科 学 通 报
第38卷 第4期 CHINESE SCIENCE BULLETIN 1993年2月

蚱蝉听神经对声信号时间参数的编码*

沈 钧 贤
(中国科学院生物物理研究所,北京 100101)

关键词 蚱蝉、听神经、时间编码

蝉是昆虫中利用声信号进行种内通信的代表. 蝉在求偶过程中, 雌蝉只对同种雄蝉的鸣声有趋声行为反应[1,2]. 在蝉的生态环境中, 不同种属的蝉同地共生在一起, 它们鸣声的功率谱和主峰频率相差不大. 因此, 雌蝉单靠鸣声载频来辨别是否是同种雄蝉发出的鸣声是非常困难的. Doolan 等用行为实验表明, 雌囊蝉 (*Cystosoma saundersii*) 对同种雄蝉的辨认是一个双阶段过程: 雄蝉鸣声的载频在长程通信(飞行)中起主要作用, 而鸣声时间参数对于短程通信(如行走求偶等)更为重要[3]. 看来蝉声的时间信息在蝉鸣声识别方面具有特殊的意义.

本项研究的目的, 是用神经电生理方法研究蚱蝉听觉神经系统对声信号时间参数的编码与加工的特征, 有关内容很少见报道[4-6]. 本文介绍蚱蝉听神经的时间编码特征, 并将讨论蚱蝉听觉最小时间间隔分辨能力问题.

1 实验材料与方法

1.1 材料

成年雄与雌性蚱蝉 *Cryptotympana atrata* (同翅目, 蝉科) 40只在夏季采集于北京西郊的树林中, 按性别分开饲养在昆虫箱内, 室温约25℃.

1.2 标本制备

剪去蝉的双翅和胸肢, 用松香与蜡将蝉的背部粘固在金属小架上, 腹面朝上. 暴露胸腹联合神经节. 用注以3mol KCl 或5% 荧光染料 Lucifer yellow 水溶液的玻璃微电极记录单个听神经纤维的声反应活动, 或用铂丝电极从听神经干记录复合动作电位, 并测定其有关生理特征. 用 Nihon Kohden DAB-1100 型直方图机作刺激后的时间直方图 (PSTH). 有些数据由 DATA 6000 型波形分析仪采样, 采样时间20μs, 储存在软盘中, 备以后分析.

1.3 声刺激

本研究所用的单脉冲刺激为短纯音, 上升下降时间各为1ms, 脉冲时程 (pulse duration, PD) 变动范围为1—30ms; 所用的多脉冲声刺激内含脉冲数5或6个, 每个脉冲的时程变动范围为1—12ms; 时程1ms 的声脉冲的上升下降时间为100μs, 其它为1ms; 脉冲重复间隔 (pulse repetition interval, PRI) 为脉冲时程的2倍, 占空因素为50%. 以上参数包含了蚱蝉鸣声的典型时间参数. 由刺激程序发生器(英国 HG-100 型)输出电信号, 经功率放大后驱动宽带扬声器产生声刺激. 声脉冲的载频范围为1—20kHz. 声强以 dB SPL (声压级) 表

1992-06-11 收稿, 1992-09-02 收修改稿.
* 国家自然科学基金资助项目.

示，0dB 等于 20μPa，精度±1dB．提供刺激的速率为 1 次/s．实验在电磁屏蔽、隔声、防震的消声室内进行．

2 结果与讨论

2.1 蚱蝉鸣声的时间特征

蚱蝉的鸣声由左右两个发声膜交替受迫振动发出的、程式基本上不变的声脉冲组构成．图 1 为蚱蝉鸣声经数字采样的部分示波图．每侧的发声膜产生一个脉冲组，同侧的声脉冲组的重复间隔(I_1)约为 20ms，异侧相连脉冲组的间隔(I_2)约 10ms；每个脉冲组含 3 或 4 个可分离的声脉冲，脉冲的上升时间约为 60μs，其波幅快速衰减．若选取前 3—4 个波为其时程(PD)，平均约为 0.87±0.13ms，脉冲重复间隔 (PRI) 平均约 1.9±0.5ms．

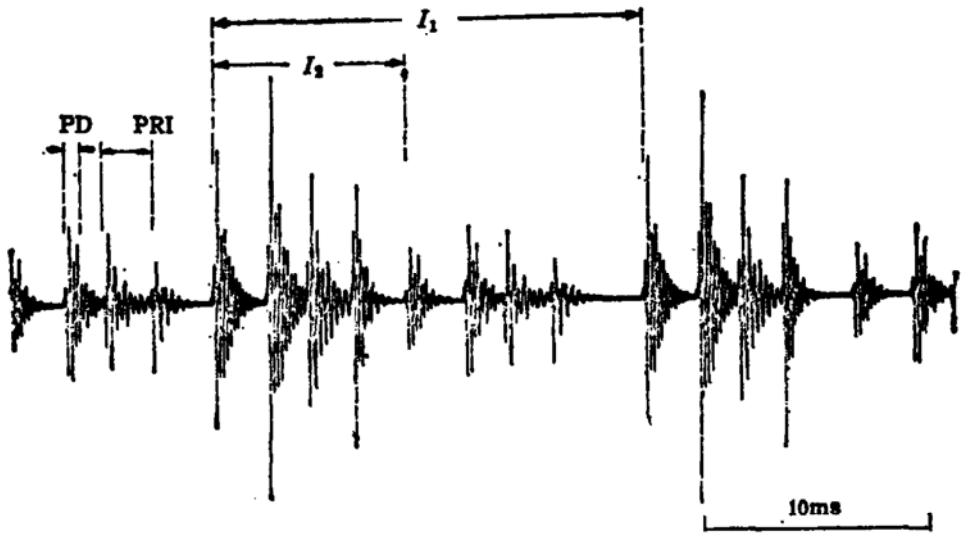


图 1 蚱蝉鸣声的示波图

图中 I_1, I_2 及 PD, PRI 说明见正文．因测量用传声器位于蝉的一侧，故所记录到的蝉鸣声中一组多脉冲的幅度比另一组大

2.2 单脉冲信号时程的神经编码

用不同时程的声刺激，测试蚱蝉听神经的声反应． 发现所有初级听神经元的瞬时放电模式都是紧张型 (tonic)，即对于适宜声强和频率的单次声刺激，听神经细胞的反应为一串锋脉冲 (spike) 发放．图 2(a) 为 PSTH，表示单个听神经纤维对不同时程刺激的典型放电模式．当声刺激时程 (PD) 增加时，听神经元的放电时程 (firing duration, FD) 相应地增加．图 2(b) 表示听神经元平均 FD 与 PD 之间关系，两者呈正相关，这意味着初级听神经元能较好地“复制”信号时程．图 2(c) 表示蚱蝉初级听神经元的基于锋数的时程反应函数 (RF)，具有长通 (long-pass) 滤波特征，且逐步地达到锋值(所谓“长通”滤波特征，是指神经元对于时程长于某个极小值的声刺激均能作出相关的时程编码反应的性质)．

2.3 多脉冲信号时间参数的编码

多脉冲声信号的时间参数，主要包括多脉冲组所含脉冲数，每个脉冲的时程，脉冲重复间隔等．图 3 表示蚱蝉初级听神经元对多脉冲声信号反应时放电重复间隔 (firing repetition

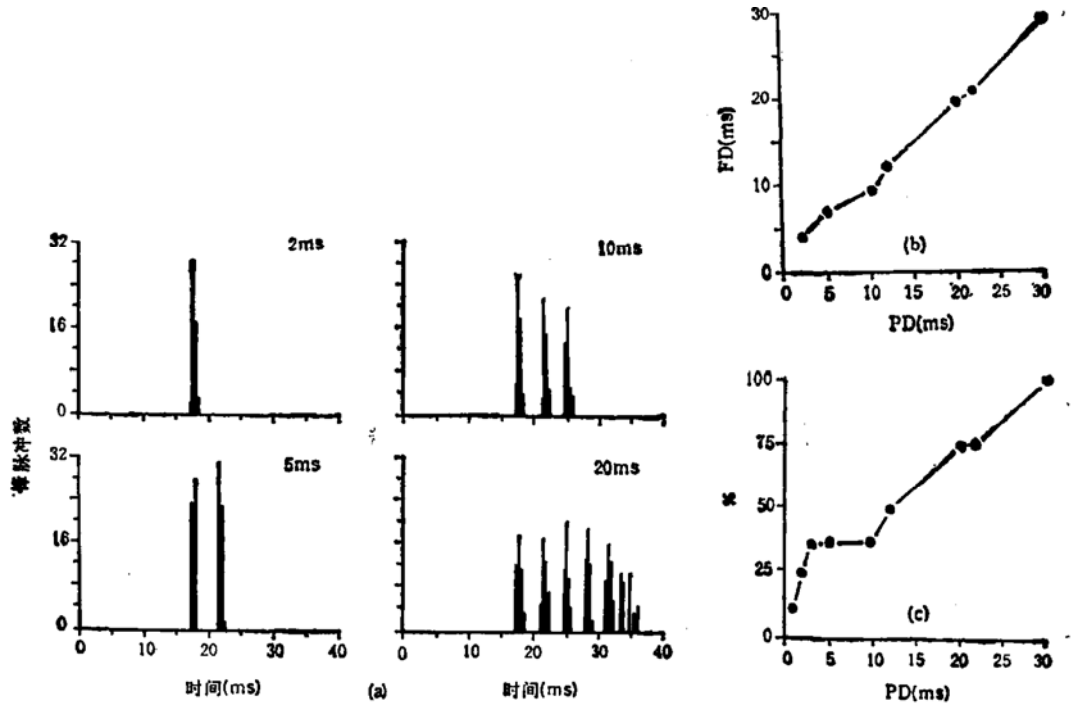


图 2

(a) PSTH，表示蚱蝉初级听神经元对不同时程刺激的瞬时放电模式。声信号频率 4.5kHz，强度为阈上 20dB，采样宽度 0.5ms，实验次数 50 次，各图右上方数字为 PD；(b) 初级听神经元的放电时程(FD)与刺激信号时程（PD）的关系；(c) 基于平均锋数的信号时程的反应函数(以最大反应的%表示)

interval, FRI）与脉冲重复间隔（PRI）的关系。这里，实验所用的多脉冲组刺激内含 6 个脉冲，PD 范围从 1—12ms，PRI 为 2—24ms。发现这些神经元对多脉冲组内每个声脉冲都有明显的放电反应，除 PRI — 2ms 以外，FRI 基本上与 PRI 相等，且与脉冲顺序关系不大，标准离差 SD 很小，在 0.1—0.3ms 范围内变动。因此，可以认为蚱蝉初级听神经元具有时间锁定功能，基本上以同步码方式“复制”声刺激信号的各项时间参数。

2.4 最低可分辨时间间隔

当声刺激信号的 PD — 1ms，PRI — 2ms 时，蚱蝉听神经的反应出现明显例外（图 3）。图 4(a),(b) 分别表示初级听神经元对由不同 PD 与 PRI 的 5 个脉冲组成的声信号刺激的反应直方图。发现在这两种声刺激条件下的 PSTH 十分相似，FRI 均约为 4ms。两者的区别仅在于当 PD — 1ms，PRI — 2ms 时，只能诱发出 3 个动作电位。不过，听神经的放电总时程大体上与刺激信号的总时程相当。另外，当脉冲数减到 2 个时，放电锋数也有 2 个，FRI 仍约为 4ms。看来，蚱蝉听觉最低可分辨时间间隔约为 2ms，而在神经编码时放电重复间隔等于 4ms，即为脉冲间隔的 2 倍，出现所谓“倍时宽”现象。

如上所述，蚱蝉鸣声的单脉冲时程约 0.9ms，脉冲重复间隔约为 2ms，每脉冲组的脉冲数为 3 或 4 个。如果将自然鸣声作为刺激，蚱蝉听神经能否完整地“复制”鸣声的最小组分(即单个脉冲)的时间参数，尚需进一步实验。至于经过“倍时宽”神经编码后的信息在听中枢识别鸣声时有何意义，有待于深入研究。

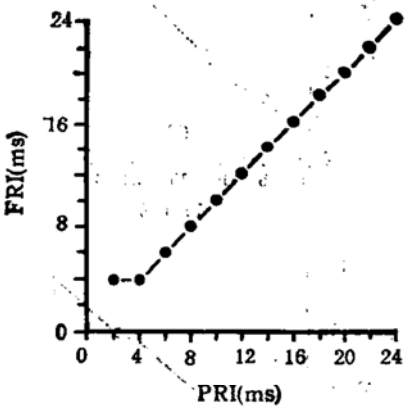


图 3 蚱蝉初级听神经元对多脉冲声信号反应的放电重复间隔(FRI)与脉冲重复间隔(PRI)的关系

实验次数 $n = 25$

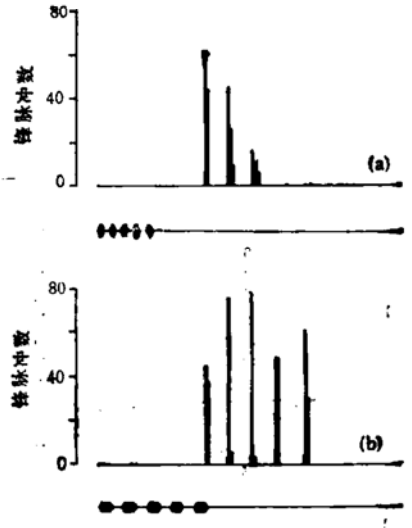


图 4 蚱蝉初级听神经元对短时程、短重复间隔的多脉冲组刺激的反应直方图

实验次数 100 次。(a)对 PD = 1ms, PRI = 2ms 的 5 脉冲声刺激的反应; (b) 对 PD = 2ms, PRI = 4ms 的 5 脉冲声刺激的反应

参 考 文 献

[1] Elsner, N., Popov, A. V., *Adv. Insect Physiol.*, 1978, 13: 229—335.

[2] Huber, F., *Neuroethology and Behavioral Physiology*, Springer, Berlin, Heidelberg, 1983, 108—135.

[3] Doolan, J. M., Young, D., *J. Exp. Biol.*, 1989, 141: 113—131.

[4] Huber, F., Wohlers, D. W., Moore, T. E., *Physiol. Entomol.*, 1980, 5: 25—45.

[5] Shen Jun-xian, *Chinese J. Acoustics*, 1988, 7: 164—170.

[6] Michelsen, A., Larsen, O. N., in *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, Vol. 6, Pergamon, 1985, 495—556.