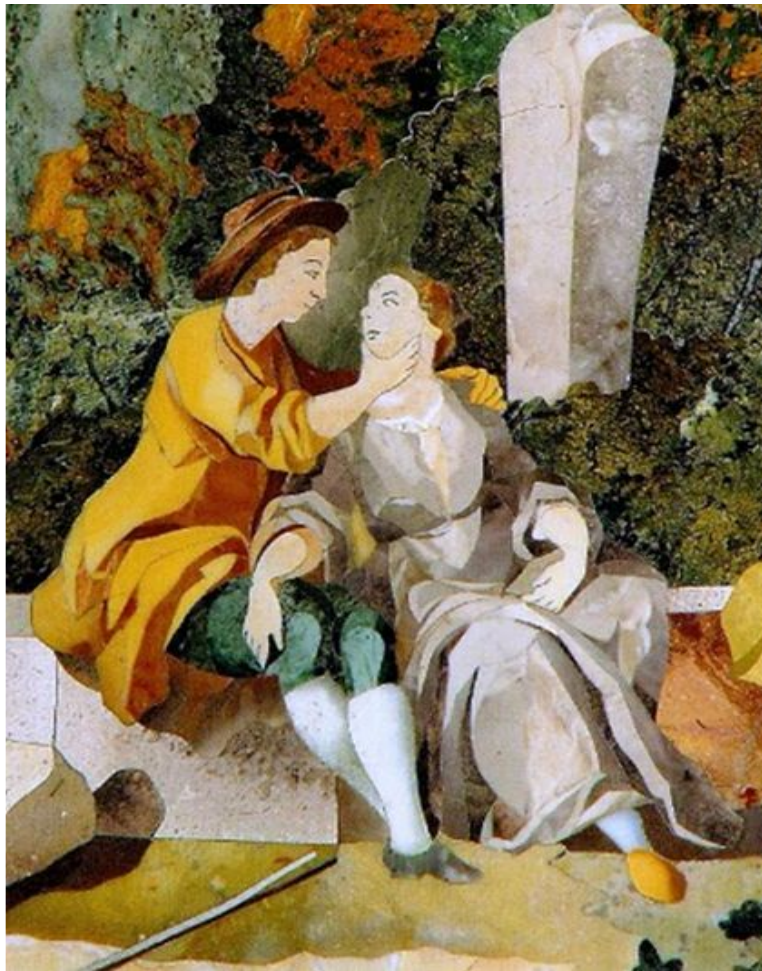




***Тактильные ощущения и  
проприорецепция***

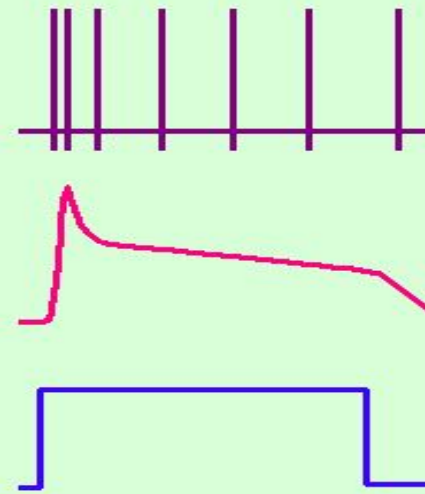
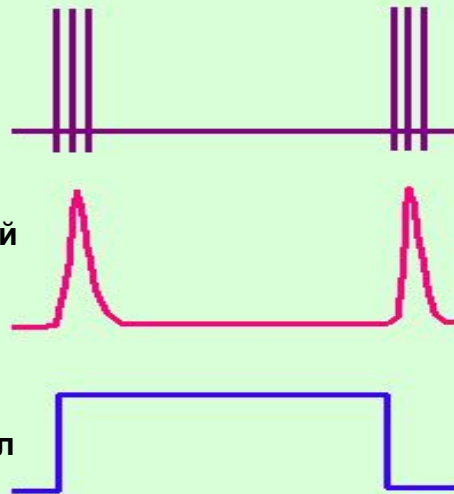
# Механорецепторы

Быстро адаптирующиеся

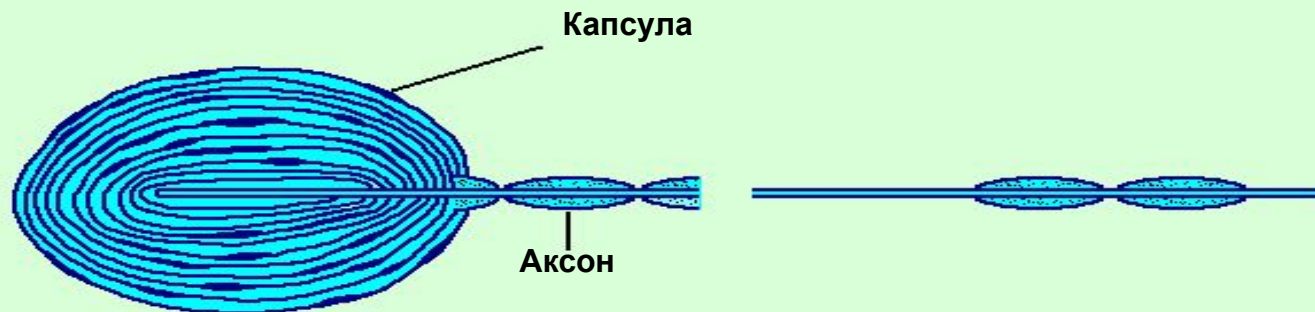
Медленно адаптирующиеся

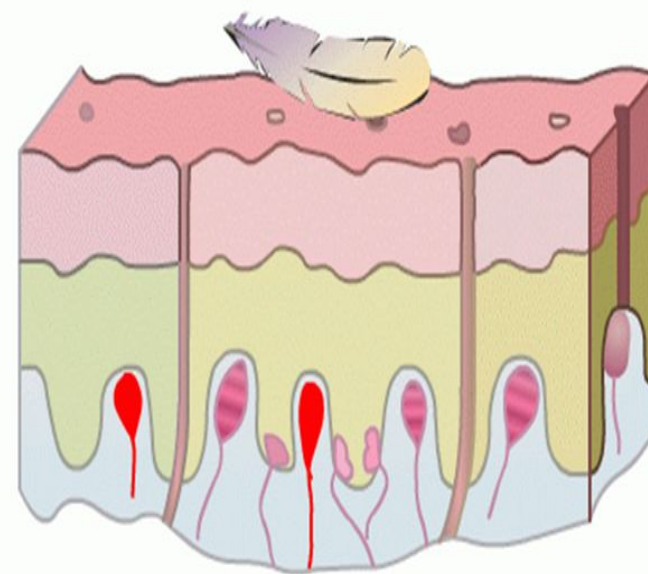
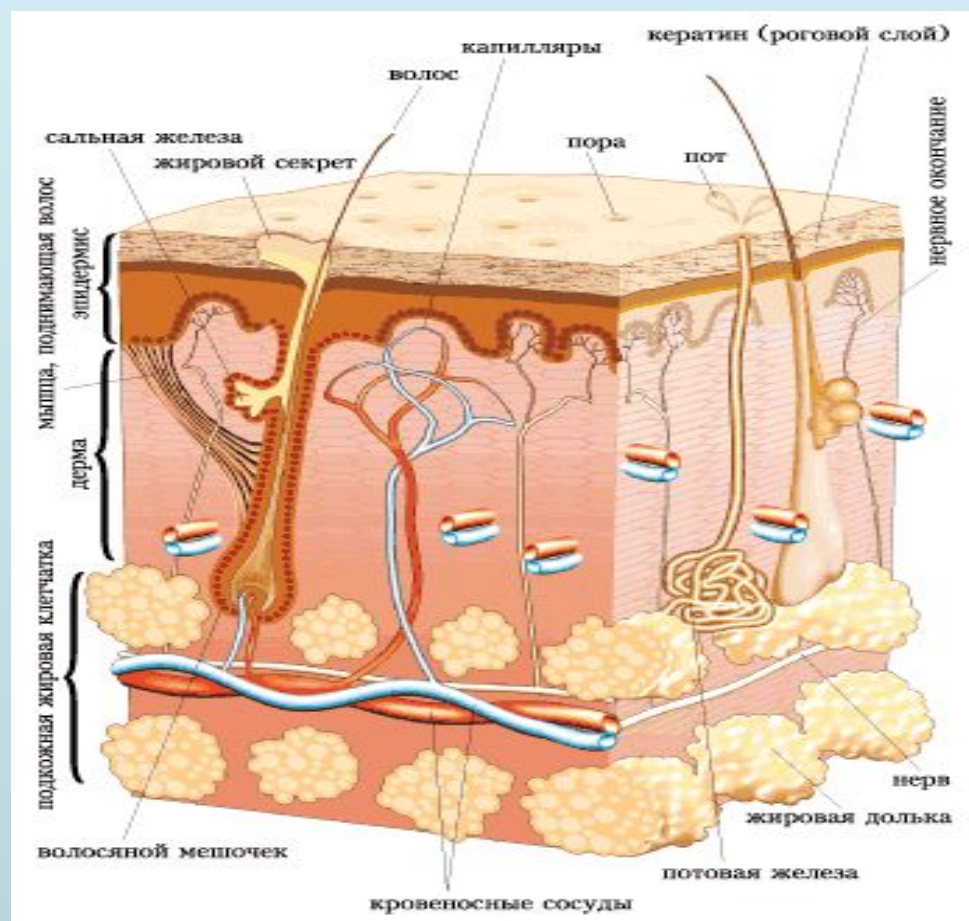
Рецепторный потенциал

Стимул

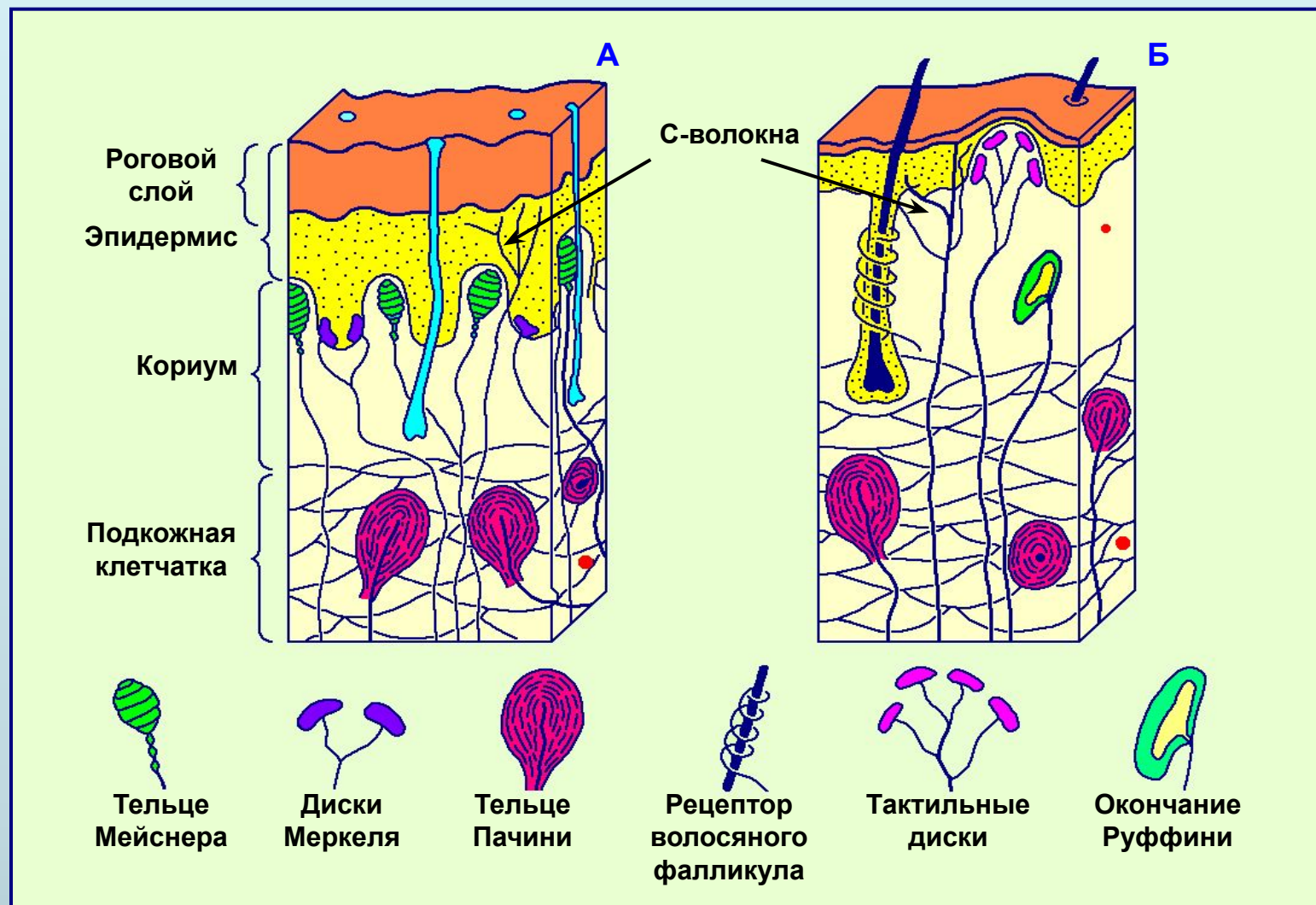


Тельце Пачини



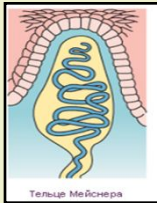
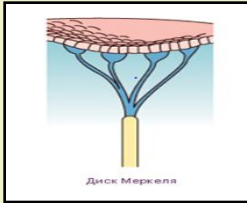


**Прикосновение**

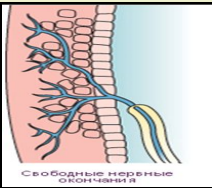


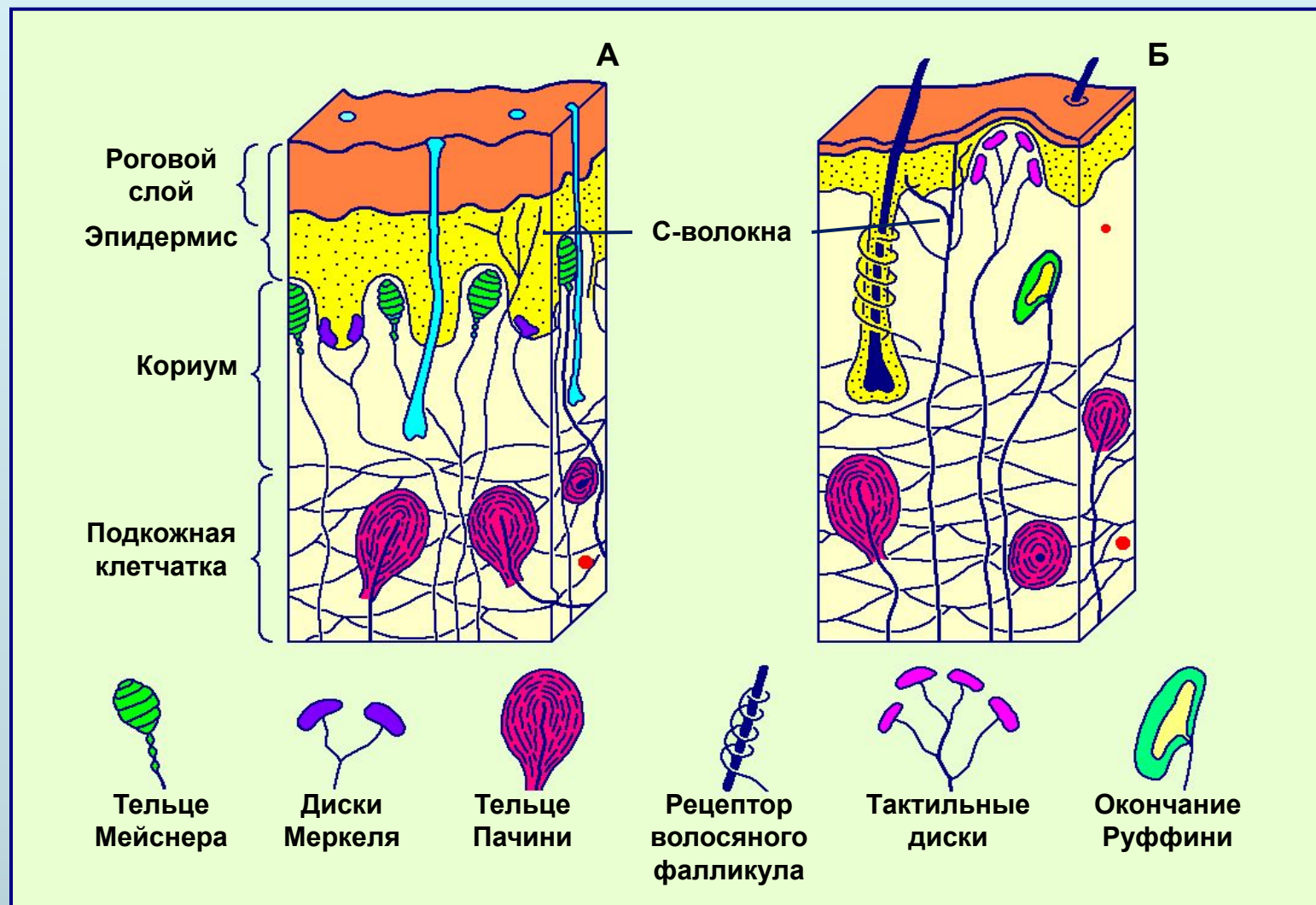
**Схема расположения механорецепторов на неволосистых (А) и волосистых (Б) участках кожи.**

# Поверхностные кожные тактильные рецепторы

|                                      |                                                                                                                                   |                                                                                                                                                                        |                                                                                                                |                                                                                     |
|--------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|
|                                      | <b>т. Мейснера</b><br><b>(Волосистой фолликул в волосистой коже)</b>                                                              |   | <b>т. Меркеля</b>                                                                                              |  |
| <b>Расположение</b>                  | Поверхностное, в коже, эпидермиса                                                                                                 |                                                                                                                                                                        | Поверхностное, в коже                                                                                          |                                                                                     |
| <b>Природа чувствительности</b>      | Механическое соединение тонкими нитями с соединительной тканью                                                                    |                                                                                                                                                                        | Деформация эпителиальных клеток. Синапс между эпителиальной клеткой и афферентным окончанием                   |                                                                                     |
| <b>Адаптация</b>                     | Быстро адаптирующиеся                                                                                                             |                                                                                                                                                                        | Медленно адаптирующиеся                                                                                        |                                                                                     |
| <b>Размер рецепторного поля</b>      | 2-4 мм <sup>2</sup>                                                                                                               |                                                                                                                                                                        | 2-4 мм <sup>2</sup>                                                                                            |                                                                                     |
| <b>Область воспринимаемых частот</b> | 10-200 гц (синусоидальные низкочастотные стимулы)                                                                                 |                                                                                                                                                                        |                                                                                                                |                                                                                     |
| <b>Спонтанная активность</b>         | Отсутствует                                                                                                                       |                                                                                                                                                                        | Отсутствует                                                                                                    |                                                                                     |
| <b>Ощущения</b>                      | Смещение ткани, трепетание.<br>Четкая локализация.<br>Тонкая пространственная дифференцировка.<br>Анализ поверхности при движении |                                                                                                                                                                        | Постоянная деформация.<br>Тонкая пространственная дифференцировка.<br>Пространственная характеристика стимула. |                                                                                     |

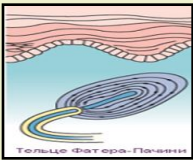
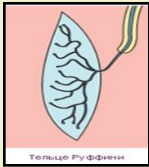
## Поверхностные кожные тактильные рецепторы

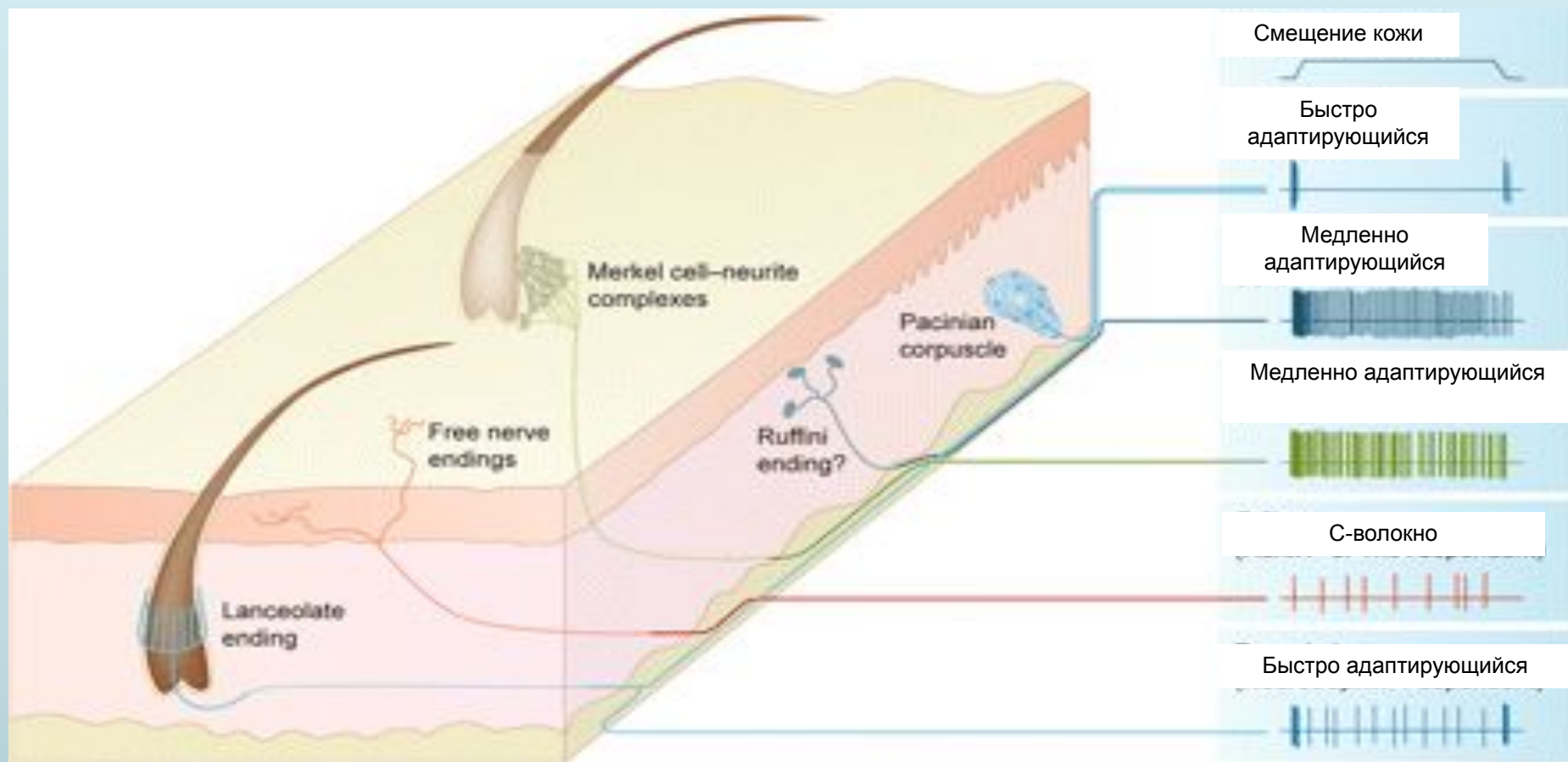
|                                 |                                                                                                                            |
|---------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                 | <b>Механо-чувствительные С-волокна</b>  |
| <b>Расположение</b>             | Эпидермис                                                                                                                  |
| <b>Природа чувствительности</b> | Специальная чувствительность мембраны сенсорного волокна                                                                   |
| <b>Адаптация</b>                | Медленно адаптирующиеся                                                                                                    |
| <b>Размер рецепторного поля</b> | 1-3 мм <sup>2</sup>                                                                                                        |
| <b>Реакция в области частот</b> |                                                                                                                            |
| <b>Спонтанная активность</b>    | Отсутствует                                                                                                                |
| <b>Возникновение ощущения</b>   | Смещения в коже.<br>Перестают отвечать через 20-30 сек, хотя стимул не прекращается.                                       |



**Схема расположения механорецепторов на неволосистых (А) и волосистых (Б) участках кожи.**

## Тактильные рецепторы подкожной ткани

|                                 | т. Пачини<br>                       | т. Руффини<br> | к. Краузе<br> |
|---------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Расположение</b>             | Глубокое подкожное                                                                                                   | Глубокое подкожное                                                                                | Глубокое подкожное                                                                               |
| <b>Природа чувствительности</b> | Инкапсулированные окончания                                                                                          | Инкапсулированные окончания                                                                       | Инкапсулированные окончания                                                                      |
| <b>Адаптация</b>                | Быстро адаптирующиеся                                                                                                | Медленно адаптирующиеся                                                                           | Быстро адаптирующиеся                                                                            |
| <b>Размер рецепторного поля</b> | Несколько см <sup>2</sup>                                                                                            | Несколько см <sup>2</sup>                                                                         | Несколько см <sup>2</sup>                                                                        |
| <b>Диапазон восприятия</b>      | 80-1000гц<br>(высокочастотные стимулы, не реагируют на частоты менее 50 гц)<br><br>Воспринимают смещение на 1 микрон |                                                                                                   | 10-100 гц                                                                                        |
| <b>Спонтанная активность</b>    | Отсутствует                                                                                                          | ?                                                                                                 | ?                                                                                                |
| <b>Ощущения</b>                 | Вибрация.<br>Рассеянная нечеткая локализация.<br>Грубая пространственная дифференцировка.                            | Длительное давление или напряжение кожи.<br>Грубая пространственная дифференцировка.              | При надавливании.<br>Не дают разрядов при постоянном смещении в коже.<br>Грубая дифференцировка. |



**Медленно адаптирующиеся  
механорецепторы**

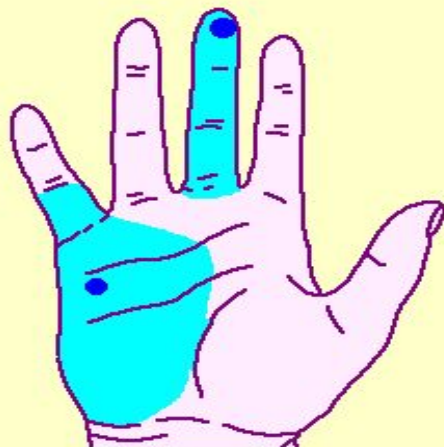


**Тельца Мейснера**

**Быстро адаптирующиеся  
механорецепторы**



**Рецепторы Меркеля**

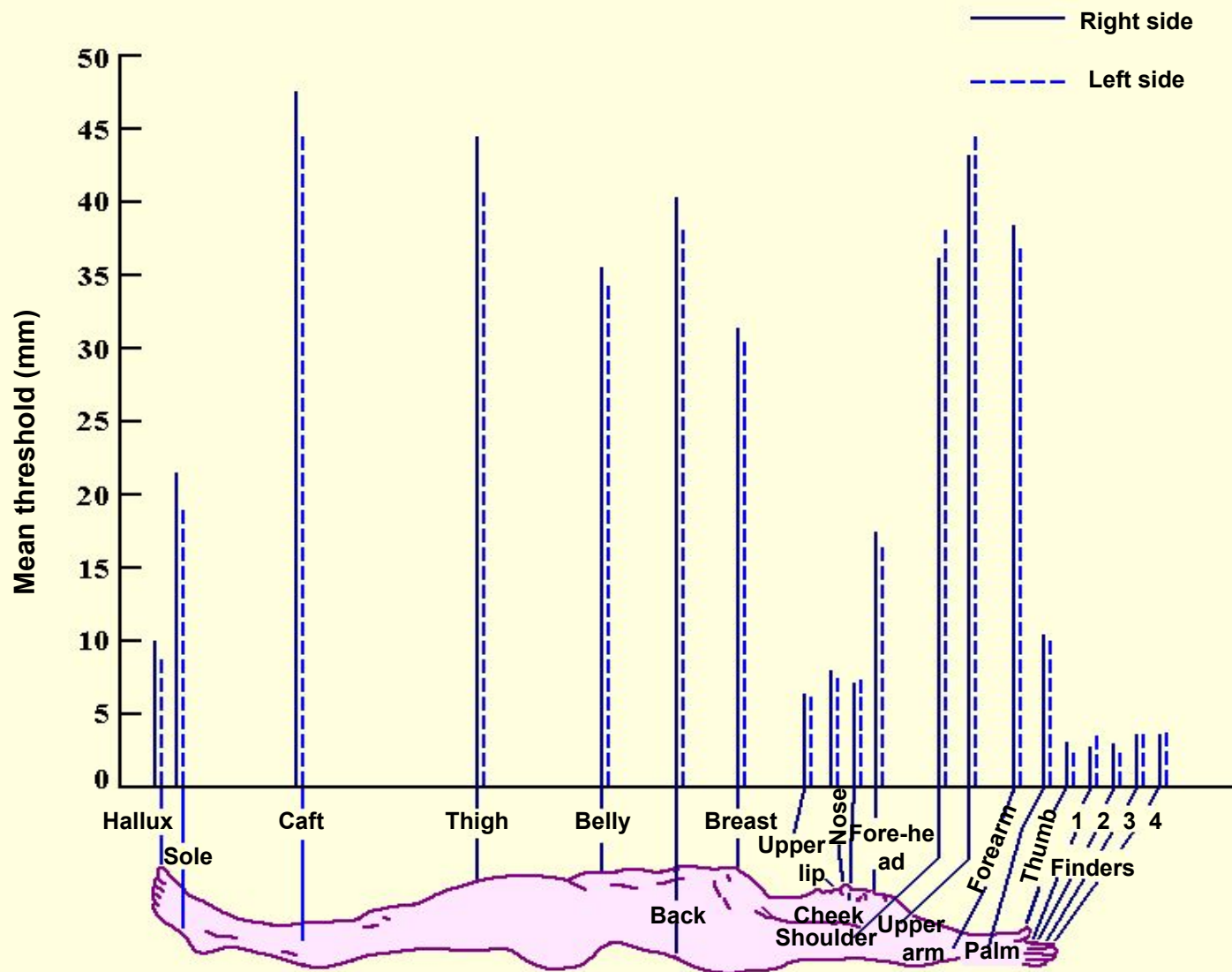


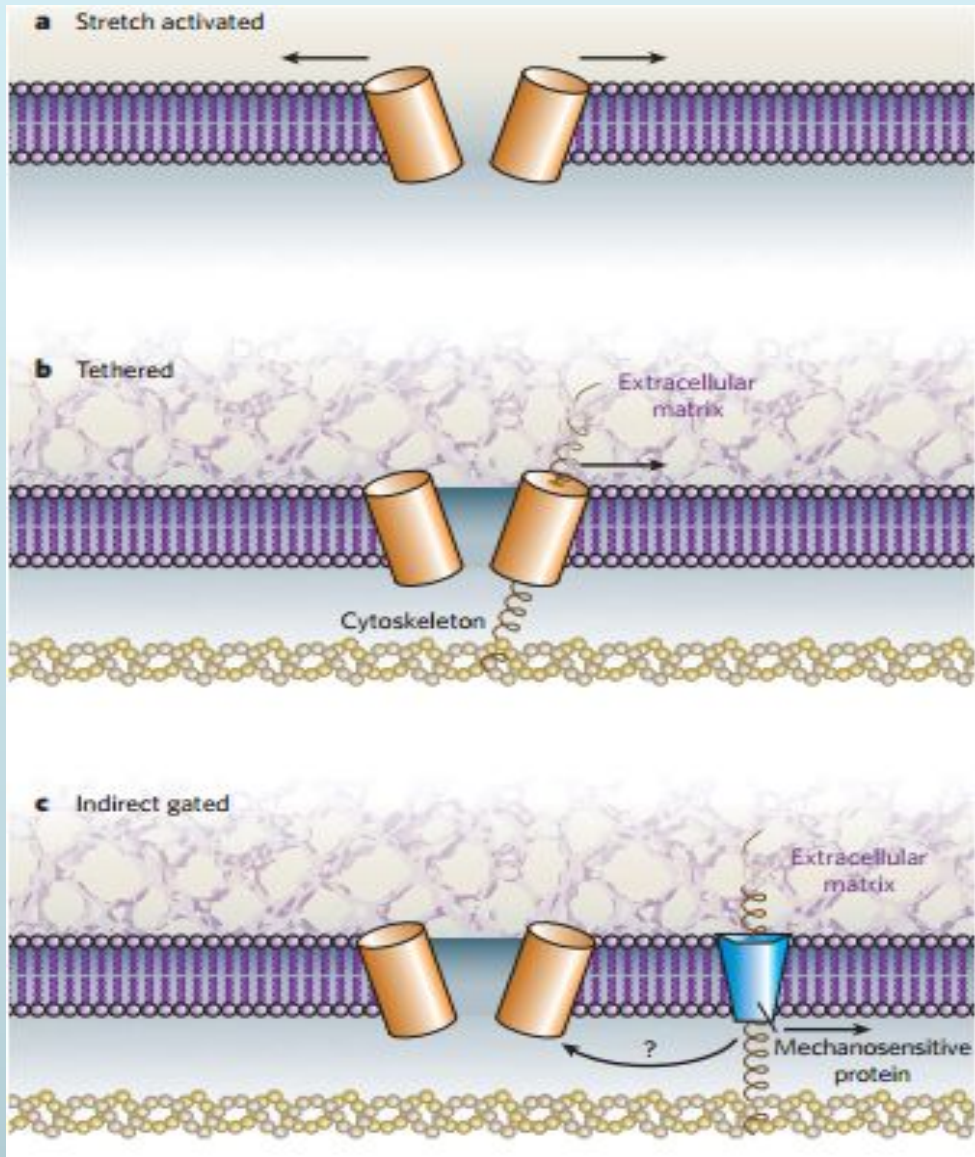
**Тельца Пачини**



**Тельца Руффини**

## Пороговое различие двух точек для разных участков тела





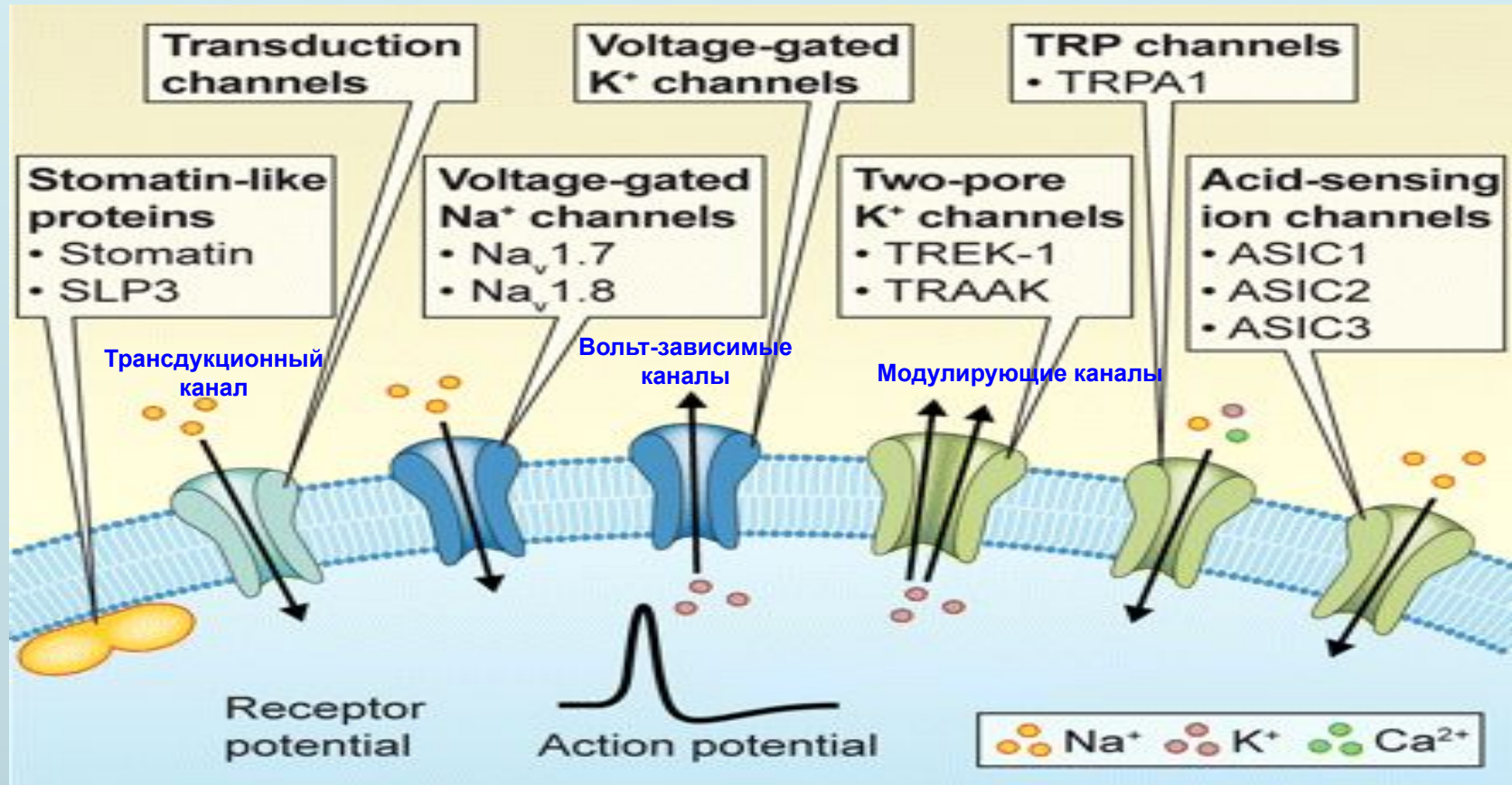
a, Stretch-activated ion channels open when forces (horizontal arrows) in the lipid bilayer change, for example, owing to alterations in bilayer tension.

b, In sensory cells, mechanically gated channels are proposed to require links to extracellular or cytoskeletal proteins. Displacements that change the tension on these links open the channel. These links could directly transmit force to the channel protein (as depicted) or could control the membrane forces around stretch-sensitive channels.

c. Another possibility is that a mechano-sensitive protein regulates ion-channel opening through a signaling intermediate.

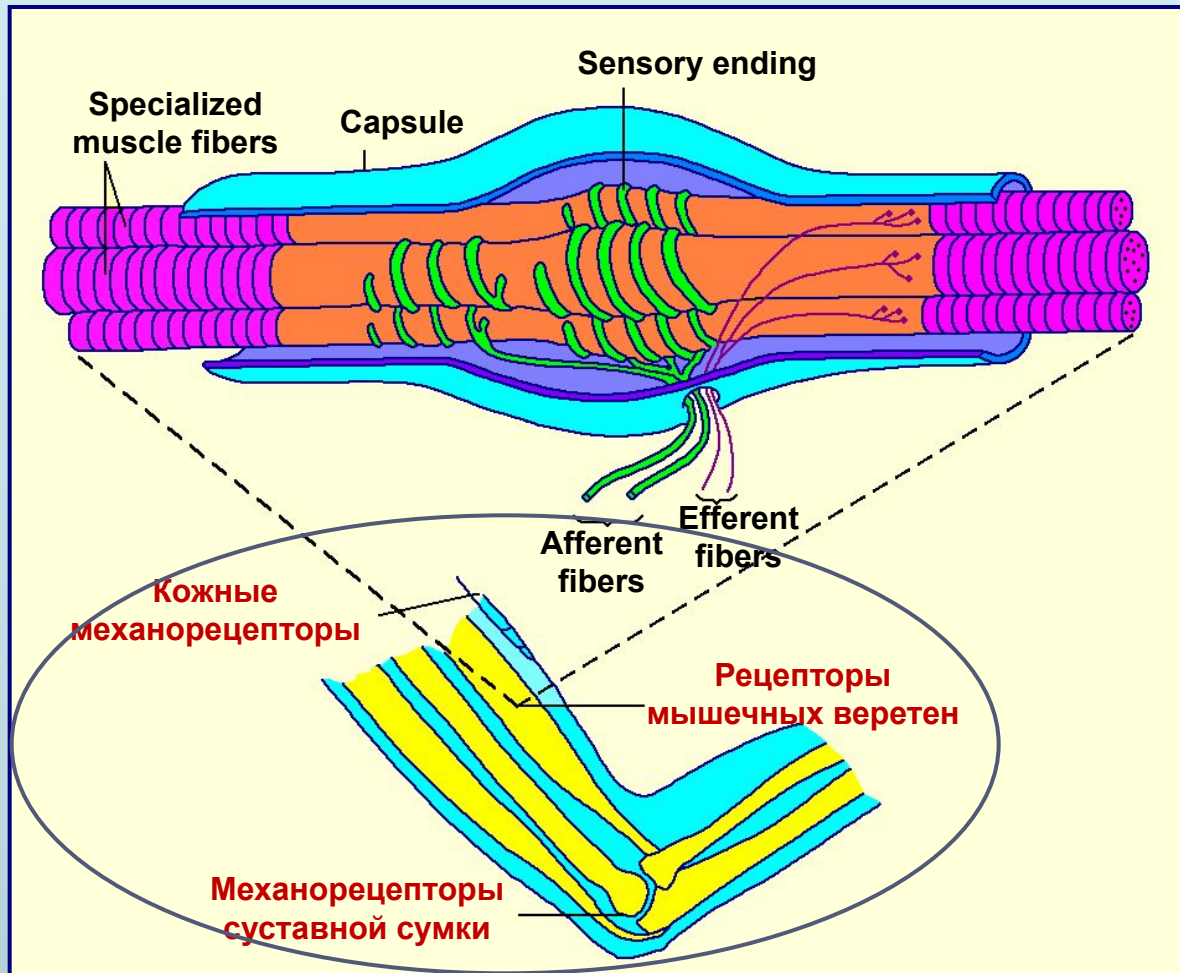
## Gating models of mechano-transduction channels.

Трансдукционные каналы, которые используются для тактильных ощущений и слуха чрезвычайно трудны для идентификации.



Transduction channels (cyan) convert force into receptor currents, which then trigger action potentials by opening voltage-activated sodium and potassium channels (blue). Ion channels that modify the signal or set membrane excitability (green). Touch deficits result from mutations in voltage-activated sodium channels. Channels which modulate touch sensitivity: two-pore potassium channels, ASIC subunits, and TRP channels, such as TRPA1. Stomatin-domain proteins (yellow) alter touch sensitivity in some mammalian sensory neurons.

# Проприоцепция – ощущение положения и движения конечностей

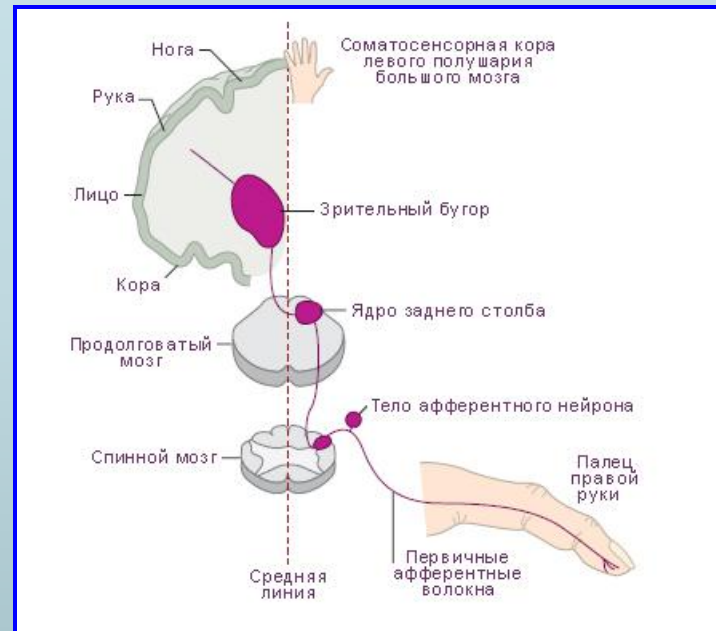
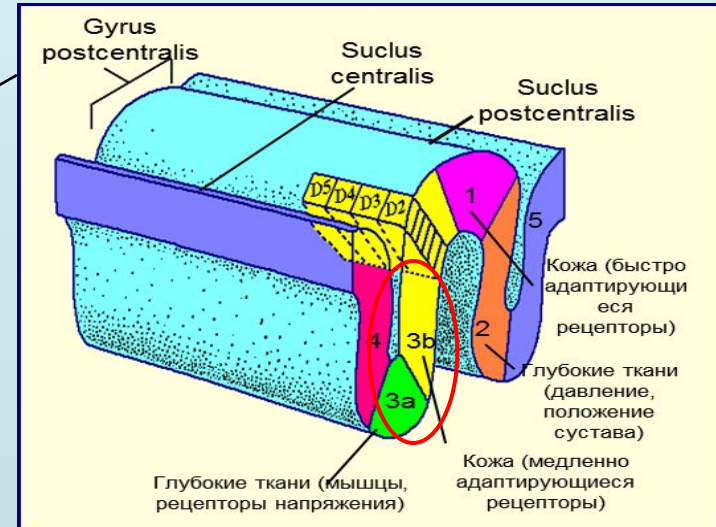
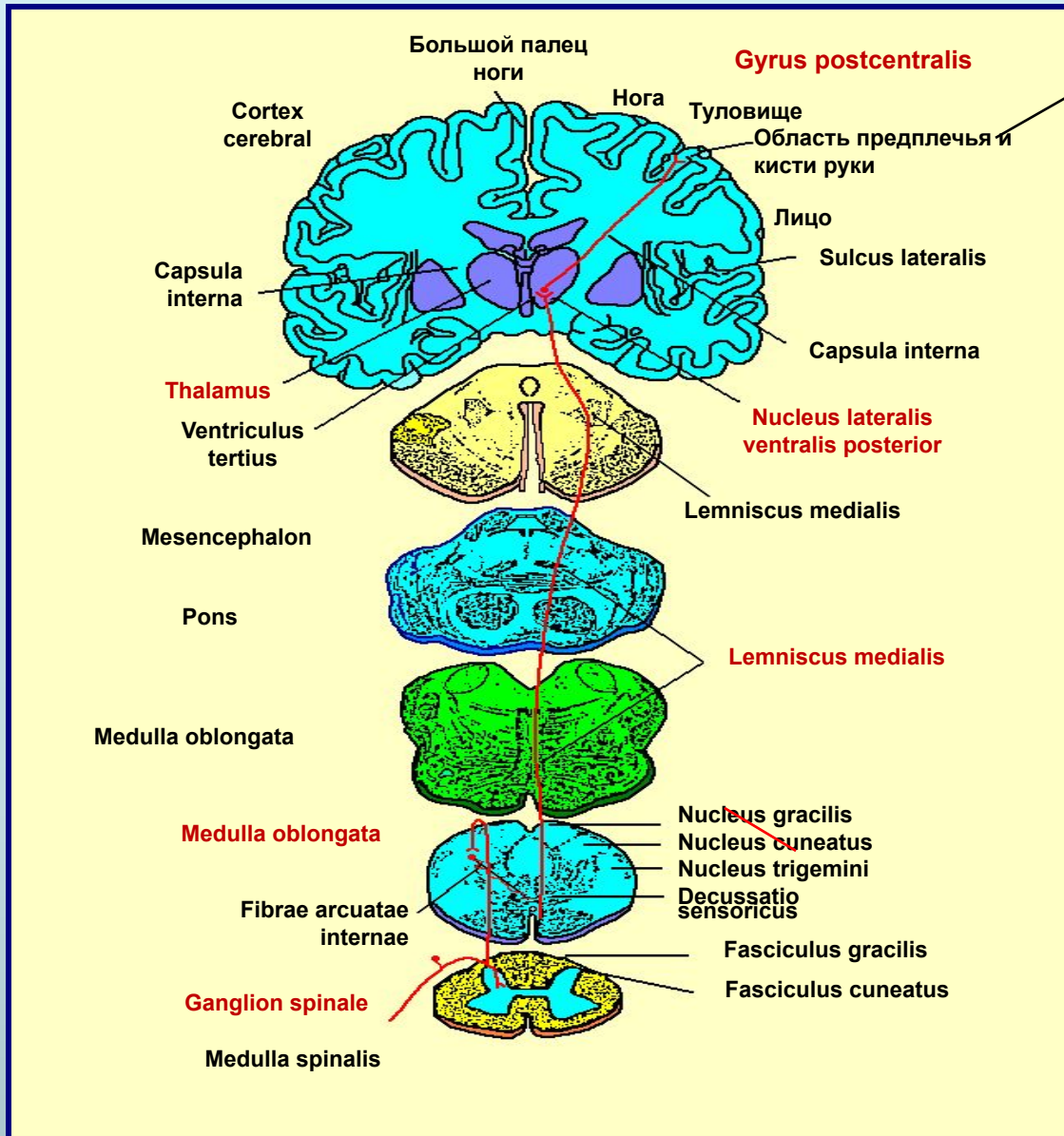


Проприоцепция необходима для:

- поддержания баланса тела,
- контроля движения,
- оценки формы объекта при ощупывании

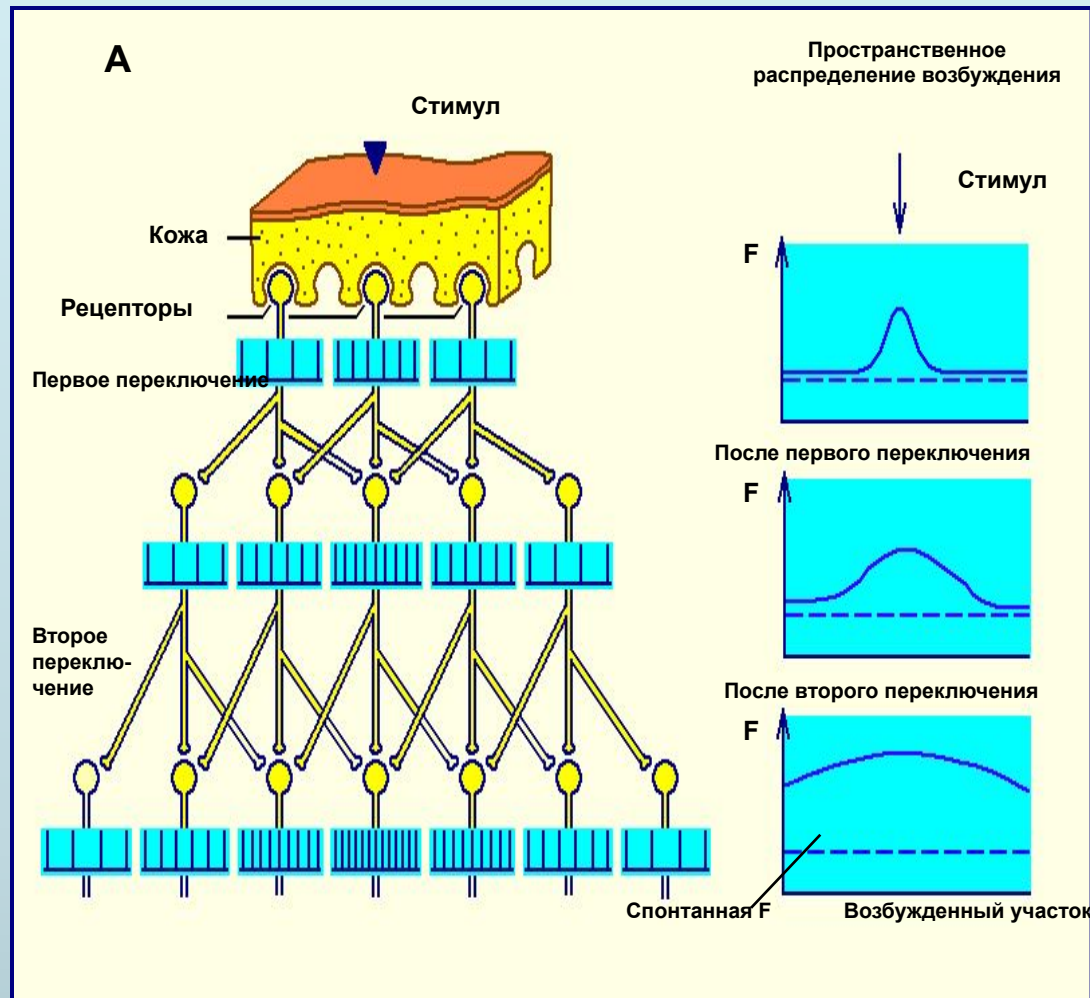
Мышечные веретена – медленно адаптирующиеся рецепторы.  
Чувствительны к изменению длины мышцы

# Проведение тактильной и проприоцептивной информации



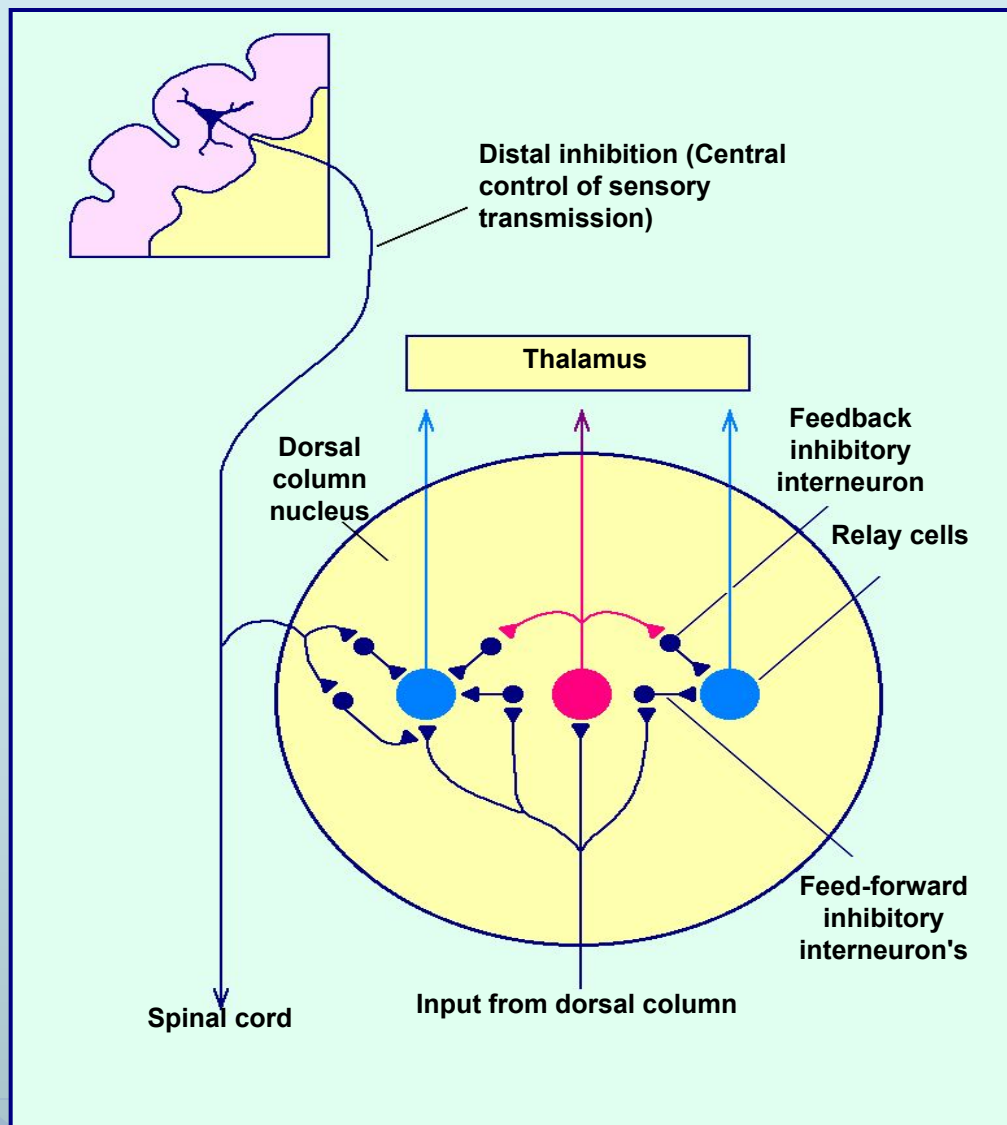
## Медиа́льно-лемнисковая система

## Конвергенция афферентных сигналов



А. Схема возбудительных синаптических связей между тремя рецепторами и вставочными нейронами на следующих двух уровнях. Врезка над каждым аксоном показывает относительную частоту его импульсации; справа: распределение частоты импульсации  $F$  в «возбужденном участке» вокруг места стимуляции на трех уровнях.

# Латеральное торможение



## Три типа латерального торможения

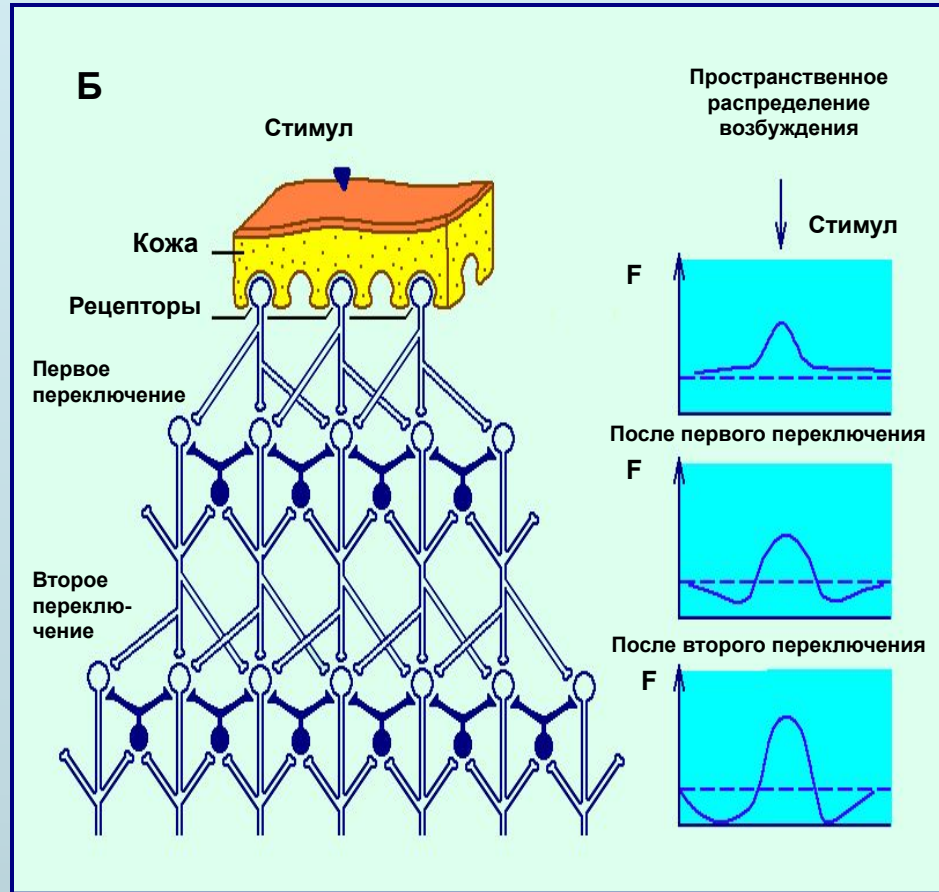
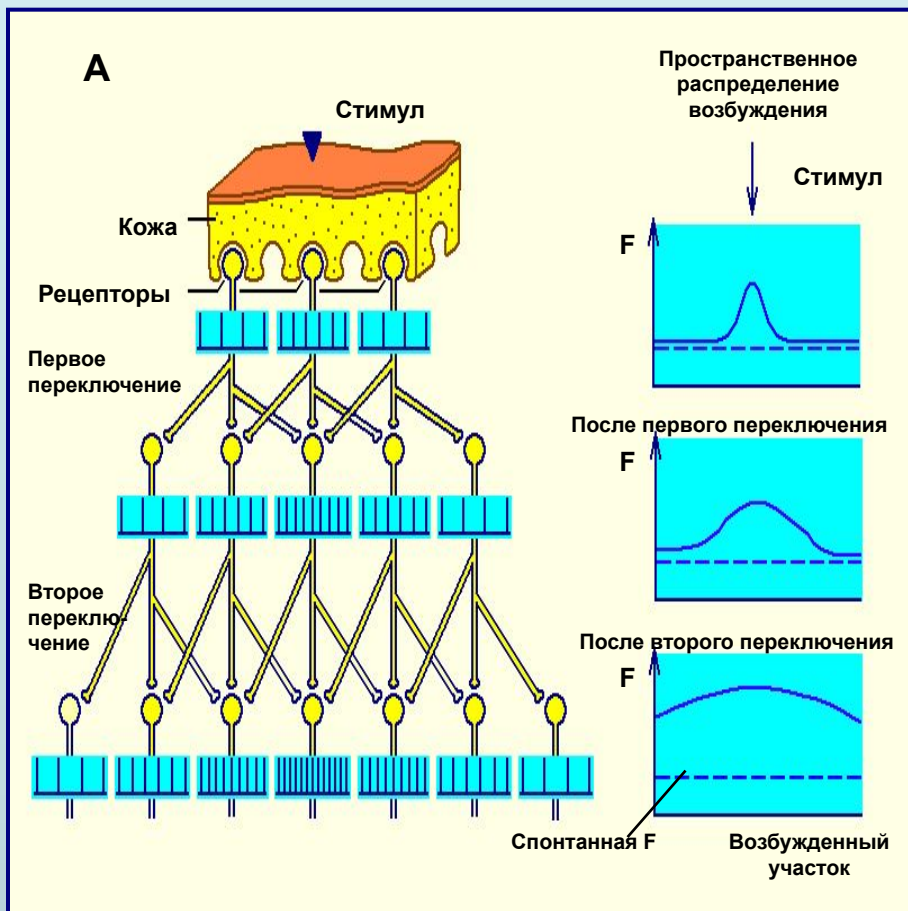
### Локальные:

- 1) Прямое (реципрокное)
- 2) Возвратное

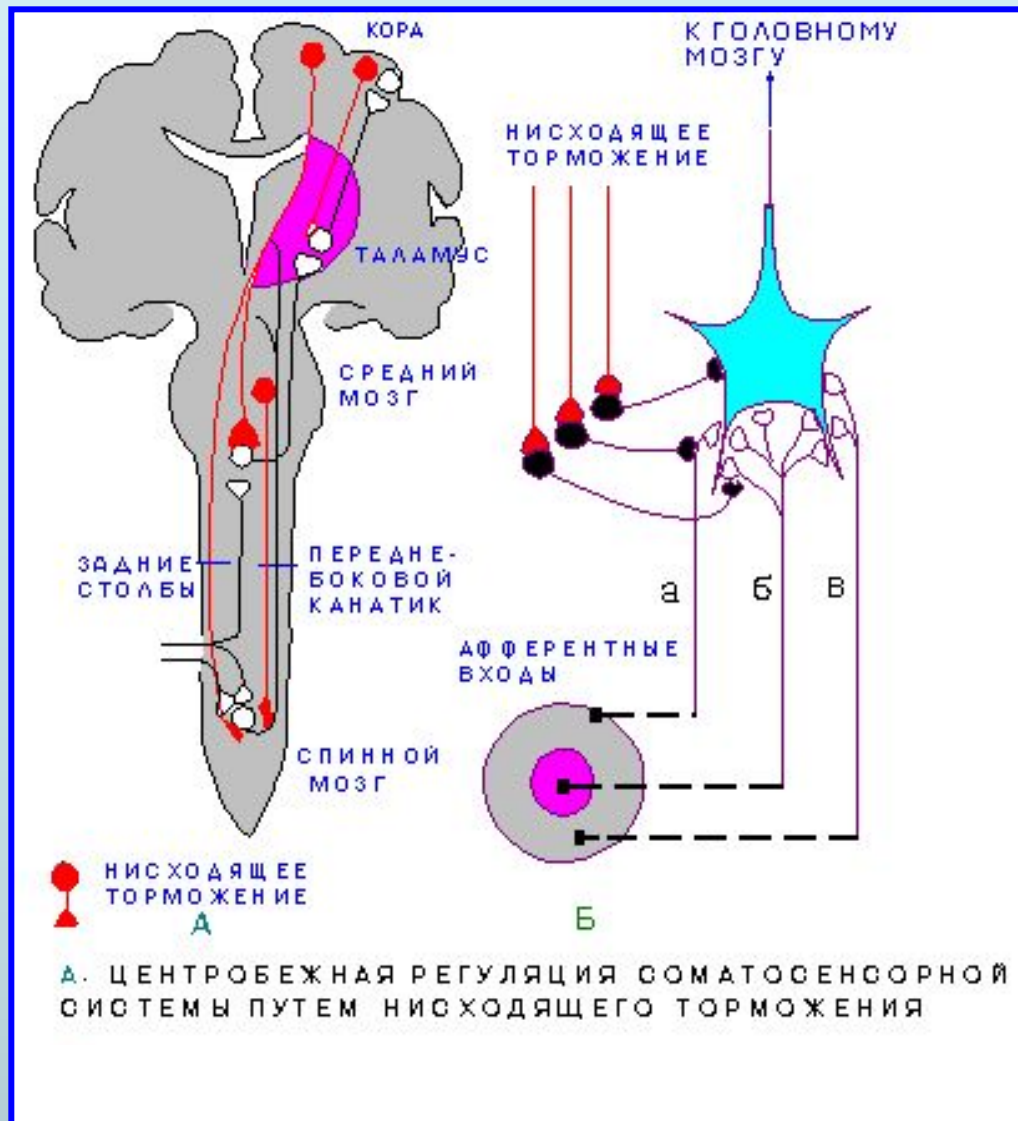
### Удаленное:

- 3) Дистальное

## Эффект латерального торможения



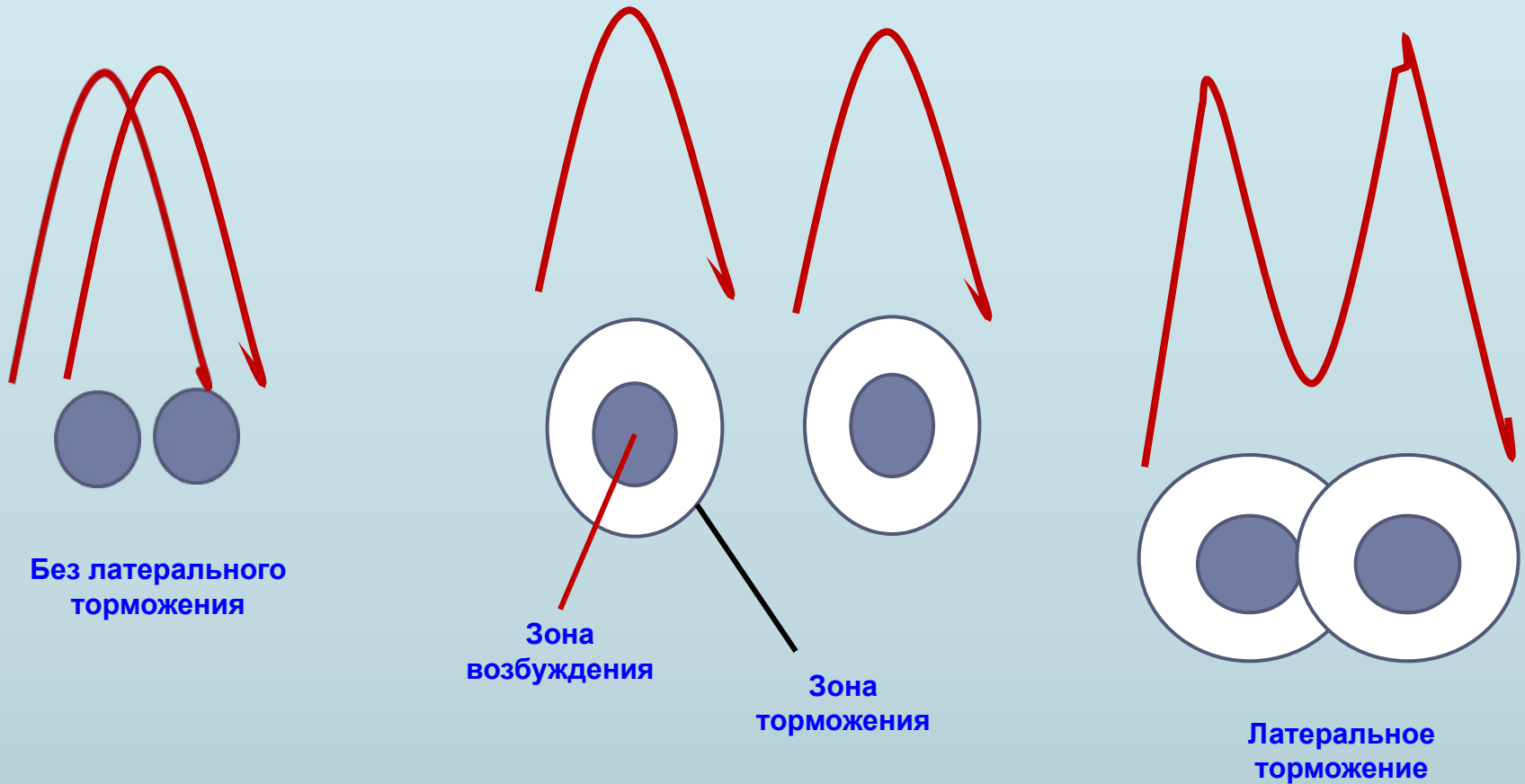
Тормозные вставочные нейроны (синие) на высших уровнях низводят частоту импульсации ниже уровня покоя по обе стороны от возбужденного участка за счет латерального торможения.



**Удаленное:**  
**3) Дистальное торможение**

**Контроль сенсорного потока от периферических рецепторов со стороны мозговых структур**

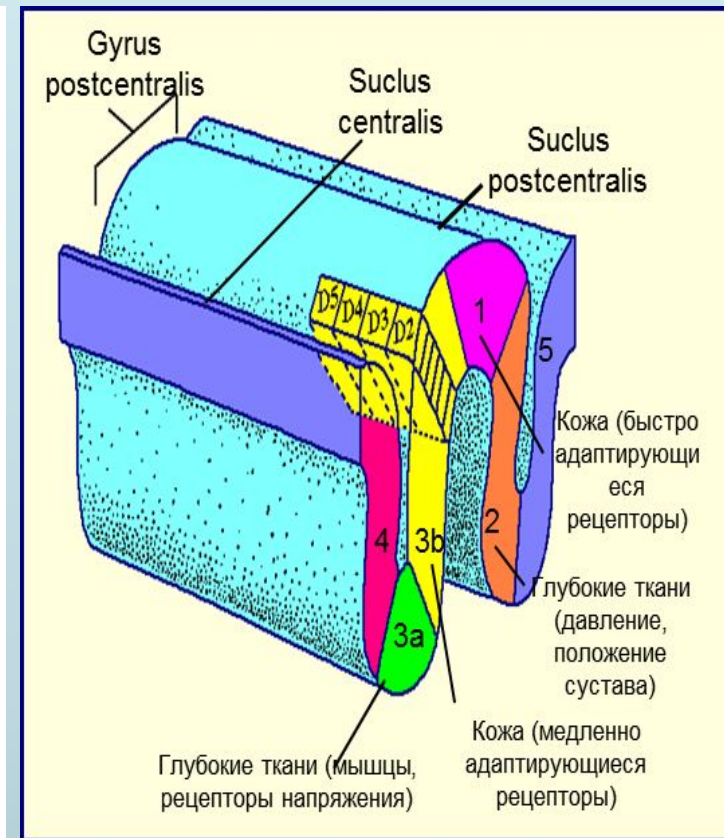
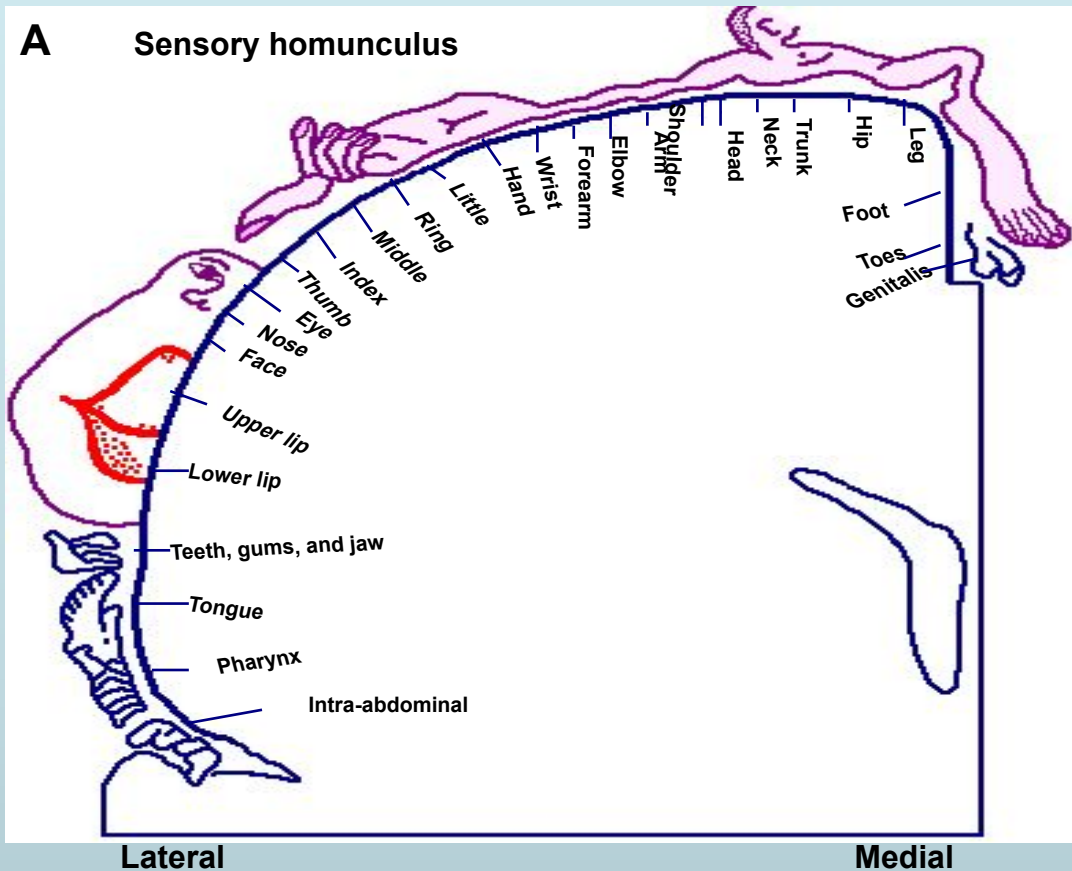
## Влияние латерального торможения



Торможение отсутствует на уровне рецептора, но присутствует на всех уровнях переключения

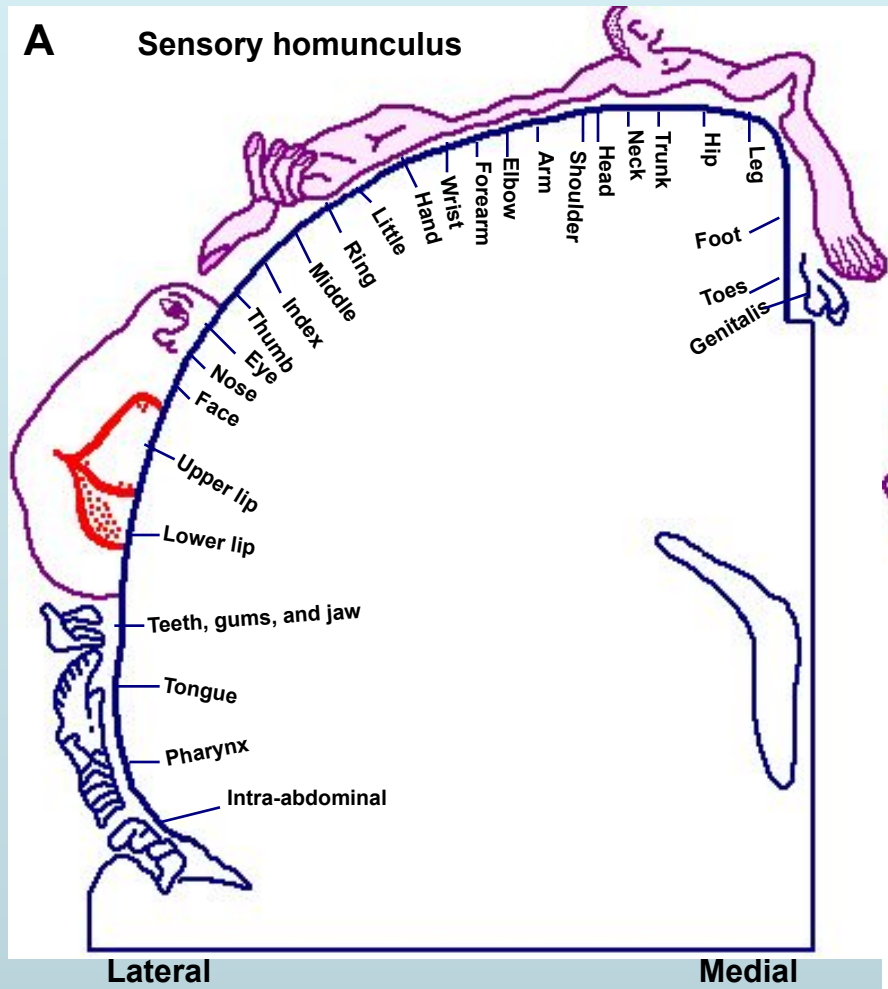
| Область повреждения                                                                                                  | Нарушения                                                                                                                            |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Синдром <a href="#">tabes dorsallis</a> – разрушение нейронов большого диаметра в заднекорешковых ганглиях (сифилис) | Дефицит тактильных ощущений и чувства положения тела. Температурные и болевые ощущения затрагиваются мало.                           |
| Повреждение задних стволов                                                                                           | Нарушения: разрешающей способности тактильных ощущений, определения направления движения. Дискриминации двух точек.                  |
| Полное удаление первичной сомато-сенсорной коры                                                                      | Дефицит ощущения положения тела и способности оценить размеры, качество и форму предмета. Температурная чувствительность изменяется. |
| Область Бродмана 1                                                                                                   | Нарушение восприятия качества объекта                                                                                                |
| Область Бродмана 2                                                                                                   | Нарушение восприятия размера и формы                                                                                                 |
| Удаление вторичной сомато-сенсорной коры                                                                             | Ухудшение восприятия качества и формы объекта. Ухудшение выработки условных рефлексов, новым тактильным ощущениям.                   |
| Повреждение задней париетальной коры                                                                                 | Ухудшение восприятия сложных тактильных ощущений                                                                                     |

Карта тактильных проекций поверхности тела в области Бродмана 1,  
составленная по вызванным потенциалам

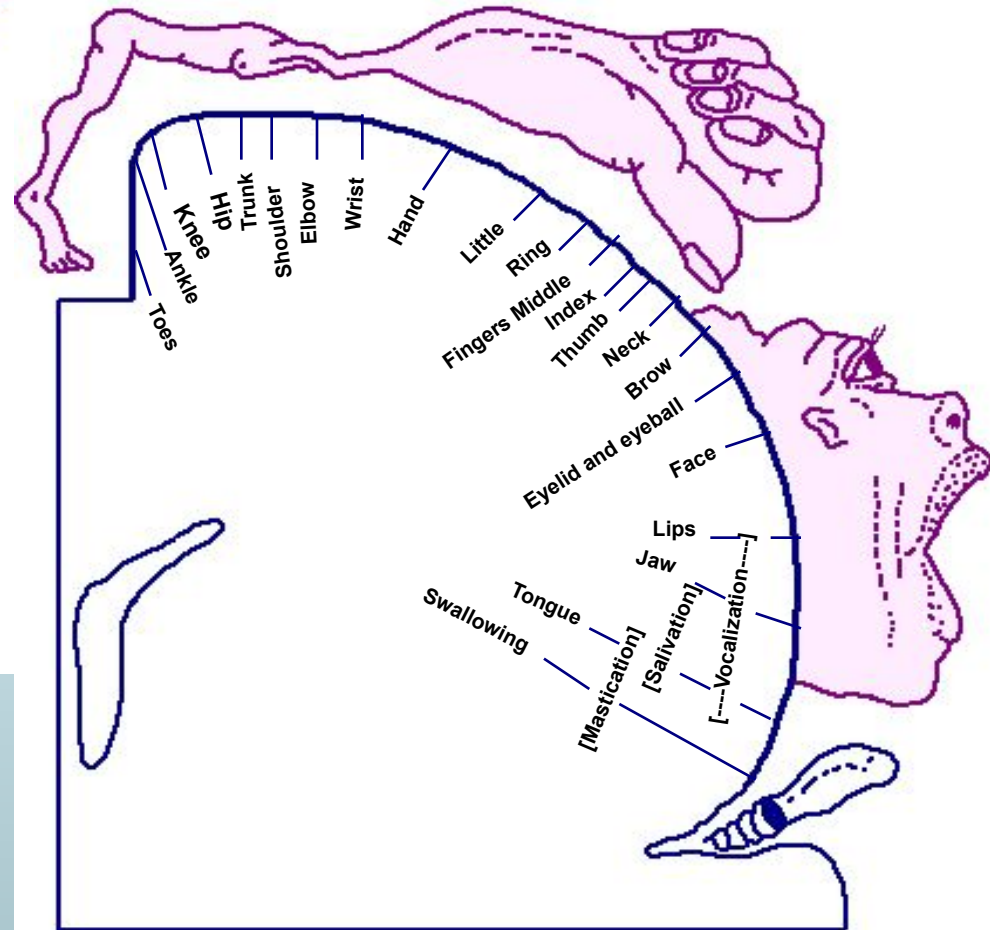


Корреляция между областями тела и проекционными областями коры

## A Sensory homunculus



## B Motor homunculus

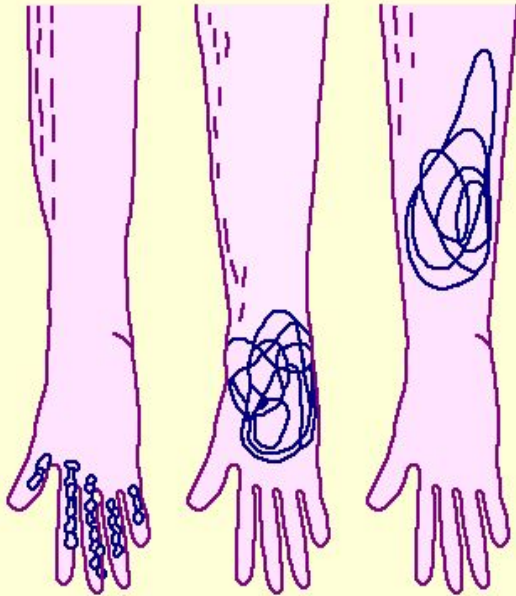


## Рецептивные поля нейронов коры головного мозга

1. Центральные нейроны имеют рецептивные поля.
1. Каждая точка кожи представлена в коре популяцией клеток. Стимуляция разных точек приводит к активации разных популяций нейронов коры. Различение стимуляции разных точек.
1. Рецептивные поля нейронов неодинаковы для разных областей кожи, отражая плотность тактильных рецепторов и точность тактильного ощущения.
1. Размер рецептивного поля на периферии и представительство в коре обратно пропорциональны. Чем выше плотность рецепторов и меньше их рецептивное поле на периферии, тем больше количество представляющих нейронов в коре.
1. Размер рецепторного поля центрального нейрона не фиксирован и может изменяться с приобретением опыта и при повреждениях.
1. Наличие тормозных и возбуждающих зон. Активность наибольшая, когда стимул прикладывается к центру рецепторного поля. Торможение сосредоточено по периферии и способствует контрастности.
1. Латеральное торможение улучшает дифференцировку раздражений.

**Рецептивные поля центральных нейронов неодинаковы  
для разных областей кожи.**

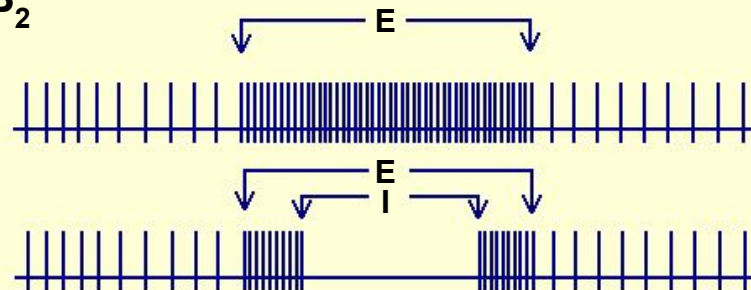
**A**



**B<sub>1</sub>**

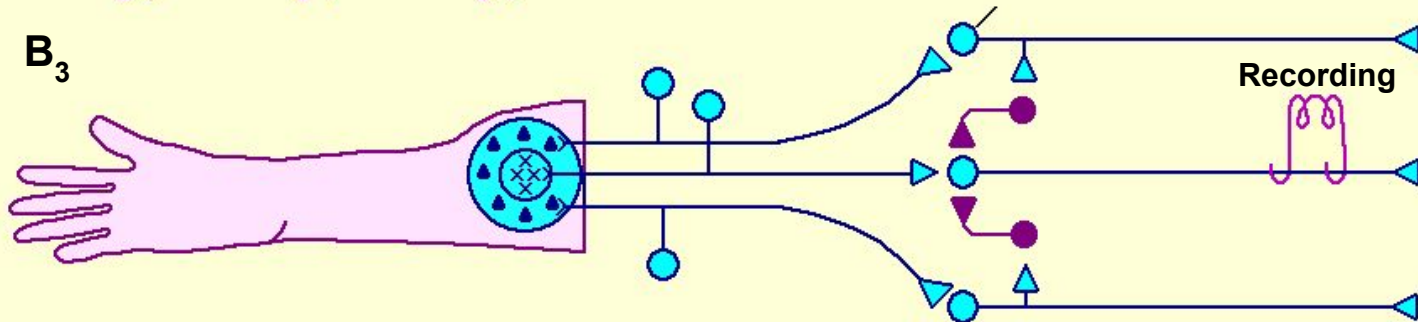


**B<sub>2</sub>**

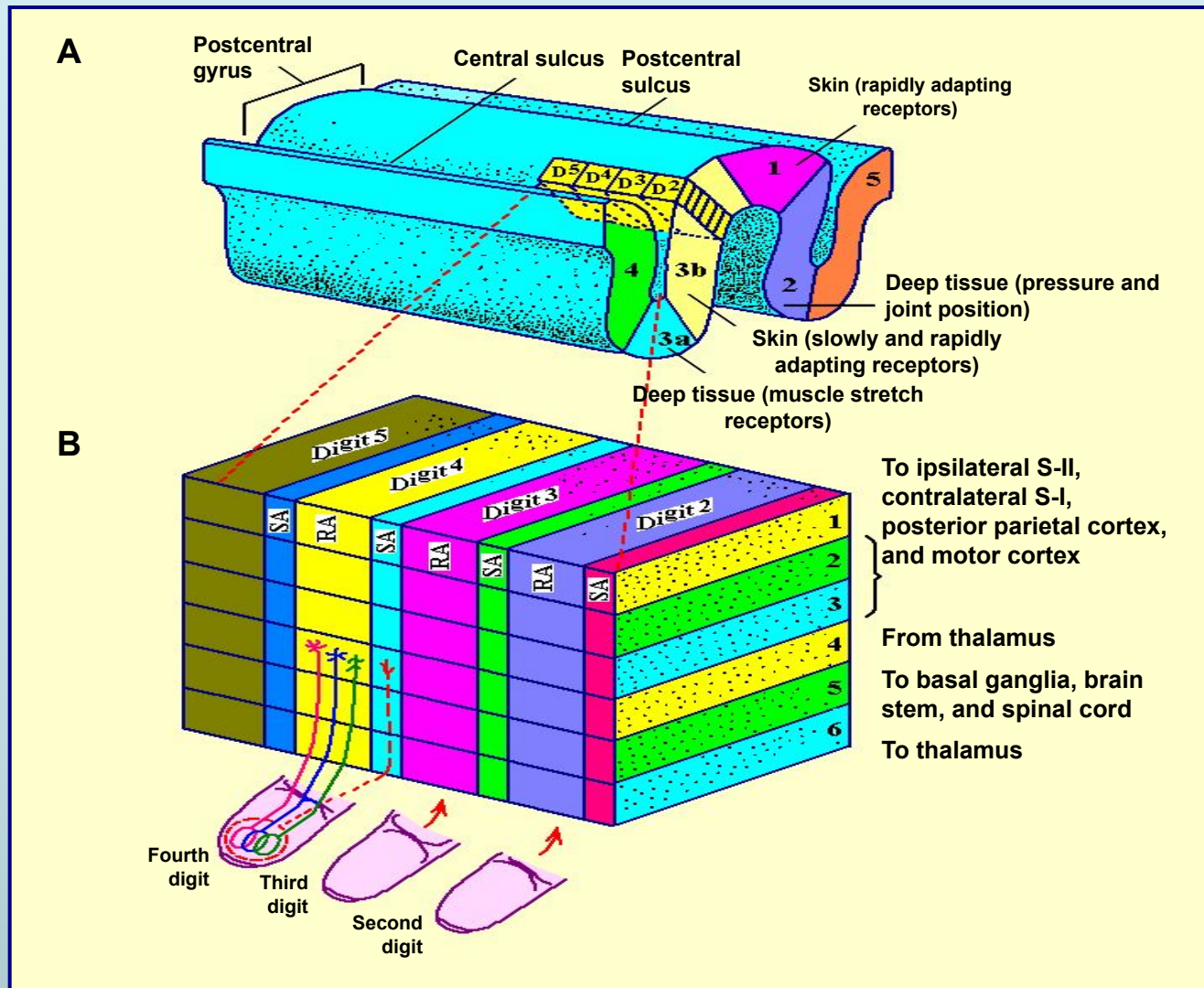


Dorsal column nuclei

**B<sub>3</sub>**

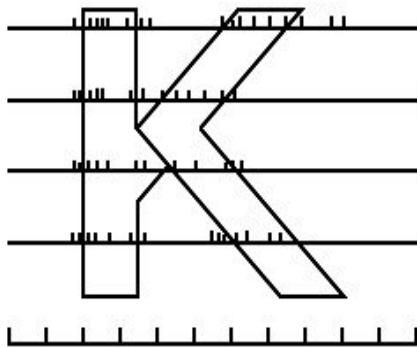


## Входы в соматосенсорную кору организованы в колонки по модальностям и субмодальностям



Большинство клеток соматосенсорной системы реагируют только на одну модальность

A<sub>2</sub>



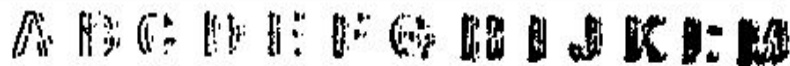
A<sub>3</sub>



B<sub>1</sub> Afferent fibers

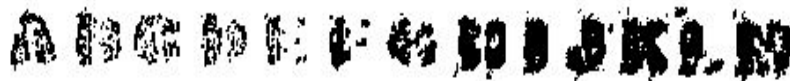
Slowly adapting fiber

Mejsner



Rapidly adapting fiber

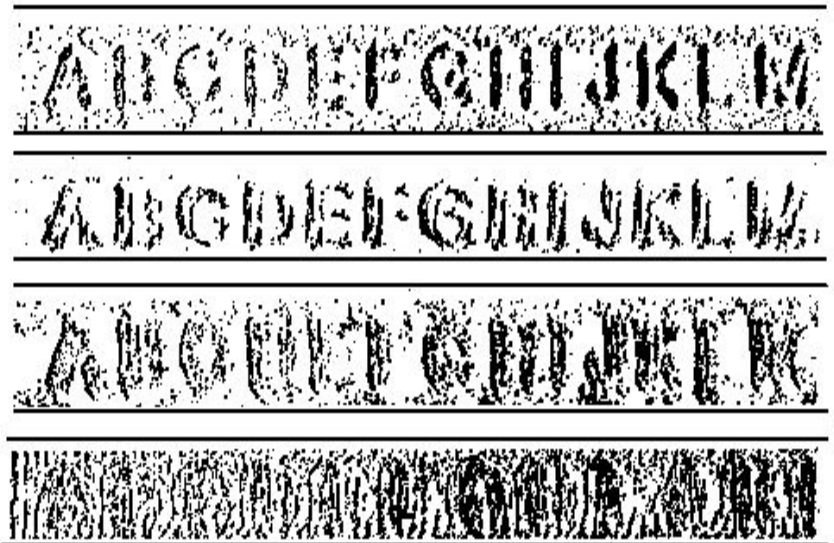
Merkel



Pacinian fiber



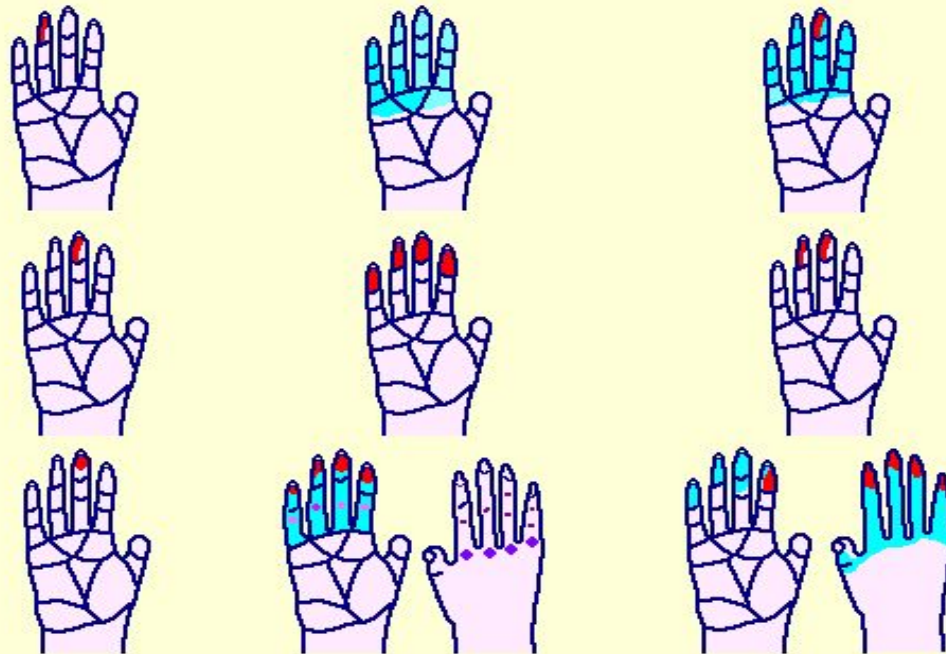
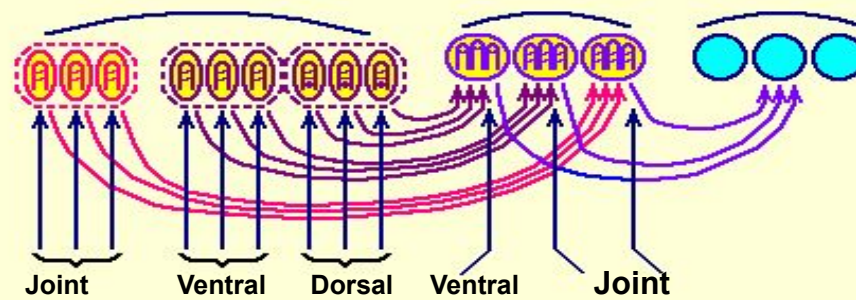
B<sub>2</sub> Brodmann's area 3b: slowly adapting neurons



*Brodmann's area 1*

## Интеграция сенсорной информации в нейронах коры головного мозга происходит за счет конвергенции и торможения при проведении сигнала от множества элементарных входов

|                                                                                                      |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <p><b>Усложняется реактивность нейронов</b></p>                                                      | <p>В зонах Бродманна 3а и 3б нейроны реагируют на точечный стимул.<br/>В зонах Бродманна 1 и 2 нейроны уже не реагируют на точечный стимул, но только на движение предмета или ощупывании:<br/>а) на движение во всех направлениях, кроме одного;<br/>б) на движение в одном направлении;<br/>в) разная активность в зависимости от ориентации.</p> |
| <p><b>Увеличение размера рецепторных полей нейронов</b></p>                                          | <p>Нейроны областей 3а и 3б получают первичные входы и имеют небольшие рецепторные поля (одна или две фаланги пальцев). Нейроны областей Бродманна 1 и 2 отражают <b>конвергенцию</b> входов, которые раздельно представлены в 3а и 3б и имеют большие рецепторные поля (включая несколько пальцев).</p>                                            |
| <p><b>Усложнение реактивности за счет изменения профиля активности популяции клеток</b></p>          | <p>Клетки реагируют сильнее, если раздражаются соседние области, когда рука держит и манипулирует с объектом. Зона Бродманна 1 ответственна за восприятие качества поверхности, зона Бродманна 2 – за размер и форму объекта.</p>                                                                                                                   |
| <p><b>Повышение сложности реакций нейронов важно для регуляции тонких движений</b></p>               | <p>Нейроны зоны Бродманна 2 имеют входы в первичную моторную кору. Их фармакологическое разрушение нарушает координацию пальцев при захвате мелких предметов.</p>                                                                                                                                                                                   |
| <p><b>В задней париетальной коре клетки получают входы от рецепторов нескольких модальностей</b></p> | <p>Нейроны первичной и вторичной соматосенсорной коры посылают проекции в париетальную кору, где происходит интеграция со зрительной, слуховой и другой информацией.</p>                                                                                                                                                                            |

**A****Area 3b****Area 1****Area 2****B****3a****3b****1****2**

## Фармакологическое угнетение нейронов коры в области Бродманна 2

**IPSI**



**CONTRA**



## Мимика обезьян

Тонкая регуляция  
мимических мышц



1. Внимание



2. Возбуждение



3. Смех



4. Язвительная ухмылка



5. Улыбка



6. Рёв



7. Страх



8. Исцуг



9. Раздражение



10. Припадок бешенства



11. Отвращение



12. Удобрение



## ***Иллюзия Аристотеля***

**Если скрестить два пальца и катать между ними горошину или какой-нибудь мелкий предмет, то человеку он будет казаться двойным.**





**Мазохизм** — склонность получать удовольствие, от насилия или мучения. Может быть чертой характера или девиацией в поведении.

Термин был введён психиатром и неврологом Рихардом фон Крафт-Эбингом в монографии 1886 года «Psychopathia sexualis» и назван по имени писателя

**Леопольда Захер-Мазоха**, в романах которого описаны подобные склонности.

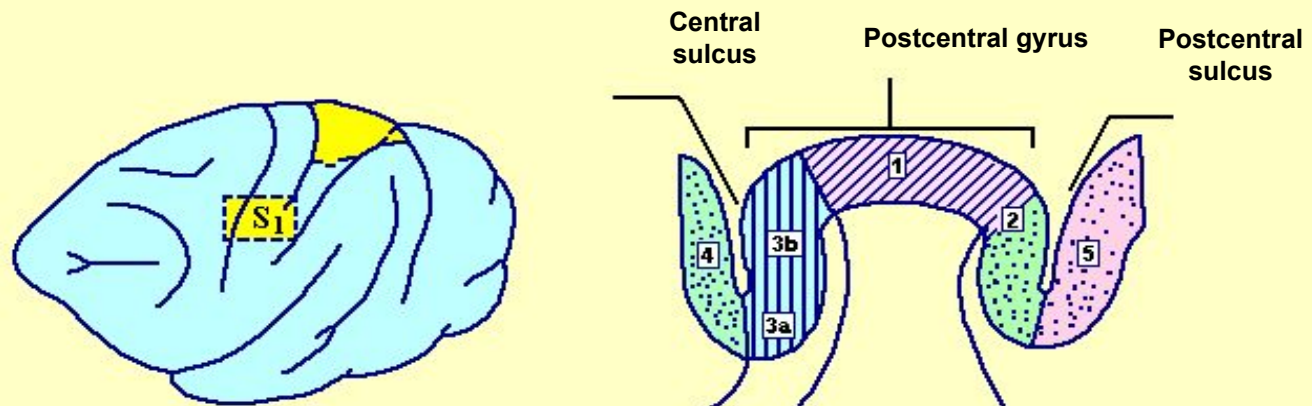
**Мазохизм** - это склонность к поиску физических или психических страданий для достижения удовольствия.



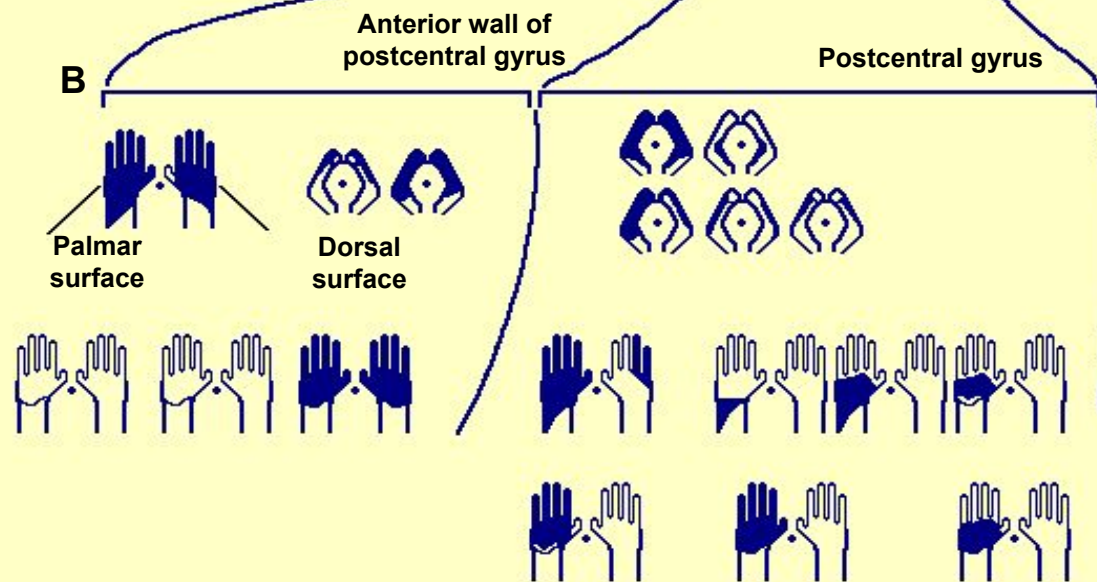
**Леопольд Захер-Мазох**

**1836-1895**

A



B



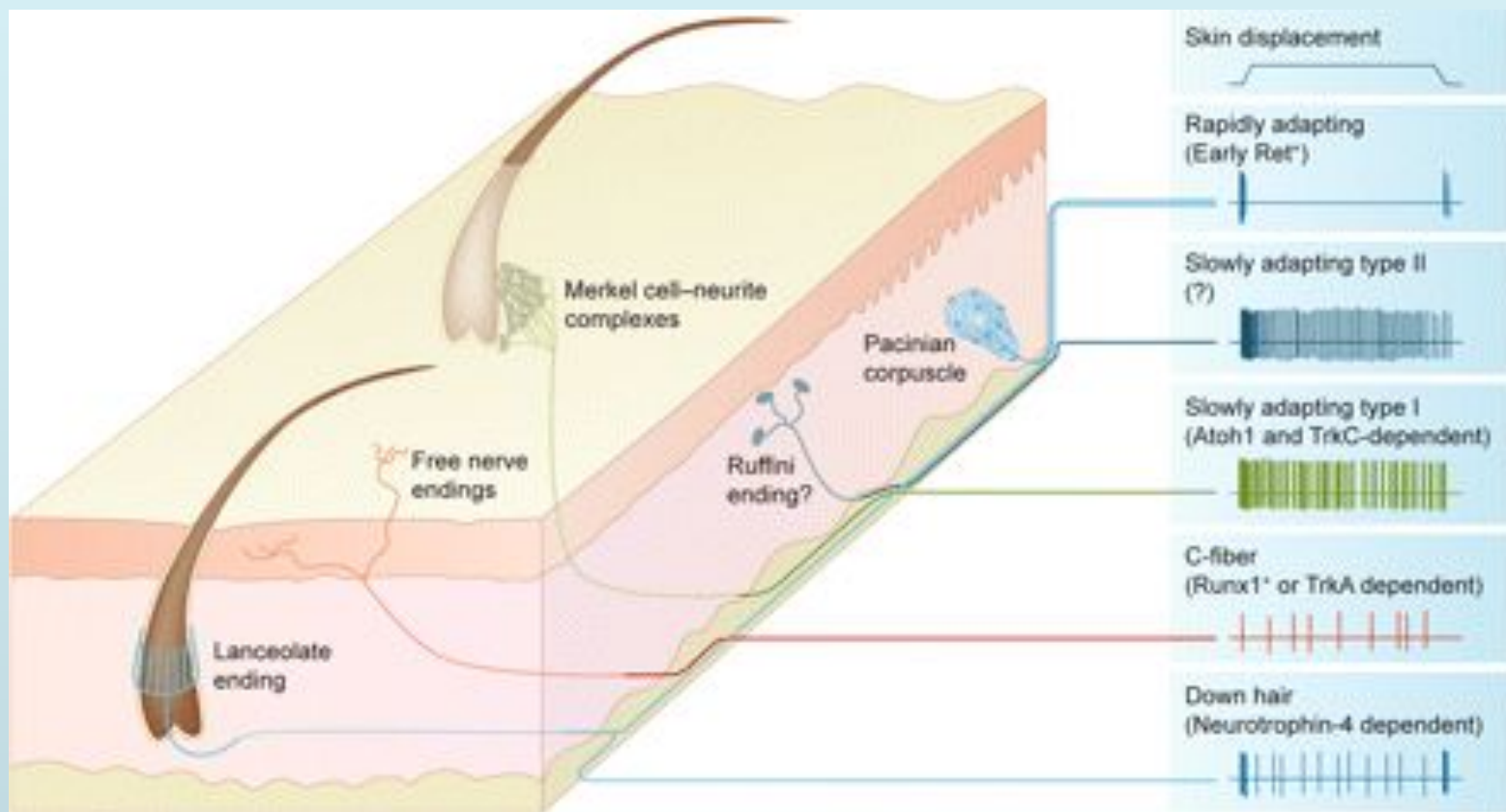


Figure 1. Touch receptors in mammalian skin. Touch-sensitive afferents that innervate mammalian skin display morphological, functional, and developmental diversity. As shown, lanceolate endings, Merkel cell–neurite complexes, Ruffini endings, and free nerve endings innervate hairy skin. These receptors have unique neuronal outputs, making classification feasible by electrophysiological recording from intact tissue. Lanceolate endings serve as rapidly adapting or down hair afferents. The latter are exceptionally sensitive light-touch receptors that depend on Neurotrophin-4 for proper development (Stucky et al., 1998). Merkel cell–neurite complexes mediate slowly adapting type I (SAI) responses, which are characterized by an irregular firing pattern during sustained pressure (Wellnitz et al., 2010). Although their presence in different species is debated, Ruffini endings have been proposed to mediate stretch-sensitive slowly adapting type II (SAII) responses (Chambers et al., 1972). Developmental pathways have not yet been defined for these receptors. Free nerve endings, which abundantly innervate the epidermis, include nociceptors and low-threshold C-fibers (Seal et al., 2009). Pacinian corpuscles are lamellar vibration receptors that produce rapidly adapting responses. In glabrous skin of the palms and fingertips, Pacinian corpuscles, rapidly adapting Meissner’s corpuscles (not depicted), Merkel cell–neurite complexes, and free nerve endings make up the majority of touch receptors.

Ионные каналы являются ключевыми компонентами трансдукционных каскадов, которые превращают энергию стимулов в изменения мембранного потенциала. В большинстве случаев возникающий в результате рецепторный потенциал запускает потенциалы действия, которые передают сенсорную информацию с высокой точностью (Fig. 3). Хотя трансдукционные каналы известны для большинства сенсорных видов ощущений (modalities), те, что используются для прикосновения и слуха чрезвычайно трудны для идентификации. У беспозвоночных ведущие кандидаты приходятся на семейства degenerin/epithelial Na<sup>+</sup> channel (Deg/ENaC) и transient receptor potential

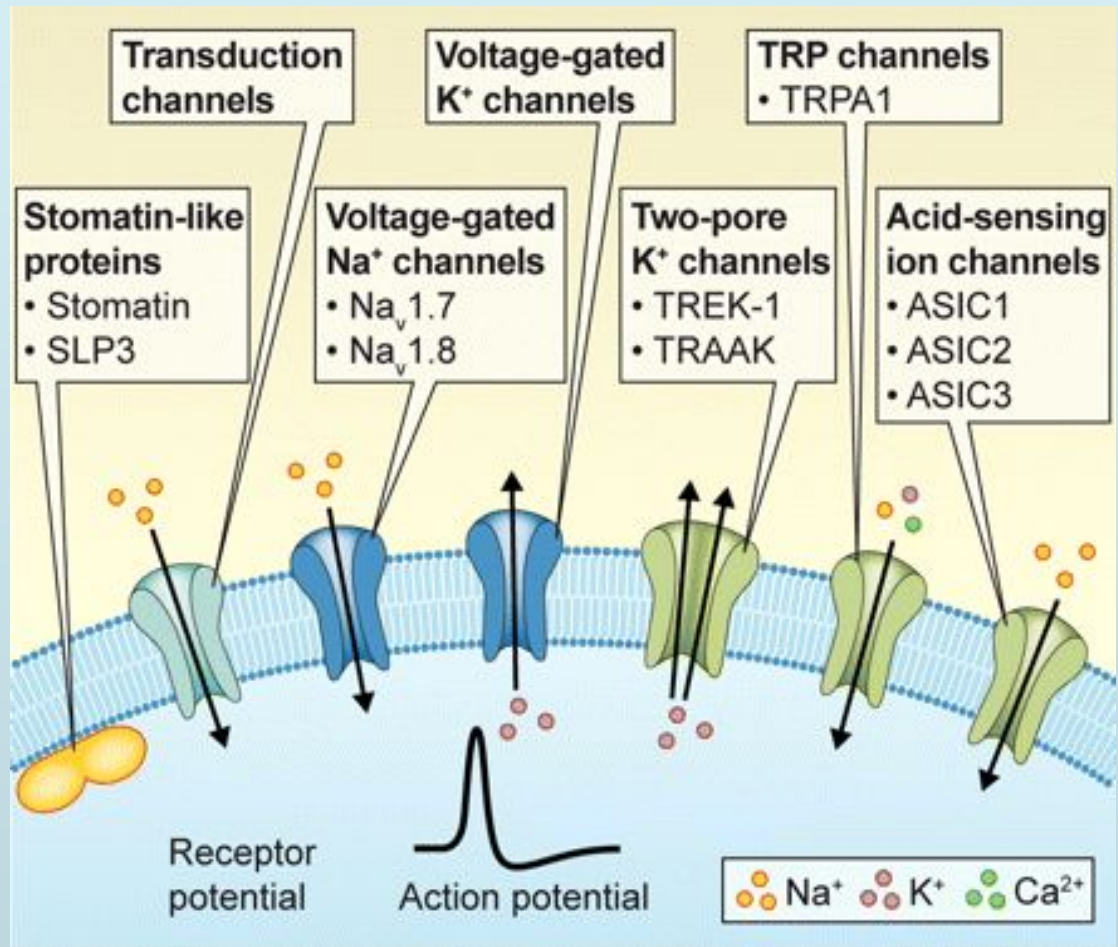
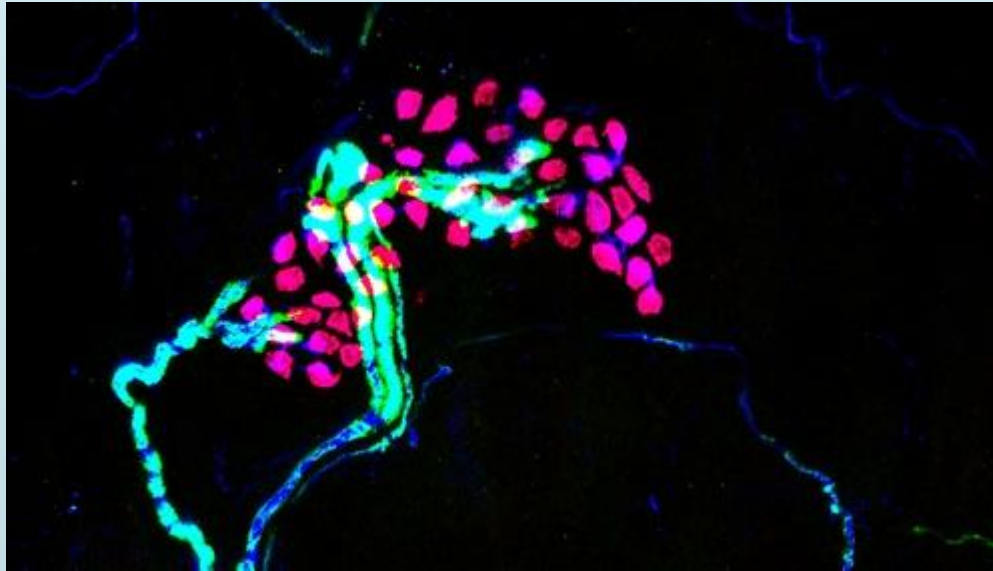


Figure 3. Molecules that govern touch sensitivity in mammalian somatosensory neurons. Classes of ion channels that transduce or modulate touch sensitivity are listed in bold. Listed below are genes that have been implicated in mammalian touch responses or pathologies by genetic studies. Transduction channels (cyan) convert force into receptor currents, which then trigger action potentials by opening voltage-activated sodium and potassium channels (blue). This signal travels to the brain to alert the organism of force stimuli. Touch sensitivity is also dictated by ion channels that modify the signal or set membrane excitability (green). Touch deficits result from mutations in voltage-activated sodium channels (Nassar et al., 2004; Cox et al., 2006), two-pore potassium channels (encoded by KCNK genes), ASIC subunits, which are encoded by amiloride-sensitive cation channel (ACCN) genes, and TRP channels, such as TRPA1. Stomatin-domain proteins (yellow) alter touch sensitivity in some mammalian sensory neurons (Martinez-Salgado et al., 2007; Wetzel et al., 2007).

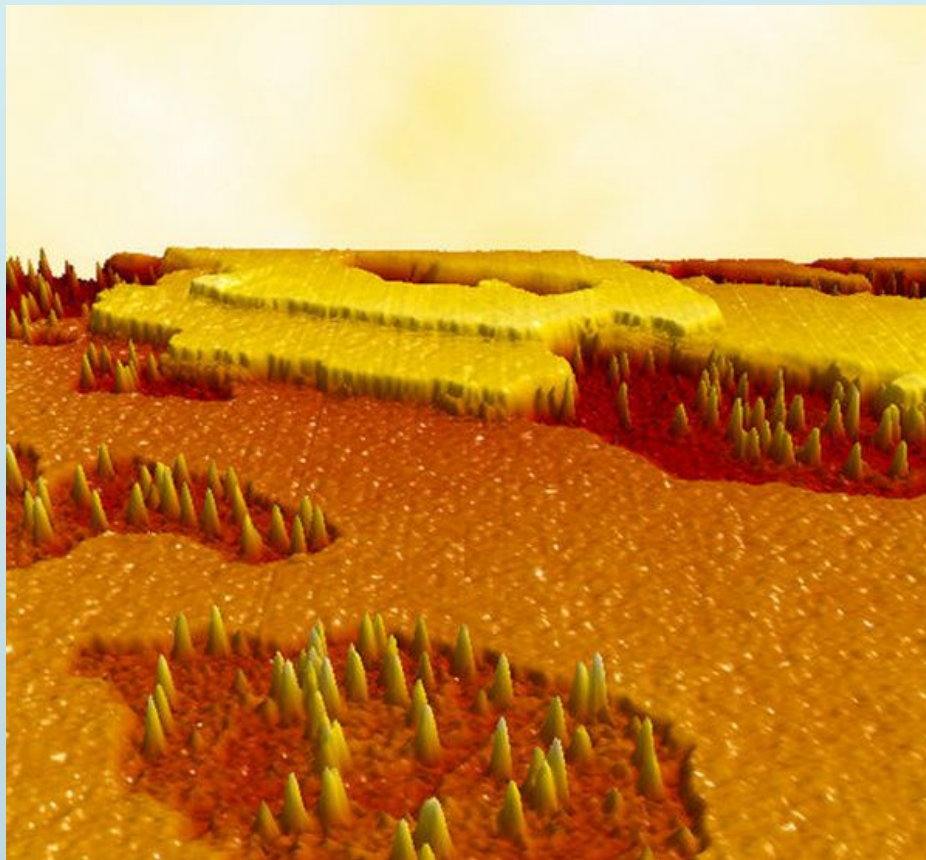




Ardem Pataoutian) из Института Скриппса (США) обнаружила в нейронах, соединяющихся с клетками Меркеля, белок Piezo2, который работал ионным каналом в клеточной мембране и реагировал на механический стимул. Тогда учёные пришли к выводу, что, когда мембрана клетки растягивается — например, в ответ на прикосновение, — Piezo2 открывает канал для ионов натрия, и ионный поток рождает электрохимический импульс.

белок Piezo2 действительно нужен клеткам Меркеля, чтобы реагировать на слабое механическое раздражение. Более того, удалось показать, что нервные волокна, которые отвечают на слабые прикосновения, почти не действуют при отсутствии белка Piezo2 в клетках Меркеля. То есть эти кожные клетки и белок Piezo2 нужны осязательным нейронам для того, чтобы ощущать слабые раздражители; можно сказать, что клетки Меркеля — это такое приспособление, которое повышает чувствительность сенсорных осязательных датчиков.

сами клетки Меркеля — вещь крайне непостоянная: их число начинает падать уже в двадцать с чем-то лет; кроме того, их делается меньше при некоторых болезнях — вроде диабета. Всё это сопровождается ослаблением чувствительности



Клеточная мембрана под атомно-силовым микроскопом; возвышающиеся пики — трансмембранные транспортные и рецепторные белки. (Фото Hermann Schillers, Prof. Dr. H.Oberleithner, University Hospital of Muenster).