**Лекция 2 Психофизиология восприятия (4 часа) .**

Зрительное восприятие. Слуховое восприятие. Восприятие боли. Кожный анализатор. Восприятие вкуса и запаха

*Восприятие —* это процесс познания явлений окружающего мира при помо­щи органов чувств. Человек, как и другие высшие животные, получает ин­формацию извне и о том, что происходит в его организме, исключительно через рецепторы. Ощущения не отражают свойства предметов и явлений окружающего мира, поскольку рецепторы лишь сигнализируют в мозг о наличии раздражителей, способных активировать данный тип рецепторов. Нервная система человека воссоздает внешнюю реальность, основываясь на ограниченных данных рецепторов. Это возможно только благодаря ран­нему обучению в критический период формирования систем восприятия. Активно осваивая внешний мир, ребенок постоянно получает обратную связь от рецепторов в ответ на собственное действие, что и поз­воляет мозгу конструировать внешнюю реальность на основе субъективных ощущений.

Иллюстрацией к сказанному может быть следующий эксперимент. Взрослым испытуемым надевали очки, переворачивающие изображение. Оказалось, что люди, которые могли двигаться в пространстве, уже через неделю научились видеть неперевернутое изображение в этих очках. Те же испытуемые, которые находились в кресле и не могли перемещаться, не сумели приспособиться к восприятию неперевернутых объектов в линзах, переворачивающих изображение. Таким образом, восприятие чрезвычайно чувствительно к возможности человека проверять собственные ощущения в деятельности.

Восприятие внешних объектов не является простым их копированием, т. е. внутренний образ предмета не идентичен самому предмету, потому что состояние организма в этот момент, предыдущий опыт взаимодействия с этим объектом, субъективное отношение к нему меняют результат воспри­ятия.

Мозг получает информацию исключительно через посредство органов чувств, и, воспринимая события окружающего мира, человек реагирует только на узкий диапазон воздействий. Органы чувств являются неким си­том, которое ограничивает поток доступной информации уже на входе. Это связано с тем, что наше представление о мире заключено в рамки, определя­емые диапазоном энергии, на которую настроены рецепторы. Человек мо­жет ощущать лишь те виды энергии, которые органы чувств способны об­наружить и превратить в нервные импульсы. Этот диапазон, по-видимому, сформировался в процессе эволюции и ограничен восприятиями, без кото­рых выживание конкретного вида становится сомнительным.

Рецепторы представляют собой преобразователи, превращающие один вид энергии в другой. Каждый тип рецепторов воспринимает определен­ную энергию, к которой он максимально приспособлен, и затем превраща­ет ее в электрическую энергию нервного импульса. Например, глаза реаги­руют на электромагнитное излучение в крайне узкой части его спектра — от 350 до 750 нм (нанометр — 1/10 000 000 м). Это малая толика всего диапазона электромагнитных волн, но она обусловливает ощущение всего видимого человеком света, используемого растениями при фотосинтезе. Только у отдельных видов животных рецепторы выходят за пределы этого диапазона. Некоторые змеи, охотящиеся ночью, воспринимают инфра­красное излучение своих жертв, а пчелы реагируют на ультрафиолетовые лучи, отражающиеся от лепестков цветов.

Подобные ограничения существуют и в других органах чувств. Так, оп­тимальный диапазон частот воспринимаемых человеком звуковых волн оп­ределяется особенностями источника звука (голосовых связок), приемника звука (уха), спектром шумов (посторонними источниками звуков, маскиру­ющих сигнал), желаемой разрешающей способностью и дальностью связи.

*Механорецепторы* (реагирующие на механическое воздействие), по-видимому, возникли в процессе эволюции одними из первых. Они поз­воляли примитивным морским животным сохранять ориентацию по отно­шению к силе тяжести, обнаруживать препятствия и ощущать вибрацию, вызванную другими животными. Приспособление к жизни на суше приве­ло к развитию механорецепторов, чувствительных к колебаниям воздуха. Формирование специализированных органов и появление потребности в быстрых регуляторных механизмах привело к возникновению рецепторов, чувствительных к внутренним механическим раздражениям. Механорецеп­торы у человека есть во всех органах, где происходят пассивные или актив­ные движения, например, в пищеварительном тракте, легких, сердце, кро­веносных сосудах, коже и скелетной мускулатуре. Эти рецепторы передают в нервную систему информацию о движении, напряжении, давлении.

Наиболее примитивные органы чувств человека — обоняние и вкус, пос­кольку обучение на их основе протекает труднее всего. Если для слуха и зрения внешнее воздействие на рецептор можно охарактеризовать с помощью опреде­ленной физической шкалы (длина электромагнитных волн), то относительно запаха и вкуса это пока невозможно осуществить. Субъективно человек разли­чает четыре вкуса — сладкий, соленый, горький, кислый и около семи основ­ных запахов — камфарный, мускусный, цветочный, мятный, эфирный, едкий и гнилостный. Однако не обнаружено единого свойства, которое можно было бы положить в основу классификации веществ, вызывающих ощущения вкуса и запаха.

В 1949 г. Р. Монкрифф сформулировал предположе­ние о том, что молекулы пахучих веществ воздействуют на рецептор благо­даря точному совпадению с формой воспринимающего участка. Таким об­разом, форма и величина молекулы являются ее свойствами, предопределя­ющими ощущения.

**Зрительное восприятие**

Зрительные рецепторы находятся в глазных яблоках, расположенных в ор­битальных отверстиях черепной коробки. Они приводятся в движение шес­тью экстраокулярными мышцами, прикрепленными к внешней оболочке глаза — *склере*). Склера прозрачна в передней части, называемой *роговицей*. Количество света, поступающего в глаз, регулируется *радужной оболочкой* (круговой окрашенной мышцей) путем увеличения или уменьше­ния размеров зрачка.

За радужной оболочкой расположен *хрусталик*, имеющий вид прозрач­ной двояковыпуклой линзы. Его кривизна регулируется с помощью *цилиар­ных мышц*. Процесс изменения кривизны хрусталика, способствующий ус­тановлению фокусного расстояния глаза для эффективного расположения изображения на сетчатке, называется *аккомодацией*. После преломления в хрусталике свет проникает через прозрачную желеобразную массу — *стек­ловидное тело* — и попадает на сетчатую оболочку глаза *(ретину).* Она при­легает к *сосудистой оболочке* глаза и, в отличие от остальных оболочек, про­исходит из *эктодермы*, т. е. в большей мере относится к мозгу.

Сетчатая оболочка состоит из нескольких слоев нейронов, их аксонов, де­ндритов и фоторецепторов. Первый слой составляют рецепторы, следующий слой — *биполярные клетки* и, наконец, слой *ганглиозных клеток*. Рецептор­ный слой находится на внутренней поверхности сетчатой оболочки глаз. Фоторецепторы связаны синапсами с биполярными клетками, ак­соны которых в свою очередь передают информацию ганглиозным клеткам, а их отростки составляют зрительный нерв. Сетчатая оболочка содержит также *амакриновые клетки*, лежащие горизонтально и параллельно сетчатке, что позволяет им комбинировать информацию от разных рецепторов.

Свет, проходя через несколько прозрачных сред — роговицу, хрусталик, стекловидное тело, — преломляется таким образом, что на сетчатке полу­никновению ощущения серого цвета, именно поэтому ночью все предметы воспринимаются как серые.

На сетчатой оболочке глаза имеется два типа рецепторов — *палочки* (око­ло 120 млн) и *колбочки* (6 млн). Каж­дый из них состоит из *внутреннего членика,* напоминающего обычную нервную клетку, и палочко- или кол­бочкообразного *наружного членика*, чувствительного к свету Внутренний членик необходим для поддержания жизнедеятельнос­ти клетки, наружный реагирует на свет благодаря находящемуся в нем пигменту. Наружный членик состоит из множества дисков, лежащих стоп­ками, один на другом. Одна палочка содержит до миллиона таких дис­ков. Свет сначала проходит сквозь внутренний членик, а затем попада­ет в наружный, где он захватывается фоточувствительными молекулами, расположенными на дисках.

Колбочки являются рецепторами цветового зрения и возбуждаются при ярком свете. Палочки активиру­ются в сумерках. Палочки работают группами, от каждой из которых только одно волокно входит в состав зрительного нерва. Палочки активи­руются светом умеренной интенсивности, что сопровождается появлением слабого ощущения цвета.

Рецепторы распределены по сетчатке неравномерно. В области цент­ральной ямки находятся в основном колбочки (до 140 тыс. на 1 мм2 поверх­ности). По направлению к периферии число колбочек уменьшается, а чис­ло палочек растет. Место входа зрительного нерва — *сосок зрительного не­рва* — совсем не содержит рецепторов и нечувствительно к свету, поэтому называется *слепым пятном*.

Фотопигменты — *опсины*, — найденные в органах зрения человека и жи­вотных, имеют в своей основе витамин А, связанный с белками. В палочках выявлен пигмент *родопсин*, состоящий из опсина и альдегида витамина А — *ретинена*. Он обеспечивает максимум поглощения световых лучей с длиной волны 500 мкм, что относится к зеленой части спектра. Именно зеленые предметы кажутся наиболее яркими в темноте.

Существуют три типа колбочек, содержащих различные пигменты, чувс­твительные к синему, зеленому и красному свету. Например, пигмент, реа­гирующий на красный цвет, называется *йодопсином*. В пользу того, что нор­мальное трихроматическое цветовое зрение основано на трех независимых друг от друга рецепторных механизмах, говорит существование трех видов цветовой слепоты, проявляющихся при отсутствии одного из рецепторов.

Рецепторы распределены по сетчатке неравномерно. В области цент­ральной ямки находятся в основном колбочки (до 140 тыс. на 1 мм2 поверх­ности). По направлению к периферии число колбочек уменьшается, а чис­ло палочек растет. Место входа зрительного нерва — *сосок зрительного не­рва* — совсем не содержит рецепторов и нечувствительно к свету, поэтому называется *слепым пятном*.

Рецепторная клетка соединена с биполярной. Фоторецепторы и би­полярные клетки сами не создают потенциала действия. Их обмен ме­диатором регулируется мембранным потенциалом. Деполяризация уве­личивает его количество, гиперпо­ляризация — уменьшает. Поскольку в норме медиатор ги­перполяризует мембрану дендритов биполярных клеток, уменьшение медиатора ведет к ее деполяризации. Таким образом, свет гиперполяризу­ет рецепторную мембрану и вызыва­ет деполяризацию мембраны бипо­лярных клеток. Эта деполяризация ведет к выбросу медиатора в синапсе между биполярной и ганглиозной клетками, вызывая изменение ее импульсации и, следовательно, изменение сигнала, поступающего в мозг Все эти последовательно действующие группы клеток и синапсов не являют­ся простыми передатчиками импульсов: рецептор может соединяться с несколь­кими биполярными клетками или несколько рецепторов могут сходиться на одной биполярной клетке.

Рецептивные поля ганглиозных клеток производят поточечное описание изображения на сетчатке. Если несколько рядом расположенных ганглиоз­ных клеток активируются вместе, это приводит к их взаимному торможе­нию, которое называется *латеральным* (боковым).

**Передача информации из глаза в мозг**

От сетчатки глаза сигналы направляются в центральную часть анализатора по зрительному нерву, состоящему почти из миллиона нервных волокон. На уровне зрительного перекреста около половины волокон переходит в противоположное полушарие головного мозга, оставшаяся половина пос­тупает в то же (ипсилатеральное) полушарие. Первое переключение воло­кон зрительного нерва происходит в латеральных коленчатых телах тала­муса. Отсюда новые волокна направляются через мозг к зрительной коре большого мозга.

По сравнению с сетчаткой коленчатое тело являет собой сравнительно простое образование. Здесь есть лишь один синапс, поскольку приходящие волокна зрительного нерва оканчиваются на клетках, которые посылают свои импульсы в кору. Коленчатое тело содержит шесть слоев клеток, каж­дый из которых получает вход только от одного глаза. Четыре верхних явля­ются мелкоклеточными, два нижних — крупноклеточными, поэтому верх­ние слои называются *парвоцеллюлярными* (parvo — мелкий, cellula — клетка, *лат*.) а нижние — *магноцеллюлярными* (magnus — большой, *лат*.)

Эти два типа слоев получают информацию от различных ганглиозных клеток, связанных с различными типами биполярных клеток и рецепторов. Каждая клетка коленчатого тела активируется от рецептивного поля сетчат­ки и имеет «on»- или «off»-центры и периферию обратного знака. Однако между клетками коленчатого тела и ганглиозными клетками сетчатки су­ществуют различия, из которых наиболее существенным является значи­тельно более выраженная способность периферии рецептивного поля кле­ток коленчатого тела подавлять эффект центра, т. е. они в большей степени специализированы.

Нейроны латеральных коленчатых тел посылают свои аксоны в первич­ную зрительную кору, называемую также *зоной V1* (visual — зрительный, *англ*.). Первичная зрительная (*стриарная*) кора состоит из двух параллель­ных и в значительной степени независимых систем — магноцеллюлярной и парвоцеллюлярной, названных соответственно слоям коленчатых тел та­ламуса. Магноцеллюлярная система встречается у всех млеко­питающих и поэтому имеет более раннее происхождение. Парвоцеллюляр­ная система есть только у приматов, что свидетельствует о ее более позднем эволюционном происхождении. Магноцеллюлярная система включена в анализ форм, движения и глубины зрительного пространства.

Парвоцеллюлярная система участвует в зрительных функциях, получивших развитие у приматов, таких как цветовое восприятие и точное определение мелких деталей.

Связь коленчатых тел и стриарной коры осуществляется с высокой то­пографической точностью: зона V1 фактически содержит «карту» всей по­верхности сетчатки. Поражение любого участка нервного пути, связываю­щего сетчатку с зоной V1, приводит к появлению *поля абсолютной слепоты*, размеры и положение которого точно соответствуют протяженности и ло­кализации повреждения в зоне V1.

Волокна, идущие от латеральных коленчатых тел, контактируют с клет­ками четвертого слоя коры. Отсюда информация, в конечном счете, рас­пространяется во все слои. Клетки третьего и пятого слоев коры посылают свои аксоны в более глубокие структуры мозга. Большинство связей меж­ду клетками стриарной коры идут перпендикулярно поверхности, боковые связи преимущественно короткие. Это позволяет предположить наличие локальности при обработке информации в этой области.

Участок сетчатки, который воздействует на простую клетку коры (рецеп­тивное поле клетки) подобно полям нейронов сетчатки и коленчатых тел, разделен на «on»- и «off»-области. Однако эти поля далеки от правильной окружности. В типичном случае рецептивное поле состоит из очень длин­ной и узкой «on»-области, к которой примыкают с двух сторон более широ­кие «off»-участки.

**Анализ зрительной информации**

В конце XIX века немецкий психиатр П. Флексиг из Лейпцигского уни­верситета показал, что определенные области головного мозга, в том числе стриарная кора, уже при рождении выглядят зрелыми, тогда как другие (ас­социативная, или престриарная кора) продолжают развиваться, как если бы их созревание зависело от приобретаемого опыта.

Функциональная организация коры головного мозга связана с сущест­вованием модулей — колонок, которые представляют собой вертикально расположенные группы клеток с многочисленными связями между ними в вертикальном направлении и незначительным числом связей в горизон­тальном направлении.

Престриарная зрительная кора включает несколько зон, отделенных от стриарной коры (зона V1) зоной V2. Оказалось, что в зоне V5 или МТ, все нейроны ответственны за восприятие движения, причем в большинстве случаев строго определен­ного направления, и никогда не реагируют на цвет движущегося стимула. Это навело автора на мысль о специализации зоны V5 на видении движе­ния. В то же время подавляющее большинство клеток зоны V4 достаточно избирательно реагируют на свет той или иной длины волны, а многие из них специализированы и на определенной ориентации линий. Почти все клетки двух соседних областей V3 и V3A тоже избирательны в отношении формы, но, как в случае с V5, практически безразличны к цвету стимула. Это позволило выдвинуть концепцию функциональной организации зрительной коры, согласно которой цвет, форма, движение и, возможно, другие атрибуты видимого мира обрабатываются мозгом по отдельности. Поскольку сигналы к таким специализированным зонам идут преимущес­твенно от V1, можно предположить, что у этой области, как и у V2, прини­мающей сигналы от V1 и связанной с теми же зонами, также должна быть функциональная специализация. Возможно, две эти области действуют как своего рода почтовые отделения, сортирующие сигналы в зависимости от места назначения.

**Бинокулярное зрение**

Оба глаза человека находятся на лице и смотрят в одну сторону. Такое зре­ние называется бинокулярным.

Таким образом, мозг должен сличать изображения двух глаз. Слияние двух изображений от двух глаз называется фузией. В обычных условиях эти изображения близки, поскольку глаза смотрят в одном направлении, а раз­личие в изображении позволяет определять глубину пространства.

Но в экспериментальных условиях можно предъявить различные изоб­ражения в каждый глаз. Это позволяет сделать прибор гаплоскоп. При та­ких условиях фузия не возможна и часть информации подавляется. Попере­менное восприятие картины, видимой правым и левым глазом, называется соревнованием полей зрения, или бинокулярной конкуренцией. Возмож­но, смена доминирования левого и правого образов происходит постоянно, но она субъективно не отмечается.

Большинство исследователей указывает на корковый характер биноку­лярной конкуренции. Д. Хьюбел предположил, что принятие реше­ния о том, какой образ будет превалировать, происходит на достаточно ран­них этапах переработки информации, возможно в поле 17 или 18. Они, ско­рее всего, являются конечными пунктами иерархической системы, вклю­чающей разные уровни, например, вентральную тегментальную область и таламус.

**Константность восприятия**

Изображения на сетчатке, имеющие разные угловые размеры (например, закрытая и открытая дверь), порождают восприятия, в которых размеры объектов сохраняются. Правило константности величины состоит в том, что при данных размерах изображения на сетчатке величина объекта растет с увеличением расстояния до него.

Впечатление глубины, т. е. восприятие одного предмета впереди или по­зади другого, может возникать при различных условиях стимуляции. Одним из них является *диспаратность* изображений на сетчатке (результат геомет­рических отношений между лучами света, полученными от объекта каждым глазом). Изображение объекта в этом случае на обеих сетчатках несколько отличается по величине, форме и положению. Когда один из двух предме­тов находится дальше, а другой ближе, горизонтальное расстояние между их изображениями на правой и левой сетчатках будет различным. Степень такой диспаратности возрастает с увеличением различия в удаленности предметов от глаз, и это служит для мозга источником информации о глу­бине и расположении их в поле зрения. В коре мозга животных обнаружены отдельные нейроны, которые в наибольшей степени активируются опреде­ленными величинами диспаратности. Оптимальными стимулами для них служат края, находящиеся впереди или позади фронтальной поверхности.

Эффект контраста (изменение цвета, окруженного кольцом другого цве­та) можно объяснить возбуждением ганглиозных клеток сетчатки с простыми рецептивными полями типа «on-off». Порог реакции этих ганглиозных клеток определяется не абсолютной освещенностью, а скорее ее отношением к осве­щенности окружающего фона или к среднему уровню освещенности.

Существуют разные точки зрения относительно физиологических меха­низмов, обеспечивающих возможность инвариантного опознания видимых предметов при изменении положения их изображений на сетчатке, размера, ориентации, яркости. Более традиционным яв­ляется представление, что зрительная система описывает объект более кон­кретно, со всем его особенностями, и лишь затем в процессе обучения на бо­лее высоких уровнях мозга формируется обобщение разных вариантов этого объекта.

Согласно другой точке зрения, в самой зрительной системе заложены механизмы, позволяющие описывать форму (а для большинства предметов именно форма является наиболее существенным и наиболее постоянным из воспринимаемых зрением свойств) инвариантно к местоположению, раз­меру, яркости и другим преобразованиям на сетчатке. Зрительный образ, с этой точки зрения представляет собой обобщенное, лишенное конкретности описание формы видимого объекта. Но одновременно в зрительной системе существуют параллельные каналы, по которым передаются сведения о поло­жении, размере и других особенностях предмета. Многочисленные данные свидетельствуют о том, что в зрительной системе реализуются оба рода опи­саний видимых объектов: абстрагированное инвариантное в ядру преобра­зований описание формы объекта с параллельным независимым описанием других свойств изображения, и единое полное конкретное описание изобра­жение, в которых информация обо всех его свойствах неразделима. Для ле­вого полушария характерны инвариантное к масштабным преобразованиям описание формы при наличии раздельных каналов для опознания формы и размера, при этом в правом полушарии осуществляется полное конкретное описание изображения без разделения на каналы.

Слуховое восприятие

Слуховой анализатор — вторая по значимости после зрительной сенсорная система у человека.

Звуки с физической точки зрения являются воздушными волнами, рас­пространяющимися со скоростью примерно 330 м/сек. Ухо человека вос­принимает только звуковые волны с частотой от 16 до 20000 колебаний в се­кунду. Звуки изменяются по высоте, громкости и тембру. Высота определя­ется частотой упругих колебаний воздуха и измеряется в герцах. Громкость зависит от амплитуды колебаний, а тембр связан со сложностью самой зву­ковой волны и наложением на нее других волн.

Изучение *аудиограмм* (записей порога слышимости различных час­тот) у членов одной и той же семьи свидетельствует о их близости, что объясняют похожей формой лица родственников. Менее всего ухо чувствительно к низким частотам. Например, чувствительность к тону 100 Гц в 1000 раз меньше, чем к тону 1000 Гц. Именно это, как уже отме­чалось, не позволяет человеку слы­шать вибрации собственного тела. Высокочастотная часть звукового диапазона, напротив, эффектив­но воспринимается ухом, но существенно меняется с возрастом. В детстве многие могут слышать звуки с частотами 40000 Гц. Но с возрастом меняется эластичность кожи, в том числе и барабанной перепонки, и вследствие это­го эффективность восприятия высокочастотного диапазона падает. Напри­мер, после сорока лет верхний предел слышимости звуков высокой частоты снижается примерно на 80 Гц в полугодие.

Колебания барабанной перепонки с помощью трех косточек среднего уха — *молоточка, стремечка и нако­валенки* — передаются жидкости, на­ходящейся во внутреннем ухе чело­века. Стремечко, веся­щее всего 1,2 мг, действует на жид­кость как поршень, толкая ее взад и вперед в ритме звукового давления. За счет такого анатомического стро­ения происходит увеличение перво­начального давления в 22 раза. Движения жидкости заставляют колебаться тонкую мембрану, на­званную *основной мембраной.* Послед­няя передает раздражение *кортиеву органу* — сложному образованию, в котором находятся окончания слу­хового нерва.

Кортиев орган располагается в среднем канале улитки на основной мембране. Полость этого канала за­полнена жидкостью — *эндолимфой,* а двух других каналов — *перилимфой*. Они различаются тем, что в эндо­лимфе в 30 раз больше ионов калия и в 20 раз меньше ионов натрия. Именно поэтому эндолимфа заря­жена положительно относительно перилимфы. Такое анатомическое строение обеспечивает преобразова­ние амплитуды звуковых колебаний воздуха в более сильные колебания на небольшой площади практически без потерь

Дальнейшее усиление сигнала происходит в кортиевом органе. Это обеспечивается тем, что в плоской мембране, натянутой над отверстием трубки, возникает боковое натяже­ние вдоль ее поверхности. Оно уси­ливается, если давление прилагается только к одной стороне мембраны. Кортиев орган постро­ен таким образом, что давление на основную мембрану трансформиру­ется в силы сдвига, которые во мно­го раз больше на наружной стороне органа. Силы сдвига де­формируют рецепторы (внутренние и наружные волосковые клетки), связанные с нервными окончаниями. Описаны два типа *волосковых клеток:* внутренние и наружные. Имеется около 3400 внутренних волосковых кле­ток и примерно 12000 внешних. Все они образуют синапсы с нейронами, аксоны которых составляют слуховой нерв. Под воздействием звука основная мембрана начинает колебаться, что приводит в движение волосковые клетки. Их длинные волоски касаются покровной мембраны и изгибаются. Это способствует натяжению нитей в клетках, которые открывают ион­ные каналы рецептора. Пресинапти­ческое волокно деполяризуется, что ведет к высвобождению из везикул медиаторов — аспартата и глутамата. Они активируют постсинаптическую мембрану нейрона, аксон которого входит в состав слухового нерва Подавляющее большинство (95%) этих нейронов связаны синапсами с внутренними волосковыми клетка­ми по типу «один рецептор — один нейрон» и в 5% случаев — с внешни­ми волосковыми клетками таким об­разом, что один нейрон активирует­ся 10 рецепторами. Таким образом, хотя внутренние волосковые клетки составляют лишь 22% всех рецеп­торных клеток, они имеют наибольшую значимость в передаче сигнала в нервную систему. Исследования демонстрируют, что внутренние клетки не­обходимы для нормального слышания, тогда как функция более многочис­ленных внешних клеток пока еще недостаточно ясна.

**Центральная часть слухового анализатора**

Анатомия слуховой системы более сложна, чем зрительной. Первоначально аксоны в составе *кохлеарной ветви* слухового нерва попа­дают в *кохлеарные ядра* продолговатого мозга, где происходит первое пере­ключение информации на нейроны, лежащие в этих ядрах. Аксоны нейро­нов направляются в ядра верхнего *оливарного комплекса*, также расположен­ного в продолговатом мозге.

Некоторые нервные волокна от правого и левого кохлеарных ядер кон­вергируют на одни и те же нейроны оливы. На более высоких уровнях эта конвергенция возрастает, и соответственно усиливается взаимодействие сигналов от обоих ушей. Следующее переключение происходит на уровне среднего мозга в нижнем двухолмии. Аксоны нейронов нижнего двухолмия направляются в медиальные коленчатые тела, нейроны которых посылают информацию в первичную слуховую кору, расположенную на внутренней поверхности Сильвиевой борозды, и в ассоциативную слуховую кору, лежа­щую в верхней части височной доли.

В слуховой коре, подобно зри­тельной, нейроны организованы в виде колонок, специализирующих­ся по одному признаку. Интеграция результатов обработки в таких ко­лонках происходит, по-видимому, в нейронных сетях.

Около 40 % нейронов первичной слуховой коры не отвечают на чи­стые тоны и звуки и реагируют лишь на более сложные стимулы. Часть нейронов увеличива­ет частоту разрядов при стимуляции (активационный ответ), часть — по­нижают (тормозный ответ). Как и в зрительной коре, есть нейроны, от­вечающие на включение («on»-ответ) или выключение тона («оff»-ответ). Есть и такие, которые изменяют свою активность в обоих случаях либо только при изменении частоты тона.

**Локализация источника звука**

Наличие двух ушей позволяет человеку точно определять источник звука, но воздействие его на оба уха неодновременно. Звук, источник которого распо­ложен справа от головы, доходит до правого уха примерно на 0,0005 секунды раньше, чем до левого. Если же источник находится спереди или сзади на 5 градусов правее срединной плоскости головы, то звук дойдет до правого уха всего лишь на 0,00004 секунды раньше. Во время Первой мировой войны вопрос о том, возможно ли для человека определить столь малые различия во времени, решался во Франции и Германии в связи с разработкой звуковых локаторов для обнаружения самолетов. Как показали эксперименты, разли­чия во времени порядка 0,0001 секунды действительно позволяют локализо­вать источник звука, хотя ухо и не воспринимает каждый из звуков отдельно.

М. Розенцвейг, стимулируя одновременно оба уха у кошки, показал, что при чрезвычайно коротком интервале между звуками, при котором, однако, можно раздельно выявить две электрические реакции нейронов, первая из них, вызванная более ранним стимулом, частично тормозила другую. При более коротких интервалах обе электрические реакции сливались в одну, амплитуда которой зависела от первого стимула. Если сначала раздражали одно ухо, более сильная реакция регистрировалась в контралатеральном полушарии мозга, и наоборот. Такая картина сохранялась при уменьшении интервалов примерно до 0,00001 секунды, хотя по мере их сокращения ста­новилось все труднее выявлять различия между реакциями на обеих сторо­нах мозга

**Вестибулярная система**

Вестибулярная система поставляет в мозг информацию о положении тела в пространстве, а также наличии или отсутствии вращательного движения. Как и улитка, вестибулярный аппарат располагается в костном лабиринте в пирамиде височной кости. Он состоит из преддверия и полукружных кана­лов. Преддверие передает информацию об ориентации головы в пространстве, а полукружные каналы позволяют определять угловое ускоре­ние при вращении головы (находящиеся в них рецепторы не реагируют на равномерное прямолинейное движение). В меньшей степени они могут сиг­нализировать об изменениях положения головы и равномерном ускорении.

Функция вестибулярной системы заключается в поддержании головы в правильном положении, а также приспособлении движения глаз для удер­жания изображения на сетчатке при движении головы в момент перемеще­ния тела. Раздражение вестибулярной системы не вызывает какого-либо оп­ределенного чувства. Однако низкочастотная стимуляция преддверия может вызвать тошноту (морскую болезнь), а возбуждение полукружных каналов привести к головокружению и ритмическим движениям глаз (*нистагм*).

**Вестибулярный аппарат**

Полукружные каналы расположены в трех почти взаимно перпендику­лярных плоскостях, и каждый из них заканчивается ампулой. В костном лабиринте находится повторяющий его форму перепончатый ла­биринт, который в области преддверия делится на два мешочка — succulus и utriculus. Пространство между костью и перепончатым лаби­ринтом заполнено жидкостью — *пе­рилимфой*. Жидкость внутри пере­пончатого лабиринта называется *эндолимфой*. Сенсорные клетки, по­хожие по своему строению на волос­ковые клетки улитки, располагаются в ампулах, в структурах, называемых cristae ampularis. Их во­лоски приходят в движение при ко­лебании жидкости в полукружных каналах.

В мешочках преддверия находит­ся *отолитовый аппарат*. Он пред­ставляет собой скопление волоско­вых клеток — macula. Каждая волос­ковая клетка имеет один подвижный волосок и 60-80 склеенных. Волоски проникают в желеобразную мембрану, покрывающую macula. В петлях этой мембраны расположены кристаллы карбоната кальция — *ото­литы*. Они оказывают давление на волоски рецепторных клеток, которое меняется в зависимости от положения головы человека.

**Передача информации в центральную нервную систему**

К рецепторным клеткам подходят нервные волокна — отростки биполярных клеток, тела которых располагаются в ganglion scarpae. Рецепторные клетки формируют синаптическую связь с дендритами биполярных клеток. Аксоны биполярных клеток образуют вторую, вестибулярную, ветвь слухового нерва. Они идут в мозжечок, спинной мозг, продолговатый мозг, мост, вегетатив­ные ганглии. Вестибулярные проекции есть в височной коре, однако точные пути до сих пор не определены. Большинство исследователей полагает, что эти проекции ответственны за головокружение. Активация проекций на бо­лее низких уровнях мозга вызывает тошноту и рвоту при «морской болезни» во время движения. Проекции в ядра ствола мозга участвуют в управлении шейными мышцами и контролируют положение головы.

Существуют связи с ядрами черепномозговых нервов (третьим, четвер­тым, шестым), которые участвуют в управлении мышцами глаз. При дви­жении человека голова покачивается и постоянно меняет свое положение. Мышцы приспосабливают положение глаз относительно изменения поло­жения головы. Это явление называется *вестибулоокулярным рефлексом*, и именно он обеспечивает стабильность изображения на сетчатке. У людей с поврежденным вестибулярным аппаратом возникают проблемы зрительно­го восприятия в процессе ходьбы или бега.

Электрическая импульсация в волокнах вестибулярного нерва отмеча­ется и в покое. Но она значительно повышается при поворотах головы или каких-то частей тела, что свидетельствует о синтезе информации, поступа­ющей из различных источников. Вестибулорецепторы могут адаптировать­ся, поскольку при длительном вращении человека импульсация от них пос­тепенно снижается.

Вкусовое восприятие

Клетки, чувствительные к химизму среды, по-видимому, первыми появи­лись в процессе эволюции, потому что неосвещенная водная среда, явля­ющаяся колыбелью жизни, создавала условия, в которых такого рода де­текция была необходима. Однако этот тип восприятия на­именее исследован. Уже отмечалось, что не существует четкой физической или химической шкалы, позволяющей классифицировать воздействия на рецепторы вкуса, как это выявлено в отношении света и звука.

Ощущение вкуса продукта возникает после растворения его в слюне. Вку­совые ощущения изменяются от вещества к веществу, однако число вари­аций меньше, чем диапазон самих веществ. Различают четыре вкуса: слад­кий, соленый, горький, кислый. Ощущение естественного вкуса неотдели­мо от запаха. Приправы как раз и сочетают в себе и вкус, и запах. У людей, не воспринимающих запахи, например из-за насморка, ухудшается и ощу­щение вкуса.

Большинство позвоночных, как и человек, обладает способностью раз­личать также четыре вкуса (кроме кошек, у которых нет рецепторов для вос­приятия сладкого). Большая часть исследователей полагает, что у животных рецепторы сладости сигнализируют о съедобности материала, поскольку наиболее сладкие продукты — овощи и фрукты — в основном безопасны для пищи. Рецепторы солености помогают животным определять хлорис­тый натрий в пище и тем самым регулировать его концентрацию.

Значительное число животных избегает кислого и горького. Деятельность гнилостных бактерий приводит к возникновению у продуктов кислого вкуса, поэтому наличие рецепторов, распознающих кислое, увеличивает жизнеспо­собность животных. Горькость обеспечивается алкалоидами, вырабатывае­мыми рядом растений для защиты от поедания, поэтому большинство живот­ных не ест горького, что позволяет им избежать многих ядов.

Рецепторы вкуса

Вкусовые рецепторы находятся на многих органах ротовой полости в раз­личной концентрации: на языке, нёбе, миндалине, задней стенке глотки, надгортаннике. В общей сложности их около 10000, и наибольшее количес­тво встречается на кончике, краях и задней части языка. На середине языка и нижней его поверхности вкусовых рецепторов нет.

Рецепторы располагаются на со­сочках языка. Каждый сосочек окру­жен порой, необходимой для сбора и накопления слюны, в которой рас­творяется вещество. Ре­цепторы называются *вкусовыми поч­ками*. Они имеют форму луковиц, со­стоящих из веретеновидных клеток, отделенных друг от друга опорными клетками. Каждая веретеновидная клетка обращена к поверхности поры своими микроворсинками.

На языке около 2000 вкусовых почек. К каждой подходит 2-3 эффе­рентных волокна, оканчивающихся на вкусовых клетках. Передняя часть языка иннервируется волокнами язычного нерва (веткой тройничного нерва), задняя треть — языкоглоточ­ного, небольшая часть надгортанни­ка — вагусом. Раздражение электрическим током этих нервов вызывает ощу­щение вкуса. Для ощущения едкого, вяжущего и терпкого вкуса дополнитель­но требуется раздражение обонятельных, болевых, тепловых и тактильных рецепторов полости рта. Для всех нервов, несущих информацию от вкусовых рецепторов, характерна адаптация, т. е. прекращение импульсации при дли­тельном воздействии одного и того же вещества. Вкусовые рецепторы различного типа распределены на поверхности языка неравномерно. Кончик языка наиболее чувствителен к сладкому и соленому, боковые стороны языка сильнее реагируют на кислое, а задняя его часть, мягкое небо и глотка лучше воспринимают горькое. До сих пор точно неизвестно, один или два вида рецепторов имеется у человека для сладкого. Предполагается, что существуют отдельные рецеп­торы, реагирующие на сахарин и нечувствительные к глюкозе, а также ре­цепторы, активирующиеся при действии глюкозы. По-видимому, нет одного типа рецепторов для горького. У людей с на­следственной недостаточностью в определении вкуса фенилтиокарбамида одновременно снижена чувствительность к кофеину, но они могут ощущать горький вкус некоторых других веществ.

Проводящая система вкусовых ощущений

Информация от рецепторов, расположенных в передней части языка, идет в составе барабанной струны ветви седьмого черепномозгово­го (лицевого) нерва; от рецепторов задней части языка — в составе язычной ветви девятого черепномозгового (языкоглоточного) нерва; десятый череп­номозговой нерв (вагус) несет информацию от рецепторов неба и глотки. Первое переключение вкусовой информации происходит в ядре одиночно­го тракта в продолговатом мозге. Далее информация поступает в парабран­хиальные ядра моста, откуда нейроны проецируются в таламическую вкусовую область в составе медиальной петли. Нейроны тала­муса направляют проекции в область коры головного мозга, локализованную несколько вентральнее от лицевой области соматосенсорной коры.

Обонятельное восприятие

Обоняние, являясь центральным чувством животных, у человека утратило это значение, поскольку высоко развитые зрение и слух дают ему достаточ­но достоверное представление о среде. Тем не менее, часто не осознавая этого, человек в своих поступках опирается на информацию, идущую от ор­ганов обоняния. Ориентируясь на запах, он способен отличать доброкачественную пищу от недоброкачественной. Запах позволяет узна­вать и идентифицировать людей, ситуации, пробуждает воспоминания.

Люди могут различать более 1000 запахов, хотя в языке отсутствуют слова, позволяющие передать эти ощущения. Несоответствие возможностей чело­века идентифицировать пахучие вещества и способности языка их описать обнаруживается у разных народов. Это позволяет предположить, что в былые времена, когда лингвистические способности только начинали формировать­ся, ориентация на запахи у человека имела большее значение, чем сейчас.

Структура обонятельной системы

Поток воздуха, вдыхаемый через нос, проходит в верхней части носовой полости между тремя косточками, имеющими форму раковин, согревает­ся и фильтруется. При обнаружении запаха новая порция воздуха сильнее втягивается вверх к двум щелям, в которых находятся обонятельные рецеп­торы, расположенные в стороне от главного дыхательного пути. Эти образования представляют собой два участка желтоватой ткани — обо­нятельного эпителия, каждый занимает площадь около 2,5 см2. В этой тка­ни находятся два типа нервных волокон, окончания которых воспринима­ют и обнаруживают пахучие молекулы.

Обонятельные рецепторы — это биполярные нейроны, аксоны которых составляют обонятельный нерв. Они окружены опорными клетками, подде­рживающими структуру рецепторов. На поверхности каждой обонятельной клетки имеется утолщение — *булава*, из которого выступают волоски. Они погружены в слизь, вырабатываемую боуменовыми железами. Благодаря волоскам резко повышается вероятность встречи с молекулами пахучего ве­щества, поскольку воспринимающая поверхность увеличивается в 100—150 раз. Молекулы пахучего вещества первоначально растворяются в слизи, а за­тем активируют волоски. Кроме таких клеток обонятельный эпителий имеет свободные окончания тройничного нерва. Возможно, они опосредуют боле­вые ощущения при вдыхании некоторых веществ, например аммиака.

На поверхности волосков находится белок, взаимодействующий с моле­кулой пахучего вещества, как ключ и замок. Потенциал клетки в спокойном состоянии составляет 45 мВ. Стимуляция запахом открывает ионные кана­лы, вызывающие деполяризацию мембраны и развитие ПД.

Каждая обонятельная клетка может ответить изменением активности на многие пахучие вещества. Аксоны от рецепторов заканчиваются на обо­нятельных луковицах, лежащих в основании мозга. В луковицах аксонные окончания обонятельных нейронов образуют синапсы с нейронами, аксо­ны которых затем в составе обонятельного тракта идут дальше в мозг. Про­екции обонятельного тракта существуют в первичной обонятельной коре (*пириформная кора* — часть лимбической системы). Волокна этого тракта идут в переднее обонятельное ядро, обонятельный бугорок, амигдалярный комплекс. Нейроны пириформной коры в свою очередь проецируются в ги­поталамус, дорзомедиальный таламус, откуда после переключения аксоны направляются в орбитофронтальную кору. Орбитофронтальная кора, кроме этого, получает информацию от областей коры, связанных с ощущением вкуса. Гипоталамус также получает разнообразную информа­цию от других сенсорных систем.

Соматосенсорная и висцеральная системы

Соматосенсорная система обеспечивает мозг информацией о событиях, происходящих на поверхности тела и внутри него. Кожная чувствитель­ность обусловливает несколько видов ощущений, возникающих в процессе прикосновения. Кинестетическое чувство обеспечивает мозг информацией о положении тела в пространстве и связано с рецепторами, расположенны­ми в связках, сухожилиях, суставах, мышцах.

Висцеральная рецепция связана с многочисленными рецепторами, на­ходящимися во внутренних органах тела человека и поэтому называющи­мися *висцерорецепторами*. Среди них могут быть рецепторы давления, рас­тяжения, боли, температурные рецепторы, хеморецепторы и т. д. Ощуще­ния, возникающие от возбуждения этих рецепторов, преимущественно не осознаются, хотя они влияют на настроение и поведение человека. На них можно выработать условные рефлексы.

Строение кожи и ее рецепторов

Кожа — наружная оболочка, покрывающая организм человека, выполняет, с одной стороны, функцию защиты от внешних воздействий, с другой — воспринимает эти внешние воздействия, поставляя в мозг информацию о многих параметрах среды. Кожа реагирует на давление, вибрацию, измене­ния температуры, повреждение ткани (боль). Чувство давления возникает в результате механической деформации кожи. Ощущение вибрации сопро­вождает движение по неровной по­верхности.

Общая поверхность кожи дости­гает двух квадратных метров. Кожа включает верхний слой, или эпидер­мис, собственно кожу и подкожную клетчатку. Рецепторы имеются в каждом из этих слоев, однако их на­бор различается на покрытых воло­сами и безволосых участ­ках кожи.

На покрытых волосами участках кожи, которые составляют 90 % всей ее поверхности, находятся свобод­ные нервные окончания и *тельца Руффини*. *Свободные нервные оконча­ния* представляют собой немиелини­зированные или слабо миелинизи­рованные волокна. Они располага­ются вдоль мелких сосудов или вок­руг волосяных сумок, обеспечивая ощущение боли и чувствительность к изменению температуры. Тельца Руффини реагируют на низкочас­тотную вибрацию Участки кожи, на которых отсутс­твуют волосы, имеют более сложный набор из свободных нервных окон­чаний и аксонов, которые заканчи­ваются внутри специализированных рецепторов. Большое разнообразие рецепторно­го набора безволосой поверхности кожи может отражать специфич­ность этих участков, которые чело­век активно использует в познании мира (пальцы, ладони, подошвы). Остальная поверхность кожи участ­вует в восприятии более пассивно.

На безволосых участках кожи располагаются *тельца Пачини*. Они являются самыми боль­шими сенсорными окончаниями на теле. Их размер (приблизительно 0,5 х 1,0 мм) позволяет видеть эти рецепторы невооруженным глазом. Тельца Пачини находятся на безво­лосой коже, поверхности генитали­ев, грудных железах и в различных внутренних органах. Они чувстви­тельны к прикосновению и пред­ставляют собой почти 70 лукоподоб­ных слоев, расположенных вокруг одной миелинизированной аксон­ной терминали. На прикосновение отчасти реагируют также *Мейснеровы тельца* и *диски Меркеля*. Мейснеро­вы тельца располагаются в сосочках кожи — местах внедрения собствен­но кожи в эпидермис. Каждое из них иннервируется двумя—шестью ак­сонами. Диски Меркеля найдены у основания эпидермиса поблизости от протоков потовых желез. Особен­но много их встречается на кончиках пальцев и губах.

Чувства сдавливания и вибрации вызываются движением кожи. На­иболее изученным рецептором при­косновения является тельце Пачи­ни, которое реагирует на вибрацию вибрацию.

Описан процесс превращения энергии давления в энергию электрическо­го возбуждения в аксоне этого рецептора. При отклонении тельца Пачини относительно аксона его мембрана деполяризуется. Если эта де­поляризация достигает порогового потенциала, в первом перехвате Ранвье миелинизированного волокна возникает ПД.

Движущийся кончик нервного окончания тельца Пачини, по-видимому, вызывает рецепторный потенциал открытием ионных каналов на мембране, стенки которых закреплены под мембраной белковыми филаментами (тон­кими волокнами), имеющими длинные углеводородные цепи. При измене­нии размера нервного окончания растет натяжение углеводородной цепи, которая открывает канал. Большая капсула тельца Пачини служит для усиления давления, о наличии которого сигнализирует рецептор. Тельце Пачини может адаптироваться, т. е. при длительном воздействии умеренно­го сигнала перестает на него реагировать и не посылает информацию в мозг (именно поэтому люди не чувствуют одежду, которую носят на своем теле).

Пути передачи соматосенсорной информации в мозг

Информация от соматосенсорных нейронов из кожи, мышц, внутренних органов направляется в центральную нервную систему двумя путями. Пер­вый называется *лемнисковым*. По нему передаются сигналы о тактильных воздействиях, угловых перемещениях суставов, т. е. информация, которая должна быть определена точно. По этому пути она передается достаточ­но быстро. Аксоны, образующие этот путь, в составе белого вещества спин­ного мозга поступают в ядра нижнего отдела продолговатого мозга.

Далее они переключаются в за­днем вентральном ядре таламуса — релейном ядре для соматической чувствительности. Отсюда аксоны проецируются в первичную сомато­сенсорную кору. С каж­дым следующим переключением рецептивные поля нейронов расши­ряются. Корковая часть этого пути характеризуется четкой топографи­ческой локализацией: каждая точка на поверхности кожи определенным образом представлена в коре.

Второй путь — *спиноталамический* — составлен аксонами болевых и температурных рецепторов и имеет переключение внутри спинного мозга. Оттуда волокна направляются в заднее вентральное ядро таламуса. По этому пути передается информация, не имеющая четкой локали­зации, и скорость ее передачи ниже, чем в лемнисковом пути. Как и зрительная кора, соматосенсорная кора состоит из колонок, ней­роны которых отвечают за какой-то один тип стимуляции определенного участка тела. Установлено, что первичная и вторичная соматосенсорная зоны коры подразделены как минимум на пять (а возможно, на десять) участков, представляющих карту человеческого тела. Внутри каждой такой карты нейроны отвечают за отдельную субмодальность соматосенсорных рецепторов. Первая соматосенсорная зона коры расположена в задней цент­ральной извилине. Размер ее зна­чительно больше, чем у второй. К этой зоне поступают афферентные импульсы от заднего вентрального ядра таламуса, доставляющие ин­формацию, полученную кожными, суставно-мышечными и висцераль­ными рецепторами противополож­ной стороны тела.

Площадь корковой проекции определяется количеством клеток коры, участвующих в переработке сигналов того или иного рецептор­ного поля. Чем больше количество клеток, тем более дифференцирова­на обработка. Корковые проекции рецепторов висцеральных аффе­рентных систем (пищеварительно­го тракта, выделительного аппара­та, сердечно-сосудистой системы) расположены в области представи­тельства кожных рецепторов соот­ветствующего участка. Вторая со­матосенсорная зона находится под роландовой бороздой и распростра­няется на верхний край Сильвиевой; афферентные импульсы в эту зону поступают из заднего вентрального ядра таламуса.

По-видимому, каждому анализатору, описанному в главах по воспри­ятию информации, соответствует теория многоступенчатой интеграции сигналов. Согласно этому представлению, объединение различных воз­действий происходит поэтапно, причем на каждой ступени синтеза участ­вуют и восприятие, и осознание. Интеграция же осуществляется не путем конвергенции информации в высшей точке, а благодаря наличию множест­ва прямых и обратных связей между специализированными зонами.