



МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

**ПРИВАТНИЙ ВИЩИЙ НАВЧАЛЬНИЙ ЗАКЛАД
«МЕДИКО-ПРИРОДНИЧИЙ УНІВЕРСИТЕТ»**

Кафедра психології

НАВЧАЛЬНА ДИСЦИПЛІНА

«Психофізіологія»

Лекція 1. Методи психофізіологічних досліджень

іологічних проявів, які відбивають психічну сутність людини. З огляду на такі концептуальні передумови вивчення психофізіології базується на знаннях, які попередньо студенти отримують з фізіології нервової системи і вищої нервової діяльності. Причому, якщо психофізіологія використовує ці знання, то курс фізіології орієнтується на подальше розкриття її змісту.

Предметом дисципліни є вивчення психофізіологічних механізмів життєдіяльності, поведінки, розвитку, навчання та праці людини.

Психофізіологія складається із трьох відносно самостійних частин: загальної, вікової та диференційної. Загальна психофізіологія вивчає фізіологічні основи пізнавальних (когнітивних), емоційно-потребної сфери людини і функціональних станів. Вікова – зміни фізіологічних основ психіки у онтогенезі. Диференційна – індивідуальні відмінності у психіці та поведінці людини. Психофізіологія, що народилася як експериментальна галузь психології, у значній мірі залишається такою і донині, компенсуючи недосконалість теоретичного фундаменту розмаїттям і витонченістю методичного арсеналу. Багатство цього арсеналу велике, його ресурси й перспективи представляються невичерпними. Стрімке зростання нових технологій неминуче розширить можливості проникнення в таємниці людської природи. Незалежно від того, чи будуть нові рішення результатом подальшого розвитку електроннообчислювальної техніки, евристичних моделей або інших, ще невідомих нам способів пізнання, розвиток науки в наш час передбачає корінне перетворення психофізіологічного мислення й

методів роботи. Методи психофізіологічних досліджень Методи психофізіологічних досліджень – комплекс методів, які використовуються для вивчення фізіологічного забезпечення психічних процесів. Одним з перших методів оцінки ролі різних структур мозку в організації поведінки з'явилися методи враження або видалення ділянок мозку за допомогою хірургічних, хімічних і температурних впливів і методи електричної стимуляції певних відділів мозку. В експериментальних дослідженнях у цей час широко використовується метод реєстрації електричної активності окремих нейронів або мозкових структур. У сучасній психофізіології для вивчення фізіологічного забезпечення психічних процесів використовуються прямі методи вивчення нейрофізіологічних основ психічної діяльності й непрямі – вивчення функціонального стану організму в процесі реалізації психічної діяльності. До прямих методів відносяться: - Реєстрація електроенцефалограми (ЕЕГ). (Метод електроенцефалографії). - Реєстрація викликаних потенціалів (ВП). (Метод викликаних потенціалів). - Топографічне зонування (brain mapping). (Метод топографічного зонування). - Позитронно-емісійна томографія. (Метод комп'ютерної томографії). - Ядерно-магнітний резонансний метод. (Метод комп'ютерної томографії). 6 Методи непрямой реєстрації неспецифічних змін функціонального стану центральної нервової системи: - Шкірно-гальванічна реакція (ШГР). (Метод шкірно-гальванічної реакції). - Плетизмографія. (Методи оцінки функціонального стану серцево-судинної системи). - Кліренсні методи. (Методи оцінки функціонального стану серцевосудинної системи). 1. Метод електроенцефалографії – метод реєстрації електроенцефалограми (ЕЕГ) – сумарної електричної активності, що відводиться з поверхні голови.

Метод електроенцефалографії розглядається як найпоширеніший і адекватний для вивчення нейрофізіологічних основ психічної діяльності. Багатоканальний запис ЕЕГ дозволяє одночасно реєструвати електричну активність багатьох функціонально різних областей кори. ЕЕГ фіксується за допомогою спеціальних електродів (частіше срібних), які закріплюються на поверхні черепа шоломом або кріпляться пастою, яка склеює. Оскільки ЕЕГ відображає різницю потенціалів між двома точками, для з'ясування активності окремих коркових областей використовують індиферентний електрод, поміщений 7 найчастіше на мочці вуха. Це так зване монополярне відведення. Поряд із цим аналізується різниця потенціалів між двома активними точками (біполярне відведення). Незалежно від способу реєстрації в ЕЕГ виділяються такі типи ритмічних коливань: дельта-ритм – нижче 3,5 Гц (зони їх появи різко варіюють); тета-ритм – 4-7,5 Гц (фронтальній зоні); альфа-ритм – 8-13,5 Гц (це основний ритм ЕЕГ, переважно виражений у каудальних відділах кори – потиличний і тім'яний, передцентральної та фронтальної); бета-ритм – вище 18-30 Гц (передцентральної, фронтальної,

скроневій і тім'яній); гамма-коливання – вище 35 Гц (потилична та тім'яна ділянки мозку). Ці ритми різняться не тільки за своїми частотними, але й функціональними характеристикам. Їхня амплітуда, топографія, співвідношення є важливою діагностичною ознакою й критерієм функціонального стану різних областей кори при реалізації психічної діяльності. Аналіз ЕЕГ здійснюється як візуально, так за допомогою ЕОМ. На ЕОМ оцінюються параметри окремих ритмічних компонентів ЕЕГ, їхній спектр щільності потужності (СЩП) і функція когерентності (КОГ). 2. Магнітоенцефалографія – реєстрація параметрів магнітного поля, обумовлених біоелектричною активністю головного мозку. Запис цих параметрів здійснюється за допомогою надпровідних квантових інтерференційних датчиків і спеціальної камери, що ізолює магнітні поля мозку від більш сильних зовнішніх полів. Метод володіє низкою переваг перед реєстрацією традиційної електроенцефалограми. Зокрема, радіальні складники магнітних полів, які реєструються зі скальпа, не мають таких сильних перекручень, як ЕЕГ. Це дозволяє більш точно розраховувати положення генераторів ЕЕГ-активності, яка реєструється зі скальпа. Магнітоенцефалограма (МЕГ) у порівнянні з ЕЕГ має низку переваг: поперше, це безконтактний метод реєстрації. По-друге, МЕГ дозволяє визначати локалізацію тільки коркових диполів. По-третє, МЕГ не вимагає індиферентного електрода і знімає проблему вибору місця для реально неактивного відведення. 3. Метод викликаних потенціалів – реєстрація сумарної електричної активності, що виникає у відповідь на зовнішні впливи, – викликані потенціали (ВП) – відображають зміни функціональної активності ділянки кори, що здійснюють прийом і обробку інформації, яка надходить. Викликаний потенціал є послідовністю різних по полярності – позитивних і негативних компонентів, що виникають після пред'явлення стимулу. Кількісними характеристиками ВП є латентний період (час від початку стимулу до максимуму кожного компонента) і амплітуда компонентів. Метод реєстрації ВП широко використовується при аналізі процесу сприйняття. Нейрофізіологічні дослідження поклали початок широкому використанню ВП людини для аналізу когнітивних процесів. 4. Метод топографічного зонування – метод зображення даних комп'ютерної обробки ЕЕГ, що дозволяє представити просторовий розподіл по корі великих півкуль ритмічних компонентів ЕЕГ і викликаних потенціалів. Багатоканальна реєстрація ЕЕГ дає можливість представити отримані в результаті комп'ютерної обробки ЕЕГ дані в зручному для сприйняття в наочному вигляді – як одномоментний просторовий розподіл по корі потужності різних ритмів, ступеня їхньої синхронності (когерентності), амплітуд компонентів ВП. 8 Побудова послідовності таких карт дає уявлення про динаміку процесів. На топографічних картах, побудованих на контурі черепа, кольором і його інтенсивністю кодуються різні параметри ЕЕГ. Таке

зонування (brain mapping) дозволяє охарактеризувати функціональну організацію мозку при різних станах і видах діяльності. 5. Метод комп'ютерної томографії – реєстрація метаболічних процесів у різних областях мозку, що дозволяють судити про активність цих областей у процесі діяльності. Комп'ютерна томографія заснована на використанні новітніх технічних методів і обчислювальної техніки, що дозволяють одержати безліч зображень однієї й тієї ж структури і її об'ємне зображення. З методів комп'ютерної томографії найбільше часто використовується метод позитронно-емісійної томографії (ПЕТ). Цей метод дозволяє охарактеризувати активність різних структур мозку на основі зміни метаболічних процесів. При обмінних процесах нервові клітки використовують певні хімічні елементи, які можна позначити радіоізопами. Посилення активності супроводжується посиленням обмінних процесів, і в областях підвищеної активності утворюються скупчення ізопаів, по яких судять про участь тих або інших структур у психічних процесах. Ядерно-магнітно-резонансна томографія. Метод заснований на одержанні зображення, що відображає розподіл щільності ядер водню (протонів), за допомогою електромагнітів, розташованих навколо голови людини. Водень є одним з хімічних елементів, які беруть участь у метаболічних процесах, і тому його розподіл у структурах мозку є надійним показником їхньої активності. Перевага цього методу полягає в тому, що його використання на відміну від ПЕТ не вимагає введення в організм радіоізопаів і разом з тим так само, як ПЕТ, дозволяє одержати чіткі зображення «зрізів» мозку в різних площинах. Суть томографічних методів дослідження – одержання зрізів мозку штучним шляхом. Для побудови зрізів використовують або просвічування, наприклад, рентгенівськими променями, або випромінювання від мозку, що виходить від ізопаів, введених попередньо в мозок. Останній принцип використовується в позитронно-емісійній томографії (ПЕТ). 6. Протонно-емісійна томографія базується на виявленні розподілу в мозку різних хімічних речовин, що беруть участь у метаболічній активності мозку. В останні кілька років на базі методів магнітно-резонансної томографії (МРТ), що спочатку застосовувалися для структурної томографії – одержання карти структур мозку на основі контрасту білої і сірої речовини, з'явилася функціональна МРТ. Техніка функціональної МРТ (ФМРТ) ґрунтується на використанні парамагнітних властивостей тих речовин, які можна ввести в організм. Такі речовини не мають магнітних властивостей, але набувають їх, лише потрапивши в магнітне поле. Функціональна МРТ використовує парамагнітні субстанції гемоглобіну. ФМРТ вимірює просторовий розподіл гемоглобіну, який віддав свій кисень (деоксигемоглобін), точніше – співвідношення деоксигемоглобіну до гемоглобіну. Коли гемоглобін втрачає кисень, він стає парамагнітним. При активації організму зростає метаболічна активність

мозку. Це зв'язано зі збільшенням обсягу і швидкості мозкового кровотоку. Додатковий приплив кисню до ділянки мозку приводить до зниження в ньому концентрації ρ парамагнітного деоксигемоглобіну. Існування багатьох локусів активації відображається в нерівномірному розподілі в мозку деоксигемоглобіну, що створює неоднорідність магнітного поля, яку використовують для одержання карт локальних активацій. Функціональна МРТ дозволяє виявляти ділянки мозку з активно працюючими нейронними структурами. Даний метод витісняє ПЕТ, тому що йому не потрібні ізотопи і його часове розрішення вище, ніж у ПЕТ (сотні мілісекунд). 7.

Термоенцефалоскопія. Даним методом вимірюють локальний метаболізм мозку і кров'яний рух за теплопродукцією. Мозок випромінює теплові промені в інфрачервоному діапазоні. Водяні пари повітря затримують значну частину цього випромінювання. 8. Метод шкірно-гальванічної реакції (ШГР) – реєстрація електрошкірного потенціалу (як правило, на долоні). Електрична активність шкіри зв'язана головним чином з активністю потових залоз, що змінюють її опір і перебувають під контролем вегетативної нервової системи. Зміна активності неспецифічної системи мозку, морфологічним субстратом якої є ретикулярна формація, викликає істотні зміни електрошкірного потенціалу. ШГР надзвичайно чутлива до емоційного реагування, стану тривоги, напруженості й часто використовується для характеристики функціонального стану людини. Вимір і вивчення електричної активності шкіри (ЕАК), або шкірногальванічної реакції, вперше почалося наприкінці ХІХ ст., коли майже одночасно французький лікар Фере й російський фізіолог Тарханов зареєстрували: перший – зміну опору шкіри при пропущенні через неї слабого струму, другий – різницю потенціалів між різними ділянками шкіри. Ці відкриття лягли в основу двох методів реєстрації ШГР: екзосоматичного (вимір опору шкіри) і ендосоматичного (вимір електричних потенціалів самої шкіри). Варто пам'ятати, що ці методи дають результати, які неспівпадають. Походження й значення ЕАК.

Виникнення електричної активності шкіри обумовлено, головним чином, активністю потових залоз у шкірі людини, які у свою чергу перебувають під контролем симпатичної нервової системи. У людини є 2-3 мільйона потових залоз, але кількість їх на різних ділянках тіла сильно варіює. Наприклад, на долонях і підшвах близько 400 потових залоз на один квадратний сантиметр поверхні шкіри, на чолі близько 200, на спині близько 60. Виділення залозами поту відбувається постійно, навіть коли на шкірі не з'являється ні краплі поту. Протягом дня виділяється біля півлітра рідини. При винятково сильній жарі втрата рідини може досягати 3,5 літра в годину й 14 літрів у день. У психофізіології електричну активність шкіри використовують як показник «емоційного» потовиділення. Як правило, її реєструють із кінчиків пальців або долоні, хоча можна вимірювати й з підшов ніг та з чола. 9.

Методи оцінки функціонування серцево-судинної системи – комплекс

методів вивчення фізіологічного забезпечення психічних процесів за показниками діяльності ССС. Ознаками, що відображають напружену роботу серця й посилення викиду крові, є зміна хвилинного обсягу крові (кількість крові, що проштовхується через серце за 1 хв.) і частота серцевих скорочень (ЧСС). ЧСС, що може бути 10 зафіксована як простим спостереженням за пульсом, так і при реєстрації електрокардіограми, найбільше часто використовується як показник функціонального стану центральної нервової системи. Широко використовується введений Р.М. Баєвським розрахунковий показник – індекс напруги (ІН), що враховує як ЧСС, так і її стабільність. ІН прямо пропорційний ЧСС і обернено пропорційний варіації інтервалів між двома скороченнями серця. Його збільшення свідчить про напругу функціонування серцево-судинної системи. Зміни в периферичних судинах вивчаються за допомогою плетизмографії. Плетизмографія заснована на реєстрації змін обсягу крові, що надходить до різних органів.

Найпоширеніша пальцева плетизмографія. У плетизмограмі розрізняють два типи змін: тонічні, що відображають загальні зміни обсягу крові, і фазисні, обумовлені зміною пульсового обсягу від одного скорочення серця до іншого. Обидва показники – чутливі індикатори вегетативних зрушень при психічній діяльності. Для вивчення локального мозкового кровотоку використовуються кліренсні методи, засновані на вимірі швидкості вимивання із тканини мозку введених в організм ізотопів ксенону або криптону (ізотопний кліренс) або атомів водню (водневий кліренс).

Швидкість вимивання хімічних речовин, які вводяться, прямо пов'язана з інтенсивністю кровотоку. Збільшення локального мозкового кровотоку відображає ріст рівня метаболічної активності в певних ділянках мозку. 10. Показники роботи серцево-судинної системи Індикатори активності серцево-судинної системи включають: - ритм серця (РС) – частоту серцевих скорочень (ЧСС); - сила скорочень серця – чинність, з якої серце накачує кров; - хвилинний об'єм серця – кількість крові, що проштовхується серцем в одну хвилину; - артеріальний тиск (АТ); - регіональний кровоток – показники локального розподілу крові. Для виміру мозкового кровотоку одержали поширення методи томографії й реографії. Хвилинний об'єм серця – кількість крові, що серце викидає в легеневий стовбур і аорту за 1 хв. – вимірюється як добуток величини систолічного обсягу на частоту серцевих скорочень у 1 хв. У спокої хвилинний об'єм становить 3-5 л. При інтенсивній роботі хвилинний об'єм може істотно збільшуватися до 25-30 л.

Артеріальний тиск – загальновідомий показник роботи серцево-судинної системи. Нормальний артеріальний тиск здорової людини в спокої близько 130 і 70 мм рт.ст., де 130 – систолічний тиск, а 70 – діастолічний АТ.

Пульсовий тиск різниця між систолічним і діастолічним тиском, і в нормі становить близько 60 мм рт.ст. Ритм серця – показник, який часто використовують для діагностики функціонального стану людини, залежить

від взаємодії симпатичних і парасимпатичних впливів з вегетативної нервової системи. При цьому зростання напруженості в роботі серця може виникати із двох причин – у результаті посилення симпатичної активності й зниження парасимпатичної. Електрокардіограма (ЕКГ) – запис електричних процесів, пов'язаних зі скороченням серцевого м'яза. Уперше була зроблена в 1903 р. Ейнтховеном. За 11 допомогою клінічних і діагностичних установок ЕКГ можна реєструвати, використовуючи до 12 різних пар відведень; половина з них пов'язана із грудною кліткою, а інша половина – з кінцівками. Кожна пара електродів реєструє різницю потенціалів між двома сторонами серця.

11. Показники активності м'язової системи М'язову систему образно визначають як біологічний ключ людини до зовнішнього світу. Електроміографія – метод дослідження функціонального стану органів руху шляхом реєстрації біопотенціалів м'язів. Електроміографія – це реєстрація електричних процесів у м'язах, фактично запис потенціалів дії м'язових волокон, які змушують її скорочуватися. 12. Показники активності дихальної системи Для виміру інтенсивності (амплітуди й частоти) дихання використовують спеціальний прилад – пневмограф. Цей метод забезпечує запис змін частоти й амплітуди дихальних рухів. 13. Реакції очей Для психофізіолога найбільший інтерес представляють три категорії очних реакцій: звуження й розширення зіниці, миготіння й очні рухи. Пупілометрія – метод вивчення реакцій зіниць. Зіниця – отвір у райдужній оболонці, через яке світло попадає на сітківку. Діаметр зіниці людини може змінюватись у межах від 1,5 до 9 мм. Величина зіниці істотно коливається залежно від кількості світла, що падає на око: на світлі зіниця звужується, у темряві – розширюється. Поряд із цим, розмір зіниці істотно змінюється, якщо випробуваний реагує на вплив емоційно. У зв'язку із цим пупілометрія використовується для вивчення суб'єктивного відношення людей до тих або інших зовнішніх подразників. 12 Діаметр зіниці можна вимірювати шляхом простого фотографування ока в ході обстеження або ж за допомогою спеціального пристрою – поліграфа. Миготіння – періодичне змикання повік. Тривалість одного миготіння приблизно 0,35 с. Середня частота миготіння становить 7,5 у хвилину й може варіювати в межах від 1 до 46 у хвилину. Миготіння виконує різні функції в забезпеченні життєдіяльності ока. Однак для психофізіолога істотно, що частота миготіння змінюється залежно від психічного стану людини. Рух очей широко досліджуються в психології й психофізіології. Електроокулографія – метод реєстрації руху ока, заснований на графічній реєстрації зміни електричного потенціалу сітківки й очних м'язів. 14. Поліграфні дослідження Для виявлення динаміки емоційної напруги людини був створений спеціальний прилад – поліграф, що дозволяє одночасно реєструвати комплекс фізіологічних показників (ШГР, ЕЕГ, ЧСС,

АТ, плетізограму й ін.). Ще одна відома назва цього приладу – «детектор брехні», оскільки він переважно використовується для перевірки вірогідності одержуваної від людини (досліджуваного) інформації. Принцип дослідження з використанням поліграфа полягає в тому, що досліджуваному за спеціальним планом, поряд з нейтральними, задають питання, що складають предмет особливої зацікавленості. І за характером фізіологічних реакцій, що супроводжують відповіді на різні питання, робиться висновок про емоційну реактивність людини у зв'язку з певними питаннями і про ступінь її щирості у відповідь на них. Останнім часом також набули розповсюдження «детектори брехні», які засновуються на реєстрації та аналізі модуляцій голосу людини при відповіді на певні запитання. Вважається, що дослідження за допомогою «детектора брехні» зазвичай надає можливість упевнено виявляти близько 70% брехливих відповідей. Але це тільки для «звичайних» людей. Дослідження ж з людьми, спеціально підготовленими для тестування на «детекторі брехні», може і не дати позитивних результатів. Узагалі з приводу етичності і наукової вірогідності подібних досліджень висловлювалися різні, часто діаметрально протилежні, наукові думки. До результатів, отриманих за допомогою «детектора брехні», потрібно ставитися з належною мірою критичності. Але разом з тим учені й сьогодні продовжують удосконалювати процедуру й апаратуру досліджень, прагнучи підвищити вірогідність одержуваних результатів.

15. Дослідження нейродинамічних властивостей людини Для вивчення нейродинамічних властивостей людини впродовж десятиліть розроблялася та удосконалювалася спеціальна апаратура. Широке розповсюдження персональних комп'ютерів дозволило розширити можливості для отримання більш якісних та різноманітних даних. Наприклад, розроблена під керівництвом київського вченого М.В. Макаренка комп'ютерна система «Діагност-1» дозволяє отримувати, автоматично реєструвати та статистично обробляти такі показники, як латентний період простої зорово-моторної реакції (ЛП ПЗМР), латентний період реакції вибору одного із трьох сигналів (ЛП РВ1-3), латентний період реакції вибору двох із трьох сигналів (ЛП РВ2-3), реакцію на рухомий об'єкт, а також функціональну із рухливість нервових процесів (ФРНП) та силу нервових процесів (СНП) за показниками швидкості, якості та кількості переробки інформації в двох режимах – «нав'язаного ритму» та «зворотного зв'язку». Останні два показники надають можливість оцінити здатність вищих відділів центральної нервової системи забезпечувати максимально можливий для кожного індивіда рівень швидкої дії за безпомилковим диференціюванням позитивних і гальмівних подразників з урахуванням швидкості, якості та кількості їх переробки, які зумовлені не лише високо генетично детермінованими типологічними властивостями вищої нервової діяльності (ВНД), а й властивостями функції пам'яті, мислення, сприйняття та уваги. Як розумове навантаження для

переробки інформації застосовуються предметні (геометричні фігури, кольори) та словесні (назви рослин, тварин і неживих предметів) символи. У режимі «оптимального ритму», тобто найбільш зручного для кожного індивіда, при пред'явленні та переробці розумового навантаження, проводиться вивчення параметрів сенсомоторних реакцій різного ступеня складності – ЛП ПЗМР, ЛП РВ1-3 та ЛП РВ2-3. Для визначення ЛП ПЗМР досліджуваному пропонується при появі на екрані монітора сигналу у вигляді кольору, геометричної фігури чи слів якнайшвидше правою (лівою) рукою натискати та відпускати кнопку перехідного пристрою. Прилад у реальному масштабі реєструє та відтворює на екрані середнє значення латентного періоду за 30 чи 50 застосувань однорідних подразників, а також інші статистичні показники. Для визначення ЛП РВ1-3 пропонується при появі на екрані монітора сигналу червоного кольору, фігури «квадрат» або слів з назвами тварин якнайшвидше натискати та відпускати праву кнопку, а на інші сигнали кнопку не натискати. Крім попередніх показників, у даному випадку реєструється ще й кількість помилкових реакцій. З використанням двох інших режимів здійснюється діагностування швидкісних та якісно-кількісних показників властивостей ВНД (функціональної рухливості та сили нервових процесів). Особливістю режиму «нав'язаного ритму» є те, що складність завдання з диференціювання позитивних і гальмівних сигналів, які йдуть один за другим у різній послідовності, підвищується поступово (ступінчато) від досить простого (30 подразників за 1 хв.) до досить складного (150 подразників за 1 хв.). У режимі «зворотного зв'язку» при виконанні тестового завдання експозиція сигналу змінюється автоматично залежно від характеру відповідей: після правильної відповіді експозиція наступного сигналу скорочується на 20 мс, а після неправильної, навпаки, подовжується на те ж значення. Діапазон коливань експозиції сигналу під час роботи знаходиться в межах 900-20 мс. Рівень ФРНП характеризує максимальна швидкість чи мінімальний час переробки інформації з диференціювання позитивних і гальмівних подразників, а рівень СНП – загальне число пред'явлених і перероблених сигналів за фіксований час роботи (5-10 хв.) чи якість переробки інформації за час виконання всього навантаження. Показники різних видів зорово-моторної реакції, функціональної рухливості та сили нервових процесів широко використовуються при здійсненні різних видів професійного психофізіологічного відбору.

Семінар 1.

Тема 1. Методи психофізіологічних досліджень

План

1. Напишіть визначення психофізіології як галузі науки
2. Назвіть частини психофізіології та дайте їх визначення
3. Дайте визначення та прокласифікуйте методи психофізіологічних досліджень
4. Назвіть переваги магнітоенцефалографії над ЕЕГ
5. В чому відмінність двох основних способів дослідження електричної активності шкіри?

Лекція 2.

Тема: Психофізіологія сенсорних процесів

План 1. Загальні властивості сенсорних процесів.

2. Нейронні моделі сприйняття.
3. Узагальнена модель сенсорної системи.

Загальні властивості сенсорних процесів

Основна функція сенсорних сигналів (сигналів від органів чуття) полягає у передаванні в головний мозок інформації, яка потрібна людині для правильної орієнтації в зовнішньому середовищі і оцінки стану свого організму. Сенсорні сигнали виникають при подразненні рецепторів специфічним для них видом подразника і передаються в мозок через нейрони сенсорної системи. Загальна послідовність сенсорного процесу така: виявлення сигналів, їхнє розпізнавання, передача, перетворення, кодування, детектування ознак сенсорного образу і його упізнання. Рецептор – це спеціалізована клітина, що здатна сприйняти в зовнішньому чи внутрішньому середовищі певний подразник і перетворити його енергію з фізичної чи хімічної форми у форму нервового збудження. Рецептори класифікуються. 1) у залежності від відчуттів, що викликаються – на зорові, слухові, нюхові, смакові, рецептори дотику, терморецептори, інтерорецептори (рецептори стану внутрішніх органів), пропріо- і вестибулорецептори (рецептори положення тіла і його частин у просторі); 2) у залежності від локалізації – на зовнішні (екстерорецептори) і внутрішні (інтерорецептори); 3) у залежності від характеру контакту з зовнішнім

середовищем – на дистантні (отримують інформацію на відстані від джерела подразнення – зорові, слухові і нюхові) і контактні (отримують інформацію при зіткненні з подразником – смакові і тактильні); 4) у залежності від природи подразника – на фоторецептори (зір), механорецептори (слухові, вестибулярні, тактильні рецептори шкіри, рецептори опорно-рухового апарату, барорецептори серцево-судинної системи); хеморецептори (смак, нюх, судинні і тканинні рецептори); терморецептори (шкіри і внутрішніх органів); больові рецептори; 5) за механізмом збудження діляться на первинночутливі та вторинночутливі. До первинночутливих належать «голі» нервові закінчення дендритів псевдоуніполярних нейронів спинномозкових гангліїв. До вторинночутливих належать – ті, які мають між закінченням дендритів чутливих нейронів спеціальні епітеліальні клітини. Сенсорні системи – анатомічно організована у структурах мозку система ядерних утворень і зв'язків, яка виконує функцію віднайдення і кодування інформації певної модальності. Чутливість сенсорних систем обмежується верхнім і нижнім порогом. Нижній поріг визначає абсолютну чутливість. Чим вище нижній поріг, тим нижча чутливість. Верхній поріг зумовлюється максимальною силою подразника, що ще здатен викликати у певній групі рецепторів адекватну реакцію. Нижчі значення інтенсивності вважаються підпороговими, а вищі – надпороговими. Підпорогові впливи, тим не менш, здатні впливати на людину (хоч безпосередньо нею не усвідомлюються) і на фізіологічному, і на психічному рівні. Величина нижнього і верхнього порогів чутливості може змінюватися в залежності від різних умов: віку людини, характеру її діяльності, функціонального стану рецептора, сили і тривалості подразнення тощо. Поріг розрізнення характеризує мінімальну відмінність між двома подразниками, що викликає ледь помітну відмінність відчуттів. Цей поріг, відповідно до закону Е. Вебера, завжди вищий за подразника, що діяв раніше, на певну частку. Так, якщо на руці лежить вантаж 100 г, то для виникнення ледь помітного відчуття збільшення ваги необхідно додати близько 3 г. Якщо ж вага вантажу складає 1000 г, то близько 30 г. Загальною властивістю сенсорних систем є адаптація – зміна чутливості сенсорної системи під впливом подразника. Існує декілька видів сенсорної адаптації: 1) зниження чи зникнення чутливості внаслідок дії постійного чи сильнішого подразника; 2) підвищення чутливості під дією слабкого подразника. Після виявлення і розрізнення сигналів здійснюється їх передавання і перетворення, що забезпечують надходження у вищі сенсорні центри мозку найбільш важливої інформації. У залежності від умов поняття «найбільш важливої» інформації може змінюватися. Але пріоритетність, за інших рівних умов, завжди буде залишатися за інформацією, що має більший ступінь новизни. Наступним етапом є кодування інформації – її перетворення в умовну форму (код), що відбувається за певними правилами. Кодування інформації в нервовій системі – це перетворення специфічної енергії

стимулів (світла, звуку, тиску й ін.) в універсальні коди нейронної активності, на основі яких мозок здійснює весь процес обробки інформації. Таким чином, коди – це особливі форми організації імпульсної активності нейронів, які несуть інформацію про якісні й кількісні характеристики діючого на організм стимулу. Проблема утворення кодів та їхнього функціонування в ЦНС становить у наш час центральне ядро проблеми подання й перетворення інформації в організмі людини й тварин. У сенсорній системі сигнали кодуються двоїстим кодом (наявністю чи відсутністю електричного імпульсу в той чи інший момент часу). Інформація про параметри певного подразнення передається у вигляді окремих імпульсів, а також їхніх груп, чи «пачок». Амплітуда, тривалість і форма кожного імпульсу однакові, але кількість імпульсів у пачці, частота їхнього проходження, тривалість пачок і інтервалів між ними, а також тимчасовий «малюнок» («патерн») пачки різні і залежать від характеристик стимулу. Сенсорна інформація кодується також числом одночасно збуджених нейронів і їхнім розташуванням у нейронному шарі. У корі мозку сигнали кодуються також синхронністю розрядів нейроцитів, зміною їхнього числа. У корі одним із основних способів стає позиційне кодування. Воно полягає в тому, що якась ознака подразника викликає збудження певного нейрона чи їх невеликої групи, які локалізуються у певному місці кори. 34 Після кодування інформації відбувається її детектування, що є вибірконим виділенням сенсорними нейронами певної ознаки подразника, що має поведінкове значення. Даний аналіз здійснюють нейрони-детектори першого порядку, які реагують вибірково на окремі властивості стимулу. Детектори вищого порядку концентруються у вищих відділах сенсорної системи. Вони відповідають за виділення складних ознак і цілих образів. Кінцевим і найбільш складним етапом сенсорного процесу є упізнання образу і його класифікація тобто віднесення його до того чи іншого класу об'єктів з якими організм раніше уже зустрічався. На основі синтезу сигналів від нейронів-детекторів вищий відділ сенсорної системи формує «образ» подразника і порівнює його з величезною кількістю образів, які зберігаються в пам'яті. Упізнання завершується ухваленням рішення про те, що організм зустрічався з даним об'єктом чи ситуацією. В результаті цього відбувається сприйняття тобто ми усвідомлюємо чиє обличчя бачимо перед собою, кого чуємо, який запах відчуваємо. З психофізіологічної точки зору відчуття є реактивною відповіддю на дію подразника, відображення окремих властивостей предметів та явищ при безпосередньому впливі на аналізатор. Сприймання обов'язково пов'язане з перцептивними діями і є активним процесом. Основою сприйняття є система внутрішньоаналізаторних і міжаналізаторних зв'язків, які забезпечують вирізнєння подразників і врахування якостей предмета як єдиного цілого. У людини образ сприймання формується одночасно на різних рівнях узагальнення: а) на найвищому рівні фіксується

лише наявність стимулу; б) нижче розташовані рівні, виділяють орієнтацію стимулу щодо фону, інші – відповідають за аналіз деталей цього стимулу. Нейронні моделі сприйняття В даний час існують цілком точні дані про конкретні нейронні механізми, що здійснюють сенсорний аналіз і побудову сенсорної моделі зовнішнього середовища. Вони пов'язані з так званою концепцією детекторного кодування. Симультанне й сукцесивне сприйняття. Всі види сприйняття несуть інформацію про час, тобто про той момент, коли з'явився стимул й як довго він діяв. Інакше кажучи, сприйняття – це процес, початком якого служить момент дії стимулу на рецептор. Завершенням сприйняття є образ стимулу – об'єкта і його впізнання (ідентифікація). Тривалість одного акту сприйняття може бути дуже короткою, майже миттєвою, особливо, коли об'єкт сприйняття добре знайомий. У такому випадку говорять про одномоментне (симультанне) сприйняття. Якщо людина зіштовхується з невідомим стимулом, тривалість сприйняття може істотно збільшуватися. Потрібен час, щоб провести детальний сенсорний аналіз, висунути й перевірити кілька гіпотез із приводу діючого стимулу, і лише після цього ухвалити рішення щодо того, що ж є сприймаючий стимул. У цьому випадку говорять про послідовну обробку інформації й сукцесивне сприйняття. Детекторна концепція. Головним поняттям у детекторній концепції кодування служить поняття про нейрон-детектор. Нейрон-детектор – високоспеціалізована нервова клітина, здатна вибірково реагувати на ту чи іншу 35 ознаку сенсорного сигналу. Такі клітини виділяють у складному подразнику його окремі ознаки. Поділ складного сенсорного сигналу на ознаки для їхнього роздільного аналізу є необхідним етапом операції впізнання образів у сенсорних системах. Нейрони-детектори були виявлені в 60-і рр. спочатку в сітківці жаби, потім у зоровій корі кішки, а згодом й у зоровій системі людини. Інформація про окремі параметри стимулу кодується нейроном-детектором у вигляді частоти потенціалів дії, при цьому нейрони-детектори мають вибіркочувливість стосовно окремих сенсорних параметрів. Види нейронів-детекторів. Найбільш детально нейрони-детектори досліджені в зоровій системі. Мова йде, у першу чергу, про орієнтаційно- і дирекційночутливі клітини. За відкриття феномена орієнтаційної вибіркочувливості нейронів зорової кори кішки її автори Д. Хьюбел і Т. Визел в 1981 р. були визнані гідними Нобелівської премії. Явище орієнтаційної вибіркочувливості полягає в тім, що клітина дає максимальний по частоті й числу імпульсів розряд при певному куті повороту світлої або темної смужки. У той же час при інших орієнтаціях стимулів ті ж клітини відповідають погано або не відповідають зовсім. Ця особливість дає підставу говорити про гостроту настроювання нейрона-детектора й передбачає діапазоні реагування. Дирекційно-вибіркочувливі нейрони реагують на рух стимулу, демонструючи перевагу у виборі напрямку й швидкості руху. За своєю здатністю реагувати на описані характеристики

зорових стимулів (орієнтацію, швидкість і напрямок руху) нейрони-детектори діляться на три типи: прості, складні й надскладні. Нейрони різного типу розташовані в різних шарах кори й різняться за ступенем складності й локалізацією в ланцюзі послідовної обробки сигналу. Описано нейрони-детектори й в інших сенсорних системах: слуховій і сомато-сенсорній. У першому випадку мова йде про детекцію положення джерела звуку в просторі й напрямок його руху. У другому, активність нейронів детекторів пов'язана з визначенням руху тактильного стимулу по шкірі або величиною суглобного кута при зміні положення кінцівки. Незважаючи на те, що наявних даних про механізми детекції й у зоровій, і особливо в інших модальностях (слуховій, соматосенсорній, нюховій) явно недостатньо, проте багато дослідників у цей час розглядають принцип нейронної детекції як універсальний принцип будови й функціонування всіх сенсорних систем. Узагальнена модель сенсорної системи. Детекторний принцип кодування покладений в основу «узагальненої моделі сенсорної системи, що виконує активний синтез у процесі внутрішнього відображення зовнішнього стимулу». Модель відтворює всі етапи процесу переробки інформації від виникнення збудження на виходах рецепторів до формування цілісного образу. Перетворення інформаційного потоку в ній здійснюється за допомогою декількох типів формальних нейронів (детекторів, гностичних нейронів, нейронів-модуляторів, командних, мнемічних і семантичних нейронів), пов'язаних між собою стабільними й пластичними зв'язками двох типів: інформаційними й модулюючими. Передбачається, що зовнішній подразник через органи почуттів створює розподілене збудження на виході рецептора. У результаті первинного аналізу із цього потоку збудження виділяються окремі ознаки стимулу. На наступному етапі збудження організації цілісного образу, у ході цієї стадії в зоровій системі людини за окремими фрагментами виникає гіпотеза про те, що це може бути. Гіпотетичні припущення про об'єкт (очікуваний образ) витягається з пам'яті й зіставляється з тією інформацією, що надходить із сенсорної системи. Далі приймається рішення про відповідність або невідповідність гіпотези об'єкту, перевіряється уточнюючу гіпотезу ознак. Перетворення різних форм енергії на єдину мову нервових сигналів у сенсорних системах здійснюється у чотири етапи: 1. Перетворення – виникнення взаємодії між стимулом і спеціальними молекулярними рецепторами. 2. Генералізація рецепторного потенціалу – зміни у молекулярному рецепторі, які приводять до перетворень та змін мембранного потенціалу рецепторної клітини, хеморецептора, механо- та фоторецепторів. 3. Електротонічне поширення потенціалу – перехід від рецепторного потенціалу до імпульсу (здійснюється всередині тіла клітини, у нервовому волокні або між ділянками сенсорної перебудови та ділянкою, де виникає імпульс). Рецепторні та синаптичні потенціали поширюються за рахунок електричних потенціалів. 4. Перекодування

відповіді рецептора в імпульсний розряд, що здійснюється в аферентному нервовому волокні, яке є носієм інформації решти відділів нервової системи. Сенсорний провідний шлях складається з низки специфічно спеціалізованих нейронів, які об'єднані у специфічні сенсорні модулі через різні види синаптичних з'єднань (хімічних, електричних, електрохімічних). Всі мережі, які входять до складу провідних шляхів, організовані за модульним принципом і становлять сенсорну систему. В різних сенсорних системах ці мережі мають низку спільних властивостей (дивергенцію та конвергенцію). Так, аксони, що надходять, можуть дивергувати до кількох центрів одразу, а аксони з різних джерел – конвертувати в одному конкретному центрі. Формування ланцюгів зв'язку зумовлене наявністю часової послідовності у передачі подразника. Навіть для найпростішого сприймання потрібна участь сукупності нейронів та їх зв'язків, налаштованих на координоване поєднання одночасно кількох якостей стимулу. Ця сукупність якостей становить характеристику ознаки, а механізм, завдяки якому нейрон або нейронний ланцюг більше, ніж інші, орієнтований на стимул, можна назвати вилученням або (виділенням) ознаки. Ще однією особливістю сенсорних систем є їх здатність до розрізнення якості стимулу. За аналітичного способу розрізнення кожна із субмодальностей зберігає свій індивідуальний характер; при синтетичному – кожна окрема якість істотно відрізняється від сформованого на основі цілого. Згідно з ученням І. П. Павлова, кожен аналізатор є складним комплексним механізмом, який не тільки сприймає сигнали із зовнішнього середовища, але і перетворює їх енергію в нервовий імпульс, проводить вищий аналіз і синтез. Кожен аналізатор є складною системою, яка включає такі ланки: 1) периферичний відділ, який сприймає зовнішній вплив (світло, запах, смак, звук, дотик) і перетворює його в нервовий імпульс, 2) провідні шляхи, по яких нервовий імпульс надходить у відповідний кірковий нервовий центр, 3) нервовий 37 центр в корі великого мозку (кірковий кінець аналізатора). Всі аналізатори діляться на два типи. Аналізатори, які здійснюють аналіз і синтез навколишнього середовища, називаються зовнішніми або екстерорецептивними. До них відносяться зоровий, слуховий, нюховий, тактильний та інші. Аналізатори, здійснюють аналіз явищ, які відбуваються всередині організму, називаються внутрішніми або інтерорецептивними. Вони дають інформацію про стан серцево-судинної, травної систем, органів дихання та ін. Одним з головних внутрішніх аналізаторів є руховий аналізатор, який дає інформацію в мозок про стан м'язово-суглобового апарату. Механізми трансформації енергії рецепторами різних органів чуття дуже відрізняються, але всі вони ведуть до частотно-амплітудних змін електричної активності рецепторів. Такі зміни копіюють зміни у дії подразників. Отже, якщо рецепторні «входи» пристосовані до прийому різних видів енергії, то їхні «виходи» надсилають сигнали, що за своєю природою є універсальними для всієї нервової системи. Такі сигнали,

зазнавши певної обробки у висхідних аферентних шляхах, передаються до головного мозку. Мозкова, центральна, частина аналізатора складається з ядра та розсіяних по корі окремих спеціалізованих клітин. Ядро, утворене з маси нервових клітин, міститься у тій частині кори, куди входять провідникові шляхи від рецептора. Так, ядро зорового аналізатора розташоване у потиличних частках, слухового – у скроневих долях кори. Розсіяні елементи кожного аналізатора входять до ділянок, суміжних з ядрами інших аналізаторів, завдяки чому аналізатори перебувають у постійній взаємодії. Проявляється вона, наприклад, у тому, що в людини під впливом звуків можуть виникнути відчуття кольору, а деякі кольори можуть викликати відчуття тепла чи холоду. Це явище має назву синестезії. Явище синестезії поширюється на всі відчуття. Це виражається у мові, у поширених словосполученнях: теплий колір, пронизливий звук, гострий смак і т. д. Ядра аналізаторів здійснюють найточніший аналіз зовнішніх і внутрішніх впливів. Руйнування ядра зорового аналізатора приводить до втрати цілісного предметного сприймання. Якщо зруйноване ядро слухового аналізатора, людина не розпізнає мелодії. Однак при цьому здатність розрізняти світло та окремі звуки не втрачається, що пояснюється збереженням розсіяних елементів. Мозковий кінець аналізатора є проміжною ланкою нервових імпульсів, що виникають у рецепторі. Досягнувши кори та зазнавши обробки, перетворені імпульси знову повертаються до рецепторних систем. Завдяки цьому функціонування рецепторів змінюється під дією не лише зовнішніх впливів, а й імпульсів, які йдуть від мозкового кінця аналізатора. Аналізатор є частиною рефлекторного апарату, до якого входять також виконавчий механізм як система мотонейронів, які іннервують м'язи, суглоби та інші «робочі» органи, і спеціальні нейрони-модулятори, що змінюють збудження інших нейронів. Відображення світу не завершується аналітичними процесами, які несуть інформацію про окремі якості та властивості предметів. У нервовій системі існують структури, що забезпечують синтез елементарних процесів і відображення предметів навколишнього світу в їхній цілісності. Такі структури є нейрофізіологічним механізмом сприйняття. Сигнали, що надходять до ЦНС, обробляються (аналізуються), внаслідок чого виникає суб'єктивне відображення зовнішнього світу та внутрішнього середовища організму, що служить основою для формування адекватної еферентної відповіді – поведінкова реакція. По відношенню до сенсорних стимулів поведінка складається із сприйняття і реакцій, що включають впізнавання, відчуття, мотивацію, скорочення скелетних м'язів (рух) та зміну функцій внутрішніх органів. У ЦНС інформація, крім аферентних систем, переробляється в інтегративних та еферентних. При цьому для аналізу сигналів, які надходять до ЦНС, залучаються такі ділянки, як асоціативні, лімбічна, рухові та вегетативні. Складна і досі мало досліджена їх взаємодія є основою нашої свідомості й

поведінки. У основі суб'єктивного феномену відчуття лежать фізіологічні процеси, які відбуваються в різних відділах нервової системи і об'єктивно реєструються за допомогою приладів. Рецептори сприймають подразнення і перетворюють їх у потоки нервових імпульсів, що посиляються провідними шляхами (нервовими клітинами та їх відростками) до ЦНС. Ці потоки імпульсів на різних рівнях, у кожному із певних нервових центрів видозмінюються під впливом імпульсів, що надходять з інших відділів ЦНС, інших сенсорних систем. Унаслідок цього частина інформації переводиться у відчуття, тобто доходить до кори великого мозку. Однак деяку частину аферентної сигналізації ми зовсім не усвідомлюємо. Це свідчить про те, що до кори великого мозку аферентна інформація не завжди доходить. Але в той же час і неусвідомлена частина аферентації служить для виникнення в багатьох структурах ЦНС викликаних ПД і для підтримання робочого стану мозку та інших ефектів, потрібних для забезпечення життєздатності організму. Морфофізіологічною основою процесів аналізу аферентних сигналів є загальні властивості і закономірності функції нервових центрів. Нервові волокна, що передають сигнали до центрів головного мозку через низку синаптичних перемикань, утворюють основу для розходження збудження – дивергенції. У цих нейронних структурах відбувається також конвергенція сигналів від різних рецепторів. Сигнали, що сюди надходять, можуть підсилювати збудження завдяки сумачії або, навпаки, гальмувати. Цьому сприяє близькість нервових центрів різних сенсорних систем у відповідних відділах ЦНС. Крім того, при переробці аферентних імпульсів на різних рівнях ЦНС можуть запускатися відповідні рефлекторні акти. Вони включають як руховий, так і вегетативний компоненти. Зважаючи на подібну будову аналізаторних систем людини, можна виділити такі основні її принципи: а) багатошаровість, багато рівнів розташування нервових центрів; б) багатоканальність (наявність на кожному рівні нейронів, пов'язаних із різною кількістю нейронів, які лежать нижче або вище); в) наявність сенсорних «лійок» – неоднакової кількості нейронів у сусідніх шарах; г) диференціація по вертикалі і горизонталі, за рахунок чого кожний «поверх» виконує свої функції. Кожне відчуття характеризується певною якістю і кількістю. Людина з нормальним зором може сказати, що вона бачить перед собою (наприклад, червону суницю чи чорну ожину). Для зору якість буде виражатися в здатності розрізняти якість та колір, а для слуху – різні тони. Основною кількісною характеристикою відчуттів є їх інтенсивність. Так, для зору це буде ступінь відчуття яскравості, а для слуху – гучності тону. 39

Вивчення цих характеристик сенсорних систем є не простим завданням. Уперше науково обґрунтував визначення порога кількісного розрізнення подразника Е. Вебер. Він описав залежність між силою подразнення та інтенсивністю відчуття. Переважна більшість сенсорних систем дозволяє оцінювати просторове перебування подразника. Це забезпечується в

кожному випадку морфологічними та фізіологічними особливостями конкретної системи, а також життєвим досвідом. Серед просторових перетворень сигналів можна виділити зміну їх масштабу в цілому чи порушення співвідношення різних просторових частин. Для просторового розрізнення двох стимулів треба, щоб між збудженими рецепторами був хоча б один не збуджений елемент. Збудження двох сусідніх рецепторів буде сприйматися як єдине подразнення. Життєво важливою характеристикою сенсорних стимулів є час. Тривалість стимуляції помітно впливає на силу відчуття. Можна виявити часові пороги впливу стимулів різної тривалості, а для періодичної стимуляції – і частоту злиття. Усі сенсорні системи мають інерційність. Треба деякий час для того, щоб збудження й відчуття розвинулись повністю. І для припинення всіх фізіологічних процесів, викликаних подразником у всіх структурах сенсорної системи, потрібен такий же час. Для часового розрізнення двох подразників важливо, щоб сигнал, викликаний наступним стимулом, не потрапив у рефракторний період від попереднього подразника, щоб нервові процеси не зливались у часі.

Семінар 2.

Тема 2. Психофізіологія сенсорних процесів

1. В чому полягає основна функція сенсорних процесів
2. Дайте визначення рецептора і проведіть їх класифікацію
3. Загальні принципи роботи сенсорної системи
4. Опишіть нейронні моделі сприйняття
5. Дайте визначення аналізатора і назвіть його структурні компоненти
6. Опишіть механізм виникнення суб'єктивного відображення об'єктивного світу

Лекція 3. Психофізіологія смакової і нюхової систем

План

1. Сенсорна система смаку: будова смакових рецепторів, сприйняття та центри смакових відчуттів.
2. Сенсорна система нюху: будова, функція та кіркове представництво.

Сенсорна система смаку.

Завдяки наявності смаку людина одержує інформацію про характер і концентрацію речовин, що надходять у рот. У результаті цього запускаються реакції, що змінюють роботу органів травлення, а також приводять до видалення шкідливих речовин, які потрапили до рота. На поверхні язика, задньої стінки глотки і м'якого піднебіння знаходяться рецептори, що сприймають солодке, солоне, гірке і кисле. Ці рецептори отримали назву смакових цибулин. Останні знаходяться головним чином в жолобоподібних, листоподібних і грибоподібних сосочках язика, а також у слизовій оболонці піднебіння, зіву і надгортанника.

Кожна смакова цибулина складається зі смакових і підтримуючих клітин (рис. 6.2.). На верхівці смакової цибулини знаходиться смаковий отвір (пора), яка відкривається на поверхні слизової оболонки. Смакові цибулини складаються з опорних і рецепторних смакових клітин; останні мають мікроросинки довжиною 2 мкм і діаметром близько 0,2 мкм.

Мікроросинки виходять на поверхню язика через смакові пори.

Завдяки мікроросинками відбувається сприйняття смакового подразника. Кожну смакову цибулину іннервує близько 50 нервових волокон, а кожне нервове волокно сприймає імпульси в середньому від п'яти смакових цибулин. Базальні клітини утворюються з епітеліального мікрооточення смакових цибулин. З них диференціюються нові рецепторні клітини, півперіод життя яких становить близько десяти днів. У разі перетинання сенсорного нерва іннервовані ним смакові цибулини поступово дегенерують і зникають. У випадку регенерації нерва клітини його мікрооточення самоорганізуються у нові смакові цибулини, ймовірно, внаслідок своєрідної хімічної індукції з боку регенеруючого волокна. Смакові рецептори на поверхні язика розташовані нерівномірно (рис. 6.1.). Так, почуття гіркого смаку пов'язано з подразненням основи язика, відчуття солоного і солодкого – при подразненні кінчика, краю і основи язика. Кислий смак найчастіше зумовлений подразненням рецепторів, які

розташовані в основній і середній частинах бічних поверхонь язика. Смакові зони можуть перекривати одна одну, наприклад, в зоні, де відбувається смак солодкого, можуть перебувати рецептори гіркої смаку. У звичайному сприйнятті їжі беруть участь усі смакові рецептори язика. Складний смаковий образ створюється із чотирьох простих смаків. Абсолютні 67 пороги смакової чутливості в різних людей можуть сильно відрізнитися аж до «смакової сліпоты» до деяких речовин. Ці пороги залежать від стану організму (наприклад, при голодуванні і вагітності вони змінюються). Для того, щоб можна було відрізнити інтенсивність смаку, потрібна зміна концентрації смакової речовини не менше, ніж на 30%. Поріг смакових відчуттів для різних речовин є різним.

При тривалій дії смакової речовини розвивається адаптація до неї, що пропорційна її концентрації. Адаптація до солодкого і солоного розвивається швидше, ніж до гіркої і кислої. Також можлива зміна чутливості до однієї речовини під дією іншої. Наприклад, адаптація до гіркої підвищує чутливість до кислої і солоного, а адаптація до солодкого підсилює сприйняття всіх інших смакових відчуттів. Чутливі нервові волокна від смакових цибулин передніх двох третин язика проходять у складі слухової струни, волокна від задньої третини язика досягають мозкового стовбура через язикоглотковий нерв (рис. 6.3.), а волокна від смакових цибулин позаязикової локалізації – у складі блукаючого нерва. Смакові волокна трьох означених нервів, що є мієлінізованими, проте мають порівняно малу швидкість передавання імпульсів, з кожного боку об'єднані у ядрі поодинокого шляху довгастого мозку. Тут вони утворюють синапси з нейронами другого порядку, аксони яких перетинають серединну лінію і досягають присередньої петлі, закінчуючись разом з волокнами дотикової, больової та температурної чутливості у специфічних перемикальних ядрах таламуса.

Коркова частина смакового аналізатора розташована в ділянці гачка і парагіппокамальної закрутини скроневої частки кори великого мозку. Сенсорна система нюху. Нюх так само, як і смак, заснований на хеморецепції. Але на відміну від смакових, нюхові рецептори є дистантними і здатні збуджуватися на значній відстані від джерела запаху. Слизова оболонка нюхової ділянки носа займає середню частину верхньої носової мушлі і відповідну ділянку слизової оболонки носової перегородки. Нюховий епітелій – комплекс рецепторних, опорних і базальних клітин має товщину 100-150 мкм і містить близько 10 млн рецепторних клітин. Поверхня нюхового епітелію вкрита шаром

слизу. Кожна нюхова клітина на своїй поверхні має сферичне стовщення – нюхову булаву, з якої виступає 6-12 волосків довжиною до 10 мкм. Нюхові волоски занурені в рідке середовище, що виробляється боуменовими залозами. Завдяки цим волоскам площа контакту рецептора з молекулами пахучих речовин збільшується в десятки разів. Від нижньої частини рецепторної клітини відходить аксон. Молекули пахучих речовин із плином повітря потрапляють у нюховий слиз. Тут вони взаємодіють з рецепторним білком, що знаходиться у волосках рецептора. У результаті в мембрані рецептора відкриваються натрієві канали і генерується рецепторний потенціал, що приводить до імпульсного розряду в аксоні рецептора. Аксони всіх рецепторів утворюють нюховий нерв, що проходить через основу черепа і входить у нюхові цибулини. Овальні нюхові цибулини знаходяться на базальній поверхні лобних частин головного мозку. Далі нюховий нерв спрямовується в різні відділи мозку: переднє нюхове ядро, нюховий горбок, препіріформну кору, периамігдалярну кору, частину ядер мигдалеподібного комплексу. Розрізняють шість основних запахів – квітковий, гнильний, фруктовий, горілий, пряний, смолистий. Кожна рецепторна клітина здатна відповісти збудженням на характерний для неї, хоча і широкий, спектр пахучих речовин. Спектри чутливості різних клітин значною мірою перекриваються. Унаслідок цього більш ніж 50 % пахучих речовин виявляються загальними для будь-яких двох нюхових клітин. Нюхова система людини має високу чутливість: нюховий рецептор може бути збуджений однією молекулою пахучої речовини. Відомо, що людина поступово перестає сприймати навіть найнеприємніший запах, постійно перебуваючи в його оточенні. Це інколи корисне явище є 71 наслідком надзвичайно швидкої адаптації, або десенситизації, що характерно для нюхової системи. Адаптація стосується лише конкретної речовини, поріг подразнення для інших речовин незмінний. Принаймні частково цей факт зумовлений центральними механізмами і, очевидно, пов'язаний з гіперполяризацією кіркових нейронів. До аномалій нюху належать аносмія (відсутність нюхових відчуттів), гіпосмія (погіршення нюхових відчуттів) та дизосмія (спотворення нюхових відчуттів). У людини виявлено кілька десятків різноманітних аномалій. У кожному конкретному випадку вони, ймовірно, зумовлені відсутністю або порушеннями функції одного з численної родини нюхових рецепторних генів. З віком пороги нюхових відчуттів підвищуються; понад 75% осіб у віці 80 років і старших мають порушене сприйняття запахів. Адаптація нюхової системи відбувається порівняно повільно – десятки секунд чи хвилин і залежить від

концентрації пахучої речовини і швидкості потоку повітря над нюховим епітелієм.