

大蹄蝠回声定位信号特征与下丘神经元频率调谐

付子英 唐佳 JEN Philip Hung-Sun 陈其才*

(华中师范大学生命科学学院 遗传调控与整合生物学湖北省重点实验室 武汉 430079;

Division of Biological Sciences and Interdisciplinary Neuroscience Program, University of Missouri-Columbia, MO 65211, USA)

摘要: 采用超声监测仪录制超声信号和细胞外电生理记录下丘神经元的频率调谐曲线 (frequency tuning curves, FTCs) 的方法, 探讨了大蹄蝠 (*Hipposideros armiger*) 回声定位信号与下丘 (inferior colliculus, IC) 神经元频率调谐之间的相关性。结果发现, 大蹄蝠回声定位叫声为恒频-调频 (constant frequency-frequency modulated, CF-FM) 信号, 一般含有 2~3 个谐波, 第二谐波为其主频, CF 成分频率 (Mean \pm SD, $n = 18$) 依次为: (33.3 \pm 0.2)、(66.5 \pm 0.3)、(99.4 \pm 0.5) kHz; 电生理实验共获得 72 个神经元的频率调谐曲线, Q_{10} -dB 值的范围是 0.5~95.4 (9.2 \pm 14.6, $n = 72$), 最佳频率 (best frequency, BF) 在回声定位主频附近的神经元具有尖锐的频率调谐特性。结果表明, 大蹄蝠回声定位信号与下丘神经元频率调谐存在相关性, 表现为最佳频率在回声定位信号主频附近的神经元频率调谐曲线的 Q_{10} -dB 值较大, 具有很强的频率分析能力。

关键词: 回声定位信号; 下丘神经元; 频率调谐; 大蹄蝠

中图分类号: Q495 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2009)01-128-05

Spectrum Characteristics of Echolocation Call and Frequency Tuning of Inferior Collicular Neurons in *Hipposideros armiger*

FU Zi-Ying TANG Jia JEN Philip Hung-Sun CHEN Qi-Cai*

(College of Life Sciences and Hubei Key Laboratory of Genetic Regulation of

Integrative Biology, Central China Normal University, Wuhan 430079, China;

Division of Biological Sciences and Interdisciplinary Neuroscience Program, University of Missouri-Columbia, MO 65211, USA)

Abstract: In order to explore the relationship between the echolocation call or signal of leaf-nosed bats (*Hipposideros armiger*) and frequency tuning of inferior collicular neurons, the echolocation calls of the leaf-nosed bats were recorded using bat detector and frequency tuning curves (FTCs) of inferior collicular (IC) neurons were obtained by extracellular recording. The results showed that the echolocation calls of the leaf-nosed bats were constant frequency-frequency modulation (CF-FM) signals with 2-3 harmonics and the second one among these three harmonics was its dominant frequency. The constant frequency (CF) components of three harmonics (Mean \pm SD, $n = 18$) were 33.3 \pm 0.2 kHz, 66.5 \pm 0.3 kHz, and 99.4 \pm 0.5 kHz, respectively. In examined FTCs of 72 IC neurons, their Q_{10} -dB values ranged from 0.5 to 95.4 (9.2 \pm 14.6) and the neurons whose best frequency (BF) around the dominant frequency had sharp frequency tuning. Thus, the neurons with sharp frequency tuning and high Q_{10} -dB values showed that there was certain relationship between echolocation call and frequency tuning of IC neurons in the leaf-nosed bats.

Key words: Echolocation call; Inferior collicular neurons; Frequency tuning; *Hipposideros armiger*

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 30670695), 美国密苏里大学生物科学系基金项目;

*通讯作者, E-mails: qcchen2003@yahoo.com.cn;

第一作者介绍 付子英, 男, 博士研究生, 研究方向: 感觉神经生理学; E-mail: fuzy@mails.ccnu.edu.cn.

收稿日期: 2008-08-09, **修回日期:** 2008-11-12

蝙蝠具有极其敏锐的听觉系统,既是一种很好的听觉研究模型动物,也是一种典型的生物声纳动物,在听觉电生理研究中被广泛采用^[1,2]。行为学实验研究已证实多种蝙蝠能从其发声信号的回声抽提所需的外界环境信息,用以探测、定位以及分析靶物等^[3]。根据回声定位声信号的特征,可将回声定位蝙蝠分为3个大类,调频(frequency-modulated, FM)蝙蝠、恒频-调频(constant frequency-frequency modulation, CF-FM)蝙蝠和 Click 蝙蝠^[4]。FM 蝙蝠和 CF-FM 蝙蝠的回声定位信号一般包含两个或者两个以上的谐波,蝙蝠的听觉系统一般对第二谐波(主频)最为敏感^[5]。回声定位蝙蝠的听觉系统具有加工物种特异性回声信号的能力^[6]。对于 FM 蝙蝠,其听觉系统对回声定位信号频段内的频率显得更加敏感^[6];而 CF-FM 蝙蝠对回声定位信号 CF 成分的频率具有极其尖锐的调谐特性^[7]。

大蹄蝠(*Hipposideros armiger*)属翼手目(Chiroptera)蹄蝠科(Hipposideridae)蹄蝠属,为典型的 CF-FM 蝙蝠,主要分布于中国南部和东南部,现已被世界自然保护联盟 IUCN (2003)、IUCN/SSC Action Plan (2001)列为低危物种。近年来,有关行为和生态学方面的研究越来越受到重视^[8-10]。然而,目前国内外对这种蝙蝠的听中枢如何对发声信号相关的声频率进行调谐的报道较少。本文采用录制回声定位信号及电生理记录相结合的方法,以大蹄蝠听中枢重要中继站——下丘(inferior colliculus, IC)为研究对象,结合其自由飞行状态下的回声定位信号,研究大蹄蝠回声定位信号与下丘神经元频率调谐特性之间的关系。

1 材料与方法

回声定位信号的录制在野外进行,录制时选择其中一只处于自由飞行状态,并径直飞向超声监测仪(D980, Pettersson Elektronik AB, Sweden)的蝙蝠,在两者相距约 1 m 时开始录制。蝙蝠的叫声频率被转换为原来的 1/10 后

进行分析(BatSound Pro, Version 3.10, Pettersson Elektronik AB)。采样频率为 44.10 kHz,声强衰减 120 dB。主要分析声音信号的声谱图(频率-时间图)和强度谱图(强度-时间图),得出声脉冲时程(pulse duration)、不同谐波的 CF 成分及 FM 扫频范围等。数据分析用平均值 \pm 标准差(Mean \pm SD)表示。

神经电生理实验共用 5 只健康的大蹄蝠,体重 43.0 ~ 50.0 (46.5 \pm 2.7) g,雌雄不拘(4 雄 1 雌),动物手术、声刺激神经冲动记录方法与本实验室以前的相关研究相同^[2,11]。实验中用 2 Hz、5 ms 的短纯音确定记录到的神经元的最佳频率(best frequency, BF)和最小阈值(minimum threshold, MT),并记录下记录深度(recording depth)。然后从 MT 开始,按 10 dB 或 5 dB 幅度依次递增 BF 声强,纯音频率分别向低频边和高频边改变,测出神经元频率调谐曲线,并计算其 Q_{10} -dB 值(神经元阈上 10 dB 的带宽除最佳频率)^[12]。实验结果统计用 SPSS 13.0 程序,作图用 Sigmaplot 2000 程序。

2 结果

2.1 回声定位信号 自由飞行状态下,大蹄蝠的回声定位叫声为典型的 CF-FM 声(图 1),一次发声一般包含 2 ~ 3 个谐波(图 1 A),第二谐波能量最高,为大蹄蝠的主频,声波的能量主要集中在 CF 成分(图 1 B)。3 个谐波的 CF 部分的频率依次为 (33.3 \pm 0.2)、(66.5 \pm 0.3) 和 (99.4 \pm 0.5) kHz; FM 部分的扫频范围有较大不同,第二谐波扫频范围较宽,为 (10.5 \pm 1.7) kHz,其次为第三谐波 (6.3 \pm 2.4) kHz,第一谐波扫频最窄,为 (3.3 \pm 1.5) kHz(表 1)。

2.2 IC 神经元的频率调谐曲线 为进一步了解大蹄蝠对回声定位信号频率分析的神经基础,本实验在 IC 共记录到 169 个声敏感性神经元,全部神经元的 BF 范围是 8.0 ~ 84.0 (46.2 \pm 20.5) kHz, MT 的范围是 23 ~ 103 (67.5 \pm 16.9) dB SPL,记录深度范围是 432 ~ 4159 (2513.1 \pm 823.8) μ m,线性回归分析表明神经

元的记录深度和 BF 存在显著相关性 ($n = 169$, $r = 0.716$, $P < 0.001$)。获得了 72 个神经元的 FTCs, 图 2 A 为代表性的 FTCs, 其中 BF 在回声定位信号第二谐波附近的神经元具有较尖锐的 FTCs (071913 和 070511), 而低于 (061613) 或者高于 (070522) 这个范围的神经元的 FTCs 相对

较宽。用 Q_{10} -dB 表述神经元 FTC 的锐化程度, 全部神经元 FTCs 的 Q_{10} -dB 的范围是 0.5 (BF = 8.2 kHz) ~ 95.4 (BF = 66.8 kHz) (9.2 ± 14.6) (图 2 B), 并在 66.8 kHz 处 Q_{10} -dB 形成一个明显的峰值。

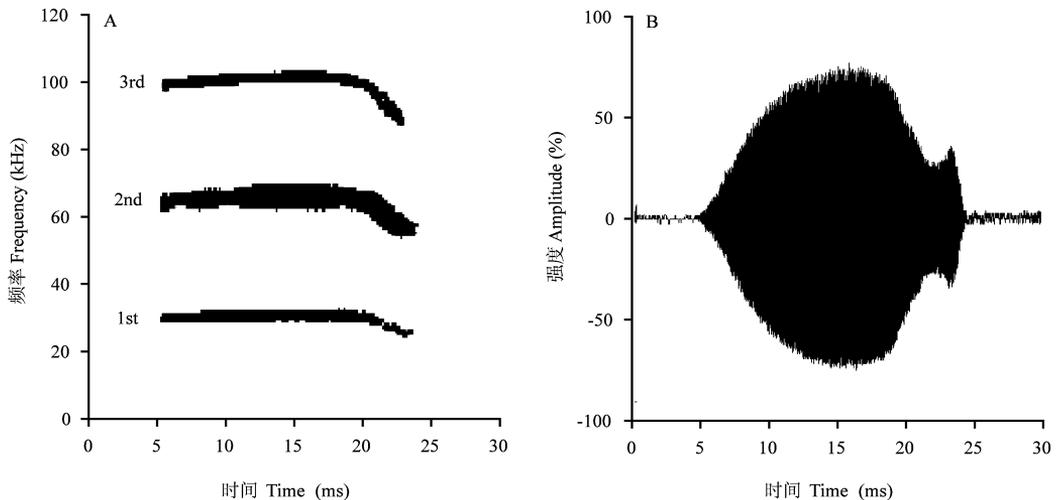


图 1 大蹄蝠的回声定位信号

Fig. 1 Echolocation signal of *Hipposideros armiger*

A: 回声定位信号的频率谱; B: 回声定位信号的幅度谱。其中 3 个谐波的 CF 频率依次为 33.4、66.8、100.2 kHz, FM 部分的扫频范围依次为 5.0、12.0、8.0 kHz。

A: Spectrogram spectrum of echolocation signal; B: Amplitude spectrum of echolocation.

The frequency of the CF component of three harmonics is 33.4, 66.8, 100.2 kHz, and the FM sweep band width is 5.0, 12.0, 8.0 kHz respectively.

表 1 大蹄蝠回声定位信号特征

Table 1 Parameters of echolocation calls

参数 Parameters ($n = 18$)	平均值 \pm 标准差 (Mean \pm SD)	范围 Range
第一谐波 CF 频率 CF of 1 st harmonic (kHz)	33.3 \pm 0.2	33.2 ~ 33.7
第二谐波 CF 频率 CF of 2 nd harmonic (kHz)	66.5 \pm 0.3	66.1 ~ 67.1
第三谐波 CF 频率 CF of 3 rd harmonic (kHz)	99.4 \pm 0.5	99.0 ~ 100.5
第一谐波 FM 带宽 FM sweep band width of 1 st harmonic (kHz)	3.3 \pm 1.5	2.0 ~ 5.0
第二谐波 FM 带宽 FM sweep band width of 2 nd harmonic (kHz)	10.5 \pm 1.7	6.0 ~ 13.0
第三谐波 FM 带宽 FM sweep band width of 3 rd harmonic (kHz)	6.3 \pm 2.4	3.0 ~ 11.0
时程 Pulse duration (ms)	14.9 \pm 2.2	0.8 ~ 18.43

n : 脉冲个数。 n : Number of sound pulses.

3 讨论

3.1 回声定位信号及其生物学意义 大蹄蝠所发射的声脉冲一般含有 2~3 个谐波, 声波的能量基本集中在各谐波狭窄的 CF 频带内 (图 1

B), 3 个谐波的 CF 部分的频率依次为: (33.3 ± 0.2) kHz、(66.5 ± 0.3) kHz、(99.4 ± 0.5) kHz, 与 Hiryu 等人 (蝙蝠第二谐波 CF 部分频率大约为 70 kHz)^[8,9] 的报道略有差异, 推测这种差异可能由于所研究蝙蝠分布的地理位置不同所致,

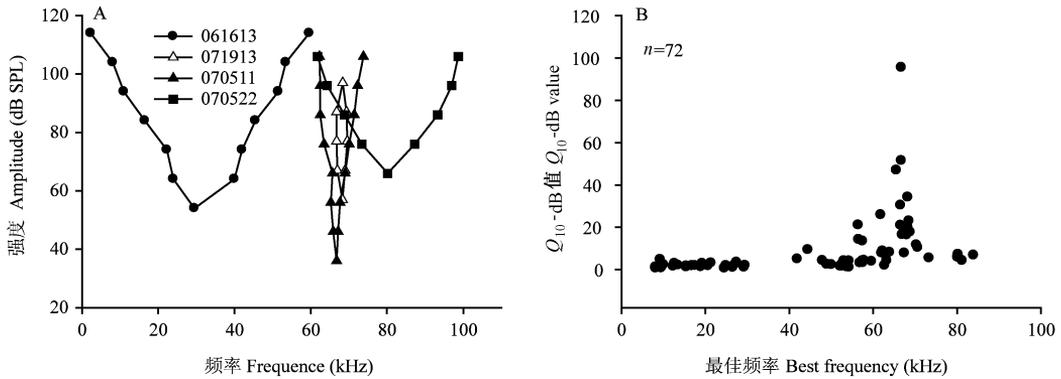


图2 大蹄蝠代表性下丘神经元的频率调谐曲线(A)和 Q_{10} -dB分布(B)

Fig.2 Representative frequency tuning curves of Inferior collicular neurons

(A) and distribution of Q_{10} -dB (B) of *Hipposideros armiger*

A中代码表示神经元编号,B中 n 为神经元数目。Code of A, serial number of neurons; n , number of neurons.

形成了所谓“方言”。大蹄蝠利用 CF-FM 信号进行回声定位,高能量的 CF 可以提高对靶物的距离或者飞行速度的分析能力。信号的 CF 部分还可用来编码昆虫的振翅频率以及翅大小信息^[13],其后紧跟的 FM 部分则可估计目标距离及识别目标的表面质地^[14]。

3.2 回声定位信号与下丘神经元频率调谐特性 频率分析是听觉系统最基本的功能之一,对于回声定位蝙蝠,这种功能显得尤为重要,FTCs 可以很好地反应神经元的频率分析能力。与以往研究^[6,12]相似的是实验记录到的 FTCs 类型包括开阔型(图 2A:061613 和 070522)、狭窄型(图 2A:070511)和封闭型(图 2A:071913)。一般认为,具有开阔型 FTCs 的神经元可以整合从低位中枢上行的多种输入;而具有狭窄型 FTCs 的神经元往往受强烈的神经抑制调制或直接接替外周神经元的输入^[11,15];因具有封闭型 FTCs 的神经元只对一定频率和强度范围的声信号起反应,推测这类神经元或许只能被特定范围的回声所激活,在蝙蝠的回声定位过程中扮演特殊角色^[15]。通过计算 FTCs 的 Q_{10} -dB 值来定量描述其锐化程度,结果显示 BF 在第 2 谐波即 66.5 kHz 附近的神经元的 Q_{10} -dB 较大,形成一个峰值(图 2 B),表明这些神经元具有尖锐的频率调谐特性和较强的频率分析能力,这种能力使蝙蝠能够通过精确分析发声与回声

的频率差异(多普勒频移产生),进而确定靶物与其相对距离以及运动速度等,而蝙蝠在其捕食和监测目标的搜索相与靠近相时主要分析与靶物的距离及靶物的运动速度,因此该类神经元可能在蝙蝠捕食和监测目标的搜索相与靠近相时发挥重要作用。

参 考 文 献

- [1] Tang J, Xiao Z J, Suga N. Bilateral cortical interaction: modulation of delay-tuned neurons in the contralateral auditory cortex. *J Neurosci*, 2007, **27**(31): 8 405 ~ 8 413.
- [2] Wang X, Luo F, Wu F J, et al. The recovery cycle of bat duration-selective collicular neurons varies with hunting phase. *Neuroreport*, 2008, **19**(8): 861 ~ 865.
- [3] Grinnell A D, Griffin D R. The sensitivity of echolocation in bats. *Biol Bull*, 1958, **114**(1): 10 ~ 22.
- [4] Neuweiler G. Evolutionary aspects of bat echolocation. *J Comp Physiol A*, 2003, **189**(4): 245 ~ 256.
- [5] Luo F, Ma J, Li A A, et al. Echolocation calls and neurophysiological correlations with auditory response properties in the inferior colliculus of *Pipistrellus abramus* (Microchiroptera: Vespertilionidae). *Zool Stud*, 2007, **46**(5): 622 ~ 630.
- [6] Grinnell A D. Neural processing mechanisms in echolocating bats, correlated with differences in emitted sounds. *J Acoust Soc Am*, 1973, **54**(1): 147 ~ 156.
- [7] Neuweiler G. Auditory processing of echoes: peripheral processing. In: Busnel R G ed. *Animal Sonar Systems*. New York: Plenum, 1980, 519 ~ 548.

- [8] Hiryu S, Katsura K, Lin L K, *et al.* Doppler-shift compensation in the Taiwanese leaf-nosed bat (*Hipposideros terasensis*) recorded with a telemetry microphone system during flight. *J Acoust Soc Am*, 2005, **118**(6) :3 927 ~ 3 933.
- [9] Hiryu S, Katsura K, Nagato T, *et al.* Intra-individual variation in the vocalized frequency of the Taiwanese leaf-nosed bat, *Hipposideros terasensis*, influenced by conspecific colony members. *J Comp Physiol A*, 2006, **192**(8) :807 ~ 815.
- [10] 张树义, 赵辉华, 冯江等. 两种蹄蝠回声定位频率与体型的相关性. *科学通报*, 2000, **45**(7) :740 ~ 743.
- [11] Tang J, Pi J H, Wang D, *et al.* Effect of weak noise on the frequency tuning of mouse inferior collicular neurons. *Zool Res*, 2004, **25**(4) :191 ~ 197.
- [12] Suga N, Zhang Y, Yan J. Sharpening of frequency tuning by inhibition in the thalamic auditory nucleus of the mustached bat. *J Neurophysiol*, 1997, **77**(4) :2 098 ~ 2 114.
- [13] Kober R, Schnitzler H U. Information in sonar echoes of fluttering insects available for echolocating bats. *J Acoust Soc Am*, 1990, **87**(2) :882 ~ 896.
- [14] Simmons J A, Vernon J A. Echolocation: discrimination of targets by the bat, *Eptesicus fuscus*. *J Exp Zool*, 1971, **176**(3) :315 ~ 328.
- [15] Casseday J H, Covey E. Frequency tuning properties of neurons in the inferior colliculus of an FM bat. *J Comp Neurol*, 1992, **319**(1) :34 ~ 50.