

某些感受器的动态分析与模拟

顾凡及 陈传涓 王湘生

(中国科学院生物物理研究所)

近年来,各种生物控制系统及其元件动力学特性的研究有了很大的进展^[1]。本文试图探讨某些感受器的动力学特性。

根据前人对各种感受器电生理研究的资料^[2-8],我们认为某些感受器对刺激的应答表现出下列特性:

- (1) 有一定的潜伏期;
- (2) 潜伏期之后的动态特性可以用传递函数

$$K(s) = \frac{K_1 + K_2 s}{1 + T_0 s} \quad (1)$$

来表征。特别当 $K_1 \approx 0$ 时,可以把它写成下列等价形式:

$$K(s) = K \left(1 + \frac{TS}{1 + T_0 s} \right) \quad (2)$$

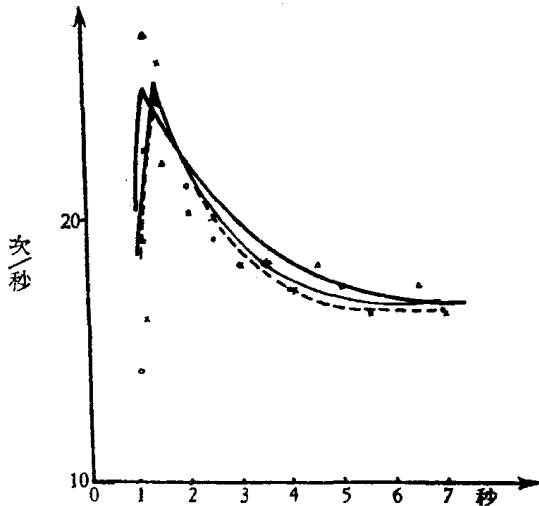


图1 从同一个初始位置出发,以 $10^\circ/\text{秒}$ 的速度弯曲至 14° 的三次相同刺激,同一根传入神经的反应(猫膝关节囊本体感受器)。△×○ 分别代表三次实验点,粗线、细线和虚线分别代表相应的理论曲线

其中 $K = K_1$, $T = \frac{K_2 - K_1 T_0}{K_1}$ 。由此可列出对应的微分方程。在输入为阶跃式

$$x(t) = \begin{cases} at & t \leq \tau \\ h & t > \tau \end{cases} \quad (3)$$

的情况下,方程的解为

$$y = KaT(1 - e^{-\frac{1}{T_0}t}) + Kat \quad \text{当 } t \leq \tau \text{ 时} \quad (4a)$$

$$y = KaT(e^{\frac{\tau}{T_0}} - 1)e^{-\frac{1}{T_0}t} + Kh \quad \text{当 } t > \tau \text{ 时} \quad (4b)$$

(一)以模型的解(4a)和(4b)去逼近各种感受器实验结果的曲线,可发现模型(2)对下列感受器合适:猫膝关节囊本体感受器^[8](图1—4),猫舌尖上单根冷觉纤维^[7](图5),蛙和蟾蜍的触觉感受

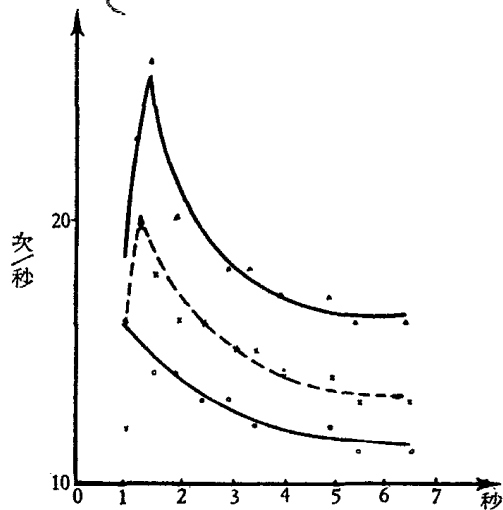


图2 以 $10^\circ/\text{秒}$ 的速度弯曲至不同角度: 10° (以○表示实验结果), 12° (以×表示), 14° (以△表示); 同一根传入神经的反应(猫膝关节囊本体感受器)及其理论曲线

器^[6](图 6), 蟾蜍 III 伸趾短深肌肌梭^[9](图 7)。

(二)又试图从模型出发推演当刺激速率和强度变化时对理论曲线的影响, 进而与实验结果相比较以检验模型, 则可得到下列的关系:

(1) 最大冲动频率与刺激速率的关系

最大冲动频率

$$y_{\max} = y(\tau) = -\frac{KhT}{\tau} e^{-\frac{1}{T_0}\tau} + Kh + \frac{KhT}{\tau}$$

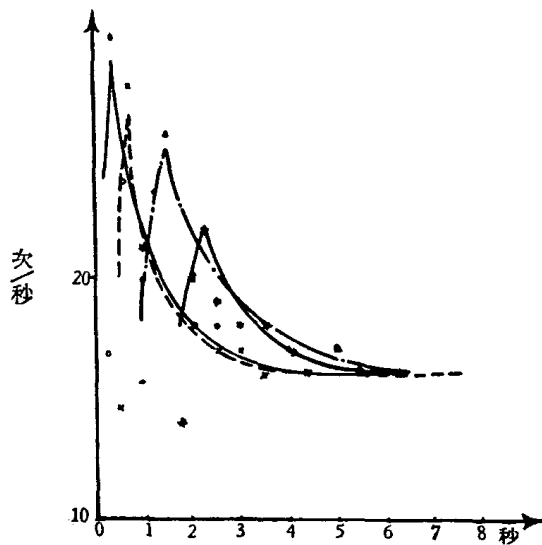


图 3 以四种不同速度: 35°/秒 (以“○”表示实验结果), 17°/秒 (以“×”表示), 10°/秒 (以“△”表示), 6°/秒 (以“*”表示) 弯曲至同一个角度 14° 时, 对同一根纤维的记录及其理论曲线

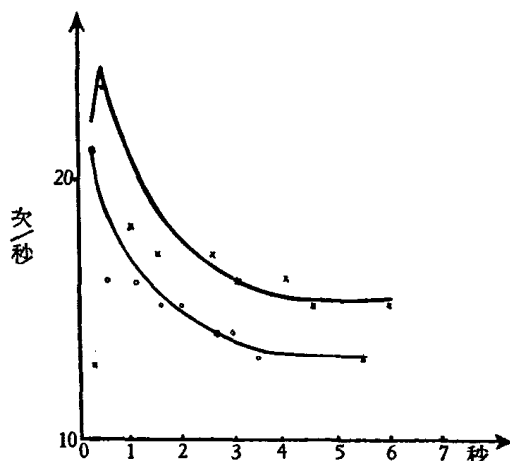


图 4 以 12°/秒的速度, 从同一位置外伸至 7° (以“×”表示实验结果), 5° (以“○”表示); 同一根纤维的反应及其理论曲线

设维持刺激强度的稳定值 h 不变, 亦即 h 为常量,

经证明 $\frac{dy_{\max}}{da} > 0$; 即当维持刺激的最大强度不变,

而加大刺激的上升速率时, 最大冲动频率也增大。

这个结论与 Boyd 和 Roberts 关于猫膝关节囊牵张感受器的实验资料^[8]是一致的(图 3)。

(2) 过渡过程时间与刺激变化率的关系:

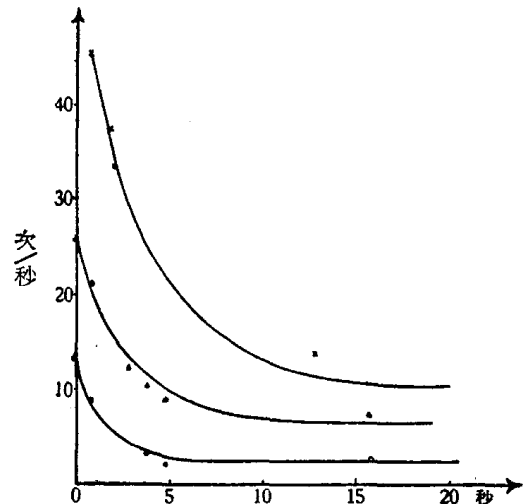


图 5 猫舌尖上的单根冷觉纤维对不同温度变化的反应: 从 32°C 到 30°C (以“×”表示), 从 40°C 到 38°C (以“△”表示), 从 42°C 到 40°C (以“○”表示)

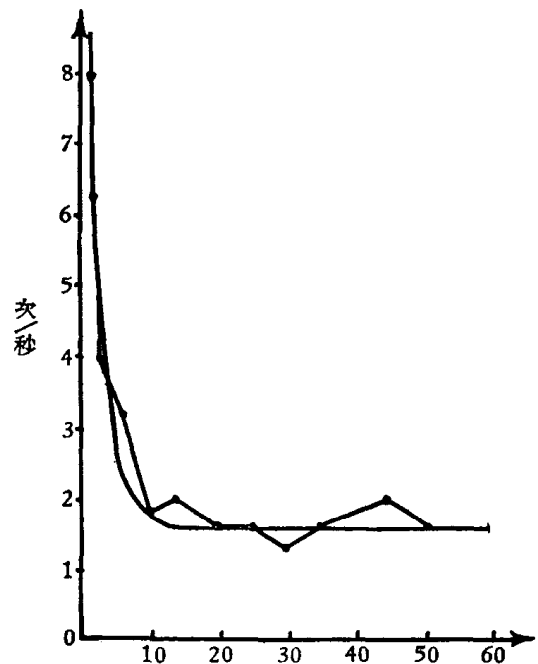


图 6 青蛙皮肤上的触觉感受器对牵引到原最短长度的 12% 的反应

设 Δ 为事先规定的任一正数, 定义过渡过程时间 T^* 满足关系

$$KaT(e^{\frac{T}{T_0}} - 1)e^{-\frac{T^*}{T_0}} = \Delta$$

经证明 $\frac{dT^*}{da} < 0$; 即当维持刺激最大强度不变, 而增大刺激上升速率时, 过渡过程时间减少。这个结论也与 Boyd 和 Roberts 实验资料^[8]一致(图 3)。

(3) 刺激强度稳定值与冲动频率稳定值之间的关系:

由(4b)可知冲动频率的稳定值

$$y_{st} = \lim_{t \rightarrow \infty} y = Kh$$

故有 $\frac{y_{st}}{x_{st}} = \frac{Kh}{h} = K = \text{常量}$

即冲动频率稳定值与刺激强度稳定值之间成线性关系。这个结论至少对于蛙 III 伸趾短深肌肌梭^[5], 猫膝关节囊本体感受器^[8]等是相当符合的(图 2)。

(三) 为了进一步检验此模型是否合理, 取蟾蜍 III 伸趾短深肌作为材料^[9], 分别采取两种不同形式(阶跃的和锯齿形)的力加在同一标本上。结果表明在两种形式的输入下, 模型(2)相应的微分方程的解所得到的理论曲线与实验曲线相当吻合(图 7)。而且模型的参数在两种输入之下也基本不变(表 1)。

(四) 根据模型(2)和实验曲线(图 7 上)在电子模拟计算机上再现了与实验曲线近似的波形图。我们使模拟机输出电压来控制变频器和分频器所组成的变换装置。这样, 在阶跃式电压输入下, 可在示波器上显示出与肌梭受力后传入神经冲动频率变化趋势一致的脉冲频率变化。此时模拟机的运算部件交连与肌梭的传递函数中三个环节(微分、比例和惯性)的关系是一致的。而模拟机-变换装置的电过程与肌梭受力后产生感受器电位和动作电位的生物过程^[10]是很相象的。由此看来, 这些装置与肌梭是同态的。

综上所述, 这个模型在一定程度上确能反映某些感受器的动态特性。

从控制论的观点来看, 感受器形如(1)或(2)的传递函数是有其调节意义的。感受器作为一种将外

界信号转换为神经冲动的变换元件具有比例性质是可以理解的。但由于反射弧的其它各个环节都可能具有惯性或迟滞存在, 例如肌肉的惯性, 中枢延搁、神经肌肉接头的延搁以及神经传导等等, 这就有可能使反应大大落后于刺激, 这不仅导致反应落后, 而且在某些场合下还可能引起振荡。但是在感受器中除了比例元件而外, 同时引入一个微分环节就能大大改善系统的调节品质。这是由于微分元件作为一种位相超前环节, 它能感受刺激的变化率。但是绝对的比例元件和微分元件都是不存在的, 它们都会或多或少的有些惯性。惯性环节的存在可以提高感受元件的抗干扰性, 这与生物系统的高度可靠性, 可能也有一定的关系。可以预期, 进一步深入研究感受器的特性必定会对改善工程技术中的感受装置提供某些设计思想。

我们认为模型(1)中, T_0 正反映了冲动频率当刺激稳定以后下降的时间常数, 亦即反映了适应的速度问题, T_0 越大, 适应速度越小, 故可定义 $v = \frac{1}{T_0}$ 为感受器的适应速度。将刺激稳定后冲动频率能否回复到原来水平作为适应快慢的指标, 我们认为是不合适的。这实际上是适应程度问题。当刺激稳定后冲动频率能回复到原来的水平, 即 $K_1 = 0$, 我们称为完全适应; $K_1 \approx 0$ 则为非完全适应。故可以用 K_1 来表征适应程度。看来适应速度和适应程度确是两个独立概念, 完全适应的感受器, 其适应速度不见得很快, 例如触觉感受器^[6]; 不完全适应的感受器, 其适应速度也不见得就慢, 例如蟾蜍 III 伸趾短深肌的肌梭^[9]。进一步深入讨论这些问题可能对适应类型以及适应机制的研究有好处。

本模型的局限性在于:

第一, 只是对某些感受器在一定范围内才适用。有资料表明, 前臂皮肤的压力感受末梢^[11]、眼睛的单个感受器(当未消除周围感受器的影响时)^[12]等的过渡函数不能用一阶方程的解来逼近。这究竟是由于这些感受器本身的性质使然, 还是由于其他感受器的相互作用的结果, 尚待进一步研究。

表1 蟾蜍肌梭在阶跃和锯齿波形力的作用下的参数

参 数	$x_1(t) = \begin{cases} at & t \leq t_0 \\ at_0 & t > t_0 \end{cases}$		$x_2(t) = \begin{cases} at & t \leq t_0 \\ 0 & t > t_0 \end{cases}$	平均
	I	II		
T_0	0.125 秒	0.105 秒	0.110 秒	0.113
T	0.432 秒	0.380 秒	0.418 秒	0.408
K	10.6 次/克·秒	10.6 次/克·秒	8.27 次/克·秒	9.82
y	$\begin{cases} -287e^{-\frac{t}{T_0}} + 288t + 107 \\ 505e^{-\frac{t}{T_0}} + 62 \end{cases}$	$\begin{cases} -262e^{-\frac{t}{T_0}} + 248t + 945 \\ 750e^{-\frac{t}{T_0}} + 62 \end{cases}$	$\begin{cases} -306e^{-\frac{t}{T_0}} + 242t + 111 \\ 800e^{-\frac{t}{T_0}} \end{cases}$	

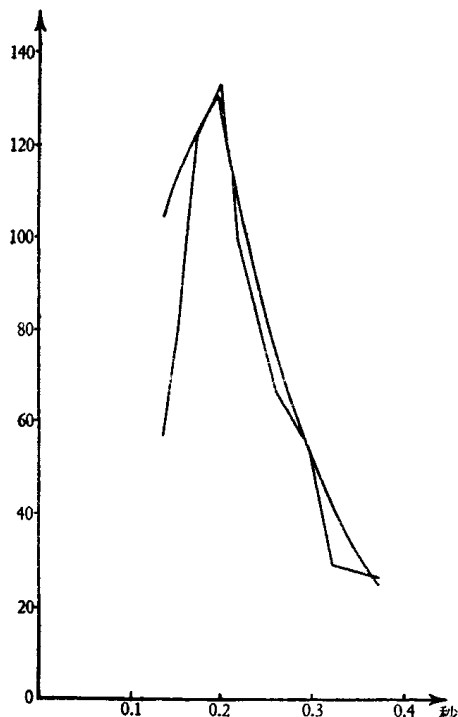
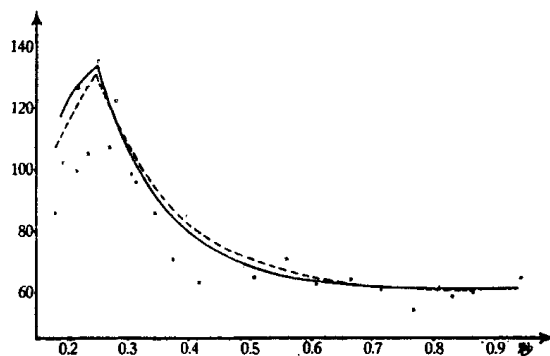


图7 上图：蟾蜍Ⅲ伸趾短深肌的单根传入纤维，对23.4克/秒的力牵引肌肉0.25秒后达到稳定值时的反应（以“○”和“×”表示两次实验点子）；下图：对29.3克/秒的力牵引肌肉0.2秒后撤去时的反应。

第二，潜伏期只是作为一种实验事实引入模型，而模型(1)或(2)考虑的是感受器在潜伏期以后的动态特性。对于感受器在刺激强度很大时的饱和特性，模型(1)或(2)亦未考虑。故实际上模型考虑的只是刺激落在使感受器的静态特性近似线性的区域里的条件下感受器的特性。

第三，即使在模型的适用范围里也还有一些现象需要做进一步的研究。

由图1和图7可见，同一纤维在同一刺激的多次重复试验下，其反应曲线有着相当大的变差，特别是初始发放冲动频率变差更大。这似乎说明单个感受器并不十分可靠，大量感受器的并联似乎允许中枢对它们传来的信息进行统计加工，从而保证可靠性。

有些感受器(图7上)即使在适应后，其冲动频率也还是在稳定水平上下作不衰减的振荡。这些问题都值得进一步研究。

志谢：本文承贝时璋先生的关怀鼓励，崔宏、刘家松先生的指教，郑竺英、王玉芳同志审阅原稿并提出意见，王秀春、蒋锦昌、李子孝等同志给予帮助，作者在此一并致以深切的谢意。

- [1] July E. I. & Pavlidis T., *IEEE Trans. on Automatic Control*, 8, 3 (1963).
- [2] Adrian E. D., *J. Physiol.*, 61, 49 (1926).
- [3] Adrian E. D. & Zotterman Y., *J. Physiol.*, 61, 151 (1926).
- [4] Adrian E. D., *J. Physiol.*, 79, 332 (1933).

[5]

Matthews B. H. C., *J. Physiol.*, **71**, 64 (1931).

[6]

Werner R. Loewenstein, *J. Physiol.*, **133**, 588 (1956).

[7]

Hensel H. & Zotterman Y., *Acta Physiol. Scandinav.*, **23**, 291 (1951).

[8]

Boyd I. A. & Roberts T. D. M., *J. Physiol.*, **122**, 38 (1953).

[9]

王玉芳、王湘生、陈传涓、顾凡及、余明琨, 中国科学技术大学学报, **1**[1], 204 (1965)。

[10]

Katz B., *J. Physiol.*, **111**, 261 (1950).

[11]

Mountcastle V. B., Davis P. W. & Berman A. L., *J. Neurophysiol.*, **20**, 374 (1957).

[12]

Hartline H. K. & Grahm C. H., *J. Cell. & Comp. Physiol.*, **1**, 2 (1932).

SnCl₂-KCl 熔体的蒸汽压

彭瑞伍 陈自姚*

(中国科学院冶金研究所)

对于 SnCl₂ 的蒸汽压曾有许多研究工作者进行了测定^[1-4], 但是数据颇不一致。SnCl₂-KCl 熔体的蒸汽压, 除了有个别数据^[5]外, 其余尚未见发表。本文报导用载流法测定 360—425℃ 时熔融 SnCl₂ 和 SnCl₂-KCl 的蒸汽压的数据和计算有关的热力学函数。

实验时用仔细去氧后的氮为载流气体。流速在 160 毫升/分左右。温度用校正后的水银温度计测量, 误差约为 ±2°。实验后, 根据失重按下式计算蒸汽压:

$$P = \frac{n_i}{n_i + n_f} \cdot P_0 \tag{1}$$

式中 n_i 表示操作压力为 P_0 时 n_f 克分子惰性气体带

表 1 SnCl₂ 的实验数据和计算结果

温度°K	633	655	673	685	687	698
蒸汽压 × 10 ⁻⁸ (大气压)	4.85	7.24	12.6	15.78	18.3	19.21
- R ln P	10.6	9.8	8.67	8.24	7.95	7.85
- ($\frac{F^0 - H_{298}^0}{T}$) _液 ^[7]	76.2	76.3	76.4	76.7	76.8	76.9
- ($\frac{F^0 - H_{298}^0}{T}$) _气 ^[7]	34.0	34.5	35.0	35.1	35.3	35.4
ΔH ₂₉₈ ⁰ 卡/克分子	33,500	33,750	33,600	34,200	33,900	34,400

走的组份 i 的克分子数。
熔融 SnCl₂ 的蒸汽压和有关数据见表 1。Brewer^[3] 估计 SnCl₂ 蒸汽中有一部分为二聚物(Sn₂Cl₄),

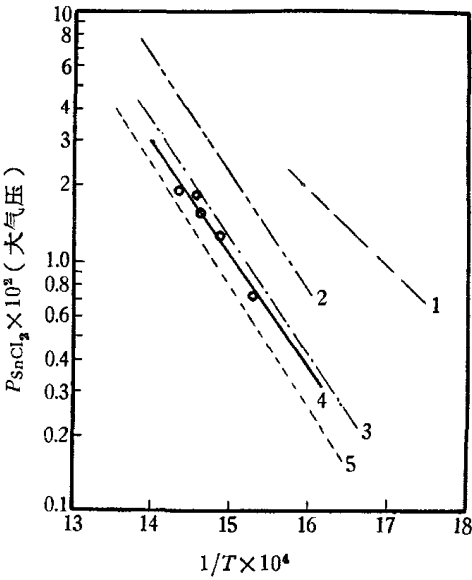


图 1 SnCl₂ 蒸汽压与温度的关系

1—Буянов^[4], 2—Maier^[1], 3—Fischer^[2],
4—作者, 5—Brewer^[3]

* 本工作尚有錢宝英同志参加。