

鮟魚 *Parasilurus asotus* 坛形电感受器的传入特性

朱 宏 邹嘉玉 夏发生

(中国北京 100080 中国科学院生物物理研究所)

摘要

本文用生理方法研究了电感受器的自发和诱发活动,结果是:

- (1) 18尾鱼的126个感官的自发发放率自15—85脉冲/秒,众值为50脉冲/秒。
- (2) 分析了正弦电刺激下反应的周期直方图和脉冲间隔直方图,确定了频率特性,频率响应曲线呈带通型,带宽为5—30Hz,最适频率在15Hz附近。
- (3) 向坛内注入正弦电流测量了47个感官的反应阈值,其中35个感官(占74%)的反应阈值低于0.1nA,9个感官(占19%)低于0.01nA,分别相当于水中电场强度61μV/cm和6.1μV/cm²。

一、引言

鮟魚 *Parasilurus asotus* 的行为与地震有关最早见于科技文献的是1932年Hatai等人的论文^[1,2],他们指出,震前若干小时地电流使鮟魚对振动刺激尤为敏感。到60年代初发现鮟魚具有电感觉系统后,Hatai等人的见解引起重视。

现有的关于鮟魚的电感觉研究资料中,缺少亚洲淡水鮟的生理资料。*Parasilurus asotus* 广泛分布于亚洲东部,也是我国十余种鮟科鱼中较多见的品种。坛形电感受器(ampullary electroreceptor)广布于体表,头部尤密集。感官为细颈瓶状,有一管道与外界联通。本文分析了此种感受器的频率特性,测定了阈值。这些特性对分析震前动物行为的原因是有意义的。

二、材料与方法

鮟魚体长25—45cm,在室内水池中适应一周以上。鮟魚经三碘季胺酚麻痹(0.5mg/kg体重)后固定在20×50cm²深7cm绝缘容器中,流量0.5—0.8 l/min的水流导入口中作人工呼吸。鱼全部没入水中,水温18—20℃,水中钙离子浓度为1.5mM,电阻率为1.5kΩ·cm。尖端直径5—10μm,出露约5μm的钨电极为记录电极,插入坛形感官在皮

1989年2月15日收到本文初稿,1989年3月18日决定采用。

肤上的开口内引出传入神经上的电脉冲,插入深度约100μm。刺激电流也经过此记录电极注入坛内。刺激强度由微电极放大器监测(MEZ-8201,Nihon Kohden)。参考电极置于鱼的胃中,选眼与口缘间的感官为测量对象,这里也是坛形电感官最密集的区域。注入电流小于数nA时未见有显著的极化现象。为与常用的水电场单位V/cm比较,校验了本文所述的刺激方式的刺激强度。9个感官检测表明,向坛内注入0.1nA(双峰值)电流与水中电场强度30—90μV/cm所产生的调制深度相同。由于各个感官对两种刺激方式差别不同,无单值对应关系,平均值及标准误差为 $61 \pm 26\mu\text{V}/\text{cm}$ 。

文中的周期直方图和脉冲间隔直方图由信号平均仪(4202,Princeton Applied Research)完成并经微机作富里埃分析和其它处理。神经脉冲进入平均仪前由一幅度甄别器形成标准脉冲。为由微电极放大器输出中区分神经脉冲和刺激信号,使用了截止频率为200Hz的低通滤波器。

对脉冲间隔直方图作了定量分析,考虑到此种直方图本有瞬时频率分布的含义,定义了相对频偏(RFD),它与通讯系统中使用的相对频偏有类似含义。表达式是

$$RFD = \sum_{i=1}^B \left| \frac{N_i}{N} - \frac{1}{t_i} - F_{sp} \right| / F_{sp} \quad F_{sp} = \sum_{i=1}^B \frac{N_{sp}}{N_{sp}} \frac{1}{t_i}$$

式中B是直方图中包括0值在内的直方数,本文中1024个直方进入微机后被归并为64个直方,故B=64,t_i为第i个直方在时间轴上的位置,N_i是落入第i个直方内的脉冲数(=脉冲间隔数+1),N是直方图内脉冲总数,F_{sp}是自发脉冲的统计平均频率(相当于载频频率)。为避免正弦刺激的正负二种极性分别引起的脉冲数的增加和减少相互抵消而取绝对值,RFD反应了直方图的展布,它比均方变差有更直观的物理含义,适用于平均频率较稳定的场合。

三、结 果

1. 自发脉冲

坛形电感受器的传入神经上有规则排列的自发脉冲。大多数感受器的自发脉冲的间隔分布呈高斯型(图1c)。本文全部结果均基于此类感受器。高斯分布的宽度与感受器的灵敏度有关,大体上,展布值较大(即间隔起伏较大)的感受器有较高的灵敏度。但在展布值(以相对频偏表示)与阈值间未找到单值关系,甚至有例外情况。那些自发脉冲排列极为规则使间隔分布呈尖峰状的感受器(图1a)几乎不受调制。还见有双峰状分布的感受器(图1b),其脉冲成组排放,每组2—5个脉冲随感受器而异,组内脉冲间隔起伏很小故而形成尖峰,另一较宽的峰是组间间隔形成的。此类感官的灵敏度也极低。后两种感受器的功能不祥也较少见。

18尾鱼的126个感官统计表明,在温度为18—20℃时,95%的感官的自发脉冲发放率在15—85脉冲/秒间,众值为50脉冲/秒(图2)。高强度刺激后常见自发发放率有10%左右变化。

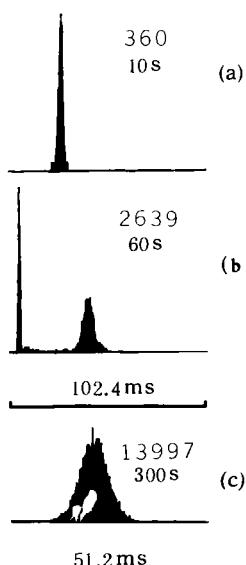


图1 自发放电脉冲间隔的三种分布类型

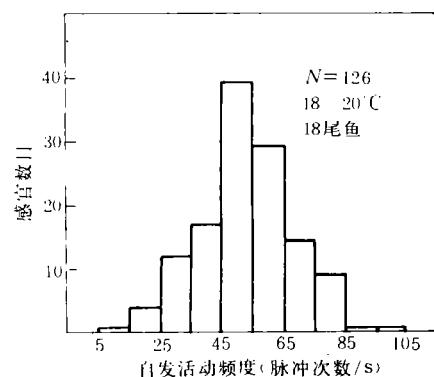


图2 18尾鱼的126个感官的自发放电率的分布

2. 对正弦刺激的反应、频率特性

图3是受正弦调制的神经脉冲串(系由幅度甄别后输出的标准脉冲)与刺激正弦波形的叠加,显示传入神经脉冲以其频率、出现的相位和脉冲数编码刺激参数。15Hz附近的反应有值得注意的特点,在此频率附近脉冲以较高频率出现在一定的刺激相位内,低于15Hz时脉冲多出现在正弦的上升段;高于15Hz时则出现在下降段。由图还可见,在刺激强度较大时脉冲总数有所增加。

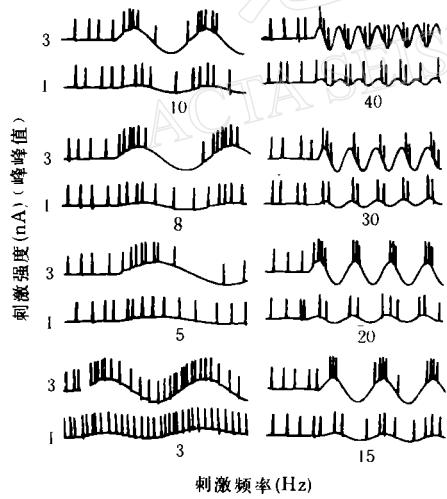


图3 受正弦刺激调制的脉冲串,刺激信号的频率自3—40Hz,幅度为1nA(下)和3nA(上)

分析发生困难。为此,采用了尽可能弱的刺激强度,使基频(一次谐波)为主要成份。图4c是5个感官在弱刺激下规范化基频振幅增益特性和相位特性。坛形电感受器的频率特性是非对称、低Q值的带通曲线。低频端下降平缓而高频端下降陡峭,3dB带宽自5—30Hz,最适频率在15Hz附近。图中相位曲线的零相位是以直方图的峰值位置与刺激波形峰值位

置相同时为零,相位曲线中含有感受器潜伏期延时成份,图中未作校正。

由于带通曲线的 Q 值较低,最适频率并非频率特性的严格特征,它通常分布在一定范围内。共测定了7尾鱼的11个坛形感官的最适频率,其中15Hz为5/11(图4c),20Hz为2/11,10Hz为3/11,8Hz为1/11。11个感官增益曲线的3dB点所对应的频率及其标准误差各为 $5\text{Hz} \pm 1\text{Hz}$,和 $30\text{Hz} \pm 5\text{Hz}$ 。

为进一步检验频率特性,分析了反应的脉冲间隔直方图。受不同强度和不同频率的正弦调制时,脉冲间隔直方图发生变化(图5a)。图5b给出了三个感官的 RFD 随频率的变化,其形状与图4c颇类似。九尾鱼的17个感官的 RFD 曲线,最适频率的分布是15Hz(8/17),20Hz(3/17),10Hz(4/17)和8Hz(2/17)。带通曲线下降至最大值的70%对应的频率分别是 $7\text{Hz} \pm 3\text{Hz}$ 和 $31\text{Hz} \pm 8\text{Hz}$ 。

图6是以脉冲数表示的频率特性,它们是在较高的刺激强度下得到的。这是一组起伏较大的曲线,但仍可看出类似的频率特性。

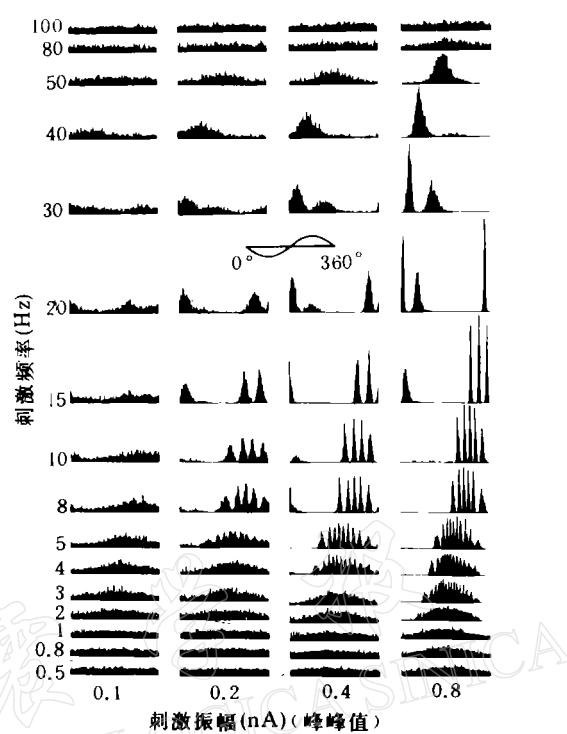


图4(a)一个感官在四种刺激振幅和自0.5—100Hz的正弦刺激下反应的周期直方图,每一直方图连续取样50s,图中插入部分是刺激波形

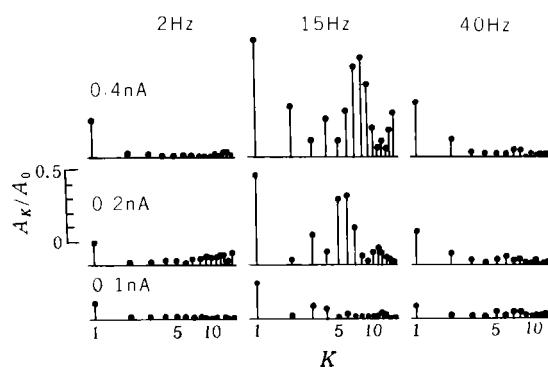


图4(b) 周期直方图的富里埃幅度谱,刺激正弦信号的频率为2Hz,15Hz和40Hz,振幅为0.1nA,0.2nA和0.4nA。图中 A_k 和 A_0 分别是直方图的 k 阶分量的振幅和直流分量(等于直方图内的脉冲总数)

3. 阈值

在弱刺激下,自发脉冲作为载频传递信息,而脉冲总数并无显著变化。因此,常用的以脉冲数增减确定对正弦刺激的反应阈值是不合适的。为此,采用了 $A_1/A_0=0.1$ 为阈值的判

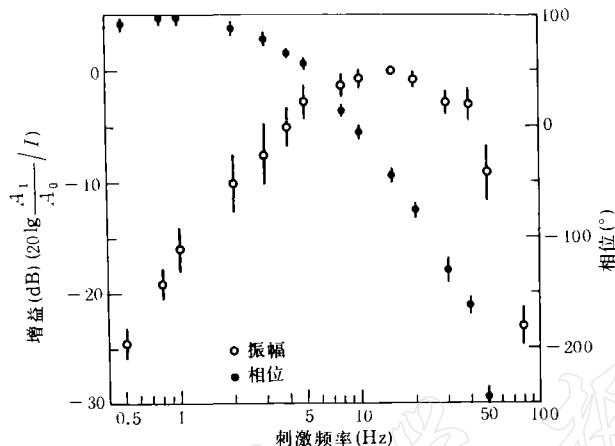


图4(c) 取自4尾鱼5个感官的归一化基频增益和相位的频率特性。
图中 A_1 为基频振幅, A_0 为直方图内脉冲总数, I 为刺激振幅的双峰值

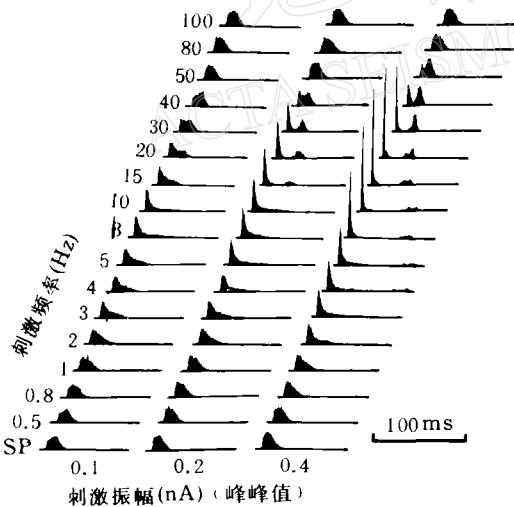


图5(a) 一坛形感官在三种振幅、频率自0.5—100Hz

正弦刺激下反应的脉冲间隔直方图。每一直方图均连续取样50s,图中SP系指自发活动的间隔直方图

据, A_1 和 A_0 分别是周期直方图的基频振幅和脉冲总数,测量了29尾鱼的47个感官的阈值,图7给出了它们的分布,感官的灵敏度随不同感官而异,其中35个感官(占74%)的阈值 ≤ 0.1 nA,相当于水中电场强度 $61\mu\text{V}/\text{cm}$,9个感官(占19%)的阈值 $\leq 0.01\text{nA}$,相当于水中电场强度

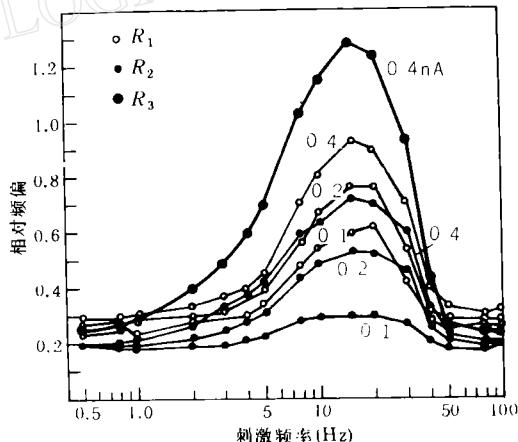


图5(b) 三个感官的相对频偏的频率特性,图
中数字是刺激信号的振幅

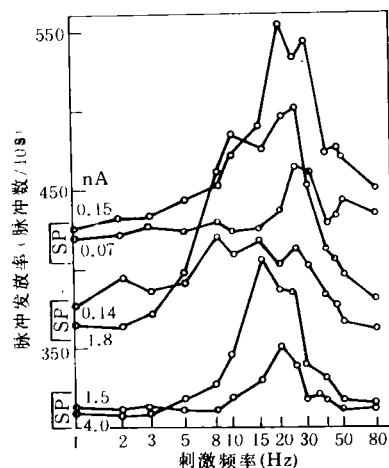


图6 三个感官在正弦刺激下脉冲发放率(脉冲/10s)随频率的变化(图中SP是测量前后自发放电率的变化)

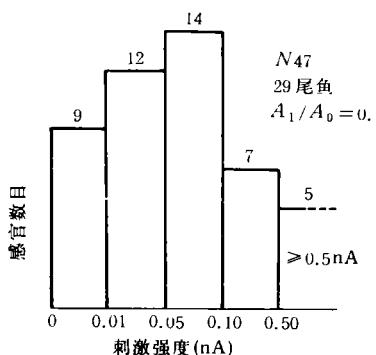


图7 29尾鱼的47个感官的阈值分布

$6.1\mu\text{V}/\text{cm}$. 阈值测量是在最适频率(15Hz)刺激下进行的, 测量中难以使 A_1/A_0 恰为 0.1 , 图7中的数据是在 $A_1/A_0 \leq 0.3$ 范围内作线性推算而取得. 当 $A_1/A_0 = 0.3$ 时, 高频分量的振幅仍在充许范围内(见图4b).

四、讨 论

国外文献中关于淡水鮎坛形电感受器的频率和阈特性多集中于另一种鮎 *Ictalurus nebulosus*, 最适频率的报导不甚一致, 为 8Hz 、 11Hz 和 $3\text{--}8\text{Hz}$ ^[3,4,5]; 阈值范围自数 $\mu\text{V}/\text{cm}$ 至数十 $\mu\text{V}/\text{cm}$ 也不尽相同. 这些差别与实验方法、刺激条件和阈值的判据不同有关. 应指出, 本文指出的是生理阈值, 在中枢神经系统参与下行为反应更为敏感, 受过训练的行为阈约低一个数量级^[6].

鮎电感受器传入特性为震前行为反应提供了一定的生理依据, 但不能认为鮎的捕食、繁殖和归巢等行为仅依靠电感觉. 鮎栖于水底且多于夜间活动(至少本文选用的品种如此), 因此在捕食等行为中视觉的作用相对减弱, 而侧捌系统(octavolateralis system)起重要作用. 在侧捌系统中除电感觉外还有多种感觉渠道, 诸如听、振动、水流、化学和加速度等. 不能排除其中某些因素也同时含有临震信息, 如振动和化学等因素. 因此, 研究两种甚至两种以上的刺激因素所引起的行为反应应予重视.

作为一种可能的临震前兆, 尚未见有系统的水电场资料. 在适当的天然水域检测低频电场(包括幅值和方向), 或许可提供某种临震信息.

本研究系地震科学联合基金资助项目.

参考文献

- [1] Hatai, S. and Abe, N., 1932. The responses of the catfish *parasilurus* to earthquakes. *Proc. Imp. Acad. Jpn.*, **8**, 275—378.
- [2] Hatai, S., Kokubo, S. and Abe, N., 1932. The earth current in relation to the responses of catfish. *Proc. Imp. Acad. Jpn.*, **8**, 478—481.
- [3] McCreary, D. B., 1977. Two types of electroreceptive lateral lemniscal neurons of the lateral line lobe of the catfish *Ictalurus nebulosus*. Connections from the lateral line nerve and steady-state frequency response characteristics. *J. Comp. Physiol.*, **113**, 317—339.
- [4] Deweille, J. R., 1983. Electrosensory information processing by lateral line lobe neurons of catfish investigated by means of white noise cross-correlation. *Comp. Biochem. Physiol.*, **74**, 677—680.
- [5] Peters, R. C., Buwalda, R. J. A., 1972. Frequency response of the electroreceptors of the catfish. *J. Comp. Physiol.*, **79**, 29—38.
- [6] Roth, A., 1969. Elektrische sinnesorgane beim Zwergwels *Nebulosus*. *Z. Vergl. Physiol.*, **61**, 196—202.

THE CHARACTERISTIC OF AFFERENT ACTIVITY OF AMPULLARY ELECTRORECEPTORS IN CATFISH *PARASILURUS ASOTUS*

Hong Zhu, Jiayu Zou and Fasheng Xia

(Institute of Biophysics, Academia Sinica, Beijing 100080, China)

Abstract

The spontaneous and evoked activity of electroreceptors were electrophysiologically studied. The results are:

1. The spontaneous discharge rate ranged from 15 to 85 imp/s with a modus of 50 imp/s for 126 organs of 18 animals.
2. By analysis of periodic histograms and interspike interval histograms of responses to sinusoidal electrical stimulations, the frequency response characteristic was determined. The frequency response curve shows a band pass type, the band width ranged from 5Hz to 30Hz and the best frequency is around 15Hz.
3. The thresholds of responses for 47 organs were measured by injection of sinusoidal current into the ampulla. The threshold values were less than 0.1nA ($61\mu V/cm$) for 35 organs (74%), and less than 0.01nA ($6.1\mu V/cm$) for 9 organs (19%).