
Глава 5. РЕЦЕПТОР, НЕРВ, СИНАПС

5.1. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ РЕЦЕПТОРОВ

Сенсорные рецепторы (лат. *sensus* — чувство, *receptum* — принимать) — чувствительные окончания нейрона или специализированные клетки, воспринимающие раздражители внешней и внутренней среды организма. Это осуществляется с помощью преобразования энергии раздражения в рецепторный потенциал, который затем трансформируется в нервные импульсы. Каждый вид рецепторов в процессе эволюции приспособлен к восприятию одного или нескольких видов раздражителей. Такие *раздражители называются адекватными*. К ним рецепторы имеют высокую чувствительность (например, пороговая сила звукового раздражителя равна всего лишь $5 \cdot 10^{-18}$ Дж). К другим — *неадекватным* — *раздражителям* рецепторы мало чувствительны. Неадекватные раздражители могут возбудить сенсорные рецепторы, однако энергия неадекватного раздражителя должна быть в миллионы и миллиарды раз больше адекватного. Сенсорные рецепторы являются первым звеном в рефлекторном пути и периферической частью более сложных структур — анализаторов, формирующих ощущения. Совокупность рецепторов, стимуляция которых приводит к изменению активности каких-либо нервных структур (афферентного волокна, афферентного нейрона, нервного центра), называют рецептивным полем (афферентного волокна, нейрона, рефлекса соответственно). Рецептивное поле рефлекса называют также рефлексогенной зоной. Основное значение сенсорных рецепторов состоит в обеспечении поступления в ЦНС информации о состоянии внешней и внутренней среды, что необходимо для обеспечения жизнедеятельности организма.

Классификация сенсорных рецепторов. Все многообразие сенсорных рецепторов (рис. 5.1) можно разделить на группы по различным признакам: видам воспринимаемых раздражителей, расположению в организме, органам чувств, степени специфичности восприятия действующего раздражителя, электрофизиологическим особенностям, скорости адаптации.

В зависимости от вида *воспринимаемого раздражителя* выделяют *пять типов рецепторов*.

Механорецепторы возбуждаются при механической их деформации. Они расположены в коже и слизистых оболочках, сосудах, вну-

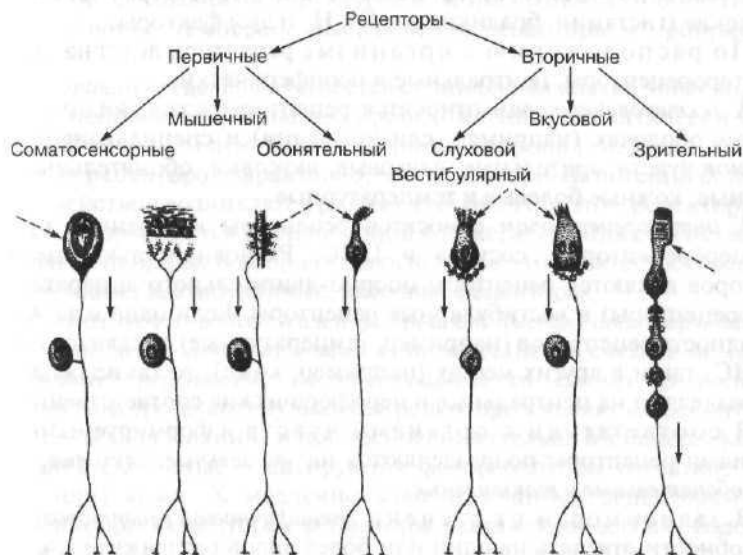


Рис. 5.1. Различные виды рецепторов. Пунктиром показаны участки действия раздражителей на рецептор, сплошным — места возникновения потенциала действия (Г.Шеперд, 1987, с изменениями).

трених органах, слуховой, вестибулярной и тактильной системах, опорно-двигательном аппарате.

Хеморецепторы воспринимают химические изменения внешней и внутренней сред организма. К ним относятся вкусовые и обонятельные рецепторы, а также часть сосудистых и тканевых рецепторов, реагирующих на изменение химического состава крови, лимфы, межклеточной и цереброспинальной жидкости. Такие рецепторы есть в слизистой оболочке языка и носа, гипоталамусе (например, в центре пищеварения) и продолговатом мозге (например, хеморецепторные зоны дыхательного и рвотного центров).

Терморецепторы воспринимают изменения температуры. Они подразделяются на тепловые и холодовые рецепторы, которые находятся в коже, сосудах, различных отделах ЦНС (гипоталамусе, среднем, продолговатом и спинном мозге), а также во внутренних органах.

Фоторецепторы расположены в сетчатке глаза, они воспринимают световую (электромагнитную) энергию.

Ноцицепторы (болевые рецепторы) возбуждаются при действии повреждающих раздражителей и участвуют в формировании болевых ощущений. К ним относятся свободные нервные окончания, которые имеются в зубах, коже, мышцах, сосудах, внутренних органах. Раздра-

жителями этих рецепторов являются механические, термические и химические (гистамин, брадикинин, K^+ , H^+ и др.) факторы.

По расположению в организме рецепторы делят на экстеро- и интерорецепторы, центральные и периферические.

К *экстерорецепторам* относятся рецепторы кожи, видимых слизистых оболочек (например, слизистой рта) и специализированных органов чувств: зрительные, слуховые, вкусовые, обонятельные, тактильные, кожные болевые и температурные.

К *интерорецепторам* относятся рецепторы внутренних органов (висцерорецепторы), сосудов и ЦНС. Разновидностью интерорецепторов являются рецепторы опорно-двигательного аппарата (проприорецепторы) и вестибулярные рецепторы. Если одна и та же разновидность рецепторов (например, температурные) локализованы как в ЦНС, так и в других местах (например, коже), то такие рецепторы подразделяют на центральные и периферические соответственно.

В соответствии с органами чувств и формируемыми ощущениями рецепторы подразделяются на *зрительные, слуховые, вкусовые, обонятельные и тактильные*.

В зависимости от степени *специфичности рецепторов*, т.е. их способности отвечать на один или более видов раздражителей, выделяют соответственно *моносенсорные и полисенсорные рецепторы*.

Моносенсорные рецепторы гораздо более чувствительны к адекватному раздражителю, чем ко всем другим (неадекватным) раздражителям. Моносенсорность особенно характерна для экстерорецепторов (зрительных, слуховых, вкусовых и др.).

Полисенсорные рецепторы приспособлены к восприятию нескольких адекватных раздражителей, например, механического и температурного или механического, химического и болевого. К полисенсорным рецепторам относятся, например, ирритантные рецепторы легких, воспринимающие как механические (частицы пыли), так и химические (пахучие вещества) раздражители во вдыхаемом воздухе. Различие чувствительности к адекватным и неадекватным раздражителям у полисенсорных рецепторов выражено меньше, чем у моносенсорных.

По структурно-функциональной организации и связанной с ней электрофизиологическим особенностям различают первичные и вторичные рецепторы.

Первичные рецепторы представляют собой чувствительные окончания дендрита афферентного нейрона. Тело нейрона расположено в спинальном ганглии или в ганглии черепных нервов (например, тригеминального комплекса). В первичном рецепторе раздражитель действует непосредственно на окончания сенсорного нейрона (см. рис. 5.1). Характерным признаком такого рецептора является то, что рецепторный потенциал генерирует потенциал действия в пределах одной клетки — сенсорного нейрона. Первичные рецепторы филогенетически

являются более древними структурами, к ним относятся обонятельные, тактильные, температурные, болевые рецепторы и проприорецепторы.

Во вторичных рецепторах имеется специальная клетка эпителиального или нейроэктодермального происхождения, синаптически связанная с окончанием дендрита сенсорного нейрона (см. рис. 5.1). Для вторичных рецепторов характерно, что рецепторный потенциал и потенциал действия возникают в разных клетках. При этом рецепторный потенциал формируется в рецепторной клетке, а потенциал действия — в сенсорном нейроне. К вторичным рецепторам относятся фоторецепторы, слуховые, вестибулярные, вкусовые рецепторы.

По скорости адаптации различают быстро адаптирующиеся (фазные), медленно адаптирующиеся (тонические) и смешанные (фазотонические) рецепторы, адаптирующиеся со средней скоростью. Примером быстро адаптирующихся рецепторов являются рецепторы вибрации (тельца Пачини) и прикосновения (тельца Мейснера) кожи. Со средней скоростью адаптируются фоторецепторы сетчатки, терморепцепторы кожи. К медленно адаптирующимся рецепторам относятся проприорецепторы, рецепторы растяжения легких, болевые рецепторы.

Рецепторы как сенсорные преобразователи.

Специфическое взаимодействие раздражителя с рецептором. При одновременном действии на организм света, звука, молекул пахучего вещества рецепторы возбуждаются только при действии одного из перечисленных раздражителей — адекватного раздражителя, способного вызывать активацию данного рецептора. При этом во многих рецепторах (например, вкусовых, обонятельных, фоторецепторах) происходит усиление сигнала в результате ферментных реакций образования биоактивных веществ — вторых посредников (цАМФ, цГМФ, инозитол-3-фосфата и др.), которые, в свою очередь, активируют ферменты фосфорилирования, дефосфорилирования белковых ионных каналов, резко изменяющих их активность. Поэтому энергия формирующегося рецепторного потенциала может быть многократно (в фоторецепторе, например в 10^5 раз) больше пороговой энергии раздражения.

Формирование рецепторного потенциала (РП). В рецепторах (кроме фоторецепторов) энергия раздражителя после ее преобразования и усиления приводит к открыванию каналов и появлению ионных токов, среди которых основную роль играет входящий натриевый ток (в слуховых и вестибулярных рецепторах — входящий калиевый ток). Он приводит к деполяризации мембраны рецептора. В фоторецепторах натриевый ток течет в темноте, а при действии света происходит закрытие натриевых каналов, что уменьшает входящий натриевый ток, поэтому рецепторный потенциал представлен не деполяризацией, а гиперполяризацией (подробнее см. раздел 19.4.1).

Превращение РП в потенциал действия (ПД). Для того, чтобы информация сенсорных раздражителей достигла ЦНС, рецепторный потенциал должен быть преобразован в ПД, который способен распространяться на большие расстояния без уменьшения амплитуды. Механизмы генерации ПД в первичных и вторичных рецепторах различаются.

В *первичном рецепторе* рецепторная зона является частью афферентного нейрона — окончание его дендрита. Возникший РП за счет своего электрического поля вызывает деполяризацию в участках нейрона, в которых возможно возникновение ПД. В миелиновых волокнах ПД возникает в ближайших перехватах Ранвье, в безмиелиновых — в ближайших участках, имеющих достаточную концентрацию потенциалзависимых Na^+ - и K^+ -каналов, а при коротких дендритах (например, в обонятельных клетках) — в аксонном холмике. ПД возникает, если деполяризация мембраны достигнет критического уровня.

Во *вторичных рецепторах* (например, вкусовых) РП возникает в рецепторной клетке, синаптически связанной с окончанием дендрита афферентного нейрона. РП вызывает выделение в синаптическую щель медиатора. Под влиянием медиатора на постсинаптической мембране возникает генераторный потенциал (возбуждающий постсинаптический потенциал), обеспечивающий за счет своего электрического поля возникновение ПД в нервном волокне вблизи постсинаптической мембраны. Рецепторный и генераторный потенциалы являются локальными потенциалами, они способны к суммации и формируются в соответствии с законом силы.

Свойства рецепторов.

Высокая возбудимость рецепторов. Для поступления в организм детальной и точной информации о состоянии внешней и внутренней среды рецепторы должны иметь высокую возбудимость и отвечать на действие раздражителей очень малой силы. Действительно, чувствительность многих экстерорецепторов превышает чувствительность новейших технических аппаратов, регистрирующих соответствующие сигналы. Пороговая сила раздражителей, действующих на экстерорецепторы, воспринимающие физические стимулы, равна от $2 \cdot 10^{-7}$ до $5 \cdot 10^{-18}$ Дж. Поэтому для возбуждения фоторецептора сетчатки достаточно одного кванта света, для обонятельного рецептора — одной молекулы пахучего вещества, волосковые рецепторы внутреннего уха способны обнаружить движение мембраны, равное диаметру атома водорода. Возбудимость различных рецепторов неодинакова. Низкую возбудимость имеют болеевые рецепторы, эволюционно приспособленные к ответу на действие повреждающих раздражителей. Возбудимость висцерорецепторов ниже, чем экстерорецепторов.

Адаптация рецепторов — это уменьшение их возбудимости, снижение амплитуды РП и, как следствие, частоты импульсации афферентного нейрона при длительном действии раздражителя (однако

термин «темновая адаптация» для фоторецепторов характеризует повышение их возбудимости). Механизм адаптации рецепторов изучен недостаточно. С нашей точки зрения, она является следствием накопления Na^+ в клетке, K^+ — вне клетки, так как Na/K -насос не успевает их перекачивать обратно.

Спонтанная активность рецепторов. Некоторые виды рецепторов (фоно-, вестибуло-, термо-, хемо-, проприорецепторы) способны генерировать в афферентном нейроне импульсацию (ПД) без действия на них раздражителя. Эта способность связана с повышенной проницаемостью клеточной мембраны и утечкой ионов, что ведет к деполяризации рецепторов (возникновение РП). Когда РП достигает достаточной величины, его электрическое поле обеспечивает генерацию ПД в афферентном волокне. Возбудимость таких рецепторов выше, чем рецепторов без фоновой активности, даже слабый раздражитель способен значительно повысить частоту импульсации нейрона. Фоновая активность рецепторов в условиях физиологического покоя участвует в поддержании тонуса нервных центров ЦНС.

Регуляция возбудимости рецепторов. Нервные центры осуществляют эфферентный (нисходящий) контроль над многими рецепторами — вестибулярными, слуховыми, обонятельными, мышечными.

Среди эфферентных влияний лучше изучены тормозные эффекты (например, на вестибулярные и слуховые рецепторы). При этом афферентная импульсация от рецепторов частично трансформируется в центрах ЦНС с помощью вставочных нейронов в эфферентные тормозные влияния на рецепторы (отрицательная обратная связь). Таким образом, ограничиваются эффекты сильных раздражителей. Через эфферентные влияния на рецепторы может оказываться и активирующий эффект, например, влияние γ -мотонейронов спинного мозга на мышечные рецепторы.

Возбудимость рецепторов регулируется также через изменение концентрации гормонов, которые, действуя на белки рецепторной мембраны, изменяют состояние ионных каналов и скорость ферментных реакций (например, повышение чувствительности зрительных и слуховых рецепторов под влиянием адреналина, тироксина). Вместе с тем нервная система может оказать дорецепторное влияние, регулируя силу действующего на рецептор раздражителя (например, изменение потока света с помощью зрачкового рефлекса, изменение интенсивности звука с помощью мышц, влияющих на подвижность слуховых косточек и барабанной перепонки). Значение для организма регуляции активности рецепторов заключается в наилучшем восприятии изменений внешней и внутренней среды организма.

Кодирование информации в рецепторах — силы, времени и направления действия раздражителя.

Кодирование силы раздражителя (см. рис. 5.2) осуществляется амплитудой РП, поскольку он является градуальным потенциалом,

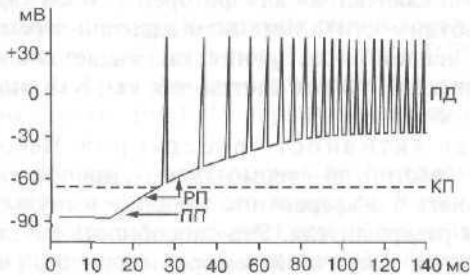


Рис. 5.2. Типичные взаимоотношения между амплитудой рецепторного потенциала и частотой ПД, возникающих в афферентном нервном волокне при сверхпороговых уровнях рецепторного потенциала. *КП* — критический потенциал (Гайтон, 1985).

развивающимся по закону «силы» — с увеличением силы стимула амплитуда РП возрастает и число ПД, инициируемых в нервном волокне, с уменьшением силы стимула снижается. В большинстве рецепторов имеется логарифмическая зависимость между амплитудой РП и силой раздражителя, которая основана на том, что мембранный потенциал изменяется пропорционально логарифму ионной проницаемости мембраны. Логарифмическая зависимость «уплотняет» зону высокой интенсивности раздражителя, обеспечивая в то же время высокую чувствительность к слабым раздражителям. Например, световые и слуховые рецепторы могут без существенного искажения воспринимать раздражители, сила которых различается в 10^{12} раз.

Кодирование продолжительности действия раздражителя в медленно адаптирующихся рецепторах (например, диски Меркеля кожи) может осуществляться продолжительностью рецепторного потенциала. Кодирование «начало—конец» раздражения характерно для быстро адаптирующихся рецепторов — РП возникает в начале и конце раздражения.

Кодирование направления движения стимула может осуществляться в волосковых рецепторных клетках (например, в вестибулярных рецепторах). Если раздражитель сдвигает длинный волосок (киноцилию) в направлении от коротких волосков (стереоцилий), то происходит возбуждение рецептора, если сдвиг происходит в направлении к стереоцилиям — происходит торможение рецептора.

5.2. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

5.2.1. Структурно-функциональная характеристика нервных волокон

Нервные волокна — это отростки нейронов, с помощью которых осуществляется связь между нейронами, а также нейронов с исполнительными клетками и рецепторами. Имеются два типа нервных волокон: миелиновые и немиелиновые (безмиелиновые). Оболочку безмиелино-