

螽斯 *Gampsocleis gratiosa* 听觉上升 神经元的方向灵敏度*

沈 钧 贤

(中国科学院生物物理研究所, 北京)

1989年6月27日收到

摘要 螽斯趋声行为的定量分析表明, 螽斯具有良好的方向听觉能力。本文报道了螽斯前胸神经节内听觉上升神经元的结构、侧向性和方向灵敏度。在最佳频率 15 kHz 时, 它的侧向阈值差高达约 16 dB。它的方向灵敏度与声刺激频率密切相关。频率愈高, 其方位阈值差愈大。上升神经元对每次刺激的峰脉冲发放数和潜伏期变化均与声音入射角有关, 因此可用作声源的方向提示。

Directional Sensitivity of Auditory Ascending Neuron in The Bushcricket *Gampsocleis gratiosa*

SHEN Junxian

(Institute of Biophysics, Academia Sinica, Beijing)

Abstract Quantitative analyses on phonotactic behavior of the bushcricket demonstrate that the bushcricket possesses good capability to determine direction of sound source. The morphological structure, laterality and directional sensitivity of the auditory ascending neuron in the prothoracic ganglion of the bushcricket have been studied. At its best frequency of 15 kHz, the laterality threshold difference of the neuron has a large value up to about 16 dB. Its directional sensitivity depends closely on stimulus frequency. The higher the stimulus frequency, the greater the directional threshold differences. Spike count and latency shift of the ascending neuron in response to each stimulus depend on the angle of incidence of sound. Therefore, the two parameters can be used as directional cues of sound source by the ascending neuron.

声音是动物交往中常用的一种通信方式。直翅目昆虫能产生种属专一的鸣声, 并且主要靠声信号实现种内或种间的行为活动, 诸如引诱配偶, 攻击对手、逃避捕掠者, 及警报等^[1]。在昆虫声通信中, 对于声信号接收者来说, 主要有三项任务: 判别发射声信号的动物是否属于同一种属; 辨识所接收到的声信号的含义; 检测发声动物在空间中的位置。作者曾对同地生的两种螽斯——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, 雌螽斯只对同种

* 国家自然科学基金资助项目

的雄螽斯发出的鸣声产生迅速而准确地趋声源运动。这说明螽斯不仅具有种属识别能力,并且有着相当好的方向听觉本领。

双耳间声到时差、声强度差以及声波的相位差等,都可以作为动物判别声源方位的提示^[4]。但是,像螽斯这样的小昆虫,双耳间距离只有一、二厘米,约为鸣声主频率波长的十分之一数量级,上述三种方向性提示的物理学量值都太小,以致不能用来解释中枢神经系统较为简单的昆虫具有良好方向检测能力的原因。于是,这样的小动物(包括昆虫、雀形目鸣鸟、蝙蝠等)的方向听觉机理,就成为当前听觉生物物理学研究中一项受人重视的前沿课题。近年来,对有些直翅目昆虫(如蟋蟀、蝗虫)的方向灵敏度研究已有一些报道^[5,6]。但关于螽斯方向听觉的研究还很少^[7,8,9]。

应用细胞内电位记录和改变声源位置的方法,作者已揭示了螽斯前胸神经节内听觉Q神经元的方向灵敏度^[9]。本文目的是揭示另一个其结构与功能业已证实的听觉神经元即上升神经元的方向灵敏度,及它对方向信息加工的特点。这些结果将为理解螽斯声定位的神经机理提供依据。

一、实验材料与方法

1. 实验材料

成年的短翅鸣螽 *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,其背部粘固在动物架的金属条块上,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, Sigma 化学公司) 水溶液的玻璃微电极记录听觉神经元的声反应特征。神经元的电活动经微电极放大器 (LM-1, List Electronic 公司) 放大, 电位显示在日本光电公司 VC-10 型双线记忆示波器上, 并贮存在磁带上备以后分析, 或直接用 Data 6000 型多用波形分析仪, 实时测量出该神经元的声反应特征。然后, 用离子电泳法, 将荧光染料注入该神经元以证实其形态结构。

3. 声刺激

本实验采用上升及下降时间各为 1 ms、持续时间为 20 ms 的短纯音作为声刺激。它由 Hi-Med HG-100 型程序式刺激器产生, 经功率放大, 驱动一个宽带扬声器 (Matsushita Technic 公司, EAS-10 TH 800B 型, 频率范围 3-100 kHz)。声音频率范围为 2-80 kHz。声音强度以声压级 (L_p) 表示, 用 Bruel & Kjaer 4135 型 1/4 英寸测量用传声器和 2610 型测量放大器予以测量并校正, 精度为 ± 1 dB, 0 dB 等于 $2 \times 10^{-5} \text{ N/m}^2$ 。声源与动物前胸神经节的距离保持不变, 为 50 cm。声源可在它与动物所在的水平面上以 30° 为一步围绕着动物转动, 以改变其相对位置。

全部实验均在电磁屏蔽的、防震、无回响的隔音室内进行。周围温度为 $25 \pm 2^\circ \text{C}$ 。

二、实验结果与讨论

1. 听觉上升神经元的结构、放电模式及侧向性

利用细胞内电位记录和单细胞荧光标记技术, 已经证实短翅鸣螽前胸神经节内有一对镜面对称的听觉上升神经元。如图 1(a) 所示, 上升神经元的细胞体位于前胸神经节的前外侧区, 它的树突区和轴突均分布在与其细胞体成对侧的二分之一神经节内。树突的密集分支只在由与细胞体成对侧位的初级听觉神经纤维末梢所形成的听神经丛范围内分布, 形成突触连系, 而不越过神经节中线。轴突离开前胸神经节, 经神经连索上升直至脑。因此, 上升神经元的基本结构具有明显的单侧向性。

在功能上, 上升神经元是一个调谐范围较宽的兴奋性听觉神经元。它的最佳反应频率是 15 kHz, 最低阈值约为 24 dB L_p ; 敏感反应的频率范围是 7—20 kHz, 平均阈值约为 30 dB L_p ; 在此范围以外, 调谐曲线的斜率约为 10—20 dB/oct。对于适当频率与强度的声刺激, 上升神经元的放电模式属于紧张型峰脉冲发放, 如图 1(b) 所示。但是, 从树突区(电极位置 1)与轴突(电极位置 2)上所记录到的反应模式有很大的不同。树突区的电位变化由兴奋性突触后电位和迭加其上的峰脉冲电位这两部分组成; 而从轴突上只能记录到传播的峰脉冲动作电位。

当改变声源的位置, 从与上升神经元树突区同侧移到对侧时, 所用的声刺激参数保持不变, 即声刺激频率为 15 kHz, 声强为阈值以上 16 dB, 则从上升神经元的树突区或轴突几乎记录不到有电位变化。假如声强稍高于此值, 即大于阈值以上 16 dB, 就又能诱发出峰脉冲动作电位。这个有限值等于该神经元在对侧提供声刺激时的阈值与同侧提供声刺激时的阈值之差, 称为侧向性阈值差。此值可清楚地表明听觉神经元声反应中侧向性大小。

上升神经元的侧向性与声刺激频率密切相关。如图 2 所示, 当频率低于 7 kHz 时, 侧向性阈值差介于 2—6 dB 之间; 在 7—20 kHz 范围内, 侧向性阈值差提高一倍以上, 约为 10—16 dB; 大于 25 kHz 时, 阈值差更大, 约高于 20 dB。而不同动物个体听觉上升神经元的侧向

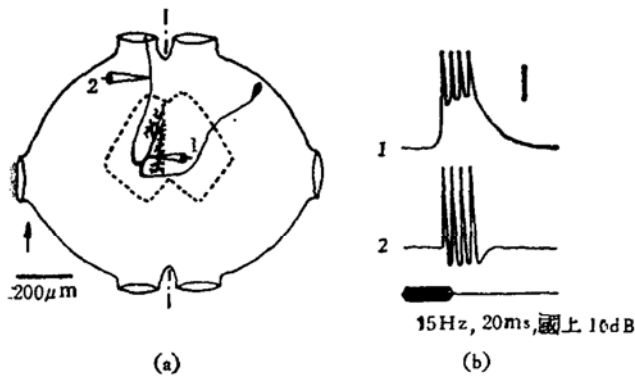


图 1 螽斯 *Gampsocleis grasiola* 前胸神经节内听觉上升神经元的结构 (a) 与声反应模式 (b)。
1: 从树突区记录到的电位; 2: 从轴突记录到的电位。
虚线表示听神经丛范围。箭头指向头部。

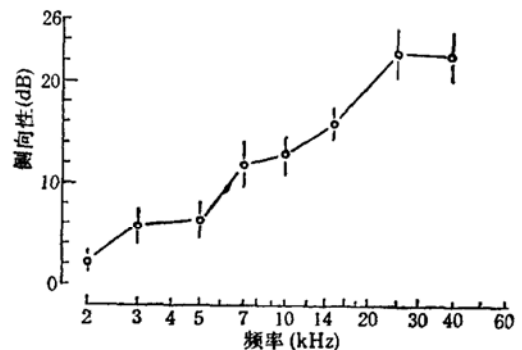


图 2 螽斯 *Gampsocleis grasiola* 听觉上升神经元的侧向性, 即对侧与同侧声反应阈值差与声频率的关系。n = 8。竖线为标准离差。

性阈值差之间的离差较小。值得指出的是,听觉上升神经元的侧向性阈值差都远大于蝾螈双耳间只有约 1 dB 的物理学声强差。换句话说,听觉神经元的声反应阈值中包含的声源方位信息,要比声源的物理声场的方位信息大得多。这种“神经性放大”声强差的机理尚待深入探讨。

2. 听觉上升神经元的方向灵敏度

当变化声源的相对位置,以 30° 为一步改变声音的入射角时,分别测量出蝾螈听觉上升神经元对不同频率的声刺激反应的方位阈值。图 3 为上升神经元对选用的四种频率(3, 7, 15 和 25 kHz) 声反应时的方位性阈值差曲线。显而易见这些频率的前半圆方位阈值差曲线的极小值都在同侧 90° , 极大值位于对侧 -90° 。上升神经元的半圆方位阈值差随频率的提高而增大,平均值分别为 5 dB, 12.5 dB, 16.5 dB 和 22 dB。此外,在 0° 方位附近上升神经元的反应阈值的变化率最大: 除 3 kHz 外,当声音入射角从 30° 经 0° 变到 -30° 时,相应于 7, 15 和 25 kHz 各频率的声刺激,上升神经元的阈值差分别为 7, 11 和 12 dB, 要比半圆方位阈值差的一半还大些,尤其 15 kHz 时。这一事实说明蝾螈听觉上升神经元对位于动物正前方 0° 及左 30° 与右 30° 这样的扇形区域内的声源, 要比位于其他区域内的声源有较高的声方位角辨别锐度。这个特点的功能意义就表现在蝾螈趋声运动时其运动方向总是朝向声源,定位精度较高,行走的角偏差多数小于 5° (相对于声源位置)^[3]。

3. 听觉上升神经元的方向提示

蝾螈听觉上升神经元不仅有良好的方向灵敏度,而且对于声压级、频率与时间模式相同、入射角不同的声刺激,它的声反应特征是不同的。这主要表现在神经元的反应强度(以每次声刺激所诱发的峰脉冲数表示)和反应潜伏期这两个神经生理学参数上。图 4 (a)和(b) 分别表示上升神经元的反应强度与反应潜伏期变化和声源方位角之间的关系。横坐标是声源方位角,

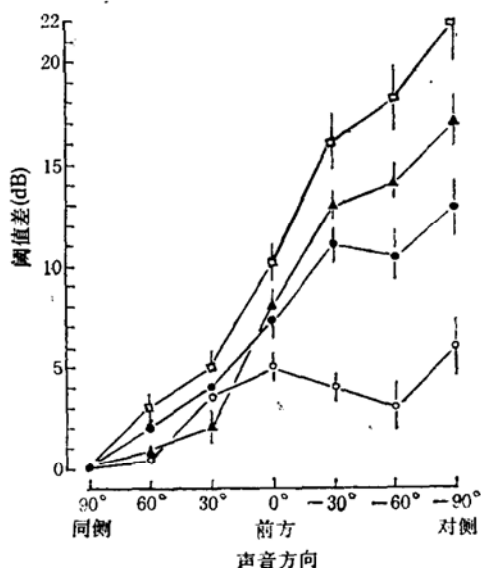


图 3 蝾螈 *Gambusia holbrooki* 听觉上升神经元的前半圆方位阈值差曲线。

符号 ○: 3 kHz; ●: 7 kHz; ▲: 15 kHz; □: 25 kHz。
 $n = 8$ 。竖线为标准误差。

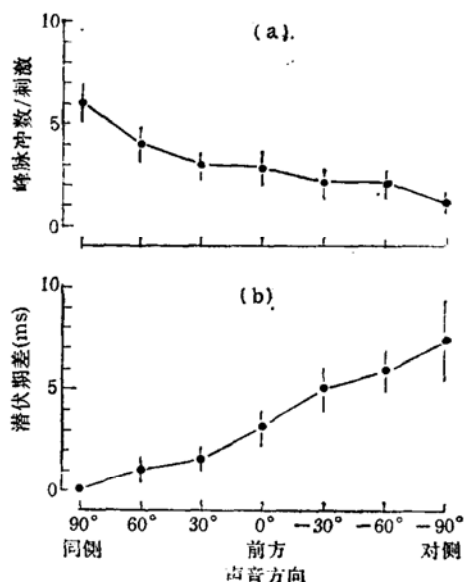


图 4 蝾螈 *Gambusia holbrooki* 听觉上升神经元的声反应强度 (a) 与潜伏期变化 (b) 和声源方位角之间的关系。 $n = 8$ 。竖线为标准误差。

90° 表示与该神经元的树突区同侧, -90° 表示对侧。纵坐标分别为每次声刺激 (15 kHz, 阈上 20 dB, 持续时间 20 ms) 所诱发的峰电位数和声反应潜伏期差 (相对于同侧提供声刺激时的反应潜伏期而言)。显而易见, 当声源从同侧 90° 位置经前方 0° 移向对侧 -90° 位置时, 每次声刺激所诱发的峰脉冲数从平均六个逐渐减少到一个左右; 而神经元的反应潜伏期差则从 0 ms 逐渐增加到平均约 8 ms。其中, 在扇形区 30°-0°-(-30)° 内, 听觉神经元的反应潜伏期变化尤为显著。因此, 可以认为上述两个神经生理学参数与声音入射角之间的函数关系在某种程度上表示听觉上升神经元对声源方位角的编码。换句话说, 这两个神经参数包含着声源的方位信息, 成为听觉神经元的方向提示。

值得注意的是, 上升神经元的方位性潜伏期差竟高达约 8 ms, 而声音到达螽斯双耳的物理学时间差只有约 40 μs, 即前者约为后者的 200 倍。螽斯听觉系统的最小可辨识时间约为 0.1 ms 数量级, 因此, 上升神经元的声反应潜伏期的方位性时差完全可用作声源的方向提示。但螽斯双耳时差约 40 μs 数量级则远小于昆虫与人的时间分辨率, 故不能作为方向提示。不过, 听觉神经元所特有的这种“时间放大”效应的机理还不清楚。

三、结 论

用细胞内电位记录、单细胞荧光标记和改变声源方位的方法, 对螽斯 *Gampsocleis gratiole* 前胸神经节内的听觉上升神经元的结构、侧向性及方向灵敏度进行了研究, 得到如下结果:

1. 上升神经元的细胞体与其树突区及轴突分别位于神经节的两个二分之一区内, 即互成对侧分布。其树突区只接收同侧初级听神经纤维的兴奋性输入。

2. 上升神经元是一个宽调谐、高灵敏的兴奋性听觉神经元。最佳反应频率为 15 kHz, 最低阈值为 24 dB L_p 。敏感反应的频率范围为 7—20 kHz, 平均阈值约为 30 dB L_p 。

3. 上升神经元的侧向性, 以对侧与同侧分别提供声刺激时的声反应阈值差来表示。侧向性与声频率有关。当频率为 3, 7, 15 和 25 kHz 时, 它的侧向性阈值差分别约为 5, 12.5, 16.5 和 22 dB。这个参数值远大于螽斯双耳间声强度差。

4. 上升神经元的方向灵敏度也与声频率有关。在动物正前方与左 30° 及右 30° 的扇面区内, 它有更高的声源方位角辨别锐度。

5. 上升神经元的反应强度和反应潜伏期均与声源的方位角有关。当声源从同侧 90° 经前方 0° 移向对侧 -90° 时, 每次声刺激所诱发的峰脉冲数从平均 6 个逐渐降到 1 个左右, 而反应潜伏期差则从 0 ms 逐渐增加到平均约 8 ms。它的方位性潜伏期差约为螽斯双耳间声音到时差的二百倍。因此, 这两项参数均包含着声源的方位信息, 成为听觉上升神经元的方向性提示。

参 考 文 献

- [1] Alexander, R. D., "Acoustical communication in Arthropods", *Ann. Rev. Entomol.*, 12(1967), 495—526.
- [2] Shen, J. X., Guan, L., "Phonotactic behavior in *Gampsocleis gratiosa* (Orthoptera, Tettigoniidae)", *Neurosci. Letters*, Suppl. 20(1985), 47.
- [3] 沈钧贤、关力, "蝈斯 (*Deracantha onos*) 的趋声性与定位精度", *生物物理学报*, 2(1986), 252—256.
- [4] Lewis, B., "Bioacoustics", (Academic, London, 1983).
- [5] Michelsen, A., Larsen, O. N., "Hearing and Sound". In "Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, and Pharmacology", (Pergamon, 1985), 495—556.
- [6] Boyan, G. S., "Neural mechanisms of auditory information processing by identified interneurons in Orthoptera", *J. Insect Physiol.*, 30(1984), 27—41.
- [7] Rheinlaender, J., "Transmission of acoustic information at three neuronal levels in the auditory system of *Deciscus verrucivorus* (Tettigoniidae, Orthoptera)", *J. Comp. Physiol.*, 97(1975), 1—53.
- [8] 沈钧贤、关力、莫建武, "硕螽听觉中间神经元的方向灵敏度", *生物物理学报*, 3(1987), 1—5.
- [9] 沈钧贤、关力, "蝈斯听觉 α 神经元的方向灵敏度", *科学通报*, 34(1989), 1819—1822.