди таких образований промежуточного мозга чрезвычайно важный вклад вносят специфические ядра таламуса, а также гипоталамические нервные структуры. И наконец, висцеросенсорная система и ее части имеют представительства в различных областях коры больших полушарий головного мозга, определяющих «осознаваемое» восприятие параметров раздражающих стимулов, воздействующих на внутренние органы и формирующих сенсорные образы.

Периферическая часть висцеросенсорной системы образована терминальными участками чувствительных волокон — афферентными рецепторами нервных волокон симпатического и парасимпатического отделов, сома которых находится в ганглиях отделов. На рис. 8.2 показано, что внутренние органы имеют двойную афферентную иннервацию: симпатическую и парасимпатическую. Здесь следует также указать, что и эфферентная иннервация внутренних органов имеет двойственную природу (на рис. 8.2 это не показано). Вместе с тем полые висцеральные органы обладают еще третьим источником иннервации, который обеспечивается метасимпатическим отделом, локализующимся непосредственно в стенках исполнительных органов. Эта ганглиозная система, осуществляющая так называемую базовую иннервацию, имеет все необходимые для автономной рефлекторной и интегративной деятельности звенья — чувствительное, вставочное, двигательное и ме-

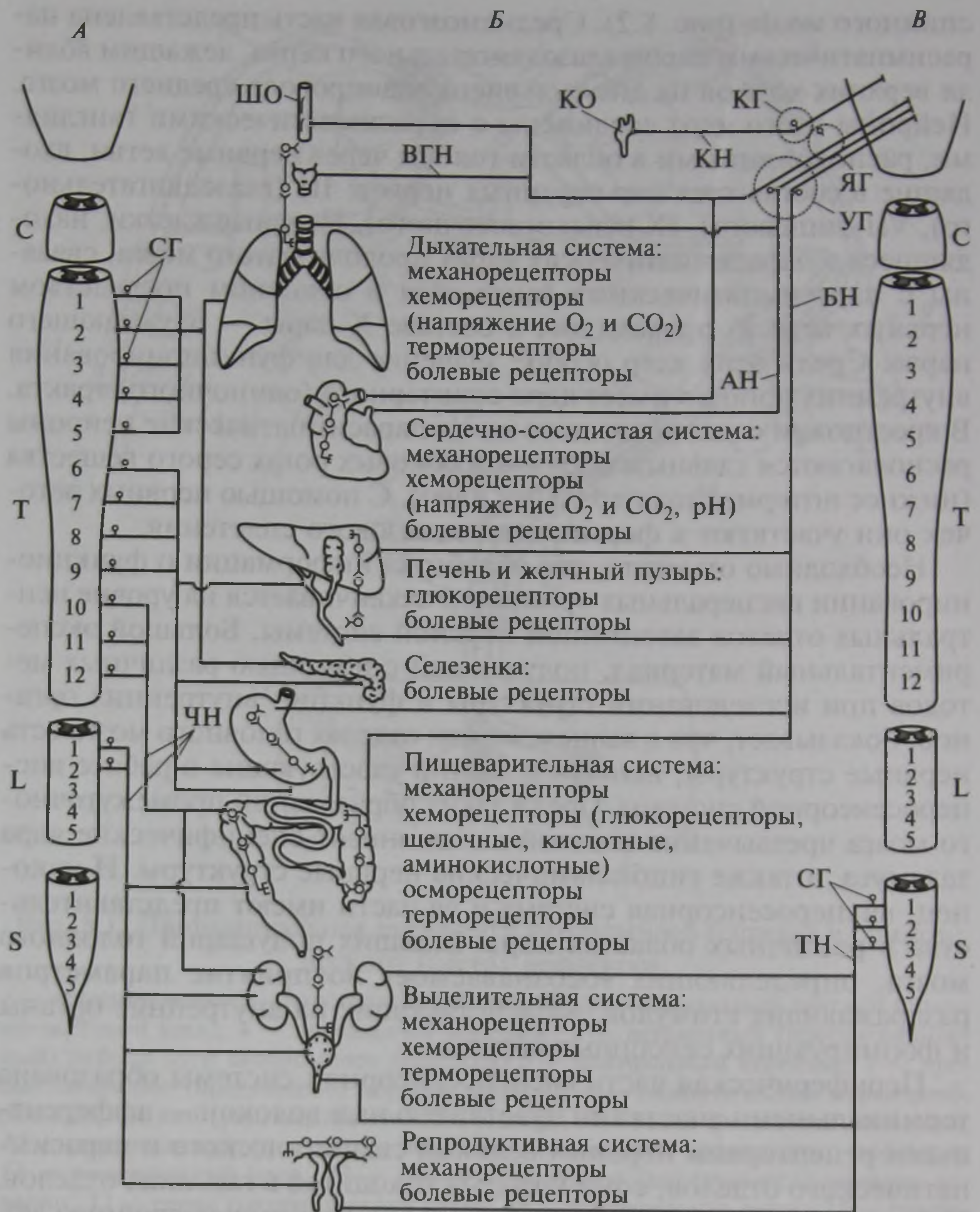


Рис. 8.2. Общий план строения афферентной части автономной нервной системы:

А — симпатический отдел; **Б** — метасимпатический отдел; **В** — парасимпатический отдел: **С**, **Т**, **Л**, **С** — соответственно шейный, грудной, поясничный и крестцовый отделы спинного мозга. Цифрами обозначены номера сегментов соответствующих отделов спинного мозга. КГ — каменистый ганглий; ЯГ — яремный ганглий; УГ — узловатый ганглий; СГ — спинальные ганглии; КН — каротидный нерв; КО — каротидный синус сонной артерии; ШО — шейный отдел пищевода; ВГН — верхний гортанный нерв; ЧН — чревные нервы; ТН — тазовый нерв; АН — аортальный нерв; БН — блуждающий нерв

диаторы (см. рис. 8.1; 8.2). Метасимпатические интрамуральные ганглии отличаются от симпатических и парасимпатических ганглиев небольшим числом нейронов (не более 60 — 100). Наиболее богаты ганглиями стенки желудочно-кишечного тракта. Метасимпатическая система, сосредоточенная в стенках желудочно-кишечного тракта, носит название энтеральной системы. В стенках пищевода, желудка и кишечника залегают три связанные между собой сплетения — подсерозное, межмышечное и подслизистое. Количество нервных клеток, содержащихся в ганглиях энтеральной системы, составляет около 10^8 , т.е. примерно столько же, сколько во всем спинном мозге. Метасимпатические структуры других внутренних органов менее сложны и многочисленны. Они имеют неодинаковую плотность в образованиях различной функциональной значимости. Так, в матке наибольшая плотность метасимпатических ганглиев отмечается в области шейки, в мочевом пузыре — в области пузырного треугольника. В сердечной стенке ганглии сосредоточены в области предсердий и перегородки.

Остановимся подробнее на морфофункциональных характеристиках звеньев, составляющих висцеральную сенсорную систему

8.2. Рецепторы

В соответствии с морфофункциональными данными о рецепторах различных модальностей, приведенных в главе 2, можно дать определение сенсорного (афферентного) рецептора как биологического детектора, преобразующего энергию раздражающего стимула в электрическую активность клетки и представляющего собой часть нервной или другого типа клетки с прилегающими к ней вспомогательными структурами различной природы (глиальной, соединительнотканной, мышечной и др.), мембрана которой содержит ионные каналы, изменяющие проницаемость непосредственно или через внутриклеточные посредники под действием энергии адекватного стимула и формирующие электрический ответ градуального типа.

Исследования сенсорной рецепции внутренних органов с помощью объективных методов показали, что висцеральные органы за исключением фоторецепторов и электрорецепторов содержат афферентные рецепторы тех же модальностей, что и поверхностные образования организма: механорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы и болевые рецепторы (см. рис. 8.2).

К настоящему времени подробно описана структура и ультраструктура достаточно большого числа экстеро- и интерорецепторов различных модальностей у беспозвоночных и позвоночных животных включая человека. Несмотря на существенные вариации в структуре вспомогательного аппарата рецепторов, все известные

афферентные рецепторы по строению собственно воспринимающего субстрата можно разделить на две группы. У первой собственно воспринимающие структуры (специальная часть клетки,

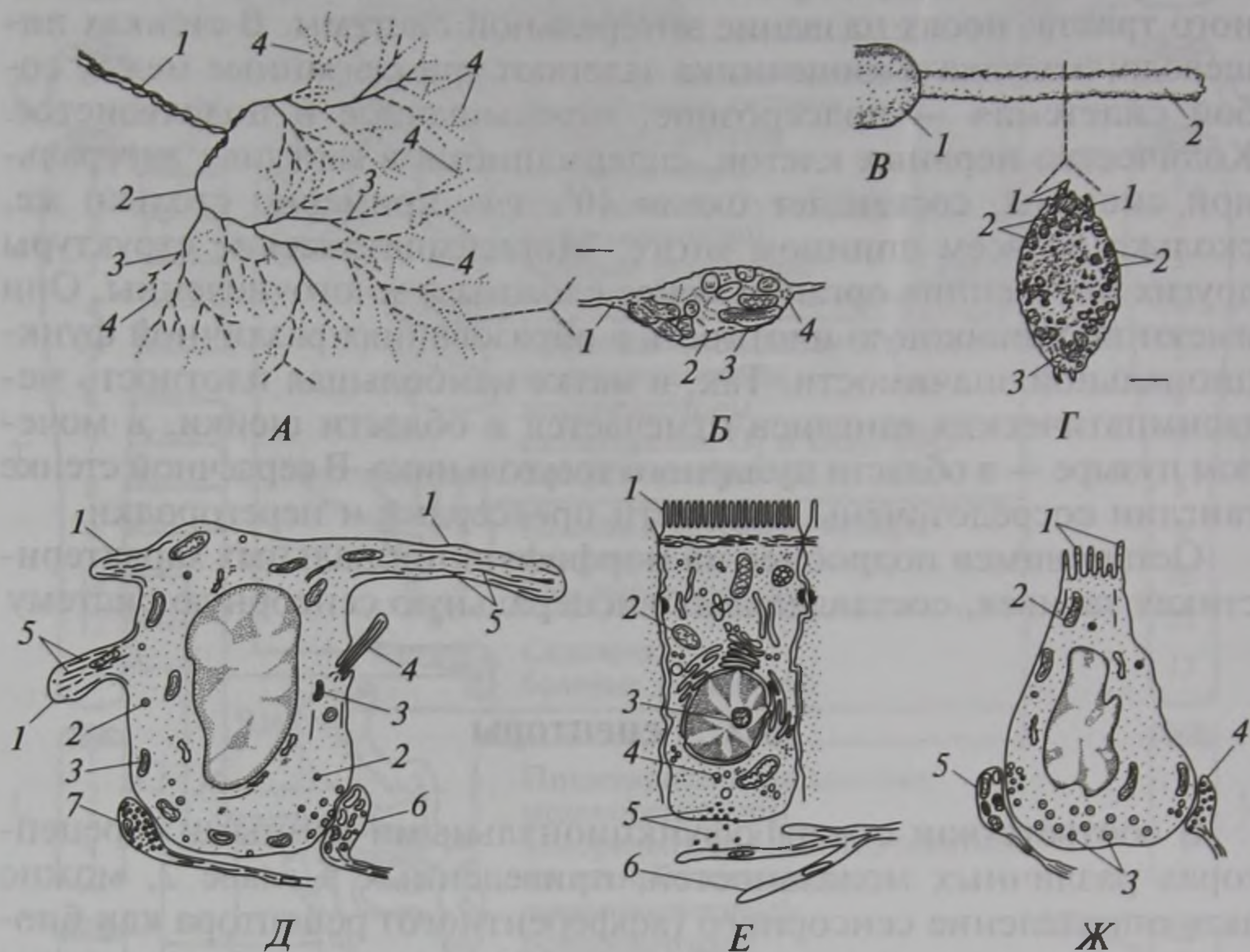


Рис. 8.3. Различные типы висцеральных рецепторов:

А — кустиковидный рецептор мочевого пузыря лягушки (Л.А. Подольская, Ю.Н. Левкович, 1976): 1 — миелинизированное нервное волокно; 2, 3 — немиелинизированные терминальные веточки; 4 — терминальные расширения; Б — ультраструктурная организация терминального расширения кустиковидного рецептора: 1 — терминальная веточка, соединяющая расширения; 2 — микротрубочка; 3 — митохондрия; 4 — везикулы (калибровка 1 мкм); В — терминальная область тельца Пачини: 1 — часть миелинизированного нервного волокна; 2 — немиелинизированное нервное окончание; Г — поперечный разрез немиелинизированного окончания тельца Пачини: 1 — пальцевидные выросты (филоподии); 2 — митохондрии; 3 — везикулы (калибровка 1 мкм); Д — хеморецепторная клетка каротидного синуса: 1 — пальцевидные отростки; 2 — везикулы с плотной сердцевиной; 3 — митохондрии; 4 — рудиментарная киноцилия; 5 — микротрубочки; 6 — афферентное синаптическое окончание; 7 — эфферентное синаптическое окончание; Е — специальные волосковые эпителиальные клетки, локализованные на внутренней поверхности полых висцеральных органов и осуществляющие механо-, хемо- или болевую рецепцию: 1 — микроворсинки; 2 — митохондрия; 3 — ядро; 4 — синаптические везикулы; 5 — везикулы; 6 — афферентные нервные терминалы; Ж — хеморецепторная клетка нейроэпителиальных телец воздухоносных путей легких млекопитающих: 1 — микровиллы; 2 — митохондрия; 3 — везикулы с плотной сердцевиной; 4 — эфферентное синаптическое окончание; 5 — афферентное синаптическое окончание

покрытой мембраной с ионными каналами, обуславливающими модальность рецептора) находятся в различной степени разветвленных (рис. 8.3, *А, В*) терминалях афферентного нервного волокна, образованного нервной клеткой. Тело клетки может находиться на разном расстоянии от афферентных окончаний. Например, оно составляет всего несколько десятков микрометров в микроганглиях метасимпатического отдела (стенка мочевого пузыря, пищеварительного тракта, сердечно-сосудистой системы) или же достигает нескольких десятков сантиметров для рецепторов, у которых тело нейрона располагается в спинальных ганглиях. У второй группы рецепторная область находится в определенном образом организованных участках клеток (нервных или имеющих другое происхождение), которые содержат специальные волоски или реснички (рис. 8.3, *Е, Ж*). Как правило, они сосредоточены на апикальной поверхности клеток и удаленность дистальных частей волосков от тела клетки не превышает 500 мкм. Эти клетки связаны с афферентными нейронами через синаптические афферентные окончания, образованные нервными волокнами и контактирующие с мембраной базальных или латеральных частей клетки. Кроме того, данные клетки имеют эфферентные синапсы, представляющие обратную связь, регулирующую функционирование рецепторной клетки. Помимо формирования «классических» синапсов с узкой синаптической щелью (рис. 8.3, *Ж*) постсинаптические афферентные окончания могут находиться на сравнительно большом расстоянии от клетки (рис. 8.3, *Е*).

Морфологические данные об известных к настоящему времени висцеральных рецепторах, чья функция достаточно точно определена, указывают на то, что большая часть их относится к первой группе афферентных рецепторов (рис. 8.3, *А, В*). Вторую группу составляют хеморецепторные клетки каротидного синуса и нейроэпителиальных телец (рис. 8.3, *Д, Ж*).

Вместе с тем накапливаются экспериментальные данные о наличии на внутренней поверхности стенок полых висцеральных органов специальных эпителиальных клеток, имеющих на апикальной поверхности микроворсинки, выполняющие функции механо-, хемо- и болевых рецепторов (рис. 8.3, *Е*).

В многочисленных исследованиях было обнаружено, что афферентные рецепторы внутренних органов первой группы образованы миелинизированными и немиелинизированными волокнами, диаметр которых варьирует в пределах 0,4—12 мкм. Диаметры волокон афферентных нейронов, иннервирующих рецепторы второй группы, находятся в тех же пределах. Следует отметить, что те же размеры имеют и диаметры нервных волокон, формирующих рецепторы поверхностных структур и опорно-двигательного аппарата. Однако сравнение распределения нервных волокон по их диаметрам указывает на то, что процент тонких миелинизирован-

ных (1 — 5 мкм) и немиелинизированных (0,4 — 3 мкм) волокон, иннервирующих внутренние органы, существенно превышает процент соответствующей части афферентных нервных волокон поверхностных структур и опорно-двигательного аппарата. Таким образом, учитывая, что скорость распространения возбуждения по нервному волокну пропорциональна его диаметру, информация от висцеральных рецепторов в центральную нервную систему в общем передается значительно медленнее, чем от экстерорецепторов.

При образовании рецепторных структур во внутренних органах оба типа нервных волокон разветвляются, при этом миелинизированные волокна теряют миелиновую оболочку. Степень ветвления волокон варьирует в значительной степени. Крайние позиции занимают, с одной стороны, нервные окончания телец Пачини брыжейки (см. рис. 8.3, *В*), с другой — кустиковидные терминали рецепторов сердца. Нервное волокно тельца Пачини после потери миелина, как правило, образует неветвящееся окончание. Однако по ходу терминали наблюдаются пальцевидные выросты — «филоподии» длиной 0,2 — 6 мкм и диаметром 100 — 250 нм (см. рис. 8.3, *В*). Кустиковидные окончания рецепторов сердца образованы многократным делением нервного волокна с широким распространением веточек. Отмечается, что такие окончания даже при малых увеличениях светового микроскопа занимают несколько полей зрения. Характерная черта нервных волокон, а также их претерминальных и терминальных разветвлений — неравномерность диаметров. Вариации диаметров по ходу волокон могут быть весьма значительными — в 5 — 6 раз. При этом миелинизированные участки волокон сменяются участками с плохо развитой или в некоторых случаях отсутствующей миелиновой оболочкой.

Характерная особенность афферентных терминалей, образованных нервными волокнами, — большое количество мелких митохондрий в их внутриклеточном пространстве (см. рис. 8.3, *Б, Г*), сосредоточенных главным образом в концевых расширениях и часто в значительной степени занимающих весь объем расширения. Хеморецепторные клетки каротидных телец также содержат довольно много митохондрий, но они сравнительно равномерно распределены по всему объему клетки. Повышенная плотность митохондрий, несомненно, служит показателем того, что для трансформации раздражающего стимула в нервную сигнализацию требуются большие энергетические затраты. Вместе с тем кроме особого распределения митохондрий посредством ультраструктурного анализа организации предполагаемых участков висцеральных рецепторов, воспринимающих энергию раздражающего стимула, не обнаружено каких-либо характерных особенностей их наружной клеточной мембраны и внутриклеточных примембранных об-

ластей. Эти неудачи, по-видимому, связаны с тем, что рецепция раздражающего стимула осуществляется специальными группами белковых молекул — рецепторными белками, входящих в состав мембраны. Их конформационные изменения мало сказываются на общей структуре клеточной мембраны и примембранных участков. К сожалению, ввиду больших технических трудностей традиционные биохимические методы в этом случае не позволяют идентифицировать эти группы белков, а также обнаружить места их локализации в мембране. Более перспективными в данном отношении оказались начатые в конце минувшего столетия исследования с применением методов молекулярной генетики и иммуноцитохимии. С помощью этих методов уже получены конкретные сведения (на некоторых из них остановимся позднее) о структурных компонентах мембраны афферентных висцеральных рецепторов, преобразующих энергию раздражающего стимула в нервную сигнализацию. Перейдем теперь к электрическим явлениям, происходящим в висцеральных рецепторах.

Известно, что разность потенциалов через клеточную мембрану обусловлена главным образом пассивным распределением ионов между внутри- и экстраклеточной средой. Это распределение помогает поддерживать активный транспорт ионов. Он также часто вносит в той или иной степени дополнительный вклад в величину поляризации. Таким образом, мембранный потенциал функционирующей клетки включает две составляющие: пассивную и активную, что в общем виде можно записать

$$E_M = E_P + E_A$$

или более детально в виде хорошо известного дополненного уравнения Голдмана:

$$E_M = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_K [K^+]_o + P_{Na} [Na^+]_o + P_{Cl} [Cl^-]_i}{P_K [K^+]_i + P_{Na} [Na^+]_i + P_{Cl} [Cl^-]_o} + E_A.$$

где E_P и E_A соответственно обозначают пассивную и активную компоненту мембранного потенциала E_M . Символом P обозначена проницаемость для основных ионов, присутствующих во внутри- и внеклеточной среде, T — температура, R — газовая постоянная, символом i — внутриклеточная, o — экстраклеточная концентрация ионов. Проницаемость определяется как отношение потока ионов к их концентрации, характеризует скорость, с которой ионы проходят через ионные каналы мембраны в рассматриваемых условиях, и имеет размерность сантиметр в секунду (см/с), т.е. размерность скорости.

Как следует из уравнения, величина мембранного потенциала зависит от концентрационного градиента через мембрану определенного вида ионов и проницаемости мембраны к данному виду ионов. Причем общая проницаемость для него может быть обус-

ловлена активацией нескольких типов каналов, селективных для этого вида ионов. Значительный экспериментальный материал, полученный на различных клетках животных организмов, свидетельствует о том, что в экстраклеточной среде концентрация ионов натрия в несколько десятков раз превышает концентрацию ионов калия. Обратное соотношение между концентрациями этих ионов существует внутри клетки. В большинстве случаев в покое мембрана клеточная имеет большую проницаемость для ионов калия, поэтому мембранный потенциал клетки определяется главным образом равновесным потенциалом для ионов калия. В соответствии с концентрационным градиентом для ионов калия внутренняя часть мембраны будет иметь отрицательный заряд. При возбуждении клеток может повышаться проницаемость для ионов натрия и, согласно уравнению Голдмана, мембранный потенциал будет смещаться к равновесному натриевому потенциалу, который имеет обратный знак по отношению к равновесному калиевому потенциалу. В результате внутренняя часть клеточной мембраны будет снижать электроотрицательность и может становиться на сравнительно короткое время, как в случае генерации потенциала действия (ПД) в нервных клетках, электроположительной.

Клеточная мембрана рецепторной области содержит ионные каналы, активирующиеся, как правило, стимулом определенной модальности. Одна из особенностей этих каналов — отсутствие активации их электрическим током. При действии раздражающего стимула, например механического, открываются механоактивируемые ионные каналы, а точнее, увеличивается вероятность открытия ионных каналов. Это соответственно изменяет ионный ток, проходящий через мембрану, и величину мембранного потенциала. Изменение мембранного потенциала рецепторной области получило название рецепторного потенциала (РП).

РП в отличие от потенциалов действия, генерируемых в нервном волокне и соме нервной клетки, имеет градуальную природу и его величина никогда не достигает нулевого значения мембранного потенциала. Здесь важно отметить, что в мембране рецептора имеются и электрически активируемые ионные каналы, но плотность этих каналов небольшая, так что в совокупности они не могут генерировать ПД. С другой стороны, экспериментально доказано, что электровозбудимая мембрана сомы нейрона и афферентного волокна, образовавшего рецептор данной модальности, в небольшом количестве содержит ионные каналы этой модальности.

Во время рецепции адекватного стимула изменение мембранного потенциала рецептора, произошедшее в результате активации механо-, хемо- или термоактивируемых каналов, вызывает

дополнительную активацию каналов, для которых электрический ток является адекватным стимулом. Кроме того, внутри- и внеклеточные примембранные изменения в концентрации ионов будут активировать работу электрогенных (потенциалгенерирующих) ионных насосов. Эти дополнительные изменения потенциала через мембрану будут вносить определенный вклад в амплитуду и форму РП. Следовательно, РП, строго говоря, представляет собой суммарную электрическую реакцию в ответ на изменение проницаемости рецепторной мембраны, вызванной (главным образом) активацией ионных каналов сенсорным стимулом, а также электрически активируемых каналов и электрогенного ионного насоса, находящихся в этой области.

В силу малых диаметров веточек рецепторных терминалей и соответственно весьма большого сопротивления электрическому (ионному) току амплитуда РП быстро снижается с расстоянием. Поэтому в рецепторах, образованных разветвлением нервного волокна, РП, достигнув места ветвления, где мембрана имеет высокую плотность электрически активируемых каналов и может генерировать ПД, кодируется серией ПД. Последние уже без декремента распространяются в центральные отделы.

Здесь необходимо отметить, что «мудрость» такого алгоритма передачи электрических сигналов подтверждают данные математического моделирования распространения ПД в нервных волокнах. Оказалось, что при изменении диаметра нервного волокна (имеется в виду диаметр осевого цилиндра), например при образовании расширений по ходу распространения возбуждения, скорость проведения ПД уменьшается, а при шестикратном расширении нервного волокна ПД блокируется. Согласно морфологическим данным, терминали висцеральных рецепторов, образованных нервными волокнами по ходу их разветвлений, имеют расширения, более чем в 6 раз превышающие по диаметру соединяющие их цилиндрические отростки. Поэтому возникновение ПД и его распространение по нервным терминалям рецепторов весьма затруднены. Более эффективно информация о параметрах раздражающего стимула будет передаваться к месту генерации ПД градуальным РП. Морфометрические данные о протяженности разветвленных участков данного типа рецепторов свидетельствуют о том, что они не превышают 450 мкм. Возможно, эта длина — тот предел, при превышении которого изменение мембранного потенциала более удаленных участков разветвления из-за декремента уже не будет вносить вклад в общую амплитуду РП рецептора.

В том случае, если рецептор представляет часть волосковой клетки, РП модулирует выделение медиатора из ее базальной или латеральной части. Медиатор диффундирует через синаптическую щель к афферентным синапсам сенсорного нейрона и вызывает

генерацию постсинаптического потенциала. Этот потенциал соответственно кодируется серией ПД, поступающих далее по нервному волокну в центральные отделы.

8.2.1. Механорецепторы

Эксперименты по изучению распределения рецепторов различных модальностей во внутренних органах позволяют сделать заключение о том, что механорецепторы получили в них наибольшее распространение (см. рис. 8.2). Следует отметить, что механорецепторы — пожалуй, единственный тип среди афферентных рецепторов различных модальностей, включающий несколько групп. Рецепторы, входящие в эти группы, настроены на детектирование одного или нескольких параметров адекватного механического стимула. В частности, были выделены три группы механорецепторов, соответственно детектирующие: 1) амплитуду стимула и скорость ее изменения, а также длительность стимула; 2) только скорость изменения амплитуды раздражения; 3) быстрые скорости изменения амплитуды стимула, высокочастотную вибрацию.

Механорецепторы, детектирующие быстрые скорости изменения амплитуды механического стимула, — тельца Пачини. Среди висцеральных механорецепторов в морфофункциональном отношении наиболее изучены тельца Пачини, относящиеся по приведенной классификации к третьей группе. К настоящему времени тельца Пачини брыжейки являются единственным висцеральным механорецептором, у которого регистрирующие электроды можно расположить максимально близко к собственно воспринимающей механическое раздражение клеточной мембране и зарегистрировать ее электрическую реакцию — РП.

Тельце Пачини представляет собой яркий пример сенсорного рецептора, у которого четко выражены вспомогательные структуры, в значительной мере определяющие его функционирование (подробнее см. гл. 2). Детальные морфофизиологические исследования показали, что тельце Пачини относится к группе механорецепторов, детектирующих достаточно быстрые изменения скорости механического стимула, высокочастотную вибрацию. Так, при изучении пороговых значений механического стимула, необходимого для возникновения электрической активности в рецепторе, было установлено, что тельце Пачини может отвечать на механическое синусоидальное раздражение частотой 10—1 000 Гц. Форма графиков «пороговая амплитуда — частота» имела вид несимметричной U-образной кривой. Наименьший механический порог наблюдался при частоте 200—350 Гц. В то же время при частотах ниже 10—20 Гц довольно трудно вызвать

электрический ответ телец Пачини даже при воздействии механических стимулов, которые по амплитуде в сотни раз превышают пороговое значение, определенное при высоких частотах. У телец Пачини в ответ на механическое раздражение различной амплитуды генерируется 1 — 2 ПД. Поскольку у многоклеточных организмов в периферической нервной системе кодирование информации частотное, двух ПД явно недостаточно, чтобы передавать в центральные структуры сведения об изменениях амплитуды раздражения, воздействующих на тельце Пачини. То же самое можно сказать и о кодировании скорости нарастания механического стимула, а также длительности стимула, т.е. тельце Пачини может передавать в ЦНС, начиная с некоторой пороговой амплитуды механического воздействия только информацию о факте присутствия и последовательности (частоте) механического стимула.

Тельца Пачини, помимо брыжейки кишечника, обнаруживаются также рядом с сосудами и лимфатическими узлами, в мочеточниках, мочевом пузыре, мочеиспускательном канале, предстательной железе, рядом с поджелудочной железой и в ее тканях, в забрюшинном пространстве рядом с солнечным сплетением. Все эти висцеральные органы в той или иной мере подвергаются воздействию механических стимулов, а некоторые обладают собственной механической активностью. Однако скорость перемещения участков этих структур при их функционировании довольно медленная, а частота смещений находится в пределах от долей до единиц герц, что существенно ниже частот и скоростей изменения механических стимулов, на которые «настроены» тельца Пачини.

Необходимо отметить, что обозначение частоты стимуляции в герцах должно относиться только к механическим импульсам, изменяющим амплитуду по синусоидальному закону. Вместе с тем в литературе иногда частоту ступенчатообразных, треугольных, трапецеидальных и других стимулов ошибочно обозначают также в герцах, а не в импульсах в секунду. Поэтому в тех случаях, когда раздражающий стимул имеет высокую скорость нарастания и спада, но следует с низкой частотой, например 1 имп/с и менее, он будет во время нарастания и спада его амплитуды вызывать генерацию электрической активности в тельцах Пачини.

Исходя из вышесказанного можно прийти к заключению, что эффективность телец Пачини по детектированию скорости изменения собственных механических смещений в висцеральных органах незначительна. Стало быть, тельца Пачини, скорее всего, не входят в периферическое звено висцеральной сенсорной системы и не участвуют в регуляции рефлекторной деятельности висцеральных органов. Более вероятно предположение, что тельца Пачини, находящиеся в различных внутренних органах вместе с тель-

цами Пачини внешних покровов, обеспечивают у животных организмов формирование общего вибрационного чувства.

Механорецепторы, детектирующие амплитуду, скорость ее изменения и длительность механического стимула. Согласно морфофизиологическим исследованиям, механорецепторы этого вида — самая распространенная группа во внутренних органах животных. Они образованы миелинизированными и немиелинизированными нервными волокнами, принадлежащими афферентным нейронам, сома которых находится в центральных (спинальных, симпатических и парасимпатических) или местных (метасимпатических) ганглиях.

Соответственно морфофизиологическим данным афферентным звеном на местном уровне являются клетки Догеля II типа. Анализ большого числа морфологического материала позволил выделить две подгруппы механорецепторов, различающихся по форме ветвления, которые, как полагают, в висцеральных органах выполняют различную механорецепторную функцию. В первой подгруппе механорецепторов афферентные веточки формируют нервные терминалы, располагающиеся в тканях диффузно в виде цепочек или лучей (рис. 8.4). Во второй подгруппе нервные веточки образуют кустиковидные терминалы, которые на препаратах выглядят как компактные ячеистые или сетчатые пластинки. Иногда наблюдаются рецепторы-гибриды, у которых одни нервные веточки разветвляются пластинчатообразно, другие — в виде лучей. Впервые такая классификация нервных окончаний была предложена Ф.Де Кастро (F. De Castro, 1926) при описании механорецепторных афферентных терминалей, обнаруженных им в каротидном синусе. Интересно, что в данную схему классификации нервных окончаний укладываются и терминальные разветвления афферентных нервных волокон, находящихся в наружных покровах, а также в структурах опорно-двигательного аппарата. Нервные терминалы (см. рис. 8.4), образованные центральными нейронами и клетками Догеля II типа, могут быть сходными по форме ветвления. Вместе с тем следует указать, что по размерам иннервируемых участков висцеральных органов рецепторы, сформированные нервными волокнами центральных нейронов, в большинстве случаев занимают значительно большую поверхность, чем рецепторы, образованные афферентными терминалами клеток Догеля II типа. Весьма характерно, что на одном и том же участке висцерального органа часто можно встретить афферентные окончания и центральных нейронов, и нейронов Догеля II типа. Протяженность разветвленных участков не превышает 300 — 450 мкм от начала места ветвления.

У обеих подгрупп рецепторов нервные терминалы по ходу имеют разнообразные по форме расширения: округлые, грушевидные, в виде лепестков, пластинок, треугольников, трапеций,

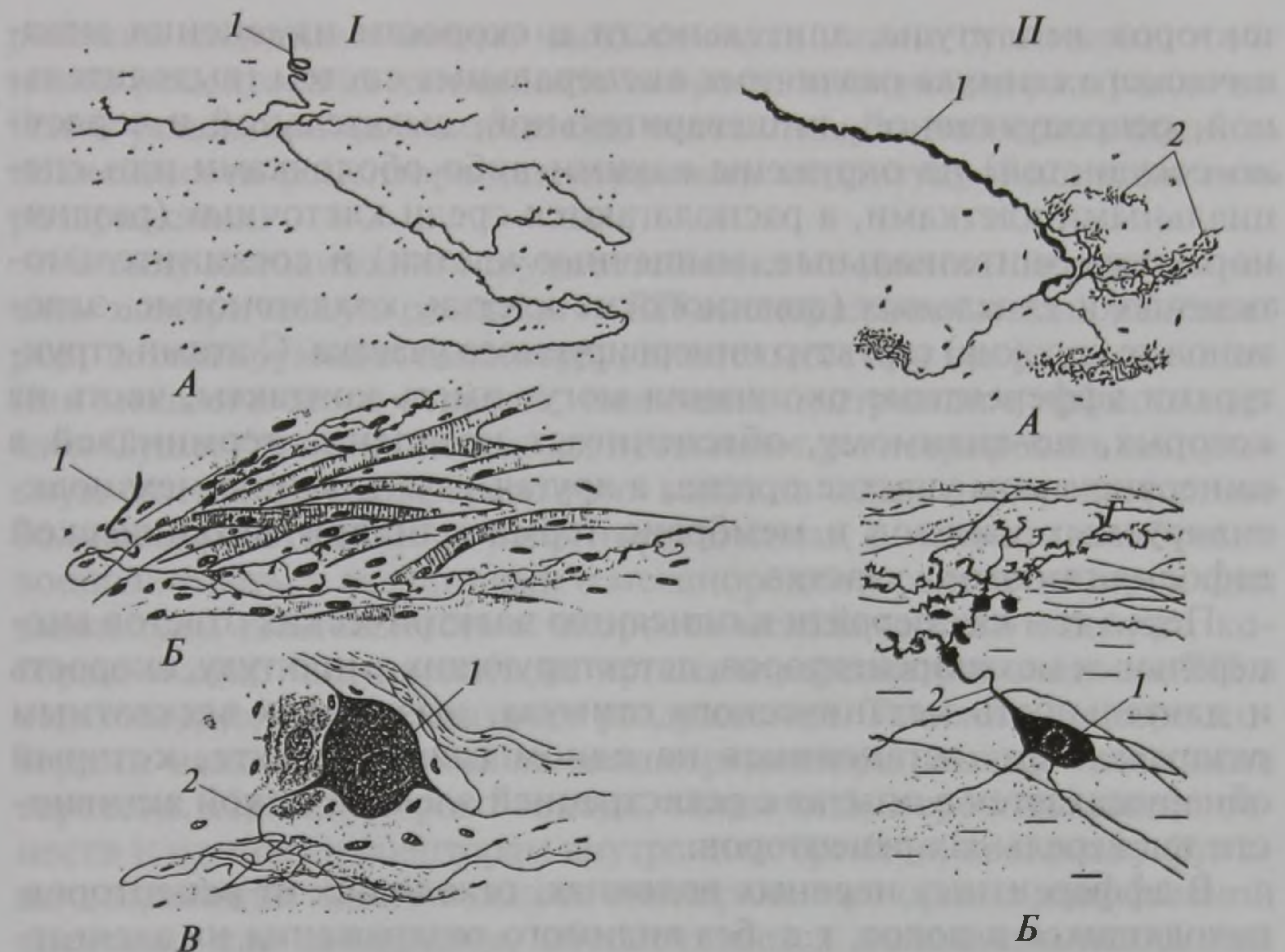


Рис. 8.4. Нервные терминалы диффузного (I) и компактного (II) типа в висцеральных органах:

I: A — нервное окончание, образованное миелинизированным нервным волокном (1) центрального происхождения, в подслизистом слое тонкой кишки кошки (Метиленовая синь. Об. 40, ок. 10) (по Т.С.Ивановой, 1967); Б — нервные терминалы на мышечных волокнах миокарда передней стенки левого предсердия обезьяны, образованные нервным волокном (1) центрального происхождения (Бильшовский-Грос. Об. 60, ок. 5) (по А.Я.Хабаровой, 1975); В — клетки Догеля II типа (1) из предсердия обезьяны с рецепторными окончаниями на капилляре, сформированными ее дендритом (2) (Бильшовский-Грос. Об. 60, ок. 5) (по А.Я.Хабаровой, 1975). II: A — образованные нервным волокном центрального происхождения (1) кустиковидные окончания (2) в эпикарде задней стенки правого предсердия кошки (Бильшовский-Грос. Об. 40, ок. 2) (фрагмент рис. 28 по А.Я.Хабаровой, 1975); Б — клетки Догеля II типа (1) из межмышечного сплетения тонкой кишки кошки с образованными дендритом (2) кустиковидными рецепторными терминалами (Метиленовая синь. Об. 40, ок. 10) (по Т.С.Ивановой, 1967)

полигональные и т.д. Выделить рецепторы с преобладанием какой-либо определенной формы расширений не удастся. По максимальному диаметру расширения в несколько раз превышают диаметр соединяющих их участков.

Согласно определению афферентного рецептора, его обязательным элементом являются вспомогательные структуры. В соответствии со светомикроскопическими, ультраструктурными и иммуногистохимическими сведениями нервные терминалы механодетекторы

текторов амплитуды, длительности и скорости изменения механического стимула различных висцеральных систем (выделительной, репродуктивной, пищеварительной, дыхательной и сердечно-сосудистой) не окружены какими-либо оболочками или специальными клетками, а располагаются среди клеточных (различного типа эпителиальные, мышечные клетки) и соединительнотканых и глиальных (шванновские клетки, коллагеновые, эластиновые волокна) структур иннервируемого участка. С этими структурами афферентные окончания могут иметь контакты, часть из которых, по-видимому, обеспечивает крепление терминалей в иннервируемом участке органа, а другая — активацию механоактивируемых каналов в мембране терминали при механической деформации этого участка.

Перед тем как перейти к описанию электрических ответов висцеральных механорецепторов, детектирующих амплитуду, скорость и длительность механического стимула, вызванных адекватным раздражением, остановимся на одном важном факте, который обнаруживается в опытах с регистрацией электрической активности висцеральных рецепторов.

В афферентных нервных волокнах, отходящих от рецепторов, находящихся в покое, т.е. без видимого раздражения их адекватными стимулами, часто регистрируется низкочастотная импульсация, получившая название спонтанной импульсной активности. Хорошо известно, что у нервных клеток в покое мембрана имеет наибольшую проницаемость к ионам калия. В соответствии с уравнением Голдмана в этом случае мембранный потенциал по величине и знаку будет определяться калиевым равновесным потенциалом. Учитывая, что генерация ПД происходит только тогда, когда мембранный потенциал вследствие повышения проницаемости к ионам натрия, смещаясь от равновесного калиевого потенциала в сторону нулевой величины (деполяризация мембраны), достигает определенного — критического уровня деполяризации, можно считать, что мембрана рецепторных терминалей в состоянии покоя деполяризована до уровня, близкого для возникновения ПД. Несомненно, этот факт имеет большое значение для восприятия раздражающих стимулов малых интенсивностей. Так, если бы мембранный потенциал рецепторных окончаний находился около равновесного калиевого потенциала, то для генерации ПД в афферентном волокне надо было бы поднять мембранный потенциал на 10—30 мВ. РП, возникающий в афферентных терминалях под действием адекватного раздражения и имеющий меньшую амплитуду, не вызвал бы генерации ПД, т.е. имелся бы своеобразный «холостой» неинформативный период изменения мембранного потенциала рецепторного окончания.

При исследовании функциональных характеристик рецепторов часто используют трапецеидальные стимулы. По электрической

реакции на динамическую часть стимула можно судить о способности рецептора детектировать скорость изменения раздражения. Ответ рецептора на статическую часть стимула позволяет оценить возможности рецептора детектировать амплитуду и длительность раздражения.

В силу методических трудностей пока не удалось зарегистрировать электрическую реакцию — РП висцеральных механорецепторов, детектирующих амплитуду, длительность и скорость изменения механического стимула, имеющих центральное происхождение. Существующие методики позволяют регистрировать импульсную активность афферентного волокна лишь на сравнительно большом расстоянии от рецептора. В связи с этим целесообразно воспользоваться сведениями о механорецепторах, детектирующих амплитуду, длительность и скорость механического стимула, которые можно изолировать из органа и зарегистрировать их РП в ответ на действие адекватного раздражения. Такими механорецепторами являются основные механорецепторы мышц: мышечные веретена. Правда, строго говоря, мышечные веретена можно отнести и к механорецепторам внутренних органов, поскольку функционирование такого важного висцерального органа дыхательной системы, как диафрагма, обеспечивается находящимися в ней мышечными веретенами. В ответ на трапецеидальное механическое растяжение (рис. 8.5, А) можно различить два типа электрической реакции мышечного веретена: медленная деполяризация — РП и накладывающаяся на РП серия ПД. Окончание механического стимула сопровождается быстрым снижением деполяризации до нулевого уровня и появлением гиперполяризации. При введении в раствор, омывающий мышечное веретено, одного из блокаторов электрически активируемых натриевых каналов (тетродотоксин, локальные анестетики) подавляется возникновение ПД в афферентном волокне и РП регистрируется в чистом виде. Положительная полярность (деполяризация) РП в соответствии с уравнением Голдмана позволяет сделать вывод, что РП, как и ПД, генерируется за счет активации ионных натриевых каналов, что было подтверждено в многочисленных электрофизиологических работах. Однако особенность этих механоактивируемых каналов состоит в отсутствии их активации электрическим током, и селективные блокаторы электроактивируемых каналов в течение длительного времени не влияют на их активацию. На начало растяжения мышцы регистрируется деполяризационный всплеск (динамическая часть ответа). Он сравнительно быстро спадает до уровня, определяемого величиной механического стимула (статическая часть ответа). Как показали исследования, динамическая часть ответа по форме повторяет изменения механического растяжения и ее амплитуда зависит от скорости нарастания механического стимула. При неизменном уровне стационарного растяжения боль-

шей скорости увеличения растяжения соответствует большая величина динамической части ответа, т.е. динамическая часть РП детектирует скорость нарастания механического стимула. Амплитуда статического уровня РП определяется величиной стационар-

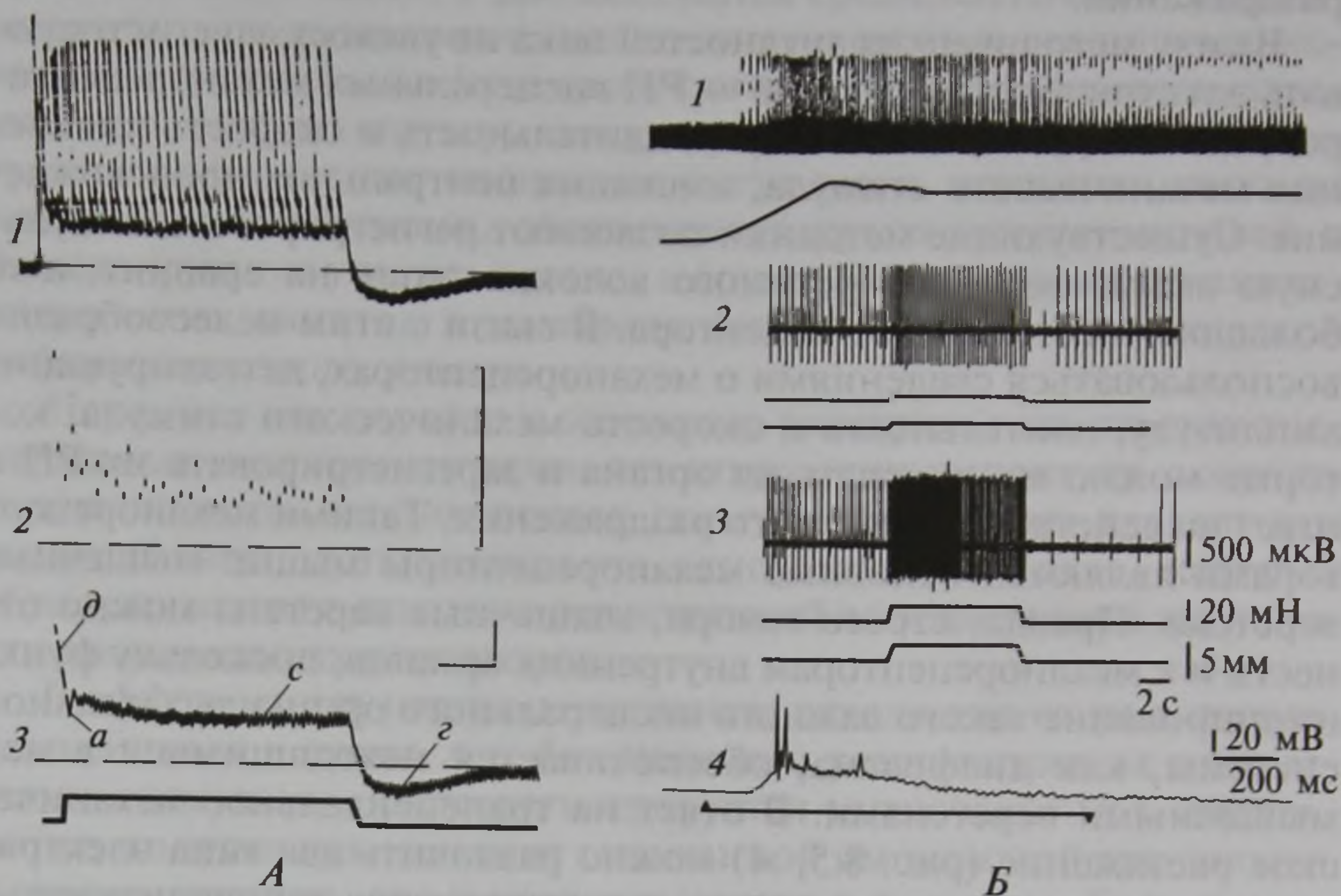


Рис. 8.5. Электрические ответы механорецепторов детекторов амплитуды, скорости и длительности на раздражение трапецеидальными стимулами:

А — ответы изолированного мышечного веретена лягушки на трапецеидальное растяжение. На всех осциллограммах пунктирной линией обозначен нулевой уровень: 1 — ответ рецептора на растяжение в нормальном физиологическом растворе; 2 — изменение мгновенной частоты ПД мышечного веретена при растяжении; время появления точки на экране совпадает с временем генерации ПД, а высота точки соответствует его мгновенной частоте, т.е. величине, обратной времени между данным ПД и предшествующим ПД, калибровка по вертикали — 40 имп./с; 3 — электрический ответ мышечного веретена — РП при добавлении в физиологический раствор локального анестетика (d — динамическая компонента РП, a — постдинамический андершут, c — статическая компонента РП, z — следовая гиперполяризация). Калибровка для 1, 3 по вертикали — 5 мВ, по горизонтали — 10 мс. Нижний луч для всех осциллограмм — отметка механического стимула амплитудой 400 мкм. Б — ответы висцеральных механорецепторов: 1 — ответ трахеального механорецептора на раздувание трахеи. Нижний луч — отметка механического стимула. Калибровка по горизонтали — 0,5 с (по G.G. Knowlton, M.C. Larrabee, 1946); 2, 3 — импульсная реакция механорецептора, локализованного в стенке пищевода морской свинки на круговое растяжение соответственно 1 и 3 мм. На осциллограммах нижние лучи — соответственно отметка механического напряжения и растяжения (по V.T. Zagorodnyuk et al., 2000); 4 — РП механорецепторных терминалей клеток Догеля II типа на тактильное раздражение стенки двенадцатиперстной кишки морской свинки. Внизу осциллограммы отметка времени действия механического надавливания (по W.A.A. Kunze et al., 2000)

ной части растяжения и не зависит от скорости нарастания растяжения, т.е. детектирует амплитуду растяжения. Дополнительно статическая часть РП детектирует и длительность стимула. Характерно, что статический уровень РП имеет тенденцию к медленному уменьшению со временем (см. рис. 8.5, А, 3). Это явление получило название медленной адаптации. Длительность и максимальная амплитуда гиперполяризационной части РП увеличиваются с увеличением амплитуды и длительности растяжения. Здесь следует отметить, что спонтанные ПД не генерируются во время гиперполяризационной фазы РП. Первый спонтанный ПД возникает, когда гиперполяризация возвращается к исходному уровню. Изучение природы гиперполяризационной части РП указывает на то, что она обусловлена главным образом работой электрогенного (Na^+ , K^+) ионного насоса.

Многочисленные исследования показали, что между амплитудой РП (его деполяризационной фазой) и частотой ПД существует прямая зависимость. Большей амплитуде РП соответствует большая частота ПД, которая медленно снижается со временем действия растяжения. В связи с этим рецепторы, имеющие такой паттерн электрической активности, по своей функции дополнительно классифицируются как медленноадаптирующиеся. В большом количестве экспериментов, посвященных функционированию мышечных веретен, обнаружено, что форма и амплитуда РП и его адаптация определяются механическими свойствами вспомогательных структур рецептора и электрическими свойствами непосредственно афферентных окончаний.

Анализируя электрические ответы механорецепторов, детектирующих амплитуду, скорость и длительность в висцеральных органах, входящих в состав различных висцеральных систем (см. рис. 8.5, Б), нетрудно заметить, что импульсные ответы всех этих рецепторов имеют большое сходство с импульсной реакцией мышечных веретен при раздражении их трапецеидальными механическими стимулами. В этом случае во время нарастания механического раздражения частота ПД увеличивается, достигая наибольшего значения при достижении стимула статической части, и быстро снижается до уровня, определяемого амплитудой механического раздражения. Во время статической части стимула частота ПД имеет тенденцию к снижению. После окончания стимула наблюдается некоторый период, в течение которого отсутствует или снижена частота спонтанных ПД. Причем этот период тем продолжительнее, чем больше амплитуда или длительность механического раздражения (см. рис. 8.5, Б, 2, 3). Было обнаружено, что у данной группы механорецепторов, находящихся в различных участках висцеральных органов, средняя частота ПД, приходящихся на статическую часть раздражения, до определенных пределов пропорциональна величине адекватного механического раздражения.

Экспериментальный материал позволяет прийти к заключению, что так же, как у мышечных веретен, адаптация висцеральных механорецепторов детекторов амплитуды, скорости и длительности стимула определяется механическими свойствами вспомогательных структур рецепторов и электрическими свойствами непосредственно афферентных окончаний. Следовательно, можно с большой степенью вероятности полагать, что все висцеральные механорецепторы данного вида генерирует РП в ответ на трапецеидальное механическое раздражение такой же формы, что и мышечные веретена, и в основе их функционирования лежат механоэлектрические процессы, характерные для мышечных веретен.

Известно, что во время функционирования висцеральных органов меняется их размер, а также механическое напряжение стенок органов. Морфофизиологические наблюдения показали, что восприятие и регулирование изменения названных параметров осуществляется с помощью детекторов амплитуды, скорости и длительности. Причем изменение объемов органов детектируется преимущественно первой подгруппой механорецепторов, афферентные веточки которых формируют нервные терминалы, располагающиеся в тканях диффузно в виде цепочек или лучей, в то время как изменение механического напряжения — главным образом второй подгруппой с нервными веточками, имеющими вид компактных ячеистых или сетчатых пластинок (см. рис. 8.4). В отличие от механорецепторов, образованных довольно длинными волокнами симпатических и парасимпатических нейронов, аналогичные механорецепторы метасимпатического отдела формируются дендритами клеток Догеля II типа (см. рис. 8.4), длина которых не превышает 300—400 мкм, так что при введении в сому клетки микроэлектрода можно зарегистрировать РП их нервных терминалей. Осуществить это технически довольно трудно и только в недавнее время у клеток Догеля II типа энтеральной части метасимпатической нервной системы удалось зарегистрировать РП механорецепторных окончаний, образованных их дендритами в ответ на механическое раздражение.

Первые экспериментальные данные не оставляют сомнения в том, что механорецепторные терминалы, образованные дендритами клеток Догеля II типа, имеют функциональные характеристики, сходные со свойствами механорецепторов, принадлежащих афферентным нейронам парасимпатического и симпатического отделов. В ответ на механическое раздражение генерируется РП, представляющий деполяризацию мембраны механочувствительных окончаний, который электротонически распространяется к соме клетки и вызывает генерацию ПД. У РП механорецепторов, образованных дендритами клеток Догеля II типа, четко прослеживается динамическая и статическая части РП (рис. 8.5, Б, 4).

Механорецепторы — детекторы скорости. Висцеральные механорецепторы, детектирующие только скорость изменения меха-

нического стимула, также образованы разветвлениями нервных волокон афферентных нейронов. Сейчас еще не существует морфологических или иммуногистохимических критериев, по которым их можно было бы отличить от детекторов скорости, амплитуды и положения. Как показали электрофизиологические исследования, данный вид механорецепторов в большинстве случаев располагается ближе к поверхности висцерального органа.

Этот вид механорецепторов в покое часто не обладает спонтанной импульсной активностью. В связи с особенностью расположения в органе у некоторых рецепторов этого вида отсутствует реакция на изменение механического напряжения или на растяжение стенок органа при умеренных амплитудах механического стимула. Их реакция возникает при довольно сильных движениях органа. Вместе с тем рецепторы, находящиеся в слизистом слое, возбуждаются при легком смещении в тангенциальном направлении слизистой оболочки или поглаживании ее поверхности волоском, а также током жидкости или воздуха, проходящих вдоль стенки органа. В дыхательном тракте эти рецепторы возбуждаются при попадании на слизистую оболочку пылевых частиц. Данный вид механорецепторов не реагирует на постоянное раздражение, а генерирует афферентные ПД на изменение амплитуды механического стимула (рис. 8.6).

Средняя частота их разряда увеличивается с увеличением скорости изменения механического раздражения. Соответственно реакция данного вида механорецепторов на трапецеидальный сти-

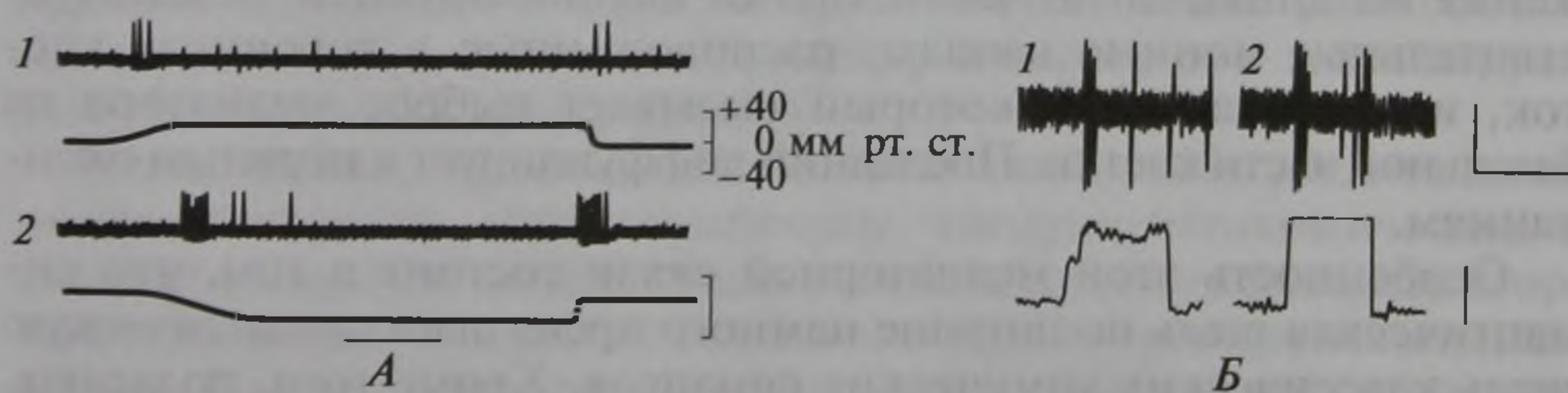


Рис. 8.6. Электрические ответы механорецепторов детекторов скорости на раздражение трапецеидальными механическими стимулами:

А — импульсная активность механорецептора трахеи кошки: 1, 2 — реакция механорецептора соответственно на раздувание и спадение трахеи. На всех осциллограммах нижний луч — отметка давления внутри трахеи. Калибровка времени — горизонтальная линия 0,4 с (по J. G. Widdicombe, 1954); Б — электрическая реакция механорецепторов трахеи морской свинки на ее растяжение. На всех осциллограммах нижний луч — отметка механического стимула. Осциллограмма 2 зарегистрирована при растяжении, в 4 раза превышающем растяжение на 1. Калибровка для электрической активности по вертикали — 20 мкВ, по горизонтали — 10 с. Калибровка для амплитуды растяжения по вертикали 20 мм Н₂О (по B. J. Canning et al., 2004)

мул заключается в генерации ПД на увеличение или на спад амплитуды раздражения. Количество и частота ПД, приходящихся на статическую компоненту, быстро уменьшается со временем (см. рис. 8.6), поэтому эти рецепторы в связи с их функцией обозначают еще как быстроадаптирующиеся. В отличие от медленно адаптирующихся детекторов скорости, амплитуды, длительности данный вид рецепторов способен воспринимать большие скорости изменения амплитуды механического стимула. От детекторов скорости пока не удалось зарегистрировать РП. Причина их быстрой адаптации неизвестна. Можно предполагать лишь, что она, как и у телец Пачини, обусловлена механическими свойствами окружающих нервные терминалы структур органа и электрическими ионными процессами, происходящими в клеточной мембране рецептора.

О возможности существования в висцеральных органах механорецепторов, образованных специальными клетками, входящими в состав выстилающих внутренние поверхности эпителиальных клеток, имеются пока только морфологические и иммуногистохимические данные (см. рис. 8.3). Известно, что апикальная часть клетки с ворсинками выходит в полость, представляющую собой трубчатообразное (кишка, мочеточник, влагалище, протоки слюнных желез, желчного пузыря) или мешкообразное (желудок, легкое, мочевой и желчный пузыри) образование. Под слизистой оболочкой вблизи базальных областей эпителиальных клеток располагаются нервные терминалы, которые могут быть образованы волокнами симпатического, парасимпатического или метасимпатического происхождения. При действии механического раздражения на апикальную часть клетки активизируются механочувствительные ионные каналы, расположенные в ворсинках клеток, и возникает РП, который вызывает выброс медиатора из базальной части клетки. Последний диффундирует к нервным окончаниям.

Особенность этой медиаторной связи состоит в том, что синаптическая щель по ширине намного превышает синаптическую щель классических химических синапсов. Кроме того, полагают, что в мембране нервных терминалов помимо каналов, активируемых медиатором, располагаются каналы, активируемые механическим стимулом.

К настоящему времени гистохимические данные показывают, что в качестве медиаторов могут использоваться АТФ и серотонин. По своему расположению механочувствительные эпителиальные клетки идеально приспособлены для восприятия с помощью волосков течения биологических жидкостей, а также выступают в качестве контактных механорецепторов по детектированию твердых частиц, например, в воздухоносных путях, протоках желез, кровеносных сосудах. Для окончательного решения участия эпи-

телиальных клеток в детектировании механических стимулов необходимы электрофизиологические данные, поскольку передача информации в висцеральной сенсорной системе на большие расстояния, так же как и в других сенсорных системах, осуществляется главным образом с помощью электрической сигнализации.

8.2.2. Хеморецепторы

Объективные электрофизиологические исследования афферентных рецепторов внутренних органов позволили обнаружить структуры, реагирующие на изменение химического состава окружающей их среды. Морфологические данные свидетельствуют, что так же, как и у механорецепторов, собственно воспринимающая часть хеморецепторов может быть расположена в разветвлениях нервного волокна или рецепторная область находится в определенном образом организованных участках клеток (нервных или имеющих другое происхождение), которые содержат специальные волоски или выросты на поверхности клетки. Необходимое условие для рецепции химического стимула — возможность контакта собственно воспринимающей области с химическим веществом.

Вместе с тем в соответствии с морфологическими данными нервные терминалы в висцеральных органах никогда не выходят в полость органа, а располагаются, как правило, под слоем эпителиальных клеток среди соединительнотканых структур. Поэтому диффузия химических веществ к хемочувствительным нервным терминалам должна осуществляться по межклеточным путям, а нервные терминалы хеморецепторов соответственно располагают как можно ближе к полости органа, у которого они анализируют химический состав содержимого.

К настоящему времени отсутствуют какие-либо убедительные морфологические, гистохимические, иммуногистохимические и ультраструктурные данные, позволяющие отличать хеморецепторные терминалы от нервных окончаний рецепторов других модальностей. Следует заметить, что о структуре и механизмах рецепции в висцеральных хеморецепторах, образованных нервными волокнами, известно сравнительно немного. Точная локализация этих окончаний, например механорецепторов, не установлена. Неизвестно и об их вспомогательных структурах. О присутствии хеморецепторов в какой-либо области органа свидетельствует лишь изменение частоты афферентных ПД, происходящее при изменении концентраций химических веществ в полостях органов в физиологических пределах.

С помощью электрофизиологического метода среди висцеральных хеморецепторов были выделены рецепторы, изменяющие свою электрическую активность на изменение рН среды, рецепторы,

реагирующие на изменение концентрации глюкозы, — глюкорецепторы, рецепторы некоторых аминокислот, рецепторы, сигнализирующие об изменении осмотичности внутренней среды. Кроме того, хеморецепторами являются еще и специальные иммунные клетки, которые отвечают на специфические химические компоненты, выделяемые опасными для организма вирусами и бактериями, а также на антигены и токсины, проникающие с пищей и воздухом.

Щелочно- и кислотночувствительные рецепторы. Этот тип рецепторов был обнаружен в слизистой оболочке желудочно-кишечного тракта животных. Рецепторы, по-видимому, являются не просто детекторами рН среды, поскольку было показано, что их реакция зависит еще и от типа кислоты или щелочи. Кислотные рецепторы увеличивают частоту импульсации с увеличением концентрации ионов водорода в среде (т.е. снижение рН), щелочные — повышают частоту афферентных ПД с увеличением концентрации OH^- -группы.

Глюкорецепторы. Данные рецепторы также найдены в желудочно-кишечном тракте и печени животных. Увеличение concentra-

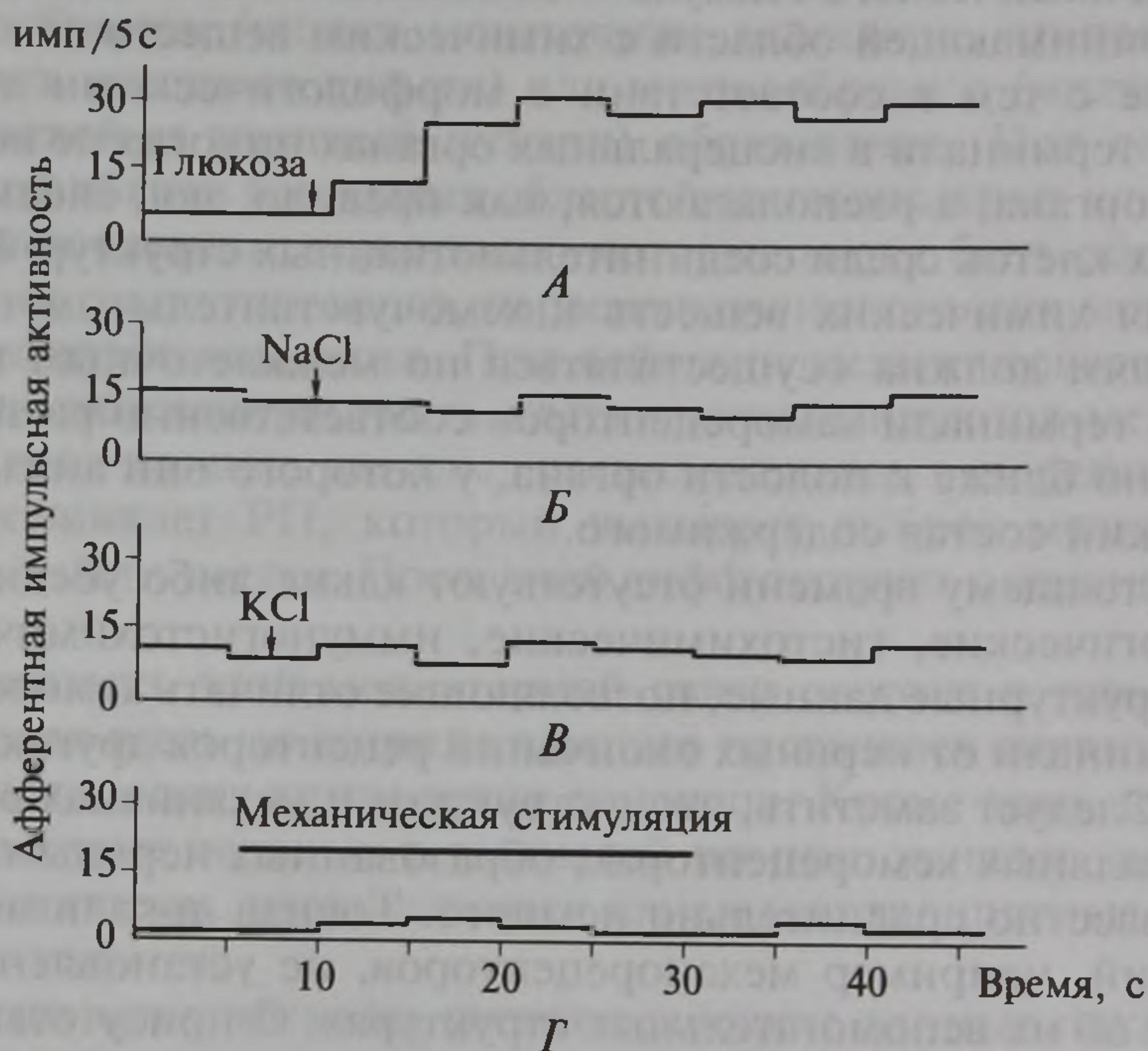


Рис. 8.7. Гистограммы афферентной импульсной активности, иллюстрирующие специфичность глюкорецепторов кишечника:

А — реакция глюкорецепторов на раствор глюкозы; Б, В — реакция этих же рецепторов на растворы NaCl и KCl, имеющих ту же осмотичность, что и раствор глюкозы. Стрелками показано начало действия растворов; Г — реакция рецепторов на сильное растяжение стенки кишки. Горизонтальной линией отмечено время механического растяжения (по N.Meі, 1983)

ции глюкозы вызывает повышение частоты афферентной импульсации в нервных волокнах, образующих эти рецепторы в желудке и тонкой кишке (рис. 8.7). Однако хорошо известно, что изменение концентрации глюкозы влияет на осмотическое давление раствора, стало быть глюкорецепторы могут быть просто осморецепторами. Проверка их реакции на повышение осмотичности раствора за счет других веществ, например, таких, как хлористый натрий или калий, не обнаружила какой-либо реакции глюкорецепторов (см. рис. 8.7). Раздражение этих рецепторов адекватными стимулами вело к быстрому повышению уровня инсулина в крови животных. Надо отметить, что некоторые глюкорецепторы могут возбуждаться и другими углеводами, причем отмечалась специфичность реакции различных рецепторов на тип углевода. В противоположность глюкорецепторам желудочно-кишечного тракта глюкорецепторы печени в ответ на низкие концентрации глюкозы в крови, поступающей в печень, отвечают появлением ПД в афферентных волокнах с определенной частотой. Повышение концентрации глюкозы сопровождается падением частоты импульсации.

Аминокислотные висцеральные рецепторы. Рецепторные структуры, реагирующие изменением импульсной активности на различные аминокислоты, были обнаружены в кишечнике плотоядных животных. Эти рецепторы не активировались какими-либо другими химическими веществами, а также механическим раздражением. Короткий латентный период ответов на аминокислоты позволяет считать, что эти рецепторы также находятся в слизистой оболочке органов пищеварения.

Осморецепторы. Во внутренних органах были обнаружены рецепторы, реагирующие на изменение осмотического давления окружающей их жидкости. Реакция этих рецепторов не зависела от природы вещества, с помощью которого было вызвано повышение осмотичности раствора.

В последние годы появились сведения о том, что нервные терминали афферентных метасимпатических нейронов также могут осуществлять хеморецепторную функцию. Так, при внутриклеточной регистрации электрической активности от сомы клетки Догеля II типа, находящейся в стенке тонкой кишки, были обнаружены импульсные ответы на ряд химических веществ, таких, как неорганические кислоты, жирные кислоты с короткой цепью при нейтральных рН и глюкоза. Действие этих веществ может быть либо непосредственным, направленным через межклеточные пути на нервные терминали, располагающиеся под эпителиальным слоем слизистой оболочки, либо через медиатор, выделяющийся из базальных областей эпителиальных клеток. Во втором случае нервные терминали клеток Догеля II типа выполняют функцию афферентных синапсов. Однозначно этот вопрос к настоящему времени еще не решен.

Рецепторы, детектирующие содержание кислорода и диоксида углерода. Каротидные тельца. Среди висцеральных рецепторов структура и функция этих хеморецепторов наиболее изучены. Они являются хеморецепторами артериального русла и сосредоточены в двух зонах: в месте деления общей сонной артерии на наружную и внутреннюю (каротидные тельца) и в области дуги аорты (аортальные тельца) (рис. 8.8). Основная функция этих рецепторов определяется их чувствительностью к содержанию в крови кислорода. Вместе с тем они также четко реагируют на содержание в

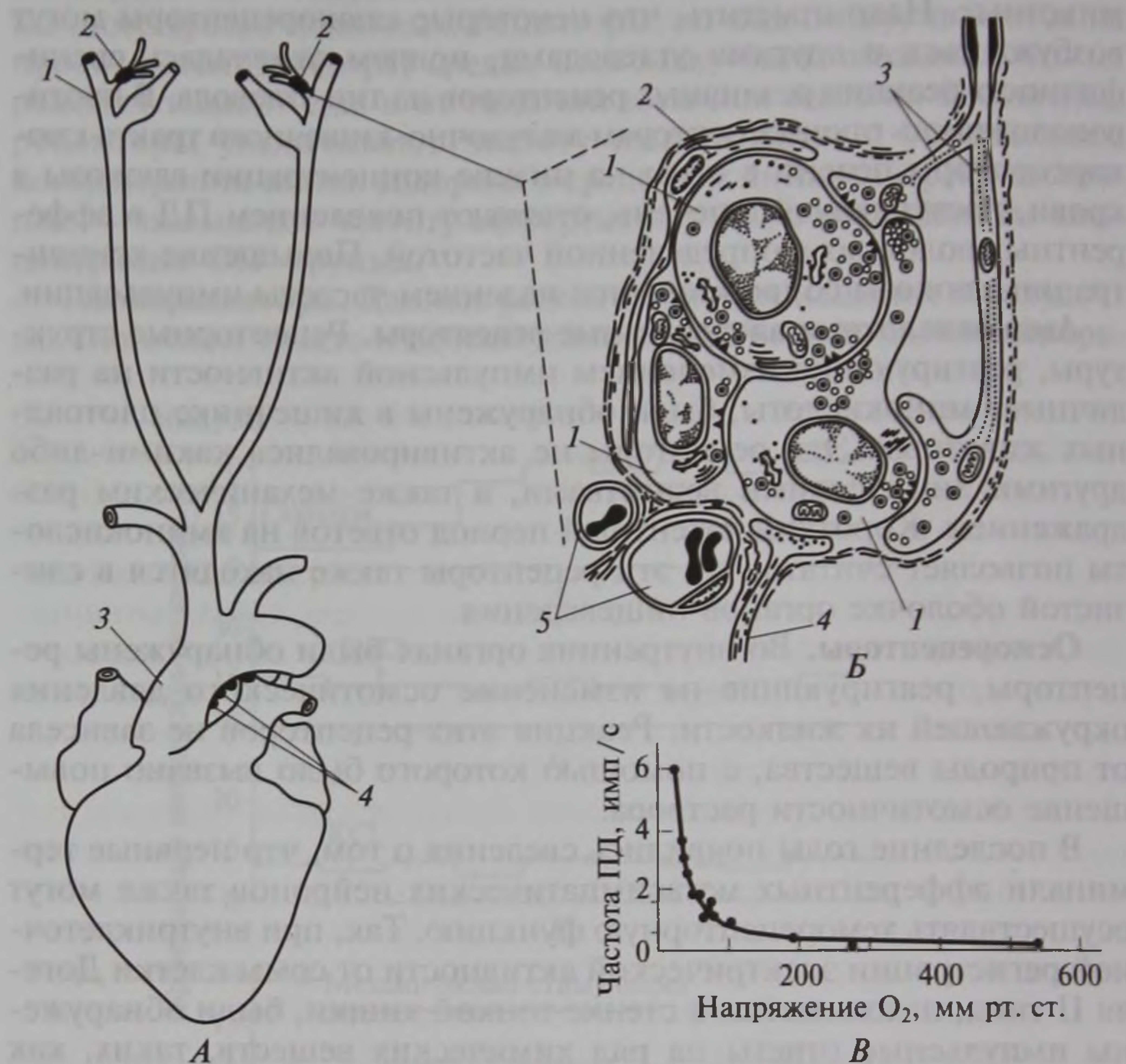


Рис. 8.8. Схема расположения каротидного и аортального телец (А), участок каротидного тельца (Б) и зависимость частоты афферентных потенциалов действия каротидного тельца от содержания кислорода в крови (В):

А: 1 — сонная артерия; 2 — место расположения каротидного тельца; 3 — аорта; 4 — место расположения аортальных телец; Б: 1 — хеморецепторная клетка; 2 — опорная клетка; 3 — афферентное нервное волокно; 4 — эфферентное нервное волокно; 5 — капилляры; В — зависимость между напряжением кислорода в крови и средней частотой афферентной импульсации в каротидном нервном волокне

кровенном русле CO_2 и изменение рН. Каротидные и аортальные тельца по своему строению и функции имеют много общего. Однако у большинства животных главенствующее положение занимают каротидные тельца.

Каротидное тельце образовано соединительнотканной капсулой, внутри которой располагаются клетки двух типов. Клетки I типа — хеморецепторы (гломерулярные клетки), клетки II типа выполняют опорную функцию (см. рис. 8.3; рис. 8.8). Форма хеморецепторных клеток округлая, их диаметр составляет 10—15 мкм. Клетки имеют цитоплазматические отростки различной длины. Опорные клетки обладают также пальцевидными отростками, которые частично оплетают рецепторные клетки. Внутри капсулы рецепторные клетки с прилегающими к ним опорными клетками располагаются островками — кластерами, отделенными друг от друга соединительнотканными перегородками. Соотношение между количеством рецепторных и опорных клеток внутри кластера составляет примерно 5 : 1. Хеморецепторные клетки плотно контактируют друг с другом. Кровоснабжение каротидных телец осуществляется тонкими артериями, отходящими от основной магистрали. Чрезвычайно густая сеть капилляров проходит через стенки капсулы каждого тельца, где и контактирует с кластерами. Внутри телец капилляры переходят в вены. Через соединительнотканную стенку телец проходят также афферентные и эфферентные нервные волокна. Под капсулой они теряют миелиновую оболочку, пересекают стенку кластера и образуют разнообразные по форме афферентные и эфферентные (обратная связь) синаптические окончания с хеморецепторными клетками. Таким образом, рецептором каротидного тельца служит специальная клетка, синаптически связанная с первым афферентным нейроном, тело которого находится в каменистом ганглии парасимпатического отдела автономной нервной системы. В роли вспомогательных структур в этом случае выступают капсула тельца, опорные клетки и кровеносные капилляры. Соединительнотканная капсула, по-видимому, обеспечивает ограничение механических и химических влияний окружающей среды на рецепторные клетки. Одна из функций опорных клеток состоит в фиксировании рецепторных клеток в определенном месте тельца. Кровеносные капилляры выполняют проводящую функцию, доставляя кислород к мембране рецепторной клетки.

При нормальном напряжении кислорода в крови животного (80—90 мм рт. ст.) в афферентных нервных волокнах каротидного тельца регистрируется спонтанная импульсная активность. Это указывает на то, что хеморецепторная клетка изначально деполяризована и из ее пресинаптической области происходит выброс медиатора. Микроэлектродные измерения подтвердили это предположение. В большинстве случаев мембранный потенциал рецеп-

торных клеток сдвинут от равновесного калиевого потенциала на 30 — 40 мВ в сторону деполяризации. Это одна из причин столь высокой чувствительности клетки к химическому стимулу. По мере ступенчатообразного уменьшения напряжения кислорода в крови примерно через 1 с начинает увеличиваться частота афферентных ПД, которая в течение около 3 с достигает максимальной величины для данного значения напряжения кислорода в крови и в дальнейшем практически остается на неизменном уровне, т.е. адаптация у каротидных рецепторов отсутствует. Возвращение напряжения кислорода к исходному значению влечет за собой снижение в течение 2 — 3 с частоты импульсации до первоначального уровня. Зависимость между уменьшением напряжения кислорода в крови и средней частотой афферентных ПД имеет вид гиперболы (см. рис. 8.8). Физиологическое пороговое значение напряжения кислорода находится на уровне 75 мм рт. ст. Максимальная частота ПД в нервных волокнах каротидного тельца наблюдается при снижении напряжения кислорода до 10 мм рт. ст.

При увеличении напряжения диоксида углерода в крови примерно до 100 мм рт. ст. или уменьшении рН крови до 6,9 происходит также усиление частоты афферентных ПД в нервных волокнах каротидного тельца. Зависимость между частотой и значением напряжения CO_2 и рН в данных пределах близка к линейной. Однако дальнейшее увеличение этих величин сопровождается лишь незначительным повышением частоты афферентных ПД.

С помощью экспериментов на изолированных хеморецепторных клетках каротидного синуса кроликов в мембране клеток обнаружено несколько типов ионных каналов, в том числе каналов, чувствительных к содержанию кислорода в крови. В частности, было показано, что при снижении напряжения кислорода блокируется одна из компонент ионного тока, переносимого ионами калия. В мембране хеморецепторной клетки обнаружены специальные калиевые каналы с рецепторным белком, активируемым кислородом. При нормальном содержании кислорода в крови белок активирован и калиевые каналы открыты. Снижение концентрации кислорода в крови приводит к инактивации белка и закрытию калиевых каналов, что приводит к сдвигу мембранного потенциала в сторону деполяризации. Деполяризация мембраны вызовет дополнительное увеличение выхода медиатора из клетки и возбуждение афферентных синапсов с последующим увеличением частоты ПД в нервном волокне. Вопрос о механизмах рецепции напряжения CO_2 в крови и рН остается менее изученным.

Нейроэпителиальные тельца воздухоносных путей легких. Данный вид хеморецепторов считается аналогом каротидных и аортальных телец по определению содержания кислорода в воздухоносных путях легких. Как и в случае каротидных телец, исследованию морфологических и функциональных характеристик этих рецеп-

торов с использованием самых разнообразных современных методов посвящено большое количество работ. Рецепторы обнаружены у различных видов животных, от амфибий до млекопитающих. Полагают, что нейроэпителиальные тельца детектируют содержание кислорода в полостях бронх и бронхиол и располагаются в эпителиальной выстилке слизистой оболочки их стенок (рис. 8.9). Каждое нейроэпителиальное тельце образовано группой плотно прилегающих друг к другу клеток, имеющих хорошо выраженную поляризацию (см. рис. 8.3; 8.9). На апикальном конце клеток расположены реснички — микровиллы. Как правило, верхняя часть клеток нейроэпителиальных телец покрыта слоем уплощенных Клара-клеток (вспомогательные структуры) так, что микровиллы рецепторных клеток сообщаются с воздушной полостью через заполненные слизью узкие поры между Клара-клетками. В базальной части хеморецепторных клеток содержится большое количество гранулированных везикул.

Иннервация нейроэпителиальных телец осуществляется нервными волокнами, входящими в состав блуждающего нерва. Тела нервных клеток, образующих эти волокна, находятся в парасимпатическом узловатом ганглии. На клетках нейроэпителиальных телец нервные волокна формируют афферентные и эфферентные синапсы. Часто от афферентного аксона, образующего афферентный синапс, отходит коллатераль, заканчивающаяся эфферент-

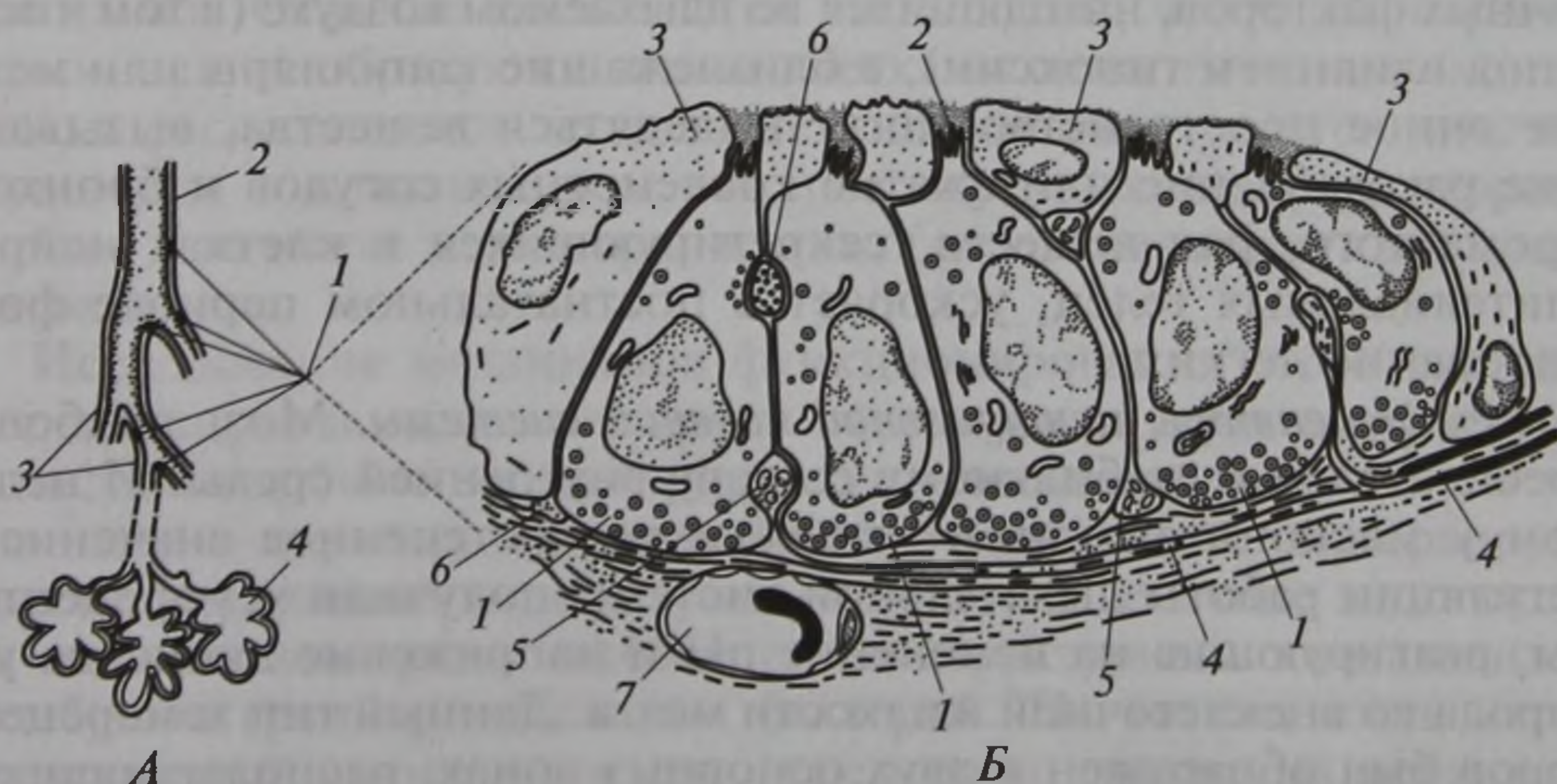


Рис. 8.9. Схема расположения нейроэпителиальных телец (А) и строения нейроэпителиального тельца (Б):

А: 1 — места расположения нейроэпителиальных телец в воздухоносных путях легких; 2 — бронха; 3 — бронхиолы; 4 — альвеолы; Б: 1 — хеморецепторные клетки; 2 — микровиллы; 3 — Клара-клетки; 4 — нервное волокно; 5 — афферентное нервное окончание; 6 — эфферентное нервное окончание; 7 — кровеносный сосуд с эритроцитом

ным синапсом. К базальным областям нейроэпителиальных телец подходят капилляры.

Так же как у хемочувствительных клеток каротидных телец, в мембране клеток нейроэпителиальных телец были обнаружены калиевые ионные каналы, реагирующие на изменение концентрации кислорода в окружающей среде. Недостаток кислорода вызывал закрывание калиевых ионных каналов хемочувствительных клеток и соответственно деполяризацию их мембран. В свою очередь деполяризация усиливала выброс медиатора из клеток. Вместе с тем в отличие от каротидных телец до сих пор не удалось зарегистрировать афферентную импульсную активность от нервных волокон, иннервирующих нейроэпителиальные тельца, в ответ на недостаток кислорода. Так что окончательно вопрос об участии рассматриваемых структур в рефлекторных реакциях организма, связанных с детектированием содержания кислорода в воздухоносных ходах дыхательной системы, остается открытым. Следует отметить, что помимо возможного участия в рефлекторной регуляции функционирования легких через центральные нервные структуры нейроэпителиальные тельца могут регулировать работу легочных структур и на местном уровне. Оказалось, что хеморецепторные клетки, образующие нейроэпителиальные тельца, одновременно являются эндокринными клетками. Они могут синтезировать и секретировать такие биологически активные вещества, как серотонин, кальцитонин-либерин, бомбезин, гастрин-либерин и др. Из клеток под действием различных факторов, находящихся во вдыхаемом воздухе (в том числе и под влиянием гипоксии), в близлежащие капилляры или межклеточное пространство могут выделяться вещества, вызывающие расслабление или сжатие кровеносных сосудов и бронхов. Кроме того, ряд веществ, секретирующихся в клетках нейроэпителиальных телец, ускоряет в постнатальном периоде формирование легких.

Хеморецепторы центральной нервной системы. Мозг наиболее требователен к стабильному составу внутренней среды. И недаром у млекопитающих и человека первостепенное значение в регуляции работы дыхательной системы получили хеморецепторы, реагирующие на изменение рН и напряжение диоксида углерода во внеклеточной жидкости мозга. Данный тип хеморецепторов был обнаружен в двух основных зонах, располагающихся в вентролатеральной области продолговатого мозга, — роstralной и каудальной. Их орошение подкисленным или насыщенным диоксидом углерода раствором у бодрствующих животных повышал легочную вентиляцию. При введении микроэлектродов в эти области у крыс удалось внеклеточно зарегистрировать ПД, частота которых увеличивалась в ответ на повышение в артериальной крови напряжения CO_2 или снижения рН. На ступенча-

тообразное увеличение напряжения CO_2 или снижение рН импульсная электрическая реакция хеморецепторов была сходной с таковой каротидных телец. Вместе с тем в противоположность хорошо изученной структуре каротидных телец или нейроэпителиальных телец о морфологических характеристиках центральных хеморецепторов — детекторов рН и напряжения CO_2 во внеклеточной жидкости мозга известно мало. Полагают, что центральные хеморецепторы образованы разветвлениями дендритов крупных нервных клеток.

Рецепторы, детектирующие иммуноактивные химические вещества. К настоящему времени накапливается все больше данных о возможности рецепции иммуноактивирующих химических веществ клетками, располагающимися в эпителиальных или в непосредственной от них близости слоях стенок различных висцеральных органов. Клетки открывают свои рецептирующие части в полость органа. Например, для иммуноактивирующихся рецепторных клеток пищеварительного тракта такими веществами могут быть антигены пищи и токсические соединения, образующиеся в результате ее переваривания или выделяемые эндогенными микробами. Схема расположения иммунохеморецепторной клетки и последовательность событий, происходящих во время рецепции иммуноактивных химических соединений, аналогична схеме, действующей при восприятии механических стимулов. Рецепция химических веществ в этом случае, вероятно, может происходить по тому же принципу, что и в хеморецепторных клетках вкусовых сосочков языка. Отличие заключается лишь в том, что здесь нервные терминалы не образуют с этими клетками синаптических окончаний, а располагаются на значительно большем расстоянии, чем терминалы в классическом синапсе вкусовых хеморецепторных клеток. В качестве медиаторов в этих образованиях могут выступать цитокинины.

Исследование механизмов функционирования этого типа хеморецепторов в настоящее время находится на начальной стадии. В частности, было зарегистрировано изменение импульсной активности в нервных волокнах брыжеечного нерва, иннервирующих стенку тонкой кишки крысы в ответ на действие эндотоксина липополисахарида, являющегося структурным компонентом мембраны грамотрицательных бактерий. На возможность непосредственной стимуляции хеморецепторов, связанных нервными волокнами с центральными структурами автономной нервной системы, указывают опыты с использованием иммуномаркера электрической активности нервных клеток — с-Fos-белка. При введении бактериальной инфекции в кишечник мышей четкая экспрессия иммуномаркера наблюдалась в нервных клетках парасимпатических ганглиев, образующих афферентные нервные волокна, входящие в состав блуждающего нерва.

8.2.3. Терморецепторы

При изучении функциональных характеристик висцеральных механорецепторов было отмечено, что частота их разрядов меняется в зависимости температуры среды. Позже в желудочно-кишечном тракте, в кровеносных сосудах, в печени были найдены рецепторные структуры, реагирующие на изменение температуры, но не возбуждающиеся при механическом раздражении (рис. 8.10). Детальное рассмотрение зависимости частоты афферентных ПД от величины температуры показало, что средняя частота импульсной активности при нагревании или охлаждении возрастает до максимального значения, а затем в том и другом случае уменьшается до полного исчезновения. Таким образом, как и у экстеротерморецепторов, соотношение имеет куполообразный характер. В ответ на ступенчатое изменение температуры (повышение или понижение) частота афферентных потенциалов действия быстро увеличивается, достигая максимального значения, и затем сравнительно быстро понижается до определенного уровня, с которого снижение происходит уже медленнее.

Действие температурных стимулов с различными скоростями нарастания позволяет отнести температурные рецепторы к детекторам амплитуды, скорости и длительности стимула (см. рис. 8.10).

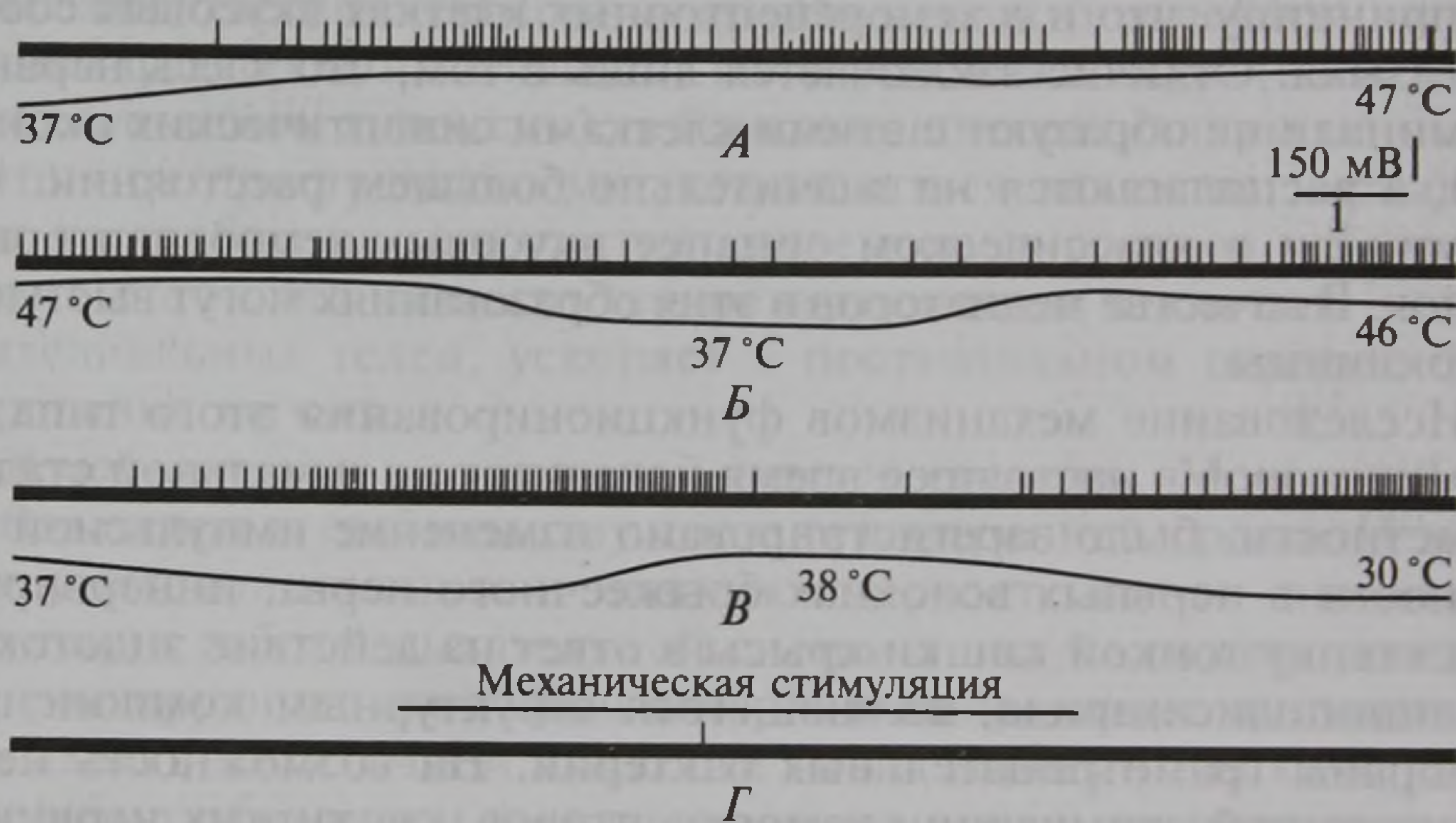


Рис. 8.10. Ответы терморецепторов кишечника на температурные стимулы:

А, Б — реакция тепловых рецепторов на нагревание и охлаждение стенки кишки на 10°C; В — ответы холодовых рецепторов на изменение температуры стенки кишки. Нижние кривые — отметки температурного стимула; Г — реакция температурных рецепторов на механическое раздражение стенки кишки отсутствует. Калибровка по горизонтали 1с, по вертикали 150 мкВ (по Т. El. Quazzani, 1981)

Максимальное значение частоты импульсных ответов висцеральных терморецепторов обычно ниже, чем у терморецепторов наружных покровов тела животных. Терморецепторы висцеральных органов образованы немиелинизированными нервными волокнами. Вместе с тем пока нет морфологических свидетельств о точных местах локализации термочувствительных окончаний, их структуре и особенностях вспомогательного аппарата этих рецепторов. По аналогии с терморецепторами внешних покровов тела можно лишь предполагать, что они представляют собой нервные терминали, располагающиеся вблизи базальных участков поверхностного слоя эпителиальных клеток органов.

Как уже говорилось, формирование мембранного потенциала обусловлено пассивным и активным ионным транспортом. Величина пассивной компоненты мембранного потенциала вычисляется с помощью уравнения Голдмана, куда входит и температура. Поэтому можно предположить, что вариации в температуре будут непосредственно изменять пассивный транспорт ионов и соответственно влиять на амплитуду мембранного потенциала.

Однако простые расчеты показывают, что сдвиг температуры на 10°C изменяет мембранный потенциал всего лишь на 2 мВ. Несмотря на то что терморецепторы имеют спонтанную активность, т.е. мембранный потенциал находится в области порога генерации ПД данной величины, изменение мембранного потенциала все же не будет достаточным для заметного увеличения частоты импульсации.

В последние годы изучение механизмов рецепции температуры в наружных покровах указывает на то, что в мембране рецептора имеются специальные ионные каналы, которые активируются только при изменении температуры. Данные о трансформации изменения температуры в электрическую активность на уровне рецепторной мембраны в висцеральных терморецепторах отсутствуют. Вместе с тем сходство в их реакции на воздействие температуры с кожными терморецепторами, по-видимому, указывает на общность этих механизмов.

8.2.4. Болевые рецепторы

Анализ многочисленных клинических и экспериментальных данных позволяет считать, что как такового специального болевого раздражителя не существует. Ощущение боли возникает в результате воздействия на ткани и органы механических, химических, температурных и световых стимулов сверхвысокой амплитуды. Вместе с тем в случае воспалительного процесса в органе боль могут вызвать и низкоамплитудные раздражающие стимулы.

Восприятие болевых воздействий во внешних покровах и внутренних органах осуществляется с помощью специальных болевых рецепторов. Вопрос о болевых рецепторах во внешних покровах решен в результате опытов, проведенных в 80-х годах XX в. на добровольцах с одновременной регистрацией субъективных (речевых) и объективных (афферентных ПД в нервных волокнах, образующих рецепторы) ответов при раздражении механически болевыми стимулами кожной поверхности. Было установлено, что в коже восприятие сверхинтенсивных стимулов осуществляется специальными болевыми рецепторами, которые образуются разветвлениями тонких миелинизированных и немиелинизированных нервных волокон диаметром 0,3—5 мкм. У этих рецепторов отсутствует спонтанная импульсная активность, т.е. в отличие от обычных механо- и терморецепторов мембранный потенциал в них, вероятно, находится в области, близкой к значениям равновесного калиевого потенциала. Последний же сдвинут в сторону гиперполяризации от критического уровня возникновения афферентных ПД.

Болевые рецепторы имеют высокий порог для генерации ПД, но по частоте ПД их ответы не отличаются от частоты импульсации, возникающей в обычных рецепторах в ответ на раздражение их низкой или умеренной амплитудой стимула. Многочисленные данные клиники и экспериментальные работы указывают на то, что практически все висцеральные органы имеют болевые рецепторы (см. рис. 8.2). Вместе с тем по сравнению с внешними покровами не существует однозначности относительно структуры и механизмов функционирования болевых рецепторов внутренних органов. И тем не менее экспериментальные данные позволяют полагать, что болевые рецепторы, как и висцеральные рецепторы других модальностей, могут быть образованы нервными волокнами и специальными эпителиальными клетками, локализованными на поверхности стенки висцерального органа. Обнаружены три группы болевых рецепторов: механо-, термо- и хемоболевые.

Болевую механорецепторную функцию могут осуществлять три популяции рецепторов. Первая самая многочисленная группа имеет низкий порог механического раздражения и реагирует на механический стимул в физиологических пределах его изменения, а также в области болевых значений механического раздражения. У висцеральных органов, имеющих полости, эта группа составляет 70—80 %. Полагают, что эти механорецепторы в начальном диапазоне механического раздражения (повышение давления в полости от 3 до 30 мм рт. ст.) обеспечивают появление ощущений, характерных для обычного функционирования органа. Примером может служить чувство наполнения органа, позыв к опорожнению органа. Однако в дальнейшем при увеличении амплитуды или длительности раздражения возникают болевые ощущения.

Рецепторы второй группы менее многочисленны, они составляют 20—30 % в полостных внутренних органах, имеют высокий порог к механическому стимулу и начинают отвечать на механическое раздражение, превышающее болевой порог. Он находится в области 30 мм рт. ст. Рассмотрение графиков зависимости средней частоты импульсации от давления, регистрируемой в нервных волокнах, образующих низко- и высокопороговые механорецепторы в стенке мочевого пузыря и толстой кишки (рис. 8.11), свидетельствует о том, что высокопороговый рецептор начинает реагировать на растяжение органа с давления, превышающего 30 мм рт. ст. и сопровождающегося появлением боли. Между средней частотой ПД и внутриполостным давлением отмечается линейная зависимость.

Реакция низкопорогового механорецептора наблюдается с повышения давления в полости до 3 мм рт. ст. В диапазоне давлений до 40 мм рт. ст. существует линейная зависимость между средней частотой ПД и внутриполостным давлением. Затем при переходе в диапазон болевых давлений линейность нарушается и увеличение частоты ПД замедляется с повышением давления. Болевые механорецепторы, образованные нервными волокнами, представляют собой ветвящиеся нервные терминалы, располагающиеся среди соединительнотканых, глиальных и мышечных структур внутренних органов. Экспериментальные материалы последних лет позволяют считать, что рецепция интенсивных механических раздражений осуществляется с помощью механоактивируемых ионных каналов.

К настоящему времени накапливается материал, указывающий на то, что в осуществлении механоболевой рецепции могут принимать участие специальные эпителиальные клетки, располагающиеся на внутренней поверхности стенки органа (см. рис. 8.3, *Е*). Например, в мочевом пузыре эту функцию могут осуществлять клетки уротелия. Высокоамплитудные механические стимулы вызывают выброс из базальных областей этих клеток медиатора, которым считается АТФ. Диффундируя к нервным терминалам, образованным нервным волокном и представляющим собой афферентные синаптические окончания, АТФ активирует P2X₃ рецепторы, локализованные в мембране этих окончаний.

Третью группу механоболевых рецепторов представляют так называемые «молчащие» болевые рецепторы. В обычных условиях они дают слабую реакцию или не отвечают на высокоамплитудные болевые механические стимулы. Реакция этих рецепторов значительно усиливается при воспалении органа (рис. 8.11, *В*). Например, введение в полость толстой кишки крысы 2,5%-й уксусной кислоты вызывает воспалительный процесс, в результате чего происходит сенситизация (повышение чувствительности) механорецепторов, которые в нормальных условиях не отвечали

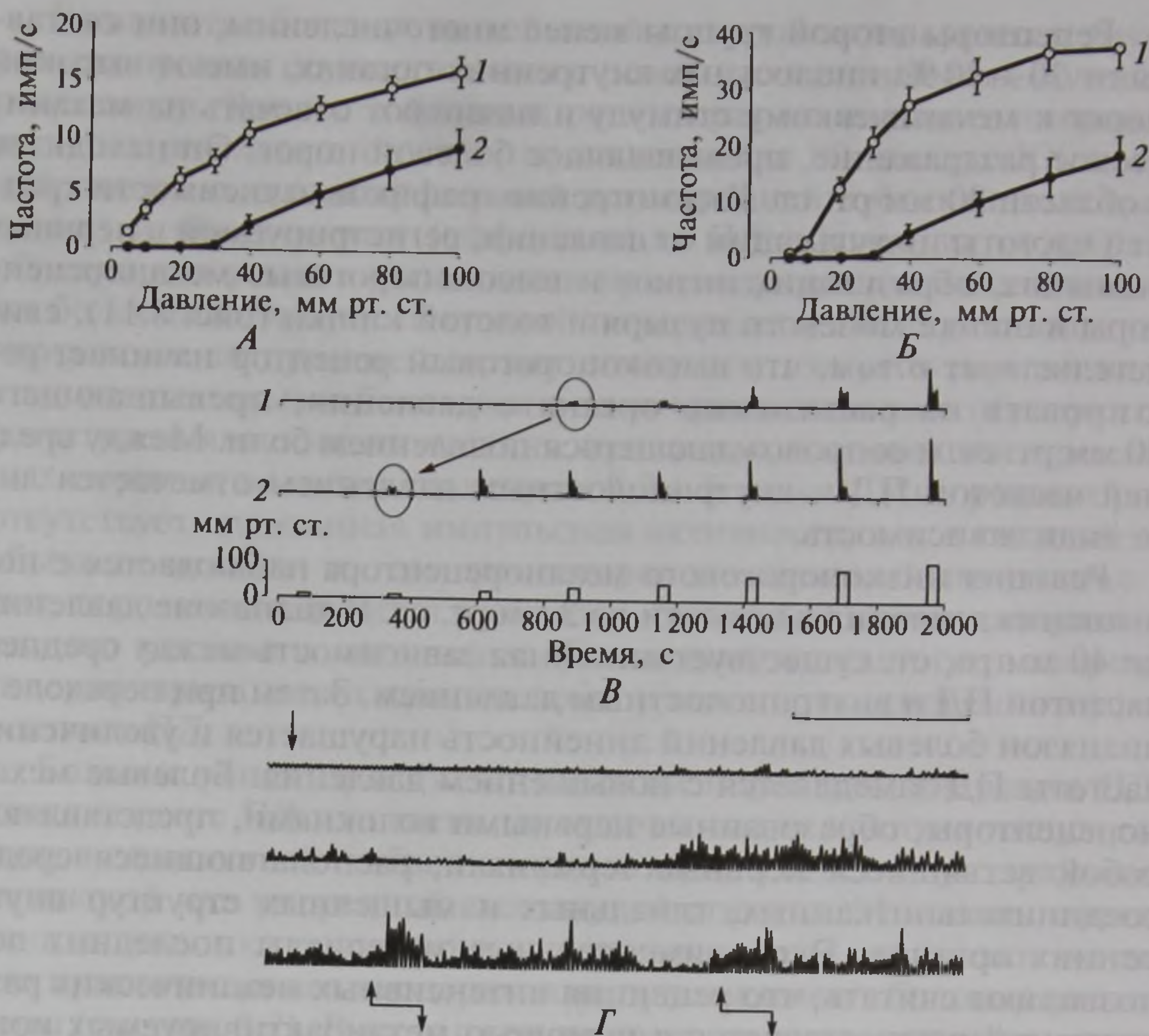


Рис. 8.11. Ответы низко- и высокопороговых механорецепторов (А, Б) и «молчащих» болевых механорецепторов при воспалении органа (В, Г): А — зависимость средней частоты импульсной активности от давления внутри толстой кишки крысы, регистрируемой в нервных волокнах иннервирующих низкопороговые (1) и высокопороговые (2) механорецепторы; Б — зависимость средней частоты импульсной активности от давления внутри мочевого пузыря крысы, регистрируемой в нервных волокнах, иннервирующих низкопороговые (1) и высокопороговые (2) механорецепторы (по J. N. Sengupta, G. F. Gebhart, 1995); В: 1 — импульсная активность (гистограмма), зарегистрированная в нервном волокне, иннервирующем высокопороговый механорецептор в стенке толстой кишки крысы в ответ на ступенчатообразное повышение давления. Импульсная активность (отмечено овалом) возникает на пороговое значение давления около 30 мм рт. ст.; 2 — ответы этого же высокопорогового рецептора через 30 мин после воспаления стенки кишки, вызванной воздействием 2,5%-й уксусной кислоты. Пороговое значение давления для возникновения импульсной активности (отмечено овалом) снизилось до 10 мм рт. ст. На нижней линии отметки стимула давления; Г — возникновение импульсной активности (гистограмма) в нервном волокне, иннервирующем «молчащий» рецептор в стенке толстой кишки крысы при воспалении, вызванном воздействием 2 мл 5%-го горчичного масла. На верхней гистограмме стрелкой вниз показано начало действия горчичного масла. Внизу горизонтальными линиями со стрелками вверх и вниз отмечено время воздействия стимула давления амплитудой 100 мм рт. ст. Калибровка: по вертикали 10 имп/с, по горизонтали 100 с (по J. N. Sengupta, G. F. Gebhart, 1994)

на механические стимулы умеренной амплитуды. При воспалении участка органа рецепторы начинают реагировать на механические стимулы болевого диапазона. Анализ импульсной активности, зарегистрированной от другого нервного волокна, рецепторные терминалы которого также находились в стенке толстой кишки крысы (рис. 8.11, Г), обнаружил, что в обычных условиях данный рецептор не отвечал на достаточно сильные механические раздражения. Введение в эту же область толстой кишки 2 мл 5 %-го горчичного масла вызывает воспаление, которое сопровождается появлением импульсной активности рецептора. Кроме того, рецептор стал отвечать и на повышение давления в кишке.

К сожалению, из-за малых размеров нервных терминалей с помощью имеющихся к настоящему времени методических приемов невозможно однозначно выяснить причины сенситизации рецепторов. Однако опосредованные фармакологические и электрофизиологические эксперименты последних лет позволяют сделать вывод, что причиной сенситизации «молчащих» механоболевых рецепторов служит изменение электрических характеристик их рецепторной мембраны под действием биологически активных веществ, которые появляются в воспаленных участках органа, — простагландин E_2 , серотонин, гистамин, брадикинин, повышенная концентрация ионов калия.

Раздражающим стимулом для хемоболевых висцеральных рецепторов выступают химические соединения, которые вырабатываются во внутренних органах в достаточно высоких концентрациях во время возникновения патологических процессов. Эксперименты последних лет показали, что рецепция химических болевых стимулов обусловлена наличием в мембране болевых висцеральных хеморецепторов специальных каналов. Они непосредственно активируются под действием болевого агента или медиаторов воспаления.

Известно, что при ишемии сердца в нем накапливается молочная кислота — сильный раздражитель болевых хеморецепторов. Исследованиями кардиосимпатических афферентных нейронов в культуре ткани обнаружено, что в соме этих клеток есть специальные кислоточувствительные каналы (ASIC-каналы). Находящиеся в нервных терминалах ионные каналы, активирующиеся стимулами определенной модальности, присутствуют в небольшом количестве и в мембране сомы клетки, нервное волокно которой образовало данные терминалы. Соответственно наличие кислоточувствительных каналов в мембране сомы афферентного нейрона позволяет считать, что этот тип каналов находится в мембране нервных терминалей, локализованных в данном случае в сердце. В мембране этих же нейронов были обнаружены ионные каналы, получившие название TRPV1, которые

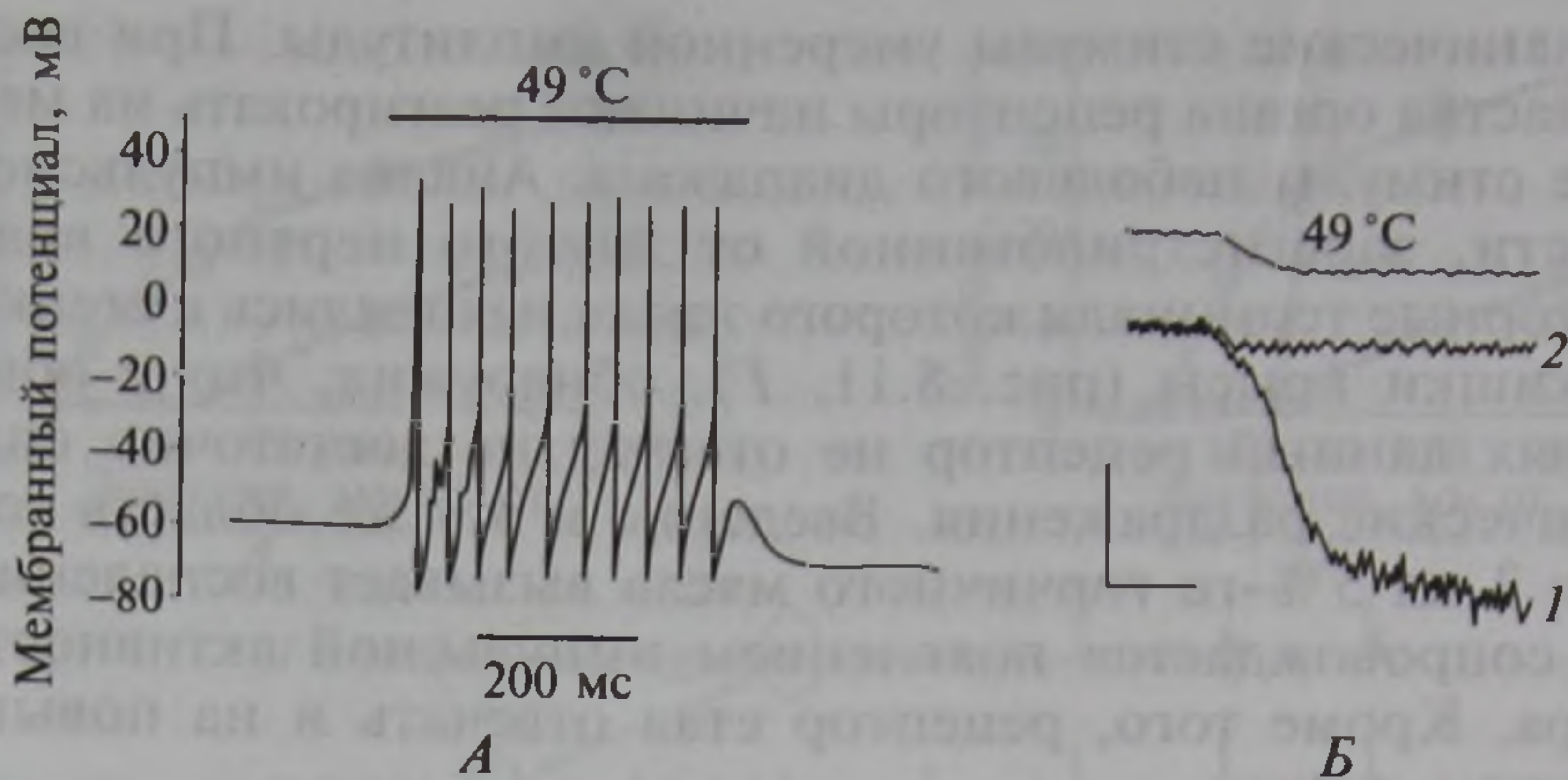


Рис. 8.12. Электрические ответы термоболевых нейронов:

А — медленная деполяризация (РП) с накладывающимися на нее ПД термоболевого нейрона в культуре ткани в ответ на тепловое воздействие (49°C). Сверху отметка теплового болевого стимула; *Б* — изменение мембранного ионного тока термоболевого нейрона (1) и термонечувствительного нейрона (2) на тепловом стимуле 49°C . Верхний луч — отметка температурного стимула. Калибровка: по вертикали ток 200 пкА, по горизонтали время 25 мс (по P. Cesare et al., 1999)

могут активироваться химическими субстанциями из семейства ваннилоидов. Один из их представителей — широко используемое соединение капсаицин, которое в высокой концентрации содержится в жгучем перце.

В условиях клиники у человека или в экспериментах на животных было обнаружено, что повышение температуры свыше 40°C может вызвать во внутренних органах болевые ощущения. Так же как механо- и хемоболевые рецепторы, термоболевые структуры представляют собой кустикообразные терминали, образованные нервными волокнами стенок висцеральных органов. Сведения относительно тонкой структуры и функции термоболевых приборов весьма ограничены. Эксперименты, проведенные на термочувствительных нейронах в культуре ткани, указывают, что болевые тепловые стимулы вызывают возбуждение специальных термоактивируемых ионных каналов при повышении температуры свыше 42°C . Во время действия теплового стимула мембрана термоболевого нейрона деполяризуется и генерирует серию ПД (рис. 8.12, *А*). У этих же нейронов при изменении температуры от комнатной до 49°C был зарегистрирован довольно сильный входящий ионный ток с коротким латентным периодом (рис. 8.12, *Б*). Аналогичное температурное воздействие на нейроны, не чувствительные к температуре, вызывало значительно меньший входящий ионный ток. Это позволяет предполагать существование в мембране термоболевых рецепторов ионных каналов, активируемых высокотемпературными тепловыми стимулами.

8.3. Центральное звено висцеральной сенсорной системы

К настоящему времени в метасимпатической нервной системе наиболее изученным в морфофункциональном отношении оказалась энтеральная часть, или система, иннервирующая желудочно-кишечный тракт. На местном уровне она обеспечивает базовую рефлекторную регуляцию движения пищи в кишечнике, локальные изменения кровотока, секрецию воды и электролитов через эпителиальный слой органа. Наряду с этим информацию о состоянии желудочно-кишечного тракта центральная нервная система получает от рецепторов, образованных симпатическими и парасимпатическими афферентными нервными волокнами. Афферентные влияния действуют либо непосредственно на исполнительные структуры органа, либо через нейроны метасимпатического (энтерального) отдела. По-видимому, сходные соотношения существуют и в других висцеральных органах. Поэтому можно считать, что нервная сигнализация метасимпатического отдела не достигает сознания и его функционирование не сопровождается появлением какого-либо ощущения (сенсорного образа).

Одним из давно существующих и широко принятых в висцеральной физиологии является положение о том, что афферентная информация, распространяющаяся по парасимпатическим путям, выступает в качестве начального звена различных регуляторных рефлексов внутренних органов, обеспечивая возникновение неболевого ощущения. В то время как афферентная нервная импульсация, распространяющаяся по симпатическим путям, сигнализирует о болевых воздействиях, оказываемых раздражителями, поступающими из внешней или внутренней среды на висцеральные органы.

Здесь следует отметить, что, несмотря на существование в пользу данного положения большого экспериментального материала, полученного с помощью физиологических, клинических и морфологических методов, имеется ряд исключений. Так, при раздражении рецепторов, образованных парасимпатическими волокнами блуждающего нерва, находящихся под эпителиальным слоем слизистой оболочки верхних дыхательных путей, часто возникают болевые ощущения. Нервная импульсация, вызывающая в центральной нервной системе болевые ощущения от толстой кишки, прямой кишки и мочевого пузыря, на начальном этапе передается по нервным волокнам еще одного парасимпатического тазового нерва.

Остановимся теперь на морфофункциональных характеристиках центральных структур различных висцеросенсорных систем, входящих в общую висцеросенсорную систему организма, а также на ощущениях, возникающих при функционировании этих систем.

Как хорошо известно, пищеварительную систему составляют пищевод, желудок, тонкая и толстая кишка, поджелудочная железа, печень, система желчного пузыря. Неболевая центральная иннервация желудочно-кишечного тракта осуществляется главным образом блуждающим и тазовым нервами (см. рис. 8.2). Тела нервных клеток, образующих волокна, входящие в состав блуждающего нерва, локализованы в узловатом ганглии (см. рис. 8.2). Здесь следует отметить, что в этом узле кроме афферентных нейронов желудочно-кишечного тракта находятся нервные клетки, иннервирующие сердечно-сосудистую и дыхательную системы. Тела нейронов располагаются не диффузно, а сгруппированы в соответствии с висцеральными органами, которые они иннервируют.

В большинстве случаев нервные волокна, идущие к ганглию с периферии, имеют больший диаметр, чем нервные отростки, направляющиеся к центрам. Афферентная информация по центральным отросткам узловатого ганглия поступает в продолговатый мозг к нейронам, сосредоточенным в ядре солитарного тракта (рис. 8.13). Это ядро — основной коллектор висцеросенсорной информации, поступающей в продолговатый мозг по афферентным волокнам блуждающего нерва. Ядро солитарного тракта — сложноорганизованное парное образование, вытянутое в каудально-роstralном направлении от уровня перекреста пирамид до каудальной части двигательного ядра лицевого нерва (см. рис. 8.13). В ядре по цитоархитектоническим характеристикам выделяют несколько подъядер (рис. 8.13): вентролатеральное (vlnTS), желатинозное (sg), медиальное (mnTS), дорсальное (dnTS), интермедиальное (nl), вентральное (vnTS), дорсолатеральное (dlnTS), вентролатеральное (vlnTS) и интерстициальное (ni). Иногда в состав ядра солитарного тракта в качестве подъядра включают комиссуральное ядро Кахаля.

Особенность ядра солитарного тракта состоит в отсутствии в нем областей строго специфических в отношении какого-либо висцерального органа. Висцеросенсорные синаптические окончания перекрываются по всей длине ядра в rostroкаудальном направлении. Наибольшая плотность афферентных синаптических терминалей, образованных нейронами, иннервирующими желудочно-кишечный тракт, была обнаружена в медиальном и желатинозном подъядрах. Вместе с тем окончания афферентных желудочных волокон были найдены в интермедиальном, дорсальном и комиссуральном подъядрах.

Сведений о том, чтобы представить четкую функциональную картину обработки сенсорной информации в ядре солитарного тракта, пока недостаточно. Вместе с тем с помощью микроэлектродных исследований среди афферентных нейронов ядра были обнаружены нейроны с фазными и тоническими типами разрядов в ответ на адекватное раздражение механорецепторов желудка.

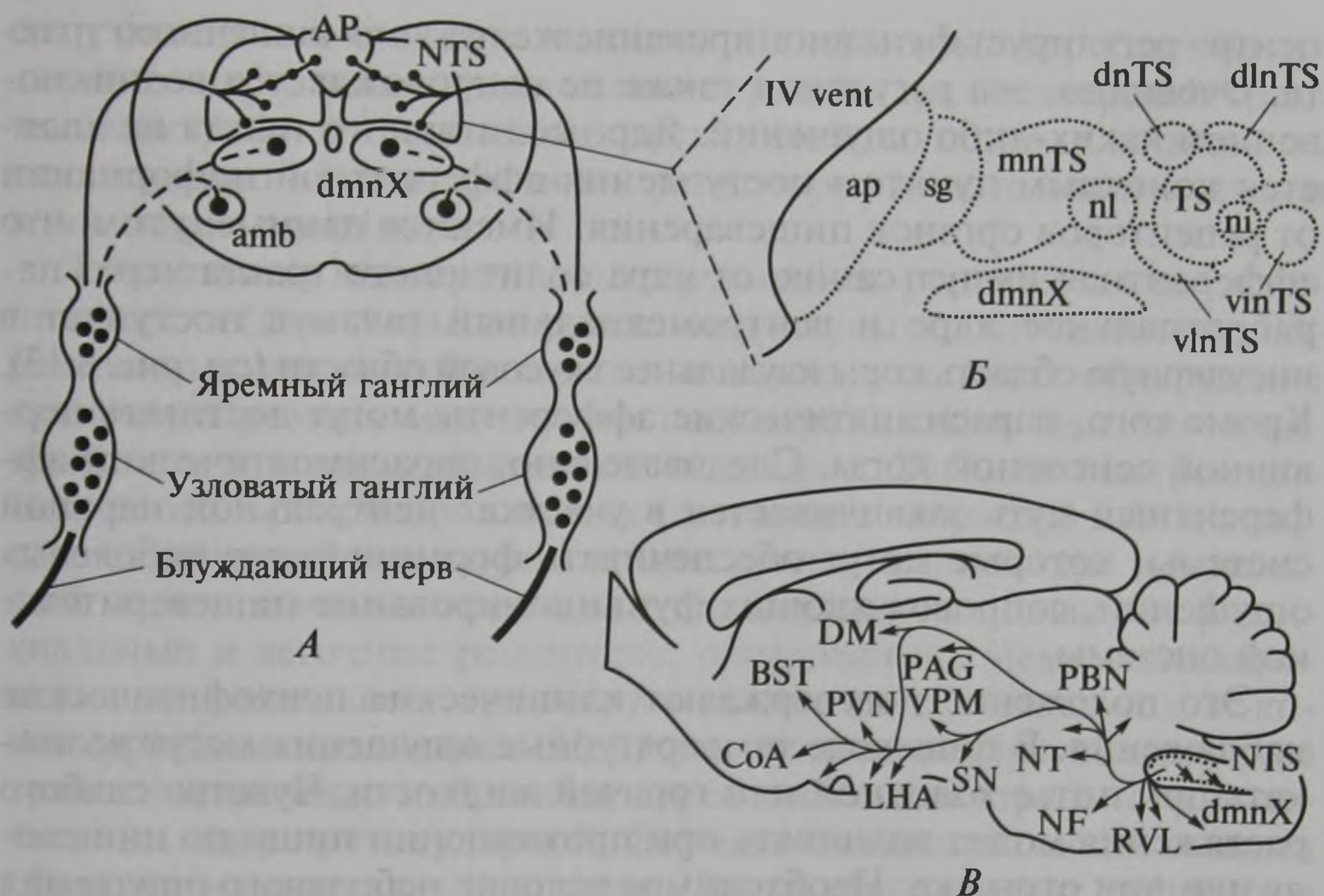


Рис. 8.13. Схематическое изображение центральных путей афферентов блуждающего нерва:

А — схема расположения ядер вагосолитарного комплекса на фрагменте фронтального среза продолговатого мозга (по Н. R. Berthoud, W. L. Neuhuber, 2000, с изменениями); AP — постремальная область (area postrema); NTS — ядро солитарного тракта; dmnX — дорсомедиальное двигательное ядро; amb — двойное ядро; *Б* — схема расположения подъядер ядра солитарного тракта (по М. Kalia, М. М. Mesulam, 1980). Подъядра: sg — желатинозное; mnTS — медиальное; dnTS — дорсальное; nl — интермедиальное; dlnTS — дорсолатеральное; ni — интерстициальное; vlnTS — вентролатеральное; vinTS — вентральное; IV vent — 4-й желудочек мозга; ap — area postrema; TS — солитарный тракт; dmnX — дорсомедиальное моторное ядро блуждающего нерва; *В* — афферентные пути блуждающего нерва в ЦНС (по Н. R. Berthoud, W. L. Neuhuber, 2000, с изменениями): NTS — ядро солитарного тракта; RVL — ростровентролатеральная область продолговатого мозга; NF — ядро лицевого нерва; NT — ядро тройничного нерва; dmnX — дорсомедиальное двигательное ядро блуждающего нерва; PBN — парабрахияльное ядро; SN — черная субстанция; VPM — вентральное постериомедиальное ядро таламуса; PAG — центральное серое вещество; DM — дорсомедиальное ядро таламуса; PVN — паравентрикулярное ядро гипоталамуса; LHA — латеральная гипоталамическая область; CoA — центральное ядро миндалины; BST — ядро ложа концевой пластинки

Полагают, что фазные нейроны осуществляют трансформацию частоты импульсной активности, поступающей к ним от соответствующих рецепторов, а тонические нейроны с возбуждающим и тормозящим типами ответов являются частью интернейронного аппарата в системе «желудочного центра».

Эфферентный блок этого центра состоит из нервных клеток дорсального моторного ядра блуждающего нерва. «Желудочный

центр» регулирует функционирование желудочно-кишечного тракта. Очевидно, эта регуляция также не сопровождается возникновением каких-либо ощущений. Ядро солитарного тракта не является конечным пунктом поступления афферентной информации от рецепторов органов пищеварения. Имеются данные о том, что афферентная импульсацию от ядра солитарного тракта через парабрахиальное ядро и вентромедиальный таламус поступает в инсулярную область коры каудальнее вкусовой области (см. рис. 8.13). Кроме того, парасимпатические афференты могут достигать первичной сенсорной коры. Следовательно, парасимпатический афферентный путь заканчивается в участках центральной нервной системы, которые могут обеспечивать формирование неболевых ощущений, сопровождающих функционирование пищеварительной системы.

Это положение подтверждают клинические психофизические наблюдения. В пищеводе температурные ощущения могут возникать при питье холодной или горячей жидкости. Чувство слабого растяжения может возникать при прохождении пищи по пищеводу или при отрыжке. Необходимое условие неболевого ощущения этих влияний — кратковременность их действия. Если же длительность данных воздействий увеличивается, они становятся сначала неприятными, затем болезненными.

Ощущения, возникающие при раздражении желудка, были исследованы на пациентах с фистулой желудка. Температурные стимулы выше 40°C чувствовались как тепло, а ниже 18°C — как холод. В то же время температурных ощущений в пределах от 18 до 40°C не отмечалось вообще. При этом тепло или холод начинали ощущаться при изменении на 3°C вниз или вверх от пограничных значений температур.

При растяжении стенок желудка появлялось чувство наполнения органа, которое усиливалось с увеличением растяжения. Неболевым чувством, возникающим при стимуляции тонкой кишки, является чувство наполнения. Чувствительность толстой кишки и анального канала увеличивается по направлению к анальному отверстию. Единственное неболевое чувство, которое отмечается при растяжении толстой кишки, — нечеткое чувство наполнения. Растяжение сигмовидной части толстой кишки и прямой кишки сопровождается появлением чувства наполнения, переходящего в чувство необходимости опорожнения. В то же время анальный канал имеет такую же чувствительность, что и кожная поверхность промежности. При нормальном функционировании печени, желчного пузыря и поджелудочной железы неболевых ощущений не отмечается.

Неболевая иннервация легкого и трахеобронхиальных путей респираторной системы также осуществляется в основном блуждающим нервом, тела нервных клеток которого расположены в

его узловатом и яремном ганглиях. Центральные отростки блуждающего нерва оканчиваются на нейронах ядра солитарного тракта. Электрофизиологические эксперименты позволили выявить локализацию некоторых типов рецепторов дыхательной системы в подъядрах этого ядра.

Так, ответы медленно адаптирующихся рецепторов растяжения легких (детекторы скорости, амплитуды и длительности), образованных миелинизированными волокнами, были обнаружены главным образом в медиальном подъядре, а также частично в латеральном и вентролатеральном подъядрах. Реакции быстроадаптирующихся рецепторов легких (детекторы скорости) в большинстве случаев наблюдаются в комиссуральном подъядре и в меньшей мере — в медиальном и вентролатеральном подъядрах. Бронхиальные и легочные рецепторы, образованные немиелинизированными волокнами, проецируются только в медиальном и комиссуральных подъядрах. Нейроны подъядер ядра солитарного тракта совместно с нейронами дорсального и вентрального дыхательных ядер, ретикулярной формацией продолговатого мозга образуют «дыхательный центр». Центр обеспечивает регуляцию вдоха и выдоха, которая не сопровождается появлением ощущений.

На регуляцию дыхательных движений, осуществляемую структурами продолговатого мозга, оказывают влияния, исходящие из центров мозга более высоких уровней. Так, показаны изменения паттерна дыхания, опосредованные мозжечком и связанные с проприоцептивными рефлексам респираторной мускулатуры. Обнаружены тесные связи моторной и премоторной коры с инспираторными и экспираторными участками продолговатого мозга.

Как известно, дыхание является самой «кортиколизированной» из всех висцеральных функций. Это объясняется тесными связями дыхания с локомоторными, познотоническими актами и фонацией. Вместе с тем психофизические исследования ощущений, возникающих при работе дыхательной системы, указывают на то, что они весьма ограничены. Так, человек не может осознанно оценить степень наполнения легких воздухом. Более того, оказалось, что у человека чувство растяжения и спада легких при вдохе и выдохе обусловлено сигнализацией проприорецепторов мышц грудной клетки. Легкое прикосновение к внутренней поверхности стенок верхних дыхательных путей вызывает чувство воздействия шероховатой необработанной поверхности, часто переходящее в болевое ощущение. Сокращение просвета бронх при астматических явлениях сопровождается ощущением удушья.

Афферентная неболевая информация от рецепторов сердечно-сосудистой системы поступает в центральные отделы главным образом по нервным волокнам блуждающего нерва, клеточные

тела которых сосредоточены в его узловатом и яремном ганглиях. Центральные отростки этих нейронов обнаруживаются в различных участках ядра солитарного тракта. Для афферентов сердца наибольшая плотность синаптических окончаний отмечается в дорсо- и вентролатеральном ядрах. Терминали от аортальных барорецепторов найдены в медиальном, дорсо- и вентролатеральном подъядрах. Афферентные волокна от механорецепторов каротидного синуса обнаружены в медиальном и комиссуральном, а от хеморецепторов (каротидных телец) — в вентролатеральном подъядрах. Кардиососудистые афферентные нейроны ядра солитарного тракта входят в состав центров продолговатого мозга, рефлекторно управляющих работой сердечно-сосудистой системы. Большой экспериментальный материал свидетельствует о том, что афферентная информация из продолговатого мозга поступает в вышележащие отделы головного мозга и в том числе в кору головного мозга. В частности, нервная сигнализация от шейной, грудной и поддиафрагмальной частей блуждающего нерва регистрируется в глазничной извилине, между концом коронарной и ринальной извилин, между глазничной и носовой бороздами, а также в поясной извилине медиальной поверхности мозга. Вместе с тем функционирование сосудистого центра продолговатого мозга, а также регуляция его работы со стороны гипоталамических и корковых структур, как показали психофизические и клинические исследования, не сопровождается какими-либо ощущениями.

Выделительная висцеральная система включает в себя почки с мочеточниками, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал. Парасимпатическая афферентная иннервация этой висцеральной системы осуществляется главным образом волокнами тазового нерва, клеточные тела которых находятся в спинальных ганглиях крестцового отдела спинного мозга. Дополнительно мочеиспускательный канал иннервируется афферентными волокнами, входящими в соматический половой нерв, тела нервных клеток которого находятся в спинальных ганглиях крестцового отдела спинного мозга.

Путем исследования коркового представительства тазового нерва обнаружена его проекция в двух областях. Одна располагается в средней части крестовидной борозды и частично заходит на медиальную поверхность полушария, другая — во второй соматической зоне. Эти данные указывают на возможность существования ощущений при функционировании выделительной системы. Тем не менее в обычных условиях работа почек и мочеточников не сопровождается ощущениями. Чувство наполнения отмечается у человека при увеличении объема мочевого пузыря. Причем при объеме пузыря меньше 200 — 300 мл (это соответствует давлению в мочевом пузыре около 25 мм рт. ст.) ощущения отсутствуют.

Чувство наполнения и позывы к мочеиспусканию появляются при превышении этого уровня, а при объемах свыше 500 — 600 мл наступают болевые ощущения.

Репродуктивные органы особей обоего пола состоят из внутренних и внешних компонентов. Внешние компоненты имеют соматическую иннервацию и поэтому ощущения, которые возникают при их адекватной стимуляции, не отличаются от таковых при адекватном раздражении близлежащих участков кожной поверхности. Парасимпатическая иннервация внутренних компонентов репродуктивных органов у женщин (яичник, фаллопиевы трубы, тело и шейка матки) и мужчин (тестикулы с придатками, семявыносящий проток, семенные пузырьки, предстательная железа), так же как у выделительной висцеральной системы, осуществляется главным образом нервными волокнами тазового нерва, клеточные тела которых находятся в спинальных ганглиях крестцового отдела спинного мозга. Однако в отличие от выделительной системы функционирование внутренних отделов репродуктивных органов не сопровождается возникновением ощущений.

Экспериментальные данные указывают на то, что афферентная импульсация от хеморецепторных клеток иммуносенсорной системы поступает в центральную нервную систему по нервным волокнам блуждающего нерва. Тела нервных клеток этих волокон могут находиться в каменистом узле, яремном и узловатом ганглиях блуждающего нерва. Результаты экспериментов с использованием генетических иммуномаркеров (с-Fos-белок) указывают на то, что нервная сигнализация через ядро одиночного тракта может достигать корковых структур мозга. Однако каких-либо специальных ощущений при действии иммунораздражителей не возникает.

В заключение отметим, что единственным чувством, которое может возникать в корковых структурах головного мозга при раздражении всех внутренних органов, входящих в различные висцеральные системы, является чувство боли. Следует отметить, что боль, возникающая в висцеральных органах, отличается от боли в поверхностных структурах организма. Главная отличительная черта висцеральной боли — ее нечеткая локализация в организме и по классификации боли она относится к расплывчатой. Напротив, боль, возникающая в соматических структурах, хорошо локализуется и классифицируется как отчетливая. У висцеральной боли можно выделить две компоненты. Подлинная висцеральная боль, вызванная локальным воздействием на какой-либо участок внутреннего органа, имеет расплывчатые границы, при этом у обследуемого общее болезненное состояние часто сопровождается такими автономными реакциями, как потливость и тошнота. При дальнейшей установившейся болевой стимуляции ощущение

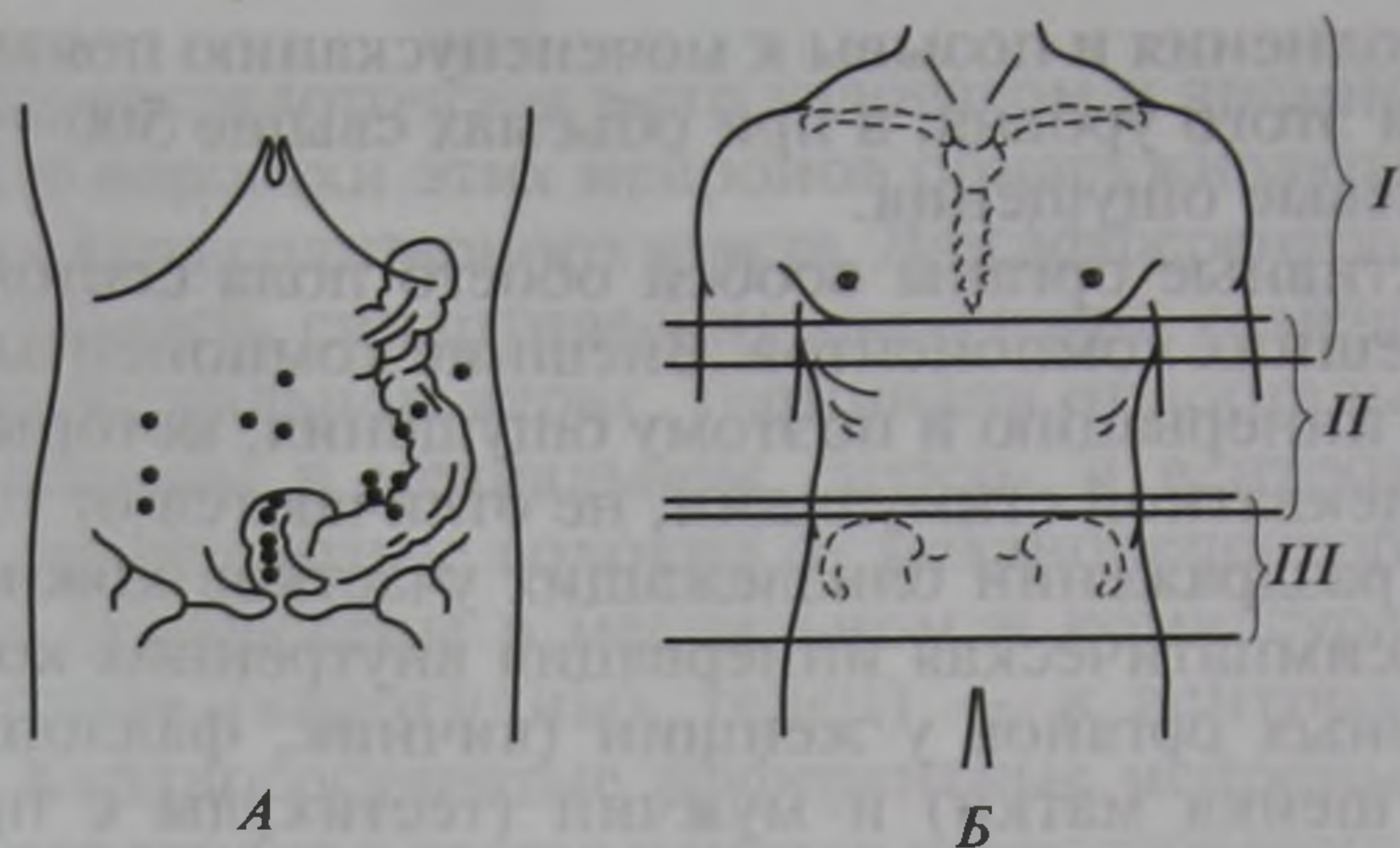


Рис. 8.14. Компоненты висцеральной боли (по А. V. Apkarian et al., 1995):

А — черными точками отмечены центры «подлинной» висцеральной боли, вызванной одиночными раздуваниями баллончика в различных местах толстой кишки и сигмовидной извилины. Характерно широкое неточное распределение центров боли; *Б* — поверхностные участки тела, где «подлинная» висцеральная боль отмечается («отражается») при одиночных раздуваниях баллончика, помещаемого в различные участки желудочно-кишечного тракта: *I* — пищевод; *II* — желудок и двенадцатиперстная кишка; *III* — левая часть толстой кишки и сигмовидная извина

боли становится локализованнее и передается на поверхностные структуры организма, расположенные иногда на сравнительно большом расстоянии от места возникновения подлинной висцеральной боли (рис. 8.14). Эта компонента висцеральной боли получила название отраженной боли.



Рис. 8.15. Пути возникновения отраженной боли.

Слева изображены некоторые из болевых афферентов внутренних органов, оканчивающихся в заднем роге спинного мозга на тех же нейронах, что и болевые афференты кожи; справа — в некоторых случаях ветви одного и того же болевого афферента иннервируют и поверхностную, и глубокую ткани: *1* — белая соединительная ветвь; *2* — внутренности; *3* — серая соединительная ветвь; *4* — кожа; *5* — симпатический ствол; *6* — задний корешок; *7* — кожный нерв; *8* — висцеральный нерв; *9* — передние корешки

Согласно экспериментальным данным, считается, что сенсорная импульсация от болевых рецепторов передается в ЦНС главным образом по симпатическим афферентным волокнам, тела нервных клеток которых находятся в спинальных ганглиях различных сегментов спинного мозга, пре- и паравертебральных симпатических ганглиях. Здесь надо отметить, что сравнительно хорошо изучены нервные пути и представительство в ЦНС болевых рецепторов, входящих в состав соматосенсорной системы. Значительно меньше сведений существует в литературе о нервных путях и центральных механизмах висцеральной боли. Опытные данные указывают на то, что проводящие пути от висцероболевых рецепторов совпадают с таковыми для соматосенсорных болевых рецепторов (рис. 8.15). Информация о боли передается по пяти основным проводящим путям спинного мозга. Спиноталамический путь — самый мощный в передаче соматовисцеральной болевой импульсации. Он возникает в I и V—VII слоях серого вещества спинного мозга. Сенсорные нейроны второго порядка, на которые передается сигнализация от болевых рецепторов висцеральных органов, располагаются в самой поверхностной части заднего рога спинного мозга — I слое. На эти же сенсорные нейроны одновременно поступает импульсация от болевых нейронов поверхностных структур. Поэтому полагают, что данная конвергенция является причиной возникновения отраженной боли, т.е. болевое раздражение внутренних органов сопровождается ощущением боли в поверхностных структурах организма. Импульсация от нейронов I слоя передается на нейроны V—VI слоя, затем в медиальные и латеральные нервные образования таламуса и далее в корковые структуры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Альтман Я. А. Руководство по аудиологии / Я. А. Альтман, Г. А. Таварткиладзе. — М. : ДМК Пресс, 2003.
- Багаев В. А. Ваго-вагальная рефлекторная дуга. Элементы структурно-функциональной организации / В. А. Багаев, А. Д. Ноздрачев, С. С. Пантелеев. — СПб. : Изд-во СПбГУ, 1997.
- Бреслав И. С. Дыхание: Висцеральный и поведенческий аспекты / И. С. Бреслав, А. Д. Ноздрачев. — СПб., 2005.
- Бронштейн А. А. Обонятельные рецепторы позвоночных. — Л. : Наука, 1977.
- Вейн А. М. Вегетативная нервная система (руководство для врача). — М., 1998.
- Грегори Р. Л. Глаз и мозг. Психология зрительного восприятия. — М. : Прогресс, 1970.
- Грегори Р. Л. Разумный глаз. — М. : Мир, 1972.
- Мазитова З. М. Обоняние и его моделирование / З. М. Мазитова [и др.]. — Новосибирск : Изд-во АН СССР. Сиб. отд., 1966.
- Начала физиологии / под ред. А. Д. Ноздрачева. — СПб. : Изд-во СПбГУ, 2001.
- Николлс Дж. Г. От нейрона к мозгу / Дж. Г. Николлс [и др.] / пер. с IV изд. под ред. П. М. Балабана и Р. А. Гиниатуллина. — М. : Изд-во «Едиториал УРСС», 2003.
- Ноздрачев А. Д. Висцеральные рефлексы / А. Д. Ноздрачев, М. П. Чернышева. — Л.: 1989.
- Орлов И. В. Вестибулярная функция. — СПб. : Наука, 1998.
- Основы сенсорной физиологии / под ред. Р. Шмидт. — М. : Мир, 1984.
- Проссер Л. Сравнительная физиология животных / Л. Проссер, Ф. Браун / пер. с англ. — М., 1967.
- Самойлов В. О. Физиология интероцептивного анализатора. — СПб. : ВМА, 1993.
- Сомьен Дж. Кодирование сенсорной информации. — М. : Мир, 1975.
- Темчин А. Н. Рецепция и анализ звука во внутреннем ухе наземных позвоночных. Сенсорные системы, 1988. — Т. 2. — № 3.
- Физиология сенсорных систем. — СПб. : Паритет, 2003.
- Физиология человека / под ред. Р. Шмидт, Г. Тевс. — Т. 1. — М. : Мир, 1996.
- Фундаментальная и клиническая физиология / под ред. А. Г. Камкина, А. А. Каменского. — М. : Издательский центр «Академия», 2004.
- Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. — М. : Мир, 1990.
- Черниговский В. Н. Интероцепторы. — М. : Медгиз, 1960.
- Akoev G. N. Mechanoreceptors. Their functional organization / G. N. Akoev [et. al.] / Springer-Verlag, Berlin, N.Y., London, Paris, Tokyo, 1988, 197 p.
- Fundamentals of Human neurophysiology. Kolb B., Whishow (eds) N. Y., 90.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
РАЗДЕЛ 1. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ	6
Глава 1. Механизмы деятельности сенсорных систем	8
1.1. Суммарные электрические реакции	8
1.1.1. Электроэнцефалограмма	8
1.1.2. Вызванные потенциалы	9
1.2. Активность одиночных нейронов	13
1.3. Основные механизмы организации деятельности сенсорных систем	16
Глава 2. Общая физиология рецепторов сенсорных систем	21
2.1. Многообразие и классификация рецепторов	22
2.2. Общая схема функционирования рецепторов сенсорных систем	27
2.2.1. Взаимодействие раздражителя с вспомогательными структурами	27
2.2.2. Взаимодействие раздражителя с рецептирующим субстратом	30
2.2.3. Трансформационные процессы в клетке	31
2.2.4. Рецепторная мембрана и рецепторный потенциал	34
2.3. Основные функции рецепторов сенсорных систем	37
2.3.1. Кодирование параметров действующего сигнала	44
2.4. Обратные связи в работе рецепторов сенсорных систем	46
РАЗДЕЛ 2. ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ	49
Глава 3. Зрение	49
3.1. Психофизика зрения	49
3.1.1. Природа света	49
3.1.2. Психофизические эквиваленты света	51
3.1.3. Пространственная разрешающая способность зрения	52
3.1.4. Поля зрения	54
3.1.5. Временные характеристики зрения	57
3.1.6. Световая чувствительность и адаптация	59
3.1.7. Одновременный и последовательный контраст	60
3.1.8. Восприятие цвета	61
3.2. Движение глаз	64
3.3. Структурно-функциональная организация зрительной системы	67
3.3.1. Периферический отдел	67
3.3.2. Оптика глаза	69
3.3.3. Регуляция и коррекция в оптической системе глаза	72

3.3.4. Абберрация и дифракция	74
3.3.5. Аккомодация глаза и ее приспособительное значение	75
3.3.6. Внутриглазное давление	77
3.4. Сетчатка и механизм рецепции света	77
3.4.1. Фотохимическая реакция	79
3.4.2. Рецептивные поля нейронов	82
3.4.3. Ганглиозные клетки	85
3.4.4. Острота зрения в разных условиях освещенности	88
3.4.5. Передача информации в путях и центрах зрительной системы	90
3.4.6. Нейроны зрительной коры	94
Глава 4. Слух	98
4.1. Начальные сведения по акустике	98
4.2. Психоакустические характеристики восприятия параметров звуковых сигналов	101
4.2.1. Абсолютная слуховая чувствительность	101
4.2.2. Громкость	102
4.2.3. Высота	104
4.2.4. Маскировка	105
4.2.5. Длительность сигнала	107
4.2.6. Слуховая адаптация	107
4.2.7. Пространственный слух	108
4.2.8. Эхолокация	113
4.3. Периферические отделы слуховой системы	114
4.3.1. Наружное ухо	115
4.3.2. Среднее ухо	115
4.3.3. Внутреннее ухо	116
4.3.4. Механика улитки	116
4.3.5. Рецепторы улитки	118
4.3.6. Слуховой нерв	121
4.4. Физиология путей и центров слуховой системы	125
4.4.1. Строение слуховой системы	125
4.4.2. Повреждение отделов слуховой системы у животных	128
4.4.3. Нарушение слуха у человека при поражениях мозговых центров	129
4.5. Электрическая активность путей и центров слуховой системы	130
4.5.1. Электрическая активность одиночных нейронов слуховой системы	130
4.5.2. Узор разряда	130
4.5.3. Влияние интенсивности звука	132
4.5.4. Анализ частоты звука	133
4.5.5. Длительность сигнала	135
4.5.6. Реакции на сигналы, изменяющиеся во времени	136
4.5.7. Эфферентные влияния	137
4.5.8. Нейрофизиологические механизмы пространственного слуха	137
4.5.9. Слуховые вызванные потенциалы у животных	140
4.5.10. Слуховые вызванные потенциалы у человека	143

Глава 5. Вестибулярная система	147
5.1. Строение периферического отдела вестибулярной системы	147
5.2. Функция утрикулуса и саккулуса	149
5.3. Функция полукружных каналов	151
5.4. Вестибулярные рецепторы	153
5.5. Вестибулярный нерв и вестибулярные центры	154
5.6. Вестибулоокулярные рефлексy	156
5.7. Нисходящая вестибулярная регуляция двигательной активности ..	158
Глава 6. Соматосенсорная система	160
6.1. Психофизика кожной рецепции	161
6.2. Физиология кожной рецепции	164
6.3. Распределение первичных афферентов	176
6.4. Центральные проекции соматосенсорных рецепторов	177
6.5. Контроль афферентного входа	184
Глава 7. Хемосенсорные системы	185
7.1. Обоняние	188
7.1.1. Физические параметры стимулов	188
7.1.2. Психофизика	190
7.1.3. Рецепторы и вспомогательные структуры рецепции	192
7.1.4. Теории обоняния	198
7.1.5. Механизм обонятельной трансдукции	200
7.1.6. Регуляция рецепторов	204
7.1.7. Центры	204
7.2. Вкус	208
7.2.1. Адекватные стимулы	208
7.2.2. Восприятие вкусовых стимулов человеком	210
7.2.3. Функциональная анатомия рецепторного органа вкуса	212
7.2.4. Механизмы вкусовой трансдукции	218
7.2.5. Центральные механизмы вкусовой рецепции	223
7.3. Интероцептивная хемосенсорная система	225
7.3.1. Характеристика адекватных стимулов и реакций на них	225
7.3.2. Функциональная анатомия	226
7.3.3. Рецепторные механизмы	227
7.3.4. Чувствительность интероцептивной сенсорной системы	230
7.3.5. Центральное представительство интероцептивной сенсорной системы	233
Глава 8. Висцеральная сенсорная система	236
8.1. Общая схема структуры висцеральной сенсорной системы	237
8.2. Рецепторы	241
8.2.1. Механорецепторы	248
8.2.2. Хеморецепторы	259
8.2.3. Терморецепторы	268
8.2.4. Болевые рецепторы	269
8.3. Центральное звено висцеральной сенсорной системы	275
Список литературы	284

Учебное издание

**Альтман Яков Абрамович,
Вартанян Инна Арамаисовна,
Горлинский Игорь Алексеевич и др.**

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В двух томах

ТОМ 1

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Учебник

**Редактор Т. А. Григорьева
Технический редактор О. Н. Крайнова
Компьютерная верстка: Н. А. Рогоза
Корректоры А. Б. Глазкова, Г. Н. Петрова**

Изд. № 101108519. Подписано в печать 19.09.2008. Формат 60 × 90/16.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 18,0.
Тираж 2 500 экз. Заказ № 3730

Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru
Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.004796.07.04 от 20.07.2004.
117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (495)330-1092, 334-8337.

Отпечатано с электронных носителей издательства.
ОАО «Тверской полиграфический комбинат», 170024, г. Тверь, пр-т Ленина, 5.
Телефон: (4822) 44-52-03, 44-50-34, Телефон/факс: (4822) 44-42-15
Home page - www.tverpk.ru Электронная почта (E-mail) - sales@tverpk.ru

