

动物的振动感受器

郑国璋

(中国科学院生物物理研究所)

从单细胞生物到多细胞机体,从无脊椎动物到灵长类,都能对一定的机械刺激起反应。特别是对于振动的刺激,不同种类动物还具有一些高度分化的感觉器官,接受这类信息,将机械能转换为电能,再由传入神经纤维传输到中枢神经系统,从而引起动物的反应。现在已经积累了不少有关振动感受器的结构与功能的研究材料,本文将介绍以下几种类型。

环层小体

环层小体,又名巴氏(Pacini)小体,是哺乳动物体内常见的一种高度分化的感受器。早在两百多年前,已在人的真皮里发现,此后又在猴、猫、鼠、牛、象、蝙蝠等哺乳动物体内观察到。在人的手指、手掌、脚底、脚趾、骨间膜、大血管壁、关节囊、腹膜后组织等部位都有一些这类感受器。猴的脚也有大量环层小体。有些分布在脚底皮下脂肪组织、脚趾掌面、脚底腱膜、脚趾腱鞘等处;有些则位置较深,分布在沿胫骨与骨间膜处。有关这方面更多的工作是用猫的材料做的,因为这类环层小体在猫体内分布广泛,除肢体外,在内脏器官如胰腺、膀胱等都可以找到。猫膀胱三角里的环层小体还可分为结构不同的两种类型。此外,在猫肠系膜里有数以百计的环层小体,用它们来从多方面开展结构与功能的研究,取材是很方便的。

环层小体是最大的包裹感受器,肉眼可见,呈椭圆形,大小不等,长约1—4毫米,直径约0.5—2毫米。在显微镜下,可以从小体的剖面上看出由外向里的三部分,即包裹、外区和内心。图1是环层小体纵切面的模式图。包裹结构坚实,由七、八层紧密的细胞片层所组成,将整个小体包住。如将包裹刺破,小体内的液体

外流就会变形。外区占的范围最大,有30—60层完整的细胞片层,它们呈同心排列,犹如葱头的剖面,环层小体即因此取名。片层的细胞很扁,平均厚度为0.2微米,最薄处约0.03微米。片层间的间隙越往外越宽,越往内越紧密。间隙里有液体,在电子显微镜下看到间隙里物质的电子密度低,可能有液状有机胶质。间隙里还有一些胶原纤维,大部分胶原纤维靠片层的外侧面,只有少量靠内侧,这可能有限制片层膨胀的作用。外区的片层有弹性,具有机械传递的功能。片层间隙有液体充实,表明外部压力能够均匀地传到内心里的神经纤维的整个表面上。小体的内心有数10层极薄的胞浆片层,紧

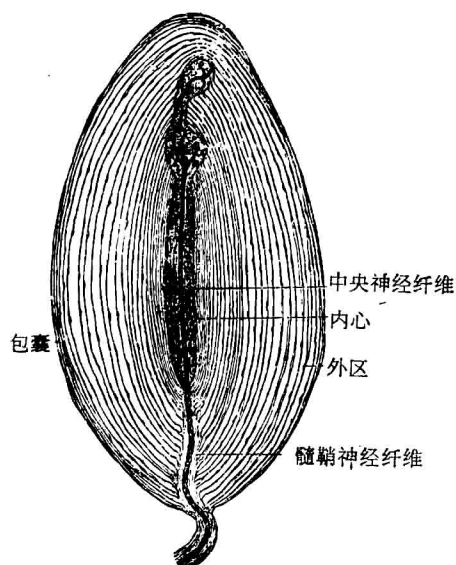


图1 环层小体

密地叠在一起,包绕在内心中央的神经纤维两侧,排成两组,两组间有裂缝分开。髓鞘神经纤维在环层小体里,进入内心时即失去髓鞘而裸露,与内心最内层的胞浆片层直接接触。神经纤维的外周部分有许多线粒体聚集。神经纤维

膜被认为是换能器装置,在受到机械刺激时产生感受器(发生器)电位。

哺乳动物体内的环层小体可能经常受到心跳、血管脉动、呼吸等的刺激,有的则可能接受来自体外的振动刺激。一些生理学实验证实,环层小体具有感受振动刺激的功能。这里举出几个关于猫的研究结果:以猫肠系膜里的环层小体为材料,用正弦振动刺激,在室温为 21—26℃ 时,分离的环层小体对 20—400 周/秒的振动起反应,最适频率为 150—200 周/秒。超过 500 周/秒,则不起反应。但当室温为 37℃,或肠系膜里的环层小体未予分离并维持其完整的血液供给时,环层小体对 40—1,000 周/秒的振动刺激起反应,最适频率为 300 周/秒。这表明活体里环层小体接受振动刺激的频率范围比分离的小体为高。至于猫四肢里的环层小体能接受振动刺激,也是有实验证明的。有人研究猫前腿里的环层小体,用电生理方法记录其单个或一群小体的神经纤维。当猫在地板上行走时,就记录到了前腿的神经发放的电脉冲。在猫站立的实验台上给予振动刺激,以 50 周/秒的频率刺激,也引起该神经放电。在猫的后腿也有过类似的实验,振动刺激后腿的环层小体,就能记录到后腿骨间神经的放电。证明振动刺激引起的神经兴奋可以传达到大脑的实验是这样进行的:将猫麻醉后,解剖出后腿的骨间神经,刺激此神经不引起肌肉收缩,表明它不是运动神经;使猫站立或敲实验台底板时却记录到该神经的放电。在这些观察的基础上,刺激猫后腿屈指长肌的骨间神经分支,在大脑皮层就记录到电位,特别是对侧大脑皮层第二区为显著。根据神经通路的解剖学知识,它是经过背柱丘系再传至大脑的。由这些材料可以认为猫腿部的环层小体是振动感受器,通过骨间神经将刺激信息传到中枢神经系统,投射到大脑皮层,它们的主要功能可能是测知地面上发生的振动。

小环层小体

小环层小体,是文献中见到的赫氏(Herbst)

小体一词的音译名。它们的体形较环层小体为小,长度在 1 毫米以下,基本结构与环层小体相似,但也有些细微的区别。这种感受器为鸟类所具有,主要分布在口腔皮肤和靠羽毛根部皮肤里以及腭、舌、脚爪、骨间膜和其他部位。现有工作主要研究了口腔和骨间膜里的这类结构。如家鸭嘴喙的真皮里有上千的小环层小体。鸟腿部的小环层小体较少,排列成串。有人研究了 57 种鸟,观察到它们的腿部骨间膜里都有小环层小体,唯不同的鸟其数量不等,如翻石鹬(*Anenaria interpres* L.)的腿部胫骨与腓骨之间只有 26 个,家鸽约有 140 个,而灰鹤(*Grus grus* L.)却多达 328 个。

小环层小体为卵圆或长圆形。家鸭口腔皮肤里的小环层小体个体较均匀,一般为 160 × 100 微米,而家鸽腿部的这种结构却大小不等,大者长达 600 微米。从剖面上看,它们都可分出包囊、外区与内心三部分(图 2)。它们与环层小体结构的细微差别主要是:外区的片层较少,一般只有 5—20 层(环层小体为 30—60

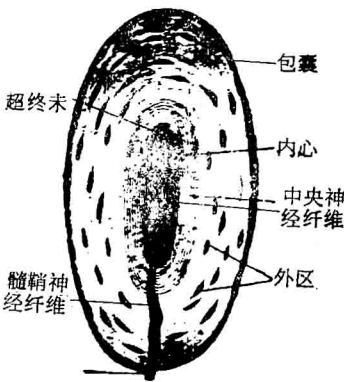


图 2 小环层小体

层);内心里有约 6—50 余对感觉细胞,整齐地排列成行,位于中央神经纤维的两侧;中央神经纤维的最末端膨大成球状,称之为超终末。中央神经纤维里线粒体聚集在轴索浆外周,而超终末里则有大量的突触小泡和少许线粒体。感觉细胞伸出 60—80 层极薄的胞浆片层,厚度约 30—150 毫微米。它们紧密重叠,有些与中央神经纤维表面直接接触。虽然对小环层小体结

构的各种成分还没有象对环层小体那样做过细致的分析研究,但是可以认为,小体里的片层起机械传导作用,中央神经纤维膜是换能器装置。

鸟类的小环层小体具有感受振动的功能,已由一些刺激嘴部、腿部和翅膀里这类结构的实验所证明。这里举出几个关于鸟类腿部振动感受器的研究。分离出鸭后腿坐骨神经的骨间神经,用多种方法给动物以振动刺激,如敲其腿骨或敲放置家鸭的基板与支架,以及用振动器施加不同频率的正弦刺激,都能在骨间神经记录到神经脉冲。120—800 周/秒的刺激引起有规则的反应(刺激频率与骨间神经放电频率为 1:1)。当振动频率高达 2,000 周/秒时,仍能引起反应,但不规则,刺激与反应的频率不成一对一的比例。至于低频刺激,至 14 周/秒,也可引起反应。研究家鸽也获得相近的结果。用附着于微型耳塞机振片上的玻璃针,刺激腿部胫骨与腓骨间的小环层小体群,记录骨间神经的传入放电。结果表明这些小体对 200—2,000 周/秒的频率起反应,而以 400—800 周/秒较为灵敏。研究鸣禽对 1,000 周/秒以下音频的反应,发现正常的与摘除耳迷路的鸟都呈现惊恐反应。摘除照鸢两侧耳窝与听壶导致听觉能力完全丧失。施行过这种手术的鸟,经一定训练仍能对 100—3,200 周/秒的振动刺激起反应,尤以对 800 周/秒为最敏感。由以上的研究,可以认为鸟类在听觉功能丧失的情况下,仍能对振动刺激起反应。它们腿部胫骨与腓骨间的小环层小体比哺乳动物的环层小体能感受较大的振动频率范围。有人认为这种结构可能是测知地面或其他支持面的振动变化的一种报警装置。

侧 线 器 官

侧线器官是鱼类的感觉器官,由头部与体侧的感觉管组成侧线系统。头部皮肤的感觉管有眶上管、眶下管、鳃盖下颌管与上颞管;体侧的感觉管沿鱼体的侧面,直到尾部,形成侧线管,为鱼鳞所遮盖。皮肤中的侧线管有细支透入鳞片,与鳞片的细管相联系,沿着侧线的鳞片表面上有可认的痕迹。鱼体侧线很显著,每一

鳞片之下,是一感觉器官,鳞片被侧管的分支穿透,有极小外孔与体外接触。侧管的感觉器官与侧线神经联系,能将体外环境的某种刺激传至中枢神经系统。

根据近二十年来的研究,鱼的侧线系统分

为“普通的”与“特化的”两大类侧线器官。它们的功能不同:前者是机械感受器,具有方向敏感性,能感受水里的振动;后者是电感受器,包括坛形与管形器官,能接受水里的电刺激。

哺乳动物的环层小体和鸟类的小环层小体都有片层结构作为机械传导的装置。鱼类的普通的侧线器官却不具有片层结构,

而是由它们的感觉细胞——毛细胞表面上的纤毛来接受外界振动刺激。每个毛细胞表面上有 15—35 根硬纤毛和一根动纤毛。在电子显微镜下,可以看到毛细胞纵切面上的硬纤毛排列成梯形(图 3),越远离动纤毛者越短,越靠近者越长。这种排列形式对感觉细胞接受机械刺激具有方向敏感性是至为重要的。毛细胞有两种神经末梢供给:一种是传入神经末梢,其特征是在突触的毛细胞一边有突触棒;另一种是传出神经末梢,其特征是末梢部分含有突触小泡。前一种是感觉末梢,能将感觉脉冲传向中枢神经系统;后一种末梢被认为是传出反馈系统,能够改变外周感觉反应,起抑制作用。

侧线管里的液体流动,使毛细胞表面上的纤毛发生倾斜。当硬纤毛朝动纤毛的方向移动,就引起兴奋,毛细胞面膜去极化,产生感受器电位。毛细胞里的突触棒开始传入神经脉冲,使供给毛细胞的传入神经纤维增加发放频率。反之,当纤毛朝相反的方向移动时,则引起毛细胞表面的超极化,传入神经纤维就减少发放频

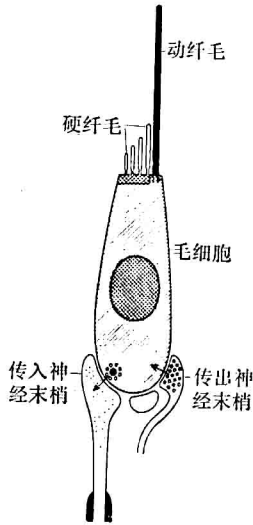


图 3 毛细胞亚显微结构模式图

率,起抑制作用。毛细胞方向敏感性的这些特性,可以用如下的图解来表明(图 4)。

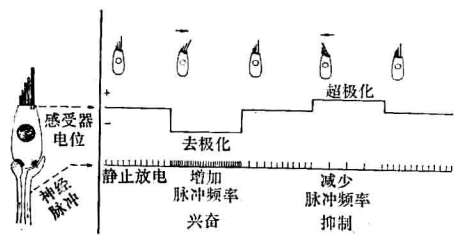


图 4 毛细胞功能图解

提出上述理论,不仅有形态上的根据,即在电子显微镜下观察到毛细细胞的硬纤毛与动纤毛呈极化排列,而且也为电生理研究所支持:用联接到振动器的玻璃管刺激鱼的侧线器官,用银电极记录微音器电位,结果表明当刺激方向与侧线管轴平行时,微音器电位最大;转动刺激方向,反应逐渐减小;至刺激方向与管轴垂直时,微音器电位出现最小。这些研究结果从结构与功能上说明鱼类侧线器官毛细胞对振动刺激具有方向敏感性。

毛板感受器及其他

关于昆虫对振动的反应,也引起人们的注意。研究蜜蜂的振动感觉,发现在靠近某些关节处(如颈部)有毛板感受器(hair-plate receptor)。每一毛板感受器有一个双极感受细胞,感受细胞的外周突起穿过一小管与一根长约 100 微米的硬毛接触(图 5)。毛的静止位置是倚于角质层突出部分的一侧,可自由地随支点向对面转动。朝毛的静止位置的方向往外拉毛并不引起感受细胞的反应,但适宜的使毛弯动却可引起感受细胞的兴奋,弯曲的方向起着决定性作用。

类似的感觉毛的方向敏感性也曾在研究蜘蛛时注意到。蜘蛛腿上有毛点(trichobothrium),排列成行。侧行里每根毛有两个感受细胞支配,将毛朝外侧移动引起一感受细胞放电,朝内侧移动则引起另一感受细胞放电。前行的感觉毛由三个感受细胞支配,其最大方向敏感性是朝上、朝下和侧向移位。将毛向里推或向外拉,甚至将毛拔出,都不引起感受细胞放电。一些作

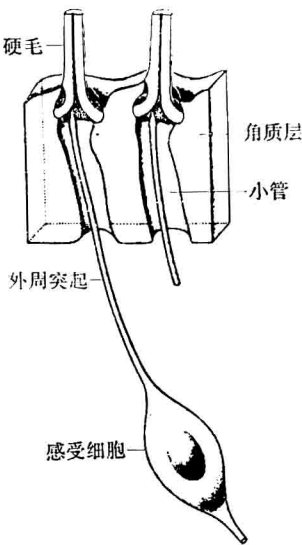


图 5 毛板感受器

者认为毛点感觉器官可接受微空气流的刺激。还有人研究急剧振动的意义,观察到从蜘蛛网丝来的振动刺激需要最大强度的刺激突然发动才能引起蜘蛛的反应,而缓慢地增加刺激的振幅却不引起反应。

蜚蠊也是一种适于研究的实验材料。以方波发生器通过扬声器发出的撞击声刺激蜚蠊尾铗振动感受器,这种刺激包括音波震动和空气流两种因素。用银电极从尾铗神经上引导电位变化,结果表明:纯音引起的反应形式与刺激频率有关,持续刺激时,反应振幅下降。微弱的空气流就足以引起峰电位排放。撞击声引起综合反应,随刺激频率增加反应振幅降低。剪除尾铗上的毛感受器后,纯音、空气流和撞击声不再引起明显的电学反应。在切断双侧尾铗神经的慢性实验中,吹气不再引起逃避反应。

至于昆虫腿部的膝下器(subgenua organ)近已查明是高度分化的,对振动敏感的感受器,由成群的感觉细胞所组成,能接受适宜的来自地面的振动刺激。膝下器对 200—6,000 周/秒的振动起反应,最灵敏的频率范围为 1,000—2,000 周/秒。当振动刺激为 1,500 周/秒时,蜚蠊的阈振幅约为 4×10^{-10} 厘米,即是振幅小于原子的大小,充分表明膝下器对极微弱的振动

(下转第 36 页)

信息的影响,故值得进一步探索。再则对淋巴细胞功能的深入研究,使我们对一些人类重要疾病的认识和处理不断深入。研究淋巴细胞的辐射效应,将有助于阐明其功能和作用机理,从而带来了放射医学本身的进展。例如最近有人^[15]在研究 γ 射线照射后的组蛋白对大鼠胸腺细胞DNA造成的断裂效应时,发现受照组蛋白对DNA造成的断裂部位是非随机的,根据在蔗糖梯度上出现的恒定的 6×10^7 道尔顿峰,以及当组蛋白受照剂量增加时,引起其所处理的DNA出现 6×10^7 道尔顿分子量断片的相应增加,而又不产生其它分子量组份的特点,有力地支持了胸腺细胞的DNA分子是由一些较小的分子片段借含巯基的蛋白联结的设想,经照射后的组蛋白产生羟基过氧化氢组蛋白,起巯基结合剂的作用,造成DNA大分子特异性的断裂。辐射对核酸代谢影响的观察除了在理论上丰富并推动分子生物学的进展外,也与放射医学中除诊断技术外的其他方面相关联。例如最近有人^[16]发现缺乏维生素E的小鼠淋巴肉瘤细胞,在X射线的照射下引起的DNA合成抑制效应比对照细胞更为显著。此结果不仅加强了近年来对在核膜邻近部位与核膜形成复合物的DNA有特异的辐射敏感性的看法,还表明维生素E有保护细胞膜的不饱和脂肪酸的抗自由基氧化作用的能力,为放射损伤的防治提供了有力的依据。从目前所用的各类生物学指标缺乏特异性的现实情况看来,当前要以某一单项指标全面反映机体的辐射受损程度可能是困难

的。但如把本类指标与血液学、细胞遗传学、体液生化、免疫学等指标相互参照,从中找出规律,就可以使之在放射损伤的诊断、治疗和病情观察中发挥更大的作用。

主要参考文献

- [1] Cooper, H. L. et al.: *J. Biol. Chem.*, **24b**, 5059, 1971.
- [2] Rubin, A. D. et al.: "Erythrocyte, Thrombocytes, Leukocytes" 2nd. Int. Symposium. Vienna, 424, 1972.
- [3] Mansson, P. E. et al.: *Scand. J. Haematol.*, **14**, 42, 1975.
- [4] Araki, K. et al.: *Int. J. Radiat. Biol.*, **17**, 375, 1970.
- [5] Kemp, R. G. et al.: *J. Immunology*, **114**, 660, 1975.
- [6] Ono, T. et al.: *Int. J. Radiat. Biol.*, **25**, 291, 1974.
- [7] Hashimoto, Y., et al.: *Blood*, **45**, 503, 1975.
- [8] Barliner, J. et al.: *Radiat. Res.*, **63**, 544, 1975.
- [9] Umansky, S. R. et al.: *Int. J. Radiat. Biol.*, **25**, 31, 1974.
- [10] Myers, D. K. et al.: *Can. J. Biochem.*, **44**, 839, 1966.
- [11] 苏州医学院卫生系第三教研组:《生物化学与生物物理进展》1977年,第3期,第10页。
- [12] Getaei, J. P. et al.: *Radiat. Res.*, **58**, 74, 1974.
- [13] Hanson, K. P. et al.: *Int. J. Radiat. Biol.*, **30**, 129, 1976.
- [14] Scaife, J. F.: *The cell nucleus-metabolism and Radiosensitivity*, Taylor and Francis, London, 1966.
- [15] Ueno, A. M. et al.: *Radiat. Res.*, **69**, 541, 1977.
- [16] Konings, A. W. T. et al.: *Int. J. Radiat. Biol.*, **31**, 397, 1977.

[本文于1978年1月26日收到]

(上接第40页)
刺激是很敏感的。

综上所述,昆虫、鱼类、鸟类和哺乳动物都具有一定的、特化的振动感受器。关于它们的形态特征、感受振动的频率范围、阈振幅以及换能机制等,已经进行了一些研究,特别是那些关

于接受来自空气、水域和地面轻微振动的功能的工作,更是引人注目。这些问题的深入研究,对于阐明动物对地震起反应或许可能提供一些有意义的论证。

[本文于1977年4月11日收到]