**Реферат на тему:**

**«Основные методы исследования функционирования нервной системы беспозвоночных»**

**Навигация у пчел и муравьев**

Одним из основных методов исследования функционирования НС является количественный анализ поведения. При анализе поведения можно выявить фундаментальные принципы. Например, ключевые механизмы работы зрительной системы, которые смогли объяснить цветовое зрение и темновую адаптацию у человека, были впервые установлены при помощи психофизических экспериментов. При помощи изучения реакции разных людей на световые сигналы различной интенсивности и длины волны стало возможным сделать вывод о механизмах светового восприятия. Только значительно позже клеточные механизмы были показаны на фоторецепторах и зрительных путях. Аналогичным образом, наблюдение за беспозвоночными в естественных условиях привело к ценным открытиям роли рецепторов и описанию интегративных функций ЦНС.

Удивительные характеристики НС беспозвоночных вызывают восхищение, например, при изучении процессов навигации у пчел и муравьев70· 71). Пустынный муравей может мигрировать, а пчела улетать на далекие расстояния от гнезда в поисках пищи, и затем чудесным образом они безошибочно находят дорогу обратно. Необходим целый набор различных сенсорных «подсказок» для того, чтобы подобная навигация стала возможной. Из-за того, что нервные клетки насекомых имеют маленькие размеры, зачастую довольно сложно непосредственно анализировать свойства их мембран и синоптическую передачу. Тем не менее, как будет показано в следующих разделах, можно проанализировать и сделать определенные выводы о сенсорных механизмах насекомых даже на клеточном уровне при помощи особым образом спланированных поведенческих экспериментов.

**Как пустынный муравей находит дорогу домой**

Венер с коллегами экспериментально изучал, каким образом пустынный муравей Cataglyphis bicolor способен мигрировать на далекие дистанции в поисках пищи и затем возвращаться к гнезду по прямому кратчайшему пути. Область вокруг гнезда (в пустыне Туниса), а также места расположения пищи отмечены квадратиками. За отдельным муравьем наблюдали во время того, как он искал источник пищи и возвращался с ней в гнездо. Длинный и извилистый путь от гнезда (от пункта А до пункта В) занимает около 19 минут (точка на маршруте равна 1 минуте). Дорога домой, наоборот, идет строго по прямой, не петляет и занимает около 6 минут. Каким-то образом муравей учел свои движения на протяжении 250 метров от гнезда. Каким--то образом он также отследил углы поворотов и пройденные дистанции. Муравей способен отойти от гнезда на расстояние более 100 метров и вернуться к нему обратно с точность до 1 метра, т.е. с ошибкой менее 1 % (в этом отношении муравей способен сделать это гораздо лучше, чем, по крайней мере один из авторов этой книги, который не имеет математических навыков в подобного рода расчетах).

Какие же ориентиры окружающей среды муравей использует для навигации? Первая мысль — может быть, это феромоны или химические сигналы. Однако они не используются и в любом случае были бы бесполезны при очень высокой (до 45° С) температуре в пустыне. Пространственные ориентиры и характерные элементы ландшафта в пустыне немногочисленны. Хотя предметы по дороге и около гнезда и в самом деле могут давать определенную информацию (как мы очень скоро увидим), они вовсе не являются теми удивительными «компасами», которые используют муравьи. Это было установлено при помощи экспериментов, когда муравьи были способны найти обратный путь, видя всего лишь небольшую часть неба. Чтобы исключить солнце и все другие ориентиры, экспериментатор следовал за муравьем с небольшой камерой, держа ее отверстие (через которое было видно небо) точно над муравьем. В отверстие помешались специальные фильтры для выбора направления, длины волны и угла поляризации солнечного света, воспринимаемого муравьем. Даже без солнца, отличительных деталей ландшафта и запахов, муравей, видя только небо, направлялся прямо к гнезду, в то время как экспериментатор катил камеру за ним, скрытый в маленьком вагончике.

**Использование поляризованного света как компаса**

О поляризации электромагнитного излучения говорят, когда вектор электрической напряженности электромагнитной волны колеблется в одной плоскости. Известно, что солнечный свет становится поляризованным при прохождении атмосферы: через ориентированный определенным образом поляризующий фильтр небо выглядит темным (так как отсекается поляризованный свет). Свет, отраженный от неровной поверхности облаков, однако, уже не является поляризованным. Следовательно, через подобный фильтр облака будут выглядеть более яркими. Когда солнце находится точно в зените, картина поляризации довольно проста. Все направления поляризации в горизонтальной плоскости будут представлены пропорционально, следовательно, это не может служить компасом. Однако, если лучи солнца падают не под прямым углом, возникает асимметричное множество направлений поляризации. Эта картина поляризации может, в принципе, служить картой для навигации. И хотя глаз человека не способен воспринимать поляризованный свет, глаз пустынного муравья на это способен, как, впрочем, и глаза пчел, ос и ракообразных. Картина поляризации света показывает (определяет) положение солнца вне зависимости от того, можно ли его увидеть напрямую или нет.

**Восприятие поляризованного света глазом муравья**

Мультифасеточный сложный глаз муравья состоит из набора отдельных единиц, омматидий (ommatidia), от каждой из которых идет свое нервное волокно. В каждой омматидии находится 8 фоторецепторов. Каждая омматидия видит мир в собственной перспективе. У пустынного муравья определенные группы омматидии чувствительны к поляризованному свету строго определенной ориентации. Они расположены в области дорзального ободка (dorsal rim) сложного глаза и воспринимают свет преимущественно в УФ диапазоне. Их чувствительность к поляризации возникает из-за точной ориентации мембран, содержащих фотопигмент родопсин. Молекулы родопсина расположены параллельно, в однотипно расположенных микроворсинках фоторецепторных клеток, как показано на рис. 15.16. Так как родопсин оптимально поглощает свет, направленный вдоль длинной оси молекулы, только одна определенная плоскость поляризованного света будет наиболее эффективно вызывать электрические сигналы в данной фоторецепторной клетке. Более того, молекулы родопсина в четырех различных фоторецепторах одной омматидии дорзального ободка ориентированы таким образом, что образуют углы строго 90° по отношению друг к другу. Такая ориентация фоторецепторов присутствует только в тех зонах, которые ответственны за восприятие поляризованного света. Ортогональная ориентация четырех фоторецепторов в одной омматидии кажется специально созданной для определения угла поляризации. (Одиночный фоторецептор сам по себе не способен различить разницу в интенсивности, длине волны и угле поляризации). Очень сходные по строению образования найдены и в глазах ракообразных.

Доказательством того, что поляризованный свет является основным условием для ориентации у муравьев, служат следующие эксперименты. Во-первых, если глаз покрыть контактными линзами, пропускающими свет только в области переднего дорзального квадранта, муравей все равно способен находить прямую дорогу домой. Во-вторых, если область дорзального ободка закрыта, поиск обратного пути нарушается. В-третьих, если угол поляризованного света, падающего на глаз муравья, дополнительно сдвигается при помощи подходящих фильтров, на обратном пути муравей отклоняется от правильного направления на строго определенную и поддающуюся расчету величину.

Для успешной навигации информация, получаемая муравьем посредством зрения, должна коррелировать с картой звездного неба, положение солнца на которой определяет направление поляризации света. По мере того как муравей удаляется от гнезда, омматидии обеспечивают его ориентирами относительно довольно запутанного, но тем не менее постоянного неба. На основании этого НС рассчитывает пройденное расстояние и углы поворота. Сложный глаз муравья имеет полусферическую форму, что обеспечивает достоверное пространственное восприятие ориентации поляризованного света. Более того, при анализе распределения омматидии, воспринимающих поляризованный свет определенной ориентации, можно выявить, что расположение этих омматидии и их нервных элементов формирует как бы нейронную «карту», коррелирующую с распределением поляризованного света неба. В результате этого степень соответствия между данной «картой» и поляризацией солнечного света может быть использована для определения направления движения, которое может быть рассчитано как муравьем, так и исследователем.

**Стратегии по поиску дороги к гнезду**

Проблема заключается в том, что солнце не находится постоянно на одном месте. Следовательно, муравей должен компенсировать перемещение солнца в течение дня. Это было подтверждено в экспериментах, в которых муравей на 1 час помещался в темную камеру вдали от гнезда, а затем выпускался. Муравей, наблюдавший за перемещением солнца по небу в течение хотя бы одного дня, был способен корректировать свою траекторию, как будто он запомнил или знал, каким образом распределяется поляризованный солнечный свет в разное время суток. Кроме поляризованного света, само положение солнца, а также внешние объекты, расположенные вдоль пути, могут помочь в навигации. Характерные детали ландшафта и различные предметы очень важны на последнем этапе при возвращении в гнездо, вход в которое является всего лишь маленьким отверстием в пустыне. Если вектор по направлению к дому был рассчитан с ошибкой, и муравей не вышел точно к гнезду, он начинает использовать новую стратегию. Муравей осуществляет серию петлеобразных перемещений, постепенно увеличивающихся в диаметре, но всегда возвращающихся в исходную точку, с целью исследовать окружающее пространство. Это является оптимальной стратегией для точной рекогносцировки без опасности заблудиться.

**Нервные механизмы навигации**

Одним из важных результатов подобных исследований является получение детальной информации об исходных сенсорных механизмах ориентирования. Поскольку каждая омматидия дорзального ободка содержит два набора фоторецепторов, способных воспринимать плоскость поляризации света, расположенных под определенным углом друг к другу, и поскольку каждая омматидия воспринимает небо под несколько различным углом, набор из множества омматидии обеспечивает мозг информацией о пространственном распределении векторов поляризованного света. Более того, можно рассчитать, каким образом будет реагировать эта система на разного рода нетипичные помехи. При изучении поведения использовались различные объекты, которые помещались на пути движения насекомого, вынуждая его отклоняться от первоначального пути и затем корректировать это отклонение. Другого рода помехой может быть перемещение муравьев в разное время суток, а также разного рода изменения поляризованного света, воспринимаемого ими. Одновременно с этим, точные электрофизиологические эксперименты для выявления интегративных механизмов в нейронах мозга муравья пока не могут быть выполнены по техническим причинам. Поэтому связь между входной сенсорной информацией и моторными командами у муравья остается пока неясной. Тем не менее, используя вычислительный подход на основе известных свойств нейронов, могут быть созданы модели и даже роботы, способные точно копировать ориентирование пустынного муравья при помощи поляризованного света.

Так как нейроны муравья очень малы, электрические сигналы были отведены Лабхартом с коллегами от интернейронов сверчка, получающих сигналы от фоторецепторов поляризованного света. Как и у муравьев и ракообразных, микроворсинки двух фоторецепторов сверчка расположены ортогонально: их отростки направляются к интернейрону с информацией о векторе поляризации света. Эти сигналы в точности копируют сигналы, предсказанные на основе поведенческих экспериментов с поляризованным светом.

**Поляризованный свет и «скрученные» фоторецепторы пчел (twisted photoreceptors)**

Рецепторы поляризованного света есть и у пчел. С одной стороны, упорядоченное расположение микроворсинок позволяет пчеле ориентироваться по поляризованному свету. Но при различении цветов поляризация может вызывать определенные сложности. Во время полета пчеле нужно хорошо различать цветы по окраске их лепестков. Листья и лепестки, однако, сильно различаются по своей способности отражать свет, что определяется свойствами их поверхностей, в зависимости от содержания восковидных веществ. Гладкие и лоснящиеся листья отражают поляризованный свет лучше, чем матовые. Следовательно, угол, под которым лист или лепесток рассматриваются и под которым на них падает свет, будет влиять на величину и направление отраженного поляризованного света.

Зрительные пигменты, необходимые для цветового зрения, располагаются у пчелы (как и у муравья) в микроворсинках специфических рецепторных клеток трех типов, чувствительных к зеленому, синему и ультрафиолетовому спектрам. У пчелы, как и у муравья, зрительные пигменты находятся в стереотипных параллельно расположенных рабдомах. Из-за переменных неучтенных составляющих поляризованного света, сигналы цветовосприятия становятся неоднозначными, так как точность различения цвета зависит не только от длины волны, но и от относительного поглощения света разными классами цветовых фоторецепторов. Как писали Венер и Бернард: «Это означало бы, что для пчелы цветовые оттенки любой части растения меняются, если приближающаяся пчела вдруг меняет направление своего полета и, следовательно, направление обзора, — эффект совсем нежеланный. Например, зигзагообразно кружа над опушкой, где имеется множество поверхностей листьев с разной степенью наклона, пчела видела бы удивительно пестрый фейерверк ложных цветов, делающий исключительно трудным, если вообще возможным, процесс определения истинных цветов растений». Чтобы избежать этой проблемы (которая, конечно, не может касаться нас, так как мы не способны воспринимать ориентацию поляризованного света), в сетчатке пчелы расположены «скрученные» рецепторные клетки. При помощи световой и электронной микроскопии было обнаружено, что фоторецепторы скручены вокруг своих продольных осей, что приводит к последовательному смещению в ориентации микроворсинок. Виток, величина которого составляет порядка 1°/мкм, приводит к тому, что микроворсинки более не находятся строго параллельно друг другу по всей глубине сетчатки. Поэтому фоторецепторы больше не воспринимают только поляризованный свет определенной ориентации. В течение многих лет изогнутая форма фоторецепторов казалась анатомической особенностью, не имеюшей какого-либо значения.

Глаз пчелы, как и муравья, содержит обычные «нескрученные» рецепторы в зоне дорзального ободка. Они реагируют на плоскополяризованный свет и, значит, могут быть использованы для навигации и ориентирования. Как говорил Лэнд: «Нельзя не поразиться простоте и многосторонности инженерных решений природы в оптике».

**Использование магнитных полей пчелами в навигации**

Кроме зрительных ориентиров и поляризованного света, пчелы также способны использовать магнитный компас для ориентирования при поиске цели. Это было показано в экспериментах Колетта и его коллег, в которых они приучали пчел собирать сахар из маленькой бутылочной пробки, расположенной на доске. Для облегчения ориентирования пчел они использовали черный цилиндр, который помещался на строго определенном расстоянии от бутылочной пробки и под постоянным углом. Цилиндр и сироп перемещались в разные места доски между сериями экспериментов. Периодически бутылочную пробку вообще убирали, оставляя только цилиндр. То, каким образом пчела производила поиск сиропа и, возвращалась в улей, регистрировалось при помощи видеокамеры. Траектория пчелы по мере приближения и затем удаления от цилиндра (черный кружок) и источника пищи (крестики). Очевидно, что прежде чем приземлиться, пчела повернулась по направлению к югу, и тотчас после взлета снова ориентировалась на юг. Благодаря этому она видела зрительный ориентир и приманку (сахарный сироп) каждый раз под определенным углом. Объяснить подобное поведение только ориентированием пчелы по звездному небу нельзя. Пчела поворачивается строго на юг и во время дождя, при закрытом облаками небе, когда невозможно использовать небо в качестве ориентира. На основе этих наблюдений можно сделать вывод, что пчела каким--то образом способна различать, где юг, север, восток или запад.

То, что пчелы чувствительны к магнитным полям, было показано в опытах с пчелами при накрытии их брезентом и использовании магнитных полей, смещающих магнитный северный полюс. Пчелы по-прежнему ориентировались на «юг», но это направление было «югом» данного (искусственного) магнитного поля. То, каким образом изменение магнитнего поля приводит к изменению поведения и распознавания пчелою образов, до сих пор неизвестно. Подобного рода сенсорные механизмы отсутствуют у человека, но имеются у таких животных, как птицы, черепахи и у некоторых беспозвоночных.

**Зачем нужно изучать нервную систему беспозвоночных**

Нервная система беспозвоночных служила ключевым фактором в исследовании огромного диапазона вопросов, посвященных биофизике, клеточным аспектам биологии и развитию нервных клеток. Удивительно, что фундаментальные механизмы развития и функционирования НС остаются очень схожими от вида к виду в процессе эволюции. Довольно часто в экспериментах, выполненных на беспозвоночных, получали данные, необходимые, чтобы начать изучение данных проблем у млекопитающих. Например, большой рывок в развитии техники тонких срезов головного мозга млекопитающих (slice technique) был сделан благодаря работам, выполненным на ганглиях беспозвоночных, где можно разглядеть в микроскоп отдельные нейроны во время проведения среза. Работы Хартлайна по исследованию глаза мечехвоста (horseshoe crab) стали ключевым стимулом для работ Куффлера на сетчатке кошки. В то же самое время тщетно надеяться понять, каким же образом зрительные корковые зоны обезьян осуществляют свои функции, при помощи экспериментов с беспозвоночными. В чем же тогда «польза» от подобного рода исследований по навигации пчел и муравьев? Во-первых, можно предположить, что, хотя мы и не способны воспринимать поляризованный свет и магнитные поля, принципы, используемые беспозвоночными для анализа сенсорной информации и перевода их в определенного рода двигательные команды, так или иначе все равно используются в нервных системах более высокоразвитых организмов. Во-вторых, работы на беспозвоночных иллюстрируют общую позицию биологии: т. е. нейробиология занимается изучением не только головного мозга, но и другими широкими проблемами. И, конечно, есть особая прелесть в том, чтобы понять, как крохотный мозг пиявки, пчелы или муравья способен выполнять изумительные сложнейшие расчеты, без которых особь не смогла бы выжить

Беспозвоночные демонстрируют большое разнообразие сложных типов поведения. Свойства нейронов и глиальных клеток беспозвоночных аналогичны свойствам клеток позвоночных. ∙ НС беспозвоночных состоит из сотен или тысяч нейронов. Каждый вид беспозвоночных имеет определенные преимущества для изучения тех или иных вопросов нейробиологии. Свойства отдельных нервных клеток и синапсов можно использовать для объяснения поведения животного и его изменений.∙Объективное изучение поведения пролило свет на многие фундаментальные принципы нейробиологии. Не все работы, выполняемые на ЦНС беспозвоночных, непременно имеют цель понять механизмы работы мозга человека. Некоторые проблемы беспозвоночных сами по себе привлекательны для изучения.

**Литература**

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