

БИОНИЧЕСКИЕ ИЗМЕРИТЕЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ И УСТРОЙСТВА

УДК 62—506.2

С. М. МАНДЕЛЬШТАМ, А. С. МИРКИН, В. А. ШУЛЬГИН

(Ленинград)

ИНФОРМАЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОДИНОЧНЫХ МЕХАНОРЕЦЕПТОРОВ — ТЕЛЕЦ ПАЧИНИ

Как известно, теория информации используется для описания различных измерительных устройств [1, 2 и др.]. В связи с тем, что рецепторы в живом организме в известном смысле аналогичны датчикам измерительных информационных систем, представляется целесообразным использовать аппарат информационной теории измерений для описания одиночных рецепторов.

В предлагаемой работе предпринята попытка информационного описания одиночных механорецепторов — телец Пачини — для выяснения степени оптимальности имеющихся в природе решений, которые могли бы быть использованы для построения бионических систем.

Тельца Пачини имеют сравнительно крупные размеры $0,6 \times 1,2$ мм (рис. 1) и представляют собой нервные окончания, окруженные сложной капсулой, имеющей форму эллипсоида вращения. Капсула состоит из двух основных зон — периферической и центральной [3, 4]. Периферическая зона состоит примерно из 30 редкорасположенных упругих оболочек, между которыми находится раствор вещества коллоидного характера.

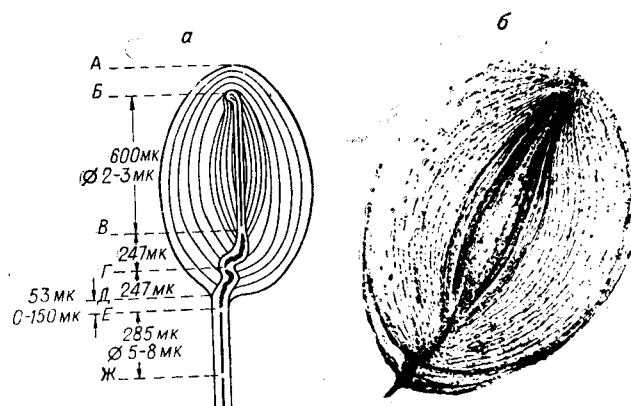


Рис. 1. Механорецептор — тельце Пачини:
а — схематическое изображение рецептора [19]; б — световая микроскопия; увеличение в 200 раз.

Для выяснения динамической передаточной функции периферических слоев капсулы была поставлена серия экспериментов с использованием скоростной микрокиносъемки [5]. Опыты показали (рис. 2), что слои капсулы осциллируют, а количество колебаний и их относительная амплитуда увеличиваются для слоев, лежащих ближе к центру. Этот эффект повторялся как на приложение, так и на снятие прямоугольного стимула. Таким образом, периферическую зону капсулы телец Пачини можно представить как механическую колебательную систему, реаги-

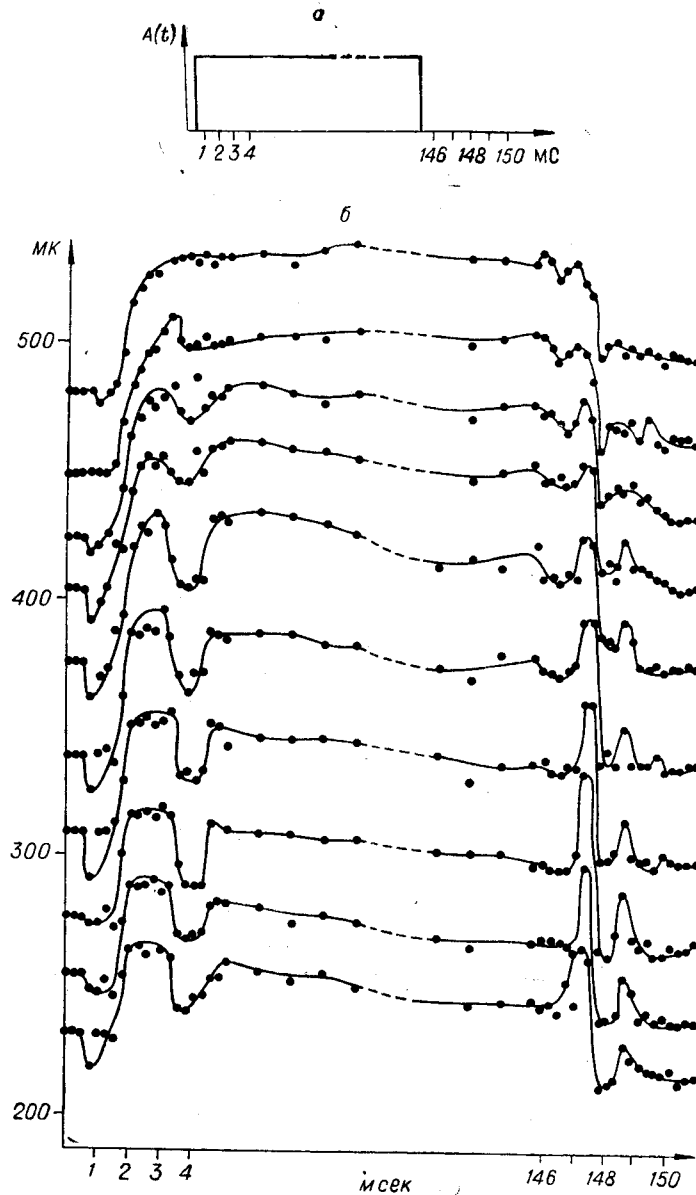


Рис. 2. Экспериментальные данные о поведении периферических слоев капсулы телец Пачини (вверху форма одиночного механического стимула (МС); по оси абсцисс время; внизу по оси ординат размеры слоев).

рующую на увеличение величины прикладываемого стимула ростом количества колебаний. Полученные данные позволяют предполагать о существовании переходных процессов в капсуле телец Пачини, а следовательно, и о наличии резонансных свойств.

Представляет интерес эллипсоидная форма капсулы. Из теории тонких оболочек [6] известно, что при приложении к трубке эллиптического сечения нагрузки перемещение на концах малой оси зависит от эксцентриситета; чем больше эксцентриситет, тем больше величина перемещения. Так как в периферической зоне капсулы для более глубоких слоев величина малой полуоси меняется значительней, чем большой, то можно думать, что слои, лежащие ближе к центру, более эластичны.

Таким образом, упругие свойства слоев периферической зоны и их эллипсоидная форма, возможно, имеют биологическое значение, выполняя роль «механического усилителя».

С целью проверки гипотезы о существовании резонансных свойств были поставлены эксперименты для снятия частотных характеристик телец Пачини. В известных нам электрофизиологических исследованиях [7, 8] раздражение осуществлялось тонкой стеклянной палочкой, которая соединялась с электромеханическим преобразователем и масса которой во много раз превышала массу рецептора. Поскольку такое раздражение представляется не совсем адекватным условиям в живом организме, то был использован бесконтактный способ стимуляции гармоническим звуковым давлением [9, 10]. На рис. 3 показаны результаты такого эксперимента. По оси абсцисс отложена частота, а по оси ординат относительные пороги. За пороговое принято значение (A_0) минимальной величины звукового давления, необходимого для реакции рецептора. Оказалось, что минимальный порог наблюдался на частотах 105—120 гц. В остальном диапазоне воздействующих частот 60—600 гц не наблюдалось непрерывной частотной характеристики, а относительные максимумы соответствовали частотам, кратным 60 гц (60, 180, 240 и т. д.). На рис. 4 показано, что независимо от частоты воздействия 60, 160 или 240 гц — частота следования потенциалов действия всегда одного порядка — около 120 импульсов в секунду. Таким образом, мы столкнулись с эффектом «биомеханического резонанса», когда оптимальная частота звукового воздействия 105—120 гц и частота собственной биологической активности (около 120 импульсов в секунду) совпадают.

На рис. 5 приведен ряд результатов, иллюстрирующих возможность существования явления «биомеханического резонанса».

На первом окончании происходит преобразование механического воздействия в градуальный генераторный потенциал [11, 12]. Не останавливаясь на физико-химических особенностях этого преобразования, следует отметить, что попытки его математического описания сделаны в [13, 14].

Преобразование входного воздействия в тельцах Пачини заканчивается возникновением потенциала действия («пикового потенциала») в зоне первого перехвата Ранвье. Перехват Ранвье можно уподобить

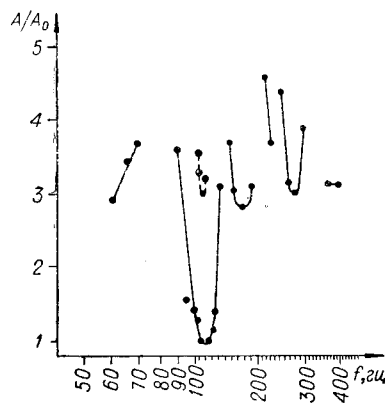


Рис. 3. Частотная характеристика телец Пачини (штриховая кривая — реакция рецептора при проколотовой капсуле).

триггеру Шмитта, порог срабатывания которого лежит выше постоянно-го значения потенциала.

Очевидно, если в ответ на одиночное воздействие возникнет несколько всплесков генераторного потенциала, превышающих порог возбуждения перехвата Ранвье, то на выходе рецептора возникнет серия импульсов. Таким образом, тельца Пачини могут рассматриваться как

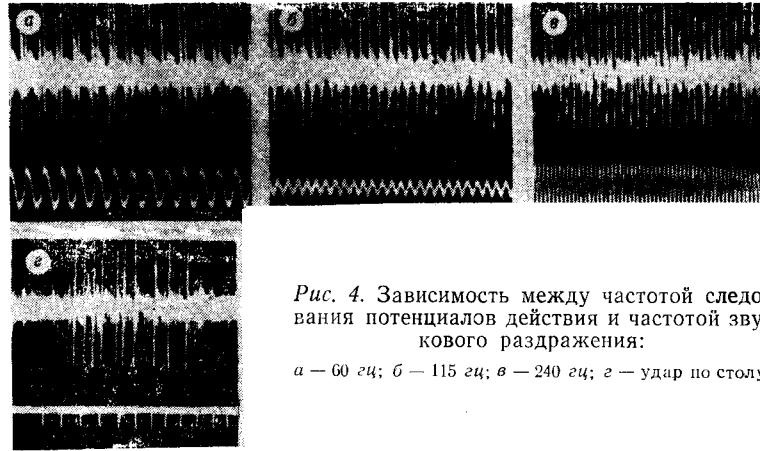


Рис. 4. Зависимость между частотой следования потенциалов действия и частотой звукового раздражения:

а — 60 гц; б — 115 гц; в — 240 гц; г — удар по столу.

аналого-дискретные преобразователи. На входе $A_{вх}(t)$ — механическое воздействие, описываемое как случайный процесс, на выходе $A_{вых}(t)$ — число импульсов, являющееся дискретной величиной. Для нас чрезвычайно важно, что тельца Пачини являются динамическими механорецепторами, реагирующими на первую производную от внешнего воздействия.

Известно, что сигнал на выходе $A_{вых}(t)$ обязательно начинается после возникновения изменения приложенной нагрузки и может оканчиваться несколько позднее прекращения этого изменения [8]. Рассмотренная схема преобразования представлена на рис. 6.

Перейдем далее к описанию информационных свойств механорецептора. Для этого прежде всего пронормируем кривую возбудимости, показанную на рис. 7 [15] и представляющую собой изменение порогового значения возбуждения рецептора во времени. Нормирование выполняем путем деления текущих значений порога A на минимальное (A/A_0). В течение времени τ_0 , называемого абсолютным рефрактерным периодом, никакое повторное внешнее воздействие не может вызвать отклика рецептора. Начало отсчета време-

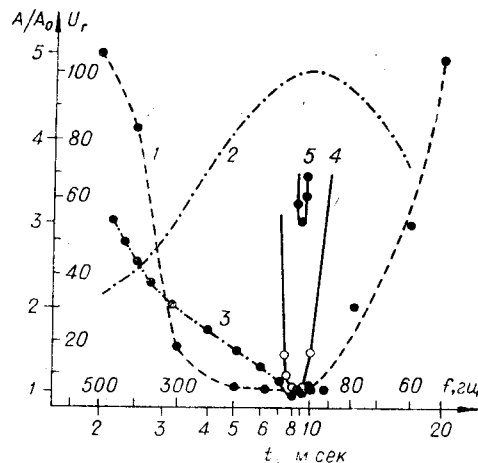


Рис. 5. Временные и частотные характеристики различных электрофизиологических параметров телец Пачини:

1 — изменение порога возбуждения рецептора в зависимости от частоты синусоидального механического воздействия; 2 — зависимость величины генераторного потенциала от частоты раздражения; 3 — период цикла возбудимости для телец Пачини; 4 и 5 — изменение порога возбуждения рецептора в зависимости от частоты звукового воздействия с целой и нарушенной капсулой соответственно.

ни приходится на момент предыдущего воздействия. Затем при $t \geq \tau_0$ по мере увеличения t требуется все меньшее значение силы для возникновения ответа. Уравнение кривой возбудимости может быть записано в виде

$$Z(t) = \begin{cases} \infty & \text{при } t < \tau_0; \\ k [1 + Be^{-\alpha(t-\tau_0)}] & \text{при } t \geq \tau_0, \end{cases} \quad (1)$$

где k — пороговый коэффициент; B — коэффициент согласования; α — коэффициент, характеризующий спад пороговой кривой; τ_0 — время абсолютной рефрактерности. Без учета адаптации k , τ_0 , B являются постоянными.

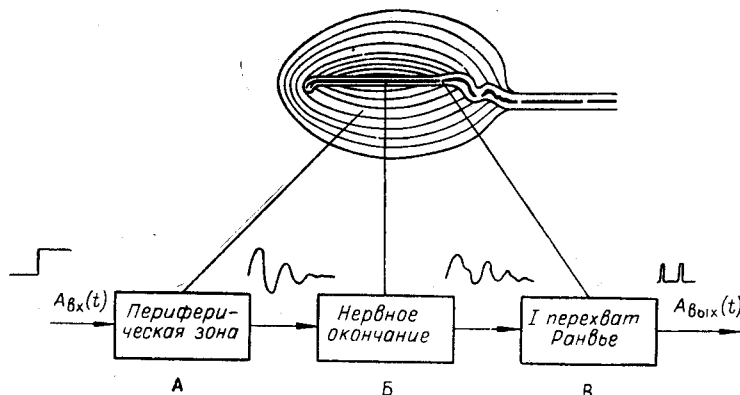


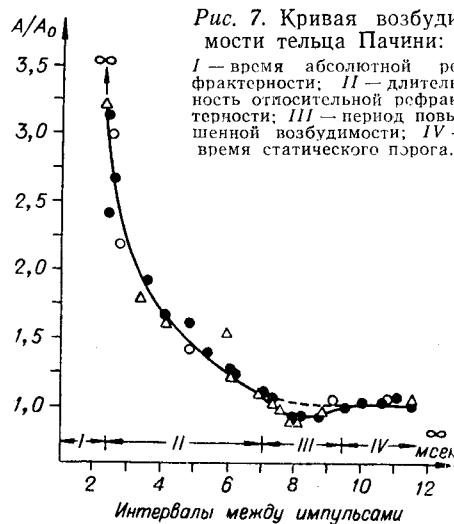
Рис. 6. А — выделение и I преобразование динамической составляющей сигнала $A_{вх}(t)$; Б — II преобразование (образование генераторного потенциала); В — III преобразование (образование потенциалов действия).

Область повышенной возбудимости (область выхода пороговой кривой ниже статического порога $k = \text{const}$) из-за чрезмерной громоздкости вычислений не учитывается.

В опытах, описанных в [15], входное воздействие имело характер импульсов фиксированной формы и постоянной длительности. Поэтому первая производная на фронтах была пропорциональна амплитуде импульсов.

В ходе дальнейшего рассмотрения также предполагается, что $A_{вх}(t)$ представляет собой ударное воздействие. Поэтому входной сигнал, являющийся первой производной, описывается как последовательность бесконечно коротких импульсов. В отличие от опытов [15], амплитуду и фазу воздействия будем полагать случайными величинами.

Предположим, что с точки зрения фазовых соотношений входное воздействие представляет собой простейший поток, т. е. соблюдаются условия стационарности, ординарности и отсутствия последствия.



Подробное допущение хотя и ограничивает класс рассматриваемых входных сигналов, но позволяет описать весьма большое число случаев, соответствующих реальным сигналам, воздействующим на механорецептор в живом организме. Как известно, плотность вероятностей интервалов между двумя импульсами для такого потока описывается экспоненциальным законом

$$f(T) = \lambda e^{-\lambda T}, \quad (2)$$

где λ характеризует интенсивность входящего потока — математическое ожидание числа входных воздействий в единицу времени; T — интервал времени между двумя последующими импульсами.

Прежде всего рассмотрим пропускную способность механорецептора при фиксированной амплитуде входных воздействий A . Тогда энтропия сигнала на входе будет состоять только из фазовой составляющей

$$H(t) = - \int_0^{\infty} f(T) \log f(T) dT = - \log \frac{\lambda}{e}, \quad (3a)$$

а $H_1(A) = 0$. Скорость поступления информации составит

$$R_{\text{вх}} = \lambda H(t) \lambda \log \frac{e}{\lambda}. \quad (4a)$$

Энтропия сигнала на выходе будет выражаться через вероятность потерь $p_{\text{п}}$, как

$$I_1 = \log \frac{e}{\lambda} (1 - p_{\text{п}}), \quad (5)$$

где $p_{\text{п}}$ определяется из условия

$$p_{\text{п}} = \int_0^{t_{\text{мин}}} f(T) dT = 1 - e^{-\lambda t_{\text{мин}}}, \quad (6)$$

$t_{\text{мин}}$ — время, в течение которого механорецептор нечувствителен на входные воздействия амплитудой A :

$$z(t) = A \quad \text{при } A = \text{const}; \quad (7)$$

$$t_{\text{мин}} = \tau - \frac{1}{\alpha} \ln \left(\frac{A - k}{B k} \right). \quad (8)$$

Скорость передачи информации определяем из соотношения

$$R_{\text{вых}} = \lambda I_1. \quad (4б)$$

Воспользовавшись уравнениями (5) и (8), окончательно получим:

$$R_{\text{вых}} = \lambda \log \frac{e}{\lambda} \exp \left[-\lambda \tau + \frac{\lambda}{\alpha} \ln \left(\frac{A - k}{B k} \right) \right] \quad (9a)$$

или

$$R_{\text{вых}} = R_{\text{вх}} e^{-\lambda \tau} \left(\frac{A - k}{B k} \right)^{\frac{\lambda}{\alpha}}. \quad (9б)$$

В реальных условиях силовые воздействия на механорецептор имеют вероятностный характер, т. е. величина A также случайная.

Зададимся равномерным законом распределения амплитуд воздействующих импульсов

$$f_2(A) = \begin{cases} 0 & \text{при } A < 0; \\ \frac{1}{a} & \text{при } 0 \leq A \leq a; \\ 0 & \text{при } A > a. \end{cases} \quad (10)$$

Энтропия сигнала в этом случае будет состоять из фазовой и амплитудной скорости поступления информации опишем как

$$R_{\text{вх}_2} = \lambda [H(t) + H_2(A)], \quad (11a)$$

или окончательно, решая совместно (3б) и (11a), найдем

$$R_{\text{вх}_2} = \lambda \log \frac{ae}{\lambda}. \quad (11б)$$

Скорость передачи информации определим из уравнения

$$R_{\text{вых}_2} = \int_k^a f_2(A) R_{\text{вх}_2} (1 - p_n) dA, \quad (12a)$$

где a — максимально возможная амплитуда воздействия.

Воспользовавшись уравнениями (6), (8), (10) и (11б), получим

$$R_{\text{вых}_2} = \int_k^a \frac{1}{a} \lambda \log \frac{ae}{\lambda} \exp \left[-\lambda \tau + \frac{\lambda}{a} \ln \left(\frac{A-k}{Bk} \right) \right] dA.$$

После несложных преобразований и интегрирования значение скорости передачи информации будет иметь вид

$$R_{\text{вых}_2} = \frac{(Bk)^{-\frac{\lambda}{a}}}{a} e^{-\lambda \tau} \frac{(a-k)^{\frac{\lambda}{a}+1}}{\frac{\lambda}{a}+1} R_{\text{вх}_2}. \quad (13)$$

Пусть случайные по природе входные воздействия описываются нормальным законом распределения по амплитуде

$$f_3(A) = \frac{C}{\sqrt{2\pi} \sigma_A} e^{-\frac{(A-\bar{A})^2}{2\sigma_A^2}}, \quad (14)$$

где C — нормирующий множитель, определяемый из условия

$$\int_0^{\infty} f_3(A) dA = 1. \quad (15)$$

Нетрудно видеть, что

$$C = \frac{2}{1 + \Phi\left(\frac{\bar{A}}{\sqrt{2} \sigma_A}\right)}. \quad (16)$$

Скорость поступления информации в этом случае равна

$$R_{\text{вх}_3} = \lambda [H(t) + H_3(A)]. \quad (17a)$$

Учитывая, что

$$H(t) = -\log \frac{\lambda}{e}, \quad H_3(A) = \log \sqrt{2\pi} e \sigma_A, \quad (3b)$$

получим

$$R_{\text{вх}_3} = \lambda \log \frac{e \sigma_A \sqrt{2\pi} e}{\lambda}. \quad (17b)$$

Скорость передачи информации на выходе механорецептора определим из выражения

$$R_{\text{вых}_3} = \int_k^\infty f_3(A) R_{\text{вх}_3} (1 - p_n) dA. \quad (12b)$$

Учитывая (14), (6) и (8), имеем

$$R_{\text{вых}_3} = \int_k^\infty \frac{C}{\sqrt{2\pi} \sigma_A} e^{-\frac{(A-\bar{A})^2}{2\sigma_A^2}} R_{\text{вх}_3} \exp\left[-\lambda\tau + \frac{\lambda}{\tau} \ln\left(\frac{A-k}{Bk}\right)\right] dA.$$

После вынесения постоянных множителей за знак интеграла и замены переменной $A - k = \gamma$ придем к выражению

$$R_{\text{вых}_3} = \frac{R_{\text{вх}_3} C e^{-\lambda\tau}}{\sqrt{2\pi} \sigma_A (Bk)^{\frac{\lambda}{a}}} \int_0^\infty e^{-\frac{(\gamma - \bar{A} + k)^2}{2\sigma_A^2}} \gamma^{\frac{\lambda}{a}} d\gamma.$$

Обозначив

$$\frac{R_{\text{вх}_3} C e^{-\lambda\tau}}{\sqrt{2\pi} \sigma_A (Bk)^{\frac{\lambda}{a}}} = M$$

и взяв интеграл, получим выражение

$$R_{\text{вых}_3} = M e^{-\frac{(\bar{A} + k)^2}{2\sigma_A^2}} \left(\frac{1}{\sigma_A^2}\right)^{-\frac{1 + \frac{\lambda}{a}}{2}} \times \\ \times \Gamma\left(1 + \frac{\lambda}{a}\right) \exp\left[\frac{(A-k)^2 2\sigma_A^2}{8\sigma_A^4}\right] D_{-\left(1 + \frac{\lambda}{a}\right)}\left(-\frac{\bar{A} + k}{\sigma_A}\right);$$

после несложных преобразований окончательно имеем

$$R_{\text{вых}_3} = \frac{R_{\text{вх}_3} C e^{-\lambda\tau - \frac{(\bar{A} + k)^2}{2\sigma_A^2}}}{(Bk)^{\frac{\lambda}{a}} \sigma_A^{\frac{\lambda}{a}}} \Gamma\left(1 + \frac{\lambda}{a}\right) D_{-\left(1 + \frac{\lambda}{a}\right)}\left(-\frac{\bar{A} + k}{\sigma_A}\right). \quad (18)$$

где D — функция параболического цилиндра;

$$D_{-\left(1 + \frac{\lambda}{a}\right)}\left(-\frac{\bar{A} + k}{\sigma_A}\right) = 2^{\frac{-1 - \frac{\lambda}{a}}{2}} e^{\frac{(\bar{A} + k)^2}{4\sigma_A^2}} \times$$

$$\times \left\{ \frac{\sqrt{\pi}}{\Gamma\left(\frac{2 + \frac{\lambda}{a}}{2}\right)} \Phi\left[\frac{1 + \frac{\lambda}{a}}{2}; \frac{1}{2}; \frac{(\bar{A} + k)^2}{2\sigma_A^2}\right] - \frac{\sqrt{2\pi} \frac{\bar{A} + k}{\sigma_A}}{\Gamma\left(\frac{1 + \frac{\lambda}{a}}{2}\right)} \times \right.$$

$$\left. \times \Phi\left[\frac{2 + \frac{\lambda}{a}}{2}; \frac{3}{2}; \frac{(\bar{A} + k)^2}{2\sigma_A^2}\right] \right\}.$$

Полученные выражения дают возможность вычислить информационные оценки единичных механорецепторов — телец Пачини.

ВЫВОДЫ

Показано, что механорецепторы являются аналогом технических преобразователей непрерывных величин в цифровую форму — число — импульсный код. Продолжая аналогию, можно указать, что тельца Пачини подобны датчикам следящих (спорадических) систем централизованного контроля с экспоненциальным изменением порога во времени. Найдены основные формулы для информационной оценки при ударной нагрузке на входе. Полученные соотношения могут быть использованы для построения бионических измерительных систем, что представляется целесообразным с учетом соображений, высказанных в [16—18].

ЛИТЕРАТУРА

1. В. И. Рабинович, М. П. Цаненко. Серия статей.— Измерительная техника, 1963, № 4, 6, 10.
2. С. М. Мандельштам. Некоторые способы статистического согласования измерительного прибора с измеряемым параметром.— Автометрия, 1965, № 1.
3. D. C. Pease, T. A. Quilliam. Electron Microscopy of the Pacinian Corpuscle.— Biophysical and Biochemical Cytology, 1957, v. 3, № 3.
4. А. С. Миркин, Б. С. Тучков и В. Ф. Машанский. Некоторые особенности ультраструктуры телец Пачини.— Цитология, 1967, № 4.
5. А. С. Миркин. О некоторых физических свойствах структуры одиночных механорецепторов — телец Пачини.— Докл. АН СССР, 1965, т. 163, № 1.
6. В. Новожилов. Теория тонких оболочек. Л., 1962.
7. M. Sato. Response of Pacinian Corpuscles to Sinusoidal Vibration.— I. Physiology, 1961, v. 159, № 3.
8. О. Б. Ильинский. Некоторые проблемы физиологии рецепции.— Сб. «Нервная клетка». Л., ЛГУ, 1966.
9. А. С. Миркин. Резонансные явления в изолированном механорецепторе (тельцах Пачини) при звуковом раздражении.— Биофизика, 1966, т. II, вып. 4.
10. А. С. Миркин. Реакция одиночных механорецепторов — телец Пачини на воздействие звуковым давлением.— Докл. АН СССР, 1966, т. 170, № 1.
11. H. Davis. Some Principles of Sensore Reseptors Action.— J. Physiology Rewin, 1961, v. 41, № 2.
12. Р. Г. Гранит. Электрофизиологическое исследование рецепции.— М., Изд-во иностр. лит., 1957.

13. W. Loewenstein. The Generation of Electrical Activity in a Nerve Ending. Ann. № 7.—Acad. Science, 1959, v. 81, № 2.
14. О. Б. Ильинский и В. Б. Фикс. К механизму возникновения возбуждения в одиночных механорецепторах.— Докл. АН СССР, 1963, т. 152, № 1.
15. W. Loewenstein, R. Altamirano-Oregón. The Refractory State of the Generator and Properties Potentials in a Pacinian Corpuscle.—J. General Physiology, 1958, v. 41, № 4.
16. Хинчин. Работы по математической теории массового обслуживания. М., Физматгиз, 1963.
17. Ф. П. Тарасенко. Введение в курс теории информации. Т., Изд-во ТГУ, 1963.
18. К. Б. Карандеев, Б. И. Пучкин. Бионика и измерения.— Измерительная техника, 1964, № 4.
19. T. A. Quilliam, M. Sato. The Distribution of Myelin on Nerve Fibres From Pacinian Corpuscles.—J. Physiology, 1955, v. 129.

*Поступила в редакцию
14 декабря 1966 г.,
окончательный вариант
23 февраля 1967 г.*