

螽斯 T 形听觉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 100101)

关键词 听觉神经元、T 形双轴突、螽斯

趋声求偶与闻声躲避是具有种内及种间声通信能力的动物经常出现的两类典型行为^[1,2]。探索这些行为的神经机理,是神经行为学研究的重点课题。低等动物的听觉系统相对地简单,因此以低等动物为原型,在单细胞水平上阐明与上述行为有关的听觉和运动神经元的结构与功能,已成为神经生物学研究的新动向。

螽斯具有良好的趋声性^[3,4]。在螽斯听觉机理研究方面,已取得不少进展。Suga等(1961)首次发现螽斯有听觉 T 形大纤维^[5]; Rheinlaender (1975) 详尽地描述了在螽斯感受器细胞、前胸神经元和脑神经元三级水平上各种声参数的表达^[6];最近,螽斯初级听神经元和少数中间神经元(如 Q 神经元、上升神经元等)的结构与功能相继得到证实^[7,8]。本文将首次报道位于螽斯前胸神经节内的 T 形双轴突听觉中间神经元的结构和主要生理功能,将为构筑听神经网络提供必要的实验依据。

1 实验材料与方法

1.1 材料

成年雄与雌性螽斯 *Gampsocleis gratiosa* (直翅目,螽斯科)在夏季采集于河北省易县的灌木丛中,按性别分开饲养在昆虫箱内,室温约 25℃。

1.2 标本制备

剪去螽斯的双翅和中、后胸肢,用松香与蜡将它的背部粘固在金属小架上。暴露前胸神经节。用玻璃微电极(阻抗 20MΩ 以上,灌注以 5% 荧光染料 Lucifer Yellow 水溶液)从前胸神经节记录听神经元的声反应特征。有关数据储存在软盘中,备以后分析。电生理记录完成后,用 20nA 负电流将染料注入神经细胞。30min 后,取出前胸神经节,经多聚甲醛固定,乙醇逐级脱水,水杨酸甲酯透明,在荧光显微镜下整体观察,照相,重建神经元结构图。

1.3 声刺激

本研究所用的声刺激为短纯音,上升下降时间为 1ms,时程为 20ms。由刺激程序发生器(英国 HG-100 型)输出电信号,经功率放大后驱动宽带扬声器产生。所用声频范围为 2-50kHz。声强以 dB SPL (声压级)表示,0dB 相当于 $2 \times 10^{-5} \text{N/m}^2$,精度 $\pm 1 \text{dB}$ 。全部实验在电磁屏蔽、隔声、防震的无回声室内进行。

1992-08-25 收稿, 1992-12-01 收修改稿。

* 国家自然科学基金资助项目。

2 实验结果与讨论

螽斯的听觉系统包括外周听器官和几级听觉神经元。听器官(“耳”)位于前肢胫节的上端,由鼓膜和位于声嵴上的几十个感振细胞组成。感振细胞是螽斯的声感受器,能将适宜的声刺激转换为兴奋性神经动作电位,后者沿听神经向前胸神经节和脑传递。用微电极可逐个检测听通路中神经元的电活动,用荧光染料可显示神经元的解剖结构。

2.1 T形神经元的形态结构

本文已证实在短翅鸣螽的前胸神经节内有一类双轴突听觉中间神经元。图1表示该类神经元之一 TN1 的形态结构。它属于跨节神经元类型,有一根上行轴突,其末梢分布在脑区,和一根下行轴突,其它胸神经节内有其末梢分布,细胞体位于对侧的神经节前外区,故称为“T”形双轴突神经元。它的树突区与轴突同侧,在听神经丛内分布,不越过神经节中线,因此,只接收其它神经元在同侧的输出信息。

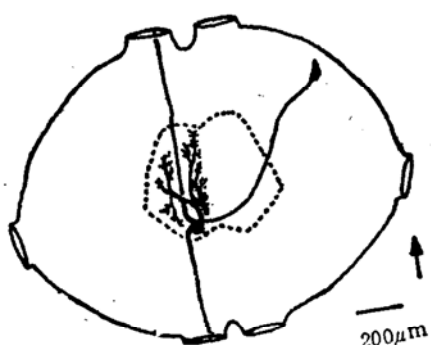


图1 短翅鸣螽前胸神经节内T形双轴突听觉中间神经元 TN1 的形态结构重建图
虚线表示听神经丛范围。箭头指向头部

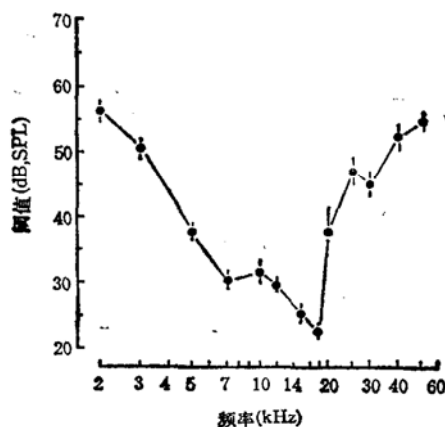


图2 螽斯听神经元 TN1 的声反应阈值与频率关系
 $n = 15$. 竖线: 标准离差

2.2 放电模式

已证实螽斯T形听觉神经元的声反应放电模式为相位型(phasic)。它对适宜频率和强度的声刺激的反应是1—2个锋电位,放电持续时间很短,即使在较大范围内(如5—100ms)改变声刺激时程,也不影响它的放电模式和锋电位数。根据反应潜伏期的不同,已发现这类神经元有三种:当声强为各自阈上20dB及最佳频率时,潜伏期分别为14(TN1),17(TN2)和28ms(TN3)。

2.3 反应阈值与频率的关系

当变化声刺激的频率和强度时,可测出T形听觉神经元出现以锋电位发放为特征的声反应所需的最低声强(即阈值),得到声反应阈值与频率关系曲线(图2)。TN1神经元的最佳反应频率在18kHz,最低阈值约为24dB SPL。在7—18kHz范围内,阈值在25—32dB SPL之间,这与同种雄螽斯的求偶鸣声的主频带一致。在7kHz以下的低频区和18kHz以上的高频区,该神经元调谐曲线的斜率分别为15和25dB/倍频程。这表明TN1是一种灵敏的带通滤波听神经元。

2.4 声强编码

螽斯听神经元通常以反应强度(即每次声刺激所诱发的锋电位数)和潜伏期变化来对声强编码。TN1 是相位型放电神经元,所诱发的锋数基本上不随声强而变动;其反应潜伏期仅在阈上 10dB 范围内,以斜率 $-4\text{ms}/5\text{dB}$ 变化着,大于阈上 10dB 的声强,对潜伏期的影响很小。

显然,T形神经元对声强的编码能力较差。

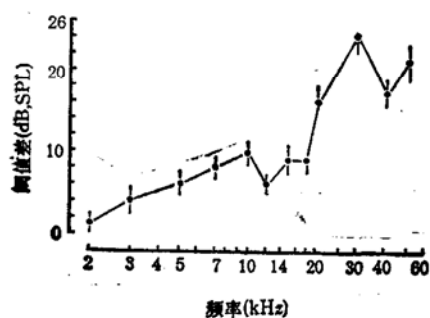


图 3 螽斯 TN1 听神经元的侧向性与声频的关系

$n = 24$. 竖线: 标准离差

2.5 对声刺激时间参数的编码

声刺激的时间参数包括刺激时程、刺激重复率、音节时程与间隔等。当采用 18kHz 模拟鸣声作刺激时,音节数为 6 个,音节时程与间隔均为 6ms, TN1 神经元对这种声刺激信号的反应特征是:(1)反应的锋数为 2,1,1,1,1 和 1,对应于每个音节;(2)锋脉冲间隔与音节重复周期(12ms)相等。看来, TN1 能较好地“复制”这样的声脉冲周期,但不能对音节时程编码。

2.6 T 形神经元的侧向性

至今尚未发现 TN1 具有明显的方向灵敏度,即 TN1 的反应阈值与声源的方位角关系不大。但这类神经元仍具有一定的侧向性,并与声刺激频率有关。所谓“侧向性”,是指当声源位于同侧 90° 和对侧 -90° 时,该听神经元声反应阈值之差。图 3 表示 TN1 神经元在不同声频刺激时的侧向性大小:在敏感频率范围内(7—18 kHz),它的侧向阈差约为 8dB;在低频段,阈差较小;而在高频段,阈差高达约 20dB。显然, TN1 的这种侧向性有助于螽斯判断声源的侧向位置。

综上所述,螽斯 T 形神经元是一种灵敏的带通滤波、相位型放电的听觉中间神经元,有较好的时间编码能力,起声脉冲标记器作用,有一定的侧向性,尤其是锋电位能沿着双轴突同时地快速传输,将对螽斯的声行为活动有特别重要的意义。不过, T 形神经元与其它听神经元和运动神经元之间的连系细节尚待进一步探索。

参 考 文 献

- [1] Busnel, R. G., *Acoustic Behaviour of Animals*, Elsevier, Amsterdam, 1963.
- [2] Elsner, N., Popov, A. V., *Adv. Insect Physiol.*, 1978, **13**: 229—335.
- [3] Shen, J. X., Guan, L., *Neurosci. Letters, Suppl.*, 1985 **20**: 47.
- [4] 沈钧贤、关力,生物物理学报, 1986, **2**: 252—256.
- [5] Suga, N., Katsuki, Y., *J. Exp. Biol.*, 1961, **38**: 545—558.
- [6] Rheinlaender, J., *J. Comp. Physiol.*, 1975, **97**: 1—53.
- [7] 沈钧贤、关力,科学通报, 1989, **34**(11): 858—861.
- [8] 沈钧贤,科学通报, 1990, **35**(8): 629—631.