

蚱蝉听觉中间神经元对声信号特征 编码的电生理研究

沈钧贤 高磐磐 唐 欢

(中国科学院生物物理研究所, 北京 100101)

(北京大学视觉与听觉信息处理国家实验室, 北京 100871)

1991年3月19日收到

摘要 本文首次报道蚱蝉听觉系统中放电模式不同的两类中间神经元的阈值-频率关系曲线, 及它们对声刺激信号的强度与时间特征的编码方式。它们的功能可能分别是简易的声强与时间编码器和声脉冲标记器。

An electrophysiological study on coding of acoustic signals by auditory interneurons in cicada *Cryptotympana atrata*

SHEN Junxian GAO Panpan and TANG Huan

(Institute of Biophysics, Academia Sinica)

(National Laboratory for Visual and Auditory Information Processing, Peking University)

Received March 19, 1991

Abstract Two types of auditory interneurons in cicada *Cryptotympana atrata* different in discharge patterns have been studied in terms of the response threshold-frequency relationships and the coding of intensity and temporal features of the acoustic signals. The results show that they can function as a simple sound intensity and timing coder and impulse marker, respectively.

一、引 言

动物声通信的关键过程是声信号处理与声模式识别。在以高等动物为对象研究声信号处理的神经机理时,至少有两个难以逾越的阻碍:一是由于高等动物的听觉神经元通常有很高速率的自发放电活动,使得对声信号诸参数的神经编码存在着显著的不确定性和局限性;二是高等动物各级听觉中枢的神经元数量非常巨大,并且神经元之间的突触联系异常复杂,因此在建立听觉神经网络仿真模型、阐述听觉信息中枢加工机理时遇到的困难极大^[1,2]。

低等动物的听觉神经系统相对地简单,因此在探索动物声通信的机理时,以低等动物为原型,在单细胞水平上研究听觉信息加工的神经机理,已成为当代神经科学的基础课题之

—^[3,4,5]。蝉是利用声通信的昆虫代表,对于其听觉系统的结构和功能的报道极少^[6,7]。

本文首次报道蚱蝉听觉系统中两类放电模式不同的中间神经元对声信号诸参数编码的基本特征,为揭示听觉神经元的功能提供了实验证据。

二、实验材料与方法

1. 材料 成年雄与雌性蚱蝉 *Cryptotympana atrata* Fabricius (同翅目, 蝉科)在夏季采集于北京西郊的树林中,按性别分开饲养在昆虫箱内,室温约 25℃。

2. 标本制备 剪去蝉的双翅和三对胸肢,用松香与蜡将蝉的背部粘固在金属小架上,腹面朝上。暴露前胸神经节。用玻璃微电极(阻抗 20MΩ 以上,灌注以 3mol KCl 或 5% 荧光染料 Lucifer Yellow 水溶液)从前胸神经节记录听觉神经元的声反应特征。有关数据贮存在软盘中,备以后分析。

3. 声刺激 本研究所用的声刺激为短纯音,上升下降时间各为 1ms,时程为 50ms。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 1—20kHz。声强以 dB SPL[(sound pressure level, 声压级)]表示, [0dB 相当于 $2 \times 10^{-5} \text{N/m}^2$], 精度 $\pm 1\text{dB}$ 。全部实验均在电磁屏蔽、隔声、防震的无回声室内进行。

三、实验结果与讨论

蚱蝉的听觉系统包括外周听器官和几级听觉神经元。听器位于第一腹节的侧缘,由听膜和上千个感囊细胞(scolopidia)组成。感囊细胞是蝉的声感受器,能将适宜的声刺激转换为兴奋性神经动作电位,后者沿鼓膜神经向神经中枢传递^[6]。用微电极可检测出听觉通路上各种神经元的电活动并分析其功能特征。

1. 放电模式

我们业已证实蚱蝉前胸神经节内有四种听觉中间神经元。按它们声反应放电模式的不同,可分为两类,即紧张型(tonic)和相位型(phasic)。

所谓“紧张”型放电,是指对于适宜声强和频率的声刺激,听觉神经元的反应为一串锋脉冲发放。与初级听神经元不同,听觉中间神经元的反应潜伏期有明显增加。两种紧张型听觉中间神经元对阈值以上 30dB 声强的反应潜伏期分别为 20ms(T1 型)和 28ms(T2 型)。

“相位”型听觉神经元,这是首次在蚱蝉听觉系统中发现的。它们对适宜频率和强度的声刺激的反应是 1—3 个锋电位,放电持续时间很短,均低于 10ms,即使在较大范围内(如 5—100ms)改变声刺激时程,也不影响相位型神经元的放电持续时间。因此,在功能上可看作是“声脉冲事件标记器”。根据反应潜伏期的不同,Phasic 神经元也可分为两种:当声强为阈上 20dB 时, P1 型神经元的声反应潜伏期约为 24ms; P2 型潜伏期约为 30ms。

2. 反应阈值与频率关系

当变化声刺激的频率和强度时,可逐个测出听觉神经元出现声反应(发放锋电位)所需的最低声强(即阈值),得到各自的声反应阈值与频率关系曲线(图 1(a), (b))。T1 神经元的最佳反应频率在 4—5kHz,最低阈值为 38dB SPL; T2 神经元的最佳频率为 5kHz,最低阈值约

为 30dB SPL; $P1$ 与 $P2$ 的最佳频率也是 5.0 与 4—5kHz, 最低阈值分别为 38 和 45dB SPL. 显然, 这些听觉神经元的最佳反应频率都与雄蚱蝉自发鸣声的主能峰一致^[7].

另外, 它们的调谐曲线的高频侧均有较大斜率, 约 40dB/oct ($T1$, $T2$: 5kHz 以上; $P1$, $P2$: 5—10kHz). 低频侧的斜率, 均小于 10dB/oct, 其中 $T2$ 更小些. 这表明蚱蝉这两类听觉中间神经元都有由初级听神经元决定的高截低通滤波特征^[7].

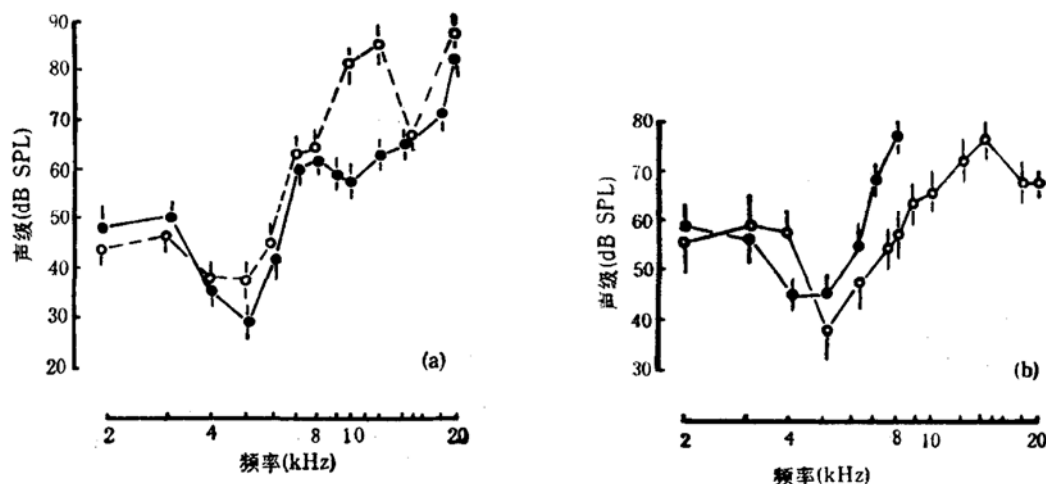


图 1 蚱蝉听觉中间神经元声反应阈值与频率关系曲线.

- (a) 紧张型 ○: $T1$, $n=8$; ●: $T2$, $n=4$;
 (b) 相位型 ○: $P1$, $n=4$; ●: $P2$, $n=2$.
 竖线为标准偏差.

3. 声强编码

蚱蝉紧张型听觉神经元对声强的编码方式与初级神经元类似, 是以反应强度(即每次声刺激所诱发的锋脉冲数)和潜伏期变化来表征声刺激强度. 图 2(a) 表示 $T2$ 神经元对声强的编码: 在阈值以上约 20dB 范围内, 锋脉冲数曲线斜率约为 4—5 个脉冲/10dB; 在阈上 30—40 dB 范围内, 斜率降到约 2 个脉冲/10dB. 反应潜伏期随声强的增加而缩短: 在阈上 10dB 范围内, 潜伏期减量较大, 斜率约为 $-8\text{ms}/5\text{dB}$; 再增加声强时, 反应潜伏期趋于稳定不变.

但是, 相位型神经元的锋脉冲数基本上不随声强改变, 如图 2(b) 所示. 其反应潜伏期只

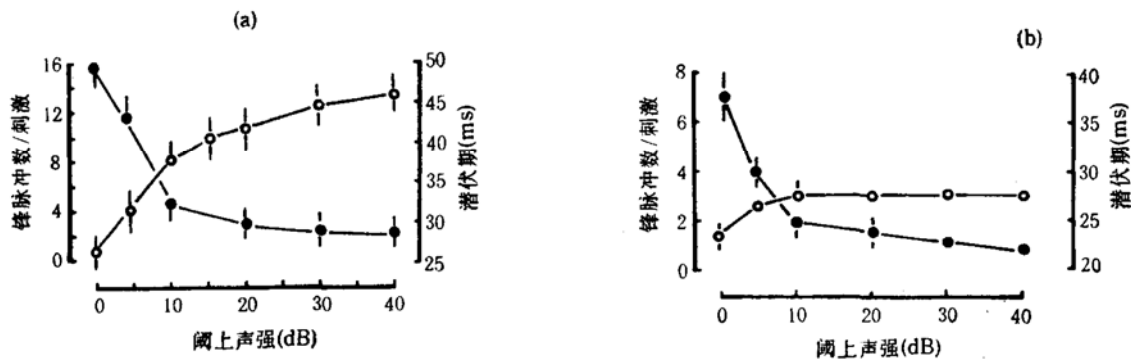


图 2 蚱蝉紧张型 $T2$ 神经元(a)和相位型 $P1$ 神经元(b)对声强的编码特征.

○: 锋脉冲数; ●: 潜伏期. $n=4$; 竖线: SD.

是在阈上 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,相位型神经元对声强的编码能力较差。

4. 时间参数的编码

声刺激的时间参数,一般指刺激的时程(持续时间),音节时程,音节周期,音节间隔时间等。紧张型听神经元能以放电的延续时间“复制”单个声刺激的时程。当刺激时程在较大范围内(如 5—100ms)变化时,它们的放电持续期也作相应变化,两者的相关系数近似等于 1(图 3 中○);在锋电位数与刺激时程之间也有近似线性的关系(图 3 中●)。相位型听神经元则不能对刺激时程编码。

当用若干个相连的音节作为声刺激时,紧张型听神经元仍能以锋脉冲放电对音节时程和音节周期等参数编码。如图 4(a)所示,声刺激由 6 个时程与间隔均为 6ms 的音节组成,频率取神经元最佳反应频率,声强为阈值以上 20dB。T2 神经元对各个音节反应的锋脉冲数依次为 4,2,2,2,2 和 2;放电时程分别为 8.8,5.2,6.4,6.0,6.0 和 6.4ms,与音节时程(6ms)相近;锋群间隔分别为 11.2,12.4,12.4,12.0 和 12.0ms,也与音节周期(12ms)大致相同。当增加音节时程和音节间隔(如 12,18,⋯或高达 120ms),紧张型听神经元仍能较好地对各时间参数编码。图 4(b)表示 T2 神经元对音节时程与间隔均为 12ms 的 3 音节声刺激的编

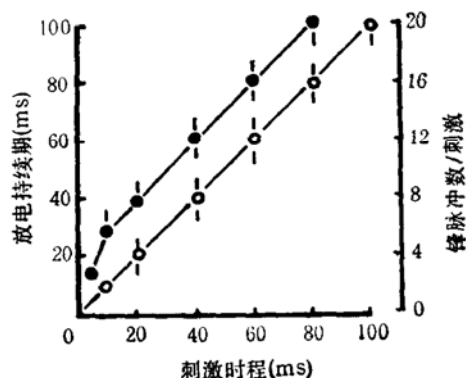


图 3 蚱蝉紧张型 T2 神经元以放电时程(○)和锋脉冲数(●)对单个声刺激时程编码。n = 4; 竖线: SD。

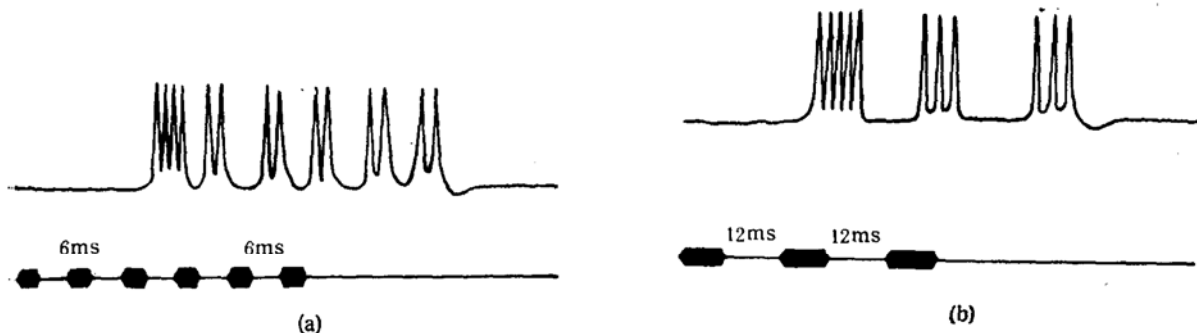


图 4 蚱蝉紧张型 T2 神经元对多音节声信号的时间参数的编码。

(a) 6 个音节,音节时程与间隔均为 6ms; (b) 3 个音节,音节时程与间隔均为 12ms。

码情形。当音节时程和间隔为 3—4ms 时,该神经元反应的锋脉冲几乎连在一起,表明已接近该神经元的时间分辨率极限。

相位型听神经元对 6 音节声信号的反应锋、数分别为 2,1,1,1,1 和 1,锋脉冲间隔大体上与音节周期相等。若改变刺激条件(如降低声强,或间隔低于 4ms),则它对后续的几个音节就没有跟随的锋反应。

总的看来,尽管紧张型听神经元在对多音节信号反应时存在着某种与音节序列有关的适应现象,使得它对头二个音节的时间编码情形不完全相同,但它基本上是一种声信号时间编码

器。而相位型听神经元仅能“复制”4ms以上的声脉冲间隔,不能对声音时程编码,因此可看作是“声脉冲标记器”。然而,蚱蝉这两类听觉中间神经元在听觉信息加工和种声识别中的作用还有待进一步研究。

参 考 文 献

- [1] Lund, J. S., *"Sensory Processing in the Mammalian Brain: Neural Substrates and Experimental Strategies"*, Oxford Univ. Press, New York, 1988.
- [2] Atlas, L. E., *IEEE Engineering in Med. Biol. Magazine*, June 1987 29—32.
- [3] Kalmring, K., Elsner, N., *"Acoustic and Vibrational Communication in Insects"*, Paul Parey, Berlin Hamburg, 1985.
- [4] 沈钧贤,关力,科学通报,34(1989),858—861.
- [5] 沈钧贤,科学通报,35(1990),629—631.
- [6] Huber, F., *"Neuroethology and Behavioral Physiology"*, Springer, Berlin Heidelberg, 1983,108—135.
- [7] 沈钧贤,声学学报,14(1989),288—293.