

Л. А. НАЗАРОВ, Г. Д. УМАНЦЕВ

(Новосибирск)

О ПРЕОБРАЗОВАНИИ СИГНАЛОВ В ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ ЧАСТИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ АНАЛИЗАТОРОВ

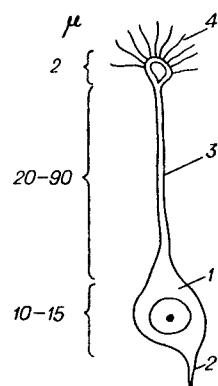
В статье сравниваются некоторые свойства рецепторов и датчиков; рассматриваются отдельные принципы организации рецептивных полей. Приводится блок-схема коммутатора, использующего эти принципы.

Развитие измерительной техники привело к необходимости создания сложных измерительных комплексов — измерительных информационных систем (ИИС). При проектировании таких систем может оказаться весьма полезным знакомство с принципами переработки сигналов в анализаторах живых организмов, так как функционально такие анализаторы во многом подобны ИИС.

В настоящей статье приводятся некоторые известные данные о структуре и работе периферической части биологических анализаторов с целью построения коммутатора для системы многоточечных измерений.

Большинство рецепторных клеток состоит из тела и двух отростков — периферического и центрального (рис. 1). Тело клетки является источником питания для всей клетки и преобразователем сигналов, поступающих по периферическому отростку [1]. Центральные отростки рецепторных клеток — аксоны берут свое начало от клеточных тел и, разветвляясь, оканчиваются на первичных нейронах контактными структурными образованиями — синапсами (рис. 2). Один аксон может образовать синаптические контакты с 10—50 нейронами. В свою очередь первый нейрон имеет около 1000 синаптических контактов, объединяя, таким образом, рецепторы в единую функциональную единицу — рецептивное поле [2, 3].

Рис. 1. Обонятельная рецепторная клетка:
1 — тело клетки; 2 — аксон; 3 — периферический отросток; 4 — реснички.



Известно, что внутренняя среда рецепторной клетки, как и нейрона, в покое имеет отрицательный потенциал относительно окружающей среды в несколько десятков милливольт. Изменение потенциала покоя по абсолютной величине — повышение (гиперполяризация) или уменьшение (деполяризация) — называется медленным потенциалом. Частным

случае медленного потенциала является генераторный потенциал, вызываемый энергией внешнего сигнала [4, 5].

Медленный потенциал характерен как для отдельных чувствительных клеток, так и для их совокупности [5—9]. В обоих случаях наблюдаются реакции «включения», «выключения» и «включения-выключения», т. е. генераторный потенциал появляется соответственно или в начале, или в конце, или в начале и в конце раздражения (рис. 3) [5, 9, 10].



Рис. 2. Нервные окончания — синапсы на нейронах спинного мозга кошки.

Предполагается, что амплитуда и длительность импульсов в известных пределах не зависят от величины входного сигнала. Зависимость же частоты импульсов f_u от входного сигнала U описывается следующим известным уравнением [8, 11]:

$$f_u = \begin{cases} k_2 U & \text{при } k_2 U \geq A; \\ 0 & \text{при } k_2 U < A, \end{cases} \quad (2)$$

где k_2 — коэффициент преобразования;

A — величина порогового уровня.

Учитывая соотношение (1), получим

$$f_u = \begin{cases} k_1 k_2 \lg I + k_2 \varphi \left(\frac{dI}{dt} \right) & \text{при } k_1 k_2 \lg I + k_2 \varphi \left(\frac{dI}{dt} \right) \geq A; \\ 0 & \text{при } k_1 k_2 \lg I + k_2 \varphi \left(\frac{dI}{dt} \right) < A. \end{cases} \quad (3)$$

Для некоторых рецепторов (барорецепторов) частота импульсов прямо пропорциональна интенсивности раздражителя. Для других рецепторов (терморецепторов) частота сложно зависит от раздражителя (рис. 4) [12, 13].

До сих пор речь шла лишь о свойствах отдельных рецепторов. Рассмотрим некоторые свойства, специфичные для совокупности рецепторов. Эти свойства исследованы в основном на зрительных и тактильных рецепторах, но вполне вероятно, что ими обладают и другие рецепторы.

На первичном нейроне, который объединяет рецепторы в рецептивном поле, происходит пространственное и временное суммирование сиг-

амплитуда медленного потенциала составляет несколько милливольт. Она зависит от величины и скорости изменения входного сигнала. Эта зависимость для некоторых рецепторов является логарифмической [5]:

$$U_{\text{г.п}} = k_1 \lg I + \varphi \left(\frac{dI}{dt} \right), \quad (1)$$

где $U_{\text{г.п}}$ — генераторный потенциал;

I — величина сигнала;

k_1 — коэффициент пропорциональности.

Когда деполяризация достигает порогового уровня, возникает нервный импульс. Преобразование медленного потенциала в импульсный может происходить как в теле первичного нейрона, так и в его периферическом отростке.

Обычно амплитуда импульса составляет 50—60 мв, а длительность — 1—2 мсек. Предполагается, что амплитуда и длительность импульсов в известных пределах не зависят от величины входного сигнала. Зависимость же частоты импульсов f_u от входного сигнала U описывается следующим известным уравнением [8, 11]:

$$f_u = \begin{cases} k_2 U & \text{при } k_2 U \geq A; \\ 0 & \text{при } k_2 U < A, \end{cases} \quad (2)$$

где k_2 — коэффициент преобразования;

A — величина порогового уровня.

Учитывая соотношение (1), получим

$$f_u = \begin{cases} k_1 k_2 \lg I + k_2 \varphi \left(\frac{dI}{dt} \right) & \text{при } k_1 k_2 \lg I + k_2 \varphi \left(\frac{dI}{dt} \right) \geq A; \\ 0 & \text{при } k_1 k_2 \lg I + k_2 \varphi \left(\frac{dI}{dt} \right) < A. \end{cases} \quad (3)$$

Для некоторых рецепторов (барорецепторов) частота импульсов прямо пропорциональна интенсивности раздражителя. Для других рецепторов (терморецепторов) частота сложно зависит от раздражителя (рис. 4) [12, 13].

До сих пор речь шла лишь о свойствах отдельных рецепторов. Рассмотрим некоторые свойства, специфичные для совокупности рецепторов. Эти свойства исследованы в основном на зрительных и тактильных рецепторах, но вполне вероятно, что ими обладают и другие рецепторы.

На первичном нейроне, который объединяет рецепторы в рецептивном поле, происходит пространственное и временное суммирование сиг-

налов от рецепторов [5, 14]. Такое суммирование по-видимому, увеличивает отношение сигнал/шум.

Вследствие того, что аксоны одних и тех же рецепторов идут к различным нейронам, происходит перекрытие рецептивных полей. Таким образом увеличивается надежность системы и появляется возможность взаимодействия рецепторов и нейронов. Подобное взаимодействие было обнаружено у первичных нейронов сетчатки [7]. Выходной сигнал нейро-

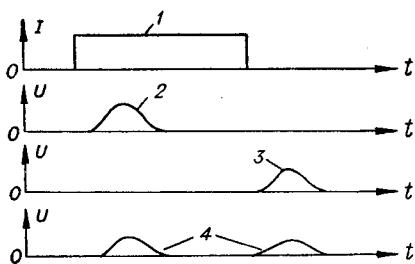


Рис. 3. Медленный потенциал:
1 — раздражитель; 2 — реакция «выключения»;
3 — реакция «включения»;
4 — реакция «включения-выключения».

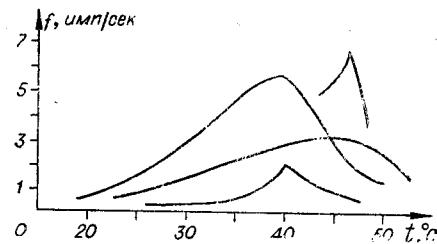


Рис. 4. Зависимость частоты импульсов в нервном волокне от температуры рецепторов.

на $f_{u,i}$ является функцией выходного сигнала рецептора U_i и выходных сигналов других нейронов и определяется следующим образом [17]:

$$f_{u,i} = \begin{cases} k_i U_i - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n k_j f_{u,j} & \text{при } k_i U_i - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n k_j f_{u,j} \geq A; \\ 0 & \text{при } k_i U_i - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n k_j f_{u,j} < A, \end{cases} \quad (4)$$

где k_i — коэффициент преобразования;
 k_j — коэффициент торможения.

Свойство взаимного торможения нейронов сетчатки, как полагают, позволяет глазу выделять контуры предметов.

Интересно сравнить свойства рецепторов и их совокупностей с аналогичными свойствами датчиков. Датчики так же, как и рецепторы, могут объединяться в одну систему (например, система многоточечных измерений), но при этом они в большинстве случаев остаются не зависимыми друг от друга. Сигналы на выходах датчиков могут быть самых различных видов. Очень часто сигнал постоянного тока используется в качестве или промежуточного, или выходного сигнала всей измерительной цепи [18]. Пространственное и временное суммирование сигналов от множества датчиков для увеличения чувствительности и отношения сигнал/шум и частотно-импульсное преобразование в измерительной технике применяются ограниченно; но имеется определенная тенденция к переходу на частотно-импульсную модуляцию [20, 21, 22]. В датчиках и вообще во всем измерительном тракте выходной сигнал в основном зависит только от одной из характеристик входного сигнала (амплитуды, первой или второй производной, частоты и т. д.). Выходной сигнал рецепторов предполагается зависящим от двух характеристик входного сигнала — амплитуды и первой производной по времени [12].

Выше уже отмечалась некоторая очень приближенная аналогия между рецептивным полем и системой датчиков при многоточечных измерениях. Можно ожидать, что использование свойств рецептивного поля в системах многоточечных измерений приведет к интересным результатам. С этой целью в качестве примера рассмотрим возможность применения свойства взаимного торможения для коммутации датчиков на один выход.

Одна из возможных схем коммутатора, которая одновременно является моделью некоторых процессов, происходящих в сетчатке глаза, состоит из n преобразователей Пр и n сумматоров. В свою очередь каж-

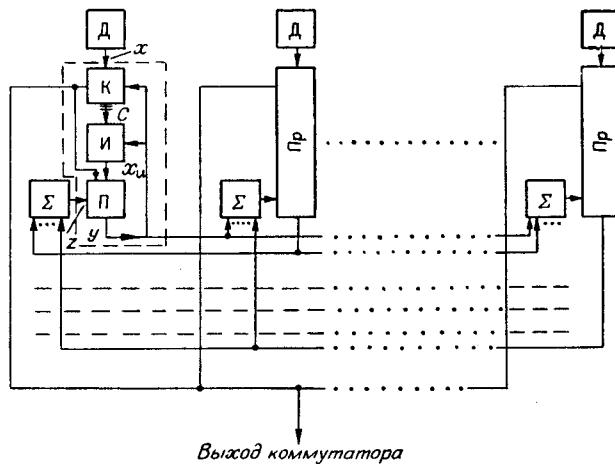


Рис. 5. Схема коммутатора, использующая принцип взаимного торможения.

дый преобразователь Пр включает в себя ключ К, интегратор И и пороговый элемент П. Блок-схема коммутатора представлена на рис. 5.

Выходной сигнал i -го датчика x_i поступает на ключ К и в зависимости от значения выходного сигнала y_i порогового элемента П может передаваться или на вход интегратора И, или непосредственно на пороговый элемент. С интегратора сигнал x_{ii} подается на пороговый элемент, на который поступает сигнал z_i еще и с сумматора Σ .

Выходной сигнал порогового элемента определяется следующим образом:

$$y_i = \begin{cases} k(x_{ii} - z_i) & \text{при } x_{ii} - z_i > 0; \\ 0 & \text{при } x_{ii} - z_i \leq 0. \end{cases} \quad (5)$$

Под воздействием сигнала ключ К подключает выход датчика к выходу коммутатора и ко входу порогового элемента. Выходной сигнал интегратора x_{ii} при действии сигнала y_i становится равным нулю. При этом сигнал y_i «тормозит» все остальные преобразователи.

Когда на j -м пороговом элементе $x_{ij} - z_j$ станет больше нуля, на выходе соответствующего преобразователя появится сигнал y_j , который «затормозит» j -й преобразователь.

Состояние, когда два равных сигнала $y_i = y_j$ одновременно имеются на выходах двух преобразователей, неустойчиво, так как наличие торможения равносильно существованию положительной обратной связи между преобразователями. Поэтому при определенной величине сигнала z (при достаточной глубине обратной связи) любые флюк-

туации y_j относительно y_i приведут к лавинообразному процессу, в результате которого сигнал y_i останется на выходе лишь одного преобразователя. То же самое произойдет, если окажутся равными выходные сигналы k преобразователей.

Следовательно, в любой момент времени, за исключением времени переходного процесса, к выходу коммутатора оказывается подключенным лишь один датчик. За счет работы интегратора частота подключений i -го датчика к выходу коммутатора зависит от производной $\frac{dx_i}{dt} = v_i$ входного сигнала x_i этого датчика. Датчики, входная величина которых изменяется быстро, подключаются к выходу коммутатора чаще, а датчики с малой скоростью изменения входного сигнала — реже.

Можно показать, что такой способ коммутации позволяет увеличивать число коммутируемых датчиков в $a = \frac{n v_{i \max}}{\sum_{i=1}^n v_i}$ раз без увеличения пропускной способности канала связи.

Таким образом, рассмотрение некоторых процессов в анализаторах приводит к конкретному решению определенной технической задачи. Можно ожидать, что более детальное знакомство с механизмом преобразования сигналов в анализаторах позволит найти принципиально новое решение ряда проблем измерительной техники.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. А. Заварзин. Курс гистологии и микроскопической анатомии. М., Медгиз, 1939.
2. E. D. Adrian. The mechanism of nervous action.— Elektrical studies on the neurone. Oxford University Press, London, 1932.
3. H. K. Hartline. The response of single optic nerve fibres of the vertebrate eye to illumination of the retina.— Amer. J. Physiol., 1938, v. 121, p. 400.
4. Дж. К. Экклз. Физиология нервных клеток. М., Изд-во иностр. лит., 1958.
5. Р. Гранит. Электрофизиологические исследования рецепции. М., Изд-во иностр. лит., 1957.
6. А. Л. Бызов. Электрофизиология нейронов сетчатки.— В сб. «Основные вопросы электрофизиологии центральной нервной системы». Киев, Изд-во АН УССР, 1962.
7. Х. Хартлейн. Рецепторные механизмы и интеграция сенсорной информации в сетчатке глаза.— В сб. «Современные проблемы биофизики», т. 2. М., Изд-во иностр. лит., 1958.
8. B. Katz. Depolarization of sensory terminals in the muscle spindle.— J. Physiol., 1950, v. 111, p. 261.
9. D. Ottoson. Analysis of the electrical of the olfactory epithelium.— Acta physiol. Scand., 1956, v. 35, p. 122.
10. S. F. Takagi, T. Shibuya. «On»- and «off»-responses of the olfactory epithelium.— Nature, 1959, v. 184, № 4679.
11. П. Г. Костюк, А. И. Шаповалов. Зависимость между электрической поляризацией и ритмической активностью поперечно-полосатого мышечного волокна.— Биофизика, 1960, т. 5, № 5.
12. О. Шмидт. Биологические преобразователи и кодирование.— В сб. «Современные проблемы биофизики», т. 2. М., Изд-во иностр. лит., 1958.
13. Y. Zotterman. Special senses: thermal receptors.— Ann. Rev. Physiol., 1953, v. 15, p. 357.
14. В. Д. Глезер, И. И. Цуккерман. Информация и зрение. М—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
15. L. C. Thomson. Intensity discrimination of the central fovea measured with small fields.— J. Physiol., 1953, v. 108, p. 78.
16. S. W. Kuffler. Neurons in the retina: organization, inhibition and excitation problems.— Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., 1952, v. 17, p. 281.
17. W. Reichardt, M. G. Ginitie. Zur Theorie der lateralen Inhibition.— Kibernetik, 1962, Bd. 1, N. 4, S. 155.

18. А. М. Туричин. Электрические измерения неэлектрических величин. М., Госэнергоиздат, 1959.
19. А. А. Харкевич. Основы радиотехники. М., Связьиздат, 1962.
20. Г. А. Дмитриенко. Чувствительный магнитно-полупроводниковый измерительный преобразователь постоянного тока в частоту.—Измерительная техника, 1963, № 6.
21. А. М. Пшеничников. Анализ работы мультивибратора, собранного по схеме Роера, в промышленных устройствах телеизмерения.—Автоматика и телемеханика, 1959, № 9.

*Поступила в редакцию
23 марта 1965 г.,
после переработки —
12 апреля 1965 г.*