

Kõik loomad sõltuvad informatsioonist. Nad peavad leidma toitu ja sookaaslasi; avastama vaenlasi, et neist hoiduda; neil peab olema informatsiooni sise- ja väliskeskkonna tingimuste kohta. Meeleelundid on ainuke tee keskkonnast ettekujutuse saamiseks. Retseptioon algab organitest, mis sisaldavad sensoreid – kindlale stiimulile vastavaid spetsialiseerunud rakke.

17.1 Üldisi põhimõtteid ja mõisteid

17.1.1 Retseptorrakkude omadused

Kaks kõige üldisemat omadust on ühised kõigile sensorrakkudele. Esiteks on sensorid *selektiivsed*, vastates ainult spetsiifilist tüüpi signaalile; teiseks on sensorid vastava stiimuli suhtes äärmiselt tundlikud. See energiavorm, mille suhtes sensorid on kõige tundlikumad, on sensori *modaalsus*. Sensorid on ka *konverterid*, st need muudavad modaalse signaali närvisüsteemile arusaadavaks, ning *võimendid*, sest need suudavad võimendada väga nõrku signaale.

Selektiivsus

Modaalsus

Retseptorrakud võimendavad harilikult nõrku signaale. Näiteks vaatame fotoretseptorit, kui ühte paremat võimendajat (mõned fotoretseptorid suudavad tajuda ka ainult ühte footonit). Ühe nähtava lainela footon omab $3 - 5 \times 10^{-19}$ J energiat. Ühe footoni neeldumine avab $10^3 - 10^4$ ioonkanalit ja see põhjustab lühiajalise (u 10 ms) voolu 40 pA (10^6 iooni). Selle voolu energia on umbes 4×10^{-15} J, seega on võimendustegur 10^3 . Haistmisel on võimendus umbes samasugune (lõhnamolekul seostumine on 10^{-20} J retseptori kohta ja tekkiv vool on u 10^{-17} J, võimendus seega 10^2 korda.

17.1.2 Transduktsiooni mehhanisme

Kõikide sensorite transduktsioonisüsteemid sisaldavad endas samu faase: signaali detekteerimine, võimendamine ja edasisaatmine. Transduktsiooni esmane etapp on detekteerimine. Väikseim stiimuli energiahulk, mis 50% juhtudest retseptoris vastuse tekitab, on *künnis*.

Künnis

Signaali kodeerimine närvisüsteemile arusaadavasse keelde sõltub ioonkanalite juhtivuse muutustest. Kui ioonkanali juhtivus muutub, mõjutab see tõenäosust, et neuronis tekib aktsioonipotentsiaal (tuleb muidugi meeles pidada, et mitte kõik retseptorid ei vahenda informatsiooni aktsioonipotentsiaalide kaudu). Ühe sensori vastus suudab edasi anda signaali intensiivsust, kuid mitte alati signaali kvaliteeti. Näiteks ei suuda üks fotoretseptor edasi anda informatsiooni valguse lainepikkuse – värvi – kohta. Kvalitatiivset informatsiooni suudetakse edastada retseptorite kombinatsioonide abil. Tüüpilisel juhul sisaldavad retseptorid mitmeid rakke mille

vastus stiimulile on erinev.

17.1.3 Künnis

Künnis (ingl. k. 'threshold') on minimaalne signaali väärtus, mida veel avastada suudetakse. Täpne väärtus sõltub paljudest faktoritest nagu retseptori omadused, signaali töötlemise võimalused, KNS omadused.

Väga tundlikud sensorid suudavad tajuda küllaltki nõrku signaale, kuid selline tundlikkus on ainult siis kasulik, kui signaale suudetakse eristada taustmürast. Selleks, et suurendada signaali ja müra suhet, kasutatakse mitmeid võimalusi.

Signaali ja müra suhe

On mingi signaali väärtus, millest väiksema signaali avastamise tõenäosus on 0, samuti on selline väärtus, mille korral signaali avastamise tõenäosus on 1; vahepeal on mingi kõverjooneline sõltuvus. Künnise nihutamine alla (madalamate väärtuste suunas) on *tundlikkuse suurendamine*. Mitme erineva eduka *signaali keskmistamine* lubab samuti tõsta tundlikkust ja eristada väikesi signaali taustmürast. *Mitme kanaliga süsteemis* on mitu retseptorit, mis töötavad paralleelselt. Infohulk, mis läbib sellist mitmekanalilist süsteemi, on suurem ja künnis vastavalt madalam. Kanalite arvu suurendamisel on kaks efekti: esiteks, suureneb tõenäosus väikese signaali tabamiseks; teiseks saab mitmekanalilises süsteemis kasutada ruumilist analüüsi.

17.1.4 Transduktsioonist neuronaalse vastuseni

Mõõtmisi selle kohta, kuidas toimub sensorist tuleva signaali kodeerimine närvisüsteemile arusaadavaks, on tehtud peamiselt venitusretseptoril (see retseptor on küllaltki suur ja konkreetne rakk ning elektroode on sellesse lihtne viia). Peale selle varieerub sellest sensorist alguse saavate aktsioonipotentsiaalide sagedus lineaarses vastavuses mõjuva jõu tugevusega.

Vastavate uuringute tulemusena on selgunud järgmine ahel. Stiimuli energia põhjustab retseptori primaarstruktuuris mingeid muutusi. Teatav hulk ionkanaleid avaneb (või sulgub). See muutus põhjustab membraanipotentsiaali muutuse. Kui stiimuli intensiivsus on suurem, avaneb rohkem kanaleid ja membraanipotentsiaali muutus on suurem; seega on suurem ka retseptori potentsiaal. Senimaani on kõik signaalid olnud pidevad (*analoogsignaalid*). Et seda signaali saaks edasi kanda mööda närvisüsteemi, peab selle signaali tegema binaarseks (*digitaalsignaaliks*),

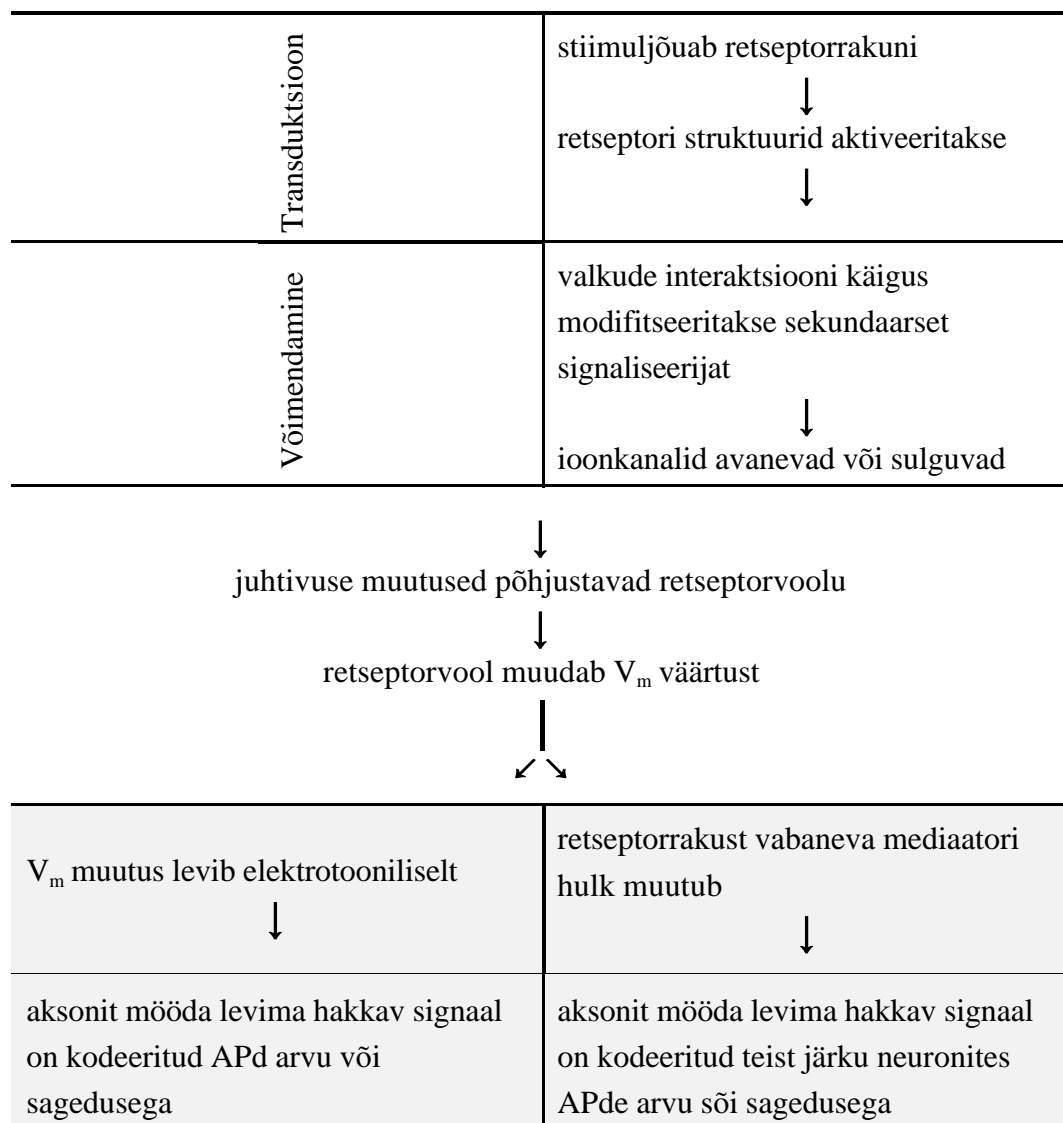
Analoog- ja digitaalsignaal

- Mõnedes retseptorites liigub depolariseeriv retseptorpotentsiaal oma tekkekohast aksoni sellisesse piirkonda, kus see saab aktsioonipotentsiaali algatada.

See koht võib kuuluda samale neuronile, mis kannab signaali närvisüsteemi. Sensorist tulev signaal algatab vahetult aktsioonipotentsiaalide ahela.

- Sensori ja närvisüsteemi vahel sünaps, mis vastutab signaali digitaliseerimise eest. Sensorist tulev signaal jõuab sünapsisse ja algatab seal mitmesuguseid protsesse, mille käigus analoogsignaali muudetakse digitaalseks ja suunatakse närvisüsteemi.

Kui AP jälgib 'kõik või mitte midagi' printsiipi, siis kuidas saab NS vahendusel edasi anda informatsiooni sensorisse jõudnud signaali intensiivsuse kohta? Signaali intensiivsust kirjeldab APde *sagedus*, mida tugevam on signaal, seda suurema sagedusega APd tekivad.



Joonis 1. Informatsiooni tee sensorist NSi.

17.1.5 Sisend-väljundfunktsioonid

Ideaalne sensor suudaks igasuguse intensiivsusega signaale transformerida kasulikeks närvisüsteemi impulsside jadaks. Reaalsed süsteemid suudavad signaale kodeerida ainult piiratud intensiivsuste vahemikus. On kolm faktorit, mis määravad maksimaalse vastuse, mida sensor suudab tekitada vastusena tugevale stiimulile.

- Retseptorvoolul on ülemine piir, millest suuremat voolu retseptor ei suuda tekitada. Selle põhjuseks on asjaolu, et ioonkanaleid on lõplik arv.
- Retseptorpotentsiaali amplituudil on absoluutne piir, millest suuremaid väärtusi ei saa põhimõtteliselt tekkida.
- Aksonis levivad närviimpulsid ei saa olla lõpmata suure sagedusega. Tavaliselt on maksimaalne sagedus paarsada hertsi.

Sõltuvus stiimuli intensiivsuse ja retseptori potentsiaali vahel on astmeline, kuid mitte alati lineaarne. Üldiselt on aga stiimuli intensiivsuse ja vastuse vahel logaritmiline sõltuvus, mille formaalsel kujul pani kirja *Weber* 1864. aastal ja mille teoreetiliselt põhjendas *Fechner*:

$$S = a \times \log I + b$$

kus S – taju intensiivsus; I – stiimuli intensiivsus; a ja b on konstandid.

See seos peegeldab head kompromissi suure tundlikuse ja laia vahemiku vahel. Sensorid küllastatakse stiimulite suure sageduse puhul; maksimaalne võimalik aktsioonipotentsiaalide sagedus on 500 – 1000 Hz (kuna aktsioonipotentsiaal kestab u 1 – 2 ms). Kui sensoritel oleks see suhe lineaarne, siis saaksime me eristada väga palju nivoosid ühe signaali piires kuid küllastussagedus oleks madal, või, kui küllastussagedus oleks suur, ei suudaks me eristada suurt hulka signaali tasemeid.

17.1.6 Sensorite tundlikkuse kontroll

Kui täpsed on sensorid? Oma kogemustest me teame, et bioloogilised sensorid pole sageli usaldusväärsed, kui tegemist on absoluutsete füüsikaliste suuruste mõõtmisega. Paljud aistingud muutuvad ajas: näiteks võib kaunis suvepäev olla piinavalt ere esimese paari minuti jooksul. Muutused intensiivsuse tunnetamisel, kui stiimuli intensiivsus pole objektiivselt muutunud, koondatakse üldmõiste adaptatsioon alla.

Iga sensorsüsteem peab olema suuteline edasi andma informatsiooni signaali ajalises struktuurist. Paljudes retseptorites langeb aktsioonipotentsiaalide sagedus kui stiimuli intensiivsus jääb teatava aja jooksul konstantseks. Seda langust nimetatakse

adaptatsiooniks. Mõned sensorid adapteeruvad aeglaselt, mõned kiiresti, mõned üldse mitte. Erinevalt adapteeruvatel retseptoritel on organismis erinevad funktsioonid. Looma seisukohalt on adapteerumine kasulik nähtus, kuna see võimaldab kiiresti saada infot mingi teguri muutumisest.

Toonilised retseptorid on sellised, mis adapteeruvad aeglaselt või üldse mitte, faasilised retseptorid on sellised, mis adapteeruvad kiiresti. Toonilised retseptorid vahendavad informatsiooni püsivast stiimulist (proprio-retseptorid, mis kontrollivad keha asendit). *Faasilised* retseptorid vahendavad informatsiooni stiimuli muutustest, kuna nende adaptatsioon on kiire. See on eriti oluline mehhaanoretseptsioonil (puuteaisting, surve). Sellised retseptorid, millel adaptatsioon üldse puudub, jälgivad sisekeskkonna homeostaasi (vererõhk, elektrolüütide sisaldus, pH, kehatemperatuur).

Toonilised ja faasilised retseptorid

17.1.7 Adaptatsiooni mehhanismid

Adaptatsioon või aset leida suvalises punktis teel sensorist neuronini.

- Retseptorraku mehhaanilised omadused võivad talitleda kui filter, mis laseb eelistatult läbi muutuva signaali ja surub alla püsiva signaali. Selline mehhanism on levinud mehhaanoretseptorite puhul.
- Vahendavad molekulid ise võivad stiimuli püsides otsa saada. Nt viibides kaua eredas valguses, väheneb tunduvalt nägemispigmentide hulk silmas ja neid tuleb metaboolselt taastada, enne kui need saavad jälle valgustatusele vastata.
- Kui signaal põhjustab ensümaatilise ahelreaktsiooni, võib vaheproduktide kuhjumine põhjustada reaktsiooni peatumise.
- Püsiva stiimuli korral võivad retseptori membraani elektrilised omadused muutuda. Mõndel juhtudel väheneb ionikanalite aktiivsus, kuna vaba Ca^{2+} hulk suureneb pideva stimuleerimise korral. Ca^{2+} kogunemine rakku põhjustab K^+ kanalite aktiveerumise, mis nihutab membraanipotentsiaali puhkepotentsiaali suunas.
- Aktsioonipotentsiaalide algatamise koht membraanil muutub püsiva stimulatsiooni korral vähem ärrituvaks.
- Adaptatsioonid võivad toimuda kesknärvisüsteemi tasemel.

17.2 Meeleelundid

Enamus informatsiooni keskkonna kohta omandatakse spetsiifiliste meeleelundite kaudu. Klassikaliselt jagatakse meeleelundeid eksteroretseptoriteks, mis saavad informatsiooni väljastpoolt organismi (nt heli ja valgus), ja interoretseptoriteks, mis saavad informatsiooni organismi seest (nt proprio-retseptorid, mis informeerivad

kehaasendist).

Teine traditsiooniline klassifikatsioon lähtub inimese meelelunditest: nägemine, kuulmine, maitsmine, haistmine, kompimine. Tegelikus elus on meelelundeid muidugi rohkem, teistel loomadel leidub sensoreid ka muude stiimulite tajumiseks.

Antud loengu raames ei käsitleta küsimust, kas mingit informatsiooni võib organismi jõuda ilma meelelundeid läbimata ehk siis käsitluse alt jääb välja ekstrasensoorne taju. Kuigi peab mainima, et mõnedel tõestatud sensoorsetel kavliteetidel (nt magnetoretseptsioon) pole suudetud vastavaid meelelundeid avastada.

17.2.1 Kemoretseptsioon

Kemoretseptsioon on kemikaalide detekteerimine vastavate meelelundite abil; siia kuuluvad haistmine (*olfaktsioon*) ja maitsmine (*gustatsioon*) ja **Olfaktsioon ja gustatsioon**.

Haistmise ja maitsmise vahel pole alati sugugi kerge vahet teha. Me oleme harjunud, et söömise ajal me tunneme suus oleva toidu maitset, lõhna tuntakse õhu liikumisel läbi nina. Teisiti öeldes, maitsmine on signaali detekteerimine vahetu kontakti abil, haistmine on signaali detekteerimine distantilt. Tegelikuses on need kaks omavahel kaunis tihedalt seotud: söömisel osaleb maitse tundmises ka haistmine. Ka haistmise puhul peavad meelerakud olema kokkupuutes lõhna moodustava aine molekulidega.

Kemoretseptsioon on ilmselt üks vanemaid ja universaalsemaid meelelundite hulgas. Ka väga lihtsatel organismidel esineb tundlikkus keemiliste stiimulite suhtes. On muidugi selge, et juba amööbidel oli eluliselt oluline teada, kas mingi objekt on söödav või mitte. Kemoretseptorid kui struktuurid on aga omased siiski kõrgematele loomadele. Spetsiaalsed retseptorstruktuurid on evolutsioonis mitu korda tekkinud ja ilmselt sellepärast on varieeruvus nende hulgas nii suur. Kemoretseptorid on loomariigi ühed spetsialiseeritumad (vrđl nt putukate tundlikkus feromoonidele); primaarne retseptorstruktuur on enamasti valguline ühend (kuid nt imetajate soolaretseptor on fosfolipiid).

Kemoretseptsiooni ei saa kasutada keskkonna kiireks vaatluseks, kuna molekulid peavad enne difundeeruma üle kogu keskkonna, see aga võtab tunduvalt rohkem aega kui valguse (mille levi füsioloogilisest vaatapunktist on hetkeline) või heli (mis liigub väga kiiresti ja ka tekkiv viivitus võib kanda hinnalist informatsiooni) liikumine. Seetõttu saab kemoretseptsiooni teel informatsiooni ainult pikaajalisel vaatlusel, sageli peab loom ise ka liikuma.

Keemilise meele olemasolu on alamatel loomadel kergesti tõestatav lihtsalt nende käitumist vaadeldes. Kuid praktiliselt kogu informatsioon, mis meil selle meele kohta on, on saadud lülijalgsetelt ja selgroogsetelt. Põhjus on muidugi ilmne — nendel loomadel moodustavad kemosensoorid piiritletud struktuure, mis, eriti putukatel, on kättesaadavad eksperimentaalseks uurimiseks.

Selgrootud. Madalamatel selgrootutel pole spetsiifilisi retseptorstruktuure, tundlikud rakud paiknevad üle kogu keha. Alates lülijalgsetest ilmuvad hästipiiritletud struktuurid, mida on ka hästi uuritud.

Selgrootute kemoretseptsioon

Olfaktoorsed retseptorid paiknevad putukatel enamasti tundlatel. Ühe ööliblika (*Telea polyphemus*) isaste igal tundlal on umbes 70 000 sensorit ligikaudu 150 000 sensoorse rakuga. Sama liigi emasel on aga ainult ca 14 000 sensorit 35 000 sensorrakuga. Ligikaudu $\frac{3}{4}$ isaslooma retseptoritest on emase poolt eritatava feromooni püüdmiseks. Tundlate sulgja ehituse tõttu need nagu kammiksid õhku; radioaktiivselt märgistatud aatomite abil on kindlaks tehtud, et ca 25% feromoonist jääb sinna kinni.

Katsed siidiliblikaga (*Bombyx*) võimaldavad hinnata, mitu molekuli on vaja, et põhjustada liblika reaktsiooni. Kui õhus on 1 feromoonimolekul 10^{15} õhumolekuli kohta ja õhk liigub kiirusega 60 cm/s 2 sekundi jooksul, siis sellest piisab.

Selgroogsete maitmine toimub tüüpilisel juhul suus ja neelus, kuid pole välistatud ka muud kohad (kaladel nt lõpustel, nahal, uimedel; säga kogu kehapind on kaetud maitsemispungadega).

Selgroogsete kemoretseptsioon

Kalade kemoretseptorid on väga tundlikud aminohapetele (10^{-9} kuni 10^{-11} mol/l). Ilmselt on see neile oluline saagi tabamise seisukohalt. Eeltoodud suurus on absoluutne rekord selgroogsete hulgas. Et asjast paremat ettekujutust saada, kujutame ette, et 23 mg alaniini on lahustatud täismõõtmega basseinis (2600 m^3), sama kogus merevett sisaldab 92 tonni naatriumi ja teisi sooli.

Õhku hingavad loomad. Siinkohal peame me lahutama maitsemise ja haistmise. Defineerigem maitmine selliselt, et molekule kandvaks keskkonnaks on vesi, ja haistmise selliselt, et molekule kandvaks keskkonnaks on õhk. Imetajatel on reeglina neli põhilist tüüpi maitsemispungi: magusa, soolase, kibeda ja hapu tundlikkusega.

Paljudel amfiibidel, reptiilidel ja imetajatel esineb omapärane *vomeronasaalne organ*, rohkem ilmselt tuntud *Jacobsoni organi* nime all. Eriti hästi on see arenenud madudel. See organ on ninaõõne väljasopistis, mille ühes otsas on seenkeha. Organit

Vomeronasaalne organ

ühendab suuõõnega kitsas kanal, mille kaudu lõhnamolekulid ilmselt liiguvad. Maod ja tõenäoliselt ka mõned sisalikud suudavad keelega lõhnamolekule sinna suunata.

Keemiliste signaalide allika lokaliseerimine suurelt distantsilt nõuab püsivaid ja stabiilseid molekule, seevastu hädaohust signaliseerivad ained peavad olema piiratud püsivusega, need peavad olema lokaalse leviga ja mõjuma lühiajaliselt. Kui selline lõhnaaine on lühiajalise elueaga, järelkult kergelt lagunev, mis tekitab selle allika lähedusse tuntava gradiendi ja allikas on nii kergesti lokaliseeritav.

17.2.2 Mehhaanoretseptioon

Mehhaanoretseptorid mõõdavad jõudu ja asendimuutusi. Retseptorite tüüpe on väga palju: lihtsast närvilõpmest imetajate kõrvani.

Mehhaanilise signaali närviimpulsiks viimise meetod on senini võrdlemisi ebaselge. Lihtsaim skeem on mingite retseptoorsete struktuuride nihkumine rakumembraanil, selle läbi avanevadioonkanalid ja tekib signaal. Arvatakse, et mehhaanilise signaali puhul leiab alati aset retseptorraku membraani venitus, millele vastavad nihketundlikudioonkanalid suurendades või vähendades mingite ionide liikumist läbi rakumembraani.

Püüdes *heli* defineerida, jõuame me kaunis kergesti *circulus vitosuseni*. Me teame, et helilained koosnevad reeglipäraselt kokkusurutud õhust, st on tegelikult õhu liikumise üks vorme, mida me tajume kõrva abil. Kõrv on aga defineeritud kui heli suhtes tundlik organ.

Heli

Imetajate kõrv on evolutsiooniliselt kalade küljejooneelundi tuletis. Sarnasus ulatub isegi selleni, et vahetut ärritust meie sisekõrvas ei tekita mitte õhu liikumine, vaid vedeliku võnkumine poolringkanalites. Uus nähtus on aga väliskõrv, mille funktsioon on helilainete suunamine ja kogumine. Siin toimub ka mõningane filtreerimine (väliskõrva läbivad eelistatult helilained, mille lainepikkus on võrdeline 4-kordse kõrvalesta pikkusega).

Heli tugevust mõõdetakse sageli detsibellides ja logaritmilises skaalas. 1 bell on 10 korda suurem energia, kui standardallikal, dB on 1/10 ehk 1,26 korda suurem energiahulk. Kuulmiselundid suudavad tabada äärmiselt väikeseid võnkumisi. Õhuosakeste liikumine kuulmisläve piirimail on kusagil 10^{-9} kuni 10^{-10} cm, tajutava signaali tekkeks kuluv energia on seega Browne liikumise energia lähedal.

Kõigile primaatidele ja eriti inimesele on helid väga tähtsad informatsiooniallikad,

olles primaarseks kommunikatsiooniallikaks. Mõnede teistele loomadele on aga teised mehhaanilised ärritajad olulisemad. Mõned näited.

Madudel on kaks sensorset süsteemi, mis mõlemad vastutavad nii õhus kui pinnases levivate vibratsioonide eest. Nende kuulmine pole suurem asi, kuid mõlemad süsteemid on väga tundlikud pea vibratsioonile, on näidatud, et amplituud 0,1 mm on juba piisav signaali tekkimiseks.

Teine väga tundlik süsteem on kalade küljejoon. Kalaparves on üksikute kalade liikumine väga hästi koordineeritud ja praktiliselt ideaalselt sünkroniseeritud. Siin kasutatakse just küljejoont teiste kalade liikumise jälgimiseks ja enda liikumise koordineerimiseks.

Kirjeldades inimese kuulmist, ei kohta me suuri kontseptuaalseid raskusi. Meie kõrv on tundlik lainetele sagedusvahemikus (20)40 kuni 20 000 Hz. Koer suudab tajuda sagedusi kuni 30 – 40 000 Hz, nahkhiired isegi kuni 100 000 Hz ja seda nimetatakse ikka kuulmiseks. Selleks on vähemalt kaks head põhjust: esiteks, mõlema looma kõrvad on anatoomiliselt väga sarnased inimese omale, ja teiseks, sagedusriba on pidev ja meie kõrv on lihtsalt niimoodi ehitatud, et me kuuleme sellest ühte kitsast piirkonda.

Millist informatsiooni saadakse helilainetest? Inimesed suudavad tajuda helilaineid ja nende ajalist mustrit, määrata tugevust, eristada erinevaid sagedus ja teostada väga kompleksset sageduslikku analüüsi. Samuti suudame me tajuda heliallika asukohta (määrata heli liikumise suunda) ja väga jämedates piirides ka kaugust. Tuleb aga meeles pidada, et mis käib inimese kohta, ei pruugi veel käia teiste loomade kohta. Tursk suudab nt määrata heliallika asukohta ilma suurema vaevata. Suund saadakse otoliidi vahendusel, mis on piiratud oma võnkumise suunas.

Mõned loomad kasutavad nende endi poot tekitatud helilaineid saaklooma asukoha määramiseks. Putukad suudavad nii helisid ise tekitada kui ka kuulda teiste poolt tekitatud hääli. Isaste pulmalaulu võib sageduslikult nii palju moonutada, et see on inimese kõrvale äratundmatu, kuid emased tunnevad selle ikkagi ära. Ilmselt on oluline informatsioon siin kodeeritud mitte sageduslikult, vaid rütmi abil.

Suuna tajumine. Võime tajuda helide suunda sõltub peamiselt sellest, kas kõnealusel subjektil on kaks kõrva, mis on teineteisest ruumiliselt lahutatud, või mitte. Mõningast informatsiooni saadakse ka sellest, kui tugev heli on, kuid olulisem on ajaline erinevus. Kui üks kuulumiselund on heliallika poole ja teine sellest eemale, siis heli jõuab teise väikese viivitusega. See ongi peamiseks informatsiooniallikaks kauguse kohta.

Keerukamate signaalide analüüs on komplitseeritum: samaaegselt arvestatakse signaali intensiivsust, sageduslikku struktuuri ning kummassegi kõrva saabumise aega. Kogu selle keerulise analüüsi teostab kesknärvisüsteem, mis peab lisaks sellele olema veel võimeline eristama vajalikku signaali taustamürast.

Heaks näiteks on mõned kakulised, kes suudavad täielikus pimeduses üksnes kõrva abil fikseerida objekti 1° täpsusega, seda nii vertikaal- kui ka horisontaalsuunas. Sellise täpsuse saavutamiseks peab heliallikas kiirgama signaale sagedusega umbes 5000 Hz, mis on suunatumad kui madalamatel sagedustel olevad lained.

Kakud kasutavad saagi lokaliseerimiseks heli, mida saakloom ise tekitab. Kuid mõned loomad on võimelised saama informatsiooni ka nendest väga vaiksetest helidest, mida tekitab saakloomalt peegelduv hääl. *Kajalokatsioon* on eriti hästi arenenud nahkhiirtel, kuid see esineb ka delfiinidel, karihiirtel ja mõnedel lindudel.

Kajalokatsioon

Juba ammu oli teada, et nahkhiired suudavad pimedasse tuppa asetatud takistusi vältida, veel enam, nad suudavad seda teha ka siis, kui nende silmad on kindlalt suletud. See mõistatus lahendati selle sajandi neljakümnendatel aastatel Harvardi ülikooli üliõpilase *Donald Griffini* poolt.

Heliimpulsid on väga varieeruvad ja keerukad, eriti mis puutub sageduse modulatsiooni ja heli sageduslikku struktuuri. Õhus jahti pidavad nahkhiired kasutavad lühemaid impulsse (1 - 5 ms), mille sagedus väheneb impulsi ajal rohkem kui oktaavi võrra. Seda nähtust nimetatakse sageduslikuks modulatsiooniks (ingl. k. Frequency modulation, FM). Maapinna lähedal küttivad loomad kasutavad eriti lühikesi signaale, et vältida kattumist. Nahkhiired tekitavad kõrge sagedusega helisid nina abil (mitte suuga), sagedus kõigub 20 ja 140 kHz (nt nahkhiirel *Eptesicus fuscus* 25 kuni 50 kHz) vahel. Heliimpulsside vahe on algul ligikaudu 100 ms, saagi avastamise järel suureneb sabedus kuni 200 impulsini sekundis (üksiku impulsi kestus vähem kui 1 ms).

Miks kasutatakse just ultraheli? Madalama sagedusega heli hajub palju kiiremini, samuti peegeldab mingi objekt laineid, mis on teatavas proportsioonis tema kehasuurusega. Mida väiksem on kasutatava heli lainepikkus, seda väiksemaid objekte on nii võimalik avastada.

Kui nahkhiired kasutavad kajalokatsiooni peamiselt saagi leidmiseks ja vähem takistustest hoidumiseks, siis veeloomad (delfiinid ja vaalad) kasutavad seda rohkem just sogases vees takistuste vältimiseks. Sellega on ilmselt kõige kaugemale läinud pime jõedelfiin Gangese jõgikonnas, kelle silmades puudub lääts, nii et need organid

suudavad paremal juhult ainult valguse olemasolu või puudumist avastada. Peale selle on see jöedelfiin huvitav veel selle poolest, et ta ujub külili.

On teada vähemalt kaks linnuliiki (*Steatornis*, rasvalind, ja *Collocalia*, salangaan), kes kasutavad ka kajalokatsiooni, kuid heli sagedus on umbes 7000 Hz, seega inimkõrvale kuuldav. Seda heli kirjeldatakse kui kirjutusmasina klõbinat.

Suhteliselt hiljuti avastati, et tuvid suudavad tajuda väga madala sagedusega helisid (kuni 0,05 Hz). Tundlikkus *infrahelile* võib olla küllaltki oluline, kuna looduslikud infrahelid pärinevad väga mitmekesistest allikatest (nt äikesetorm, maavärinad, pöörivoolud jms). Kuna heli sumbumine on pöördvõrdeline lainepikkuse ruuduga, siis suudetakse selliseid helisid tabada isegi sadade ja tuhandete kilomeetrite kauguselt.

Infraheli

Eelpool me nägime, et kuulmine suudab anda meid ümbritsevast maailmast üsna hea pildi, mõnedele loomadele ilmselt parema, kui me seda endale ette kujutasime. Pole mingit kahtlust, et nt nahkhiired saavad kajalokatsiooni abil kolmemõõtmelise 'kujutise', mille ulatus on küll mõnevõrra väiksem kui silmade abil saadu. Teised meeled pakuvad sellele, küll mõnevõrra vähem detailset, lisa.

Puutetundlikkus lubab aimu saada naha pinna deformatsioonist, on kaunis levinud ja annab informatsiooni objektidest, mis on vahetus kontaktis nahapinnaga. Vibratsioonitundlikkus ja kalade küljejoon töötavad peaaegu sama põhimõttega.

Puutetundlikkus

Tundlikkus *hüdrostaatiline rõhu* suhtes esineb paljudel veeloomadel, kuid selle meele olemus jääb mõnedel juhtudel ebaselgeks. On lihtne aru saada, kuidas loom, kes kannab endaga kaasas gaasimulli, suudab tajuda rõhumuutusi. Kuid seda suudavad ka paljud planktilised organismid, kellel pole mingit gaasimulli keha küljes.

Hüdrostaatiline rõhk

Gravitatsioon informatsiooni 'üleval' ja 'all' suundade kohta ning vastavad meelelendid on väga levinud. Kõrgematel loomadel on spetsiaalsed gravitatsioonireseptorid, *statotsüstid*. Need on kogu loomariigis praktiliselt ühesuguse ehitusega, koosnedes kerast, mis on seest vooderdatud karvakestega ja mille õõnsuses paikneb statoliit (hrl lubjakristall). Kehaasendi muutmine põhjustab statoliidi liikumise, see omakorda rõhub karvakestele ja signaliseerib kehaasendi muutusest.

Gravitatsioon

Nurkkiirenduse muutumist tajutakse analoogselt viisil gravitatsiooniga: sobiva kujuga moodustise sees olev vedelik pannakse liikuma ja see deformeerib struktuuri sisepinnal olevaid karvakesi, mis annavadki signaali. Imetajatel paikneb see elund sisekõrvas ja koosneb kolmest poolringkanalist, mis paiknevad teineteise suhtes risti.

Nurkkiirendus

Sellisel on võimalik avastada liikumist mistahes suunas (kolm koordinaati määravad ruumis punkti).

17.2.3 Valgus ja silmad

Nägemise abil saavad loomad kõige detailsema pildi neid ümbritsevast maailmast. Sobivate retseptorstruktuuride (silmad) abiga moodustab valgus detailse pildi nii lähedal seisvatest kui ka kaugel asuvatest objektidest.

Valguse abiga saadav informatsioon sõltub palju intensiivsusest, ühtlase heleduse/tumedusega keskkond ei anna üldse olulist informatsiooni. Oluline on ka valguse lainepikkus e värv. Ja lõpuks, mõnede loomade jaoks on oluline ka polarisatsioonitasand.

Vähemalt niipalju, kui see puutub loomariiki, tagab valguse kiirus (299 792,45 km/s) hetkelise informatsiooniülekanne. See tähendab, et muutused keskkonnas saavad loomadele teatavaks samal hetkel, kui need aset leiavad, kui välja arvata signaali töötlemiseks kuluv aeg. Inimese jaoks nähtava valguse lainepikkused langevad vahemikku 380 – 760 nm. Footoni energia avaldub valemiga

$$E = h \times c \times \frac{1}{\lambda}$$

kus h on Plancki konstant ($6,626 \times 10^{-34}$ J×s) ja λ on lainepikkus. Lühemad lained hajuvad rohkem kui pikad, see on põhjus, miks taevast on sinine.

Naha valgustundlikkus esineb ilmselt kõigis hõimkondades. Primitiivsematel loomadel on konkreetseid retseptorstruktuure raske identifitseerida, kuid usutavasti on need lihtsad fotosensitiivsed närvilõpmed kusagil marrasnaha all. Primaarseks sensoriks on siin ilmselt heem (tuntud kui hemoglobiini üks komponent) ja karotinoidsed pigmendid. Sellised retseptorid pole suutelised pildi moodustamiseks ja suudavad üksnes valgust ja varju eristada. Ka mõnedel kõrgematel loomadel esineb naha tundlikkust valguse suhtes, sellisel juhul interpreteeritakse nahas paiknevate sensorite signaale ühes silmade omadega.

Fotoretseptorid

Spetsialiseeritud fotoretseptorid (silmtäpid ja silmad) annavad hoopis rohkem infot. Retseptori paiknemine lokaliseeritud alal annab teavet signaali suuna kohta, samuti saab sellisel juhul areneda lääts, mis on korralikku pilti andva silma eeltingimus. Hästiarenenud silmad esinevad viies hõimkonnas: ainuõõssed, anneliidid, limused, lüljalgsed ja selgroogsed.

Paljudel selgroogsetel on ka nn kolmas silm (*pineaalilund* e *meidaalsilm*), ehkki

enamusel ainult rudimentaarses vormis. Paremini arenenud juhul (mõnedel sisalikel, nt hateeria) omab see ka läätse ja kõiki muid silmale vajalikke struktuure, kuid on ilmselt siiski ainult valguse ja varju eristamiseks.

Kõik pilti moodustavad silmad põhinevad ühel kahest põhimõttest: paljude väikeste läätsede kogum (liit- e fassettsilm, nt putukad), mis on kogu aega fookuses; või ühelääteline kaamerasilm (nt imetajad, peajalgseid), mida tuleb fokuseerida.

Nagu eelpool öeldud, on inimese silm tundlik lainepikkustele 380 kuni 760 nm. Huvitav on märkida, et kogu loomariigis on see väärtus enam-vähem samasugune, isegi taimed on tundlikud samas vahemikus olevatele lainepikkustele (fotosüntees). Selle põhjus on ilmne – nagu nähtub eelpool toodud valemist, on iga valguskvandi poolt kantav energia võrdeline lainepikkusega. Seega pole pikalainelisel kiirgusel piisavalt energiat, et edastada informatsiooni, lühilainelisel kiirgusel on aga energiat liiga palju, nii et see võib kahjustada elusainet.

Tundlikkus lainepikkuse suhtes

Loomulikult pole tajutava valguse lainepikkus täpselt sama kogu loomariigis. Putukate silmad suudavad tajuda lainepikkusi, mis on väga lähedased ultravioletile, seega veidi lühemad, kui imetajate silmade tundlikkus. Tegelikult on imetajate reetina tundlik ultravioletile, kuid nii lühikesed lained ei pääse läbi läätse, mis oma kerge kollaka tooni tõttu talitleb kui filter.

Silma jaoks, mille pole värvikorrektsooni, on lihtsaim viis vältida kromaatilist aberratsiooni lihtsalt tundlikkuse vähendamise teel lühilainelisele kiirgusele, kuna selles osas tekib kõige suurem moonutus. Putukate silmad ei vaja fokuseerimist ja seega saavad need ka ilma suurema moonutuseta tajuda ultravioletset spektriosa, imetajate silm aga seda teha ei saa.

Et reetinarakkudes tekiks valguse toime erutus, peab seal neelduma piisav arv valguskvante. See saavutatakse valgust adsorbeerivate pigmentide abil. Levinuim selline pigment on rodopsiin, mis sisaldub kepikestes (inglise k. *rod*); valguse mõjul see laguneb retiniiniks (meenutab struktuurilt A-vitamiini) ja opsiiniks (valk). Värvide eristamiseks on vaja rohkem kui ühte pigmenti. Imetajate silmas paikneb kolm erinevat pigmenti, mis erinevad üksteisest valgulise osa poolest; see tagab ka nende erineva neeldumisspektri (sinisel 445 nm, rohelisel 535 nm ja punasel 570 nm) ehk teisiti öeldes värvide nägemise. Värviline pilt moodustatakse RGB (*Red:Green:Blue*) põhimõttel, kus täht tähistab vastava pigmenti stimuleerituse astet. On ka rohkem kui ühel pigmentil põhinevaid süsteeme, nt lindudel on veel neljas pigment, mis tõenäoliselt võimaldab näha ultravioletses spektriosas (lindude kornea on UV-kiirtele läbipaistev). Mõnedel selgrootutel sisaldab üks retseptorrakk mitut eri värvi pigmenti,

Retianaalsed pigmendid

kuid on raske näha, milleks see vajalik on, kuna pole teada, kas ja kuidas lahutatakse erinevate pigmentide poolt tekitatud signaalid.

Mõnede selgroogsete (kahepaiksed, roomajad ning linnud) kolvikesed sisaldavad õlitilkadest valgusfiltreid, mis lasevad valgust läbi lühemal lainepikkusel kui L50 (lainepikkus, mille korral 50% valgusest seostub). Tõenäoliselt on need kormaatilise aberratsiooni vähendamiseks ja tundlikkuse suurendamiseks.

20. sajandi algul leidis *Karl von Frisch*, et mesilased on suutelised eristama *valguse polarisatsioonitasandit*. Hiljem selgus et see omadus on levinud väga paljude putukate hulgas. Ka mõned veeloomad suudavad tajuda valguse polarisatsiooni. Ka on mõningaid tõendeid selle kohta, et linnud (tuvid) suudavad määrata polarisatsioonitasandit.

Polariseeritud valgus

Inimesed on võimelised tajuma soojuskiirgust. Kui seista kuuma ahju lähedal, sii on tunda, et ahi 'kiirgab sooja'. Tegelikult ongi siin tegemist kiirgusega spektri silmale nähtamatus *infrapunases* osas. Inimesel pole selle kiirguse vastuvõtmisel silmadega midagi tegemist, siin osalevad hoopis naha termoretseptorid. Mõned maod (nt boa, lõgismadu) on suutelised 'nägema' (tõsi küll, samuti silmade abita) infrapunast kiirgust, kasutades spetsiaalset organit, mis nt lõgismadudel (*Crotalus*) paikneb silmade vahel, boadel (*Boa*) üla- ja alalõual. Lõgismadude retseptor koosneb kahest, teineteisest membraani abil eraldatud kambrist. See membraan sisaldab palju termoretseptiivsete närvide lõpmeid. Kuidas toimub infrapunase kiirguse tajumine? Ühe teooria kohaselt paisub ühes kambris oleva õhk infrapunase kiirguse toimel ja gaasi ruumala suureneb. See põhjustab erutuse sensorites mida aju tõlgendab kujutisena (sellest elundist tulevad närvid ei liitu küll optiliste närvidega, kuid vähemalt osad kiud jõuavad aju optilistesse sagaratesse). Teistel andmetel ei pea see teooria paika, kuna ka membraani vigastamise korral on see organ suuteline sama täpselt talitlema.

Infrapunane kiirgus

Süsteem on tundlik lainepikkustele 0,7 kuni 15 nm ja tajub temperatuurimuutusi kuni 0,003 °C täpsusega. Ka lubab see sensor tõenäoliselt binokulaarset 'nägemist', kuna katsetel lõgismadudega näidati, et need loomad on suutelised tabama täpselt liikuvat saaki ilma silmade abi kasutamata (lõhn ei saa liikumise puhul olulist infot anda).

Fotoopsed silmad on mõeldud päevavalguse jaoks, *skotoopsed* silmad on hämaras nägemiseks ja peavad olema seega suurema tundlikkusega, mis saavutatakse pildi teravuse ja värvide arvelt.

Fotoopsed ja skotoopsed silmad

Fotoopses silmas on üldjuhul palju kolvikesi ja need on sageli koondunud

ühthe-kahte kindlasse piirkonda — foevasse. Alamatel selgroogsetel on see retinaalne paksend kõrge kolvikeste sisaldusega, kus närvirakud on kõrvale nihutatud, nii et valgus pääseks otse retseptoritesse. Mõnedel primaatidel koguneb sinna ka kollast pigmenti ja seda nimetatakse kollatähniks (*macula lutea*). Kollane pigment on kromaatilise abberratsiooni vältimiseks.

Kõige suurem nägemisteravus on päevalindudel — kolvikeste tihedus on u 10^6 $1/\text{mm}^2$ kohta (inimesel on see väärtus $1,45 \times 10^5$ $1/\text{mm}^2$), seda nii servas kui ka silma keskel. Lindude silmas pole veresooni, toitained tulevad silma lehviku kaudu. Lehvik on punt kapillaaridest ja pigmendirakkudest plaatjaid struktuure, mis sisenevad närvi väljumiskohast. Plaatide arv korreleerub nägemistervausega. Peale sellel on lehvikul veel mitmeid funktsioone (silma vedeliku sekretsioon, mittetoitainete sekretsioon, valguse neelamine sisepeegelduse vältimiseks, varju heitmine reetinale liigutuste paremaks tajumiseks, silmarõhu regulatsioon, silma vedeliku sekretsioon).

Hämarikuloomade silmad on kohanenud madalatele valguse intensiivsustele, selle tulemusena on nägemisteravus halb ja värvinägemine puudub. Samuti on skotoopses silmas sageli läikepiige (tapetum lucidum). See paikneb reetina taga ja peegeldab footoneid. Läikepiige koosneb riboflaviini või guaniinikristallidest, valgetest kollageenikiududest vms.

17.2.4 Elektoretseptioon

On hästi teada, et mõnede kalade katsumine võib lõppeda elektrišokiga. Juba vanad kreeklased ja egiptlased kirjutasid kaladest, kes müstilisel viisil inimesi halvavad, neile olid tuntud elekterrai (*Torpedo*) ja elektersäga (*Malapterus*).

Elektrielund on kaladele peamiselt kaitse- ja ründerelvaks. Ameerikas elav elektriangerjas (*Electrophorus*) suudab tekitada 500 — 600 V laengu, mis on isegi inimesele ohtlik või koguni surmav. Ka paljudel amfiibidel ja mõnedel imetajatel (nokkloom) on elektoretseptorid, st nad on tundlikud elektrivälja suhtes.

Kui elekterkalu lähemalt tundma õpiti, selgus, et isegi nõrgad laengud, nii nõrgad, et ei tekita teistele kaladele mingit kahju, on nende tekitajale kasulikud. Nimelt suudavad kalad selle abil keskkonnast informatsiooni saada.

Elektrisignaalid on eriti mugavad juhtide ja isolaatorite eristamiseks. Mageveeloomad, nt kalad, juhivad tunduvalt paremini elektrit, kui neid ümbritsev keskkond, seega on neid elektriväljas suhteliselt kerge avastada. Nõrka elektrivälja saab kasutada orienteerumiseks mudases vees, samuti kommunikatsiooniks sama liigi teiste isenditega. Viimasel ajal on avastatud, et kalad, kes ise elektrit ei tooda (inglise

k. Weak Electric fish), võivad olla tundlikud teiste kalade poolt tekitatud nõrgale elektrivälja suhtes. See on mõnes mõttes ideaalne saagi avastamise vahend, kuna südame töö tekitab elektrivälja, samuti muude lihaste töö, ja loomad ei saa seda maskeerida. Retseptorid on nii tundlikud, et suudavad avastada gradiente suurusjärgus 10^{-8} V/cm. Nt hai *Scyliorhinus* suudab avastada liiva alla peitunud puhkava lesta ca 15 cm kauguselt.

Elektrielund on kõigil loomadel modifitseerunud lihas. See koosneb paljudest silindritest, millest igaüks sisaldab umbes 5000 kuni 10 000 plaati – patareid. Plaadi vastasküljed erinevad teineteisest tunduvalt. Üks pool on innerveeritud hulgaliste närvilõpmete poolt, teine on kaetud hulgaliste ja sügavate vagude või voltidega.

Elektrilaengu tekkimine

Puhkeolekus on plaatide mõlemad pooled sisemuse suhtes +84 mV pinge all, summaarne pinge on seega null. Elektriimpulsi ajal aga omandab sile pool - 67 mV potentsiaali, voldiline pool säilitab +84mV potentsiaali (summaarselt +151 mV). Ühendades jadamisi palju selliselt laetud plaate, saavutataksegi sadadesse voltidesse ulatuv pinge. Voolutugevus on mageveeloomadel suhteliselt väike (nt elektriangerjal 1 A), kuid mereloomadel võib ulatuda küllatki suurte väärtusteni (elekterrail nt kuni 50 A, pinge on 50 V, suhteliselt vähe, kuid tuleb arvestada merevee paremat elektrijuhtivust ja voolutugevust – tühjakslaadimise hetkel tehakse tööd umbes 2500 W ulatuses).

Enamus elektrikalal elavad pimedas ja mudases vees, kus nähtavus on halb, sageli on nad ka öise eluviisiga ja neil on halvasti arenenud silmad. Seega on elektrimeele, mis võimaldab keskkonda uurida nii öösel kui päeval, eelised ilmsed. Selle meele peamiseks puuduseks on piiratud ulatus – see lubab taju ainult mõne meetri ulatuses.

Elektroretseptorid

Näitena vaatleme ühte Aafrika elektrikalal (*Gymnarchus niloticus*). See kala kiirgab elektriimpulsse kaunis sageli, 300 kuni 400 korda sekundis. Tekitatava elektrivälja kuju ja muud omadused sõltuvad vees leiduvate juhtide ja isolaatorite asetusest.

Elektroretseptorid paiknevad nahas ja neid on kahte tüüpi. *Tuberoossed* retseptorid esinevad ainult elektrikaladel. Need vastavad kõrgsageduslikule elektrivoolule (50 kuni 200 Hz) ja iga liigi puhul saadakse maksimaalne vastus sagedusel, mis vastab selle liigi poolt genereeritavale sagedusele.

Teine tüüp, *ampullaarsed* retseptorid (*Lorenzi ampullid*) esinevad ka mitteelektrilistel kaladel. Need vastavad palju madalamatele sagedustele ja muutustele alalisvoolu väljas. Need avanevad kehapinnale kanalitena, mis merekaladel on pikemad ja mageveekaladel lühemad.

Selle mõtte on järgmine. Merevees, mille juhtivus on suurem kui kala oma, koonduvad elektrivälja jõujooned kala suunas. Pikad, sültja ainega täidetud kanalid suurendavad gradienti kehapiinna ja sisemuse vahel ja aitavad nii signaali suurendada. Magevees suunduvad jõujooned kaladest eemale selle suurema juhtivuse tõttu. Pikk kanal saaks ka siin funktsioneerida, kui oleks tegemist suure nahatakistusega ja suure juhtivusega kanalis, kuid seda on raske saavutada. Seega on mageveekaladel kanalid just nii pikad, et ulatuda naha pinnale.

Kui piiratud alal elab palju elektrikalu, siis kuidas välditakse signaalide segiajamist? Katsed näitavad, et kui kunstlikult tekitada selline elektriväli, mis vastab kala poolt tekitatud elektrivälja sagedusele, siis kala muudab oma elektrivälja sagedust ja väldib seega signaalide segiajamist.

Kui juht liigub läbi magnetvälja, siis tekib elektrivool. Selle elektrivoolu tugevus on piisav, et seda elektrotseptoritega tajuda saaks. Kui kala ujub meres, siis tema poolt indutseeritud elektrivool peaks talitlema kompassina. Kui kala laseb ennast passiivselt voolust kanda, siis tekkiv elektriväli annab liikumise suuna. Mõnedel kaladel on sellise meele olemasolu ka eksperimentaalselt kinnitust leidnud, sensoriks on Lorenzi ampullid. See meetod töötab ainult merevees, kus loomade takistus on suurem, kui keskkonna oma, mitte aga magevees või kuival.

Elektromagnetväli

17.2.5 Magnetoretseptsioon

Maa magnetväli on kõikjal ja alati, kuid see on väga nõrk. Kui loomad suudaksid seda tajuda, siis saaksid nad ilmakaari määrata. Paljud loomad on selleks ka suutelised, alates üherakulistest loomadest.

Anaeroobsel bakteril *Spirillus* on tõestatud 'magnetmeele' olemasolu, mida nad kasutavad liiga hapnikurikaste alade vältimiseks. Mingist meelelundist siin muidugi rääkida ei saa, nad sisaldavad lihtsalt väikeseid magnetiidiosakesi, mis passiivselt tõmbavad neid põhja poole (kui asuvad põhjapoolkeral) või lõuna poole (kui asuvad lõunapoolkeral). Seega kasutavad need olendid magnetoretseptsiooni üleval/all suuna määramiseks.

Mesilaste rindmikus leidub magnetiiti (Fe_3O_4), mida nad tõenäoliselt kasutavad magnetvälja tajumiseks. Nimelt on teada, et mesilaste tantsus (sellega näitavad nad teistele teed õite juurde, suuna annab nurk päikesega, mida tantsus esindab nurk tantsu telje ja Maa külgetõmbejõu vahel) esineb süstemaatiline viga, mis kaob, kui Maa magnetväli kompenseerida.

Ka mitmed linnud (tuvi, põõsalind *Erithacus rubecula*) on võimelised Maa

magnetvälja tajuma. Tuvi puhul on küll tõestatud, et nad ei erista põhja-lõuna suunda, st ei taju ilmakaari.

Sensormehhanism on kõrgematel loomadel tundmatu. Esitatud on küll palju igasuguseid oletusi, kuid ükski neist pole tõestust leidnud.

17.2.6 Niiskus

Paljudel maismaaloomadel on nahas retseptorid, mis on võimelised täpselt kindlaks määrama õhu suhtelist niiskust. Mõned putukad suudavad nt eristada 2% vahet õhuniiskuses. Pole teada, miks on vaja nii suurt täpsust õhuniiskuse määramisel, kuid arvatakse, et see aitab eriti soodsa mikrokliimaga kohti avastada. Ka on võimalik, et stigmade töö edukaks juhtimiseks on vaja väga täpselt teada õhuniiskust. Selle teooria teeb eriti usutavaks asjaolu, et hügroretseptorid paiknevad vahetult stigmade ligiduses.

Kuidas toimub signaali muutmine aktsioonipotentsiaalideks, on seni ebaselge. Retseptormembraan võib otseselt reageerida veemolekulide olemasolule, kohalik aurumine võib tekitada lokaalse temperatuurilanguse, tegemist võib olla osmootse rõhu lokaalsete muutustega või hügrokoopsete karvadega, mis niiskuse mõjul oma asendit muudavad.

17.3 Sensorsüsteemide piiratus

Ideaalne sensor peaks olema ülitundlik ja äärmiselt müravaba ning kodeerima analoogsignaali äärmiselt suure täpsusega närviimpulssideks. Tegelikus elus selliseid sensoreid pole. Ideaalne sensor ei saa reaalselt eksisteerida, kuna selleks seavad takistusi mitmed füüsikalised faktorid. Mõnedel juhtudel on sensori töö häiritud signaali ja müra suhtelistest amplituudidest. Seda nähtust tuntakse kui signaali-müra suhet ja see on tuttav kõigile, kes on tegelenud mingi elektroonilise vidina valmistamisega.

Kuid peamine häirete allikas on termodünaamika kolmas seadus, mis ütleb (populaarses vormis), et iga aine, mille temperatuur on üle 0 K sisaldab liikuvaid osakesi. Nende liikuvate osakeste energia on siis

$$E_{term} = k \times T$$

kus k on Boltzmanni konstant ($1,3805 \times 10^{-16}$ erg/K) ja T on absoluutne temperatuur.

See valem seab alumise piiri signaali tugevusele, mida sensor saab vastu võtta kuna Browne liikumine tekitab pideva taustamüra igal temperatuuril, mis ületab absoluutse

nulli. Selleks, et sensor suudaks detekteerida mingit sellest nivoost erinevat signaali, peab see olema suuteline vahet tegema taustamüra ja signaali vahel.

Näitena vaatama fotoretseptorit. Olgu meil mingi loom, kelle kehatemperatuur on 25 C, sellisel juhul on soojusliikumise energia 0,58 kcal/mol (4×10^{-14} erg). Võrrelgem seda taset tüüpilisel juhul silma jõudva valguse energiaga. Kui me oletame, et sinise valguse lainepikkus on umbes 500 nm, siis ühe footoni energia on 57 kcal/mol – see on ligi 1000 korda suurem, kui soojusliikumise energia. Seega pole silmas müradega erilisi probleeme.

Kuulmise puhul on olukord tunduvalt teistsugune. Kui me arvutame keskmise helisignaali energia, siis selgub, et see on 10 suurusjärku (10^{10}) madalam taustamürast (keskmise helisignaali energia on 7×10^{-26} erg kuni 7×10^{-24} erg). See arvutus näitab, et akustiliste signaalide detekteerimine on põhimõtteliselt piiratud soojusliikumisest tuleneva müraga. Palju mitmesuguseid mehhanisme on arenenud, et seda müra vältida, kuid mõõtmised näitavad, et kõrvas asuvad sensorid reprodutseerivad hoolikalt ka kasutuid mürasid.

Peamine koht, kus segavatest taustamüradest vabanetakse, on kesknärvisüsteem. See uskumatult keerukas struktuur suudab teostada sellisel tasemel ekstrapolarisatsioone ja filtreerimist, mis on tehissüsteemides kohati seniajani kättesaamatuks jäänud.