

Сенсорные системы:

Общие принципы и соматосенсорная система

Ощущения

... мозг, соединённый с тем что находится «снаружи» несколькими миллионами хрупких чувствительных нервных волокон, наших единственных информационных каналов, наших «линий жизни», протянутых в реальность. Они также обеспечивают то, что существенно для самой нашей жизни: афферентные возбуждения, которые поддерживают сознательное состояние, осознание «я».

Ощущения формируются кодирующими функциями чувствительных нервных окончаний и объединёнными нервными механизмами центральной нервной системы. Афферентные нервные волокна не являются «записывающими устройствами с высокой точностью воспроизведения», они выделяют определенные свойства стимула, но игнорируют остальные. Центральный же нейрон – «рассказчик историй» о том что приходит к нему по нервным волокнам; ему никогда нельзя полностью доверять, он позволяет себе искажения качеств и измерений... Ощущение – это абстракция, а не копия реального мира.

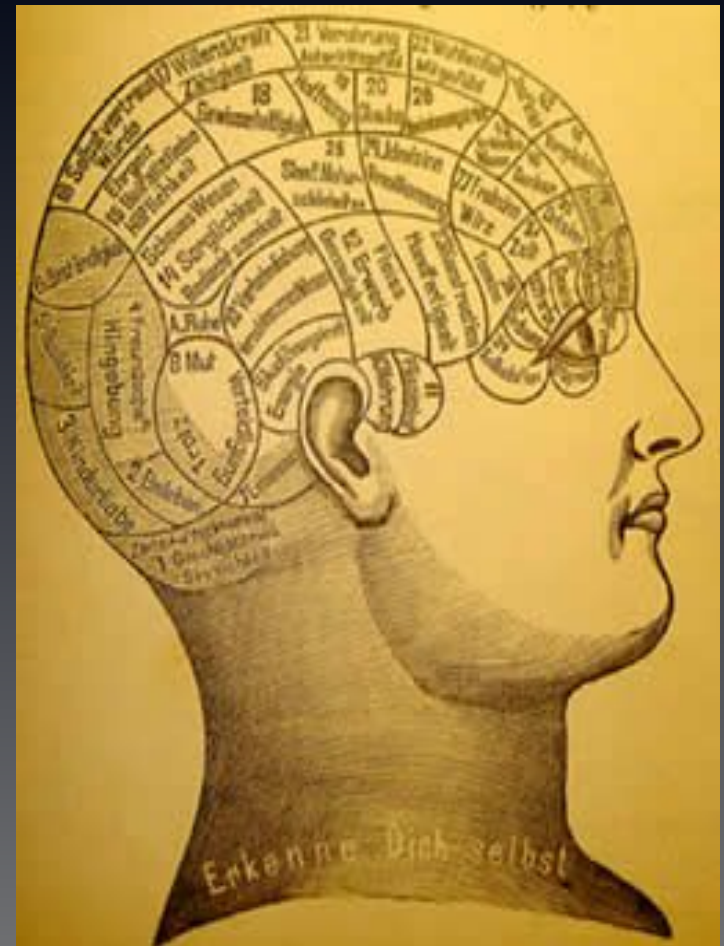
(... from a brain linked to what is "out there" by a few million fragile sensory nerve fibers, our only information channels, our lifelines to reality. They also provide what is essential to life itself: an afferent excitation that maintains the conscious state, the awareness of self.

Sensations are set by the encoding functions of the sensory nerve endings, and by the integrated neural mechanisms of the central nervous system. Afferent nerve fibers are not high-fidelity recorders, for they accentuate certain stimulus features, neglect others. The central neuron is a story-teller with regard to the nerve fibers, and it is never completely trustworthy, allowing distortions of quality and measure...Sensation is an abstraction, not a replication, of the real world)

Mountcastle, 1975

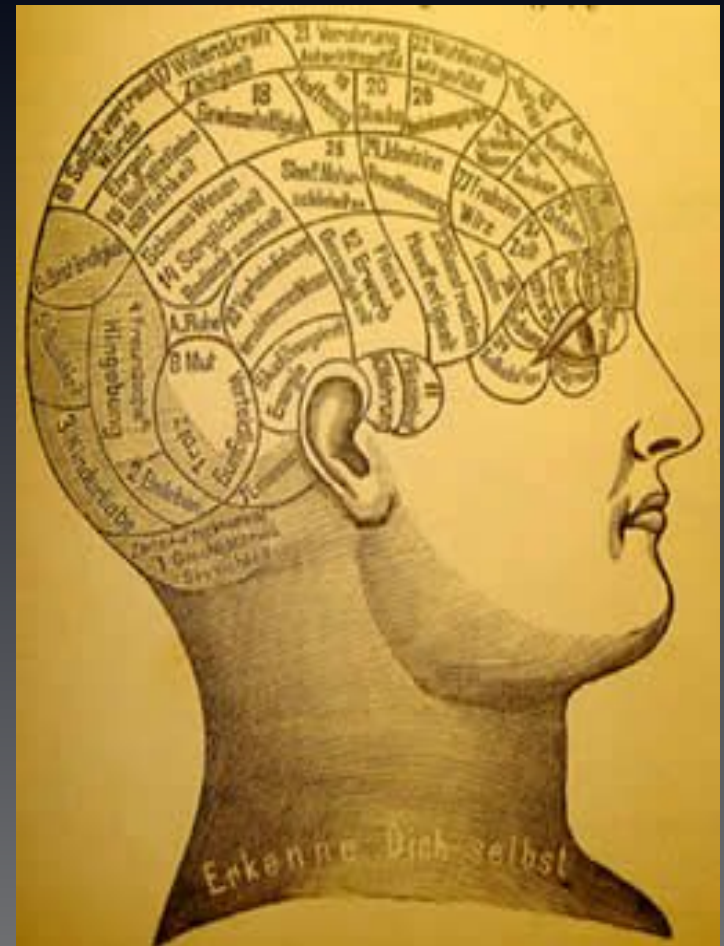
Сенсорные системы: классическая точка зрения

- Сколько видов чувств есть у вас?



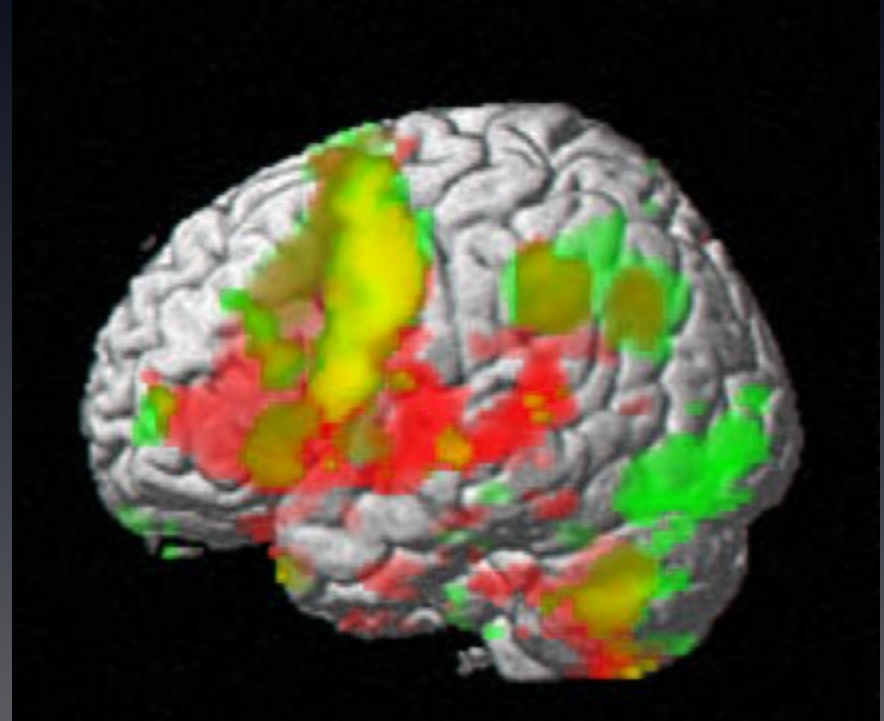
Сенсорные системы: классическая точка зрения

- Сколько видов чувств есть у вас?
 - Зрение
 - Слух
 - Осязание
 - Вкус
 - Обоняние



Сенсорные системы: современная точка зрения

- Сколько видов чувств есть у вас?
 - Зрение
 - Слух
 - Осязание
 - Вкус
 - Обоняние
 - Вестибулярное (чувство ускорения)
 - Проприоцепция (чувство положения)
 - + «Внутренние чувства»
 - Голод/жажда
 - Усталость
 - ...Эмоции...



Сенсорные системы: общие принципы

- **Функция сенсорных систем (анализаторов):** воспринять физико-химические воздействия из внешней среды и параметры внутренней среды организма и передать в мозг информацию о них.
- **Звенья анализаторов:**
 - Периферический прибор (рецепторы)
 - Проводящие пути
 - Нервный центр в коре головного мозга
- **Принципы обработки информации:**
 - Иерархический
 - Параллельный

Сенсорные системы: общие принципы

■ Кодирование информации

■ Модальность

- «свои» проводящие пути для каждой модальности

■ Интенсивность

- сигнал о подпороговых раздражителях не проходит
- интенсивность надпороговых стимулов как правило кодируется частотой импульсации, а также числом активированных (соседних) рецепторов

■ Пространственные характеристики

- активированные рецептивные поля
- бинокулярные/бинауральные механизмы

■ Пространственно-временные (вектор скорости)

- последовательность возбуждения рецепторов

■ Амплитудно-временные (изменение интенсивности)

- адаптация некоторых рецепторов (прекращение реакции при неизменности стимула)
- On и Off рецепторы/нейроны

Сенсорные системы: общие принципы

■ Психофизические законы (описывают связь субъективного восприятия с параметрами стимула)

■ Вебера:

$$\Delta\psi = k * \psi$$

■ Вебера-Фехнера:

$$\psi = k * \log(\varphi/\varphi_0)$$

■ Стивенса:

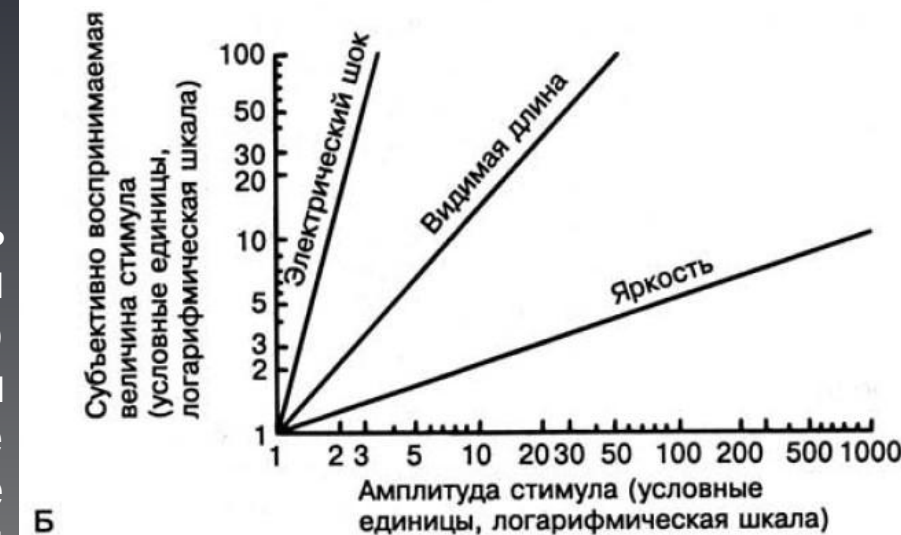
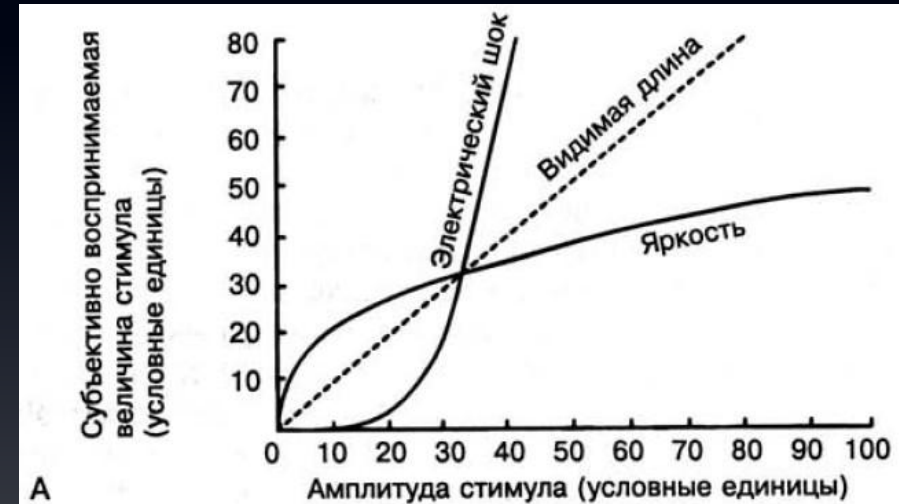
$$\psi = k * (\varphi - \varphi_0)^n,$$

или (это то же самое)

$$\log \psi = K + n * \log(\varphi - \varphi_0),$$

где $(K = \log k)$

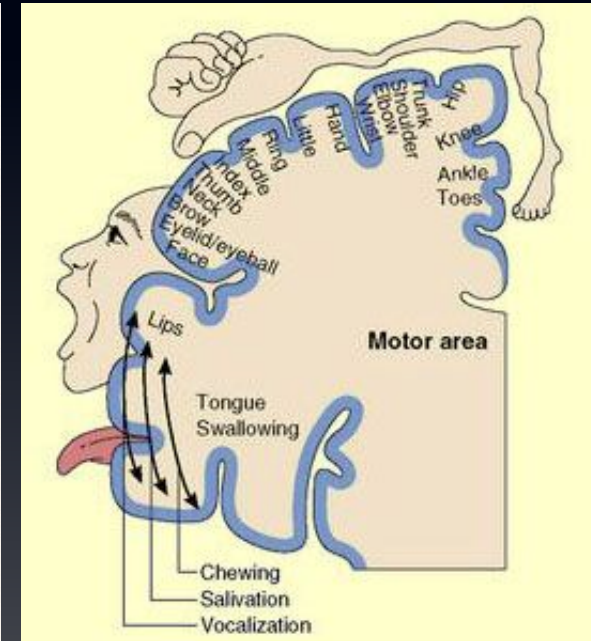
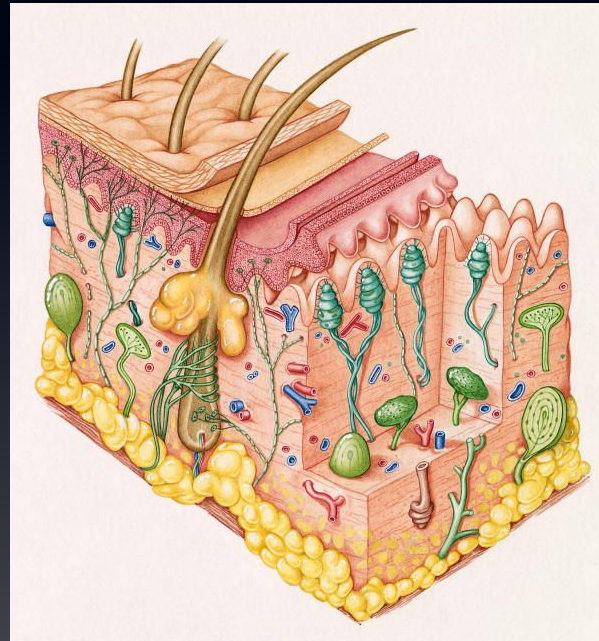
Общий смысл: зависимость субъективно воспринимаемой интенсивности стимула от его физической интенсивности нелинейна. Как правило, чем больше интенсивность стимула, тем меньше прирост субъективного ощущения при одном и том же её увеличении



Соматосенсорная система

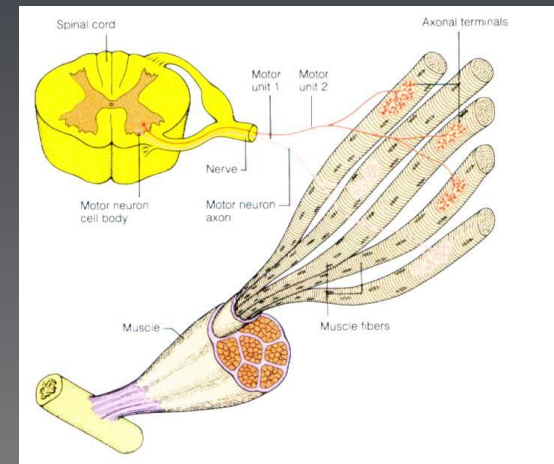
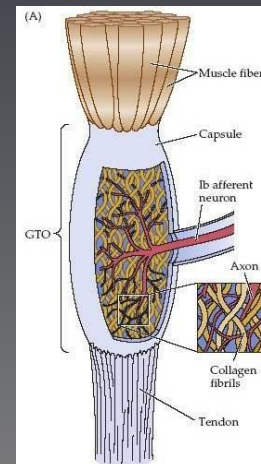
■ Осязание

- давление
- вибрация
- температура
- боль



■ Проприоцепция (чувство положения)

- суставные углы
- растяжение/сжатие мышц



Осязательные рецепторы

■ Быстро адаптирующиеся

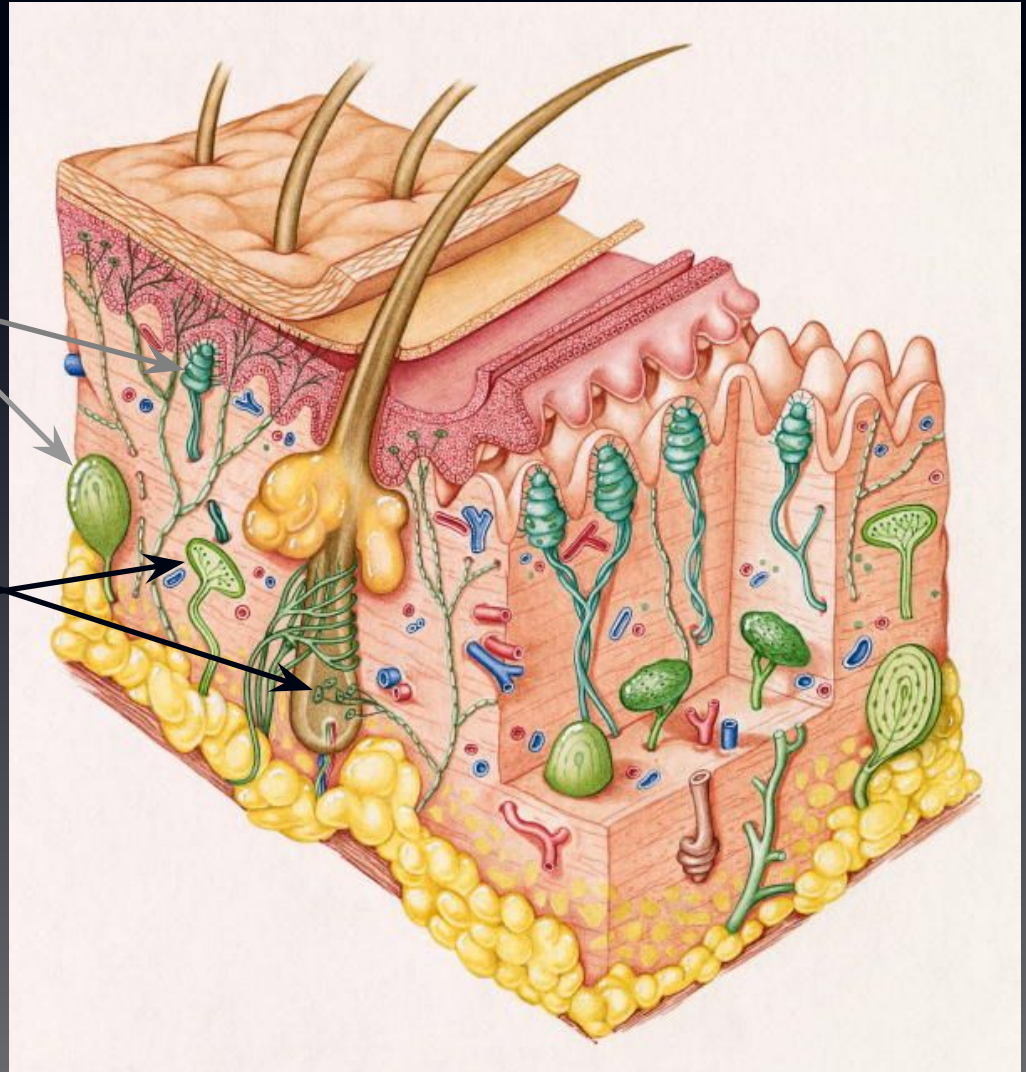
- Тельца Пачини
- Тельца Мейснера

■ Медленно адаптирующиеся

- Диски Меркеля
- Тельца Руффини

■ Средне адаптирующиеся

- Свободные нервные окончания



● На самом деле все осязательные рецепторы являются свободными нервными окончаниями, а реагируют на разные типы стимулов из-за различия в механических свойствах окружающих их тканей.

Осязательные рецепторы: реакция на стимулы

■ Быстро адаптирующиеся

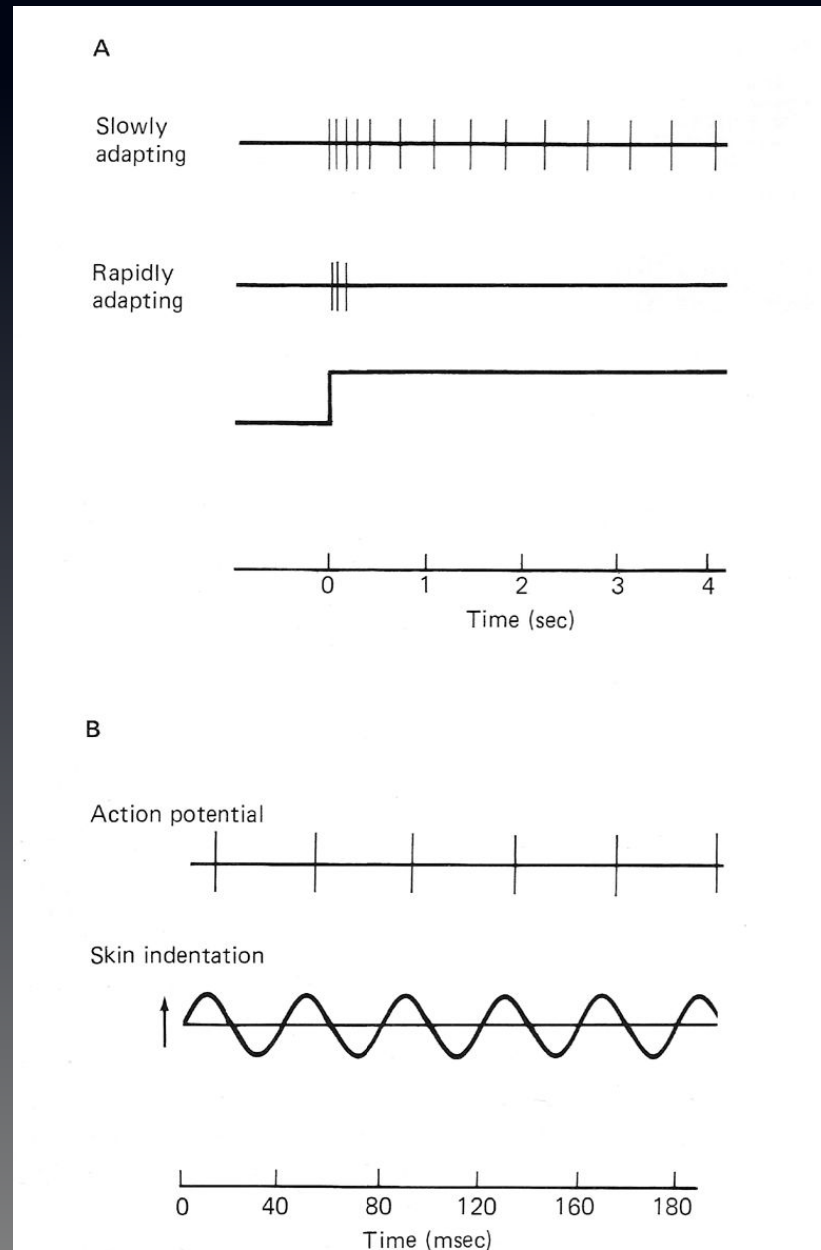
- Тельца Пачини
- Тельца Мейснера

■ Медленно адаптирующиеся

- Диски Меркеля
- Тельца Руффини

■ Средне адаптирующиеся

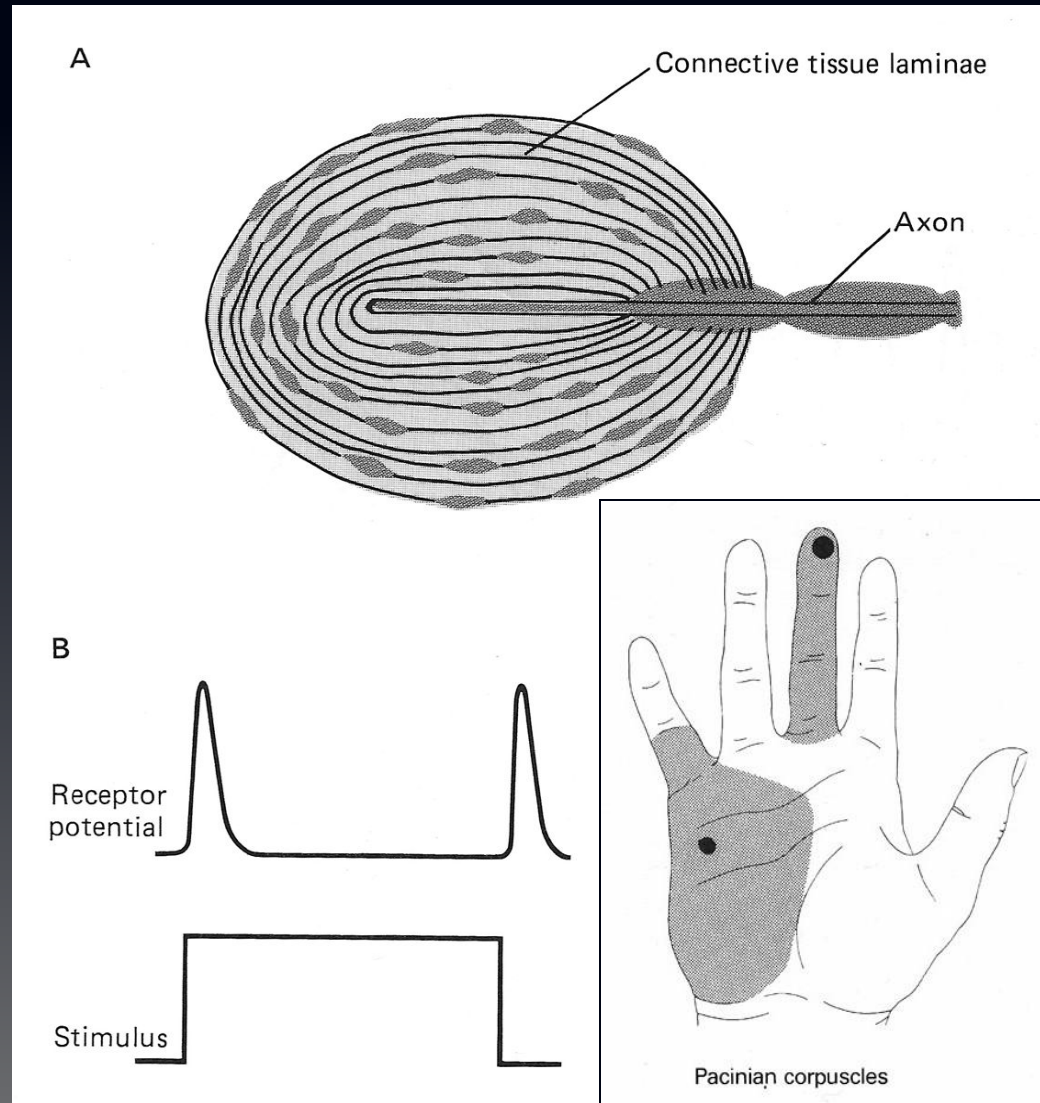
- Свободные нервные окончания



Типы осязательных рецепторов

■ Тельце Пачини

- Быстро адаптирующееся
- Высокочастотная вибрация (200-300 Гц)
- Чувствительные к изменению давления натриевые каналы
- ~1 мм в длину
- Ламинарные пластинки представляют собой модифицированные Шванновские клетки
- Большое рецептивное поле

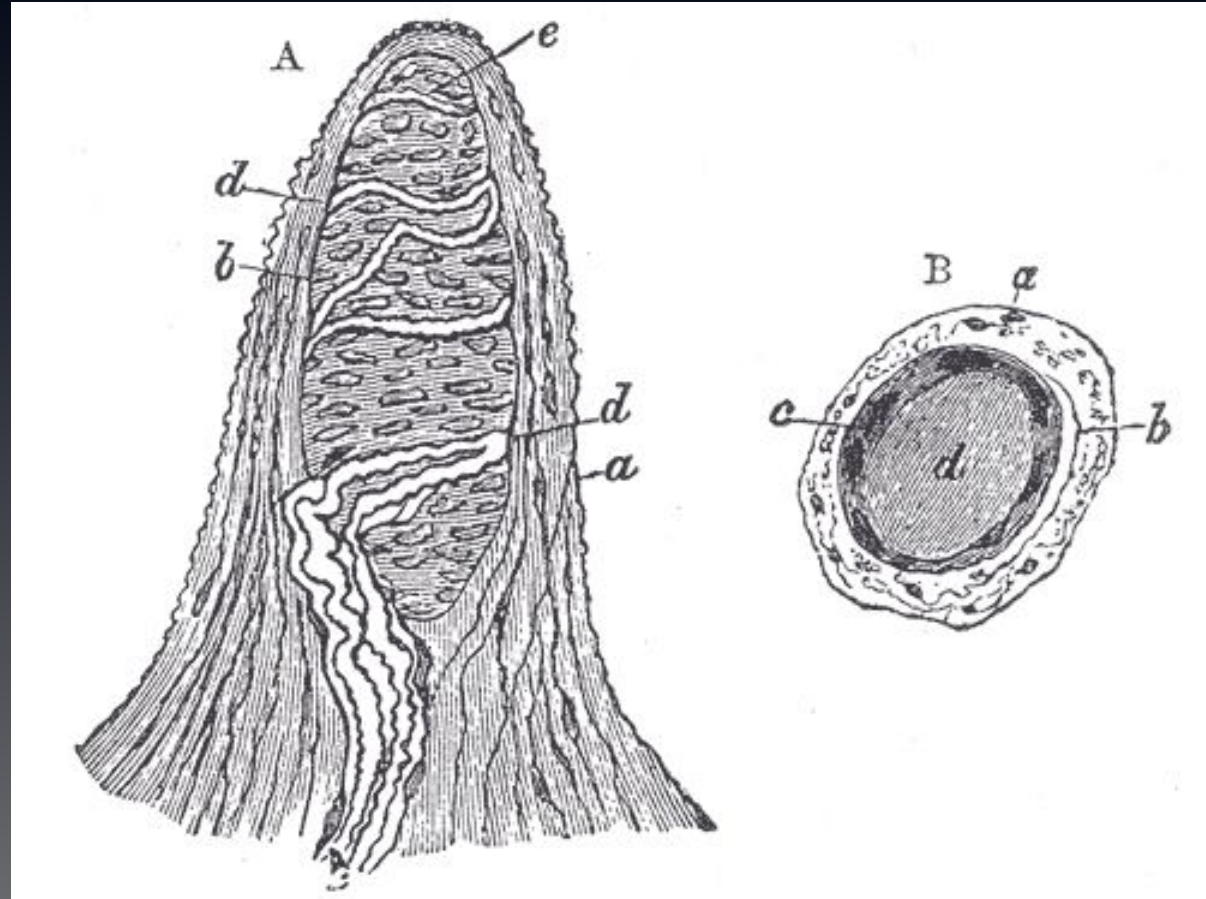
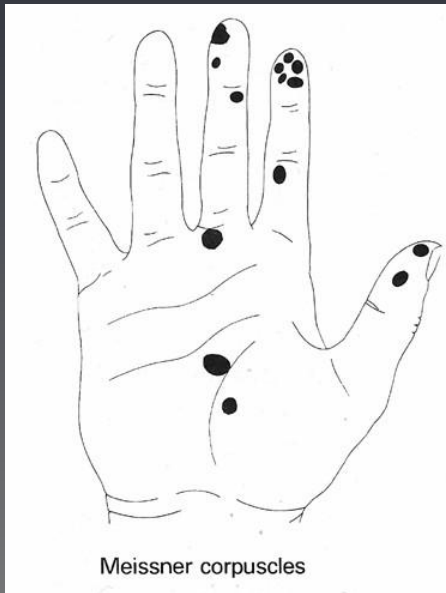


- При ощупывании шероховатой поверхности работают именно они. Попробуйте положить палец на негладкую поверхность не сдвигая – вы не ощутите её неровности. Если же двигать палец, то неровности ощущаются – вследствие быстрых изменений давления на участки кожи при движении, на которые реагируют тельца Пачини.

Типы осязательных рецепторов

■ Тельце Мейснера

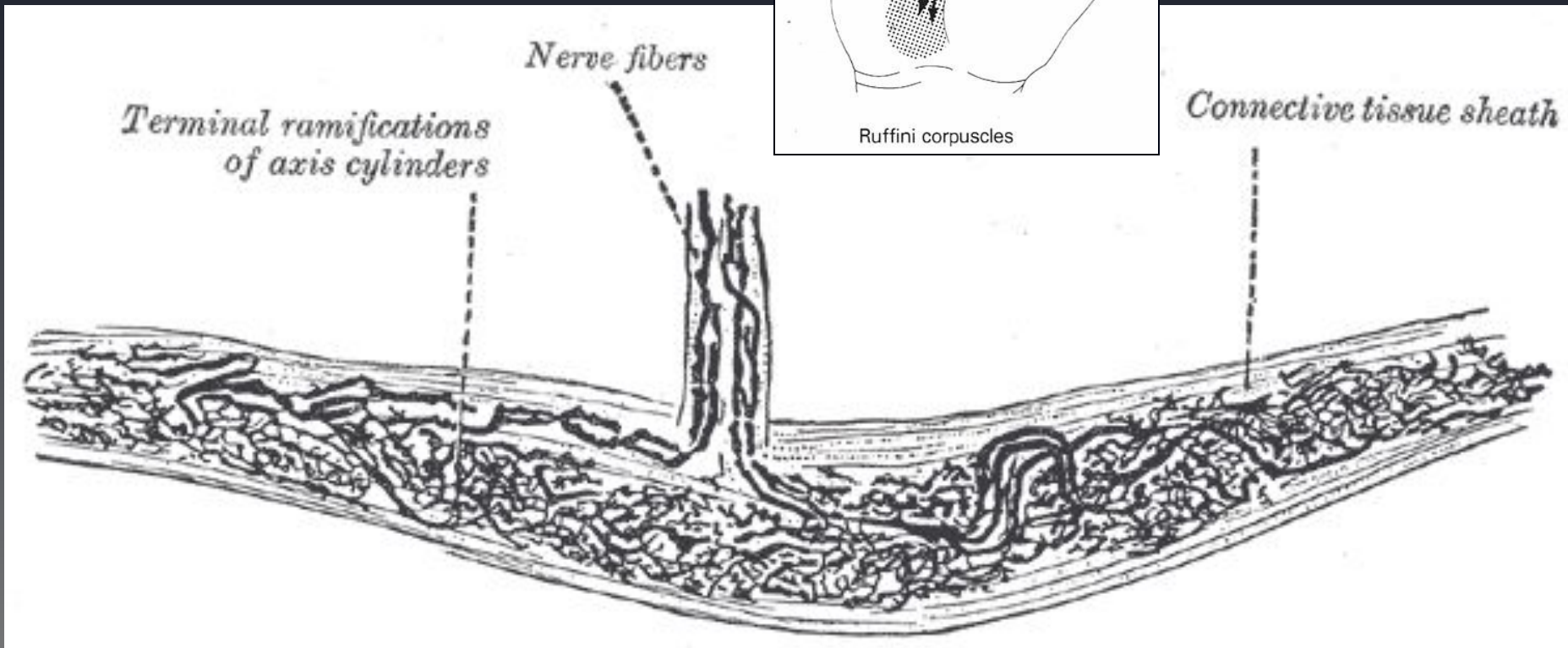
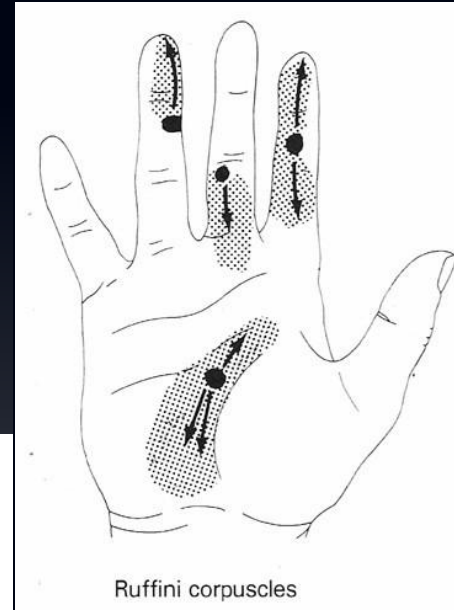
- Быстро адаптирующееся
- Низкочастотная вибрация 50 Гц
- Малое рецептивное поле



Типы осязательных рецепторов

■ Тельца Руффини

- Медленно адаптирующиеся
- Постоянное давление
- Большое рецептивное поле

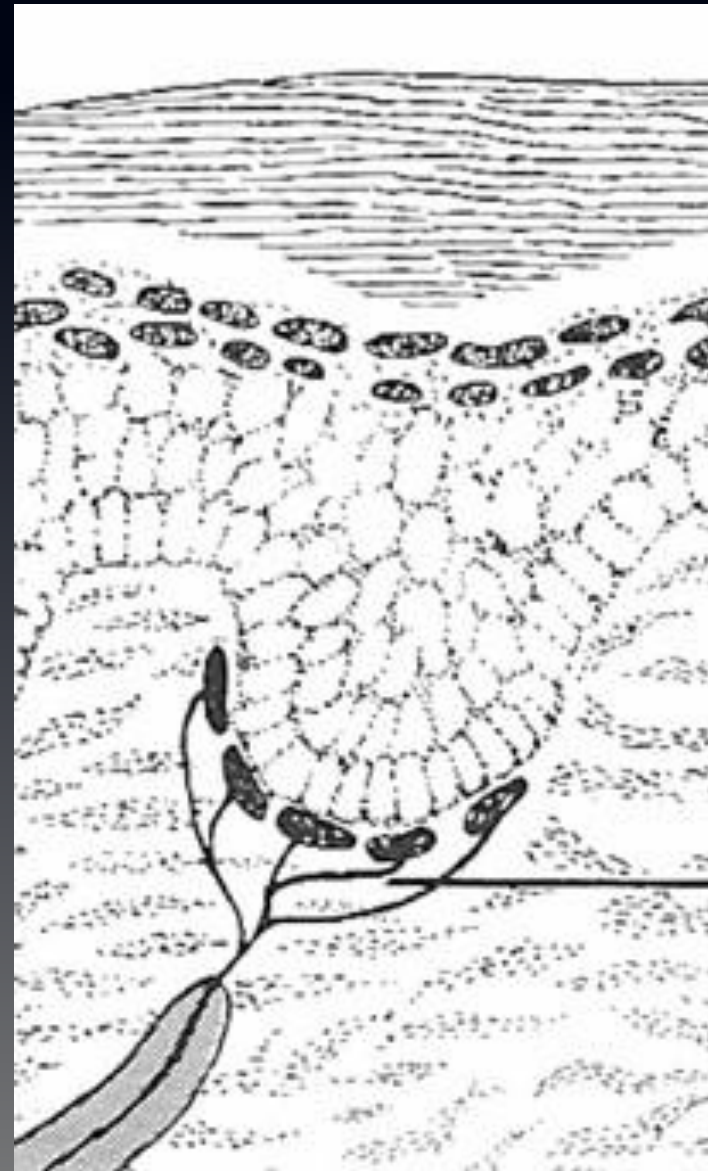
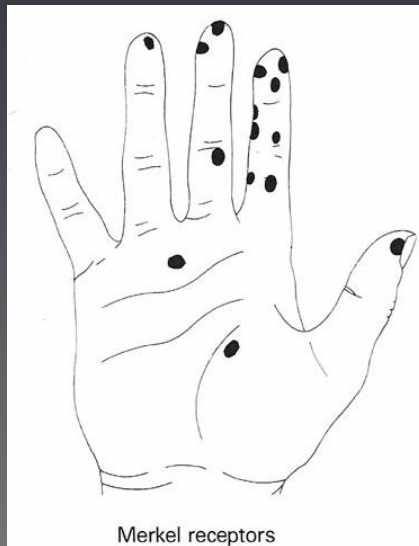


- Тельца Руффини позволяют постоянно ощущать удерживаемый объект

Типы осязательных рецепторов

■ Диски Меркеля

- Медленно адаптирующиеся
- Постоянное давление
- Очень низкочастотная вибрация (5-15 Гц)
- Связаны с волосяными луковицами
- Маленькие рецептивные поля



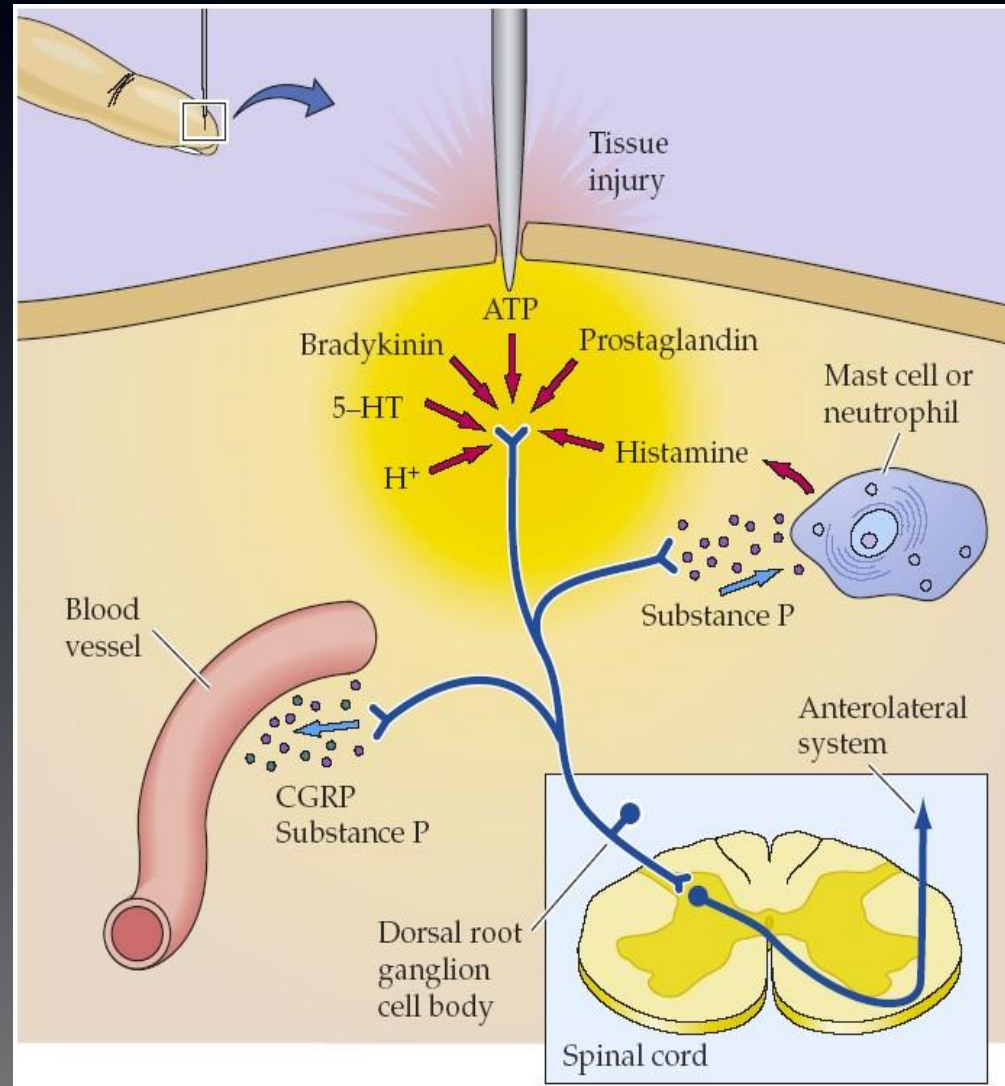
- Ощущение при обдувании воздухом

Типы осязательных рецепторов

■ Свободные нервные окончания

- Средне адаптирующиеся
- Боль и воспаление
- Повреждение и воспалительные агенты
- Медленные немиелинизированные С-волокна

● Боль может ощущаться и в отсутствие соприкосновения с самим нервом: вещества выделяющиеся из повреждённых клеток усиливают ответ болевых волокон. Вдобавок, пептиды и нейротрансмиттеры, выделяющиеся из нервных окончаний при их активации, усиливают воспалительные реакции.



Осязательные рецепторы

- Рецептивные поля

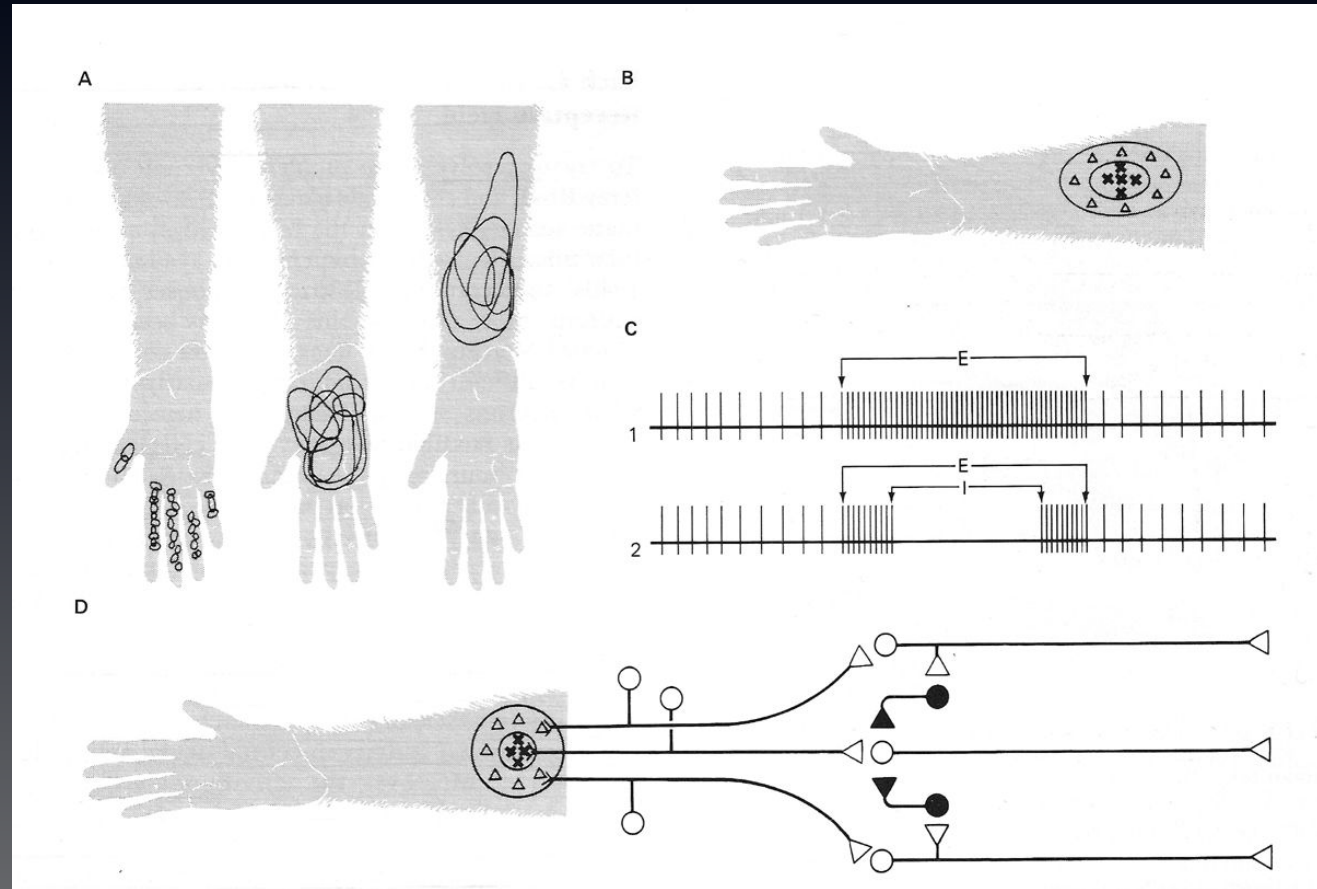
- Латеральное торможение

 - Тормозные интернейроны

- Двухточечная дискриминация

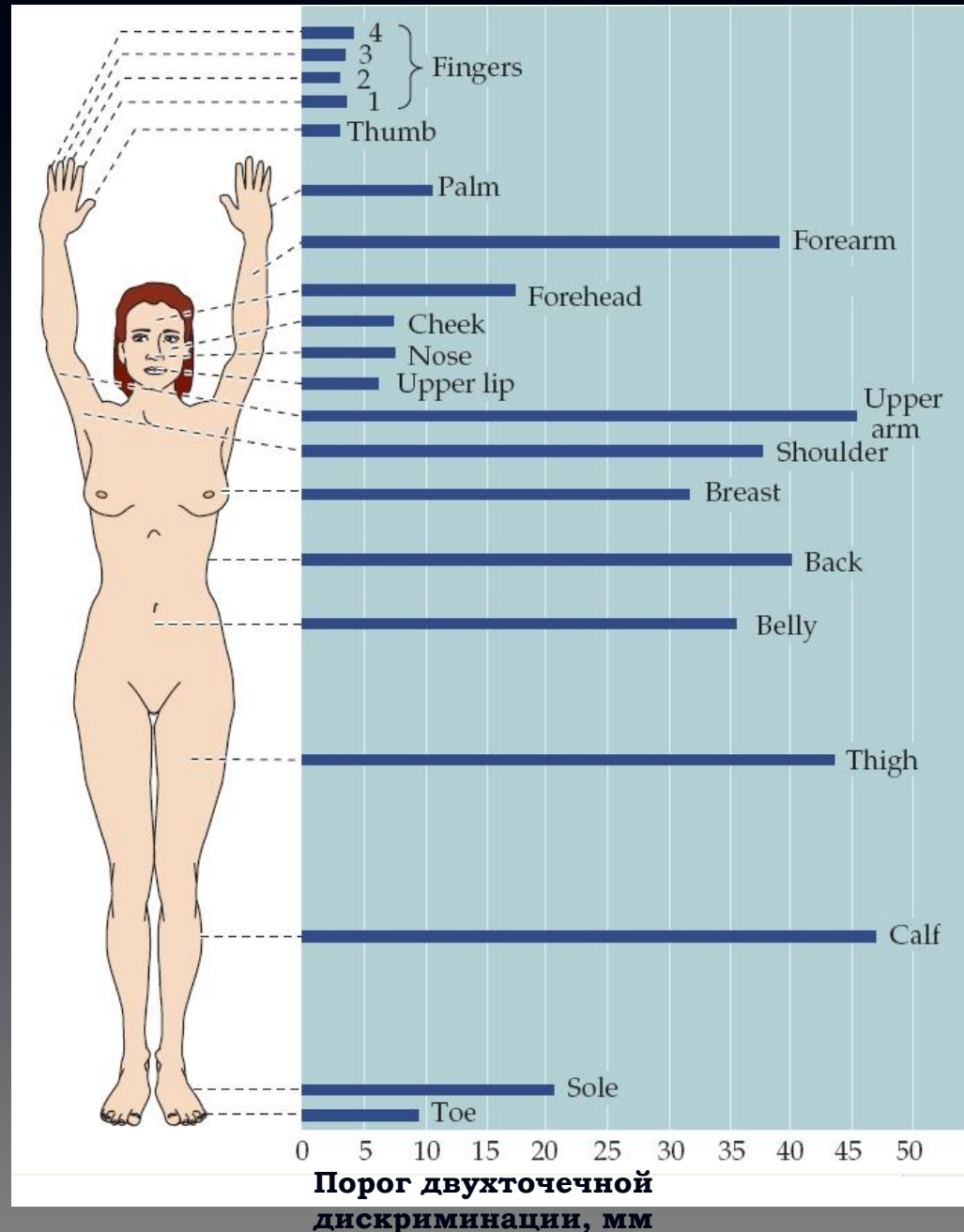
 - Размер рецептивных полей

 - Плотность иннервации



Осязательные рецепторы

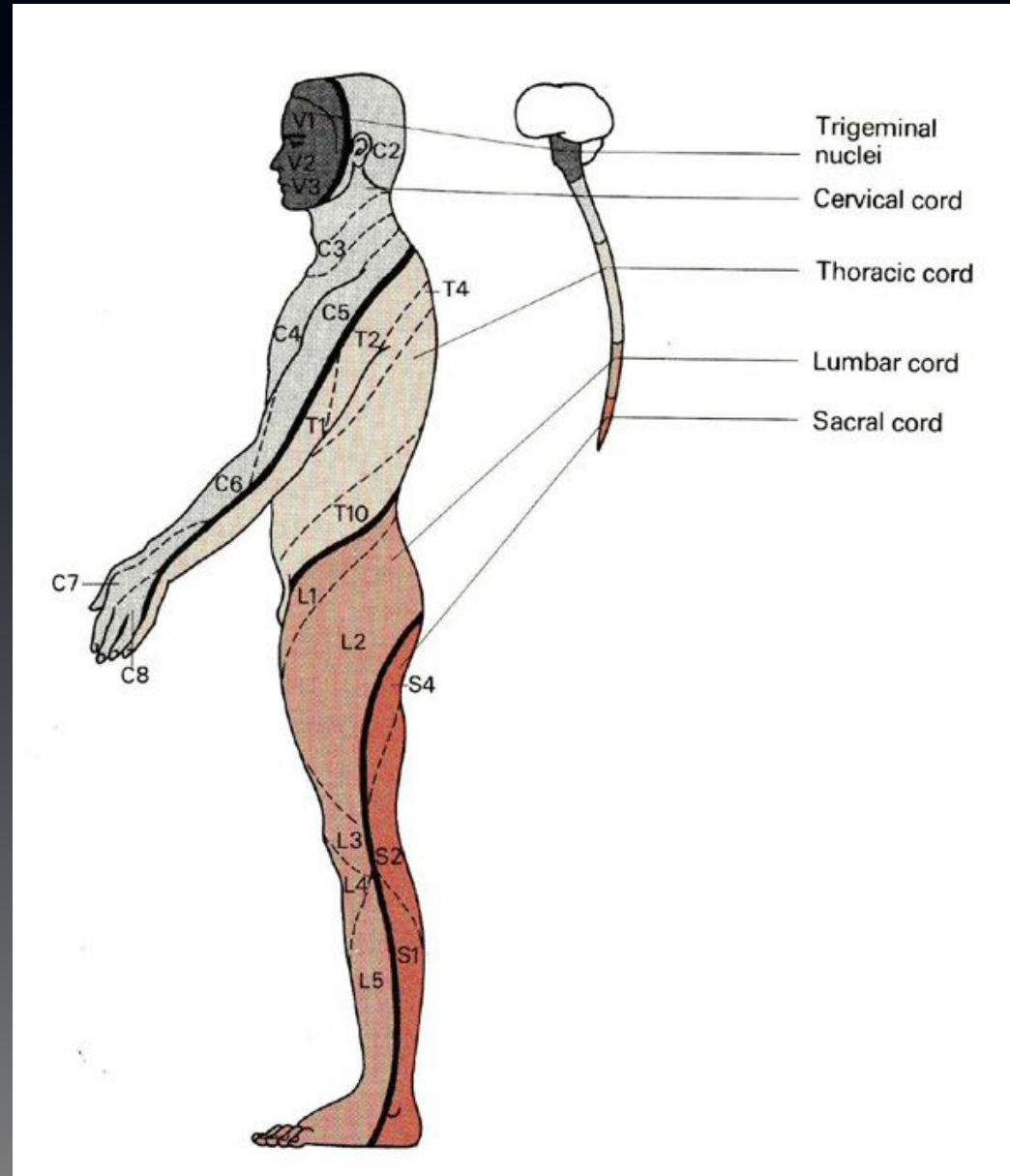
■ Двухточечная дискриминация



Соматосенсорная система. Дерматомы

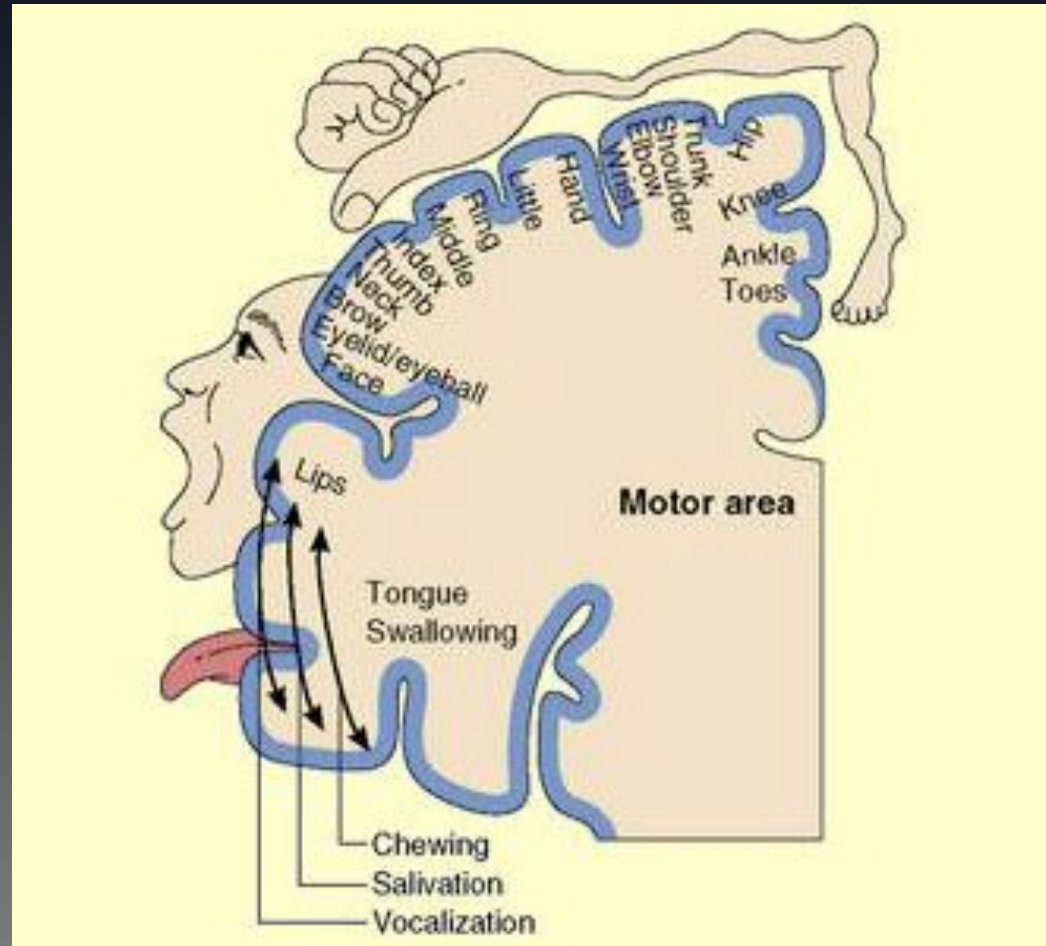
- Области кожи, иннервированные сенсорными нейронами из одной и той же пары спинномозговых узлов.

- Лицо и часть кожи головы иннервируются черепными нервами, а не спинномозговыми.



Соматосенсорная система. Соматотопия: «гомункулус»

- Топографическое представление сенсорных афферентов от различных частей тела
- Отрицательно коррелирует с плотностью нервных окончаний в соответствующей области тела
 - Высокая плотность на пальцах и лице
 - Низкая плотность на туловище и ногах



Температурная чувствительность

- **Поверхностные (кожные) терморцепторы**
 - Свободные нервные окончания
 - Холодовые и тепловые (различаются глубиной расположения – 0,17 и 0,3 мм от поверхности кожи)
 - Плотность холодových пятен больше, чем тепловых; и у тех и других варьирует в зависимости от места (для холодových – от 15 – 20 на см² на губах, до 1 - 2 на см² на спине)
 - Для ощущения необходима суммация – около 50 одновременно активированных волокон
 - Высокая чувствительность к быстрым изменениям температуры (0,02 – 0,05 градусов)
 - Для постоянной температуры «нейтральная зона» составляет 32 – 42 градуса по Цельсию, болевые ощущения начинаются при температуре кожи ниже +15 или выше + 45 градусов.

Температурная чувствительность

■ Глубокие терморцепторы

- Около спинного мозга, в крупных венах, в ЖКТ
- В основном холододовые

■ Гипоталамические терморцепторы

Когда гипоталамус тщательно исследовали тонким термодом, было показано, что большое количество термочувствительных нейронов располагается в **преоптической** области переднего гипоталамуса, но не только там. Теплочувствительные нейроны увеличивают свою импульсацию в ответ на повышение температуры крови в соседних капиллярах; напротив, холодочувствительные нейроны увеличивают импульсацию в ответ на падение температуры. Информация из переднего гипоталамуса направляется главным образом в билатеральные ядра заднего гипоталамуса на уровне сосцевидных тел. Именно в этих ядрах интегрируется информация от центральных и периферических терморцепторов, и формируется эффекторная реакция, корригирующая серьезные отклонения от уровня 37°C.

Температурная чувствительность

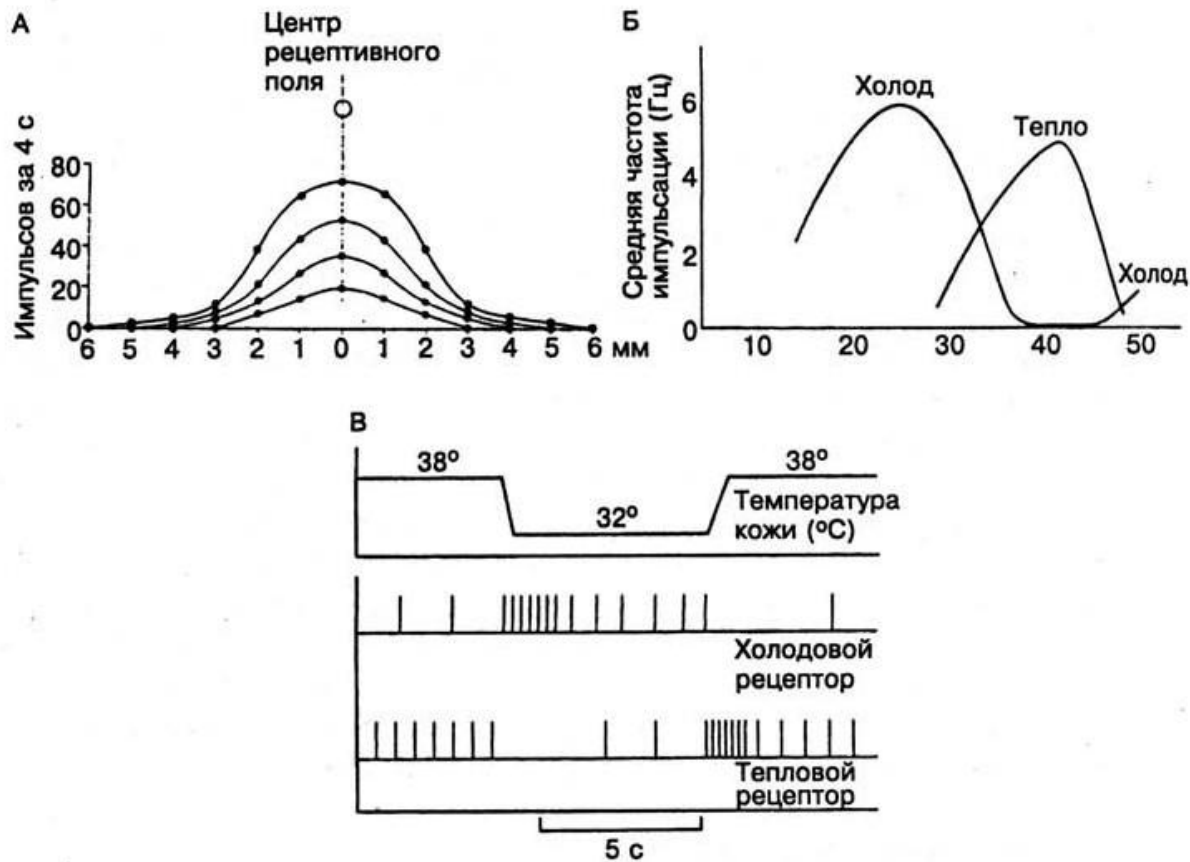
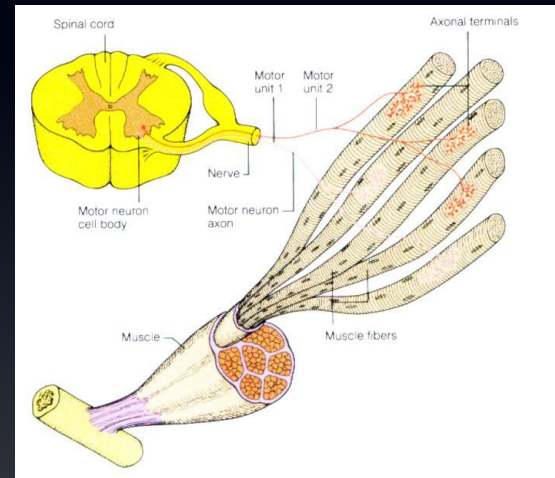
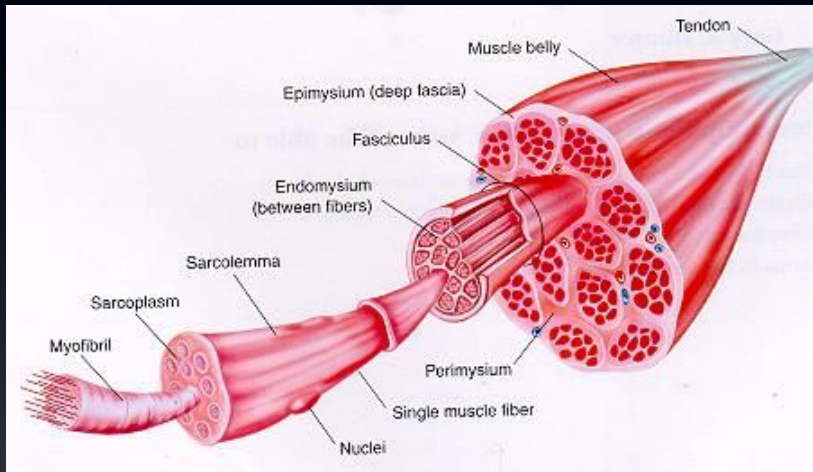


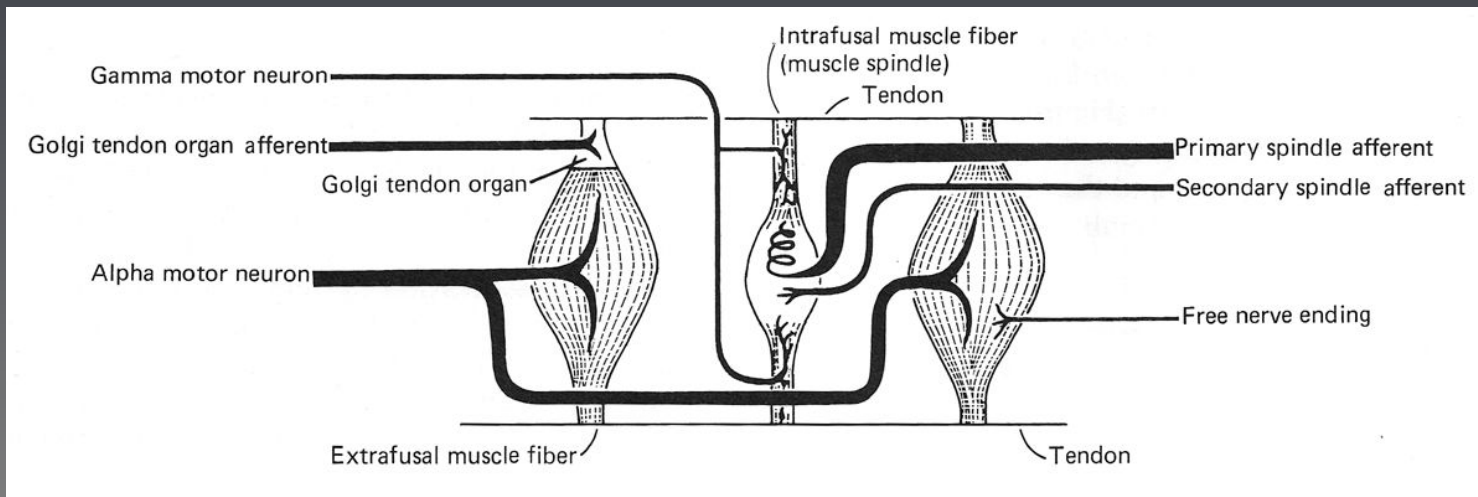
Рис. 19.1. (А) Организация рецептивного поля «теплого» волокна. Активность в волокне вызвана импульсом нагревания термода длительностью 30 с в разных точках поля. Семейство кривых показывает частоту импульсов в ответ на изменение температуры на 2°C, 4°C, 6°C и 8°C. Из Darian-Smith, 1984, с разрешения. (Б) Ответ холодного и теплового рецептора на температуру. Остается неясным, как ЦНС выделяет сигнал об интенсивности из колоколовидного сигнала. (В) Ответ холодного и теплового рецепторов на включения и выключения холодного стимулов. Видно, что те и другие рецепторы интенсивно реагируют на изменение, а затем адаптируются до постоянного уровня. Из Bear, Connors and Paradiso, 1996, с разрешения.

Проприоцепция: моторная единица.

- Альфа-мотонейроны сокращают мышечные волокна



- Гамма-мотонейроны сокращают мышечные веретёна
 - Поддерживают одинаковую длину веретена и мышцы
 - Увеличивают динамический диапазон сенсоров



Импульсация рецепторов при сокращении и растяжении мышцы

- Рецепторы веретён разряжаются потенциалами действия (ПД) при растяжении веретена (пассивном растяжении мышцы) и «молчат» при отсутствии нагрузки на веретено (сокращении мышцы)
- Сухожильный орган Гольджи умеренно разряжается при растяжении мышцы и интенсивно разряжается при сокращении мышцы

