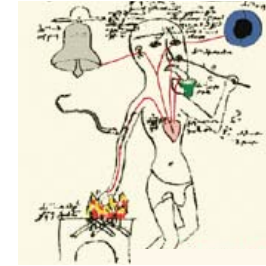


# ÉRZÉKSZERV RECEPTOROK BIOFIZIKÁJA

KELLERMAYER MIKLÓS

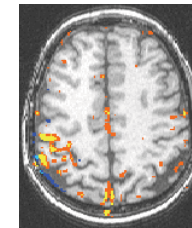
## Elméletek az érzékelésről



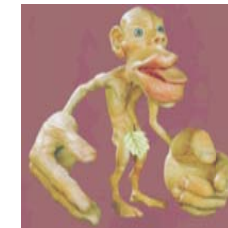
Kardiocentrikus érzékelés  
(középkori rekonstrukció)

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

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



fMRI felvétel szenzomotoros  
funkció közben



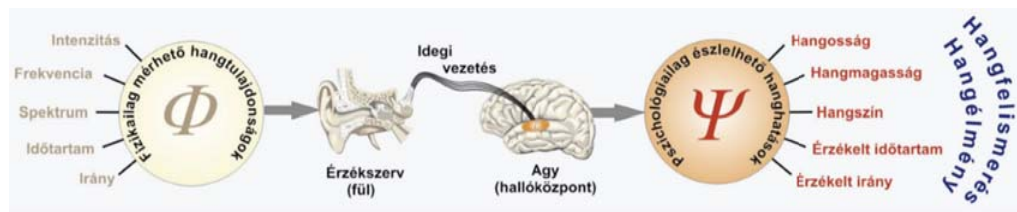
Szenzoros homunculus

Ma:

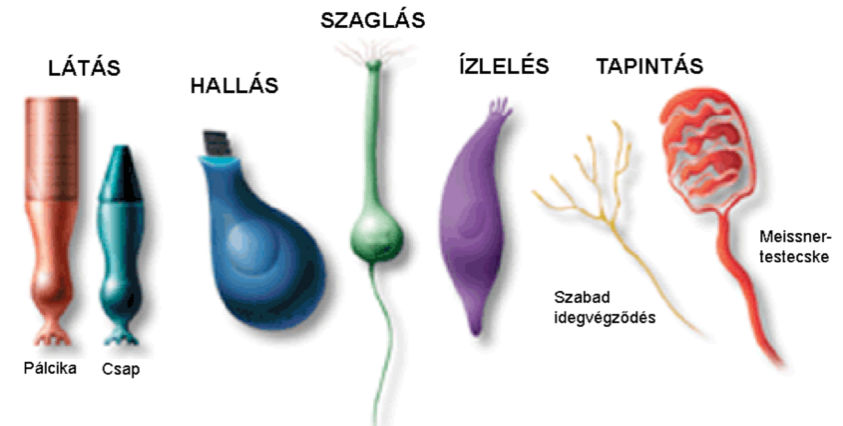
- inger →
- érzékszervi receptorok →
- receptorpotenciál →
- ideg →
- akciós potenciál →
- központi idegrendszer →
- jelfeldolgozás →
- érzet

## Érzékelés általános folyamata

Hallás esete



## Érzékszervi receptorok



**Érzékszervi receptor (érzőreceptor):** Szpecializálódott 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
Szögyvorsulás	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	...

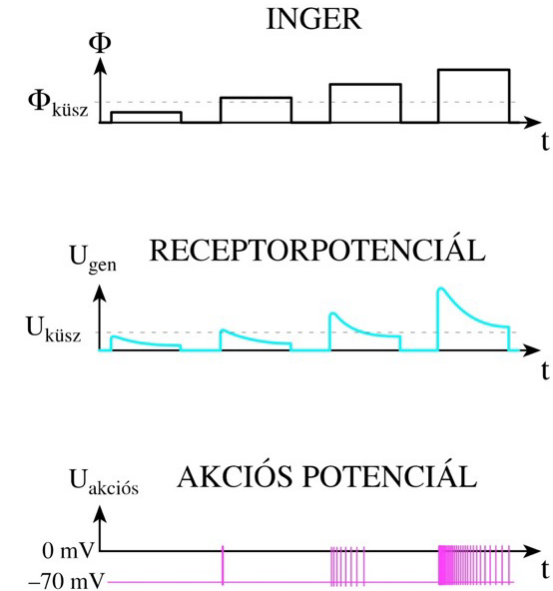
# A jelátalakítás lépései

**Környezet**  
(fizikai-kémiai hatások)

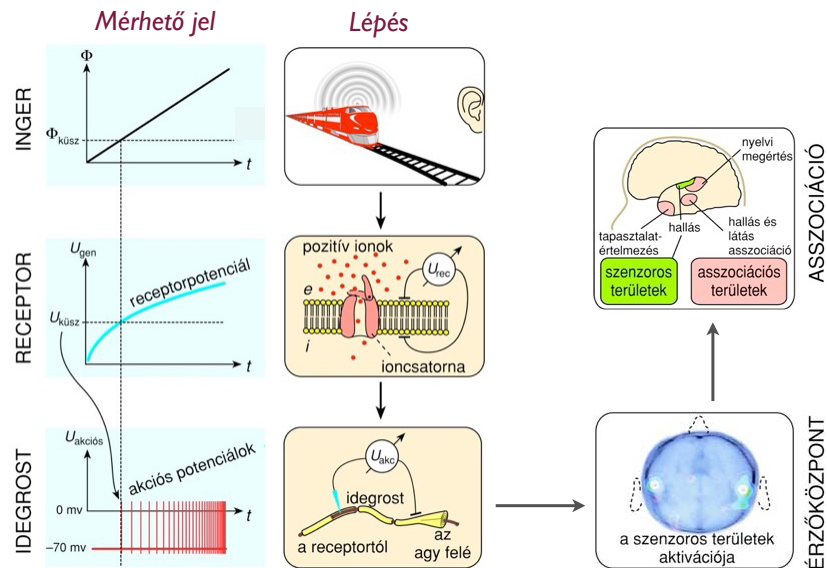
**Receptor**

**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!

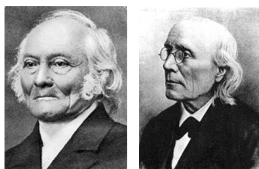
# 2. Intenzitás

## 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)

$\psi$  = érzet erőssége  
 $\phi$  = háttérintenzitás  
 $\phi_0$  = 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.

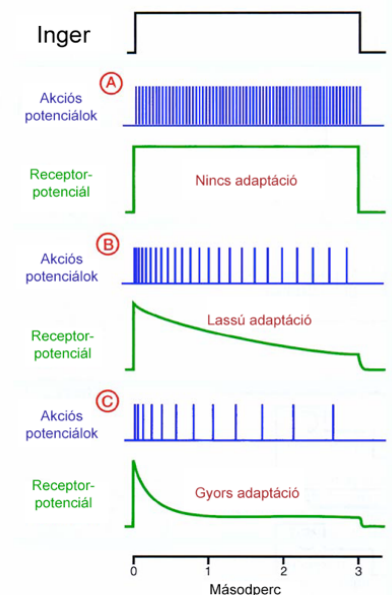
Gyorsan adaptálódó (fázisos) receptorok

Pl. tapintás, szaglás, hőérzet

Lassan és csak korlátozott mértékben adaptálódó (tónusos) receptorok

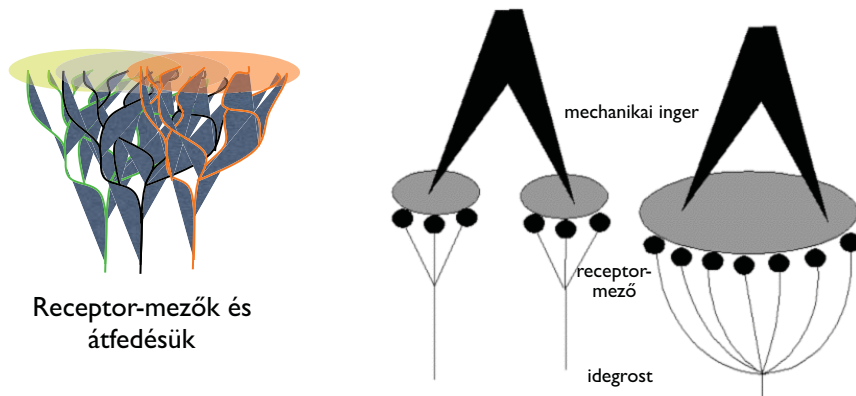
Pl. hideg, fájdalom (fogfájás)

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).

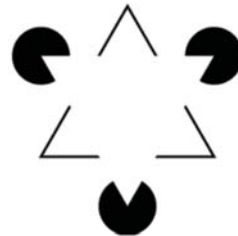


## A SZEM BIOFIZIKÁJA

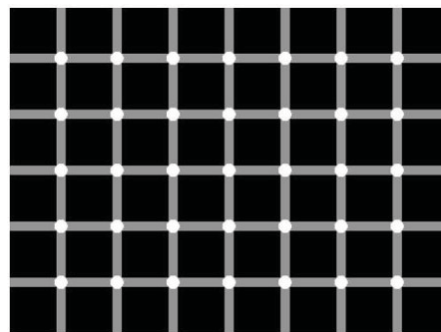
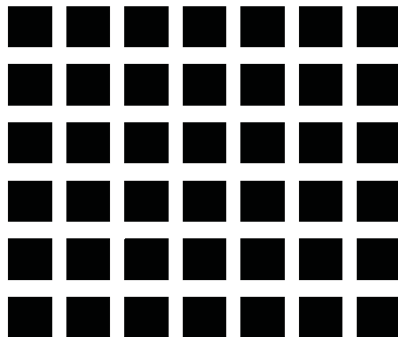
### Optikai csalódások - intenzitás



Mach sávok

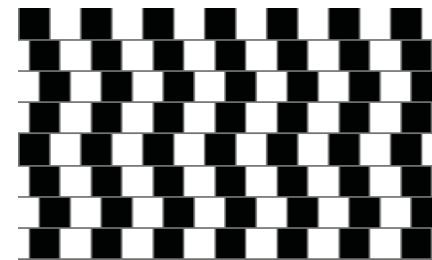


Kanizsa háromszög

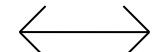
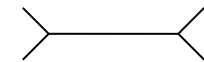
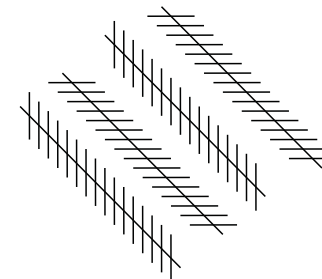


Hány fekete korongot látunk?

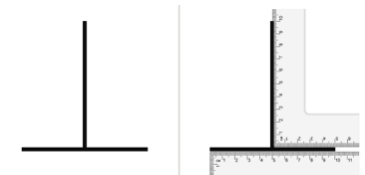
### Optikai csalódások – irány, méret



Café Wall illúzió



Müller-Lyer illúzió



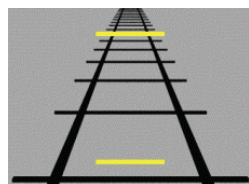
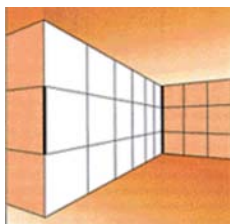
Vertikális-horizontális illúzió



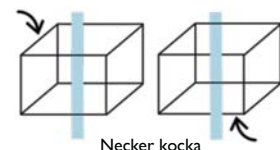
Ebbinghaus illúzió



## Optikai csalódások – tér



Ponzo illúzió



Necker kocka

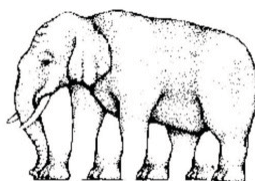
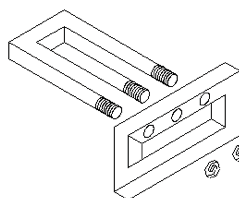


Necker kocka effektus római térhatású mozaikon

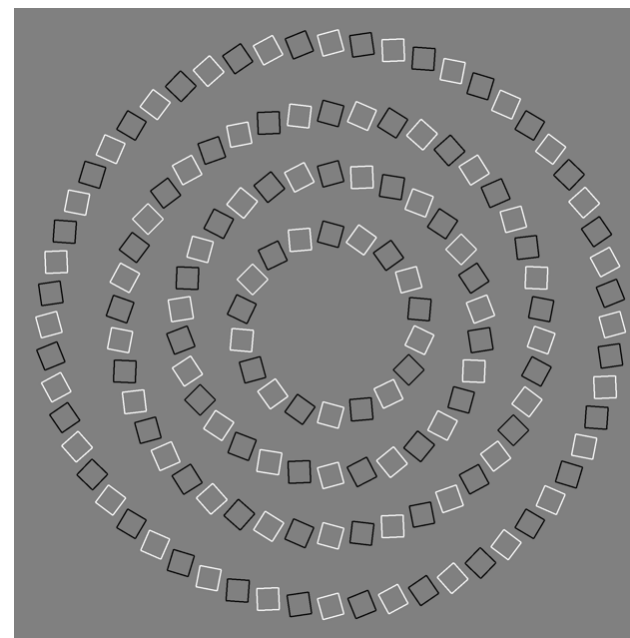
“Lehetetlen” geometriai alakzatok



Penrose háromszög



## Optikai csalódások – geometria



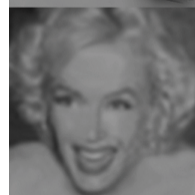
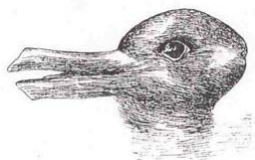
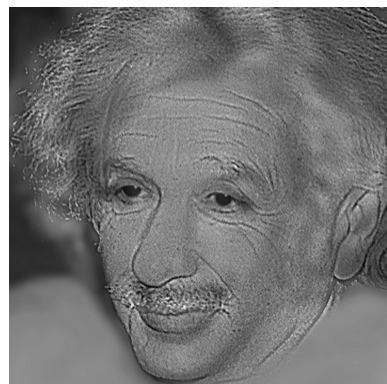
Pinna illúzió:  
Spirál, avagy  
koncentrikus  
körök?

## Optikai csalódások – alak

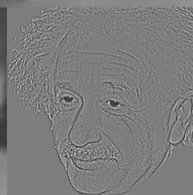
Reverzibilis alakok, komplementer alakok



Rubinváza illúzió

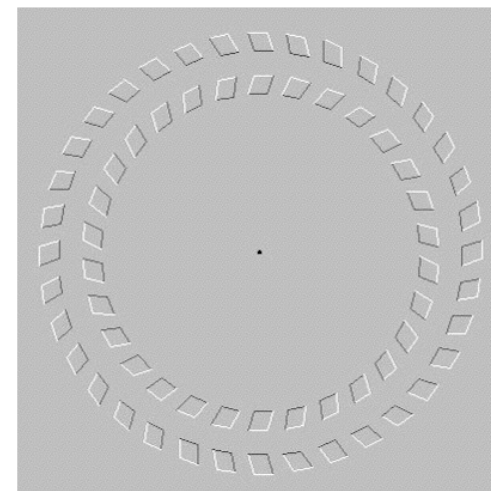


Gestalt

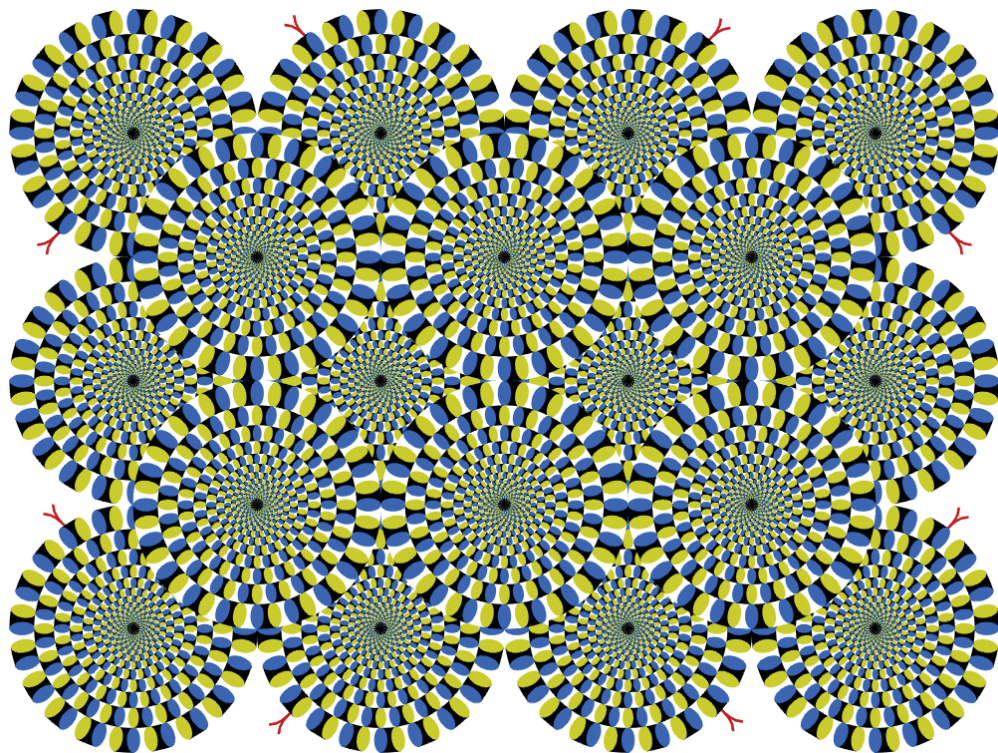


Kontúr

## Optikai csalódások – mozgás

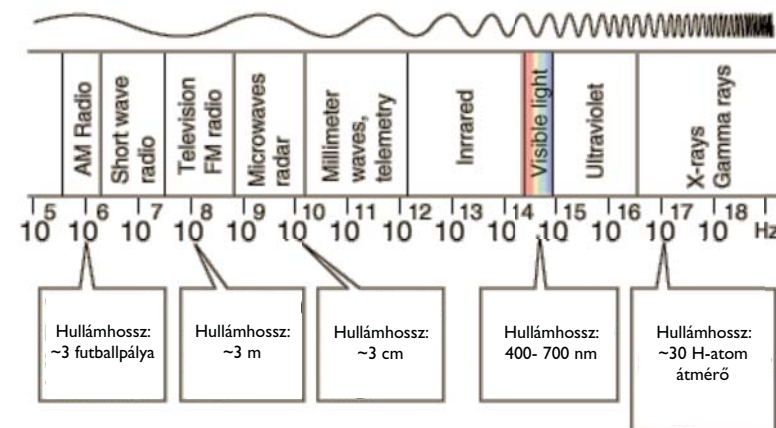


Az optikai csalódások a látórendszer komplex jelfeldolgozó képességére utalnak.



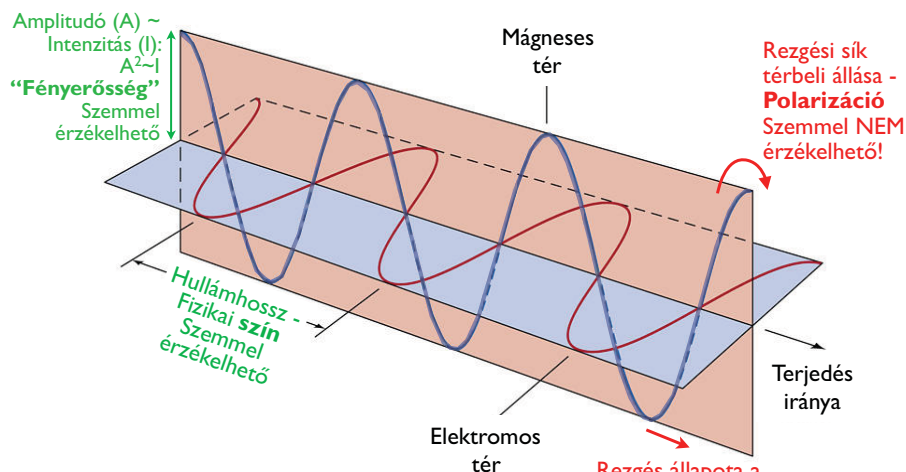
# Inger: fény

## Elektromágneses hullám



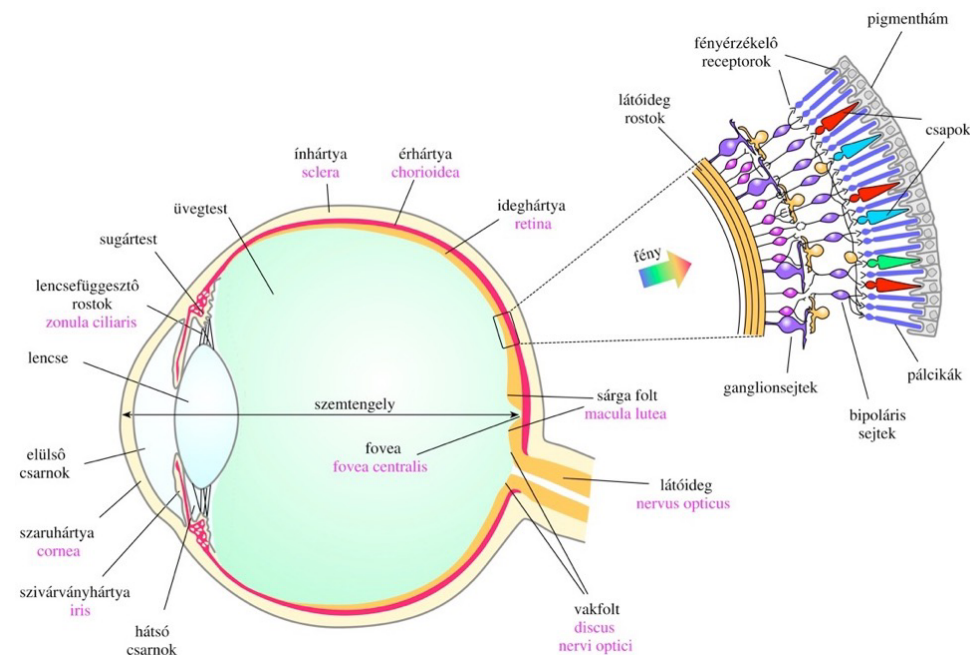
# Inger: fény

## Tranzverzális hullám



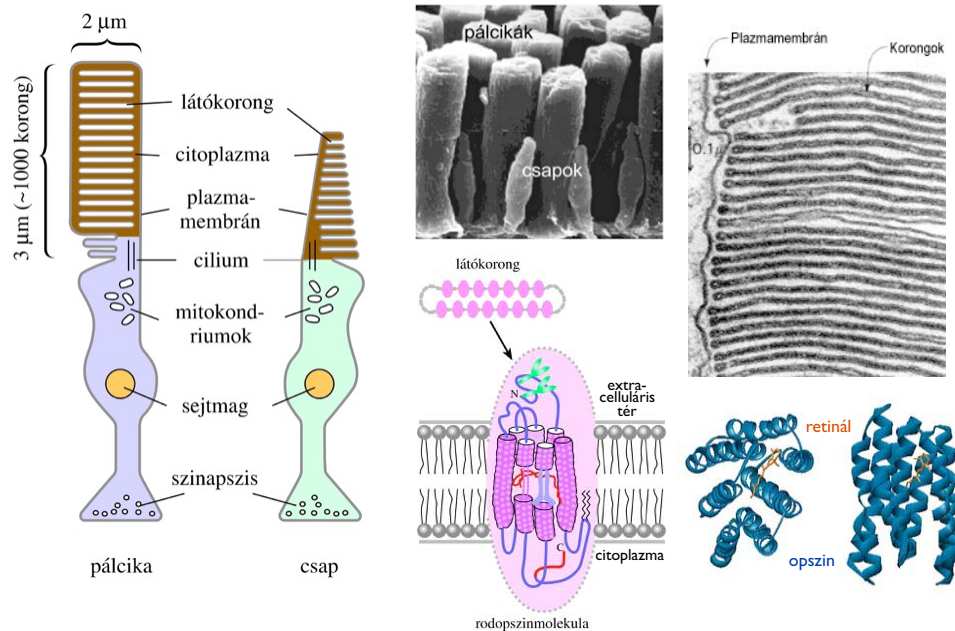
- A szem érzékeny: hullámhosszra és amplitúdóra (~intenzitás)
- A szem érzéketlen: fázisra és polarizációra

# “Receptor-szerv”: szem





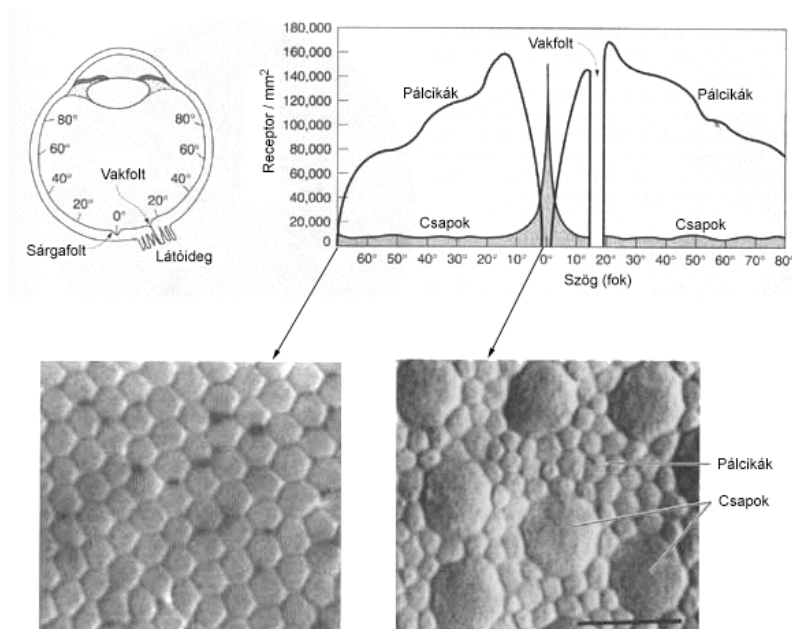
# Fotoreceptorok



# A receptorsejtek tulajdonságai

Pálca	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 perifériáján található	Foveában, főleg fovea centralis
Egy ganglionnak több pálca 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 aktivált receptorsejt között. Ekkor a legkisebb látószöghatár a redukált szemmodell alapján ( $\alpha_B \approx 0.8'$ ).
- Az emberi szemben a hullámoptikai és biológiai feloldóképesség értékei nagyjából **egybeesnek**.

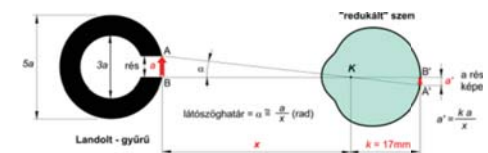
Látásélesség (visus, "Visual Acuity", VA):

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

$\alpha$  = kísérleti (mért) látószöghatár

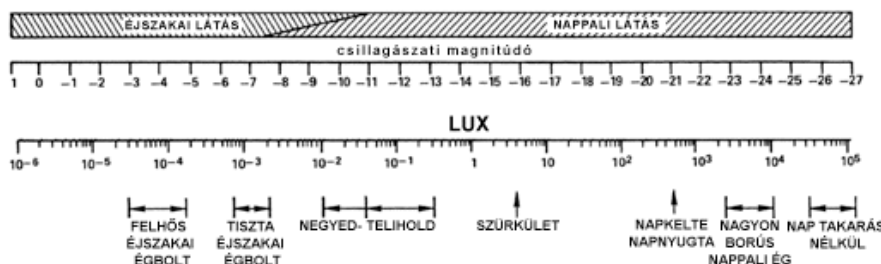
Normál látószöghatár egészséges emberben:  
1' (=100% visus)

Látásélesség mérése

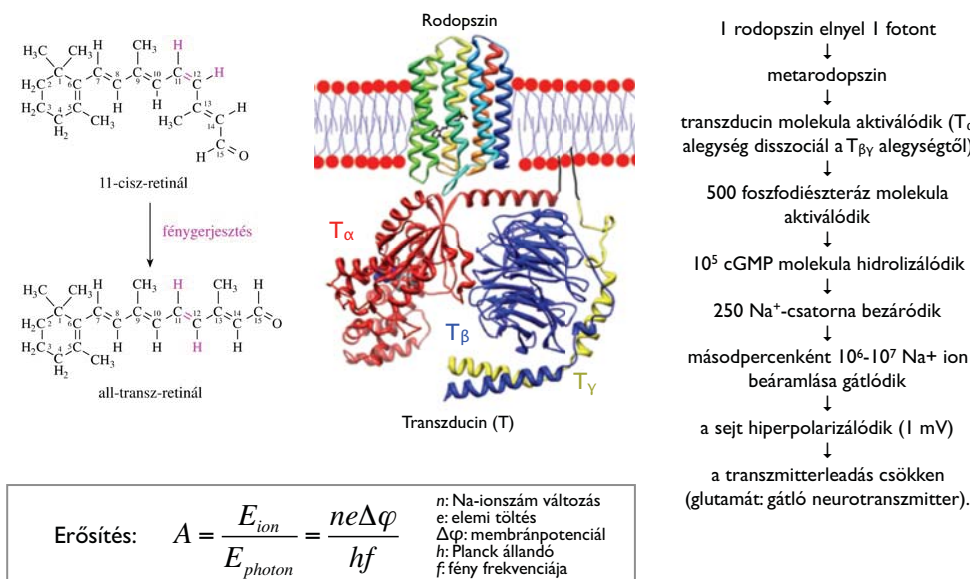


# Látási ingerület kialakulása

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

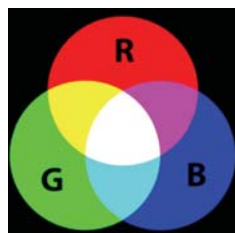


# Fényérzékelés alapja: fotokémiai reakció



# A színérzékelés alapja

Szín: érzet és nem fizikai tulajdonság (nem minden színhez rendelhető hullámhossz)



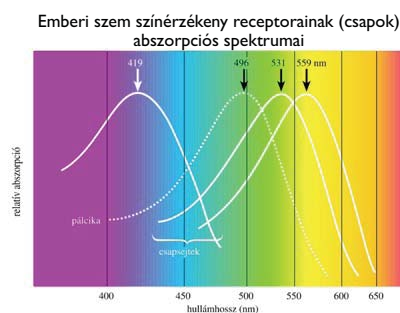
## Additív színekódolás

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

$$X = rR + gG + bB$$

## Emberi szemben:

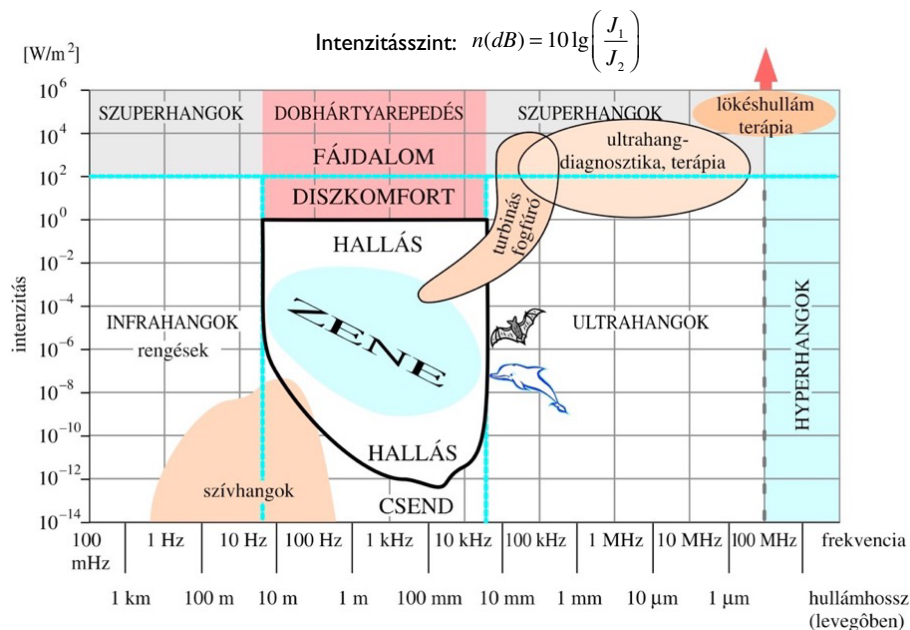
- 3 különböző színérzékelő receptor.
- Mindegyik receptor más-más színtartományban érzékeny, azaz más színeket nyel el (R=64%, G=32%, B=2%).



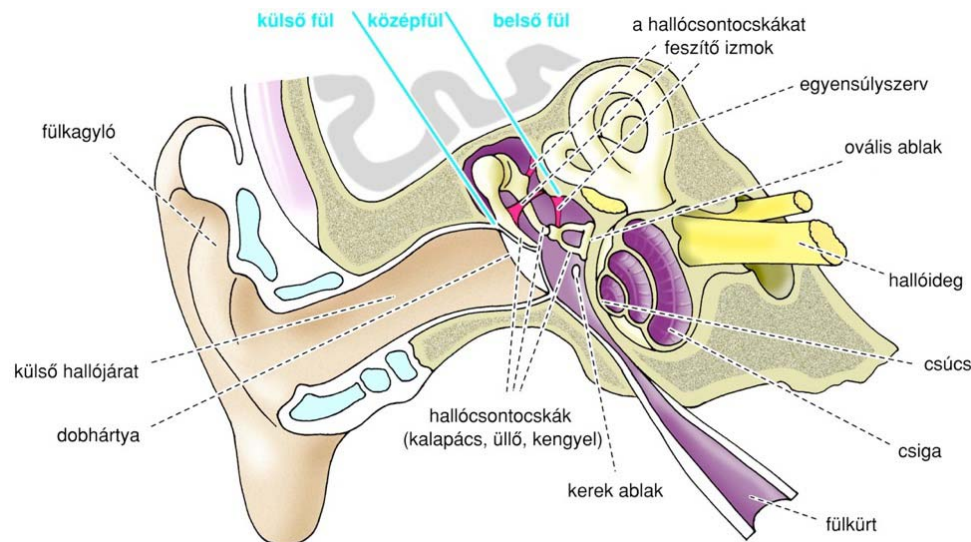
# A HALLÁS BIOFIZIKÁJA



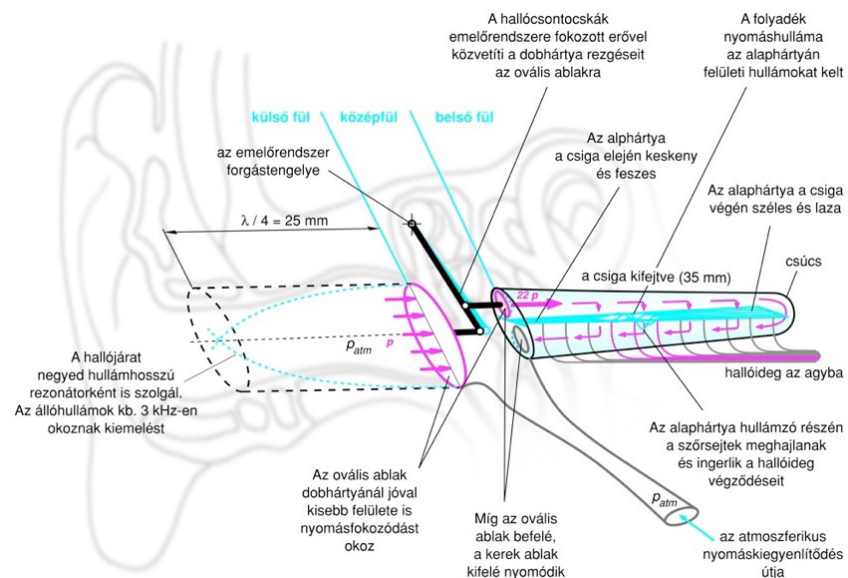
# Hangok frekvenciája és intenzitása



## “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. Kilengése a hallásküszöbnél:  $10^{-11}$  m (kissé nagyobb, mint a termikus zaj okozta kilengés)!

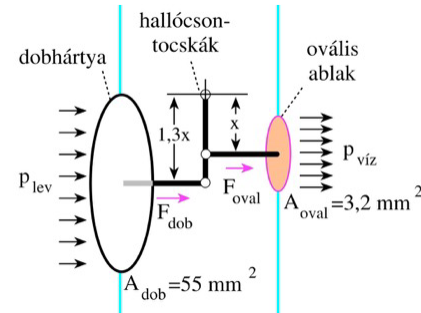
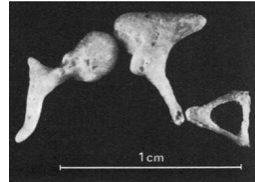
# A középfül: mechanikai jeltovábbító és erősítő

## Hallócsontocskák (kalapács, üllő, kengyel)

A dobhártya rezgését felerősítik, és átviszik az ovális ablakra. (N.B.: a levegő és víz eltérő akusztikus impedanciája miatt teljes visszaverődés lépne fel!)

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

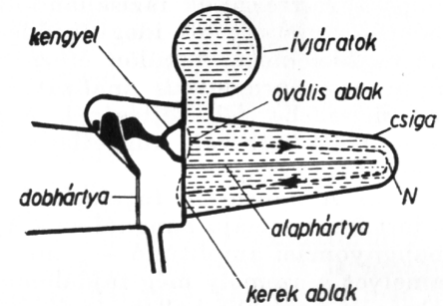
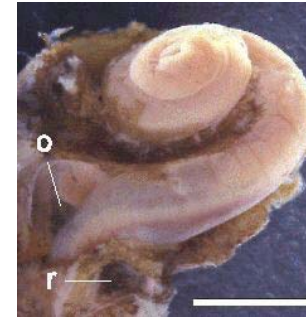
Összesen kb.  $22 \times$  nyomásnövekedés



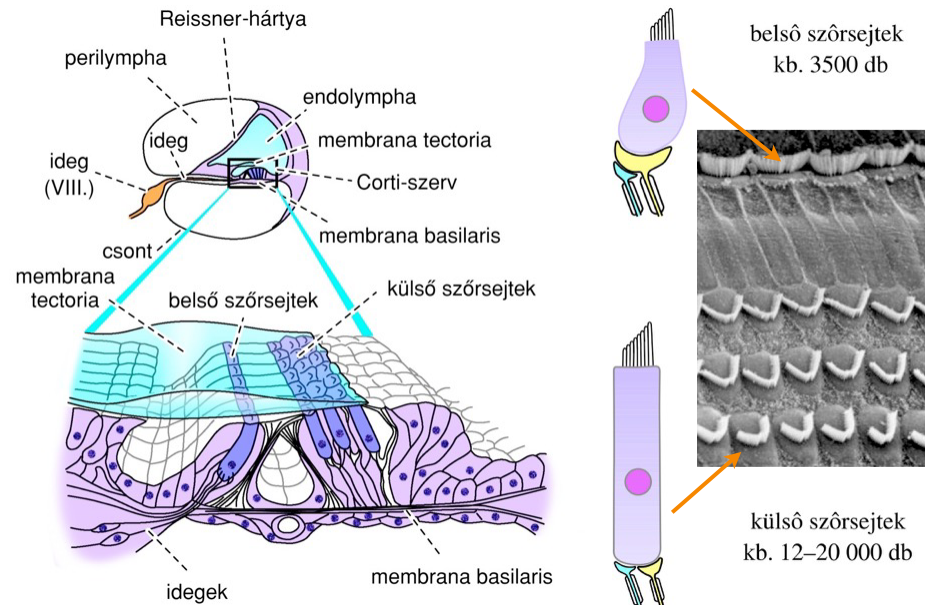
# A belső fül: szenzor

**Egyensúlyozószerv:** félkörös ívjáratok

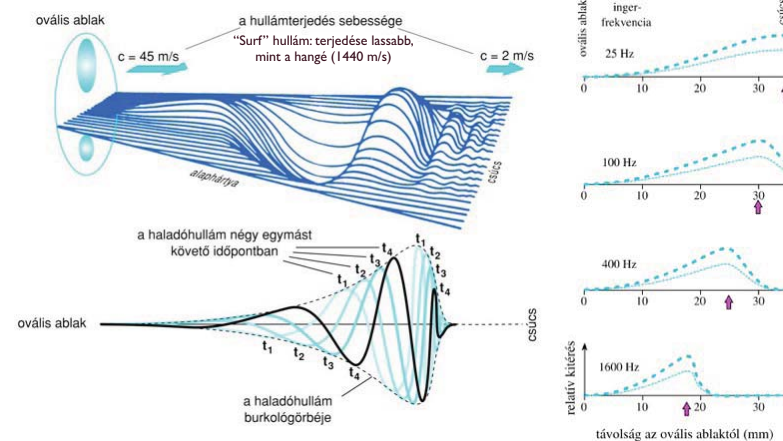
**Csiga (cochlea):** 2,5 menetű, 35 mm hosszú folyadékkal teli csatorna. Hosszában a részben csontos, részben hártyaszerű fal, az *alaphártya* (membrana basilaris) osztja ketté. A hang érzékelését végzi.



# A belső fül finomszerkezete



# Békésy: felületi haladóhullámok az alaphártyán



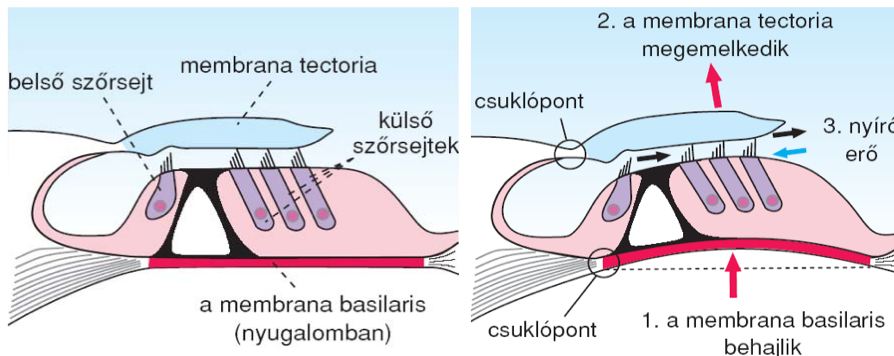
Békésy György  
Nobel-díj 1961

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

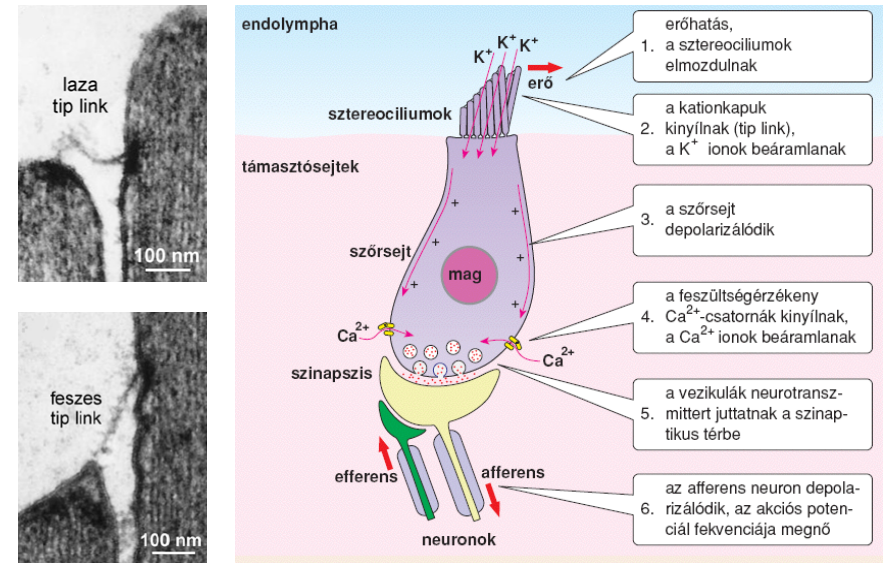


# A Corti-féle szerv működése

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).

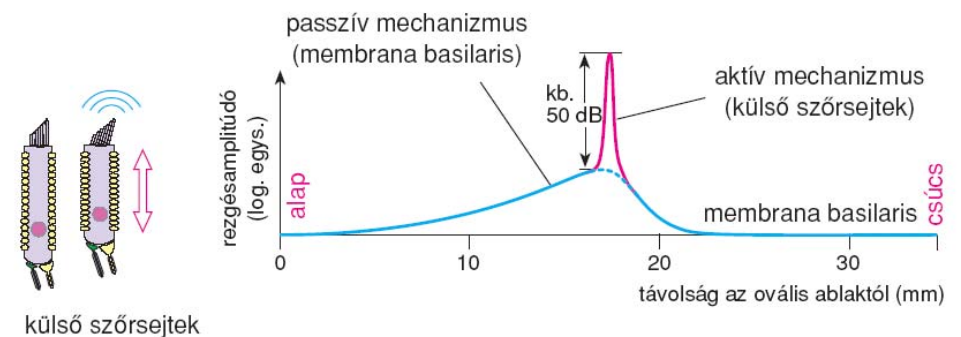
## Aktív detektálás (Energia bepumpálása a detektálás frekvenciáján)

- 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).

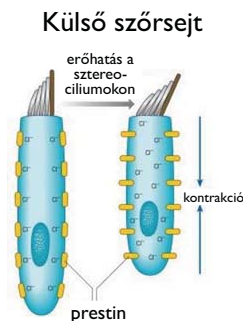
# Külső szőrsejtek: erősítők



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

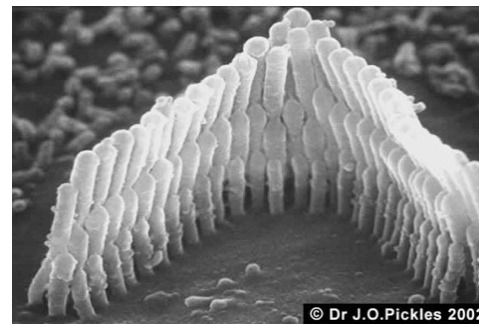


# Külső szőrsejtek erősítő funkciója

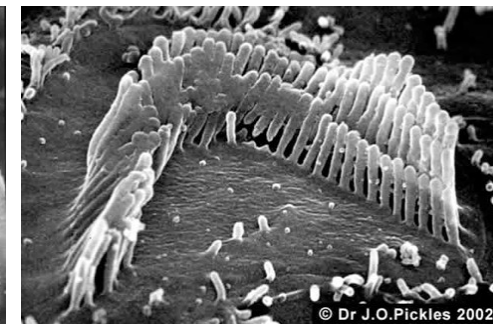


Felelős fehérje - **prestin**, transzmembrán motorfehérje mechanoelektromos és elektromechanikus jelátalakítás

# Halláskárosodás



Külső szőrsejtek (normál állapot)



Külső szőrsejtek (károsodott állapot; pl. koncert után)

# Akusztikus információ kódolása

## Hely-teória

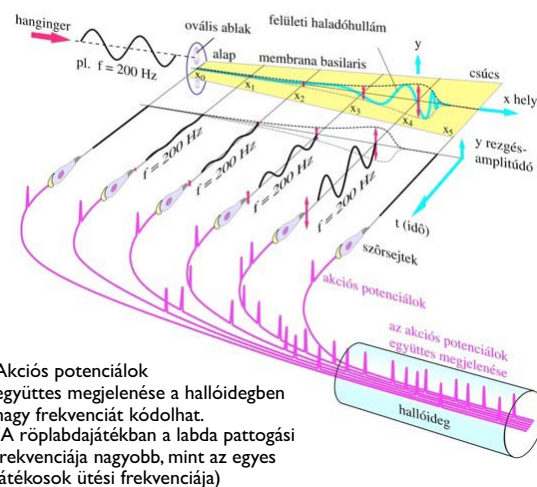
Frekvencia érzékelés (agykérgi) hely szerint kódolt.

Alapja:

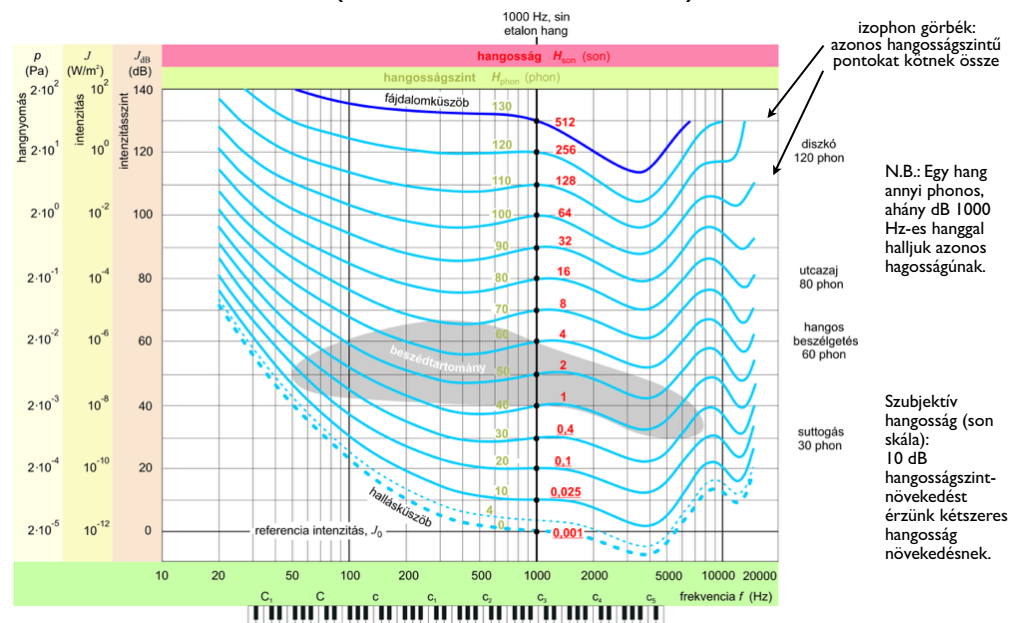
1. A Békésy-féle haladóhullámok amplitúdómaximum-helyeinek gyenge frekvenciafüggése.
2. Aktív erősítés
3. Belső szőrsejtek afferens idegeinek érzékenysége frekvenciafüggő
4. Az afferens idegek hallókérgei leképeződése különböző helyekre történik: a frekvencia "hely szerint kódolt".

## Röplabdaelmélet

Probléma: az akciós potenciál frekvenciája limitált (kb. 1 kHz).

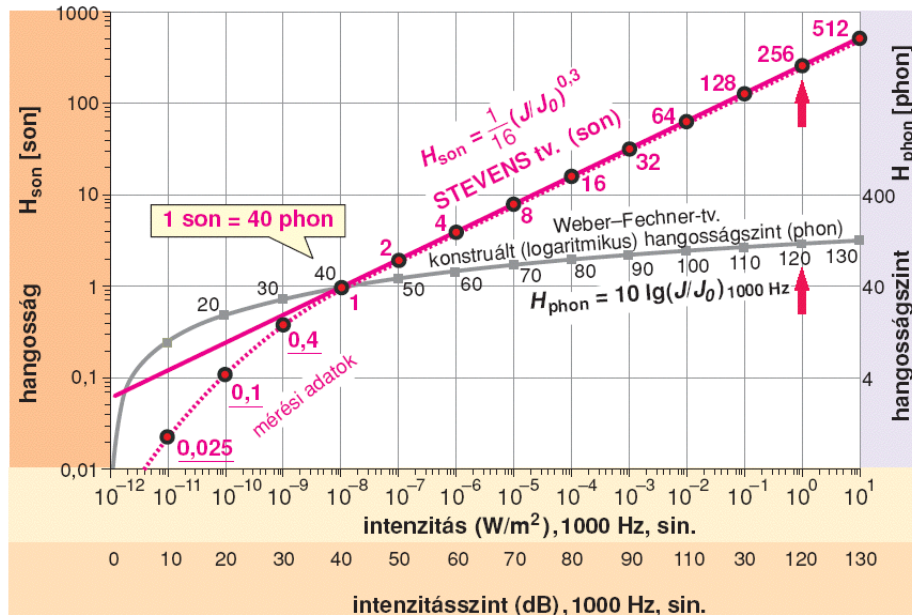


# Pszichoakusztika: hangosság (Fletcher-Munson)



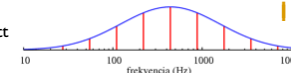
# Phon és son skálák

A pszichoakusztikai viselkedést a Stevens-törvény írja le helyesen

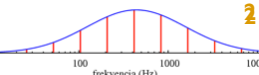
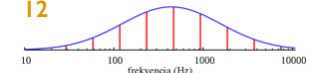


# Akusztikus illúzió?

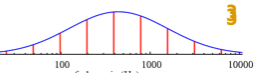
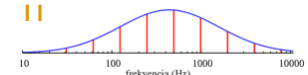
Shepard tónus:  
oktávokkal elválasztott  
szinushangok



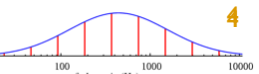
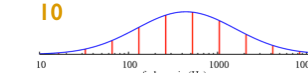
12



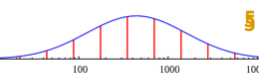
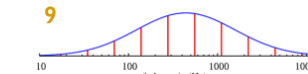
11



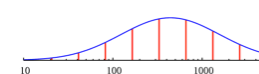
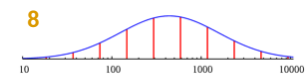
10



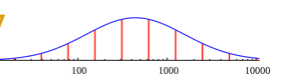
9



8



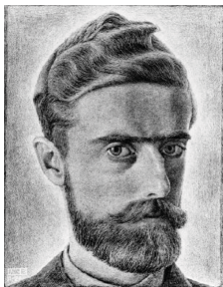
7



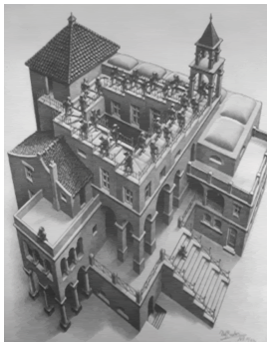
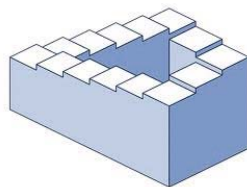
Shepard  
skála:  
mozgó  
alaphang

# Akusztikus illúzió?

A Shepard skála vizuális analógjai:



Maurits Cornelis Escher  
(1898-1972)



Escher lépcső



Fodrász rúd