

鸣叫雄蝉的听觉反应及其与发声的内源关系*

杨新宇 陈 浩 徐慕玲 蒋锦昌

(中国科学院生物物理研究所, 北京 100101)

摘要 黑蚱蝉(*C. atrata* Fabr.)的静息雄蝉对 70 dB(SPL)左右的刺激声脉冲反应的听神经复合动作电位(简称“听神经电位”)的潜伏期和幅值分别平均为 (3.92 ± 0.28) ms 和 (0.32 ± 0.22) mV, 鸣叫雄蝉虽对外部刺激声脉冲基本无反应, 但对耦合在刺激声脉冲中的叫声脉冲有敏感反应, 听神经电位的潜伏期和幅值分别为 (4.16 ± 0.43) ms 和 (0.46 ± 0.25) mV. 鸣叫雄蝉听神经电位前的负电位表征了发声与听觉神经回路之间存在内源联系.

关键词 雄蝉 听觉 发声

静息雄蝉与雌蝉的听觉敏感性相似^[1~3], 但鸣叫雄蝉的听膜产生强烈振动, 并为声辐射的主要窗口^[4~6]. 所以传统上认为, 鸣叫雄蝉的听觉系统处于自我保护的封闭状态, 为听不到声音的“聋子”. 事实上, 无论是召引异性的群鸣和不同种类之间的合唱^[7,8], 还是以声信号为信使的求偶活动和对敌害的警觉, 鸣叫雄蝉都需听到自鸣声和外界声响, 才能在单向性声通讯中进行有效的自我调控和逃避敌害的袭击, 以适应生存竞争的需要. Henning 等人^[9]近年来的研究对这一疑而不解的生物学问题提供了一定的线索: 静态“鸣叫”雄蝉的听觉阈值比静息时约增高 20 dB(SPL), 并推测听觉阈值提高与鸣叫时听膜产生皱褶有关; 雌蝉的一组可调节听觉敏感性的听膜肌和支配它的神经为雄蝉发声肌和发声神经的同源结构, 有与发声神经相似的活动特性^[10]. 但是这些结果尚未给出鸣叫雄蝉在噪声背景下的听觉反应特性及其与发声运动的内在关系. 本文揭示了鸣叫雄蝉听觉敏感性降低, 对外部声信号不敏感但可听到自鸣声; 并揭示出雄蝉同样存在发声中枢与听觉反应特性之间的内源性联系.

1 材料与方法

实验动物为常见的黑蚱蝉, 剪去腹部和腹瓣, 分别暴露发声肌/发声神经和听膜/听神经. 发声肌肌电(EMG)、发声神经和听神经电位, 由尖端约 0.1 mm 铂丝电极分别插入肌内、钩在相应神经上记录, 参考电极插入胸部.

刺激声脉冲的重复频率(80~100 Hz)、宽度(15~25 ms)和载波主频率(约 5 000 Hz)与自鸣声脉冲相接近^[5]. CDZ1-1 型拾音器(频响: 35~15 000 Hz)距刺激声源和实验动物分别约 15 cm, 刺激声的线性声压级为 (74 ± 4) dB(SPL). EMG 和自鸣声、发声神经电位和自鸣声、刺

激声脉冲和听神经电位, 及其含叫声的刺激声脉冲和听神经电位, 分别由 SM-2700 型 FFT 分析仪双道平行记录, 分析带宽 10 kHz, 每通道的采样长度为 32K 字节, 每 K 字节 40 ms. 记录结果由 8.89 cm 磁盘存储, 并由 SR6620 型数字绘图仪给出.

2 主要结果

2.1 静息雄蝉的听觉反应

9 只静息雄蝉对刺激声脉冲的听觉反应特性相似, 见图 1.

图 1(a)中, 刺激声脉冲($S_{1\sim10}$)引起听觉反应的听神经电位($AP_{1\sim10}$)都一一相对应, 听神经电位的潜伏期(L)和幅值分别为(4.11 ± 0.18) ms 和 (0.69 ± 0.07) mV. 统计 9 只蝉的听神经电位, 潜伏期和幅值分别平均为(3.92 ± 0.28) ms 和 (0.32 ± 0.22) mV. 刺激声脉冲的载波主频率和幅值分别为 5 325 Hz 和 0.313 mV(图(b)). 可见, 静息雄蝉对 70 dB(SPL)左右刺激声脉冲具有一一对应的听觉反应, 听神经电位潜伏期的个体差异不大, 但幅值差异较大.

2.2 鸣叫雄蝉的听觉反应

共记录了 36 只雄蝉, 其中 8 只在一侧发声膜和发声肌破坏后, 对侧发声器仍能发声产生叫声脉冲, 7 只破坏右侧发声器 1 只破坏左侧发声器. 7 只右侧听神经对刺激声脉冲和左侧叫声脉冲的听觉反应特性相似(图 2), 1 只右侧听神经对刺激声脉冲和右侧叫声脉冲的听觉反应见图 3.

图 2 中, 刺激声脉冲($S_{1\sim24}$)的波形、时域特性和频谱(载波主频率和幅值分别为 5 150 Hz 和 0.50 mV)与图 1(a)中相似. $P_{1\sim10}$ 为左侧发声器有规则运动产生的叫声脉冲, 持续时间约

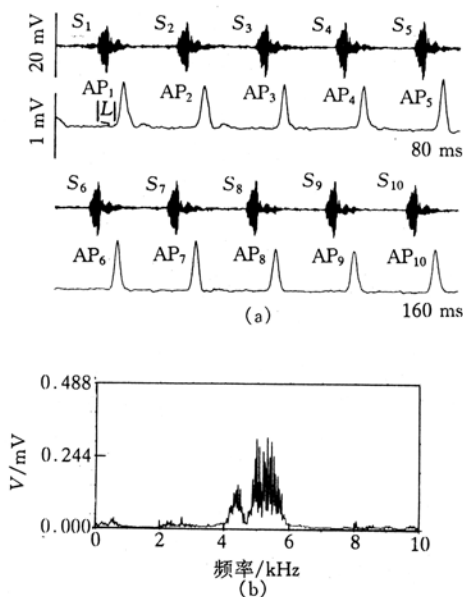


图 1 静息雄蝉对刺激声脉冲的听觉反应(a)和刺激声脉冲的频谱(b)

(a)中 $S_{1\sim10}$ 为刺激声脉冲, $AP_{1\sim10}$ 为神经电位,
 L 为潜伏期

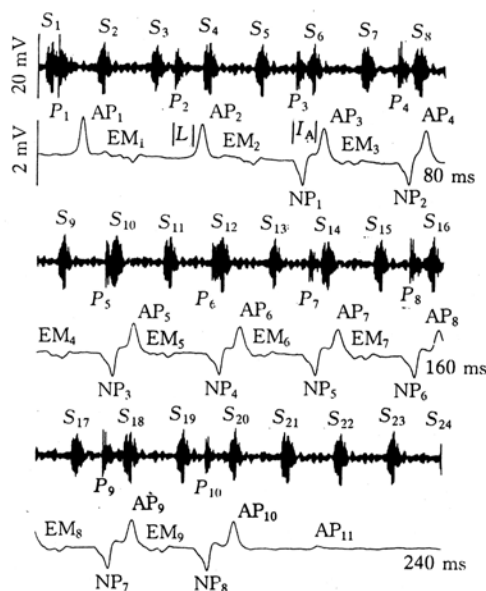


图 2 右侧听神经对刺激声脉冲($S_{1\sim24}$)和左侧叫声脉冲($P_{1\sim10}$)的听觉反应

$EM_{1\sim9}$ 为左侧发声肌肌电在右侧听神经上的远场记录,
 $AP_{1\sim11}$ 为听神经电位, L 为潜伏期, $NP_{1\sim8}$ 为负电位, I_A
为 NP 与 AP 的间隔

200 ms 的, 脉冲的重复周期为 (21.5 ± 1.6) ms.

听神经上记录的信号较为复杂, 有 AP, EM 和 NP 3 种波形. 其中 AP 跟随在叫声脉冲之后, 波形和潜伏期都与图 1 中的听神经电位相近, 为听神经对叫声脉冲的反应. EM_{1-10} 为左侧发声肌肌电在右侧听神经上的远场记录, 幅值明显低于图 3 中右侧发声肌肌电的记录, 波形以及到叫声脉冲的潜伏期与在发声肌上直接记录到的肌电活动相似, 只是幅值较直接记录小. NP 为起源未知的负电位, 且相对于 AP 和 EM 的位置在图 2 和图 3 中不同, 后文将对其进行讨论.

听神经只对 P_{1-10} 有明显反应, 相应的听神经电位 (AP_{1-10}) 的潜伏期 (L) 和幅值分别为 (4.17 ± 0.22) ms 和 (0.72 ± 0.13) mV, 但对鸣叫期内的刺激声脉冲 (S_{2-20}) 则未记录到听觉反应. 鸣叫间歇期内, 对刺激声脉冲 (S_{21}) 产生微弱反应, 听神经电位 (AP_{11}) 的潜伏期和幅值分别约 5.1 ms 和 0.1 mV. 除 AP_{1-2} 之外, AP_{3-10} 前都有一个高幅值负电位 (NP_{1-8}), 其幅值和与听神经电位的间隔 (I_A) 分别为 (0.68 ± 0.05) mV 和 (5.25 ± 0.62) ms. EM_{1-9} 分别对应于叫声脉冲 P_{2-10} , 潜伏期为 (12.0 ± 1.3) ms, EM_{2-9} 到 NP_{1-8} 的间隔平均为 (5.7 ± 0.9) ms.

图 3 中, 刺激声脉冲 (S_{1-19}) 的波形、时域特性和频谱 (载波主频率和幅值分别 4 230 Hz 和 0.70 mV) 与图 1(a) 中相似. 右侧发声肌肌电 (EM_{1-8}) 表明, 发声器呈不规则的间歇发声, $EM_{1,5,6,8}$ 分别对应叫声脉冲 P_{1-4} , 潜伏期平均为 (10.57 ± 0.41) ms, $EM_{2-4,7}$ 为静态“鸣叫”^[8], 即发声肌虽活动但未能驱动发声膜振动发声. 同时, EM_{1-8} 后面都有一个高幅值负电位 (NP_{1-8}), 幅值及其与听神经电位 (AP_{1-8}) 的间隔分别平均为 (0.54 ± 0.07) mV 和 (11.39 ± 0.36) ms.

图 3 中, 鸣叫雄蝉对 P_{1-4} 有反应, 相应的听神经电位 ($AP_{1,7,8}$) 的潜伏期和幅值分别平均为 (3.78 ± 0.21) ms 和 (0.40 ± 0.08) mV. 在发声肌活动期内, 听神经对刺激声脉冲只有间断的微弱反应 ($S_{3,5,7-9,15-17}$ 对应 $AP_{2-6,9-11}$), 对包含图 3 的一段连续记录进行统计, 刺激声脉冲到听神经电位的潜伏期和幅值分别平均为 (5.50 ± 0.48) ms ($n = 21$) 和 (0.08 ± 0.03) mV ($n = 21$), 与图 2 中鸣叫间歇期内对刺激声脉冲的反应特性相似.

8 只标本中, 7 只在鸣叫时对外界声刺激无反应, 1 只有微弱反应 (图 3). 对叫声脉冲都有反应, 听神经电位潜伏期和幅值分别为 (4.16 ± 0.43) ms 和 (0.46 ± 0.25) mV, 与静息雄蝉对刺激声脉冲的反应没有显著差异, 但听膜上的叫声声强约比刺激声高 60 dB (SPL) (按发声膜距听膜 0.5 cm, 刺激声源距实验动物 15 cm, 叫声和刺激声都为球面波且强度相等估算), 可见, 鸣叫雄蝉听觉反应阈值提高, 听觉敏感性降低, 与 Hennig 等人对静态“鸣叫”雄蝉的研究结果一致^[11].

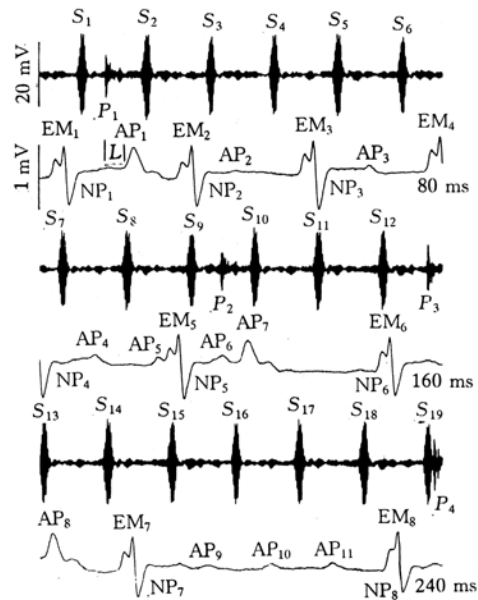


图 3 右侧听神经对刺激声脉冲 (S_{1-19}) 和右侧叫声脉冲 (P_{1-4}) 的听觉反应

EM_{1-8} 为右侧发声肌肌电在同侧听神经上的远场记录, AP_{1-11} 为听神经电位, L 为潜伏期, NP_{1-8} 为负电位

2.3 听觉反应与发声运动的关系

黑蚱蝉由两侧发声肌有规则的交替运动,驱动发声膜振动发声^[4-6],由发声的神经肌肉特性与鸣叫雄蝉听神经电位前的负电位的比较,发声与听觉回路之间存在内源性联系.破坏一侧发声肌另侧发声的神经肌肉特性和听觉反应,见图4.

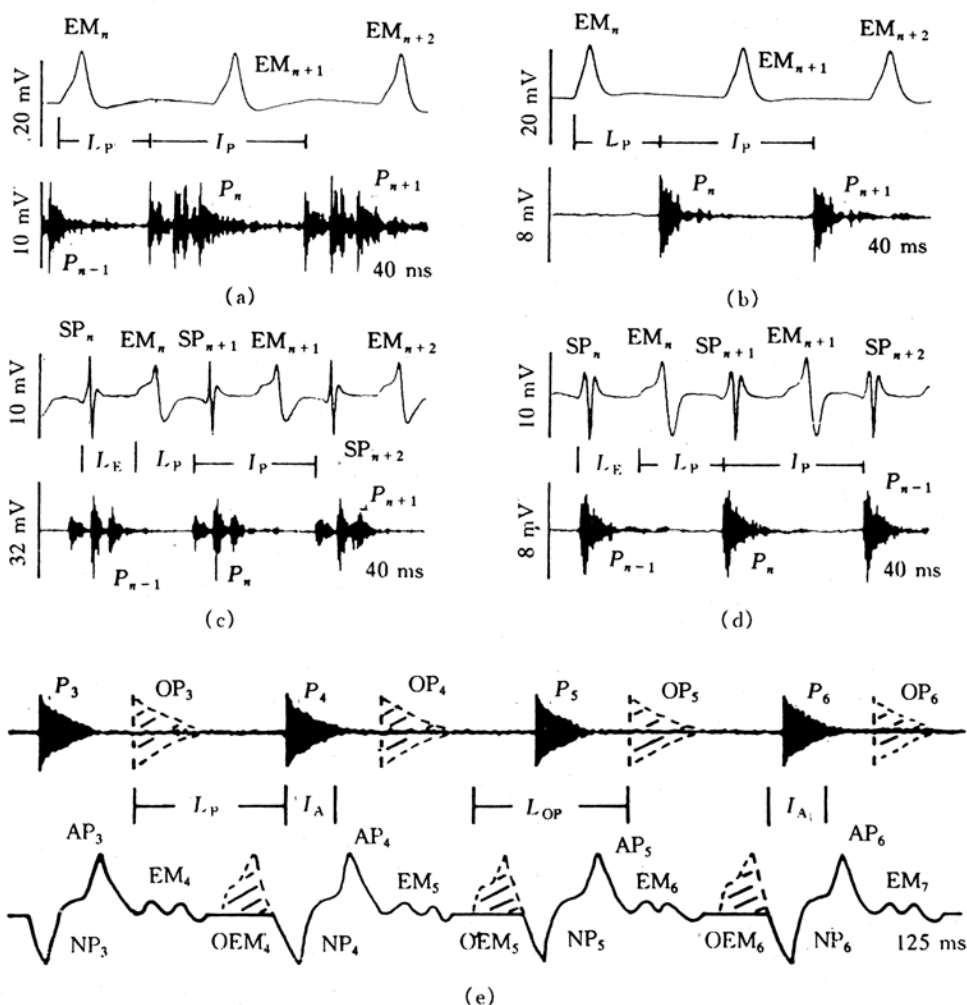


图4 黑蚱蝉发声的神经肌肉特性和听觉反应

(a)和(b)发声肌活动和对应的声脉冲,(c)和(d)发声神经活动和对应的声脉冲,(e)由两侧发声肌交替运动的原则填补图2中右侧发声肌的发声运动。(a)~(d) EM_n 为发声肌肌电(EMG), P_n 为声脉冲, I_p 为声脉冲间隔, SP_n 为发声神经动作电位, L_E 为 SP_n 到EMG的潜伏期, L_p 为EMG到叫声脉冲的潜伏期,在图(e)中, P_{3-6} , AP_{3-6} , EM_{4-7} , NP_{3-6} , L_p , I_p 和 I_A 同图2, OEM_{4-6} 和 OP_{3-6} 为右侧发声肌的填补肌电和声脉冲(L_{OP} 为潜伏期)

图(a)~(d)表明,黑蚱蝉在约束状态下产生2种叫声,分别为含3个亚脉冲的复合结构((a)和(c))和单脉冲结构((b)和(d)),分别由发声膜3条长肋依次振动发声和发声膜局部肋结构振动发声^[6].2种叫声具有相似的神经肌肉特性.(a)和(b)中,发声肌内直接记录的肌

电(EM_n)基本相同, 都无明显的负电位、肌电宽度、声脉冲的潜伏期(L_P)和间隔(I_P)分别为(5.0 ± 0.5)、(8.0 ± 1.1) ms 和(17.4 ± 2.9) ms($n=9$)。 (c)和(d)中, 发声神经上记录的发声神经电位(SP_n)和对发声肌肌电的远场记录(EM_n)都基本相同, 但发声肌肌电都有高幅值的负电位。 SP_n 到 EM_n 的潜伏期(L_E)为(5.1 ± 0.2) ms($n=30$), EM_n 的宽度为(4.2 ± 0.1) ms($n=30$), 声脉冲(P_n)的潜伏期(L_P)和间隔(I_P)分别为(8.7 ± 0.4) ms 和(17.1 ± 3.3) ms($n=30$)。 同时, 发声神经上记录的同侧发声肌肌电模式, 与图3中鸣叫雄蝉听神经上的同侧记录相同。

在图2和图3中, 负电位相对于听神经电位和发声肌肌电的位置互不相同, 图3(e)中, 根据黑蝉自然鸣声两侧声脉冲的位置关系^[5,6], 及两侧发声肌的肌电宽度和声脉冲潜伏期相互接近的原则, 填补了图2中记录电极同侧(右侧)被破坏的发声肌肌电和叫声, 得到填补肌电(OEM_{4-6})和填补声脉冲(OP_{3-6}), 填补声脉冲的周期为21 ms, 填补肌电到填补声脉冲的潜伏期(L_{OP})为12 ms, 与记录脉冲周期和潜伏期相同。 负电位(NP_{4-6})正好紧接填补肌电(OEM_{4-6}), 与图3中负电位和发声肌肌电间的相对位置完全相同。

由此可见, 静息雄蝉对外部声刺激反应的听神经电位前无负电位, 而鸣叫雄蝉的听神经电位前都带负电位。 该负电位紧接在同侧发声肌肌电之后, 且在发声肌破坏后仍在原位出现。 这表明负电位是在发声中枢的直接支配下产生的, 而不是发声肌肌电活动产生的伪迹。 所以, 鸣叫雄蝉对自鸣声的反应过程中存在发声中枢到听觉器官的内源性联系。

3 讨论

由本文的结果来看, 系统发育中雄蝉发声中枢与听觉器官之间不仅同样存在类似雌蝉所保留的内源关系, 而且进一步增强, 以适应单向性声通讯的需要。 事实上, 雄蝉发声与听觉神经回路之间在结构上具有密切的联系。 雄蝉的发声神经, 有些种为听神经的外周分支, 在后胸腹神经节中听觉核团和发声核团相挨, 并有呈相对分布的大、小的树突区和功能不清的背中、侧部和腹部胞体^[12]; 有些种虽在后胸腹神经节末端就与听神经分开, 但都起源于后胸腹神经节^[11,13]; 同时, 听神经都有分支抵达体表。 由此可见, 鸣叫雄蝉发声中枢的兴奋活动有可能首先引起外周听器反应阈值的提高, 听神经电位前的负电位可能是外周听器反应阈值提高的标志。 一般来说, 负电位意味着在记录电极附近的某些细胞群出现超极化。 由记录电极的位置来判断, 最有可能的是张拉在弦音器上的听细胞群产生超极化。 即, 通过发声与听神经回路结构上的联系, 发声中枢的兴奋活动不仅支配发声肌兴奋产生EMG, 还使听细胞产生超极化, 所以即使发声肌破坏, 负电位仍原位置出现。 在时间上, 听细胞超极化产生的负电位正好紧接发声肌肌电, 发声肌驱动发声膜振动产生鸣声脉冲, 而负电位引起听觉反应阈值提高以适应发声过程。

必须指出, 雄蝉发声与听觉神经回路之间内源性关系的机制, 如同对雌蝉的观察, 还有待于进一步研究。

参 考 文 献

- 2 Young D, Hill K G. Structure and function of auditory system of the cicada *C. saundersii*. *J Comp Physiol*, 1977, 117: 23~45
- 3 Fletcher N H, Hill K G. Acoustic of sound production and of hearing in the bladder cicada (*C. saundersii*). *J Exp Biol*, 1978, 72: 45~55
- 4 Young D. Do cicadas radiate sound through their ear-drums? *J Exp Biol*, 1990, 151: 41~56
- 5 蒋锦昌, 陈 浩, 徐慕玲. 黑蚱蝉主发声器的动力学特性. *中国科学, B 辑*, 1989, (5): 494~502
- 6 蒋锦昌, 陈 浩, 徐慕玲. 黑蚱蝉辅助发声器的动力学特征. *中国科学, B 辑*, 1989, (12): 1 263~1 271
- 7 Doolan J M, Nally R C M. Spatial dynamics and breeding ecology in the cicada (*C. sauddersii*): the interaction between distribution of resources and intraspecific behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 1981, 50: 925~940
- 8 蒋锦昌. 云南景洪地区蝉鸣特性的研究. *昆虫学报*, 1985, 28(3): 257~265
- 9 Henning R M, Weber T, Huber F, et al. Auditory threshold change in singing cicadas. *J Exp Biol*, 1994, 187: 45~55
- 10 Henning R M, Weber T, Huber F, et al. A new function for an old structure: the "tymbal muscle" in cicada females. *Naturwissenschaften*, 1993, 80: 324~326
- 11 陈去恶. 蚱蝉的听器和发声器研究. *昆虫学报*, 1958, 8(4): 363~368
- 12 Wohlers D W. Central projections of fibers in the auditory and tensor nerves of cicadas (Homoptera: Cicadidae), *Cell Tissue*, 1979, 203: 35~51
- 13 Pringle J W S. A physiological analysis of cicada song. *J Exp Biol*, 1954, 32: 525~560