螽斯初级听觉神经元的方向敏感性*

沈钧贤

(中国科学院生物物理研究所,北京 100080)

关键词 螽斯、初级听觉神经元、方向听觉

在动物声通信过程中,方向听觉具有特别重要的作用. 对接收声信号的动物来说,它不仅要判别发声的动物是同种还是"天敌",而且要认知声信号的含义,测出发声动物的空间方位,从而决定采取何种行动,是趋声,还是逃避捕掠者. 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过定量分析. 实验结果表明,雌螽斯只对同种雄螽斯发出的鸣声产生迅速而准确的趋声源运动[1,2]. 这表明螽斯不仅具有种属识别能力,而且有着相当好的方向听觉.

现有的方向听觉理论指出,双耳间声音到达时差、双耳间声强差以及声波相位差均可作为动物判别声源方位的提示. 但是,对于双耳间距离仅为鸣声主频波长十分之一数量级的小动物来说,声影效应等因素所起作用太小,以致不能用上述理论来解释这些小动物检测声源方位的能力[3]. 于是,阐明像昆虫、蝙蝠等小动物的方向听觉机理,就成为当前听觉基础研究中一项前沿课题.

本文目的是用单细胞电生理与荧光标记方法,在证实螽斯初级听觉纤维的中枢投射结构与频率选择特性的基础上[4],进一步揭示这些听觉神经元的方向灵敏度,以及它们对方向信息加工的特点. 这些结果将为理解螽斯方向听觉的外周神经机理提供依据.

一、实验材料与方法

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,按性别分开饲养在实验室的昆虫箱内,温度约为 25℃.

2. 标本制备 实验时剪去螽斯的中胸肢、后胸肢和触角,其背部粘固在金属动物架上,腹面朝上. 细心地将前胸肢的跗节粘在动物架两侧的金属小叉上,以保持前胸肢呈自然姿态,并使鼓膜器官的缝隙口的朝向垂直于身体的长轴. 暴露前胸神经节.

用灌注有 5% 荧光染料 Lucifer yellow CH (锂盐)水溶液的玻璃微电极记录听觉神经元的声反应特征. 然后,用离子电泳法将荧光染料注入所记录的神经元以证实其形态结构.

3. 声刺激 本实验采用上升与下降时间各为 1ms、持续时间为 20ms 的短纯音作为声刺激. 声音频率范围 2—80kHz,声音强度以声压级 (Lp) 表示,0dB 等于 $2 \times 10^{-5} N/m^2$. 声源与动物前胸神经节之间距离保持为 50cm. 声源可在它与动物所在的水平面上以 30° 一步围绕动物转动以变化其相对位置. 全部实验均在电磁屏蔽、防震、无回响的隔声室内进行. 周

本文 1989 年 7 月 8 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.

围温度为 25±2℃.

二、实验结果

1. 初级听觉神经元的侧向性 利用细胞内电位记录和单细胞荧光标记技术，已证实短翅鸣蝗不同的初级听神经元具有不同的声反应特征. 例如，最佳声反应频率 (best frequency, BF) 各不相同，反应阈值与声频率关系曲线(即调谐特征)也不一样，并且它们在前胸神经节的听神经丛内的末梢分布也很不相同(详见文献[4]). 应当指出，上述各初级听神经元的阈值与频率关系曲线是在声源位于这些初级神经元同侧时测出的. 当改变声源位置，从与初级神经元同侧移到对侧时，再逐个测量不同声频率刺激时各个初级神经元的声反应阈值. 测量结果表明，不同 BF 的初级神经元的对侧反应阈值与同侧反应阈值之差(称为"侧向性阈值差")不大相同. 表 1 BF 分别为 7、15 和 18kHz 的三组初级听觉神经元在相应声频率刺激条件下侧向性阈值差的变动范围. 总的看来，无论那组 BF 初级听神经元，其侧向性阈值差随声频的增加而加大：在 7kHz 时约 10dB，15kHz 时约 16dB，25kHz 时约高达 22dB. 另外，声刺激频率较低时，同组初级神经元侧向性阈值差的变动范围较小，频率较高时则较大.

表 1 螽斯的不同最佳频率和最低反应阈值的初级听觉神经元的侧向性
(即对侧与同侧声反应阈值之差和声刺激频率的关系)

听神经元的最佳频率 (kHz)	最低反应阈值 (dB Lp)	不同刺激频率时侧向性阈值差 (dB)		
		7kHz	15kHz	25kHz
7	28	8—10	14—16	20
15	24	12	16—20	18—24
18	23	10—12	14—20	20—28

值得指出的是，初级听觉神经元的侧向性阈值差均远大于螽斯双耳间只有约 1dB 的声强差. 这意味着双耳间声强差不是决定螽斯听觉神经元侧向性的物理依据，而可能存在着别的声学机理.

2. 初级听觉神经元的方向灵敏度 当以 30° 一步陆续变化声音入射角时，逐个测出不同 BF 的初级神经元对频率不同的声刺激反应的方位阈值. 图 1 为三组 BF 的初级听神经元分别对 7、15 和 25kHz 声刺激反应的方位阈值差曲线. 显而易见，它们的前半圆方位阈值差曲线的极小值都在同侧 90° 处出现，而极大值大都位于对侧 −90° 处. 这两个值之差与 BF有关，也与声刺激频率有关. 对于 BF 等于 7、15 和 18kHz 的三组初级听神经元，各自的极大值与极小值之差分别平均约为 10、20 和 24dB.

另一个特点是在 0° 方位左右，初级听神经元的阈值变化率最明显：声音入射角从 30° 经 0° 变到 −30° 时，各类初级听神经元的反应阈值变化分别达到 6、10 和 12dB，大致等于极大与极小值之差的一半. 这暗示着螽斯初级听神经元对于在动物正前方及左 30°、右 30° 扇形区的声音，有着比来自其他方位的声音较高的方向辨别锐度. 这与趋声定位实验结果是一致的[2].

3. 初级听觉神经元的方向提示 在对声压级、频率与时间模式均相同，仅入射角不一样的声刺激反应中，螽斯初级听觉神经元的电生理特征是不同的. 其区别主要表现在两个神经学参数上：一是神经元反应强度，以每次声刺激所诱发的锋脉冲数表示；另一是反应潜伏

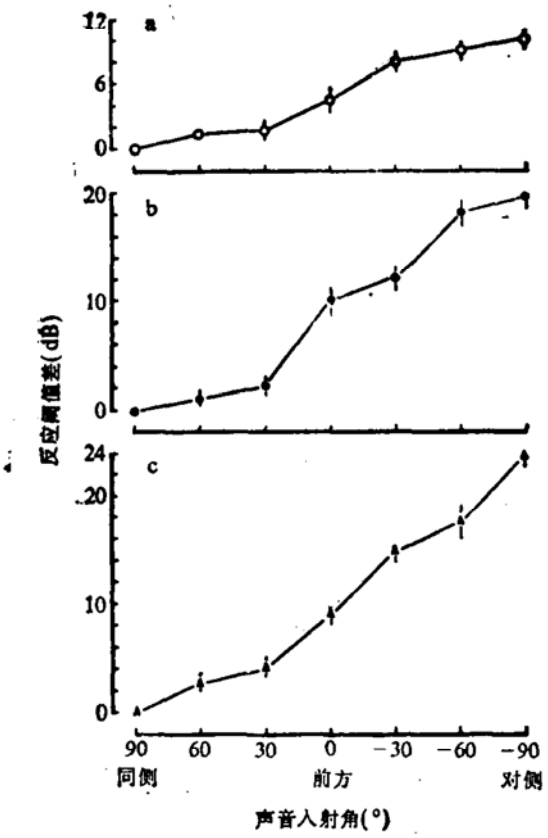


图 1　鑫斯初级听觉神经元的前半圆方位阈值差曲线
a. BF = 7kHz 的神经元对 7kHz 声刺激的反应，$n = 18$；b. BF = 15kHz 的神经元对 15kHz 声刺激的反应，$n = 5$；c. BF = 18kHz 的神经元对 25kHz 声刺激的反应，$n = 9$. 竖线为标准离差

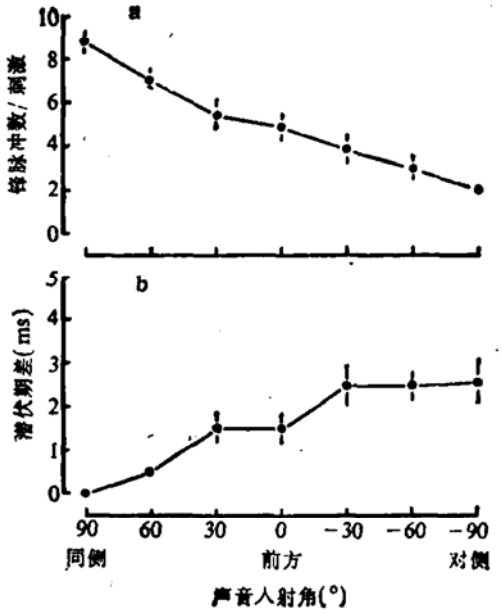


图 2　鑫斯初级听觉神经元（BF = 7kHz）的反应强度（a）及潜伏期差（b）与声音入射角的关系
$n = 18$. 竖线为标准离差

期，以相对于同侧提供声刺激时的反应潜伏期之差表示。图 2a、b 分别表示 BF 为 7kHz 的初级听觉神经元的反应强度与潜伏期差和声源方位角之间的关系。横坐标是声音入射角，90° 表示与该神经元位于同侧，−90° 为对侧；纵坐标分别为每次声刺激（7kHz，阈上 20dB，持续时间 20ms）所诱发的锋电位数及反应潜伏期差。当声源从 90° 经前方移向 −90° 时，每次声刺激诱发的锋脉冲从平均 8 个逐渐减到 2 个左右；而潜伏期延长则从 0ms 逐渐增加到平均 2.5ms。因此，这两个参数与声音入射角之间的关系反映了初级听神经元对声音方向的编码，成为神经元判别方向的提示。

值得注意的是，这两个参数的变化是如此显著，决非鑫斯双耳间声强差（约 1dB）所能造成、双耳间声音到时差（约 40μs）所能比拟的。

三、讨　论

本文首次报道了短翅鸣蝗中其结构与功能证实同一的初级听觉神经元的侧向性和方向灵敏度，并揭示了可以作为声源方位提示的两个神经生理学参数——声反应强度与潜伏期差，都和声音入射角有一定的函数关系。

如上所述，只是由于声源位置的改变才产生的初级听神经元的侧向性大于 10dB 数量级（直至 24dB），以及反应潜伏期差约为双耳间声音到时差的几十倍，显然，现有的方向听觉理论

尚不能解释这些实验结果。

蟋蟀与螽斯属于同一亚目蟋螽亚目 (Ensifera)。关于蟋蟀方向听觉的物理学机理已有一些观点不大一致的假说(见文献[5]),主要认为蟋蟀耳是一种具有四个输入(即二个声门和二个鼓膜器官)的声学系统模式。其中,同侧的声门-气管系统的声能增益为 1.5—3.5 倍;在鸣声主频段耳的方向灵敏度最大可达 14—15dB。不过,螽斯的声门-气管系统的结构随种属不同而差异很大。短翅鸣螽的外周声接收系统只是一种二输入(一个声门和一个气管)声系统,其声学特性还有待于深入研究。

参 考 文 献

[1] Shen, J. X., Guan, L., *Neurosci. Letters, Suppl.*, 20(1985), 47.

[2] 沈钧贤、关力,生物物理学报,2(1986),252—256.

[3] Yost, W. A., Gourevitch, G. (eds.), *Directional Hearing*, Springer, New York, 1987.

[4] Shen, J. X., *Chinese J. of Acoustics*, 8 (1989), 80—85.

[5] Michelsen, A., Larsen, O.N., *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, Pergamon, 1985, 495—556.