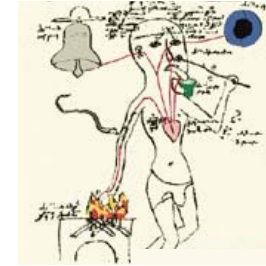


ÉRZÉKSZERV RECEPTOROK BIOFIZIKÁJA

KELLERMAYER MIKLÓS

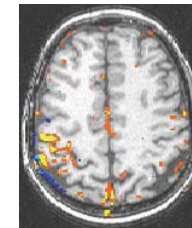
Elméletek az érzékelésről



Kardiocentrikus érzékelés
(középkori rekonstrukció)

Arisztotelész (Kr. e. 384-322)
kardiocentrikus érzékelés.

Galenus (Kr. u. 129-200)
kardiocentrikus érzékelés
cáfolatait adta.



fMRI felvétel szenzomotoros
funkció közben



Szenzoros homunculus

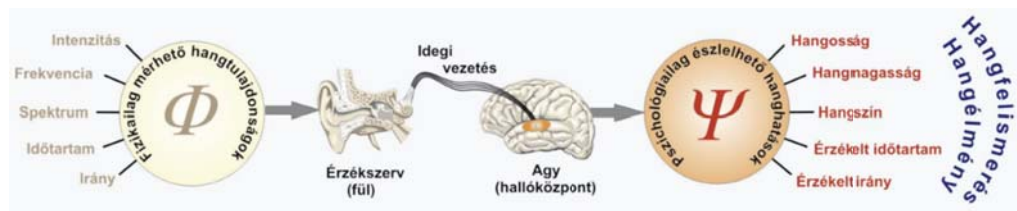
Ma:

inger →

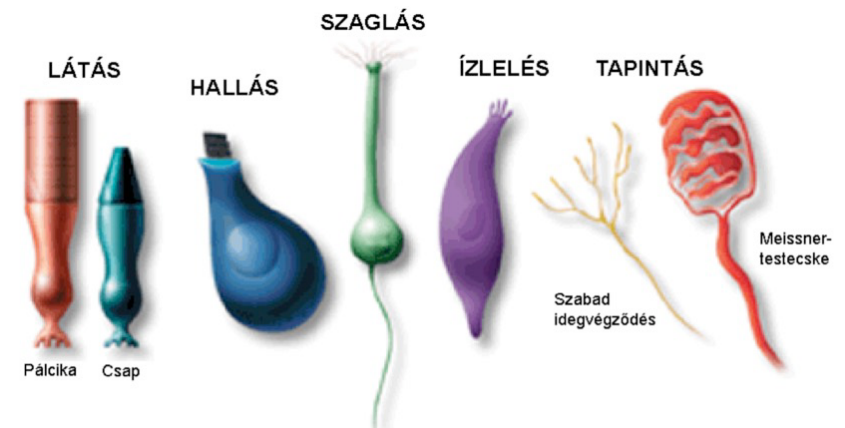
- érzékszervi receptorok →
- receptorpotenciál →
- ideg →
- akciós potenciál →
- központi idegrendszer →
- jelfeldolgozás →
- **érzet**

Érzékelés általános folyamata

Hallás esete



Érzékszervi receptorok



Érzékszervi receptor (érzőreceptor): Speciálizálódott érzékelősejt, amely egy adott típusú ingerre (fény, hang, szagmolekulák) válaszol és továbbítja az információt a központi idegrendszerbe.

Receptorok (eltérő jelentés!): Olyan fehérjék, amelyek specifikusan képesek hormonok, neurotranszmitterek és más anyagok megkötésére és ezáltal specifikus válaszreakciókat indítanak el.

Öt érzék?

Legfontosabb érzésmodalitások (első II helyen a tudatosuló érzékelések)

Érzésmodalitás	Receptor	Érzékelőszerv
Látás	Csapok és pálcikák	Szem
Hallás	Szőrsejtek	Fül (Corti-szerv)
Szaglás	Olphactorius neuron	Szagló nyálkahártya
Ízezés	Ízlelőreceptor-sejtek	Ízlelőbimbó
Szögyorsulás	Szőrsejtek	Fül (félkörös ívjáratok)
Lineáris gyorsulás	Szőrsejtek	Fül (utrículus és sacculus)
Tapintás-nyomás	Idegvégződések	Többféle*
Meleg	Idegvégződések	Többféle*
Fájdalom	Idegvégződések	Többféle*
Hideg	Csupasz idegvégződések	...
Ízületi helyzet és mozgás	Idegvégződések	Többféle*
Izomhossz	Idegvégződések	Izomorsó
Izomfeszülés	Idegvégződések	Golgi-féle inszerv
Artériás vérnyomás	Idegvégződések	A sinus caroticus és az aortaív nyújtási receptorai
Centrális vénás nyomás	Idegvégződések	A nagyvénák és a pitvarok falának nyújtási receptorai
A tüdő feszülése	Idegvégződések	A tüdőszövet nyújtási receptorai
A vér hőmérséklete	Hypothalamusneuronok	...
Artériás P_{O_2}	Idegvégződések	Glomus caroticum és aorticum
Liquor-pH	A nyúltvelő ventrális felszínének receptorai	...
A plazma ozmotikus nyomása	Az OVLT és valószínűleg más circumventricularis szervek az előlő hypothalamusban	...
Arteriovenosus glukózkülönbség	Hypothalamus (glukosztát) sejtjei	...

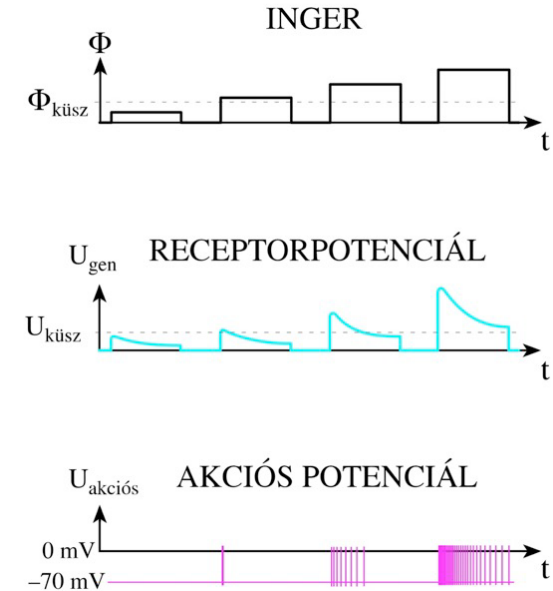
A jelátalakítás lépései

Környezet
(fizikai-kémiai hatások)

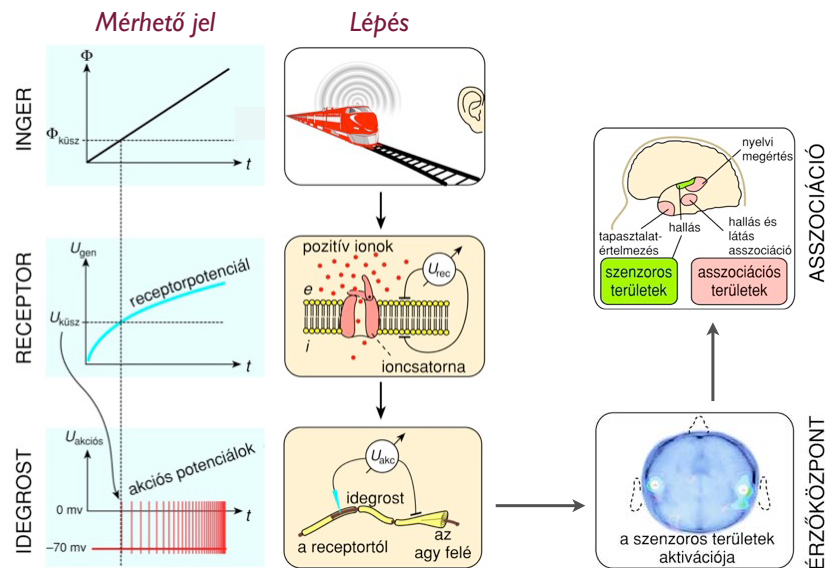
Receptor

Idegsejt

Központi idegrendszer



Ingertől az érzetig



Érzékenység

eV nagyságrendű inger is elegendő az ingerület kiváltására:

- hallóreceptorok: a levegő molekulák termikus mozgása
- fényreceptorok: 1-2 foton

Mit kódol az ingerület?

Az inger:

1. modalitását (inger típusa)
2. intenzitását (inger erőssége)
3. időtartamát
4. lokalizációját

I. Modalitás

Adekvát inger

Az az energiafajta, amelyre a receptor a legérzékenyebb (pl. a pálcikák adekvát ingere a fény).

Az akciós potenciálok minden idegben azonosak. Honnan tudjuk például, hogy az ingerület tapintási és nem melegingerhez tartozik?

Specifikus érzékszervi energiák elve

Az érzetet az impulzusok által aktivált agyrész határozza meg!

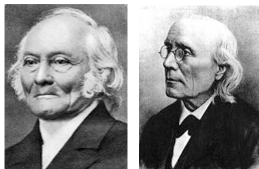
2. Intenzitás

Az inger nagyságáról információt hordoz

- akciós potenciálok frekvenciájának megváltozása
- aktivált receptorok számának megváltozása

Weber-Fechner-féle
pszichofizikai alaptörvény

$$\psi = \text{const} \cdot \lg \frac{\phi}{\phi_0}$$



Weber (1795-1878) Fechner (1801-1887)

Stevens-törvény

$$\psi = \text{const} \cdot \left(\frac{\phi}{\phi_0} \right)^n$$



Stevens (1906-1973)

ψ = érzet erőssége
 ϕ = háttérintenzitás
 ϕ_0 = abszolút küszöbinger
 n = érzékelés fajtájára jellemző konstans

$n < 1$: kompresszív függvény (hallás, látás)

$n > 1$: expanszív függvény (nyomás, ízlelés)

3. Időtartam, adaptáció

Adaptáció. Állandó erősségű ingerrel stimulálva, egy idő után a receptorhoz tartozó idegben csökken az akciós potenciálok frekvenciája.

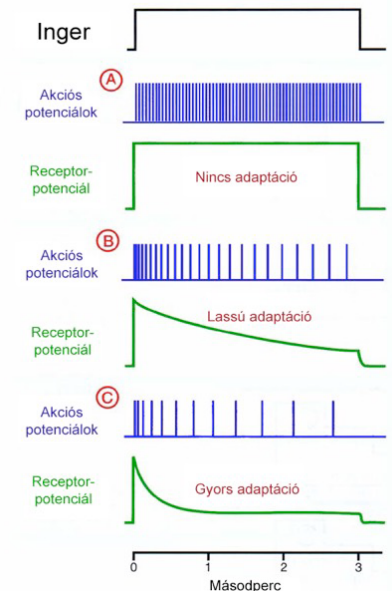
Gyorsan adaptálódó (fázisos) receptorok

Pl. tapintás, szaglás, hőérzet

Lassan és csak korlátozott mértékben adaptálódó (tónusos) receptorok

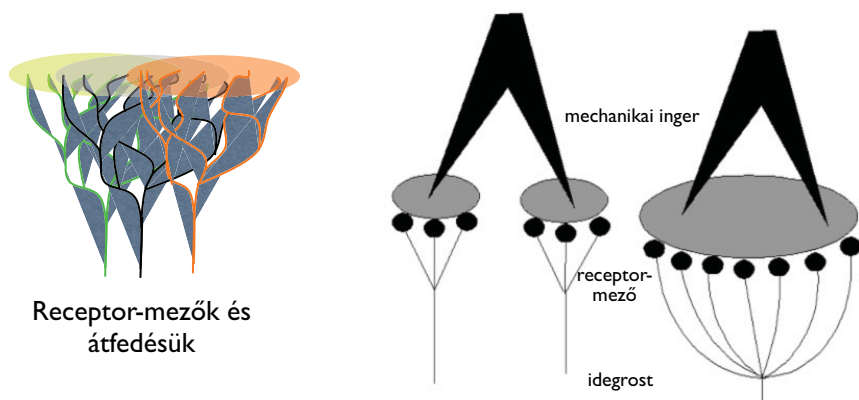
Pl. hideg, fájdalom (fogfájás)

Illyés Gyula: "Doleo, ergo sum"



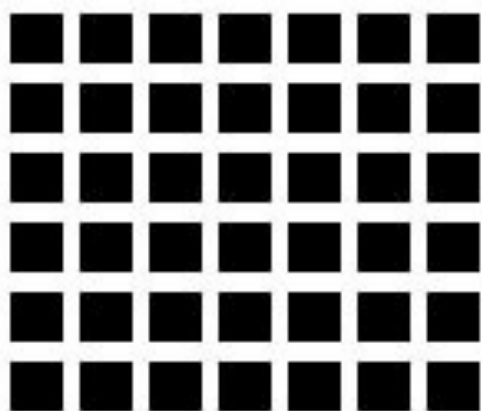
4. Lokalizáció, receptor-mezők

A többszörösen elágazó idegvégződések *receptormezőket* hoznak létre (konvergencia). Ilyenek találhatók pl.a bőrben (tapintóreceptorok) és a retina perifériáján (pálcikák).

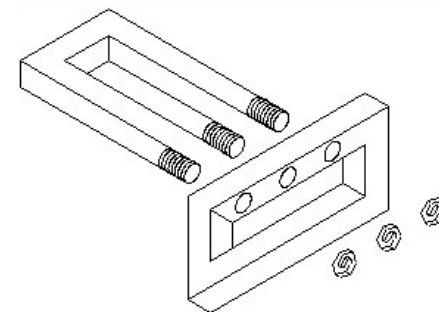
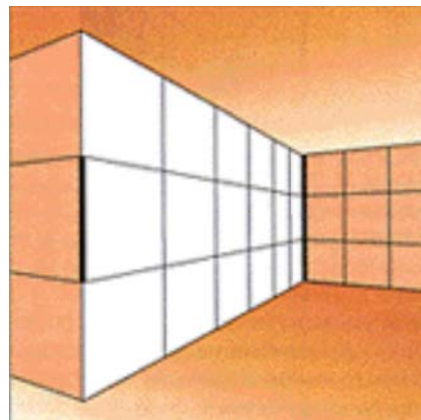


A SZEM BIOFIZIKÁJA

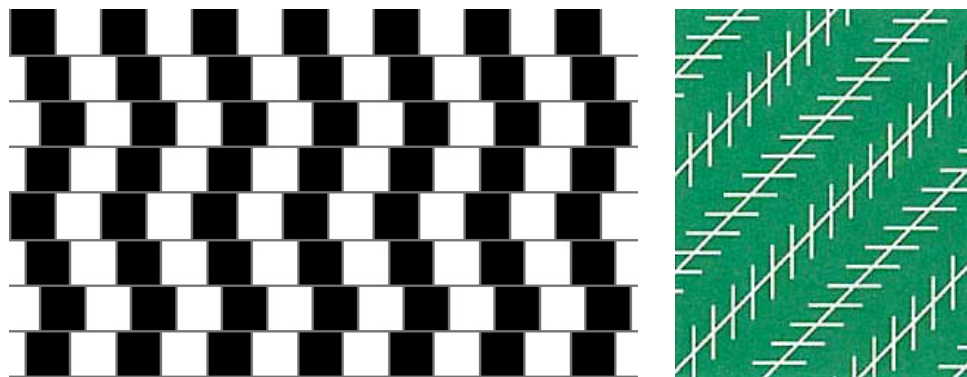
Optikai csalódások - intenzitás



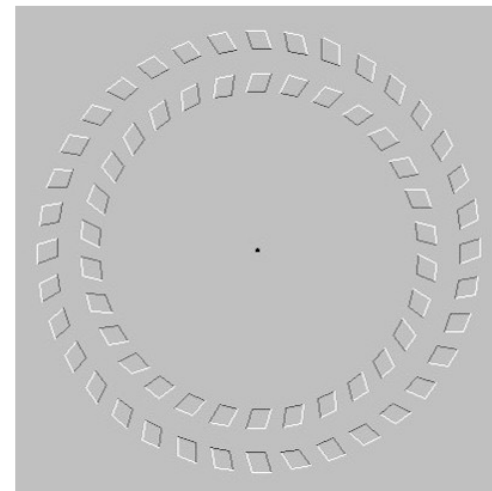
Optikai csalódások – tér



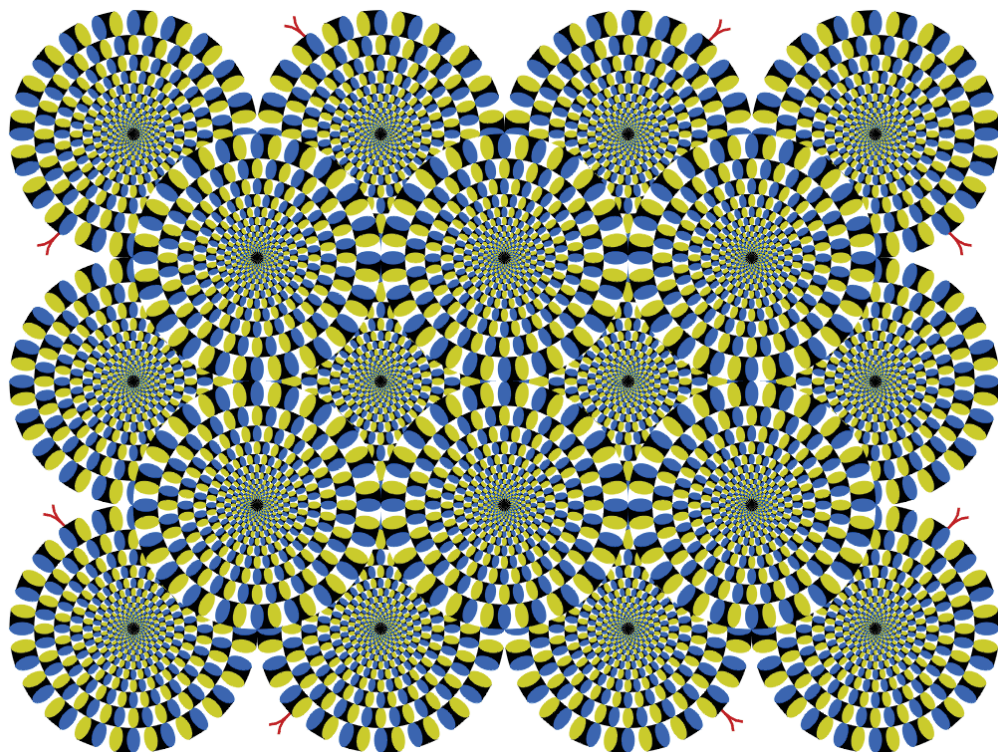
Optikai csalódások – irány



Optikai csalódások – mozgás

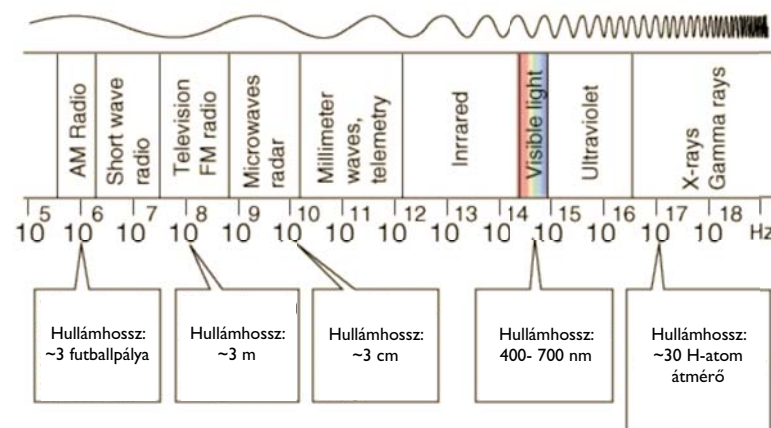


Az optikai csalódások a látórendszer komplex jelfeldolgozó képességére utalnak.



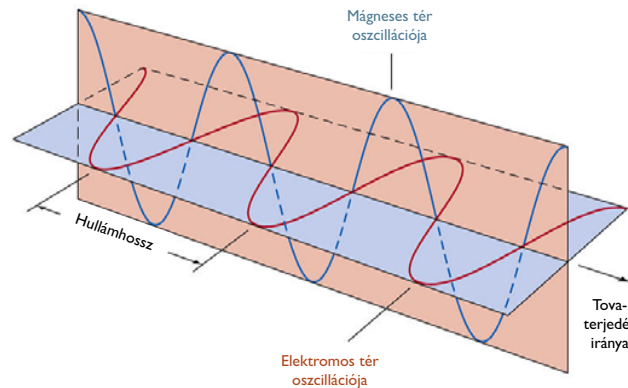
Inger: fény

Elektromágneses hullám



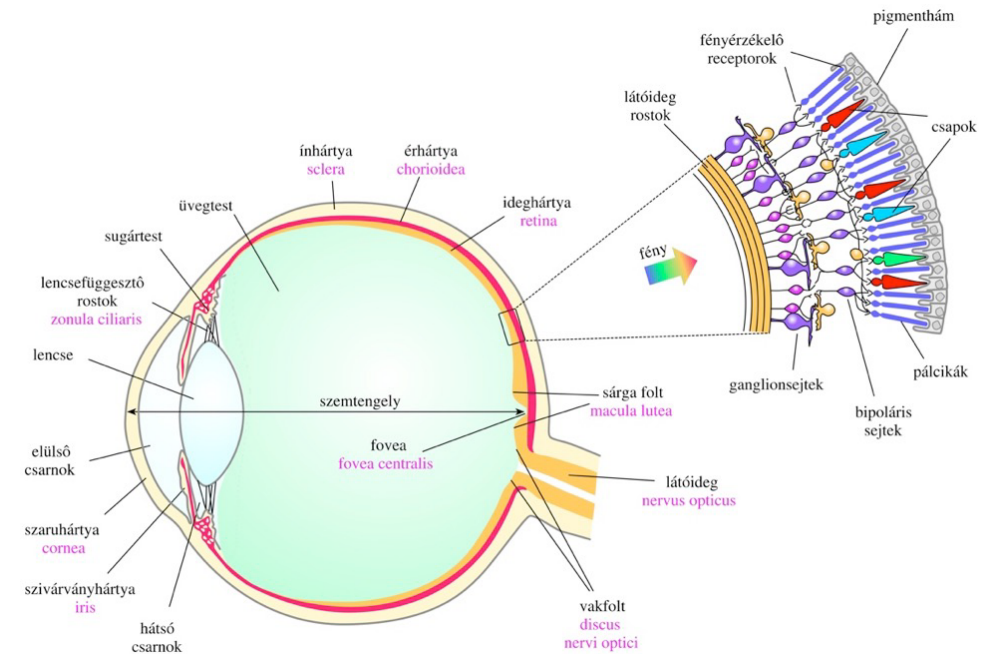
Inger: fény

Tranzverzális hullám

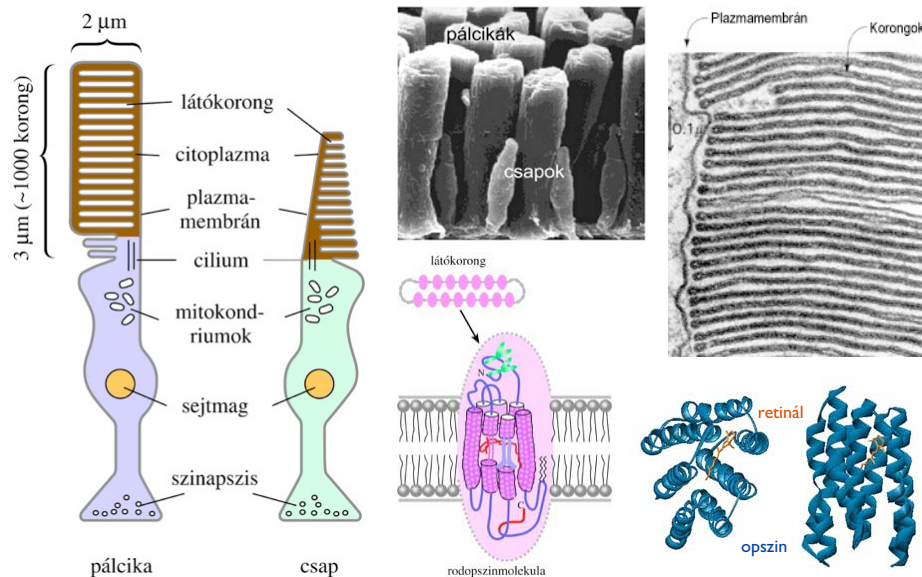


A szem érzékeny: hullámhosszra és amplitudóra (~intenzitás)
A szem érzéketlen: fázisra és polarizációra

“Receptor-szerv”: szem



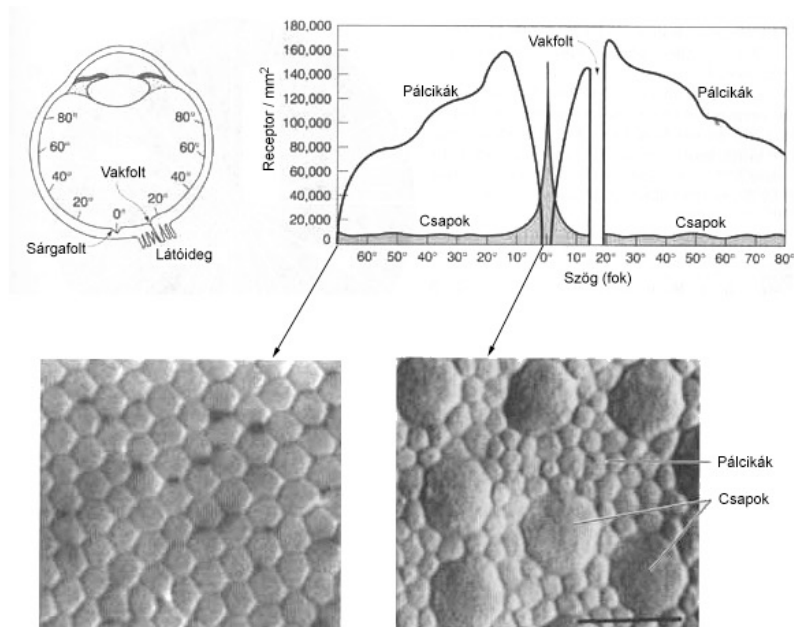
Fotoreceptorok



A receptorsejtek tulajdonságai

Pálcika	Csap
Kis fényintenzitást képes érzékelni (optimális esetben akár 1 fotont!)	Kevésbé érzékeny, de nagy intenzitástartományban érzékel
Közepes fényerősségnél válasza telítődik	Nincs telítődés
Főleg a retina periferiáján található	Foveában, főleg fovea centralis
Egy ganglionnak több pálcika adja át az ingerületet (nagyobb érzékenység, kisebb térbeli felbontás)	Kevésbé konvergáló idegi kapcsolatok (jobb térbeli felbontás)
Nem érzékel színeket	Színérzékeny

Fotoreceptor eloszlás a retinán



A fotoreceptor-sűrűség meghatározza a szem biológiai feloldóképességét

Tárgy	Receptorokra eső kép	Látásérzet

- Feloldás feltétele: legalább egy inaktív receptorsejt legyen két aktív receptorsejt között. Ekkor a legkisebb látószöghatár a redukált szemmodell alapján ($\alpha_0 \approx 0.8'$).
- Az emberi szemben a hullámoptikai és biológiai feloldóképesség értékei nagyjából **egybeesnek**.

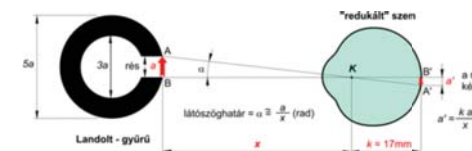
Látásélesség (visus, "Visual Acuity", VA):

$$\text{látásélesség} = \frac{1'}{\alpha} 100\%$$

α = kísérleti (mért) látószöghatár

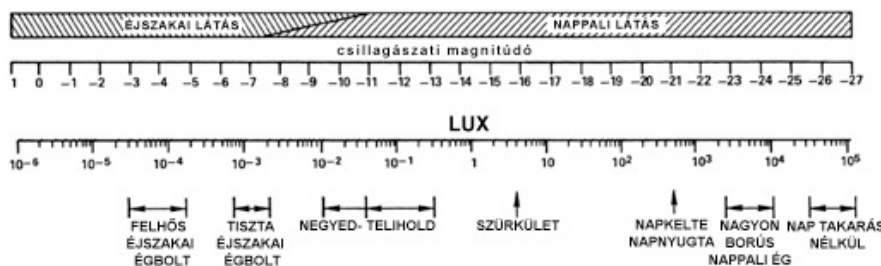
Normál látószöghatár egészséges emberben:
1' (=100% visus)

Látásélesség mérése

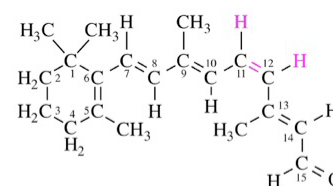


Látási ingerület kialakulása

A szem érzékenysége
 $10^{-9} - 10^5$ lux!

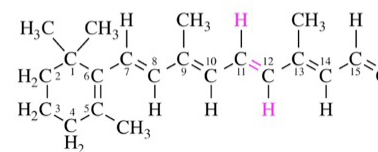


Fényérzékelés alapja: fotokémiai reakció



11-cisz-retinál

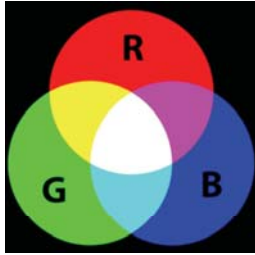
fényerjesztés



all-transz-retinál

1 rodopszin elnyel 1 fotont
↓
500 transzducin molekula aktiválódik
↓
500 foszfodiészteráz molekula aktiválódik, és
↓
 10^5 cGMP molekulát hidrolizál
↓
250 Na^+ -csatorna bezáródik
↓
másodpercenként $10^6 - 10^7$ Na^+ ion beáramlása gátlódik
↓
a sejt hiperpolarizálódik (1 mV)
↓
a transzmitterleadás csökken (glutamát: gátló neurotranszmitter).

A színérzékelés alapja



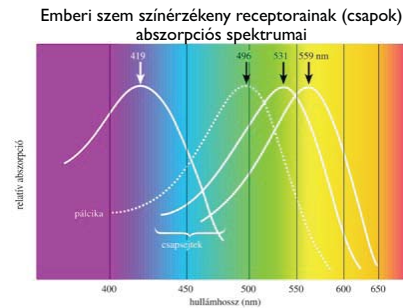
Additív színkódolás

Bármely szín kifejezhető a három alapszín (R=vörös, G=zöld, B=kék) megfelelő súlyozású összekeverésével

$$X = rR + gG + bB$$

Emberi szemben:

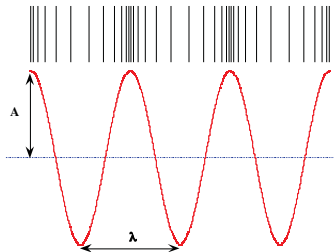
- 3 különböző színérzékelő receptor.
- Mindegyik receptor más-más színtartományban érzékeny, azaz más színeket nyel el (R=64%, G=32%, B=2%).



A HALLÁS BIOFIZIKÁJA

Inger: hang

Longitudinális mechanikai hullám (nyomáshullám)



Longitudinális hullám

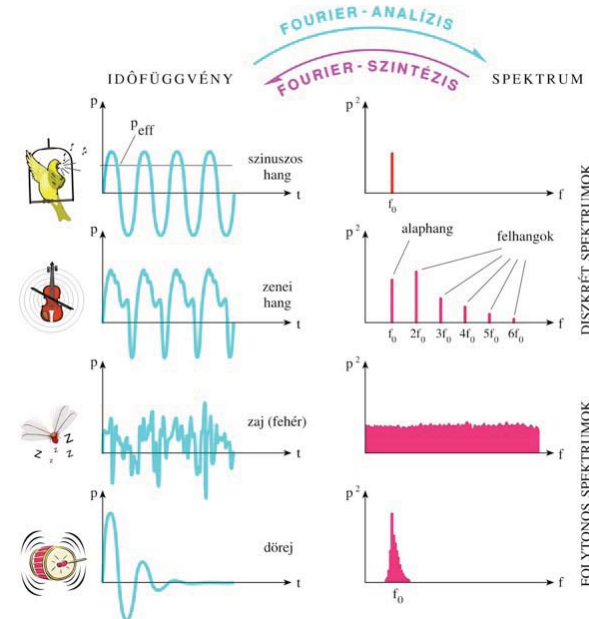


Tranzverzális hullám

Harmonikus rezgés: $y(t) = A \sin(ft + \varphi)$

y =aktuális nyomás; t =idő
 f =frekvencia (Hz); A =amplitúdó
 φ =fáziseltolódás

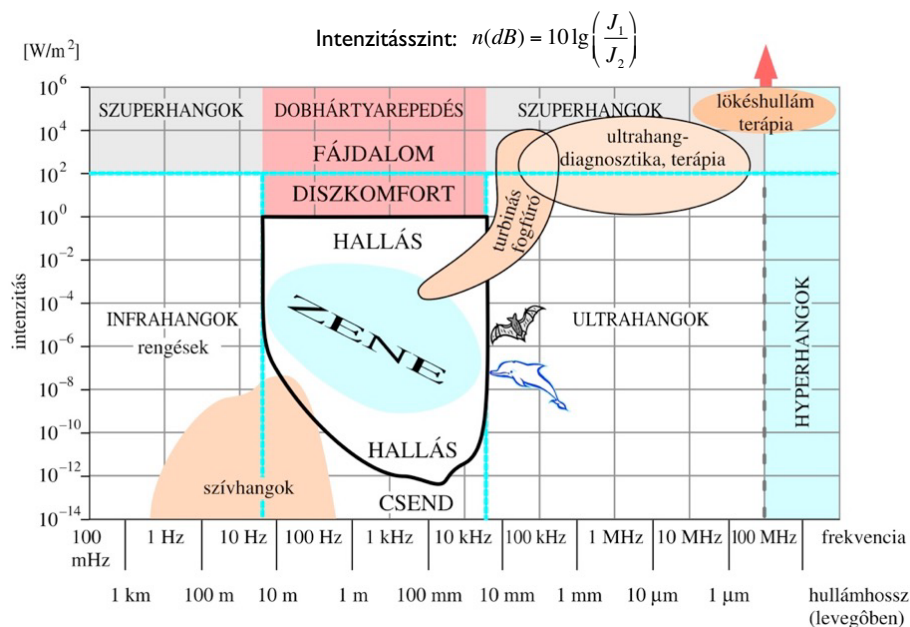
Hangok és spektrumaik



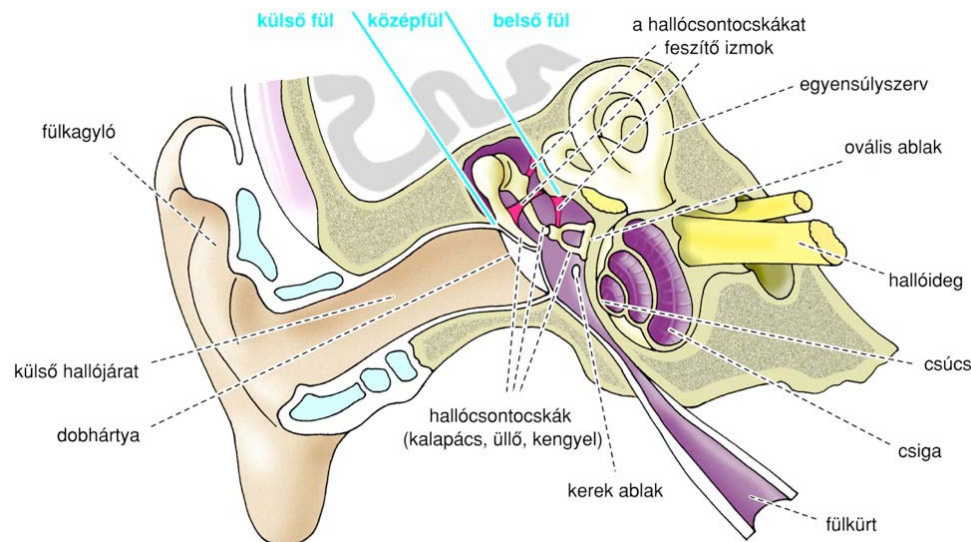
A Fourier analízis lépései:



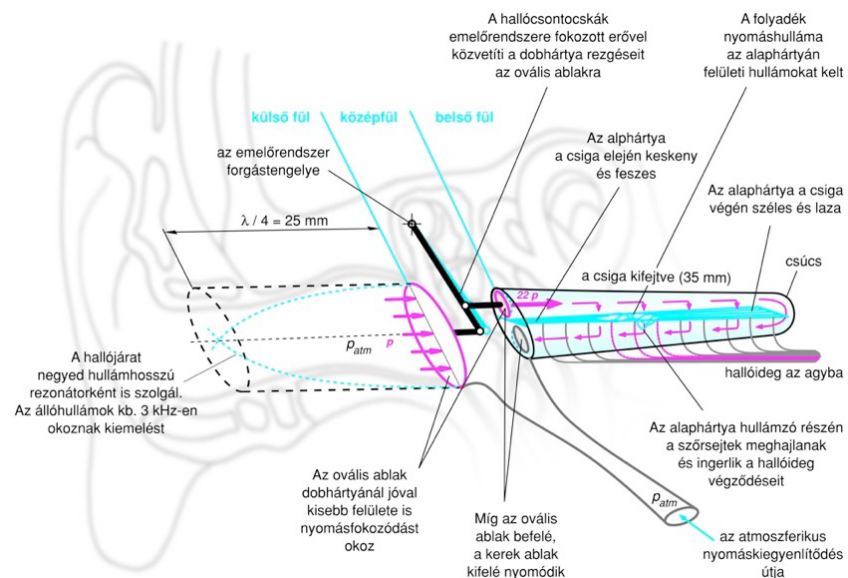
Hangok frekvenciája és intenzitása



“Receptor-szerv”: fül



A fül egyszerűsített vázlata



Külső fül: hanggyűjtő

Fülkagyló

A hangot a hallójáratba tereli.

Hallójárat

Visszaveri és a dobhártya felé tereli a hanghullámokat. Adott tartományt (2000-5000 Hz) hatékonyabban továbbít.

Dobhártya

A hang által rezgésbe jön.

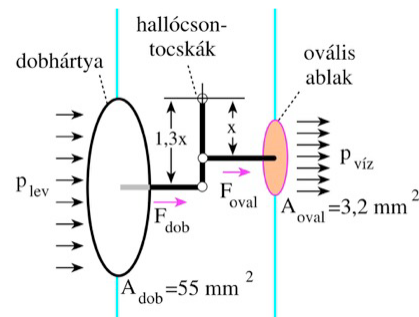
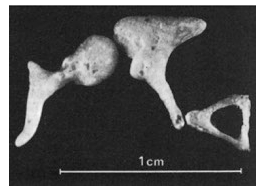
A középfül: mechanikai erősítő

Hallócsontocskák (kalapács, üllő, kengyel)

A dobhártya rezgését felerősítik, és átvisszik az ovális ablakra.

Erősítés:
kisebb felületre koncentrált rezgések: $17 \times$
emelőszerű működés: $1,3 \times$

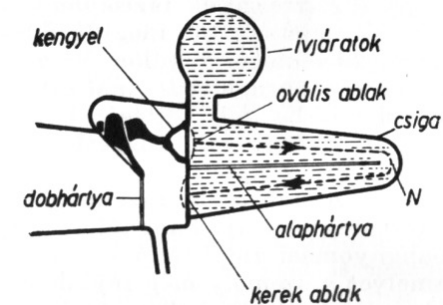
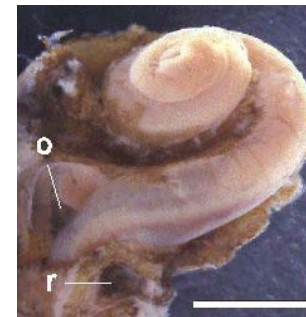
Összesen kb. $22 \times$
nyomásnövekedés



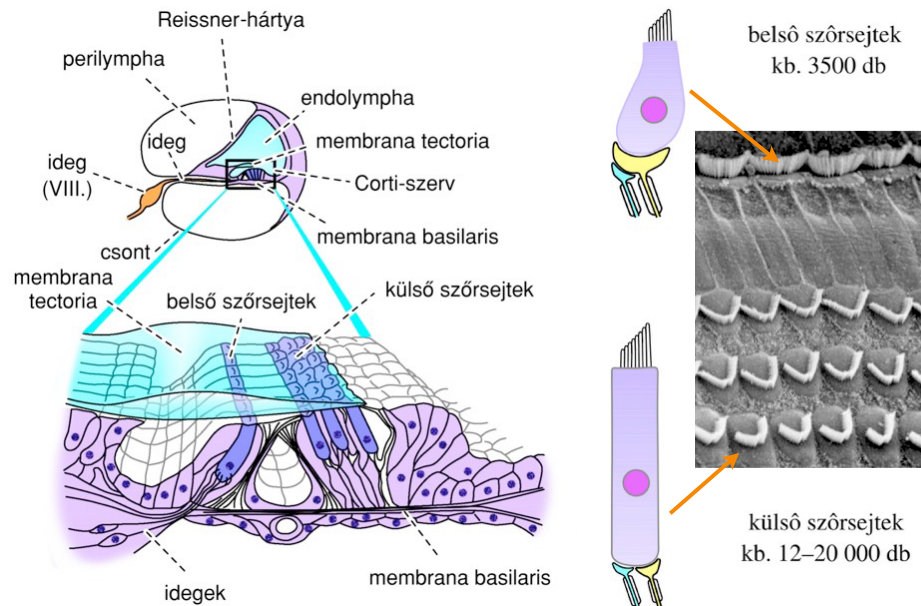
A belső fül: szenzor

Egyensúlyozószerv: félkörös ívjáratok

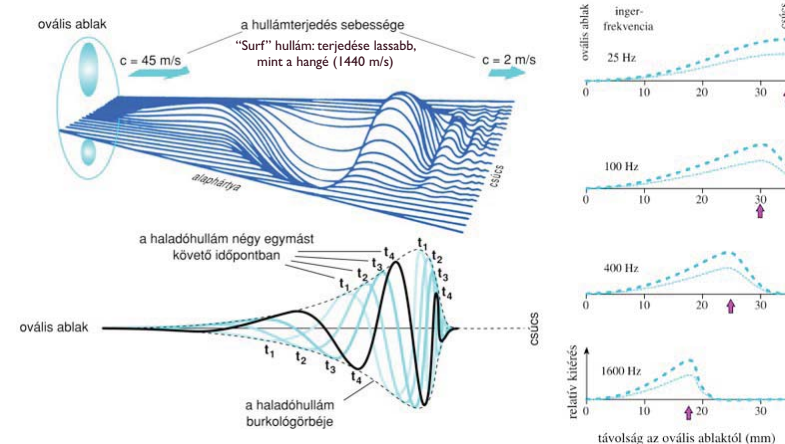
Csiga (cochlea): 2,5 menetű, 35 mm hosszú folyadékkal teli csatorna. Hosszában a részben csontos, részben hártyaszerű fal, az *alaphártya* (membrana basilaris) osztja ketté. A hang érzékelését végzi.



A belső fül finomszerkezete



Békésy: felületi haladóhullámok az alaphártyán

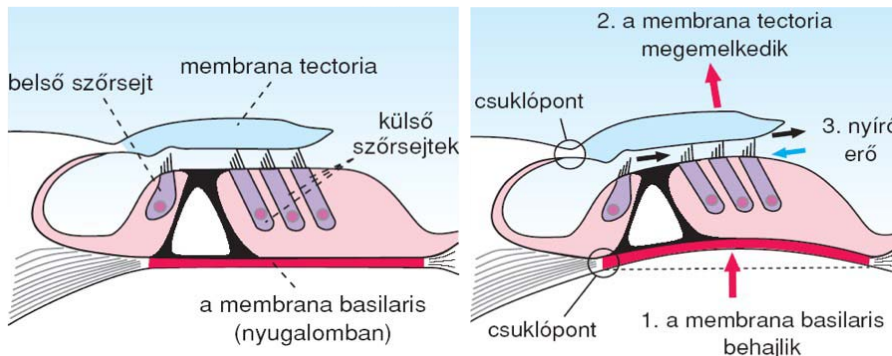


Békésy György
Nobel-díj 1961

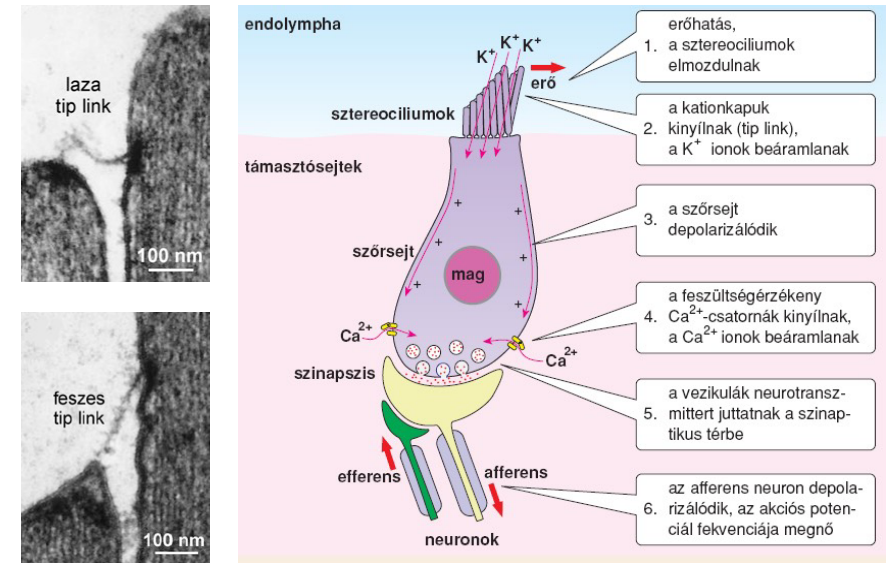
A felületi hullámcsúcsok helyének frekvenciafüggése durva frekvencia-diszkriminációra ad lehetőséget.

A Corti-féle szerv működése

A szőrsejtek a membrana basilaris behajlása miatt megdőlnek és depolarizálódnak.



Belső szőrsejtek: Mechanoelektromos transzdukció



Passzív versus aktív detektálás

Passzív detektálás (Probléma, hogy túl nagy a csillapítás)

- H. Helmholtz (1857): húrok rezonálnak.
- Békésy Gy. (1930-40-es évek): az alapmembrán rezeg (pozíciókódolás).

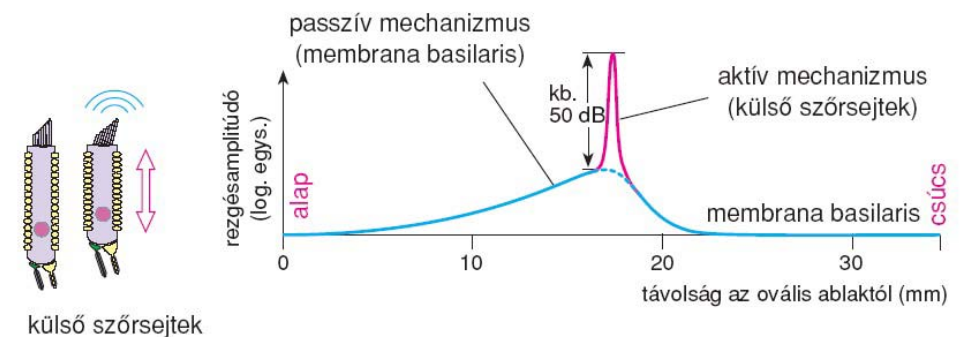
Aktív detektálás (Energia bepumpálása a detektálás frekvenciáján)

- T. Gold (1948): analógia a regeneratív rádióvevőkkel (pozitív visszacsatolás adott frekvencián: szelektivitás + érzékenység).
- W. Rode (1971): az élő fül sokkal érzékenyebb.
- D. Kemp (1979): hang jön a fülből (otoakusztikus emisszió).



A kritikus pontba hangolva a hallószőrök nagyon érzékenyebbé válnak a kis jelekre (hasonlóan a kihajlás jelenségéhez a kritikus nyomóerőnél).

Külső szőrsejtek: erősítők



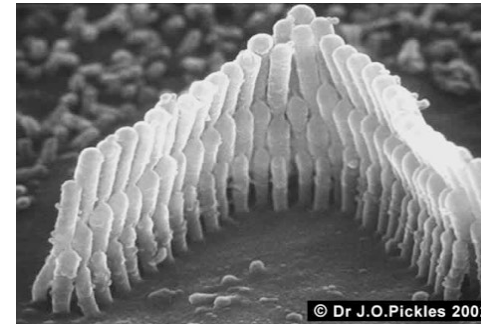
Regeneratív erősítő: pozitív visszacsatolási mechanizmus (szűk frekvencia tartományban nagy erősítés, de csak a disszipálódott energiát pótolja; egyébként fülcsengés jönne létre)

Külső szőrsejtek erősítő funkciója

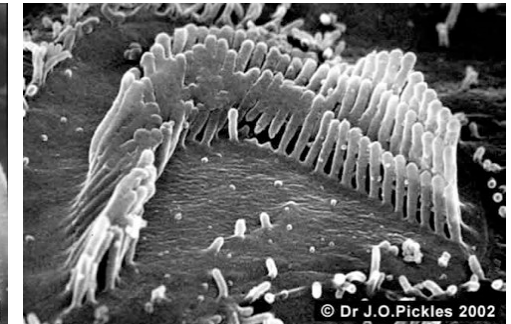


Felelős fehérje - **prestin**, transzmembrán motorfehérje
mechanoelektromos és elektromechanikus jelátalakítás

Halláskárosodás



Külső szőrsejtek (normál állapot)



Külső szőrsejtek (károsodott állapot; pl. koncert után)

Akusztikus információ kódolása

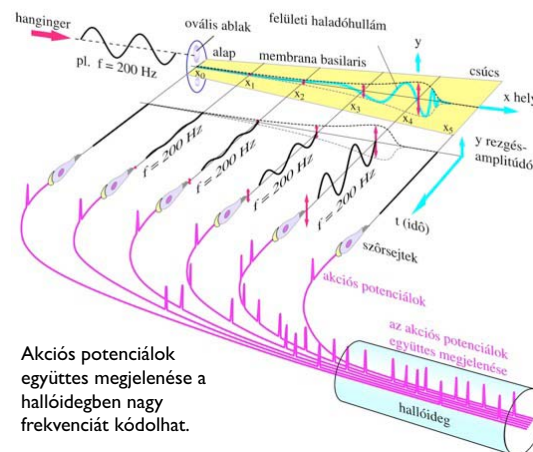
Hely-teória

Frekvencia érzékelés hely szerint kódolt.

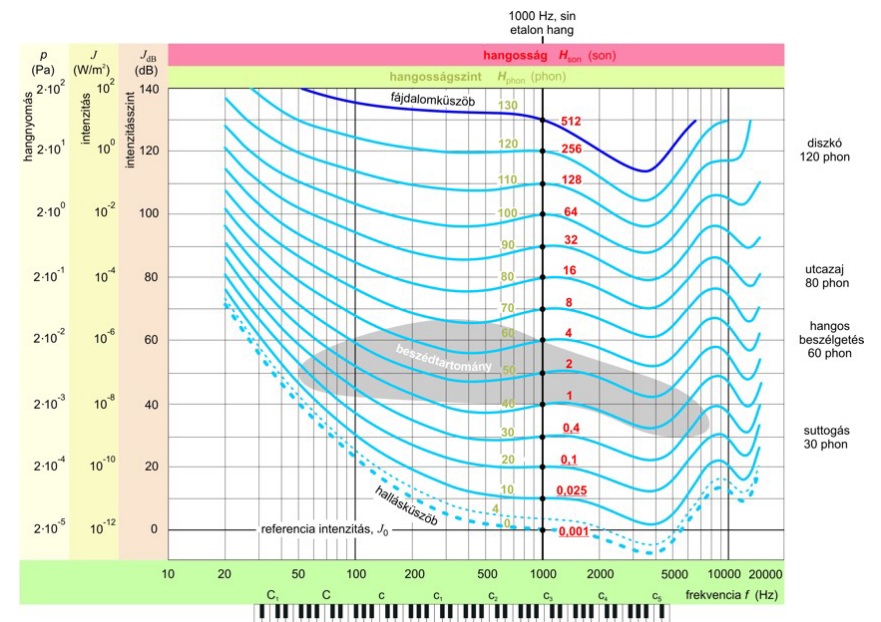
Alapja:

1. A Békésy-féle haladóhullámok amplitúdómaximum-helyeinek gyenge frekvenciafüggése.
2. Aktiv erősítés
3. Belső szőrsejtek afferens idegeinek érzékenysége frekvenciafüggő
4. Az afferens idegek hallókérgei leképeződése különböző helyekre történik: a frekvencia "hely szerint kódolt".

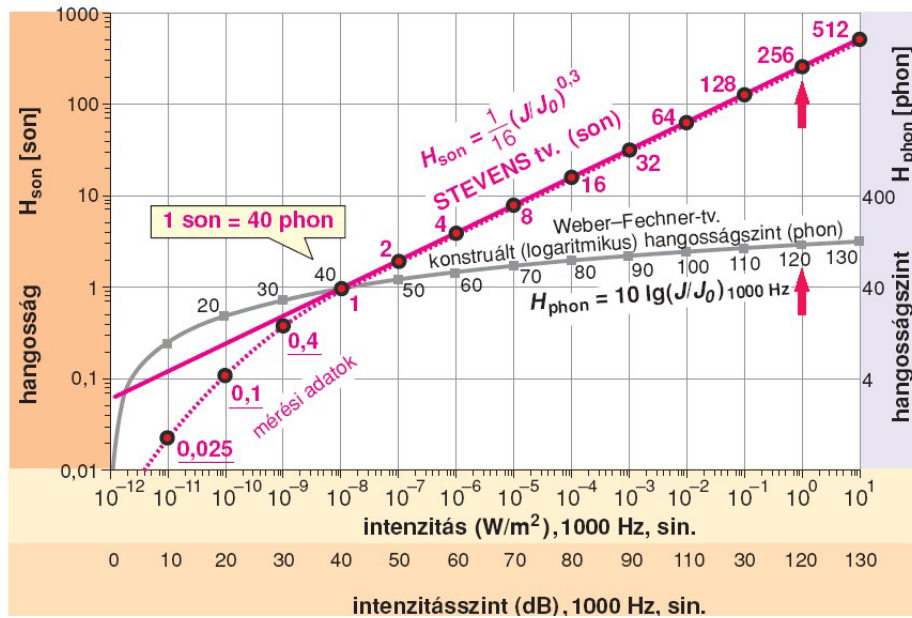
Röplabdaelmélet



Pszichoakusztika: hangosság (Fletcher-Munson)

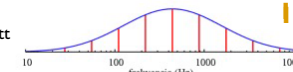


Phon és son skálák

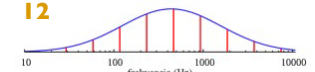


Akusztikus illúzió?

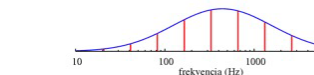
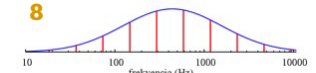
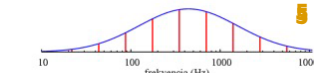
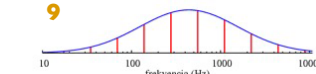
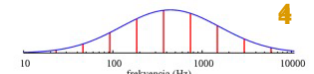
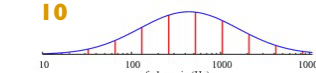
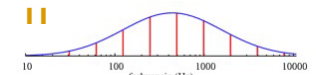
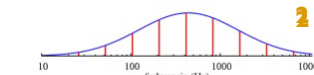
Shepard tónus:
oktávokkal elválasztott
szinushangok



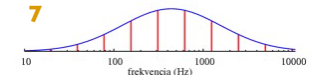
12



Shepard
skála:
mozgó
alaphang



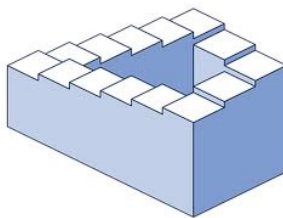
7



Akusztikus illúzió?



Maurits Cornelis
Escher (1898-1972)



Escher lépcső

