

**Тема 5. Нейрофизиология сенсорных систем.
Восприятие стимулов. Сенсорная адаптация. Общий план строения сенсорных систем.**



Автор- составитель Станкевич Людмила Николаевна

Функции сенсорных систем

■ **Обнаружение сигналов.** Каждая сенсорная система в процессе эволюции приспособилась к восприятию адекватных, присущих для данной системы раздражителей. Сенсорная система, например глаз, может получать разные – адекватные и неадекватные раздражения (свет или удар по глазу). Сенсорные системы воспринимают силу – глаз воспринимает 1 световой фотон (10 в -18 Вт). Удар по глазу (10 в - 4 Вт). Электрический ток (10 в -11 Вт)

■ **Различение сигналов.**

Передача или преобразование сигналов. Любая сенсорная система работает, как преобразователь. Она преобразует одну форму энергии действующего раздражителя в энергию нервного раздражения. Сенсорная система не должна исказить сигнал раздражителя. Может носить пространственный характер. Временные преобразования; ограничение избыточности информации (включение тормозных элементов, которые затормаживают соседние рецепторы). Выделение существенных признаков сигнала.

Кодирование информации – в форме нервных импульсов
Детектирование сигналов, т.е. выделение признаков раздражителя, имеющего поведенческое значение.

Обеспечивают опознание образов
Адаптируются к действию раздражителей.

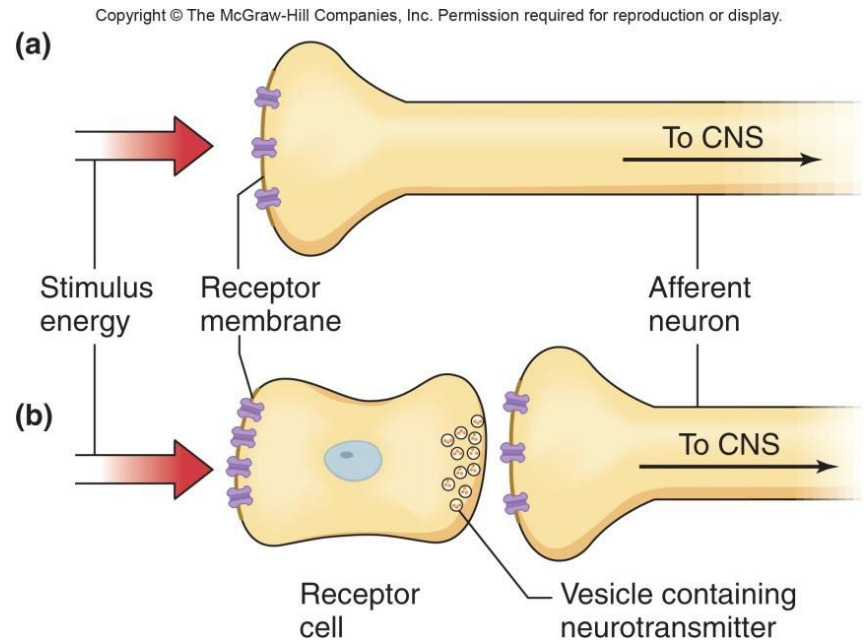
■ **Взаимодействие сенсорных систем, которые формируют схему окружающего мира и одновременно позволяют нам соотносить нас самих с этой схемой, для нашего приспособления. Все живые организмы не могут существовать без восприятия информации из окружающей среды. Чем точнее организм получает такую информацию, тем будут выше его шансы в борьбе за существование.**

Специфичность сенсорных систем

- Любой сенсорный сигнал, независимо от своей модальности, преобразуется в рецепторе в определенную последовательность (паттерн) потенциалов действия. Организм различает виды раздражителей только благодаря тому, что сенсорные системы обладают свойством специфичности, т.е. реагируют только на определенный вид раздражителей.
- Согласно закону «специфических сенсорных энергий» Иоганнеса Мюллера, характер ощущения определяется не стимулом, а раздражаемым сенсорным органом. Например, при механическом раздражении фоторецепторов глаза возникнет ощущение света, но не давления.
- Специфичность сенсорных систем не является абсолютной, однако, для каждой сенсорной системы существует определенный вид стимулов (адекватные стимулы), чувствительность к которому во много раз выше, чем к другим сенсорным стимулам (неадекватные стимулы). Чем больше различаются пороги возбуждения сенсорной системы для адекватных и неадекватных стимулов, тем выше ее специфичность.
- Адекватность стимула определяется, во-первых, свойствами рецепторных клеток, во-вторых, макроструктурой органа чувств. Например, мембрана фоторецепторов предназначена для восприятия световых сигналов, поскольку имеет особый белок родопсин, распадающийся при действии света. С другой стороны, адекватный стимул для рецепторов вестибулярного аппарата и органа слуха один и тот же – поток эндолимфы, отклоняющий реснички волосковых клеток. Однако, структура внутреннего уха такова, что эндолимфа приходит в движение при действии звуковых колебаний, а в вестибулярном аппарате эндолимфа смещается при изменении положения головы.

СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА - ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ

- **Основные положения:**
- Сенсорная система является частью нервной системы. Она состоит из сенсорных рецепторов, которые получают стимулы, нейронных путей, которые передают эту информацию в мозг, и частей мозга, которые обрабатывают полученную информацию.
- Сенсорная информация: сознательная или бессознательная.
- Ощущение: сознательное обнаружение сенсорной информации.
- Восприятие: понимание сенсорной информации, которая возникает в результате нейронной обработки.
- Афферентный нейрон: переносит информацию в ЦНС.
- Эфферентный нейрон: переносит информацию из ЦНС.



общие принципы конструкции и организации

- Все сенсорные системы имеют общие принципы конструкции и организации.
- Физиологический смысл многоэтажности в конструкции сенсорной системы состоит в обусловливании поэтапной обработки информации. На каждом этапе происходит выделение отдельных признаков информативного сигнала. Однако сенсорная система — это не лестница релейных переключений. Каждый уровень системы работает на основе двух входов: входа информации — восходящий путь и входа управления — нисходящий путь.
- Формирование большого количества уровней переработки информации в эволюции привело к формированию большого числа каналов для ее передачи. Дублирование каналов связи является одним из путей обеспечения надежности работы сенсорных систем.

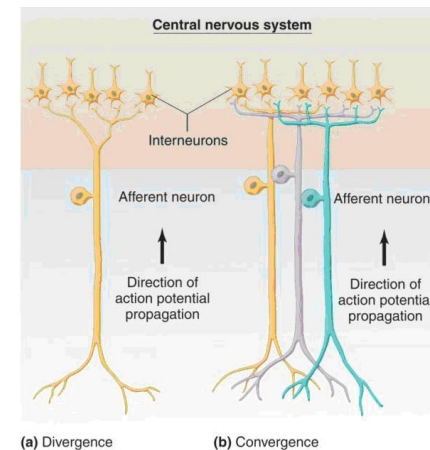
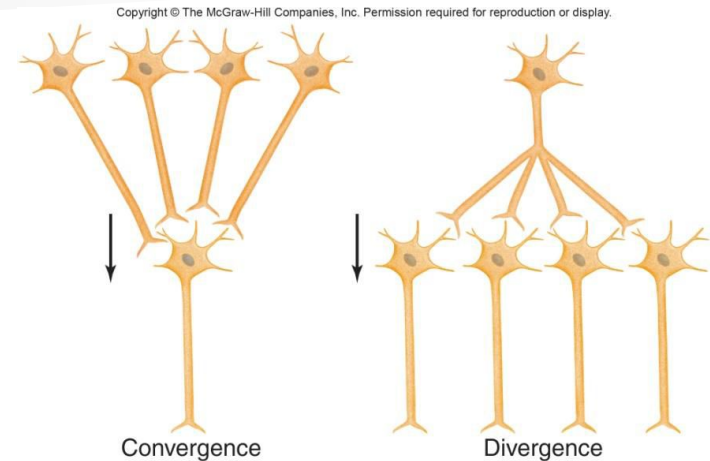


- Принцип конвергенции и дивергенции обуславливает как связь однозначных элементов на всех уровнях сенсорной системы по типу меченой линии, так и широкое взаимодействие между всеми элементами каждого уровня.
- Частичное перекрытие каналов обработки сигналов еще больше повышает надежность работы системы в целом. Механизмы конвергенции и дивергенции необходимы для неискаженной передачи сведений об отдельных признаках наряду с их объединением при формировании целостного образа.

Принципы организации сенсорных путей: Принцип многоканального проведения информации.

■ Каждый нейрон сенсорного пути образует контакты с несколькими нейронами более высоких уровней (дивергенция). Поэтому нервные импульсы от одного рецептора проводятся к коре по нескольким цепочкам нейронов (параллельным каналам).

■ Параллельное многоканальное проведение информации обеспечивает высокую надежность работы сенсорных систем даже в условиях утраты отдельных нейронов (в результате заболевания или травмы), а также высокую скорость обработки информации в ЦНС.



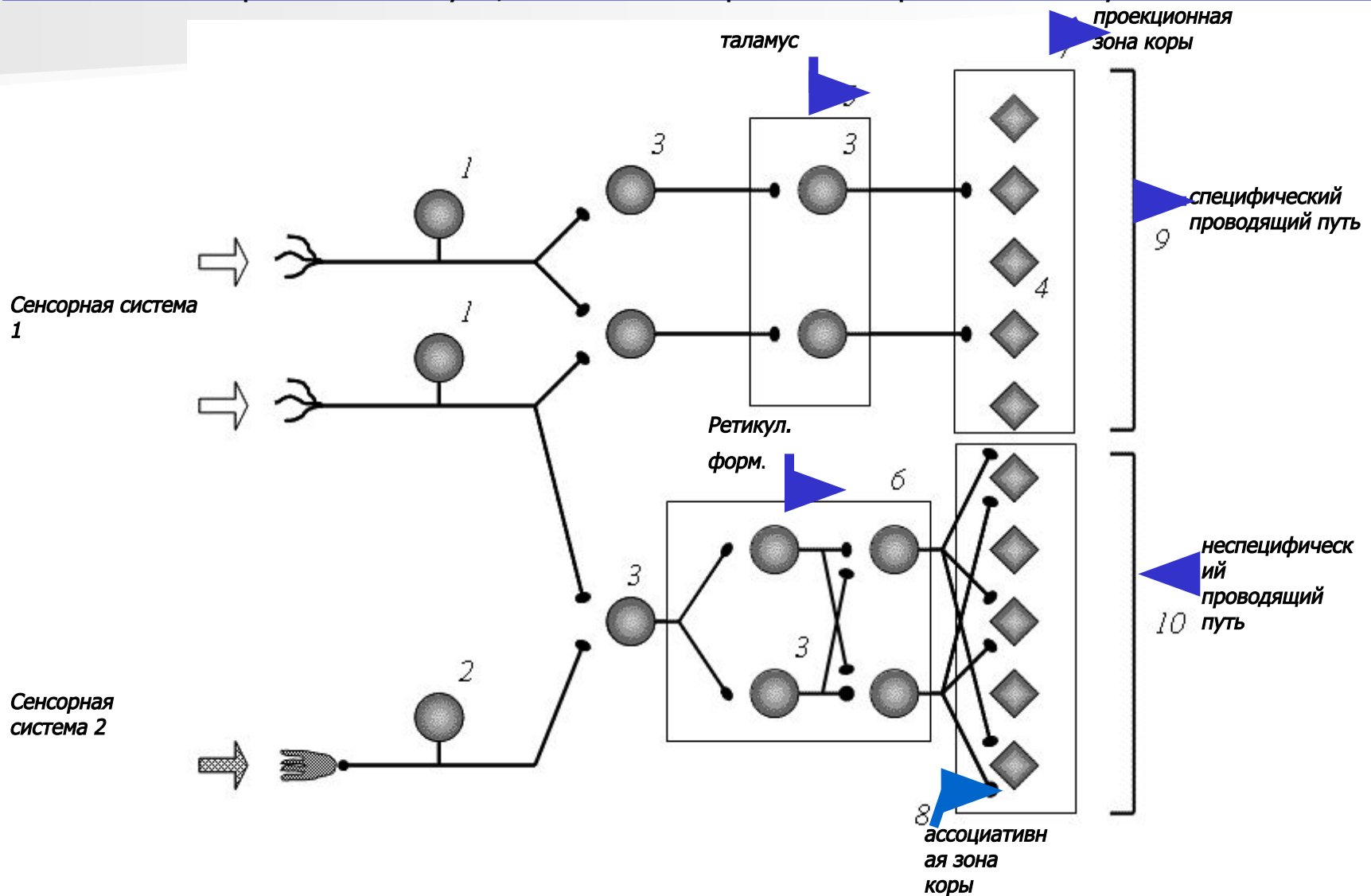
общие принципы конструкции и организации

- Положительная обратная связь используется для усиления сигнала, а также для выделения сигнала из шума, то есть, - из той части информации, которая в данный момент не несет биологически значимой информации. Отрицательная обратная связь предотвращает чрезмерное возбуждение нервных элементов при действии стимула высокой интенсивности.
- Система положительной и отрицательной обратных связей играет существенную роль в фильтрации избыточной информации и выделении биологически значимых признаков сигнала.
- Для большинства сенсорных систем характерно то, что органы чувств на одной стороне тела связаны преимущественно с противоположной стороной центрального отдела сенсорной системы. Принцип двусторонней симметрии проявляется только в относительной степени, так как даже первичный афферентный путь от рецепторов может быть связан с обоими симметричными мозговыми аппаратами. Между симметричными отделами устанавливаются комиссуральные горизонтальные связи, обеспечивающие их объединение для выполнения целостной функции.
- Основным механизмом парной деятельности мозга является механизм функциональной асимметрии при действии раздражителей, локализованных в пространстве различным образом.
- Пространственная модель ранее действующего стимула сравнивается с пространственной моделью текущего стимула. Механизм функциональной асимметрии характерен только для специфического канала сенсорной системы.

различным путям – специфическому (мономодальному) и неспецифическому (мультиmodalьному).

- Специфические пути проводят нервные импульсы от рецепторов только одной сенсорной системы, потому что на каждом нейроне такого проводящего пути конвергируют нейроны только одной сенсорной модальности (мономодальная конвергенция). Соответственно, каждая сенсорная система имеет свой специфический проводящий путь. Все специфические сенсорные пути проходят через ядра таламуса и образуют локальные проекции в коре больших полушарий, заканчиваясь в первичных проекционных зонах коры. Специфические сенсорные пути обеспечивают начальную обработку сенсорной информации и проведение ее в кору больших полушарий.
- На нейронах неспецифического пути конвергируют нейроны разных сенсорных модальностей (мультиmodalьная конвергенция). Поэтому в неспецифическом сенсорном пути происходит интегрирование информации от всех сенсорных систем организма. Неспецифический путь передачи информации проходит в составе ретикулярной формации и образует обширные диффузные проекции в проекционных и ассоциативных зонах коры. Неспецифические пути обеспечивают мультибиологическую обработку сенсорной информации и обеспечивают поддержание оптимального уровня возбуждения в коре больших полушарий.

Принцип многоканального проведения информации 1 – чувствительные нейроны одной сенсорной системы, 2 – чувствительный нейрон другой сенсорной системы, 3 – нейрон ЦНС, 4 – корковый нейрон, 5 – таламус, 6 – ретикулярная формация, 7 – проекционная зона коры, 8 – ассоциативная зона коры, 9 – специфический проводящий путь, 10 – неспецифический проводящий путь.



Например!



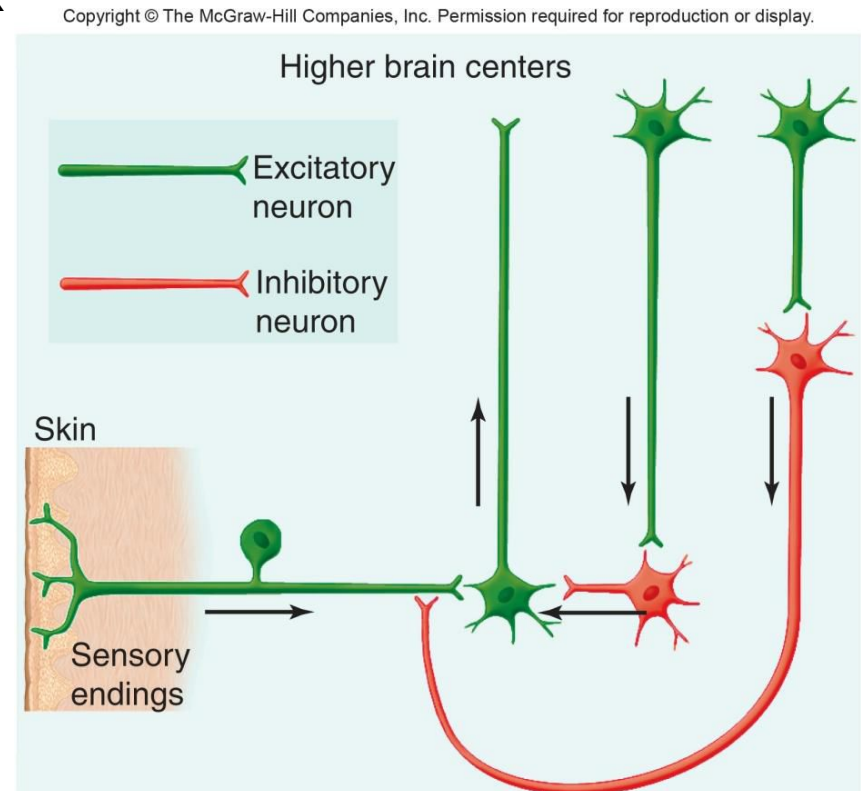
- **Зрительная кора (расположенная в задней части головы, показано красным) отвечает на изображение колокола , в то время как слуховая кора (показано синим) реагирует на звук колокола. Нейроны верхней височной борозды (зеленый цвет) интегрируют слуховую и зрительную информацию.**

Принцип соматотопической организации.

- **Принцип соматотопической организации** характеризует только **специфические сенсорные пути**. Согласно этому принципу, возбуждение от соседних рецепторов поступает в рядом расположенные участки подкорковых ядер и коры. Т.е. воспринимающая поверхность какого-либо чувствительного органа (сетчатка глаза, кожа) как бы проецируется на кору больших полушарий.

Принцип нисходящего контроля.

- Возбуждение в сенсорных путях проводится в одном направлении – от рецепторов к коре больших полушарий. Однако, **нейроны, входящие в состав сенсорных путей, находятся под нисходящим контролем вышележащих отделов ЦНС.** Такие связи позволяют, в частности, блокировать передачу сигналов в сенсорных системах.
- **Предполагается, что этот механизм может лежать в основе явления избирательного внимания.**

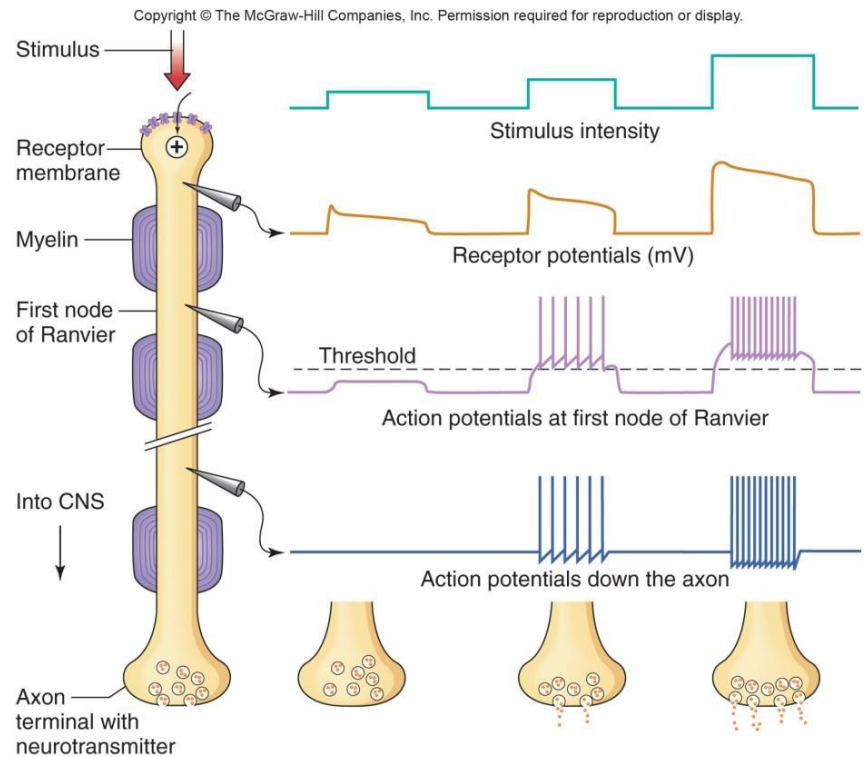


ИТАК! Сенсорная система включает следующие элементы:
вспомогательный аппарат
сенсорный рецептор • сенсорные пути
• проекционная зона коры больших полушарий .

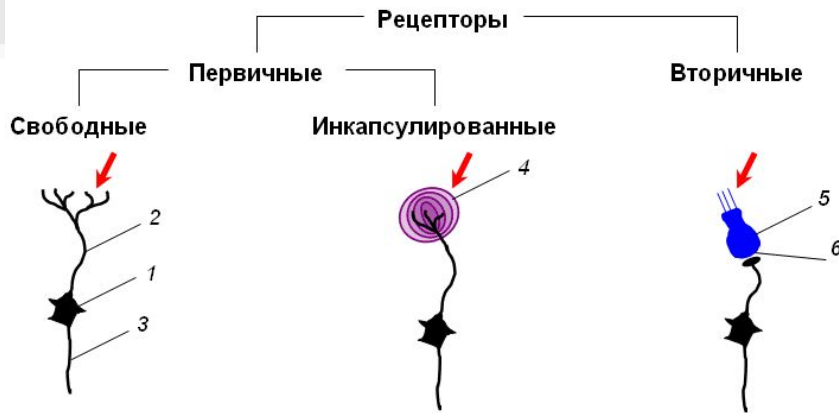
- **Вспомогательный аппарат** представляет собой образование, функцией которого является первичное преобразование энергии действующего стимула. Например, вспомогательный аппарат вестибулярной системы преобразует угловые ускорения тела в механическое смещение киноцилей волосковых клеток. Вспомогательный аппарат характерен не для всех сенсорных систем.
- **Сенсорный рецептор осуществляет преобразование энергии действующего раздражителя в специфическую энергию нервной системы, т.е. в упорядоченную последовательность нервных импульсов.** В первичном рецепторе эта трансформация осуществляется в окончаниях чувствительного нейрона, во вторичном рецепторе она происходит в рецептирующей клетке. Аксон чувствительного нейрона (первичный афферент) проводит нервные импульсы в ЦНС.
- В ЦНС возбуждение передается по цепочке нейронов (т.н. сенсорный путь) к коре больших полушарий. Аксон чувствительного (сенсорного) нейрона образует синаптические контакты с несколькими вторичными сенсорными нейронами. Аксоны последних следуют к нейронам, расположенным в ядрах более высоких уровней.
- **По ходу сенсорных путей происходит обработка информации, в основе которой лежит интегративная деятельность нейрона. Окончательная обработка сенсорной информации происходит в коре больших полушарий.**

Рецепторы в сенсорных системах

- **Потенциальное определение рецептора: градуированное изменение мембранного потенциала, индуцируемое стимулом, который изменяет активность ионных каналов в специализированной мембране рецептора. Локализованная устойчивая деполяризация вызывает последующее генерирование потенциала действия в аксоне.**
- **Когда рецепторная мембрана находится в отдельной клетке, активация рецептора индуцирует высвобождение нейротрансмиттера, который связывается с определенными сайтами на афферентном нейроне и индуцирует изменение кластерного потенциала мембраны.**



По строению рецепторы подразделяют на первичные и вторичные



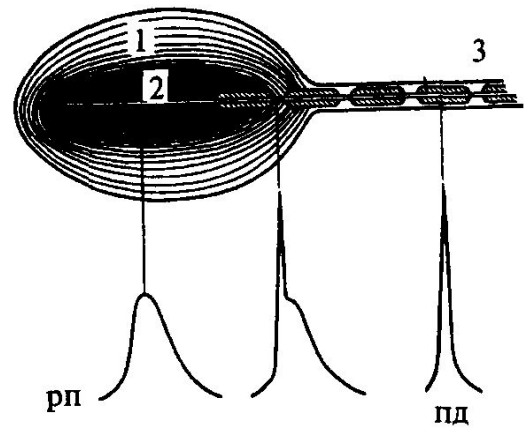
- 1 – тело чувствительного нейрона;
- 2 – периферический отросток чувствительного нейрона (дендрит);
- 3 – центральный отросток чувствительного нейрона (аксон);
- 4 – глиальная капсула;
- 5 – рецептирующая клетка;
- 6 – синапс между рецептирующей клеткой и чувствительным нейроном.

- К первичным относят такие сенсорные рецепторы, у которых действие раздражителя воспринимается непосредственно периферическими отростками чувствительного нейрона (нервными окончаниями), которые могут быть: свободными, т. е. не имеют дополнительных образований;
- инкапсулированными, т.е. окончания чувствительного нейрона заключены в особые образования, осуществляющие первичное преобразование энергии раздражителя.
- К вторичным относят такие сенсорные рецепторы, у которых действие раздражителя воспринимается специализированной рецептирующей клеткой не нервного происхождения. Возбуждение, возникшее в рецептирующей клетке, передается через синапс на чувствительный нейрон. Тело чувствительного нейрона обычно располагается за пределами ЦНС: в спинномозговом или вегетативном ганглии. От такого нейрона отходят два отростка – дендрит, который следует к периферическим органам и тканям, и аксон, который направляется в спинной

ПЕРВИЧНЫЙ
РЕЦЕПТОР



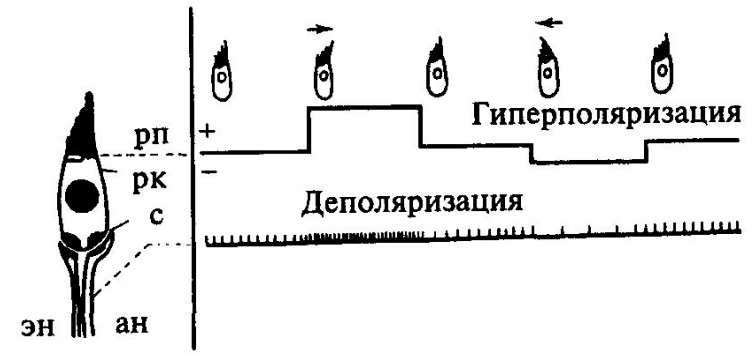
А



ВТОРИЧНЫЙ
РЕЦЕПТОР



Б



Схематическое изображение ответов первичного (А) и вторичного (Б) рецепторов на стимуляцию.

А — тельце Паччини (1 — капсула рецептора; 2 — немиелинизированная часть нервного окончания; 3 — миелинизированное нервное волокно); Б — волосковый механорецептор (рк — рецептирующая клетка; ан — афферентное волокно; эн — эфферентное волокно; с — синапс); рп — рецепторный потенциал; пд — потенциал действия.

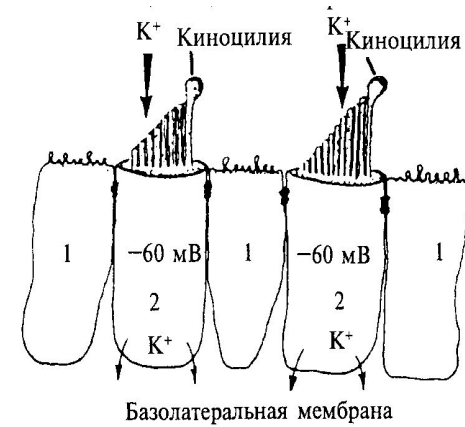
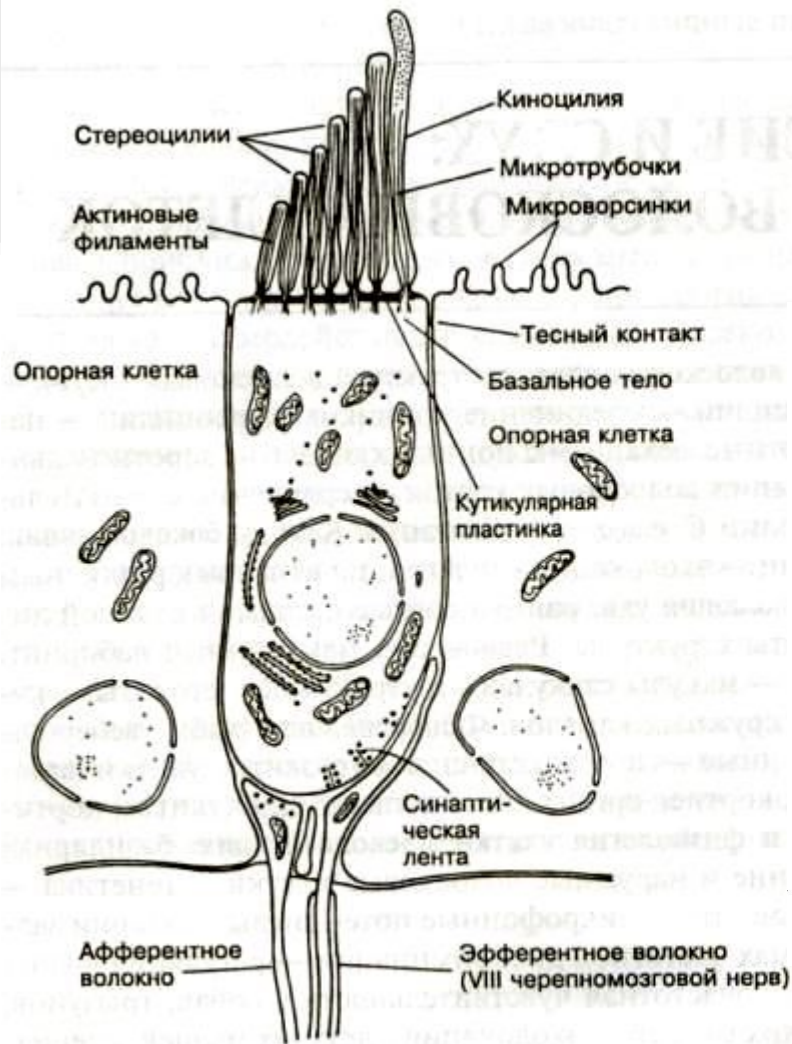


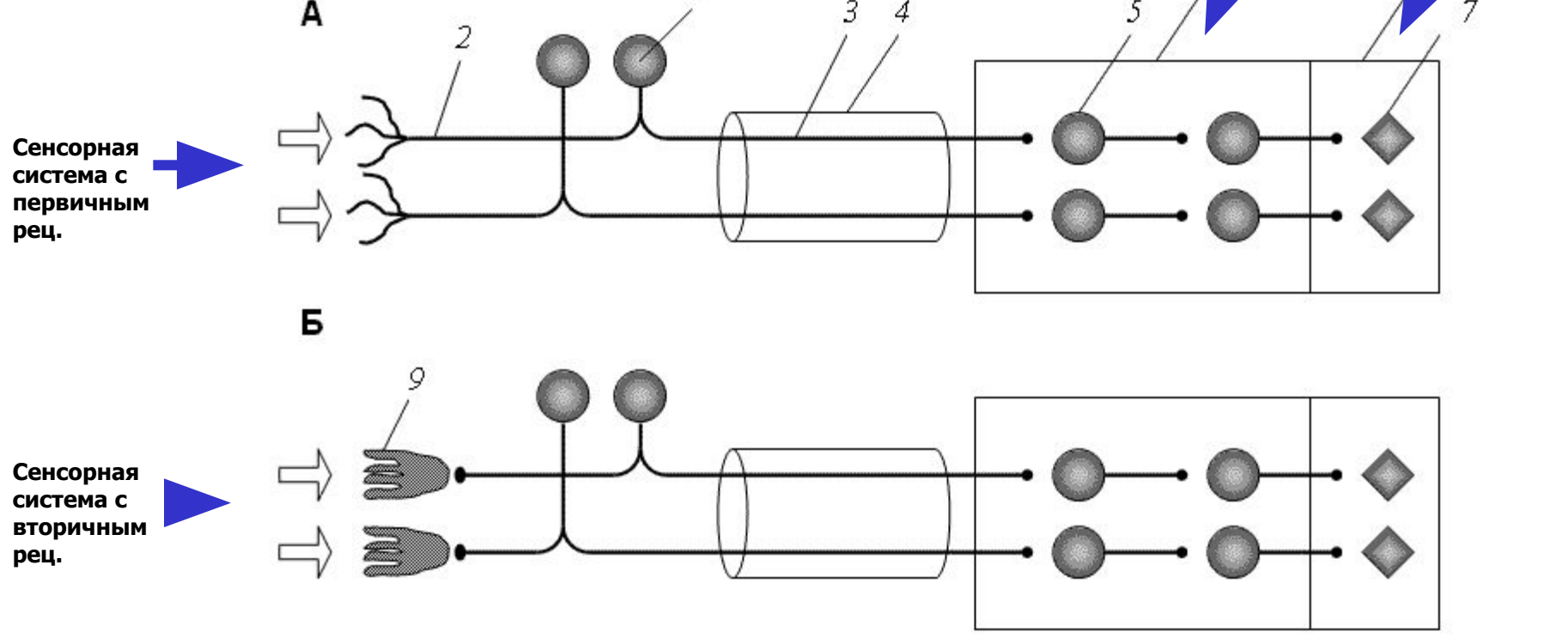
Схема типичного волоскового рецептора.

Стрелками показан постоянно протекающий через рецептор (2) ток ионов K^+ , который модулируется при смещении волосков. Ионы K^+ входят в волосковые клетки через механочувствительные каналы апикальной мембраны. Поддерживающие клетки (1) используют метаболическую энергию для поддержания высокой концентрации ионов K^+ в эндолимфе.

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

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

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



Рецепторы в
сенсорных системах

*Экстеро-
рецепторы*

*Дистантные
(зрительные,
слуховые и пр.)*

*Контактные
(температурные,
тактильные и др.)*

*Интеро-
рецепторы*

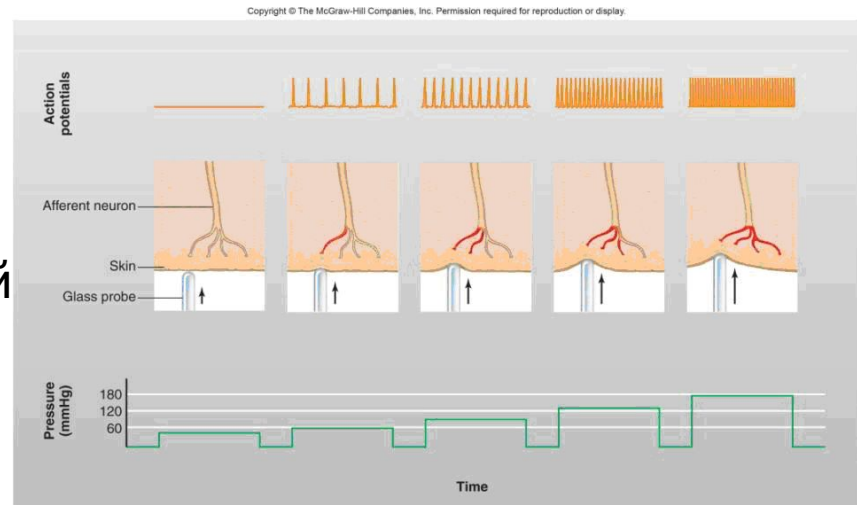
*сигнализируют
о состоянии
внутр. органов
и изменениях
химич. состава
тканевой
жидкости,
содержимого
пищеварительного
тракта и пр.*

*Проприо-
рецепторы*

*ЦНС получает
информацию
о состоянии
опорно-
двигательного
аппарата*

Зависимость интенсивности ощущения от силы стимула

- **Абсолютный порог** – наименьший по интенсивности стимул, способный вызвать определенное ощущение.
- Величина абсолютного порога зависит от:
- 1. характеристик действующего стимула (например, абсолютный порог для звуков разной частоты будет различным);
- 2. условий, в которых проводится измерение;
- 3. функционального состояния организма: направленности внимания, степени утомления и т.п.
- **Дифференциальный порог** – минимальная величина, на которую один стимул должен отличаться от другого, чтобы эта разница ощущалась человеком.

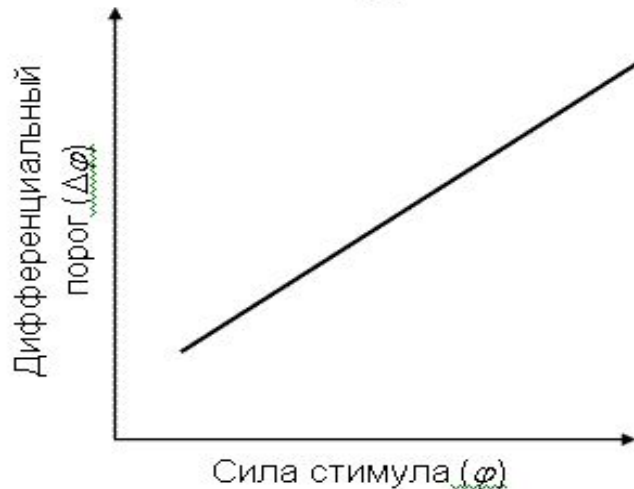


Закон Вебера

Эрнст Генрих Вебер *Ernst Heinrich Weber*



А



- В 1834 г Вебер показал, что для различения веса 2 предметов их разница должна быть больше, если оба предмета тяжелые и меньше, если оба предмета легкие. Согласно закону Вебера, величина дифференциального порога прямо пропорциональна силе действующего стимула.

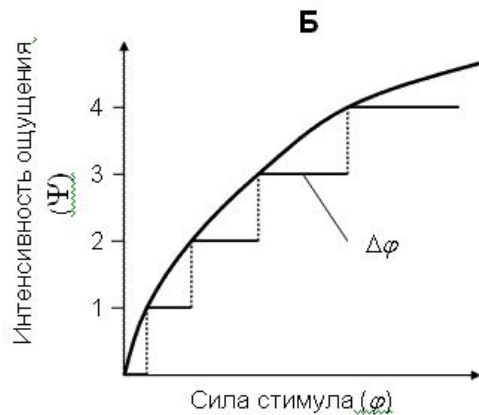
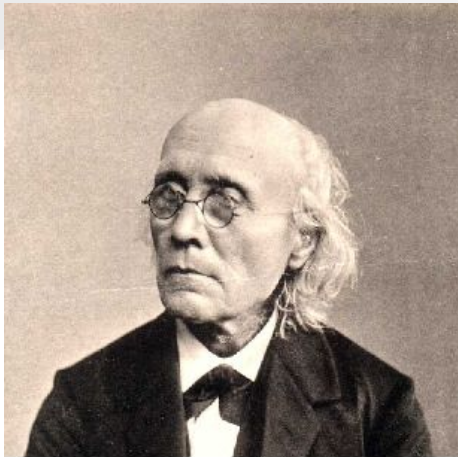
Сила ощущения P пропорциональна логарифму интенсивности раздражителя S :

$$p = k \ln \frac{S}{S_0}$$

где S — значение интенсивности раздражителя, S_0 — нижнее граничное значение интенсивности раздражителя: если $S < S_0$, раздражитель совсем не ощущается. k — константа, зависящая от субъекта ощущения.

Закон Фехнера

Gustav Theodor Fechner Густав Теодор Фехнер



- Закон Фехнера устанавливает количественную связь между силой действующего стимула и интенсивностью ощущения. Согласно закону Фехнера, сила ощущения пропорциональна логарифму силы действующего стимула.
- Закон Фехнера был выведен на основании закона Вебера. За единицу интенсивности ощущения было принято «едва заметное ощущение». При действии стимула, величина которого равна абсолютному порогу ощущения, возникает минимальное ощущение. Для того, чтобы ощутить едва заметное усиление ощущения, силу стимула необходимо увеличить на некоторую величину. Для того, чтобы ощутить дальнейшее едва заметное усиление ощущения, прирост силы стимула должен быть большим (согласно закону Вебера). При графическом изображении этого процесса получается логарифмическая кривая. Хотя точная формула соотношения зависит от модальности раздражителя, эта зависимость применима ко многим аспектам восприятия и поведения. (Например, мы можем экономить копейки, прицениваясь к карандашам, но с удовольствием переоплатим лишние две-три сотни за компьютер более высокого класса.)

Закон Стивенса

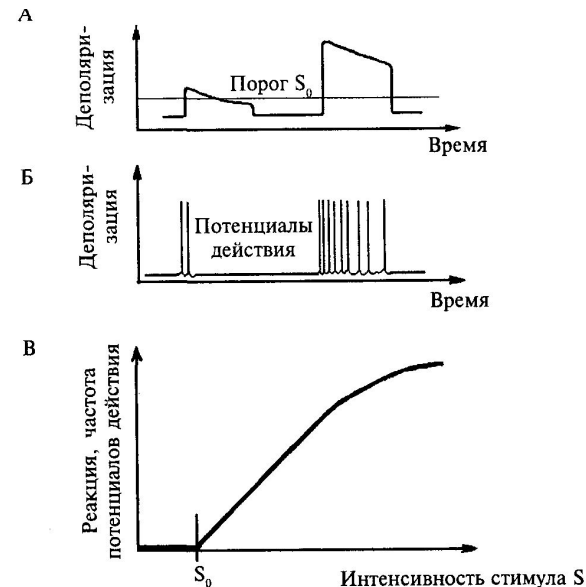
- Закон Вебера — Фехнера можно объяснить тем, что константы скорости химических реакций, проходящих при рецептировании, нелинейно зависят от концентрации химических посредников физических раздражителей или собственно химических раздражителей.
- В XX веке Стивенсом была доказана ограниченность закона Вебера—Фехнера (логарифмическая функция), справедливого лишь для средних значений ощущения некоторых модальностей. **В целом же зависимость носит характер общей степенной функции с различными показателями степени для каждого рода условий.** Закон Фехнера основывается на допущении, что сила ощущения, вызываемого пороговым увеличением слабого и сильного стимула равны, что не совсем верно. Поэтому зависимость интенсивности ощущения от силы стимула более корректно описывается формулой, предложенной Стивенсом (степенная функция).

Закон Стивенса

- Итак! Внешнее воздействие кодируется (преобразуется) при помощи соответствующих рецепторов в последовательность импульсов (сенсорный код). Это преобразование в подавляющем большинстве рецепторов носит нелинейный характер.
- Для ряда рецепторов было установлено, что передаточная функция была показательной $F=k(S-S_0)^n$,
- где F- частота импульсов в соответствующем афферентном волокне; k - константа; S - величина стимула; S₀ - амплитуда порогового стимула; n -показатель степени (для большинства рецепторов около 1).
- Это уравнение описывает широкий класс реакций рецепторов. Следует заметить, что передаточная функция рецепторов в общем случае может быть описана как «функция сжатия», так как с увеличением одной переменной (силы стимула) шкала другой (частота импульсов в афферентном волокне) все больше сжимается.

Степенная функция рецептора

- Когда рецепторный потенциал удалось зарегистрировать изолированно, путем блокады нервного разряда местным анестетиком прокаинам, стало очевидно, что амплитуда этого потенциала растет как степенная функция от величины мышечного растяжения. В начале растяжения эта функция растет примерно на 0,1 мВ на миллиметр, но при более сильном растяжении скорость роста снижается.
- То есть: Чувствительность сенсорного окончания, выраженная в милливольтгах на миллиметр растяжения, снижается по мере роста стимула.
- Многие сенсорные рецепторы используют преимущества этой нелинейной зависимости для того, чтобы обеспечить амплитудное кодирование в широком диапазоне интенсивности стимула. В таких рецепторах амплитуда ответа продолжает расти, но уже пропорционально логарифму интенсивности стимула. Это чрезвычайно полезно для таких рецепторов, как волосковые клетки и фоторецепторы, которые реагируют на стимулы, варьирующие по амплитуде на несколько порядков.



Степенная функция рецептора.

А — генераторный потенциал рецептора; Б — потенциалы действия в афферентном волокне; В — график зависимости частоты импульсации в афферентном волокне от силы стимула; S — величина стимула; S_0 — пороговый стимул.

Рецепторы в сенсорных системах

- Очевидно, что такая сжимающаяся шкала имеет преимущество перед линейной шкалой.
- «Прибор» с такой шкалой позволяет измерять величины в широком диапазоне, не слишком растягивая шкалу, за счет того,
- что для малых величин шкала растянута, а для больших - сжата, чем и достигается удовлетворительная точность измерений, как при высоких, так и при низких уровнях сигнала.

- Другой широко распространенный способ кодирования в ЦНС получил название «кодирование номером линии (принцип меченых линий)». Этот тип кодирования хорошо прослеживается на примере передачи информации от кожи. В коже находится большое число рецепторов (рецепторы давления, температурные, болевые и др.), каждый из которых имеет собственный канал, по которому информация передается в ЦНС.

- Большое число рецепторов спонтанно разряжаются в отсутствие каких-либо раздражителей. Например, рецепторы вестибулярного аппарата постоянно активны, что дает им возможность сигнализировать не только о величине, но и о направлении действующего стимула (например, ускорения). Поэтому для этих случаев порог определяется не как возникновение, а как изменение реакции рецептора - дифференциальный порог.

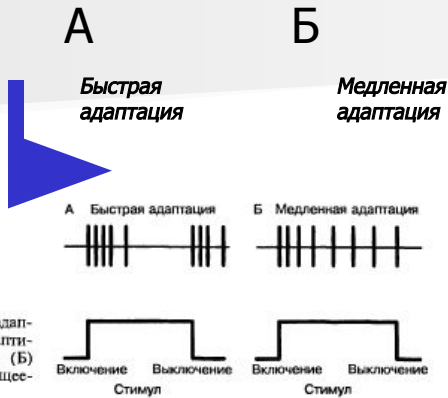
Основные характеристики ощущений

- Субъективное ощущение, возникающее в результате действия сенсорного стимула, обладает рядом характеристик, т.е. позволяет определить ряд параметров действующего раздражителя:
 - качество (модальность),
 - интенсивность,
 - временные характеристики (момент начала и окончания действия раздражителя, динамику силы раздражителя),
 - пространственная локализация.
- **Кодирование качества** раздражителя в ЦНС основано на принципе специфичности сенсорных систем и принципе соматотопической проекции. Например, любая последовательность нервных импульсов, возникших в проводящих путях и корковых проекционных зонах зрительной сенсорной системы, будет вызывать зрительные ощущения.
- **Кодирование интенсивности и Кодирование временных характеристик** невозможно отделить друг от друга. При изменении во времени силы действующего стимула, будет изменяться и частота потенциалов действия, образующихся в рецепторе. При длительном действии раздражителя постоянной силы частота потенциалов действия постепенно снижается, поэтому генерация нервных импульсов может прекращаться еще до прекращения действия раздражителя.
- **Кодирование пространственной локализации** . Организм может достаточно точно определять локализацию многих раздражителей в пространстве. Механизм определения пространственной локализации раздражителей основывается на принципе соматотопической организации сенсорных путей.

Рецепторы в сенсорных системах

- При длительном действии адекватного стимула порог срабатывания данного рецептора повышается. Это явление называется адаптацией.
- В адаптации рецептора принимает участие большое число процессов, и ее нельзя объяснить каким-либо одним механизмом.
- Например, в рецепторах кожи самым важным местом адаптации является ткань, окружающая нервное сенсорное окончание. К этой механической адаптации прибавляется адаптационный процесс генераторного потенциала. В фоторецепторах сетчатки также происходит несколько процессов: одни связаны с фотохимическими реакциями, другие - с активностью нервной сети сетчатки. В каждом рецепторе имеется свое сочетание факторов, определяющих процесс адаптации.

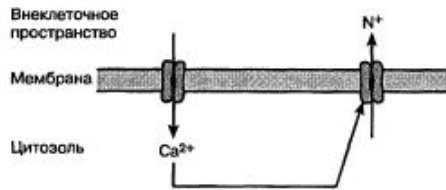
Сенсорная адаптация



Сенсорная адаптация. (А) Быстро адаптирующееся волокно; (Б) медленно адаптирующееся волокно.

Все сенсорные системы демонстрируют адаптацию. Это означает, что ответ (каким бы он ни был) на постоянный стимул с течением времени уменьшается. В сенсорных системах многоклеточных это выражается в том, что частота импульсации в волокне сенсорного нерва со временем снижается. В таких системах присутствует несколько форм адаптации. Обычно различают две крайние формы — быструю и медленную адаптацию.

В первом случае при включении стимула сначала наблюдается быстрый залп активности в сенсорном волокне, которая быстро уменьшается еще до того, как стимул будет выключен. Выключение стимула также сопровождается залпом активности. Во втором случае также наблюдается залп активности при включении стимула, которая, хотя и уменьшается со временем, никогда не достигает нуля. Активность остается на некотором уровне плато до выключения стимула, когда она переходит на исходный уровень. В обоих случаях именно частота первого залпа характеризует интенсивность стимула.



Один из механизмов, вызывающих адаптацию сенсорных окончаний. Деполаризация вызывает открытие Ca^{2+} -воротного механизма; ионы Ca^{2+} входят в цитоплазму и воздействуют на Ca^{2+} -зависимые K^+ -каналы, что ведет к увеличению мембранной полярности, вследствие чего снижается вероятность инициации потенциала действия.

Биологические причины сенсорной адаптации многочисленны и разнообразны.

Например, в некоторых случаях бактериальной хемочувствительности это происходит в результате метилирования белков «переноса рецептора». В многих животных системах, в которых рецепторные молекулы связаны с системой G-белков, это — результат инактивации рецепторной молекулы путем дефосфорилирования.

Присутствие Ca^{2+} -каналов и кальций-зависимых K^+ -каналов (KCa) наряду с Na^+ -каналами, в которых зарождается потенциал действия в сенсорных нервных окончаниях, также очень существенно. Когда мембрана деполаризуется в ответ на локальные токи, приходящие от стимулированных окончаний, потенциал-зависимые Ca^{2+} -каналы открываются, и поток Ca^{2+} устремляется по градиенту концентрации в нейрон. Повышение внутриклеточного уровня Ca^{2+} внутри клетки открывает Ca^{2+} -зависимые K^+ -каналы и избыток K^+ также движется по градиенту концентрации вовне клетки. Другими словами, мембрана становится необычно проницаемой для K^+ .

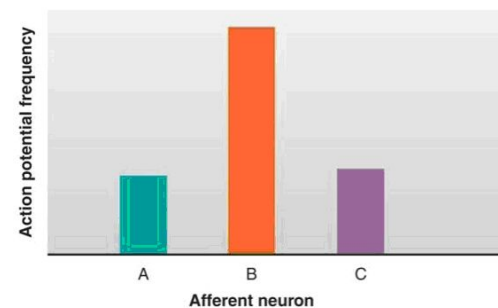
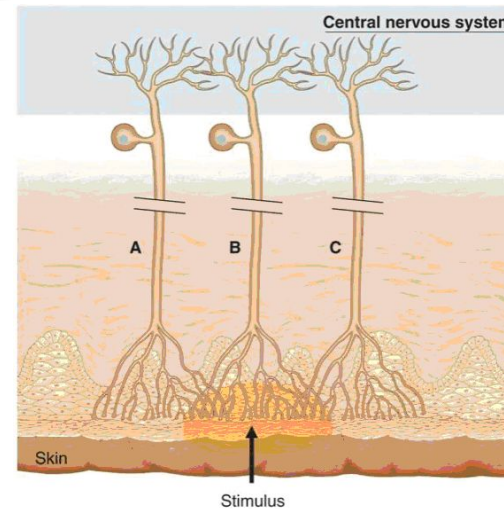
В таких условиях локальным токам значительно труднее открыть потенциал-зависимые Na^+ -каналы и иницировать потенциал действия.

Сенсорная адаптация

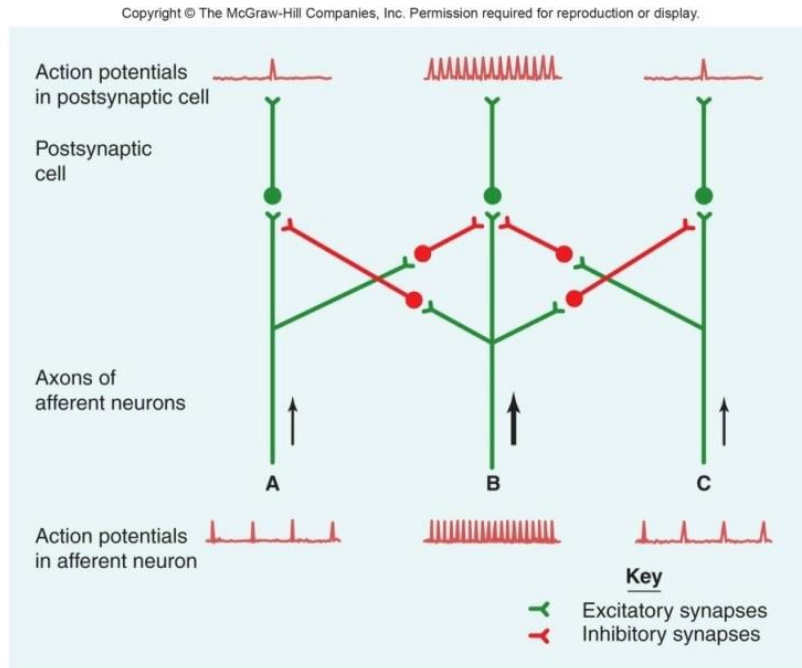
- **Итак! Продолжительность ощущения зависит от времени генерирования потенциалов действия. В определенном смысле, чем продолжительнее этот период, тем дольше сохраняется соответствующее ощущение. Однако при слишком продолжительном времени воздействия сенсорные рецепторы становятся менее чувствительными и скорость возникновения потенциалов действия уменьшается. В результате снижается и интенсивность ощущения.**
- **С течением времени ощущение от постоянно воздействующего раздражителя может не только уменьшиться, но и совсем исчезнуть. Так, если долго находиться в помещении, в котором постоянно слышен какой-то шум (например, жужжит кондиционер или гудит старая, отслужившая свой век лампа дневного света), звук сперва начинает казаться менее громким, и, в конце концов, его и вовсе перестаешь замечать.**
- **Наряду с продолжительностью интервалов между потенциалами действия и интенсивностью стимулов определенную роль играет также и то, что более слабые стимулы перестают восприниматься быстрее, чем сильные.**
- **К адаптации способны все сенсорные модальности, хотя к таким ощущениям, как тактильные (чувствует ли ваше тело прикосновение одежды, а запястье — давление, оказываемое ремешком от часов?) и запах, адаптация наступает относительно быстро, в то время как к другим, например к боли, привыкнуть гораздо труднее, если вообще возможно. Хотя адаптация, как правило, свидетельствует о снижении чувствительности, она одновременно приносит и немалую пользу. Снижая наше восприятие неизменного раздражителя (который с течением времени не только может лишиться информативности, но и начать отвлекать), адаптация помогает нам прежде всего воспринимать те сигналы, которые свидетельствуют о переменах в окружающем мире. Наша сенсорная система не только способна к адаптации, но и исключительно чувствительна к смене сигналов.**

Принципы взаимодействия

- Отдельное нервное афферентное волокно 1-го порядка собирает информацию с более или менее широкой области поля рецепторов.
- **Та часть рецепторной поверхности, от которой сигналы получает одно афферентное волокно, называется его рецептивным полем.**
- Рецептивные поля соседних элементов, как правило, **перекрываются.** **Перекрывание отдельных рецептивных полей** обуславливает **надежность функции, которая благодаря такой организации обеспечивается большим числом рецепторов.**

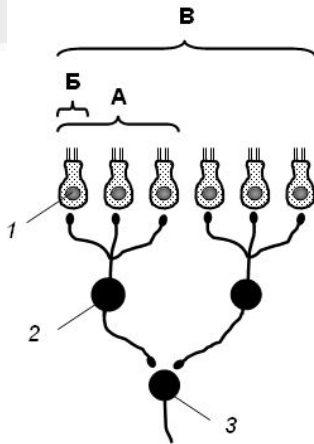


Латеральное торможение

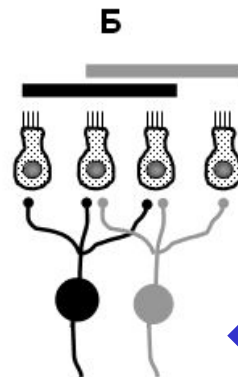
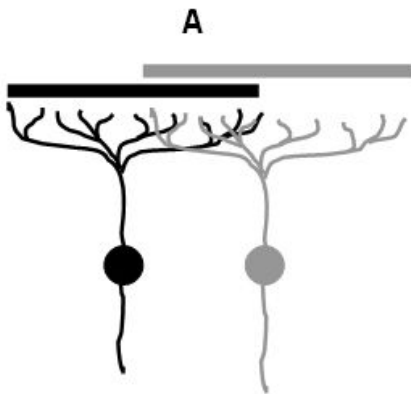


- Одним из важных принципов взаимодействия в нейронных сетях является латеральное торможение: возбужденные элементы (рецепторы, нейроны) через возвратные коллатерали затормаживают соседние элементы. Известно, что латеральное торможение существует на всех уровнях сенсорных систем.
- Благодаря такому тормозному взаимодействию предотвращается «растекание» возбуждения по нервной сети, происходит своеобразное увеличение контраста, т.е. степени перепада между возбужденными и невозбужденными нейронами.

Рецептивные поля нейронов. Перекрывание рецептивных полей чувствительных нейронов первичных и вторичных рецепторов.



- А – максимальное рецептивное поле нейрона 2;
- Б – минимальное рецептивное поле нейрона 2;
- В – рецептивное поле нейрона 3;
- 1 – рецептирующая клетка.



- У первичных рецепторов зоны ветвления периферических отростков чувствительных нейронов могут перекрывать друг друга (рис. А). У вторичных рецепторов одна рецептирующая клетка может контактировать с несколькими чувствительными нейронами, т. е. может входить в состав рецептивных полей различных нейронов (рис.Б).

для первично-чувствующих рецепторов

Стимул, как правило, вызывает открывание каналов для положительно заряженных ионов (Na^+) на мембране рецептора.

Вход ионов приводит к сдвигу внутриклеточного заряда вверх – рецепторный потенциал (РП)

Рецепторный потенциал (подобно ВПСП) способен вызвать генерацию ПД, распространяющихся по аксону в ЦНС.

Чем больше (сильнее) стимул, тем больше РП и чаще ПД («количество» сенсорного сигнала кодируется частотой ПД)

для вторично-чувствующих рецепторов

Внешний стимул приводит к развитию РП

(на Ca^{2+}) на мембране рецептора

РП вызывает открывание Ca^{2+} -каналов в мембране пресинаптического окончания рецептора

Вход Ca^{2+} запускает движение везикул и выброс медиатора в синаптическую щель

**Медиатор вызывает генерацию ВПСП и ПД в отростке проводящего нейрона.
Чем больше (сильнее) стимул, тем больше РП, больше выброс медиатора, выше ВПСП и чаще ПД в проводящем нерве.**

ИТАК!

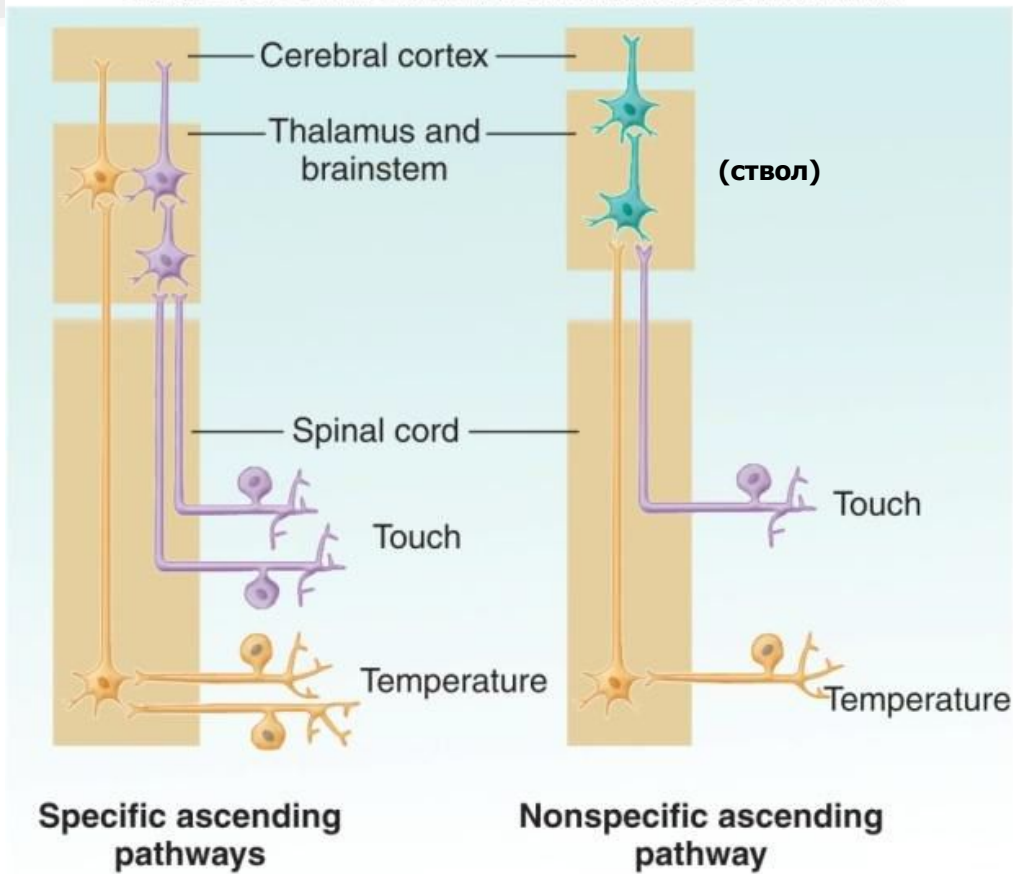
- Во вторичночувствующих рецепторах местные потенциалы образуются дважды в течение одного рецепторного акта: РП рецептирующей клетки и ВПСП нервного волокна. Для того чтобы избежать терминологической путаницы, было предложено называть градуальный электрический ответ рецептирующей клетки рецепторным потенциалом (РП), а постсинаптический потенциал связанного с ней через синапс нервного волокна — генераторным потенциалом (ГП) имея в виду, что он генерирует в нервном волокне потенциалы действия. В первичночувствующих рецепторах РП, являясь источником ПД, по существу выполняет функцию генераторного потенциала. Все представленное выше можно изложить в виде схемы рецепторного акта.
- **Для первичночувствующих рецепторов, этапы: I — специфическое взаимодействие раздражителя с мембраной рецептора на молекулярном уровне— II — возникновение РП в месте взаимодействия стимула с рецептором (следствие изменения проницаемости мембраны рецептора); III — электротоническое распространение РП к аксону сенсорного нейрона; IV — генерация ПД; V — проведение ПД по нервному волокну в ортодромном направлении.**
- **Для вторичночувствующих рецепторов: I—III этапы совпадают с аналогичными этапами первичночувствующих рецепторов, но протекают в специализированной рецептирующей клетке и заканчиваются на ее пресинаптической мембране, IV этап — выделение медиатора пресинаптическими структурами, V— возникновение ГП на постсинаптической мембране нервного волокна VI— электротоническое распространение ГП по нервному волокну VII — генерация ПД электрогенными участками этого волокна; VIII — проведение ПД по нервному волокну в ортодромном направлении.**

Принципы взаимодействия

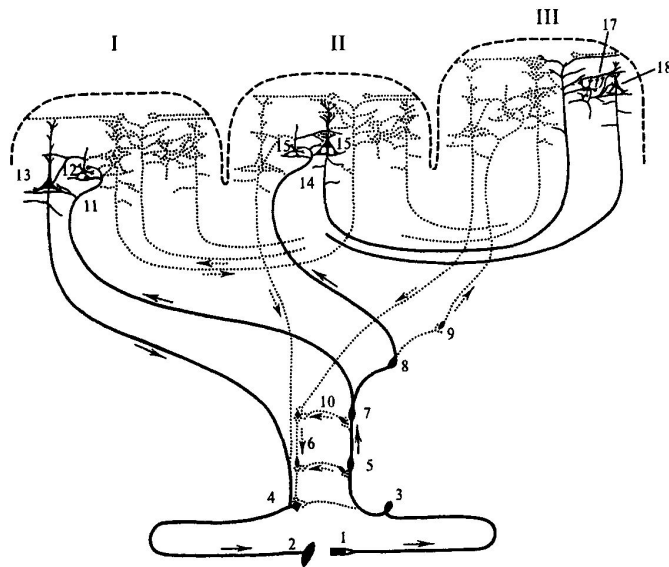
- В состав сенсорной системы входит также ряд других структур головного мозга с соответствующими проводящими путями. Одними из важных станций переключения афферентной импульсации к коре служат специфические ядра таламуса.
- Высшим уровнем обработки сенсорных сигналов является кора больших полушарий.
- В начале XX века была разработана классификация полей коры по признакам особенностей клеточного состава и характера миелинизации аксонов. На основании изучения клеточного состава отдельных слоев в коре выделено 11 областей, которые, в свою очередь, были разделены на 52 поля.

Специфический / неспецифический сенсорные пути

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



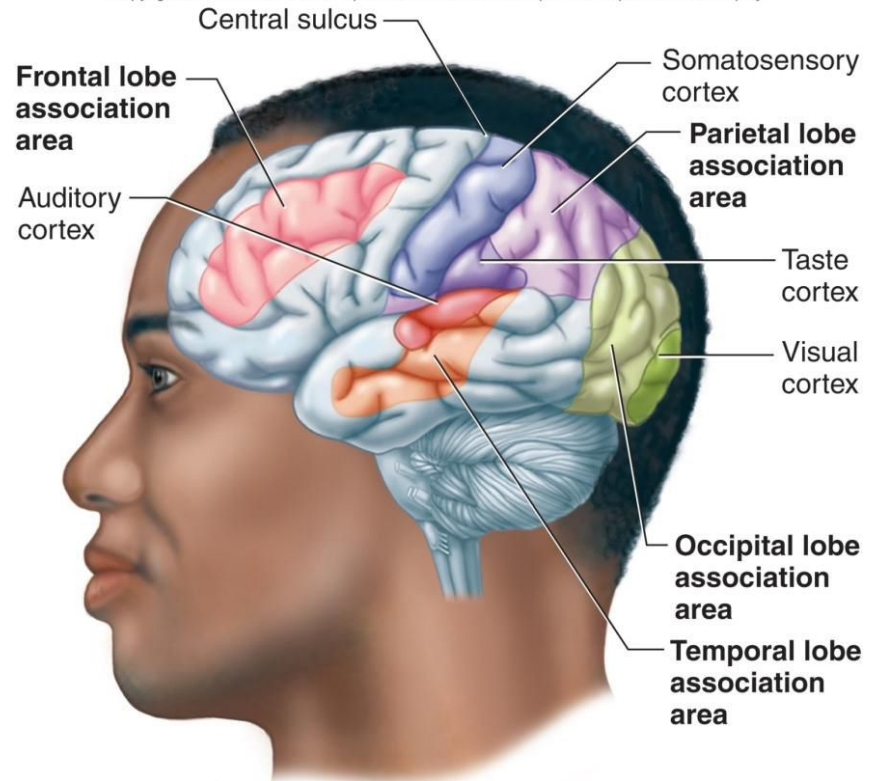
Проекционные и ассоциативные зоны коры



Система связей первичных, вторичных и третичных полей коры (по Полякову, 1965).

I — первичные (центральные) поля; II — вторичные (периферические) поля; III — третичные (ассоциативные) поля (зоны перекрытия анализаторов); жирными линиями выделены: система проекционных (корково-подкорковых) связей коры; система проекционно-ассоциативных связей коры; система ассоциативных связей коры; 1 — рецептор; 2 — эффектор; 3 — нейрон чувствительного узла; 4 — двигательный нейрон; 5–6 — переключающие нейроны спинного мозга и ствола; 7–10 — переключающие нейроны подкорковых образований; 11, 14 — афферентное волокно из подкорки; 13 — пирамида V слоя; 16 — пирамида подслоя III3; 18 — пирамиды подслоев III2, III1; 12, 15, 17 — звездчатые клетки коры.

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



Проекционные и ассоциативные зоны коры

- В соответствии с цитоархитектоническими и нейрофизиологическими данными выделяют проекционные и ассоциативные зоны коры. В проекционных зонах различают первичные, вторичные и третичные зоны. Возбуждение от соответствующих рецепторов направляется в первичные зоны по быстропроводящим путям, тогда как активация вторичных и ассоциативных зон коры происходит по полисинаптическим путям. Кроме этого, корковые поля связаны между собой многочисленными ассоциативными волокнами.
- Напомним, в корковых проекциях сенсорных систем соблюдается принцип топии, например, в зрительной системе ретинотопия- проекция сетчатки - в поле 17 (первичная проекция), поле 18 (вторичная) и поле 19 (третичная). Этот принцип состоит в том, что, например, сетчатка, образует **проекцию на соответствующую область коры в некотором масштабе**. При этом объем корковой проекции пропорционален плотности рецепторов в данном месте сетчатки. Благодаря этому fovea (зрительная ямка) сетчатки в корковой проекции представлена большей площадью, чем периферия сетчатки.
- Поражение первичных зон сенсорных систем всегда сопровождается грубыми нарушениями соответствующей сенсорной или моторной функции. В отличие от этого, поражение вторичных или третичных зон вызывает расстройство аналитико-синтетической деятельности мозга, например гнозиса и праксиса, речи, целенаправленного поведения и пр.

Кодирование

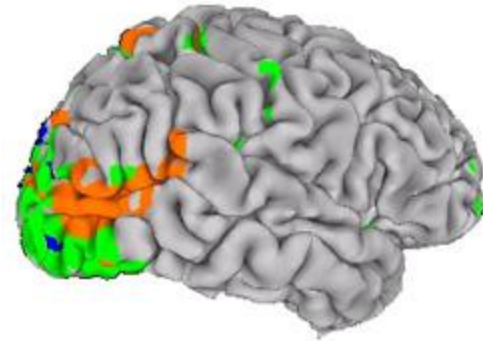
- Кодированием называют совершаемое по определенным правилам преобразование информации в условную форму — код.
- В сенсорной системе сигналы кодируются двоичным кодом, т. е. наличием или отсутствием электрического импульса в тот или иной момент времени. Такой способ кодирования крайне прост и устойчив к помехам.
- Информация о раздражении и его параметрах передается в виде отдельных импульсов, а также групп или «пачек» импульсов.
- Амплитуда, длительность и форма каждого импульса одинаковы, но число импульсов в пачке, частота их следования, длительность пачек и интервалов между ними, а также временной «рисунк» пачки различны и зависят от характеристик стимула.
- Сенсорная информация кодируется также числом одновременно возбужденных нейронов, а также местом возбуждения в нейронном слое.

Способы кодирования информации в нервной системе.

- **-множественность и перекрытие кодов.** Так, для одного и того же свойства сигнала (например, его интенсивности) сенсорная система использует несколько кодов: *частотой и числом импульсов в пачке, числом возбужденных нейронов и их локализацией в слое.* В коре большого мозга сигналы кодируются *последовательностью включения параллельно работающих нейронных каналов, синхронностью ритмических импульсных разрядов, изменением их числа.*
- В коре используется также **позиционное кодирование.** Оно заключается в том, что какой-то признак раздражителя вызывает возбуждение определенного нейрона или небольшой группы нейронов, расположенных в определенном месте нейронного слоя. Например, возбуждение небольшой локальной группы нейронов зрительной области коры означает, что в определенной части поля зрения появилась световая полоска определенного размера и ориентации.

Пример!

- Вид сбоку человеческого мозга , показывающей результаты эксперимента МРТ , в котором субъект просматривает перемещающиеся и статические фигуры . Оранжевые регионы были более активны , когда рассматривались движущиеся фигуры , а зеленые и синие области , когда рассматривались статические фигуры.



Сухой остаток! ВЫВОДЫ:

Способы кодирования информации в нервной системе.

<p>1. Кодирование на основе принципа специфичности рецепторов – заключается в том, что рецепторы настроены на прием определенного сигнала, например термо, баро, хеморецепторы и т.п.</p>	<p>2. Кодирование с использованием меченой линии, т.е. моносинаптическая передача сигналов от рецепторов к некоторому центральному нейрону, возбуждение которого соответствует выделению определенного качества стимула.</p>	<p>3. Кодирование с использованием частотного кода. Наиболее ясно он связан с кодированием интенсивности раздражения. (<i>логарифмическая зависимость между интенсивностью раздражителя и частотой вызываемых им ПД (закон Фехнера); степенная зависимость - ощущение пропорционально показателю степени стимула (закон Стивенса).</i> Для слуховых и вкусовых сенсорных волокон зависимость частоты импульсов от интенсивности описывается S-образной функцией</p>	<p>4. Кодирование паттерном ответа нейрона, т.е. структурной организацией ПД во времени. Это система передачи информации о стимулах с помощью рисунка разрядов нейрона.</p>	<p>5. Кодирование ансамблем нейронов - основной способ кодирования и передачи информации в мозге. Хебб показал, что различные наборы возбужденных нейронов одного и того же ансамбля соответствуют разным параметрам стимула, а если ансамбль находится на выходе системы, управляющей движением – то и разным реакциям. Этот способ кодирования более надежен, однако для кодирования каждого типа стимулов необходим свой уникальный состав нейронов.</p>	<p>6. Кодирование информации номером детектора (детекторного канала). Перед ача информации по номеру канала означает, что сигнал следует по цепочке нейронов, конечное звено которой представлено нейроном-детектором простых или сложных признаков, избирательно реагирующим на определенный физический признак или комплекс (например, горизонтальную или вертикальную линию).</p>	<p>7. Векторное кодирование сигнала в нейронных сетях. Если две точки на экране движутся навстречу друг другу: одна по вертикали, другая по горизонтали, то человек видит движение одной точки по наклонной прямой. Для объяснения иллюзии движения используется векторное представление. Движение точки рассматривается как результат формирования в нейронных ансамблях мозга двухкомпонентного вектора, отражающего действие двух независимых факторов.</p>
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Дополнительные и обязательные для ознакомления материалы к теме.
Итак, повторю о сенсорных системах :

Они предназначены для сбора информации из внешней среды и внутренней среды организма.

Три составляющие всякой сенсорной системы:

- 1) Рецепторы (чувствительные клетки или чувствительные отростки нервных клеток)
- 2) Проводящие нервы (спинномозговые и черепные)
- 3) Обработывающие структуры спинного и головного мозга (высшие центры – в коре больших полушарий)

Первично-чувствующие рецепторы: отросток (дендрит) сенсорного нейрона, либо его тело.

Вторично-чувствующие рецепторы: специализированные клетки (не нервные).

Нерв образован отростками особых проводящих нейронов:

- слуховая и вестибулярная системы
- вкусовая система
- зрительная система

Общий план строения сенсорной системы

- У позвоночных животных в процессе эволюции возникло большое разнообразие сенсорных систем. Благодаря этому ЦНС получает информацию о процессах в организме и событиях внешнего мира.
- В сенсорной системе выделяют периферическую часть, представленную полем рецепторов, и центральную, образованную несколькими уровнями обработки в ЦНС, самым высоким из которых является кора больших полушарий, а также пути, которые связывают эти уровни.

Сенсорная система включает следующие элементы:

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

Сенсорные рецепторы

- **Рецепторы активируются стимулами. Сенсорная информация преобразуется в электрический ответ через процесс, известный как передача сигнала. Сенсорные рецепторы реагируют на определенные раздражители, но могут быть активированы другими раздражителями, если стимул достаточно высок. Тип энергии, на которую рецептор реагирует с наибольшей чувствительностью, известен как его адекватный стимул.**

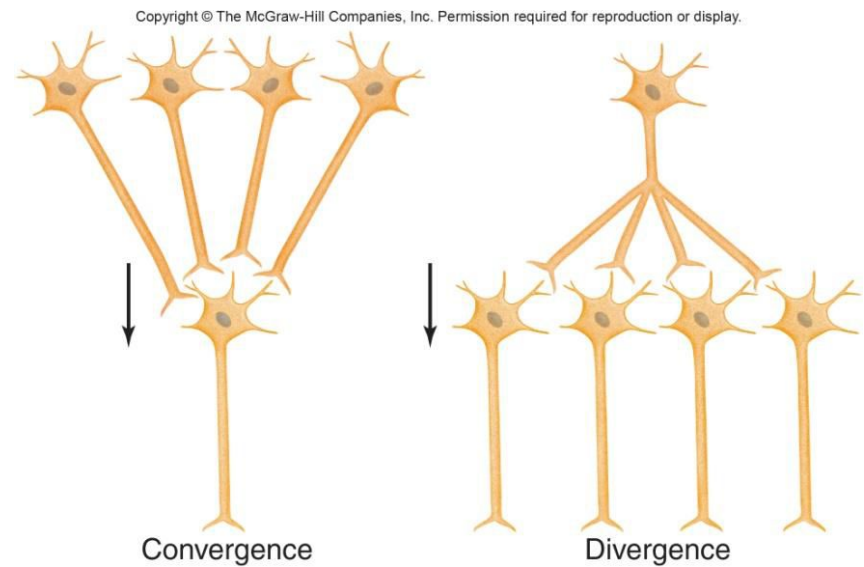
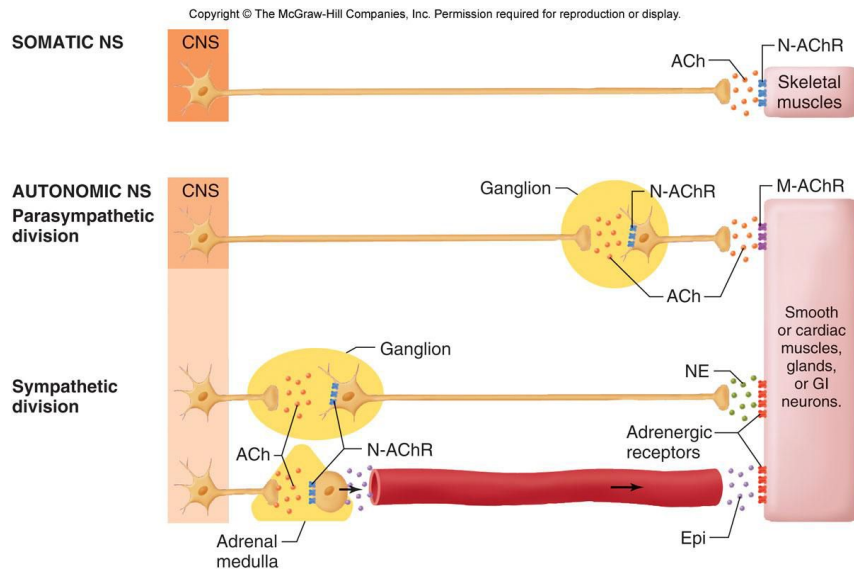
ИТАК!

- *Хотя каждый сенсорный рецептор чувствителен преимущественно к одному*
- *виду физической энергии, все сенсорные системы имеют общие средства передачи нейронных сигналов: все виды энергии, поступающие из окружающей среды и способные вызывать ощущения, трансформируются и кодируются в виде электрохимических сигналов. А это значит, что, поскольку нейронная коммуникация имеет биоэлектрическую природу, только электрическая энергия способна возбуждать элементы сенсорной системы.*
- *Наконец, следует особо подчеркнуть, что именно в мозге нейронные сигналы,*
- *переданные нервами данного сенсорного рецептора, превращаются в сенсорный опыт. Каждое сенсорное нервное волокно имеет свой специфический нейронный путь и заканчивается в определенном участке мозга, чем и определяется — при его активации — специфический сенсорный опыт. Так, нейронные сигналы, полученные из уха и направленные в соответствующую зону височной доли мозга, позволяют нам слышать звуки; сигналы из глаза, переданные в соответствующую зону затылочной доли мозга, позволяют нам видеть предметы и т. д. Мы слышим и видим только тогда, когда сенсорно-нейронные сигналы достигают соответствующих участков коры головного мозга. У большинства многоклеточных организмов благодаря эволюции появились специальные рецепторные клетки и структуры. Все эти рецепторные клетки отвечают на стимулирование нейронной активностью. Обобщая, можно сказать, что специализированные сенсорные рецепторы образовались в результате эволюции для того, чтобы помочь видам выжить за счет избирательного реагирования на определенные формы энергии, той самой энергии, которая несет им жизненно важную информацию о среде их обитания.*

Итак, повторю о сенсорных системах :

- Как происходит передача сигнала от рецепторов к ЦНС?
- Здесь используется топический принцип: каждый рецептор передает сигнал «своей» нервной клетке, причем соседние рецепторы передают информацию соседним нейронам.
- Аналогичным образом организована передача и внутри ЦНС от структуры к структуре – вплоть до коры больших полушарий.
- В результате на разных уровнях ЦНС можно наблюдать формирование «карт» рецепторных поверхностей (поверхностей, где собраны рецепторы определенной сенсорной системы; примерами являются кожа, поверхность языка, сетчатка глаза и др.).
- Топическая организация позволяет закодировать «качество» сенсорного сигнала (= место настроенного на этот сигнал рецептора на рецепторной поверхности). Такой принцип называется «кодировка номером канала» и широко используется при создании вычислительной техники.
- Таким образом, каждый сенсорный сигнал характеризуется определенным количеством (=энергия стимула) и качеством.

СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА - ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ



В дополнение!

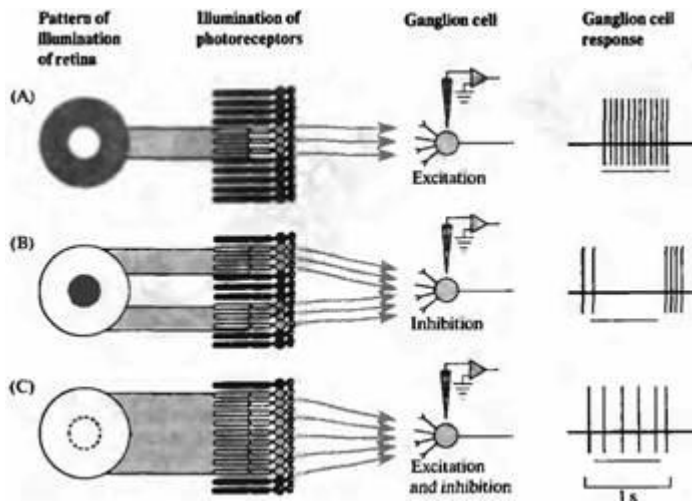
- **Передача и преобразование сигналов.** Процессы преобразования и передачи сигналов в сенсорной системе доносят до высших центров мозга наиболее важную (существенную) информацию о раздражителе в форме, удобной для его надежного и быстрого анализа.
- Преобразования сигналов могут быть условно разделены на пространственные и временные. Среди *пространственных преобразований* выделяют изменения соотношения разных частей сигнала. Так, в зрительной и соматосенсорной системах на корковом уровне значительно искажаются геометрические пропорции представительства отдельных частей тела или частей поля зрения. В зрительной области коры резко расширено представительство информациио наиболее важной центральной ямки сетчатки при относительном сжатии проекции периферии поля зрения («циклопический глаз»). В соматосенсорной области коры также преимущественно представлены наиболее важные для тонкого различения и организации поведения зоны — кожа пальцев рук и лица («сенсорный гомункулус»).
- Для временных преобразований информации во всех сенсорных системах типично сжатие, временная компрессия сигналов: переход от длительной (тонической) импульсации нейронов на нижних уровнях к коротким (фазическим) разрядам нейронов высоких уровней.
- **Ограничение избыточности информации и выделение существенных признаков сигналов.** Зрительная информация, идущая от фоторецепторов, могла бы очень быстро насытить все информационные резервы мозга. Избыточность сенсорных сообщений ограничивается путем подавления информации о менее существенных сигналах. Менее важно во внешней среде то, что неизменно либо изменяется медленно во времени и в пространстве. Например, на сетчатку глаза длительно действует большое световое пятно. Чтобы не передавать все время в мозг информацию от всех возбужденных рецепторов, сенсорная система пропускает в мозг сигналы только о начале, а затем о конце раздражения, причем до коры доходят сообщения только от рецепторов, которые лежат по контуру возбужденной области.
- **Опознавание образов.** Это конечная и наиболее сложная операция сенсорной системы. Она заключается в отнесении образа к тому или иному классу объектов, с которыми ранее встречался организм, т. е. в классификации образов. Синтезируя сигналы от нейронов-детекторов, высший отдел сенсорной системы формирует «образ» раздражителя и сравнивает его с множеством образов, хранящихся в памяти. Опознавание завершается принятием решения о том, с каким объектом или ситуацией встретился организм. В результате этого происходит восприятие, т. е. мы осознаем, чье лицо видим перед собой, кого слышим, какой запах чувствуем. Опознавание часто происходит независимо от изменчивости сигнала. Мы надежно опознаем, например, предметы при различной их освещенности, окраске, размере, ракурсе, ориентации и положении в поле зрения. Это означает, что сенсорная система формирует независимый от изменений ряда признаков сигнала (инвариантный) сенсорный образ.
- **Детектирование сигналов.** Это избирательное выделение сенсорным нейроном того или иного признака раздражителя, имеющего поведенческое значение. Такой анализ осуществляют нейроны-детекторы, избирательно реагирующие лишь на определенные параметры стимула. Так, типичный нейрон зрительной коры отвечает разрядом лишь на одну определенную ориентацию темной или светлой полосы, расположенной в определенной части поля зрения. При других наклонах той же полоски ответят другие нейроны. В высших отделах сенсорной системы сконцентрированы детекторы сложных признаков и целых образов. Примером могут служить детекторы лица, найденные недавно в нижневисочной области коры обезьян. Многие детекторы формируются в онтогенезе под влиянием окружающей среды, а у части из них детекторные свойства заданы генетически (образ летящего ястреба у птенцов выводковых птиц).
- Для зрительной коры описаны нейроны-детекторы, избирательно отвечающие на элементы фигуры контура – линии, полосы, углы и т.п. Затем были открыты нейроны-детекторы высоты звука, положения точки в пространстве, нейронов, кодирующих цвет и т.д.
- Если у детеныша обезьяны зашить один глаз на какое-то время, то после того, как веки глаза вновь открываются, тестирование свойств нейронов показывает уменьшение числа клеток, отвечающих на возбуждение ранее депривированного глаза. По данным Хьюбела и Визеля, лишь 15% клеток зрительного анализатора предпочитают реагировать на сигналы от ранее зашитого глаза, в то время как у интактных животных их было 50%. Поведенчески животные были слепы на депривированный глаз. Если при этом закрыть глаз, который не подвергался депривации, животные падают со стола, натываются на предметы и т.п.
- Существует некий критический (сенситивный) период для такой реакции. У кошки период пластических перестроек нейронов, благодаря которым зрительная депривация приводит к корковому дефекту, длится от 4-й недели до 4-го месяца после рождения. У обезьян – с момента рождения до года. Чувствительность к депривации особенно высока в начале сенситивного периода. Таким образом, отсутствие естественных изображений на сетчатке в раннем периоде жизни ведет к глубоким и стойким изменениям свойств нейронов-детекторов. **За открытие сенситивного (критического) периода, в течение которого под влиянием сенсорных воздействий происходит закрепление запрограммированных свойств нейронов-детекторов и их изменение за счет избирательной сенсорной депривации, в 1981 г американские ученые Хьюбел и Визель получили Нобелевскую премию.**

Рецепторы в сенсорных системах

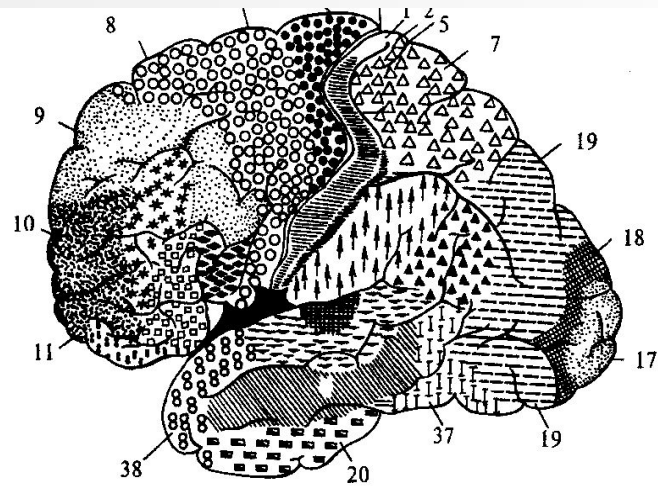
- По физиологическим характеристикам рецепторы подразделяют на первично-чувствующие (или первичные) и вторично-чувствующие (или вторичные). Первые преобразуют энергию внешнего стимула в возбуждение непосредственно на мембране рецептора. Примером может служить тельце Паччини. Рецептор представляет собой немиелинизированное окончание аксона, одетого соединительнотканной капсулой. При сдавливании рецептора от него микроэлектродом можно зарегистрировать деполяризационный потенциал, который получил название рецепторного потенциала. Деполяризация рецептора приводит к импульсному ответу в афферентном волокне.
- Во вторично-чувствующем рецепторе внешний стимул также вызывает генерацию рецепторного потенциала. Афферентное волокно образует на рецепторе синапс. Рецепторный потенциал вызывает выброс медиатора из рецептора в синаптическую щель. Это приводит к генерации в афферентном волокне генераторного потенциала, а при превышении порога в афферентном волокне развивается импульсный ответ.
- Генераторный потенциал может быть как де-, так и гиперполяризационным и соответственно вызывать или тормозить импульсный ответ афферентного волокна. Слуховые, вестибулярные и другие типы рецепторов представлены волосковыми клетками, которые являются типичными вторичными рецепторами. Поверхность основания рецептора находится в межклеточной жидкости, и на этой поверхности локализуется синаптический контакт афферентного, а в некоторых случаях также эфферентного волокна. Благодаря последним чувствительность рецептора может управляться из нервного центра. Похожий случай был уже описан для мышечного веретена.
- Таким образом, реакция рецепторного нейрона, предназначенного для передачи информации из области восприятия, имеет 5 стадий: 1) преобразование сигнала внешнего раздражения; 2) генерация рецепторного потенциала; 3) распространение рецепторного потенциала по нейрону; 4) возникновение генераторного потенциала; 5) генерация нервного импульса.

Интегративные механизмы

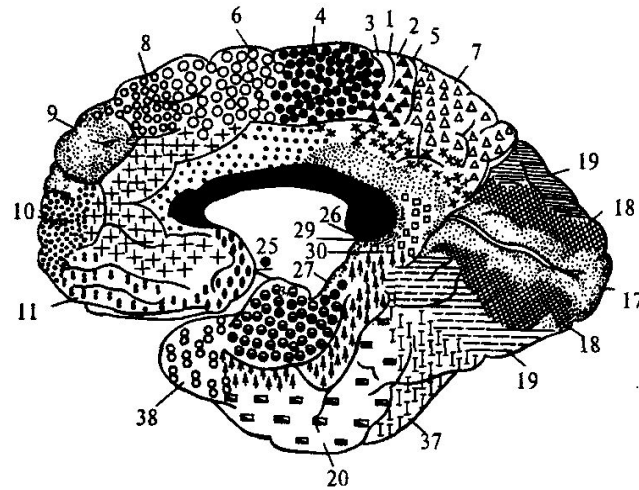
- Каждый нейрон в центральной нервной системе учитывает все приходящие влияния и на их основе создает свое импульсное «послание» с новым значением. Термин интеграция впервые был применен Ч. Шеррингтоном, который также ввел в обиход термин «синапс». Ганглиозные клетки сетчатки опять же могут служить примером способности к интеграции. Ганглиозные клетки отвечают наиболее сильно на небольшое световое или темновое пятно размером в несколько рецепторов в определенной области сетчатки. Такое пятно вызывает отчетливый залп потенциалов действия. Большое пятно, освещающее ту же область сетчатки, менее эффективно. Это происходит потому, что другая группа фоторецепторов, расположенная вокруг активированных, также реагирует на свет. Действие этих фоторецепторов тормозит активность ганглиозных клеток. Суммация возбуждающего действия маленького пятна и тормозный эффект расположенных вокруг рецепторов приводят к тому, что ганглиозные клетки относительно слабо чувствительны к диффузному свету. Таким образом, значение сигнала ганглиозной клетки не просто отражает «свет» или «темноту», но и соотносится с паттерном контрастности светового стимула в поле зрения. Такой сложный сигнал возникает из-за того, что на каждую ганглиозную клетку приходят сигналы от многих фоторецепторов. Специфические связи, опосредованные биполярными, горизонтальными и амакриновыми клетками, определяют специфический паттерн светового стимула, оптимальным образом активирующий каждую ганглиозную клетку.



Интеграция информации ганглиозными клетками. (А) Небольшое пятно света вызывает отчетливый залп потенциалов действия ганглиозной клетки. (В) Свет в виде кольца тормозит ганглиозную клетку. (С) Освещение всех фоторецепторов приводит к слабому разряду клетки.



Б

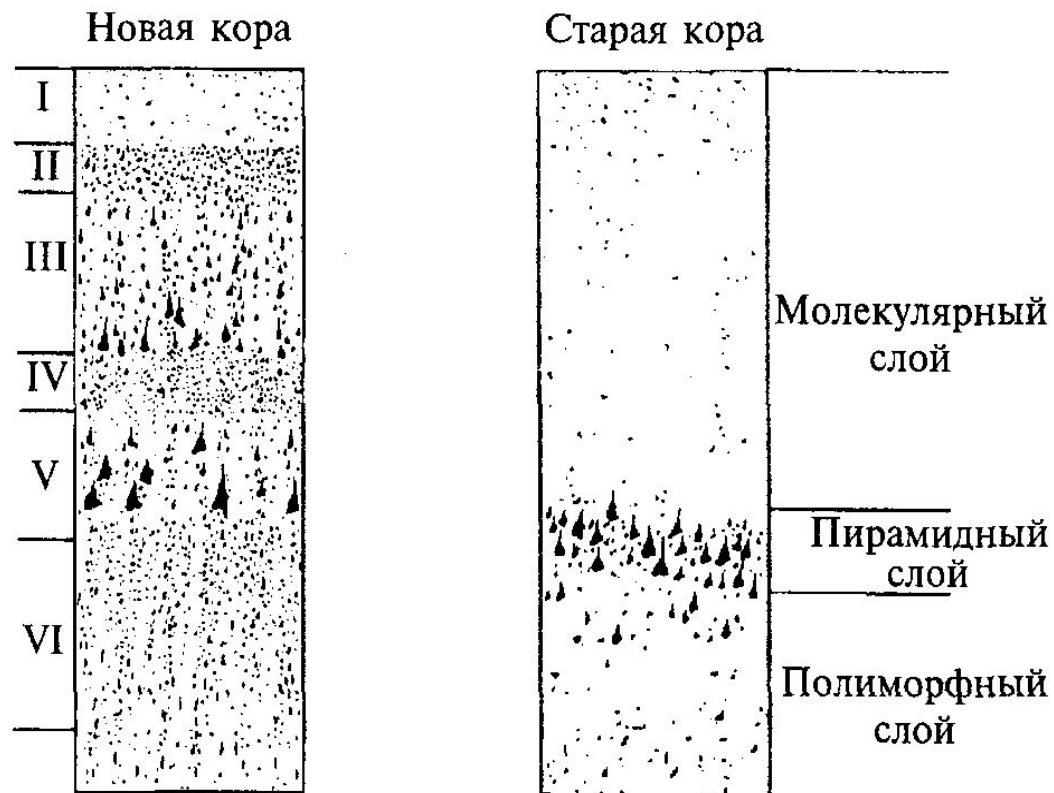


Цитоархитектоническая карта новой коры больших полушарий человека (по Бродману, 1925).

А — латеральная поверхность; Б — медиальная поверхность. Цифры — корковые поля.

Принципы взаимодействия

- Толщина коры у млекопитающих разных видов колеблется от 1 до 6 мм. Нейроны по толщине коры распределены неравномерно и обычно образуют в новой коре 6 слоев, в старой коре - 3 слоя. Однако в отдельных областях новой коры количество слоев может увеличиваться или уменьшаться. Слои V и VI содержат преимущественно крупные пирамидные нейроны, аксоны которых образуют эфферентные пути из коры. Основные афферентные пути в кору заканчиваются на нейронах верхних слоев (III и IV). Эти слои наиболее сильно развиты в центральных отделах зрительного, слухового и кожного анализаторов. По современным представлениям, такое деление слоев коры на афферентные и эфферентные нужно считать в значительной степени условным. В последние годы при изучении внутрикорковых связей установлено, что эфферентные аксоны нейронов нижних слоев образуют многочисленные возвратные коллатерали, которые восходят до самых верхних слоев коры.



Слои коры.

Кодирование

- Особенности кодирования в сенсорных системах.
- В отличие от телефонных или телевизионных кодов, которые декодируются восстановлением первоначального сообщения в исходном виде, в сенсорной системе такого декодирования не происходит. Еще одна важная особенность нервного кодирования — множественность и перекрытие кодов. Так, для одного и того же свойства сигнала (например, его интенсивности) сенсорная система использует несколько кодов: частотой и числом импульсов в пачке, числом возбужденных нейронов и их локализацией в слое.
- В коре сигналы кодируются последовательностью включения параллельно работающих нейронных каналов, синхронностью ритмических импульсных разрядов, изменением их числа. В коре используется также позиционное кодирование. Оно заключается в том, что какой-то признак раздражителя вызывает возбуждение определенного нейрона или небольшой группы нейронов, расположенных в определенном месте нейронного слоя.

- Для периферических отделов сенсорной системы типично временное кодирование признаков раздражителя, а на высших уровнях происходит переход к преимущественно пространственному (в основном позиционному) коду.

Детектирование сигналов.

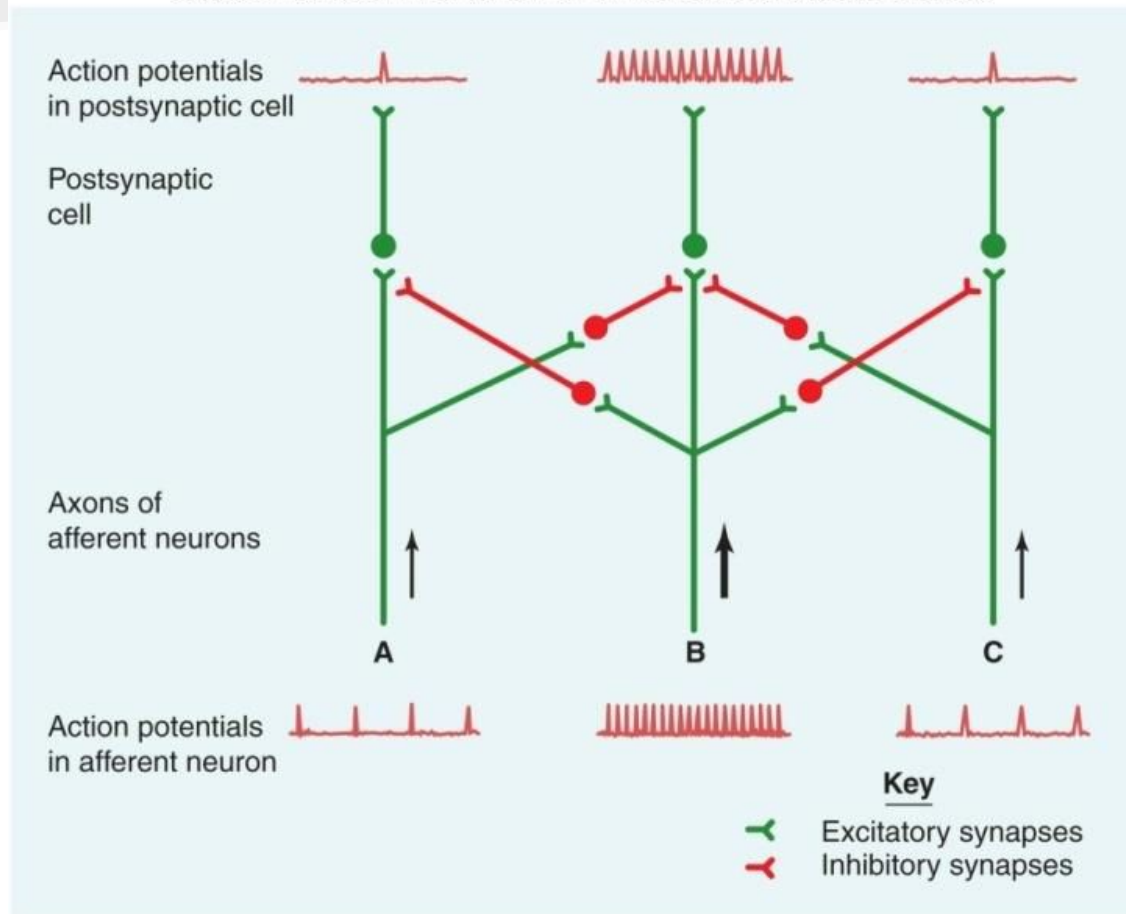
- Это избирательное выделение сенсорным нейроном того или иного признака раздражителя, имеющего поведенческое значение. Такой анализ осуществляют нейроны-детекторы, избирательно реагирующие лишь на определенные параметры стимула.
- В высших отделах сенсорной системы сконцентрированы детекторы сложных признаков и целых образов. Примером могут служить детекторы лица, найденные в нижневисочной области коры обезьян (предсказанные много лет назад, они были названы «детекторы моей бабушки»). Многие детекторы формируются в онтогенезе под влиянием окружающей среды, а у части из них детекторные свойства заданы генетически.

Опознание образов.

- Это конечная и наиболее сложная операция сенсорной системы. Она заключается в отнесении образа к тому или иному классу объектов, с которыми ранее встречался организм, т. е. в классификации образов. Синтезируя сигналы от нейронно-детекторов, высший отдел сенсорной системы формирует «образ» раздражителя и сравнивает его с множеством образов, хранящихся в памяти. Опознание завершается принятием решения о том, с каким объектом или ситуацией встретился организм. В результате этого происходит восприятие, т. е. мы осознаем, чье лицо видим перед собой, кого слышим, какой запах чувствуем. Опознание часто происходит независимо от изменчивости сигнала. Мы надежно опознаем, например, предметы при различной их освещенности, окраске, размере, ракурсе, ориентации и положении в поле зрения. Это означает, что сенсорная система формирует независимый от изменений ряда признаков сигнала (инвариантный) сенсорный образ.

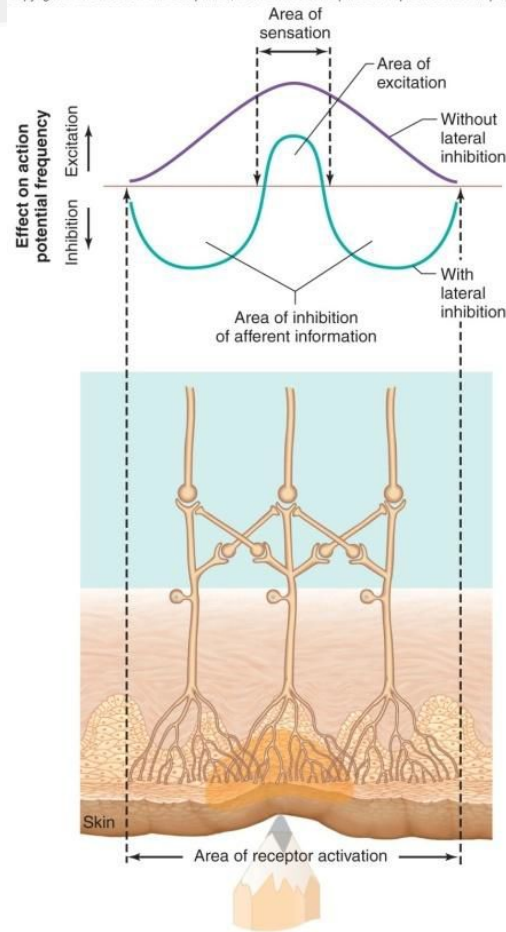
Afferent pathways/lateral inhibition

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



Effect on action- potential frequency

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



Центральный контроль афферентной информации.

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

