Тема: Біофізика сенсорних систем

План

1. Теорія інформації
2. Слухова сенсорна система
3. Зорова сенсорна система
4. Трансформація подразнень у рецепторах. Рецепторний потенціал
5. Хеморецептори
6. Терморецептори та ноцерецептори

Історія розвитку теорії інформації

- 1839 р. Азбука Морзе. Букви позначають крапками, тире та паузами між ними.
- 1843 р. Телеграф між Вашингтоном і Балтімором. Проблема з магнітним полем Землі. «Паразитні» шуми.
- 1875 р. О.Г. Белл винайшов телефон.
- Ж. Фур’є запропонував математичний апарат для дослідження накладання сигналів один на одного.
- 1928 р. Р. Хартлі: **H = n × log2 × s**, де H – кількість інформації, n – кількість вибраних символів, s – кількість символів у наборі, з яких роблять вибір.
- 1980-ті рр. Комп’ютерна (цифрова) мережа каналів зв’язку. Вихід телефонного зв’язку на цифровий рівень.

Основні поняття теорії інформації

- *К. Шеннон*: Інформація – це міра тієї непевності, яка зникає після одержання відомостей про систему.
- Кількість інформації ***I*** є логарифмічною функцією від кількості подій чи мікростанів ***N***. Для рівноймовірних подій: $I = lg_2N$
- За вибору двійкового логарифму кількість інформації представляється у двійковому (бінарному) коді. Тоді будь-яке число мікростанів N можна представити як:

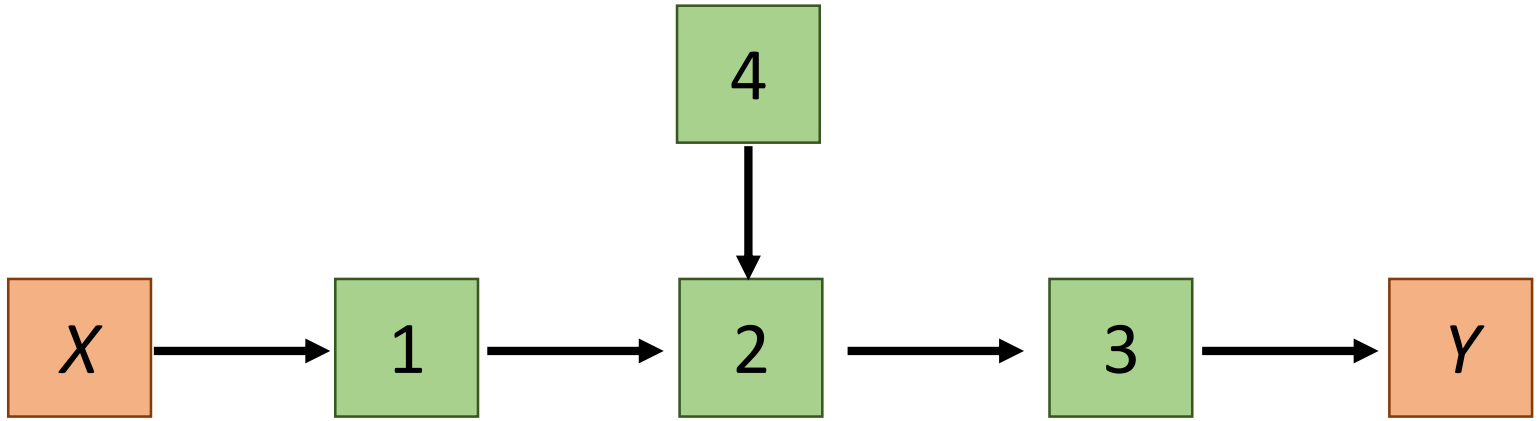
  $N = 2^n$ та $I = lg_2 2^n$, де n – кількість двійкових комірок.
- Якщо система має всього два мікростани ($N = 2$) і для одержання повної інформації достатньо одного повідомлення ($n = 1$), то кількість інформації становить один **біт**.
- Двійкова система використовується для запису інформації у пам’ять ЕОМ. **Мінімальною одиницею інформації є байт**. Байт має 8 біт інформації, а число мікростанів 256.
- Якщо події не рівноймовірні, то визначається середня кількість інформації ***H(X)*** джерела інформації з *N* мікростанами:

$$H(X) = - \Sigma\, p\,(X_i)\, lg_2 h\,(X_i)$$

- **Термодинамічна ентропія -** кількість інформації, максимальне значення якої спостерігатиметься коли:

  $p(X_i) = 1/N$ *та* $H(X)max = lg_2N$, де lg_2N – кількість рішень.

Загальна теорія інформаційного каналу (канал передачі інформації за К. Шенноном)



Claude F. Shannon
(1916 – 2001)

X – джерело сигналів, *Y* – приймач інформації; 1 – кодуючий пристрій, 2 – канал передачі інформації, 3 – декодуючий пристрій, 4 - джерело шуму

- Джерело (X) та приймач інформації (Y), яка надходить у канал 2 через кодуючий блок 3. Джерела шумів (4) спотворюють сигнали в каналі. Якщо позначити ентропію джерела інформації як ***H(X)***, а приймача - як ***H(Y)***, то зв'язок приймача з джерелом інформації буде характеризуватись кількістю трансформації:

$$T = H(X) + H(Y) - H(Y),$$ де $H(XY)$ – ентропія зв'язку.

- Максимальне значення T – пропускна спроможність каналу, тобто максимальна кількість інформації, що може пройти крізь канал:

$$C = (T/\tau)max,$$ де τ – середній час передачі на один інформаційний символ.

Напрямки удосконалення класичної теорії інформації

- аксіоматична база;
- принципи вимірювання кількості інформації;
- кодування інформації;
- передача інформації.

Потужності каналів інформації (С), біт × $с^{-1}$

Потужності каналів інформації за передачі технічної інформації	
Телевізійний канал	**7×10^7**
Телефонний канал	**5×10^4**
Телеграфний канал	**5×10^1**
Інформаційні потужності органів чуття	
Зір	**3×10^6**
Слух	**4×10^4**
Потужності засвоєння інформації за розумової діяльності	
Читання про себе	**$4{,}5 \times 10^1$**
Читання вголос	**3×10^1**
Друкування	**$1{,}6 \times 10^1$**
Підрахунки	**3**

Класифікація інформації

За способами сприйняття

- тактильна
- аудіальна
- візуальна
- нюхова
- смакова

За формами подання

- текстова
- числова
- графічна
- музична
- комбінована

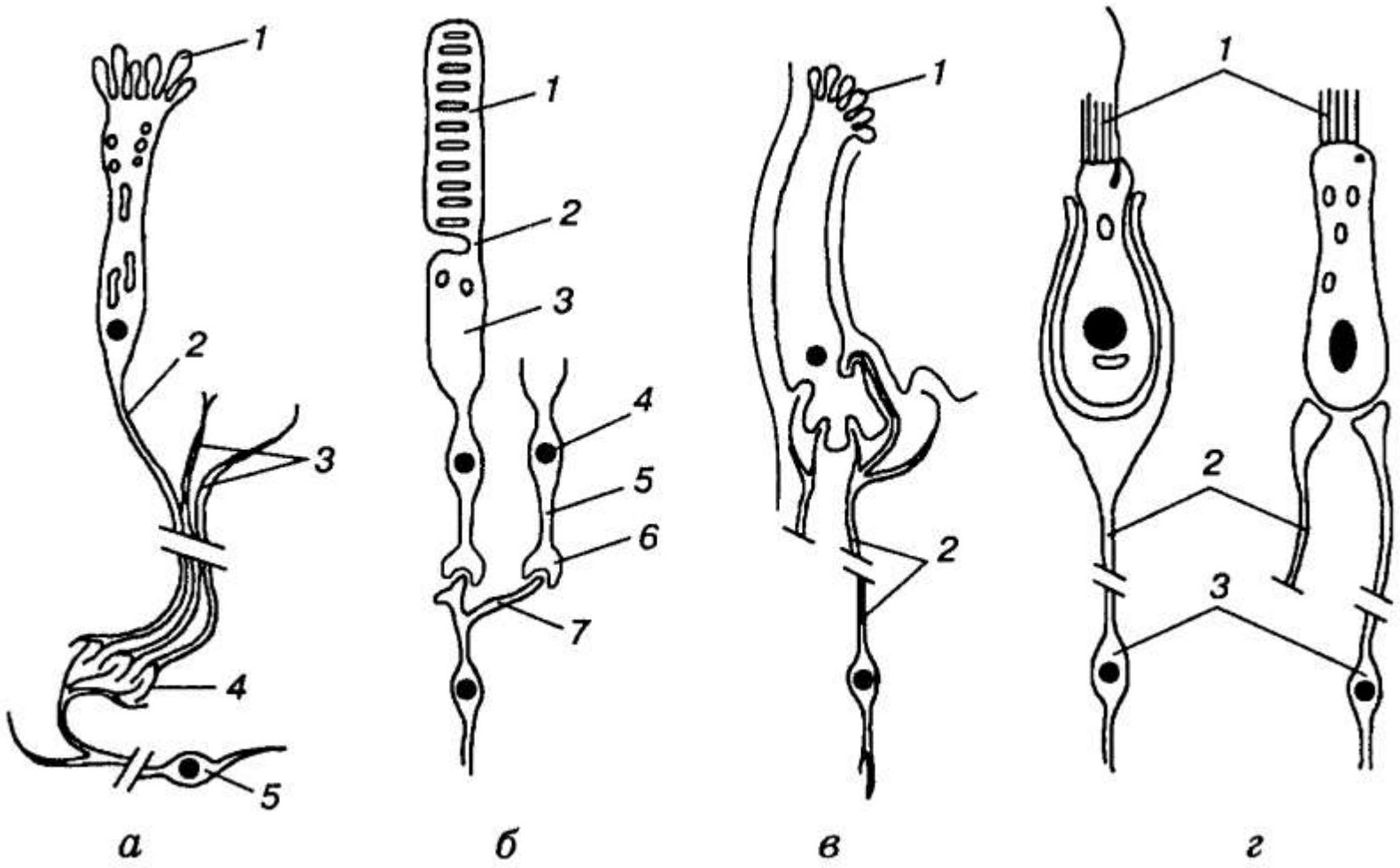
За громадським призначенням

- масова - буденна
- суспільно-політична, естетична
- спеціальна - наукова, технічна, управлінська, виробнича
- особиста - наші знання, вміння, інтуїція

Трансформація подразнень у рецепторах

- Трансформація енергії зовнішнього стимулу в нервовий імпульс у адекватних рецепторах
- Спеціалізація рецепторів, у яких наявні особливі механізми
- Рецептори поділяють на механо-, термо-, хемо-, фото-, ноци- та електрорецептори
- Загальний механізм – створення біжучого нервового імпульсу через деполяризацію мембрани терміналей сенсорної нервової системи і генерування рецепторного потенціалу
- У первинних рецепторах така трансформація відбувається безпосередньо в мембрані нервових закінчень (рецептори у шкірі та в нюховому епітелії носа)
- У вторинних рецепторах для цього існують клітини ненервового походження, які передають сигнал на чутливі нервові закінчення за допомогою медіаторів (у рецепторах слухових, зорових та смакових органів)

Спеціалізовані первинні (а) і вторинні (б, в, г) рецептори хребетних



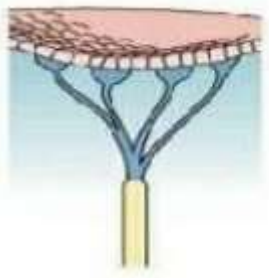
- а – нюховий рецептор, б – паличковий фоторецептор, в – смаковий рецептор, г – волоскові рецептори

Характеристики рецепторного потенціалу (РЦ)

- РЦ - *аналогове* відображення характеристик подразнення або *трансдукція* зовнішнього подразника у мембранний потенціал
- *Адаптація* – зниження чутливості процесів трансдукції з часом
- *Післядія* – коливання мембранного потенціалу (гіперполяризація) після подразнення
- РЦ запускає *ритмічний розряд потенціалів дії* (певної частоти і тривалості), які поширюються по аксонах у нервові центри і несуть закодовану інформацію
- Через рефрактерність нервове волокно може передати тільки обмежену кількість імпульсів

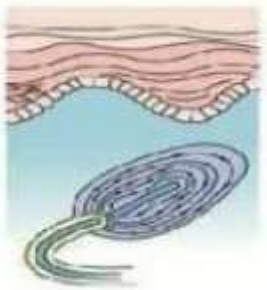
Механорецептори

- Переважно *вторинні рецептори*, в яких механічна дія сприймається інкапсульованими механорецепторами (диски Меркеля, тільця Мейснера, тільця Фатер-Паччіні)
- Одні рецептори передають інформацію про силу та тривалість стимулу впродовж усієї дії стимулу (*пропорційні*), а інші - передають інформацію про швидкість змін (*диференційні).* Деякі рецептори є *пропорційно-диференційні*
- *Рецептори прискорення* (тільця Піччіні) пристосовані до сприйняття вібрації (синусоїдальні коливання). Вони розташовані у підшкірному жирі, швидко адаптуються і відповідають лише одним початковим імпульсом
- ***Принцип просторового кодування***: різні сторони подразника сприймаються різними рецепторами та інформація про них передається далі по інформаційних каналах. Такі рецептори та провідники називають *детекторами* властивостей подразника, відомості про яких кодуються просторовим перерозподілом активності у різних сенсорних шляхах



Диски Меркеля

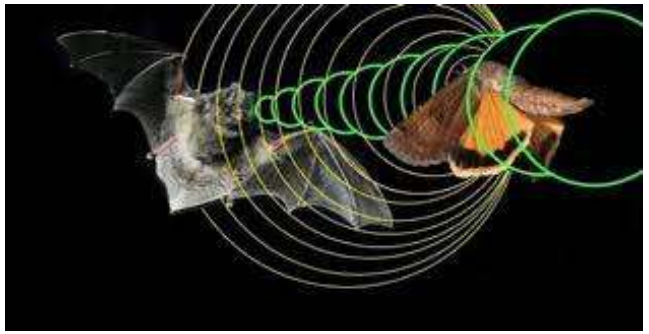
Тільця Мейснера

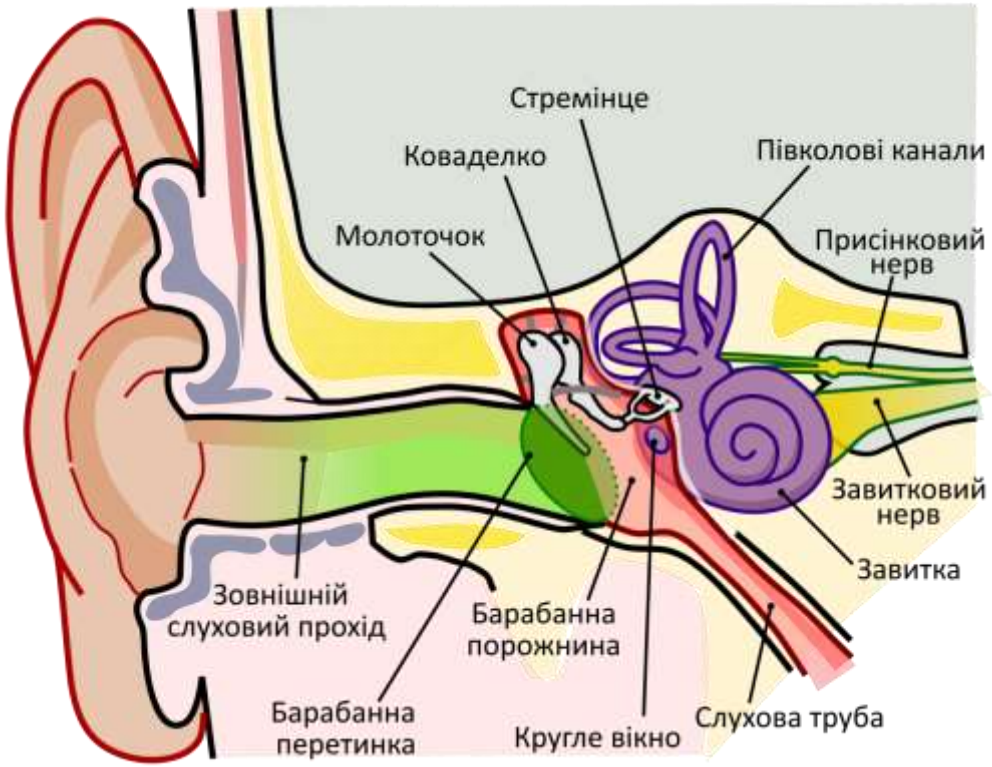


Тільця Паччіні

Діапазони сприймання звуків

Організми	Частота звуків, Гц	Примітка
Риби	100 – 1 000	
Амфібії	30 – 15 000	
Рептилії	50 – 10 000	
Птахи	30 – 30 000	
Людина	20 – 20 000	
Щурі, морські свинки	35 000 – 45 000	Верхня межа
Кажани	100 000	Верхня межа ехолокації
Деякі прямокрилі та метелики	200 000	Верхня межа





Слухова сенсорна система

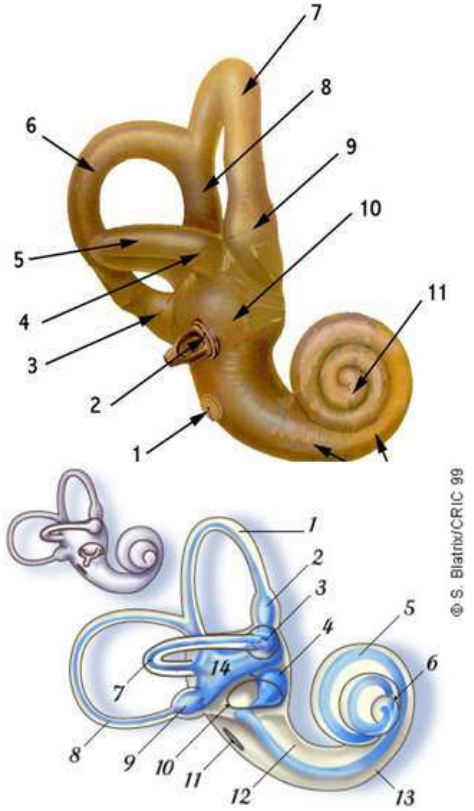
- Дає змогу відрізняти джерело подразнення на віддалі (*дистанційна рецепція*)
- Звук має інтенсивність, частоту і швидкість поширення, тому трансдукція особливо складна
- Зовнішнє і середнє вухо розділені *барабанною перетинкою*
- Звукові рецептори у хребетних є у скроневій кістці черепа (*внутрішнє вухо*)
- Внутрішнє вухо заповнене лімфатичною рідиною, яка ще до рецепторів трансформує коливання повітря у коливання рідини
- Середнє вухо містить три слухові кісточки: *молоточок, коваделко і стремінце*, які передають коливання барабанної перетинки на перетинку вікна присінки, що входять до складу внутрішнього вуха
- Це коливання регулюється м’язом-натягувачем барабанної перетинки і стремінцевим м’язом. Сильний звук рефлекторно скорочує ці м’язи

Внутрішнє вухо

- Складається з кісткового та перетинчастого лабіринтів. До останнього входять органи слуху (*завитка*) і рівноваги (*присінок і півколові канали*)
- Завитка – кістковий канал з 2,5 обертів, на бічній поверхні якого є два вікна – *присінка і завитки*. Обидва вікна вкриті мембранами, які реагують на коливання стремінця і зрівноважують тиск у завитці
- Спіральний кістковий канал розділений тонкою *присінковою вестибулярною мембраною* і *товстішою – основною мембраною*. Т.ч., у завитці наявні три спінальні канали – присінкові, середні та барабанні сходи
- Присінкові та барабанні сходи заповнені перилімфою (Na^+ 150 mM, K^+ 5 mM), а середні – ендолімфою (Na^+ 16 mM, K^+ 114 mM), між якими є ендокохлеарний потенціал +80 мВ

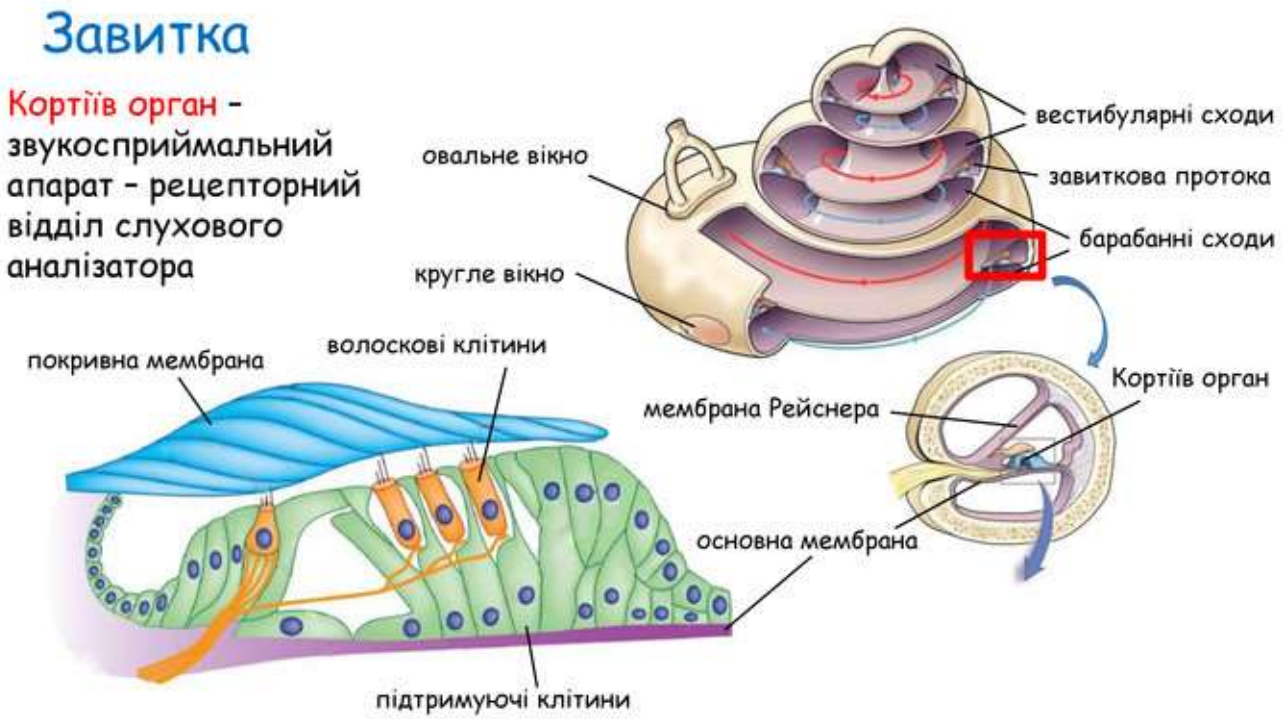
Внутрішнє вухо (Лабіринт)

1 - вікно завитки (кругле);
2 - вікно присінка (овальне);
3 Ампула фронтального півколового канала;
4 - Ампула горизонтального півколового канала;
5 - горизонтальний півколовий канал;
6 - Фронтальний півколовий канал;
7 – сагітальний півколовий канал;
8 – загальна ніжка (проста);
9 ампула сагітального півколового канала;
10 - присінок;
11 - верхівка завитки;
12 – основний завиток завитки.



Кортіїв орган. Резонансна теорія слуху

- Звукосприймальний апарат, що розміщений вздовж основної мембрани
- Складається із рецепторних волоскових клітин: внутрішніх (3,5 тис.) і зовнішніх (12-20 тис.), прикритих зверху текторіальною мембраною
- Кожна клітина має 60-70 волосків, довжиною 4 мкм
- **Волоскові клітини** – вторинні рецептори, які отримують аферентну іннервацію від біполярних нейронів спірального ганглія
- Коливання мембрани **вікна присінка** створюють поштовхи перилімфи присінкових сходів, що поширюються до вершини завитки і далі по барабанних сходах до вікна завитки
- Одночасно виникають коливання основної мембрани. Ці коливання зумовлюють доторки волосків рецепторних клітин до покривної мембрани
- Деформація волосків призводить до формування рецепторного потенціалу (160 мВ), що формується високим електрохімічним градієнтом іонів
- За звукового сприймання поширюються хвилі від базального до апікального кінця основної мембрани. Мембрана є найбільш жорсткою у найвужчій частині – біля вікна присінка. З розширенням мембрани жорсткість зменшується. Тому амплітуда хвиль збільшується і досягає максимуму на певній відстані від основи стремінця, досягаючи **резонансу**.
- У відповідь на звуки різної частоти збуджуються різні волоскові клітини
- Реєструють мікрофонний потенціал завитки, який є сумою рецепторних потенціалів і не перевищує 100 мкВ
- У результаті деполяризації мембрани волоскових клітин вивільнюється медіатор, який збуджує аферентні нервові волокна.
- Потенціали дії виникають синхронно тільки з низькочастотними коливаннями (до 1000 Гц). Тому для сприймання звуків має значення просторове кодування, коли силу звуків кодує не тільки частота потенціалів дії, але й кількість збуджених нейронів
- Найвища гострота слуху в людини у віці 14-19 рр.. Найвища чутливість до звуків частотою 1000 – 3000 Гц (частоти мови і музики)
- Люди і вищі тварини мають бінауральний (просторовий) слух, який дає змогу визначити локалізацію в просторі
- Пасивна і активна ехолокація



Слухова сенсорна система

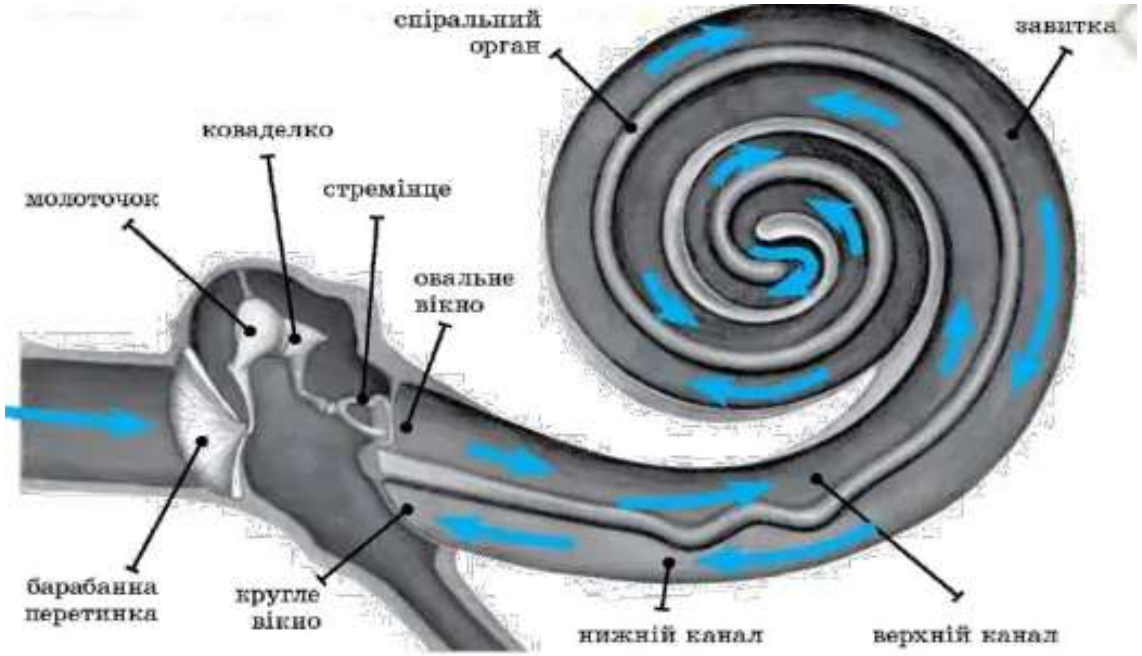
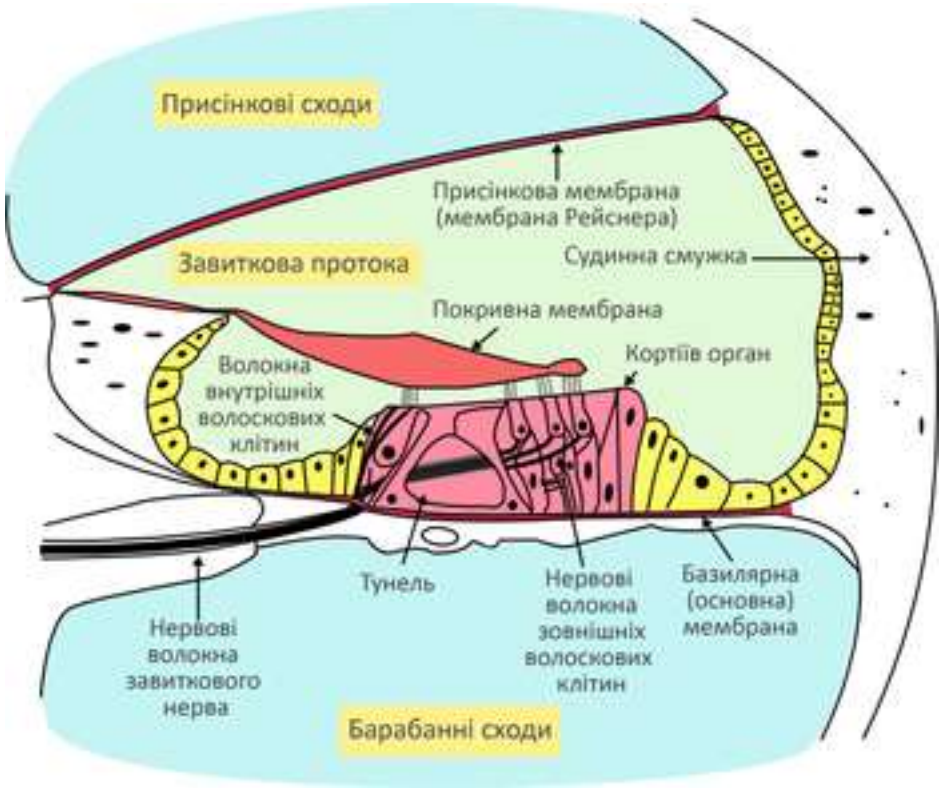


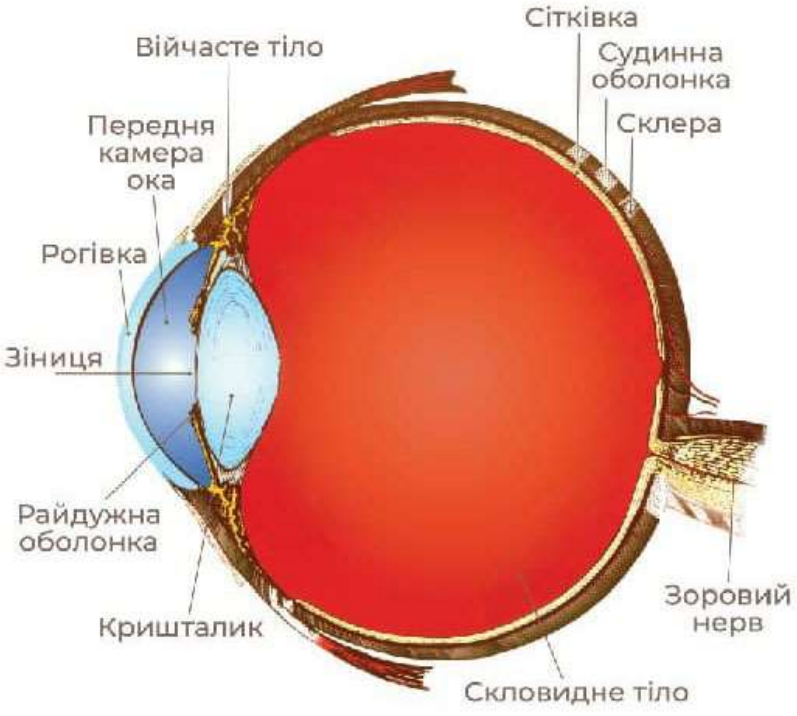
Схема проходження звукових хвиль у середньому та внутрішньому вусі

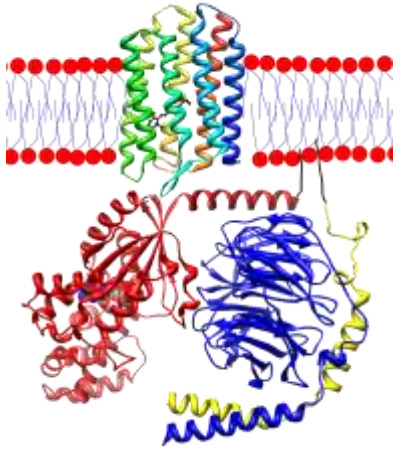


Будова кортієвого органу

Фоторецепторна система

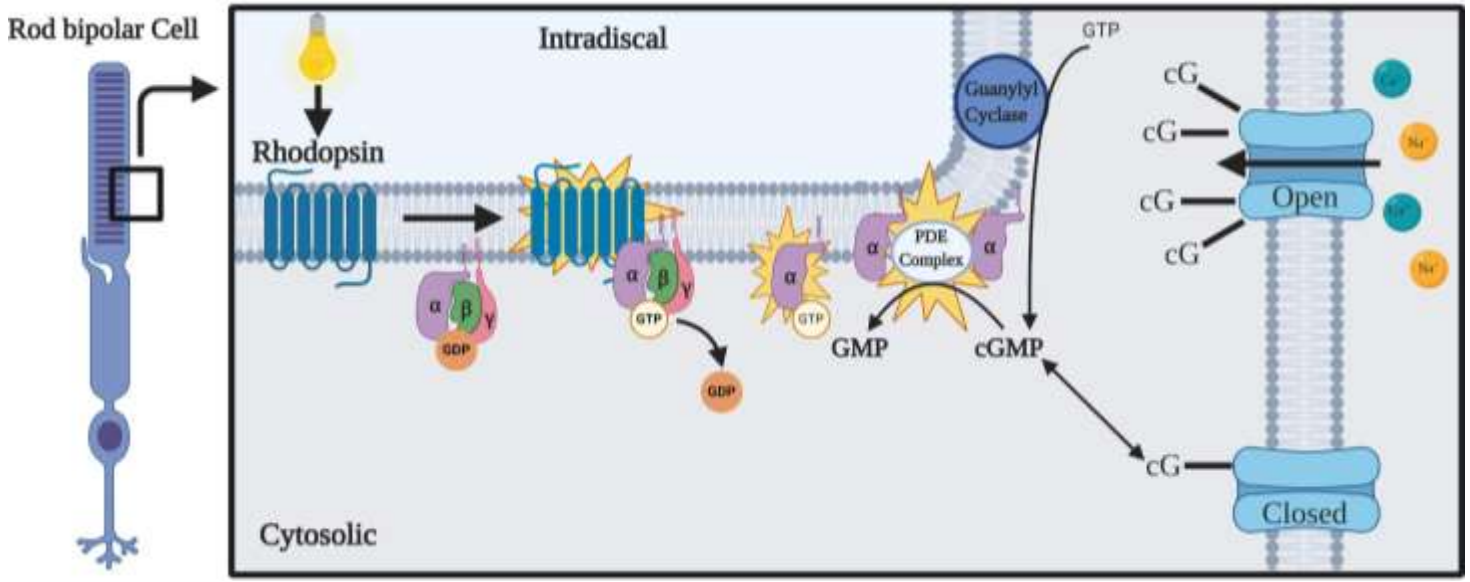
- В процесі онтогенезу закладається як частина ЦНС, яка потім висувається на периферію
- *Палички і колбочки* розташовуються в шарі сітківки, що межує з *пігментним епітелієм*. Вони поділяються на два сегменти, що з’єднуються *цилією*. Світлосприймальний механізм розташований у зовнішньому сегменті, що спрямований до пігментного епітелію
- Трансформація енергії світла відбувається в результаті фотохімічної реакції за участі пігменту *родопсину*, який розташований в мембранних дисках і вмонтований у ліпідний бішар. Родопсин має два максимуми поглинання світла у видимій (500 нм) і УФ-ділянці (350 нм)
- За дії світла вдібувається *фотоізомерація* групи ретиналю і утворення *метародопсину*
- *Колбочки* містять один з трьох типів світлових пігментів (червоний, зелений, синій) і це дозволяє розрізняти кольори. Палички ж є детекторами інтенсивності світла, в т.ч. і слабкого (присмерковий зір)
- Рецепторний потенціал паличок і колбочок має гіперполяризаційну природу (від -25 до 40 мВ)





Трансдукція світлових сигналів

- Механізм спряження включає посередники *трансдуцини* і *цГМФ*. При цьому іонні канали (Na^+ і Ca^{2+}) постійно відкриті у темряві
- Закриття каналів відбувається за перетворення цГМФ в ГДФ чи ГМФ (фосфодиестераза), що приводить до підвищення потенціалу
- Електричні зміни передаються на нервові біполярні клітини і далі на гангліозні клітини, аксони яких утворюють зоровий нерв
- За світлового подразнення відбувається гальмування фонового виділення медіатора. Тільки у біполярних нейронах за цих умов медіатор вивільняється, але сигнал передається електротонічним шляхом без генерації потенціалу дії



Просторовий зір

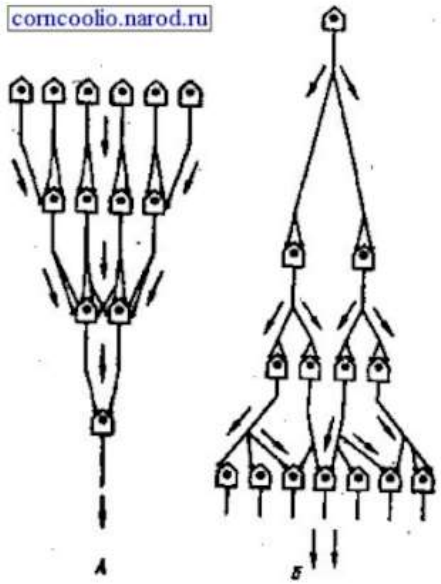
- Основні елементи – *рогівка та кришталик*, які фокусують паралельні промені на поверхні сітківки
- Заломна сила: RP = 1/f, де f – фокусна відстань. Заломна сила людського ока 58,6 Д (діоптрій)
- Акомодація – здатність ока змінювати заломну силу, змінюючи кривизну кришталика (війковий м’яз) і фокусуючи зображення
- Діафрагма створюється райдужною оболонкою з отвором посередині (зіницею). Діаметр зіниці регулюється гладенькими м’зами, зокрема для зменшення сферичної та хроматичної аберації

Аналіз зображень

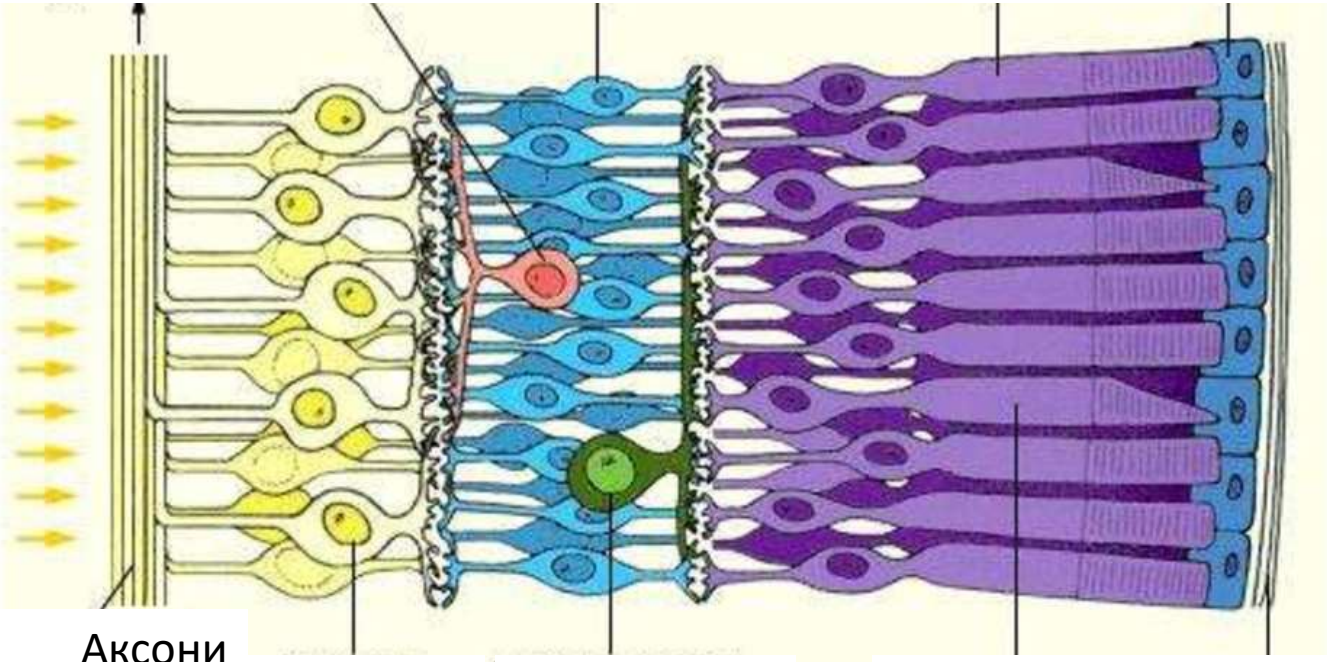
- Здійснюється рецепторними елементами, які формують *растрову систему*
- *Центральна ямка сітківки*, на яку проектуються промені, містить мінімальні за розміром колбочки, кожна з яких поєднана з біполярною, а далі - гангліозною клітиною і зоровим нервом
- У бік від центральної ямки розташовані палички, зв'язок яких з нервовими елементами є широко *конвергованим* (сходження багатьох елементів до одного каналу) і тому гострота зору в цій частині сітківки знижується
- Зображення, що виникає на сітківці є зменшеним і перевернутим. Корекцію зображення здійснюють вищі відділи зорової системи
- *Бінокулярний зір* – бачення двома очима – забезпечується перекриттям поля зору кожного ока. У разі фіксації двома очима зображення попадає на ідентичні точки обох сітківок (у ділянці центральної ямки) внаслідок конвергенції їхніх зорових осей

- **Конвергенція** (лат. зближення) – це процес, коли збудження від кількох аферентних нейронів спрямовується на один ефекторний нейрон (А).

- **Дивергенція** – (лат. розходження) – здатність одного нейрона утворювати багато синаптичних зв' язків із різними нейронами (Б).

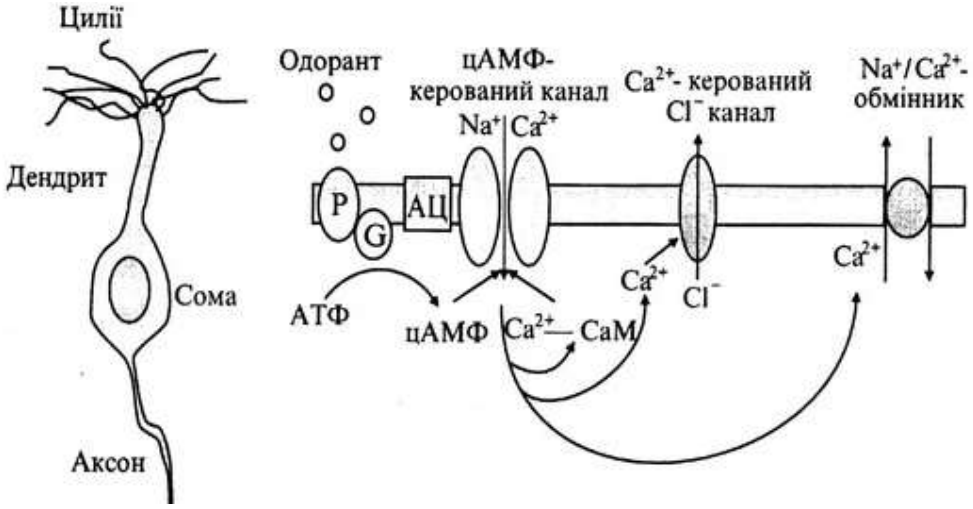


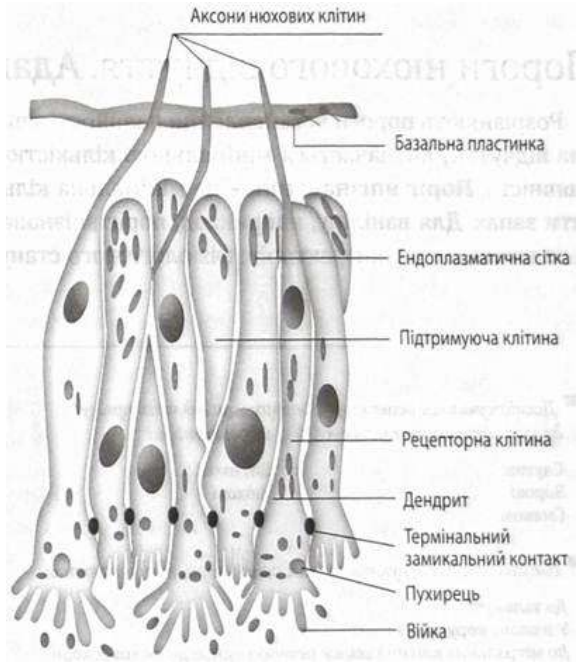
Будова сітківки



Хеморецептори. Рецептори нюху

- *Нюхові рецептори* розташовані на поверхні слизової оболонки носової порожнини
- Серед епітеліальних клітин розташовані біполярні нервові клітини, аксони яких спрямовані або у бік слизової поверхні, або проходять через отвори решітчастої кістки у черепну порожнину до нюхових мозкових центрів
- Нюхові рецептори – це рецептори первинного типу, коли пахучі речовини взаємодіють безпосередньо з мембраною закінчень сенсорних нервових клітин і викликають у них розряд нервових імпульсів
- Висока чутливість нюхової рецепції. Людина сприймає деякі пахучі речовини і концентрації 1×10^{-10} М, а деякі безхребетні – на кілька порядків нижче
- Наявність у нюховій системі роздільних рецепторів до різних запахів
- Зв’язування речовин з рецептором опосередковано G-білками і цАМФ. цАМФ активує іонні канали нейронів, приводячи до появи вхідних Na^+ і Ca^{2+} струмів, зниження мембранного потенціалу, що далі трансформується у розряд нервових імпульсів

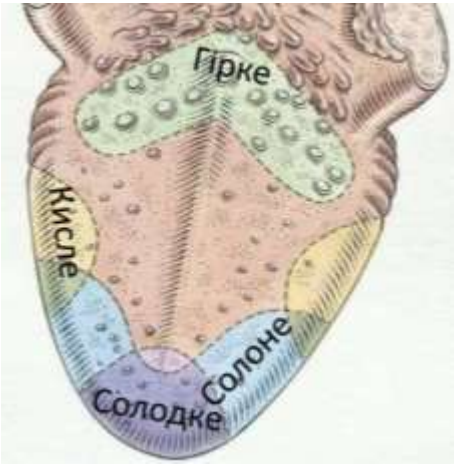




Хеморецептори. Рецептори смаку

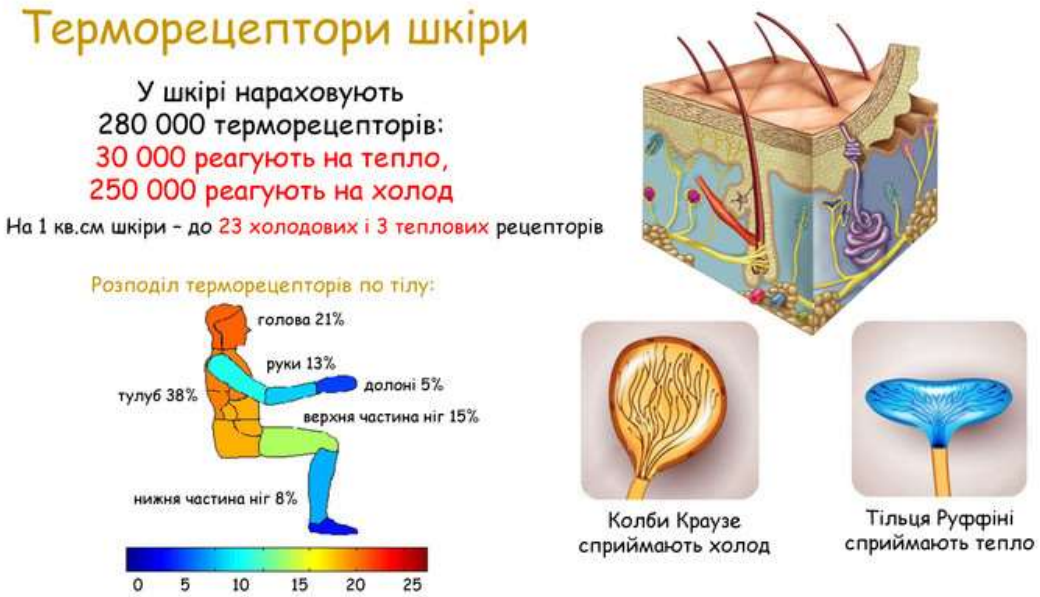
- *Смакові рецептори* розташовані на сосочках слизової оболонки язика у смакових цибулинах
- Сприймальна поверхня клітин утворює *цилії*, які спрямовані в бік заглиблення на вершині *цибулинки*, що відкривається порою на поверхні слизової. Тому хімічні речовини спочатку розчиняються у слизу, потрапляють усередину пори перш ніж подіяти на рецептори
- Нюхові рецептори – *рецептори вторинного типу*, сполучені з нервовими закінченнями аферентних волокон синаптичними з’єднаннями
- Чотири типи нюхових рецепторів *солоного, кислого, солодкого і гіркого*. Ці рецептори нерівномірно розподілені по поверхні язика
- Остаточне визначення подразника відбувається у вищих ланках смакової системи на основі аналізу просторового розподілу імпульсів від різних аферентних волокон
- Для кислого смаку можлива пряма дія протонів, для солоного – хлориду натрію, а для гіркого і солодкого необхідна дія внутрішньоклітинних посередників, які активують відповідні рецептори та відкривають необхідні іонні канали

Клітини смакової бруньки
Мікроскопічне дослідження смакової бруньки виявляє кілька різновидів рецепторних клітин на різних стадіях дозрівання, оскільки вони постійно відмирають та оновлюються.



Терморецептори

- Дві різні рецепторні системи: *сприймання холоду та сприймання тепла*
- Імпульсні розряди у аферентних волокнах, що несуть інформацію про температурний подразник мають два компоненти: *статичний та динамічний*
- За постійної температури в аферентних волокнах спостерігають імпульсну активність певної величини. Для *«холодових» волокон* ця частота збільшується до певного максимум, а далі починається зменшуватись. Для *«теплових» волокон* вона також збільшується до певного максимуму
- У поміжній зоні 31 – 36°С спостерігають імпульсацію в обох типах волокон (зона комфорту)

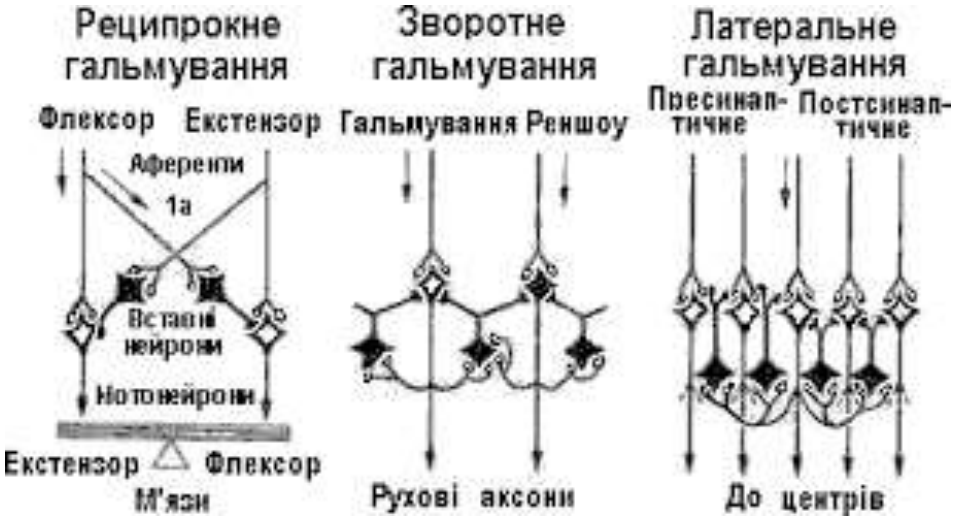


Ноцерецептори (больові рецептори)

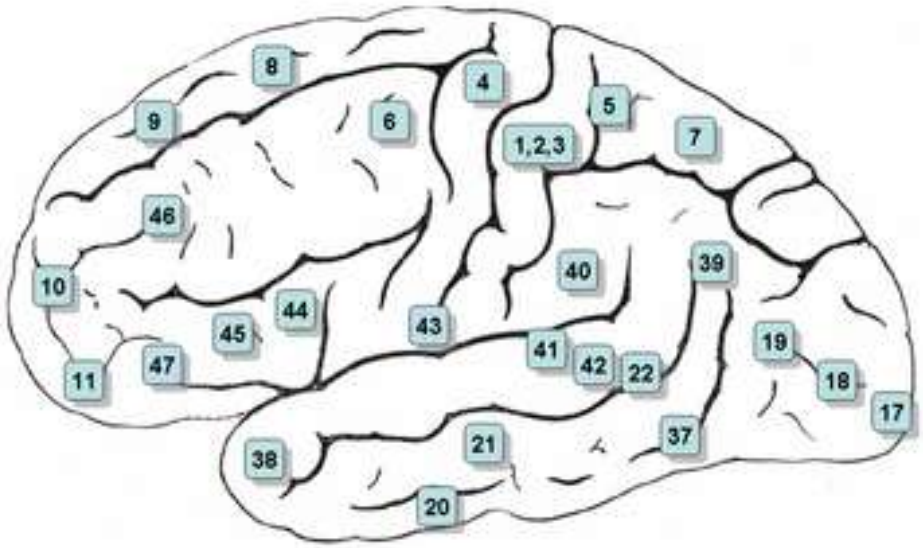
- Сигналізують про небезпеку для організму
- Рецептори поширені на шкірі, слизових оболонках, внутрішніх органах (плеврі, перикарді, твердій мозковій оболонці)
- *Особливий характер імпульсного розряду*, який сприймається у центральних нервових структурах як больовий
- У шкірі є точки, які за подразнення гострим предметом, не спричиняють жодних інших відчуттів, крім болю
- Рогівка ока, яка має найбільшу больову чутливість, має тільки ноцерецептори
- Певна спеціалізація: деякі больові точки реагують тільки на сильні механічні подразнення, інші – на термічні впливи
- Припускають, що у трансформації сигналу відіграють роль зміни pH, певні БАР та ін..
- *Відсутність адаптації*, коли за тривалої дії біль не послаблюється, а тільки посилюється (*сенситизація*)

Регулювання діяльності сенсорних систем

- Здійснюється як місцевими, так і центральними механізмами.
- Ґрунтується на тому, що кожний збуджуючий нейрон активує гальмівний інтернейрон, який своєю чергою пригнічує імпульсацію як самого збудливого елемента (послідовне чи зворотне гальмування), так і сусідніх нйронів (латеральне гальмування)
- **Латеральне (бічне) гальмування** реалізується в нервових мережах, які мають висхідний і низсхідний характер. Забезпечується тим, що збудження нейронів передається через колатералі на вставні нейрони, які гальмують сусідні, бічні, нейрони
- **Зворотне гальмування** здійснюється через вставний гальмівний нейрон, який утворює гальмівні синапси на тому самому нейроні, що збуджується. Таке гальмування необхідне для обмеження верхньої межі частоти імпульсів
- **Випереджаюче (паралельне)** гальмування. Гальмівні нейрони активуються безпосередньо через колатералі аферентних волокон і гальмування виникає одночасно зі збудженням цієї ланки клітин



Цитоархітектонічні поля Бродмана



Локалізація на поверхні мозку	Чутливість	Номер поля
Постцентральна звивина	Соматосенсорна	1 - 3
Потилична частка	Зорова	17 - 18
Верхній відділ скроневої частки	Слухова	41 - 42
Постцентральна звивина (центральний відділ)	Смакова	43
Внутрішня поверхня півкуль, що належить до старої кори	Нюхова	

Додаткова література

1. Бура М.В., Санагурський Д.І. Біофізика сенсорних систем. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2014. – 192 с.
2. Біофізика: підручник / За ред. П.Г. Костюка. – К.: Обереги, 2008. – 567 с.
3. Ганонг В.Ф. Фізіологія людини. Львів: БаК, 2002. – 784 с.
4. Клевець М. Ю., Манько В. В. , Гальків М. О. та ін. Фізіологія людини і тварин (фізіологія нервової, м’язової і сенсорних систем): підручник: [для студ. вищ. навч. закл.] – Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2011. – 303 с.
5. Костюк П. Г., Зима В. Л., Магура І. С. та ін. Біофізика: підручник: [для студ. біол. спец. вищ. навч. закл.] – К.: Київський університет, 2008. – 544 с.
6. Самойлов В.О. Биофизика сенсорних систем. – СпецЛит, 2008. – 288 с.
7. Смит К. Биология сенсорних систем. – Бином: Лаборатория знаний, 2009. – 584 с.
8. Lindemann B. Receptors and transduction in taste // Nature, 2001. – Vol. 413. – P. 219-225