

家蚕雄蛾触角电位并联等效电路模型的探讨*

苏 峻** 李雅茹 仲 迪 陆 超 陈敏佳 王石发*** 赵博光***

(南京林业大学, 南京 210037)

摘 要 【目的】为探讨昆虫嗅觉感受机理及其化学感受行为机制提供技术基础。【方法】对家蚕 *Bombyx mori* 雄蛾触角部分切除后, 测定其触角电位 (EAG) 变化; 构建家蚕雄蛾并联等效电路模型; 分析 EAG 与电路模拟器件间的关系。【结果】切除部分分枝后, EAG 幅值与整根触角相比, 除保留中部 10 个分枝的处理组无显著差别外, 其余 6 组均显著减小; 噪声强度有随触角分枝数量减少而增加的趋势; 信噪比 (SNR) 有随分枝数量减少而减小的趋势; 触角中部分枝数量由 10 个逐渐减少时, 其 EAG 幅值随之线性减小。切除尖部主干后, EAG 幅值增加, 噪声强度减小, SNR 增强; 切除基部主干后, EAG 幅值减小, 噪声强度增加, SNR 减弱。构建获得了基于触角主干和分枝阻抗的 EAG 并联等效电路模型, 能较好地模拟实验测定结果。【结论】触角主干和分枝的阻抗对 EAG 信号输出有较大影响, EAG 并联等效模型经具体化和改进后可适用于其他类型昆虫触角的 EAG 实验分析。

关键词 家蚕蛾, 触角电位 (EAG), 等效电路模型, 传感器, 阻抗, 幅值, 噪声强度, 信噪比

A parallel equivalent electrocircuit model of the electroantennogram signals of male *Bombyx mori*

SU Jun** LI Ya-Ru ZHONG Di LU Chao CHEN Min-Jia
WANG Shi-Fa*** ZHAO Bo-Guang***

(Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract [Objectives] To provide a technical basis for revealing the mechanism of olfactory reception, and chemoreceptive behavior in general, in insects. [Methods] Electroantennogram (EAG) signals of male *Bombyx mori* were measured after a portion of the antenna had been cut off and a parallel equivalent electrocircuit model of the resultant variations in EAG output were constructed. Correlations between actual EAG signals and the simulated circuit elements were analyzed. [Results] As long as 10 branches remained in the center of the antenna there was no significant difference in EAG amplitudes compared to an intact antenna. However, removal of additional elements of the antenna significantly decreased EAG amplitudes. Noise levels tended to increase, and SNR to decrease, as the number of antenna branches decreased. EAG amplitudes decreased in a linear fashion, as the number of branches on the center of the antenna decreased below 10. Removal of the top portion of the antenna trunk caused the EAG amplitude to increase and the noise level to decrease, thereby enhancing SNR. Removal of a basal portion of the antenna trunk caused EAG amplitude to decrease and the noise level to increase, thereby reducing SNR. A parallel equivalent electrocircuit model of EAG output, based on the impedance of the antenna trunk and branches, was constructed, that simulated the experimental results. [Conclusion] The impedance of the antenna trunk and branches have a great influence on the strength of the EAG signal. With some modifications, the parallel equivalent electrocircuit model developed in this study should be applicable to the experimental analysis of the EAG output of other insects.

Key words *Bombyx mori*, electroantennogram (EAG), equivalent circuit model, sensillum, impedance, amplitude, noise level, signal to noise ratio (SNR)

* 资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金项目 (31470592); 江苏省大学生创新训练计划重点项目 (201410298002Z); 南京林业大学创新基金项目 (163101041)

**第一作者 First author, E-mail: sujunphysics@126.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: wsfyyq@njfu.com.cn; zhbgs96@126.com

收稿日期 Received: 2014-09-30, 接受日期 Accepted: 2015-06-28

触角电位 (Electroantennogram, EAG) 自从被发现以来 (Schneider, 1957), 已被广泛应用于昆虫学研究中, 但其产生的机理至今尚未明确。一般认为, 昆虫触角上每个嗅觉感受器细胞可等效为一个电压源和一个电阻的串联电路, 而整个触角等效为所有这些传感器细胞等效电路进一步依次串联构成的电路阵列, 即 EAG 串联等效电路模型 (Syntech, 2004; 赵新成等, 2004; 田厚军等, 2011; 黄翠虹等, 2014)。但是, 该模型存在明显不足。例如, 根据串联电路特点, 任一部分元件的断开会造成整个电路断开。据此, 任何传感器细胞损伤及死亡应该导致整个触角无电位输出。但实验容易证实, 单个或多个触角传感器的损伤或切除并不会导致无电位输出。再如, 一般单细胞记录电位在 $10^{-4} \sim 10^{-2}$ V 量级, 而昆虫 (例如蛾类) 的每根触角上有数万个嗅觉感受器细胞 (赵新成等, 2004), 据此估算产生的串联电压应在 $10^0 \sim 10^2$ V 量级, 但实际测得的 EAG 幅值一般仍在 $10^{-4} \sim 10^{-2}$ V 量级, 远低于该模型下的估算值。

目前, 已在触角嗅觉细胞形态结构基础上建立了单嗅觉细胞的等效电路模型, 并探讨了模型中各部分电学参数的影响 (De Kramer, 1985; Kodadova and Kaissing, 1996; Vermeulen and Rospars, 2001; Minor and Kaissing, 2003; Vermeulen and Rospars, 2004)。虽然 EAG 本质来源于传感器细胞的神经电位, 但是其电位输出还受到触角形态及电生理所决定的各种复杂电学参数的影响, 并不能简单等效为各传感器细胞等效电路的串联。实验者对 EAG 产生机理的模糊理解, 以及对 EAG 实验相关影响因素的忽视或不加控制, 常常导致实验结果出现异常, 甚至得出错误的结论。

家蚕 *Bombyx mori* 成虫触角呈羽状, 其中鞭节具有主干、各亚节两侧分枝以及分枝上感觉毛的三级结构。EAG 电极连接的是触角主干的尖端和基部, 而不是传感器细胞, 因此测得的 EAG 并不能直接反映传感器细胞的神经电位信号。每个传感器细胞产生的电位是通过触角分枝和主干内具有较高阻抗的上皮细胞和血淋巴 (Hemolymph)

以及轴突构成的回路, 在电极两端产生的综合叠加电位。由此, 触角主干及分枝的阻抗对其 EAG 有重要影响。本文以家蚕雄蛾触角为实验对象, 测量了触角经过依次切除部分分枝或主干后的 EAG 变化, 并建立了以触角分枝和主干阻抗为基础的 EAG 并联等效电路模型, 为探讨昆虫嗅觉感受机理及其化学感受行为机制提供技术基础。

1 材料与方法

1.1 触角试样及性信息素提取液

将家蚕蛹 (购自山东菏泽) 区分雌雄后, 分别置于 25°C 下待其羽化。取羽化 3 d 后家蚕雄蛾的触角进行实验。同时, 将羽化后 5~10 h 的家蚕雌蛾 (100 头) 的信息素腺体从各自尾部剪下后, 浸于 10 mL 二氯甲烷 (分析纯, 南京化学试剂有限公司) 中提取信息素。密闭静置 1 h 后取下清液, 得到 10^{-2} 头/ μL 的信息素提取液, 后经二氯甲烷稀释后制得含量为 10^{-4} 头/ μL 的性信息素提取液作为气味刺激物。

1.2 EAG 实验装置

1.2.1 EAG 测量系统 本实验中 EAG 测量系统由荷兰 Syntech 公司生产, 主要包括数据采集控制器 (IDAC-2)、气源控制器 (CS-55)、微动操作台 (INR-5)、不锈钢电极探头、计算机及软件 (EAGPro) 等。

1.2.2 刺激源喷管 本实验用刺激源喷管系用 1 mL 塑料移液枪头自制, 切除其尖部, 保留 4 cm, 并在其内壁管口处内衬一圈长度为 1.5 cm 的滤纸片。滤纸上每次加信息素溶液 30 μL , 以保证信息素铺展均匀且无溢漏, 并待溶剂充分挥发后再进行实验。实验时, 喷管安装在一根自制铝管上, 该铝管通过硅胶导管与气源控制器的脉冲输出端相连。

1.3 实验方法

1.3.1 触角切除处理及其 EAG 测定 实验所用家蚕雄蛾触角的分枝数量为 70~80。测量了整根触角 (仅切除触角尖端约 1 mm, 以去除其表面蜡质层) 以及在同一触角上切除部分分枝或主干

后(图1)的EAG。每次对触角切除分枝或主干的处理过程为递次的过程,并分为2个实验处理(I~X表示的内容见图1):

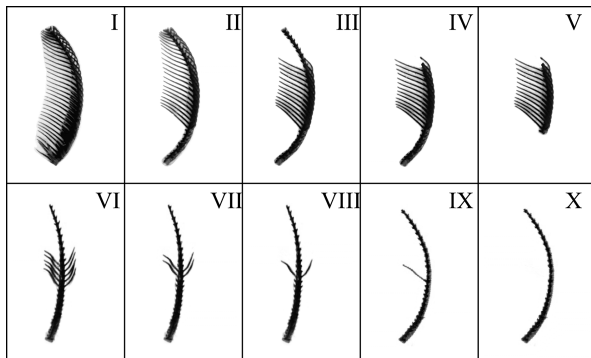


图1 触角及其切除部分分枝或主干后的形貌

Fig. 1 Morphologies of an isolated antenna and after certain branches or a portion of the trunk were cut off

I. 整根触角; II. 切除基部约1/3数量的分枝; III. 由II切除尖部十多个分枝,保留触角中部约25个分枝; IV. 由III切除尖部主干; V. 由IV切除基部主干; VI. 由III切除多个分枝,保留中部10个分枝; VII. 由VI保留4个分枝; VIII. 由VII保留2个分枝; IX. 由VIII保留1个分枝; X. 由IX仅保留主干。

I. An entire antenna; II. A third number of branches were cut off from the base of the antenna; III. More than a dozen branches were cut off from II and about 25 branches remained on the center of the antenna; IV. Top trunk was cut off from III; V. Basal trunk was cut from IV; VI. More than a dozen branches were cut from III and 10 branches remained on the center; VII. 4 branches remained from VI; VIII. 2 branches remained from VII;

IX. One branches remained from VIII; X. Only trunk remained from IX.

实验处理A: 保留主干长度不变,仅依次切除触角分枝,处理及测量的顺序为I→II→III→VI→VII→VIII→IX→X。

实验处理B: 先切除尖部和基部多个分枝,然后保持分枝数量不变,依次切除尖部和基部主干,即I→III→IV→V。

为了尽可能避免触角主干损伤和失水,在切除触角分枝过程中,并未沿分枝根部切除全部分枝,而是保留少许(约0.1 mm),同时保持实验环境温度25℃,湿度>60%。此外,为了保证触角的活性,每次切除处理、安装触角和测量前等

待时间约为4 min,实验处理A总时间不超过50 min,实验处理B总时间不超过30 min。

本实验利用导电胶将触角或其保留部分的上端和下端(图1)分别连接在电极探头的正极和负极上,并调节喷管中心距触角主干中部1.5 cm。实验设定气源控制器的脉冲气流平均流速为0.8 m/s,宽度0.5 s,间隔10 s,每次记录85 s。EAG软件中设置测量输入模式为交流(AC),低通滤波器截止频率为1 Hz,且设置每次在第一个脉冲触发前先记录20 s噪声基线。本实验条件下,由于空气脉冲产生的EAG幅值均较小(<50 μV),本文忽略其对EAG幅值的贡献。

1.3.2 数据统计 本文利用EAG软件自动求出6个EAG脉冲峰值相对于基线的电位差绝对值,并对它们求平均值作为EAG的幅值。利用EAG软件导出图谱数据,后用软件(Origin 8.0)对噪声基线数据(2000个数据点)求标准差(SD),并将其作为噪声的强度值。同时,通过求出EAG幅值与噪声强度值的比值作为其信噪比(SNR)。本文利用数据统计软件(SPSS 19.0)的配对样本 t 检验对不同组间进行比较分析。

1.4 家蚕蛾EAG并联等效电路模型

根据家蚕蛾触角的电生理结构,如图2所示,单个感器细胞(设为第 n 个,以下标表示)产生

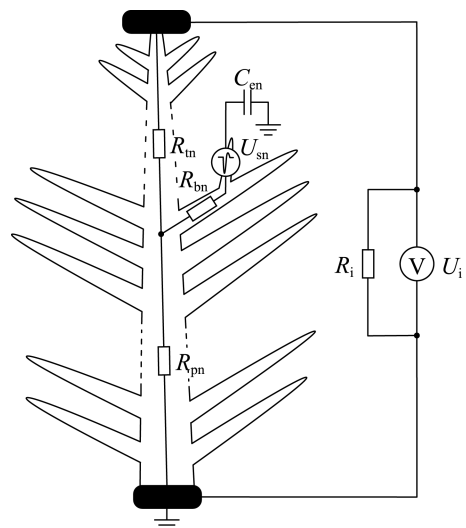


图2 EAG电路模型的电生理结构

Fig. 2 Electrophysiological structure of EAG electrocircuit model

的电位可等效为一个脉冲电压源 U_{sn} , 其通过分枝等效电阻 (R_{bn}) 和主干等效电阻连接到电极两端。而主干等效电阻从分枝与主干连接处分为两个部分: 由分枝处到尖端等效为串联电阻 (R_{tn}), 其对电位的输出具有分压作用; 由分枝到基部等效为并联电阻 (R_{pn}), 其具有分流作用。由于每个感器细胞都有一根轴突连接至基部, 且在电路中构成回路, 而轴突传递电流具有延迟性 (Howse *et al.*, 1998), 故可等效为回路电容 C_{en} ; R_i 为仪器的输入阻抗; U_i 为仪器检测到的电压, 即 EAG 电压。单个感器细胞在电极处产生电位的等效电路图如图 3 所示。

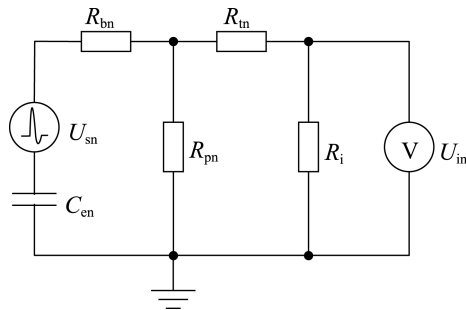


图 3 单个感器细胞在电极处产生电位贡献的等效电路图

Fig. 3 Equivalent circuit diagram of voltage between the electrodes which is contributed by a single sensillum cell

为了方便分析, 本文暂不讨论 C_{en} 的容抗, 并视其为短路。则由电路图可得该感器细胞对 EAG 电位的贡献 U_{in} 与其原始电位 U_{sn} 之间的关系为:

$$U_{in} = \frac{\frac{R_i}{R_{bn}}}{\left(\frac{1}{R_{pn}} + \frac{1}{R_{bn}}\right)(R_{tn} + R_i) + 1} U_{sn} \quad (1)$$

所有感器细胞 (设共有 m 个) 在电极处产生 EAG 电位的等效电路图如图 4 所示。图中 $S_1 \cdots S_m$ 表示第 1 至 m 个感器的等效电路。下标表示对应的第 1、 n 、 m 个感器的等效元件参数。

由 (1) 式和电路的叠加定理 (陈洪亮等, 2009), 可知 EAG 综合电位 U_i 与每个感器细胞原始电位 U_{sn} 的关系为:

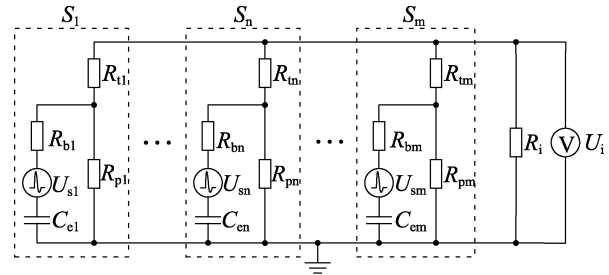


图 4 家蚕蛾 EAG 并联等效电路图

Fig. 4 EAG parallel equivalent circuit diagram of *Bombyx mori*

$$U_i = \sum_{n=1}^m U_{in} = \sum_{n=1}^m \frac{\frac{R_i}{R_{bn}}}{\left(\frac{1}{R_{pn}} + \frac{1}{R_{bn}}\right)(R_{tn} + R_i) + 1} U_{sn} \quad (2)$$

当触角为羽状时, U_i 同时可看成是每个分枝电位贡献 (U_b) 的线性累加, 即:

$$U_i = \sum_{j=1}^k U_{bj} \quad (3)$$

式中设触角共有 k 个分枝, U_{bj} 为第 j 个分支对 U_i 的电位贡献, 而 U_{bj} 又是由该分枝上的所有感器的 U_{in} 的线性累加产生。

2 结果与分析

2.1 触角部分分枝切除后的 EAG 变化

实验中依次切除触角部分分枝, 测得处理前后 (I~III、VI~X) 的 EAG 图谱 (图 5), 后从

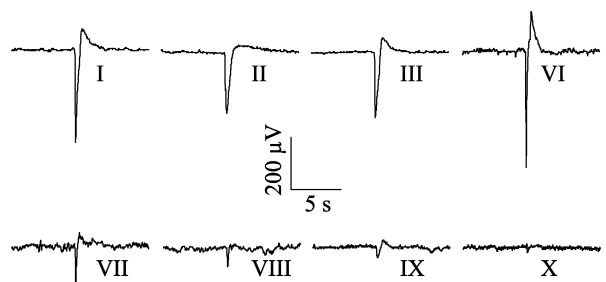


图 5 EAG 图谱 (I~III、VI~X)

Fig. 5 EAG spectra (I~III, VI~X)

图中只显示了 1 次平行实验各实验组 EAG 中的 1 个谱峰。

Only one peak in the EAG spectrum of each treatment in one parallel experiment is showed in this figure

图谱中获得 EAG 幅值、噪声和 SNR。为了尽量避免触角的个体差异,实验求出处理组与各自整根触角的 EAG 幅值、噪声和 SNR 的比值进行数据统计。后对所有平行实验 (7 根触角) 的结果取平均值和 SD (表 1, 图 6)。

由实验结果可知:

(1) 切除尖部和基部分枝后,除了 VI 的 EAG 幅值相对于 I 无显著性差异 ($P>0.05$) 外,其余 6 组 (II、III、V~X) 的 EAG 幅值均相对于 I 显著 ($P<0.05$) 或极显著 ($P<0.01$) 减小。

(2) 中部分枝数量由 10 个逐渐减小时 (VI→VII→VIII→IX→X), 其 EAG 幅值随之逐渐减小, 其递减趋势成线性 (图 7)。

(3) VI~X 噪声与 I 相比极显著 ($P<0.01$) 增强;且噪声有随着触角分枝数量的减少而增加的趋势;所有实验组的 SNR 与 I 相比均显著 ($P<0.05$) 或极显著 ($P<0.01$) 减小, 且有随分枝数量的减小而减小趋势。

表 1 触角分枝切除后的 EAG 幅值、噪声及 SNR 相对值

Table 1 Relative values of EAG amplitudes, noise levels and SNR after certain antenna branches were cut off

处理组 Treatments	相对值 Relative values		
	幅值 Amplitudes	噪声 Noise levels	信噪比 SNRs
II	0.57±0.15**	1.09±0.46	0.58±0.35*
III	0.71±0.26*	1.47±0.86	0.60±0.30*
VI	1.07±0.34	1.98±0.48**	0.55±0.18**
VII	0.46±0.20**	1.87±0.78**	0.28±0.20**
VIII	0.28±0.15**	1.92±0.63**	0.15±0.08**
IX	0.17±0.08**	2.16±0.51**	0.08±0.04**
X	0.09±0.05**	1.96±0.41**	0.05±0.04**

表中数据为平均值±标准差; 同列数据中处理组与对照组 (I) 相比, “**” 表示差异极显著 ($P<0.01$), “*” 表示差异显著 ($P<0.05$), 不标者为差异不显著 ($P>0.05$) (配对样本 t -检验)。

Data in the table are mean ±SD, compared with the controls (I) in the same column, “**” indicates extremely significant difference at 0.01 level ($P<0.01$), “*” indicates significant difference at 0.05 level ($P<0.05$), while unmarked data indicates no significant difference ($P>0.05$) by Paired-sample t test.

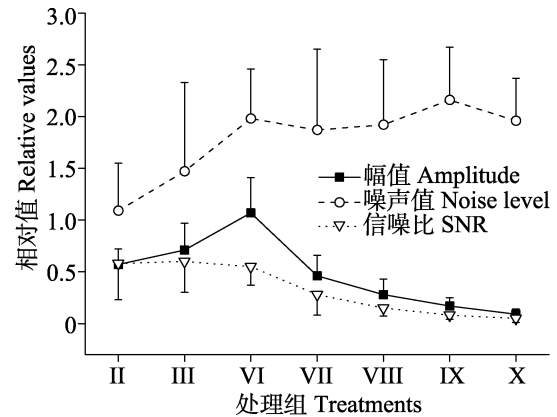


图 6 触角分枝切除后 EAG 幅值、噪声及 SNR 相对值的变化

Fig. 6 Relative value variations of EAG amplitudes, noise levels and SNR after certain antenna branches were cut off

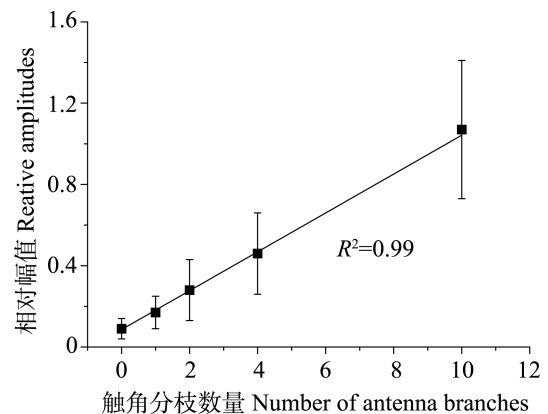


图 7 EAG 幅值随触角分枝数量的变化

Fig. 7 EAG amplitude variations with the number of antenna branches

2.2 触角部分主干切除后的 EAG 变化

实验中先切除触角尖部和基部多个分枝, 再依次分别切除尖部和基部主干, 测得处理前后 (I、III~V) 的 EAG 图谱 (图 8), 后从图谱中获得 EAG 幅值、噪声和 SNR, 并求出处理组与各自整根触角的 EAG 幅值、噪声和 SNR 的比值。后对所有平行实验 (4 根触角) 的比值结果取平均值和 SD (表 2)。

由实验结果可知:

(1) 切除尖部主干后 (IV), 与前一组 (III) 相比, 其 EAG 幅值显著增强 ($P<0.05$), 噪声显著减弱 ($P<0.05$), SNR 显著增强 ($P<0.05$); 与 I 相比, 其 EAG 幅值亦显著增强 ($P<0.05$), 噪

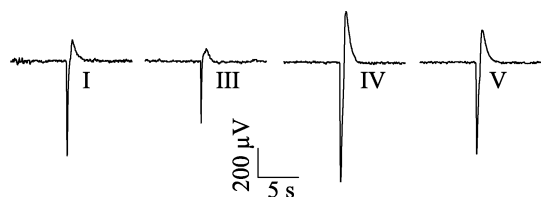


图 8 EAG 谱图 (I、III~V)

Fig. 8 EAG spectrums (I, III~V)

图中只显示了 1 次平行实验各实验组 EAG 中的 1 个谱峰。

Only one peak in the EAG spectrum of each treatment in one parallel experiment is showed in this figure.

表 2 触角分枝或鞭节切除后的 EAG 幅值、噪声及 SNR 相对值

Table 2 Relative values of EAG amplitudes, noise levels and SNR after some antenna branches and flagellum segments were cut off

处理组 Treatments	相对值 Relative values		
	幅值 Amplitudes	噪声 Noise levels	信噪比 SNRs
III	0.90±0.41b	1.2±0.78a	1.07±0.89b
IV	2.15±0.69a	0.62±0.29b	4.11±2.00a
V	0.91±0.75b	0.98±0.06a	0.92±0.75b

表中数据为平均值±标准差；同列数据后标有不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)，标有相同小写字母表示差异不显著 ($P>0.05$) (配对样本 t -检验)。

Data in the table are mean ±SD, and followed by different small letters in the same column indicates significant difference at 0.05 level ($P<0.05$), while followed by same letters in the same column indicates no significant difference ($P>0.05$) by Paired-sample t test.

声显著减弱 ($P<0.05$)，SNR 显著增强 ($P<0.05$)。

(2) 再切除基部主干后 (V)，与前一组 (IV) 相比，其 EAG 幅值显著减小 ($P<0.05$)，噪声显著增加 ($P<0.05$)，信噪比显著减小 ($P<0.05$)。但与 I 相比，其 EAG 幅值、噪声及 SNR 均无显著差异 ($P>0.05$)。

2.3 实验结果与电路模型的对比分析

由电路图和关系式，并对照实验结果可知：

(1) 由图 4 可知，EAG 可等效为各感器细胞在电极两端独立产生电位的等效电路进一步并联形成的总电路。触角上的部分分枝被切除，等效为部分 R_b 、 U_s 、 C_e 被移除；触角上的部分主干被切除，等效为 R_t 或 R_p 值的减小。由于是

并联方式，这些处理均不会使整个电路断开而造成无电位输出；同时，由于 R_b 、 R_t 的分压作用以及 R_p 、 R_i 的分流作用，每个感器对整体 EAG 电位贡献 U_{in} 非常微弱，因此 EAG 总电位 U_i 一般小于单个感器细胞的神经电位 U_{so} 。

(2) 由 (2)、(3) 两式可知， U_i 为 U_{in} 的线性累加，同时也可看作 U_b 的线性累加。实验处理 A 中，触角中部 10 个分枝位置靠近，各分枝长度及 R_t 、 R_p 值接近，则它们的 U_b 值相近，因此， U_i 值随着这些分枝数量的减少而成线性减小。

(3) 由图 5 可知， R_b 值的大小与感器在分枝上位置有关，离分枝与主干连接处越远， R_b 值越大。 R_t 和 R_p 值的大小与感器所处分枝在主干上的位置有关，分枝距离触角尖端越近，该分枝上感器的 R_t 值越小， R_p 值越大，其引起的分压和分流作用越小。据此，越靠近尖端的分枝 U_b 值越大。但由于触角主干在靠近尖端处逐渐变细，其单位长度的阻抗变大；同时靠近尖端的分枝长度较短，分枝上的感器数量较少，这些均限制了尖部附近的分枝对 U_i 贡献的增加。此外，靠近触角基部的分枝，由于 R_p 值较小，而 R_t 值较大，其对 U_i 贡献也较小；而中部附近分枝较长，感器数量较多，同时 R_t 和 R_p 值适中，因此其对 U_i 的贡献较大。

(4) 当分枝上的感器产生电位较小，或不产生电位（非刺激源相关感器）时，等效为 U_s 值较小或 $U_s=0$ ，由图 7 可知，其不仅不会对整体电位产生贡献，还会通过 R_b 和 C_e 对整体电位产生分流作用。此时若切除这些感器或分枝，反而可以减小其对整体电位分流作用。这可能是实验处理 A 中切除尖部或基部部分分枝后 (III、VI)，其 EAG 幅值反而增强的原因之一。

(5) 实验处理 B 中，切除触角尖部主干后，所有感器 R_t 值减小，由 (2) 式， U_i 值增加；切除基部主干后， R_{pn} 值减小，则 U_i 值减小，与实验结果相符。

(6) EAG 噪声来源于外部干扰或者触角自身的生物学噪声（本文只讨论随机噪声）。外部噪声由触角和电极引入，因此与电极两端的总阻抗（即电极两端触角的阻抗和 R_i 并联的总阻抗）

有关；此外，随机噪声具有统计学特性，产生生物学噪声的触角感器和其它细胞越多，其统计平均值幅度越小，即生物学总噪声越小。实验处理 A 中，切除部分分枝后， R_b 和 C_e 对外部噪声及生物学噪声的分流作用的减小，同时由于生物噪声的统计学特性，均决定了噪声有随着触角分枝数量的减少而增加的趋势。实验处理 B 中，切除尖部主干后， R_a 值减小，外部噪声减小；但同时由于 R_l 值的减小，其对生物噪声的分压作用减小，生物噪声对总噪声的贡献增加，此时 IV 的噪声显著减弱可能是该实验条件下外部噪声减小的作用大于生物噪声增加的作用。再切除基部主干后，外部噪声减小，但由于 R_p 值的减小，其分流作用增加，生物噪声也应该减小，但实验结果却是噪声增强，其原因是否和切除基部主干中的轴突有关，有待进一步探究。

3 讨论

(1) 与心电图 (ECG) 是心肌细胞电位变化通过其周围的导电组织和体液，反映到皮肤表面的原理类似，EAG 并不是一般理解的触角感器细胞神经电位的简单串联累加，而是由触角上的众多感器细胞产生的电位，经过触角主干及分枝分压和分流作用减弱后，在电极两端产生的统计和并联累加电位。理解 EAG 的电路模型对 EAG 实验的条件选择和调控具有重要的参考作用。

(2) 触角分枝及主干的阻抗对 EAG 的幅值、噪声和 SNR 均有重要影响。触角中部分枝对 EAG 贡献较大。在主干保持不变的条件下，SNR 随分枝数量的减小而减弱。在分枝数量不变的条件下，尖部主干切短后，SNR 增强；基部主干切短后，SNR 减弱。因此，为了获得较好的信号强度和 SNR，主干基部应多保留一些（尽量沿着触角根部切除），应多切除一些主干尖端较细的部分，同时应保留中部足够多的分枝。依照实验结果，切除基部约 1/3 数量的分枝，再切除尖部约 1/3 的主干和分枝后（即图 1 中的 IV）的触角在本实验中具有最佳的信号强度和 SNR，但若在 EAG 实验中应用，其仍需要进一步具体讨论。

(3) 本文虽然只以家蚕雄蛾作为实验对象，

但 EAG 并联等效模型具有普适性，同样适用于其他具有羽状触角的昆虫，同时也应适用于其他类型触角的昆虫（例如对于线状触角，由于无分枝，视 $R_b=0$ 即可），但仍有待分别进行具体讨论和实验验证。

(4) 本文提出的 EAG 并联等效模型仅主要考虑了触角主干和分枝阻抗的影响，仍需要进行充分性实验验证。本文只对模型中的各种元件参数进行了定性讨论，其具体数值和详细特性有待进一步定量测量。

参考文献 (References)

- Chen HL, Tian SP, Wu X, Xu X, 2009. Basis of Circuit Analysis. Beijing: Tsinghua University Press. 158–160. [陈洪亮, 田社平, 吴雪, 徐雄, 2009. 电路分析基础. 北京: 清华大学出版社. 158–160.]
- De Kramer JJ, 1985. The electrical circuitry of an olfactory sensillum in *Antheraea polyphemus*. *J. Neurosci.*, 5(9): 2484–2493.
- Howse PE, Stevens IDR, Jones OT, 1998. Insect Pheromones and Their Use in Pest Management. London: Chapman & Hall. 109–113.
- Huang CH, LI JJ, Zhou L, Yan FM, 2014. EAG and GC-EAD techniques. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(2): 579–585. [黄翠虹, 李静静, 周琳, 闫凤鸣, 2014. 昆虫触角电位(EAG)及其与气谱联用(GC-EAD)技术. 应用昆虫学报, 51(2): 579–585.]
- Kodadova B, Kaissling KE, 1996. Effects of temperature on silkworm olfactory responses to pheromone can be simulated by modulation of resting cell membrane resistances. *J. Comp. Physiol.*, 179 (1): 15–27.
- Minor AV, Kaissling KE, 2003. Cell responses to single pheromone molecules may reflect the activation kinetics of olfactory receptor molecules. *J. Comp. Physiol. A*, 189(3): 221–230.
- Schneider D, 1957. Electrophysiological investigation on the antennal receptors of the silk moth during chemical and mechanical stimulation. *Experientia*, 13(2): 89–91.
- Syntech, 2004. Electroantennography-a practical introduction. <http://www.syntech.nl/manuals/EAGpract.pdf>.
- Tian HJ, Chen YX, Huang YQ, 2011. Advances in electroantennogram (EAG) technique of insect. *Fujian Journal of Agricultural Science*, 26(5): 907–910. [田厚军, 陈艺欣, 黄玉清, 2011. 昆虫触角电位技术的研究进展. 福建农业学报, 26(5): 907–910.]
- Vermeulen A, Rospars JP, 2001. Membrane potential and its electrode-recorded counterpart in an electrical model of an olfactory sensillum. *Eur. Biophys. J.*, 29 (8): 587–596.
- Vermeulen A, Rospars JP, 2004. Why are insect olfactory receptor neurons grouped into sensilla? The teachings of a model investigating the effects of the electrical interaction between neurons on the transepithelial potential and the neuronal transmembrane potential. *Eur. Biophys. J.*, 33(7): 633–643.
- Zhao XC, Yang YH, Wang R, Wang CZ, 2004. Techniques used in insect neurobiology research: electroantennogram recording. *Entomological Knowledge*, 41(3): 270–274. [赵新成, 阎云花, 王睿, 王琛柱, 2004. 昆虫神经生物学研究技术: 触角电位图记录. 昆虫知识, 41(3): 270–274.]