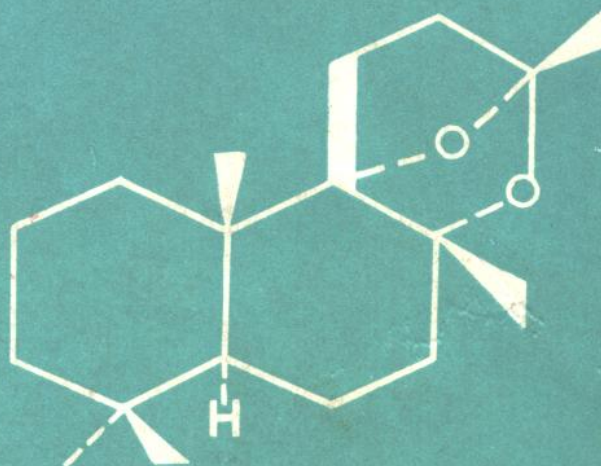


[美] E. T. 塞默 主编

香味
与



香料化学

嗅觉的科学

科学出版社

香味与香料化学

嗅觉的科学

[美] E. T. 塞默 主编

陈祖福 林丽英 曹居东 等 译

叶秀林 校

科学出版社

1989

内 容 简 介

本书是系统介绍香气分子化学的导论。它由香料化学、有机化学以及嗅觉生理学等方面的十八位不同国籍的专家执笔写成。书中首先从生理学角度讨论脊椎动物的嗅觉化学感受作用，继而介绍香气的理论和分类，然后对有机化合物中的萜类、芳香化合物、脂环化合物、杂环化合物和甾族化合物等的结构和香气的关系进行了系统而全面的讨论，并对芳香物质的来源、化学合成方法作了全面而精彩的介绍，最后介绍香味化学品的研究和试验的分析技术。本书资料丰富、体系新颖，是一本对教学和科技工作很有价值的参考书。

本书可作为大学有关专业高年级学生和研究生的教材和参考书，也可供有机化学、香料化学、日用化工、轻工、食品、化妆品等方面的教师、学生、研究人员以及生产香料的科技工作者参考。

Edited by Ernst T. Theimer
FRAGRANCE CHEMISTRY
The Science of the Sense of Smell
Academic Press, 1982

香味与香料化学

嗅觉的科学

[美] E. T. 塞默 主编

陈祖福 林丽英 曹居东 等译

叶秀林 校

责任编辑 张英娥

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1989年9月第一版 开本：787×1092 1/16

1989年9月第一次印刷 印张：31

印数：0001—1760 字数：714,000

ISBN 7-03-001261-5/TQ·7

定价：26.30 元

译 者 的 话

香料与人民生活息息相关。随着人类物质文化生活不断提高和经济建设的迅速发展,人们对香料的需求量与日俱增。国际上香料品种已发展到三千多种,产量急剧增加。我国香料工业方兴未艾,不论品种还是产量,都有广阔的发展前景。

在香料和芳香化学方面,国内外已发表了一些专著和研究论文。但是从生理学角度讨论脊椎动物的嗅觉感受作用,从化学观点研究和阐述香味和嗅觉化学的论著,却实属少见。把内容如此广阔、涉及学科如此之多的这一课题撰写成一本专著,也实难由某一个学科的某一位专家所单独完成。来自不同国家的本书作者——E. T. Theimer 等十八位专家,分别从事香料化学、有机化学以及嗅觉生理学等方面的研究工作;由此可见,由他们合作来完成这本书,本身就意味着撰写本书之难度和内容之丰富。本书包括嗅觉科学的理论,芳香物质的分子结构与香气的关系,各类芳香物质的来源、组成、结构和合成路线,芳香物质的分析检测方法和研究方法等方面的内容。本书搜集了大量的文献资料,结合各作者自己长期从事研究工作的经验写成,内容丰富,体系新颖,论述精辟,既是一本教科书,又是香料化学工作者的一本难得的、很有价值的参考书。

在翻译中,化学和香料方面的名词主要参考了科学出版社1984年出版的《英汉化学化工词汇》(第三版)和1978年出版的《英汉香料技术词汇》,同时也参考了一些其他英汉辞典和著作。

本书的翻译工作得到余宝笙教授和叶秀林教授的热情关心和指导,叶秀林教授仔细审核并校订了全部译稿。译者在此对他们表示衷心感谢。

参加本书翻译工作的有陈祖福(目录、前言、第九、十一、十二章)、刘曼西(第一章)、王欣(第二章)、李志达(第三、十五章)、林丽英(第四、六章及第五章部分)、王壁瑜(第十六章及第五章部分)、辛无名(第十三、十四章和索引)、曹居东、汪毓海、吴毅为、刘汉兴(第七、八、十章),全稿由陈祖福整理。由于本书所涉及学科范围甚广,加上译者水平所限,译文难免有不妥之处,敬请读者指正。

前 言

本书是作为香气分子化学的导论编写的。虽然这个领域已有许多百科全书式的著作,但是,还没有一本以教材的方式来论述这个课题。为了填补这个空白,一批在其各自的领域内都是专家的科学家们,在本书中从化学的观点对各种类型香味物质的广阔领域作了探讨,以便把能刺激嗅觉的那些分子的全貌介绍给读者。为了使概念完整,在严格属于化学内容的那些章的前面,先用几章介绍有关嗅觉系统的生理学、嗅觉机理的现代学说以及香气分子中结构与气味的关系等内容。最后还有关于分析技术的论述,这些分析技术对于芳香化学的研究和实验已越来越重要。

因为每位作者各有其自己的表述风格,所以本书的编辑不可能强求统一。由于每章的完整程度各不相同,因而读者会发现,每一章都各有其特定的侧重点。尽管如此,书中所列出的详尽的书目和文献将能最大限度地满足学生的需要,并为进一步学习已发表的文章提供了方便。

E. T. 塞默

撰稿者名单

(圆括号内的数字表示该作者的著作开始之页数)

- John E. Amore* (17), Department of Otolaryngology, University of California Medical Center, San Francisco, California 94143
- P. Z. Bedoukian* (192), Bedoukian Research, Inc., Commerce Park, Danbury, Connecticut 06810
- M. G. J. Beets* (51), International Flavors and Fragrances, Inc., 1200 AH Hilversum, The Netherlands; 现在地址: 6 Kroonlaan, Hilversum, The Netherlands
- H. Boelens* (83), Naarden International, N. V., 1400 CA Naarden-Bussum, The Netherlands
- Ernst-Joachim Brunke* (270), Dragoco GmbH, D-3450 Holzminden, Federal Republic of Germany
- Edward P. Demole* (237), Firmenich SA, Research Laboratories, CH-1211 Geneva 8, Switzerland
- Marilyn L. Getchell* (1), Department of Anatomy, Morin Memorial Laboratory, Wayne State University School of Medicine, Detroit, Michigan 48201
- Thomas V. Getchell* (1), Department of Anatomy, Morin Memorial Laboratory, Wayne State University School of Medicine, Detroit, Michigan 48201
- V. Herout* (148), Department of Natural Products, Institute of Organic Chemistry and Biochemistry, Czechoslovak Academy of Sciences, 166 10 Prague 6, Czechoslovakia
- Erich Klein* (270), Dragoco GmbH, D-3450 Holzminden, Federal Republic of Germany
- Braja D. Mookherjee* (295), International Flavors and Fragrances, Inc., Union Beach, New Jersey 07735
- Günther Ohloff* (367), Firmenich SA, Research Laboratories, CH-1211 Geneva 8, Switzerland
- Ernst T. Theimer* (180), Rumson, New Jersey 07760
- P. C. Traas* (113), Naarden International, N. V., 1400 CA Naarden-Bussum, The Netherlands
- John P. Walradt* (394), International Flavors and Fragrances, Inc., Union Beach, New Jersey 07735
- Richard A. Wilson* (295), International Flavors and Fragrances, Inc., Union Beach, New Jersey 07735
- T. F. Wood* (341), Givaudan Corporation, Delawanna, New Jersey 07014 现在

地址: Box 1041 Hemlock Farms, Hawley, Pennsylvania 18428

H. van den Dool (213). International Flavors and Fragrances, Inc., 1200 AH Hilversum, The Netherlands

目 录

译者的话.....	i
前言.....	iii
撰稿者名单.....	v
第一章 脊椎动物的嗅觉化学感受作用的生理学.....	1
I. 嗅觉功能的解剖学和细胞学基础.....	2
II. 嗅觉感受作用的神经生理学.....	4
III. 气味检测的分子生物学.....	13
IV. 提要: 嗅觉信息向脑部传递过程概要.....	13
第二章 气味的理论和气味的分类.....	17
I. 引言.....	17
II. 气味物质的物理化学.....	17
III. 嗅觉的生物物理学.....	21
IV. 嗅觉的心理失常.....	26
V. 嗅觉刺激的理论.....	29
VI. 香气分类.....	37
VII. 芳香分析.....	42
VIII. 气味物质的混合.....	44
第三章 香气与兴奋剂的结构.....	51
I. 引言.....	51
II. 信息的模式.....	51
III. 分子的参数和相互作用.....	56
IV. 手征性.....	59
V. 非基本香料.....	65
VI. 基本香料.....	68
VII. 结论.....	82
第四章 含 2, 6-二甲基辛烷碳架的无环单萜醇类.....	83
I. 一般介绍.....	83
II. 橙花醇和牻牛儿醇.....	86
III. 沉香醇.....	93
IV. 香茅醇.....	100
V. 月桂烯醇.....	106
VI. 二氢月桂烯醇.....	108
第五章 一些令人感兴趣的环状单萜醇类化学的进展.....	113
I. 引言.....	113
II. 5-甲基-2-(1-甲基乙基)环己醇(薄荷醇).....	114
III. 2,6,6-三甲基二环[3.1.1]-2-庚烯-4-醇(马鞭草烯醇), 6,6-二甲基二环[3.1.1]-2-庚烯-2-甲醇(桃金娘烯醇)和6,6-二甲基-2-亚甲基二环[3.1.1]-2-庚烯-3-醇(松香芹醇).....	123
IV. $\alpha, \alpha, 4$ -三甲基-3-环己烯-1-甲醇(α -松油醇)以及外-和内-1,7,7-三甲基二环[2.1.1]-2-庚醇(冰片).....	131
V. 单萜醇类.....	138
第六章 倍半萜醇类.....	148
I. 引言.....	148
II. 无环倍半萜醇类.....	150
III. 单环倍半萜醇类.....	152
IV. 双环倍半萜醇类.....	157
V. 三环倍半萜醇类.....	171
VI. 四环倍半萜醇类.....	178
VII. 具有去甲倍半萜特性的醇类.....	178

第七章 苯衍生物的环取代的醇类	180
I. 引言.....	180
II. 芳基烷醇类.....	181
III. 苯乙醇类.....	182
IV. 纯化精制.....	184
V. 二甲基苄基甲醇和它的乙酸酯.....	190
第八章 紫罗兰芳香化合物	192
I. 引言.....	192
II. 紫罗兰酮.....	192
III. 鸢尾酮.....	205
IV. 大马酮类.....	208
V. 壬二烯醛和壬二烯醇.....	209
VI. 含炔键的化合物.....	210
VII. 商业上的重要性.....	212
第九章 岩兰草油组分的合成	213
I. 引言.....	213
II. 岩兰草油馏分及其乙酰化衍生物.....	213
III. β -岩兰草酮.....	214
IV. α -岩兰草酮(异诺卡酮).....	231
V. 烯酮和有关岩兰草组分.....	231
VI. 结束语.....	236
第十章 茉莉的芳香	237
I. 茉莉花油.....	237
II. 茉莉花油的化学成分.....	238
III. 茉莉花油的影响特性的组分.....	243
IV. 茉莉酮类化合物的生源学说.....	245
V. 茉莉型香料及其合成.....	247
第十一章 檀香木芳香化学	270
I. 东印度的檀香油.....	270
II. 檀香烯和檀香醇的合成.....	271
III. 合成的檀香型芳香化合物.....	282
IV. 化学结构与檀香香味之间的关系.....	292
第十二章 天然麝香化合物的芳香化学	295
I. 引言: 麝香气味的天然存在.....	295
II. 天然大环麝香的来源.....	295
III. 天然大环麝香酮.....	296
IV. 天然大环内酯.....	302
V. 麝香成分的合成.....	303
VI. 大环麝香化合物的香气.....	332
VII. 大环麝香化合物的生源合成.....	337
VIII. 自然界的甾族麝香.....	339
第十三章 合成麝香的化学: (一)非苯麝香化合物	341
I. 引言——历史背景.....	341
II. 大环麝香化合物.....	341
III. 非苯多环麝香化合物.....	347
第十四章 合成麝香的化学: (二)苯型麝香化合物	349
I. 引言.....	349
II. 硝基麝香化合物.....	349
III. 非硝基麝香化合物.....	352
IV. 结构与香气的相互关系.....	364
第十五章 龙涎香的芳香	367
I. 龙涎香: 存在和性质.....	367
II. 龙涎香的香气成分.....	368
III. (+)龙涎香醇、(-)香紫苏醇以及 (+)-泪柏醇的化学联系.....	374
IV. 龙涎香香料的结构与活性关系.....	375
V. 龙涎香型香料的分子特征: 嗅觉香 感的三直立键规则.....	388

第十六章 香料的分析	394
I. 引言.....	394
II. 取样.....	394
III. 分离的方法.....	395
IV. 色谱分离方法.....	400
V. 鉴定技术.....	409
参考文献	420
索引	463

第一章 脊椎动物的嗅觉化学感受作用的生理学

THOMAS V. GETCHELL 和 MARILYN L. GETCHELL

引言.....	1	C. 辨别和编码的外周机制.....	7
I. 嗅觉功能的解剖学和细胞学基础.....	2	III. 气味检测的分子生物学.....	13
II. 嗅觉感受作用的神经生理学.....	4	IV. 提要: 嗅觉信息向脑部传递过程概要.....	13
A. 方法和术语.....	4		
B. 由气味活化引起的细胞机制.....	6		

引 言

本章先简要总结外周嗅觉系统的神经解剖,主要是嗅上皮,其次也涉及嗅球及嗅觉通路中的高级中枢。文中重点是详细讨论主要靠电生理技术所显示出来的嗅觉感受器神经元的生理活性,以及气味物质与嗅细胞化学感受膜的相互作用。我们将心理学的和生物化学的实验结果与由神经生理学研究得到的结果统一起来,并且在一定的范围内,将这些结论与气味素质的编码、适应性、传递和分子识别等的机制联系并加以探讨。最后,我们将以一个对某种气味由鼻孔吸入从而启动外周感受器和嗅觉感受器等各种过程的总结来结束本章。按照习惯,高级脑中枢与嗅觉辨别的联系等有关神经生理学的细节已超出了本章的范围。文中所引资料收至 1978 年夏天的有关文献。

最近出版了几本优秀著作、专题论文集以及综述文章,对脊椎动物的化学嗅觉所提出的论题要比本文所涉及的更为广泛。这些书包括:

Methods of Olfactory Research, Moulton, Turk, and Johnston (eds.) (1975); Chemical Signals in Vertebrates, Muller-Schwarze and Mozell (eds.) (1977); Mammalian Olfaction, Reproductive Processes, and Behavior, Doty (ed) (1976); Food Intake and Chemical Senses, Katsuki, Sato, Takagi and Oomura (eds.) (1977); Olfaction and Taste VI, Le Magnen and MacLeod (eds.) (1977); Neurochemistry of Olfactory Circuits, in Society for Neuroscience Symposia Vol. III, Ferrendelli (ed.); The olfactory system: A model for the study of neurogenesis and axon regeneration in mammals, Graziadei and Monti-Graziadei, in Neuronal Plasticity, Cotman (ed.); Biochemical Markers of the Primary Olfactory Pathway, Margolis, in Advances in Neurochemistry, Agranoff and Aprision (eds.); Physiology of Olfactory Reception, Gesteland, in Frog Neurobiology, Llinas and Precht (eds.); Structure-Activity Relationships, G. Benz (ed.) (1976); and Transduction et codage des informations olfac-

• 1 •

1106622

I. 嗅觉功能的解剖学和细胞学基础

能察觉易挥发性的、低分子量的有机分子(刺激物、气味、有气味的物质, 引起嗅觉的物质)的感觉细胞是嗅觉感受器神经元。人体中嗅觉感受器神经元位于鼻腔中一个相当小的区域(约 2.5cm^2), 称为嗅上皮(图 1-1)。嗅上皮覆盖着一部分中鼻隔的侧壁和上鼻甲的中央壁。正常呼吸时, 随着每一次吸气, 携带着挥发性分子的空气就通过外鼻孔进入到鼻腔并经过上皮表面。此后, 空气通过内鼻孔而通向肺部, 随着每次呼气, 则发生相反的过程。因此, 正常呼吸循环时, 膈肌和胸壁的有规律的收缩所引起的空气流是导致嗅上皮暴露于可能引起嗅觉的分子的最初过程。

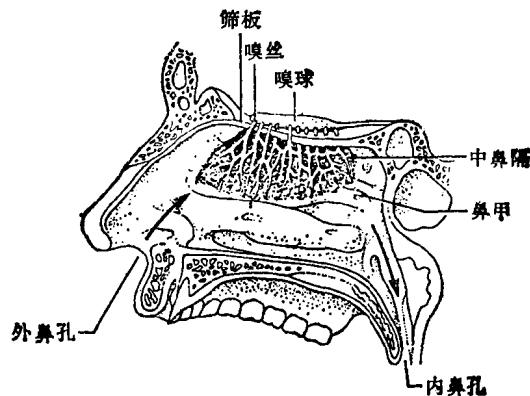


图 1-1 人类鼻腔一般结构的断面略图, 表示出其宏观的解剖组分和携有气味分子的空气通路

所有高等动物, 其嗅上皮的细胞组织都非常相似 (Graziadei, 1971), 其厚度大约为 $150-300\mu\text{m}$, 并含有三种类型的原始细胞——嗅觉感受器神经元 (ORC)、支持细胞 (SC) 和基细胞 (BC), 以这三种原始类型的细胞为核心形成了嗅上皮的不同的三层 [图 1-2(a)] 粘膜层 [MU], 呈连续分布, 整个上皮表面均在它的覆盖之下, 该层大约厚 $10-50\mu\text{m}$, 气味分子必先穿过此层才能与细胞要素相互作用。估计分子以 $10-66\text{mm}/\text{min}$ 的速度掠过表面 (Moulton and Beidler, 1967)。约 50×10^6 个嗅觉感受器神经元组成了鼻腔侧部的感觉上皮, 后者每 $100\mu\text{m}^2$ 约有 10 个感受器神经元。嗅觉感受器细胞是原始类型的双极神经元 [图 1-2(a)]。树突从位于中间核心 [ORC, 图 1-2(b)] 的胞体发出, 其直径约为 $1-2\mu\text{m}$, 树突末梢伸向上皮表面, 在此终止为一个结, 几根长的纤毛从结上发出, 伸入粘液中。纤毛长度可达 $200\mu\text{m}$ 。与此相近, 感受器细胞的轴突伸进粘膜下层 (SM), 在此与其它轴突接合形成嗅丝。嗅丝——即被雪旺氏细胞(胶质细胞)和结缔组织基质包绕的嗅觉感受器细胞轴突束——通过筛骨的筛板而进入颅腔(图 1-1)。轴突伸到嗅球, 与二级神经元僧帽细胞/丛细胞形成突触。感受器神经元的无髓鞘轴突属于身体中最小的一类轴突, 其模式横截面直径为 $0.2\mu\text{m}$ 。这类轴突不分支或者不与其他神经元形成突触联接即直接伸到嗅球中。相邻的感受器神经元之间很少有或者没有横向联系的低阻抗的通道(缝隙连接)。也缺乏由脑部发往感受器神经元的传出(运动)输入。由于缺少传出反馈、

电性连接或感受器神经元之间的突触性相互作用，因此一般都认为这一级感受器神经元是作为独立的生理单位行使其功能的。

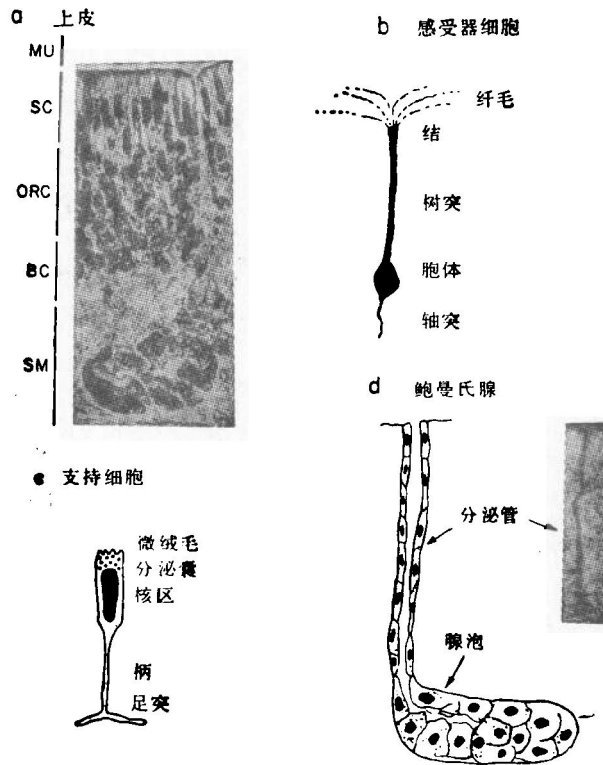


图 1-2 显微照相(a,d 右)和绘图 (b,c,d 左)表示嗅上皮(a)的构造及其主要细胞成分 (b,c,d)

上皮中第二种细胞是支持细胞[图 1-2(c)]. 很显然,支持细胞为嗅上皮提供了厚度. 表面上,支持细胞包围着感受器细胞树突,从上皮表面看,支持细胞呈六角形排列使感受器神经元彼此分开. 感受器细胞树突的顶部和支持细胞通过在粘膜表面上的紧密连接而束缚在一起. 这种支持细胞可能具有三种功能: 第一,机械的功能,即保持末梢上皮表面的结构整体性;第二,分离的功能,使上皮表面上的粘液与细胞周围的细胞外液分开;第三,障碍的功能,阻止初始非脂溶性分子移过嗅上皮. 相邻的支持细胞的顶部还具有缝隙连接. 缝隙连接使支持细胞侧向联系成网,支持细胞核心形成了嗅上皮的末端核心层(SC)[图 1-2(a)]. 核心下柄相互靠近呈分枝状伸入足突,看起来就好象张开的基膜. 核心上部伸向上皮表面,若干短的微绒毛($10\mu\text{m}$)在此伸入粘液中. 该区还含有与囊泡结合的物质,经组织化学的染色鉴定是酸性的,很可能是与硫酸结合的粘多糖 (Getchell and Getchell, 1977b).

形状不规则的基细胞,其核形成了最靠近中部的核层(BC),这些基细胞深藏在嗅上皮中[图 1-2(a)]. 虽然这些细胞在完整的上皮中的确切作用还不清楚并有争议,但大量的形态学证据 (Graziadei and Monti-Graziadei, 1978) 和生物化学证据 (Margolis, 1975, 1977) 使人们认为其可能的两种功能: 在正常细胞更新的过程中,周而复始地从

将发展为功能上成熟的嗅觉感受器神经元的细胞群中除去衰朽的细胞；由于某种损伤性的化学作用，而使嗅上皮坏死并随之失去其嗅觉功能时，基部中的某些细胞就会起干细胞群作用而更新感觉上皮和恢复嗅觉功能。

大型多细胞鲍曼氏腺(嗅腺)基本上位于粘膜下层[图 1-2(a) 和 (d)]该腺是外分泌腺，经由横穿嗅上皮的分泌管道而开口于嗅上皮表面。组成腺泡的分泌细胞含有颗粒群物质，该物质经组织化学的染色鉴定是中性的粘多糖 (Getchell and Getchell, 1977b)。

总之，嗅上皮由三种主要类型的细胞——嗅觉感受器细胞、支持细胞和基细胞组成。嗅觉感受器神经元的主要功能是对气味的强度、持续性和质量进行检测和编码，并将之传递给嗅球和高级皮质中心 (Macleod, 1971; Schepherd, 1972; Shepherd et al., 1975)。基细胞似乎是在正常细胞更新及嗅上皮复厚期间逐渐变得有活力的干细胞。支持细胞和鲍曼氏嗅腺的腺泡细胞则可能提供特殊类型的粘多糖分泌物作为覆盖在上皮表面的粘液层。

II. 嗅觉感受作用的神经生理学

电生理学的研究提供了有关嗅觉感受器神经元功能的两点基本情况。第一，测定了由气味与化学感受膜之间的作用引起并以电信号方式传递到脑部的神经过程顺序。第二，关系到分子辨别、气味的强度和质量的编码问题。在逐个地讨论所有这些题目之前，我们先简单介绍一下研究方法及术语。

A. 方法和术语

当嗅上皮受到嗅觉刺激时，用合适的生理记录技术可从上皮记录到三种形式的瞬时电压。第一种型式(图 1-3 左)是一种由上皮表面记录到的缓慢的电压变化。Ottoson (1956)称其为嗅电图。虽然该电压变化是典型的负单相电压，但它可能由两个电压成分组成，振幅大的负成分之前有一个起始瞬时正电压。例如(图 1-3 左)，用正丁醇能诱发出一个持续 4 秒兼有一个小振幅的正瞬时电压 $Veogc (+)$ 与紧随着的大振幅的负电压成分 $Veog (-)$ 的瞬时双相电压。通常把 $Veog (-)$ 当作感受器电位总和，即 $Veog (-)$ 代表了许多感受器细胞响应气味刺激而产生的兴奋响应。 $Veog (-)$ 的振幅随气味浓度增加而系统地增加 (Ottoson, 1956, 1971; Getchell, 1974b)。这就意味着随着气味变浓，敏感的感受器神经元变得更加去极化，而不太敏感的感受器神经元则被活化。有些证据支持关于 $Veog (-)$ 含义的这些结论(例如，Ottoson, 1970, 1971; Getchell, 1974b; Getchell and Getchell, 1977a)。已有三种不同的机制以解释 $Veog (+)$ ：第一种认为 $Veog (+)$ 是电化学记录伪迹 (Ottoson, 1956; Muller, 1971)；第二种认为是嗅觉感受器响应气味刺激时所产生的抑制性响应 (Gesteland, 1964, 1967)；第三种则认为是支持细胞在响应气味刺激时所产生的的一种分泌响应 (Okano and Takagi, 1974)。有关的详细研究表明 $Veog (+)$ 的响应特点来源于细胞，而分泌过程与对 $Veog (+)$ 的解释是一致的 (Getchell, 1974, b, 1977a, b)。

第二种型式的瞬时电压是在上皮间电极漂移期间从嗅感受器神经元作胞外记录而记到的一种单元动作电位(图 1-3 右)。单个动作电位(峰电极、冲动)通常是低振幅的，并

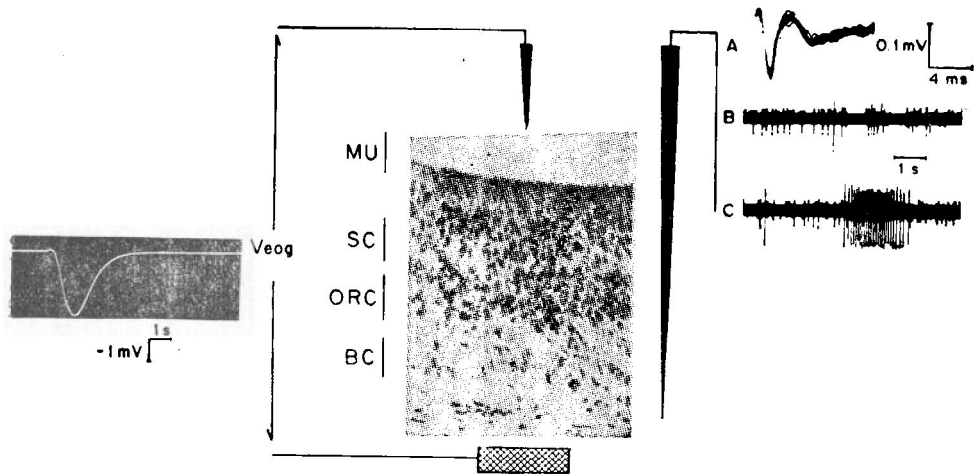


图 1-3 表示嗅上皮的细胞构造与鉴别一般响应的细胞外记录电极位置之间的相互关系。Veog (左)以及由单嗅觉感受器神经元响应气味刺激时产生的单峰电位(右)。右图 B 显示从两个感受器神经元记录到的由大大小小振幅的峰电位代表的背景自发活动。A 中时间基线被延长以使大振幅峰电位显示出其三相 (+, -, +) 电压构造。C 中所示轨迹代表响应气味刺激时的兴奋发放。小振幅峰电位所代表的感受器神经元不响应气味刺激

且持续的时间很短,即不超过 8ms(A)。许多感受器神经元表现有自发活动,即在无给予实验诱导刺激的情况下有冲动发放(B),其速度变化范围甚大,为 0.07—1.8 峰电位/秒。大多数感受器细胞(68%)的自发冲动发放速度都很低,通常不高于 0.4 峰电位/秒 (Getchell, 1974a),和其他神经元相比,嗅觉感受器神经元的自发活动速度是很低的。例如听觉神经纤维的自发活动速度为 46 峰电位/秒。对嗅觉神经元自发活动在感觉信息传递中可能起的作用的看法分歧很大。一种认为该自发活动简单地反映了生物噪声。另一种则认为该自发活动作为动态装置参考点到测定近阈值化学刺激时可能是有意义的 (Getchell, 1974a; Getchell and Getchell, 1974; Van Dronghelen, 1978)。在响应气味刺激时,响应的感受器神经元表现出兴奋冲动发放,伴有特征顺序的峰电位间隔 (C)。增大气味的浓度,将使发放频率随之增加。

第三种形式的瞬时电压(图 1-4)是跨膜电位变化。跨膜电位变化十分清楚地说明了在感受器神经元的分子激活与随之而来的电通道打开之间存在着的偶联机制。使用尖端特别精细的微量移液管(小于 $0.1\mu\text{m}$) 作神经元胞外记录可获得这种跨膜电位变化。虽然使用适宜的电生理控制及细胞鉴定技术也很难获得这样的记录,但是所得到的记录确实使人们认识到跨膜机制与由气味诱发的细胞活动是相关联的(Aoki and Takagi, 1968; Tarbman and Gesteland, 1974; Getchell, 1977a, b; Suzuki, 1977)。

总之,每一种型式的电生理记录技术都提供了有关嗅上皮细胞组成活动的不同资料。第一种 Veog 提供了嗅上皮活动的一般情况;第二种动作电位提供了单个感受器细胞的活动情况;而第三种胞外记录的瞬时电压则提供了跨膜活动情况。

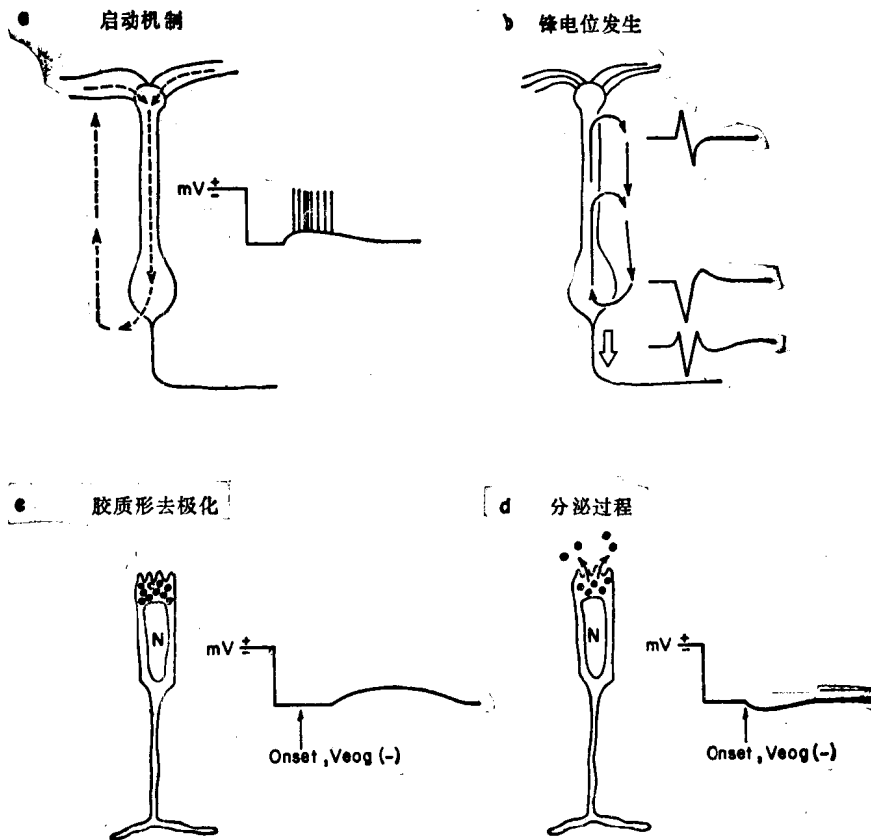


图 1-4 表示嗅觉感受器神经元 (a,b) 和支持细胞 (c,d) 中气味诱导的激活过程. 有关的详细叙述见本文中内容

B. 由气味活化引起的细胞机制

某些分子与嗅上皮的相互作用为机体提供了大量的关于变化的化学环境的信息. 这种信息可以将对化学刺激的感受诱导变为嗅觉. 已经用上述的电生理技术和神经解剖技术分析了可在嗅上皮中运行的能启动这一连串响应的神经机制的基本顺序. 现在对该顺序作一简要总结.

嗅觉刺激穿过粘液层与感受器细胞末梢区域纤毛或结上的细胞膜分子受体相互作用, 与特异的跨膜离子传导机制偶联, 分子相互作用结果产生启动电流, 该电流流入感受器细胞的树突区[图 1-4(a)]. 虽然不能精确定位此时感受器的作用位点, 但是所得的上皮内阶梯式 $Veog (-)$ 记录支持了某种假说, 该假说认为嗅上皮的末端成分起着由气味活化的电流通道的作用 (Ottoson, 1956; Bgzov and Florova, 1964; Getchell, 1977a). 如果各种型的感受器位点是杂乱地分布的, 在空间上不局限于单根纤毛或一个纤毛区, 那么嗅结就是嗅觉系统中进行信号整合的第一个位点. 此后启动电流经过树突传导到感受器胞体. 用细胞内微量移液管可在此记录到跨膜去极化, 即启动电位, 动作电位典型地重叠在此电位上[图 1-4(a)]. 感受器细胞膜的电性(Suzuki, 1977)以及计算出的细胞浆固有的特异阻抗都指示出该长度常数足以使电流向心传导到胞体始段轴突的峰电位发生

位点上(Ottoson and Shepherd, 1967; Getchell, 1977b),由气味诱发的兴奋响应,其特征是最初阶段的几个峰电位间隔呈系统减少。该特征顺序可能反映由嗅觉物质引起的启动电流迅速侵入峰电位发生位点(Getchell, 1974a)。接着,胞体始段轴突中的启动电流激活峰电位再生机制(Getchell, 1973)。轴突始段也表现为感受器神经元中第二个信号整合点。再生电流侵入到感受器细胞的树突和轴突区,一些可区分的极性的动作电位可以用胞外记录法得到,如图 1-4(b)所示。由感受器细胞轴突传递到嗅球的最终型式的冲动是由气味与化学感受膜的复杂的相应作用、特异的跨膜离子传导变化以及离子流的流动所导致的。这些冲动都与嗅觉感受器神经元的指定区域相关。

支持细胞在维持粘液与嗅上皮的细胞外液的分隔中起着重要作用。根据电镜观察(Bloom, 1954; Graziadei, 1971; Okano and Takagi, 1974; Reese, 1965),上皮表面电生理记录(Okano and Takagi, 1974)以及胞内记录(Getchell, 1977a, b)已提出支持细胞的分泌过程可直接响应气味而被活化。例如 Okano and Takagi (1974)报道的组织学证据证明只有氯仿、叔丁醇一类刺激物诱发 $Veog (+)$ 时分泌过程才能被激活。诱发 $Veog (-)$ 的气味不引起分泌物明显释放,这意味着某些类型的化合物,通常是一些麻醉剂或刺激物,能优先使支持细胞释放分泌物。这些分泌物可能是一些酸性的粘多糖,其释放可以改变嗅上皮周围的粘液组成,从而为嗅觉感受器神经元的顶部提供至关重要的保护因子。支持细胞的胞内记录还表明其跨膜去极化作用[图 1-4(c)]与包绕视神经纤维以及包绕中枢神经系统神经元的胶质细胞的跨膜去极化相类似。该跨膜去极化作用可能是由嗅觉感受器神经元和支持细胞之间的细胞外间隙中钾离子的累积所引起的。钾离子的增加可能是气味诱发的嗅觉感受器细胞活动的结果。因此,支持细胞在嗅上皮的整合作用中执行了几个重要功能。第一,支持细胞与感受器神经元形成紧密连接,从而维持了嗅上皮的结构性整体性;第二,支持细胞将分泌物排入粘液层,并在一定条件下还供给嗅粘膜特殊类型的粘多糖;第三,支持细胞参与嗅上皮细胞的离子环境的调节。

总之,气味与嗅纤毛和嗅结的化学感受膜分子受体相互作用。细胞末端所产生的电流电性扩展到始段轴突并在此启动产生峰电位。此外,嗅觉物质可以引起支持细胞释放分泌物从而改变浸浴着上皮表面的粘液的本质。支持细胞还可能维持外离子环境的稳定。

C. 辨别和编码的外周机制

我们已经叙述了嗅觉感受器细胞将变化的化学环境的信息传递到脑部的顺序以及外周感受器在实行这一传递时所发生的各种变化。从感受器细胞记录到的以冲动发放型式编码的信息内容可将刺激的基本参数,即嗅觉物质的浓度、感受器神经元与嗅觉物质接触时间传递出去。一个人根据自己的经历可以认识到人的嗅觉世界是相当丰富的,具有多样嗅觉。人的嗅觉的多样性如同视觉系统所感觉到的多种多样的色彩一样。可以预计,嗅上皮的组织类似于视网膜。视网膜只有三种类型视感受器,每一种感受器对一种波长的光最为敏感,即红光波长为 611nm;绿光为 530nm;蓝光为 460nm。早就有人试图根据感性的认识对气味的分类下定义(例如 Linnaeus, 1952; Moncreff, 1949; Amoore, 1964; 有关这些早期研究的综述见 Engen, 1971; Davies, 1971; Koster, 1975; Moncrieff, 1977; Amoore, 1977b),各个嗅觉感受器神经元对可以代表各种基本气味的