

黄雀端脑听区神经联系的研究*

张信文

蓝书成

(海南师范大学生物系 海口市 571158) (东北师范大学生物系)

摘要 本文用 HRP 顺、逆行追踪法研究鸣禽黄雀(*Carduelis spinus*) 端脑听区 (Field 'L', L) 的神经联系。将 HRP 微电泳入 L 区, 在同侧丘脑卵圆核 (Nucleus ovoidalis, pars centralis, OV) 等处见到逆行标记细胞; 在端脑上纹状体腹侧尾部 (Hyperstriatum ventrale, pars caudale, HVc) 等处见到逆行标记终末。结果表明, 端脑 L 区是鸣禽类听觉的高位中枢, 它接受丘脑 OV 的传入投射并发出轴突投射至控制发声的高位中枢 HVc。从而证实听觉与发声的高位中枢间存在着直接的神经联系。

关键词 黄雀 端脑听区 神经联系

已知鸣禽类的鸣啭学习依赖于正常的听觉反馈, 如果将幼鸟致聋, 成熟后将失去正常的鸣唱能力^[1]。因此听觉与发声之间存在着紧密的功能联系。国外有些学者对鸚鵡 (*budgerigar*)^[2]、珍珠鸟 (*guinea fowl*)^[3] 和金丝雀 (*canary*)^[4] 等的端脑听觉中枢进行了研究, 但不同作者于不同动物所得结果并不一致。国内尚未见有这方面的研究工作。有关黄雀端脑听区的神经联系, 迄今亦未见报道。由于了解听觉与发声中枢间的神经联系, 对研究听觉反馈影响发声学习的机理具有重要意义, 为此我们用辣根过氧化物酶 (HRP) 法探讨黄雀端脑听区 (Field 'L', L) 的听觉通路。

1 材料和方法

实验于 1992 年 1—4 月进行, 共用黄雀 25 只 (♂8, ♀17), 体重 11—14g, 腹腔内注射氨基甲酸乙酯 (0.5g/kg) 麻醉后, 在鸟头定位仪^[5]上, 依据金丝雀脑定位图谱^[6]和我们以前的工作^[7-9], 向端脑 L 区微电泳入 30% HRP (sigma VI.RZ3.0) 溶液。微玻璃管尖端外径为 70μm 左右, 阳极电流约 3μA, 断续通电 20 分钟, 留针 10 分钟。动物存活 2 天后用 1% 多聚甲醛和 1.25% 戊二醛的 0.1mol/L 磷酸缓冲液 (pH7.4) 灌注固定, 剥去顶骨后切制脑切片的基础平面^[6], 取脑并置于 20% 蔗糖的磷酸缓冲液中 4℃ 过夜, 冰冻连续切片 (40μm), TMB

呈色反应, 中性红复染, 明视野观察。

2 结果

2.1 端脑听区微电泳部位 它位于新纹状体

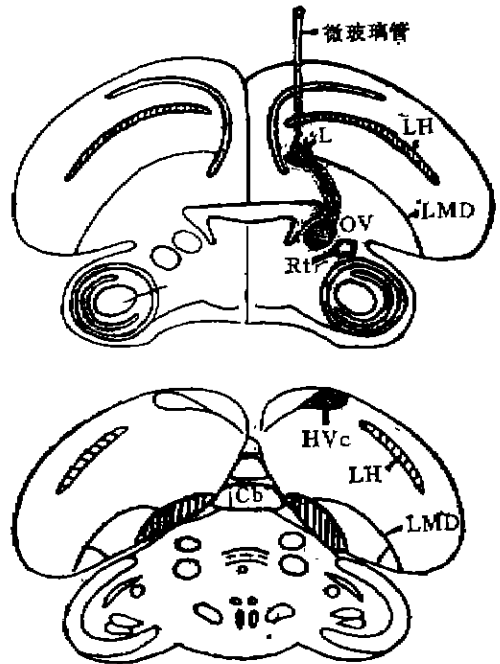


图 1 L 区微电泳入 HRP 后在 OV 及 HVc 内的标记物分布模式图

微玻璃管示注入部位, 黑色圆点示标记细胞或终末。卵圆核, OV, 端脑听区, L, 上纹状体腹侧尾部, HVc, 丘脑卵圆核, Rt, 上纹状板, LH, 背髓板, LMD, 小脑, Cb,

* 国家自然科学基金资助项目(资助号 39460013)。

的尾中部, 脊髓板 (*lamina medullaris dorsalis*, LMD) 的上方, 神经细胞积聚在背腹宽约 1.3—1.5mm, 喙尾长约 0.7—0.9mm 的范围 (见图 1)。在微电泳区可见到多数呈椭圆形的标记细胞。

2.2 端脑听区的传入投射 在动物一侧端脑听区微电泳入 HRP, 在同侧丘脑卵圆核见到大量的逆行标记神经元。该核位于丘脑圆核 (*Nucleus rotundus*, Rt) 的内侧, 核团呈卵圆形 (见图 1), 体积较大, 长轴为 0.5—0.6mm, 短轴为 0.3—0.4mm, 喙尾长为 0.7—0.8mm。在

每张切片上, 标记细胞数达 280—350 个 (见图 2)。标记细胞多数呈圆形或椭圆形, 少数为多角形, 胞体大小不等, 直径在 13—19 μ m 之间 (见图 3)。

2.3 端脑听区的传出投射 在同侧端脑上纹状体腹侧尾部见到较密集的标记终末 (见图 4)。该核团位于新皮层脑室的下方, 上纹状体的腹侧部, 核团呈长梭形, 喙尾长约 1.1—1.5mm, 内外侧宽约 1.2—2.0mm, 背腹宽约 0.2—0.4mm (见图 1, 4)。

另外, 在同侧旧纹状体增大部 (*Paleostriatum augmentatum*, PA) 及丘脑卵圆核腹内侧部 (*Nucleus ovoidalis, pars ventromedialis*, Ovm) 等处见到顺行标记终末或逆行标记细胞 (在另文中论述)。

3 讨论

3.1 黄雀的听觉上行通路 我们已证明了^[10]黄雀耳蜗神经元发出的纤维组成第八脑神经的听支后分别投射至同侧耳蜗核 (*Nucleus cochlearis*) 的两对亚核, 即巨细胞核 (*Nucleus magnocellularis*, NM) 和角状核 (*Nucleus angularis*, NA), 它们是听觉上行通路中的第一级中继站。两对耳蜗核的上行投射是各自独立的, NM 传出投射的行径较短, 它只投射至双侧延髓的层状核 (*Nucleus laminaris*, NL), 另外, 它接受其上位核团上橄榄核 (*Superior olivary nucleus*, SO) 的反馈传入^[11]。NA 传出投射的行径较长, 它投射至双侧 SO, 对侧脑桥外侧丘系核腹侧部 (*Nucleus lemnisci lateralis, pars ventralis*, LLv), 外侧丘系腹核 (*Nucleus ventralis lemnisci lateralis*, VLV) 及中脑下丘中央核 (*central nucleus of the inferior colliculus*, ICc) 的背外侧部 1/3 区域。其中由 SO, LLv 和 VLV 组成外侧丘系核复合体 (*Lateral lemniscal nuclear complex*)。由此形成了 NA 通路^[11-12]。NL 传出投射的行径亦较长, 它除接受双侧 NM 的传入外, 以与 NA 通路不同的行径投射至同侧的 SO, 对侧 VLV 及中脑的 ICc, 形成 NL 通路^[7]。此外,

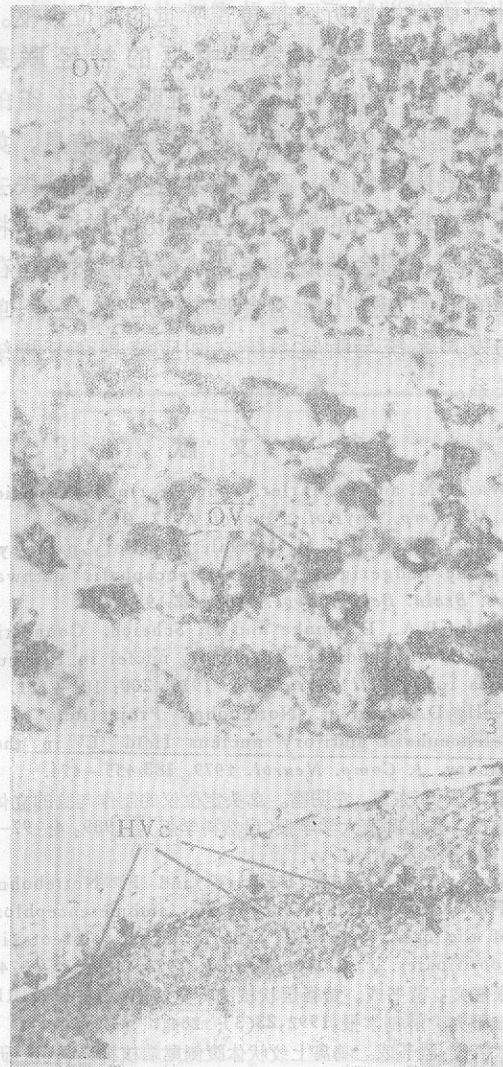


图 2 丘脑卵圆核内的标记细胞 卵圆核, OV, $\times 100$;

图 3 卵圆核 (OV) 内标记细胞的形态, $\times 500$;

图 4 上纹状体腹侧尾部 (HVc) 内的标记终末及核团的形态, $\times 50$ 。

在低位脑干中存在着 $NM \rightarrow NL \rightarrow SO \rightarrow NM$ 的神经环路^[11]。我们推测它可能是一条听觉的反馈环路。最近,在黄雀的 ICc 及丘脑卵圆核(OV)微电泳入 HRP 的结果表明, ICc 的轴突投射至 OV 及卵圆核的腹内侧部(Ovm),经 OV 换元的纤维。但是,这种听觉反馈影响发声学习的神经结构是什么? 本文描述的端脑听区直接投射至 HVc 的纤维可能与之有关。我们曾证明^[6],黄雀的 HVc 是控制发声通路中的高位中枢。Nottebohm 等^[14]证明了损毁金丝雀的 HVc 后将失去正常的鸣啭能力。这从另一方面提示,端脑听区直接投射至 HVc 的纤维,可能是发声学习依赖于听觉反馈的神经结构基础之一。

依据本文结果并结合我们以往的工作^[7,8,10,11], 本文绘制了鸣禽黄雀的听觉通路及与发声高位中枢之间神经联系的示意图(见图 5)。从而为进一步研究听觉反馈对发声学习的影响提供一定的形态学依据。

投射至端脑听区(张信文,待发表)。因此,在黄雀的听觉上行通路中, NL 是第二级中继站,脑桥外侧丘系核复合体的三对亚核,即 SO, LLv 及 VLV 也参与听觉的第二级中继,中脑 ICc 是第三级中继站,而丘脑 OV 可能是第四级中继站。本文结果表明,在端脑听区微电泳入 HRP, 在 OV 出现了大量的逆行标记细胞,进一步肯定了 OV 是听觉上行通路中的第四级中继站。本文结果还证明了端脑听区既接受 OV 的传入投射,又发出纤维投射至控制发声的高位中枢上纹状体腹侧尾部 (HVc), 因此可确定端脑听区是黄雀听觉的高位中枢。

3.2 端脑听区与控制发声中枢的神经联系
Waser^[1] 和 Nottebohm 等^[14]证明了金丝雀的鸣啭学习必须依赖于正常的听觉反馈信息, 如果将幼鸟隔离饲养, 在整个发育阶段使其失去向其它成鸟学习的机会, 失去模仿的样板; 或将幼鸟致聋, 都会造成鸟在性成熟后仍然停留在自发的原始音型上而不会鸣啭的后果。显然, 鸟类的发声系统与听觉系统之间应该具有某种结构联系。

参 考 文 献

- 1 Waser M. and P. Marler. Song Learning in canaries. *J. comp. Physiol. Psychol.* 1977, **91**:1-7.
- 2 Brauth S.E. and C. M. McHale. Auditory pathways in the budgerigar. II. Intratelencephalic pathways. *Brain. Behav. Evol.* 1988, **32**:193-207.
- 3 Bonke B.A., D. Bonke and H. Scheich. Connectivity of the auditory forebrain nuclei in the guinea fowl. *Cell Tissue Res.* 1979, **200**: 101-121.
- 4 Kelly D.B. and F. Nottebohm. Projections of a telencephalic auditory nucleus 'L' in the canary. *J. Comp. Neurol.* 1979, **183**:455-474.
- 5 蓝书成,李东风,左明雪. 鸟头定位仪的制作与脑的立体定位. *东北师范大学学报(自然科学版)*, 1989, **4**: 97-100.
- 6 Stokes T.M., C. M. Leonard and F. Nottebohm. The telencephalon diencephalon, and mesencephalon of the canary, *serinus canaria* in the stereotaxic coordinates. *J. Comp. Neurol.* 1974, **156**:337-374.
- 7 张信文, 蓝书成. 黄雀层状核的听觉传出投射——HRP 法研究. *解剖学报*, 1992, **23**(3): 284.
- 8 张信文, 蓝书成. 鸣禽上纹状体腹侧尾端核神经联系的研究. *生理通讯*, 1991, **10**(增刊 1): 33.
- 9 蓝书成, 左明雪, 凌长英. 切制鸟脑切片的基础平面定位及定位仪的制作. *东北师范大学学报(自然科学版)*, 1985, **1**:91-95.

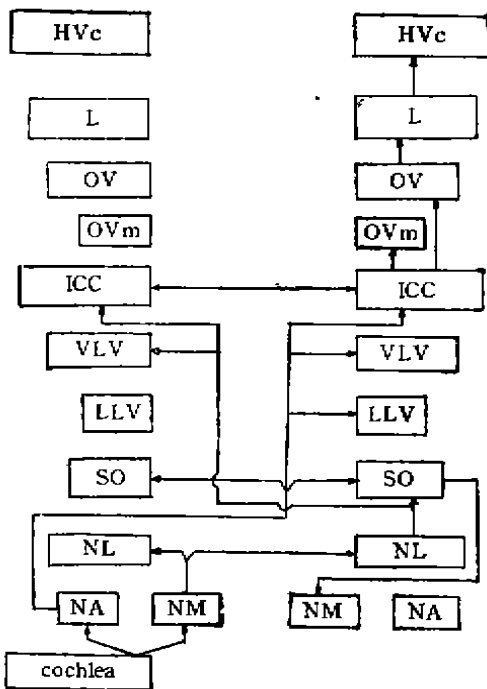


图 5 黄雀听觉通路的示意图

耳蜗, cochlea, 角状核, NA, 巨细胞核, NM, 层状核, NL, 上纹状核, SO, 脑桥外侧丘系核腹侧部, LLv, 外侧丘系核, VLV, 中脑下丘中央核, ICc, 丘脑卵圆核的腹内侧部, Ovm, 卵圆核, OV, 端脑听区, L, 上纹状体腹侧尾部, HVc,

(上接第20页)

- 10 张信文, 蓝书成。黄雀耳蜗神经元至延髓耳蜗主核的投射——HRP 法研究 神经解剖学杂志, 1992, 8(1): 121—124。
- 11 张信文, 蓝书成。黄雀耳蜗核的传入投射——HRP 法研究 内蒙古师范大学学报(自然科学汉文版), 1992, 2: 35—41。
- 12 张信文, 蓝书成。黄雀耳蜗核的传出投射与比较 神经解剖学杂志, 1992, 8(1): 107。
- 13 Nottebohm F. T.M. Stokes and C.M. Leonard. central control of song in the canary, *Serinus canarius*. *J. Comp. Neurol.* 1976, 165:457—486.
- 14 Nottebohm F. A. Alvarez-Buylla and J. Cynx. et al. Song learning in birds: the relation between perception and production. *Phil. Trans. R. Soc. Lond B.* 1990, 329:115—124.