

Биология сенсорных систем



Общие черты сенсорных систем

Эволюция и классификация
организмов

Механочувствительность

Вкус и обоняние

Зрение

Редкие чувства

Биология сенсорных систем

Biology of Sensory Systems

C. U. M. Smith

Vision Sciences, Aston University,
Birmingham, UK



JOHN WILEY & SONS, LTD
Chichester • New York • Weinheim • Brisbane • Singapore • Toronto

АДАПТИВНЫЕ И ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ

К. СМИТ

Биология сенсорных систем

Перевод с английского
доктора биологических наук Ю. Б. Шмуклера

под редакцией
кандидата биологических наук О. Ю. Орлова



Москва
БИНОМ. Лаборатория знаний
2005

УДК 612
ББК 28.706
С50

Смит К. Ю. М.

С50 Биология сенсорных систем / К. Ю. М. Смит; Пер. с англ. — М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2005. — 583 с.: ил. — (Интеллектуальные и адаптивные системы)

ISBN 5-94774-194-6 (русск.)

ISBN 471-890901 (англ.)

Книга посвящена строению и работе органов чувств человека и животных. Помимо нейробиологических рассматриваются эволюционные, молекулярные, гистологические, анатомические, а также философские аспекты. Показано глубокое единство животного мира.

Изучение сенсорных систем животных позволит освободиться от антропоцентризма и «увидеть» окружающий мир иными органами чувств.

Приведенная в книге библиография и ссылки на интернет-сайты охватывают период от эпохи Аристотеля до начала нашего века.

Для учащихся старших классов и студентов, изучающих биологию и поведение животных, а также специалистов, занимающихся моделированием сложного поведения или интеллекта.

УДК 612
ББК 28.706

ISBN 5-94774-194-6 (русск.)
ISBN 471-890901 (англ.)

© 2000 by John Wiley & Sons, Ltd,
Baffins Lane, Chichester,
West Sussex PO19 1UD, England
All rights reserved.
Authorized translation from
the English language edition
published by John Wiley & Sons, Ltd.
© БИНОМ. Лаборатория знаний,
2005

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редактора русского издания	5
Предисловие автора к русскому изданию	10
Предисловие	12
Часть I. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ СВЕДЕНИЯ	15
Глава 1. Основы	15
1.1. Аллостерические эффекторы	16
1.2. Мембраны	18
1.3. Рецепторные молекулы	22
1.4. Мембранные сигнальные системы	24
1.4.1. G-белки	24
1.4.2. Эффекторы и вторичные мессенджеры	26
1.5. Каналы и воротные механизмы	28
1.5.1. Медиаторные каналы (МК)	29
1.5.2. Потенциал-зависимые ионные каналы (ПЗК)	29
1.6. Заключение	31
Глава 2. Мембрана и потенциал действия	32
2.1. Измерение потенциала покоя	33
2.2. Ионные основы потенциала покоя	34
2.3. Электротонические потенциалы и кабельное проведение	38
2.4. Рецепторный и генераторный потенциалы	39
2.5. Сенсорная адаптация	41
2.6. Потенциал действия	42
2.7. Заключение	45
Глава 3. Общие черты сенсорных систем	46
3.1. Классификация чувств	47
3.2. Модальность	50
3.3. Интенсивность	50
3.4. Адаптация	53
3.5. Рецептивные поля	53
3.6. Карты сенсорных поверхностей	54
3.7. Иерархическая и параллельная организация	55
3.8. Выделение отличительных характеристик и пусковые стимулы	56

3.9. Заключение	57
Информация 3.1. Герман фон Гельмгольц	48
Глава 4. Эволюция и классификация организмов	58
4.1. Систематика	58
4.2. Классификация на шесть царств	59
4.3. Одноклеточные	59
4.4. Многоклеточность	60
4.5. Первичноротые и вторичноротые	61
4.6. Классификация многоклеточных	63
4.7. Заключение	69
Материалы для самоподготовки	71
Замечания и библиография	74
Часть II. МЕХАНОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ	77
Глава 5. Механочувствительность клеточных мембран	80
5.1. Механочувствительные каналы <i>E. coli</i>	80
5.2. Детектирование осмотического разбухания гипоталамическими клетками млекопитающих	85
5.3. Заключение	89
Глава 6. Кинестезия	90
6.1. Кинестезические механизмы у членистоногих	91
6.1.1. Рецепторы натяжения в мышцах ракообразных	91
6.1.2. Сенсиллы насекомых	93
6.1.3. Поддержание равновесия в полете	99
6.2. Кинестезические механизмы у млекопитающих	100
6.2.1. Интрафузальные окончания веретен	101
6.2.2. Сухожильные органы Гольджи	105
6.2.3. Рецепторы суставов	109
6.3. Заключение	109
Глава 7. Осязание	111
7.1. Механорецепция у <i>Caenorhabditis elegans</i>	111
7.2. Насекомые	116
7.2.1. Акустические сенсиллы и тимпанальные органы	117
7.3. Тактильные рецепторы кожи млекопитающих	122
7.3.1. Быстро адаптирующиеся рецепторы	122
7.3.2. Медленно адаптирующиеся рецепторы	125
7.4. Анализ тактильной информации в мозге	125
7.5. Пластичность соматосенсорной коры	131
7.6. Заключение	133

Глава 8. Равновесие и слух: функция волосковых клеток	135
8.1. Анатомия и физиология волосковых клеток	135
8.2. Каналы боковой линии	141
8.3. Эволюция уха позвоночных	143
8.3.1. Равновесие	143
8.3.2. Фоторецепция	147
8.3.3. Сонар летучих мышей	160
8.4. Заключение	162
Информация 8.1. Биофизика волосковых клеток улитки	156
Глава 9. Анализ вестибулярной и звуковой информации в мозге	163
9.1. Вестибулярные пути и рефлексы	164
9.2. Слуховой путь	167
9.3. Картирование слухового пространства у сипухи	172
9.4. Слуховая кора	176
9.5. Слуховая система летучих мышей и эхолокация	179
9.6. Слуховая кора человека и язык	184
9.7. Латерализация и нейроанатомия речи	189
9.8. Каллозэктомия и ее последствия	191
9.9. Заключение	194
Информация 9.1. Брока и Вернике	192
Материалы для самоподготовки	196
Замечания и библиография	201
Часть III. ХЕМОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ	209
Глава 10. Хемочувствительность у прокариот	211
10.1. Хемочувствительность у <i>E. Coli</i>	212
10.1.1. Молекулярная генетика	214
10.2. Заключение	218
Глава 11. Хемо-интерорецепторы млекопитающих	219
11.1. Локализация хеморецепторов млекопитающих к PdO_2 и PdCO_2	220
11.2. Структура	221
11.3. Физиология	223
11.4. Биохимия	225
11.5. Заключение	227
Глава 12. Вкус	228
12.1. Вкус у насекомых	229
12.2. Вкус у млекопитающих	233

12.2.1. Вкусовые почки	234
12.2.2. Центральные проекции	242
12.3. Избранные каналы или паттерны ответов?	243
12.4. Заключение	244
Глава 13. Обоняние	245
13.1. Обонятельная система насекомых	246
13.1.1. Гигрорецепторы	246
13.1.2. Обонятельные сенсиллы и феромоны	247
13.2. Обонятельная система позвоночных	251
13.2.1. Обонятельный эпителий полости носа	251
13.2.2. Обонятельные рецепторные клетки	252
13.2.3. Молекулярная биология	253
13.2.4. Центральная обработка информации	257
13.3. Вомерноназальный орган позвоночных и феромоны	260
13.4. Заключение	262
Материалы для самоподготовки	263
Замечания и библиография	265
Часть IV. СВЕТОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ	269
Информация IV.1. Бактериородопсин	274
Глава 14. Зрение у беспозвоночных	279
14.1. Организация глаз беспозвоночных	282
14.1.1. Эволюция камерного глаза	284
14.1.2. Эволюция сложного глаза	284
14.1.3. Сканирующий глаз	289
14.2. Примеры глаз беспозвоночных	291
14.2.1. Глазки простейших	294
14.2.2. Диафрагмальный глаз <i>Nautilus pompilius</i>	296
14.2.3. Зеркальный глаз гребешка <i>Pecten</i>	297
14.2.4. Камерный глаз осьминога <i>Octopus</i>	298
14.2.5. Латеральные глаза мечехвоста <i>Limulus</i>	304
14.2.6. Высокоразвитый сложный глаз	307
14.3. Заключение	310
Информация 14.1. Эволюция опсинов	280
Информация 14.2. Генетика раннего развития глаз	292
Глава 15. Глаз человека	312
15.1. Анатомия	313
15.1.1. Глазное яблоко	313
15.1.2. Вспомогательные органы глаза	315
15.2. Эмбриология	319

15.3. Подробности анатомии и физиологии	326
15.3.1. Роговица	327
15.3.2. Склера	333
15.3.3. Хрусталик	334
15.3.4. Сосудистый тракт	341
15.3.5. Радужка	349
15.3.6. Стекловидное тело	351
15.4. Движения глазного яблока	352
15.5. Заключение	353
Информация 15.1. Генетика катаракты	338
Глава 16. Сетчатка	354
16.1. Пигментный эпителий сетчатки (ПЭ)	355
16.2. Сетчатка	358
16.2.1. Фоторецепторные клетки	361
16.2.2. Горизонтальные клетки	375
16.2.3. Биполярные клетки	375
16.2.4. Мюллеровы клетки	379
16.2.5. Интерплексиформные клетки	380
16.2.6. Амакриновые клетки	381
16.2.7. Ганглиозные клетки	381
16.2.8. Блок-схемы	384
16.2.9. Цвет	386
16.3. Заключение	390
Информация 16.1. Пигментный ретинит	388
Глава 17. Зрительные пути и зрительная кора	393
17.1. Зрительные пути к мозгу	394
17.1.1. Ретинотектальный путь	395
17.1.2. Ретино-геникуло-стриарный (РГС) путь	396
17.2. Первичная зрительная кора	400
17.2.1. Структура	400
17.2.2. Функционирование	402
17.2.3. Пластичность	415
17.3. Экстрастриарная кора	417
17.4. Распознавание лица	421
17.5. Прозопагнозия	424
17.6. Заключение	425
Информация 17.1. Слепое зрение	418
Глава 18. Зрительные системы других позвоночных	426
18.1. Зрительные пигменты	427
18.2. Фоторецепторы	428
18.3. Зеркальца	431

18.4. Сетчатки	433
18.4.1. Глубоководные рыбы	434
18.4.2. Лягушка	434
18.4.3. Центральные области (areae centrales) млекопитающих и птиц	436
18.5. Диоптрический аппарат	439
18.6. Медианные (непарные) глаза	442
18.7. Зрительные пути	445
18.8. Зрительные центры мозга	446
18.9. Заключение	449
Материалы для самоподготовки	450
Замечания и библиография	455
Часть V. ДРУГИЕ ЧУВСТВА	467
Глава 19. Термочувствительность	469
19.1. Молекулярная биология	470
19.2. Пойкилотермные животные	471
19.3. Гомойотермные животные	472
19.3.1. Терморецепторы кожи	473
19.3.2. Глубокие терморецепторы	475
19.3.3. Гипоталамические терморецепторы	475
19.4. Заключение	476
Глава 20. Редкие чувства	477
20.1. Инфракрасное излучение	478
20.2. Поляризованный свет	480
20.3. Электрические поля	483
20.4. Магнитные поля	490
20.5. Заключение	492
Глава 21. Боль	493
21.1. Биологическое значение боли	495
21.2. Нейрофизиология боли	497
21.2.1. Периферические ноцицепторы	497
21.2.2. Центральные пути	501
21.3. Нейрофармакология болевых путей	503
21.4. Иррадиирующая боль	505
21.5. Воротная теория	507
21.6. Заключение	508
Материалы для самоподготовки	510
Замечания и библиография	512

Часть VI. КОДА	517
Глава 22. Повторяющиеся мотивы	518
22.1. Молекулярные мотивы	519
22.2. Клеточные мотивы	523
22.3. Органы чувств	524
22.4. Центральные анализаторы	526
22.5. Гомеостаз	530
22.6. Различные сенсорные миры	531
22.7. От абиотического к биологическому: коммуникация	532
22.8. Заключение	534
Глава 23. Философский постскриптум	535
23.1. Декарт	536
23.2. Сенсорные качества	537
23.3. Tabula rasa?	538
23.4. Эпигенетическая эпистемология	540
23.5. Эволюционная эпистемология	544
23.6. После Декарта	546
23.7. Заключение	550
Информация 23.1. Сенсорное замещение	542
Материалы для самоподготовки	551
Замечания и библиография	552
Дополнение: некоторые методики	556
Сокращения	562
Словарик	564
Именной указатель	567
Предметный указатель	569

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА РУССКОГО ПЕРЕВОДА

Так случилось, что знакомство с автором и его книгой состоялось еще до выхода этого произведения в свет, и впечатление было весьма благоприятным. Когда же профессор Крис Смит любезно прислал книгу, сложилось твердое убеждение, что она заслуживает того, чтобы быть переведенной и изданной у нас. Написанная в форме учебного пособия для студентов университетов, она кроме данных по строению и работе органов чувств человека и животных содержит вопросы для проверки того, насколько прочитанное усвоено. По каждому большому разделу приведена литература и дан обзор главных источников, что может заметно облегчить их поиск в библиотеке и Интернете. Все, кого интересует биология и поведение животных, будь то студент, старшеклассник или научный работник, найдут эту книгу полезной; она также окажет неоценимую помощь преподавателю для ведения спецкурса по сенсорной физиологии. Инженер и психолог, имеющие склонность к техническому и математическому моделированию сложного поведения или интеллекта, также прочтут ее с пользой.

Вместе с тем, это отнюдь не справочник, ограниченный всего лишь изложением фактических данных; это авторская книга — она несет отпечаток его собственного исследовательского интереса к ряду фундаментальных проблем, от главы к главе вновь и вновь встающих за фактологией, касающейся того или иного органа чувств. Эти проблемы, связывающие сенсорнику с иными самостоятельными областями биологии, обогащают книгу и заслуживают того, чтобы специально привлечь к ним внимание.

Прежде всего это обращения к временной шкале, относящейся к тому периоду примерно в полмиллиарда лет, на протяжении которого протекала эволюция многоклеточных животных. Можно вспомнить, что изначально источником эволюционных представлений служил преимущественно материал, поставляемый макроморфологией — прежде всего сравнительной анатомией животных. Многообразие живых форм и скелетов ископаемых, особенно позвоночных, бесчисленные вариации в пределах одного плана строения («плана творения») — вот что давало пищу для объяснительных построений, подразумевающих генеалогические взаимоотношения разных ветвей «эволюционного древа». Но с развитием молекулярной биологии и успехами в геномике возник новый источник независимых данных об эволюции — эволюции того, из чего строятся организмы, и тех генетических текстов, на основе которых все они строятся. Этот материал несет отпечатки событий, с известной точностью даже поддающихся датировке. Вот тема, которая постоянно звучит

в книге благодаря интересу к тому, что дает «сравнительная морфология молекул» — например, образующих мембранные каналы.

Тема эволюции переключается с оценкой степени совершенства органа в отношении требований к нему. Приспособительная эволюция подчас упрощенно понимается как процесс, гарантированно ведущий к предельному совершенству органа. Мы склонны повсюду видеть целесообразность и ставить вопрос «зачем?» там, где для этого нет оснований. Есть множество примеров того, что наблюдаемое является чем-то приемлемым, но отнюдь не идеальным. Так, у рыб, в том числе и наших далеких предков, местоположение сердца — голова, а не туловище. У нас сердце лежит в грудной клетке, и его иннервацию было бы лучше обеспечить нервом, защищенным шейными позвонками и покидающим эту защиту уже на уровне груди, а не черепным (как у всех позвоночных) блуждающим нервом. Каковы бы ни были исторические предпосылки того, что глаза позвоночных имеют инвертированную сетчатку (в отличие от глаз головоногих и от медиальных глаз самих позвоночных, например рептилий), не надо искать скрытый приспособительный смысл в том, что свет на пути к рецепторам вынужден проходить сквозь нервные слои сетчатки.

То же касается адаптивности продукта эволюции, когда речь идет о предельно малых структурах — молекулах. На этом уровне «морфологии» типично, что чем меньше конструкция, тем больше выражена дискретность возможных вариантов. В итоге некоторые свойства того, что закреплено отбором, оказываются всего лишь попутным следствием жестких требований к иному, существенному параметру. Так, лишь немногие молекулярные конструкции пригодны для нужд фотосинтеза или переноса кислорода кровью к тканям. Следует ли искать целесообразность в красной окраске крови позвоночных или в зеленом цвете листьев растений? Глубоководным и ночным животным было бы полезно иметь зрительный пигмент, поглощающий *любые* доступные кванты света, т. е. имеющий черный цвет; но все они довольствуются пурпурными родопсинами просто потому, что среди трансмембранных белков нужного типа — зрительных пигментов — нет черного.

Эволюция глаза позвоночных показывает и такие примеры, когда по тем или иным причинам удачное решение, найденное предками, оказывается утраченным их более «прогрессивными» потомками. Именно так обстоит дело с механизмом аккомодации млекопитающих. Вместо надежного способа активного сжатия эластичного хрусталика по линии экватора (что ведет к увеличению его выпуклости при рассмотрении вблизи), — выработанного еще рептилиями и сохраненного птицами, — млекопитающие вынуждены полагаться на его упругость, которая и увеличивает его выпуклость в ответ на ослабление натяжения хрусталиковой сумки. Этот нелепый способ аккомодации — источник возрастных проблем с очками для большей части человечества; причина же его кроется в истории становления млекопитающих, прошедших длительный период скрытного образа жизни мелких роющихся животных типа землероек, — период, достаточно длительный для того, чтобы был утрачен ряд черт совершенного глаза, свойственного рептильным предкам млекопитающих. В результате их потомкам пришлось изобретать заново способ аккомодации, и найденное решение оказалось не лучшим. Надо помнить, что мы привычно льстим себе, мимоходом вспоминая нечто на тему «от низшего к высшему»,

о «братьях наших меньших», и думая о самих себе как о венце творения. Мозг, речь и рука человека, безусловно, уникально высоко развиты; но это никак не касается его органов чувств. Вот что имеет в виду Крис Смит, говоря о нашем антропоцентризме.

Другая сквозная тема — огромная дистанция между рецепцией и восприятием. Самый детальный анализ молекулярной биофизики органа слуха не дает ни малейшего понятия о том, как воспринимается устная речь и где в ней закопан «смысл» слов. Когда от работы глаза, органа слуха и т. д. мы переходим к зрению, к слуховому, тактильному и т. п. восприятию окружающей реальности, — мы постоянно имеем дело с чем-то глубоко отличным от «детектирования стимула».

Наше восприятие «предметно-ориентировано», нацелено на узнавание предметов по их предметным свойствам, при этом достойно внимания то, насколько воспринимаемое нами отличается от исходного сенсорного материала. Всякий без труда отличит наощупь мокрую тряпку от сухой, не подозревая о том, что у нас нет кожных рецепторов влажности, и что это как бы «первичное» ощущение есть интеграция того, что дают температурные и тактильные рецепторы. Нам представляется чем-то первичным направление на источник звука — но наша способность чувствовать это есть результат точнейшего сопоставления того, что «детектируют» два уха, и эта процедура даже не доступна самонаблюдению. Мы легко узнаем предметы по их окраске — например, отличаем ярко освещенный черный предмет от белого, лежащего в тени, даже если белый при этом отражает света меньше, чем черный; мы «непосредственно» видим цвета этих предметов, не подозревая, какая сложнейшая работа выполняется при этом процедурами зрительной константности в зрительных центрах мозга. «Световое ощущение не есть еще зрение. Световое ощущение только тогда становится зрением, когда нам удастся при его помощи распознавать внешние предметы; следовательно, зрение заключается в понимании световых ощущений» — говорил Гельмгольц. При этом на пути к предметному восприятию окружения мы игнорируем огромный поток сенсорной информации — того, что уже «детектировано». «Как мало мы склонны, при ежедневном практическом употреблении органов чувств, задумываться над той ролью, которую они при этом играют; как нас исключительно интересует лишь то из ощущений, что нам доставляет сведения об отношениях внешнего мира, и как мало мы обращаем внимания на те ощущения, которые к этому не приурочены» (Гельмгольц).

Здесь мы вплотную подходим к деликатной теме, которую Смит обозначает как «трудные философские вопросы». Философские потому, что наши чувства (способы восприятия) и мышление были издревле предметом внимания человека, наивных мыслителей древности, натурфилософов недавнего прошлого, философов и психологов современности. Трудные потому, что их обсуждение сталкивает нас — при первом контакте неожиданно — с двумя неразрешимыми проблемами (к чему не всякий готов), и обе имеют прямое отношение к работе наших органов чувств.

Первая из них звучит вообще как полная нелепость и заключается в том, что нет никаких способов *доказать*, т. е. обосновать логически, что столь привычный нам окружающий мир — знакомый нам зрительно, на слух и на

ощупь — существует реально, а не только в нашем, скажем, воображении. Даже такой яростный полемист и защитник материализма, как автор «Материализма и эмпириокритицизма», вынужден был признать, что никакими доводами, силлогизмами или рассуждениями невозможно пробить брешь в системе построений последовательного солипсиста: если я упрямо утверждаю, что все мое окружение, со всеми плюсами и минусами, включая моих оппонентов и их высказывания, виртуально, — то выхода из этого тупика нет!

Философские построения в этой области по сути дела есть система высказываний, и этой системе подобает удовлетворять требованиям логики, гарантирующей от явных ошибок. Но как быть, если краеугольный камень построений — тезис об объективности окружающего мира — не поддается логически безупречному обоснованию? Если позволить себе *принять очевидное* без доказательств, то есть «*на веру*», то где критерии того, что можно и чего нельзя принимать на веру (без логического обоснования) в дальнейшем? Тот факт, что в квантовой физике тоже есть как бы похожие трудности — принцип неопределенности (его упоминает Смит), а в математике тоже обнаруживается некая неполнота аксиоматики, выявленная Гёделем, — не может служить утешением: это не снимает драматизма положения того, кто одновременно хочет быть и безупречно корректным в своих высказываниях, и видит неразрешимость этой проблемы.

Другая проблема звучит не так нелепо, но тоже содержит одну непреодолимую неприятность: нет абсолютно никаких способов непосредственно сравнивать наши ощущения, которые суть предмет нашего субъективного мироприятия. Конечно, каждый склонен полагать, что наши ощущения красного, соленого и пр. одинаковы, и я тоже *верю*, что это так; но что же это за наука, если мы вынуждены прибегать к вере? Действительно, сравниваем ли мы наши ощущения (или слова!), даже когда произносим *одинаковые слова*, глядя, скажем, на один и тот же красный объект? А если мы не можем их даже сравнивать, то как можно говорить, что они *правильно* отражают реальность?

Последовательный анализ этой проблемы потребовал бы слишком долгого обсуждения, здесь не вполне уместного, и мы ограничимся только важным выводом и иллюстрацией к нему. Вывод состоит в том, что сенсорика и вся система восприятия служат задаче построения в мозгу модели внешнего мира, и модель эта в чем-то похожа на комбинацию привычного нам глобуса с политической картой мира: изображенные на нем пространственные отношения кардинально отличны от способа его раскраски. Первые отражают свойства, обязательные для нужд построения действий, и каким бы способом они ни были получены — зрительно ли, наощупь, с помощью вибрисс, или же на слух (посредством эхолокации), — все они должны быть между собой в согласии. Все они должны удовлетворять непреложным императивам нашего трехмерного мира. Совсем другое дело — как раскрашена карта, на которой требуется различать *разные* страны и видеть *общность* принадлежности чьих-то разобщенных территорий. Нам привычно видеть все, принадлежащее Англии, — зеленым, Франции — лиловым; но это есть чистая условность, и неуместен вопрос: «Правильно ли мы делаем, изображая английское — зеленым», и т. д. В известном смысле, субъективно знакомая каждому палитра его ощущений цвета, запахов и вкусов также условна, и ее информативность определяется

тем, что от чего она позволяет нам отличить. «Видеть — значит различать». В этом смысл концепции символов (или иероглифов), которой придерживался Гельмгольц.

Приведенная параллель с глобусом позволяет, быть может, ближе понять еще одну сквозную тему в книге Смита: то, что другие существа, с иным нежели у нас сенсорным вооружением, обитают в иных, отличных от нашего, сенсорных мирах, которые нам, зрительно-ориентирующимся приматам, трудно себе даже представить. Что значит — быть летучей мышью и «видеть» с помощью эхолокации?

Представим себе, что нужно определить размер и форму предмета на ощупь, не глядя на него, например ощупывая чем-то вроде палочки. Решив эту задачу таким способом, мы вряд ли сможем описать результат в терминах своих тактильных ощущений. Мы объективизируем ощущения, и нужный нам результат является сложной интеграцией первичных сенсорных данных, порой недоступных нашему вниманию и запоминанию. Можно допустить, что летучая мышь также игнорирует акустическую природу своего локационного сигнала и всего сенсорного «сырья», из которого для нее складывается целостная картина обязательных пространственных отношений — неподвижных препятствий, открытого пространства, мелких порхающих объектов (ее добычи), и вся эта картина, предназначенная для ориентации в полете, в некотором смысле не так сильно отлична от привычной нам, получаемой совсем иным способом — зрительно.

* * *

Не такая простая задача — охватить круг вопросов «от ионных каналов до Декарта», т. е. от элементарных процессов на молекулярном уровне, ультраструктуры и нейрологии в той или иной модальности, до целостного восприятия внешнего мира и места органов чувств в теории познания. Независимо от достоинств книги К. Смита, осуществить ее перевод и издание в нынешних условиях тоже непросто. Большой удачей явилось знакомство с издательством «БИНОМ. Лаборатория знаний», взявшим на себя заботы и риск такого предприятия, и наконец то, что перевод книги был поручен издательством опытному переводчику и квалифицированному биологу, доктору биологических наук Ю. Б. Шмуклеру. Его внимательное и ответственное отношение к делу отчасти отражено в его многочисленных примечаниях переводчика. Вряд ли кто-либо, тем более редактор перевода, мог бы быть экспертом во всех разделах столь обширной области биологии, как сенсорные системы. Редактору помогли своими консультациями его коллеги, специалисты по сенсорике: Н. Г. Бибиков, Б. Д. Васильев, В. И. Говардовский, А. В. Минор, Е. М. Максимова, И. Н. Пигарев, Г. И. Рожкова и А. Я. Супин, — которым он приносит свою глубокую признательность.

О. Ю. Орлов

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

В первую очередь я хотел бы поблагодарить редактора русского издания Олега Орлова, инициировавшего перевод моей книги, переводчика Юрия Шмуклера и всех, кто осуществил это предприятие. Знакомству с профессором Орловым послужил мой запрос на разрешение воспроизвести иллюстрацию (из книги Ярбуса), которая в моей книге стала рисунком 23.2. Я встретил с его стороны живой интерес — оказалось, что нас обоих глубоко интересует сочетание молекулярного и эволюционного подходов в изучении сенсорных систем, и мы оба чувствуем, как важно не погрязнуть в деталях и видеть «картину в целом» глазами философа. Я надеюсь, что это издание покажет читателям в России и во всем русскоговорящем мире интерес такого подхода.

Конечно, мне доставляет большое удовольствие и делает честь, что моя работа переведена на язык Ивана Павлова, Александра Лурия, Льва Выготского и многих других выдающихся российских нейробиологов. Я надеюсь, она познакомит русского читателя — студентов и научных работников — с большим массивом англоязычных публикаций за последние 60 лет, для этого я снабдил каждую главу книги большой библиографией. С приходом Интернета и эры электронных публикаций стало много легче знакомиться с журнальными статьями. Хотя киберпространство почти исключительно англоязычно, но возможно, развитие средств электронного перевода даст иноязычным студентам больший доступ ко многим электронным литературным источникам.

Исследования сенсорных систем показывают глубокое единство животного мира. Хотя на первый взгляд биосфера кажется населенной почти бесчисленным количеством разнообразных видов, при более внимательном изучении оказывается, что все они построены на основе общих молекулярных и биохимических механизмов. Конец XX — начало XXI веков — это героическая эпоха в изучении генома. Были расшифрованы геномы множества важных организмов, включая, конечно, *Homo sapiens*. Потрясающе, что варианты тех же генов, что у низших форм, таких как круглый червь *Caenorhabditis elegans*, работают и в нас самих. Нигде это так не проявляется, как в генах, контролирующих молекулярную структуру и физиологию органов чувств. Например, похоже, что гены, ответственные за механорецепцию у *C. elegans* (гены *tes*) родственны генам, активным в одной из наиболее сложных сенсорных систем человека — внутреннем ухе (см. гл. 7 и 8). Сходным образом ген *Pax-6* участвует в раннем развитии глаз во всем животном царстве — от дрозофилы до человека и головоногих (гл. 14). В своей основе животный мир един; возникновение и эволюция всех основных биологических процессов и струк-

тур могут быть прослежены до их общих предковых форм, затерянных в глубинах времени.

Примеры потрясающего внутреннего единства не должны заслонять для нас огромного разнообразия организмов и их сенсорных систем, которые развились за более чем полмиллиарда лет эволюции. Царство животных включает более тридцати групп, или типов, с различным планом строения (гл. 4), и каждый из них развивался независимо в течение сотен миллионов лет. Соответственно, и их органы чувств эволюционировали под контролем отличающихся условий окружающей среды и образа жизни. Удивительны примеры так называемой конвергентной эволюции, когда к весьма схожим решениям приходили исходно очень далекие виды (сравните черты сходства и различия глаз хордовых и белемноидов). С другой стороны, в животном царстве наблюдается огромное разнообразие органов чувств, нередко дающих очень похожие результаты при большом различии структур (сравните глаза и слуховые органы насекомых и позвоночных).

Такие огромные различия сенсорных органов и систем должны, в конце концов, привлечь внимание философов, занимающихся эпистемологией. Что значит «быть летучей мышью»? Так называлась знаменитая и оказавшая на многих влияние статья философа Томаса Нагеля. Действительно, что? Что значит — воспринимать мир посредством какой-то из чуждых нам сенсорных систем, рассматриваемых в этой книге? Этот вопрос не слишком глубоко зарыт на многих страницах этой книги, а в главах 22 и 23 рассмотрен напрямую. Животные существуют в сенсорных мирах, очень отличных от привычного нам. «Если бы лев умел говорить, — замечает философ Людвиг Витгенштейн, — мы бы не сумели его понять». Насколько же труднее представить себе мир в восприятии существ, эволюционно еще более далеких от нас! Надеюсь, одним из результатов изучения сенсорных систем животных станет освобождение от узкого антропоцентризма, это заставит включить воображение, чтобы увидеть мир иными органами чувств, почувствовать свежесть и новизну и заново ощутить своеобразие нашего собственного восприятия.

К. Ю. М. Смит
Университет Эстон
Бирмингем
Соединенное Королевство
Сентябрь 2004 г.

C. U. M. Smith
Aston University
Birmingham, UK
September 2004

ПРЕДИСЛОВИЕ

Каждому человеку свойственно стремление к познанию. Это видно по тому, какое удовольствие мы испытываем от собственных ощущений; даже независимо от их пользы, они нам нравятся сами по себе...

Аристотель, *Метафизика*, кн. 1, 980а

Эта книга возникла на основе многолетнего опыта преподавания биологии сенсорных систем в университете. Она отличается от множества других превосходных трудов по этому предмету тем, что, помимо нейробиологических, охватывает и эволюционные, молекулярно-биологические, а также философские аспекты. Люди — не единственные существа на поверхности этой планеты, которые обладают сенсорными системами. Мы очень тесно соприкасаемся с другими биологическими формами, населяющими биосферу. Некоторые из этих форм — другие хордовые, в частности, связаны с нами, пусть и весьма отдаленно, общим планом строения; другие, такие как моллюски и членистоногие, развивались независимо более полумиллиарда лет. Сравнения между этими формами часто показывают, как сходные сенсорные проблемы находят различные, а иногда поразительно схожие решения. В основе всех этих решений лежат сенсорные клетки и молекулярные механизмы, которые делают их особенно чувствительными к тем или иным формам энергии, поступающей из внешней среды. Один из важнейших шагов последних десятилетий в науке — это понимание того, что все эти молекулярные механизмы часто остаются теми же самыми у нематоды и у человека. В основе невообразимого многообразия сенсорных систем в биосфере лежит их поразительное единство. Наконец, сенсорные системы создают каждому из нас собственный субъективный мир. Когда мы изучаем сенсорные системы на самих себе или на животных, с которыми мы делим эту планету, мы не должны терять общего понимания проблемы, которую ставит перед нами таинственный переход (если это переход?) между миром молекул, клеток и нервных путей со всеми их потрясающими тонкостями, к совершенно иным мирам запахов, звуков и красок, которые мы ощущаем каждый день. Это остается важнейшей философской проблемой современности, и она будет возникать снова и снова на страницах этой книги.

Изучение сенсорных систем образует мост между миром биофизики, молекулярной биологии, нейрофизиологии, с одной стороны, и миром высшей нервной деятельности и психологии — с другой. Я надеюсь, что обзор, сделан-

ный на последующих страницах, сможет сформировать основу, на которой будут строиться конкретные исследования. Предмет науки о сенсорных системах, как и все другие аспекты современной науки, — безбрежен. Все, что я попытался сделать в последующих главах — это дать основу, рамки последующих исследований. Чтобы разобраться во всех этих работах, необходимо будет прибегнуть к возможностям библиотек и доступных теперь электронных баз данных, поэтому в книгу включена достаточно полная библиография. Для большей легкости обращения с литературными ссылками они не включены в текст, а собраны в конце каждой из шести частей книги и снабжены краткими библиографическими введениями. Наконец, в конце каждой из частей сгруппированы вопросы для самоподготовки. Эти вопросы выделены в тексте, после прочтения главы студенту стоит вернуться к ним, чтобы убедиться, что ответы на них приходят на ум сами собой. Если — нет, то ссылка на соответствующий раздел текста поможет освежить память.

Ни одна книга, а уж тем более ни одна книга по такому необозримому предмету, как биология сенсорных систем, не возникает в совершенном виде, подобно сияющей доспехами Афине, родившейся из головы Зевса. Все, как давным-давно сказал Исаак Ньютон, опираются на работы бесчисленных предшественников и современников. В этой книге литературные ссылки охватывают период с середины 1999 года до эпохи Аристотеля и предшественников, живших две с половиной тысячи лет назад. Соответственно и я благодарен бесчисленным исследователям прошлого и настоящего. В особенности это касается многих современных исследователей, давших разрешения на воспроизведение их диаграмм и рисунков, ибо сказано, что одна толковая иллюстрация стоит тысячи слов, а современные книги и научные статьи изобилуют высококачественными штриховыми и полутоновыми рисунками. Я чрезвычайно признателен авторам и их издателям за разрешение на воспроизведение иллюстраций.

В этой краткой главке возможно упомянуть лишь немногих из тех, кто помог мне. Список этих людей в алфавитном порядке (английского алфавита) включает: проф. Т. Оллисона за самые свежие данные об участках головного мозга, связанных с чувствительностью лица, проф. Пола Бах-и-Рита за помощь по разделу, касающемуся сенсорного замещения, проф. Джона Э. Брюгга за рисунки, показывающие расположение участков слуховой коры у кошек и обезьян, проф. Алана Дж. Бенсона за улучшенные диаграммы волосковых клеток улитки, проф. Олега Ю. Орлова за ценную информацию по зрительным системам и зрению, проф. Эдриана Хорриджа за информацию о глазах членистоногих, проф. Джима Пиклза за сканирующие электронные микрофотографии волосковых клеток улитки. Я хотел бы также поблагодарить двух анонимных рецензентов чернового варианта текста за компетентные замечания; там, где возможно, они были учтены. Как обычно, противоречия остались. Так что все ошибки и недоразумения — на совести автора, а не его консультантов.

Как указывалось в начале данного предисловия, эта книга возникла из опыта преподавания биологии, а позднее и оптометрии, студентам университета Эштон. Список тех, кому я благодарен, был бы неполон без упоминания их чуткой реакции на мой курс — как всегда, учитель учится не меньше, а ино-

гда и больше, чем ученик. В отличие от лабораторий компьютерного обучения — это двусторонний процесс. Я хотел бы поблагодарить моих университетских коллег за поддержку и обсуждение книги, а также за то, что они дали мне время и возможности для выполнения данного проекта. Техническая поддержка была неоценима, мне очень помог компьютер, информационные технологии и знания по фотографии. Наконец, я не могу не упомянуть с благодарностью своего издателя, который, как и в случае с моими предыдущими книгами, справился с тем, чтобы совместить иллюстрации, вопросы, списки литературы, таблицы, приложения, вставки и оглавление так, чтобы получился текст, который (надеюсь) найдет признание среди студентов и других читателей в начале нового тысячелетия.

КЮМС

Ноябрь 1999

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ СВЕДЕНИЯ

1. ОСНОВЫ

Происхождение: глубокая древность — РНК и ДНК — «эгоистичные гены». **Аллостерические эффекторы:** конформационные изменения — кооперативная аллостерия — протеинкиназы и фосфатазы. **Мембраны:** липиды — жидко-кристаллическая структура — белки — подвижность. **Рецепторные молекулы:** семидоменная (7ТМ) конформация — молекулярная структура — связь с G-белком — десенситизация. **Мембранные сигнальные системы:** G-белки — структура — биохимия взаимодействий — различные эффекторы — различные вторичные мессенджеры. **Каналы и воротные механизмы:** медиаторные и потенциал-зависимые ионные каналы — Na^+ -канал, структура и функция. **Заключение:** вездесущность молекулярных элементов

Три с половиной миллиарда лет назад первые предшественники прокариот возникли в уже тогда древнем океане. Еще до того в первичном бульоне появились примитивные самовоспроизводящиеся молекулы. Вероятно, наиболее ранним репликатором была РНК, а не ДНК, поскольку некоторые формы РНК (рибозимы) обладают ферментативной активностью, а репликация в этом случае протекает быстрее. Хотя репликация ДНК более эффективна, она всегда зависима от белковых ферментов, что трудно себе представить в примитивном океане. Следовательно, более сложный процесс репликации ДНК должен был развиться позднее. Однако, эффективная репликация РНК или ДНК, *a fortiori* (в особенности) — последней, зависит от множественности молекул. Из этого следует, что эти молекулы должны находиться в достаточной близости друг от друга. Возможно, что все началось с их адсорбции на какой-либо обычной поверхности, например на глинах. Однако наиболее эффективным средством удержания взаимодействующих молекул вместе было помещение их в тонкий мешочек или пузырек.

Простейшие современные прокариоты — это микоплазма. Самое малое из них имеет диаметр 0,3 мкм и содержит не более 750 различных типов белков, но даже эти крошечные клетки куда более продвинуты, чем протоклетки, существовавшие три с половиной миллиарда лет назад, поскольку они, как и современные клетки, используют ДНК, а не РНК, как наследственный материал. Так или иначе, рассматриваем ли мы простейшие из живых клеток или их гипотетических предшественников, одно их выделяет — они существуют как отдельные единицы в окружающей среде. Их внешние мембраны отграничивают внутреннюю среду от внешней. Биологи с философскими наклонностями прослеживают происхождение индивидуального организма до этого изначального периода.

Все организмы живут в окружающей среде. Все организмы тем или иным образом реагируют на окружающую среду. Это то, что отличает их от неодушевленных предметов. Ясно, что поверхностная мембрана, ограничивающая организм от окружающей среды, должна играть критически важную роль. Именно здесь развиваются специализации, которые способны детектировать благоприятные и неблагоприятные изменения. Иными словами, именно здесь возникает простейшая сенсорная система. Будучи информирован об изменениях в окружающей среде, организм может реагировать на них благоприятным для себя образом. Благоприятным для чего? В конечном счете, преимущества могут быть прослежены до уровня физической химии реплицирующихся молекул. Те из них, которые реплицируются более эффективно, поглощают больше доступных ресурсов и выживают.

Итак, начнем с начала: рассмотрим элементы, из которых построена сенсорная система.

1.1. Аллостерические эффекторы

Учебники биохимии и по молекулярной биологии говорят, что ферментативные белки имеют сложную трехмерную структуру. Ковалентно связанная первичная структура, состоящая из одной или более аминокислотной цепочки, свернута в сложную конформацию, т. н. третичную структуру. Эта структура стабилизирована многочисленными «слабыми» взаимодействиями: водородными связями, вандерваальсовыми и гидрофобными силами и т. д. Стоит подчеркнуть, что каждая из этих сил по отдельности слаба. Тогда как энергия единичной ковалентной связи составляет около 100 ккал/моль (двойные и тройные связи, обладают, соответственно, большими энергиями), водородная связь характеризуется энергиями всего в 1–5 ккал/моль, а гидрофобные и очень короткодистантные вандерваальсовы силы — всего около 1 ккал/моль. Хотя, по сравнению с ковалентными связями, все они очень слабы, однако ча-

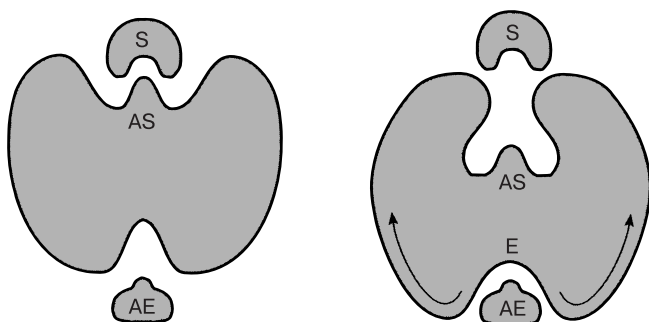


Рис. 1.1. Принципиальная схема действия аллостерического эффектора на активность фермента. AE — аллостерический эффектор, AS — активный сайт, E — фермент, S — субстрат. Когда AE связывается с ферментом, индуцируются изменения трехмерной конформации последнего (показанные стрелками), так что AS становится недоступным для субстратной молекулы (S).

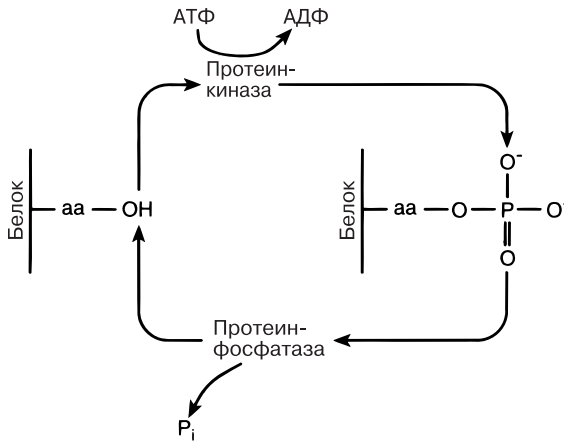


Рис. 1.2. Белок с боковой цепью (серин, треонин или тирозин), обозначенной на рисунке «aa». Протеинкиназы фосфорилируют боковую цепь за счет АТФ. Протеинфосфатазы затем дефосфорилируют боковую цепь.

сто они чрезвычайно многочисленны. Большое число таких слабых взаимодействий и поддерживает сложную конформацию белковой молекулы.

В то же время это означает, что такая пространственная структура ферментативного белка чрезвычайно хрупка и легко ранима. Это также означает, что такая структура может легко перестраиваться из одной конформации в другую. Именно эта черта лежит в основе феномена **аллостерии**. В сущности, это означает, что когда молекула (или **лиганд**) связывается с одним из сайтов на поверхности белка, это вызывает изменения конформации, которые демаскируют активные сайты в других участках белка. В известном смысле это может рассматриваться как наиболее примитивная сенсорная система — белковая молекула меняет свое поведение в ответ на какой-либо фактор окружающей среды (рис. 1.1).

Аллостерические переходы играют настолько важную роль, что можно сказать, что они лежат в основе всей клеточной биологии. Мы еще не раз столкнемся с этим на последующих страницах. Часто такие аллостерические переходы встречаются у белков, состоящих из более чем одной субъединицы. В таких случаях связывание лиганда с аллостерическим сайтом одной из субъединиц вызывает изменения, которые облегчают связывание лигандов с аллостерическими сайтами других субъединиц. Такое явление известно как **кооперативная аллостерия** и может приводить к более существенным изменениям поведения аллостерического белка.

Одним из наиболее эффективных факторов, вызывающих аллостерические переходы, является фосфорилирование. Мы будем сталкиваться с этим механизмом снова и снова при изучении молекулярных основ сенсорных систем, так что стоит рассмотреть его несколько более подробно. Реакция фосфорилирования катализируется **протеинкиназой**. Протеинкиназы образуют большое семейство из нескольких сотен белков, каждый из которых включает каталитический домен из 250 аминокислот. Основная реакция состоит в переносе фосфатной

группы с АТФ на гидроксильную группу боковой цепи аминокислот субстратного белка. Только три аминокислоты — **серин**, **треонин** и **тирозин** — обладают гидроксильной группой в боковых цепях, так что только эти аминокислоты и могут участвовать в реакции, которая схематически представлена на рис. 1.2.

Протеинкиназы, фосфорилирующие субстратные белки (что ведет к аллостерическим переходам в последних) сами находятся под аллостерическим контролем. В этой книге нет необходимости углубляться в биохимические тонкости процесса, однако стоит упомянуть о других ферментах — протеинфосфатазах, которые в цитозоле присутствуют, чтобы ликвидировать последствия деятельности киназ (рис. 1.2). Эти ферменты устраняют фосфат с субстратного белка, что позволяет последнему возвратиться к исходной конформации.

1.2. Мембраны

Второй элемент любой сенсорной системы — это биомембраны. Хотя наиболее древние мембраны, сформировавшиеся в первобытные времена, могли быть построены из аминокислот, все современные биологические мембраны (или биомембраны) состоят из липидного бислоя с белковыми включениями. Кроме того, большинство биомембран содержит и углеводы. Липиды образуют матрикс или основу, в которую погружены белки, а углеводы (там, где они присутствуют) присоединены либо к липидам (гликолипиды) или к белкам (гликопротеины) (рис. 1.3).

Липиды

На рис. 1.3 видно, что липиды образуют бимолекулярный слой. Они разделяются на три большие группы: фосфолипиды, гликолипиды и стероиды (в частности, холестерин). В этой книге нет необходимости обсуждать детали их структуры — стандартные учебники по биохимии дают полную информацию. Важно отметить, что все эти молекулы относятся к **амфипатическим**, т. е. частично растворимым в воде, а частично — в органических растворителях. Типичный мембранный липид на одном из концов молекулы несет электростатический заряд и, таким образом, может связываться с водорастворимыми веществами, а другой конец, ковалентно не связанный с электростатическим зарядом, чувствует себя, как дома, в органическом растворителе. Поскольку и внеклеточная, и внутриклеточная среда практически исключительно водные, липиды, образующие бислойную мембрану, выстраиваются так, что их гидрофильные «головы» обращены в водную среду, а гидрофобные «хвосты» — друг к другу (изолированно как от водной среды снаружи, так и внутри клетки). Некоторые типичные мембранные липиды показаны на рис. 1.4.

Из того, что было сказано выше, а также рис. 1.3 и 1.4 ясно, что биологические мембраны — это весьма тонкие структуры. Составляющие их липиды удерживаются гидрофобными силами и случайными электростатическими взаимодействиями их «головных» групп. Чрезвычайно свободная структура липидного бислоя означает, что при комнатной температуре индивидуальные молекулы пребывают в постоянном движении. Действительно, гидрофобные

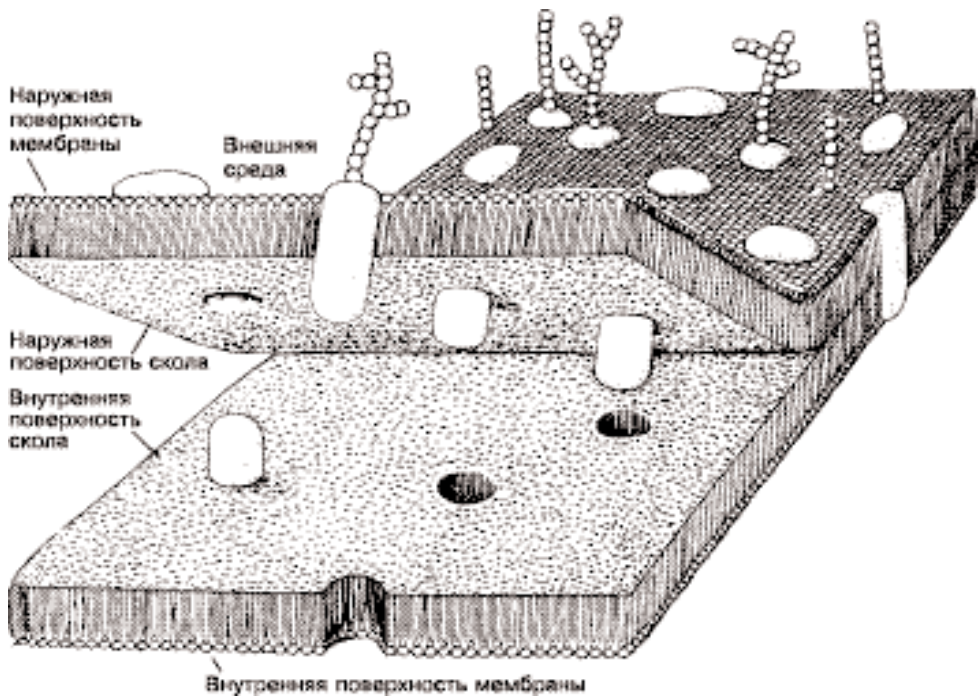


Рис. 1.3. Мембрана быстро заморожена до температуры жидкого азота и вскрыта сколом. Плоскость скола проходит через середину липидного бислоя. Рисунок показывает, как белки погружены в мембрану, а также положение углеводных цепей, проецирующихся с наружной поверхности («strings of sausages»). Воспроизводится по Биргит Сатир «The final steps of secretion», *Scientific American*, October 1975, p. 33, с разрешения управляющего имуществом Бунджи Тагава.

жирнокислотные хвосты молекул липидов сравнимы с корзиной змей, переплетенных в постоянном движении. Внутренность мембраны, таким образом, с любой точки зрения представляет собой органическую жидкость. Мы еще увидим, что эта чрезвычайная текучесть липидного матрикса биомембран имеет существенное значение, когда будем рассматривать G-белок-связанную передачу сигнала.

Не все липидные составляющие биомембран столь же лабильны, как фосфолипиды. Холестерин, в частности, — это совершенно другой тип молекулы. Как показано на рис. 1.4, молекула холестерина состоит из трех составных частей: гидрофильной «головой» — гидроксильной группы, жесткого тарелкообразного стероидного кольца и гибкого гидрофобного хвоста. Количество холестерина в мембране значительно варьирует; когда он присутствует, увеличивается жесткость мембраны и уменьшается ее текучесть.

Текучесть мембраны определяется, на самом деле, не только количеством присутствующего в ней холестерина, но и длиной и насыщенностью жирных кислот, образующих ее основу. Искусственные мембраны, образованные липидами только одного вида, обладают достаточно резкой характеристикой

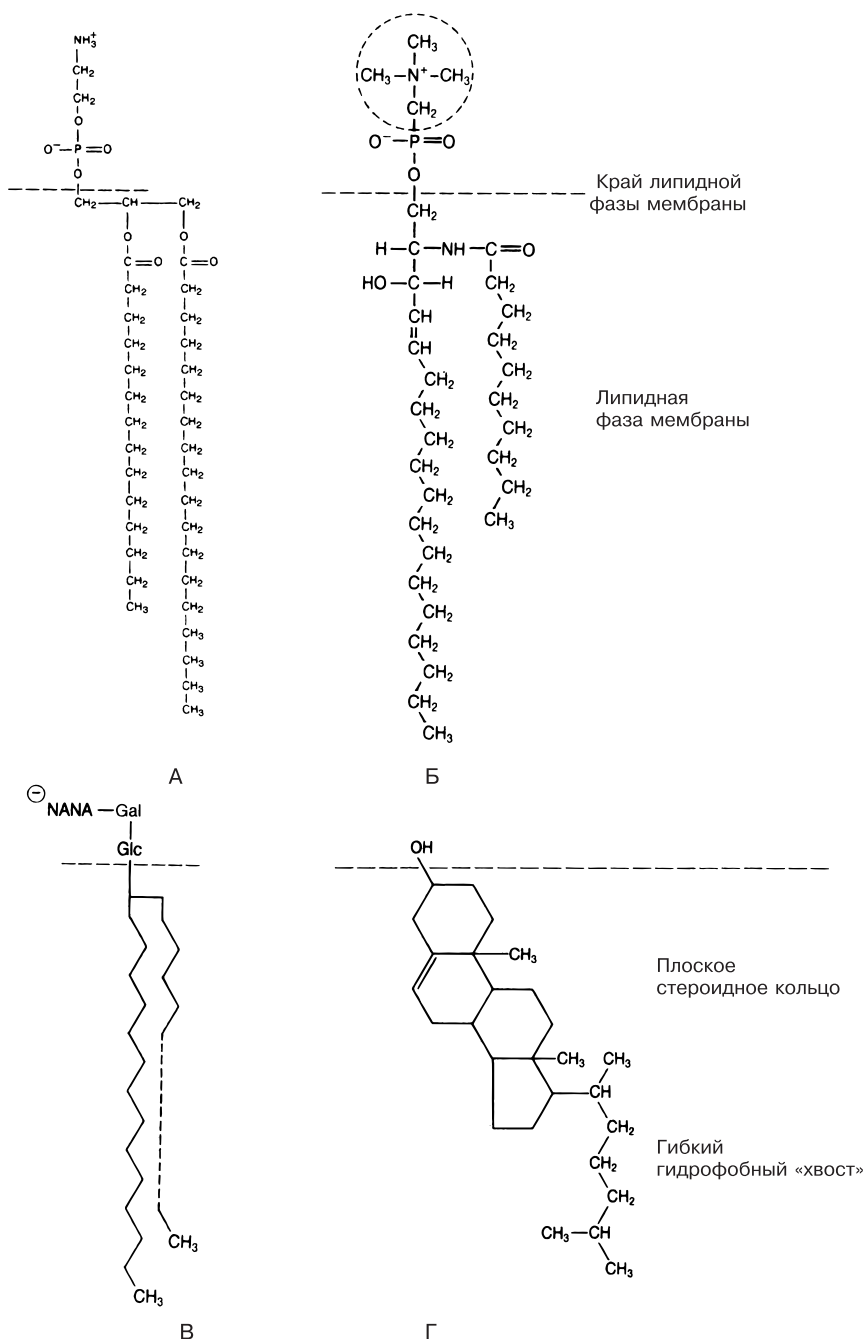


Рис. 1.4. Некоторые распространенные липиды мембран. (А) Фосфатидилхолин (лецитин); (Б) сфингомиелин; (В) ганглиозид; (Г) холестерин. Пунктирная линия символизирует длинную алифатическую цепь. Gal — галактоза, Glc — глюкоза, NANA — N-ацетилнейраминная кислота.

данного фосфолипида — «температурой перехода» от жидкого состояния к гелю. Эта температура варьирует в различных местах естественной биомембраны, в зависимости от количества холестерина и насыщенности фосфолипидных «хвостов». Естественная мембрана может, таким образом, рассматриваться как мозаичная структура с различной степенью текучести.

Белки

В «лоскутное одеяло» биомембраны погружены белки. Хотя гликолипиды (такие, как молекулы клеточной адгезии) очень важны для клеточного распознавания, все же наиболее важные характеристики биомембран обусловлены не липидами, в белками. Количество белка в мембранах варьирует от 20% (миелин) до прибл. 75% массы (внутренняя мембрана митохондрий). Большинство мембран содержит по массе около 50% белка.

Большинство белков (как показано на рис. 1.4), погружено в мембрану. Они «плавают», как айсберги в переменчивом «море» фосфолипидов, или, если посмотреть на это иначе, образуют мозаику в жидком фосфолипидном матриксе. По этим причинам такая концепция структуры биомембран называется «жидкостно-мозаичной» моделью. В некоторых случаях белки пронизывают весь бислой и соприкасаются как с внутриклеточным, так и внеклеточным пространствами. В других случаях белки присоединены к мембране цепью жирной кислоты, фосфолипидом или пренильной группой. В этих случаях сам белок расположен в цитозоле. Некоторые из этих вариантов присоединения белков показаны на рис. 1.5. Мы еще увидим впоследствии, что мембранно связанные белки образуют базовые элементы всех сенсорных рецепторов.

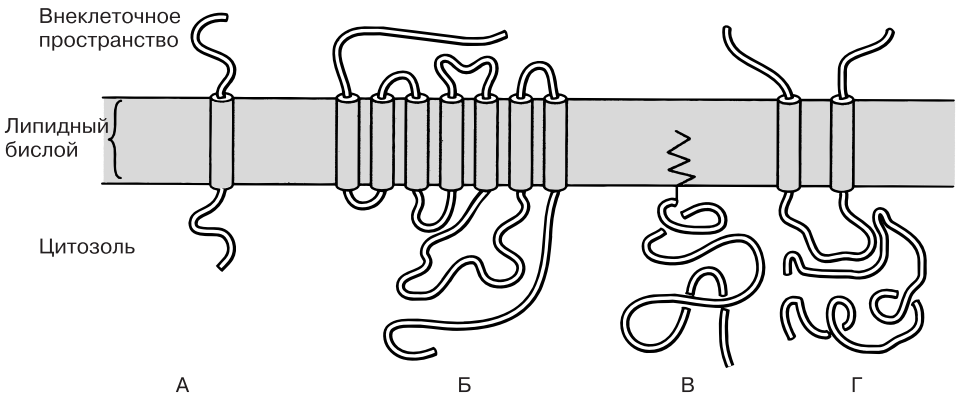


Рис. 1.5. Некоторые пути, которыми белки ассоциируются с мембраной. Цилиндры внутри мембраны символизируют α -спирали. (А) Одиночная α -спираль проходит через мембрану; (Б) многочисленные α -спирали проходят через мембрану; (В) белок соединен с цитоплазматической частью бислоя жирнокислотной цепью или пренильной группой (важный пример такого типа связи — G-белки); (Г) белок, погруженный в мембрану, нековалентно связан с другим белком в цитозоле.

[. . .]

Английский биолог, профессор **Крис Смит** в книге «**Биология сенсорных систем**»



отразил свой богатый многолетний опыт преподавания этой дисциплины в Эстонском университете (Бирмингем). Написанная в форме учебного пособия для студентов университетов, она кроме данных по строению и работе органов чувств человека и животных содержит вопросы для проверки того, насколько прочитанное усвоено. По каждому большому разделу приведена литература и дан обзор главных источников, что может заметно облегчить их поиск в библиотеке и Интернете.

Все, кого интересует биология и поведение животных, будь то студент, старшеклассник или научный работник, найдут эту книгу полезной; она также окажет неоценимую помощь преподавателю для ведения спецкурса по сенсорной физиологии. Инженер и психолог, имеющие склонность к техническому и математическому моделированию сложного поведения или интеллекта, также прочтут ее с пользой.