

БОЛЬШОЙ ПРАКТИКУМ «ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ, ПИЩЕВАРЕНИЯ, СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ, ВНД»

Лекция 1

Значение большого практикума и его структура. Подготовка к работе электрических приборов.

Физиология как учебная дисциплина:

а) основывается на изучении студентами морфологических дисциплин, медицинской биологии, медицинской и биологической физики, медицинской химии, биологической и биоорганической химии, и интегрируется с этими дисциплинами;

б) закладывает основы для изучения студентами патофизиологии и пропедевтики клинических дисциплин, предусматривает интеграцию преподавания с этими дисциплинами и формирует умение применять знания из физиологии в процессе последующей учебы, в профессиональной деятельности, развивая клиническое мышление;

в) закладывает основы здорового образа жизни и профилактики нарушения функций в процессе жизнедеятельности.

Организация учебного процесса по курсу нормальной физиологии осуществляется по кредитно-модульной системе в соответствии с требованиями Болонского процесса.

Программа дисциплины построена на двух итоговых модулях, в состав которых входят блоки тематических модулей. Объем учебной нагрузки студентов описан в кредитах ECTS - зачетных кредитах, которые засчитываются студентам при успешном усвоении соответствующего модуля (зачетного кредита).

Практические занятия по методике их организации являются лабораторными, поскольку предусматривают:

1) исследование студентами функций в экспериментах на животных, изолированных органах, клетках, моделях или на основании опытов, записанных в видеофильмах, учебных кинофильмах, представленных в компьютерных программах и других учебных технологиях;

2) исследование функций здорового человека;

3) решение ситуативных заданий (оценка показателей функций, параметров гомеостаза, механизмов регуляции и др.), которые имеют экспериментальное или клинически физиологичное направление;

4) творческие задания - составление ситуационных задач и блок-схем студентами.

На практических занятиях студенты в протоколы записывают ответы на ситуационные задачи, сами составляют собственные задачи, рисуют блок-схемы, описывают результаты проведенных исследований и делают выводы, с учетом цели исследования (название метода и ход работы описаны в практикуме).

Целью лабораторного практикума является формирование у студентов комплекса теоретических и практических навыков современной техники измерений, эксплуатации электроизмерительных приборов, усвоение студентами методов измерения, принципов работы и метрологических характеристик средств измерений при измерении.

Лабораторный практикум условно состоит из 2-х частей: 1) Знакомство студентов с принципами построения относительно простых и наиболее распространенных измерительных приборов и схем, областями их применения, методами измерения основных электротехнических и радиотехнических величин, а также расчетом погрешностей.

Особенностью 1-ой части лабораторного практикума является фронтальная технология выполнения работ (на занятии все бригады студентов выполняют одну и ту же работу, но с индивидуальным вариантом).

2) Знакомство студентов с принципами построения относительно сложных и

уникальных измерительных приборов, областями их применения, методами измерения и исследования наиболее распространенных параметров и характеристик, а также расчетом погрешностей.

Особенностью 2-ой части лабораторного практикума является цикловая технология выполнения работ (на занятии бригады студентов выполняют разные работы с индивидуальными вариантами, сдвигаясь на очередном занятии по циклу).

Лекция 2

Эволюция типов дыхания. Физиология дыхания. Понятие о легочной вместимости и объеме. Легочное дыхание. Внешнее дыхание.

Основная функция дыхательной системы — газообмен с внешней средой — непосредственно связана с метаболизмом и энергетикой организма. В процессе эволюции произошли такие изменения организации, которые оказывают глубокое влияние на организм в целом, повышая общую энергию жизнедеятельности и позволяя сделать новый шаг по пути морфологического и физиологического прогрессов.

У низших многоклеточных животных (*губки, кишечнополостные*) специальных органов дыхания нет, и газообмен происходит путем диффузии кислорода и углекислого газа (растворенных в воде) между отдельными клетками организма и внешней средой.

С развитием системы кожных покровов (*черви*) газообмен с внешней средой стал осуществляться главным образом через покровы (*кожное дыхание*).

У низших хордовых (бесчерепные) основную роль в процессах газообмена еще играет кожное дыхание: газообмен происходит путем диффузии кислорода и углекислого газа (в направлении среды с меньшим

парциальным давлением соответствующих газов) между снабжающими покровы кровеносными сосудами и внешней средой. **Но при этом у низших хордовых существует еще один важный орган газообмена — жаберные щели.** Одновременно проходящая сквозь жаберные щели вода обогащает кислородом кровь, текущую по многочисленным жаберным артериям, располагающимся в перегородках между жаберными щелями, а углекислый газ диффундирует из крови в воду.

Жабры представляют собою складки слизистой оболочки, которые свешиваются в просвет жаберных щелей и существенно увеличивают общую поверхность газообмена. Жабры получают кровь от приносящих жаберных артерий, которые в жабрах распадаются на капилляры. Наличие жаберной капиллярной сети — важнейший признак развития настоящего жаберного дыхания. Необходимость в жаберном насосе возникла при переходе предков позвоночных к активному образу жизни: от пассивного фильтрационного питания при относительно малой подвижности животных у морского дна — к активным поискам пищи.

Газообмен с внешней средой включает два самостоятельных процесса — снабжение организма кислородом и выведение углекислого газа. Но наиболее древним органом воздушного дыхания у позвоночных являются легкие. Вероятно, легкие имелись уже у древнейших костных рыб, что доказывается наличием у большинства современных видов, принадлежащих к различным группам костных рыб, либо собственно легких, **либо гомологичного им органа — плавательного пузыря.** Плавательный пузырь у большинства костистых рыб, входящих в состав подкласса лучеперых, утратил роль дыхательного органа и является гидростатическим аппаратом, регулирующим плавучесть рыбы. Однако у более примитивных лучеперых рыб (костные ганоиды, некоторые виды костистых) плавательный пузырь продолжает использоваться и как орган воздушного дыхания. **Настоящие легкие** имеются у двоякодышащих и многоперых рыб

(у большинства видов легкие парные, но у австралийского цератода — непарное). Легкие отличаются от плавательного пузыря сохранением относительно широкой связи с пищеварительным трактом через гортанную щель, открывающуюся снизу в самую заднюю часть глотки, и обильным кровоснабжением; **в стенках легких имеются многочисленные капилляры, служащие для газообмена между кровью и воздухом, заполняющим легкие.** Легочные капилляры получают кровь из легочных артерий, начинающихся от четвертой пары выносящих жаберных артерий; обогащенная в легких кислородом кровь по легочным венам возвращается в сердце (или в печеночную вену). Этот дополнительный легочный (или малый) круг кровообращения очень характерен для легких.

Эволюция органов дыхания наземных позвоночных

Освоение суши было связано с переходом к дыханию кислородом воздуха. Органы водного дыхания — жабры — у наземных позвоночных во взрослом состоянии, как правило, атрофированы. Однако низшие наземные позвоночные — земноводные — еще сохранили многие важные особенности дыхательной системы, характерные для их рыбообразных предков. (У обитающих в воде личинок современных земноводных имеются наружные жабры).

В морфологическом отношении легкие **амфибий устроены**, по существу, довольно сходно с легкими двоякодышащих рыб. Это парные **мешкообразные органы**, открывающиеся в общую гортанно-трахейную камеру. В свою очередь, гортанно-трахейная камера открывается гортанной щелью в задней части дна ротоглоточной полости. Внутренняя поверхность легких у некоторых видов земноводных почти гладкая, у других — ячеистая (имеются перегородки первого, второго и третьего порядка, выступающие от стенок легкого в его полость и существенно увеличивающие поверхность газообмена). В стенках легких, как и у

двоякодышащих рыб, имеются гладкие мышечные волокна. Для вентиляции дыхательной системы земноводные используют не ротовое отверстие, как рыбы, а короткие носовые ходы, открывающиеся наружными ноздрями во внешнюю среду, а внутренними ноздрями, или хоанами,— в передней части крыши ротовой полости. У большинства рыб имеются две пары наружных ноздрей, служащих для обмена воды в органе обоняния. У двоякодышащих и кистеперых рыб задняя пара этих отверстий переместилась в ротовую полость и стала хоанами, но носовые ходы у них используются также только для обслуживания органа обоняния. У земноводных эти ходы получают дополнительную функцию дыхательных каналов.

Необходимость обеспечения дыхательной функции кожи вызвала цепь морфофизиологических ограничений и запретов, в значительной мере определивших многие особенности организации и приспособительные возможности земноводных. Для обеспечения кожного дыхания кожа должна быть лишена защитных образований (типа чешуи и т. п.). Роль кожи в общем газообмене относительно выше у амфибий с длинным и узким телом (тритоны, саламандры, червяки), у которых работа нагнетательного насоса подъязычного аппарата для вентиляции длинных и узких легких особенно малоэффективна. У таких видов кожное дыхание значительно преобладает над легочным. Некоторые хвостатые амфибии вообще утратили легкие и полностью перешли на кожное дыхание (семейство безлегочных саламандр, обитающих главным образом в Америке). У бесхвостых амфибий преобладает легочное дыхание.

У рептилий, птиц и млекопитающих — механизмом дыхания стали изменения объема грудной части полости тела, где расположены легкие, посредством движений ребер, обусловленных сокращением мышц стенки тела. Этот способ вентиляции, обеспечивающий изменения объема самих легких и по принципу действия соответствующий всасывающему

(разрезающему) насосу, гораздо эффективнее, чем нагнетательный насос подъязычного аппарата. Общим для них всех явилось формирование грудной клетки — скелетного комплекса, включающего грудные позвонки, ребра (нередко разделенные на два подвижных отдела) и грудину. Сокращение разных групп мышц изменяет положение грудины и ребер, сжимая и расправляя грудную клетку.

Появилась возможность полностью разделить артериальную и венозную кровь в желудочке сердца, что открыло путь к развитию механизмов поддержания постоянной температуры тела, независимой от температуры внешней среды, достигнутой у птиц и млекопитающих. У змей, с их длинным и узким телом, сохранилось лишь одно (правое) легкое.

Вентиляция этого легкого при его значительной длине затруднена. Решилась эта проблема у змей путем развития так называемого воздушного мешка, представляющего собой тонкостенный пузыревидный орган, продолжающий легкое кзади. Стенки дыхательного мешка лишены респираторной ткани, и газообмен с кровью в этом органе не происходит. Благодаря наличию воздушного мешка в легком змеи нет застойного воздуха — он остается в воздушном мешке, смешиваясь со свежими порциями воздуха при каждом вдохе. А легкое, таким образом, является сквозным органом, через который воздух прокачивается при вдохе и выдохе в разных направлениях. В связи с тем, что змеи ползают, опираясь на концы своих ребер, обычный для амниот механизм движений грудной клетки у них не может функционировать. Изменения объема полости тела у змей происходят посредством движений средней части брюха, к которой прикрепляются специальные мышцы, начинающиеся от внутренней стороны ребер. Их сокращение несколько втягивает брюшную стенку тела внутрь.

Приспособленность к полету определила важнейшие особенности организации птиц, в частности особенности их дыхательной системы. Полет

требует значительного повышения уровня процессов метаболизма и, следовательно, интенсификации газообмена. Эта интенсификация была достигнута у птиц чрезвычайно высокой степенью дифференциации легких и дыхательных путей и формированием особого механизма вентиляции легких. При всей сложности и высоком совершенстве органов дыхания птиц вполне очевидно, что их организация сложилась как дальнейшее развитие тенденций дифференциации дыхательных путей и камерных легких, намеченных уже у пресмыкающихся.

Легкие млекопитающих, образованные совокупностью альвеол и ветвящихся бронхов, обычно не образуют компактных мешковидных органов, а разделены довольно глубокими вырезками на крупные доли (число которых различно у разных групп млекопитающих). Механизм вентиляции легких у млекопитающих в принципе сходен с таковым у других амниот. Это всасывающий (разрезающий) насос, работа которого основана на изменениях объема грудной полости. Последняя у млекопитающих обособлена от брюшной полости грудобрюшной преградой — диафрагмой.

Органы дыхания млекопитающих и птиц обеспечивают такую интенсивность газообмена, которая достаточна для достижения высокого уровня метаболизма, позволяющего возникновение теплокровности. При этом необходимо отметить, что в целом интенсивность газообмена в легких птиц выше, чем таковая в легких млекопитающих. Это обеспечивается высокой эффективностью механизма вентиляции легких у птиц и огромной поверхностью газообмена; при сравнении животных с одинаковой массой тела оказывается, что поверхность дыхательных капилляров птицы примерно в 10 раз больше, чем поверхность легочных альвеол млекопитающего. Эволюционные преобразования органов дыхательной системы часто выступают как ароморфозы. В эволюции наземных позвоночных несомненными ароморфозами были:

- развитие всасывающего дыхательного насоса грудной клетки у древнейших амниот — предков современных пресмыкающихся, птиц и млекопитающих;

- дифференциация структуры легких и дыхательных путей в филогенетических стволах птиц и млекопитающих.

Физиология дыхания человека: процессы и параметры газообмена

Атмосфера Земли состоит на 99,9% из воздуха, водяного пара, природных (действие вулканов) и промышленных газов, твердых частиц. В результате природных факторов Земли и процессов жизнедеятельности человека, состав атмосферы в том или ином регионе планеты может подвергаться незначительным изменениям. Одной из главных составных частей атмосферы является воздух. Воздух представляет собой смесь газов, основными компонентами которого являются: Азот (N₂) – 78%; Кислород (O₂) – 21%; Углекислый газ (CO₂) – 0,03%; Инертные газы и другие вещества – до 1 %. В воздухе также присутствуют в незначительном количестве водород, оксид азота, озон, сероводород, водяной пар, инертные газы: аргон, неон, гелий, криптон, ксенон, радон, а также пыль и микроорганизмы.

Общая информация

Поступление в организм кислорода и удаление углекислого газа обеспечивает дыхательная система человека.

Транспорт газов и других необходимых организму веществ обеспечивается с помощью кровеносной системы.

Обмен O₂ и CO₂ между организмом и окружающей средой осуществляется благодаря ряду последовательных процессов:

Легочная вентиляция – обмен газами между окружающей средой и легкими.

Легочное дыхание – обмен газами между альвеолами легких и кровью.

Внутреннее (тканевое) дыхание – обмен газами между кровью и тканями тела.

Дыхательная система – совокупность органов и тканей, обеспечивающих легочную вентиляцию и легочное дыхание. Дыхательная система состоит из воздухоносных путей и собственно легких.

Воздухоносные пути включают в себя:

Дыхательная система человека

Воздух вдыхает человек, он попадает в нос и носовую полость. В носовой полости находятся обонятельные рецепторы, с помощью которых мы различаем запахи. Также в носовой полости есть волосы, предназначенные для задержки частиц пыли, поступающего вместе с воздухом из атмосферы.

Воздух, проходя через нос и носовую полость попадает в носоглотку. Носоглотка покрыта слизистой оболочкой, обогащенной кровеносными сосудами, благодаря чему осуществляется нагрев и увлажнение воздуха.

Трахея начинается у нижнего конца гортани и спускается в грудную полость где делится на левую и правую бронхи. Входя в легкие бронхи постепенно делятся на все более мелкие трубки – бронхиолы, маленькие из которых и является последним элементом воздухоносных путей.

Наименьший структурный элемент легкого – долька, которая состоит из конечной бронхиолы и альвеолярного мешочка. Стенки легочной бронхиолы и альвеолярного мешочка образуют альвеолы.

Легкие (легочные дольки) состоят: конечные бронхиолы; альвеолярные мешочки; легочные артерии; капилляры; вены легочного круга кровообращения.

Строение бронх человека

Воздух, проходя через бронхи и бронхиолы, заполняет большое количество альвеол – легочных пузырьков, в которых осуществляется газообмен между кровью и альвеолярным воздухом. Стенки альвеол состоят

из тонкой пленки, которая вмещает большое количество эластичных волокон.

С помощью которых альвеолярные стенки могут расширяться, тем самым увеличивая объем альвеол. Диаметр каждой альвеолы составляет около 0,2 мм. А площадь ее поверхности около 0,125 м². В легких взрослого человека около 700 млн. альвеол. То есть, общая площадь их поверхности составляет около 90 м².

Таким образом, дыхательная поверхность в 60-70 раз превышает поверхность кожного покрова человека. При глубоком вдохе альвеолы растягиваются, и дыхательная поверхность достигает 250 м², превышая поверхность тела более чем в 125 раз.

Процесс газообмена при дыхании

Сущность процесса газообмена заключается в переходе кислорода из альвеолярного воздуха в венозную кровь, которая циркулирует по легочных капиллярах (поглощение кислорода), и в переходе углекислого газа из венозной крови в альвеолярный воздух (выделение углекислого газа).

Этот обмен проходит через тонкие стенки легочных капилляров по законам диффузии, вследствие разности парциальных давлений газов в альвеолах и крови.

Обогащенная кислородом кровь из легких разносится по всей кровеносной системе, отдавая для обогащения тканям кислород и забирая от них углекислый газ. Кислород, поступающий в кровь, доставляется во все клетки организма. В клетках происходят важные для жизни окислительные процессы. Отдавая кислород клеткам, кровь захватывает углекислоту и доставляет их в альвеолы. Этот процесс и является внутренним, или тканевым дыханием.

Основные параметры процесса дыхания

Основными параметрами, характеризующими процесс дыхания человека являются:

жизненная емкость легких;
мертвое пространство органов дыхания;
частота дыхания;
легочная вентиляция;
доза потребления кислорода.

Жизненная емкость легких – это максимальное количество воздуха (л), которую может вдохнуть человек после максимально глубокого выдоха. Этот показатель измеряется прибором, который называется спирометр. Нормальная жизненная емкость легких взрослого человека – примерно 3,5 л. У тренированного человека занимающегося спортом, жизненная емкость легких составляет 4,7-5 л.

Общий объем легких человека состоит из жизненной емкости и остаточного объема. Остаточный объем, это количество воздуха, который всегда остается в легких человека после максимального выдоха. Этот объем составляет 1,5 л и его человек никогда не может удалить из органов дыхания.

Распределение воздуха в легких человека

После спокойного вдоха в легких человека находится 3,5 л воздуха, а после спокойного выдоха остается только 3 л воздуха. Таким образом, при дыхании в спокойном состоянии человек использует при каждом вдохе только 0,5 л воздуха, называется дыхательным.

После спокойного вдоха, при желании, человек может продлить вдох и дополнительно вдохнуть еще 1,5 л воздуха. Этот воздух называется дополнительным. После спокойного выдоха человек также может дополнительно выдохнуть из легких еще 1,5 л воздуха. Этот воздух называется запасным или резервным.

Таким образом, жизненная емкость легких состоит из суммы дыхательного, дополнительного и запасного объемов воздуха.

При конструировании изолирующих аппаратов с замкнутым циклом дыхания, в которых используются емкости для приготовления и хранения дыхательной смеси (дыхательные мешки), необходимо учитывать, что их объем должен быть не менее максимальной жизненной емкости легких человека. Поэтому в современных изолирующих аппаратах используются дыхательные мешки, которые имеют объем 4,5-5 л, из расчета, что в них могут работать хорошо физически развитые люди.

Во время выдоха не весь выдыхаемый воздух выходит из организма человека в окружающую среду. Часть воздуха остается в носовой полости, гортани, трахее и бронхах. Эта часть воздуха не участвует и в процессе газообмена и пространство которое она занимает, называется мертвым пространством.

Воздух, находящийся в мертвом пространстве, содержит малую концентрацию кислорода и насыщенный углекислым газом. При вдохе, воздух мертвого пространства, вместе с воздухом вдыхаемого, попадает в легкие человека, вредно влияет на процесс дыхания. Поэтому мертвое пространство еще иногда называют вредным пространством. Объем мертвого пространства у взрослого человека составляет примерно 140 мл.

Каждый изолирующий аппарат также имеет свое мертвое пространство которое в общем прилагается к мертвому пространству органов дыхания человека. Мертвое пространство изолирующих аппаратов содержат маска и дыхательные шланги. Пространство между маской и лицом газодымозащитника (органов дыхания) называется подмасочным пространством, оно также является мертвым пространством.

Легочная вентиляция (л/мин.) – количество воздуха, вдыхаемого человеком за одну минуту.

Частота дыхания – это количество циклов (вдох-выдох), происходящих за одну минуту. Частота дыхания является не постоянной величиной и зависит от многих факторов.

Частота дыхания в зависимости от возраста человека

В зависимости от возраста человека, частота дыхания меняется и составляет:

у только что родившихся – 60 вдохов / мин;

у годовалого младенца – 50 вдохов / мин;

у пятилетних детей – 25 вдохов / мин;

у 15-летних подростков – 12-18 вдохов / мин.

С возрастом человека, частота дыхания значительно не изменяется. Однако следует отметить, что у физически хорошо развитого человека частота дыхания уменьшается до 6-8 вдохов/мин.

При выполнении работы с физической нагрузкой, ускоряются физико-химические процессы в организме человека и возрастает потребность в большем количестве кислорода. Согласно этому, увеличивается частота дыхания, при значительной нагрузке может достигать 40 вдохов в минуту.

Однако следует помнить, что полностью используется жизненный объем легких только при частоте дыхания 15-20 вдохов/мин. При увеличении частоты дыхания возможность использования полной емкости легких уменьшается. Дыхание становится поверхностным.

При частоте дыхания 30 вдохов / мин., Емкость легких используется только на 2/3, а при 60 вдохов/мин. всего лишь на 1/4. Количество кислорода, поглощаемого человеком из воздуха при дыхании в единицу времени, называется дозой потребления кислорода. Доза потребления кислорода человеком, величина не постоянная и зависит от частоты дыхания и легочной вентиляции.

При увеличении физической нагрузки на организм человека, увеличивается частота дыхания и легочная вентиляция. Соответственно, растет доза потребления кислорода и увеличивается концентрация углекислого газа в выдыхаемом воздухе. Интересным свойством организма

является то, что при вдыхании воздуха через нос в организм попадает на 25% больше кислорода, чем при вдыхании через рот.

Лабораторная работа 1.

«Функциональные дыхательные пробы с максимальной задержкой дыхания до и после»

Цель: установить влияние задержки дыхания на частоту дыхания.

Оборудование: секундомер (часы с секундной стрелкой).

Ход работы:

1. Определите время задержки дыхания на вдохе в положении сидя. Испытуемый в течение 3–4 мин в положении сидя спокойно дышит, а затем по команде после обычного выдоха делает глубокий вдох и задерживает дыхание сколько может, зажав при этом нос. Экспериментатор, пользуясь секундомером, определяет время от момента задержки дыхания до момента его возобновления. Результат фиксируется.
2. Прделайте 20 приседаний за 30 с и вновь определите время задержки дыхания на вдохе.
3. Отдохните ровно 1 мин и повторите п.1.

Оценка результатов: Оцените результаты с помощью таблицы, сделайте выводы о своем состоянии здоровья.

Состояние здоровья	1-й этап работы	2-й этап работы	3-й этап работы
Здоров, тренирован	50-60 сек	Более 50% 1-го этапа	Более 100% 1-го этапа
Здоров, нетренирован	45 -50 сек	30 – 50% 1-го этапа	70 – 100% 1-го этапа

Скрытая кровообращения	недостаточность	30 -45 сек	Менее 30% 1-го этапа	Менее 70 % 1-го этапа
---------------------------	-----------------	------------	-------------------------	--------------------------

Ответьте на вопросы:

1. Почему увеличивается количество вдохов после физической нагрузки?
2. Назовите преимущества человека тренированного.
- 3.* Никотин из сигарет, попадая в ток крови, сужает сосуды. Как это отражается на частоте дыхания?

Лабораторная работа 2.

«Измерение жизненной емкости легких»

Цель: научиться измерять жизненную емкость легких.

Оборудование: воздушный шар, линейка.

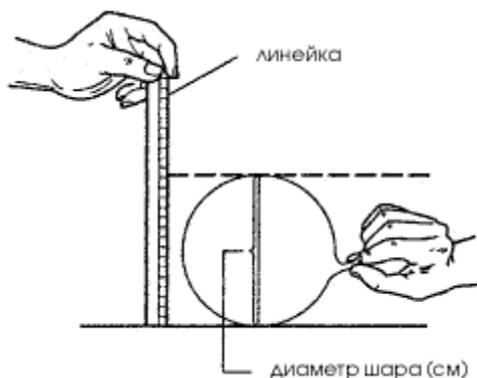
Ход работы:

I. Измерение дыхательного объема

1. После спокойного вдоха, выдохните воздух в воздушный шар.

Примечание: не выдыхайте с силой.

2. Сразу же закрутите отверстие в воздушном шаре, чтобы не выходил воздух. Положите шар на плоскую поверхность, например стол, приложите к нему линейку и измерит диаметр шара, как это показано на рис. 8. Данные внесите в табл. 1.



3. Сдуйте воздушный шар и повторите то же самое еще два раза. Выведите среднее и данные внесите в таблицу.

Таблица 1.

Проба	Диаметр воздушного шара (см) при измерении (Дыхательный объем)
1	
2	
3	
Среднее	

II. Измерение жизненной емкости.

1. После спокойного дыхания, вдохните так глубоко, как только можете, и затем сделайте глубокий, насколько это возможно, выдох в воздушный шар.

2. Сразу же закрутите отверстие воздушного шара. Измерьте диаметр шара, данные внесите в табл. 2.

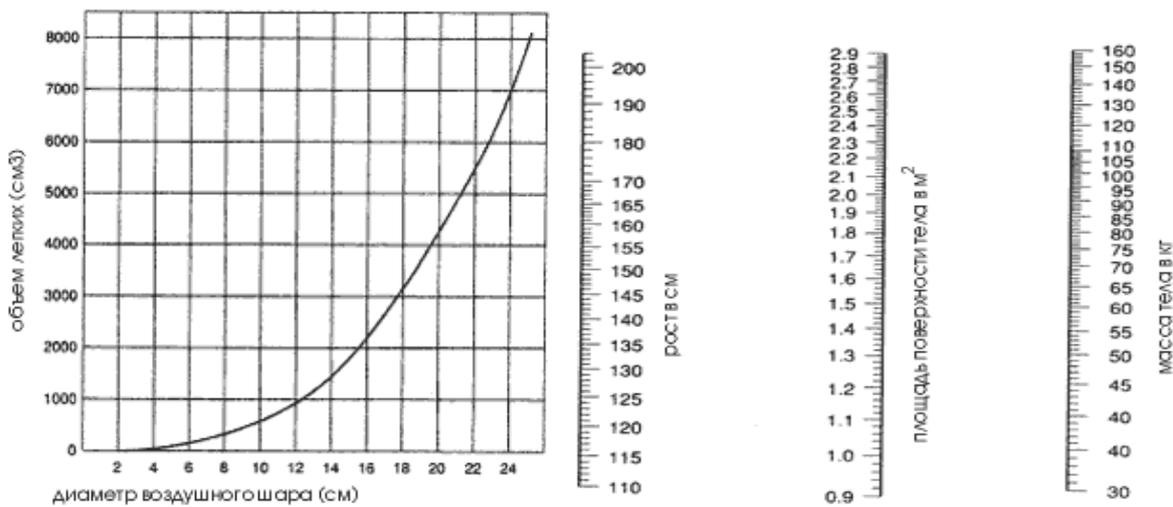
3. Сдуйте воздушный шар и повторите то же самое еще два раза. Выведите среднее и данные внесите в табл. 2.

Таблица 2.

Проба	Объем выдыхаемого воздуха (см ³)	Жизненная емкость легких (см ³)
1		
2		
3		
Среднее		

4. Используя график 1, переведите полученные значения диаметра воздушного шара в объем легких (см³). Данные внесите в табл. 2.

График 1. График 2



III. Вычисление жизненной емкости

1. Исследования показывают, что объем легких пропорционален площади поверхности тела человека. Для того, чтобы найти площадь поверхности тела, необходимо знать свой вес в килограммах и рост в сантиметрах. Эти данные внесите в табл. 3.

2. Используя график 2, определите площадь поверхности вашего тела. Для этого найдите ваш рост в см на левой шкале, отметьте точкой. Найдите на правой шкале ваш вес и тоже отметьте точкой. Проведите, используя линейку, прямую линию между двумя точками. Место пересечения линий со средней шкалой и будет площадью поверхности вашего тела в м².. Данные внесите в табл. 3.

3. Для вычисления жизненной емкости ваших легких умножьте площадь поверхности вашего тела на коэффициент жизненной емкости, который равен 2000 мл/м² для женщин и 2500 см³/м² у мужчин. Внесите данные жизненной емкости ваших легких в табл. 3.

Таблица 3.

Параметры	Значения
Рост (см)	
Масса (кг)	
Площадь поверхности (м²)	

Выводы

1. Для чего важно знать объем выдыхаемого воздуха и жизненную емкость легких?
2. Даже когда вы делаете глубокий выдох, какое-то количество воздуха остается в легких. Какое это имеет значение?
- 3*. Как вы думаете, влияет ли курение на жизненную емкость легких? Как?

Лекция 3

Основные принципы обмена газов в легких и тканях. Центр дыхания. Новейшее понятие о механизмах дыхания и ритмических движениях легких и дыхательного центра.

Обмен газов в лёгких и тканях происходит в результате **диффузии**.

В альвеолярном воздухе содержание **кислорода** всегда выше, чем в венозной крови, движущейся по лёгочным капиллярам. Поэтому кислород перемещается из альвеол в кровь, превращая её в артериальную. В крови кислород соединяется с гемоглобином и транспортируется к тканям.

В тканях кислород из капилляров большого круга кровообращения диффундирует в тканевую жидкость, а из неё — в клетки, где используется для окисления органических веществ.

Углекислый газ проходит обратный путь: он поступает из тканей в кровь, растворяется в ней или связывается с гемоглобином. По кровеносным сосудам углекислый газ переносится к лёгким, где переходит в альвеолы и выводится с выдыхаемым воздухом наружу.

В результате количество кислорода в выдыхаемом воздухе уменьшается от 21 % до 16 %, а содержание углекислого газа увеличивается от 0,03 % до 4 %.

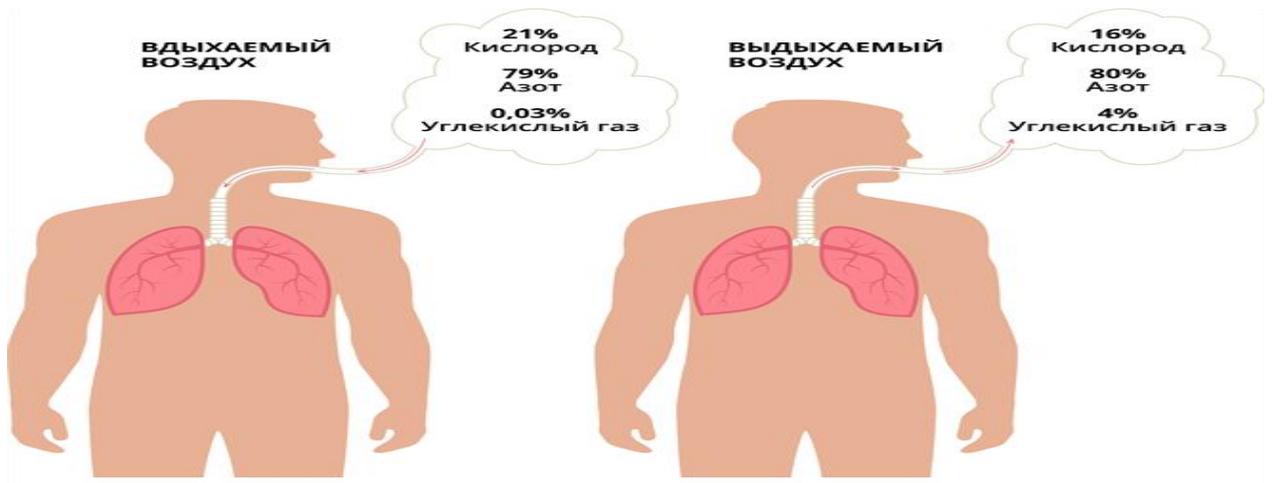


Рис. 1. Состав выдыхаемого и выдыхаемого воздуха

Регуляция дыхания

Обрати внимание!

Дыхание регулируется **нервным** и **гуморальным** путём.

Нервная **регуляция** **дыхательных** **движений** осуществляется **дыхательным центром**, который расположен в **продолговатом мозге**. Возникающие в дыхательном центре импульсы обеспечивают чередование вдоха и выдоха. В зависимости от состояния организма дыхательный центр может изменять глубину и частоту

дыхания.

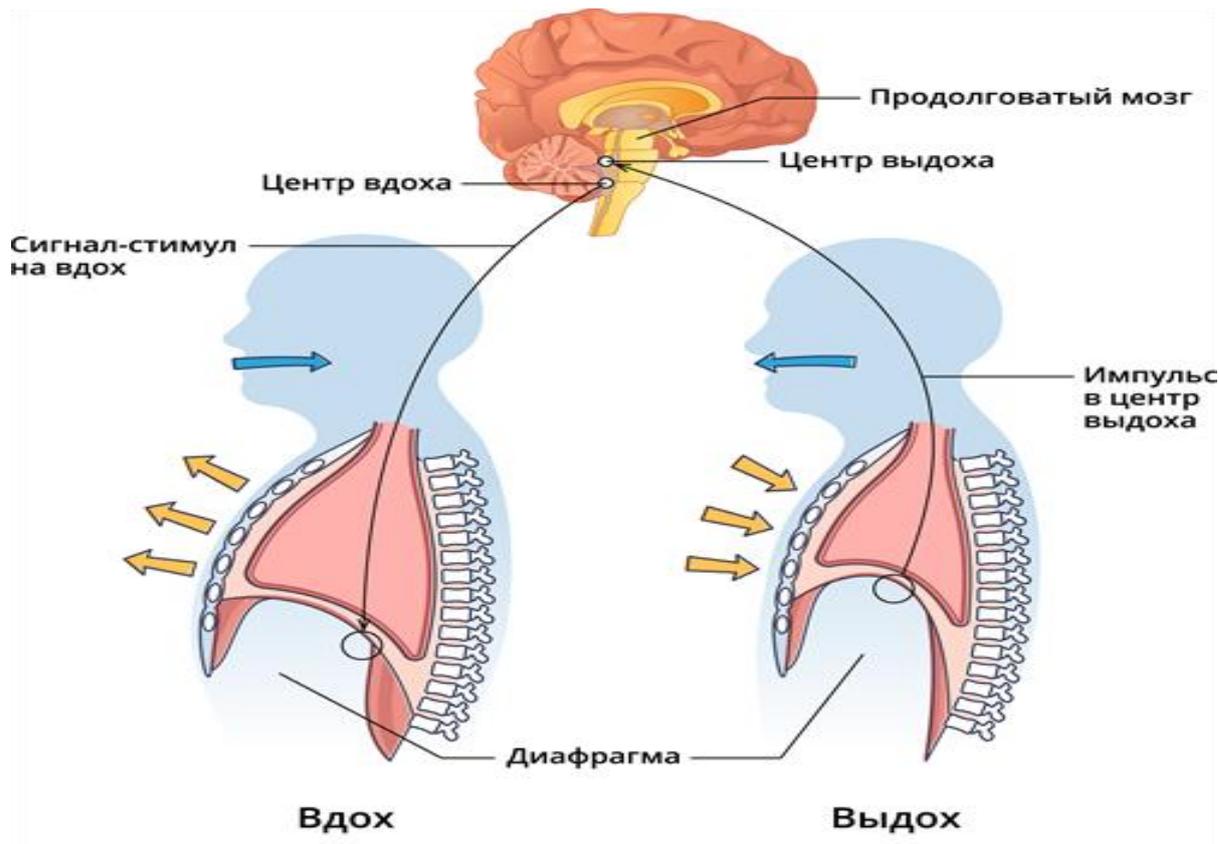


Рис. 2. Регуляция дыхания

Продолговатый мозг обеспечивает также защитные дыхательные рефлексы — **чихание** и **кашель** — которые представляют собой резкие выдохи через рот или нос при попадании в них раздражающих частиц.

Дыхательный центр контролируется корой больших полушарий, что позволяет произвольно замедлять или ускорять дыхание.

Гуморальная регуляция связана с изменением содержания в крови углекислого газа. При его повышенной концентрации вентиляция лёгких усиливается, при пониженной — замедляется.

Гуморальный и нервный способы регуляции связаны между собой, так как дыхательный центр реагирует на содержание углекислого газа в омывающей его крови.

Лекция 4

**Рефлекторная регуляция дыхания. Регуляция внешнего дыхания.
Состав вдыхаемого и выдыхаемого альвеолярного воздуха. Дыхание во
время низкого и высокого атмосферного давления.**

В узком смысле дыхательный центр – совокупность взаимно связанных нейронов продолговатого мозга и варолиевого моста, обеспечивающих только периодичность дыхания(вдох- выдох). При повреждении этих клеток дыхание прекращается.

В широком смысле: дыхательный центр – сложное структурно-функциональное объединение нервных клеток, расположенных на различных уровнях ЦНС от спинного мозга(имеется в виду нейроны д ы х а т е л ь н ы х м ы ш ц) д о к о р ы и обеспечивающих регуляцию внешнего дыхания, газообмен и транспорт газов в соответствии с потребностями организма в изменяющихся условиях внешней среды.

Дыхательные нейроны в зависимости от соотношения активности с фазами вдоха и выдоха, а также по характеру разряда и времени активности выделяют:

- 1) “ранние” инспираторные нейроны – разряжаются с максимальной частотой в начале вдоха (расположены в вентролатеральной группе);
- 2) “полные” инспираторные нейроны, импульсная активность постоянна или постепенно угасает в течение вдоха (расположены в дорсомедиальной и вентролатеральной группах);
- 3) “поздние” инспираторные нейроны – эфферентные нейроны центра, иннервирующие мотонейроны мышц вдоха и активные в конце вдоха (расположены в дорсомедиальной и вентролатеральной группах);
- 4) постинспираторные нейроны – максимально активны в начале выдоха, (расположены в ростральной вентролатеральной группе);

5) экспираторные нейроны – эфферентные нейроны центра, иннервирующие мотонейроны мышц выдоха и активные при усиленном выдохе (расположены в каудальной вентролатеральной группе);

6) преинспираторные нейроны – интернейроны, блокирующие возбуждение экспираторных нейронов, разряжаются с максимальной частотой в самом конце выдоха. Центральный паттерн дыхания имеет 3 фазы:

- Инспираторная фаза обусловлена последовательной активацией ранних, полных и поздних инспираторных нейронов, что сопровождается линейным нарастанием их суммарной активности. Уменьшение их активности (смена вдоха на выдох), как полагают, связано с активацией особых тормозных нейронов, возбуждение которых осуществляется от нейронов пневмотаксического центра моста и от рецепторов растяжения легких.

- Постинспираторная фаза пассивная экспирация обусловлена особыми постинспираторными нейронами, которые тормозят как инспираторные, так и экспираторные нейроны. Эти нейроны, вероятно, обеспечивают интервал времени, необходимый для выведения воздуха из легких за счет их эластической тяги;

- Экспираторная фаза при активной экспирации обусловлена активацией экспираторных нейронов, иннервирующих мотонейроны мышц выдоха соответствует второй половине выдоха. В конце выдоха происходит возбуждение преинспираторных нейронов, которые тормозят импульсацию экспираторных нейронов (прекращают выдох).

Дорсальная дыхательная группа (ДДГ) нейронов продолговатого мозга включает в себя симметричные области в дорсальной части продолговатого мозга, расположенные вентролатеральнее ядер одиночного пучка. Дыхательные нейроны этой группы относятся практически к инспираторному типу нейронов (только 5% экспираторных нейронов) и представлены поздним и полными инспираторными нейронами ДДГ

получает сенсорную информацию от периферии по языкоглоточному и блуждающему нерву. Эфферентно ДДГ связаны с дыхательными нейронами спинного мозга.

Вентральная дыхательная группа нейронов (ВДГ) расположена в вентральной части продолговатого мозга латеральнее обоюдного ядра блуждающего нерва. ВДГ подразделяется на роstralную и каудальную части.

Роstralная состоит из ранних, полных, поздних инспираторных нейронов и постинспираторных. Ранние инспираторные и постинспираторные нейроны ВДГ называются проприобульбарными, т.к. они не направляют свои аксоны за пределы ДЦ и контактируют только с другими типами нейронов.

Часть полных и поздних инспираторных нейронов направляют свои аксоны к дыхательным мотонейронам спинного мозга. (Участие при спокойном дыхании).

Каудальная часть ВДГ состоит только из экспираторных нейронов (40%-иннервирует межреберные мышцы, 60% мышцы брюшной стенки) (Участие в форсированном выдохе или затруднённом дыхании). Выше роstralной группы нейронов расположен Комплекс БЕТЦИНГЕРА - экспираторные нейроны, которые связаны только с другими нейронами дыхательного центра - синхронизируют левую и правую половины ДЦ.

Нейроны варолиева моста

Нейроны пневмотаксического центра реципрокно связаны с нейронами ДДГ и выключают фазу вдоха (уменьшают период активности инспираторных нейронов и вызывают выдох, т.е. увеличивают ЧД). На уровне нижней трети моста имеется область, называемая апнейстический центр - оказывает постоянную стимуляцию инспираторных нейронов, способствует вдоху и пролонгирует его. В обычных условиях его тормозит пневмотаксический центр. При отделении от пневмотаксического центра

и/или от тормозных волокон блуждающего нерва происходит остановка дыхания на вдохе (апнейзис).

Дыхательный центр образован ядрами продолговатого мозга и моста. в В нем происходит генерация дыхательного ритма, обеспечивающего координированную работу дыхательных мышц. в Разрушение этих ядер (Флуранс) неизбежно ведет к необратимому прекращению дыхания.

Гипоталамус • Осуществляет связь дыхания с обменом веществ и терморегуляцией в организме. • Регулирует дыхание для обеспечения поведенческих актов, направленных на удовлетворение биологических потребностей (агрессивно-оборонительной, пищевой, половой и др.).

Лимбическая система • Осуществляет связь дыхания с вегетативной регуляцией внутренних органов и эмоциями.

Кора больших полушарий • По пирамидным путям, минуя дыхательный центр, оказывает влияние непосредственно на спинальные моторные центры дыхательных мышц (поэтому при некоторых поражениях пирамидных путей произвольное дыхание сохранено, а устная речь, произвольный кашель нарушены). • Осуществляет условно-рефлекторную и произвольную регуляцию дыхания. • Регулирует дыхание для обеспечения социальных форм поведения. • Регулирует дыхание при образовании речи.

Спонтанная активность нейронов дыхательного центра начинает появляться к концу периода внутриутробного развития. Этот же механизм поддерживает вентиляцию легких у новорожденных в первые дни после рождения.

Патологические типы дыхания

1. Чейн-Стокса. При гипоксии, во сне, при отравлениях, при нарушении функции почек. Нарастание вентиляции легких, далее остановка дыхания. Снова дыхание.

2. Биота. При непосредственно пораженном ДЦ, при повреждении головного мозга, повышении внутричерепного давления. Характеризуется чередованием равномерных ритмических дыхательных движений и длительных (до полуминуты и более) пауз.

3. Куссмауля. При снижении рН крови. Дыхание глубокое, редкое, шумное.

4. Гаспинг проявляется судорожными вдохами-выдохами. Оно возникает при резкой гипоксии мозга или в период агонии.

5. Атактическое дыхание, т.е. неравномерное хаотическое, нерегулярное дыхание. Наблюдается при сохранении дыхательных нейронов продолговатого мозга, но при нарушении связи с дыхательными нейронами варолиева моста.

6. Апнейстическое дыхание : длительный вдох, короткий выдох и снова – длительный вдох.

РЕФЛЕКТОРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ • механорецепторы легких • ирритантные рецепторы • рецепторы верхних дыхательных путей • J-рецепторы • проприорецепторы дыхательных мышц • барорецепторы аорты и каротидного синус. Рецепторы растяжения легких Формируют Рефлекс Геринга — Брейера • Расположены в гладких мышцах трахеи и бронхах – они реагируют на увеличение объема легких при вдохе (адекватным раздражителем для них является растяжение мышечных волокон во время вдоха); • Механорецепторы легких регулируют частоту и глубину дыхания • Медленно адаптируются. • с ДЦ связаны миелинизированными волокнами п. Vagus (40м/с) Классификация механорецепторов легких • Статические частота импульсов от этих рецепторов линейно зависит от объема легких • Динамические скорость возбуждения зависит от скорости расправления лёгких. • Низкопороговые (вдох, выдох) • Высокопороговые (вдох) Механорецепторы с различным порогом раздражения • С высоким порогом генерируют импульсы только при

вдохах, когда объем легких увеличивается сверх функциональной остаточной ёмкости. Низкопороговые остаются активными и во время пассивного выдоха. • Если достигнутый объем легких длительно удерживается на постоянном уровне, то активность рецепторов растяжения мало изменяется — обладают медленной адаптацией. Ирритантные рецепторы располагаются в эпителии и субэпителиальном слое воздухоносных путей. Особенно их много в области корней легких. Они обладают свойствами как механо- так и хеморецепторов • механо - Ирритантные рецепторы возбуждаются при очень сильном уменьшении объема легких. Импульсы в афферентных волокнах возникают пачками только в течение короткого времени во время изменения объема легких. Ирритантные механорецепторы принимают участие в возникновении своеобразного рефлекса (парадоксальный рефлекс Хеда), так называемого рефлекса "вздоха". В состоянии покоя человек примерно 3 раза в час глубоко вздыхает. **Вздох возникает в результате нарушения равномерности вентиляции легких и их растяжимости. Это приводит к раздражению ирритантных рецепторов и на один из очередных вдохов наслаивается "вздох", что приводит к расправлению легких и восстановлению равномерности их вентиляции.** В качестве раздражителей ирритантных хеморецепторов могут быть: • пылевые частицы; • слизь; • пары едких веществ (табачный дым, аммиак и др.); • биологически активные вещества, образующиеся в стенках воздухоносных путей (гистамин). Раздражение может сопровождаться: • возникновением кашля; • неприятным ощущением типа жжения или першения; • усилением инспираторной активности; • укорочению фазы выдоха; • увеличению частоты дыхания; • рефлекторной бронхоконстрикции.

Кашлевой рефлекс вызывается раздражением ирритантных рецепторов глотки и нижележащих дыхательных путей, особенно области бифуркации трахеи характеризуется серией выдыхательных движений, на фоне суженной голосовой щели, после вдоха; затем голосовые связки раскрываются и

воздушная струя с большой скоростью проходит через дыхательные пути и открытый рот; его цель – удаление раздражающего агента из дыхательных путей; расположены в носу, гортани, носоглотке, ротовой части глотки до голосовых связок. Реагируют как на механические, так и на химические стимулы вызывая кашель (при раздражении ротовой части глотки до голосовых связок), чихание и бронхоспазм.

Раздражителями могут быть также температура, влажность воздуха и перепады давления в дыхательных путях. Возбуждение передают по тройничному (V), обонятельному (I), языкоглоточному (IX), блуждающему (X) нервам. При раздражении рецепторов верхних дыхательных путей возникает ряд защитных рефлексов:

Рефлекс ныряльщика вызывается попаданием жидкости в носовые ходы и проявляется остановкой дыхания апноэ, препятствуя прохождению жидкости в ниже лежащие дыхательные пути.

Рефлекс чихания возникает при раздражении рецепторов слизистой носа в виде выдоха на фоне раскрытой голосовой щели; обеспечивает удаление из верхних дыхательных путей пыли, слизи и других раздражающих агентов, форсированный выдох осуществляется преимущественно через носоглотку, после короткого глубокого вдоха; одновременно усиливается слёзообразование и слезная жидкость по слезно-носовому каналу поступает в полость носа и увлажняет ее стенки. Все это способствует очищению носоглотки и носовых ходов.

Рефлекс Кречмера резкий спазм голосовой щели и прекращение дыхания при вдыхании паров раздражающих веществ. Проводниками сигнала являются обонятельный, тройничный и языкоглоточный нервы. Юкстаальвеолярные рецепторы (J-рецепторы)

Лёгочные J - рецепторы расположены в интерстиции альвеол в месте контакта их с капиллярами. Связаны с ДЦ тонкими немиелинизированными

C-волокнунами, реагируют на токсические вещества, интерстициальный отёк, давление жидкости в межклеточном пространстве легких

Наблюдается бронхоспазм и вагусные влияния на сердечно-сосудистую систему: снижение АД и брадикардия.

Возбуждение от рецепторов передается по волокнам блуждающего нерва, вызывает задержку дыхания, отдышку и брадипноэ с последующим развитием частого поверхностного дыхания.

- Пневмония
- Отек легких
- Эмболия мелких сосудов легких, застой крови в малом круге

Проприорецепторы дыхательных мышц

• Проприорецепторы (в том числе мышечные веретена) Участвуют в компенсации дыхательных нагрузок:

• Локализуются в дыхательной мускулатуре, преимущественно в межреберных мышцах;

• Усиливают сокращение дыхательной мускулатуры при увеличении сопротивления дыханию, ослабляют — при уменьшении сопротивления дыханию. Координация дыхания и кровообращения Барорецепторные зоны сосудов — дуги аорты, каротидного синуса. Повышение сосудистого тонуса и усиление сердечной деятельности, соответственно, сопровождаются усилением дыхательной функции. Например, при физической или эмоциональной нагрузке у человека обычно имеет место согласованное повышение минутного объема крови в большом и малом круге, артериального давления и легочной вентиляции. Однако, резкое повышение артериального давления вызывает возбуждение синокаротидных и аортальных барорецепторов, которое приводит к рефлекторному торможению дыхания. Понижение артериального давления, например, при кровопотере, приводит к увеличению легочной вентиляции, что вызвано, с одной стороны, снижением активности сосудистых барорецепторов, с другой

— возбуждением артериальных хеморецепторов в результате местной гипоксии, вызванной уменьшением в них кровотока. Учащение дыхания возникает при повышении давления крови в малом круге кровообращения и при растяжении левого предсердия.

Неспецифические факторы возбуждают дыхательный центр

- Сильные холодовые или тепловые воздействия на кожу
- Физическая нагрузка
- Повышение Артериального давления
- Гормоны - катехоламин ы и прогестерон
- Восходящая (в сторону коры) и нисходящая импульсация за счет структур центров продолговатого мозга
- Боль
- Энкефалины, эндорфины снижают частоту дыхания.

Первый вдох новорожденного • Стимулятором вдоха являются гуморальные факторы: • Пережатие пуповины • Увеличение $p\text{CO}_2$ - гиперкапния; • Снижение $p\text{H}$ - ацидоз; • Недостаток кислорода в крови - гипоксемия

Дыхание при мышечной работе. При быстрой ходьбе - до 2,5 л воздуха, при тяжелой физической работе до 4 л в 1 минуту. Одновременно повышается образование CO_2 и кислых продуктов. Вентиляция легких повышается пропорционально затратам энергии (может достигать 120-150 л в минуту). Продолжительная работа обеспечивается энергией и O_2 в аэробных условиях (аэробная производительность). Это примерно 2-3 л/минуту. Для увеличения потребления O_2 в мышечной системе необходимо время, поэтому при физической работе в организме формируется кислородный долг. Мерой кислородного долга является количество молочной кислоты, накапливающейся в организме, и степень ацидоза, вызываемого ею. В этой фазе включаются хеморецепторы. Возрастание образования CO_2 работающими мышцами при повышении вентиляции

легких обеспечивает содержание CO_2 в крови без изменений. Раздражение хеморецепторов усиливается действием молочной кислоты, снижающей рН крови. Значение имеет и повышение температуры тела. Она через гипоталамус увеличивает частоту дыхания. Затем усиленная вентиляция легких приводит к удалению избытка CO_2 и повышению рН - устанавливается равновесие между приходом и расходом O_2 (второе дыхание у спортсменов). Происходит постепенное погашение кислородного долга, т. е. разности между общим количеством O_2 , требуемым для покрытия энергозатрат (кислородного запроса) и того его количества, которое фактически было потреблено за время работы. Дыхание при пониженном атмосферном давлении. наблюдается у альпинистов, при разгерметизировании кабины пилота, у парашютистов. Следствием является гипоксия в результате понижения pO_2 .

Виды гипоксии:

Дыхательная - пониженное содержание O_2 во вдыхаемом воздухе (поражение легочной ткани при пневмонии, расстройство регуляции дыхания).

Циркуляторная (недостаточное притекание крови к ткани или органу).

Анемическая (недостаток крови в органах, повышенное образование MtHb , карбоксигемоглобина).

Гистотоксическая (невозможность тканями использовать O_2 , например, при отравлении синильной кислотой).

Эффекты гипоксии можно разделить на 4 зоны

1. Нейтральная зона (до 2000 м) - физиологические функции практически не страдают.

2. Зона полной компенсации (2000-4000 м). Даже в покое повышается ЧСС, систолический объем повышается, увеличиваются МОК и МОД. Физическая и умственная работоспособность несколько снижается.

3. Зона неполной компенсации или зона опасности (4000-7000 м).

Достигается порог безопасности (4000). Появляются мышечные подергивания, снижается АД, сознание затуманивается. Снижается работоспособность, нарушается способность к принятию решений и реакциям. 4. Критическая зона (> 7000 м). pO_2 в альвеолярном воздухе становится ниже критического порога (30-35 мм Hg). Потеря сознания, судороги. Если это недолго - то обратимо. Если долго - нарушения в ЦНС и смерть. В условиях гипоксии появляется прерывистый тип дыхания. 7-8 км - опасно для большинства людей. 8,5-9 км - предел, выше которого без вдыхания O_2 человек не может подняться.

Длительное воздействие пониженного атмосферного давления вызывает акклиматизацию к недостатку кислорода

1. Ослабление реакции дыхания на снижение парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе.

2. Повышение содержания в эритроцитах гемоглобина F, обладающего значительно большим по сравнению с гемоглобином A сродством к кислороду.

3. Стимуляция эритропоэза (костный мозг, селезенка), приводящая к увеличению числа эритроцитов в крови.

4. Повышение уровня 2,3-дифосфоглицерата в эритроцитах, что уменьшает сродство гемоглобина к кислороду и улучшает его отдачу тканям.

5. Повышение плотности кровеносных капилляров в тканях, увеличение их длины и извилистости.

6. Мобилизация внутриклеточных локальных механизмов, например, белков теплового шока и антиоксидантных ферментов, повышающих устойчивость клеток к гипоксии.

7. Увеличение содержания миоглобина в скелетных мышцах и миокарде, количества митохондрий и их энергетической эффективности.

Лекция 5

Физиология пищеварения. Классификация пищеварительной системы.

Методы изучения. Оперативный метод И.П.Павлова.

Физиология пищеварения—это раздел физиологии, изучающий основные закономерности, по которым пища, поступившая в желудочно-кишечный тракт (ЖКТ), подвергается физическим и химическим изменениям и содержащиеся в ней питательные вещества всасываются.

Пищеварение—совокупность процессов, обеспечивающих гидролиз основных компонентов пищи в ЖКТ до мономеров, их последующее всасывание и перенос во внутреннюю среду организма.

Работы И. П. Павлова

Конец XIX и начало XX столетия ознаменовались крупнейшими достижениями в области физиологии пищеварения.

Много внимания Павлов уделял методике работы: он создал единый метод познания физиологических закономерностей, объединивший господствовавший до этого аналитический подход с введенным им синтетическим. Благодаря разработке нового метода исследования пищеварительных процессов Иваном Петровичем Павловым и его учениками были изучены основные закономерности деятельности различных отделов пищеварительного канала.

На основе экспериментального материала И. П. Павлов создал учение о работе главных пищеварительных желез и о деятельности системы пищеварения в целом, которое до сих пор является теоретической основой физиологии.

Результаты исследований И. П. Павлова по физиологии пищеварения обобщены в его книге "Лекции о работе главных пищеварительных желез", изданной в 1897 г. и ставшей классическим трудом.

За выдающиеся достижения в области изучения физиологии пищеварения в 1904 году И.П. Павлову присуждается Нобелевская премия.

Работы И. П. Павлова

До работ Павлова изучение знания о пищеварении ограничивались обрывочными сведениями об отдельных моментах функционирования органов пищеварительной системы. Сведения получались в основном методом наблюдения или посредством опытов над наркотизированными животными с разрушенной связью между частями организма.

Метод хронического эксперимента

И. П. Павлов ввел новый вид эксперимента — **хронический**, на неповрежденном или заранее прооперированном животном.

Он проводил исследования функционирования желез желудочно-кишечного тракта на здоровом ненаркотизированном животном в условиях хронического эксперимента при сохранении непрерывной работы всех отделов пищеварительной системы организма животного.

Павловым были изучены основные закономерности работы отдельных органов желудочно-кишечного тракта, взаимодействие этих органов в процессе работы всей пищеварительной системы, определены основные физиологические механизмы ее регуляции. Важным открытием явилось определение регулирующей роли центральной нервной системы в обеспечении целостной деятельности системы пищеварения.

Метод искусственной фистулы

Более 10 лет потребовалось для разработки методики получения искусственной фистулы (отверстия) желудочно-кишечного тракта. Сделать такую операцию было чрезвычайно трудно, так как изливавшийся из кишечника сок переваривал кишечник и брюшную стенку. И. П. Павлов научился вставлять выводные трубки так, что никаких эрозий не было, и он мог получать чистый пищеварительный

сок на протяжении всего желудочно-кишечного тракта: от слюнной железы до толстого кишечника.



Рис. Хронический эксперимент с установкой кишечной фистулы
Опыты с мнимым кормлением

В опытах с мнимым кормлением Павлов доказал то, что секреция желудочного сока, вызванная действием пищи на рецепторы ротовой полости, имеет рефлекторный характер.

При "мнимом кормлении" пищевод перерезается так, чтобы пища не попадала в желудок.

Если у собаки с описанными выше операциями перерезать блуждающие нервы (парасимпатические нервы, которые связывают продолговатый мозг (ЦНС) с пищеварительными железами), то мнимое кормление впоследствии уже не вызовет выделения желудочного сока.

И. П. Павлов заключил: пища возбуждает вкусовой аппарат, через вкусовые нервы возбуждение передается в продолговатый мозг, а оттуда через блуждающие нервы к желудочным железам, т.е. осуществляется рефлекторное воздействие рецепторов ротовой полости на железы желудка.

Этот метод был предложен И. П. Павловым в 1890 году для исследования роли центральной нервной системы в регуляции

желудочной секреции, а также можно исследовать чистые пищеварительные соки.

Исследования работы слюнных желез

Приступая к исследованию слюнных желез, Павлов имел, пожалуй, самую лучшую начальную базу из всех вопросов, которыми он занимался в области физиологии пищеварения.

К моменту начала исследований было известно о наличии иннервации слюнных желез о том, что в ротовой полости расположено огромное количество разнообразных рецепторов. Однако ошибочно считалось, что секреция слюны является ответом на общее возбуждение рецепторов полости рта.

Используя хронический эксперимент, Павлов установил, что секреция слюны зависит от конкретных раздражителей. Кроме того, проанализировав результаты опытов, Павлов пришел к выводу, что в зависимости от раздражителей изменяются свойства выделяемой слюны: она может выполнять пищеварительную, защитную или санитарно-гигиеническую функцию. Эти изменения носят приспособительный характер.

Исследования функций желудка

Для изучения работы желудка Павлов создал метод, известный как «Операция маленького желудка по Павлову».

В полости желудка оперативно из основной массы желудка сшивают мешочек, так называемый маленький желудок, с изолированной от большого желудка полостью, но имеющий с последним общую стенку из мышечного и серозного слоев.

Выполненная таким образом операция сохраняла и питание, и иннервацию создаваемого желудочка, делая его полностью идентичным большому основному желудку, сохраняя и повторяя все без исключения его функциональные отправления (сокоотделение, моторику и др.

проявления деятельности), вместе с тем, не допуская в свою полость попадания пищи.

Создание изолированного желудочка позволило подробно изучить процессы, происходящие в желудке и выделить две фазы секреции желудочного сока: нервно-рефлекторную и гуморально-клиническую.

По результатам этих исследований И. П. Павлов создал труд "Лекции о работе главных пищеварительных желез" в 1897 году.

Основные принципы павловской физиологии

1. Организм — единое, целое:

Живой организм представляет собой единое целое, в котором деятельность клеток, тканей, органов, физиологических систем согласована и связана. Организм обладает способностью к саморегуляции функций.

2. Единство организма и среды.

Организм находится в постоянном взаимодействии с окружающей средой. Между внешней средой и организмом происходит постоянный обмен веществ и энергии. Для выживания организм должен постоянно адаптироваться к внешней среде.

3. Принцип нервизма.

Связь организма с внешней средой происходит непрерывно за счет простых и сложных взаимоотношений: простые осуществляются при участии врожденных безусловных рефлексов, сложные — за счет приобретаемых условных рефлексов. Однако, человек находится так же под влиянием социальной среды. Во взаимодействиях человека с социальной средой важнейшая роль принадлежит так называемой второй сигнальной системе, которая лежит в основе речи и мышления человека.

Принцип нервизма

Павлов, как последователь Сеченова, много занимался нервной регуляцией. Исследования И. П. Павлова внесли значительный вклад в

развитие принципа нервизма в физиологии. Павлов впервые дал определение принципа нервизма в своей докторской диссертации: "Под нервизмом следует понимать физиологическое направление, стремящееся распространить влияние нервной системы на возможно большее количество деятельностей организма".

И. П. Павлов установил значение нервной системы в регуляции функций системы кровообращения и желудочно-кишечного тракта, впервые обнаружил влияние нервной системы на обменные процессы, протекающие в органах и тканях (трофическое влияние нервной системы), показал, что деятельность нервной системы обеспечивает объединение (интеграцию) функций отдельных органов и систем организма и его связь с внешней средой.

Одним из важнейших положений работ И. П. Павлова является выяснение роли коры головного мозга в регуляции функций организма.

Лекция 6

Ферменты пищеварения. Строение стенки пищеварительной трубки.

Секреторная функция пищеварительной трубки. Железы вырабатывающие секреторную жидкость. Состав слизи.

Анатомически к системе пищеварения относится совокупность органов, осуществляющих поступление пищи в организм, транзит пищи по желудочно-кишечному тракту, переваривание и всасывание питательных веществ, выброс остатков во внешнюю среду.

Академик А.Д. Ноздрачев в структурном и функциональном отношении пищеварительную систему подразделяет на *эффекторную* (исполнительную) и *регуляторную* (управляющую) части. Первая объединяет клеточные элементы, осуществляющие процессы сокращения (гладкомышечные клетки), секрции (секреторные клетки), мембранного гидролиза и транспорта (кишечные клетки — энтероциты). Вторая состоит из

нервных и эндокринных элементов, осуществляющих нейрогуморальную регуляцию деятельности пищеварительной системы.

Секреторный цикл. Периодически повторяющиеся в определенной последовательности процессы, которые обеспечивают поступление из кровеносного русла в клетку воды, неорганических и низкомолекулярных органических соединений, синтез из них секреторного продукта и выведение его из клетки, составляют секреторный цикл.

Наиболее изучен секреторный цикл белоксинтезирующих клеток. В нем выделяют несколько фаз. После поступления в клетку через базальную мембрану исходных веществ на рибосомах гранулярного эндоплазматического ретикулума секретируется первичный секреторный продукт, созревание которого происходит в аппарате Гольджи. Секрет накапливается в конденсирующих вакуолях, которые затем превращаются в гранулы *зимогена*. Последние представляют собой неактивные ферменты (проферменты), окруженные липопротеиновой оболочкой. После накопления гранул наступает фаза выхода их из клетки (дегрануляция). Выведение зимогена из клетки происходит посредством *экзоцитоза*: гранула подходит к апикальной части клетки, оболочка гранулы сливается с мембраной и через образовавшееся в ней отверстие содержимое гранулы выходит наружу. Клеточные механизмы секреции у позвоночных и беспозвоночных животных сходны.

В зависимости от временного соотношения фаз секреторного цикла секреция может быть *непрерывной* или *прерывистой*. Первый тип секреции присущ поверхностному эпителию пищевода и желудка, секреторным клеткам печени, Поджелудочная и крупные слюнные железы образованы клетками с прерывистым типом секреции. Возбуждение большинства секреторных клеток сопровождается деполяризацией их мембраны. Исключение составляют клетки слюнных желез, в которых преобладает гиперполяризация, а возникающая в начале фаза деполяризации весьма

кратковременна. Секреция пищеварительных желез характеризуется *адаптацией к пищевому рациону*.

Желудочный сок продуцируется неоднородными в морфологическом отношении клетками, входящими в состав желудочных желез, и клетками поверхностного эпителия. Железы, располагающиеся в области дна (свода) и тела желудка, содержат клетки трех типов:

- 1) *главные*, вырабатывающие комплекс протеолитических ферментов;
- 2) *обкладочные*, продуцирующие HCl;
- 3) *добавочные* (мукоидные) клетки, секретирующие слизь (муцин), мукополисахариды, гастро-мукопротеин («внутренний фактор») и гидрокарбонат. В антральном отделе (при-вратниковой пещере) желудка железы состоят в основном из мукоидных клеток.

Секреторные клетки дна и тела желудка выделяют кислый и щелочной секрет, а клетки антрального отдела — только щелочной. У человека объем суточной секреции желудочного сока составляет 2,0—3,0 л. Натошак реакция желудочного сока нейтральная или щелочная; после приема пищи — сильно кислая (рН 0,8-1,5).

Протеолитические ферменты. В главных клетках желез желудка синтезируется *пепсиноген* — неактивный предшественник *пепсина*, являющегося основным протеолитическим ферментом желудочного сока. Синтезированный на рибосомах профермент накапливается в виде гранул зимогена и путем экзоцитоза выбрасывается в просвет желудочной железы. В полости желудка от пепсиногена отщепляется ингибирующий белковый комплекс и профермент превращается в пепсин. Активация пепсиногена запускается HCl, а в дальнейшем протекает аутокаталитически: пепсин сам активирует свой профермент.

Термином *пепсин* в настоящее время обозначают смесь нескольких протеолитических ферментов. Так, у человека обнаружено 6-8 различных

ферментов, различающихся иммуногистохимически. В желудочном соке человека имеется также другой протеолитический фермент — *гастриксин*.

Пищеварение в полости рта. Пищеварение в ротовой полости является начальным этапом в процессах переваривания пищи.

После откусывания фрагмента пищи и ее пережевывания начинается начальный гидролиз полисахаридов (крахмала, гликогена), под воздействием α -амилазы слюны. α -амилаза специфически воздействует на гликозидные связи гликогена и молекул амилозы и амилопектина, входящих в структуру крахмала, с образованием декстринов. Действие амилазы продолжается и в желудке до тех пор, пока кислая реакция среды ее не инактивирует.

Лекция 7

Желудочный сок, состав и его ферменты, значение. Механизмы выделения желудочного сока. Поджелудочная железа и механизм выработки сока, состав сока. Регуляция выработки ферментов. Понятие о печени.

Пищеварение в желудке. После попадания из пищевода в желудок пища подвергается депонированию и воздействию желудочного сока. Новые порции пережеванной пищи после локализации предыдущих около желудочной стенки накапливаются поверх их таким образом, что занимают объем ближе к середине. Эвакуация пищи из желудка происходит из порции, примыкающей к стенке у большой кривизны. На смену ей к стенке желудка «прижимается» новая порция.

В желудке происходит начальный гидролиз белков под воздействием *пептидаз* – протеолитических ферментов желудочного сока (пепсина, гастриксина, химозина) с образованием полипептидов. Здесь гидролизуется около 10% пептидных связей. Указанные ферменты активны лишь в кислой среде, создаваемой НС1. Оптимальная величина рН для пепсина составляет 1,2-2,0, для гастриксина — 3,2-3,5. Хлористоводородная кислота вызывает набухание и денатурацию белков, что облегчает их последующее расщепление протеолитическими ферментами. Действие протеолитических ферментов реализуется главным образом в поверхностных слоях пищевой массы, прилежащих к стенке желудка. По мере переваривания этих слоев пищевая масса сдвигается в пилорический отдел, откуда после частичной нейтрализации эвакуируется в двенадцатиперстную кишку.

Пептидазы, или протеолитические ферменты сока поджелудочной железы (трипсин, химо tripsин, эластаза, карбоксипептидазы А и В)

реализуют в кишечнике дальнейшее *переваривание белков*. Трипсин, химотрипсин и эластаза, как и пепсин, являются эндопептидазами (эндоферментами). Они расщепляют главным образом внутренние белковые связи, в результате чего образуются более или менее крупные фрагменты (поли- и олигопептиды). Эти фрагменты белковых молекул поступают в пристеночную (примукозальную) зону, которая образована слоем слизи (слизистыми наложениями). В слизи содержатся в значительном количестве ферменты, которые по мере перемещения пептидов к апикальной мембране энтероцитов гидролизуют их до дипептидов. Гидролиз последних до мономеров (аминокислот) происходит на апикальной поверхности мембран энтероцитов собственно кишечными ферментами. Экзоферменты (карбоксипептидазы А и В, аминокпептидаза, дипептидазы) отщепляют от пептидной цепи концевые аминокислоты, в результате чего образуются свободные аминокислоты и малые пептиды, способные к всасыванию. Аминопептидаза и дипептидазы являются кишечными ферментами и локализуются в зоне щеточной каймы энтероцитов, где они участвуют в мембранном гидролизе.

Гидролиз жиров. Начальные этапы гидролиза жиров (из которых основное значение имеют триглицериды) протекают в полости двенадцатиперстной кишки под действием липазы сока поджелудочной железы. Имеются данные о наличии желудочной липазы, которая, однако, действует лишь на эмульгированные жиры, например на жиры молока. В процессе гидролитического расщепления жира большое значение имеет процесс эмульгирования. Он увеличивает поверхность жира, на которой реализуется ферментативная активность липазы. В процессе эмульгирования жира в кишечнике важную роль отводят желчи. Показано, что смешанные мицеллы, образованные желчными солями и триглицеридами, более доступны для действия липазы поджелудочной железы.

Липаза гидролизует триглицериды с образованием преимущественно 2-моно-глицеридов и жирных кислот. В результате действия фермента эмульгированные жиры в форме моноглицеридов и жирных кислот постепенно переходят в мицел-лярное состояние. Одновременно с расщеплением триглицеридов происходит гидролиз холестерина до холестерина и свободных жирных кислот под действием холестеразы при рН 6,6—8,0. Фосфолипиды (преимущественно лецитин) расщепляются фосфолипазой А. Она гидролизует эфирную связь глицерина и жирной кислоты, превращая лецитин в изолецитин и жирную кислоту. Кишечная моноглицеридлипаза гидролизует эфирные связи 2-моноглицеридов.

Кроме указанных групп ферментов, участвующих в процессе переваривания пищевых веществ, имеется ряд других. Это щелочная фосфатаза, гидролизующая моноэфиры ортофосфорной кислоты, нуклеазы (РНКаза и ДНКаза), нуклеотидазы, нуклеозидазы и другие ферменты, расщепляющие полинуклеотиды и нуклеиновые кислоты. Общей

закономерностью, справедливой, видимо, для огромного большинства живых существ, является первоначальное переваривание пищи в кислой среде и последующий гидролиз и всасывание в нейтральной или слабощелочной среде.

Регуляция функций пищеварительной системы тесно связана с механизмами формирования целенаправленного пищевого поведения, в основе которого лежит чувство голода. Голод является мотивацией, направленной на устранение дискомфорта, связанного с недостатком питательных веществ в организме. Интегративным центром вегетативных, соматических и эндокринных функций является гипоталамус. В его латеральной зоне обнаружены участки, стимуляция которых вызывает чувство голода, а их разрушение — отказ от пищи. Это центр голода. Кроме того, в вентромедиальной зоне гипоталамуса расположены группы нейронов, раздражение которых обуславливает возникновение чувства насыщения, а разрушение — непреодолимое стремление поедать пищу. Это центр насыщения. Указанные области гипоталамуса являются основными образованиями пищевого центра.

Гипоталамические центры голода и насыщения обладают высокой в сравнении с другими структурами головного мозга возбудимостью по отношению к специфическим гуморальным и нейрогенным раздражителям. Они играют ведущую роль в возникновении пищевого возбуждения. Последнее, возникая в гипоталамической области, распространяется в восходящем направлении на подкорковые лимбические и ретикулярные структуры, а также на кору больших полушарий головного мозга.

Рефлекторная регуляция функций желудочно-кишечного тракта осуществляется с участием спинного и продолговатого мозга. В крестцовом отделе спинного мозга замыкаются рефлексы, обеспечивающие удержание каловых масс или акт дефекации. Супраспинальные центры и особенно кора головного мозга, оказывая возбуждающее влияние на дугу соответствующего рефлекса, способствуют тоническому сокращению наружного сфинктера заднего прохода. В результате облегчающих влияний со стороны супраспинальных центров происходит активация спинальных парасимпатических рефлексов, обуславливающих сокращение дистальных отделов кишечника, расслабление наружного и внутреннего сфинктеров заднего прохода, что вместе с повышением внутрибрюшного давления обеспечивает выведение экскрементов. Продолговатый мозг является местом замыкания моторных и секреторных ваго-вагальных возбуждающих рефлексов, пути которых проходят по блуждающим нервам.

Таким образом, **пищевой центр** представляет собой комплекс функционально взаимосвязанных структур центральной нервной системы, регулирующих пищевое поведение и координирующих деятельность пищеварительного тракта.

В возникновении чувства голода принимают участие нервные и гуморальные механизмы. Определенную роль в формировании ощущений, связанных с голодом, играет афферентная импульсация, поступающая в ЦНС от рецепторов желудочно-кишечного тракта.

В результате потребления пищи возникает общее ощущение, противоположное голоду, — *насыщение*. Различают два вида насыщения: *предрезорбционное* и *пострезорбционное*. *Предрезорбционное насыщение* наступает до того, как продукты переваривания пищи поступят в кровь. Оно возникает в результате стимуляции обонятельных, вкусовых рецепторов, механорецепторов полости рта, глотки, пищевода, желудка и двенадцатиперстной кишки. Предрезорбционное насыщение обозначают также как *сенсорное*, или *первичное*.

Пострезорбционное насыщение (обменное, вторичное) формируется после поступления продуктов гидролиза пищевых веществ в кровь. Чувство насыщения может возникать как результат повышением содержания в крови соответствующих веществ (глюкозы, аминокислот, продуктов обмена липидов) в противоположность понижению их содержания при формировании чувства голода.

Лекция 8

Значение желчи в пищеварении. Пищеварение в кишечнике. Ферменты толстого кишечника. Регуляция кишечного движения. Течение всасывания в пищеварительной трубке. Строение и функции ворсинок кишечника. Всасывание воды, солей, исходных продуктов переваривания белков, углеводов и жиров.

Пищеварение в тонкой кишке. К тонкому кишечнику относится двенадцатиперстная, тощая, подвздошная кишка. *Химус* (пища, уже подвергнутая действию желудочного сока) в двенадцатиперстной и далее в тощей кишке подвергается действию ферментов поджелудочной железы и собственных кишечных ферментов. Оптимальная для их активности среда создается в результате воздействия на кислый химус желудка щелочных секретов, сока поджелудочной железы, желчи, кишечного сока. У человека рН в двенадцатиперстной кишке колеблется в пределах 4,0-8,5; в тонкой кишке он сохраняется в диапазоне 6,5-7,5.

В тонкой кишке реализуется окончательное *переваривание углеводов*. Карбоангидразы образуются в кишечных секреторных клетках, а также поступают в тонкий кишечник из поджелудочной железы. α -Амилаза поджелудочной железы гидролизует декстрины до мальтозы и изомальтозы. При этом образуется лишь небольшое количество глюкозы. Высвобождаемые α -амилазой сахараиды подвергаются дальнейшему гидролизу кишечными карбогидразами (мальтазой, изомальтазой, сахаразой,

лактазой, трегалазой) до моносахаридов (глюкозы, галактозы, фруктозы). Эти ферменты, синтезируются непосредственно в кишечных клетках

Характерной особенностью кишечных клеток является наличие *щеточной каймы*, которая образована *микроворсинками* – выростами цитоплазмы, ограниченной мембраной. Щеточная кайма энтероцитов – универсальная структура, свойственная различным животным и человеку. На апикальной поверхности каждого энтероцита находится около 3—4 тыс. микроворсинок; на 1 мм² поверхности кишечного эпителия приходится до 50-100 млн. микроворсинок. У человека и других млекопитающих высота микроворсинок составляет в среднем 1 мкм, диаметр — около 0,1 мкм. У низших позвоночных, включая амфибий, микроворсинки могут быть длиннее.

Внешняя поверхность плазматической мембраны энтероцитов покрыта *гликокаликсом*, который образует на апикальной поверхности кишечных клеток слой толщиной до 0,1 мкм. Гликокаликс состоит из множества мукополисахаридных нитей, связанных кальциевыми мостиками. В гликокаликсе адсорбирован целый ряд пищеварительных ферментов. Именно на внешней (апикальной) поверхности кишечных клеток, образующей щеточную кайму с гликокаликсом, осуществляется **мембранное пищеварение**.

Активные центры ферментов мембраны энтероцитов ориентированы определенным образом по отношению к мембране и полости тонкой кишки. Вследствие этого свободная ориентация каталитических центров ферментов по отношению к гидролизуемым молекулам невозможна, что является характерной чертой мембранного пищеварения. Они все являются, таким образом, мембранносвязанными, что усиливает их каталитическую активность. В зону мембранного пищеварения проникают небольшие молекулы, бактерии в эту область попасть не могут.

Начальные стадии пищеварения осуществляются исключительно в полостях желудочно-кишечного тракта. Мелкие молекулы (олигомеры), образующиеся в результате полостного гидролиза поступают в зону щеточной каймы, где происходит их дальнейшее расщепление. В результате мембранного гидролиза образуются преимущественно мономеры, которые и транспортируются в циркуляторное русло. Согласно современным представлениям, усвоение пищевых веществ осуществляется в *три этапа*: полостное пищеварение — мембранное пищеварение — всасывание.

Всасывание. Под *всасыванием* понимают совокупность процессов, обеспечивающих перенос веществ из просвета кишки в кровь и лимфу.

Всасывание осуществляется преимущественно в тонкой кишке. Общая площадь всасывающей поверхности кишки человека составляет приблизительно 200 м². Столь значительная величина всасывающей поверхности обусловлена наличием структур, увеличивающих поверхность слизистой оболочки кишки (круговых складок, ворсинок), а также

микроворсинок энтероцитов. За счет микроворсинок поверхность клетки увеличивается более чем в 30 раз. Соседние клетки образуют вместе с плотным контактом и межклеточным пространством функциональную единицу.

Через эпителиальную поверхность кишки постоянно происходит переход веществ в двух направлениях: из просвета кишки в циркуляторное русло и одновременно из кровеносных капилляров в полость кишечника. Если преобладает транспорт из просвета кишки, результирующим эффектом двух противоположно направленных потоков является всасывание, если доминирует обратный поток — секреция (эксекреция).

Всасывание веществ осуществляется с участием различных видов транспорта.

Пассивный транспорт жидкостей и растворенных в них веществ происходит без затрат энергии. К этому виду транспорта относятся диффузия, осмос и фильтрация. Движущей силой *диффузии* частиц растворенного вещества является их концентрационный градиент. При *осмосе*, являющемся разновидностью диффузионного переноса, происходит перемещение в соответствии с концентрационным градиентом частиц растворителя. Процесс *фильтрации* заключается в переносе раствора через пористую мембрану под действием гидростатического давления. Для реализации пассивного транспорта существенное значение имеет жирорастворимость веществ, переносимых через мембрану, так как в ее составе содержится большое количество липидов.

Активный транспорт веществ является однонаправленным и связан с затратами энергии, источником которой служат макроэргические фосфаты. При активном энергозависимом транспорте вещество может переноситься против градиента концентрации, в результате чего создается несимметричное распределение веществ по обе стороны клеточной мембраны. Скорость активного транспорта довольно высока, однако она не может превысить определенного «значения насыщения». Некоторые вещества угнетают активный транспорт по типу конкурентного ингибирования.

Предполагают, что активный транспорт осуществляется при участии переносчиков — *транспортёров*, располагающихся на клеточной мембране. На внешней стороне мембраны переносчик соединяется с молекулой транспортируемого вещества, переносит ее через мембрану, высвобождает на внутренней поверхности и возвращается обратно к наружной поверхности.

В тонкой и толстой кишке осуществляется всасывание воды и солей, поступающих с пищей и секретируемых пищеварительными железами. Общее количество воды, всасывающейся в кишечнике человека за 1 сут., составляет 8-10 л, хлористого натрия - 1 моль. Транспорт воды тесно связан с транспортом ионов Na^+ и определяется им.

Из всасываемых в кишечнике двухвалентных катионов наибольшее значение имеют Ca^{2+} , Mg^{2+} , Zn^{2+} , Cu^{2+} и Fe^{2+} . Кальций всасывается по всей

длине желудочно-кишечного тракта, однако у различных млекопитающих и птиц наиболее интенсивная его абсорбция происходит в двенадцатиперстной кишке и начальном отделе тонкой кишки. В этом же отделе всасываются ионы Mg^{2+} , Zn^{2+} и Fe^{2+} . Всасывание Cu^{2+} происходит преимущественно в желудке.

В кишечнике млекопитающих могут всасываться различные моносахариды, однако в естественных условиях основным из них является *глюкоза*. На втором по значению месте находится *фруктоза*. В период питания организма молоком матери существенное значение имеет *галактоза*. Поступление моносахаридов из просвета тонкой кишки в кровь может осуществляться различными путями, однако при всасывании глюкозы основную роль играет активный транспорт. Его особенностью является зависимость от ионов Na^+ . Наиболее распространено представление о сопряженном транспорте глюкозы и Na^+ одним переносчиком. В соответствии с *гипотезой натриевого градиента* движущей силой, обеспечивающей перенос молекул глюкозы, является концентрационный градиент Na^+ . Для обеспечения последнего ионы Na^+ должны откачиваться из клетки натриевыми насосами, локализованными на базальной стороне энтероцитов. Этот процесс протекает с использованием энергии АТФ.

Поступление аминокислот в энтероцит обеспечивается механизмами облегченной диффузии и активного транспорта, реализующимися с участием переносчиков. Предполагают наличие различных транспортных систем для нейтральных, основных, N-замещенных и дикарбоновых аминокислот. Основным механизмом поступления аминокислот в энтероцит является Na^+ -зависимый активный транспорт. Вместе с тем возможна и диффузия аминокислот по электрохимическому градиенту.

Основной группой пищевых жиров являются *триглицериды*. Продукты их гидролиза способны проникать через мембрану энтероцита лишь после определенных физико-химических превращений. Моноглицериды и жирные кислоты с участием жёлчных кислот образуют *мицеллы*. Ее сердцевина, состоящая из холестерина, лецитина, жирных кислот и моноглицеридов, покрыта снаружи жёлчными кислотами, гидрофильные группы которых находятся на поверхности мицеллы. Жёлчные кислоты стабилизируют мицеллы и обеспечивают их транспорт из просвета кишечника к энтероцитам, в которые жиры проникают путем пассивной диффузии.

Жёлчные кислоты транспортируются из начальных отделов тонкой кишки, в которых происходит преимущественное всасывание жиров, в подвздошную кишку, где они поступают в энтероциты по механизму активного транспорта.

В энтероцитах осуществляется *обратный синтез (ресинтез)* триглицеридов из моноглицеридов и жирных кислот. Ресинтезированные жиры транспортируются из энтероцитов в лимфу в виде *хиломикронов*. Последние представляют собой триглицериды (85-90%), заключенные в

оболочку из белка (2%), фосфолипидов (6-8%) и эфиров холестерина (2-4%). Кроме хиломикронов в энтероцитах синтезируются *липопротеиды очень низкой плотности*, характеризующиеся меньшим содержанием триглицеридов и большим — белка. Хиломикроны и липопротеины очень низкой плотности переходят из энтероцитов в лимфатические сосуды и через грудной лимфатический проток попадают в кровь.

Пищеварение в толстой кишке. Пищеварение в толстой кишке у человека практически отсутствует. Низкий уровень ферментативной активности в ней выработался в процессе эволюции и связан с тем, что поступающий в этот отдел желудочно-кишечного тракта химус беден неперевавшими пищевыми веществами. Толстая кишка в отличие от других отделов кишечника богата микроорганизмами. Значение микробной флоры заключается в том, что она осуществляет разложение неперевавшей пищи и компонентов пищеварительных секретов, в результате чего образуются органические кислоты, газы (CO_2 , CH_4 , H_2S) и токсические вещества (фенол, скатол, индол, крезол). Часть этих веществ, поступивших в организм, обезвреживается печенью (барьерная функция печени). Существенное значение имеет то, что ферменты бактерий расщепляют целлюлозу, гемицеллюлозу и пектины, на которые не действуют пищеварительные ферменты. Продукты гидролиза всасываются в толстой кишке и используются организмом. В толстой кишке всасываются также некоторые витамины и аминокислоты, продуцируемые микробами кишечной полости, а также вода.

Для органов желудочно-кишечного тракта характерна моторная (двигательная) активность. Она предназначена для транспорта химуса, выполняется гладкомышечными слоями под контролем интрамуральной (энтеральной, метасимпатической) и экстрамуральной симпатической и парасимпатической нервной системы.

Основными функционально значимыми видами двигательной активности желудочно-кишечного тракта являются перистальтические сокращения и ритмическая сегментация. Выделяют также маятникообразные движения. При *перистальтике* сокращение кругового мышечного слоя распространяется вдоль пищеварительной трубки в виде волны сокращения. Перистальтические сокращения перемещают пищевой комок, или химус, в дистальнее расположенные отделы желудочно-кишечного тракта. Такие движения являются пропульсивными.

Ритмическая сегментация проявляется одновременным сокращением кругового мышечного слоя в соседних участках кишки, в результате чего последняя разделяется на сегменты. При следующем сокращении образуются новые сегменты, каждый из которых включает часть содержимого двух предыдущих сегментов. Ритмическая сегментация обеспечивает перемешивание химуса без его существенного продвижения по кишке.

Маятникообразные движения возникают в результате ритмических сокращений продольных мышечных волокон кишки, приводящих к перемещению химуса на небольшое расстояние по ходу пищеварительного тракта и обратно.

В определенных участках желудочно-кишечного тракта располагаются *сфинктеры*, представляющие собой кольцевое скопление гладкомышечных волокон (нижний пищеводный, пилорический, илеоцекальный сфинктеры и внутренний сфинктер заднего прохода). Для них характерны длительные тонические сокращения. Тоническое состояние гладких мышц (пластический тонус) характерно также для дна желудка.

Электрическое раздражение симпатических нервных волокон вызывает тормозные эффекты в желудочно-кишечном тракте: снижение тонуса в проксимальных отделах желудка, ослабление перистальтических сокращений в его антральном отделе, угнетение сократительной активности тонкой и толстой кишки. Тормозное действие симпатической нервной системы опосредовано выделением норадреналина. Парасимпатические волокна блуждающего нерва при их активации оказывают на моторику кишечника стимулирующий эффект, обусловленный выделением ацетилхолина. В настоящее время в качестве возможных медиаторов, обуславливающих торможение моторики кишки, рассматриваются NO, АТФ и вазоактивный интестинальный полипептид. На перистальтику большое влияние имеет ряд гормонов и нейропептидов, синтезирующихся в кишечнике.

Лекция 9

Физиология сенсорной системы.

Понятие о рецепторах, чувствительных органах, анализаторах.

Сенсорная система. Классификация рецепторов. Простые, сложные и сложнейшие клетки в зрительных центрах корковой области.

Анализаторы (сенсорные системы) предназначены для обеспечения организма информацией об изменениях, происходящих в среде обитания и во внутренней среде организма.

Анализатор — совокупность периферических, проводниковых и центральных нервных образований, воспринимающих и анализирующих сигналы об изменениях внешней и внутренней сред организма.

Орган чувств — периферическое образование, воспринимающее и частично анализирующее изменения действующих факторов окружающей среды.

Рецепторы (сенсорные) – группы специализированных клеток, локализованных в органе чувств или внутренней среде организма, способных воспринимать, трансформировать и передавать в ЦНС информацию о действующих факторах среды.

Сенсорная система – система периферических (рецептор, орган чувств), коммуникативных (проводниковый отдел) и центральных нервных образований, обеспечивающих получение организмом информации о событиях во внутренней и внешней среде и управление активностью воспринимающих структур.

Афферентное звено сенсорных систем (рецепторы и проводящие пути) всегда превалирует над эфферентным. В любом смешанном нерве организма количество чувствительных волокон превышает количество двигательных, например, в блуждающем нерве порция афферентных волокон составляет 92%.

По направленности функциональной ответственности анализаторы делят на внешние и внутренние.

1. Внешние анализаторы воспринимают и анализируют изменения внешней среды. К ним относятся зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой, тактильный и температурный анализаторы, деятельность которых воспринимается субъективно в виде ощущений.

2. Внутренние (висцеральные) анализаторы воспринимают и анализируют изменения внутренней среды организма. Колебания показателей внутренней среды в пределах физиологического диапазона обычно не воспринимаются человеком в виде ощущений (рН крови, содержание в ней CO₂ артериальное давление и т.д.).

Отделы анализаторов. Согласно представлению, выдвинутому еще И.П.Павловым, все анализаторы имеет три функционально-анатомических отдела.

Периферический отдел анализатора представлен рецептирующими клетками. Для рецепторов характерна специфичность, модальность, или способность воспринимать определенный вид энергии действующего адекватного раздражителя (закон специфической энергии Мюллера).

Проводниковый отдел анализатора включает афферентные (периферические) и промежуточные нейроны (включая их отростки) стволовых и подкорковых структур ЦНС. Проводящие пути обеспечивают бездекрементное проведение сигналов в кору больших полушарий мозга с промежуточным анализом и уплотнением информации при передаче нервных импульсов в синапсах.

Центральный, или корковый, отдел анализатора, согласно И.П.Павлову, состоит из двух областей: центральной («ядра», первичной), представленной специфическими нейронами, перерабатывающими поступающую импульсацию от проводниковой части анализатора, и периферической, вторичной, где популяции нейронов получают афферентные входы от периферических отделов разнообразных анализаторов.

Корковые проекции анализаторов называют также «сенсорными зонами».

Для анализаторов характерна высокая чувствительность к действию модально специфического раздражителя, определяемая не только свойствами рецепторов, но и функционированием коркового звена.

Установлены некоторые законы функционирования анализаторов.

Закон Вебера

Порог различения $ПР = \Delta I / I = \text{const}$

описывает зависимость порога возникновения субъективного ощущения прироста интенсивности стимула от силы стимула.

В логарифмической форме эта зависимость выражается законом Фехнера

Интенсивность ощущения $E_{ощ.} = K \lg (\Delta I / I)$

Любопытно, что закономерности, описываемые законом Вебера – Фехнера были известны людям еще в Античную эпоху. Астрономы, в частности, Гиппарх, когда создавали шкалу звездных величин в зависимости от их яркости, воспользовались визуальными наблюдениями, т.е. свойствами своего зрительного анализатора. Современная классификация звезд по их светимости подтверждает то, что фактически Гиппарх первым установил логарифмический характер зависимости порога различения ощущений при работе зрительного анализатора, не сознавая этого.

При анализе активности афферентного звена многих анализаторов выявляется примерно та же закономерность. Ее удобнее описывать степенной функцией Стивенса:

$F = K(S - S_0)^n$

При значениях $n=1$ функция Стивенса является обычной функцией прямо пропорциональной зависимости, но при $n < 1$ (как это бывает в большинстве внешних анализаторов) кривая, описывающая эту функциональную закономерность на графике, круто уходит вверх при небольших приростах аргумента. Это означает, что происходит уплотнение информации (фактически, математическое логарифмирование) на уровне рецепторов для передачи ее в сжатом виде в ЦНС.

Основные функции органов чувств и афферентных звеньев любых анализаторов определяются свойствами сенсорных рецепторов.

В сенсорной физиологии рецепторы делят на внешние (экстероцепторы) и внутренние (интероцепторы).

По модальности рецепторы классифицируют

- Механорецепторы (волосковые клетки – фонорецепторы, тельца Пачини, барорецепторы, рецепторы растяжения, мышечные веретена и т.д.)
- Терморецепторы (локализованные во внутренних органах и кожные)
- Хеморецепторы (глюкорецепторы, осморецепторы, рецепторы обонятельной и вкусовой сенсорных систем)
- Фоторецепторы (палочки и колбочки, детектор инфракрасного излучения у змей)

- Электрорецепторы (у некоторых рыб и амфибий)
- Болевые рецепторы или ноцицепторы (часто полимодальные рецепторы и рецепторы ишемического состояния тканей).

Важнейшее свойство рецепторов – высокая избирательная чувствительность к действию адекватных стимулов обеспечивается структурными особенностями локализации их в тканях и наличием клеток–сателлитов. По наличию сопутствующих рецептирующих клеток все рецепторы делят на две группы.

1. Первичные рецепторы, или первично-чувствующие рецепторы. Детектирование раздражителя происходит непосредственно окончанием сенсорного нейрона, локализованным на периферии (тело нервной клетки может быть и далеко от места действия стимула, в каком-нибудь сенсорном ганглии). *Рецепторный потенциал* и *генераторный потенциал* возникают в одной нервной клетке. Пример – Механорецепторы, проприоцепторы, ноцицепторы, хеморецепторы.

2. Вторичные рецепторы, вторичночувствующие рецепторы. Между окончанием сенсорного нейрона и местом перцепции стимула имеется вспомогательная рецептирующая клетка. *Рецепторный потенциал* возникает в рецептирующей сателлитной клетке, он синаптически активизирует афферентный нейрон, в котором и генерируется *генераторный потенциал*. Пример – фоторецепторы, фонорецепторы внутреннего уха.

Механизмы рецепторного акта.

Действие раздражителя не приводит к передаче рецептору энергии, энергия в воспринимающей раздражение клетке уже запасена работой K^+ – Na^+ АТФазы. Только стимул в виде фотона, колебаний среды или изменения концентрации вещества инициирует трансдукцию сигнала.

Для рецептирующих клеток характерно существование потенциала покоя. Плазмолемма клетки разделяет области с разноименными зарядами. Отрицательный заряд внутри и положительный снаружи, в интерстиции, обеспечивают готовность рецептора к генерации сигнала. Чаще всего сигналом, который генерирует рецептирующая клетка, является рецепторный потенциал, это градуальный, электротонически распространяющийся потенциал, в виде деполяризации или гиперполяризации. Потенциал предназначен для инициации процесса химического звена передачи сообщения в синапсе, образованном рецептирующей клеткой на афферентном нейроне. Носителями зарядов в клетках выступают катионы. Используются кабельные свойства мембран.

Для *первичночувствующих* рецепторов последовательность событий описывается такой схемой.

1. Специфическое взаимодействие раздражителя с мембраной рецептора на молекулярном уровне
2. Возникновение рецепторного потенциала в месте локализации чувствительных ионных каналов

3. Распространение рецепторного потенциала электротоническим способом к наиболее возбудимой области периферического отростка нейрона

4. Генерация потенциала действия. **РП=ГП**

Для *вторичного* рецептора

1. Специфическое взаимодействие раздражителя с мембраной рецептора на молекулярном уровне

2. Возникновение рецепторного потенциала в месте локализации чувствительных ионных каналов

3. Распространение рецепторного потенциала электротоническим способом к синапсу с периферическим отростком нейрона

4. Выделение медиатора в синапсе

5. Генерация ВПСП (возбуждающего постсинаптического потенциала) в мембране афферентного нейрона. **ВПСП=ГП**

6. Электротоническое распространение ГП до наиболее возбудимой области афферентного нейрона

7. Генерация ПД и передача его в ЦНС.

Основной функцией рецепторов (и афферентного звена любого анализатора) является преобразование аналоговых сигналов внешней или внутренней среды (свет, звук, тепло, давление) в частотный (цифровой) код, который может быть передан по возможности в сжатом виде, но без искажений информационной составляющей. Поэтому преобразованный сигнал выглядит как совокупность потенциалов действия (импульсов), следующая с определенной частотой. Но не только частота важна. Полезной информацией кода может быть и количество импульсов, и межимпульсный интервал, наличие импульсов или их отсутствие. При этом часто межимпульсные интервалы даже в одной афферентной посылке, или серии импульсов, могут быть равными или разными. Логарифмический характер зависимости ответа афферентного звена на действие раздражителя и интегрирующая роль сенсорного нейрона позволяет минимизировать временной код и передать в ЦНС информацию, за которую ответственна сенсорная система, без искажений.

Кодируется и сила раздражения, и его качество. Кодируется также место действия раздражителя. Существуют разные гипотезы об организации процессов анализа информации мозгом, приходящей от афферентных систем. Гипотеза **меченой линии**, или теория специфичности, постулирует существование особых анатомически детерминированных цепочек нейронов, каналов связи, специфических для каждого действующего раздражителя.

Сторонники **гипотезы паттерна**, или интенсивности, считают, что передача сведений о качестве раздражителя кодируется пространственно-временным рисунком (паттерном) возбуждений многих популяций рецепторов, а окончательный анализ происходит только на уровне коры мозга.

Лекция 10

Возбуждение рецепторов. Адекватные и неадекватные раздражители. Механизм возбуждения рецепторов, потенциалы рецепторов и генераторы активации передачи информации. Адаптация рецепторов.

Рецепторы представляют собой конечные специализированные образования, предназначенные для трансформации энергии различных видов раздражителей в специфическую активность нервной системы.

Рецепторные клетки отличаются от остальных, по крайней мере, в двух отношениях. Во-первых, энергия раздражителя служит для них лишь стимулом к запуску процессов, совершаемых за счет потенциальной энергии, которая накоплена вследствие обменных реакций в самой клетке. Во-вторых, рецепторная клетка обладает на выходе электрической энергией, обязательно передаваемой другим клеткам, которые сами не способны воспринимать энергию данного внешнего воздействия.

При отношении биологической системы к видам раздражителей (света, звука, механической силы, химических факторов) они разделяются на две группы: адекватные и неадекватные.

Адекватные – это те, к которым рецепторный аппарат клетки на протяжении эволюции приспособился путем повышения возбудимости (порог возбуждения у них низкий).

Неадекватные – раздражители, которые не отвечают биологическим особенностям ткани. Они вызывают возбуждение только тогда когда появляется повреждение в биологической системе.

Раздражение — действие различных форм движения материи на организм или его органы, ткани и клетки. Разнообразные формы движения материи, производящие раздражение, называются *раздражителями*.

Раздражители могут быть *естественными*, действующими на данную ткань в обычных природных условиях существования организма. К этим раздражителям данная ткань или орган приспособились в процессе фило- и

онтогенеза. Такие раздражители называются адекватными. Например, для скелетной мышцы адекватными раздражителями, вызывающими ее возбуждение, будут волны возбуждения, притекающие к ней по двигательным нервам. В соответствии с качеством адекватного раздражителя и рецепторы разделяются на воспринимающие световые, звуковые, химические, тепловые, холодовые и другие раздражения.

Раздражителями могут быть и такие изменения внешней или внутренней среды, к восприятию которых не приспособлены все рецепторы или только данный рецептор. Эти раздражители называются *неадекватными*, или *инадекватными*. К этой группе относятся механические, электрические и другие раздражители, которые могут при достаточной интенсивности вызвать возбуждение в любой клетке, ткани и органе при непосредственном действии на них. Из неадекватных раздражителей наибольшее значение для изучения физиологических свойств имеет электрический ток. Его преимущества перед химическим или механическим раздражителем заключаются в том, что он, во-первых, легко и быстро дозируется по силе, длительности и характеру, во-вторых, вызывает возбуждение, не повреждая, и после прекращения раздражения не оставляет необратимых изменений в тканях, в-третьих, электрический ток образуется при возбуждении и поэтому его действие близко к природным механизмам возникновения и распространения возбуждения.

Адаптация рецепторов. Другой особенностью всех сенсорных рецепторов является их способность частично или полностью адаптироваться к любому постоянному стимулу после некоторого периода его действия. Так, при использовании постоянного сенсорного стимула рецептор сначала реагирует высокой частотой импульсации в чувствительном нерве, затем частота импульсов постепенно снижается вплоть до очень низкой частоты или генерация потенциалов действия полностью прекращается. На рисунке ниже продемонстрирована типичная адаптация некоторых рецепторов.

Видно, что тельце Пачини адаптируется чрезвычайно быстро, волосяные рецепторы — приблизительно в течение секунды, тогда как некоторые рецепторы суставов и мышечные веретена адаптируются медленно. Кроме того, некоторые сенсорные рецепторы адаптируются в гораздо большей степени, чем другие. Например, тельца Пачини адаптируются вплоть до полного прекращения реакции в пределах нескольких сотых долей секунды, а рецепторы в основании волос полностью адаптируются в течение секунды или более.

Все другие механорецепторы также адаптируются, вероятно, практически полностью, но некоторым для этого требуются часы или дни, поэтому их называют неадаптирующимися рецепторами. Самый длительный период для полной адаптации механорецептора (из измеренных) составляет примерно 2 сут, что является характерным временем адаптации многих барорецепторов сонной артерии и аорты.

Наоборот, некоторые из немеханорецепторов, например хеморецепторы и болевые рецепторы, вероятно, никогда не адаптируются полностью.

б) Механизмы адаптации рецепторов. Механизм адаптации, как и развитие рецепторного потенциала, является индивидуальной особенностью каждого типа рецептора. Например, палочки и колбочки в глазу адаптируются путем изменения концентрации их светочувствительных пигментов (просим вас пользоваться формой поиска выше).

Среди механорецепторов наиболее детально изученным рецептором является тельце Пачини. В этом рецепторе адаптация осуществляется двумя способами. Во-первых, тельце Пачини — вязкоупругая структура, поэтому когда внезапно к одной стороне тельца прикладывается деформирующая сила, она сразу же передается вязким компонентам тельца к той же стороне центрального нервного волокна, вызывая развитие рецепторного потенциала. Однако в течение нескольких сотых долей секунды жидкость внутри тельца

перераспределяется так, что рецепторный потенциал больше не развивается. Таким образом, рецепторный потенциал появляется в начале компрессии, но в течение доли секунды исчезает, даже если компрессия продолжается.

Второй механизм адаптации тельца Пачини — гораздо более медленный. Он является результатом так называемой аккомодации и развивается непосредственно в нервном волокне. Таким образом, если по какой-либо причине деформация волокна внутри капсулы будет продолжаться, сама концевая часть нервного волокна постепенно становится аккомодированной к стимулу. Вероятно, это связано с прогрессирующей инактивацией натриевых каналов в мембране нервного волокна. Это значит, что ток ионов Na через эти каналы заставляет их постепенно закрываться. Данный эффект, вероятно, характерен для всех или большинства натриевых каналов клеточных мембран (просим вас пользоваться формой поиска выше).

По-видимому, эти два основных механизма адаптации применимы также к другим типам механорецепторов. Таким образом, адаптация отчасти является результатом перестроек, возникающих в структуре самого рецептора, но частично она связана и с аккомодацией электрического типа в концевой части нервного волокна.

в) Медленно адаптирующиеся рецепторы воспринимают силу постоянно действующего стимула. Медленно адаптирующиеся рецепторы продолжают передавать импульсы к мозгу на протяжении всего периода времени, пока действует стимул (или, по крайней мере, в течение многих минут или часов). Следовательно, они постоянно информируют мозг о положении тела и его связи с окружающей средой. Например, импульсы от мышечных веретен и сухожильных рецепторов Гольджи позволяют нервной системе в любой момент знать о том, как сокращаются мышцы и какова нагрузка на их сухожилия.

К другим медленноадаптирующимся рецепторам относят:

(1) рецепторы макул в вестибулярном аппарате;

- (2) болевые рецепторы;
- (3) артериальные барорецепторы;
- (4) хеморецепторы каротидных и аортальных телец.

Поскольку медленноадаптирующиеся рецепторы могут передавать информацию в течение многих часов, их называют тоническими рецепторами.

Способностью к адаптации обладают почти все рецепторы. Исключение составляют вестибулорецепторы и проприорецепторы.

Когда действие постоянного раздражителя прекращается, возникшая под его влиянием адаптация постепенно исчезает и чувствительность рецепторов повышается. Такова причина повышения чувствительности рецепторов внутреннего уха к неслышимым до того звукам, когда прекращается грохот и шум в помещении, в котором находился человек. Механизмы адаптации органов чувств весьма сложны. Здесь имеют значение не только процессы, происходящие в рецепторах, но и изменения состояния нервных центров, к которым поступают импульсы от данного рецептора.

Важное участие в процессах «настройки» уровня возбудимости всех отделов анализаторов принимает СНС (адаптационно-трофическое влияние симпатической нервной системы), а также ретикулярная формация ствола мозга. Р. Гранитом были открыты специальные нервные волокна (гамма-эфференты), которые проводят импульсы, меняющие возбудимость проприорецептивных приборов - мышечных веретен. Ж. Десмет обнаружил, что эфферентный пучок нервных волокон, идущий от ретикулярной формации к улитке (пучок Расмуссена), несет импульсы, изменяющие чувствительность кортиева органа к действию звуков.

Чувствительность органа чувств может изменяться в зависимости от количества функционирующих рецепторов. Это явление называется функциональной мобильностью рецепторов.

Рецепторам принадлежит важнейшая роль в получении организмом информации о внешней и внутренней средах. Благодаря их большому разнообразию в организме животные и человек способны воспринимать стимулы разных модальностей. Процесс передачи сенсорного сообщения сопровождается многократным преобразованием и перекодированием и завершается общим анализом и синтезом (опознаванием образа). После этого происходит выбор или разработка программы ответной реакции- организма. Без информации, поступающей в мозг, не могут осуществляться простые и сложные рефлекторные акты вплоть до психической деятельности человека.

Лекция 11

Зрительные рецепторы, строение и функции. Преломление лучей в оптической системе глаза. Образование картинки в сетчатке. Аккомодация глаза, зрачок. Теории восприятия цвета, острота зрения. Зрение двумя глазами.

Человек видит не глазами, а посредством глаз, откуда информация передается через зрительный нерв, хиазму, зрительные тракты в определенные области затылочных долей коры головного мозга, где формируется та картина внешнего мира, которую мы видим. Все эти органы и составляют наш зрительный анализатор или зрительную систему.

Наличие двух глаз позволяет сделать наше зрение стереоскопичным (то есть формировать трехмерное изображение). Правая сторона сетчатки каждого глаза передает через зрительный нерв «правую часть» изображения в правую сторону головного мозга, аналогично действует левая сторона сетчатки. Затем две части изображения — правую и левую — головной мозг соединяет воедино.

Так как каждый глаз воспринимает «свою» картинку, при нарушении совместного движения правого и левого глаз может быть расстроено

бинокулярное зрение. Попросту говоря, у вас начнет двоиться в глазах или вы будете одновременно видеть две совсем разные картинки.

Основные функции глаза

- оптическая система, проецирующая изображение;
- система, воспринимающая и «кодирующая» полученную информацию для головного мозга;
- «обслуживающая» система жизнеобеспечения.

Строение глаза

Глаз можно назвать сложным оптическим прибором. Его основная задача — «передать» правильное изображение зрительному нерву.

Роговица — прозрачная оболочка, покрывающая переднюю часть глаза. В ней отсутствуют кровеносные сосуды, она имеет большую преломляющую силу. Входит в оптическую систему глаза. Роговица граничит с непрозрачной внешней оболочкой глаза — склерой.

Передняя камера глаза — это пространство между роговицей и радужкой. Она заполнена внутриглазной жидкостью.

Радужка — по форме похожа на круг с отверстием внутри (зрачком). Радужка состоит из мышц, при сокращении и расслаблении которых размеры зрачка меняются. Она входит в сосудистую оболочку глаза. Радужка отвечает за цвет глаз (если он голубой — значит, в ней мало пигментных клеток, если карий — много). Выполняет ту же функцию, что диафрагма в фотоаппарате, регулируя светопоток.

Зрачок — отверстие в радужке. Его размеры обычно зависят от уровня освещенности. Чем больше света, тем меньше зрачок.

Хрусталик — «естественная линза» глаза. Он прозрачен, эластичен — может менять свою форму, почти мгновенно «наводя фокус», за счет чего человек видит хорошо и вблизи, и вдали. Располагается в капсуле, удерживается **ресничным пояском**. Хрусталик, как и роговица, входит в оптическую систему глаза.

Стекловидное тело — гелеобразная прозрачная субстанция, расположенная в заднем отделе глаза. Стекловидное тело поддерживает форму глазного яблока, участвует во внутриглазном обмене веществ. Входит в оптическую систему глаза.

Сетчатка — состоит из фоторецепторов (они чувствительны к свету) и нервных клеток. Клетки-рецепторы, расположенные в сетчатке, делятся на два вида: колбочки и палочки. В этих клетках, вырабатывающих фермент родопсин, происходит преобразование энергии света (фотонов) в электрическую энергию нервной ткани, т. е. фотохимическая реакция.

Палочки обладают высокой светочувствительностью и позволяют видеть при плохом освещении, также они отвечают за периферическое зрение. Колбочки, наоборот, требуют для своей работы большего количества света, но именно они позволяют разглядеть мелкие детали (отвечают за центральное зрение), дают возможность различать цвета. Наибольшее скопление колбочек находится в центральной ямке (макуле), отвечающей за самую высокую остроту зрения. Сетчатка прилегает к сосудистой оболочке, но на многих участках неплотно. Именно здесь она и имеет тенденцию отслаиваться при различных заболеваниях сетчатки.

Склера — непрозрачная внешняя оболочка глазного яблока, переходящая в передней части глазного яблока в прозрачную роговицу. К склере крепятся 6 глазодвигательных мышц. В ней находится небольшое количество нервных окончаний и сосудов.

Сосудистая оболочка — выстилает задний отдел склеры, к ней прилегает сетчатка, с которой она тесно связана. Сосудистая оболочка ответственна за кровоснабжение внутриглазных структур. При заболеваниях сетчатки очень часто вовлекается в патологический процесс. В сосудистой оболочке нет нервных окончаний, поэтому при ее заболевании не возникают боли, обычно сигнализирующие о каких-либо неполадках.

Зрительный нерв — при помощи зрительного нерва сигналы от нервных окончаний передаются в головной мозг.

Оптическую систему глаза образуют роговица, влага передней камеры глаза, хрусталик и стекловидное тело, т. е. соответствующие им четыре преломляющие поверхности. Основное преломление света происходит на внешней поверхности роговицы, на границе с воздухом. Видно, что основное преломление света происходит на роговице.

Суммарная преломляющая сила оптического аппарата глаза в покое аккомодации составляет примерно 60 дптр. При максимальном напряжении аккомодации преломляющая сила глаза не превышает 70 дптр (хрусталика — 33 дптр). Таким образом, глаз приближенно можно рассматривать как тонкую линзу с переменной оптической силой в 60–70 дптр. Поскольку рассматриваемый предмет располагается, как правило, за двойным фокусным расстоянием, на сетчатке глаза получается действительное, уменьшенное и перевернутое изображение предмета.

Аккомодация — способность глаза четко видеть предметы, находящиеся от него на различных расстояниях. Для того чтобы изображение предмета было четким, должно выполняться условие, т. е. формула тонкой линзы: $1/d + 1/f = 1/F$. Видно, что при изменении расстояния d до предмета соответственно изменяется либо расстояние до изображения f , либо фокусное расстояние линзы F . Первый случай реализуется в фотоаппаратах, где F объектива постоянно. В глазу расстояние f от центра хрусталика до сетчатки (т. е. до изображения) является неизменным и составляет 17 мм. Поэтому наводка глаза на резкость возможна только за счет изменения фокусного расстояния глаза F . Если рассматриваемый предмет находится на достаточно большом расстоянии ($d \rightarrow \infty$), то $0 \rightarrow 1/d$ и, как следует из формулы (1.2), $F = f$, т. е. удаленные предметы проецируются непосредственно на сетчатку. При рассмотрении более близких предметов $0 < 1/d$ плоскость их изображения перемещается за сетчатку, и изображение на

сетчатке теряет резкость. Удержание четкого изображения на сетчатке возможно только путем увеличения оптической силы глаза. Она осуществляется благодаря сокращению специальных цилиарных мышц — хрусталик увеличивает свою кривизну (в основном за счет передней поверхности), и его оптическая сила может возрасти на 12–13 диоптрий. При расслаблении цилиарных мышц хрусталик наоборот принимает свою прежнюю более плоскую форму, и его оптическая сила уменьшается.

Аккомодация — это приспособление глаза для получения на сетчатке одинаково резкого изображения различно удаленных предметов, осуществляется вследствие изменения оптической силы глаза.

Разрешающая способность глаза, т. е. способность отдельно видеть две точки, находящиеся на небольшом расстоянии друг от друга, называется **остротой зрения** и связана с отдельным или слитным восприятием светового изображения этих точек на сетчатой оболочке глаза. Если изображение точек попадает на два не рядом расположенных светочувствительных элемента: палочки или колбочки, — то они воспринимаются отдельно, т. е. разрешаются глазом. Если изображения попадают на два соседних элемента, то они воспринимаются слитно, т. е. глазом не разрешаются. Острота зрения характеризуется углом φ , под которым видны рассматриваемые точки А и В. Минимальный угол, необходимый для отдельного видения этих точек, φ_{\min} составляет для среднего нормального глаза 1'. Это соответствует расстоянию А'В' между изображениями точек, равному примерно 5 мкм.

В медицине острота зрения γ количественно оценивается отношением значения $\varphi_{\min} = 1'$ (что соответствует нормальному глазу) к φ_{\min} для конкретного пациента, определяемому с помощью специальных таблиц: $\gamma = 1'/\varphi_{\min}$. Например, если $\varphi_{\min} = 2'$, то острота зрения для такого пациента $\gamma = 1/2 = 0,5$. В таблицах для определения остроты зрения (таблицы Сивцова) буквы и кольца с разрывами (кольца Ландольта), составляющие третью

строку снизу, имеют разрывы, края которых образуют с оптическим центром глаза угол в $1'$, если таблица расположена на расстоянии 5 м от глаза. Следовательно, острота зрения человека, различающего буквы и кольца этой строки, равна 1. Естественно встречаются люди, способные различать более мелкие предметы, например, буквы и кольца второй и даже первой строки таблицы Сивцова.

У столь зорких людей острота зрения выше среднестатистической нормы, но не потому что их глаз строит более крупное изображение на сетчатке. Просто в центральной ямке сетчатки такого человека колбочки расположены более плотно, чем у большинства людей, что и позволяет воспринимать изображение предметов, имеющих угловые размеры меньше $1'$. Наименьшее расстояние АВ между двумя точками предмета, видимое невооруженным глазом на расстоянии наилучшего зрения d_0 , называется пределом разрешения глаза. Для нормальной остроты зрения оно равно $AB = 1' \cdot d_0 = 2,9 \cdot 10^{-4} \text{ рад} \cdot 250 \text{ мм} = 73 \text{ мкм}$. Острота зрения — величина безразмерная. Она зависит от многих условий, прежде всего, от яркости фона. На остроту зрения также влияют диаметр зрачка, возраст человека, уровень цветового и яркостного контраста между рассматриваемым объектом и фоном.

Аномалии рефракции глаза

Существуют две главные аномалии преломления лучей (рефракции) в глазу: близорукость, или миопия, и дальнозоркость, или гиперметропия. Эти аномалии обусловлены, как правило, не недостаточностью преломляющих сред, а ненормальной длиной глазного яблока.

Близорукость. Если продольная ось глаза слишком длинная, то лучи от далекого объекта сфокусируются не на сетчатке, а перед ней, в стекловидном теле. Такой глаз называется близоруким, или миопическим. Чтобы ясно видеть вдаль, необходимо перед близорукими глазами поместить вогнутые стекла, которые отодвинут сфокусированное изображение на сетчатку .

Дальнозоркость. Противоположна близорукости дальнозоркость, или гиперметропия. В дальнозорком глазу ,продольная ось глаза укорочена, и поэтому лучи от далекого объекта фокусируются не на сетчатке, а за ней. Этот недостаток рефракции может быть компенсирован аккомодационным усилием, т. е. увеличением выпуклости хрусталика. Поэтому дальнозоркий человек напрягает аккомодационную мышцу, рассматривая не только близкие, но и далекие объекты. При рассматривании близких объектов аккомодационные усилия дальнозорких людей недостаточны.

Поэтому для чтения дальнозоркие люди должны надевать очки с двояковыпуклыми линзами, усиливающими преломление света. Гиперметропию не следует путать со старческой дальнозоркостью. Общее у них лишь то, что необходимо пользоваться очками с двояковыпуклыми линзами.

Астигматизм. К аномалиям рефракции относится также астигматизм, т. е. неодинаковое преломление лучей в разных направлениях (например, по горизонтальному и вертикальному меридиану). Астигматизм обусловлен не строго сферической поверхностью роговой оболочки. При астигматизме сильных степеней эта поверхность может приближаться к цилиндрической, что исправляется цилиндрическими очковыми стеклами, компенсирующими недостатки роговицы.

Пресбиопия, также известная как болезнь коротких рук, это термин, описывающий глаз, в котором естественный хрусталик не аккомодирует. Аккомодация - это способность глаза менять свое фокусное расстояние. В ее основе лежит способность хрусталика менять свою оптическую силу путем изменения своей геометрии - толщины в центральной части, кривизны передней и задней поверхностей, положением в глазу. Примерно в 40-летнем возрасте хрусталик становится менее гибким, теряет свою способность менять форму и положение, и аккомодация постепенно теряется. Это нормальный процесс, который испытывает каждый.

Зрачок и зрачковый рефлекс. Зрачком называют отверстие в центре радужной оболочки, через которое лучи света проходят внутрь глаза. Зрачок повышает четкость изображения на сетчатке, увеличивая глубину резкости глаза. Пропуская только центральные лучи, он улучшает изображение на сетчатке также за счет устранения сферической аберрации. Если прикрыть глаз от света, а затем открыть его, то расширившийся при затемнении зрачок быстро сужается («зрачковый рефлекс»). Мышцы радужной оболочки изменяют величину зрачка, регулируя поток света, попадающий в глаз. Так, на очень ярком свете зрачок имеет минимальный диаметр (1,8 мм), при средней дневной освещенности он расширяется (2,4 мм), а в темноте расширение максимально (7,5 мм). Это приводит к ухудшению качества изображения на сетчатке, но увеличивает чувствительность зрения. Предельное изменение диаметра зрачка изменяет его площадь примерно в 17 раз. Во столько же раз меняется при этом световой поток. Между интенсивностью освещения и диаметром зрачка имеется логарифмическая зависимость. Реакция зрачка на изменение освещенности имеет адаптивный характер, так как в небольшом диапазоне стабилизирует освещенность сетчатки.

В радужной оболочке имеется два вида мышечных волокон, окружающих зрачок: кольцевые (*m. sphincter iridis*), иннервируемые парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва, а также радиальные (*m. dilatator iridis*), иннервируемые симпатическими нервами. Сокращение первых вызывает сужение, сокращение вторых — расширение зрачка. Соответственно этому ацетилхолин и эзерин вызывают сужение, а адреналин — расширение зрачка. Зрачки расширяются во время боли, при гипоксии, а также при эмоциях, усиливающих возбуждение симпатической системы (страх, ярость). Расширение зрачков — важный симптом ряда патологических состояний, например болевого шока, гипоксии.

У здоровых людей размеры зрачков обоих глаз одинаковые. При освещении одного глаза зрачок другого тоже суживается; такая реакция называется содружественной. В некоторых патологических случаях размеры зрачков обоих глаз различны (анизокория).

Строение сетчатки. Фотороцепторы. Зрительные пигменты. Квантовые механизмы фоторецепции. Электроретинограмма. Функции биполярных, горизонтальных, амакриновых, и ганглиозных клеток. Световая и темновая адаптации.

Эту светочувствительность обеспечивают так называемые фоторецепторы - миллионы нервных клеток, которые переводят световой сигнал в электрический. Далее другие нервные клетки сетчатки первоначально обрабатывают полученную информацию и передают ее в виде электрических импульсов по своим волокнам в головной мозг, где происходит окончательный анализ и синтез зрительной информации и восприятие последней на уровне сознания. Пучок нервных волокон, идущих от глаза к мозгу, называется зрительным нервом.

Существует два вида фоторецепторов - колбочки и палочки. Колбочки малочисленнее - их всего около 6 миллионов в каждом глазу. Колбочки практически имеются только в макуле, части сетчатки, отвечающей за центральное зрение. Их максимальная плотность достигается в центральной части макулы, известной как ямочка. Колбочки работают при хорошей освещенности, дают возможность различать цвет. Они ответственны за дневное зрение.

В сетчатке также имеется до 125 миллионов палочек. Они разбросаны по периферии сетчатки и обеспечивают боковое, пусть нечеткое, но возможное в сумерках зрение.

Сетчатка - поверхность задней части глаза, на которую падает свет, и в которой он превращается в сигналы для мозга.

Макула - центральная область сетчатки (около 5% площади), отвечающая за центральную часть картинки, которую мы видим.

Структура сетчатки глаза

Сетчатка представляет достаточно сложную структуру. Микроскопически в сетчатке различают 10 слоев, счет которых ведется снаружи внутрь. Основные слои — пигментный эпителий и светочувствительные клетки (фоторецепторы). Затем идет наружная пограничная мембрана, наружный ядерный слой, наружный сетчатый (синаптический) слой, внутренний ядерный слой, внутренний сетчатый слой, ганглионарный слой, слой нервных волокон, внутренняя пограничная мембрана.

Первый слой — пигментный эпителий

Пигментный эпителий простирается на всем протяжении оптической части сетчатки и непосредственно граничит с подлежащей сосудистой оболочкой, имея связь со стекловидной пластинкой.

Пигментный эпителий представляет собой один слой плотно расположенных клеток, содержащих большое количество пигмента. Клетки пигментного эпителия имеют форму шестигранной призмы и расположены в один ряд. Такие клетки являются частью так называемого гематоретинального барьера, который обеспечивает избирательное поступление тех или иных веществ из кровеносных капилляров сосудистой оболочки в сетчатку.

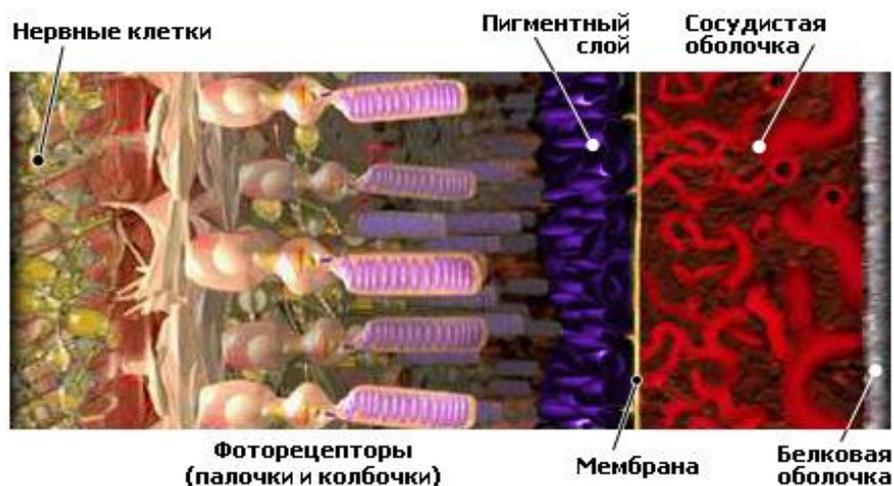
Второй слой — светочувствительные клетки (фоторецепторы)

Колбочкоподобные и палочкоподобные клетки, а проще говоря, палочки и колбочки получили такое название из-за формы наружного сегмента. Данный вид клеток считается первым нейроном сетчатки.

Палочки представляют собой правильные цилиндрические образования длиной от 40 до 50 микрон. Общее число палочек во всей сетчатке около 130

млн.. Они обеспечивают зрение при слабом освещении, например, ночью, обладая очень высокой световой чувствительностью.

Колбочек в сетчатке человеческого глаза – 7 млн. и действуют они только в условиях яркого освещения. Они отвечают за центральное форменное зрение и цветоощущение.



Фоторецепторами являются палочки и колбочки, расположенные в наружном слое сетчатки. Палочки и колбочки сходны по своему строению, они состоят из четырех участков:

1. Наружный сегмент - светочувствительный участок, где световая энергия преобразуется в рецепторный потенциал. Наружный сегмент заполнен мембранными дисками, образованными плазматической мембраной. В палочках в каждом наружном сегменте содержится 600 - 1000 дисков, которые представляют собой уплощенные мембранные мешочки, уложенные как столбик монет. В колбочках мембранных дисков меньше, они представляют собой складки плазматической мембраны.

2. Перетяжка - место, где наружный сегмент почти полностью отделен от внутреннего втягиванием наружной мембраны. Связь между двумя сегментами осуществляется через цитоплазму и пару ресничек, переходящих из одного сегмента в другой.

3. Внутренний сегмент - область активного метаболизма, заполненная митохондриями, доставляющими энергию для процессов зрения, и

полирибосомами, на которых синтезируются белки, участвующие в образовании мембранных дисков и зрительного пигмента. Здесь же расположено ядро.

4. Синаптическая область - место, где клетка образует синапсы с биполярными клетками. Диффузные биполярные клетки могут образовывать синапсы с несколькими палочками. Это явление, называемое синаптической конвергенцией, уменьшает остроту зрения, но повышает светочувствительность глаза. Моносинаптические биполярные клетки связывают одну колбочку с одной ганглиозной клеткой, что обеспечивает лучшую по сравнению с палочками остроту зрения. Горизонтальные клетки и амакриновые клетки связывают вместе некоторое число палочек или колбочек. Благодаря этим клеткам зрительная информация еще до выхода из сетчатки подвергается определенной переработке. Эти клетки участвуют также в латеральном торможении.

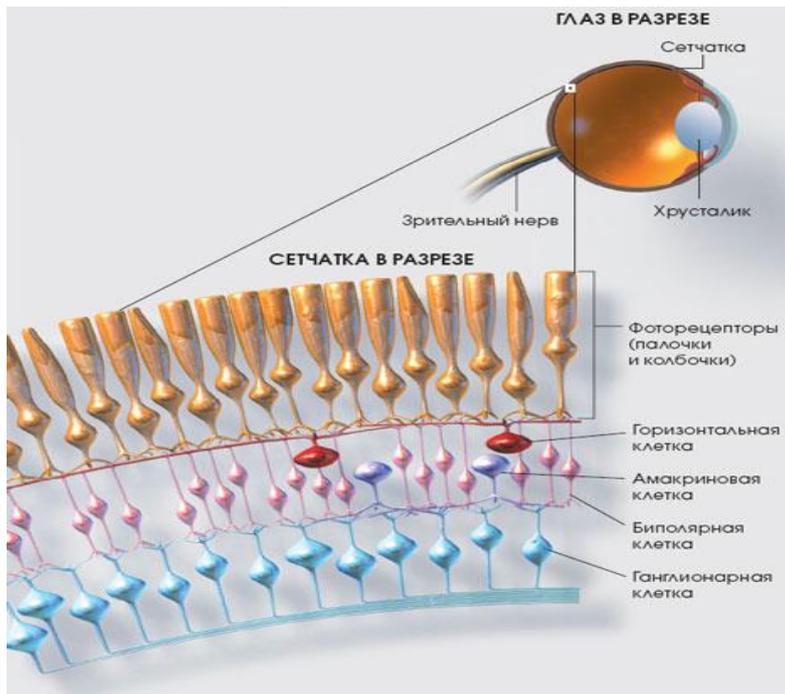
Палочек в сетчатке содержится больше, чем колбочек - 120 млн и 6 - 7 млн соответственно. Тонкие, вытянутые палочки размером 50x3 мкм равномерно распределены по всей сетчатке, кроме центральной ямки, где преобладают удлиненные конические колбочки размером 60x1,5 мкм. Так как в центральной ямке колбочки очень плотно упакованы (150 тыс. на кв.мм), этот участок отличается высокой остротой зрения. Палочки обладают большей чувствительностью к свету и реагируют на более слабое освещение. Палочки содержат только один зрительный пигмент, не могут различать цвета и используются преимущественно в ночном зрении. Колбочки содержат три зрительных пигмента, что позволяет распознавать цвета, они используются преимущественно при дневном свете. Палочковое зрение отличается меньшей остротой, так как палочки расположены менее плотно и сигналы от них подвергаются конвергенции, но именно это обеспечивает высокую чувствительность, необходимую для ночного зрения.

Палочки содержат светочувствительный пигмент родопсин.

Фоторецепторы (от греч. phos - свет + лат. receptor -'принимающий) - рецепторы, которые производят трансформацию световой энергии в нервные сигналы (см. Рецепция); у человека это палочки (П.) и колбочки (К.), находящиеся в сетчатке глаза.

Зрительный пигмент, структурно-функциональная единица светочувствительной мембраны фоторецепторов сетчатки глаза — палочек и колбочек. В Зрительный пигмент осуществляется первый этап зрительного восприятия — поглощение квантов видимого света. Молекула Зрительный пигмент (молярная масса около 40 000) состоит из хромофора, поглощающего свет, и опсина — комплекса белка и фосфолипидов. Хромофором всех Зрительный пигмент служит альдегид витамина А1 или А2 — ретиналь или 3-дегидроретиналь. Два вида опсина (палочковый и колбочковый) и два вида ретиналя, соединяясь попарно, образуют 4 вида Зрительный пигмент, различающихся по спектру поглощения: родопсин (самый распространённый палочковый Зрительный пигмент), или зрительный пурпур (максимум поглощения 500 нм), иодопсин (562 нм), порфиросин (522 нм) и цианопсин (620 нм). Первичное фотохимическое звено в механизме зрения состоит в фотоизомеризации ретиналя, который под действием света меняет изогнутую конфигурацию на плоскую. За этой реакцией следует цепь темновых процессов, приводящих к возникновению зрительного рецепторного сигнала, который затем синаптически передаётся следующим нервным элементам сетчатки — биполярным и горизонтальным клеткам.

Электроретинограмма (электро- + ретинограмма) - кривая, отображающая изменение биопотенциалов сетчатки, полученная методом электроретинографии.



Как справедливо для

многих других сенсорных систем, сетчатка имеет и старый тип зрения (палочковый) и новый тип зрения (колбочковый). Нейроны и нервные волокна, проводящие сигналы колбочкового зрения, значительно крупнее нервных элементов, проводящих сигналы палочкового зрения, потому сигналы от колбочек проводятся в мозг в 2-5 раз быстрее. Кроме того, контур двух систем слегка различен.

Справа на рисунке показан зрительный путь от области центральной ямки сетчатки, представляющий новую быструю колбочковую систему. Это прямой путь из трех нейронов: (1) колбочек; (2) биполярных клеток; (3) ганглиозных клеток. Кроме того, горизонтальные клетки проводят тормозные сигналы латерально в наружном сетчатом слое, а амакриновые клетки проводят сигналы латерально во внутреннем сетчатом слое.

Нервные связи на периферии сетчатки, где имеются и палочки, и колбочки. Показаны три биполярные клетки; средняя из них связана только с палочками, что характерно для зрительной системы, представленной у многих низших животных. Аксон этой биполярной клетки связан только с амакриновыми клетками, которые передают сигналы к ганглиозным клеткам. Таким образом, для чисто палочкового зрения в прямой путь связаны четыре

нейрона: (1) палочки; (2) биполярные клетки; (3) амакриновые клетки; (4) ганглиозные клетки. Горизонтальные и амакриновые клетки также обеспечивают латеральные взаимосвязи.

Две другие биполярные клетки, показанные в периферической части контура сетчатки на рисунке, связаны и с палочками, и с колбочками; выходы этих биполярных клеток проходят к ганглиозным клеткам как непосредственно, так и через амакриновые клетки.

Нейромедиаторы нейронов сетчатки. Еще не все нейромедиаторы, используемые для синаптической передачи в сетчатке, полностью раскрыты. Однако и палочки, и колбочки в их синапсах с биполярными клетками выделяют глутамат.

Гистологические и фармакологические исследования выявили много типов амакриновых клеток, секретирующих, по крайней мере, восемь типов медиаторов, в том числе гамма-аминомасляную кислоту, глицин, дофамин, ацетилхолин и индоламин, которые в норме функционируют как тормозные медиаторы. Функциональное назначение медиаторов биполярных, горизонтальных и межсетчатых клеток пока не ясно, однако известно, что некоторые из горизонтальных клеток выделяют тормозные медиаторы.

Ганглиозные клетки — единственные нейроны сетчатки, сигналы которых всегда передаются в виде потенциалов действия, идущих по зрительному нерву к мозгу. Иногда потенциалы действия регистрируются также в амакриновых клетках, хотя значение их не ясно. Во всех других случаях нейроны сетчатки проводят зрительные сигналы электротонически, что можно объяснить следующим образом.

Электротоническое проведение означает непосредственное распространение электрического тока, без развития потенциалов действия, по цитоплазме нейрона и нервным аксонам от точки возбуждения к месту синаптической связи. Так, проведение от наружных сегментов палочек и колбочек, где генерируются зрительные сигналы, к синаптическим телам

осуществляется электротонически. Это значит, что гиперполяризация, возникающая в ответ на действие света в наружном сегменте палочки или колбочки, проводится почти без изменений в виде электрического тока, проходящего по цитоплазме весь путь до синаптического тела, и никакого потенциала действия не требуется. Далее, когда медиатор, выделяющийся из палочки или колбочки, стимулирует биполярную или горизонтальную клетку, сигнал снова передается от входа к выходу клетки путем местного электрического тока, без развития потенциалов действия.

Значение электронического проведения состоит в том, что оно позволяет проводить сигналы, градуированные по силе. Так, для палочек и колбочек величина их гиперполяризации прямо зависит от интенсивности освещенности; сигнал не подчиняется закону «все или ничего», как было бы в случае развития потенциала действия.

Световая и темновая адаптация. Чувствительность рецепторных клеток глаза не постоянна, а зависит освещенности и предшествующего раздражителя. Так, после действия интенсивного света чувствительность рецепторных клеток резко понижается, а в темноте — возрастает. Зрение адаптируется к свету быстрее — в течение нескольких минут, а темновая адаптация достигается лишь через несколько десятков минут.

Это различие частично объясняется тем, что чувствительность «дневных» колбочек меняется быстрее (от 40 с до нескольких минут), чем «вечерних» палочек (их адаптация полностью заканчивается лишь спустя 40-50 мин). При этом палочковая система становится намного чувствительнее колбочковой: в абсолютной темноте порог зрительной чувствительности достигает уровня 1-4 фотонов в секунду на фоторецептор.

В скотопических условиях световые стимулы лучше различаются не центральной ямкой, а окружающей ее частью, где плотность палочек наибольшая. Кстати, различие скорости адаптации вполне объяснимо: в естественной природе освещенность после захода солнца снижается

достаточно медленно. Механизмы адаптации к меняющейся освещенности начинаются с рецепторного и оптического аппаратов глаза. Последнее связано с реакцией зрачка: сужение на свету и расширение в темноте.

Этот механизм включается с помощью ВНС. В результате изменяется количество рецепторов, на которые падают лучи света: подключение в сумерках палочек ухудшает остроту зрения и замедляет время темновой адаптации.

В самих рецепторных клетках процессы понижения и повышения чувствительности, с одной стороны, обусловлены изменением равновесия между распадающимся и синтезируемым пигментом (определенная роль в этом процессе принадлежит пигментным клеткам, снабжающим палочки витамином А). С другой стороны, с участием нейронных механизмов регулируются размеры рецепторных полей, а также переключение с колбочковой системы на палочковую.

Обработка зрительной информации. Организация рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки. Концентрические рецептивные поля ганглиозных клеток сетчатки. Обработка информации в корковых центрах. Рецептивные поля нейронов зрительной коры. Ретинотопическая проекция.

Организация рецептивных полей сетчатки

Активация рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки - **важный этап переработки зрительной информации**, поскольку от него зависят характеристики зрительных сигналов, направляемых в мозг. Рис. 35.15 объясняет, как рецептивные поля фоторецепторов и интернейронов сетчатки соотносятся с рецептивными полями ганглиозных клеток.

Рецептивное поле фоторецептора обозначено на рис. 35.15,а маленьким кружком со знаком минус. Маленький кружок соответствует его небольшим размерам и округлым очертаниям рецептивного поля, а знак минус - гиперполяризационной реакции фоторецепторной клетки на его освещение.

Рецептивное поле горизонтальной клетки на рис. 35.15,б представлено в виде кружка большего размера со знаком минус. При попадании света на один из фоторецепторов, конвергирующих на данной клетке, та гиперполяризуется. Последовательность событий такова: свет вызывает гиперполяризацию одного или нескольких фоторецепторов; уменьшается высвобождение нейромедиатора из окончаний этих фоторецепторов; горизонтальная клетка гиперполяризуется вследствие ослабления тонического возбуждающего влияния.

Рецептивные поля биполярных клеток двух типов показаны на рис. 35.15,в. Рецептивное поле биполярной клетки слева (Би1) состоит из центральной возбуждающей области (белый кружок со знаком плюс), которая окружена тормозной рецептивной областью (серое кольцо со знаком минус). Организованное подобным образом, оно называется центрально-периферическим; в данном случае - это рецептивное поле с on-центром и off-периферией (для краткости "с on-центром"). Биполярная клетка справа (Би2) имеет рецептивное поле с off-центром и on-периферией (для краткости с off-центром): центральная тормозная область ее рецептивного поля (знак минус) окружена возбуждающей периферической (знак плюс).

Ответы биполярных клеток определяются тем, каков их вход: либо короткий - от одного или нескольких фоторецепторов, либо более длинный - через горизонтальные клетки. Ответ на стимуляцию центра рецептивного поля осуществляется в результате прямых связей клетки с одним или несколькими фоторецепторами. Если нейромедиатор, тонически высвобождаемый из синаптических окончаний фоторецептора, гиперполяризует биполярную клетку, то при гиперполяризации фоторецептора световым стимулом количество высвобождаемого нейромедиатора уменьшится и произойдет ее деполяризация (растормаживание). С другой стороны, если тонически высвобождаемый нейромедиатор является деполяризующим, световой стимул приводит к

гиперполяризации биполярной клетки (снятию облегчения, как в горизонтальной клетке на рис. 35.15,б). Световой стимул, попадающий на фоторецепторы периферии рецептивного поля, изменяет активность горизонтальных клеток, т.е. вход к биполярным клеткам обеспечивается через более длинный путь. Сигналы от горизонтальных клеток сопровождаются ответами биполярных, противоположными по знаку по сравнению с прямыми ответами на стимуляцию фоторецепторов центра рецептивного поля.

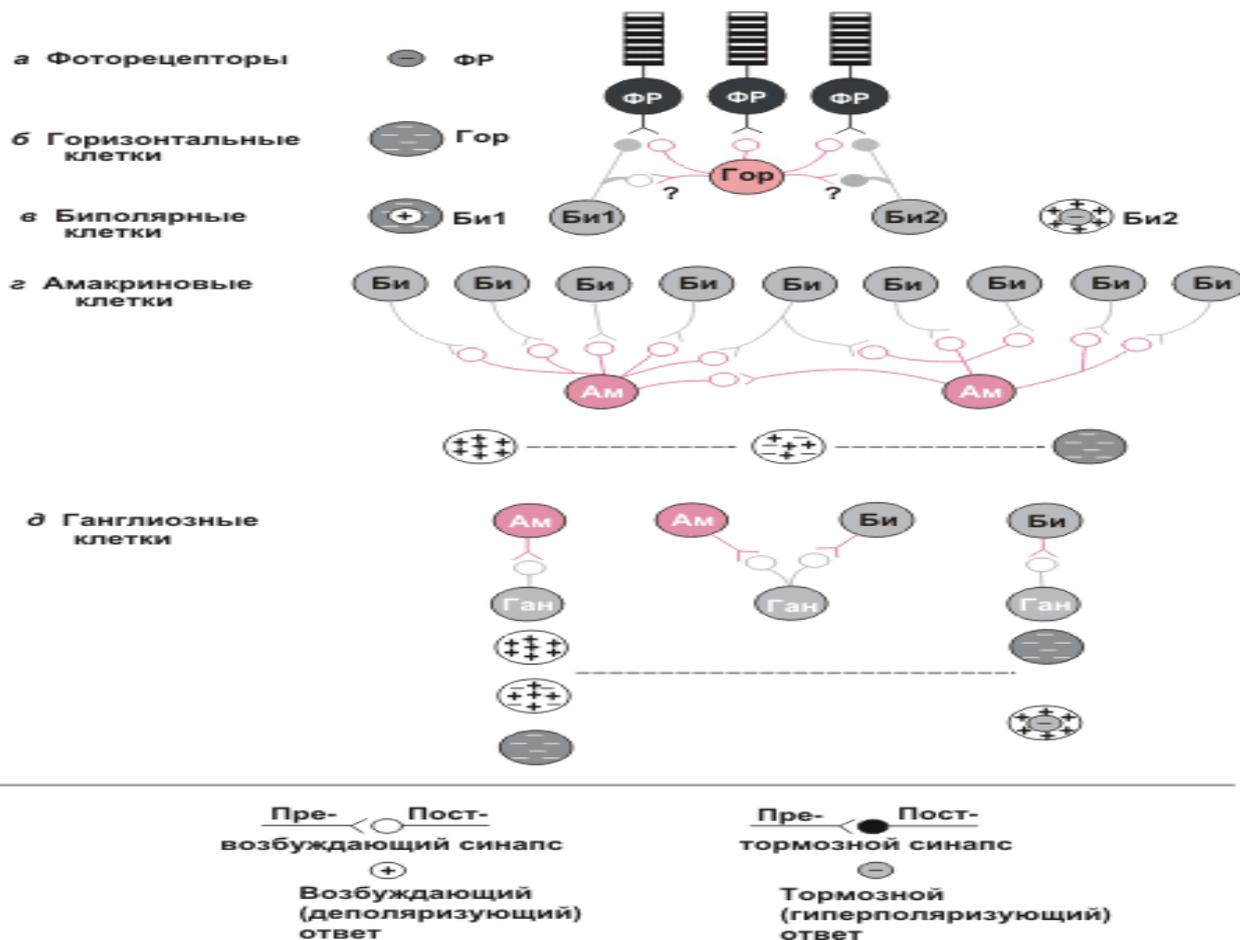
В путях, связывающих фоторецепторы сетчатки с биполярными и горизонтальными клетками, нейромедиатором служит возбуждающая аминокислота, вероятно, глутамат. Она деполяризует биполярные клетки с off-центром, а также горизонтальные в результате активации ионотропных глутаматных рецепторов постсинаптической мембраны. Биполярные клетки с on-центром та же кислота гиперполяризует, воздействуя на метаботропные глутаматные рецепторы.

При одновременном освещении фоторецепторов периферии и центра рецептивного поля биполярные клетки могут вообще не ответить из-за антагонистического характера влияний центра и периферии. При движении луча света через рецептивное поле их активность будет последовательно меняться по мере того, как луч проходит от периферии к центру и снова к периферии.

Рецептивные поля амакриновых клеток изображены на рис. 35.15 ,г. Сигналы к этим клеткам поступают при различных сочетаниях активности биполяров с on- и off-центрами. Следовательно, их рецептивные поля - это разные сочетания областей с on- и off-центрами. Существует много типов амакриновых клеток; известны, по крайней мере, восемь разных нейромедиаторов, высвобождаемых ими.

Рецептивные поля ганглиозных клеток показаны на рис. 35.15 ,д. Эти клетки получают доминирующий вход от амакриновых (левая клетка Ган),

смешанный вход от амакриновых и биполярных (средняя клетка Ган) либо доминирующий вход от биполярных клеток (правая клетка Ган). Если доминирует вход от амакриновых клеток, рецептивное поле ганглиозных носит рассеянный характер - местами оно возбуждающее, местами тормозное. Иная ситуация при доминировании входа от биполярных клеток: рецептивное поле ганглиозных клеток организовано по принципу центр/периферия, как у биполярных.



Кора головного мозга зрительная: обработка сигналов: введение

Системы нейронов сетчатки и латерального колленчатого тела выполняют анализ зрительных стимулов, оценивая их цветовые характеристики, пространственный контраст и среднюю освещенность в различных участках поля зрения. Следующий этап анализа афферентных зрительных сигналов выполняется системами нейронов зрительной коры. В каждой из трех областей затылочной коры полушарий головного мозга - в

первичной зрительной коре, вторичной зрительной коре и третичной зрительной коре - представлена вся контралатеральная половина поля зрения . С помощью микроэлектродной регистрации электрической активности было обнаружено, что только часть клеток первичной коры имеют рецептивные поля, отвечающие на простые стимулы типа свет и темнота. Остальные клетки отвечают только на контуры определенной ориентации, изломы контуров и т.д. Таким образом, нейроны зрительной коры осуществляют высоко специализированную обработку зрительных сигналов.

Поведение человека во многом зависит от быстрого поступления зрительной информации об окружающей среде.

Формирование зрительных ощущений начинается с фиксации изображения, фокусируемого преломляющими средами глаза, на сетчатке - светочувствительной оболочке в задней части глаза.

Сетчатка фактически представляет собой часть головного мозга, вынесенную на периферию, для того чтобы преобразовывать кванты света в нервные импульсы. Свет поглощается светочувствительными пигментами, расположенными в фоторецепторах двух типов: палочках и колбочках. У человека сетчатка содержит приблизительно 100 млн палочек и 5 млн колбочек. Палочки функционируют ночью и в сумерках, а колбочки - днем; кроме того, колбочки отвечают за цветовосприятие и обеспечивают высокое пространственное разрешение сетчатки.

Большая часть колбочек локализована в желтом пятне - области сетчатки, отвечающей за центральные поля зрения. В центре желтого пятна располагается небольшое углубление - центральная ямка сетчатки , оно содержит только колбочки и обеспечивает наибольшую остроту зрения.

Под действием света фоторецепторы гиперполяризуются. После сложной обработки информации, в которой участвуют биполярные, амакринные и горизонтальные нейроны сетчатки, расположенные во внутреннем ядерном слое сетчатки, сигналы с фоторецепторов поступают на

ганглиозные клетки. Именно здесь происходит окончательное преобразование зрительного изображения в непрерывно изменяющийся поток потенциалов действия, который распространяется к первичной зрительной коре, расположенной в затылочной доле.

В сетчатке расположены миллионы ганглиозных клеток, и следовательно, в каждом зрительном нерве проходят миллионы волокон. Аксоны ганглиозных клеток идут вдоль внутренней поверхности сетчатки, образуя слой нервных волокон, покидают глазное яблоко в области диска зрительного нерва и в составе зрительного нерва, а затем зрительного перекреста и зрительного тракта, достигают зрительных центров головного мозга.

Большинство волокон переключаются в латеральном колленчатом теле - релейном комплексе ядер таламуса. Отсюда выходят волокна к затылочной коре. Этот мощный афферентный ретиногеникулокортикальный путь обеспечивает нервную основу зрительного восприятия.

Значительно меньшая часть аксонов ганглиозных клеток идет к другим зрительным подкорковым ядрам, обеспечивающим различные вспомогательные функции. Так, дуга зрачкового рефлекса проходит через претектальные продолговатые ядра среднего мозга. Эти ядра посылают сигналы к ипсилатеральному и контралатеральному ядрам Вестфалья-Эдингера. Клетки ядер Вестфалья-Эдингера обеспечивают парасимпатическую иннервацию сфинктера зрачка через вставочный нейрон, расположенный в ресничном узле.

Регуляция суточных ритмов обеспечивается поступлением информации от сетчатки в супрахиазмальное ядро.

Установка взора и другие движения глаз обеспечиваются путем, идущим в верхние холмики.

Сигналы с сетчатки передаются также в так называемую дополнительную зрительную систему ствола мозга - группу небольших ядер, отвечающих за фиксацию взора и оптокинетический нистагм.

Наконец, сетчатка связана с большим зрительным ядром подушки таламуса, функции которого неизвестны.

Чтобы поместить и удержать изображение нужного объекта в центральной ямке, глаз постоянно движется. Эти произвольные движения управляются сложной эфферентной двигательной системой: движение каждого глазного яблока осуществляют шесть мышц, иннервируемых глазодвигательным, блоковым и отводящим нервами. Работа двигательных ядер этих нервов координируется нейронами варолиева моста и нейронами среднего мозга. Эти механизмы отвечают за медленные следящие движения глаз, саккады и фиксацию взора при изменении положения головы и тела.

Управление глазодвигательными центрами ствола мозга осуществляется с помощью нисходящих путей от обширных участков лобной коры и теменно-затылочной коры.

Рецептивные поля зрительной системы можно считать частями зрительного пространства (англ. visual space). Например, в качестве рецептивного поля одной фоторецепторной клетки можно рассматривать конус, охватывающий все возможные направления, с которых эта клетка способна воспринимать свет. Его вершина находится в центре хрусталика, а основание — в бесконечности зрительного пространства. Но традиционно зрительные рецептивные поля изображаются на плоскости — как круги, квадраты, прямоугольники... Подобные изображения по сути являются сечениями конуса, отвечающего рецептивному полю одной специфической клетки, плоскостью, в которой исследователь предъявлял конкретный визуальный стимул. Рецептивные поля бинокулярных нейронов первичной зрительной коры (или стриарной области — поле Бродмана 17, зрительная зона V1) не уходят в оптическую бесконечность, а ограничены

определённым расстоянием от точки, в которую направлен взгляд — «точки фиксации глаз».

Рецептивные поля нейронов зачастую определяются как области сетчатки, освещение которых изменяет возбуждение конкретного нейрона. Для ганглионарных (ганглиозных) клеток сетчатки эта область включает все фоторецепторы — палочки или колбочки одного глаза, связанные с конкретной ганглионарной клеткой посредством синаптических контактов с биполярными, горизонтальными и амакринными (амакриновыми) клетками. Для бинокулярных нейронов зрительной коры (англ. visual cortex) рецептивные поля определяются как совокупность соответствующих областей сетчаток правого и левого глаза. Эти области могут быть закартированы по отдельности в каждой сетчатке (при закрывании другого глаза), но полностью связь каждой из областей с возбуждением исследуемого нейрона обнаруживается только в том случае, когда открыты оба глаза.

Хьюбел и Визель (например, Hubel, 1963) развили теорию о том, что рецептивные поля клеток каждого уровня зрительной системы формируются синаптическими соединениями с клетками более низкого иерархического уровня этой системы. В этом случае небольшие и просто устроенные рецептивные поля могут комбинироваться, формируя обширные и сложные рецептивные поля. Позднее нейробиологи усовершенствовали эту относительно простую концепцию, допустив, что нейроны низших уровней зрительной системы связаны обратными эфферентными связями с нейронами более высоких уровней.

В настоящее время составлены карты рецептивных полей для клеток всех уровней зрительной системы — от фоторецепторов и ганглионарных (ганглиозных) клеток сетчатки — до нейронов латерального (наружного) коленчатого тела, первичной и экстрастриарной зрительной коры. Исследования, основанные лишь на ощущениях, не могут дать полной картины для понимания феномена зрения, поэтому здесь, также как и при

изучении мозга, должны применяться электрофизиологические методы — тем более, что в эмбриогенезе млекопитающих сетчатка возникает в процессе дальнейшей дифференциации латеральных выпячиваний промежуточного мозга (так называемых глазных пузырей).

Зрительное поле представляет собой область, видимую обоими глазами в тот момент, когда они и голова неподвижны. При таком условии левая половина зрительного поля проецируется на носовую половину сетчатки левого глаза и височную половину сетчатки правого глаза. Соответственно, правая половина зрительного поля проецируется на носовую половину сетчатки правого глаза и височную половину сетчатки левого глаза. Поскольку оптическая система глаза перевертывает изображение, верхняя половина зрительного поля проецируется на нижнюю половину сетчатки, а нижняя половина зрительного поля — на верхнюю половину сетчатки. При дальнейшей переработке информации в наружном коленчатом теле и первичной зрительной коре сохраняются все пространственные координаты зрительного поля: каждая область сетчатки связана с соответствующим представительством в коре, что называется ретинотопией

Лекция 12

Рецепторы кожи: чувствительность, температура, боль, мышечно-опорные. Рецепторы вкуса и обоняния. Органы слуха, обоняния, вкуса, их строение и функции.

Орган слуха

- Слух обеспечивает человеку восприятие звуковых колебаний в диапазоне от 16 до 20 000 Гц. Около 10% информации из окружающей среды человек получает при помощи органа слуха. Слуховая информация преимущественно анализируется в основном в височной доле коры больших полушарий переднего мозга.
- Орган слуха позволяет определять:
 - силу звука;

- источник звука;
- примерное расстояние до источника.

В большинстве случаев это возможно только при восприятии двумя ушами сразу — бинауральном слухе.

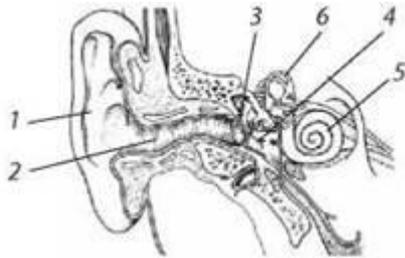


Рис. 38. Строение органа слуха:

- 1 — ушная раковина;
- 2 — внешний слуховой проход;
- 3 — барабанная перепонка;
- 4 — слуховые косточки;
- 5 — улитка;
- 6 — полукружные каналы.

- Наружное ухо (ушная раковина, наружный слуховой проход, барабанная перепонка).
 - Улавливание звуковых колебаний воздуха, направление их к среднему уху.
- Среднее ухо (заполнено воздухом, соединено с носоглоткой, 3 слуховые косточки: молоточек, наковальня, стремечко).
 - Передача колебаний к овальному окну внутреннего уха, увеличение силы колебаний.
- Внутреннее ухо (улитка (звуковые рецепторы), орган равновесия, или вестибулярная сенсорная система: три полукружных канала, два мешочка (круглый и овальный), волосковые клетки с кристаллами — отолитами).
 - Восприятие звуковых колебаний, превращение их в нервное возбуждение.
 - Восприятие положения тела в пространстве.

Строение органа равновесия

Органы равновесия или вестибулярный аппарат играет важную роль в жизнедеятельности человека. Он отвечает за перемещение тела в пространстве. Орган располагается во внутреннем ухе. Имеет периферический и внутренний отдел.

Периферический включает три полукружный каналца и два мешочка. Находится в пирамиде височной доли рядом с улиткой. Каналы находятся в трех перпендикулярных плоскостях, мешочки - рядом с ними. Они наполнены жидкостью и замкнуты, так чтобы не происходило вытекания. В стенках каналов находится рецепторы клеток, волоски их погружены в желеобразную жидкость, содержащую ионы кальция. Называются они отолитовые мембраны (купулы).

Движение тела вызывает изменение расположения этих волосков и происходит возбуждение рецепторов. Сигнал переходит в продолговатый мозг, а затем в мозжечок и гипоталамус. Сигнал также проходит по теменным долям больших полушарий головного мозга. Своевременное поступление сигнала в головной мозг, обеспечивает поддержание тела в пространстве.

Орган вкуса

Рецепторы вкуса входят в состав вкусовых почек (луковиц), расположенных на вкусовых сосочках языка. Кончик языка лучше всего различает сладкий и солёный вкус, корень языка — горький, а кислый вкус в основном ощущается по бокам языка.

Вкусовой анализатор предназначен для анализа качества пищи. Вкусовые рецепторы расположены внутри вкусовых сосочков языка, а также содержатся в слизистой оболочке ротовой полости. Они возбуждаются растворёнными в слюне веществами и передают импульсы по нервным волокнам в кору головного мозга. Анализ информации происходит на внутренних поверхностях височной и лобной долей.

Существует четыре вида вкусовых рецепторов, каждый из которых воспринимает свой вкус (горький, солёный, сладкий и кислый). Кончик языка более восприимчив к сладкому, корень — к горькому, а края — к кислому и солённому.

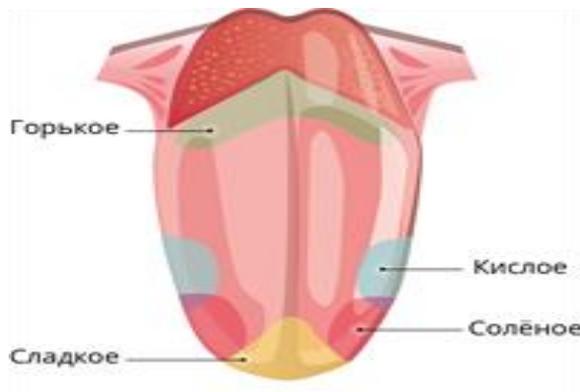


Рис. 2. Восприятие вкусов

Вкус пищи воспринимается вместе с температурными, обонятельными и осязательными ощущениями.

Во время еды, помимо рецепторов вкуса, работают рецепторы обоняния и осязания. Возбуждение от вкусовых рецепторов передаётся в продолговатый мозг и в кору больших полушарий переднего мозга сразу по нескольким нервам. Центральное представительство органа вкуса, по-видимому, расположено в височной доле коры.

Орган обоняния

Рецепторы обоняния представляют собой ресничные клетки, погружённые в эпителий верхней части носовой полости. С их помощью мы ощущаем запахи. Выделяют шесть основных запахов: пряный, смолистый, гнилостный, цветочный, горелый и фруктовый. Остальные запахи являются композициями основных шести. Концентрация вещества в воздухе может быть очень маленькой, но человек ощущает его запах. Обонятельные нервы передают возбуждение от рецепторов в центры в коре больших полушарий переднего мозга, расположенные в височной доле.

Рецепторы вкуса и обоняния относят к хеморецепторам, так как их возбуждение происходит только в результате взаимодействия с молекулами растворённых или летучих веществ.

Орган осязания

Рецепторы осязания не образуют специального органа чувств. Они расположены в коже по всей поверхности тела и в языке. Осязательные рецепторы различают температуру (тепло и холод), давление, вибрацию и боль. Данная сенсорная система даёт нам возможность различить размеры, форму, плотность объекта, фактуру его поверхности и ряд других характеристик. Возбуждение от этих рецепторов передаётся в теменную долю коры больших полушарий переднего мозга.

В коже и слизистых оболочках расположены рецепторы, которые воспринимают прикосновение, боль, тепло и холод. Благодаря этим рецепторам мы ощущаем температуру окружающей среды, форму и характер поверхности предметов. Больше всего рецепторов расположено на кончиках пальцев, языка, на губах и ладонях. Это наиболее чувствительные части нашего организма. Импульсы от кожных рецепторов идут по нервным волокнам в зону кожной чувствительности коры больших полушарий, расположенную в задней центральной извилине теменной доли.



Лекция 13

Физиология высшей нервной деятельности.

Предмет и основные методы изучения физиологии высшей нервной деятельности и поведения. Понятие о условных и безусловных рефлексах. Классификация безусловных рефлексов. Расположение рефлексов в центральной нервной системе.

Физиология высшей нервной деятельности (ВНД) - раздел физиологии, изучающий функции высшего отдела центральной нервной системы — коры больших полушарий головного мозга, посредством которой обеспечиваются сложнейшие отношения высокоразвитого организма с окружающей внешней средой. Занимается исследованием нервных механизмов поведения и мыслительной деятельности. Основы науки заложены в трудах И. М. Сеченова и И. П. Павлова, раскрывших содержание и свойства физиологических механизмов психической деятельности мозга. Физиология ВНД как наука о нейрофизиологических механизмах психики и поведения (базирующаяся на принципе рефлекторного отражения внешнего мира), основывается на экспериментальных методах исследования, изучает физиологию анализаторов, образование условных рефлексов, взаимодействие процессов возбуждения и торможения, нейронные механизмы высшей нервной деятельности.

□ История

Основоположником науки о высшей нервной деятельности, физиологии ВНД, является Иван Петрович Павлов. Развитие идей на основе экспериментальных данных было описано им в сборнике «Двадцатилетнем опыте объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных» (1923).^[3] В 1927 году Павлов формулирует основы физиологии условных рефлексов в классической работе «Лекции о работе больших полушарий головного мозга».

Работы И. П. Павлова опираются на труды Ивана Михайловича Сеченова, разработавшего учение о рефлексе («Рефлексы головного мозга», 1863).

Павлов, изучая условный рефлекс, сделал предположение, что этот процесс является основой формирования психических реакций всех живых организмов, включая процесс мышления человека современного вида.

Экспериментальные исследования физиологии высшей нервной деятельности проводились в "столице условных рефлексов" Колтушах (с. Павлово).

Методы физиологии высшей нервной деятельности

И. П. Павлов определял *предметом* физиологии ВНД - объективное исследование условных рефлексов поведения животных и человека. *Центральным положением* физиологии ВНД является понятие о сигнальной деятельности нервной системы.

На основе объективного метода условных рефлексов выделяют ряд приемов исследования:

- пробы возможности образования разных форм условных рефлексов
- онтогенетическое изучение условных рефлексов
- филогенетическое изучение условных рефлексов
- экологическое изучение условных рефлексов
- использование электрических показателей условно-рефлекторной реактивности
- прямое раздражение нервных структур мозга
- фармакологическое воздействие на условные рефлексы
- создание экспериментальной патологии условно-рефлекторной деятельности
- моделирование процессов условно-рефлекторной деятельности
- сопоставление психологических и физиологических проявлений процессов высшей нервной деятельности

Общая физиология высшей нервной деятельности

- образование условных рефлексов
- физиологические механизмы обучения и памяти
- торможение условных рефлексов
- динамика процессов высшей нервной деятельности (иррадиация и концентрация нервных процессов; индукция нервных процессов)
- сон и сновидения
- аналитико-синтетическая деятельность мозга
- типы высшей нервной деятельности
- генетика высшей нервной деятельности
- изменения высшей нервной деятельности при разных состояниях организма
- нейробиологические механизмы поведения
- биологические мотивации
- физиология анализаторов
- локализация психических функций в коре больших полушарий мозга человека и проблема асимметрии больших полушарий
- физиология эмоций
- физиология движений

Частная физиология высшей нервной деятельности

- примитивные формы временных связей
- высшая нервная деятельность насекомых
- высшая нервная деятельность личиночно-хордовых, круглоротых и рыб
- высшая нервная деятельность земноводных, пресмыкающихся и птиц
- высшая нервная деятельность грызунов и копытных
- высшая нервная деятельность хищных
- высшая нервная деятельность обезьян
- высшая нервная деятельность человека

Перспективы

В настоящее время изучением физиологии ВНД занимаются в России в Институте высшей нервной деятельности и нейрофизиологии Российской Академии наук в Москве и в Санкт-Петербурге.

Рефлекс – это ответная реакция организма на действия раздражителя, которое осуществляется при участии нервной системы и контролируется ею. Согласно представлениям Павлова, основным принципом работы нервной системы является рефлекторный принцип, а материальной основой рефлекса является рефлекторная дуга. Рефлексы бывают условные и безусловные.

Безусловный рефлекс (БР) – это рефлексы, которые наследуются, передаются из поколения в поколение. У человека к моменту рождения практически рефлекторной дуги безусловных рефлексов полностью сформированы, за исключением половых рефлексов. Безусловные рефлексы видоспецифичны, то есть они свойственны особям данного вида.

Безусловный рефлекс - это врожденная и относительно постоянная видоспецифическая, стереотипная, генетически закрепленная реакция организма, рефлекторно возникающая в ответ на специфическое воздействие раздражителя, на воздействие биологически значащего (боль, пища) стимула адекватного для данного вида деятельности. БР связаны с жизненно важными биологическими потребностями и осуществляются в пределах стабильного рефлекторного пути. Они составляют основу механизма уравнивания влияний внешней среды на организм.

БР возникают на непосредственные сенсорные признаки адекватного для них раздражителя и, таким образом могут быть вызваны сравнительно ограниченным числом раздражителей внешней среды. Безусловный рефлекс – это врожденная ответная реакция организма на раздражение при обязательном участии центральной нервной системы (ЦНС). При этом кора мозга непосредственного участия не принимает, но осуществляет свой высший контроль над этими рефлексами, что позволило И.П. Павлову

утверждать о наличии «коркового представительства» каждого безусловного рефлекса.

Безусловные рефлексы являются физиологической основой:

1. Видовой памяти человека, т.е. врожденной, передающейся по наследству, постоянной, общей для всего человеческого вида;

2. Низшей нервной деятельности (ННД). ННД с точки зрения безусловных рефлексов – это безусловнорефлекторная деятельность, обеспечивающая организм объединением его частей в единое функциональное целое. Другое определение ННД. ННД – это совокупность нейрофизиологических процессов, обеспечивающих осуществление безусловных рефлексов и инстинктов. Ориентировочные безусловные рефлексы, протекающие при непосредственном участии коры головного мозга, являются физиологическими механизмами познавательной деятельности человека и непроизвольного внимания. Кроме того, угасание ориентировочных рефлексов составляет физиологическую основу привыкания и скуки. Привыкание – это угасание ориентировочного рефлекса: если раздражитель многократно повторяется и не имеет особого значения для организма, организм прекращает на него реагировать, развивается привыкание.

Так, человек, живущий на шумной улице, постепенно привыкает к шуму и уже не обращает на него внимания. Инстинкты – это форма врожденного поведения. Физиологический механизм их – цепь врожденных безусловных рефлексов, в которую под влиянием условий индивидуальной жизни могут «вплетаться» звенья приобретенных условных рефлексов. Как отмечает П.В. Симонов, определение безусловного рефлекса как наследственного, неизменного, реализация которого машинообразна обычно преувеличено. Его реализация зависит от наличного функционального состояния животного, соотносится с доминирующей в данный момент потребностью. Он может угасать или усиливаться. Под влиянием раннего

индивидуального опыта врожденные рефлексы претерпевают значительные изменения. Знаменитые опыты Х. Харлоу и Р. Хайнда демонстрируют, как значительны изменения врожденных рефлексов обезьян под влиянием раннего индивидуального опыта. Если шестимесячный детеныш оставался несколько дней в группе обезьян без матери, хотя и был окружен повышенным вниманием других самок, в его поведении обнаруживались глубокие изменения (он чаще издавал крики тревоги, меньше двигался, проводил время в характерной сгорбленной позе, испытывал страх). Когда возвращалась мать, он проводил гораздо больше времени, держась за нее, чем до разлуки. Прежнее ориентировочно-исследовательское поведение (самостоятельное исследование окружения) восстанавливалось в течение нескольких недель. Последствия таких разлук оказались всесторонними и устойчивыми. Эти особи отличались в течение нескольких лет большой пугливостью в незнакомой обстановке (доминанта страха). Безусловные рефлексы и их классификация. Единой общепринятой классификации безусловных рефлексов нет.

Попыток описания и классификации безусловных рефлексов было сделано много, и при этом пользовались различными критериями:

- 1) по характеру вызывающих их раздражителей;
- 2) по их биологической роли;
- 3) по порядку их следования в данном конкретном поведенческом акте.

Классификация Павлова:

простые,

сложные,

сложнейшие (это инстинкты – врожденная форма приспособительного поведения)

индивидуальные (пищевой активности, пассивно-оборонительный, агрессивный, рефлекс свободы, исследовательский, рефлекс игры). Эти рефлексы обеспечивают индивидуальное самосохранение особи. видовые

(половой инстинкт и родительский инстинкт). Эти рефлексы обеспечивают сохранение вида. В соответствии с характером действующего раздражителя.

Павлов различал такие виды безусловных рефлексов, как:

пищевые (глотание, сосание и т.п.);

половые («турнирные бои», эрекция, эякуляция и т.п.);

защитные (кашель, чихание, мигание и т.п.);

ориентировочные (настораживание, прислушивание, поворот головы к источнику звука и т.п.) и др.

Осуществление всех этих рефлексов обусловлено наличием соответствующих потребностей, которые возникают в результате временного нарушения внутреннего постоянства (гомеостаза) организма или в результате сложных взаимодействий с внешним миром. Так, например, повышение количества гормонов в крови (изменение внутреннего постоянства организма) - приводит к проявлению половых рефлексов, а неожиданный шорох (воздействие внешнего мира) - к настораживанию и проявлению ориентировочного рефлекса. Поэтому можно полагать, что возникновение внутренней потребности фактически является условием реализации безусловного рефлекса и в определенном смысле его началом.

Классификация Симонова: Симонов считал, что биологическое значение безусловных рефлексов не сводится исключительно к индивидуальному и видовому самосохранению. Рассматривая прогресс исторического самодвижения живой природы П.В. Симонов развивает идею, что прогрессивное развитие безусловных рефлексов составляет филогенетическую основу совершенствования потребностей (потребностномотивационной сферы) животных и человека. Потребности отражают избирательную зависимость организмов от факторов внешней среды, существенных для самосохранения и саморазвития, и служат источником активности живых существ, побуждением и целью их поведения в окружающей среде. Это означает, что в эволюционном прогрессе

потребностномотивационной сферы отражается тенденция эволюционного генеза механизмов саморазвития. С эволюционной точки зрения каждое существо занимает определенное пространственно-временное место в геосфере, биосфере и социосфере, а для человека и в ноосфере (интеллектуальное освоение мира), хотя филогенетические предпосылки последнего обнаруживаются лишь у высших животных.

По мнению П. В. Симонова, освоению каждой сферы среды соответствуют три разных класса рефлексов:

1. Витальные безусловные рефлексы обеспечивают индивидуальное и видовое сохранение организма. Сюда относятся пищевой, питьевой, регуляции сна, оборонительный и ориентировочный рефлекс (рефлекс «биологической осторожности»), рефлекс экономии сил и многие другие.

Критериями рефлексов витальной группы являются следующие:

1) неудовлетворение соответствующей потребности ведет к физической гибели особи и

2) реализация безусловного рефлекса не требует участия другой особи того же вида.

2. Ролевые (зоосоциальные) безусловные рефлексы могут быть реализованы только путем взаимодействия с другими особями своего вида. Эти рефлексы лежат в основе полового, родительского, территориального поведения, в основе феномена эмоционального резонанса («сопереживания») и формирования групповой иерархии, где отдельная особь неизменно выступает

3. Безусловные рефлексы саморазвития ориентированы на освоение новых пространственно-временных сред, обращены к будущему. К их числу относятся исследовательское поведение, безусловный рефлекс сопротивления (свободы), имитационный (подражательный) и игровой, или, как их называет П.В. Симонов, рефлексы превентивной «вооруженности».

Особенностью группы безусловных рефлексов саморазвития является их самостоятельность; она не выводима из других потребностей организма и не сводится к другим мотивациям. Так, реакция преодоления преграды (или рефлекс свободы, по терминологии И.П. Павлова) осуществляется независимо от того, какая потребность первично инициировала поведение и какова цель, на пути к которой возникла преграда. Именно характер преграды (стимульно-преградная ситуация), а не первичный мотив определяет состав действий в поведении, которое способно привести к цели. Удовлетворение самых различных потребностей оказалось бы невозможным, если бы в процессе эволюции не возникла специфическая реакция преодоления, рефлекс свободы. То, что животное сопротивляется принуждению, попыткам ограничить его двигательную активность. Введя понятие рефлексов саморазвития, П.В. Симонову удалось выявить филогенетические связи сложнейших безусловных рефлексов (инстинктов) животных с потребностями человека. Потребности человека разделены на три основные независимые друг от друга группы: витальные, социальные и идеальные потребности познания и творчества. Таким образом, сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты) выступают как фундаментальное явление высшей нервной деятельности, как активная движущая сила поведения человека и животных.

Условные рефлексы (УР) - это индивидуально приобретенная реакция организма на ранее индифферентный раздражитель, воспроизводящая безусловный рефлекс. УР формируются в течение жизни, связаны с накоплением жизненного опыта. Они индивидуальны для каждого человека или животного. Способны угасать, если не подкрепляются. Угашенные условные рефлексы не исчезают полностью, то есть, способны к восстановлению. Физиологическую основу условного рефлекса составляет формирование новых или модификация существующих нервных связей, происходящие под влиянием изменений внешней и внутренней среды. Это

временные связи, которые тормозятся при отмене подкрепления, изменении ситуации. Общие свойства условных рефлексов. Несмотря на определенные различия, условные рефлексы характеризуются следующими общими свойствами (признаками).

Все условные рефлексы представляют собой одну из форм приспособительных реакций организма к меняющимся условиям среды. УР приобретаются и отменяются в ходе индивидуальной жизни каждой конкретной особи.

Все УР образуются при участии ЦНС.

УР образуются на базе безусловных рефлексов; без подкрепления условные рефлексы со временем ослабевают и подавляются. Все виды условно-рефлекторной деятельности носят сигнальный предупредительный характер. Т.е. предшествуют, предупреждают последующее возникновение БР. Подготавливают организм к какой-либо биологически целенаправленной деятельности.

УР – это реакция на будущее событие.

УР формируются благодаря пластичности НС.

Биологическая роль УР заключается в расширении диапазона приспособительных возможностей организма.

УР дополняет БР и позволяет тонко и гибко приспособляться к самым разнообразным условиям окружающей среды.

Условные рефлексы подразделяют по нескольким критериям.

По характеру образования условные рефлексы делятся на:

Натуральные условные рефлексы образуются на основе естественных безусловных раздражителей (вид, запах пищи и т.д.); они не требуют для своего образования большого количества сочетаний, прочны, сохраняются в течение всей жизни и этим приближаются к безусловным рефлексам. Натуральные условные рефлексы образуются с первого мгновения после рождения.

Искусственные условные рефлексы вырабатываются на раздражители, не имеющие биологического значения, а также не имеющие прямого отношения к данному безусловному рефлексу, не обладающими в естественных условиях свойствами раздражителя, вызывающего данный безусловный рефлекс (например, можно выработать пищевой рефлекс на мигающий свет). Искусственные условные рефлексы вырабатываются медленнее, чем натуральные, и быстро угасают при неподкреплении.

По типу безусловного подкрепления, т.е. по их биологической значимости, условные рефлексы подразделяются на:

Пищевые

Оборонительные

Половые

По характеру вызываемой деятельности условные рефлексы подразделяются на:

положительные, вызывающие определённую условнорефлекторную реакцию;

отрицательные или тормозные, условнорефлекторным эффектом которых является активное прекращение условнорефлекторной деятельности.

По способам выработки и типу подкрепления выделяют:

Рефлексы первого порядка – это рефлексы, в которых в качестве подкрепления используется безусловный рефлекс;

Рефлексы второго порядка – это рефлексы, в которых в качестве подкрепления используется ранее выработанный прочный условный рефлекс.

Соответственно, на основе этих рефлексов можно выработать условный рефлекс третьего порядка, четвёртого порядка и т.д.

Рефлексы высшего порядка – это рефлексы, в которых в качестве подкрепления используется ранее выработанный прочный условный рефлекс второго (третьего, четвёртого и т.д.) порядка. Именно такого типа условные

рефлексы формируются у детей и составляют основу развития у них мыслительной деятельности. Образование рефлексов высших порядков зависит от совершенства организации нервной системы. У собак можно выработать условные рефлексы четвертого порядка, а у обезьяны ещё более высоких порядков, у взрослых людей - до 20 порядков. Кроме того, условные рефлексы высших порядков образуются тем легче, чем более возбудима нервная система, а также чем сильнее безусловный рефлекс, на основе которого выработан рефлекс первого порядка. Условные рефлексы высших порядков нестойки, легко угасают.

По характеру и сложности условного раздражителя выделяют:

Простые условные рефлексы вырабатываются при изолированном действии одиночных раздражителей – света, звука и т.д.

Комплексные условные рефлексы – при действии комплекса раздражителей, состоящих из нескольких компонентов, действующих либо одновременно, либо последовательно, непосредственно один за другим или с небольшими интервалами.

Цепные условные рефлексы вырабатываются на цепь раздражителей, каждый компонент которой действует изолированно после предыдущего, не совпадая с ним, и вызывает собственную условно-рефлекторную реакцию.

По соотношению времени действия условного и безусловного раздражителей условные рефлексы делят на две группы: Наличные условные рефлексы, когда условный сигнал и подкрепление совпадают во времени. При совпадающем условном рефлексе подкрепление сразу присоединяется к сигнальному раздражителю (не позднее 1-3 с), при отставленном условном рефлексе – в период до 30 с, а в случае запаздывающего рефлекса изолированное действие условного стимула продолжается 1-3мин. Следовые условные рефлексы, когда подкрепление предъявляют лишь после окончания условного раздражителя. Наличные рефлексы в свою очередь по величине интервала между действием раздражителей делят на совпадающие,

отставленные и запаздывающие. Следовые условные рефлексы образуются тогда, когда подкрепление следует уже после окончания действия условного раздражителя и, следовательно, сочетаются лишь со следовыми процессами возбуждения, возникшего при действии условного раздражителя. Условные рефлексы на время – особая разновидность следовых условных рефлексов. Они образуются при регулярном повторении безусловного раздражителя и могут быть выработаны на различные временные интервалы – от нескольких секунд до нескольких часов и даже суток. Видимо ориентиром в отсчёте времени могут служить различные периодические процессы, происходящие в организме. Явление отсчёта времени организмом часто называют «биологическими часами».

По характеру рецепции выделяют:

Экстероцептивные условные рефлексы вырабатываются на раздражители внешней среды, адресующиеся к экстерорецепторам (зрительные, слуховые). Эти рефлексы играют роль во взаимоотношениях организма с окружающей средой, поэтому образуются относительно быстро.

Интероцептивные образуются при сочетании раздражения внутренних органов с каким-либо безусловным рефлексом. Они вырабатываются значительно медленнее и отличаются большой инертностью.

Проприоцептивные рефлексы возникают при сочетании раздражений проприорецепторов с безусловным рефлексом (например, сгибание лапы собаки, подкрепляемое пищей).

По характеру эфферентного ответа условные рефлексы делятся на два вида:

Соматодвигательные.

Условнорефлекторная двигательная реакция может проявляться в форме таких движений, как мигание, жевание и др.

Вегетативные. Условные реакции вегетативных условных рефлексов проявляются в изменениях деятельности различных внутренних органов –

частоты сердцебиения, дыхания, изменении просвета сосудов, уровня обмена веществ и др. Например, алкоголикам в клинике незаметно вводят вещество, вызывающее рвоту, а когда оно начинает действовать дают понюхать водки. У них начинается рвота, и они думают, что это от водки. После многочисленных повторов у них наступает рвота уже от одного вида водки без этого вещества.

К особой группе относят раздражительные условные рефлексы, характерной особенностью которых является то, что они вырабатываются у животного или человека без его активного участия в процессе выработки, образуются при наблюдении за выработкой этих рефлексов у другого животного или человека. На основе раздражительного рефлекса у детей образуются речедвигательные акты и многие социальные навыки.

Л.В. Крушинский выделил группу условных рефлексов, которые назвал экстраполяционными. Их особенность заключается в том, что двигательные реакции возникают не только на конкретный условный раздражитель, но и на направление его передвижения. Предвидение направления движения происходит с первого предъявления раздражителя без предварительного обучения. В настоящее время экстраполяционный рефлекс используют для изучения сложных форм поведения не только животных, но и человека. Этот методический приём нашёл широкое применение для изучения мозговой деятельности в онтогенезе человека. Использование его на близнецах даёт возможность говорить о роли генетических факторов в осуществлении поведенческих реакций.

Лекция 14

Физиологическая классификация типов темпераментов. Методы определения типов нервной системы. Роль окружающей среды в образовании типов нервной системы. Условия образования и изменения типов нервной системы.

Индивидуальные особенности ВНД обычно обусловлены не каким-то одним свойством, а их совокупностью. Они могут быть по-разному выражены в каждом конкретном человеке или животном, но некоторые сочетания проявляются наиболее часто. На основе этих наиболее часто встречающихся сочетаний свойств нервной системы Павлов предложил свою классификацию типов ВНД.

Тип высшей нервной деятельности (тип нервной системы) — это совокупность свойств нервной системы, составляющих физиологическую основу индивидуального своеобразия деятельности человека и поведения животных.

Понятие о типах ВНД ввел в науку И. П. Павлов. Первоначально оно трактовалось как «картина поведения» животного, в дальнейшем стало рассматриваться как результат определенного сочетания выделенных в лаборатории Павлова свойств нервной системы — силы, подвижности и уравновешенности. На этой основе он определил четыре основных типа ВНД:

- 1) сильный, неуравновешенный (безудержный);
- 2) сильный, уравновешенный, инертный (медлительный);
- 3) сильный, уравновешенный, подвижный (живой);
- 4) слабый.

В соответствии с этими типами ставились четыре темперамента, описанные еще в античности:

- холерический;
- флегматический;
- сангвинический;
- меланхолический.

У людей и животных *слабого типа* плохо развиты оба процесса (и возбуждение, и торможение). Такие животные (в экспериментах Павлова —

собаки) обычно суетливы, все время озираются, останавливаются. Такое поведение связано с тем, что любое раздражение оказывает на них чрезвычайное воздействие, продолжительные или сильные раздражители быстро вызывают у них перевозбуждение и истощение (запредельное торможение). Естественно, слабые животные различаются между собой и по другим свойствам, но на фоне общей слабости эти различия оказываются несущественными, и их относят всех к одному типу, который у людей соответствует меланхолическому темпераменту.

Сильные неуравновешенные животные составляют отдельный тип, который аналогичен холерикам у людей. У сильных собак неуравновешенность выражается в том, что у них возбуждение сильнее торможения, поэтому при большой нагрузке у них может происходить срыв деятельности. Чаще всего это животные агрессивные, боевые, безудержные.

Сильные уравновешенные бывают живые (быстрые, соответствуют сангвиникам) и спокойные (медленные, соответствуют флегматикам). Относят их к одним или другим в зависимости от того, быстро или медленно происходит у них смена возбуждения и торможения.

Четыре основных типа темперамента — это четыре типа поведения. Следовательно, темперамент — категория поведенческая. При этом темперамент ни в какой мере не характеризует содержательную сторону личности (мировоззрение, взгляды, убеждения, интересы). Содержательная сторона личности связана с характером.

Темперамент — это совокупность формальных, динамических характеристик поведения. При этом имеют в виду прежде всего энергетический уровень поведения: его интенсивность, скорость, темп, а также эмоциональные особенности поведения. Исследователи выделяют большое число самых различных свойств темперамента, среди которых импульсивность, тревожность, пластичность, эмоциональная возбудимость, сила эмоций, реактивность и многие другие. Расходясь во взглядах на

количество и значимость этих свойств, большинство ученых признают существование двух основных свойств темперамента или двух базальных формально-динамических характеристик поведения. Это *общая активность* и *эмоциональность*.

Активность в концепции темперамента Я. Стреляу рассматривается как проявление энергетического уровня поведения, и для ее измерения создан специальный опросник (показатель «В», по Я. Стреляу). С активностью как свойством темперамента наиболее часто положительно коррелируют свойства нервной системы: сила и активированность, измеряемые с помощью ЭЭГ-методик. Для оценки эмоциональности как свойства темперамента также могут использоваться различные тесты-опросники, измеряющие тревожность (по Спилбергеру, Тейлор) и нейротизм (по Г. Айзенку). На физиологическом уровне эмоциональность измеряется вегетативными и ЭЭГ-показателями.

Отличительной особенностью темперамента является его устойчивость. Это означает, что человек не может обнаруживать то черты холерика, то черты меланхолика. Также мала вероятность изменения темперамента в процессе жизни, например, превращение человека из флегматика в сангвиника или меланхолика, хотя долговременные и направленные воздействия окружающей среды в сенситивный период могут привести к радикальным изменениям формально-динамических особенностей поведения.

Темперамент является результатом взаимодействия двух факторов: *наследственного* и *средового (фенотип)*. Влияние наследственного фактора на особенности поведения хорошо изучено на животных. Так, в результате отбора и деления наиболее активных и пассивных крыс по двигательному поведению и селективного их скрещивания в пределах каждой группы через несколько поколений удалось вывести две чистые линии: «активных» и

«пассивных» крыс, поведение которых различается уровнем двигательной активности. В основе такого деления — различие животных по *генотипу*.

Наследственная природа свойства подвижности нервной системы исследовалась В.К. Федоровым, который также составлял отдельные группы крыс: с высокой, средней и низкой подвижностью. Затем у потомства каждой из групп животных было исследовано свойство подвижности. Оказалось, что потомство «подвижной» группы более часто обнаруживало это качество (50%), чем потомство других групп. В этих опытах показателем подвижности была переделка сигнального значения пары стимулов.

Для изучения наследственного фактора в формировании индивидуальных различий важное значение имеет метод близнецов. Известно, что однояйцовые близнецы имеют идентичный генотип (генетическую информацию). Поэтому в парах однояйцовых близнецов различия в темпераменте, если они обусловлены генетически, должны быть меньше, чем у двуяйцовых и тем более у не-родственников. Конечно, это справедливо только при условии, что пары близнецов живут в одинаковых условиях. Близнецовым методом показано, что двигательная активность, сложные движения (прохождение лабиринта, вставление иглы в отверстие), в особенности тонкие движения кистей рук наследственно обусловлены. Получены данные, что индивидуальный темп выполнения самых разных действий также в значительной мере контролируется генотипом. Высокая стабильность индивидуального паттерна ЭЭГ и ВП, по-видимому, также имеет в своей основе влияние генетического фактора.

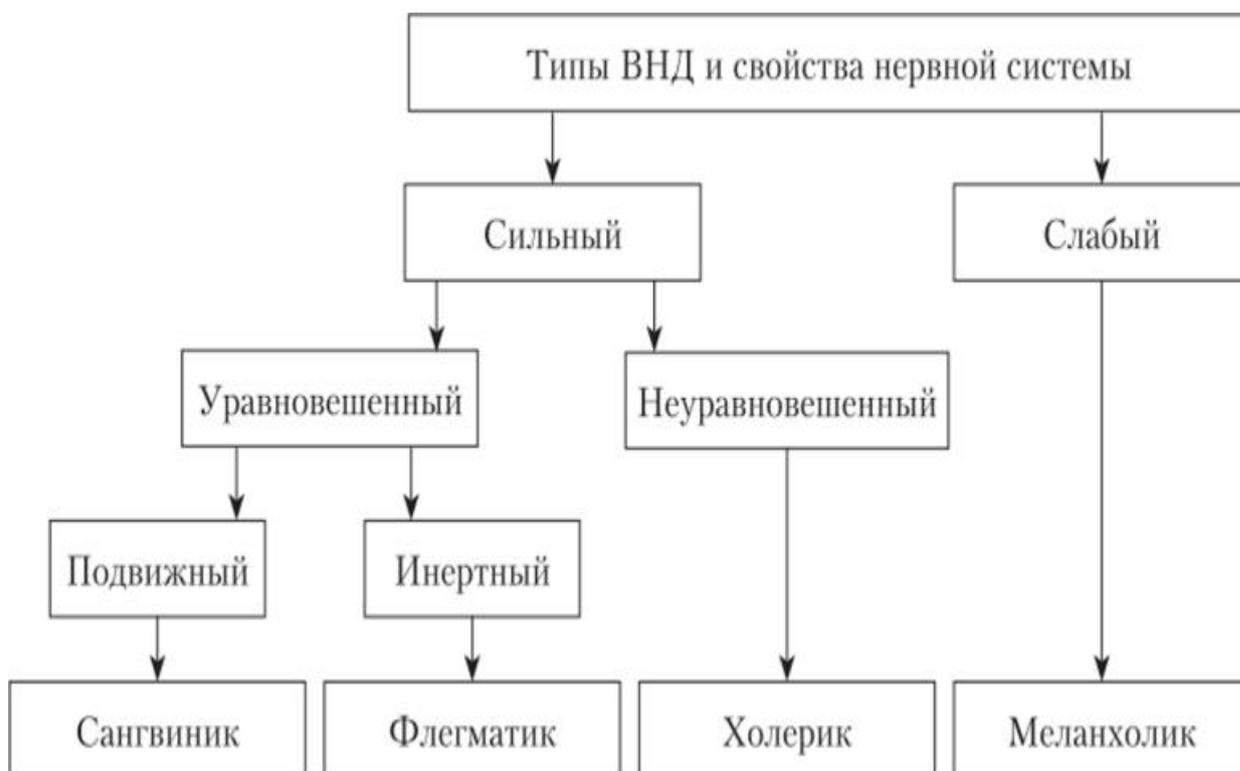


Рис. Соотношение между свойствами нервной системы, общими типами ВНД и типом темперамента у человека

В результате исследований отечественных ученых школы Теплова и Не- былицына (Г1. С. Гуревич, Н. С. Лейтес, И. В. Равич-Щербо и др.) было предложено выделить дополнительные свойства нервной системы: лабильность, динамичность и др.

Лабильность — одно из основных свойств нервной системы, характеризующее скорость возникновения и прекращения нервных процессов.

Динамичность — свойство нервной системы, характеризующееся легкостью возникновения возбуждения и торможения в ходе выработки условных рефлексов. От динамичности зависят скорость и успешность первичного приспособления индивида к новым условиям.

Выделенные в исследованиях на животных типы ВНД И. П. Павлов считал общими у человека и животных. Кроме того, им была предложена классификация специфически человеческих типов ВНД, основанная на соотношении сигнальных систем:

- 1) *художественный* (преобладание первой сигнальной системы);
- 2) *мыслительный* (преобладание второй сигнальной системы);
- 3) *средний*.

Типы высшей нервной деятельности — типология И.П. Павлова, совокупность врождённых свойств нервной системы (силы, уравновешенности, подвижности), определяющих индивидуальные особенности высшей нервной деятельности и характер взаимодействия организма с окружающей средой. Тип высшей нервной деятельности является физиологической основой темперамента, это прирожденный конституциональный вид нервной деятельности - генотип, который под разнообразными влияниями окружающей обстановки превращается в фенотип, характер.

Свойства нервной системы: сила, уравновешенность, подвижность. *Сила нервной системы* — устойчивость к длительному воздействию раздражителя, как возбуждающего, так и затормаживающего типа (сила-слабость). *Уравновешенность* — соотношение возбуждения и торможения (уравновешенность-неуравновешенность). *Подвижность* — быстрота возникновения или прекращения возбуждения-торможения (лабильность-инертность).

Различные комбинации трёх основных свойств нервной системы позволили И.П.Павлову выделить четыре резко очерченных типа, отличающихся по адаптивным способностям и устойчивости к невротизирующим агентам.

Типы высшей нервной деятельности

Сильный уравновешенный подвижный — имеет одинаково сильные процессы возбуждения и торможения с хорошей их подвижностью, что обеспечивает высокие адаптивные возможности и устойчивость в условиях трудных жизненных ситуаций. В соответствии с учением о темпераментах — это сангвинический тип.

- **Сильный уравновешенный инертный** — с сильными процессами возбуждения и торможения и с плохой их подвижностью, всегда испытывающий затруднения при переключении с одного вида деятельности на другой. В соответствии с учением о темпераментах — это флегматический тип.
- **Сильный неуравновешенный** — характеризуется сильным раздражительным процессом и отстающим по силе тормозным, поэтому представитель такого типа в трудных ситуациях легко подвержен нарушениям ВНД. Способен тренировать и в значительной степени улучшать недостаточное торможение. В соответствии с учением о темпераментах — это холерический тип.
- **Слабый** — характеризуется слабостью обоих нервных процессов — возбуждения и торможения, плохо приспосабливается к условиям окружающей среды, подвержен невротическим расстройствам. В соответствии с классификацией темпераментов — это меланхолический тип.

Хотя выбранные три параметра нервной системы дают $2^3=8$ различных комбинаций, Павлов считал, что рассмотрение всех их практического применения не имеет. По его мнению, уравновешенность нет смысла рассматривать у объекта со слабой нервной системой, а подвижность у типов с сильной и неуравновешенной.

Дальнейший вклад в изучение свойств нервной системы сделали Борис Михайлович Теплов и Владимир Дмитриевич Небылицын.

Лекция 15

Основы адаптации поведения. Генотипическая и фенотипическая память, индивидуальная память

Согласно П.К. Анохину, физиологическая архитектура поведенческого акта строится из последовательно сменяющих друг друга следующих стадий: афферентного синтеза, принятия решения, акцептора результатов действия, эфферентного синтеза (или программы действия), формирования самого действия и оценки достигнутого результата.

Поведенческий акт любой степени сложности начинается *со стадии афферентного синтеза*. Дело в том, что возбуждение в центральной нервной системе, вызванное внешним стимулом, действует не изолированно. Оно непременно вступает в тонкое взаимодействие с другими афферентными возбуждениями, имеющими другой функциональный смысл. Головной мозг производит обширный синтез всех тех сигналов внешнего мира, которые поступают в мозг по многочисленным сенсорным каналам. И только в результате синтеза этих афферентных возбуждений создаются условия для осуществления определенного целенаправленного поведения. Какое будет осуществляться поведение, зависит от того, какие процессы разовьются во время стадии афферентного синтеза. Содержание же афферентного синтеза в свою очередь определяется влиянием нескольких факторов: мотивационного возбуждения, памяти, обстановочной афферентации, пусковой афферентации.

Мотивационное возбуждение появляется в центральной нервной системе с возникновением у животного и человека какой-либо потребности. Специфика мотивационного возбуждения определяется особенностями, типом вызывающей его потребности. Оно — необходимый компонент любого поведения, которое всегда направлено на удовлетворение доминирующей потребности: витальной, социальной или идеальной. Важность мотивационного возбуждения для афферентного синтеза видна уже из того, что условный сигнал теряет способность вызывать ранее выработанное пищедобывательное поведение (например, побегу собаки к определенной кормушке для получения пищи), если животное уже хорошо

накормлено и, следовательно, у него отсутствует мотивационное пищевое возбуждение.

Мотивационное возбуждение играет особую роль в формировании афферентного синтеза. Любая информация, поступающая в центральную нервную систему, соотносится с доминирующим в данный момент мотивационным возбуждением, которое является как бы фильтром, отбирающим нужное и отбрасывающим ненужное для данной мотивационной установки.

Нейрофизиологической основой мотивационного возбуждения является избирательная активация различных нервных структур, создаваемая прежде всего лимбической и ретикулярной системами мозга. На уровне коры мотивационное возбуждение представлено своеобразной и всегда избирательной системой возбуждений.

Хотя мотивационное возбуждение является очень важным компонентом афферентного синтеза, это не единственный его компонент. Внешние стимулы с их разным функциональным смыслом по отношению к данному, конкретному организму также вносят свой вклад в афферентный синтез. Выделяют два класса внешних воздействий с функциями *пусковой афферентации* и *обстановочной афферентации*.

Условные и безусловные раздражители, ключевые стимулы (например, вид ястреба-хищника для птиц, вызывающего поведение бегства) служат толчком к развертыванию определенного поведения или отдельного поведенческого акта. Этим стимулам присуща пусковая функция. Картина возбуждений, создаваемая этими биологически значимыми стимулами в сенсорных системах, и есть пусковая афферентация. Однако способность пусковых стимулов инициировать поведение не является абсолютной. Она зависит от той обстановки, условий, в которых действуют, применяются эти стимулы.

Зависимость получения условнорефлекторного эффекта от обстановки опыта была отмечена уже И.П. Павловым. Обычно подготовка собаки к опытам с условными рефлексами включала выполнение ряда последовательных операций: подготовку и распределение корма по кормушкам, наклейку баллона для регистрации слюноотделения, закрывание двери экспериментальной камеры. И только после этого экспериментатор предъявлял условный (пусковой) раздражитель. Было обнаружено, что если неожиданно внести изменения в подготовку эксперимента, например, пропустить подсыпку сухарного порошка в кормушку, то условный сигнал теряет способность вызывать условнорефлекторное слюноотделение, хотя рефлекс ранее был уже выработан.

Таким образом, возбуждение от условного раздражения действует не изолированно. Оно вступает в синтез с обстановочной афферентацией — возбуждением, поступающим от привычной обстановки, в которой обычно вызывается данный условный рефлекс.

Однако обстановочная афферентация хотя и влияет на появление и интенсивность условнорефлекторной реакции, но сама не способна вызывать эти реакции.

Влияние обстановочной афферентации на условнорефлекторную реакцию наиболее отчетливо выступило при изучении И.П. Павловым явления *динамического стереотипа*. В этих опытах животное тренировалось выполнять в определенном порядке серию различных условных рефлексов. После длительной тренировки оказалось, что любой случайный условный раздражитель может воспроизвести все специфические эффекты, характерные для каждого раздражителя в системе двигательного стереотипа. Для этого нужно лишь, чтобы случайный условный раздражитель следовал в заученной временной последовательности. Таким образом, решающее значение при вызове условнорефлекторных реакций в системе динамического стереотипа приобретает их место в ряду последовательных

движений. Следовательно, обстановочная афферентация включает не только возбуждение от стационарной обстановки, но и ту последовательность афферентных возбуждений, которая ассоциируется с этой обстановкой. Таким образом, обстановочная афферентация создает скрытое возбуждение, которое может быть выявлено как только подействует пусковой раздражитель. Физиологический смысл пусковой афферентации состоит в том, что, выявляя скрытое возбуждение, создаваемое обстановочной афферентацией, она приурочивает его к определенным моментам во времени, наиболее целесообразным с точки зрения самого поведения.

Решающее влияние обстановочной афферентации на условнорефлекторный эффект особенно красиво проявилось в опытах И.И. Лаптева — сотрудника П.К. Анохина. В его экспериментах звонок, примененный утром, подкреплялся едой, а тот же звонок вечером сопровождался ударом электрического тока по лапе. В результате на один и тот же стимул экспериментатору удалось выработать два разных условных рефлекса: условную слюноотделительную реакцию утром и условную оборонительную реакцию (отдергивание лапы) вечером. Т. е. животное осуществляло синтез пускового возбуждения от звонка с афферентацией от обстановки опыта и временем его проведения и научалось дифференцировать эти два комплекса возбуждений, различающихся только временным компонентом, отвечая на них разными условными рефлексами.

Афферентный синтез включает также использование аппарата памяти. Очевидно, что функциональная роль пусковых и обстановочных раздражений в известной мере уже обусловлена прошлым опытом животного. Это и видовая память, и индивидуальная, приобретенная в результате обучения. На стадии афферентного синтеза из памяти извлекаются и используются именно те фрагменты прошлого опыта, которые полезны, нужны для будущего поведения.

Таким образом, на основе взаимодействия мотивационного, обстановочного возбуждения и механизмов памяти формируется так называемая интеграция или готовность к определенному поведению. Но, чтобы она трансформировалась в целенаправленное поведение, необходимо воздействие со стороны пусковых раздражителей. Пусковая афферентация — последний компонент афферентного синтеза.

Процессы афферентного синтеза, охватывающие мотивационное возбуждение, пусковую и обстановочную афферентацию, аппарат памяти, реализуются с помощью специального модуляционного механизма, обеспечивающего необходимый для этого тонус коры больших полушарий и других структур мозга. Этот механизм регулирует и распределяет активирующие и инактивирующие влияния, исходящие из лимбической и ретикулярной систем мозга. Поведенческим выражением роста уровня активации в центральной нервной системе, создаваемым этим механизмом, является появление ориентировочно-исследовательских реакций и поисковой активности животного.

Завершение стадии афферентного синтеза сопровождается переходом в *стадию принятия решения*, которая и определяет тип и направленность поведения. Стадия принятия решения реализуется через специальную и очень важную стадию поведенческого акта — формирование аппарата *акцептора результатов действия*. Это аппарат, программирующий результаты будущих событий. В нем актуализирована врожденная и индивидуальная память животного и человека в отношении свойств внешних объектов, способных удовлетворить возникшую потребность, а также способов действия, направленных на достижение или избегание целевого объекта. Нередко в этом аппарате запрограммирован весь путь поиска во внешней среде соответствующих раздражителей.

Предполагается, что акцептор результатов действия представлен сетью вставочных нейронов, охваченных кольцевым взаимодействием.

Возбуждение, попав в эту сеть, длительное время продолжает в ней циркулировать. Благодаря этому механизму и достигается продолжительное удержание цели как основного регулятора поведения.

До того как целенаправленное поведение начнет осуществляться, развивается еще одна стадия поведенческого акта — *стадия программы действия или эфферентного синтеза*. На этой стадии осуществляется интеграция соматических и вегетативных возбуждений в целостный поведенческий акт. Эта стадия характеризуется тем, что действие уже сформировано как центральный процесс, но внешне оно еще не реализуется.

Следующая стадия — это само *выполнение программы поведения*. Эфферентное возбуждение достигает исполнительных механизмов, и действие осуществляется.

Благодаря аппарату акцептора результатов действия, в котором программируется цель и способы поведения, организм имеет возможность сравнивать их с поступающей афферентной информацией о результатах и параметрах совершаемого действия, т. е. с *обратной афферентацией*. Именно результаты сравнения определяют последующее построение поведения, либо оно корректируется, либо оно прекращается как в случае достижения конечного результата. Следовательно, если сигнализация о совершенном действии полностью соответствует заготовленной информации, содержащейся в акцепторе действия, то поисковое поведение завершается. Соответствующая потребность удовлетворяется. И животное успокаивается. В случае, когда результаты действия не совпадают с акцептором действия и возникает их рассогласование, появляется ориентировочно-исследовательская деятельность. В результате этого заново перестраивается афферентный синтез, принимается новое решение, создается новый акцептор результатов действия и строится новая программа действий. Это происходит до тех пор, пока результаты поведения не станут соответствовать свойствам нового акцептора действия. И тогда

поведенческий акт завершается последней *санкционирующей стадией* — удовлетворением потребности.

Таким образом, в концепции функциональной системы наиболее важным ключевым этапом, определяющим развитие поведения, является выделение цели поведения. Она представлена аппаратом акцептора результатов действия, который содержит два типа образов, регулирующих поведение, — *сами цели и способы их достижения*. Выделение цели связывается с операцией принятия решения как заключительного этапа афферентного синтеза. Возникает вопрос, в чем суть механизма, который приводит к принятию решения, в результате которого и формируется цель. Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо рассмотреть роль эмоций в развитии целенаправленного поведения.

Первоначально по длительности хранения прошедших событий память рассматривали как *два последовательных этапа* — *кратковременная память (КП)* и *долговременная память (ДП)* и связывающий их процесс консолидации (постепенное самоусиление следа). Последующее накопление фактических данных привело к усложнению этой последовательной схемы путем включения в нее сенсорной (перцептивной, иконической) памяти, представляющей собой непосредственный след возбуждения в сенсорной системе от внешнего воздействия.

Психологические исследования показали, что у человека процессы памяти проявляются в двух формах: *логически-смысловой* и *чувственно-образной*. Первая оперирует в основном понятиями и является высшей, вторая — представлениями. Чувственно-образная память подразделяется на зрительную, слуховую, вкусовую, обонятельную и другие виды. Кроме *перцептивной, кратковременной и долговременной* видов памяти была выделена *промежуточная*, или лабильная память, в которой осуществляется избирательное удержание информации на время, необходимое для

выполнения текущей деятельности. Таким образом, процессы памяти человека проходят по крайней мере четыре стадии.

Сенсорная память связана с удержанием сенсорной информации (доли секунд) и служит первичному анализу и дальнейшей обработке сенсорных событий. Во время этой стадии непрерывный поток сигналов организуется в отдельные информационные единицы (через гностические нейроны), часть из которых получает доступ (ввод) в долговременную память, где она сохраняется неопределенно длительное время. Остальная информация из сенсорной памяти устраняется путем спонтанного разрушения или «стирания» при поступлении новой. Сенсорный след занимает больше времени, чем само воздействие, из-за задержек и переключений в центральной нервной системе. Поэтому длительность сохранения следов в сенсорной памяти составляет 0,1—0,5 с. Главной ее особенностью является относительно неограниченная емкость. Это обеспечивает возможность эффективного функционирования других видов памяти путем выбора, фиксации и переработки наиболее важной для организма информации.

Судьба отобранного для хранения материала определяется его характером. *Невербальная информация* из сенсорной памяти поступает во вторичную память (промежуточную), где она может храниться от нескольких минут до нескольких лет. *Вербальная (речевая) информация* передается в *первичную* (кратковременную) память — систему хранения (на период в несколько секунд) с ограниченной емкостью (примерно $7+2$ бита). Вербальный материал требует более длительной «активации», повторения и, лишь пройдя повторные циклы через первичную память, поступает во вторичное хранилище. Эффективность переноса возрастает с увеличением времени обработки информации в первичной памяти. Существенным фактором в организации *вторичной памяти* является значимость информации для индивидуума. Эта особенность находит отражение в характере ошибок при воспоминании. Если во время считывания из

первичной памяти ошибки состоят в использовании близких звуков, то при извлечении материала из вторичной памяти ошибки представлены конструкциями со сходными значениями. Во вторичной памяти фиксируются пространственно-временные отношения элементов материала, поступающего на хранение. Наиболее прочное удержание информации обеспечивает *третичная (долговременная) память*. Здесь фиксируются персональные данные, способность к чтению, письму, профессиональные навыки. Этот вид памяти более устойчив к мозговым повреждениям.

Психологические исследования последних лет подтверждают существование промежуточной или лабильной памяти. Действительно, как уже указывалось, объем краткосрочной памяти весьма невелик (7 ± 2 единицы), хотя эти информационные единицы могут меняться в зависимости от организации материала; объем краткосрочной памяти явно недостаточен для обеспечения записи в долговременную память непрерывного потока важной внешней и внутренней информации. Принято считать, что промежуточная память обладает большей емкостью, чем кратковременная, и сохраняют информацию в течение нескольких часов без повторения. Существует предположение, что очищение регистра памяти происходит во время сна, когда кратковременная память не занята поступающей внешней информацией. Обработка и перевод информации из промежуточной в долговременную память — в два этапа. Первый этап — логическая обработка информации (происходит в период сна, дельта-сна). Второй этап — ввод обработанной информации в долговременную память (осуществляется в период быстрого сна, когда на ЭЭГ появляется активность, соответствующая состоянию бодрствования).

Для развития представлений о физиологии памяти имели существенное значение клинические и экспериментальные наблюдения о нарушениях или потере памяти на события, непосредственно предшествовавшие поражению мозга или электрошоковой терапии. Такой вид нарушения памяти получил

название *ретроградной амнезии*. Самым распространенным способом вызова экспериментальной амнезии у животных является применение электроконвульсивного шока. Уже в первой работе С.П. Дункана, опубликованной в 1948 г., было показано четкое ретроактивное действие электрошока на выработанный условный рефлекс. Градиент (длительность) ретроградной амнезии не превышал 10 м, выраженность амнезии была обратно пропорциональной величине интервала между завершением обучения и моментом нанесения электрошока. Амнестический эффект в значительной степени зависит от сложности навыка, которому животное обучалось. Например, для условнорефлекторного научения реакции избегания крысы максимальный амнестический эффект возникает, когда «конвульсии» следовали не позднее чем через 15 м после научения. Но эффект практически исчезает, когда интервал между выработанным условным рефлексом и амнестическим воздействием увеличивался до 1 ч. При этом забывание упроченных навыков не возникает. В последующих работах эти факты неоднократно подтверждались, хотя градиент ретроградной амнезии варьировал от долей секунд до многих часов. Ретроградная амнезия может быть следствием электрической стимуляции некоторых областей мозга человека и животных; она наблюдается в результате введения некоторых фармакологических (особенно наркотических) веществ, возникает также при гипо- и гипертермии, гипер- и анаксемии. При этом память на давно прошедшие события не страдает.

Таким образом, фенотипическая память человека и животных реализуется как минимум двумя мозговыми механизмами. Представление о *двойной природе памяти* было выдвинуто на основе психологических исследований ретроактивного торможения (забывания, возникающего в условиях интерферирующих воздействий). С физиологической точки зрения память стали рассматривать как развернутый во времени процесс, развивающийся в виде последовательности двух этапов кратковременной и

долговременной памяти. Кратковременная память представляется как период неупроченных следов в нервной системе, подверженных «необратимым» разрушениям амнестическими воздействиями. Тот период времени, в течение которого след упрочивается, становится нечувствительным к внешним и интерферирующим воздействиям, составляет период *консолидации*.

Лекция 16

Клеточные и молекулярные механизмы изучения и памяти. Степени изучения. Роль ДНК и других биохимических соединений в течении изучения и памяти

Широкое вовлечение корково-подкорковых структур в механизмы замыкания ассоциативной связи, формирования энграммы основано, с одной стороны, на явлении иррадиации раздражительного процесса по специфическим и неспецифическим системам мозга, а с другой — на достоверно установленных фактах конвергенции разномодальных импульсов на одном нейроне. Впервые *гипотеза конвергентного принципа замыкания ассоциативной связи* была сформулирована Дж. Экклсом в 1968 г. Он предположил существование «центра» конвергенции, не имеющего определенной локализации. На нейронах, входящих в состав этого «центра», происходит встреча сочетаемых раздражителей. По принципу конвергенции гетерогенных стимулов на таком нейроне происходит формирование пространственно-временной структуры. Гипотеза Дж. Экклса получила дальнейшее развитие и была дополнена представлениями о следовых процессах и их роли в формировании и фиксации энграммы. Основу формирования памятного следа составили феномен реверберации импульсной активности по замкнутым нейронным цепям и явление длительной синаптической (посттетанической) потенциации, хорошо изученное в нейрофизиологии.

Принцип конвергенции стимулов гетерогенной модальности получил основательное развитие в теоретической концепции П. К. Анохина [1] о конвергентном замыкании ассоциативных связей. Имеющие место при образовании ассоциативной связи нейрофизиологические процессы *проторения, суммации, посттетанической потенциации, взаимодействие сигналов* различных сенсорных модальностей и биологических модальностей, по мнению П.К. Анохина, являются недостаточными для объяснения длительности явлений фиксации нервных связей на синаптическом уровне. Эти процессы являются необходимыми только для проведения нервных импульсов из разных структур мозга к тем пунктам, которые обеспечивают реальную фиксацию энграммы. К ним относятся, по гипотезе П.К. Анохина, прежде всего молекулярные преобразования в пределах мембраны и цитоплазмы постсинаптического нейрона. Особые свойства подкрепляющего фактора определяются специфическими химическими реакциями, которые он вызывает. Химически гетерогенная чувствительность мембраны клетки обеспечивает ей «различение» эффективных (подкрепляемых) и неэффективных (неподкрепляемых) синаптических входов. Именно в пределах мембраны и цитоплазмы нейрона происходит ассоциация эффектов условной и безусловной стимуляции с последующим выходом сложившейся интеграции на аксон в виде импульсного разряда клетки. Именно химическая гетерогенность мембраны клетки является отправным пунктом для запуска цепей биохимических процессов в цитоплазме нейрона. Начальная цепь ферментативных процессов приводит к изменению кодов на молекуле рибонуклеиновой кислоты и к фиксации новой констелляции в белковой молекуле. Таким образом, местом «сцепления» сочетаемых стимулов оказываются конкретные нейроны, а действие механизма ограничивается их мембраной и цитоплазмой.

В настоящее время исследования ведутся по пути двух основных гипотез механизмов обучения — *синаптической*, предполагающей участие синаптических соединений в формировании феноменов пластичности, и *мембранной*, включающей постсинаптическую локализацию следового процесса (от изменений свойств возбудимой постсинаптической мембраны до цитоплазматических белковых изменений нейрона).

Синаптическая гипотеза давно привлекает внимание исследователей. Неоднократно высказывались предположения, что в основе обучения могут лежать не только механизмы изменения эффективности имеющихся межклеточных связей, но и проторение новых связей и контактов [13]. Эффективность синаптической передачи оценивается по величине возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП), генерируемого в ответ на одиночное электрическое раздражение волокна (группы волокон), образующего исследуемый синапс (группу синапсов). В зависимости от условий, вызывающих изменения синаптической эффективности, выделяют несколько типов модифицирующихся или «обучающихся» синапсов. Простейшей формой пластичности межнейронных связей является синапс Экклса, повышающий свою эффективность по мере «упражнения» в результате развития посттетанической потенциации. Для объяснения явления привыкания, угашения реакций Г. Хорном в 1969 г. выдвинуто предположение о существовании синапсов, постепенно снижающих свою проводимость, «привыкающих» синапсов. Механизмом формирования условного рефлекса, требующего сочетания двух раздражителей, по Ю. Конорскому, служит модель усиления синаптической эффективности, условием которой является совпадение активации пресинаптического пути (терминали) с активацией подкрепляющего пути, при этом сигналы подкрепления могут передаваться с помощью синапсов, оказывающих пресинаптическое облегчение. С 1949 г. широкую известность получила

гипотеза Д.О. Хебба, постулирующая в качестве условия синаптической модификации совпадение пресинаптической активности с разрядом постсинаптического нейрона, причем такое совпадение может приводить как к росту эффективности синапса, так и к ее снижению. Однако эксперименты показали, что процесс обучения, развивающийся по механизму простой ассоциации в виде пре- и постсинаптической активации, требует значительного числа применений. Например, при сочетании периферического условного стимула с прямым раздражением коры, вызывающим активацию двигательного центра (безусловный стимул), условный рефлекс или не вырабатывается, или требует большого числа сочетаний в течение нескольких дней, в то время как введение дополнительного подкрепления в виде пищи или стимуляции латерального гипоталамуса приводит к быстрой выработке условного рефлекса. Таким образом, в двухфакторных и трехфакторных схемах выработки ассоциативного научения должны быть учтены факторы, оказывающие дополнительный (модулирующий) вклад в эффективность обучения. Искусственная активация модулирующей системы соответствует «мотивационному возбуждению» и отражает модель достижения полезного результата, т. е. «эффект Торндайка». Иначе говоря, в механизмах обучения необходимо учитывать сигналы, зависящие от уровня мотивации, внимания, бодрствования и т. п.

Эти модулирующие сигналы, воздействуя на мембранные механизмы (возрастание сопротивления и деполяризационные сдвиги мембранного потенциала) постсинаптического нейрона, переводят его в состояние повышенной возбудимости.

Источником гипотез, основывающихся на допущении возможности кодирования информации в различных химических субстратах мозга, послужила широко известная с 60-х гг. гипотеза Х. Хидена о кодировании приобретаемого навыка в последовательности нуклеотидов РНК нейронов с последующим синтезом на этой «обученной» РНК

«запоминающих» белков. Первые эксперименты по биохимии памяти были проведены в конце 50-х гг. Е.М. Крепсом и Х. Хиденем, показавшими (независимо друг от друга) достоверные *изменения рибонуклеиновой кислоты (РНК) в мозге обучающихся животных*. Серией последующих работ различных авторов было установлено, что между силой условнорефлекторного возбуждения и концентрацией РНК в коре и ряде подкорковых образований существует четкая связь. Введение рибонуклеазы (РНКазы) внутрибрюшинно, интрацеребрально или на поверхность мозга (крыс и кроликов) вызывало исчезновение ранее выработанных условных рефлексов и затрудняло обучение новым навыкам. Тем самым было показано, что РНК играет важную роль в механизмах формирования и сохранения временной связи.

Позднее, в 70-е гг. исследователи пришли к выводу, что в консолидации энграммы *участвует белковая структура* — ДНК, а РНК необходима для передачи специфического информационного кода. Эти выводы основывались на многочисленных опытах с применением блокаторов синтеза белков и РНК: рибонуклеазы, пурамицина и циклогексемида (ингибиторов трансляции), а также актиномицина Д (ингибитора транскрипции ДНК и РНК). Применение этих веществ в различные периоды после начала обучения предотвращает консолидацию следа памяти, формирование долгосрочного хранения энграммы. Уже тогда было показано, что процесс фиксации энграммы сопровождается увеличением синтеза РНК и белков и что при этом необходим нормальный уровень нейротрансмиттеров (в частности, ацетилхолина и катехоламина). Лишь в последние годы установлено, что существенное значение имеют моноаминэргические системы, а взаимодействие различных нейромедиаторных систем следует рассматривать как основу для формирования ассоциативной деятельности мозга.

Важным этапом в изучении химической природы памяти были экспериментальные попытки «*транспорта памяти*» от одних животных другим, когда путем инъекции мозговых экстрактов от животных-доноров, обученных несложному навыку, было получено облегчение обучения той же задаче животных реципиентов.

Наибольший резонанс в дискуссии о природе памяти получила в 70-е гг. гипотеза Г.Унгара, основанная на фактах накопления в мозге *особого пептида*, кодирующего страх темноты и способного транспортировать этот страх от животных обученных-доноров к необученным реципиентам. Этот пептид — скотофобин (от греч. «боязнь темноты») был синтезирован и использовался в различных лабораториях для проверки способности переноса химическим путем определенной информации. Было установлено, что скотофобин действительно вызывает стрессовую реакцию у животных, когда они находятся в темноте. Подобным же образом в лаборатории Г.Унгара вырабатывали у крыс привыкание к звуку электрического звонка, а затем экстрагировали и очистили активное вещество, которое было названо амелитином (от греч. «безразличный»).

При выработке у крыс рефлекса избегания темноты количество скотофобина возрастает в первые 6 дней обучения, затем количество его постепенно снижается и через 15 дней обнаружить его в мозге не удастся. Синтетический скотофобин появляется в мозге через 15 мин после внутрибрюшинной инъекции, в течение 2-3 ч количество его возрастает и затем постепенно снижается. Через 48 ч его уже обнаружить не удастся, хотя поведенческий эффект именно в этот момент достигает пика. Предполагается, что этот нейропептид связывается с каким-нибудь элементом в синаптических межнейронных связях и не может быть выявлен используемыми методами.

Основываясь на результатах экспериментов по «переносу навыка» и идее Р. Сперри о хемоспецифичности нейронов, Г. Унгар

сформулировал привлекательную гипотезу. В этой гипотезе *Г. Унгар допускает*, что нейроны, обладая химическими метками, по которым они узнают друг друга в период эмбриогенеза, образуют многонейронные цепи (протоцепи). Эти протоцепи обладают способностью к пластическим перестройкам, в результате которых возникают новые нейронные цепи (метацепи), в которых записывается новая информация. Допускается, что заученное поведение, а следовательно, память, записывается в молекулярном коде. Субстратом такого кода являются пептиды, возникающие в мозге при обучении. Одновременная активация нейронов метацепи при обучении приводит, по Г. Унгару, к усилению синтеза в этих нейронах генетических меток и их переносу в специализированные нейроны, в которых содержатся специализированные ферменты — транспептидазы, синтезирующие из отдельных поступивших меток новый пептид. Этот новый пептид несет в себе код нового навыка и, внедряясь в активированные синаптические мембраны, приводит к формированию новых цепей нейронов (метацепей). В мозге животных-реципиентов образование таких метацепей составляет основу состояния обученности, возникающего без процедуры обучения — путем транспорта памяти.

Исследователи, следующие по пути поиска непосредственного химического кода приобретаемого навыка, предполагают, что в мозге может содержаться достаточное количество пептидов, чтобы обеспечить всю информацию, накапливаемую в течение жизни и оцениваемую в 10^{15} битов, поскольку, если пептиды имеют 15 аминокислотных остатков, как скотофобин, то может существовать 20^{15} пентадекапептидных цепочек, что значительно больше требуемого количества.

Положительные результаты опытов по «транспорту памяти» при помощи мозговых экстрактов одними исследователями интерпретировались как свидетельство о специфичности переноса навыка, как признание существования специфического

(содержательного) химического кода определенного навыка, другими исследователями рассматривается как следствие общего облегчения консолидации следов памяти, как процесс переноса каких-то неспецифических субстратов обучения (возможно, пептидной природы), оказывающих модулирующее (регулирующее) влияние на эффективность синаптической передачи, способных модифицировать процесс обучения и памяти.

Большинство ученых считают, что гипотезы молекулярного кодирования индивидуального опыта не имеют прямых фактических доказательств. И хотя установлен факт существенной роли нуклеиновых кислот и белков в механизмах научения и памяти, однако в экспериментах, как правило, наблюдалось либо изменение белкового синтеза при обучении, либо существенное влияние ингибирования синтеза белков в нейронах на процесс формирования и закрепления следа памяти. Предполагается, что принимающие участие в формировании новой ассоциативной связи РНК и белки специфичны лишь по отношению к функциональному изменению задействованных синапсов и неспецифичны относительно самой информации.

В последние годы все большее внимание привлекает другая группа гипотез. По мнению авторов этих гипотез и их многочисленных сторонников, *энграмму* следует рассматривать как *многонейронную систему*, в которой хранение информации осуществляется за счет временных и пространственных межнейронных связей со стабильно повышенной эффективностью синаптической передачи. В основе стабильного повышения эффективности синаптической передачи, т. е. поддержания памятного следа выше «порога считывания», лежат изменения хемореактивных свойств церебральных нейронов, вовлекаемых в формирование энграммы, — структурный след памяти. При этом в интегративной деятельности нейрона сохраняется информационная значимость приходящих к нервной клетке

гетерогенных возбуждений. В дифференцировке функционально различных синаптических связей участвует генетически закрепленный метаболизм нейрона, специфически развертывающийся по отношению к разным синапсам. В связи с этим со всей очевидностью выступает актуальность исследований роли молекулярно-генетического аппарата в специфической деятельности нейрона. *Идея о внутринейрональном преобразовании синаптических возбуждений* оказала плодотворное влияние на изучение молекулярных механизмов интегративной деятельности нейрона, механизмов метаболических процессов, обеспечивающих прием и внутриклеточное опосредование приходящей синаптической и нейрогуморальной информации. Для развития этих идей чрезвычайно важным оказалось открытие нескольких уровней регуляции синаптических связей между нейронами: участие вторичных посредников, фосфорилирование рецепторных белков и трансинаптическая индукция энзимов (ферментов), связанная с избирательной экспрессией генов нейрона.

Известно, что до недавнего времени процесс синаптической передачи представлялся в виде следующей цепи событий. Пришедший к пресинаптическому окончанию потенциал действия (ПД) вызывает активацию потенциалзависимой Ca^{2+} -проводимости. Ионы кальция через активацию специальных сократительных белков обеспечивают приближение синаптических везикул к мембране пресинаптического окончания и высвобождение нейромедиатора. Это Ca^{2+} -зависимое высвобождение нейромедиатора происходит дискретными порциями, или квантами. Нейропередатчик, достигший посредством диффузии постсинаптической мембраны, специфически активирует ее ионную проводимость. Эта проводимость не зависит от мембранного потенциала нейрона.

Инактивация нейропередатчика в синаптической щели осуществляется либо посредством его обратного захвата в

пресинаптическое окончание, либо ферментативным разрушением. По этой схеме амплитуда постсинаптического потенциала зависит от количества высвобождаемого нейромедиатора и состояния медиаторных рецепторов (рецепторных белков) постсинаптической мембраны. Еще Ч. Шеррингтоном в 1906 г. было введено понятие нейронной интеграции, представляющее собой алгебраическую сумму конвергирующих к нейрону возбуждающих и тормозных влияний. Эта сумма обеспечивается за счет таких пассивных свойств мембраны, как ее сопротивление, емкость, постоянная времени и постоянная длины.