

螽斯听觉 Ω 神经元的结构与功能*

沈钧贤 关 力

(中国科学院生物物理研究所, 北京)

关键词 螽斯、听觉 Ω 神经元、听信息加工

声通信是动物和人类的一种重要通信方式。直翅目昆虫能产生种属专一的鸣声, 并主要靠声信号实现多种行为活动, 如引诱配偶、攻击及警报等^[1-3]。因此, 昆虫听觉神经系统对声信号的接收、特征抽提与加工, 和不同鸣声的辨识及理解等, 已成为当前听觉神经科学中一项颇受重视的研究课题。作者曾对同地共生的两种螽斯(短翅鸣螽与硕螽)的声行为做过定量分析, 研究结果表明: 雌螽斯只能被同种雄螽斯的鸣声吸引, 产生迅速而准确的趋声源运动^[4,5]。这样的趋声行为涉及到声信号的接收、听信息加工、模式识别、方向判断、运动决策与动作协调等一系列相当复杂的神经生理活动。关于蝗虫与蟋蟀听觉信息加工过程, 在细胞水平上已有一些研究^[6-8], 而对螽斯听觉的单细胞研究还很少^[9,10]。

本文利用细胞内电生理记录与单细胞荧光标记技术, 揭示螽斯前胸神经节内具有特定功能的听觉神经元的形态结构和声反应特征, 阐明这些神经元对听觉信息加工的特点。这里先介绍螽斯听觉 Ω 神经元的结构与功能。这些结果将为进一步了解螽斯听觉的神经机理提供重要的实验依据。其他的结构与功能已证实同一的神经元及方向听觉机理将另文报道。

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) 的雄虫与雌虫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, 周围温度约为 25℃。

2. 标本制备 实验时剪去螽斯的中胸肢、后胸肢和触角; 腹面朝上, 粘固在动物架上。暴露前胸神经节。用灌注有 5% 荧光染料 Lucifer Yellow CH (锂盐, Sigma 公司) 水溶液的玻璃微电极记录听觉神经元对声刺激的反应, 并用离子电泳法将染料注入该神经元。方法细节见文献[11]。

3. 声刺激 本实验采用上升与下降时间各为 1 ms、持续时间为 20ms 的短纯音作声刺激。频率范围 2—60kHz; 声强以声压级表示, 0dB SPL 等于 $2 \times 10^{-5} \text{N/m}^2$, 精度 $\pm 1\text{dB}$ 。声源与动物前胸神经节的距离为 40cm。实验在电磁屏蔽、防震、无回响的隔音室内进行。周围温度为 $25 \pm 2^\circ\text{C}$ 。

本文 1988 年 6 月 21 日收到。

* 国家自然科学基金资助项目。

二、实验结果

1. 螽斯听觉 Q 神经元的形态结构 在完成胞内记录听神经元的反应特征以后,用同一根微电极进行胞内荧光染料注入,以显示螽斯听觉神经元的形态结构。

本文已证实在短翅鸣螽的前胸神经节内有一对中间神经元,它们相对于神经节中线为“镜像”对称。图1表示该神经元的形态结构。它是一个节内神经元,其细胞体、树突和轴突结构均限于本神经节内分布,且呈字母“ Q ”形,故称为“ Q 神经元”。它的细胞体位于神经节的前外侧区;有众多分枝的树突靠近该节的中央区,但不越过神经节中线,与细胞体位于同侧;粗大的轴突在前环束区的前部横跨过中线,进入与细胞体相对的那一侧,然后向后中区转折、分枝,形成两个较大的轴突末梢亚区。 Q 神经元的树突区与轴突区均在听神经丛内。

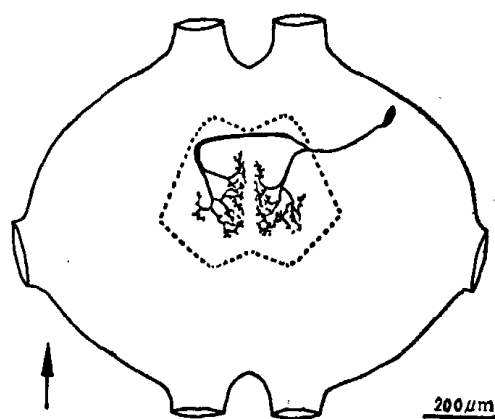


图1 短翅鸣螽前胸神经节内听觉 Q 神经元形态结构重建图

虚线表示听神经丛范围。箭头指向头部。
标尺: $200\mu\text{m}$

2. 螽斯听觉 Q 神经元的声反应特征

(1) 放电模式与反应阈值-频率关系曲线。在一定频率与强度的声刺激条件下,从 Q 神经元树突区可记录到兴奋性突触后电位和锋脉冲(图 2A(1)),从轴突区只记录到锋脉冲(图 2A(2))。这暗示着 Q 神经元发放动作电位的方式属于紧张型,即对应每次阈上刺激有一串锋电位发放。

Q 神经元对声刺激有非常灵敏的反应。这里我们定义在声反应中可区分出锋脉冲反应的最低声刺激强度为听神经元的“反应阈值”;将阈值最低或灵敏度最高的声刺激频率称为听神经元的“最佳频率”。图 2B 表示 Q 神经元的阈值-频率关系曲线。它的最佳频率在 15—18 kHz,最低阈值为 23—25 dB SPL;次佳频率在 7 与 12 kHz,阈值约为 27 dB SPL;在 7—20 kHz 范围内, Q 神经元的反应阈值均在 30 dB SPL 以下。在低频一侧,调谐曲线的斜率为 15 dB/倍频程;在高频区,其斜率高达 25 dB/倍频程。因此, Q 神经元是一种带通滤波、高灵敏听觉神经元。值得指出的是, Q 神经元的高灵敏度频率范围,是与我们测量并分析得到的雄螽斯鸣声频谱的主能峰 (7.5—8.0 kHz) 及次峰 (15—18 kHz) 相一致的。

(2) 强度特征。螽斯听觉 Q 神经元的声反应活动,不仅与声刺激频率有关,还与声刺激强度有关。这里,用单个神经元发放锋脉冲的数目和反应潜伏期的变化来表示该神经元对声强度编码的方式。

图 3A 表示 Q 神经元锋脉冲发放数目与声刺激强度的关系。纵坐标为听神经元对最佳声刺激频率,20 ms 持续期的声刺激反应时每次刺激所诱发的锋脉冲发放的平均数,横坐标为声刺激强度与反应阈值之差(声压级,以 dB 表示)。在声强为阈上 30 dB 范围内,每次声刺激所诱发的锋脉冲数与声刺激强度之间有近似线性的关系,斜率约为 2 个脉冲/10 dB。再增加声刺激强度,其强度特征曲线趋于饱和值,并继而有所下降。

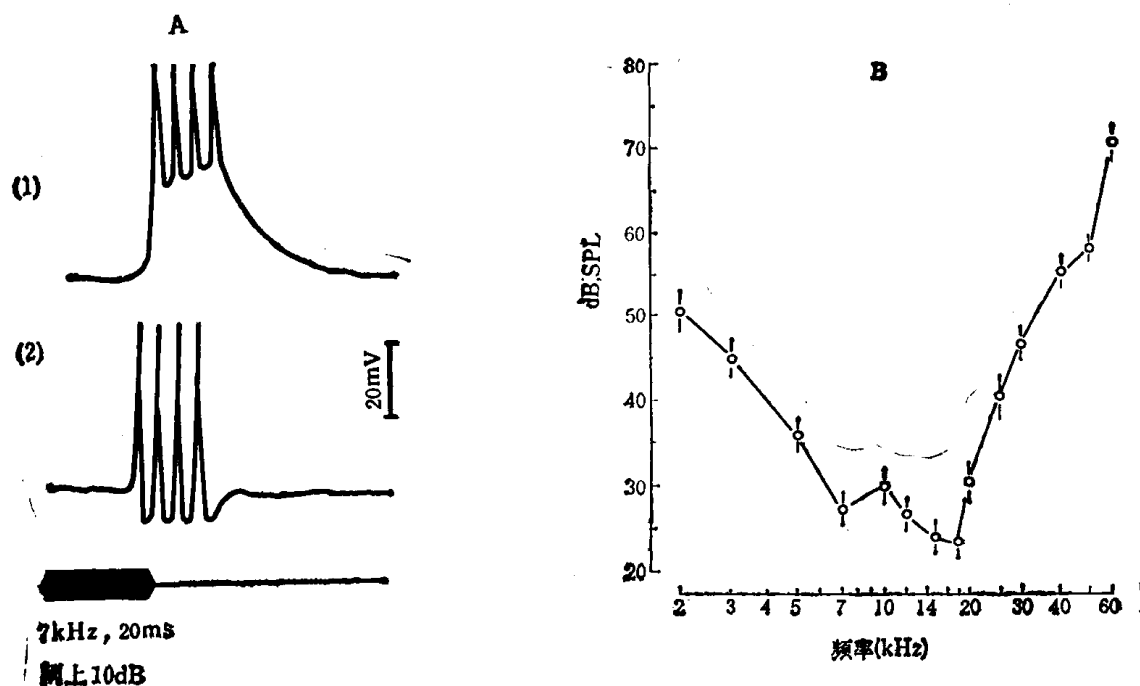


图2 短翅鸣螽听觉Q神经元的放电模式(A)和阈值-频率关系曲线(B)
A(1)从树突区记录到的反应; A(2)从轴突区记录到的反应。声刺激信号: 7kHz, 20ms, 阈上10 dB。垂直线: 20mV。B. 阈值-频率关系曲线, $n = 11$, 垂直线为标准误差

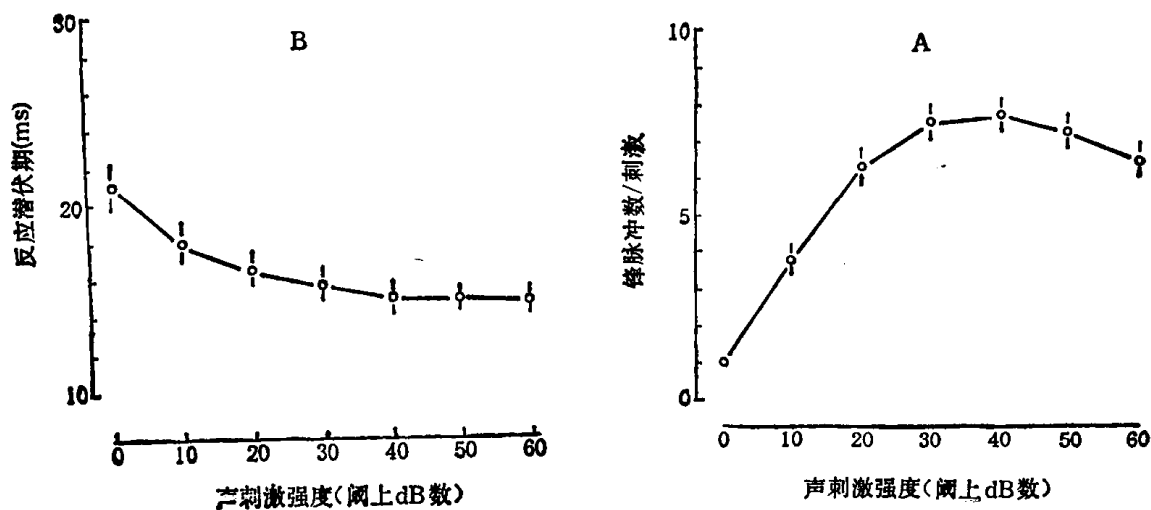


图3 短翅鸣螽听觉Q神经元的声反应强度特征
A. 锋脉冲发放数与声刺激强度的关系; B. 反应潜伏期与声刺激强度的关系
 $n = 11$, 垂直线为标准误差

图3B表示Q神经元的反应潜伏期与声刺激强度的关系。这里选用的声刺激频率为Q神经元的最佳频率。显然,随着声强的增加,Q神经元的反应潜伏期逐渐地减少。在阈上10dB,潜伏期缩短约2—3ms;然后,很快地稳定在15ms上下。

三、讨 论

昆虫鸣声识别是声通信的基础。长期以来,鸣声模式识别的神经机理一直是个“黑箱”。本文首次证实了短翅鸣螽听觉Q神经元的结构与声反应特征。它是第二级听神经元,其树突

分枝和同侧的初级听神经纤维末梢之间有突触连系。因此,在超阈值声刺激条件下,从树突区可同时记录到兴奋性突触后电位和迭加其上的锋电位。显然,它的轴突区位于对侧,声反应的电生理记录仅含有锋脉冲。

Q 神经元的高灵敏的宽频区基本上与鸣声频谱的主能区相一致,从而保证了螽斯声行为的可靠性和种属隔离性。 Q 神经元对每次声刺激所诱发的锋脉冲发放数与声刺激强度有近似线性的关系。 Q 神经元声反应的时间特征(另文报道)表明它具有相当稳定的锁相特性,能对声刺激的周期和内含的音节数进行编码。看来,可以认为 Q 神经元是一种兴奋性阈值元件,有较好的声强度编码能力,并起着“音节标记器”的作用。不过, Q 神经元在听觉信息加工的神经网络中对其他听觉神经元的作用还有待于深入的研究。

参 考 文 献

- [1] Busnel, R. G., *Acoustic Behaviour of Animals*, Elsevier, Amsterdam, 1963.
- [2] Alexander, R. D., *Ann. Rev. Entomol.*, 12(1967), 495—526.
- [3] Elsner, N., Popov, A. V., *Adv. Insect Physiol.*, 13(1978), 229—335.
- [4] Shen, J. X., Guan, L., *Neurosci. Letters, Suppl.*, 20(1985), 47.
- [5] 沈钧贤、关力,生物物理学报,2(1986),252—256.
- [6] Boyan, G. S., *J. Insect Physiol.*, 30(1984), 27—41.
- [7] Wohlers, D. W., Huber, F., *J. Comp. Physiol.*, 146(1982), 161—173.
- [8] Marquart, V., Auditorische interneurone im thorakalen nervensystem von heuschrecken: morphologie, physiologie und synaptische verbindungen, Dissertation, Ruhr-Universität Bochum, 1985.
- [9] Rheinlaender, J., *J. Comp. Physiol.*, 97(1975), 1—53.
- [10] 沈钧贤、关力、莫建武,生物物理学报,2(1986),279—284.
- [11] Shen, J. X., *J. Comp. Physiol.*, 151(1983), 449—459.