

ОГЛАВЛЕНИЕ

Коллектив авторов	9
Предисловие	10
Список сокращений и условных обозначений	11
Введение	12
Основные понятия физиологии	12
Основные физиологические свойства живых тканей	12
Вопросы для самоконтроля	14
ЧАСТЬ 1. ОСНОВЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ	15
Глава 1. Обмен веществ и энергии. Основы рационального питания	17
1.1. Обмен белков	18
1.2. Обмен жиров	18
1.3. Обмен углеводов	20
1.4. Обмен минеральных веществ и воды	21
1.5. Физиологическая роль витаминов	22
1.6. Обмен энергии	22
1.7. Основы рационального питания	25
Вопросы для самоконтроля	27
Глава 2. Физиология возбудимых тканей	28
2.1. Биоэлектрические явления в живых тканях.	
Природа возбуждения	28
Транспорт веществ через мембрану	30
Молекулярные аспекты процесса возбуждения	31
Законы раздражения возбудимых тканей	37
2.2. Физиология нервов и нервных волокон	41
Типы нервных волокон	41
Механизм проведения возбуждения по нервным волокнам	42
Законы проведения возбуждения по нервным	
волокам и нервам	44
Лабильность и парабиоз нервных волокон	45
2.3. Физиология синапсов	46
Молекулярные аспекты передачи сигнала в химических	
возбуждающих синапсах	49
2.4. Физиология мышц	52
Структурно-функциональная организация скелетных мышц	53
Гладкие мышцы	59
2.5. Физиология желез	62
Молекулярные аспекты работы glanduloцитов	65
Вопросы для самоконтроля	65

ЧАСТЬ 2. УПРАВЛЯЮЩИЕ СИСТЕМЫ ОРГАНИЗМА	67
Глава 3. Управление в живом организме	69
3.1. Организация управления в организме	69
3.2. Саморегуляция физиологических функций.	72
3.3. Системная организация управления	73
Вопросы для самоконтроля	75
Глава 4. Физиология центральной нервной системы	76
4.1. Общая физиология центральной нервной системы	76
Функции центральной нервной системы	76
Методы исследования функций центральной нервной системы	77
Функциональная организация центральной нервной системы.	82
Аксонный транспорт	85
Развитие рефлекторной теории.	86
Основные свойства нервных центров	90
Торможение в центральной нервной системе	93
Принципы координационной функции центральной нервной системы	97
4.2. Частная физиология центральной нервной системы	100
Рецептивное поле рефлекса	100
Последствия разобщения отделов мозга	101
Физиология спинного мозга	102
Ствол головного мозга	108
Мозжечок	112
Средний мозг	115
Промежуточный мозг	119
Лимбическая система	126
Базальные ядра	128
Кора головного мозга	132
Роль различных отделов центральной нервной системы в формировании мышечного тонуса и фазных движений	144
Вопросы для самоконтроля	153
Глава 5. Автономная нервная система	154
5.1. Симпатический отдел автономной нервной системы	154
5.2. Парасимпатический отдел автономной нервной системы	157
5.3. Метасимпатический отдел автономной нервной системы	158
5.4. Афферентное звено висцеральных рефлексов.	160
5.5. Центральное звено рефлексов автономной нервной системы	161
5.6. Эфферентное звено рефлексов автономной нервной системы	161
5.7. Рефлексы автономной нервной системы	162
5.8. Особенности синаптических процессов в автономной нервной системе.	165

5.9. Молекулярные аспекты синаптических процессов	166
5.10. Надсегментарные уровни регуляции функций автономной нервной системы	168
5.11. Адаптационно-трофическая функция симпатической нервной системы	172
Вопросы для самоконтроля	174
Глава 6. Гуморальный механизм регуляции функций	175
6.1. Общая физиология эндокринной системы	175
Особенности гуморального механизма управления функциями организма	175
Методы изучения функций желез внутренней секреции	177
Характеристика биологически активных веществ	178
Жизненный цикл гормонов	180
Регуляция эндокринных желез	181
Молекулярные аспекты образования и механизмов действия гормонов	184
6.2. Частная физиология желез внутренней секреции	188
Гипоталамус как эндокринная структура	188
Гипофиз	189
Эпифиз	193
Щитовидная железа	194
Околощитовидные железы	195
Надпочечники	196
Поджелудочная железа	200
Половые железы	201
Плацента и ее гормоны	203
Тимус (вилочковая железа)	204
Диффузная эндокринная система	204
Взаимодействие нервной, гуморальной и иммунной систем	207
Основные аспекты нейроэндокринной регуляции иммунного ответа	208
Иммунологическая реактивность и психоэмоциональные состояния	209
Роль цитокинов в нейроиммунорегуляции психоэмоционального состояния	212
Вопросы для самоконтроля	213
ЧАСТЬ 3. ОСНОВЫ ИНТЕГРАТИВНЫХ ФУНКЦИЙ	215
Глава 7. Общие свойства сенсорных систем	217
7.1. Общие принципы организации сенсорных систем	218
7.2. Периферический отдел сенсорных систем	219
7.3. Проводниковый отдел сенсорных систем	224

7.4. Центральный отдел сенсорных систем	227
7.5. Свойства сенсорных систем	229
7.6. Взаимодействие сенсорных систем	230
Вопросы для самоконтроля	230
Глава 8. Частная физиология сенсорных систем	231
8.1. Сенсорная система зрения	231
Характеристика зрения	238
Восприятие зрительного образа	242
8.2. Сенсорная система слуха	243
Функции наружного и среднего уха	244
Внутреннее ухо	246
8.3. Вестибулярная сенсорная система	249
8.4. Сенсорная система движения	253
8.5. Внутренние (висцеральные) сенсорные системы	254
8.6. Сенсорная система вкуса	258
Свойства вкусовой сенсорной системы	262
8.7. Сенсорная система обоняния	263
8.8. Соматосенсорная система	268
Тактильная сенсорная система	269
Температурная сенсорная система	271
Болевая сенсорная система	273
Вопросы для самоконтроля	290
Глава 9. Высшая нервная деятельность	292
9.1. Инстинкты	293
9.2. Виды обучения	294
9.3. Условные рефлексы	296
9.4. Торможение условных рефлексов	302
9.5. Свойства нервных процессов	306
9.6. Типы высшей нервной деятельности	307
Вопросы для самоконтроля	309
Глава 10. Высшие психические функции	310
10.1. Виды психической деятельности	310
10.2. Язык и речь	312
10.3. Внимание	315
10.4. Модулирующие системы мозга	316
10.5. Память	317
Виды памяти	317
10.6. Мотивации	322
10.7. Эмоции	324
10.8. Сознание	327
Вопросы для самоконтроля	331

Глава 11. Физиология сна	332
11.1. Объективные признаки сна	332
11.2. Теории сна	335
Вопросы для самоконтроля	343
Глава 12. Физиологическая архитектура поведенческого акта (функциональная система поведения).	344
Вопросы для самоконтроля	349
ЧАСТЬ 4. ВИСЦЕРАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ОРГАНИЗМА	351
Глава 13. Кровь	353
13.1. Функции крови	354
13.2. Константы крови	355
13.3. Плазма и форменные элементы крови	359
13.4. Регуляция кроветворения	365
Регуляция эритропоэза	365
Регуляция лейкопоэза	366
Регуляция тромбоцитопоэза	366
13.5. Группы крови	367
13.6. Свертывание крови	368
13.7. Молекулярные аспекты свертывания крови	370
Противосвертывающие механизмы	374
Регуляция свертывания крови	375
Вопросы для самоконтроля	377
Глава 14. Кровообращение	378
14.1. Цикл сердечной деятельности	378
14.2. Физические и физиологические свойства сердечной мышцы	381
Физиологические свойства сердечной мышцы	382
Молекулярные аспекты автоматии сердца	383
14.3. Методы исследования работы сердца и сосудов	388
14.4. Регуляция работы сердца	395
14.5. Сосудистая система	400
14.6. Микроциркуляция	401
14.7. Регуляция местного кровообращения	407
14.8. Регуляция системного кровообращения	408
Вопросы для самоконтроля	412
Глава 15. Дыхание	413
15.1. Внешнее дыхание	413
Легочные объемы	415
15.2. Вентиляция легких	416
15.3. Транспорт газов кровью	417
15.4. Регуляция дыхания	420

Нервная регуляция дыхания	428
Регуляция просвета бронхов	430
Дыхание при пониженном атмосферном давлении.	431
Дыхание при повышенном атмосферном давлении	432
Первый вдох новорожденного, причины его возникновения	433
Вопросы для самоконтроля	434
Глава 16. Терморегуляция.	435
16.1. Температурный гомеостаз.	436
16.2. Химическая терморегуляция	438
16.3. Физическая терморегуляция.	439
Вопросы для самоконтроля	441
Глава 17. Пищеварение	442
17.1. Физиологические основы голода и насыщения	442
17.2. Регуляция работы желудочно-кишечного тракта	445
17.3. Общая характеристика процесса пищеварения.	447
17.4. Методы изучения функции желудочно-кишечного тракта.	448
17.5. Пищеварение в полости рта	449
Регуляция работы слюнных желез	451
17.6. Пищеварение в желудке	454
17.7. Пищеварение в тонкой кишке	457
17.8. Концепция модульной организации работы крупных пищеварительных желез.	463
17.9. Функции печени	463
17.10. Моторная функция тонкой кишки	466
17.11. Пищеварение в толстой кишке	467
17.12. Всасывание	469
17.13. Молекулярные аспекты всасывания питательных веществ	471
17.14. Защитные рефлексы пищеварительного тракта	473
Вопросы для самоконтроля	473
Глава 18. Выделение	475
18.1. Методы изучения функции почек	475
18.2. Образование мочи	478
18.3. Регуляция мочеобразования	482
18.4. Кровоснабжение почек	483
18.5. Роль почек в осморегуляции и волюморегуляции	484
18.6. Молекулярные аспекты осморегулирующих механизмов.	485
18.7. Участие почек в регуляции кислотно-основного состояния.	487
18.8. Инкреторная функция почек	488
18.9. Мочеиспускание и его регуляция	488
18.10. Выделительная функция других органов	489
Вопросы для самоконтроля	490
Предметный указатель	491

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий учебник является результатом пересмотра, развития и дополнения материалов, изложенных в издании 2016 г. Основная цель переиздания учебника по нормальной физиологии осталась прежней — познакомить читателя с основными закономерностями организации и проявления физиологических функций. Вместе с тем появившиеся результаты исследований в области экспериментальной и клинической физиологии и медицины обусловили необходимость внесения изменений и дополнений в существующий учебник.

При изложении вопросов, касающихся основных закономерностей функционирования различных систем организма, авторы используют данные, полученные в рамках как аналитического, так и системного направления физиологической науки.

Одной из тенденций современной медицины является использование информации о молекулярных процессах, обеспечивающих закономерности функционирования органов и систем. Знакомство с ними создает возможность более глубокого понимания особенностей протекания физиологических функций в процессах взаимодействия организма с окружающей средой. В представленном учебнике авторы уделили этим аспектам специальное внимание, включив в текст подглавы, посвященные этому направлению.

Для многих учащихся переработка большого количества информации в сжатые сроки учебного процесса оказывается затруднительной. В представленном учебнике авторы стремились дать краткое и доходчивое описание основных положений нормальной физиологии. Более подробное и углубленное их изучение студенты могут осуществить с помощью вышедших в свет объемных, насчитывающих более 1000 страниц учебников, руководств и монографий.

Учебник написан в рамках требований современного государственного стандарта подготовки специалистов и может быть использован российскими и иностранными обучающимися по направлениям «Лечебное дело», «Стоматология», «Клиническая психология» и другим направлениям, реализуемым в высших медицинских учебных заведениях, а также может представлять интерес для аспирантов, магистров и преподавателей.

Член-корреспондент РАН, профессор *С.С. Перцов*,
профессор *В.П. Дежнев*,
профессор *Н.Д. Сорокина*

Глава 7

ОБЩИЕ СВОЙСТВА СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Постоянный приток информации из внешней и внутренней среды — обязательное условие приспособления организма к среде обитания, формирования адекватного адаптивного поведения. Поставляют эту информацию сенсорные системы.

Сенсорные системы — совокупность специализированных периферических и центральных структур нервной системы, обеспечивающих трансформацию энергии раздражителя в нервный импульс, передачу информации в высшие отделы ЦНС, ее восприятие и анализ, настройку составляющих системы в соответствии с потребностями организма.

Результат работы сенсорных систем — идентификация и опознание раздражителя, осуществляемые с участием высших отделов мозга, так как связаны с анализом и синтезом сведений о сигнале.

Любой раздражитель многогранен. Его свойства воспринимаются органами чувств, реагирующими на определенное качество сигнала. При восприятии раздражитель перестает существовать как единое целое, происходит его физиологический анализ — разделение на составные признаки, комплекс которых характеризует раздражитель. Синтез информации о свойствах и качествах раздражителя в высших отделах ЦНС приводит к формированию **нервной модели стимула**, которая хранится в аппаратах долговременной памяти. Информация о реально действующем раздражителе сопоставляется с генетически заложенной информацией или имеющимися нервными моделями стимулов. На этой основе формируется **образ** действующего раздражителя. Конечная и наиболее сложная операция — **опознание раздражителя**, отнесение образа раздражителя к определенному классу объектов или явлений, с которым ранее встречался организм. Результат этого — **восприятие**, то есть осознание того, с чем именно встретился организм.

При непосредственном действии факторов окружающей среды на сенсорные системы возникает **ощущение** — субъективное отражение свойств предметов объективного мира, которое сопровождается осознанием поступающей информации. Особенность ощущений заключается в **модальности** — понятие, включающее характеристики, которые обеспечивает какая-либо одна сенсорная система, например зрение, слух, вкус. Внутри

каждой модальности выделяют разные качества, или **валентности**: для зрения — различные цвета, для вкуса — ощущение кислого, сладкого, соленого, горького.

Восприятие при целенаправленной приспособительной деятельности организма обеспечивает **акцептор восприятия** — совокупность периферических и центральных структур, включая аппараты моделирования и сличения, деятельность которых за счет обратных связей направлена на активный и избирательный отбор информации об изменениях окружающей среды. Восприятие при этом осуществляется по механизму **акцепции**, то есть путем ее сопоставления с афферентной моделью, заложенной в акцепторе. Восприятие приобретает опережающий характер, в отличие от **рецепции**, которая происходит только на уровне рецепторов и носит сиюминутный характер.

При формировании приспособительного поведения сенсорные системы выступают как источник нескольких потоков афферентных возбуждений, имеющих конкретное функциональное значение.

Обстановочная афферентация возникает при действии совокупности факторов, образующих конкретную обстановку. Она придает специфику поведению, участвуя в формировании готовности к действию в конкретной обстановке.

Пусковая афферентация возникает при действии стимула, после которого проявляется поведенческий акт. По природе это может быть как условный, так и безусловный стимул.

Обратная афферентация приносит в структуры мозга информацию о достижении результатов целенаправленного поведения.

7.1. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Учение о сенсорных системах основано на представлении об анализаторах, разработанном И.П. Павловым в 1909 г. при исследовании ВНД.

Анализатор — совокупность центральных и периферических образований, воспринимающих изменения внешней и внутренней среды организма.

Понятие **сенсорная система** заменило понятие **анализатор**, включив механизмы настройки работы всех его отделов на избирательный отбор информации, необходимой для удовлетворения доминирующей мотивации.

Наряду с этим в физиологии и медицине используют понятие «**орган чувств**» как периферического образования сенсорной системы. Главная часть органа чувств — рецепторы, снабженные вспомогательными структурами, обеспечивающими оптимальное восприятие раздражителя. Так, орган зрения имеет фоторецепторы сетчатой оболочки и ряд вспомога-

тельных структур: роговицу, хрусталик, стекловидное тело. Орган слуха, кроме спирального (кортиева) органа и его рецепторных клеток, имеет ряд вспомогательных структур наружного, среднего и внутреннего уха.

Традиционно в соответствии с представлениями И.П. Павлова сенсорные системы состоят из периферического (рецепторного), проводникового и центрального (коркового) отдела.

7.2. ПЕРИФЕРИЧЕСКИЙ ОТДЕЛ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Периферический отдел сенсорных систем состоит из **рецепторов**, назначение которых — первичный анализ изменений внешней и внутренней среды организма. В рецепторах энергия раздражителя трансформируется в нервный импульс, сигнал усиливается за счет внутренней метаболической энергии.

Рецепторы обладают **высокой возбудимостью**, способны реагировать на очень малые по интенсивности параметры адекватного раздражителя. Например, обонятельные рецепторы информируют организм о появлении в атмосфере единичных молекул пахучих веществ.

Для рецепторов характерна **специфичность** — способность воспринимать только определенный вид раздражителя. На этом свойстве основан **первичный анализ**. Так, рецепторы зрительной сенсорной системы приспособлены к восприятию света, слуховые рецепторы — звука.

Существует **специализация** рецепторов: некоторые из них возбуждаются только в момент включения раздражителя (on-рецепторы), другие — только в момент выключения раздражителя (off-рецепторы), третьи реагируют в течение всего времени действия раздражителя (on-off-рецепторы).

Рецепторы обладают **адаптацией** — способностью к изменению возбудимости при длительном действии раздражителя (**рис. 7.1**). По скорости адаптации рецепторы делят на быстро адаптирующиеся (рецепторы вибрации — тельца Пачини, рецепторы прикосновения — тельца Мейснера), медленно адаптирующиеся (проприорецепторы, рецепторы растяжения легких, болевые рецепторы) и смешанные, адаптирующиеся со средней скоростью (фоторецепторы сетчатки, терморецепторы кожи).

Адаптация может сопровождаться как понижением возбудимости рецептора — *десенсибилизацией*, так и повышением его возбудимости — *сенситализацией*. Важную роль в адаптации играют эфферентные влияния от нервных центров и метаболические процессы в тканях, окружающих рецепторные структуры. Так, при действии повреждающих раздражителей в тканях образуются простагландины, которые сенситализуют нервные окончания к действию повреждающего агента.

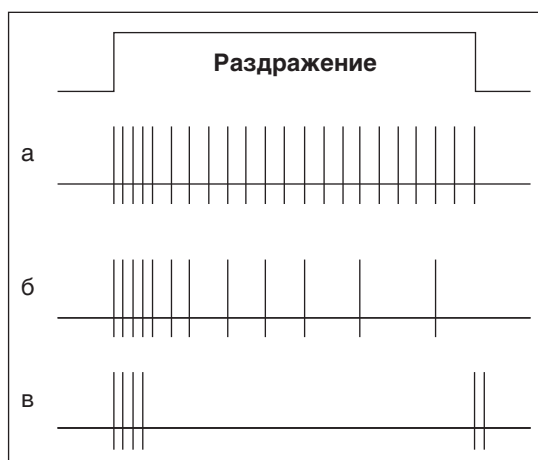


Рис. 7.1. Импульсная активность рецепторов при адаптации к длительно действующему раздражителю: а — тонические рецепторы; б — фазнотонические рецепторы; в — фазные рецепторы

Рецепторы обладают свойством **итерации** — способностью к ритмичной генерации импульсов возбуждения в ответ на однократное действие раздражителя. В основе этого свойства лежит длительность рецепторного или генераторного потенциала: чем длительнее эти потенциалы, тем больше возникает импульсов.

В рецепторах происходит преобразование энергии стимула в нервные импульсы — первичное **кодирование** информации, то есть преобразование информации в условную форму (код), удобную для передачи по каналам связи. Универсальный носитель кодов нервной системы — **нервные импульсы**, которые распространяются по нервным волокнам. При этом содержание информации определяется не амплитудой импульсов, поскольку они возникают по закону «все или ничего», а интервалами времени между отдельными импульсами, объединением их в пачки, числом импульсов в пачке, межпачечными интервалами.

Классификация рецепторов осуществляется по следующим критериям.

- ▶ По *специфичности* — в зависимости от вида воспринимаемого раздражителя выделяют механо-, хемо-, термо-, фоторецепторы, ноцицепторы (рецепторы повреждения).
- ▶ По *психофизиологическим критериям* — в соответствии с органами чувств и формируемыми ощущениями выделяют зрительные, слуховые, вкусовые, обонятельные и тактильные рецепторы.
- ▶ По *уровню возбудимости*, которая характеризуется порогом раздражения, выделяют низкопороговые — с высокой чувствительностью

(рецепторы прикосновения), высокопороговые — с малой чувствительностью, реагирующие на раздражители очень большой разрушающей силы (ноцицепторы).

- ▶ По *модальности* различают моно- и полимодальные рецепторы. Мономодальные рецепторы преобразуют в нервный импульс энергию только одного вида раздражителя, например светового. Полимодальные рецепторы — несколько видов раздражителей, например механического и химического.
- ▶ По *расположению в организме* рецепторы делят на экстеро-, интеро- и проприорецепторы. Экстерорецепторы: рецепторы кожи, видимых слизистых оболочек, зрительные, слуховые, обонятельные, тактильные, температурные. Интерорецепторы: рецепторы внутренних органов (висцерорецепторы), сосудов и ЦНС. Проприорецепторы расположены в структурах опорно-двигательного аппарата. Большинство интерорецепторов — полимодальные рецепторы. Рецепторы разделяют на центральные, локализованные в ЦНС, и периферические, расположенные в сосудах или в коже.
- ▶ По *характеру контакта* со средой различают контактные и дистантные рецепторы. Контактные рецепторы возбуждаются при непосредственном контакте с раздражителем, например тактильные. Дистантные рецепторы получают информацию от источника раздражения, расположенного на расстоянии, например фоторецепторы сетчатки глаза.
- ▶ По *структурно-функциональной организации* различают первичные, или первично чувствующие, и вторичные, или вторично чувствующие, рецепторы (**рис. 7.2**). Первичные рецепторы представляют собой чувствительные окончания дендрита афферентного нейрона, на которые непосредственно действует раздражитель, — нейросенсорные рецепторы: обонятельные, тактильные, температурные, болевые и проприорецепторы. Во вторичных рецепторах рецепторную функцию осуществляет рецепторная клетка, связанная с окончанием дендрита сенсорного нейрона рецепторно-афферентным синапсом, например фоторецептор или вкусовая клетка.

Механизм возбуждения рецепторов: при действии стимула на воспринимающую структуру рецепторной клетки в белково-липидном слое мембраны происходит изменение пространственной конфигурации мембранных рецепторов (белковых молекул). Это приводит к изменению проницаемости мембраны для определенных ионов, чаще для ионов натрия. Возникают ионные токи, изменяется заряд мембраны и возникает **рецепторный потенциал**. Далее возбуждение протекает в разных рецепторах по-разному. В *первичных рецепторах* рецепторный потенциал действует

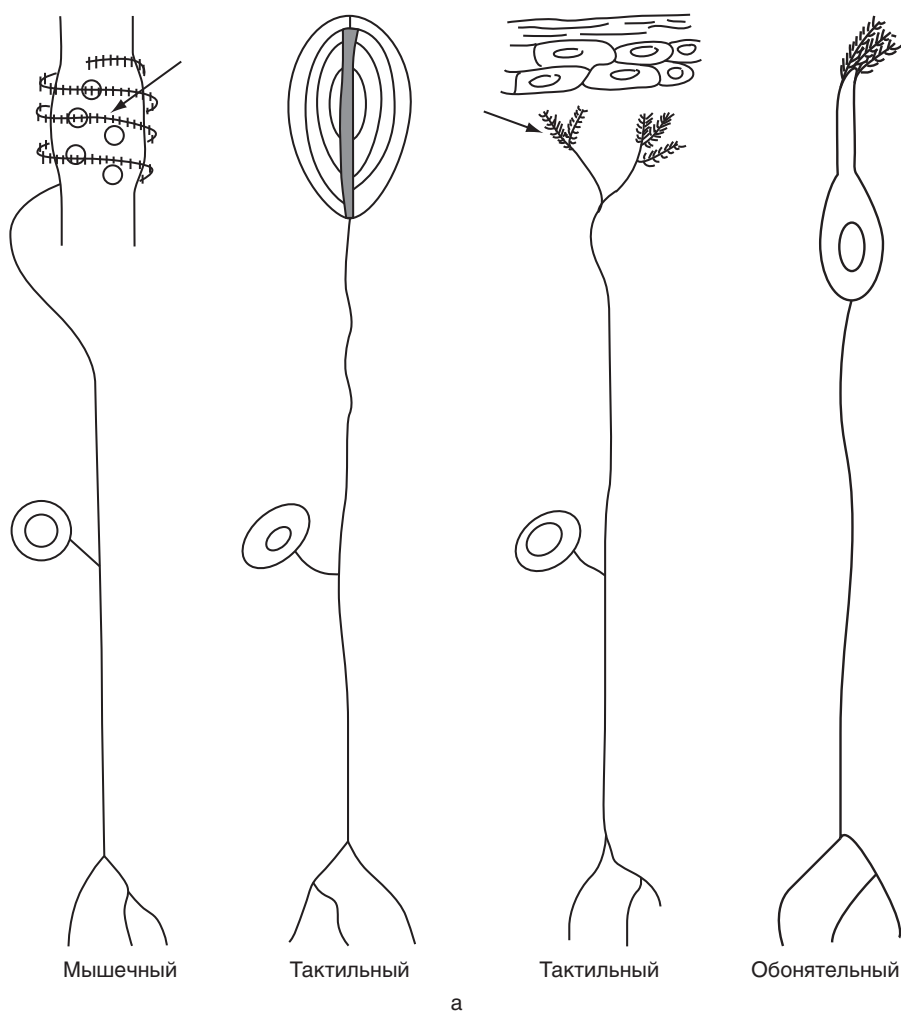


Рис. 7.2. Первично чувствующие рецепторы: а — образован окончанием афферентного нейрона

на наиболее чувствительные участки мембраны нервного волокна, где возникают ПД, которые в виде импульсов распространяются по нервному волокну (**рис. 7.3**). Во *вторичных рецепторах* рецепторный потенциал приводит к выделению медиатора из пресинаптического отдела рецепторной клетки в синаптическую щель рецепторно-афферентного синапса. Этот медиатор действует на постсинаптическую мембрану чувствительного нейрона, вызывает ее деполяризацию и образование постсинаптического

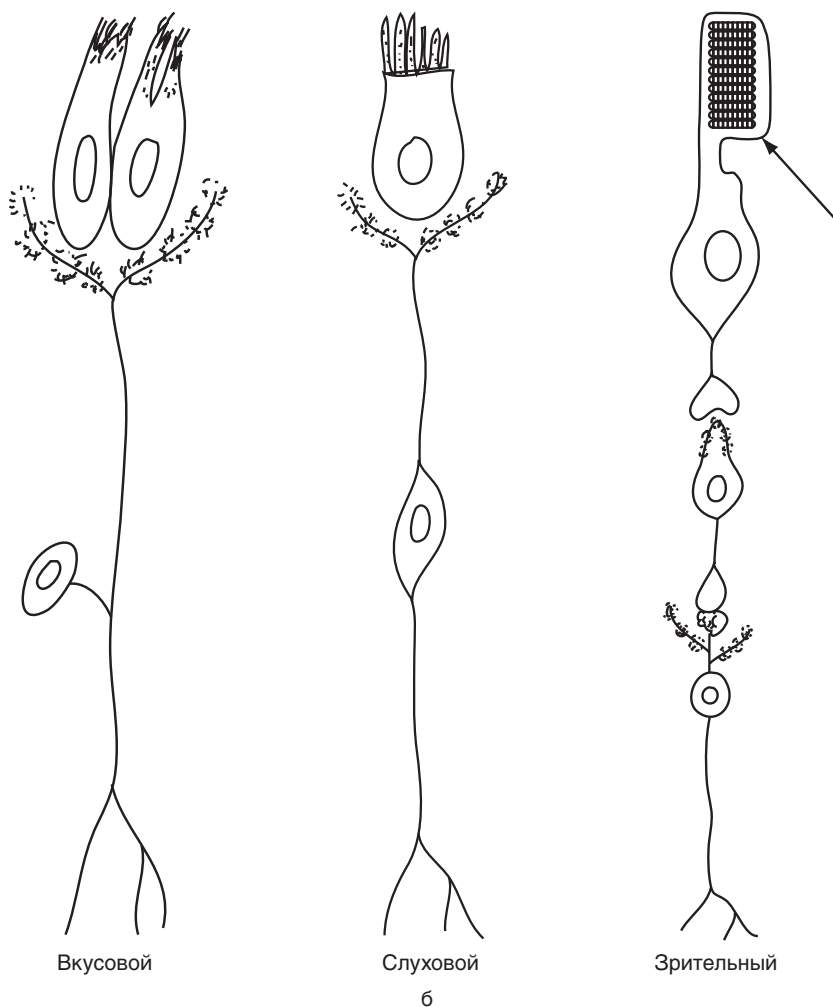


Рис. 7.2. Окончание. Вторично чувствующие рецепторы: б — в состав входит рецептирующая клетка, которая образует синапс с дендритом афферентного нейрона

потенциала — **генераторный потенциал**. Таким образом, у вторичных рецепторов локальная деполяризация возникает дважды: в рецепторной клетке и сенсорном нейроне. Рецепторный и генераторный потенциалы — биоэлектрические процессы, которые распространяются с затуханием; имеют градуальный характер, подчиняются закону силы; способны суммироваться при применении быстро следующих друг за другом раздражений. Генера-

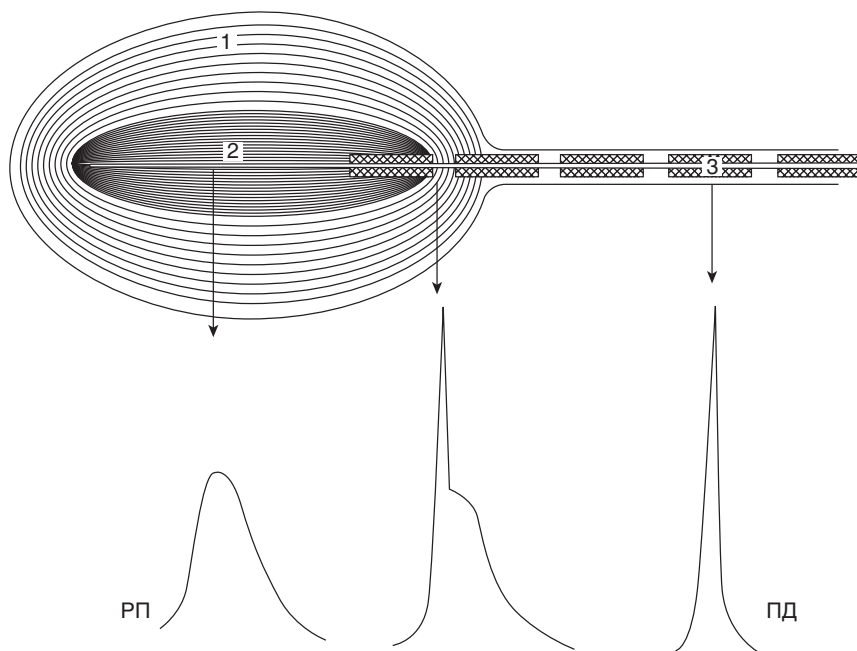


Рис. 7.3. Механизм возбуждения рецепторов [преобразование рецепторного потенциала (РП) в потенциал действия (ПД) в тельце Пачини: на мембране немиелинизированного участка дендрита афферентного нейрона (2) возникает рецепторный потенциал. Амплитуда РП увеличивается при увеличении силы стимула или нанесении последовательных подпороговых раздражений с высокой частотой (временная суммация). При достижении критического уровня рецепторного потенциала переходит в ПД в первом перехвате Ранвье дендрита]. (3) — ПД в афферентном волокне

торный потенциал может быть де- и гиперполяризационным и, следовательно, вызывать возбуждение или торможение импульсного ответа афферентного волокна.

7.3. ПРОВОДНИКОВЫЙ ОТДЕЛ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Проводниковый отдел сенсорных систем представляет собой афферентные пути и подкорковые центры. Основные функции проводникового отдела — анализ и передача информации, осуществление рефлексов и межсенсорного взаимодействия. Эти функции обусловлены особенностями формирования и свойствами проводникового отдела.

От каждого рецептора идет строго локализованный специфический сенсорный путь (**рис. 7.4**), передающий сигналы от рецепторов одного типа.

Сенсорный проводящий путь состоит из ряда модально-специфических нейронов, которые соединены синапсами. Такой принцип организации — **меченая линия**, или топическая организация, основан на пространственно упорядоченном расположении нейронов на различных уровнях сенсорных систем соответственно характеристикам их рецептивных полей.

От каждого специфического сенсорного пути отходят коллатерали к ретикулярной формации ствола мозга, на клетках которой происходят конвергенция разномодальных возбуждений и межсенсорные взаимодействия. От клеток ретикулярной формации начинаются неспецифические пути к вышележащим структурам мозга (**см. рис. 7.4**).

Существует многоканальность проведения возбуждения от рецепторов к коре головного мозга (специфические и неспецифические пути), которая обеспечивает надежность передачи информации.

При передаче возбуждения происходит многократное переключение возбуждения на различных уровнях ЦНС. Выделяют три основных переключающих уровня:

- ▶ спинальный или стволый (продолговатый мозг);
- ▶ зрительный бугор (таламус), в котором выделяют специфические, неспецифические и ассоциативные ядра, участвующие в формировании сенсорных путей (**см. рис. 7.4**);
- ▶ соответствующая проекционная зона коры головного мозга. Кроме специфических и неспецифических путей, существуют ассоциативные таламокортикальные пути, связанные с ассоциативными областями коры больших полушарий. С деятельностью таламокортикальных ассоциативных систем связана межсенсорная оценка биологической значимости стимула. Таким образом, сенсорная функция основана на взаимосвязанной работе специфических, неспецифических и ассоциативных образований мозга, которые и обеспечивают формирование адекватного адаптивного поведения организма.

Сенсорные «воронки» — неравное количество сенсорных элементов на разных уровнях проводникового отдела.

В проводниковом отделе происходит:

- ▶ усиление возбуждения от рецепторных полей за счет контактов каждого первичного сенсорного волокна с несколькими сенсорными нейронами;
- ▶ фильтрация информации за счет конвергенции нескольких первичных сенсорных волокон к сенсорному нейрону;

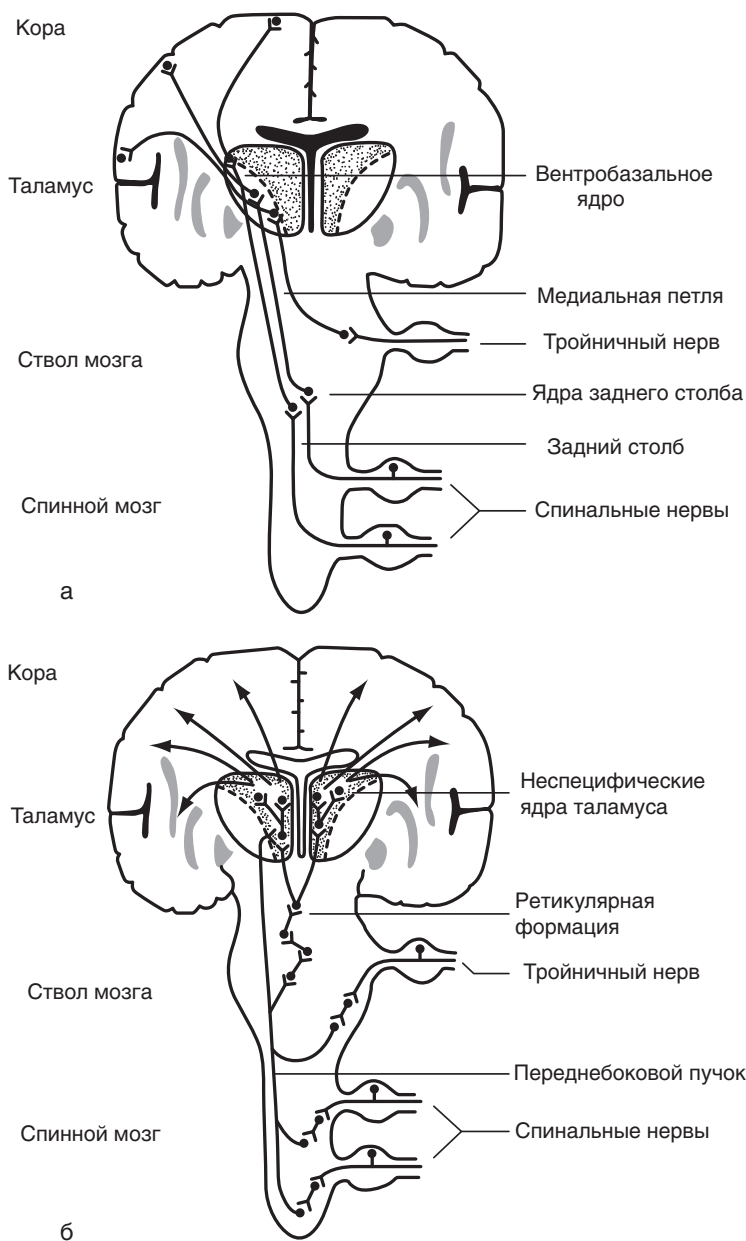


Рис. 7.4. Формирование проводникового отдела сенсорных систем: а — специфические пути; б — неспецифические пути

- ▶ дублирование информации, обеспечение надежности при ее передаче благодаря дивергенции и конвергенции возбуждений от первичных сенсорных волокон к сенсорным нейронам;
- ▶ перекодирование информации за счет работы собственных механизмов кодирования сенсорных систем и влияний иных потоков информации (от мотивационных и эмоциогенных зон мозга, аппаратов памяти);
- ▶ абстрагирование информации — выделение какого-либо важного признака раздражения за счет латерального торможения;
- ▶ контроль прохождения и ограничение объема поступающей информации по каналу за счет отрицательных обратных связей, формирующих пре- и постсинаптическое торможение в сенсорных путях.

7.4. ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ОТДЕЛ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Центральный отдел сенсорных систем расположен в коре больших полушарий головного мозга. Выделяют проекционные (первичные и вторичные) и окружающие их ассоциативные третичные зоны коры. Кортиковые проекции сенсорных систем имеют топическую структуру. Возбуждение от соответствующих рецепторов поступает в первичные зоны по быстропроводящим специфическим путям (рис. 7.5).

Нейроны **первичных проекционных зон** высокоспецифичны. Они избирательно реагируют на определенные признаки раздражителей, например на оттенки цвета, направление движения, характер линий.

Для нейронов **вторичных проекционных зон** характерно определение сложных признаков раздражителей, однако при этом сохраняется модальная специфичность, соответствующая нейронам первичных зон.

В **третичных проекционных зонах**, которые, по сути, являются зонами перекрытия корковых отделов различных сенсорных систем, происходит интеграция афферентных одномодальных, разномодальных и неспецифических потоков информации.

В первичной проекционной зоне коры выделено три важных функциональных типа корковых нейронов:

- ▶ простые нейроны реагируют на простые признаки раздражителя;
- ▶ сложные нейроны получают информацию от простых нейронов и реагируют на более сложные признаки раздражителя;
- ▶ сверхсложные нейроны получают информацию от сложных нейронов и реагируют на еще более сложные сигналы, интегрируют информацию, обеспечивают единое восприятие пространства, формы и размера объекта.

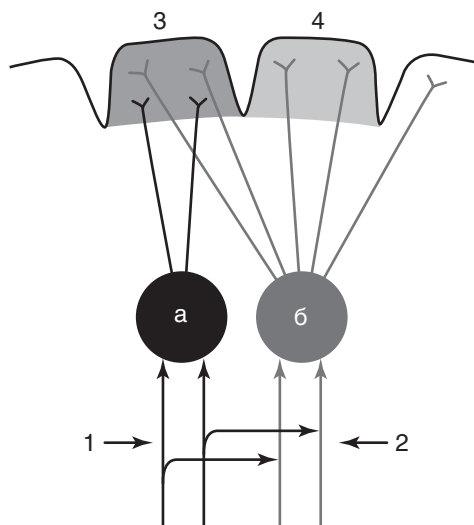


Рис. 7.5. Проекции специфических (а) и неспецифических (б) ядер таламуса в кору больших полушарий головного мозга: 1 — сенсорный проекционный (специфический) путь; 2 — ретикулоталамические пути; 3 — проекционные зоны коры; 4 — ассоциативные зоны коры

Простая клетка зрительной области коры (детектор простых признаков) реагирует только на одну определенную ориентацию темной или светлой полосы. **Сложные нейроны** реагируют на различную ориентацию раздражителя в поле зрения. **Сверхсложные нейроны** реагируют на еще более сложные сигналы, например две пересекающиеся прямые линии, углы, темные и светлые полосы. Среди сложных и сверхсложных нейронов особое место занимают *гностические* нейроны, которые обеспечивают узнавание комплекса признаков раздражителя (например, узнавание лица с одного взгляда, знакомого голоса, знакомого запаха, характерного жеста). Гностические нейроны обеспечивают главную функцию восприятия — выявление **сигнального** (смыслового) значения раздражителя, а не только его физических свойств.

Нейроны коры головного мозга образуют **колонки** — функциональные единицы коры, расположенные вертикально. Колонка имеет диаметр около 500 мкм. Ее размер определяется зоной распределения горизонтальных ветвлений дендритов клеток IV слоя коры. Нейроны одной колонки реагируют на один признак раздражителя. Нейроны соседних колонок связаны между собой, что обеспечивает их участие в анализе сложных признаков раздражителя.

7.5. СВОЙСТВА СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Высокая чувствительность к адекватному раздражителю: на действие раздражителей сенсорные системы реагируют как целостные образования, обеспечивающие возникновение ощущения. Для общей характеристики возбудимости сенсорной системы более адекватен термин «чувствительность», которую оценивают по ряду критериев.

- ▶ **Порог ощущения** (абсолютный порог) — минимальная сила раздражения, вызывающая возбуждение сенсорной системы, которое воспринимается субъективно в виде ощущения.
- ▶ **Порог различения** (дифференциальный порог) — минимальное изменение силы действующего раздражителя, воспринимаемое в виде изменения интенсивности ощущения. Эту закономерность установил Э. Вебер (1831), определяя ощущение силы давления на ладонь: отношение прироста силы раздражения к силе действующего раздражителя — величина постоянная. У разных сенсорных систем эта величина различна. Для дифференциального порога прироста давления она равна примерно $1/30$ силы действующего раздражителя.

Инерционность — сравнительно медленное появление и исчезновение ощущений. Время появления ощущения зависит от скорости возникновения возбуждения в рецепторах и передачи его в кору головного мозга. Сохранение ощущений после выключения раздражителя обусловлено последствием в ЦНС, основа которого — циркуляция возбуждения. Так, зрительное ощущение не возникает и не исчезает мгновенно. Латентный период зрительного ощущения равен $0,1$ с, время последствия — $0,05$ с. Быстро следующие одно за другим световые мелькания дают ощущение непрерывного света — феномен слияния мельканий. Максимальная частота вспышек света, которые воспринимаются еще раздельно, — **критическая частота мельканий**. Она тем больше, чем сильнее яркость стимула и выше возбудимость ЦНС, и составляет около 20 мельканий в секунду. Вследствие инерционности зрительное ощущение от одного кадра в кинопроекции сохраняется до появления другого, отчего и возникает иллюзия непрерывного движения. Такой эффект возникает при быстром последовательном показе неподвижных изображений на экране со скоростью 16–24 кадров в секунду. Эти феномены лежат в основе кинематографии.

Адаптация сенсорной системы к постоянной силе длительно действующего раздражителя — снижение абсолютной и повышение дифференциальной чувствительности. Это свойство присуще всем отделам сенсорных систем. Важную роль в сенсорной адаптации играет эфферентная регуляция путем нисходящих влияний, изменяющих деятельность нижерас-

положенных структур сенсорной системы. Благодаря этому возникает настройка сенсорной системы на оптимальное восприятие.

Функциональная мобильность: сенсорные системы способны изменять свою чувствительность путем изменения числа функционирующих рецепторов в зависимости от условий окружающей среды и функционального состояния организма. Например, в состоянии голода число активных вкусовых рецепторов увеличивается, после приема пищи — уменьшается.

7.6. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Взаимодействие сенсорных систем проявляется на разных уровнях, обеспечивая образное и целостное представление о предметах внешнего мира. Большую роль в этом играют ретикулярная формация и кора больших полушарий мозга. На многих нейронах коры происходит мультисенсорная конвергенция: они способны отвечать на сложные комбинации сигналов разной модальности. Например, качество лимона человек оценивает с помощью зрительной, обонятельной, тактильной и вкусовой сенсорных систем. При этом формируется представление об отдельных качествах: цвете, консистенции, запахе, вкусе и о свойствах объекта в целом, создается целостный образ воспринимаемого объекта. Взаимодействие сенсорных систем — основа компенсации нарушенных функций при утрате одной из них. Так, у слепых повышается чувствительность слуховой сенсорной системы. Они определяют местоположение крупных предметов и обходят их, если нет посторонних шумов, за счет отражения звуковых волн от находящегося впереди предмета.

Взаимодействие сенсорных систем проявляется и в виде влияния одной системы на состояние другой. Например, прослушивание музыки может вызвать обезболивание (аудиоаналгезия). Шум ухудшает зрительное восприятие, яркий свет повышает восприятие громкости звука.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

- ▶ Определение понятия «сенсорная система».
- ▶ Общие свойства рецепторов.
- ▶ Какие виды афферентации в процессе приспособительного поведения поставляют сенсорные системы?
- ▶ Что такое физиологический анализ раздражителя?
- ▶ Свойства сенсорных систем.
- ▶ Способы кодирования сенсорной информации.