

NW

AKADEMIA TECHNICZNO-ROLNICZA
IM. JANA I JĘDRZEJA ŚNIADECKICH
W BYDGOSZCZY

Rozprawy
nr 21

STANISŁAW SŁOWIŃSKI

OCENA INFORMACJI
W RECEPTOROWYCH
UKŁADACH BIOLOGICZNYCH

BYDGOSZCZ — 1986

AKADEMIA TECHNICZNO-BOLNICZA
IM. JANA I JĘDRZEJA ŚNIADECKICH
W BYDGOSZCZY

Rozprawy
nr 21

STANISŁAW SŁOWIŃSKI

OCENA INFORMACJI
W RECEPTOROWYCH
UKŁADACH BIOLOGICZNYCH

Biblioteka Główna ATR w Bydgoszczy



000000120200

BYDGOSZCZ — 1986

PRZEWODNICZĄCY KOMITETU REDAKCYJNEGO
doc. dr hab. Juliusz Skonieczny

OPINIODAWCY

prof. dr hab. Leszek Janiszewski
prof. dr hab. Remigiusz Tarnecki

REDAKTOR NAUKOWY

doc. dr hab. Wojciech Kądziała

OPRACOWANIE REDAKCYJNE I TECHNICZNE

mgr Halina Koziółkiewicz, Zbigniew Gackowski



67'621

Wydano za zgodą Rektora
Akademii Techniczno-Rolniczej
w Bydgoszczy

ISSN 0209-0597

WYDAWNICTWO UCZELNIANE AKADEMII TECHNICZNO-ROLNICZEJ
W BYDGOSZCZY

Wydanie I. Nakład 150+25 egz. Arkuszy wyd. 4,5. Arkuszy druk. 4,75. Papier kl. V
Oddano do druku w grudniu 1985. Druk ukończono w styczniu 1986.

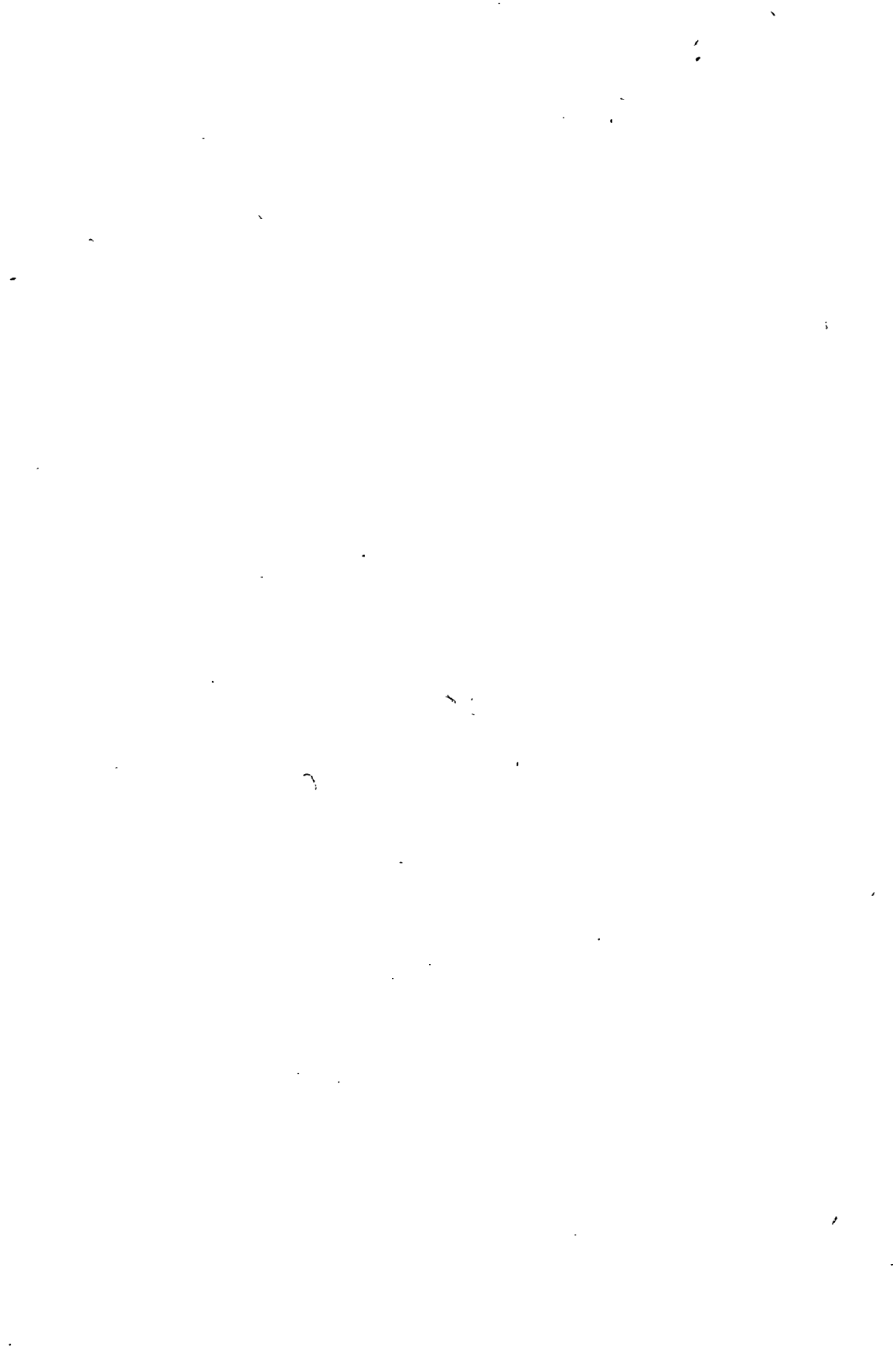
MNSzWiT Cena 63,— zł.

Prasowe Zakłady Graficzne RSW „Prasa—Książka—Ruch”, Bydgoszcz, ul. Dworcowa 13. Zam. 4248/85. H-2.

56 D. 13/1

S p i s t r e ś c i

	str.
1. WSTĘP	5
2. OGÓLNE CECHY SYSTEMÓW NATURALNYCH I SZTUCZNYCH	7
3. FIZYCZNE ZAŁOŻENIA TEORII INFORMACJI	11
3.1. Miara ilości informacji	12
3.2. Warunki odbioru i nadawania informacji	14
3.3. Ogólna forma informacji	15
4. PRZYCZYNOWOŚĆ ZJAWISK TWORZĄCYCH INFORMACJE W ŻYWYM ORGANIZMIE .	19
5. BIOLOGICZNE WARUNKI POWSTAWANIA INFORMACJI	24
5.1. Sygnały i przesyłanie informacji	28
5.2. Informacyjna koncepcja oceny zjawisk elektrofizjologicznych	31
5.3. Fizyczne podstawy przewodzenia impulsów nerwowych	36
5.4. Biofizyczne aspekty pracy receptorów	39
6. DOŚWIADCZALNA OCENA WARUNKÓW DZIAŁANIA RECEPTORÓW	48
6.1. Postępowanie doświadczalne	48
6.2. Wyniki doświadczalne	52
6.3. Analiza informacji receptorowej	56
7. UWAGI KOŃCOWE I WNIOSKI	63
Literatura	66
Streszczenia obcojęzyczne	76



1. WSTĘP

Zakładając potrzebę istnienia informacji wewnątrz organizmów żywych i w kontakcie ze środowiskiem dla przeżycia i rozwoju, można przyjąć jej podstawową funkcję integracyjną w ramach określonego systemu. Jest nią forma bioinformacji wyrażająca jeden z wielu aspektów szeroko ujmowanej problematyki teorii informacji, wskazująca na jej odniesienie do procesów biologicznych.

Ujmowanie organizmu żywego jako systemu biologicznego, pozwala i narzuca potrzebę wyróżnienia właściwości morfologiczno-fizjologicznych w powiązaniu z jego cechami energetyczno-przesyłowymi. Ujmując dynamicznie procedurę opisu cech tego systemu, należy uwzględnić wszystko to, co jest związane z problematyką przekazywania informacji, zapewniającej jego prawidłową pracę. Funkcje scalające i regulujące taki system próbuje określić się pojęciami teorii informacji. Szczegółowo takie funkcje informacyjne ujmuje cybernetyka, będąca nauką o systemach sterowanych oraz o przekazywaniu i przetwarzaniu w nich informacji. Różnorodność tematyczna oraz zasięg ujmowania zagadnienia pozwala wspólnym językiem opisu formalnego przedstawiać systemy biologiczne, techniczne, jak również np. społeczne [1, 2, 41, 48]. Oprócz wielu zagadnień szczegółowych, cybernetyka ustala stopień analogii w sterowaniu pracą różnych systemów. Do opisywania zjawisk w tych systemach wykorzystuje się szeroko pojętą dyscyplinę matematyczne, techniczne oraz opisy zjawisk biologicznych, fizycznych, medycznych i innych [19, 72, 83]. Bioinformacja wyrasta więc z szerokich interdyscyplinarnych możliwości cybernetyki.

U podstaw wspomnianych możliwości interpretacyjnych uwzględnić należy fizyczne założenia teorii informacji oraz dynamicznie ujmowane odniesienia do innych dziedzin naukowych [8, 47, 62]. Takie ujęcie bioinformacji można zaproponować jako szczególny przypadek teorii informacji, przez analogię do uznawanych już pojęć jak bionika, biomechanika lub biometria [4, 19, 21, 53].

Analizie poddano układ nerwowy, jego struktury i funkcje - traktowany jako układ względnie odosobniony. W istocie rzeczy, szeroko pojęty układ nerwowy jest systemem sieci połączeń neuronów, tworzących podstawowe cechy oraz właściwości organizmów żywych. Relacje pomiędzy zbiorem uporządkowanych elementów takiego systemu, przebiegają w ramach struktury hierarchicz-

nej dla zrealizowania określonych celów lokalnych i ogólnych, z założeniem różnego stopnia ich niezależności. Dotyczy to m. in. takich zagadnień, jak: bezpośrednie i pośrednie wyjaśnienie założeń pracy układu nerwowego w powiązaniu z teorią przewodnictwa jonowego - poprzez analizę elektrofizjologiczną problemu recepcji i przetwarzania bodźców.

2. OGÓLNE CECHY SYSTEMÓW NATURALNYCH I SZTUCZNYCH

Nagromadzenie różnorodnych wyników i obserwacji doświadczalnych w biologii, nasuwa konieczność ich szczegółowej analizy. Dotyczy to głównie często sprzecznych i przyczynkowych badań elektrofizjologicznych. W oparciu o całokształt wypróbowanych metod analizy technicznej, można zastosować znane tu schematy interpretacyjne, wynikające ze znajomości obiegu informacji, do opisanego i uporządkowania wyników badań biologicznych.

Organizmy żywe są systemami o elastycznej sprawności, odpowiednim przystosowaniu oraz dużej niezawodności. Każda komórka wykazuje określoną funkcję i w jej obrębie podobnie zachowują się struktury wewnątrzkomórkowe. Gdy naruszy się ten układ prawidłowości /zakłócenie np. przemiany materii/, to jedne organy mogą się rozwijać kosztem innych, zanika wtedy ich dotychczasowa sprawność i organizacja funkcjonalna.

Pojęcie informacji w biologii powinno obejmować jej użyteczność w odniesieniu do potrzeb życia i rozwoju organizmu. Układ żywy można przedstawić jako układ termodynamicznie otwarty, ze skończoną wartością energii wewnętrznej. W rozwoju filogenetycznym wzrasta ilość, jakość i wartość informacji. Można nawet zgodzić się z tezą, że złożoność życia polega na ilości przetworzonej informacji. Reakcje układu żywego na otrzymane informacje następują w wyniku swoistych ciągów czynności, połączonych założonym efektem końcowym. W układach biologicznych informacja musi odnosić się do określonej struktury, z uwzględnieniem zachodzących procesów w czasie i przestrzeni, z założeniem minimalnego kosztu energetycznego jednostki informacji.

Dużą rolę w interpretacji informacji posiada stosowanie pojęcia entropii. Organizmy żywe dążą do zmniejszenia entropii poprzez naturalną dążność do uporządkowania elementów, co prowadzi do wzrostu ilości informacji. Im informacja o układzie jest większa, tym jego entropia jest mniejsza [38].

Za punkt wyjścia oceny informacji przyjęto niektóre rodzaje i jakości odpowiedzi elektrofizjologicznych, powstające po zadziałaniu specyficznych bodźców dochodzących z zewnątrz, względnie wewnątrz organizmów żywych. Tego typu podejście wymaga ciągłego zdawania sobie sprawy z wieloznaczności możliwych do uzyskania tu różnic i podobieństw.

Systemy sztuczne wykazują wiele cech wspólnych z systemami naturalnymi /biologicznymi/, ale również istotnie się od nich różnią [48]. Cechy wspólne reprezentuje spójność /koherentność/ - powiązania poszczególnych elementów, ale takie pojęcie jak centralizacja jest już bardziej właściwe systemom naturalnym. Również właściwości adaptacyjne bardziej odnoszą się do systemów naturalnych, chociaż mogą występować w systemach sztucznych. W systemach naturalnych adaptacja zapewnia najkorzystniejsze warunki przetrwania i funkcjonowania systemu. W systemach sztucznych przedstawia się ona jedynie jako specyficzny rodzaj działania.

W systemach sztucznych nie działają mechanizmy homeostazy, ale tworzy się takie właściwości, których cechami są zgodność i optymalizacja. Zgodność polega na konstruowaniu systemu, który jest "dopasowany" do otoczenia /zgodność wejść i wyjść/. Optymalizacja zaś, zapewnia najlepszy sposób realizacji takiego systemu. W warunkach naturalnych problemy te nie występują, tutaj w rozwoju ewolucyjnym - działania metodą prób i błędów - wypracowano już w sposób naturalny najlepsze rozwiązanie przystosowania do warunków otoczenia.

W konstrukcjach technicznych obowiązuje zasada oszczędności /parsimonii/, określająca tworzenie systemów jak najprostszymi, bez nadmiaru elementów. Struktura jest wtedy szeregowa, jednak w razie uszkodzenia dowolnego elementu, następuje awaria całej konstrukcji. Wykazano jednak, że jest możliwe tworzenie niezawodnych struktur z zawodnych elementów systemu, a zwłaszcza - poprzez wzajemne zróżnicowane i niezależne połączenia między tymi elementami.

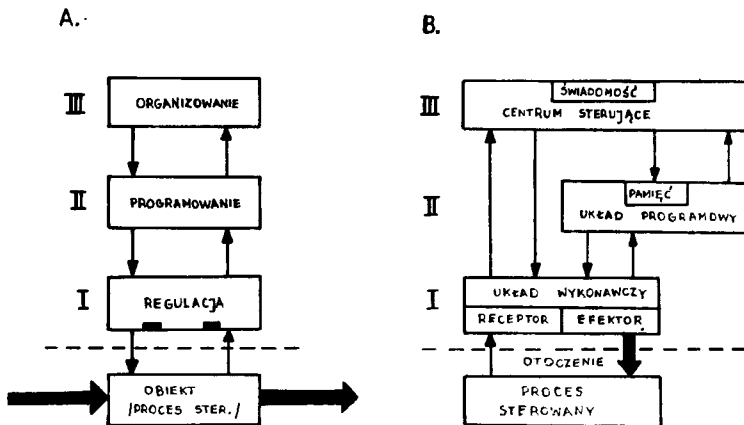
Wysoką niezawodność organizmów żywych obserwuje się dzięki ogromnej ilości elementów podstawowych i rezerwowych. Tutaj odwrotnie, zgodnie z zasadą nadmiaru /redundancji/ rola pojedynczych elementów nie jest decydująca i uszkodzenie nawet pewnej ilości elementów w organizmie nie prowadzi do istotnych zaburzeń. Przy tym organizmy żywe dostarczają wielu przykładów nieomyślności działania, np. bakterie *Clostridium* kopiują swój skomplikowany zapis genetyczny niezmiennie od dwóch miliardów lat. Tutaj reakcje przebiegają z pewnością i ścisłością przewyższającą wszystko to, co umie urzeczywistnić dzisiejsza nauka i technika. W komórce znajdują się nawet mechanizmy wyspecjalizowane w ujawnianiu błędów i przeciwdziałaniu im. Szczególnie wysoce niezawodny jest układ nerwowy zbudowany z olbrzymiej ilości elementów składowych.

Systemy budowane przez człowieka są często wzorowane na systemach naturalnych albo też spełniają analogiczne zadania. Porównując ich układy składowe, można zauważyć istotne różnice, mimo założonych analogii.

System nerwowy - rozpatrując przykładowo - składa się z ogromnej ilości elementów /komórek nerwowych/ o podobnej zasadzie działania. Charakterystyczną cechą jest tu duża ilość wzajemnych powiązań, zarówno lokalnych jak i dalekich, w postaci sprzężeń między elementami.

W porównaniu z najbardziej złożonymi układami technicznymi, układ biologiczny posiada ogromną liczbę czujników /receptorów/, które umożliwiają ciągłe określanie stanu organizmu, otoczenia i stopnia realizacji decyzji wydanych przez centrum sterujące układu. Odbierane dane z otoczenia, przesyłane przez układ nerwowy, są w części ośrodkowej tego układu odpowiednio selekcjonowane. Tylko konieczna do podjęcia decyzji informacja jest przetwarzana, co powoduje szybszą ocenę sytuacji w porównaniu z układem technicznym, gdzie przetwarzane są wszystkie dane.

Inny jest również charakter struktur hierarchicznych w obu układach. W układzie technicznym występują powiązania zawsze między poziomami sąsiednimi /rys.1/.



Rys.1. Schematy struktur hierarchicznych w układach:
A. technicznym B. biologicznym [48]

W układzie nerwowym oprócz oddziaływań między sąsiednimi strukturami, występują połączenia do dalszych szczebli, co zapewnia większą szybkość przekazywania informacji. Porównanie hierarchicznych systemów sterowania w układzie technicznym i biologicznym pokazuje, że ze względu na odmiennosc w realizacji zadanego celu, na poszczególnych szczeblach musi istnieć zróżnicowanie w doborze układów sterowniczych. Na szczeblu regulacji są to struktury do bezpośredniego kontaktowania się z otoczeniem w postaci receptorów i efektorów. W układach technicznych są nimi czujniki urządzeń pomiarowych i elementy nastawcze urządzeń wykonawczych. Na szczeblu programowania wyróżnić należy odpowiedni rodzaj pamięci opera-

cyjnej z określonymi programami oraz niezbędnymi informacjami w postaci tzw. zbioru roboczego, które odpowiednio przetworzone mogą służyć do operatywnego działania, zgodnie z wybranym programem. Na szczeblu centralnym /organizowanie/ musi istnieć pamięć skojarzeniowa, której wytworem jest świadomość celu i sposobu działania. W pamięci tej są magazynowane programy oraz algorytmy wyboru optymalnych programów w warunkach sygnalizowanych przez napływające informacje z niższych szczebli sterowania.

Istnieją również systemy o dwóch szczeblach sterowania, wykazujących właściwości adaptacyjne o charakterze samoregulacji /np. rośliny/ oraz systemy o jednym szczeblu regulacji /regulacja automatyczna/ [48].

3. FIZYCZNE ZAŁOŻENIA TEORII INFORMACJI

Praktycznie wszystkie zjawiska przyrodnicze, bazujące na przekształcaniu i przenoszeniu informacji, są efektem materialnych procesów fizycznych i chemicznych. Tendencja myślowa nowoczesnej nauki utrwaliła pojęcia przyczynowości i jednokierunkowości przebiegu zjawisk w czasie i z konieczności stworzyła terminy "informacja" względnie "ilość informacji", których podstawy dali m. in. N. Wiener, C.E. Shannon, R. Hartley.

Pod wpływem potrzeb techniki, rozwój teorii informacji pozwalał na rozwiązanie zadań optymalizacji kanałów i kodowania, zaś problemy te rozrosły się w obszerny dział matematyki, ignorując często fizyczne ograniczenia w systemach łączności. Udało się sformułować ogólne ograniczenia, wynikające z praw przyrody, na kanały łączności oraz ustanowić granice konstrukcji niektórych urządzeń. Przykładowo, szybkość przesyłania informacji przy zadanej mocy sygnału jest zawsze wielkością skończoną przy braku zakłóceń. Sformułowanie Shannona w jego matematycznej teorii informacji stwierdzające, że przepustowość ciągłego kanału z szumem addytywnym /brak zakłóceń/, daje możliwość przekazywania dowolnej informacji za pomocą słabych sygnałów, było oparte o klasyczny postulat ciągłości i jednoczesnej pomierzalności wszystkich wielkości fizycznych.

W pomiarze kwantowomechanicznym przewidywanie rezultatu pomiaru przy odbiorze wymaga podania postaci /stanów/ sygnału i określenia, jaki zbiór podlega pomiarowi. W nadajniku podczas analizy zespołów sygnału, należy również określić jakie sygnały i z jakimi prawdopodobieństwami są wysyłane.

Analiza wprowadzonego aksjomatycznie w nauce pojęcia entropii pozwala na statystycznie ujęty opis procesów i zjawisk przyrodniczych. Analogia pomiędzy entropią Shannona a entropią Boltzmanna w mechanice statystycznej jest punktem wyjścia w nowoczesnie pojmowanej teorii informacji.

Entropia jest funkcją stanu i określa stan układu pod względem "jakości" energii i możliwości jej wykorzystania w odróżnieniu od energii wewnętrznej, która określa stan układu pod względem ilości energii. Zmiana stanu układu pociąga za sobą zmianę entropii ΔS .

Materia mająca określoną strukturę, związana z organizacją poszczególnych jej części składowych, tworzy układ /żywy organizm, maszyna/, w którym mogą zachodzić różne zmiany typu strukturalnego /zmiana stanów sku-

pienia, zjawiska chemiczne itp./.

Związek między entropią S a nieuporządkowaniem, wyrażającym się liczbą mikrostanów pozwalających realizować dany makrostan, określił Boltzmann, wzorem:

$$S = k \cdot \ln W \quad (1)$$

gdzie:

k - stała Boltzmann

W - prawdopodobieństwo termodynamiczne /stanu/

Najczęściej określa się nie bezwzględną wartość entropii, ale jej zmianę

$$S = S_2 - S_1 = k \cdot \ln \frac{W_2}{W_1} \quad (2)$$

Stosunek $\frac{W_2}{W_1}$ jest równy stosunkowi prawdopodobieństw $\frac{P_2}{P_1}$.

Jeżeli w procesie nieodwracalnym zachodzącym w układzie izolowanym rośnie entropia i $S_2 > S_1$, wtedy $W_2 > W_1$ oraz $P_2 > P_1$, to zjawiska przebiegają w kierunku stanów o większym prawdopodobieństwie, czyli o mniejszym uporządkowaniu [53].

Wspomniano już, że informacja zmniejsza się w stopniu takim, w jakim wzrasta jej entropia. Informacja jako cecha obiektu /lub pojęcia albo wiadomości/ jest określona przez wkład konieczny do wyróżnienia tego obiektu spośród wielu innych. Cybernetyczne pojęcie informacji nie mówi nic o wartości określonej informacji.

Wielkość informacji zależy nie tylko od liczby elementów, ale dla określenia informacji trzeba posłużyć się prawdopodobieństwem realizacji poszczególnych przypadków, stosując tzw. prawdopodobieństwo matematyczne. Określa ono stosunek liczby przypadków sprzyjających do wszystkich przypadków możliwych i jest zawarte między $0 \leq p \leq 1$, natomiast prawdopodobieństwo termodynamiczne jest zawsze < 1 .

3.1. Miara ilości informacji

Pomiędzy elementami materialnymi tworzącymi zbiór własności mogą wystąpić zmiany stanu obiektu lub zbioru obiektów, które są zdarzeniami.

Mając ciąg zdarzeń Z_1, Z_2, \dots, Z_m , których prawdopodobieństwa występowania wynoszą odpowiednio P_1, P_2, \dots, P_m , gdzie $0 \leq P_i \leq 1$, nie można określić /brak informacji/, które z tych zdarzeń wystąpi. Tutaj miarą niepewności /nieokreśloność sytuacyjna/ może być poznane pojęcie entropii

$$H = - p_1 \log_a p_1, - p_2 \log_a p_2, \dots, - p_m \log_a p_m \quad (3)$$

gdzie:

a - podstawa logarytmu. Jeżeli $a = 2$ i $\log_a x = 1$ /wtedy $x = 2$, bo $2^1 = 2$ /, to entropia H wynosi jeden bit /miara informacji/.

Logarytmiczna miara jest najważniejsza do ilościowej charakterystyki bezładu przy opisie statystycznym procesów naturalnych, jak i sygnałów wysyłanych przez człowieka. Hartley zaproponował przyjęcie za miarę informacyjności doświadczenia lub komunikatu, logarytmu liczby możliwych wyników. Taka miara ilości informacji zakłada jednakowe prawdopodobieństwa wystąpienia każdego z wyników doświadczenia, a wzór Boltzmanna określa układ mikrokanoniczny, gdzie wszystkie stany układu z ustaloną energią, są jednakowo prawdopodobne [47].

Wiadomość zawierająca informację danego zbioru zdarzeń wystąpi na pewno, gdy prawdopodobieństwo $p = 1$, a jego entropia przyjmuje wartość 0. Ilość bitów informacyjnych określa spadek niepewności i stopień zmniejszenia się nieokreśloności danej sytuacji. Ilościowy opis informacji wpływającej ze źródła wiadomości może być przedstawiony w postaci statystycznej, wtedy ilość informacji I wynosi:

$$I = - \sum_{i=1}^n p_i \log_a p_i, \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (4)$$

Powyższe wyrażenie może być sformułowane wieloma sposobami /C.E.Shannon/. Na doniosłość statystycznego aspektu problemów przekazywania informacji wskazywali również N. Wiener i A. Kołmogorow.

Według R. Hartleya - o czym wspomniano - informacja jest określona jako kolejny wybór znaków. Nie porusza on sensu lub prawdziwości przekazywanej informacji /wiadomości/. Praktycznie, każde zjawisko fizyczne wykorzystane do tworzenia określonych sygnałów, jest zmienne w czasie /np. częstotliwość sygnałów elektrycznych/. Opierając się na tego rodzaju związku sygnałów z częstotliwością zmian pewnych własności fizycznych tych sygnałów, Hartley sformułował tzw. prawo ilości wiadomości [41]:

$$w = K \cdot \Delta f \cdot t \quad (5)$$

gdzie:

- w - ilości wiadomości /np. ilość słów/
- Δf - zakres pasma częstotliwości
- t - czas przekazywania wiadomości
- K - współczynnik dla warunków i systemu

Prawo to rozwinął Shannon jako prawo ilości informacji w postaci:

$$I = \Delta f \cdot t \cdot \log_2 \left(1 + \frac{P_s}{P_z} \right) \quad (6)$$

gdzie:

- I - ilość informacji w bitach
- t - czas przekazywania sygnałów
- Δf - zakres pasma częstotliwości i kanału łączności
- P_s, P_z - odpowiednio: moc sygnałów i szumów

Wzór ten określa maksymalne możliwości przesyłania informacji w warunkach istniejących zakłóceń, nie analizując bliżej zdolności systemu do jej przekazywania.

3.2. Warunki odbioru i nadawania informacji

W systemie przekazywania informacji odbiornik odtwarza nadaną wiadomość w dwu etapach:

- 1) odtwarzanie sygnału nadanego na podstawie sygnału odebranego,
- 2) wskazanie nadanej wiadomości na podstawie sygnału nadanego.

Ponieważ w kanale przesyłowym mogą wystąpić zniekształcenia nadanego sygnału, dlatego odbiornik działa wg tzw. reguły decyzyjnej. Określa ona zasadę odbioru sygnału i z konieczności winna być ustalana wg tzw. kryterium jakości odbioru oraz reguły decyzyjnej.

Zasadnicze znaczenie w teorii sygnałów ma pojęcie sygnału losowego o przyszłości nieznaney. Najprostszym, niedeterministycznym modelem wielkości nieznaney jest model probabilistyczny. Tutaj interesującą nas wielkość uważa się za realizację zmiennej losowej /proces stochastyczny/, wskazującą przy licznych obserwacjach regularności statystycznej [52, 71, 87].

Mogą wystąpić również przypadki przesyłania informacji, gdy nie ma regularności statystycznych, np. dla obserwacji pojedynczych.

Każdy rozpoznany obiekt można opisać zawsze za pomocą określonego zbioru cech. Każdej z N cech można przypisać wartość liczbową, tworząc zbiór N liczb.

Porządkując ciąg N liczb $\{y_1, y_2, \dots, y_N\}$ tworzy się wektor $\vec{y} = [y_1, y_2, \dots, y_N]^T$, a indywidualne poszczególne liczby dają składowe obserwacje /dane lub informacje/ [71].

Stosując powyższą nomenklaturę /nawiązując do przyszłych rozważań/ można rozpatrywać określony rejon organizmu żywego z receptorami przysto-

sowanymi do przyjmowania dochodzących tu bodźców fizycznych /np. fala świetlna lub dźwiękowa/ i przetworzeniu ich w sygnały elektryczne. Przykładowo, dla "realizacji" widzenia wyróżnić można zespół N receptorów tworzących siatkówkę. Ich zadaniem jest przetworzenie obrazu standardowych /często binarnych/ sygnałów y_1, y_2, \dots, y_N . Pojedyncze receptory w bloku receptorowym mogą być różne, reagują przy tym na określone własności /cechy/ obrazu i dają sygnały zróżnicowane. Zazwyczaj dane o obiekcie zbiera się w nadmiarze, dąży się więc do redukcji danych, dlatego zbiory obiektów oraz opisujących je informacji zastępuje się przez stosunkowo niewielki zbiór danych.

Można wyróżnić niektóre stosowane sposoby redukcji danych [60]:

- 1) selekcja informacji, czyli redukcja liczby N cech opisujących obiekty $y = \{y_1, y_2, \dots, y_N\}$,
- 2) zastąpienie ciągłego zakresu zmienności wartości cechy y_i / $i = 1, 2, \dots, N$ / zmianami dyskretnymi, niekiedy binarnymi,
- 3) zmniejszenie liczby obiektów reprezentujących poszczególne klasy.

Najważniejszą z wymienionych jest selekcja informacji przeprowadzona przy użyciu tzw. kryteriów użyteczności, takich:

- a) które zapewniają optymalny wybór cech /zgodnie z kryterium jakości klasyfikacji/,
- b) które nie są w pełni zbliżone z kryterium jakości klasyfikacji /kryteria optymalizacji lokalnej/.

Dla problemu selekcji informacji duże znaczenie mają metody redukcji, które m. in. minimalizują średnie ryzyko lub prawdopodobieństwo błędu klasyfikacji obiektu [72].

3.3. Ogólna forma informacji

Informacja charakteryzuje się różnorodnością elementów zbioru wiadomości i składem elementów przekazywanej informacji, ujmowanych i opisywanych dynamicznie. Sygnał, który służy przekazywaniu tej informacji, jest określony formą energii. Pojęcie sygnału utożsamia się zwykle z pojęciem informacji.

Rozróżnia się sygnały w zależności od rodzaju źródła z energetycznego punktu widzenia. Istnieje możliwość przetwarzania różnych rodzajów energii, co pozwala ostatecznie przedstawiać informację w postaci sygnałów elektrycznych.

W rzeczywistych warunkach wytwarzanie, przekształcanie oraz przesyłanie sygnałów odbywa się w obecności innych przypadkowych sygnałów, które

mogą zniekształcać informację użyteczną. Przeciwdziałanie zniekształce-
niom informacji polega przede wszystkim na utrzymaniu i zapewnieniu odpo-
wiednio dużego stosunku energii sygnału do energii szumu. Realizuje się
tu odpowiedni rodzaj sygnału oraz właściwy sposób kodowania. Można wyróż-
nić sygnały w zależności od tego, jaki charakter posiada informacja i ja-
kie jest przeznaczenie systemu działającego w oparciu o te sygnały.

W przypadku układu biologicznego są ustalone możliwości i funkcje
związane z przesyłaniem informacji biologicznej. Tutaj sygnały mają pos-
tać, która wynika z przebiegu i parametrów zjawisk elektrofizjologicz-
nych. Odczytanie informacji utrudnia fakt, że rodzaj sygnału i charakter
parametrów przesyłania nie jest określony. W systemach stworzonych przez
człowieka /np. systemy telekomunikacyjne/ jest to o tyle łatwe, że znane
są np. fala nośna, rodzaj modulacji, czy też charakter informacji.

Jest zasada, że w urządzeniu odbiorczym należy określić na podstawie
odebranego sygnału jaka wiadomość była nadana przez źródło informacji.
Wnioskowanie takie jest możliwe dzięki temu, że sygnał odebrany zależy od
nadanego, a ten z kolei w nadajniku jest uzależniony od wiadomości. Odeb-
rany sygnał zależy również od innych nie dających się eliminować czynni-
ków ubocznych i wobec tego nie zawsze z całą pewnością można stwierdzić,
jaka wiadomość była nadana. Powzięcie wniosku o danej wiadomości określa-
ne jest jako decyzja.

Z ogólnego punktu widzenia można wyróżnić następujące podstawowe ro-
dzaje analizy sygnałów:

- 1) analiza czasowa - czas trwania i ewentualne zmiany w czasie,
- 2) analiza statystyczna - wyznaczanie statystycznych parametrów syg-
nałów jako procesów przypadkowych,
- 3) analiza częstotliwościowa - bazująca na przedstawieniu sygnału w
przedziałach częstotliwości za pomocą funkcji harmonicznych.

Rozpatrywane sygnały w układach biologicznych posiadają cechy pozwa-
lające na to, aby nawet najbardziej złożone sygnały rozpatrywać jako sumę
elementarnych przebiegów harmonicznych.

W każdym przewodzącym układzie materialnym, powstają oprócz informa-
cji dodatkowo czynniki zakłócające. W większości przypadków przy wielo-
krotnym powtarzaniu obserwacji okazuje się, że czynniki wywołujące szумы
/zniekształcenia/ wykazują regularności statystyczne. Częstotliwość wys-
tępowania tych wartości jest w sumie prawie stała. Dlatego zniekształce-
nia można traktować jako zdarzenia przypadkowe w sensie rachunku prawdo-
podobieństwa. Teoretyczna analiza możliwości przesyłania sygnałów w ukła-
dach nadawczo-odbiorczych, opracowana w wielu monografiach dotyczących

tego tematu /np. [60, 62, 87]/, wyróżnia pewne typowe zasady przekształcania wiadomości w sygnał. W tym procesie można wyróżnić [52]:

- 1) przekształcenie wstępne - przyporządkowujące wiadomości pierwotnej wiadomości wtórną /sygnał elektryczny/. W przekształceniu wstępnym można z kolei wyróżnić pewne działania upraszczające strukturę zbioru wiadomości, jak:
 - a) kwantowanie - przekształcanie ciągłego zbioru wiadomości na skończoną liczbę podzbiorów,
 - b) próbkowanie punktowe - przekształcanie wiadomości-funkcji w ciągi próbek będących wiadomościami N-wymiarowymi;
- 2) przekształcanie informacji w sygnał nadawany. Przyporządkowanie to można zrealizować przez modulację, bądź kodowanie.

A. Modulacja - polega na wybraniu zbioru sygnałów zależnych od pewnych parametrów i tylko te parametry uzależnia się od wiadomości. Systemy przesyłające informację praktycznie nie są izolowane, ale wchodzi w skład systemów z kanałem wielodostępowym /np. systemy radiofoniczne korzystają ze wspólnego kanału przestrzennego, system biologiczny zaś z całego układu nerwowego itp./. Sygnały przesyłane w takich kanałach muszą być tak dopasowane, aby po stronie odbiorczej było możliwe oddzielenie danego sygnału od sygnałów przesyłanych w całej sieci informacyjnej. Podstawowymi metodami takiego rozdziału są:

- a) rozdział częstotliwościowy, gdzie widma sygnałów różnych systemów mieszczą się w ściśle ograniczonych pasmach częstotliwości. Nadawanie tych sygnałów odbywa się jednocześnie,
- b) rozdział czasowy - sygnały różnych systemów mieszczą się w ściśle określonych /ograniczonych/ przedziałach czasowych - nadawanie sygnałów jest odpowiednio zróżnicowane czasowo.

Pierwszy rodzaj sygnałów uzyskuje się przez modulację parametrów sygnału harmonicznego - modulację ciągłą, drugi zaś przez modulację parametrów ciągu impulsów - modulacja impulsowa.

B. Kodowanie - jest sposobem przenoszenia informacji ziarnistych, mogących przyjmować jedną spośród dużej liczby postaci. Stosowane jest wtedy, gdy źródło wiadomości dyskretnych zawiera dużą liczbę elementów $L \gg 2$. Istotą kodowania jest przejście od L-elementowego zbioru wiadomości pierwotnych do zbioru wiadomości wtórnych, zawierających m elementów, przy czym $m < L$. Regułę przyporządkowania informacji ziarnistej sygnału nadawanego mającego postać sygnałów elementarnych nazywamy kodem, a ciąg sygnałów elementarnych użytych do przenoszenia informacji - ciągiem kodowym [62].

Można zastanowić się, o ile poznane formy przekształcania wiadomości w sygnał, przez swoją właściwość, są użyteczne w analizie powstawania i przebiegu potencjałów bioelektrycznych. Przyjmuje się, że największą rolę odgrywają wszystkie formy modulacji częstotliwości impulsów. Są one dobrym sposobem na zwiększenie odporności na wszelkiego rodzaju zakłócenia. Przy niskim poziomie szumów dobierane wartości parametru modulowanego zależą bardziej jednoznacznie od położenia poszczególnych impulsów tworzących sygnał.

4. PRZYCZYNOWOŚĆ ZJAWISK TWORZĄCYCH INFORMACJE W ŻYWYM ORGANIZMIE

Współczesne badania biochemiczne i elektrofizjologiczne dostarczają coraz bogatszego w fakty materiału obserwacji doświadczalnych. Pozwalają one na tworzenie wyjściowych modeli funkcjonalnych. Wprzęgnięty tutaj problem informacji, musi uwzględniać ogólne i szczegółowe prawa fizyki i chemii. Dotyczy to głównie zagadnień przyczynowości zjawisk w organizmach żywych. Tworzone modele strukturalne i funkcjonalne uwzględniać muszą reakcje i sprzężenia wielu układów [25, 30, 75].

Klasyczna makrofizyka jest szczególnym przypadkiem ogólnie obowiązującej fizyki. Taka ściśle przyczynowa fizyka nie zawsze daje pogodzić się z przebiegiem obserwowanych zjawisk biologicznych.

Zgodnie z II zasadą termodynamiki /wg Carnot'a - entropia izolowanego układu rośnie w czasie/, przyroda dąży do zmiany uporządkowanego stanu w bezładny. Takie przyczynowe podejście nie jest zgodne z obserwacjami obowiązującymi w świecie żywym, ponieważ trwałość organizmów żywych można utożsamiać tylko jako wynik bardzo uporządkowanej organizacji. Ilustracją zagadnienia mogą być geny. Tutaj najważniejsze dla życia struktury /ujmowane jako cząstki/, są uporządkowane do granic nieograniczonej trwałości. Gdyby geny reagowały przyczynowo na wpływy otoczenia, to w konsekwencji obserwowano by ich zmiany. Uporządkowanie genów pozostaje jednak zachowane, ich entropia nie wzrasta i dlatego zachowują się one nieprzyczynowo [4].

Przyczynowość w mikrofizyce zastąpić należy statystycznym przewidywaniem w odróżnieniu od przyczynowości w fizyce klasycznej. J. von Neumann udowodnił, że statystycznej prawidłowości wynikającej z teorii kwantowej nie można odnosić do modelu funkcjonującego przyczynowo. Przyjmuje się pogląd, że subtelne procesy biologiczne - podstawa życia - są w swojej postaci mikrofizyczne. Materiał doświadczalny wskazuje, że reakcje w żywym organizmie kierowane są często też przez pojedynczy mikrofizyczny proces elementarny. Ten ostatni po wzmocnieniu, jest już możliwym do zaobserwowania makrofizycznym zjawiskiem biologicznym.

Spotykana np. u owadów wybiórcza i swoista wrażliwość na bodźce zapachowe jest czynnikiem wyzwalającym reakcje zwierzęcia. Nawet pojedyncza cząsteczka zapachowa feromonu wystarcza do wyzwolenia tej reakcji, jeżeli zostanie odebrana przez chemoreceptor [58]. Podobnie można analizować przy-

czynność zjawisk tworzących informację i pozwalających przenosić ją w warunkach, które tworzy układ żywy. Przewodnictwo informacji realizowane w środowisku żywym, zachodzi poprzez ciąg wielu reakcji jednostkowych /mikroczynników/ i dopiero ich wypadkowa daje efekt „makro”, który jest możliwy do pomierzenia, względnie obserwacji. W odniesieniu do przewodnictwa nerwowego można przyjąć, że obserwowane tutaj procesy fizykochemiczne są wtórne, zaś pierwotnymi są te, które zachodzą w neuronach na poziomie molekularnym, czy submolekularnym.

Przewodnictwo nerwowe można badać w tych warunkach dwojako:

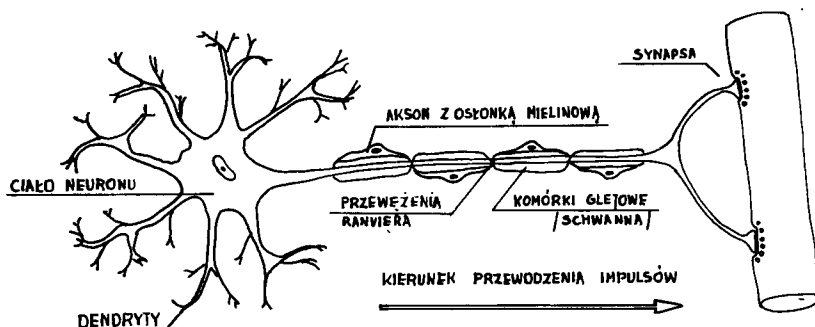
- 1) wychodząc z założenia wielkiej ilości neuronów, dochodzić do wyniku określonego statystycznie,
- 2) badać elementarne procesy w pojedynczych neuronach, uwzględniając nieciągły charakter obserwowanych zjawisk.

Najczęściej właściwości neuronów związane z ich pobudzeniem i reakcją są opisywane bardziej w kategoriach fizykochemicznych niż biologicznych.

Już w roku 1786 Luigi Galvani zaobserwował doświadczalnie skurcz preparatu nerwowo-mięśniowego z uda żaby, wykazując że źródłem elektryczności jest tu tkanka pobudliwa. Tę prostą obserwację potwierdzili C. Matteucci i du Bois Reymond, którzy pomierzyli występujące tu prądy elektryczne. Potwierdzono tym samym, że komórki nerwowe i mięśniowe posiadają ładunek elektryczny i zarazem są zdolne do generowania prądu elektrycznego.

Obecnie wiadomo, że zjawiska elektryczne w żywym organizmie obserwuje się na wszystkich szczeblach organizacyjnych układu biologicznego. Funkcje poszczególnych elementów realizowane są w oparciu o istnienie stosunkowo niezawodnego elektrycznego systemu łączności. W przypadku układu nerwowego polega on na przekazywaniu sygnałów w postaci impulsów nerwowych /wyładowań elektrycznych/ na wszystkich poziomach funkcjonalnych, które tworzą neurony. Różnią się one na pewno kształtem, wielkością, funkcjami i innymi właściwościami, ale mają przy tym pewien zespół cech wspólnych, które określają budowę i działanie całego układu nerwowego /rys.2/.

W żywym organizmie u podstaw wszystkich procesów, w efekcie których powstają wyładowania elektryczne, leżą zjawiska związane z przenikaniem jonów przez błony komórkowe. Rodzaj i różnice wielkości jonów, ich szybkość przenikania, wartościowość chemiczna są czynnikami, które prowadzą do rozdziału ładunków elektrycznych /jonów/ po obu stronach błony komórkowej. W rezultacie zmieniających się procesów, powstaje w żywym organizmie niezliczona ilość ogniw elektrobiologicznych. Po obu stronach błony gromadzą się różnoimienne jony, określające różnicę potencjału elektrycz-



Rys.2. Schemat niektórych elementów morfologicznych komórki nerwowej

nego rzędu mV czy μV . Błona komórkowa, rozdzielająca dwa różne środowiska, wytwarza w efekcie różny stopień koncentracji stężeń tych jonów. Wielkości stężeń dla poszczególnych jonów zostały dość ściśle określone doświadczalnie i dla różnych typów neuronów są przedstawione w wielu pracach elektrofizjologicznych [13, 32].

Pierwsze fakty doświadczalne zebrali i przedstawili A. L. Hodgkin i H. E. Huxley oraz później B. Katz w tzw. teorii membranowej, opartej na założeniach Bernsteina /1902 r./, z własną koncepcją istnienia aktywnego transportu z zastosowaniem „pomp jonowych” [27, 86].

Dyfuzja jonów przez błonę komórkową wywołuje różnicę potencjałów, w wyniku różnego rodzaju tempa dyfuzji jonów dodatnich i ujemnych. Ta różnica z kolei stanowi przeszkodę dla zwykłej dyfuzji, będącej następstwem różnic stężeń. Istnieje tendencja przepływu jonów w kierunku zgodnym z gradientem stężenia i wpływem różnicy potencjałów. Możliwy jest również stan równowagi pomiędzy nimi /równowaga Donnana/. Różne stężenia powodują różnicę potencjału termodynamicznego roztworów. Potencjał E, związany z występowaniem różnych stężeń jonów po obu stronach błony C_z, C_w , gdy roztwory są w równowadze Donnana, można zapisać w postaci równania Nernsta:

$$E = \frac{R T}{n F} \cdot \ln \frac{C_z}{C_w} \quad [\text{mV}] \quad (7)$$

gdzie:

R - stała gazowa

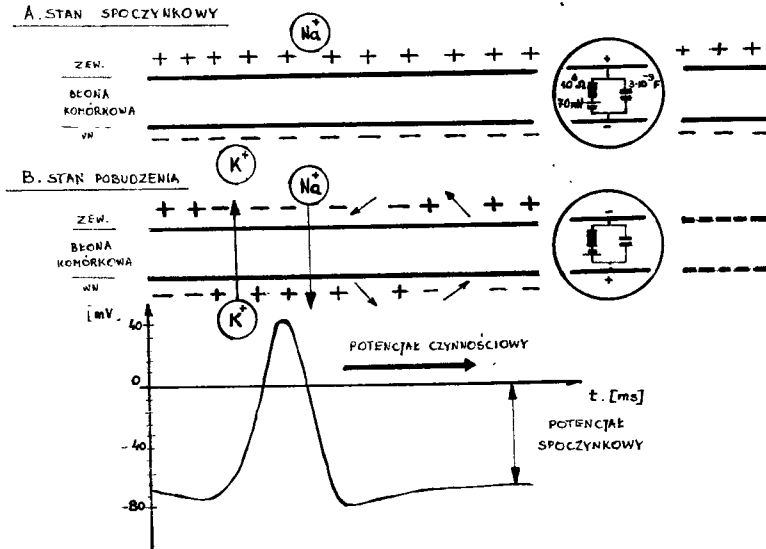
n - temperatura bezwzględna [K]

F - stała Faraday'a

n - wartościowość jonów

Wartość E w równaniu Nernsta określa z dużym przybliżeniem potencjał rejestrowany na błonie komórkowej, zwany potencjałem spoczynkowym. W pod-

stawowych badaniach elektrofizjologicznych u zwierząt bezkręgowych wykazano, że strona wewnętrzna błony ma w stosunku do strony zewnętrznej potencjał spoczynkowy w granicach 60-90 mV [27, 32, 56, 82]. W przypadku gdy na taki ustalony układ zadziała specyficzny bodziec /symulacja/, to obserwuje się chwilową depolaryzację /lub hiperpolaryzację/ błony, w następstwie której wzrasta przenikalność dla jonów rozdzielonych tą błoną /rys.3/.



Rys.3. Powstawanie impulsu nerwowego na błonie komórkowej

Energia bodźca /np. chemiczna, elektryczna/ powoduje powstanie złożonych krótkotrwałych procesów elektrochemicznych zmieniających się wzdłuż błony komórkowej. Występujące przebiegi /zmiany elektryczne/ nazywane są potencjałami czynnościowymi. W zależności od natężenia lub liczby bodźców, potencjał czynnościowy powstaje i rozprzestrzenia się wg prawa „wszystko albo nic”. Jest to ważna właściwość przewodzącego układu nerwowego, którą można porównać z układem technicznym, pracującym w układzie binarnym /1 lub 0/, stosującym cyfrowe przetwarzanie sygnałów.

Powyższe rozważania ogólne dotyczą hipotetycznej komórki nerwowej, będącej tylko jednym elementem składowym wielkich systemów nerwowych, które w sumie mają zdolność przewodzenia tych jednostkowych zmian, za którymi kryje się konkretna informacja o bodźcu, który tę reakcję wywołał. Można ją określić jednoznacznie przyczynowo, chociaż stopień tej jednoznaczności jest hierarchiczny. W konsekwencji włókna nerwowe są zdolne do przewodzenia impulsów elektrycznych. Prędkość tego przewodzenia zróżnicowana jest

budową neuronów.

W aksonach z otoczką /osłonką/ mielinową impulsy rozchodzą się „skokowo”. Dzięki właściwościom izolacyjnym otoczki mielinowej, potencjały czynnościowe „przeskakują” pomiędzy występującymi tu przewężeniami Ranvier’a. Obserwuje się tu pętle prądowe, a odcinki między przewężeniami pełnią rolę biernego przewodnika. Stanowi on rozwiązanie energetycznie sprawne i o wysokiej niezawodności, zapewnia przy tym szybkie przewodzenie informacji do 150 m/s - impuls w każdym przewężeniu powstaje na nowo. Stwierdzono, że włókna bezrdzeniowe są zdolne do przewodzenia impulsów elektrycznych z prędkością 1 m/s lub nieco większą dla włókien o większej średnicy. Podstawową cechą takiego przewodnictwa jest stała wielkość amplitudy impulsów powyżej progu pobudzenia.

U podstaw przewodnictwa nerwowego leżą więc pojedyncze procesy elementarne, które składają się na makrofizyczną reakcję /sygnał-informacja/. Cechy tej reakcji można rejestrować i analizować znając niejednorodności fizyczne opisywane konkretnymi parametrami elektrycznymi /rezystancja, pojemność, napięcie, natężenie itp./. Zmienność tych parametrów jest podstawową cechą przewodnictwa jonowego /i nie tylko/, i jest ona charakterystyczna dla systemów biologicznych.

5. BIOLOGICZNE WARUNKI POWSTAWANIA INFORMACJI

Wszystkie sygnały będące informacją mają charakter jednoznacznych dla zwierzęcia bodźców o określonych parametrach fizycznych opisowych, jak: rodzaj i wielkość energii bodźca, czas trwania, częstotliwość zmian itp. Powstanie sygnału - z punktu widzenia fizyki - jest procesem, który w założeniu polega na odwzorowaniu informacji na nośniku tej informacji w postaci zmodulowanego parametru, ustalonego przez przyjęty kod. Układ nerwowy posługuje się głównie kodem częstotliwościowym. Miarą przesyłanego sygnału jest gęstość impulsów elektrycznych. Nie chodzi tu o kodowanie poprzez ustalenie przerw między impulsami /kod interwałowy/, ale o średnie częstotliwości impulsów o określonym przedziale czasu Δt . W takich warunkach, zmiana wielkości amplitudy lub zgubienie pojedynczych impulsów w tym sposobie kodowania nie może zniekształcić przesyłanego sygnału /kod chroniony/ [22].

Wszystkie bodźce zewnętrzne i wewnętrzne /w stosunku do żywego organizmu/ - niosące określoną energię - wywołują w narządach odbiorczych /receptory/ specyficzne reakcje fizykochemiczne, których obrazem są rejestrowane potencjały bioelektryczne. Narządem odbiorczym przyjmującym bodźce jest receptor, będący podstawowym elementem czuciowym.

Zdolność analizy bodźców jest możliwa, jeżeli na określony receptor czuciowy /element układu nerwowego/ działa bodziec swoisty dla niego. Przy czym muszą być spełnione wymagania dotyczące zbioru cech i siły tego bodźca w stosunku do progu wyzwolenia reakcji w receptorze. Rodzaje receptorów czuciowych, warunki działania i ich zróżnicowanie morfologiczne określają daleko idącą specjalizację ogólną i podstawową. Receptor czuciowy posiada specyficzne właściwości rozróżniania oraz przetwarzania odbieranej informacji i przesyłania jej do odpowiednich ośrodków analizujących w układzie nerwowym. Jest on pierwszym ogniwem łuku odruchowego na drodze aferentnej i w ostatecznej fazie rządzi reakcjami efektorów.

Pierwsze ogólne prawa dotyczące działania takich receptorów sformułował E.D. Adrian /1932 r./. Badając reakcję receptorów dotykowych na skórze żaby wykazał bezpośrednio, że niezależnie od tego, czy stosowany bodziec jest silny, czy też słaby, odpowiedź ma zawsze charakter prostego kodu częstotliwościowego. Występujące w takim przypadku wyładowania elektryczne

zmieniają tylko częstotliwość odpowiedzi, przy zachowaniu stałości /wielkości odpowiedzi/ amplitudy [23].

W niniejszym opracowaniu zagadnienia klasyfikacji rodzajów receptorów czuciowych i opisów funkcjonalnych zmysłów, tak u zwierząt, jak i u ludzi, przedstawiono skrótkowo. Warto jedynie wspomnieć, że w poznaniu zachodzących procesów fizykochemicznych związanych z problematyką czucia, podstawowe badania przeprowadza się najczęściej na zwierzętach bezkręgowych. Mają one prostą budowę morfologiczną i posiadają stosunkowo duże elementy neuronalne, w porównaniu do zwierząt kręgowych. Badania takie pozwalają na przeprowadzenie właściwych analogii z wyższymi kręgowcami, zwłaszcza w zakresie problematyki sprzężenia postaci bodźca z jego receptorowym kodem bioelektrycznym.

Najczęściej każdy receptor czuciowy jest charakterystycznie zbudowaną komórką nabłonkową zaopatrzoną w jeden lub kilka bipolarnych neuronów czuciowych, a ze względu na swoją funkcję czuciową posiada odpowiednio wykształtowany „aparatus” zmysłowy w postaci włosków, szczecinek, stożków, płytek itp. [5, 10, 18, 89].

Podział receptorów przeprowadzono w zależności od rodzaju odbieranego bodźca, dlatego wyróżnić można:

1. Mechanoreceptory:

- a/ narządy dotykowe typu włosowego i podobne,
- b/ narządy słuchu,
- c/ narządy proprioceptywne, np. narządy rozciągowe /stretch receptors/, narządy równowagi, narządy chordotonalne i inne,
- d/ narządy pełniące funkcje elektroreceptorów.

2. Chemoreceptory:

- a/ narządy smaku /bezpośredni kontakt bodźca z receptorem czuciowym/,
- b/ narządy węchowe.

3. Fotoreceptory - narządy wzroku.

4. Termoreceptory - czucie ciepła i zimna.

5. Pozostałe receptory - niezróżnicowane zakończenia nerwowe, rejestrujące np. zmiany wilgotności, ból itp.

Z punktu widzenia przeżywalności zwierząt, receptory czuciowe powinny mieć optymalną wrażliwość - zdolność do rozróżniania specyfiki bodźców, ich cech i kierunku działania. Komórka nerwowa ma uniwersalną wrażliwość na wiele rodzajów bodźców i na więcej niż jeden parametr bodźca, receptor czuciowy zaś jest wyspecjalizowany do tego stopnia, że posiada pojedynczą wrażliwość na pewne szczególne formy energii i na jej parametry. W swojej

budowie receptor jest otoczony strukturami dodatkowymi, których obecność modyfikuje w różnym stopniu funkcję odbioru energii bodźca.

Specjalizacja receptorów czuciowych, nawet dla najprostszych elementów, poszła drogą ewolucyjnego rozwijania części wrażliwych samych receptorów i struktur z nimi związanych [10, 78].

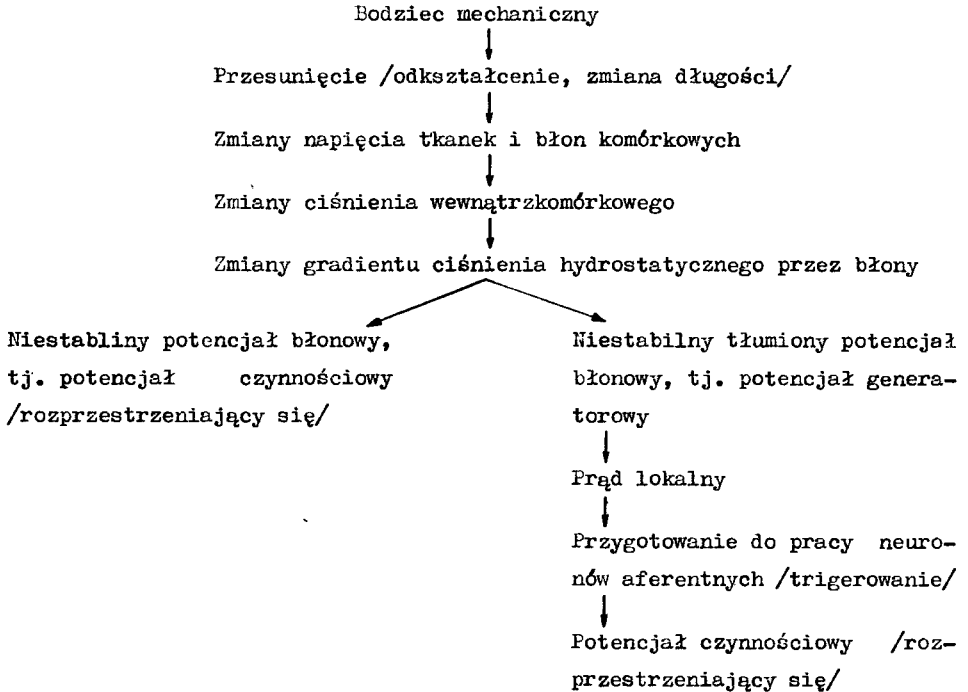
W badaniach elektrofizjologicznych receptorów istnieje możliwość laboratoryjnego wytwarzania bodźców o żądanych parametrach fizycznych. Nieodzownym warunkiem tej metody jest potrzeba posiadania niezawodnej aparatury stymulującej i opracowanie sposobów podawania bodźców do receptorów [65].

W szczegółach obraz pracy receptorów nie jest jeszcze poznany i ostatecznie zdefiniowany. Wiadomo jednak, że ich wspólną cechą jest zdolność wytwarzania odpowiedzi bioelektrycznych - po zadziałaniu bodźcem - mających charakter określany jako „wszystko albo nic” [11, 12]. Przetwarzanie energii bodźca w receptorze odbywa się dwustopniowo, przy uwzględnieniu różnych zastrzeżeń autorów zajmujących się analizą procesów przetwarzania. Obraz ten dotyczy w pierwszym rzędzie przetwarzania bodźców typu mechanicznego /i nie tylko/ u zwierząt bezkręgowych. Jest to przedstawienie modelowe, które w wielu przypadkach zostało potwierdzone doświadczalnie [35, 77]. Rozważania te dotyczą pięter najniższych w hierarchicznej drabinie przetwarzania informacji czuciowej [91].

Modelowo przetwarzanie przebiega następująco:

- I. W fazie pierwszej - działający bodziec wywołuje zmiany fizykochemiczne we „wrażliwej” części receptora, powodując powstanie lokalnego potencjału depolaryzującego, tzw. potencjału generatorowego /potencjał receptorowy/,
- II. W fazie drugiej - jeżeli potencjał depolaryzacyjny w neuronie czuciowym związanym z receptorem osiągnie wartość progową /potencjał krytyczny receptora/, wystąpi rozprzestrzeniający się potencjał czynnościowy. Następuje wtedy kodowanie potencjału generatorowego w iglicowe wyładowania potencjałów czynnościowych.

Jako ilustrację modelowego ujęcia pracy receptorów, można przedstawić wg Teorella [77] proces przetwarzania w mechanoreceptorze. Ukazane są tu poszczególne etapy, z uwzględnieniem dynamiki „środowiska” receptora, jednak brak tu wyraźnego zaznaczenia zmian przewodności związanej z błoną komórkową, a mianowicie:



Zakłada się tu istnienie dwóch różnych jakościowo procesów przetwarzania, dopuszczając przetworzenie bez potencjału generatorowego, gdy nastąpi bezpośrednie pobudzenie elementu receptora przez bodziec mechaniczny. Wydaje się, że ta forma ma bardziej „prymitywny” mechanizm przetwarzania, zaś druga w przedstawionym schemacie, reprezentuje wyżej stojące rozwiązania biologiczne, połączone z morfologiczną specjalizacją całego elementu czuciowego - spełniający rolę filtrów /np. w ciałku Paciniego/. Nowością w takim obrazie przetwarzania jest brak podziału na dwa poznane etapy przetwarzania. Zaproponowano tu raczej bliską współzależność w mechanizmie wytwarzającym potencjały generatorowe i czynnościowe.

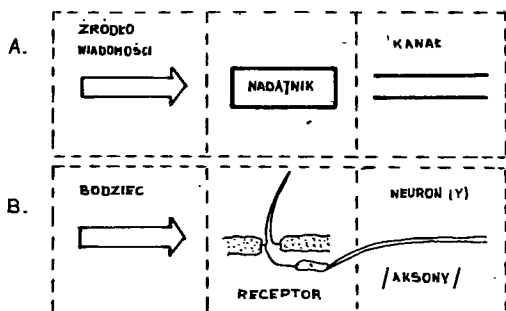
S. Deutsch [11] porównując zdawałoby się odległe od siebie charakterem receptory /ciałko Paciniego, wrzeciono mięśniowe żaby, fotoreceptor oka u kraba, receptor smaku u szczura/ wykazał, że rejestrowany potencjał generatorowy jest w tych przypadkach podobną nieliniową funkcją wartości /amplitudy/ stosowanego bodźca. Jest to założenie wysoce uproszczone, gdyż potencjał generatorowy jest również funkcją przemian zachodzących w czasie. Istnienie jednak wspólnych podobnych cech i warunków związanych z powstawaniem potencjałów elektrycznych pozwala na tworzenie prostych modeli receptorów o różnym stopniu złożoności.

Wydaje się, że w procesie przetwarzania energii bodźca przez receptor trzeba uwzględnić jego dużą rolę integracyjną, modyfikującą ostateczny kształt potencjałów receptorowych i tym samym jego rolę w kodowaniu informacji.

5.1. Sygnały i przesyłanie informacji

Procesowi powstawania, przesyłania i odbioru informacji, towarzyszą zawsze przemiany energetyczne w danym układzie materialnym. Przesyłanie informacji związane jest z przemieszczaniem się w czasie i przestrzeni określonych znaków, będących wiadomością. Są one obrazem zmian środowiska fizycznego, objawiając się w postaci drgania ośrodków, zaburzeń elektrycznych itp. Za tymi zjawiskami obserwuje się zmianę niektórych cech i właściwości materii. Tutaj „treści” zjawisk fizycznych zakodowane są w relacjach jakościowych ich lokalizacji oraz układach połączeń. Wszystkie pojęcia związane z przemieszczaniem się sygnałów - znaków fizycznych - dotyczą przenoszenia istotnych wiadomości w ramach rozpatrywanego systemu. Sygnały przemieszczają się kosztem energii układu przesyłowego, w określonym kierunku oraz wzdłuż tzw. kanału przesyłowego.

Wszystkie koncepcje porównawcze zmierzające do wyjaśnienia i opisu układów biologicznych metodami opisu technicznego są zawsze dużym uproszczeniem, ze względu na stan techniki oraz inne cele i właściwości konstruowanych układów. Sygnał w układzie biologicznym jest efektem przemian biochemicznych, określa te przemiany i jest ich miernikiem. Przekazywanie informacji biologicznej można ująć w system, którego elementy poprzez podobieństwa występowania zasadniczych bloków, jak w układach technicznych, pokazuje rysunek 4.



Rys.4. Elementy wejściowe dwóch systemów przekazywania informacji:

A. techniczny

B. biologiczny

Wyróżnić można tu bloki będące elementami składowymi ogólnej struktury systemów przekazywania informacji. W analizie poszczególnych bloków, przy założeniu nieokreślonej liczby wiadomości, pomijamy treść informacji, zajmując się jedynie strukturą zbioru wiadomości wysyłanych przez źródło.

Potrzeba istnienia nadajnika w technicznych systemach przekazywania informacji wynika z faktu, że tylko w nielicznych przypadkach, wiadomości są podawane w postaci dogodnej do bezpośredniego przekazywania. Każdej wiadomości, która ma być przekazywana przez kanał, musi być przyporządkowany sygnał mający własność rozprzestrzeniania się.

W ogólnym przypadku sygnał jest falą, gdzie rzędne tej fali są funkcjami czasu i odległości od źródła jej powstania. Odległości i czas są zmiennymi niezależnymi, dlatego w badaniu sygnałów jedną z nich przyjmuje się jako stałą i sygnał pozostaje zależny tylko od drugiej zmiennej. Pozwala to na obserwację sygnału w danej chwili $/t = \text{const.}/$, ewentualnie na określenie rozkładu sygnału.

Kierunek przebiegu informacji jest na ogół nieodwracalny. Jednak przy niektórych formach porozumiewania się, np. przy komunikowaniu językowym, zachodzi trwała możliwość odwracalności kierunku przebiegu informacji. W układzie biologicznym obieg informacji zachodzi dzięki przesyłaniu i przetwarzaniu wielkości elektrycznych, jest to - inaczej ujmowany w semiologii - niejęzykowy system komunikowania się [46]. Przenoszenie informacji w kanale przesyłowym jest utrudnione obecnością czynników zakłócających /szumów/. Szeroko pojęta teoria informacji musi te czynniki uwzględniać lub eliminować.

Kanał przesyłowy symbolizuje pewne ograniczenia przestrzenne, obejmując np. kanał częstotliwości, w którym przesyłany jest sygnał. Rozpastrując sygnał, można określić jego siłę lub moc /poziom sygnału/. Ponadto sygnał można scharakteryzować czasem jego trwania oraz właściwym mu widmem zmian częstotliwości. Utworzono pojęcie objętości sygnału V_k w kanale informacyjnym [41]

$$V_k = H_k \cdot t_k \cdot F \quad (8)$$

gdzie:

H_k - poziom sygnału

t_k - czas trwania sygnału

F - szerokość pasma częstotliwości w Hz

Aby dany kanał mógł przepuścić sygnał o objętości V , to warunkiem jest, aby $V_k > V$. W kanale przesyłowym można zmieścić różne sygnały włas-

ciwe dla środowiska i systemu przesyłowego. Wiele tych sygnałów można pomieścić obok siebie równolegle z warunkiem, że objętości sygnałów będą małe w porównaniu z objętością kanału.

Na ogół sygnały zależą jedynie od czasu i rodzaju wiadomości /sygnały zdeterminowane/. Obserwowane w układach żywych sygnały są określone przez „techniczne” możliwości ich wytwarzania. Uzależnienie sygnału $s(t, x)$ od wiadomości w nadajniku otrzymuje się przez modulację lub kodowanie. Działanie takie polega na tym, że w wybranym sygnale nośnym, charakteryzującym się np. parametrem a , uzależnia się ten parametr bezpośrednio od informacji, przedstawiając najczęściej $a = x$. W przypadku bardziej ogólnym, od informacji może być uzależniony zespół parametrów.

Podstawowymi rodzajami sygnałów nośnych są: sygnał harmoniczny, impuls, bądź ciąg impulsów elektrycznych. W przypadku sygnału harmonicznego rolę parametru a może spełniać amplituda, faza lub częstotliwość. Natomiast dla sygnału impulsowego spełniają go parametry charakteryzujące impuls, między innymi: jego wysokość, szerokość położenia na osi czasu t . Inną cechą sygnałów mogą być jego własności energetyczne. Niektóre parametry określające kształt sygnału ulegają zmianom pod wpływem czynników ubocznych /modulacja pasożytnicza/ [60].

Można napisać, że nadajnik jest opisany przez funkcję przyporządkowującą wiadomościom x ze zbioru wiadomości X , sygnały nadawane s ze zbioru S . Drogą przesyłową jest kanał i opisuje go funkcja wiążąca nadawane sygnały s ze zbioru S , z odbieranymi sygnałami y ze zbioru Y

$$y(t) = A(t) \cdot s(t, x) + z(t) \quad (9)$$

gdzie:

$A(t)$ - funkcja mająca sens tłumienia sygnału przesyłanego

$z(t)$ - zniekształcenia addytywne /wpływ czynników zewnętrznych/

Jeżeli kanał jest izolowany od wpływów zewnętrznych, to w relacji sygnał nadany - sygnał odbierany występują jedynie znane wielkości / $A(t)$, $z(t) = \text{const.}$ /. Dlatego można na podstawie odebranego sygnału $y(t)$ określić jednoznacznie sygnał $s(t, x)$, czyli odtworzyć go po stronie odbieranej. Jeżeli $A(t) = \text{const.} < 1$, to kanał wnosi stałe tłumienie. Najczęściej wartość chwilowa sygnału odbieranego zależy nie tylko od wartości chwilowej sygnału nadawanego, ale też od wartości, jakie przyjmuje on w pewnym przedziale czasu. Jeżeli uzależnienie sygnału odbieranego nie określa zasada superpozycji, wtedy kanał wnosi tzw. zniekształcenie nieliniarne. Gdy kanał daje stałe tłumienie, to sygnał zawsze można odtworzyć przy pomocy odpowiedniego wzmacniacza. Gdy kanał wnosi stałe zniekształ-

cenie addytywne, to można je usunąć stosując układy kompensacyjne. Powyższe rozważania wskazują, że odebrany sygnał jest daleko idącą idealizacją sygnału nadanego. Rzeczywiste warunki narzucają wiele czynników ubocznych [60].

Informacja w obiekcie żywym lub maszynie w założeniu służy do celowego działania poprzez wytworzenie lub przekształcenie odpowiedniej energii. Najczęściej nośnik informacji jest wielokrotnie przetwarzany i zmieniany w zależności od środowiska przesyłania, jednak zawsze zachowuje niezmienną treść wiadomości.

5.2. Informacyjna koncepcja oceny zjawisk elektrofizjologicznych

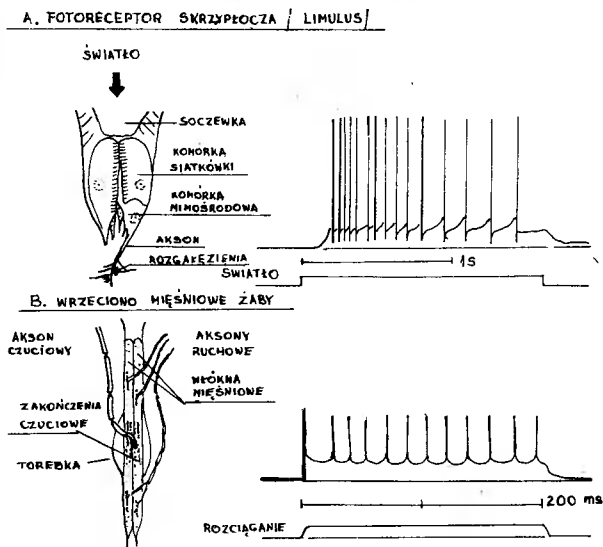
W pracy za punkt wyjścia przyjęto pewien poznany już materiał naukowych obserwacji elektrofizjologicznych, przy założeniu celowości i przydatności opisywanych zjawisk bioelektrycznych. W tych badaniach pewne zjawiska występują ciągle i w sposób powtarzalny. Niektóre z nich można obserwować dopiero po wyzwoleniu ich bodźcami swoistymi lub zastępczymi /cechy stymulacji/.

Sygnały będące nośnikami informacji można, upraszczając klasyfikację, podzielić na:

1. Sygnały dochodzące do żywego organizmu z jego otoczenia za pomocą receptorów; zostają one z kolei przetworzone i analizowane przez układ nerwowy,
2. Sygnały związane z działaniem i reakcjami środowiska wewnętrznego tego organizmu.

Formę kontaktu organizmu żywego z jego środowiskiem określają zjawiska w nim powstające. Są one zróżnicowane, jednak ich klasę określają bodźce niosące specyficzną dla nich energię. Przesyłane informacje w postaci zmiennych w czasie przebiegów elektrycznych można metodami technicznymi rejestrować i następnie analizować. Rejestrowane wyładowania elektryczne obserwuje się we wszystkich częściach układu nerwowego, ale zróżnicowanie tych wyładowań jest ogromne. Na rysunku 5 przedstawiono przykład wyładowań elektrycznych, rejestrowanych w badaniach dwóch różnego rodzaju receptorów czuciowych u różnych zwierząt. Widać, że mimo zróżnicowania badanych elementów, występuje podobieństwo wyładowań w ramach podobnego typu odpowiedzi elementu czuciowego. Powyższe przykłady nie wyczerpują wszystkich rodzajów wyładowań. Ich typy można określać opisowo, i tak wyróżnia się np.: wyładowania pobudzeniowe i hamulcowe, toniczne i fazowe, fazotoniczne, typu „On - Off”. Poza nimi rejestruje się wyładowania okreś-

lane jako spontaniczne, będące „praobrazem” wszystkich wyładowań bioelektrycznych. Nieodzowne jest poznanie przyczyn takiego zróżnicowania wyładowań, poprzez analizę fizykochemiczną podstawowego środowiska, wytwarzającego niektóre zjawiska bioelektryczne.



Rys.5. Obrazy wyładowań dla dwóch różnych typów receptorów [12]:

A. fotoreceptor skrzypłocza

B. wrzeciono rozciągowe żaby

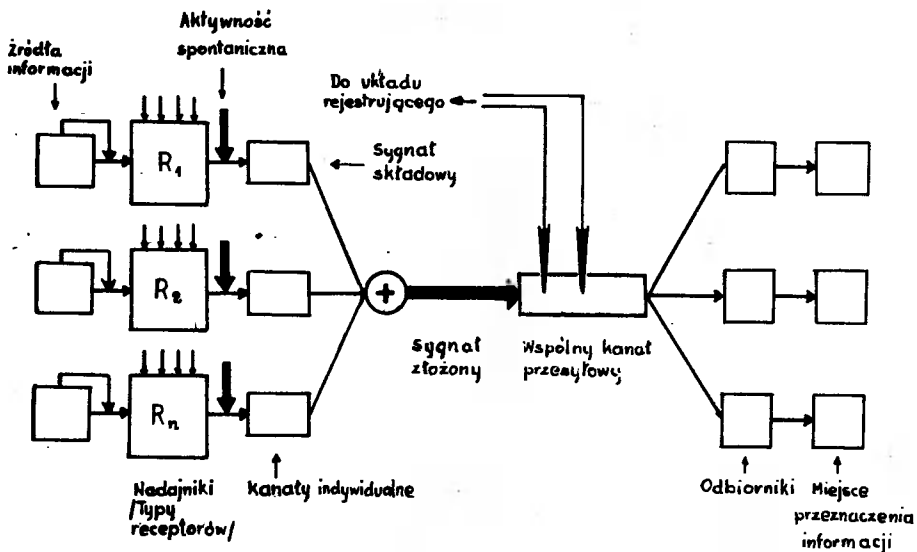
Badania tkanek pobudliwych organizmów żywych pozwalają na ogólne wnioskowanie wyjaśniające rolę przesyłania i tworzenia informacji użytecznej dla prawidłowej pracy organizmu. Formę przesyłanych informacji określają zmienne w czasie potencjały czynnościowe. Jednak w oparciu o dane doświadczalne, należy określić i zdefiniować bardziej formalnie charakter sygnałów przenoszących informację z miejsca nadania do odbiornika i obiektu przeznaczenia informacji w układzie biologicznym. W najprostszym przypadku mogą polegać one na włączeniu i wyłączeniu sygnału lub na skokowych zmianach sygnału. Należałoby określić reguły przypisywania wysyłanych wiadomości poszczególnym zmianom sygnału, a więc ich kodowania. Zakłada się, że przy stosowaniu kodów należy przekształcać przekazy o określonej strukturze w taki sposób, aby je lepiej przekazywać [46]. Przekształcenia tego dokonuje się za pomocą operacji kodowania uzupełnionego przez operację dekodowania tak, aby stały się zrozumiałe przy odbiorze.

Informacje przebiegają podobnie jak w układach komunikacji technicznej - jeżeli można dopatrzeć się tu podobieństw formalnych dla neuronu i informacyjnego kanału przesyłowego. Próba tych porównań i ich analizy polegać będzie na przypisywaniu pojęć teorii informacji opisującej nowoczesne systemy techniczne, do obserwowanych zachowań w systemach biologicznych.

Mamy do dyspozycji możliwości zaklasyfikowania charakteru przenoszonych informacji biologicznej jako:

1. Klasyczny system z kanałem wielodostępowym, dostosowany do kanałów liniowych, oparty na technice pomiarów opisanych analogowo,
2. System przesyłania przez wspólny kanał informacji cyfrowych pochodzących z wielu źródeł, oparty na technice cyfrowej, z uwzględnieniem przede wszystkim sygnałów dostosowanych do kanałów nieliniowych.

Na rysunku 6 przedstawiono modyfikację typowego systemu z wspólnym kanałem, gdzie sygnały składowe zależą od różnych źródeł.



Rys.6. Schemat blokowy systemu wielodostępowego - ilustracja składowych dla receptorowych zjawisk elektrofizjologicznych /zmodyfikowane wg [61] /

Sygnały te przesyłane są indywidualnymi kanałami /podkanałami/, następnie nakładają się na siebie tworząc sygnał złożony. Taki sygnał przesyłany we wspólnym kanale, może być rejestrowany jak w przypadku badań elektrofizjologicznych.

Sygnaly składowe i sygnał złożony muszą być odbierane w ten sposób, aby obiekt przeznaczenia informacji mógł na podstawie odebranego sygnału odtworzyć wiadomość ze źródła informacji. Technika przesyłania wielu informacji przez wspólny kanał nazywana jest zwielokrotnieniem kanału /multiplexing/. Między członem realizującym zwielokrotnienie a źródłami informacji występuje człon przydzielający źródłu podkanał. Jeżeli wytworzenie sygnału złożonego wyróżnia etapy wytwarzania w nadajniku sygnałów składowych i następnie dodawania ich do siebie, to taki system pracuje według zwielokrotnienia dwuetapowego. Wyróżnia się również zwielokrotnienie ze względu na czas i częstotliwość /sygnaly w podkanałach nie zachodzą na siebie w czasie oraz zakresie częstotliwości/ [61, 62].

Do analizy sygnałów składowych, względnie złożonych, w proponowanym schemacie klasyfikacyjnym mamy do dyspozycji dotychczasową ocenę względnych i bezwzględnych zapisów reakcji elektrofizjologicznych. Wykorzystuje się tu cały dotychczasowy warsztat technicznych rozwiązań i metod rejestracji. Przykładowo wymienić można:

1. Techniki zapisów zewnątrz- i wewnątrzkomórkowych.
2. Metody rejestracji z dużych obszarów tkanki żywej /EEG, EMG, EKG itp./.
3. Modyfikacje różnych metod rejestracji i analizy, np. techniki Voltage-Clamp, sucrose-Gap oraz zapisy wykonane z wykorzystaniem elektrod szklanych lub metalowych.
4. Metody znane przy pomiarach stałego potencjału wolnozmiennego.

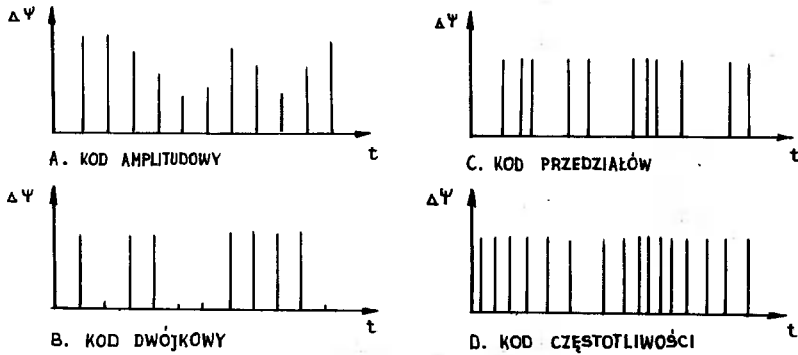
Wymienione techniki zapisu pozwalają na obserwację charakterystycznie zakodowanych zjawisk bioelektrycznych, gdzie kodowanie jest procesem zamiany obserwowanych reakcji biologicznych na sygnał elektryczny.

Rejestrowane zjawiska można przedstawić najprościej w systemie binarnym. Kodowanie takie jest minimalnie wrażliwe na zakłócenia w kanale przesyłowym i odbioru wiadomości elementarnych.

W układzie nerwowym - mimo pewnych podobieństw - forma kodowania dwójkowego nie jest ogólnie uznana, gdyż przypuszcza się, że sposób kodowania w komórce nerwowej wykorzystuje zalety tego systemu, jednak rozszerzone o inne formy [19]. Zaliczyć tu można właściwość określaną jako modulację, oznaczającą przy przekazywaniu wiadomości zmianę tylko jednego parametru sygnału. Z dwóch przeciwstawnych form modulacji, a mianowicie amplitudowej lub częstotliwościowej ze stałą amplitudą, wybieramy tę drugą. Ten sposób modulacji obserwuje się /powyżej progu wyzwolenia/ przy rejestrowaniu potencjałów receptorowych w układzie żywym. Wszystkie klasyfikacje zbiorów wiadomości /zakodowanych w kanale przesyłowym/ są rów-

noważne klasyfikacji ich źródeł. Każdą wiadomość z punktu widzenia użytkownika systemu przesyłowego można uważać za wielkość nieznaną.

Na rysunku 7 przedstawiono niektóre sposoby kodowania informacji.



Rys.7. Przykłady form kodowania informacji
za pomocą impulsów dyskretnych [22]

Obserwuje się różny stopień korzystania przez żywy organizm z tych form. Zaobserwowano, że najczęściej układ nerwowy posługuje się kodem częstotliwościowym. Miarą przenoszonej informacji jest wtedy gęstość impulsów w określonym przedziale czasowym Δt . Zmiana wielkości amplitudy, względnie zgubienie pojedynczych impulsów, nie mogą w sposób istotny zniekształcić sygnału właśnie przy takim typie kodowania. Trudno jednak wykluczyć sytuację, że układ nerwowy nie korzysta z pozostałych form kodowania.

W badaniach laboratoryjnych receptorów występują trudności metodyczne związane z tworzeniem i dawkowaniem bodźców. Dla jednoznacznej interpretacji otrzymanej odpowiedzi bioelektrycznej ustala się progi pobudliwości receptorów na dany bodziec.

Wykazano doświadczalnie, że ze zmianą siły bodźca zmienia się częstotliwość w odpowiedzi receptora. Dla opisanie tych zmian mają zastosowanie wzory Webera oraz Fechnera, odpowiednio:

$$\frac{\Delta \delta}{\delta} = \text{const.} \quad \text{oraz} \quad \Delta f = k \frac{\Delta \delta}{\delta}$$

gdzie:

$\Delta \delta$ - przyrost pobudzenia

δ - wielkość bodźca

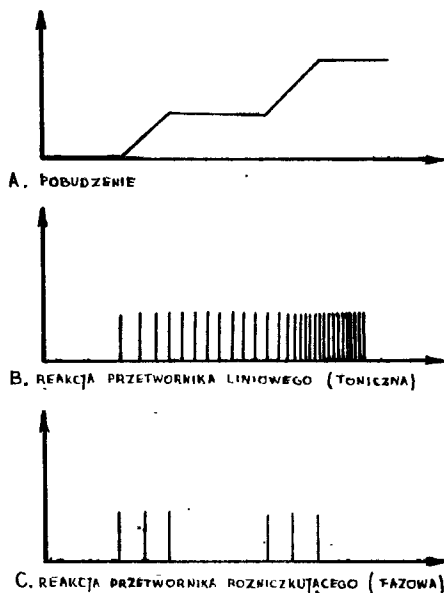
Δf - przyrost częstotliwości

k - współczynnik uzależniony od rodzaju bodźca i typu receptora

Większość receptorów w odpowiedzi na bodziec reaguje wzrostem częstotliwości występowania potencjałów czynnościowych Δf . Wzrost ten jest proporcjonalny do logarytmu siły bodźca z odpowiednim współczynnikiem proporcjonalności c . Takie zależności określa tzw. prawo Webera-Fechnera [11, 22, 23]:

$$\Delta f = k \cdot \log b + c \quad (10)$$

Na rysunku 8 przedstawiono niektóre korelacje między gęstością impulsów a natężeniem bodźca.



Rys.8. Reakcje przetworników na przyłożony bodziec b

Częstotliwość impulsów spełnia prawo Webera-Fechnera, jednak reakcja typu przetwornika różniczkującego potwierdza, że komórka reaguje nie na natężenie bodźca, ale na zmianę tego natężenia. Ten sposób przetwarzania pozwala na ułatwione odróżnienie sygnału z dużego zakresu poziomów, np. przy wyróżnianiu natężenia światła przez fotoreceptory.

5.3. Fizyczne podstawy przewodzenia impulsów nerwowych

Prawa elektrotechniki teoretycznej tylko w minimalnym stopniu nadają się do opisu przewodzenia impulsów elektrycznych w układzie nerwowym. Wynika to z podstawowej różnicy jakościowej, czyli z faktu, że u podstaw zja-

wisk bioelektrycznych leży przewodnictwo jonowe w odróżnieniu od przewodnictwa elektronowego w materiałach stałych /metale/.

Ogólnie przyjmuje się, że układ nerwowy pracuje na zasadzie „łuku odruchowego”. J. Konorski [39] określa właściwości tego układu jako tzw. reaktywność. Pojęciem tym objęto pewne właściwości tkanki nerwowej, takie jak: pobudliwość, przewodnictwo i przekaźnictwo nerwowe z wszystkimi towarzyszącymi im mechanizmami biochemicznymi. U podstaw tych właściwości leżą elementarne zjawiska bioelektryczne powstające w efekcie współdziałania jonów po obu stronach błony komórkowej. W następstwie pionierskich prac A. L. Hodgkina i A. F. Huxleya [27] wykazano, że zagadnienia te mają wiele cech wspólnych, wynikających ze składu jonów i ich stężeń po obu stronach rozpatrywanej błony komórkowej. Wtórnie, badania te pozwalają na określenie molekularnej i submolekularnej budowy błony komórkowej, a także zjawisk i zachowań w żywej tkance przy przewodzeniu elektrycznym impulsów nerwowych [25, 75].

Informacja docierająca do zakończeń aksonów musi być, zgodnie z założeniami czynnościowymi układu nerwowego, przekazana następnym neuronom poprzez obszar styku, zwany synapsą. Obserwuje się tutaj, że w wyniku procesu zwanego ogólnie sprzężeniem elektrowydzielniczym /szczegóły w rozdziale 5.4/ powstają stopniowane i nierozprzestrzeniające się potencjały postsynaptyczne /depolaryzacyjne lub hiperpolaryzacyjne/. W przypadku przekroczenia progu depolaryzacji krytycznej, mogą wyzwolić potencjał czynnościowy, dlatego nazywane są postsynaptycznymi potencjałami pobudzającymi /EPSP/.

W obrębie niektórych synaps pobudzeniowych, jeżeli pobudzeniowe potencjały postsynaptyczne są zjawiskami podprogowymi, potencjał czynnościowy pojawi się w komórce postsynaptycznej jedynie po sumacji w czasie lub torowaniu postsynaptycznych potencjałów pobudzających /względnie po obydwu tych procesach/ [34, 82].

Opis przewodnictwa elektrycznego w neuronach wymaga z konieczności założeń upraszczających, koniecznych do analizy modelowej. Wspomniano już, że zdolność odbioru informacji oraz przetwarzanie jej na impulsy elektryczne jest uzależnione od właściwości elektrycznych i czynności bioelektrycznej elementów nerwowych /gradient elektrochemiczny/. Ze względu na rodzaj czynności elektrycznej, w układzie nerwowym można wyróżnić:

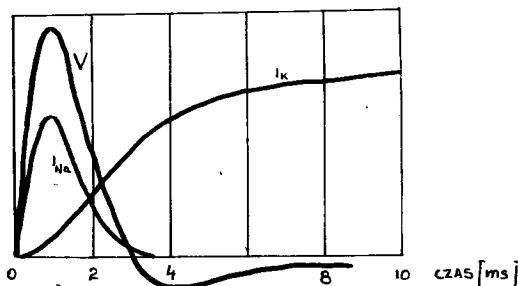
1. Impulsy nerwowe właściwe dla elementów przewodzących potencjały elektryczne - pobudliwe elektrycznie włókna nerwowe.
2. Czynność elektryczna szybko zanikająca, wytwarzana w zakończeniach odbiorczych /receptory, błony postsynaptyczne i dendryty w ośrodkowym układzie nerwowym/ - dla elementów elektrycznie niepobudliwych.

Przy działaniu na włókno nerwowe bodźcem naturalnym lub po stymulacji elektrycznej, przepuszczalność błony komórkowej zostaje zakłócona, co powoduje zanikanie istniejącego gradientu elektrochemicznego /depolaryzacja lub hiperpolaryzacja błony/. Przykładowo, przy pobudzeniu następuje zwrot kierunku gradientu, t.j. w miejscu pobudzonym wewnątrz neuronu staje się elektrododatnie w stosunku do powierzchni zewnętrznej błony. Pociąga to za sobą przepływ impulsów nerwowych wzdłuż nerwu z odcinka elektrododatniego do sąsiedniego - elektroujemnego. Przepływ ten działa znowu na sąsiedni odcinek jako bodziec.

Zmiana elektryczna wzdłuż nerwu stanowi podstawę przewodnictwa impulsów nerwowych. U podstaw takiego ujęcia leżą doświadczenia i przedstawione teorie zjawisk transportu przez błony biologiczne [32, 55, 56].

Pierwsze próby wyjaśnienia zagadnień przewodnictwa nerwowego podane już przez Bernsteina w jego teorii membranowej /1902 r./ wskazywały na rolę jonów potasowych w wytwarzaniu potencjału elektrycznego, dającego potencjał równowagi przy dyfuzji przez błonę komórkową - zgodnie z wzorem Nernsta. W roku 1940 Boyle i Conway zaobserwowali przepuszczalność dla jonów chlorowych we włóknach mięśniowych równie dobrą jak i dla potasu, jednak o kierunku odwrotnym. Pozwalało to na interpretację formy potencjału czynnościowego [86].

Dopiero w roku 1951 Hodgkin i Huxley wysunęli ogólnie przyjętą „teorię sodową” dzięki zastosowaniu nowych technik rejestracji mikroelektrodowej [27]. Ich podstawową tezę ilustruje rysunek 9, gdzie zmienny w czasie i rozprzestrzeniający się potencjał czynnościowy obserwowany na błonie komórkowej zależy od składowych prądu jonowego sodu i potasu /pominięto inne wpływy/.



Rys.9. Potencjał czynnościowy V na tle zmiennych w czasie wartości prądów składowych [86]:

I_{Na} - prądy sodowe , I_K - prądy potasowe

Jak już wspomniano, klasycznym przedstawieniem aksonu jest układ kondensatora z dołączoną równolegle rezystancją /rys.3/. Wyobraża on jed-

ną z całego ciągu powtarzających się jednostek, z uwzględnionym potencjałem spoczynkowym błony. W teorii jonowej SEM błony jest ustawiona równo - legle do C i zależy od gradientów stężeń dla różnych jonów. Jonowe „baterie” neuronu są ciągle rozładowywane /pompy jonowe utrzymują wtórnie gradient stężeń dla tych jonów/, w czasie gdy jony sodowe i potasowe poruszają się zgodnie z gradientem stężeń [82].

Błona neuronu posiada strukturę „upływną”, co przy małej rezystancji ogranicza podłużne rozchodzenie się prądu i wytworzone potencjały elektrotoniczne są podprogowe, a więc elektryczne przewodzenie informacji przy pomocy tych sygnałów jest niemożliwe.

Przekroczenie progu depolaryzacji daje odwracalną zmianę /jak na rysunku 3/ polegającą na zmianie polaryzacji błony aksonu. W konsekwencji powrót do wartości spoczynkowej wytwarza stan określany potencjałem czynnościowym. Powyżej progu depolaryzacji potencjały nie mogą być kontrolowane przez zmianę intensywności bodźca.

Okres inaktywacji sodu określa milisekundowe czasy refrakcji bezwzględnej, po nim następuje okres tzw. refrakcji względnej. Pojęcia refrakcji są tu na tyle ważne, że wyznaczają odrębność poszczególnych potencjałów czynnościowych i tym samym wyznaczają częstotliwość pojawiania się sygnałów. Przykładowo, czasy refrakcji trwające 5 ms dopuszczają maksymalną częstotliwość 200 Hz.

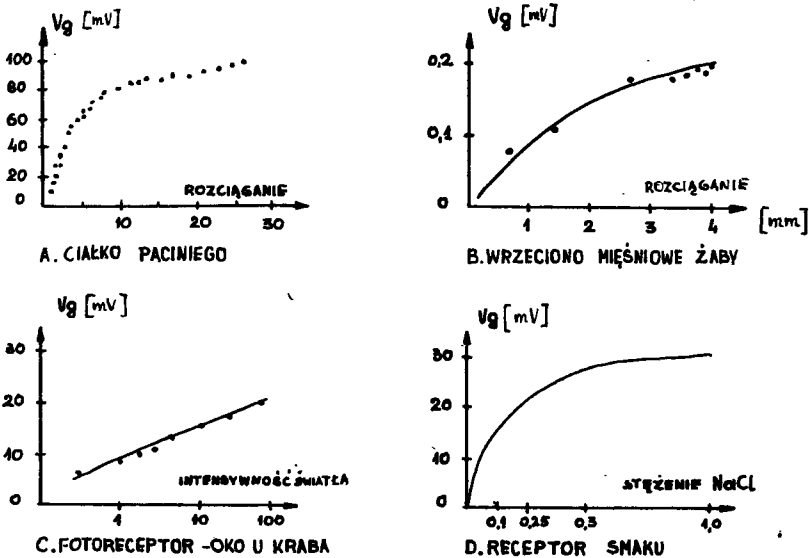
Prędkość przewodzenia potencjału czynnościowego zależy równocześnie od wielu czynników dodatkowych, jak: bierne właściwości elektryczne aksonu, jego błony oraz aksoplazmy [82]. Rezystancja podłużna aksoplazmy determinuje prędkość przewodzenia odwrotnie proporcjonalnie do powierzchni jej przekroju. Średnica włókien nerwowych u ssaków jest wielokrotnie mniejsza od 20 μm , dlatego wiadomości o właściwościach i działaniu neuronów pochodzą z badań na zwierzętach bezkręgowych, u których elementy układu nerwowego są proporcjonalnie większe. Na podstawie doświadczeń można przypuszczać, że w całym świecie zwierząt podstawowe czynniki włókien są bardzo zbliżone [84]. W powyższych rozważaniach pominięto analizę przewodzenia impulsów we włóknach rdzeniowych z otoczką mielinową i przewężeniami Ranviera. Tutaj duża prędkość przewodzenia jest możliwa dla małych średnic włókien [34].

5.4. Biofizyczne aspekty pracy receptorów

Zgodnie z założeniem tematu przeprowadzono próbę wskazania na charakter i zasady tworzenia informacji, ograniczając się jednak do neuronalnych

sieci czuciowych. Dotyczy to określenia warunków powstawania odpowiedzi receptorowej, przy wykorzystaniu niektórych właściwych dla receptorów bodźców.

Założyć można, że receptor będący wyspecjalizowanym elementem układu nerwowego, posiada podwyższoną wrażliwość w stosunku do określonej energii. Pamiętając o tym, nie można utożsamiać specyficznej wrażliwości receptorów z wrażeniami /obrazem elektrycznym/ wyzwalanymi w pobudzonym układzie nerwowym. W efekcie tej wrażliwości, obserwuje się powstawanie potencjałów elektrycznych określanymi jako receptorowe. W tej definicji potencjału receptorowego umownie zakłada się, że jest to efekt „pracy” receptora, obserwowany metodami elektrofizjologicznymi. Nie uściśla się postaci potencjału receptorowego, gdyż w niektórych przypadkach może być on potencjałem generatorowym, względnie lokalną depolaryzacją lub rozprzestrzeniającym się potencjałem czynnościowym. W tych przypadkach są to przetworzone i zakodowane informacje o bodźcu w określonym stosunku i proporcjonalnie do niego dające obserwowane zmiany elektryczne /rys.10/.



Rys.10. Przykłady zmian potencjałów generatorowych w odpowiedzi na różne bodźce [11]

W kontekście powyższych rozważań obserwacje elektrofizjologiczne pozwalają na wnioskowanie o problemach przetwarzania bodźców w receptorach. Badania doświadczalne na wyizolowanych, pojedynczych narządach czuciowych, pozwoliły ustalić fundamentalną zasadę pracy receptorów. Określa ona, że zmiany intensywności bodźca pobudzającego narząd czuciowy powodują zmiany

częstotliwości impulsów nerwowych. Inaczej więc, częstotliwość wyładowań elektrycznych przy pobudzeniu receptora zależy od siły bodźca [26].

Badania pracy receptorów przeprowadzane są na wielu gatunkach zwierząt, a także u człowieka. Jednak podstawowe obserwacje przeprowadzane są na zwierzętach bezkręgowych, a wśród nich na owadach. Mają one prostą budowę morfologiczną i posiadają stosunkowo duże elementy układu nerwowego w porównaniu do zwierząt kręgowych.

Opisano wielokrotnie różne typy receptorów, przedstawiając ich zróżnicowane struktury i funkcje fizjologiczne [5, 10, 82]. Upraszczając opis ich budowy, najprościej można przedstawić receptor jako charakterystycznie zbudowaną strukturę zaopatrzoną w jeden lub kilka bipolarnych neuronów czuciowych. Posiada ona, w zależności od swojej funkcji czuciowej, odpowiednio wykształtowany „aparat” zmysłowy, np. w postaci włosowej. Taka forma receptora będzie najczęściej rozpatrywana na użytek zagadnień, które obejmuje niniejsza praca. Poza tym receptory włosowe mają wyraźnie zróżnicowane funkcje czuciowe.

Występujące włoski czuciowe są najstarszym filogenetycznie elementem receptorów. Rozwinęły się one na powierzchni ciała zwierzęcia lub zmodyfikowały swoją budowę i występują w postaci szczecinek, stożków, płytek itp. U owadów wyróżniono te charakterystyczne elementy morfologiczne, nazywające je sensilami i przypisano im odpowiednie funkcje czuciowe. Przyjmuje się, że sensile są homologiczne i wywodzą się z jednej początkowej formy, a mianowicie włosa /sensillum trichodeum/.

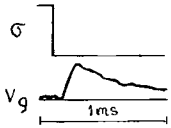
Systematyka receptorów w oparciu o wygląd i budowę struktur receptorowych stała się niewystarczająca. Współczesne badania wskazują na istnienie wielofunkcyjności dla podobnych struktur morfologicznych. Dostępne obserwacje doświadczalne wskazują na nieporównywalnie duże możliwości recepcji bodźców przez zwierzęta bezkręgowce, w porównaniu z możliwościami znanych zmysłów u człowieka. Dotyczy to zdolności recepcyjnych na określone formy energii lub nawet na wąskie zakresy tej energii [42, 51, 89].

Pierwszym istotnym procesem w fizjologii receptorów jest, oprócz przyjęcia bodźca, jego przetworzenie. W miejscu kontaktu włosa czuciowego i elementu neuronalnego, musi następować transformacja działającego bodźca na ciąg charakterystycznych wyładowań elektrycznych. Jest to podstawowa wspólna cecha dla wszystkich receptorów. W warunkach laboratoryjnych można symulować bodźce „naturalne” przez sztucznie wytworzone. Pozwala to na uchwycenie całokształtu zmian fizycznych i chemicznych towarzyszących procesowi przetwarzania. O działaniu elementu przetwarzającego w receptorze można więc wnioskować pośrednio po zarejestrowaniu i analizie niektórych

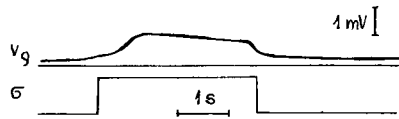
szczególonych parametrów fizycznych i cech elektrycznych.

B. Katz [35] badając wrzeciono mięśniowe – będące mechanoreceptorem uczestniczącym w regulowaniu napięcia mięśni szkieletowych – stwierdził, że niewielkie jego rozciąganie generuje słaby i lokalny prąd elektryczny, czyli potencjał generatorowy. Natomiast wzrost siły rozciągania daje odpowiedź silniejszą, aż do momentu wyzwolenia potencjału czynnościowego. Te umiejscowione, lokalne zmiany potencjału określane również jako receptorywe, są reakcjami stopniowanymi wprost proporcjonalnie do energii pobudzenia, a generowany przez nie impuls nerwowy jest rozprzestrzeniającą się falą depolaryzacyjną [26, 33]. Na pierwszym etapie przetwarzania bodźców, podobieństwo potencjałów receptorowych /generatorowych/ ilustrują wykresy na rysunku 11.

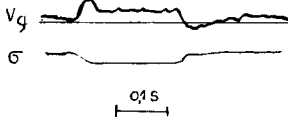
A. CIAŁKO PACINIEGO



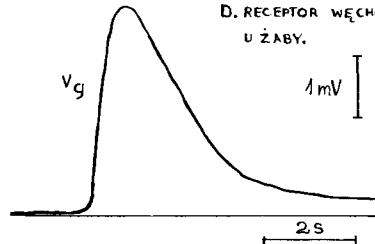
C. RECEPTOR ROZCIĄGOWY RAKA



B. WRZECIONO MIĘŚNIOWE ŻĄBY



D. RECEPTOR WĘCHOWY U ŻĄBY.



Rys.11. Przykłady form potencjałów generatorowych [11]

Porównano tu kształty odpowiedzi rejestrowanych potencjałów dla różnych receptorów. Wnioskować można, że musi istnieć w tych przypadkach wspólna zasada pracy tych receptorów [11].

W wielu pracach próbowano ustalić metodami elektrofizjologicznymi miejsce powstawania rejestrowanego potencjału receptorowego. C. Edwards i D. Ottoson [15] zapisywali potencjały zewnątrzkomórkowo z różnych okolic neuronu, wykazując tymi badaniami, że potencjały komórki czuciowej zapoczątkowane są również w okolicy odległej od ciała neuronu. Wykazano przy tym również wpływ przewodnictwa antydromowego do zakończeń dendrytycznych z pewnym opóźnieniem czasowym [14].

R. Niklaus [49, 50] badając pojedyncze włoski czuciowe stwierdził, że dochodzący bodziec jest przetworzony jednak wyłącznie w wypustce dystalnej neuronu czuciowego. Podobnie M.L. Wolbarst [88], odbierając potencjały z dystalnej części neuronów kontaktujących się z włosem, potwierdza inicjację przetwarzania dendrytycznego. Zapisywane tu potencjały elektryczne były jednak podobne do tych, jakie zapisywano z proksymalnych części neuronów [63].

Z powyższego przeglądu można wnioskować, że prawdopodobnie w każdym miejscu neuronu czuciowego istnieje możliwość rejestrowania potencjałów czynnościowych, powstających po pobudzeniu receptora. Nie można wykluczyć jednak możliwości, że istnieją obszary neuronu o podwyższonej specjalizacyjnej wrażliwości na wyróżnione bodźce [29].

Zastanowić się trzeba, o ile neuron, a właściwie jego sieć jest zaangażowana w czynności recepcyjne bodźców, wynikające z ich bezpośredniego działania, w efekcie których zachodzą procesy bioinformacyjne.

Klasycznie przedstawiony neuron /rys.2/ z wypustką aksonalną, przewodzi impulsy do sąsiednich neuronów. W neuronie czuciowym akson aferentny przeprowadza informację od receptora do dalszych części układu nerwowego. Aksony aferentne poprzez swoje rozgałęzienia tworzą połączenia typu synaptycznego z innymi ciałami neuronów lub ich wypustkami. Można wyróżnić dwa typy szlaków aksonalnych [90]:

1. Neurony komunikacyjne - posiadające mało synaps aferentnych, których cechą charakterystyczną jest długi akson /w stosunku do ciała neuronu/. Ich cechą specjalizacyjną jest szybkie przenoszenie informacji na znaczne odległości. Do tej grupy neuronów należą komórki czuciowe.
2. Neurony integracyjne - posiadają dużo synaps aferentnych. Zbierają informację z wielu neuronów na różnych poziomach sieci neuronów /np. mózgu/.

W obu przypadkach właściwością neuronów jest przewodzenie impulsu nerwowego. Nierównomierny rozdział różnoimiennych jonów po obu stronach błony komórkowej określa polaryzację wyjściową. Jeżeli powstanie fala depolaryzacyjna, to obserwujemy wtedy impuls nerwowy. Po jej przejściu błona komórkowa ulega repolaryzacji.

Przyjmuje się jednak, że początkowa depolaryzacja błony pojawia się w synapsach. Tutaj w pęcherzykach zakończeń presynaptycznych aksonu magazynowany jest mediator chemiczny /np. acetylocholina/, który w wyniku przejścia impulsu nerwowego zostaje wyrzucany do szczeliny synaptycznej. Następnie mediator pobudza błonę postsynaptyczną następnego neuronu, wy-

tworząc postsynaptyczny potencjał pobudzający. Jeżeli potencjał ten osiągnie wartość krytyczną, komórka ulega w tym miejscu depolaryzacji i powstanie potencjał czynnościowy, który inicjuje następny impuls nerwowy.

W przypadku neuronów integracyjnych, potencjał postsynaptyczny osiąga wartość krytyczną tylko wtedy, kiedy w krótkim czasie zostaną wielokrotnie wyrzucone do szczeliny synaptycznej mediatorzy z kilku blisko siebie położonych synaps. Musi nastąpić proces zwany sumacją przestrzenną i czasową potencjałów postsynaptycznych.

Niektóre neurony na swoich zakończeniach wytwarzają mediator hamulcowy, powodujący zwiększenie spoczynkowej różnicy potencjałów /hiperpolaryzację błony komórkowej/. Powstaje wtedy hamujący potencjał postsynaptyczny. Takim mediatorem może być kwas gamma-aminomasłowy /GABA/. Wyładowania neuronów następują wtedy, gdy procesy pobudzania na ich synapsach przeważają nad procesami hamowania. Dla pełnej charakterystyki zachowań potencjałów w synapsie można wyróżnić jeszcze wpływ zwany torowaniem. Impulsy torujące nie są w stanie pobudzić neuronu, ale swoją obecnością ułatwiają zadanie impulsom pobudzającym [34].

W procesie uwalniania mediatora synaptycznego obserwuje się kilka prawidłowości:

1. Uwalniane są nie pojedyncze cząsteczki, ale pakiety tego mediatora /z określoną ilością cząsteczek/.
2. Mediator uwalniany jest ciągle, jednak w różnych ilościach, w zależności od wpływów stymulujących /od strony aksonu/.
3. Konieczna jest obecność jonów wapniowych Ca^{++} dla uwalniania mediatora.

Występowanie niektórych z tych cech potwierdzają między innymi rejestrowane tzw. miniaturowe potencjały postsynaptyczne /MPF/ oraz tzw. szum acetylocholinowy /Katz, Miledi/ w badaniach synaps nerwowo-nerwowych i preparatach nerwowo-mięśniowych [34].

Istnieje wiele dowodów doświadczalnych, że transmittersynaptycznym związanym z neuronami czuciowymi jest acetylocholina /ACh/, co potwierdzają badania u skorupiaków i przypuszczalnie wszystkich stawonogów. Wykazano, że zdolność do syntezy ACh jest właściwością neuronów czuciowych. Wynika to z faktu, że ACh pojawia się wtedy, gdy neurony czuciowe są pobudzane bodźcem [17].

Cząsteczki przekaźnika /ACh w synapsie cholinergiczej/ łączą się z receptorowymi strukturami błony postsynaptycznej. Połączenie to, będące „chemicznym dopełnieniem” daje zróżnicowane reakcje elektrofizjologiczne. Zależą one od typu synapsy /pobudzająca, względnie hamulcowa/, zawartości

jonów w otoczeniu komórki postsynaptycznej, właściwości elektrycznych błony postsynaptycznej i pozostałych jej obszarów. Połączenie przenośnika zmienia właściwości błony postsynaptycznej poprzez zmiany przepuszczalności tej błony dla jonów sodowych i potasowych, w konsekwencji wytworzone zostają potencjały postsynaptyczne [82].

Biosynteza ACh odbywa się w mitochondriach z cholicy i acetylo-CoA w obecności acetylazy cholicy. Działanie ACh może być zahamowane w obecności enzymów esterazy cholicy /AChE/ przez rozkład hydrolytyczny /reagowanie z wodą/ w szczelinie synaptycznej /rozkład ACh na cholicę i kwas octowy/. Wytwarzana cholina jest później na powrót resorbowana ze szczeliny synaptycznej do wnętrza włókna nerwowego, gdzie służy do resyntezy ACh [9].

Pojęcia związane z działaniem synaps [9, 14, 73], opisane szczegółowo w aspekcie występujących tam zjawisk fizjologicznych oraz farmakologicznych, można wielokrotnie zaobserwować doświadczalnie w badaniach niektórych receptorów.

Działanie ACh na neurony czuciowe powoduje depolaryzację w regionie synapsy czuciowej i następnie wyzwala rozprzestrzeniający się potencjał czynnościowy [17, 43]. W oparciu o powyższe obserwacje można z dużym prawdopodobieństwem przypuścić, że w okolicy receptorowej /rejon działania receptora/ wydzielili się ACh, która działając na „wrażliwą” część komórki czuciowej /dendryt, względnie dalszy element neuronu/ powoduje stan jego depolaryzacji.

Charakter pracy receptorów i mechanizmu synaptycznego łączy istnienie potencjału generatorowego. Duże podobieństwo odpowiedzi potencjałów generatorowych z receptora i potencjałów synaptycznych polega na wyspecjalizowanym przetwarzaniu bodźców chemicznych w sygnały elektryczne, rejestrowane w dochodzących neuronach, z odpowiednimi regionami przetwarzania.

Kwantowe uwalnianie przenośnika chemicznego jest przypuszczalnie w tym porównaniu cech, ogólnym mechanizmem towarzyszącym na błonie presynaptycznej. Na błonie postsynaptycznej są odpowiednie receptory chemiczne odpowiadające przenośnikowi chemicznemu. Posiadają one charakter enzymów lub ich substratów, reagujących na czynnik chemiczny poprzez wzrost przepuszczalności błony dla niektórych jonów $/Na^+, K^+, Cl^-, Ca^{++}/$.

Dalsze porównania dotyczą istnienia w obu przypadkach niewielkich depolaryzacji. Dla synapsy są to występujące na błonie postsynaptycznej tzw. miniaturowe potencjały płytki końcowej. W receptorach analogię tworzą występujące tu aktywności spontaniczne [31, 54, 74]. Aktywność ta może występować w ustalonych z góry warunkach lub też podczas stymulacji. T. H. Bul-

lock, G.A.Horridge [5] określają tę aktywność jako uśrednione zmiany stanu fizykochemicznego na zewnątrz neuronu. Mają one najczęściej charakter oscylacyjny i są pewnym ustalonym typowym wzorcem odpowiedzi elektrycznych. Autor niniejszej pracy w czasie badań nad receptorami typu mechanicznego obserwował, że właśnie bodziec modyfikuje często tę istniejącą aktywność spontaniczną [64]. Może tu wystąpić obniżenie częstotliwości /hamowanie/ lub wzrost wyładowań /pobudzanie/. Charakter hamulcowy lub pobudzeniowy można również tłumaczyć podobieństwem działania synaptycznego. Analogie te występują w pierwszym etapie przetwarzania w receptorze oraz w dalszych częściach drogi aferentnej.

Badania złożonych procesów przetwarzania energii bodźca przez receptor wskazują również na istotną rolę „podłoża” jonowego, biorącego udział w powstawaniu potencjałów receptorowych. Dogodnym narzędziem badawczym dla określenia ich roli są środki farmakologiczne, pozwalające na wybiórcze wyłączenie niektórych jonów, biorących udział w procesie przetwarzania bodźca.

Zapisany w normalnych warunkach potencjał /złożony/ receptorowy może zostać rozdzielony w granicach poszczególnych etapów przetwarzania. Tak więc receptorowy potencjał czynnościowy „przesłania” potencjał generatorowy [23, 45, 64].

Znając rolę jonów sodowych w poznanych procesach fizjologicznych można założyć również, że jony sodowe mają swój udział w przetwarzaniu bodźców. Prace z tetrodotoksyną /TTX/ potwierdzają, że obserwowany potencjał receptorowy w dużym stopniu jest uzależniony właśnie od jonów sodowych. Specyficzne działanie TTX [37, 45] wynika z faktu wiązania przez nią obszarów sodowych na błonie komórkowej.

Wiadomo, że jony sodowe nie są jedynym rodzajem jonów występujących w tworzeniu potencjału receptorowego. Są nimi również jony potasowe i wapniowe. Stosowanie wybiórczo działających środków farmakologicznych, jak wspomnieć już TTX lub innych, jak prokaina, akonityna, veratrydyna itp., pozwala na określenie współuczestnictwa innych jonów w procesie przetwarzania i przewodzenia informacji. Substancje te są więc środkiem do oceny ilościowego udziału poszczególnych jonów w tworzeniu obrazu rejestrowanego jako wyładowania bioelektryczne [64].

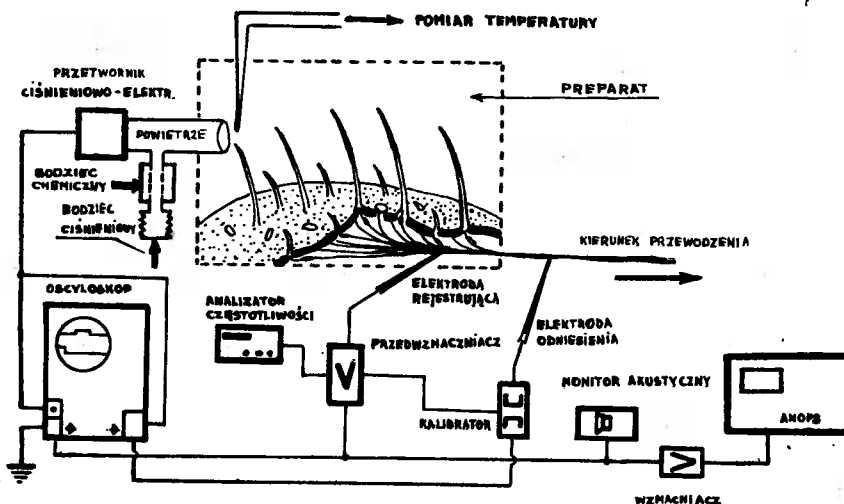
W poznanie natury procesów związanych z charakterem jonowym regionu przetwarzania wprężnięto również obserwacje dotyczące bezpośrednio budowy strukturalnej błon komórkowych. J. Schwartzkopff [59] stwierdza, że najbardziej prawdopodobne jest oddziaływanie bodźca na struktury molekularne tych błon, poprzez zmianę układu poszczególnych cząstek składowych, które

z kolei pociągają za sobą zakłócenia w przepływie jonów przez błonę. Takie zmiany fizyczne niosą za sobą przyrost lub obniżenie progu pobudzenia i w efekcie otrzymuje się elektryczny potencjał receptorowy. Energia pobudzenia nie pochodzi więc bezpośrednio ze źródła bodźca, ale z przemiany metabolizmu komórkowego.

6. DOŚWIADCZALNA OCENA WARUNKÓW DZIAŁANIA RECEPTORÓW

6.1. Postępowanie doświadczalne

Na użytek późniejszych rozważań związanych z badaniem wpływu niektórych bodźców na wybrane pole receptorowe, przedstawiono /rys.12/ schemat aparatury rejestrująco-stymulującej.



Rys.12. Schemat aparatury do rejestracji i analizy wyładowań bioelektrycznych

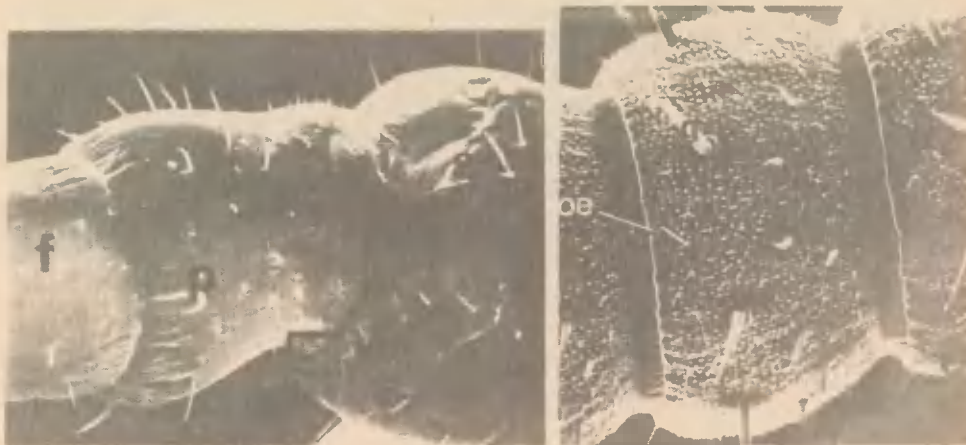
Istotnymi elementami składowymi zastosowanej aparatury są:

1. Oscyloskop do ciągłej obserwacji wyładowań /wymienne stosowano: typ OS-102-UNITRA oraz CI-42 z pamięcią produkcji ZSRR/.
2. Przedwzmacniacz prądu stałego /wzmocnienie 1 - 100 razy/, z możliwością kompensacji napięcia wejściowego wraz z układem do pomiaru impedancji mikroelektrod szklanych.
3. Kalibrator - dający ciągłą możliwość oceny amplitudy i czasu wyładowań /2 mV, 100 ms/.
4. Monitor akustyczny - ciągły nasłuch wyładowań.
5. Komputer ANOPS-101 /Analizator Okresowych Przebiegów Szumowych/, pozwalający na wykrywanie i uśrednianie potencjałów ukrytych w czyn-

ności spontanicznej /produkcja Instytut Maszyn Matematycznych, Politechnika Warszawska/ [40].

6. Analizator częstotliwości chwilowej - pozwalający na oszacowanie wstępne wyładowań /zakres 0-200 Hz/.
7. Mikroelektrody szklane:
 - a/ elektroda rejestrująca napełniona 3 M KCl,
 - b/ elektroda odniesienia - typu Ag-AgCl.
8. Przetwornik ciśnieniowo-elektryczny wraz z przystawką pozwalającą na równoczesne włączenie stymulacji /założonego typu/ oraz uruchomienie aparatury rejestrującej.

Materiałem doświadczalnym były owady - świerszcz domowy /*Acheta domestica* L./ - mające zróżnicowane i zarazem proste elementy czuciowe. Są to głównie elementy typu włosowego tworzące tzw. jednostki nerwowo-czuciowe /*sensilla trichoidea*/, jak na rysunku 13 [44].



Rys.13. Zdjęcia skaningowe różnych części czułka u karaczana /*Blaberus craniifer*/ [44]

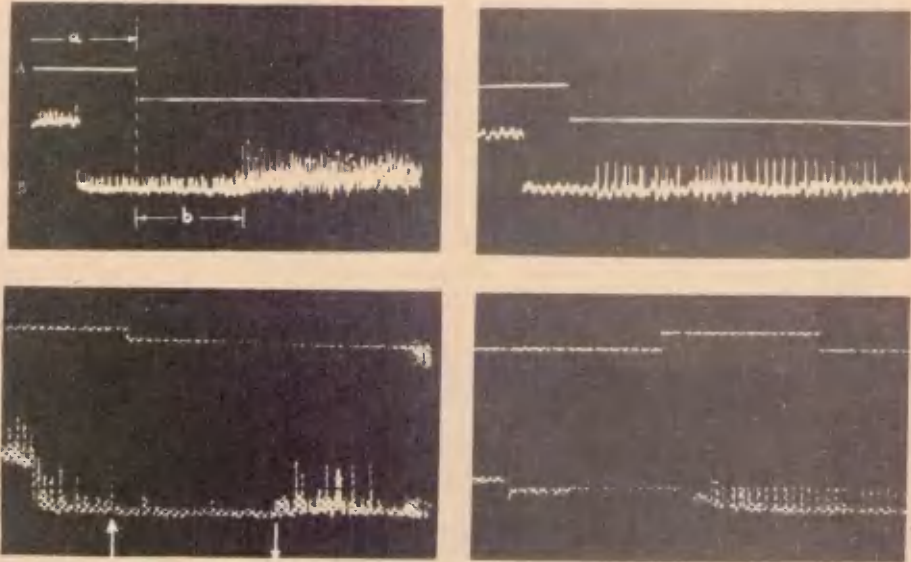
- A. s - trzonek, p - nóżka, f - biczyk, - zaopatrzone w szczecinki mechanoreceptorowe /*sensilla chaetica*/. W ramce szczecinki proprioceptorowe /powiększenie x 50/.
- B. 19 część biczyka, g - szczecinki smakowe, oe - szczecinki węchowe /powiększenie x 150/.

Procedura postępowania doświadczalnego wymagała unieruchomienia owada oraz wprowadzenia w określone miejsce na jego czułkach elektrod /przy zachowaniu ich stałej odległości/.

Układ stymulujący /zaznaczony schematycznie na rys.12/ pozwalał na podawanie bodźców mechanicznych, chemicznych przy założonych warunkach temperaturowych.

Dokumentację doświadczalną stanowią:

- A. Zdjęcia poklatkowe z zapisem aktywności spontanicznej oraz wyładowań uzyskanych po przyłożeniu bodźców, jak na rysunku 14.



Rys.14. - I,II,III,IV - Przykłady wyładowań receptorowych po zadziałaniu bodźcem

A - strumień górny /a/ początek stymulacji, A.IV - początek i koniec stymulacji, B - strumień dolny - odpowiedź receptora i znacznik kalibracyjny /2 mV, 100 ms/.

- I. Odpowiedź pobudzeniowa po czasie $b = 210$ ms z aktywnością spontaniczną,
- II. Odpowiedź pobudzeniowa,
- III. Odpowiedź typu hamulcowego /strzałki pokazują przedział reakcji receptorów/,
- IV. Odpowiedź pobudzeniowa.

Analizowane zdjęcia otrzymano na obrazie oscyloskopu dwustrumieniowego, gdzie poszczególne przebiegi znaczą odpowiednio:

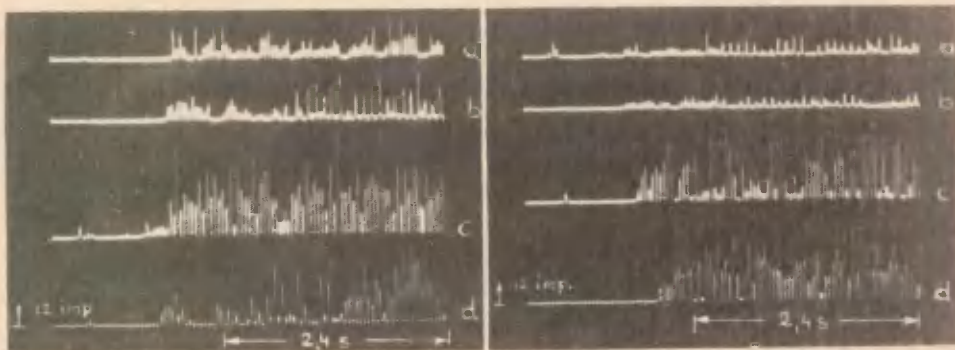
- a/ strumień górny - znacznik stymulacji /początek działania strumienia powietrza/,
- b/ strumień dolny - znacznik kalibracji oraz odpowiedź na zadany bodziec.

Interpretacja i analiza uzyskanych odpowiedzi została oparta na porównywaniu typu i charakteru wyładowań znanymi dla tego rodzaju re-

ceptorów metodami, jak również dla danych warunków doświadczalnych przed i ewentualnie po bodźcu.

Zmiany obrazu elektrycznego /najczęściej przy stałej amplitudzie odpowiedzi/ - w danym doświadczeniu - objawiają się zmianą częstotliwości oraz formą opisową tej odpowiedzi określaną, jak: fazowość, toniczność, reakcje „On-Off” oraz cechami odpowiedzi, jak np.: czas trwania, czas opóźnienia reakcji po bodźcu itp.

B. Zapisy charakteru rozkładu oraz uśrednionych ilości wyładowań oraz częstotliwości ich występowania. W czasie analizy przebiegów wielokrotnych otrzymano zbiorcze elektrogramy /gdzie ilość i rozkład wyładowań oceniana była w 2400 ms odcinkach czasowych/, jak na rysunku 15.



Rys.15. - I,II - Przykłady zapisów z ANOPS a. Na strumieniach od góry:
1 - uśrednione ilości wyładowań spontanicznych,
2,3,4 - uśrednione ilości wyładowań spontanicznych i reakcje na niektóre bodźce /opis w tekście/

Rejestrowane wyładowania elektryczne na poszczególnych strumieniach /rys.15/ określają od góry:

- a/ rozkład wyładowań spontanicznych - jeden przebieg,
- b/ rozkład wyładowań spontanicznych wraz z reakcją na bodziec mechaniczny - jeden przebieg,
- c/ rozkład wyładowań spontanicznych wraz z reakcją na bodziec mechaniczny - cztery przebiegi,
- d/ rozkład wyładowań jak wyżej, plus stosowany bodziec chemiczny - najczęściej cztery przebiegi.

Powyższe przykłady nie wyczerpują wszystkich możliwości dokumentacyjnych, mają jedynie na celu ukazanie różnorodności zapisów.

Dla analizy założonego tematu, tj. oceny obrazu elektrycznego przy stymulacji dużych powierzchni czuciowych /wnioski dotyczące wpływów bodź-



ców na receptory/, wykorzystano głównie zapisy otrzymane w ANOPS-ie /materiał doświadczalny B/.

Materiały z grupy doświadczalnej A miały jedynie charakter pomocniczy, jakkolwiek same w sobie mają dużą wartość naukowo-badawczą, związaną z charakterem pojedynczych przebiegów i ukazują w sposób „tradycyjny” analogowy obraz biopotencjałów.

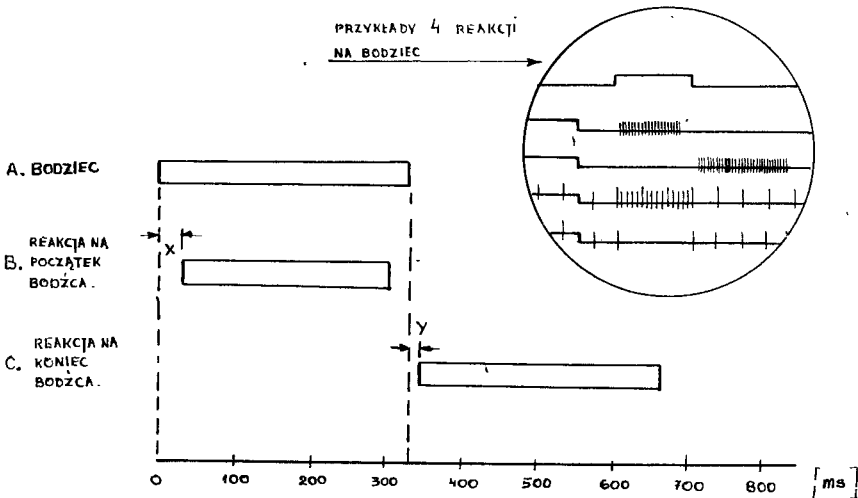
Ocena komputerowa pozwala na analizę przebiegów wielokrotnych, podnosząc tym samym wiarygodność wniosków końcowych poprzez zapewnienie powtarzalności wyników dla poszczególnych doświadczeń.

6.2. Wyniki doświadczalne

Interpretacja i analiza uzyskiwanych wyników została oparta na porównaniach otrzymanych dla różnych warunków doświadczalnych. Zakres zmienności ocenianych cech określa dyspersja /odchylenie standardowe/, która nie przekraczała 10% mierzonych wielkości.

W pierwszej grupie materiału, przy wykorzystaniu 25 zwierząt w 12 seriach doświadczalnych - A - /analiza 154 przebiegów/, dla wyładowań spontanicznych wyróżniono dwa maksimum występowania dla 30 Hz oraz 45 Hz. Znajomość rozkładu tych wyładowań, będących stałym „podkładem”, pozwala na ocenę niektórych cech potencjałów receptorowych.

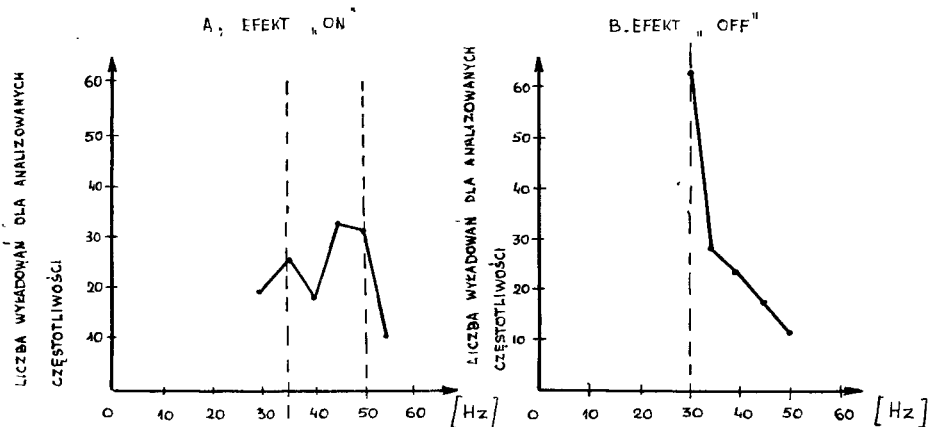
Na rysunku 16 przedstawiono analizę reakcji receptorów na bodziec o czasie trwania 330 ms.



Rys.16. Schematyczne przedstawienie zależności czasu trwania bodźca i odpowiedzi receptorowej /opis w tekście/

Wykazano tu, że opóźnienie reakcji na bodziec oznaczone jako x, wynosi średnio 30,5 ms. Oceniono również zachowanie się receptorów po zakończeniu działania bodźca. Czas opóźnienia reakcji receptora - y - wynosił średnio 12,1 ms. Oceniano również czas trwania wyładowań w okresie stymulacji i po jej zakończeniu. Czasy te wynosiły średnio: przedział B - 275,1 ms oraz przedział C - 475,0 ms.

Na nowe wnioski pozwala materiał doświadczalny obejmujący analizę uzyskiwanych odpowiedzi typu „on” i „off” na włączony i wyłączony bodziec. Na rysunku 17 przedstawiono otrzymywane liczby wyładowań dla analizowanych częstotliwości.



Rys.17. Wykresy rozkładu częstotliwości wyładowań na bodziec:

A. efekt „on” , B. efekt „off” /opis w tekście/

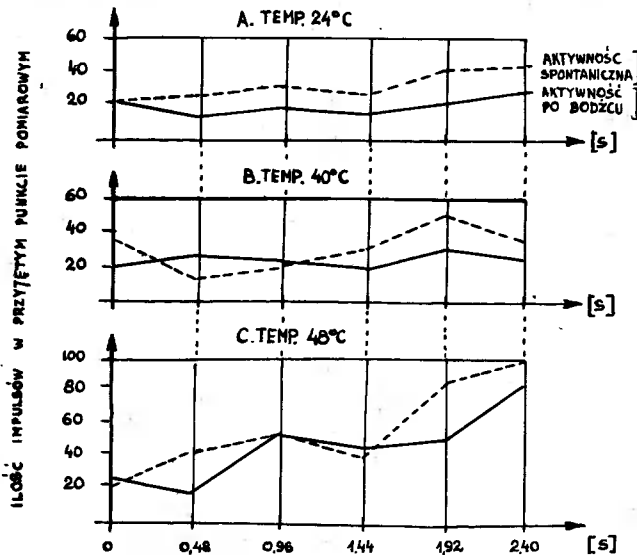
Na rys.17A, podobnie jak dla aktywności spontanicznej, są dwa przedziały częstotliwości, najczęściej występujące w krótkich seriach tych wyładowań /35 Hz oraz 50 Hz/. Dla efektu „off” /B/ obraz jest odmienny. Tutaj obserwuje się charakterystyczną częstotliwość 30 Hz i szybkie zanikanie jej do zera /w przypadku braku aktywności spontanicznej - zanik aktywności/.

Drugą grupę materiału doświadczalnego - B - oparto na podstawie analizy 160 przebiegów elektrycznych analizowanych i uśrednionych w ANOPS-ie; odpowiednio: 48 strumieni wyładowań spontanicznych, 56 - z zastosowaniem bodźców mechanicznych, 56 - po bodźcach mechanicznych i chemicznych łącznie. Wszystkie te obserwacje wykonano przy ścisłym określeniu temperatury badań. W zakresie tej grupy badań mieszczą się wyniki z dwóch /I,II/ postępowań doświadczalnych, różniących się stosowanymi bodźcami, które jednak nawzajem uzupełniają się. Wyładowania elektryczne są efektem stosowania techniki rejestracji, pozwalającej na uzyskiwanie tzw. elektrogramów /EG/.

Wykorzystano tu 40 zwierząt w 15 seriach doświadczalnych /opis w rozdziale 6.3/.

I. Analiza zmian EG pod wpływem bodźców termicznych i mechanicznych

Badania te przeprowadzono w zależności zmian temperatury przy stałej wilgotności w trzech grupach temperatur /24°C, 40°C, 48°C/. Na rysunku 18 przedstawiono uśrednione wartości wyładowań dla poszczególnych grup temperaturowych z rozbićm na aktywność spontaniczną oraz aktywność po zastosowaniu zmiennego bodźca temperaturowego.



Rys.18. Analiza wyładowań elektrycznych dla temperatur:

A. 24°C, B. 40°C, C. 48°C [67]

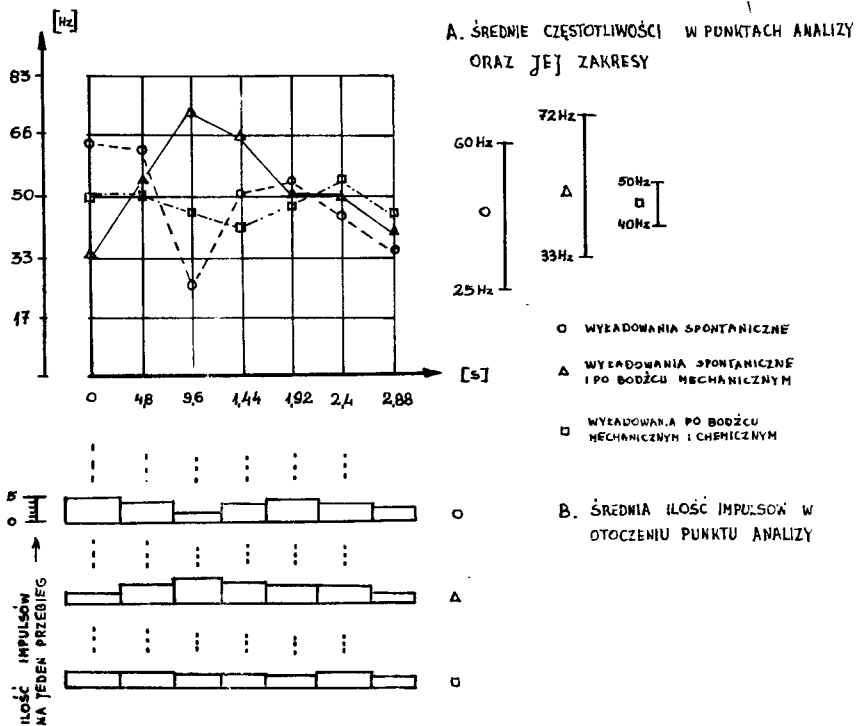
W opisywaniu cech identyfikacyjnych istniejących receptorów wykorzystano fakt istnienia aktywności spontanicznej równoległej z aktywnością receptorów. Testerem zmian obrazu EG jest bodziec mechaniczny typu słaby podmuch powietrza, który jest tu również nośnikiem określonej temperatury. Wpływ otaczającego powietrza należy potraktować jako wielorodzajowe widmo bodźców /mechanicznych, termicznych, chemicznych, wilgotności itp./, w którym zależnie od wariantu doświadczalnego dominuje jeden z wymienionych bodźców, gdy pozostałe nie zmieniają się. Można tutaj zaobserwować, że określone temperatury mają wyraźny wpływ na aktywność spontaniczną w EG, zaś na reakcje związane ze stosowaniem bodźców mechanicznych wpływ temperatury jest minimalny. Wzrost temperatury od 24°C do 40°C wzmagają aktywność bioelektryczną poprzez reakcje związane z recepcją bodźca temperaturowego

/receptory ciepła/.

II. Analiza zmian EG będąca kombinacją stosowania bodźców mechanicznych i chemicznych

W tej grupie doświadczeń przeprowadzono analizę rejestrowanych wyładowań uzyskanych w efekcie stymulacji mechanicznej strumieniem powietrza z dodaniem bodźca chemicznego /octan etylu $C_4H_8O_5$ /, również w obecności wyładowań spontanicznych.

Na rysunku 19 przedstawiono wykresy średnich częstotliwości impulsów dla poszczególnych typów wyładowań.



Rys.19. Porównanie reakcji bioelektrycznych dla różnych bodźców /w temperaturze $24^{\circ}C$ / wg [69]

Analizie poddano zawsze taki sam wycinek rejestrowanych wyładowań elektrycznych w stałej temperaturze $24^{\circ}C$ [69, 81]. Wyładowania spontaniczne w badanym przedziale wykazują pewną periodyczność, której dwa szczyty wskazują na zagęszczenie ilości wyładowań. Dla aktywności spontanicznej jest to obraz dominacji wyróżnionych częstotliwości. W określonym przedziale czasu ustala się ilość występujących wyładowań w poszczególnych przedziałach od chwili rozpoczęcia stymulacji /dotyczy bodźców mechanicz-

nych i chemicznych/. Procedurę takiej oceny przeprowadzono następująco: jeżeli w pewnym przedziale analizy 60 ms wystąpią 3 wyładowania, to odpowiada jemu częstotliwość 50 Hz. Obserwowane punkty analizy /z przyczyn technicznych ustalone co 480 ms/ dają panoramę występowania dominujących częstotliwości w dłuższym przedziale czasu z uwzględnieniem charakteru tych wyładowań.

Analiza rejestrowanych wyładowań po zadziałaniu bodźcem mechanicznym wskazuje, że wyładowania są pod względem częstotliwości tego samego rzędu, jednak o wyraźnym charakterze fazotonicznosci po szczycie leżącym w odległości około 1 s od początku zadziałania bodźca. Natomiast po zastosowaniu bodźca chemicznego charakter wyładowań jest bardziej stały w ilości impulsów, a formą opisu jest tonicznosc wyładowań. Porównanie wspomnianych wyładowań wskazuje, że przy takim samym bodźcu mechanicznym istnieje wspomniana stałosc wyładowań, która jest wynikiem reakcji receptorów na bodziec chemiczny. Przeprowadzona tutaj pośrednia analiza dla chemoreceptorów wskazuje na istnienie niezależnych torów kodowania i przesyłania informacji.

6.3. Analiza informacji receptorowej

W przedstawionym materiale wyróżnić można zagadnienia obejmujące podstawy teorii informacji oraz przegląd niektórych aspektów fizjologii receptorów. Materiał ten społ formalnie i merytorycznie termin **bi o i n f o r m a c j a** uwzględniający dodatkowo fizjologiczne uwarunkowania związane z przekazywaniem nerwowym.

W pracy wykorzystano znany materiał badawczy, pogłębiony jednak nowymi badaniami specjalistycznymi [66, 67, 68, 69, 81], na podstawie którego przeprowadzono analizę charakteru rejestrowanych wyładowań bioelektrycznych. Badania te pozwalają na bardziej szczegółowe uściślenia pojęcia informacji biologicznej i jej ujęcie ilościowe. Dotyczą one zależności wytwarzanego sygnału od rodzaju informacji, którą niesie energia bodźca. W takim układzie receptor jest przetwornikiem energii danego bodźca na określoną formę wyładowań elektrycznych, np. mechanoreceptor.

Rozpatrując przetwarzanie ze względu na formę jego efektu końcowego można wyróżnić:

- a/ przetwarzanie typu analogowego - np. gdy potencjał spoczynkowy w układzie nerwowym wzrasta w sposób ciągły /w czasie/ pod wpływem bodźca,

b/ przetwarzanie typu cyfrowego - tutaj w efekcie działania przetwarzania, wyzwalane są serie lub pojedyncze /rozróżnialne/ impulsy elektryczne.

Połączenie tych form określa tzw. przetwarzanie analogowo-cyfrowe lub inaczej analogowo-dyskretne.

W pracy receptorów przyjęto /o czym wspomniano wcześniej/ dwustopniową zasadę przetwarzania, wyróżniając:

- a/ liniowo narastające zmiany potencjału generatorowego receptora,
- b/ stałoamplitudowe potencjały czynnościowe ze zmienną częstotliwością i różną formą ich występowania.

Dlatego w pierwszym etapie receptor jest przetwornikiem analogowym, w drugim zaś - analogowo-cyfrowym.

Podobnie w przenoszeniu informacji /przebiegiem nerwowe/ poprzez synapsy czuciowe można zaobserwować podobne formy przetwarzania. Przebiegające wyładowania typu analogowego /depolaryzacja/ uwalniają od strony presynaptycznej w sposób dyskretny /cyfrowy/ mediator synaptyczny. Pakiety mediatora /będące w istocie rzeczy realizacją formy cyfrowej/ po stronie postsynaptycznej odwrotnie - depolaryzują ją i inicjują sygnał analogowy.

Wszelkie przetwarzania na drodze przebiegającego potencjału bioelektrycznego w swej istocie opóźniają przebiegi tego sygnału i przy tym informacji w nim zawartej.

W powyższych rozważaniach wykorzystano analogie w opisie przebiegów informacji w aspekcie porównawczej analizy funkcjonalnej układów biologicznych i technicznych. Formy analogii stosuje się najczęściej w obrębie występujących tu zjawisk elektrycznych, wyciągając wnioski na zasadzie prawdopodobieństwa.

Jest zasadą, że jakości przetwarzania posiadają różną szybkość działania. Skrajnie przyjmuje się, że układy cyfrowe działają wolniej niż analogowe. Z drugiej strony ze względu na niezawodność i wybiórczą precyzję, lepsze są układy cyfrowe niż analogowe.

W bioinformacji można zastosować niektóre uściślone pojęcia teorii informacji.

Zbiór elementów $a_1, a_2, \dots, a_1, \dots, a_n$ nazywamy słowem, zaś każdy element a_i słowa nazywamy bitem. Wejścia układu tworzą słowa n-bitowe. Biorąc pod uwagę, że każdy element słowa może przyjmować dwie dyskretne wartości /0 oraz 1/, liczba kombinacji słów n-bitowych wynosi $N = 2^n$ [16]. Każde słowo logiczne może być interpretowane jako liczba w zapisie dwójkowym, każdy zaś bit tego słowa jako cyfra tej liczby. Każde wejście lub wyjście, czyli każdy bit, odpowiada jednej cyfrze.

Można poddać ocenie zdolności - np. receptorów, względnie układu nerwowego jako całości - do przyjmowania i „odczytania” informacji określonej tu jako biologiczna [19]. I tak: określając zjawisko, sytuację lub wielkość na 1000 możliwości otrzymujemy nieokreśloność sytuacyjną $H_s = \log_2 1000 = 9,96$ 10 bitów [20]. Wynika z tego, że należy dokonać 10 podziałów, aby ustalić w którym z nich /z tysiąca możliwych/ zawiera się wartość poszukiwana.

Teoretycznie rzecz biorąc - przykładowo - siatkówka oka ludzkiego może przekazywać co najmniej setki milionów bitów na sekundę. Można tutaj zdefiniować przepustowość kanału informacyjnego - mierzoną w bitach/s - z jaką kanał pozwala na przesyłanie bezbłędnych informacji binarnych [62]. W porównaniu do informacji przesyłanych w kanałach technicznych, przepustowość informacyjna I wynosi $5,6 \cdot 10^4$ bitów/s. Do przesyłania obrazów telewizyjnych wynosi ona 10^6 do 10^7 bitów/s [20].

Z maksymalnych ilości informacji w ciągu 1 s tylko 100 bitów informacji podlega wykorzystaniu. Z porównania powyższych liczb można przyjąć, że układ nerwowy blokuje olbrzymią część strumienia informacji, wybierając informacje potrzebne, eliminując zaś zbędne. Pamiętać trzeba, że odbieranie sygnałów przez receptory nie jest równoznaczne z ich wykorzystaniem - istnieje więc dynamiczny układ selekcji informacji.

W sumie człowiek może przekazać maksimum około 10^7 bitów informacji, które są zakodowane w pamięci i przechowywane na zasadzie krążenia impulsów w sieciach i strukturach neuronalnych. W. Traczyk [79] podaje, że u człowieka w ciągu 16 h /bez snu/ przejmowanych jest 20 bitów/s. W okresie jednego życia, w ten sposób zostaje wprowadzonych do pamięci $3 \cdot 10^{10}$ bitów informacji.

Pojemność informacji pojedynczego aksonu, który może wysłać 10^3 impulsów/s, mogłaby wynosić 1000 bitów/s, gdyby można zsynchronizować pobudzenie neuronu z gęstością impulsów. Wysłany impuls przy założeniu kodowania częstotliwościowego /kod dwójkowy, kod przedziałów/ miałby sygnał o zawartości informacji 1 bit na sygnał lub brak sygnału. Pojemność ta mogłaby być większa, gdyby przy kodowaniu zostały wykorzystane odstępy między pojedynczymi impulsami /kod przedziałów - rys.7/. Układ żywy jednak nie korzysta z tej możliwości, ponieważ zgubienie chociażby jednego impulsu doprowadziłoby przy tym sposobie kodowania do zniekształcenia przesyłanej informacji.

Rozważania dotyczące informacyjnej roli neuronu można uprościć, przypisując mu niektóre właściwości elementu cyfrowego lub analogowego. Jeżeli bodźce dochodzące do receptorów charakteryzują się wysoką częstotliwością,

wtedy w elemencie żywym dominuje analogowy /płynny/ charakter zmian odpowiedzi. Określają to zmiany wag synaptycznych i wahania progu pobudzenia neuronów, a więc zjawiska typowo analogowe.

Do zjawisk mających charakter cyfrowy można zaliczyć jedynie reakcję neuronu na bodźce powodujące zmianę odpowiedzi bioelektrycznej, według zasady „wszystko albo nic”.

Na podstawie analizy rzeczywistych wartości określono przepustowość informacyjną neuronu na 20 do 120 bitów/s, chociaż teoretycznie dopuszcza się tu możliwość na 10^3 do $2 \cdot 10^3$ bitów/s.

Rzeczywiste wartości, wydaje się, są niezaniżone, ponieważ trzeba uwzględnić możliwości zakłóceń związanych np. z wyładowaniami spontanicznymi. Wykazano że kanał, który jest narażony na większą ilość zakłóceń /przy ustalonym sposobie kodowania/, powinien posiadać mniejszą przepustowość informacyjną, co umożliwia eliminację wpływu zakłóceń.

Na podstawie załączonego materiału doświadczalnego i teoretycznego, przeprowadzono próbę oceny jakościowej w przenoszeniu informacji poprzez układy receptorowe.

Informacje o bodźcu przebiegają w żywym organizmie jako sygnały elektryczne o różnych postaciach co do formy, typu, kształtu, wartości i innych względnych i bezwzględnych opisowo przedstawionych cech. Rejestrowane i analizowane przebiegi elektryczne uzyskano przez zastosowanie bodźców fizycznych o zupełnie różnych cechach /bodźce mechaniczne, termiczne i chemiczne/. Zastosowano technikę rejestracji pozwalającą na uzyskiwanie tzw. elektrogramów /EG - rys.12/. Metoda EG pozwala na równoczesne zapisywanie wszystkich potencjałów bioelektrycznych jakie powstają pomiędzy dwiema elektrodami /rejestrująca i odniesienia/ umieszczonymi na badanym fragmencie zwierzęcia. Zmiana istniejącego obrazu EG po przyłożeniu /specyficznego/ bodźca jest miernikiem reakcji danego receptora na ten bodziec.

Odmianą tej metody są zapisy z anten u owadów, zwane elektroantegramami /EAG/. Technikę tę stosowano w badaniach receptorów takich owadów jak: jedwabnik morwowy /*Bombyx mori*/ [58], przybyszka amerykańska /*Periplaneta americana*/ [85] i innych. Rejestrowane potencjały zbiorcze są efektem działania wielu receptorów. Ich zmiany pozwalają na identyfikację określonych typów receptorów oraz ustalenie charakteru odpowiedzi przy danym typie bodźca.

Autor niniejszej pracy wraz z współpracownikami [67, 69, 81] przeprowadzał analizę elektrofizjologiczną działania kilku różnych typów receptorów w odpowiedzi na bodziec wymuszający reakcję zmian EG. Ocenie poddano wyniki uzyskiwane po analizie w komputerze ANOPS-101. Zmiany obrazu EG są

na tyle wyraźne, że pozwalają na identyfikację występujących typów receptorów w badanym obszarze oraz na ustalenie charakteru odpowiedzi przy danym typie bodźca. Trudniej oczywiście o ustalenie procentowego udziału poszczególnych receptorów w ogólnym obrazie EG, można jednak wyciągnąć wnioski dotyczące kształtu sygnału przenoszącego informację. Do tych wnioskowań wprzęgnięto istniejące wyładowania spontaniczne, określające stan wyjściowy - autonomiczność - układu nerwowego, towarzyszące przewodzeniu potencjałów. Wyładowania spontaniczne są stałym wykładnikiem poziomu aktywności neuronów i silnie określają naturę procesów związanych z działaniem receptorów.

W założeniu tego typu procedury postępowania jest przyjęcie wielotorowości przebiegu informacji. Z zagadnieniem tym wiąże się istnienie podkanałów, w których zsumowana informacja ma działanie regulacyjne. Tym samym należy przyjąć zagadnienie separacji wejść inicjujących receptorowe impulsy nerwowe [7].

Doświadczenia potwierdzają, że można stosować zasadę superpozycji - znaną z teorii obwodów. Chodzi o to, że odpowiedź układu fizycznego /tu biologicznego/ reagująca na kilka „wymuszeń”, równa się sumie odpowiedzi na każde wymuszenie z osobna. Zastrzeżeniem tego typu podejścia są wymagania liniowości zmian układu /linearność/ [6].

Realizowane pojęcie sygnału - będącego informacją, można określić opisem reakcji typu bodźca z jego otrzymanym kształtem elektrycznym oraz jego ogólnymi cechami identyfikacyjnymi. Korzystając z poznanych zasad dotyczących przesyłania informacji, również można ocenić zdolności przesyłowe niektórych receptorów i ich dróg czuciowych. W najprostszym przypadku przez ilość informacji w analizie elektrogramów można przyjąć najmniejszą ilość pytań, które wymagają odpowiedzi „tak” lub „nie” i które muszą być zadane w danej sytuacji, aby uzyskać opis tej sytuacji.

Poniżej przedstawiono pewien - modelowy i dyskusyjny - schemat oceny analizowanych N cech bodźca dochodzących do receptora w uzyskanych EG. Zastrzeżenie dyskusyjności tego schematu wymaga kilku uwag wprowadzających, które oparto na wnioskach uzyskanych w badaniach pojedynczych receptorów włosowych [63, 65]. Na włos czuciowy podawano bodziec mechaniczny z określoną częstotliwością, z wychyleniem pod odpowiednim kątem i w założonej płaszczyźnie. Praktycznie obserwowano reakcję mechanoreceptora już na jedno wychylenie włosa w „płaszczyźnie” pracy dla danej temperatury, przy pominięciu innych wpływów. W sumie są to cechy rzędu kilku jednostek N . Jeżeli taki bodziec działa na wiele receptorów /pole receptorowe/ - co ma najczęściej miejsce - to energia bodźca rozkłada się na wiele „jednostek”

receptorów. Dlatego można założyć dwojaki model wpływów:

1. Informację o bodźcu przejmuje jeden receptor /z wielu/, najbliższy lub najbardziej przystosowany właśnie do tego typu bodźca i jego cech. Receptor informację o bodźcu przesyła na zasadzie indywidualnej informacji - wyprowadzając ją z wyprzedzeniem w stosunku do innych receptorów, które informacji nie realizują optymalnie.
2. Informację przejmuje kilka receptorów. Identyfikację bodźca przeprowadza się tutaj na zasadzie podobnej do sumowania przestrzennego, aby następnie przesłać sygnał będący „sumą” ocen jednostkowych o bodźcu.

Poniżej przedstawiono rachunek cech pozwalających na ocenę zdolności informacyjnej fotoreceptorów, wskazując na sposób oceny ilości informacji poprzez ocenę bodźca.

Każdy fotoreceptor może reagować na około 100 wartości natężenia światła, dlatego średnia ilość informacji odbierana przez receptor wynosi $H \approx 7$ bitów. W ciągu 1 s można wyróżnić 10 oddzielnych obrazów, stąd szybkość przenoszenia informacji wynosi $I \approx 70$ bitów/s /na jeden receptor/. Dla całego oka, przy liczbie receptorów 10^7 , maksymalna ilość informacji wynosi $7 \cdot 10^8$ bitów/s.

Z wykazanych tu możliwości przesyłowych informacji przez fotoreceptor widać, że przesyłane jej ilości są wielokrotnie mniejsze. W optymalnych warunkach praktycznie przesyłane są wiadomości o wartości do 20 bitów/s.

W przyrodzie receptory występują „nadmiarowo”. Wydaje się, że ontogenetyczne starzenie się elementów czuciowych nie wymaga takiej ilości receptorów. Jest to raczej skupienie wielu podobnie działających receptorów, różniących się jednak do tego stopnia, że zabezpieczają recepcję bodźców w szerokim przedziale wymagań cech. W razie konieczności, mogą one działać wymiennie. Te uwagi dotyczą „prostych” form recepcji, jakkolwiek w bardziej złożonych formach czucia mogą być one podobnie analizowane. Warto zwrócić uwagę, że na obraz rejestrowanych informacji mają wpływy ilościowe zróżnicowania występujących receptorów. W badaniach regionów czuciowych na czułkach u owadów wykazano następujące proporcje występowania receptorów danego typu: chemoreceptory 80%, mechanoreceptory 15%, pozostałe 5% [10]. Wykazano wcześniej, że informacje o danym typie bodźca przebiegają niezależnie, co w aspekcie proporcji występowania receptorów może pozwolić na ocenę procentowego rozkładu ilości informacji w neuronach czuciowych.

Powyższe uwagi mają jedynie przybliżyć skalę, która określa ilccy gromadzonych i przekazywanych informacji na pierwszym stopniu ładu odu- chowego. Na wyższych piętrach organizacji i skomplikowania układu neno- wego ilości te są coraz większe.

7. UWAGI KOŃCOWE I WNIOSKI

Badania mechanizmów przetwarzania i przewodzenia bodźców w układzie nerwowym zwierząt przeprowadzano różnymi metodami techniki elektrofizjologicznej. Wychwycono wiele „podobieństw”, co oczywiście nie wyklucza różnorodności mechanizmów podstawowych, które mogą być tu zaangażowane.

Ze względu na typ bodźca, wymagane są różne warunki i wprzęga się inne mechanizmy dla przetwarzania w mechanoreceptorach [29, 78], fotoreceptorach [12, 90], czy też chemoreceptorach [28, 33, 57].

O ile dla mechanoreceptorów obowiązują i tłumaczą zasady przetwarzania teorie typu mechanistycznego, o tyle dla pozostałych tworzy się hipotezy wpływów pośrednich poprzez słabą fizyczną interakcję lub bezpośredni kontakt z powierzchnią „wrażliwą” wyspecjalizowanej komórki czuciowej.

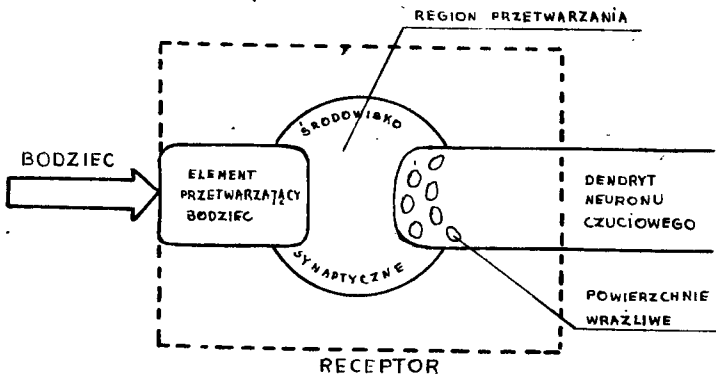
Obserwacje w mikroskopie elektronowym, uzupełnione badaniami elektrofizjologicznymi, pozwalają na postulowanie istnienia w organie receptorowym błony lub powierzchni wrażliwej /receptive field/ neuronu. Jest ona pierwszym ogniwem receptora „kontaktującego” się z bodźcem - segment końcowy dendrytu [3, 80]. Można przyjąć tu analogię np. do pręcików przetwarzających bodźce świetlne. Tę tezę potwierdzają badania wskazujące na występowanie w takim regionie przetwarzania dużej ilości mitochondriów [55, 78].

Wielu autorów [57, 78] interpretuje rejestrowane potencjały w oparciu o analogie z poznanymi mechanizmami synaptycznymi, wskazując doświadczalnie na podobieństwo niektórych cech synapsy farmakologicznej i czuciowej. Procesy przetwarzania synaptycznego są dosyć szczegółowo udokumentowane, dlatego mogą być one punktem odniesienia do porównań [70]. Wiele cech i właściwości synapsy farmakologicznej można zaobserwować w regionie przetwarzania bodźców - analizując rejestrowane wyładowania bioelektryczne - dlatego można zaproponować uproszczony schemat synapsy czuciowej, jak na rysunku 20.

Traktując stronę receptora przejmującą bodziec jako „region presynaptyczny”, zawsze można zaobserwować, że „pracuje” on nawet bez bodźców z zewnątrz. Tutaj z miejsc, które na błonie można nazwać jednostkami subcelularnymi, wydostają się pakiety mediatora - ACh. Ilość wydzielonego przekaźnika jest jednak zbyt mała, aby oznaczać ją metodami chemicznymi. Ist-

nieją tylko pośrednie sposoby ich wykrywania na podstawie elektrycznych skutków działania. Dlatego dla poznania natury procesów zachodzących w regionie przetwarzania receptorów wykorzystano istnienie rejestrowanej aktywności spontanicznej. Jej obecności przypisuje się większe znaczenie w recepcji bodźców niż tylko znaczenie „szumu informacyjnego”.

Każda wydzielona z jednostki subcelularnej /pęcherzyk synaptyczny/ porcja mediatora po połączeniu się z substancją recepcyjną na zasadzie „chemicznego dopełnienia” depolaryzuje błonę postsynaptyczną i inicjuje pobudzenie. Obserwacje te pozwalają na lepsze poznanie warunków powstawania informacji związanej z bodźcem na poziomie pierwszego neuronu czuciowego w receptorze.



Rys.20. Uproszczony schemat synapsy czuciowej [70]

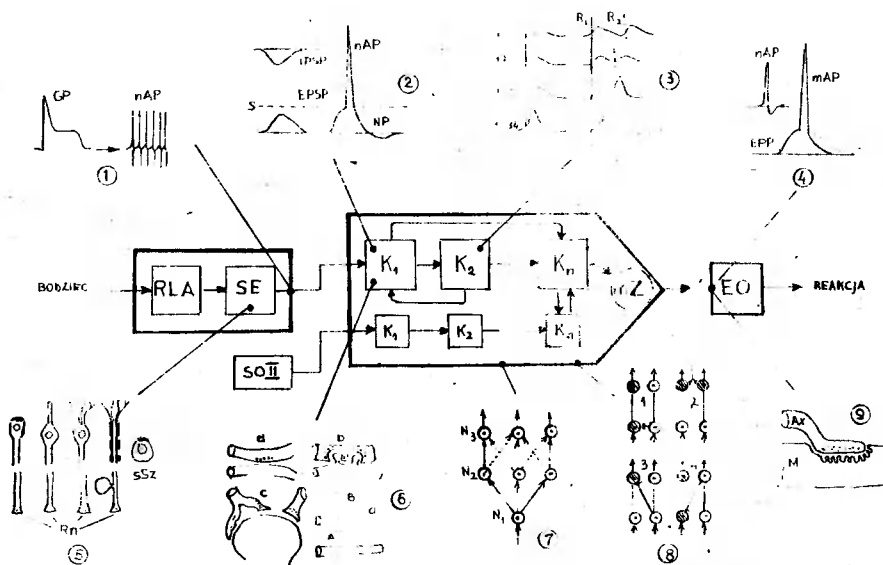
Formę kontaktu obiektu żywego z jego środowiskiem zewnętrznym określają zjawiska bioelektryczne, które można rejestrować i następnie analizować ich pomierzone parametry fizyczne. Zjawiska te w swojej istocie są wielce zróżnicowane, jednak ich klasę określają wartości i rodzaje energii bodźca oraz struktura układu biologicznego.

Pokazany na rysunku 21 schemat drogi czuciowej ilustruje różnorodność składowych struktur morfologicznych oraz zróżnicowanie odpowiedzi elektrofizjologicznych [28]. W obrazie tym jest jeszcze wiele elementów do końca nie wyjaśnionych, jednak jest to dobry model dla prześledzenia ogólnej formy sygnału w łuku odruchowym.

Cechą przesyłanych informacji o bodźcu jest zmienność w czasie obserwowanych przebiegów elektrycznych w receptorowej części neuronu, jak również w pozostałych częściach układu nerwowego.

Informacje o bodźcach przebiegają podobnie jak w układach telekomunikacyjnych, jeżeli założy się pewne podobieństwo formalne pojęć dendrytu

lub aksonu z informatycznym kanałem przesyłowym /rys.4/. Doświadczenia wskazują, że w układzie żywym rozwiązania są podobne do tych, które zdefiniowano i opracowano w systemach wielodostępowych [61]. Przy takim założeniu dysponujemy wspólnym kanałem przesyłowym dla dużej liczby źródeł i obiektów przeznaczenia informacji. Każde źródło informacji ma dostęp do wspólnego kanału, przez który może przesyłać informację /rys.6/.



Rys.21. Schemat drogi czuciowej z wyszczególnieniem jej składowych elektrofizjologicznych i morfologicznych, gdzie:

RLA - element zewnętrzny receptora, SE - wrażliwa struktura neuronu, K_1, \dots, K_n - ośrodki układu nerwowego, SOI - inne bodźce czuciowe, mZ - pobudzony ośrodek ruchowy, EO - organ wykonawczy.

Składowe fizjologiczne: 1 - GP - potencjał generatorowy, nAP - potencjał czynnościowy, 2 - przenoszenie pobudzenia przez synapsę, 3 - sumowanie przestrzenne i czasowe, 4 - potencjały końcowe.

Składowe morfologiczne: 5 - typy komórek receptorowych, 6 - typy połączeń synaptycznych, 7, 8 - typy połączeń neuronów, 9 - ruchowa płytka końcowa [24]

W przeprowadzonych badaniach elektrofizjologicznych można bliżej określić i zdefiniować jakościowy charakter niektórych sygnałów przenoszących informację przez receptor do odbiornika w układzie biologicznym. Relację pojęcia informacja - sygnał można opisać formą bodźca z jego elektrycznym kształtem odpowiedzi bioelektrycznej. Dlatego przedstawione w rozdziale 6.2 niektóre wyniki doświadczalne pozwalają na pewne uogólnienia związane z przenoszeniem informacji /tutaj o bodźcach/ w receptorowych

układach biologicznych.

Wyróżnione dwie grupy materiału doświadczalnego /A, BI, BII/ stwarzają możliwość opisu typowych cech i charakteru wyładowań elektrycznych związanych z pracą receptorów. Można założyć, że ściśle dopasowane właściwościami do receptorów bodziec musi spełniać wymagania, które w efekcie wywołują taką, a nie inną aktywność bioelektryczną.

Obserwacje /część A/ wskazują, że dany bodziec wywołuje zróżnicowane formy postaci potencjałów /rys.14, 16/. Dla receptorów odpowiedzi na bodziec powstają z pewnym opóźnieniem czasowym od chwili jego zadziałania, zaś czas trwania odpowiedzi jest zróżnicowany, w zależności od układu doświadczalnego i warunków istniejących w badanym obiekcie.

Przeprowadzona analiza parametru częstotliwości oraz czasu trwania odpowiedzi na bodziec pozwala również na wnioski związane z adaptacją receptorów. Jest tym samym wskaźnikiem oceny aktywności pojedynczych receptorów, jak również pól receptorowych. Porównawcze analizy parametru częstotliwości odpowiedzi wykazują, że na początku doświadczeń zachodzi często duże zróżnicowanie częstotliwości na dochodzący strumień stymulacji. Obserwuje się cechę nakładania na siebie wielu przebiegów równocześnie, tak wyładowań spontanicznych, jak i receptorowych. Jednak z czasem obraz stawał się bardziej jednoznaczny i następowała dominacja tylko pewnej określonej częstotliwości lub jej przedziału. Określa to pewien „trening” przystosowawczy receptorów do odbioru danego typu bodźca. W sposób pośredni tę tezę potwierdzają wyniki /rys.17/ dające różnie jakościowo obrazy wyładowań potencjałów receptorowych przy stosowaniu bodźców w postaci efektów „on” oraz „off”. Można ocenić również ogólne cechy adaptacyjne pól receptorowych poprzez wykazanie czasu „gotowości” na przyjęcie nowego bodźca, dającego potencjały powtarzające się jakościowo.

Materiał doświadczalny /część B/ pozwala na ocenę bardziej szczegółową i jednoznaczną charakterystyk opisowych obrazu elektrycznego dla niektórych receptorów:

1. Mechanoreceptory

Bodziec mechaniczny przesyła w układzie nerwowym informację o sobie niezależnie od aktywności spontanicznej układu biologicznego. Posiada swój „własny” kanał przesyłowy. Charakter przesyłanego „obrazu elektrycznego” można określić opisowo jako fazotoniczny, przy stałej amplitudzie i określonym zakresie częstotliwości wyładowań /33 Hz - 72 Hz/.

2. Chemoreceptory

Bodziec chemiczny /jak również mechaniczny/ przesyła informację o sobie niezależnie od innych wpływów. Oceniono, że charakter przesyłanego

„obrazu” jest toniczny przy stałej amplitudzie i bardziej stałej częstotliwości /40 Hz - 50 Hz/.

3. Termoreceptory

Bodziec termiczny „korzysta” z aktywności spontanicznej. Informacja o bodźcu termicznym zachodzi poprzez modyfikację aktywności spontanicznej. Wzrost temperatury w układzie objawiał się poprzez wzrost, częstotliwości w szerokim zakresie wyładowań, dla temperatur, które dla receptora były „fizjologiczne”.

Rejestrowany obraz można określić jako zbiór wielu elementów różnych jakościowo, dających w sumie jedną wspólną jakość informacyjną, możliwą do analizy w różnych piętach układu nerwowego zwierzęcia.

Receptory wraz z informacyjną częścią układu nerwowego można przy tych obserwacjach rozpatrywać jako układ względnie odosobniony, tzn. taki, na który oddziałuje otoczenie poprzez wyspecjalizowane wejścia, a układ wpływa na otoczenie poprzez swoje wyjścia. Na fakt złożoności tych procesów /uchwyconych często doświadczalnie/ wpływają różnorodne czynniki związane z przemianą energii oraz zjawiska dotyczące przekształcania i przeniesienia informacji. Czynność układu złożonego określona jest nie tylko samymi oddziaływaniami fizycznymi, ale i wiadomościami o nich [20]. Procesy te odbywają się według określonych reguł /algorytmy przekształcania informacji/.

Przedstawione opisowe cechy wyładowań bioelektrycznych są możliwe do ustalenia jedynie poprzez zastosowanie techniki komputerowej. Pozwala ona na wielostronne tworzenie, zastosowanie i sprawdzanie modeli układów strukturalnych. Zakłada się przy tym wymagania dotyczące zgodności danych modelowych z wynikami wzorcowymi [76]. Modelowe przedstawienie cech dotyczy również opisywania charakteru odpowiedzi bioelektrycznej. Można założyć, że najprostszą formą informacji o zjawisku i procesie rzeczywistym jest wykorzystanie systemu binarnego z jego prostą kombinacją możliwości: zero - jeden /rys.7/. Możliwość tego typu uproszczeń wynika z faktu uzyskiwania wyładowań stażoamplitudowych /dotyczy potencjałów czynnościowych/. Tego rodzaju typ kodowania jest minimalnie wrażliwy na zakłócenia w przesłaniu i odbiorze informacji o bodźcu. Jednak nie można wykluczyć, że układ biologiczny jest systemem „hybrydowym”, zawierającym dwie możliwe formy, określane jako analogowe i cyfrowe. Doświadczalnie potwierdza się, że formy te wzajemnie ze sobą współpracują w celu realizacji optymalnego efektu końcowego. Tego typu podejście pozwala na uwzględnienie innych cech charakterystycznych dla przetwarzania analogowego.

Modelowe schematy form oceny wymienionych wyżej zjawisk komplikuje istnienie aktywności spontanicznej i jej potrzeba funkcjonalna występowania przy termorecepcji.

Poszukiwanie cech jednostkowych i charakterystycznych dla opisu receptorowych zjawisk bioelektrycznych można szerzej wyjaśnić pojęciami teorii informacji /rozdział 3/. Z kolei pojęcia informacji w biologii muszą mieć takie cechy, które pozwolą na ustalenie jej przydatności w odniesieniu do potrzeb związanych z fizjologicznym działaniem organizmu. Opisanie układu pojęciem entropii jest jedną z tych możliwości. Wartość entropii charakteryzuje stopień nieuporządkowania rozważanego stanu ze względu na niektóre wyróżnione stopnie swobody, a mianowicie te, za pomocą których wyróżniamy rozważane obiekty /zdarzenia/. Zmniejszenie entropii wiąże się jak wspomniano ze wzrostem informacji. Tutaj ilość bitów informacyjnych pozwala ocenić nieokreśloność danej sytuacji.

W oparciu o powyższe założenia można ocenić zdolności przesyłowe niektórych receptorów i ich dróg czuciowych. Oceniono ilości prawdopodobnych cech, co przy wykazaniu wielotorowości przebiegu niektórych informacji w układzie nerwowym, pozwala określić rząd bitów przenoszących informację. Stwierdzono, że jeżeli ilość wysyłanej informacji na jednostkę czasu przekracza zdolności przenoszenia dla danego kanału, to za pomocą odpowiednich form kodowania i następnie dekodowania, przesyłanie informacji może być przeprowadzone bez zniekształceń [24].

W świetle przeprowadzonych analiz wykazano, że w optymalnych warunkach dla układu receptorowego użytkowe potrzeby ilości bitów informacyjnych są rzędu 10 bitów/s. Układ nerwowy blokuje więc możliwy strumień informacji chociażby poprzez opóźnienia wynikłe z „bezwładności” działania receptora. Jest to pewien fizjologiczny /naturalny/ sposób selekcji informacji. Możliwości „morfologiczne” są wielokrotnie większe niż te, które wynikają z analizy badanych receptorów. Założenia modelowe uwzględniają w sposób maksymalny wyniki badań elektrofizjologicznych. Obserwacje pracy receptorów oparte są głównie na analizie zmian częstotliwości odpowiedzi elektrycznych oraz pośrednich wnioskowaniach dotyczących przewagi występowania odpowiedzi po zadziałaniu bodźcem w rejestrowanych elektrogramach.

Uwzględniając istnienie poznanych form przetwarzania, można również ocenić pośrednio „wrażliwość” elementów wchodzących w skład synapsy czuciowej receptora i neuronów przyreceptorowych. Można także uściślić struktury bloku receptorowego, przyjmując że w elementach receptorów są struktury /informacyjne/, w których wyróżnione są kanały indywidualne i

wspólne dla przenoszenia informacji. W schemacie drogi czuciowej, gdzie wyszczególniono składowe elektrofizjologiczne i morfologiczne /jak na rys.21/, dopisać można jeszcze składowe funkcjonalne i informacyjne /rys.6/.

Identyfikacja przebiegów bioelektrycznych w drogach aferentnych układu nerwowego jest krokiem w odczytaniu znaczenia zakodowanej informacji. Jest to rozszerzenie i pogłębienie możliwości interpretacyjnych z doświadczeń, podobnych do tych, jakie dla chemoreceptorów u owadów przeprowadzał R. E. Kay [36]. Uzyskiwał on zmienne kształty potencjałów węchowych, w zależności od typu zapachu oraz stosowanych stężeń. Istotą pracy była możliwość identyfikacji zapachu na podstawie „kształtu” odpowiedzi bioelektrycznej. Powyższe sposoby postępowania doświadczalnego są jedną z form przypisywania rejestrowanym wyładowaniom ich „sensu informacyjnego”. Praktycznie, tego typu spojrzenie może dotyczyć również innych potencjałów elektrycznych rejestrowanych w żywym organizmie.



L i t e r a t u r a

- [1] Arbib M.A. /1968/. Mózg, maszyna i matematyka. PWN, Warszawa
- [2] Arbib M.A. /1977/. Mózg i jego modele. PWN, Warszawa
- [3] Atema J. /1973/. Microtubule theory of sensory transduction. J.Theor. Biol. 38: 181-190
- [4] Bladergroen W. /1957/. Wstęp do energetyki i kinetyki procesów biologicznych. PWN, Warszawa
- [5] Bullock T.H., Horridge G.A. /1965/. Structure and function in the nervous systems of invertebrates. ed. W.H.Freeman, San Francisco
- [6] Cannon R.H.jr. /1973/. Dynamika układów fizycznych. WNT, Warszawa
- [7] Clarc F. /1982/. Fonctions proprioceptives chez les invertébrés. J. Physiol. Paris 78: 665-680
- [8] Czerniawski D.S., Romanowski J.M., Stiepanowa N.W. /1979/. Modelowanie matematyczne w biofizyce. PWN, Warszawa
- [9] Danysz A., Gryglewski R. /1982/. Farmakologia. PZWL, Warszawa
- [10] Dethier V.C. /1971/. The Physiology of Insect Senses. Chapman and Hall Science Paperbacks No 60, London
- [11] Deutsch S. /1971/. A model of sensory receptor transducers. TIT J. Life Sciences, Vol.1 No 2: 29-40
- [12] Dodge F.A.jr. /1972/. On the transduction of visual, mechanical and chemical stimuli. Intern. J. Neuroscience, Vol.3: 5-14
- [13] Eccles J.C. /1957/. The Physiology of Nerve Cells. J. Hopkins Press, Baltimore
- [14] Eccles J.C. /1968/. Fizjologia synaps nerwowych. PZWL, Warszawa
- [15] Edwards C., Ottoson D. /1958/. The site of impulse initiation in nerve cell of a crustacean stretch receptor. J. Physiol. 143: 138-148
- [16] Filipkowski A. /1978/. Układy elektroniczne analogowe i cyfrowe. WNT, Warszawa

- [17] Florey E. /1973/. Acetylcholine as sensory transmitter in Crustacea. J. comp. Physiol. 83: 1-16
- [18] Fudałewicz-Niemczyk W. /1967/. Narządy zmysłowe owadów. Przegląd Zool. XI. 3: 346-362
- [19] Gawroński R. /1970/. Bionika - system nerwowy jako układ sterowania. PWN, Warszawa
- [20] Gawroński R. /1970/. Rozpoznanie i decyzja. PWN, Warszawa
- [21] Gerardin L. /1976/. Bionika. MON, Warszawa
- [22] Glaser R. /1975/. Wstęp do biofizyki. PZWL, Warszawa
- [23] Granit R. /1955/. Receptors and sensory perception. New Haven, Yale University Press
- [24] Grączewski J., Sidorczuk A. /1970/. Biofizyka popularna. PZWL, Warszawa
- [25] Haggis G.H. /1968/. Wstęp do biologii molekularnej. PWRiL, Warszawa
- [26] Hoar W.S. /1972/. Ogólna i porównawcza fizjologia zwierząt. PWN, Warszawa
- [27] Hodgkin A.L., Huxley A.F. /1952/. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. J. Physiol. Vol.117, No 4: 500-514
- [28] Horn E. /1982/. Vergleichende Sinnesphysiologie. VEB G.Fischer Verlag Jena
- [29] Hudspeth A.J. /1983/. Mechano-electrical transduction by hair cells in the acousticolateralis sensory system. Ann. Rev. Neurosc. 6: 187-215
- [30] Jacob F., Wollman E. /1963/. Wirusy i geny. The Physics and Chemistry of Life. Biblioteka Problemów, tom 31: 184-206
- [31] Iwasaki S., Florey E. /1969/. Inhibitory miniature potentials in the stretch receptor neurons of crayfish. J. Gen. Physiol. 53: 666-682
- [32] Janiszewski L. /1965/. Porównawcza analiza elementarnych zjawisk bioelektrycznych u niektórych bezkręgowców /*Hirudo medicinalis* L., *Lumbricus terrestris* L., *Carausius morosus* BR., *Tenebrio molitor* L., *Tegenaria* sp./. Wyd. UŁK, Toruń
- [33] Janiszewski L., Skowiński S. /1980/. Współczesne badania nad receptorami włosowymi u owadów. Przegląd Zool. XXIV. 1: 69-80

- [34] Janiszewski I. /1980/. I. Czynność komórki. II. Czynność komórki nerwowej. *Fizjologia człowieka z elementami fizjologii klinicznej*. Pod red. W. Traczyka, A. Trzebskiego. PZWL, Warszawa; I: 19-29, II: 30-50
- [35] Katz B. /1950/. Depolarization of sensory terminals and the initiation of impulses in the muscle spindle. *J. Physiol.* 111: 261-282
- [36] Kay R.E., Eichner J.T., Gelvin D.E. /1967/. Quantitative studies on the olfactory potentials of *Lucilia sericata*. *Am. J. Physiol.* 213: 1-10
- [37] Keynes R.D., Ritche J.M., Rojas E. /1971/. The binding of tetrodotoxin to nerve membranes. *J. Physiol.* 213: 235-254
- [38] Koźtań A. /1980/. *Genetyka fizjologiczna zwierząt*. PWN, Warszawa
- [39] Konorski J. /1969/. *Integracyjna działalność mózgu*. PWN, Warszawa
- [40] Kopeć J. /1970/. Polski komputer ANOPS dla badań medycznych i jego zastosowanie w klinice. *Acta Physiol. Polonica*, Vol. XXI, I: 135-146
- [41] Kowalczyk E. /1971/. *Człowiek w świecie informacji*. KiW, Warszawa
- [42] Kozłowski M.W. /1982/. Elektroantenogram - metoda wglądu w zdolności percepcyjne owadów względem zapachowych składników środowiska. *Kosmos* 5-6: 335-348
- [43] Landau E.M., Ben-Haim D. /1974/. Acetylcholine noise: analysis after chemical modification of receptor. *Science* 185: 944-946
- [44] Lambin M. /1973/. Les sensilles de l'antenne chez quelques blattes et en particulier chez *Blaberus craniifer* /Burm/. *Z. Zellforsch.* 143: 183-206
- [45] Loewenstein W.R., Terzuolo C.A., Washizu Y. /1963/. Separation of transducer and impulse-generating processes in sensory receptors. *Science* 142: 1180-1181
- [46] Lucas Y. /1979/. *Kody i maszyny*. PWN, Warszawa
- [47] Mitiugow W.W. /1980/. *Fizyczne podstawy teorii informacji*. PWN, Warszawa
- [48] Wynnarski S. /1981/. *Elementy teorii systemów i cybernetyki*. PWN, Warszawa
- [49] von Laus R. /1965/. Die Erregung Einzelner Fadenhaare von *Periplaneta americana* in Abhängigkeit von Grösse und Richtung der Auslenkung. *Z. Physiol.* 50: 331-362

- [50] Nicklaus R. /1967/. Zur Richtcharakteristik der Fadenhaare von *Periplaneta americana*. Z. verg. Physiol. 54: 434-437
- [51] Nishino C., Manabe S. /1983/. Olfactory receptor systems for sex pheromone mimics in the American cockroach *Periplaneta americana* L. *Experientia* 38: 1340-1342
- [52] Nowakowski J., Sobczak W. /1971/. Teoria informacji. WNT, Warszawa
- [53] Pilawski A. /1977/. Podstawy biofizyki. PZWL, Warszawa
- [54] Provine R.R., Aloe L., Seshan K.R. /1973/. Spontaneous bioelectric activity in long term cultures of embryonic insect central nervous system. *Brain Research* 56: 364-370
- [55] Przystalski S. /1975/. Opis zjawiska transportu przez błony biologiczne. *Postępy Biologii Komórki*, t.2, nr 2: 165-179
- [56] Przystalski S. /1983/. Błony biologiczne. WP - Omega, Warszawa
- [57] Schneider D. /1969/. Insect olfaction: deciphering system for chemical messages. *Science* 163: 1031-1037
- [58] Schneider D. /1974/. The sex-attractant receptor of moths. *Scientific American*, Vol.231, No 1: 28-35
- [59] Schwartzkopff J. /1964/. Mechanoreception. *The Physiology of Insecta*. ed. Morris Rockstein 1. XII: 509-561
- [60] Seidler J. /1963/. Statyczna teoria odbioru sygnałów. PWN, Warszawa-Wrocław
- [61] Seidler J. /1972/. Systemy przesyłania informacji cyfrowych. WNT, Warszawa
- [62] Seidler J. /1983/. Nauka o informacji. I. Podstawy, modele źródeł i wstępne przetwarzanie informacji. II. Sygnały niosące informację i jej odtwarzanie. WNT, Warszawa
- [63] Słowiński S., Olszewska E. /1972/. Recording of the potentials from mechanoreceptors in insects. *Acta Physiol. Polonica*, Vol. XXIII, No 3: 395-402
- [64] Słowiński S. /1975/. Czynność bioelektryczna mechanoreceptorów włosowych u świdrzacza domowego (*Acheta domestica* L.). Praca doktorska UMK, Toruń
- [65] Słowiński S., Janiszewski L., Jachimczak D. /1975/. The effect of various pattern of stimulation on the activity of the mechanorecep-

- tors in *Acheta domesticus* L. *Acta Physiol. Polonica*, Vol. XXVI, No 2: 131-137
- [66] Słowiński S., Tyczyński M. /1979/. Wpływ termoreceptorów na aktywność bioelektryczną elektroantennogramów /EAG/ u *Acheta domesticus* L. Komunikat na XII Zjazd PTZool. Poznań: 155
- [67] Słowiński S., Tyczyński M., Janiszewski L. /1983/. Electrophysiological analysis of *Acheta domesticus* L. *Zoologica Polonica*. Vol. 30, No 1-4: 97-106
- [68] Słowiński S., Tyczyński M., Janiszewski L. /1984/. Niektóre aspekty działania mechanoreceptorów u świerszcza *Acheta domesticus* L. Komunikat na XVI Zjazd PTF Katowice: 325
- [69] Słowiński S., Tyczyński M., Janiszewski L. /1985/. Warunki oceny jakościowej i selekcji informacji związanych z pracą receptorów u owadów /w przygotowaniu do druku/
- [70] Słowiński S. /1985/. Elektrofizjologiczna ocena niektórych cech synapsy czuciowej /w przygotowaniu do druku/
- [71] Sobczak W., Malina W. /1978/. Metody selekcji informacji. WNT, Warszawa
- [72] Sobczak W. /1981/. Podstawy probabilistyczne teorii systemów informacyjnych. WNT, Warszawa
- [73] Stevens C.F. /1976/. The synapse: A summary. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Vol. XL: 675-680
- [74] Svidersky V.L. /1969/. Afferent mechanisms of maintenance of flight in locusta. Symp. on Neurobiology of Invertebrates. Akad. Kiadó. Budapest: 479-485
- [75] Szent-Györgyi A. /1968/. Wstęp do biologii submolekularnej. PWN, Warszawa
- [76] Szopliński Z. /1968/. Elektroniczne maszyny analogowe. WSiF, Warszawa
- [77] Teorell T. /1971/. A biophysical analysis of mechano-electrical transduction. Handbook of sensory physiology. I. Principles of receptor physiology. ed. by W.R. Loewenstein. Springer-Verlag: 291-339
- [78] Thurm U. /1965/. An insect mechanoreceptor. I. Fine structure and adequate stimulus. II. Receptor potentials. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Vol. XXX; I: 75-81, II: 83-94

- [79] Traczyk W. /1980/. Czucie i percepcja. Fizjologia człowieka z elementami fizjologii klinicznej. Praca zbiorowa. PZWL, Warszawa: 131-179
- [80] Tucker D., Smith J.C. /1969/. The chemical senses. Ann. Rev. Physiol. 20: 129-158
- [81] Tyczyński M., Słowiński S., Janiszewski L. /1981/. The electrophysiological analysis of the receptor potentials in insect nervous system. XV Zjazd PTF Białystok: 384
- [82] Usherwood P.N.R. /1976/. Układ nerwowy. PWN, Warszawa
- [83] Waarden K.M. /1980/. Wprowadzenie do biologicznej i medycznej techniki pomiarowej. WKiŁ, Warszawa
- [84] Walsh E.G. /1966/. Fizjologia układu nerwowego. PZWL, Warszawa
- [85] Washio H., Hishino C. /1976/. Electroantennogram responses to the sex pheromone and other odours in the American cockroach. J. Insect Physiol. Vol.22: 735-741
- [86] Wei L.Y. /1966/. A new theory of nerve conduction. IEEE Spectrum. Vol.3, No 9: 123-127
- [87] Wojnar A. /1980/. Teoria sygnałów. WNT, Warszawa
- [88] Wolbarsht M.L. /1960/. Electrical characteristics of insect mechanoreceptors. J. Gen. Physiol. 44: 105-122
- [89] Wyburn G.M., Pickford R.W. /1970/. Zmysły i odbiór wrażeń przez człowieka. PWN, Warszawa
- [90] Żernicki B. /1980/. Mechanizmy działania mózgu. Wyd. PAN, Wrocław-Warszawa
- [91] Żernicki B. /1983/. Mózg. Wyd. PAN, Wrocław-Warszawa-Kraków-Gdańsk-Łódź

ESTIMATE OF INFORMATION IN BIOLOGICAL RECEPTORS SYSTEM

Summary

The present paper describes the problems of transmission and transduction of the information in biological processes.

The qualitative estimate of information was showed in functional comparative analysis of biological and technical systems. Investigations concern one of fundamental problems of electrophysiology, that is the coding of information arriving to the sensory organs /receptors/ in the form of stimuli. The receptor adapted to receiving definite stimuli transforms the information /stimulus energy/ to a code specific to the given animal, which in its final form gives a pattern of electric discharges /biopotentials/.

ОЦЕНКА ИНФОРМАЦИИ РЕЦЕПТОРНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Резюме

В настоящей работе описаны проблемы передачи и преобразования информации биологических процессов.

Качественную оценку информации рассматривается в сравнительном анализе биологических и технических систем.

Исследуется одна из основных проблем электрофизиологии, именно - кодирование информации, которая в образе раздражителей доходит к чувственным органам /рецепторам/.

Приспособленный к получению определённого раздражителя рецептор превращает информацию /энергию раздражителя/ на специфический для животных код, который окончательно имеет форму электрических разрядов /биопотенциалов/.

**Biblioteka Główna ATR
w Bydgoszczy**

67621

ISSN 0209-0597