

ТРАНСПОРТ ВЕЩЕСТВ В ОРГАНИЗМЕ (БИОМЕМБРАНОЛОГИЯ)

1.1. СТРУКТУРА, СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ МЕМБРАН

Термин «мембрана» используют в биологии полтора века, обозначая им клеточную границу, которой свойственна полупроницаемость (легкость проникновения сквозь нее одних веществ при невозможности преодоления ее другими). В 1851 г. физиолог Х. Моль описал плазмолиз растительных клеток и предположил, что клеточным стенкам присущи свойства мембран. Ботаник К. Негели (1855) выделил из этих свойств полупроницаемость в качестве главного условия поддержания нормального осмотического давления внутри клеток. В 1877 г. В. Пфедфер опубликовал фундаментальный труд «Исследования осмоса», в котором создал умозрительную модель клеточной мембраны, подметив структурное сходство между клетками и осмометрами, имеющими искусственные полупроницаемые мембраны. Представления о мембране как непренном и важнейшем компоненте клетки не случайно развивались в прошлом веке ботаниками, а не исследователями животного мира. Под микроскопом хорошо была видна стенка растительной клетки, тогда как оболочку животной клетки увидеть не удавалось. Некоторые ученые (например, К. Бернар) предполагали, что она существует, но большинству исследователей клетки животных представлялись в виде «комочков живого вещества», не имеющих оболочки.

Электронная микроскопия развеяла заблуждения. При достаточном увеличении стали видны не только клеточные стенки растений, но и истинные наружные мембраны растительных и животных клеток (рис. 1.1 а; б — см. вкл.). Каждая клетка окружена наружной оболочкой, которую называют плазматической мембраной (плазмолеммой, цитолеммой). Ей придают первостепенное значение в организации жизни: «...только после образования мембраны вокруг всей клетки мы действительно имеем то, что с полным правом может быть названо организмом» (Дж. Бернар, 1968).

Вместе с тем и цитоплазма буквально «нафарширована» мембранами, так как каждый клеточный органоид окружен своей оболочкой. В середине XX в. клетку стали воспринимать как обширную сеть мембранных систем, составляющих важнейший элемент клеточной организации. Соотношение между плазмолеммой и внутриклеточными мембранами неодинаково в разных клетках. Так, в клетках хрусталика глаза нет других мембран, кроме плазматической, тогда как в печеночных клетках (гепатоцитах) ее площадь составляет всего 6,5 % поверхности, образуемой всеми мембранами клетки.

Суммарная масса внутриклеточных мембран достигает $\frac{2}{3}$ общей массы обезвоженной клетки. Эти мембраны образуют огромную поверхность. Так, печень крысы, имеющая массу около 6 г, обладает столь обширной сетью внутриклеточных мембран, что их суммарная площадь достигает тысячи квадратных метров. Немало органов, в клетках которых этот показатель еще более впечатляющий. Замечено, что по мере увеличения отношения суммарной площади мембран к объему клетки повышается интенсивность обменных процессов в ней. Наибольшей мембранной поверхностью обладают клетки с интенсивным метаболизмом.

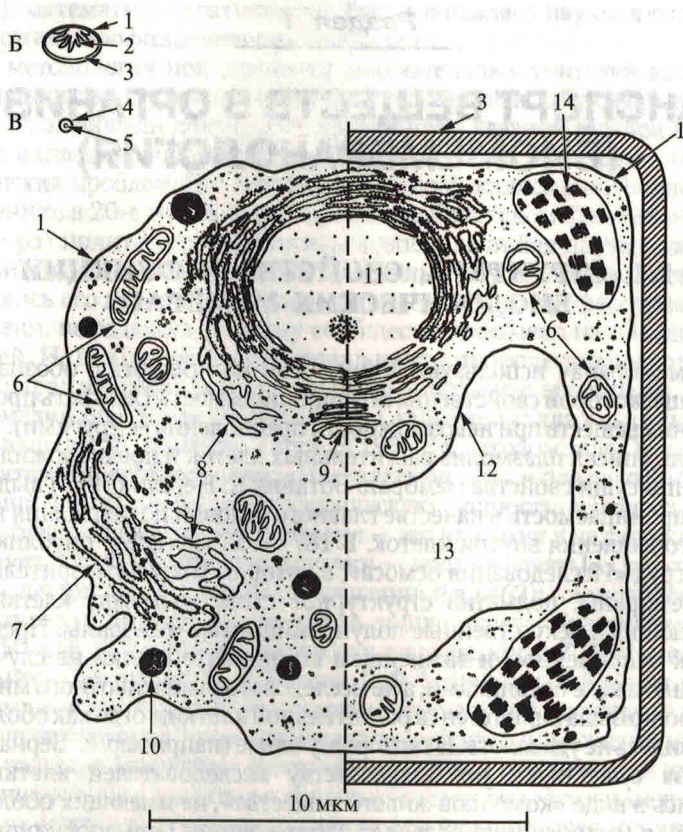


Рис. 1.1 а. Схема строения клетки, реконструированная по данным электронной микроскопии:

слева — клетка животных, справа — клетка растений, в верхнем углу — бактерия (Б) и вирус (В), обладающий липопротеидной оболочкой. 1 — плазматическая мембрана; 2 — мембрана мезосомы; 3 — клеточная стенка; 4 — оболочка вируса; 5 — нуклеотид; 6 — митохондрии; 7 — шероховатая эндоплазматическая сеть; 8 — гладкая эндоплазматическая сеть; 9 — комплекс Гольджи; 10 — лизосома; 11 — ядро; 12 — тонопласт; 13 — вакуоль; 14 — хлоропласт

1.1.1. СТРУКТУРНО-МОЛЕКУЛЯРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ МЕМБРАН

Электронная микроскопия. Электронная микроскопия нативных клеточных мембран не позволяет их увидеть, так как они состоят из тех же химических элементов, что и цитоплазма. Для получения четкой электронограммы клетки ее мембраны контрастируют, осаждавая на них вольфрам, осмий и другие химические элементы, которые хорошо поглощают и рассеивают электроны. На таких препаратах любая биомембрана (БМ) выглядит трехслойной: между парой темных полос расположено светлое пространство (рис. 1.2). Следовательно, компоненты промежуточной (средней) части БМ слабо связывают металлы, входящие в состав «электронных красителей». Суммарная толщина трехслойной структуры варьирует от 7 до 15 нм, причем разная величина присуща различным клеточным мембранам. Во многих из них наблюдается асимметрия трехслойной организации:

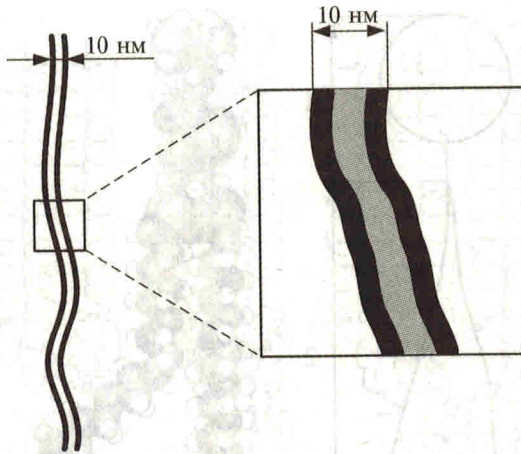


Рис. 1.2. Трехслойное изображение биомембраны на электронограмме

темные полосы различаются по ширине и плотности. Асимметричное строение большинства БМ продемонстрировано особенно наглядно посредством своеобразного приема электронной микроскопии — метода замораживания-скальвания, о котором будет рассказано ниже.

Более детальные сведения о молекулярной структуре клеточных мембран получены методами рентгеноструктурного и рентгеноспектрального анализов, электронного парамагнитного и ядерного магнитного резонанса, люминесцентного анализа, дифференциальной сканирующей микрокалориметрии (ДСК) и др.

Все клеточные мембраны построены в основном из липидов, белков и углеводов, причем последние образуют соединения с белками (*гликопротеиды*) и липидами (*гликолипиды*). Органические вещества образуют соли с различными ионами, которые вместе с тем присутствуют в виде водных растворов внутри мембранных каналов.

Мембранные липиды. Структурной основой БМ служит липидный *бимолекулярный слой*. Его образование обусловлено особенностями взаимодействия с водой мембранных липидов. На их долю приходится от 15 до 50 % сухой массы различных клеточных мембран.

Мембранные липиды относятся к трем основным классам: 1) фосфолипидам, 2) гликолипидам и 3) стероидам. Среди них преобладают **фосфолипиды** (ФЛ), в молекуле которых условно выделяют три части (рис. 1.3): головку, тело (шейку) и хвосты (в большинстве мембранных ФЛ их два). Площадь участка, занимаемого головкой, составляет $0,6 \text{ нм}^2$, а на хвосты приходится $0,2\text{--}0,3 \text{ нм}^2$. Вертикальный размер головки не превышает $1/4$ длины всей молекулы. Головки разных ФЛ образованы азотистыми (этанолламин, холин) или безазотистыми (серин, инозин, треонин) основаниями. Им присуща довольно высокая степень полярности.

Посредством ортофосфорной кислоты головка соединяется с телом, которое представляет собой один из двух многоатомных спиртов: глицерин или сфингозин (ненасыщенный аминспирт). В зависимости от спирта, составляющего тело, все ФЛ подразделяются на глицерофосфатиды (глицерофосфолипиды) и сфингофосфолипиды.

К глицерину или сфингозину присоединяются хвосты — неполярные СН-цепи жирных кислот, содержащие от 14 до 24 атомов углерода. У двуцепочечных фосфолипидов один из хвостов представлен насыщенным, а второй — ненасыщенным

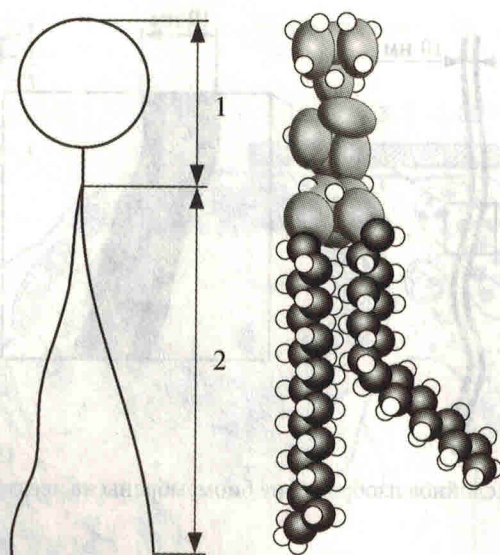


Рис. 1.3. Схема фосфолипида:

1 — полярная (гидрофильная) часть; 2 — неполярная (гидрофобная) часть

кислотой. К первым относятся стеариновая (18 : 0)*, пальмитиновая (16 : 0), миристиновая (14 : 0), а ко вторым — олеиновая (18 : 1)**, линолевая (18 : 2), линоленовая (18 : 3), арахидоновая (20 : 4), докозогексаеновая (22 : 6) кислоты. За счет разной комбинации перечисленных компонентов существуют десятки различных фосфолипидов. Из них в биологических мембранах чаще встречаются фосфатидилэтаноламин, фосфатидилхолин (лецитин), сфингомиелин, фосфатидилинозитол, дифосфатидилглицерин (кардиолипин), фосфатидилсерин.

Для лучшего понимания структурной организации молекулы ФЛ рассмотрим схему строения глицерофосфолипидов. Их тело (шейку) образует трехатомный спирт глицерин, у которого две гидроксильные группы этерифицированы жирными кислотами, причем первая ОН-группа обычно этерифицирована насыщенными, а вторая — ненасыщенной жирными кислотами, третья гидроксильная группа образует сложную эфирную связь с ортофосфорной кислотой (H_3PO_4), соединяющей тело с головкой, — один из атомов кислорода фосфорной кислоты связан с определенным азотистым (или безазотистым) основанием. В молекуле лецитина (рис. 1.4) головкой служит холин, соединяющийся ортофосфатом с глицерином, который через гидроксил в первом положении связан с насыщенной жирной кислотой (стеариновой), а через гидроксил во втором положении — с ненасыщенной (олеиновой).

Важнейшее физико-химическое свойство фосфолипидов — амфифильность (амфопатичность) за счет гидрофильности головки и гидрофобности жирнокислотных хвостов. Благодаря этому, в воде, при соблюдении определенных условий, молекулы фосфолипидов самопроизвольно выстраиваются так, что их гидрофобные углеводородные цепи оказываются укрытыми от воды, а полярные головки вступают во взаимодействие с ней. В результате при агрегации молекул создается конструкция, поперечник которой включает две молекулы фосфолипидов, повер-

* 18 — число атомов С в жирнокислотной цепи, 0 — число двойных связей между атомами С.

** 18 — число атомов С в жирнокислотной цепи; 1, 2, 3, 4, 6 — число двойных связей между атомами С.

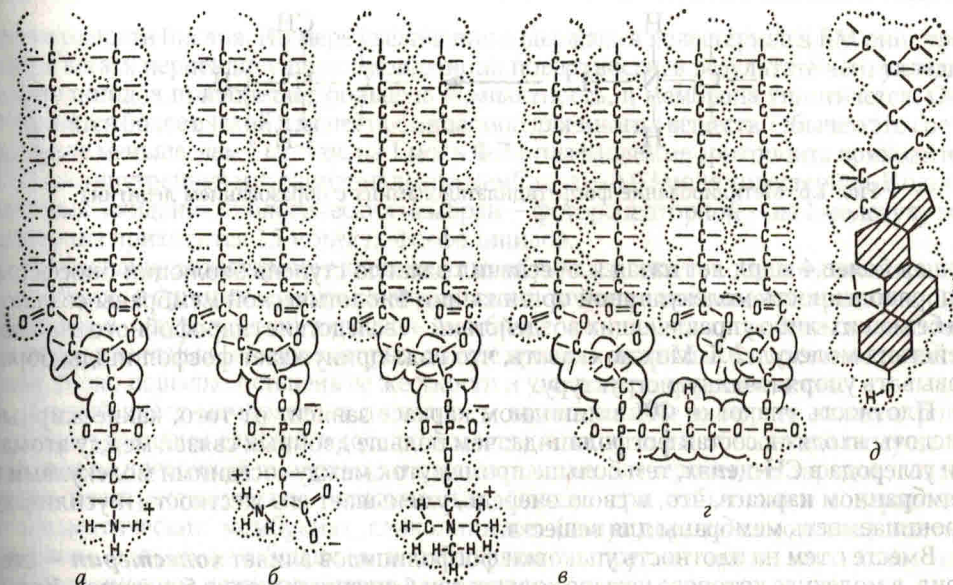


Рис. 1.4. Структурные формулы мембранных липидов:

а – фосфатидилэтаноламин; б – фосфатидилсерин; в – фосфатидилхолин (лецитин); г – кардиолипин;
 д – холестерин

нутых друг к другу жирнокислотными хвостами и обращенных к обеим наружным поверхностям гидрофильными головками (рис. 1.5). Так образуется довольно устойчивая динамическая структура – сплошной бимолекулярный фосфолипидный слой (бислой), который и служит своеобразным каркасом биологической мембраны. Для создания 1 м^2 такой поверхности хватает 1 мг липида. На каждом 1 мкм^2 клеточной мембраны сосредоточено примерно $4 \cdot 10^6$ липидных молекул (по 2 млн в каждом из монослоев бислойной структуры).

Способность формировать в водной среде бимолекулярный слой присуща разным ФЛ в неодинаковой степени. Она наиболее выражена у фосфатидилхолина (лецитина), который в обширном диапазоне температур и ионных концентраций существует в водной среде непременно в виде бислоя. К тому же в его присутствии и у других фосфолипидов эта способность усиливается.

Лецитин образуется из фосфатидилэтанолamina посредством метилирования азота в азотистом основании, образующем головку (рис. 1.6). Этот процесс прои-

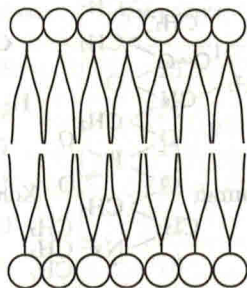


Рис. 1.5. Бимолекулярный фосфолипидный слой

ИНФОРМАЦИЯ И РЕГУЛИРОВАНИЕ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

Живой организм — открытая система. Это означает, что он обменивается с окружающей средой веществом, энергией и информацией. Сравнительно недавно приступить к систематическому изучению последствий воздействия человека на внешнюю среду. Они столь значительны, что человечество озабочено проблемой охраны окружающей среды от результатов своей преобразовательной деятельности. Биофизик же, изучая обмен информацией между организмом и окружающей средой, проникает во все механизмы воздействия ее на биологические системы, для чего исследует особенности физических и физико-химических процессов, происходящих в организме человека и животных под влиянием информации, поступающей из окружающей среды.

Среда по отношению к организму выступает как комплекс раздражителей. Раздражителем называют всякий фактор окружающей среды, под действием которого происходят изменения свойств или состояния ткани, органа, целого организма. Такими факторами являются любые отклонения физических, химических и физико-химических параметров среды от тех значений, которые привычны для биологической системы.

Разнообразные раздражители принято классифицировать по модальности, по той форме энергии, которая свойственна каждому из них. Встречаются механические, механические, тепловые, осмотические, электрические, световые и другие раздражители. В основу другой классификации раздражителей положен принцип адекватности (соответствия). Все раздражители подразделяются на адекватные и неадекватные по отношению к данной ткани. Адекватным считается раздражитель, к воздействию которого она приспособилась в ходе эволюции. Адекватность раздражителя для исследуемой ткани проявляется в том, что его пороговая мощность значительно ниже, чем у неадекватных раздражителей. Так, ощущение возникает у человека, когда минимальный поток световой энергии составляет всего 10^{-17} — 10^{-18} Вт. Ощущение вспышки можно вызвать и механическим воздействием на глаз (явление механического фосфена), но для его возникновения необходимы механические стимулы мощностью более 10^{-4} Вт. Следовательно, разница между механическим (неадекватным) и световым (адекватным) пороговыми раздражителями для органа зрения человека достигает 13—14 порядков. Для ханорецепторов, напротив, механический стимул является адекватным, а световой — неадекватным, на который они вообще не реагируют.

5.1. МЕХАНИЗМЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ИНФОРМАЦИИ В РЕЦЕПТОРАХ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

5.1.1. РЕЦЕПТОРЫ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ, КЛАССИФИКАЦИЯ РЕЦЕПТОРОВ

Значительная разница в чувствительности к адекватным и неадекватным раздражителям свойственна рецепторам всех органов чувств. Им принадлежит важная роль в получении информации о внешней среде. Именно рецепторы сенсорных систем предназначены в организме для восприятия тех изменений окружающей среды, в реакциях на которые он нуждается.

В соответствии с модальностью адекватного раздражителя разнообразные рецепторные аппараты подразделяются на фоторецепторы, механорецепторы, хеморецепторы (химиорецепторы), терморецепторы, осморецепторы и т. п.

Фоторецепторы обеспечивают восприятие света. У высших животных они сосредоточены в сетчатой оболочке (сетчатке) глаза. *Хеморецепторы* воспринимают изменения химических свойств среды. Они разнообразнее фоторецепторов. К ним относятся обонятельные и вкусовые рецепторы, а также рецепторные аппараты внутренних органов (интероцепторы). Еще более разнообразны *механорецепторы*. На механические стимулы реагируют слуховые рецепторы, рецепторы органа восприятия гравитации — отолитового аппарата, рецепторы угловых ускорений — рецепторные аппараты полукружных каналов, рецепторы осязания, рецепторы мышц, сухожилий, суставов, костей, прессорецепторы (барорецепторы) сердечно-сосудистой системы и другие механорецепторы внутренней среды организма. *Терморецепторы* воспринимают изменения температуры среды, окружающей их. Они расположены в коже, внутренних органах и промежуточном мозге. *Осморецепторы* реагируют на изменения осмотического давления, будучи сосредоточены в головном мозге, внутренних органах и тканях организма.

Приведенный неполный перечень основных типов рецепторных аппаратов, существующих в большом количестве во всех органах и тканях, позволяет сформулировать локальный принцип классификации рецепторов, согласно которому их подразделяют на *экстероцепторы*, обращенные во внешнюю среду, и *интероцепторы*, информирующие о процессах во внутренней среде организма. Они различаются не только топографически, но и по биофизическим свойствам. У экстероцепторов в большей степени выражена специализация — высокая чувствительность к адекватным раздражителям. Обладая чрезвычайно высокой чувствительностью к адекватному стимулу, экстероцептор может реагировать и на интенсивные неадекватные раздражители. Однако из-за большой разницы в порогах адекватных и неадекватных стимулов большинство экстероцепторов принято считать мономодальными рецепторными аппаратами, т. е. приспособленными к восприятию агентов одной модальности. Чувствительность к неадекватным стимулам в этом случае пренебрегают как бесконечно малой величиной.

Мономодальность свойственна и некоторым интероцепторам, например химиорецепторам каротидной зоны, сосредоточенным в развилке общей сонной артерии, предназначенным для химического анализа текущей к мозгу крови. Однако большинство интероцепторов являются полимодальными. Например, один и тот

в последнее время чаще применяется термин «сенсорные системы». Сенсорную систему составляют рецепторы, реагирующие на сигналы внешней и внутренней сред организма, чувствительные нервные волокна, проводящие сигналы от рецепторов в центральную нервную систему и структуры ЦНС, которые анализируют эти сигналы. Поэтому органы чувств и сенсорные системы называют также анализаторами (термин И. П. Павлова).

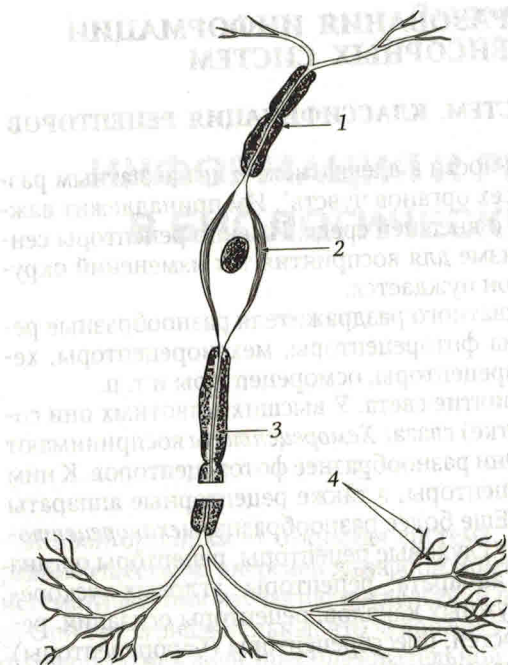


Рис. 5.1. Схема образования свободных нервных окончаний биполярного нейрона: 1 — центральный отросток нейрона; 2 — тело нейрона; 3 — периферический отросток нейрона; 4 — свободные нервные окончания

же интероцептивный аппарат реагировать на химические и механические раздражители примерно одинаковой интенсивности.

Избирательная чувствительность рецепторов к адекватным раздражителям, а также степень выраженности этого свойства у тех или иных рецепторных аппаратов обусловлены прежде всего их структурными особенностями. Формирование рецепторных структур происходит в ходе преобразования периферического отростка (дендрита) биполярного (или псевдобиполярного) нейрона и окружающей его тканей. Отросток делится на многочисленные концевые веточки

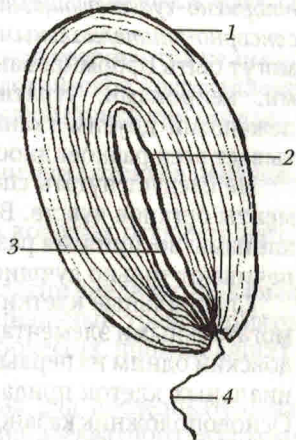
(свободные терминали), открытые воздействию раздражителей (рис. 5.1). Такая организация характерна не только для начального этапа развития рецепторных аппаратов, но и для многих уже сформировавшихся рецепторов. Они называются *свободными нервными окончаниями* (СНО), поскольку нервные терминали непосредственно контактируют со стимулами.

Свободные нервные окончания отличаются от дендрита, которому они принадлежат. Истончение волокна, отсутствие миелиновой оболочки и особенности строения в структуре и свойствах «футляра» из шванновских клеток, окружающего отросток нейрона, приводят к появлению более высокой чувствительности СНО по сравнению с нервным волокном. Однако специализация СНО невелика и свойственна полимодальность.

Более высокая и избирательная чувствительность к адекватным стимулам присуща *инкапсулированным нервным тельцам* (ИНТ). Так, сравнительно низкие пороги ответов на механическую стимуляцию обладают инкапсулированными нервными тельцами Фатера–Пачини (рис. 5.2). Они реагируют на деформации амплитудой $0,5 \cdot 10^{-6}$ м, что значительно выше порога возбуждения слуховых рецепторов (10^{-9} м), но примерно на три порядка слабее порогового механического стимула для свободных нервных окончаний. Тельце Фатера–Пачини — тело с поверхностью эллипсоида вращения. В периферической зоне около 30 замкнутых упругих оболочек, образованных плоскими клетками. Средняя толщина одной оболочки — 0,2 мкм. Пять наружных оболочек плотно прилегают друг к другу и формируют поверхностный каркас — наружную капсулу. Площадь ее поверхности гораздо больше площади внутренней колбы, также образованной аналогичной оболочкой. В полости, ограниченной внутренней колбой, присутствует свободное окончание, способное реагировать на механический стимул. Между оболочками находится аморфный материал (основное вещество) и коллагеновые волокна. Перемещения тканей вокруг наружной капсулы, происходящие под действием механической силы, передаются на внутреннюю колбу, деформации которой гор-

5.2. Схема строения инкапсулированного нервного тельца:

1 — наружная капсула; 2 — внутренняя колба; 3 — нервное окончание во внутренней колбе; 4 — афферентное волокно



значительнее, чем деформации поверхностного каркаса, поскольку площади их поверхностей сильно разнятся (проигрыш в поверхности дает выигрыш в силе). Можно полагать, что при переходе от СНО к ИНТ молекулярные механизмы рецепции механического стимула на нервном окончании не претерпевают существенных изменений, а повышение чувствительности на 3 порядка обеспечивается появлением вспомогательного аппарата, в котором реализован принцип рычага. Механо-рецепторное ИНТ — своеобразный механический усилитель.

Дальнейшее развитие специализации (мономодальности) связано не с усовершенствованием чувствительных нервных окончаний или капсул на них, а с возникновением рецепторов, обоняющих специальными клетками. Обнаружены два пути образования специальных рецепторных клеток. Прежде всего ими могут стать тела нейронов, находящихся на периферии. Так, рецепторные элементы органа зрения (палочки и колбочки) являются нейронами, во внутриклеточных мембранах которых сосредоточены пигменты, способные поглощать свет и обратимо расщепляться под его действием. Центральный отросток каждой из фоторецепторных клеток образует связи с другими нервными клетками (биполярными нейронами сетчатки), что обеспечивает передачу информации от органа зрения в центральную нервную систему. Обонятельные клетки также являются преобразованными нейронами. Их периферический отросток преобразовался в микровиллы или жгутики, мембраны которых содержат гликопротеидные комплексы, рецептирующие пахучие вещества (одоранты). Центральный отросток способен генерировать потенциалы действия и проводить их в мозг (в обонятельные луковицы).

Другим путем развития избирательной чувствительности рецепторных аппаратов явилось возникновение специализированных молекулярных механизмов восприятия адекватных стимулов не в нервных клетках, а в клеточных структурах окружающих нервных окончаний. Например, специальные клетки вкусовых рецепторов образованы эпителием. В ходе эволюции они приобрели высокую избирательность взаимодействия с адекватными химическими агентами. Передачи сигнала в центральную нервную систему вкусовые клетки образуют синапсы с чувствительными нервными окончаниями, причем синаптическая передача осуществляется с рецепторной клетки на нервную терминаль, образованную дендритом псевдоуниполярной клетки. В мембранах этого нейрона формируются нервные импульсы — потенциалы действия, заключающие в себе информацию о свойствах раздражителя. Они поступают в центральную нервную систему.

Таким образом, существует два типа специальных рецепторных клеток. Клетки первого типа образованы нейронами, связанными с последующими элементами нервной системы своими центральными отростками. Специальная клетка второго типа не имеет центрального отростка и для передачи информации в центральную нервную систему вступает в синаптический контакт с нервными волокнами. Синапсы со специальными клетками первого типа называются *первично-чувствительными* (или *нейросенсорными*). Рецепторные аппараты, специальные клетки которых связаны с афферентными нервными волокнами синапсами, называются

вторично-чувствующими. В гистологии рецепторы этого типа принято ~~называть~~ *сенсорно-эпителиальными*. Однако следует заметить, что их специальные клетки могут быть сформированы не только эпителием, но также глиальными элементами, нейронами, утратившими центральные отростки, и клетками, принадлежащими другим тканям. Поэтому термин, принятый в гистологии, не охватывает всех разновидностей вторично-чувствующих рецепторов.

Не следует путать специальные рецепторные клетки и вспомогательные элементы органов чувств. В специальных клетках сосредоточены молекулярные механизмы восприятия раздражителей, тогда как вспомогательные структуры обеспечивают только лучшие условия для восприятия стимулов рецепторами.

Специальные клетки в рецепторных аппаратах считались долгое время вспомогательными элементами (опорой, остовом для нервных окончаний). М. И. Певцовский одним из первых высказал в 1887 г. предположение, что присутствие специальных клеток придает рецепторным аппаратам качественно новые свойства. Основоположник казанской нейрогистологической школы К. А. Арнштейн связывал с ними избирательную чувствительность органов чувств к «специфическим агентам». Эта идея позднее была доказана при исследовании всех сенсорных систем.

Примерами вспомогательных элементов в органах чувств являются светопреломляющая система глаза, звукопроводящая система уха, капсулы инкапсулированных нервных окончаний, опорные клетки различных рецепторных аппаратов.

Таким образом, согласно современной структурно-функциональной классификации, все рецепторы подразделяются на три группы: свободные нервные окончания, инкапсулированные нервные тельца и рецепторные аппараты со специальными клетками (Б. И. Лаврентьев, 1943). Третья группа, в свою очередь, включает первично- и вторично-чувствующие рецепторы (Я. А. Винников, 1944). У млекопитающих первично-чувствующие рецепторы имеются в органах обоняния и осязания. Вторично-чувствующие рецепторы присущи органам слуха (волосковые клетки кортиева органа), вкуса (вкусные клетки), гравитации (волосковые клетки отолитового аппарата), рецепторным аппаратам полукружных каналов и т. д. Фоторецепторы, строго говоря, нельзя отнести ни к одному из этих типов рецепторов со специальными клетками (см. с. 493).

Структурно-функциональная классификация рецепторов важна для биофизики, поскольку биофизические механизмы рецепции раздражителей рецепторными аппаратами, относящимися к разным морфологическим типам, принципиально различны.

5.1.2. БИОФИЗИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ИНФОРМАЦИИ В РЕЦЕПТОРАХ

Независимо от структуры и особенностей функционирования, все рецепторы в принципе совершают одно и то же — преобразуют раздражители разных модальностей в нервные импульсы. Разноязыкие сигналы среды «переводятся» на универсальный язык, свойственный информационным процессам в нервной системе. На этом языке в сознании человека формируются субъективные образы объективно существующей действительности. Реальный мир и его отображение в сознании человека не тождественны, но всякое ощущение возникает вследствие воздействия тех или иных раздражителей на рецепторы органов чувств, которым при-