螽斯听觉上升神经元的结构与功能*

沈 钧 贤

(中国科学院生物物理研究所,北京 100080)

关键词 听觉上升神经元、听信息加工、螽斯

声通信是动物和人类常用的一种有效的信息传递方式. 在细胞水平上探索动物声通信的奥秘,不仅有助于阐明听觉信息加工的基本原理,而且对于神经网络与人工智能的研究, 以及计算机听觉系统原型设计都具有重要意义.

直翅目昆虫能产生种属专一的鸣声,并主要靠声信号实现种内或种间的行为活动,如引诱配偶、攻击对手、逃避捕掠者、发出警报等[1]. 作者曾对同地共生的两种螽斯——短翅鸣螽与硕螽的趋声行为进行了定量分析[2,3]. 实验结果表明, 螽斯具有良好的识别鸣声和检测声源方位的能力.

应用细胞内电位记录和单细胞荧光标记方法, 我们已揭示了螽斯前胸神经节内听觉Ω神经元的结构与功能[4],对其他听觉神经元至今研究很少[5]. 本文将报道螽斯听觉上升神经元的结构与功能及它对听觉信息加工的特点. 这些结果将为阐明螽斯鸣声识别机理提供依据.

一、实验材料和方法

1. 实验材料 短翅鸣螽 (*Gampsocleis gratiosa*) (昆虫纲, 直翅目, 螽斯科)于夏季采集于河北省易县的灌木及草丛中,饲养在实验室的昆虫箱内, 温度约 25℃.

2. 标本制备 实验时剪去中胸肢、后胸肢和触角,背部粘固在金属动物架上,腹面朝上,暴露前胸神经节. 用灌注有 5% 荧光染料 Lucifer yellow 水溶液的玻璃微电极进行听觉神经元声反应特征记录. 然后用离子电泳法将染料注入该神经元. 方法细节见文献[6].

3. 声刺激 用上升及下降时间各为 1ms、持续时间为 20ms 的短纯音作为声刺激. 声频率范围为 2—60kHz. 声强以声压级 (SPL) 表示,0dB 等于 $2 \times 10^{-5} N/m^2$. 实验在电磁屏蔽、防震、无回响的隔音室内进行.

二、实 验 结 果

1. 听觉上升神经元的形态结构 用细胞内电位记录和单细胞荧光染料标记技术, 已经证实螽斯前胸神经节内有一对对称的听觉上升神经元. 图 1 表示该神经元的形态结构. 它的细胞体位于前胸神经节的前外侧区,神经突在神经节的中央区跨过中线到达神经节的另一侧,即它的树突和轴突均与细胞体成对侧位. 密集的树突分支仅分布在由初级听觉纤维末梢形成的听神经丛内,分为两个亚群,而不越过神经节中线. 它的轴突离开前胸神经节, 经神经连索上升直至脑. 因此,该神经元被称为"上升神经元". 经多次单细胞荧光标记结果证实,上升神

本文 1989 年 6 月 21 日收到. 1989 年 11 月 20 日收到修改稿.

* 国家自然科学基金资助项目.

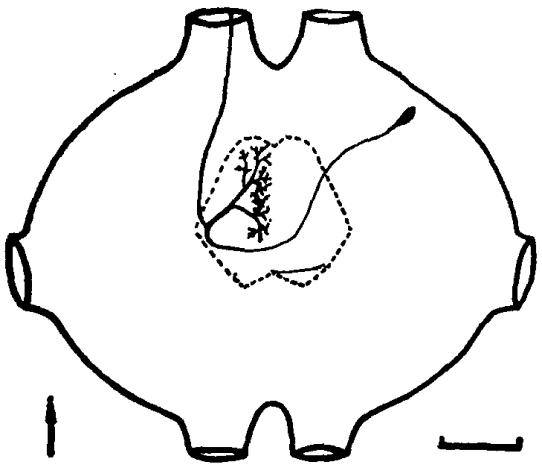

图 1　短翅鸣蝽前胸神经节内听觉上升神经元的形态结构重建图

虚线表示由初级听觉神经纤维末梢形成的听神经丛范围. 箭头指向头部. 标尺: 200μm

经元的细胞体、树突区和轴突这些基本结构的分布位置无明显的个体间差异.

2. 听觉上升神经元的声反应特征

(1) 放电模式. 在一定频率与强度的声刺激条件下，从上升神经元的树突区可记录到兴奋性突触后电位和锋脉冲 (图 2a)，而从轴突上只记录到锋脉冲电位 (图 2b). 对应于每次阈上刺激，上升神经元都有一串锋电位发放，持续时间约几十毫秒. 这意味着它的放电模式属于紧张型.

(2) 反应阈值~声频率关系. 上升神经元对声刺激反应非常灵敏. 图 3 表示该神经元的反应阈值与声刺激频率关系曲线. 此调谐曲线大体上呈字母 "W" 形. 上升神经元

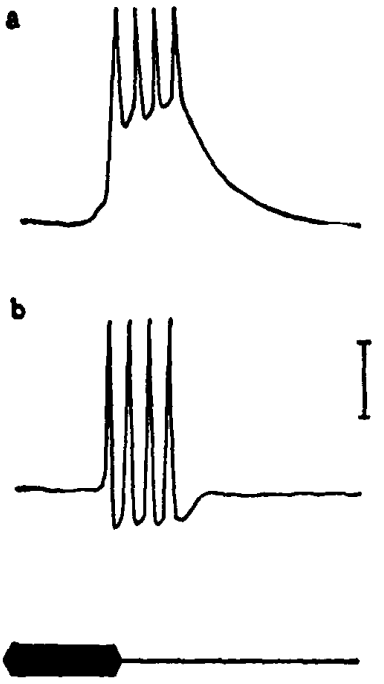

图 2　短翅鸣蝽听觉上升神经元的放电模式

a.从树突区记录到的电位变化; b.从轴突记录到的电位变化. 声刺激信号:15kHz,20ms, 阈上 10dB. 标尺:20mV

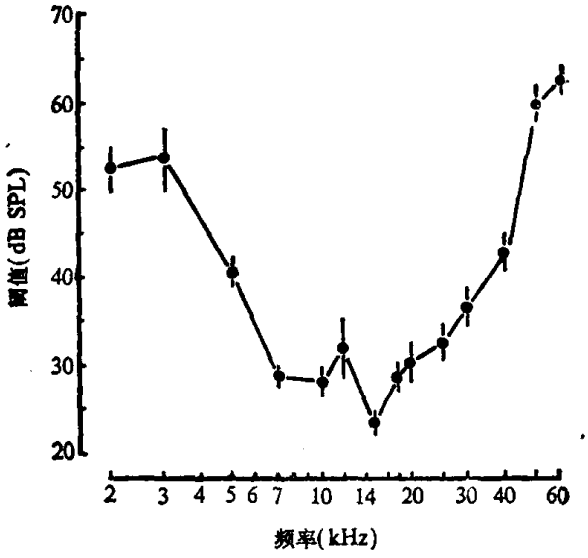

图 3　短翅鸣蝽听觉上升神经元的反应阈值与声频率关系曲线

$n = 8$. 垂直线为标准离差

声反应最佳频率在 15kHz，最低反应阈值为 24dB SPL. 在 7—10kHz 频率范围内，反应阈值均低于 30dB SPL. 在低于 7kHz 频段，调谐曲线的斜率高达约 20dB/倍频程；在 15—40kHz 范围内，其斜率较小，约 10dB/倍频程；在高于 40kHz 时，上升神经元的反应阈值陡然地增加，大于 60dB SPL. 因此，螽斯听觉上升神经元是一个调谐范围较宽的高灵敏神经元，灵敏的频率范围在 7—20kHz 之间.

(3) 强度特征。螽斯听觉上升神经元对声强度的编码方式有二：一是以该神经元对于单次声刺激所诱发的锋电位数目(即反应幅度)表示，另一是以其反应潜伏期的变化表示。图4为上升神经元对声强编码的两条特征曲线。纵坐标分别为该神经元对最佳声频率、20ms 持续期的声刺激反应所诱发的锋脉冲发放平均数(图左侧纵坐标)与反应潜伏期平均值(图右侧纵坐标)，横坐标为声刺激强度与反应阈值之差(以 dB SPL 表示)。在声强为阈上 40 dB 范围内，每次声刺激所诱发的锋脉冲数与声强度之间有近似线性的关系，其斜率约为2个脉冲/10dB。若再增加声强度，该神经元的反应幅度则逐渐下降。但它的反应潜伏期则随声强的增大而降低：在阈上 30dB 范围内，声强每提高 10dB，潜伏期则缩短约 1ms。在更高声强条件下，它的潜伏期基本上稳定在 15ms 左右。总之，螽斯听觉上升神经元可以在阈上 30 或 40dB 的声强范围内以上述两种方式对声刺激强度编码。

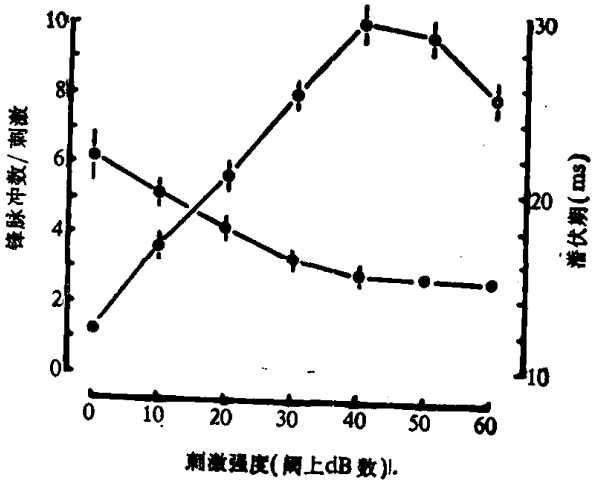

图 4 短翅鸣螽听觉上升神经元的声强度特征曲线
○锋脉冲数编码方式；●反应潜伏期编码方式。
$n = 8$. 垂直线为标准离差

三、讨 论

动物的感觉神经系统怎样进行听觉信息加工，是了解声通信神经机理的关键。本文首次证实了短翅鸣螽听觉上升神经元的结构与声反应特征。它与Ω神经元一样，也是一个第二级听觉神经元。其树突区和与细胞体成对侧的初级听神经纤维末梢之间有突触连系；在阈上刺激条件下，它的紧张型锋脉冲发放可以对声刺激的强度与时间特征(包括时程、音节数等)分别进行编码。关于时间编码的实验结果将另文报道。

上升神经元的结构与Ω神经元显著地不同。Ω神经元是一个节内神经元，其结构组分仅限于前胸神经节内分布[4]；而上升神经元的轴突位于树突区的同侧，并离开前胸神经节而上升直至脑。在功能上，它可以把听觉信息直接传递到脑，而不必再经其它神经元的中继与加工。作者已经从脑中记录到该神经元的电位活动，并用单细胞荧光标记法予以证实(另文报道)。看来，上升神经元是一种兴奋性阈值元件，能对声强与时间特征编码，并直接参与螽斯听觉中枢的鸣声模式识别过程。但它与其他听觉神经元在听信息加工中的关系还有待于深入研究。

致谢：关力同志参加本文部分工作，谨致谢意。

参 考 文 献

[1] Busnel, R. G., *Acoustic Behaviour of Animals*, Elsevier, Amsterdam, 1963.
[2] Shen, J. X., Guan, L., *Neurosci. Letters, Suppl.*, 20(1985), 47.
[3] 沈钧贤、关力，生物物理学报，2(1986)，252—256.
[4] 沈钧贤、关力，科学通报，34(1989)，858—861.
[5] Römer, H., Marquart, V., Hardt, M., *J. Comp. Neurol.*, 275(1988), 201—215.
[6] Shen, J. X., *J. Comp. Physiol.*, 151(1983), 449—459.