**Реферат на тему:**

**«Трансдукция химических стимулов»**

**Трансдукция химических стимулов**

Трансдукция механических стимулов происходит в самых разнообразных сенсорных клетках, расположенных в коже, мышцах, связках и внутренних органах. Чувствительные волосковые клетки внутреннего уха являются примером механизма, за счет которого деформация преобразуется в электрические сигналы. Так, движение головы или звук, достигающий уха, отклоняет пучки волосков и вызывает открывание неселективных катионных каналов, что приводит к деполяризации. Во время продолжительного отклонения волосков каналы вновь закрываются в результате процессов адаптации, зависящих от кальция.

Обонятельные рецепторы состоят из реснитчатых рецепторных клеток, расположенных в носовой полости; их механизм трансдукции существенно отличается от механизма механотрансдукции. Обонятельные раздражители воздействуют на рецепторы, относящиеся к большому семейству рецепторов, сопряженных с G-белками. Возникающее в результате этого повышение концентрации циклического аденоэин-монофосфата (цАМФ) приводит к открыванию катионных каналов, а вызванная этим деполяризация, в свою очередь, генерирует потенциалы действия. Сходным образом, во вкусовых бугорках определенные вкусовые раздражители (аминокислоты, сахара и соединения с горьким вкусом) преобразуются мембранными рецепторами, связанными с G-белками. Как и в предыдущем случае, увеличение цАМФ вызывает открывание катионных каналов, и возникают потенциалы действия. Соли и кислоты (вещества с кислым вкусом) могут воздействовать непосредственно на ионные каналы в рецепторной клетке вкусового бугорка. Трансдукция в рецепторах, специфичных для восприятия болевых и температурных ощущений, включает как прямое воздействие на катионные каналы в чувствительных нервных окончаниях, так и активацию метаботропных рецепторов. В дополнение к этому, клетки в поврежденных тканях высвобождают вещества, сенситизирующие нервные волокна, проводящие болевую импульсацию.

Мы познаем физический мир благодаря нашим органам чувств. Мы протягиваем руку, чтобы коснуться ближайших объектов, либо воспринимаем сигналы, передаваемые на расстоянии. Сенсорные рецепторы - это ворота, через которые проходят эти сигналы. Уже в исходной точке рецепторы задают основу того сенсорного анализа, который впоследствии осуществляется центральной нервной системой. Они определяют пределы чувствительности и устанавливают диапазон сигналов, которые могут быть выявлены и на которые последует реакция. За редким исключением, каждый тип рецептора специализирован, чтобы избирательно реагировать лишь на энергию одного типа раздражителя, называемого адекватным стимулом. Палочки и колбочки сетчатки глаза реагируют на свет , нервные окончания кожи - на прикосновение, давление или вибрацию, рецепторы языка - на химические вкусовые раздражители.

Стимул, какой бы модальности он ни был, всегда конвертируется (или трансдуцируется) в электрический сигнал, в рецепторный потенциал. В общем, сила и длительность любого раздражителя кодируются электрическими сигналами; распознавание центральной нервной системой модальности раздражителя и его местонахождения зависит от природы сенсорного окончания и его анатомического расположения. Таким образом, температурный рецептор, расположенный в ступне ноги, имеет свой собственный проводящий путь в нервную систему, совершенно иной, чем путь от вибрационного рецептора кисти руки, но в обоих аксонах сигналами являются пачки потенциалов действия различной частоты и длительности.

Для сенсорных сигналов характерна большая степень усиления на рецепторном уровне, так что даже очень небольшой внешний раздражитель способен запустить высвобождение накопленных на мембране зарядов, которые преобразуются в электрические потенциалы. Например, запахи, издаваемые всего лишь несколькими молекулами специфических пахучих веществ (феромонов) способны воздействовать на мотыльков как сексуальный аттрактант. Сходным образом, всего нескольких квантов света, уловленных рецепторами сетчатки, достаточно, чтобы вызвать зрительное ощущение. Такой же, близкой к пределу возможного, чувствительностью обладает и внутреннее ухо, способное различить механические смещения величиной всего 10–10 м1). Столь же замечательными свойствами обладают электрические рецепторы некоторых рыб, способные улавливать электрические поля в несколько нановольт на сантиметр. По мощности это меньше, чем поле, которое бы возникло, если два провода, подключенных к полюсам обычной батарейки для фотовспышки, погрузить в Атлантический океан, один в районе Бордо, а другой возле Нью-Йорка!

Сенсорные рецепторы имеют вполне определенный спектр стимулов, на которые они реагируют. Например, наши слуховые волосковые клетки могут реагировать на звук только в пределах полосы частот примерно от 20 до 20000 Гц. Реакция рецепторов нашей сетчатки на электромагнитное излучение сходным образом ограничена диапазоном длин волн примерно от 400 до 750 нанометров. Более коротковолновое (ультрафиолетовый свет) и более длинноволновое (инфракрасный свет) излучение глазом не воспринимается. Ограничения такого рода обычно не обусловлены неизбежными физическими пределами. Скорее, каждая система настроена на конкретную потребность организма: киты и летучие мыши могут слышать более высокие частоты; змеи могут воспринимать инфракрасное, а пчелы - ультрафиолетовое излучение. У собак и свиней чувство обоняния более утонченное, чем у людей.

Какие механизмы обеспечивают столь высокую чувствительность и избирательность рецепторных клеток сенсорных органов? В данной главе мы сосредоточимся на особенностях трансдукции механических и химических сенсорных стимулов. Чтобы описать механотрансдукцию, мы выбрали мышечные рецепторы растяжения и механорецептивные волосковые клетки внутреннего уха. Механизмы хемотрансдукции иллюстрируются обонятельными и вкусовыми рецепторами. Мы завершаем главу обсуждением ноцицепции, которая лежит в основе восприятия боли и сочетает в себе трансдукцию химических и механических стимулов.

**Кодирование стимулов механорецепторами.** **Короткие и длинные рецепторы**

Рецепторный потенциал, генерируемый в процессе трансдукции стимула, отражает интенсивность и длительность исходного раздражителя. В некоторых рецепторах, таких как палочки и колбочки в сетчатке, которые не имеют длинных аксонов, рецепторные потенциалы распространяются пассивно, от чувствительной зоны клетки к ее синоптической зоне. Такие рецепторы известны как короткие рецепторы. Переход информации от рецепторного конца к синоптическому концу клетки не требует участия потенциалов действия. В некоторых клетках пассивное распространение рецепторного потенциала может достигать удивительно отдаленных точек. Например, в механорецепторах некоторых ракообразных и пиявок и в фоторецепторах глаза морской уточки (barnacle) рецепторный потенциал распространяется пассивно на расстояние нескольких миллиметров. В таких клетках сопротивление мембраны, а следовательно, и константа длины распространения пассивной деполяризации, необычайно высоки. Хотя рецепторные потенциалы обычно являются деполяризационными, некоторые короткие рецепторы реагируют на свои адекватные раздражители гиперполяризационным изменением потенциала. Это происходит, к примеру, в фоторецепторах сетчатки позвоночных и в кохлеарных волосковых клетках, в которых возникают как гиперполяризационные, так и деполяризационные ответы. Независимо от того, какова полярность рецепторного потенциала, короткие рецепторы тонически высвобождают нейромедиатор из своих синоптических зон; при этом деполяризация усиливает, а гиперполяризация снижает исходный уровень высвобождения.

В длинных рецепторах, таких как рецепторы кожи или мышц, информация от одиночного рецептора может посылаться на гораздо большие расстояния, чтобы достичь сенсорных клеток второго порядка (например, от большого пальца ноги к спинному мозгу). Чтобы обеспечить это, рецептор совершает второе преобразование: рецепторный потенциал дает начало последовательности потенциалов действия, длительность и частота которой кодируют информацию о длительности и интенсивности исходного стимула. Затем этот импульсный разряд переносит данную информацию к синоптическим окончаниям клетки.

Частотное кодирование интенсивности стимула обеспечивается путем взаимодействия между стационарным рецепторным током от сенсорных окончаний и сдвигами проводимости во время потенциала действия. Повышение калиевой проводимости, происходящее во время фазы восстановления в конце каждого потенциала действия, гиперполяризует мембрану, смещая мембранный потенциал в направлении ЕК (калиевого равновесного потенциала). Это увеличение калиевой проводимости, однако, весьма кратковременно, в результате чего поддерживаемый за счет постоянного растяжения трансдукционный ток вновь деполяризует мембрану до уровня генерации импульса. Чем сильнее рецепторный ток, тем скорее вновь достигается пороговый уровень генерации разряда и тем выше становится частота импульсации. Подобный анализ применим также ко всем нейронам, в которых любой синоптический вход, по аналогии с рецепторным потенциалом, влияет на изменение частоты потенциалов действия.

**Кодирование параметров стимула рецепторами растяжения**

То, каким образом сенсорные рецепторы генерируют электрические сигналы, довольно давно было показано Эдрианом и Зоттерманом с использованием внеклеточного отведения от сенсорных нервных волокон, идущих от мышечных рецепторов растяжения (мышечных веретен) позвоночных. Первая демонстрация связи между сенсорными стимулами и электрическими сигналами в механорецепторе была получена Катцем, который, регистрируя рецепторные потенциалы, показал, что растяжение вызывает деполяризацию сенсорного окончания. Когда рецепторный потенциал удалось зарегистрировать изолированно, путем блокады нервного разряда местным анестетиком прокаином, стало очевидно, что амплитуда этого потенциала растет как степенная функция от величины мышечного растяжения.

Зависимость между амплитудой рецепторного потенциала и натяжением. В начале растяжения эта функция растет примерно на 0,1 мВ на миллиметр, но при более сильном растяжении скорость роста снижается. Чувствительность сенсорного окончания, выраженная в милливольтах на миллиметр растяжения, снижается по мере роста стимула. Многие сенсорные рецепторы используют преимущества этой нелинейной зависимости для того, чтобы обеспечить амплитудное кодирование в широком диапазоне интенсивности стимула. В таких рецепторах амплитуда ответа продолжает расти, но уже пропорционально логарифму интенсивности стимула. Это чрезвычайно полезно для таких рецепторов, как волосковые клетки и фоторецепторы, которые реагируют на стимулы, варьирующие по амплитуде на несколько порядков.

Зависимость между интенсивностью стимула и силой возникающих в ответ на него ощущений впервые описана в 1846 году Вебером. Он определял способность различать, какая из двух гирек тяжелее, держа их в разных руках, и показал, что способность к различению зависит от исходной величины гирек. То есть испытуемые были способны легко определить разницу в 3 грамма между двумя гирями, каждая из которых весила примерно по 100 грамм, тогда как килограммовые гири должны были отличаться на 30 грамм (в каждом случае различимая разница должна была быть около 3 % от веса каждого объекта). Эта зависимость была формализована Фехнером, который пришел к заключению, что такой результат предполагает логарифмическую зависимость между стимулом и ответной реакцией. Закон Вебера Фехнера - это выражение нелинейной зависимости между силой раздражителя и ощущением. Хотя точная формула соотношения зависит от модальности раздражителя, эта зависимость применима ко многим аспектам восприятия и поведения. (Например, мы можем экономить копейки, прицениваясь к карандашам, но с удовольствием переплатим лишние две-три сотни за компьютер более высокого класса.)

**Рецепторы растяжения речного рака**

Кодирование стимула было детально проанализировано на примере рецепторов растяжения рака Эйзагиром и Куффлером . Этот препарат особенно удобен тем, что клеточное тело рецептора растяжения находится не в ганглии, а расположено изолированно на периферии, где его можно видеть в живом препарате. Клетка достаточно велика для введения внутриклеточных микроэлектродов. Она проникает своими дендритами в ближайший тонкий мышечный тяж, а свой аксон посылает центрипетально в сегментарный ганглий. В дополнение к этим связям, рецепторный нейрон получает тормозную иннервацию из ганглия; мышечное волокно, связанное с рецептором, в свою очередь, получает возбуждающую и тормозную эфферентную иннервацию. Таким образом, чувствительность рецептора регулируется ЦНС.

У ракообразных существует два типа рецепторов растяжения, различающихся своими структурными и физиологическими свойствами, а также тем, что они своими дендритами иннервируют различные типы мышц. Одни из них бурно активируются в начале растяжения, но затем их реакция быстро ослабевает. Такое снижение ответной реакции в процессе действия стимула постоянной интенсивности называется адаптацией. В противоположность быстро адаптирующемуся рецептору, второй тип называется медленно адаптирующимся; это означает, что его реакция сохраняется неизменной во время продолжительного растяжения. Реакции быстро адаптирующихся и медленно адаптирующихся рецепторов растяжения. У медленно адаптирующихся рецепторов умеренное растяжение мышцы вызывает деполяризационный рецепторный потенциал амплитудой около 5 мВ, сохраняющийся неизменным во время растяжения. Более сильное растяжение приводит к увеличению потенциала, в результате чего клетка деполяризуется до порогового уровня, и в ней возникает серия потенциалов действия, которые распространяются центрипетально по аксону. В быстро адаптирующемся рецепторе подобное растяжение мышцы вызывает только кратковременные ответы.

**Мышечные веретена**

Рецепторы растяжения в скелетных мышцах у млекопитающих демонстрируют те же механизмы действия, что и у ракообразных. Такие рецепторы растяжения в свое время были названы анатомами мышечными веретенами, поскольку они по форме напоминают веретена, используемые ткачами. Особенности того, как реагируют мышечные веретена, были исследованы Мэтьюзом в начале 1930-х годов. На протяжении многих лет его опыты оставались одним из лучших примеров всестороннего описания периферического органа чувств и механизмов управления его работой. Мэтьюзу удалось записать импульсы в одиночных нервных волокнах от отдельных веретен лягушек и кошек с помощью осциллоскопа, который он сконструировал для этой цели (в 1930 году это было настоящим подвигом).

Мышечные волокна в составе веретена (интрафузальные волокна) отличаются от основной мышечной массы (экстрафузальных волокон) во многих отношениях, включая молекулярную структуру содержащегося в них миозина. Они названы интрафузальными волокнами, от лат. fusus - веретено.

Сенсорный аппарат веретен в мышцах конечности кошки. Веретено состоит из капсулы, содержащей от 8 до 10 интрафузальных волокон. В центральной, или экваториальной, области каждого волокна находится большое скопление ядер. Их расположение дает основание для классификации интрафузальных волокон, которые подразделяют на сумчатые и цепочечные волокна (bag or chain fibers), в зависимости от того, сгруппированы ли ядра в центре или распределены линейно вдоль волокна.

Два типа сенсорных нейронов иннервируют каждое мышечное веретено. Более крупные нервные волокна, афференты группы la, имеют диаметр от 12 до 20 мкм и проводят импульсы со скоростью до 120 м/с. (Классификация волокон, которая используется здесь и является общепринятой. Их терминали обвиваются вокруг центральной части как сумчатых, так и цепочечных волокон, и формируют первичные окончания. Более мелкие сенсорные нервы (волокна группы II) имеют диаметр от 4 до 12 мкм и проводят импульсы гораздо медленнее. Они контактируют с цепочечными волокнами, где образуют вторичные окончания.

**Литература**

1. Пенроуз Р. О компьютерах, мышлении и законах физики.
2. Грегори Р.Л. Разумный глаз.
3. Леках В.А. Ключ к пониманию физиологии.
4. Гамов Г., Ичас М. Мистер Томпкинс внутри самого себя: Приключения в новой биологии.