

東方果實蠅視覺系統的運動辨識

吳京一* 林金盾

國立臺灣師範大學生物學系

摘要

取玻璃微細電極插入東方果實蠅(*Bactrocera dorsalis* Hendel)的lobula內，找出輝點移動時會興奮的神經原。該神經原可分有方向性與沒有方向性二種，而有方向性神經原又可分為單一方向性與二方向性者，因這兩者都在lobula內豐富存在，可以推想外面物體的移動時在視細胞內引起的興奮將通過第一次視交叉、medulla、及第二次視交叉後至lobula內，而神經性統制(neural integration)將在視葉中樞即lobula及至protocerebrum之間就完成。

關鍵詞：視覺中間神經原、果實蠅、葉板

緒言

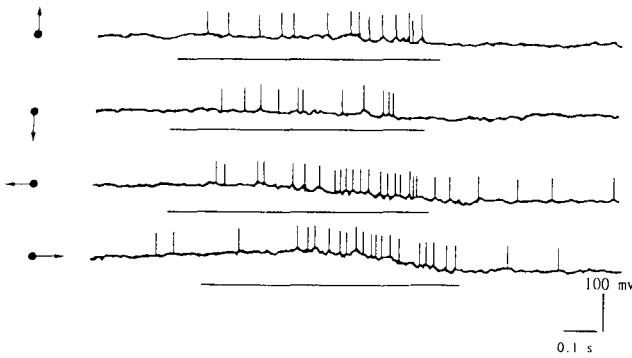
有關運動性視覺(optomotor vision)神經原的研究很早就有很多研究者感到有興趣；如在脊椎動物中樞神經即有Hubel and Wiesel (1959)研究側膝狀體(lateral geniculate body)及視覺區(visual cortex)，在未稍周圍神經部位有網膜之ganglion cell及視神經(Lettvin *et al.*, 1959)。有關無脊椎動物的昆蟲的運動性感覺之電生理學之研究亦已在1954年就已開始(Burt and Catton, 1954)。對蠅類而言，現在已知能辨識運動的神經原在視葉內(*Calliphora*: Dvorak *et al.*, 1975, Hausen, 1982, Hengstenberg, 1982, *Phaenicia*: Dvorak *et al.*, 1975, Eckert, 1982, Eckert and Dvorak, 1983, Umeda and Tateda, 1985)。Mimura 使用胞外記錄法分類了運動性感覺神經原之種類(Mimura, 1971, 1972)。在本實驗即以胞內記錄方法欲探測東方果實蠅視葉之lobula complex中，運動性視覺神經原之生理。

材料與方法

使用在本實驗室所飼育之東方果實蠅(*Bactrocera dorsalis* Hendel)。取其成蟲，雌雄不拘，經過冷麻醉之後在固定板上使腹部向下，以蜂蠟固定其頭部、頸部、腳部及翅部。在放大鏡目視下在前額頂切開一小四方形的孔，然後以極微細之鑷子及小剪刀，取除蓋在lobula及protocerebrum附近之氣管，以便插入微細電極，然後置於彩色電腦螢幕中央前方5公分處。昆蟲頭部對電腦之方向即按Bishop *et al.*, 1968及Umeda and Tateda, 1985之方法固定。取填有10% potassium ferricyanide液的玻璃電極(先端阻抗100~120 M Ω)作為胞內記錄之用。這玻璃電極以微動儀插入左lobula及lobula plate的不同位置內。另以浸昆蟲林格氏液的本棉線貼置於頭部當作不關電極(indifferent electrode)。所有實驗皆在暗房內實行。先以綠色光 diode (560 nm peak-emitting) 刺激(1 emit / 0.5sec)左複眼，一面以

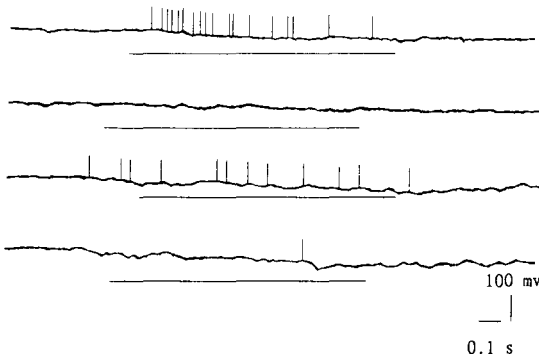
* 通信作者(corresponding author)：吳京一(Chin-Yih Wu)；FAX: 886-2-9312904; E-mail: biofv002@sec.ntnu.edu.tw

Fig. 1



圖一、lobula 內沒有方向性神經原胞內記錄的一例箭頭表示電腦輝點從中心移動的方向。每條記錄下之橫線表示輝點出現後移動所需之時間。

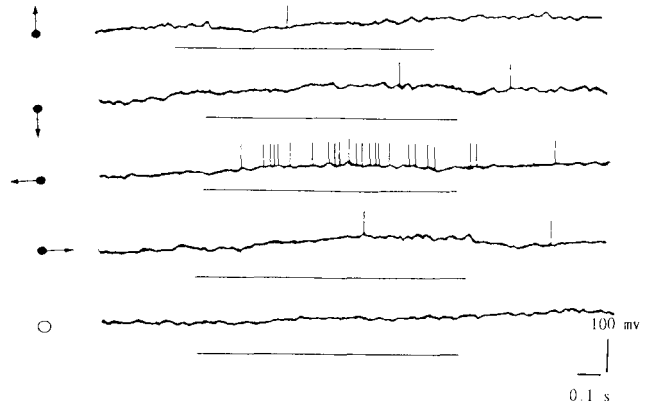
Figure 1. Intracellular responses of a non-directional motion-sensitive (NDM) neuron to a spot moving horizontally (right and left) and vertically (up and down) on the right lobula. *Arrows*: movement directions of the spot. *Bars*: indicate duration of moving stimuli.



圖二、lobula 內二方向性神經原胞內記錄的一例。

Figure 2. Intracellular responses of a directional moving-sensitive (DM) neuron on the right lobula.

微動儀向下移動記錄用玻璃電極。在示波儀上觀察 diode 發光刺激左複眼後，在 lobula complex 內視神經原 (visual neuron) 興奮之變化。若得到神經原靜止電位 $-40 \sim -50$ mV 時，不再使用 diode，而改



圖三、lobula 內單方向性神經原胞內記錄的一例，圖中最下「○」者表示輝點出現，但未移動時的胞內記錄。

Figure 3. Intracellular responses of a uni-directional motion-sensitive (DM) neuron to a spot moving horizontally.

用彩色電腦之白輝點(輝點直徑 4mm)之移動。輝點在黑色底螢幕上，由螢幕中心至上、下、左、右，任意方向使移動，其移動方向皆由人工方法控制。移動速度為 5cm/s。

實驗終了後，6 伏特的直流電經由微細電極給與神經原 20 分鐘，然後切斷頭部，浸於 2% ferrous chloride 液，利用 Turnbull blue (Humason, 1966) 方法，在電極位置做藍色記號，將來做組織切片時的確認電極位置之用。

結果及討論

電極插入 lobula 內神經原，若插入神經原即可得 $-40 \sim -50$ mV 的靜止電位。

在 lobula 內發現有三種神經原的存在，其中之一為沒有方向性運動性感覺神經原 (non-directional motion sensitive neuron, NDM)；輝點在電腦上，上、下、左、右的移動皆會引起尖形電位 (spike potential) 或 graded potential (Eckert and Bishop, 1978)

的發生(圖一)，第二種為持有方向性的神經原(directional motion sensitive neuron, DM)，這神經原只能反應對輝點向某一方向移動時產生電位之變化，而輝點移動到其他方向時，即不會反應。這選擇性神經原又可分為兩種，一為只對一方向之輝點移動之時才有反應(one-directional)(圖三)及二種方向，即上、下或左、右之中任何兩種方向之輝點移動(two-way direction)時才有反應，圖二僅表示其中之一。

移動螢幕上之輝點，至今共有 15個神經原有反應，如下表(表一)及圖四：

表一、

引起反應的輝點 移動方向	神經原之移動 性質	神經原之數目 (n)
上、下、左、右	NDM*	7
上、左	DM*	2
上、右	DM*	1
下、左	DM*	3
下、右	DM*	1
左	DM*	1
總計		15

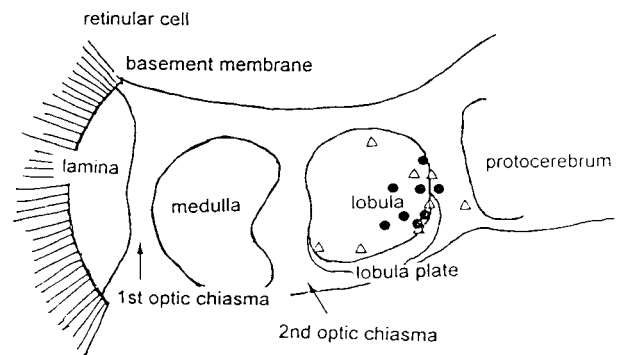
*NDM : (Non-directional motion sensitive neuron)

*DM : (Directional motion-sensitive neuron)

在實驗中找到雖然有靜止電位之存在，但對任何輝點之移動並沒有發生反應者(n=4)。這些神經原很可能是構成 lobula 的神經原(Umeda and Tateda 1985)。

由表一 DM 中可以看出輝點向左移動時有反應者比輝點向右移動的多，其比率大約成 5:2，這是因本實驗以東方果實蠅的左複眼為對象，因此輝點向左移動，較移動向右方敏捷，這是其視野(visual field)有關(Mimura, 1971)。

在組織切片中，無方向性神經原之位置在 lobula 內較靠近 protocerebrum 之處較多，另外也有 lobula 及至 protocerebrum 之間，而有方向神經原所分



圖四、在 lobula 內有方向性與沒有方向性神經原的位置。

●：沒有方向性神經原位置；△：有方向性(含單方向及二方向性)神經原的位置。

Figure 3. Intracellular stained of directional and non-directional neurons. ● : non-directional; △: directional (includes uni- and bi-) neurons.

圖中：reticular cell, 視細胞；basement membrane, 基底膜；lamina, 視板；medulla, 髓；lobula, 頸葉；lobula plate, 葉板；1st optic chiasma, 第一次視神經交叉；2nd optic chiasma, 第二次視神經交叉；protocerebrum, 前腦。

布之場所亦是在 lobula 再至腦之間分散，這分布之事實將可以推知東方果實蠅之辨識運動方向之分析及其統制的機制；即由複眼視細胞所發生之興奮經過前後兩次交叉及經 medulla 至 lobula 時，可引起方向性神經原之興奮，然後這興奮送至腦部高層次中樞神經系統。另外，在 lobula 中同時也可以解析運動之意義，因為在 lobula 內有方向性(DM)與沒有方向性(NDM)之神經原有選擇性的興奮。

有些學者利用神經細胞內染色法，明瞭運動辨識神經原及其分布情形(Sun, 1993; Strausfeld and Barth, 1993a,b; Umeda and Tateda, 1985)，如此可以更進一步的明瞭神經原形態與生理之關係。研究東方果實蠅運動辨識神經原也應要追蹤其分布情形，這將俟將來更進一步的胞內染色法來追蹤之。

對運動的辨識應還要考慮輝點之大小或形態

(Giurfa *et. al.*, 1996)及速度(O'Carroll *et. al.*, 1996), 惟在本實驗中, 僅作圓形輝點移動速度即在一定之情況下, 做實驗。至於運動速度之辨別, 將俟將來更詳細之研究。

誌 謝

本研究承行政院國家科學委員會提供經費資助(NSC83-0211-B-003-003)及(NSC84-2311-B-003-010), 謹此致謝。

參 考 文 獻

- Bishop L.G., Keckm D.G. and McCann G. D. 1968. Motion detection by interneurons of optic lobes and brain of the flies *Calliphora phaenicia* and *Musca domestica*. *J. Neurophysiol.* 31: 509 - 525.
- Burt E. T. and Catton W. T. 1954. Visual perception of movement in the locust. *J. Physiol. (Lond.)* 125: 566 - 580.
- Dvorak D. R., Bishop L.G. and Eckert H. E. 1975. On the identification of movement detectors in the fly optic lobe. *J. Comp. Physiol.* 100: 5 - 23.
- Eckert H. 1982. The vertical-horizontal neurone (VH) in the lobula plate of the blowfly, *Phaenicia*. *J. Comp. Physiol.* 149: 195 - 205.
- Eckert H. and Dvorak D. R. 1983. The centrifugal horizontal cells in the lobule plate of the blowfly, *Phaenicia sericata*. *J. Insect Physiol.* 29: 547 - 560.
- Eckert H. and Bishop L.G. 1978. Anatomical and physiological properties of the vertical cells in the third optic ganglion of *Phaenicia sericata* (Diptera, Calliphodae). *J. Comp. Physiol.* 126: 57 - 86.
- Giurfa M., Eichmann B. and Menzel R. 1996. Symmetry perception in an insect. *Nature* 382(1): 458-461.
- Hausen K. 1982. Motion sensitive interneurons in the optomotor system of the fly (*Calliphora erythrocephala*). 1. The horizontal cells: Structure and signals. *Biol. Cybern.* 45: 143 - 156.
- Hengstenberg R. 1982. Common visual response properties of giant vertical cells in the lobule plate of the blowfly, *Calliphora*. *J. Comp. Physiol.* 149: 179 - 193.
- Hubel D. H. and Wiesel T. N. 1959. Receptive fields of single neurons in the cat striate cortex. *J. Physiol. (Lond.)* 148: 574-591.
- Humason G.L. 1966. Animal Tissue Technique In "A series of Book in Biology." ed. by Emerson R., Kennedy D. and Park R.B.W.H. (eds), New York Freeman Comp.
- Lettvin J. Y., Maturana H. R., McCulloch W. S. and Pitts W. H. 1959. What the frog eye tells the frog brain. *Proc. IEEE.* 47: 1940-1951.
- Mimura K. 1971. Movement discrimination by the visual system of flies. *Z. Vergl. Physiol.* 73: 105-138.
- Mimura K. 1972. Neural mechanism subserving directional selectivity of movement in the optic lobe of the fly. *J. Comp. Physiol.* 80: 409 - 437.
- O'Carroll D. C., Bidwell N. J., Laughlin S. B. and Warrant E. J. 1966. Insect motion detectors matched to visual ecology. *Nature* 382(4): 63-66.
- Strausfeld N. J. and Barth G. 1993a. Two visual systems in one brain: neuropiles serving the secondary eyes of the spider *Cupiennius salei*. *J. Comp. Neural.* 328(1): 43 - 62.
- Strausfeld N. J. and Barth G. 1993b. Two visual systems in ton brain: neuropiles serving the secondary eyes of the spider *Cupiennius salei*. *J. Comp. Neural.* 328(1): 63 - 75.
- Sun Q. J. 1993. Response properties of descending object motion-detecting neurons in the ventral nerve cord of the common brown butterfly, *Heteronympha merope*. *J. Insect Physiol.* 80: 409 - 437.
- Tateda H. 1989. Neurobiology in insect. (in Japanese) Bai-Fu-kan. Tokyo. Japan.
- Umeda K. and Tateda H. 1985. Visual interneurons in the lobula complex of the fleshfly, *Boettcherisca peregrina*. *J. Comp. Physiol. (A)* 157: 831 - 836.

(接受日期: 1996. 10. 16)

Movement Discrimination by the Visual System of the Oriental Fruit Fly, *Bactrocera dorsalis* Hendel

Chin-Yih Wu and Jin-Tun Lin

Department of Biology, National Taiwan Normal University
Taipei, Taiwan 117, Republic of China

ABSTRACT

A glassmicroelectrode was inserted in to the neurons responding to movements of a spot in the lobula or lobula plate of the optic lobe of oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* Hendel. Intracellular recordings to moving spot were classified into two types: non-directional and directional types. Directional type was divided into the one directional and the two directional. For the non-directional and directional interneurons were widely founded in the region of the lobula, it was assumed that the processing of the visual direction was conducted in the region of the medulla to the lobula, and that the neural integration is performed in the central part of the optic lobes, the lobula and the central pathway to the central brain.

Key word: visual interneurons, fruit fly, lobula plate