

编者按: 蝙蝠隶属于翼手目, 为哺乳纲中第二大目, 也是唯一真正飞行的哺乳类。进化过程中与鸟类竞争失利改而利用夜空和洞穴 (Racey and Swift, 1995. Ecology, Evolution and Behaviour of Bats), 进化出独特的回声定位能力; 同时由于其中某些物种独特的吸血习性, 更增添了这个类群的神秘色彩。国际学术界对蝙蝠的研究广泛而深入, 其中回声定位研究最为典型, 已应用到国防的雷达系统和民用的蝙蝠盲杖等。关于蝙蝠飞行过程中的空气动力学, 也受到了科学家的关注, 希望能获得不同角度的飞行动力。最近研究表明, 虽然蝙蝠作为众多病毒的携带者, 但其通常不发病, 通过对其免疫系统的研究, 有望在人畜共患病的理解和预防方面有些启示。本期的蝙蝠研究专集, 共发表论文 15 篇, 涉及了蝙蝠的神经生理、回声定位、系统分类、种群遗传结构、多样性、栖息地等内容, 从一个侧面展现了我国学者在该领域的研究进展。我们必须意识到, 在我国研究蝙蝠的队伍相对来说起步较晚, 力量相对薄弱, 学界对蝙蝠的研究还需要进一步加强。值得欣慰的是, 21 世纪以来, 研究蝙蝠的队伍不断壮大, 研究领域和方向不断拓展, 在某些方面走在了国际前沿, 取得了令人瞩目的成果, 不断有新种和新纪录发现。特别值得指出的是, 中国学者在蝙蝠进化、神经生理、行为生态、分类以及病毒等方面取得了不菲的成就。蝙蝠是非常奇特的一类动物, 有很多方面值得深入研究。

责任编辑 张礼标

## 普氏蹄蝠下丘谐波主频神经元的时程选择性

彭康 王靖 杨明建 李玉兰 付子英 唐佳 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)

**摘要:** 为探讨下丘 (Inferior colliculus, IC) 回声定位信号主频范围内的神经元的时程选择性, 在自由声场刺激条件下, 我们在 4 只普氏蹄蝠的 IC 采用不同时间段的声刺激, 研究了神经元的时程选择性。通过在体细胞外记录, 共获得 56 个声敏感下丘神经元, 其记录深度、最佳频率和最小阈值的范围分别为 1547 - 3967 ( $2878.9 \pm 629.1$ )  $\mu\text{m}$ , 20 - 68 ( $49.0 \pm 11.1$ ) kHz 和 36.5 - 95.5 ( $59.8 \pm 13.0$ ) dB SPL。根据所记录到的下丘神经元对不同时间段的声刺激的反应, 即对不同时间段的时程选择性 (Duration selectivity), 将其分为 6 种类型: 短通型 (Short-pass, SP,  $n = 11/56$ )、带通型 (Band-pass, BP,  $n = 1/56$ )、长通型 (Long-pass, LP,  $n = 5/56$ )、反带通型 (Band-reject, BR,  $n = 3/56$ )、多峰型 (Multi-peak, MP,  $n = 6/56$ ) 和全通型 (All-pass, AP,  $n = 30/56$ ) 或非时程选择型 (Non-duration-selective, NDS)。通过比较普氏蹄蝠下丘谐波主频内和主频外神经元的时程选择性, 我们发现处于回声定位信号主频范围内神经元 ( $n = 32$ ) 比主频外神经元 ( $n = 24$ ) 具有更短的最佳时程和更高的时程选择性。结果提示, 在普氏蹄蝠回声定位过程中谐波主频内神经元较谐波主频外神经元发挥了更为重要的作用。

**关键词:** 下丘神经元; 时程选择性; 主频; 普氏蹄蝠

中图分类号: Q42

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2014) 03 - 0209 - 08

### Duration selectivity of inferior collicular neurons within the dominant frequency of echolocation signal in Pratt's roundleaf bat, *Hipposideros pratti*

PENG Kang, WANG Jing, YANG Mingjian, LI Yulan, FU Ziyang, TANG Jia, CHEN Qicai\*

(School of Life Sciences and Hubei Key Lab of Genetic Regulation and Integration Biology, Central China Normal University, Wuhan 430079, China)

**Abstract:** In order to probe the duration selectivity of inferior collicular (IC) neurons within the dominant frequency (DF)

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31200832, 31070971)

作者简介: 彭康 (1988 - ), 男, 硕士研究生, 主要从事感觉生理学研究。

收稿日期: 2013 - 12 - 25; 修回日期: 2014 - 06 - 08

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: chenqc@mail.ccnu.edu.cn; Tel +86 -27 - 67867229

of echolocation signals emitted by Pratt's roundleaf bats (*Hipposideros pratti*), the present study was performed on the IC of 4 Pratt's roundleaf bats. A total of 56 IC neurons were isolated using extracellular recording under free-field stimulation conditions. The ranges of recording depth, best frequency and minimum threshold of these IC neurons were 1547–3967  $\mu\text{m}$  (mean  $\pm$  SD 2878.9  $\pm$  629.1), 20–68 kHz (49.0  $\pm$  11.1) kHz and 36.5–95.5 dB SPL (59.8  $\pm$  13.0) dB SPL, respectively. The duration selectivity of these neurons was examined with sound stimuli of different durations and duration-selective neurons were classified into six types: short-pass (SP,  $n = 11/56$ ), band-pass (BP,  $n = 1/56$ ), long-pass (LP,  $n = 5/56$ ), band-reject (BR,  $n = 3/56$ ), multi-peak (MP,  $n = 6/56$ ) and all-pass (AP,  $n = 30/56$ ) neurons. By comparison of duration selectivity between the neurons within and outside the dominant frequency of echolocation signals, we found that neurons ( $n = 32$ ) within the DF of echolocation signals had higher duration selectivity and shorter best duration than did those ( $n = 24$ ) outside of the DF of echolocation signal. Therefore, the results suggest that the neurons within DF play a more important role than those without DF during echolocating of Pratt's roundleaf bat.

**Key words:** Dominant frequency; Duration selectivity; Inferior collicular neuron; Pratt's roundleaf bat

听觉系统的主要任务是从复杂的自然声境中识别和提取有生物学意义的声信号及其所携带的信息。声信号的基本参数包括频率 (Frequency)、强度 (Amplitude) 和时程 (Duration)。而听觉神经元能对这些参数进行识别和处理 (Covey and Casseday, 1999; Aubie *et al.*, 2012)。

回声定位蝙蝠在捕食过程中, 发声信号的特征参数会发生改变, 据此可将蝙蝠捕食过程分为不同的时相或阶段: 搜索相、靠近相和终末相 (Moss and Surlykke, 2010)。蝙蝠在捕食期间的搜索相, 发出的回声定位信号的时程相对较长, 而带宽较窄 (Popper and Fay, 1995)。当蝙蝠发现和锁定猎物后, 迅速向猎物靠近, 该过程中的发声信号时程变短, 频率带宽增加, 脉冲重复率增加。研究还发现, 长时程、窄频率带宽的声信号有利于蝙蝠发现猎物, 而短时程、宽频率带宽的声信号有利于蝙蝠通过发声与回声间的时间关系来“计算”与猎物间的距离 (Covey and Casseday 1999)。因此, 回声定位蝙蝠在从回声中提取目标信息时, 回声的时程成为生物声纳计算的重要指标之一 (Ulanovsky and Moss, 2008)。恒频/调频 (constant frequency-frequency modulation, CF-FM) 蝙蝠发出的声脉冲一般含有 3 个或者 3 个以上的谐波 (Harmonic, H), 其中第 2 谐波 (2nd harmonic, H<sub>2</sub>) 能量最高, 它的 CF 成分 (CF<sub>2</sub>) 被称为该蝙蝠发声信号的主频 (Dominant frequency, DF), FM 成分的扫频范围 (Sweep range) 一般由 CF 成分的频率下扫 20%–30% (Fitzpatrick *et al.*, 1991)。H<sub>2</sub> 的回声信号中含有大量环境信息, 其各级听觉结构都特化, 对主频 CF<sub>2</sub> 极其敏感 (Haplea *et al.*, 1994; Russell and Kössl, 1999; Grothe and Neuweiler, 2000; Neuweil-

er, 2003)。因此, 最佳频率 (Best frequency, BF) 在第 2 谐波内的神经元可能具有更高的时程选择性。

之前的研究表明, 下丘 (Inferior colliculus, IC) 是听觉传导通路中第一个表现出时程选择性的核团 (Covey and Casseday, 1999)。时程选择性神经元在许多脊椎动物的 IC 都有发现 (Feng *et al.*, 1990; Ehrlich *et al.*, 1997; Galazyuk and Feng, 1997; Chen, 1998; Fuzessery and Hall, 1999; Brand *et al.*, 2000; Mora and Kössl, 2004; Pérez-González *et al.*, 2006; Luo *et al.*, 2008)。然而, 时程选择性神经元在听觉中的准确功能仍需进一步研究 (Sayegh *et al.*, 2011)。本实验室在具有 CF-FM 的菲菊头蝠 (*Rhinolophidae pusillus*) 的 IC 发现, 某些神经元在 CF 声刺激下不具有时程选择性, 而在加入 FM 声后却获得了时程选择性, 并且随着 FM 强度的增加, 时程选择性神经元的比例也随之增加, 这些结果提示时程选择性神经元能更好的处理与行为相关的声信息, 增强蝙蝠对不同捕食时相的回声信号的识别能力 (Luo *et al.*, 2008)。在回声定位蝙蝠的听中枢内, 大量神经元的 BF 各异, 其中相当数量神经元的 BF 处于蝙蝠回声定位信号的主频范围内, 而还有不少神经元的 BF 处于非主频范围内。推测 BF 处于主频范围内神经元, 在蝙蝠行使回声定位行为方面, 担负有更多的责任, 而声时程是蝙蝠回声定位信号过程中不断改变的参数之一, 因此处于主频范围的神经元在时程选择性方面, 是否强于或不同于那些 BF 处于非主频范围的神经元, 值得进一步探讨。因此, 本研究以普氏蹄蝠 (*Hipposideros pratti*) 作为研究对象, 记录 IC 神经元对不同时程的 CF 刺激的反应, 研究 IC 神经

元的时程选择 (Duration selectivity, DS), 并比较 BF 在和不在 H<sub>2</sub> 内 IC 神经元的时程选择性差异。

## 1 研究方法

### 1.1 实验材料

实验动物为普氏蹄蝠, 是一种 CF - FM 蝙蝠, 为中国特有物种 (潘清华等, 2007)。本实验共用 4 只蝙蝠, 3 雄 1 雌, 体重为 43.53 - 52.14 (48.79 ± 3.93) g, 于湖北省咸宁市崇阳县捕获后, 在实验室用黄粉虫 (*Tenebrio molitor*) 饲喂。实验室内录制蝙蝠所发出的回声定位信号。

### 1.2 方法

动物实验手术处理及电极制备参照本实验室以往研究 (Fu *et al.*, 2010)。手术时用戊巴比妥钠 (Nembutal, 45 - 50 mg/kg b. wt.) 腹腔注射麻醉, 并在手术的局部用局部麻醉药普鲁卡因 (procaine) 镇痛。手术暴露头顶颅骨, 将一根 1.8 cm 长的平头小铁钉用 LOTITE 496 强力胶粘定在头顶颅骨上, 并用牙科水泥加固, 供记录时固定动物。将微玻璃电极夹持在微电极液压推进器 (Kopf 640, USA) 的电极夹持器上, 在正对 IC 所在部位的颅骨上钻一个直径 200 - 500 μm 的小孔, 并挑破脑膜, 暴露 IC, 经此垂直插入记录微电极, 在注射麻醉药 1 h 后开始记录, 记录过程中动物呼吸状态平稳、节律性好, 基本可判定为处于浅麻醉状态。在实验之前, 将单管玻璃微电极毛坯 (外径 1.5 mm) 在微电极拉制仪 (Sutter P97, USA) 上

拉成单管微电极 (尖端直径 < 1 μm), 管内灌注 2 mol/L 的 NaCl 溶液, 电极阻抗 5 - 10 MΩ。

采用自由声场刺激, 声刺激系统包括函数发生器 (HP Agilent 3320A, Malaysia)、短声发生器 (自制)、衰减器 (LEADER, LAT - 45, Japan)、高频功率放大器 (自制) 以及高频扬声器 (AKMG model CK 50, 直径 1.5 cm, 频响范围为 1 - 100 kHz)。声刺激系统用声级计 (B&K - 2610, Denmark) 和 1/4 英寸麦克风 (B&K 4936, Denmark) 校正。超声喇叭位于俯仰方位 0°, 经向方位对侧 30° 正对蝙蝠外耳道口。

神经元反应记录时, 固定蝙蝠头部, 使鼻眼线呈水平位。声刺激诱发的神经元动作电位经生物电信号放大器 (WPI, ISO - 80, USA) 放大, 经模/数 (A/D) 转换后输入计算机采样。声刺激模式为短纯音 (图 1), 呈现率 (Presentation rate, PR) 为 2 Hz, 起落时间为 0.5 ms。首先, 用强度为 60 - 70 dB、时程为 7 ms 的纯音, 并不断调节频率来寻找声敏感神经元; 在找到神经元后, 仔细调节频率和强度, 确定记录神经元的最佳频率 BF、最小阈值 (Minimum threshold, MT) 和记录深度 (Recording depth)。根据神经元的 BF 来判断和划分该神经元是否在主频范围。测定神经元的时程选择性时, 强度为最小阈值上 (MT +) 10 dB, 刺激呈现率 (PR) 为 2 Hz, 时程为 3 ms、7 ms、12 ms、18 ms、23 ms、28 ms、34 ms 和 50 ms, 伪随机方式给各时程声。

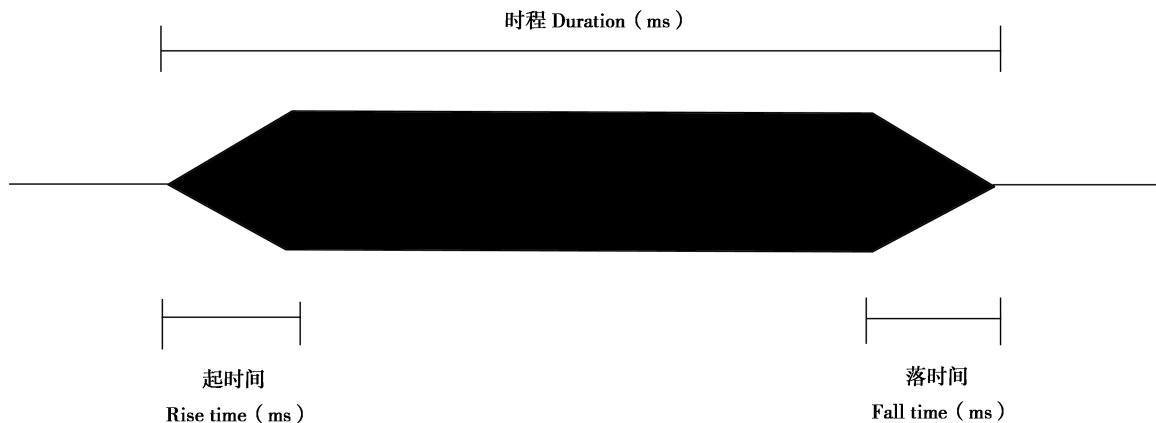


图 1 声刺激模式图。时程为 3 ms、7 ms、12 ms、18 ms、23 ms、28 ms、34 ms 和 50 ms, 起落时间均为 0.5 ms

Fig. 1 Sound stimulus paradigm used in the experiment. The durations were 3 ms, 7 ms, 12 ms, 18 ms, 23 ms, 28 ms, 34 ms and 50 ms, respectively. Rise and fall times were 0.5 ms

### 1.3 统计方法

实验结果的统计分析和作图用软件为 SPSS 13.0 和 Sigma Plot 10.0; 实验的统计结果以平均值 ± 标准差 (Mean ± SD) 表示, 并采用参数检验比较分析 DS 神经元和非时程选择神经元在记录深度、BF 和 MT 上的差异。

## 2 结果

录制的普氏蹄蝠的回声定位信号包含 3 个谐波 (图 2A), H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub>、H<sub>3</sub> 的 CF 频率分别为 (29.95 ± 0.40) kHz、(59.63 ± 0.37) kHz、(89.62 ± 0.68) kHz, 其中 H<sub>2</sub> 能量最高, 确定为回声定位信号

的主频 (图 2B)。根据录制到的发声信号, 其主频 CF<sub>2</sub> 范围 (59.63 ± 0.37) kHz, FM<sub>2</sub> 成分的扫频范围由 CF<sub>2</sub> 成分的频率下扫 20%。

本实验共获得 56 个声敏感 IC 神经元, 全部神经元的记录深度范围为 1547 - 3967 (2878.9 ± 629.1) μm; 最佳频率范围为 20 - 68 (49.0 ± 11.1) kHz; 反应的最小阈值范围为 36.5 - 95.5 (59.8 ± 13.0) dB SPL。将神经元的 BF 与记录深度作回归分析, 可见 IC 神经元的 BF 随记录深度的增加而升高 (n = 56, r = 0.487, P < 0.001) (图 2C); 而在神经元的 BF 与 MT 之间却未见有明显的相关性 (n = 56, r = -0.089, P > 0.05) (图 2D)。

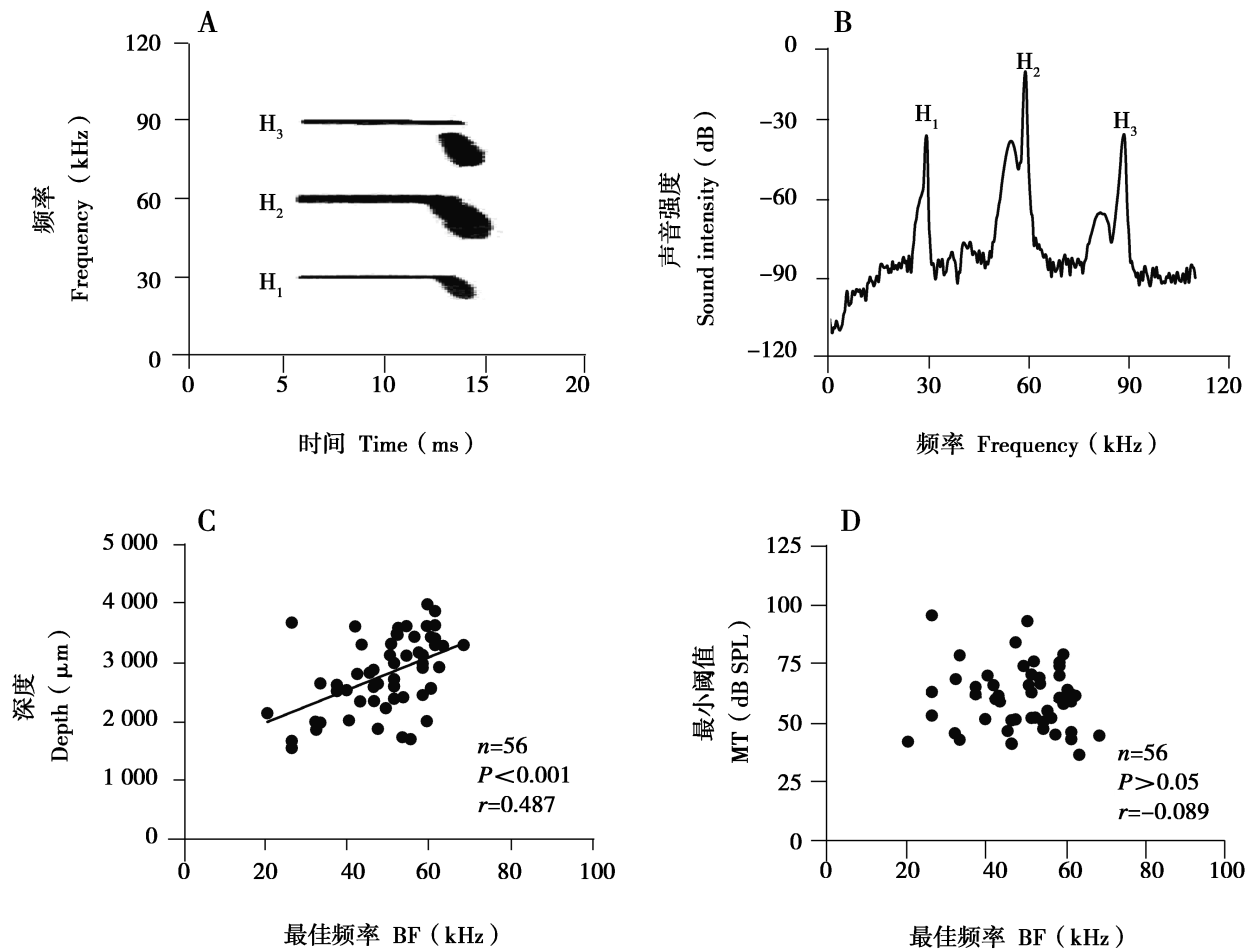


图 2 普氏蹄蝠回声定位信号的频谱图 (A)、能谱图 (B); 普氏蹄蝠下丘神经元的 BF 与记录深度 (C) 和 MT (D) 之间关系. 图中实线为线性回归线, n 为神经元数目, r 为相关系数, P 为显著性程度

Fig. 2 The spectrum (A) and energy spectrum (B) of echolocation signal recorded from *Hipposideros pratti*. Scatter plots showing the relationship among the best frequency (BF), recording depth (C) and minimum threshold (MT) (D) of inferior collicular (IC) neurons. Solid line, r and P value in C and D represent linear regression lines, correlation coefficients and significance levels, respectively

用神经元的 BF 作为 CF 声刺激, 强度为记录神经元的最小阈值上 10 dB (MT + 10 dB), 以不同时程下最大发放数的 50% 为标准 (Fuzessery and

Hall, 1999), 在所分析的 56 个声敏感 IC 神经元中, 具有 DS 特性的神经元比例为 46.4% (n = 26/56), 不具有 DS 特性的神经元的比例为 53.6%

( $n = 30/56$ )。有时程选择性的神经元可分为 5 种不同类型 (图 3A - E)，即短通型 (Short-pass, SP) (图 3A)；带通型 (Band-pass, BP) (图 3B)；长通型 (Long-pass, LP) (图 3C)；反带通型 (Band-reject, BR) (图 3D)；多峰型 (Multi-peak, MP) (图 3E)；不具有时程选择性的神经元我们将其定义为全通型 (All-pass, AP) (图 3F) 或非时程选择型 (Non-duration-selective, NDS)。

不同时程选择性神经元的类型所占比例各不相同 (图 4A)，其中 SP 为 19.6% ( $n = 11/56$ )，LP

为 8.9% ( $n = 5/56$ )，MP 为 10.7% ( $n = 6/56$ )，BR 为 5.4% ( $n = 3/56$ )，BP 为 1.8% ( $n = 1/56$ )，AP 为 53.6% ( $n = 30/56$ )。在 IC 中，DS 特性的神经元的平均记录深度为  $(2813.6 \pm 658.5) \mu\text{m}$ ，平均 BF 为  $(48.7 \pm 12.7) \text{kHz}$ ，平均 MT 为  $(59.9 \pm 15.0) \text{dB SPL}$ ；而 NDS 特性的神经元的平均记录深度为  $(2765.5 \pm 612.9) \mu\text{m}$ ，平均 BF 为  $(49.3 \pm 9.7) \text{kHz}$ ，平均 MT 为  $(59.7 \pm 11.2) \text{dB SPL}$ 。经参数检验分析，DS 和 NDS 神经元之间在记录深度 (图 4B)、MT (图 4C) 和 BF (图 4D) 无显著性差异。

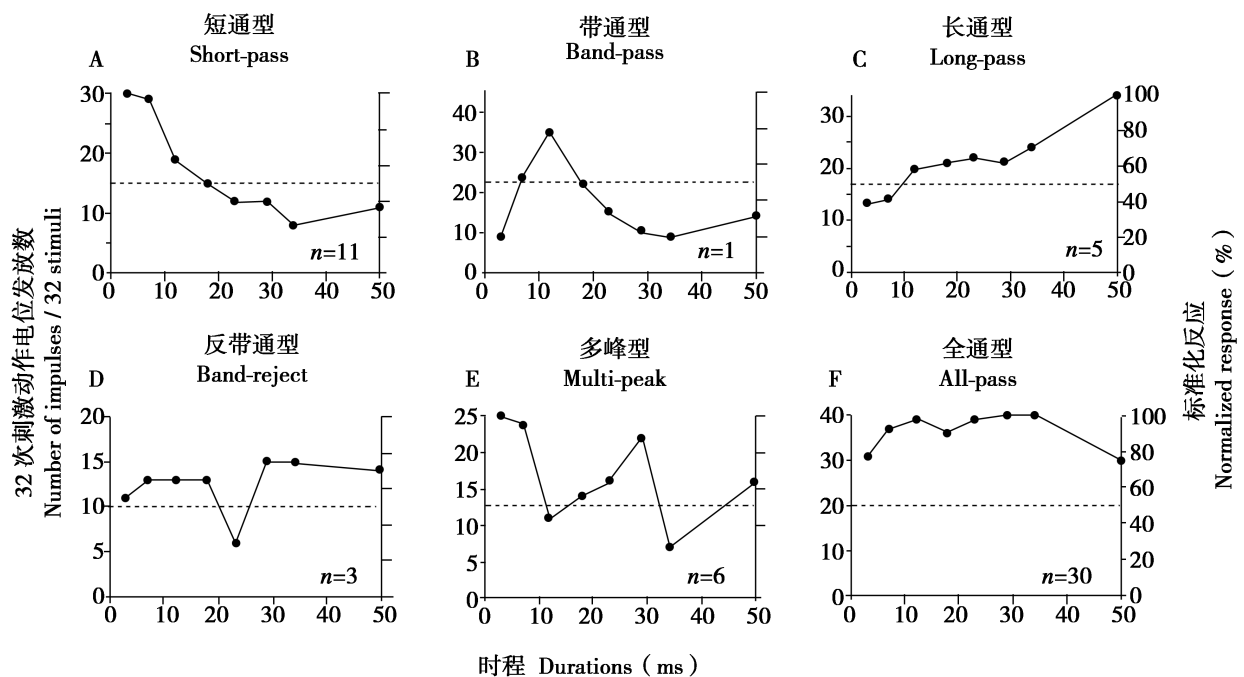


图 3 代表性的时程选择性 (A - E) 和非时程选择性 (全通型) (F) 神经元。图中水平虚线表示最大发放数的 50%  
 Fig. 3 Representative duration-selective (A-E) and non-duration-selective (all-pass) (F) neurons. The dashed-horizontal line in each panel indicates 50% of the neuron's maximal response

在所记录到的 56 个神经元中，32 个神经元 (57.2%， $n = 32/56$ ) 的 BF 在  $H_2$  (62 - 48 kHz) 范围内，其余神经元 (42.8%， $n = 24/56$ ) 的 BF 则不在  $H_2$  范围内。32 个 BF 在  $H_2$  范围内的神经元中有 15 个神经元 (26.8%， $n = 15/56$ ) 具有时程选择性，其余 17 个神经元 (30.4%， $n = 17/56$ ) 不具有时程选择性。24 个 BF 不在  $H_2$  范围内的神经元中 11 个神经元 (19.6%， $n = 11/56$ ) 具有时程选择性，其余 13 个神经元 (23.2%， $n = 13/56$ ) 不具有时程选择性 (图 5B)。BF 在和不在  $H_2$  范围内的具有时程选择性的神经元共有 26 个，其中 57.7% ( $n = 15/26$ ) 的 BF 在  $H_2$  范围内，42.3% ( $n = 11/26$ ) 的 BF 不在  $H_2$  范围内 (图 5A)。每个

具有时程选择性的神经元都有一个最为敏感的时程，称为最佳时程 (Best duration, BD)。在 BF 处于  $H_2$  范围内的 DS 神经元中，66.7% ( $n = 10/15$ ) 的神经元 BD 分布在  $\leq 7 \text{ms}$  的短时程范围内，其余的 33.3% ( $n = 5/15$ ) 的神经元的  $BD \geq 7 \text{ms}$  (图 5C)。

### 3 讨论

时程是声信号的基本参数之一。回声定位蝙蝠在捕食期间 3 个时相所发出的回声定位信号的时程依次逐渐缩短。由于回声信号的频率和幅度与发声信号相比，均可发生改变，唯一不变的是时程，因此，亦有研究认为，时程是蝙蝠识别是否为自身发声信号回声的标签 (Ulanovsky and Moss, 2008)，

因此，它在回声信号的识别方面具有十分重要的作用。根据录制到的发声信号，普氏蹄蝠是一种 CF-FM 蝙蝠，其回声定位信号的模式和谐波组成与

其它 CF-FM 蝙蝠相似 (付子英等, 2009)，包含 3 个谐波，即  $H_1$ 、 $H_2$ 、 $H_3$ ，其中  $H_2$  能量最高，称为回声定位信号主频。

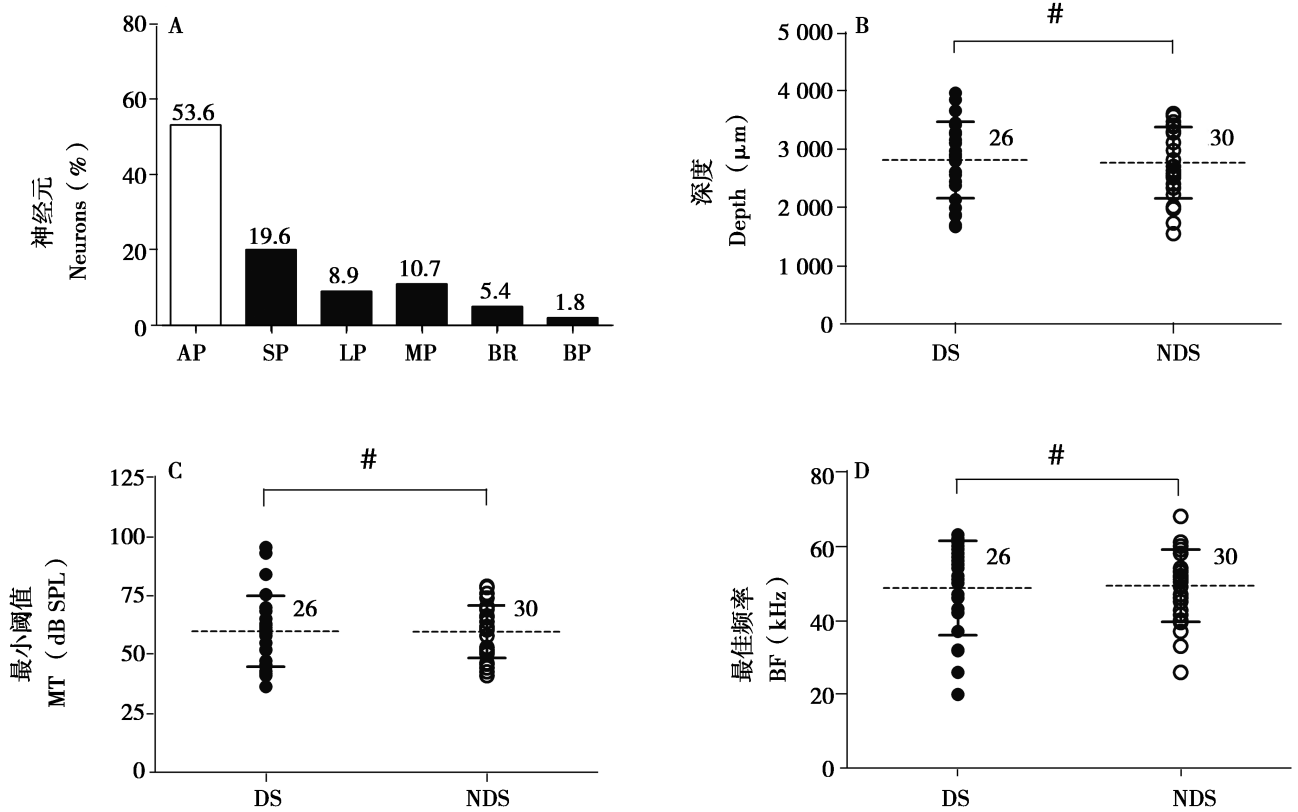


图 4 时程选择性和非时程选择性神经元的比例 (A)，以及这两类神经元的记录深度 (B)、最小阈值 (C) 和最佳频率 (D) 分布  
 Fig. 4 The distribution of duration-selective (DS) (Short-pass, SP; Long-pass, LP; Multi-peak, MP; Band-reject, BR; Band-pass, BP) and non-duration-selective (NDS) (all-pass, AP) neurons (A) neurons and recording depth (B), minimum threshold (MT) (C) and best frequency (BF) (D) in these two types (DS and NDS) of IC neurons. The dashed-horizontal lines, vertical bars and # in B-D are mean value, standard deviation (SD) and  $P > 0.05$ , respectively

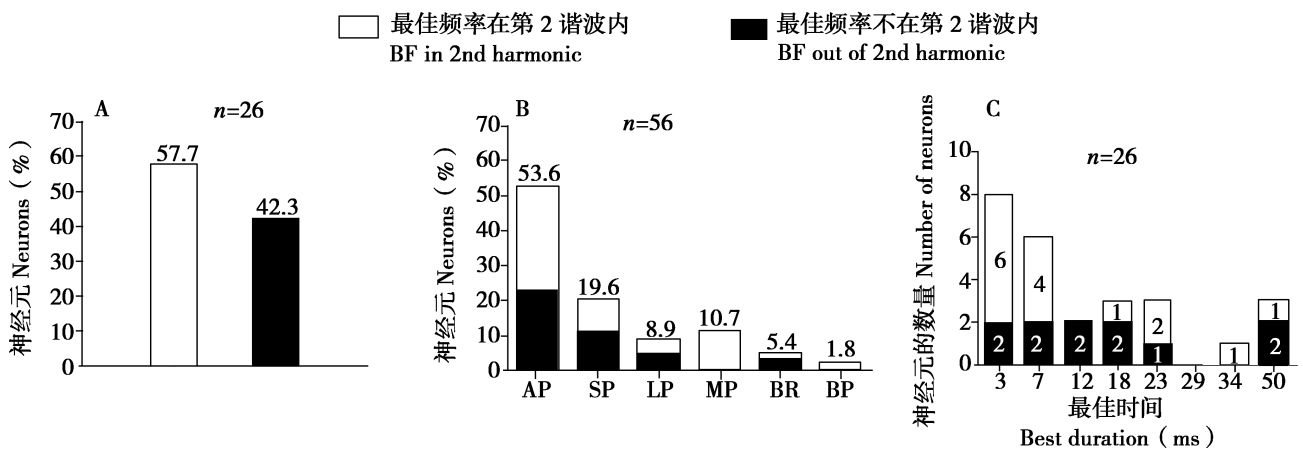


图 5 最佳频率 (best frequency, BF) 在和不在第 2 谐波范围内的时程选择性神经元的比例 (A)，BF 在和不在第 2 谐波范围内时程选择性神经元的类型及比例 (B)，以及具有时程选择性的神经元的最佳时程分布 (C)  
 Fig. 5 The proportions (A) of duration-selective (DS) and non-duration-selective (NDS) neurons, the type (B) and the best duration distribution (C) of DS neurons within and outside 2nd harmonic ( $H_2$ )

本研究在 IC 共获得了 56 个神经元，其基本特性为：记录深度范围为 1547 - 3967 ( $2878.9 \pm 629.1$ )  $\mu\text{m}$ ；最佳频率范围为 20 - 68 ( $49.0 \pm 11.1$ ) kHz；反应的最小阈值范围为 36.5 - 95.5 ( $59.8 \pm 13.0$ ) dB SPL。将神经元的 BF 与记录深度作回归分析，可见 IC 神经元的 BF 随记录深度的增加而升高；哺乳动物的听觉系统从外周到中枢，对听觉频率的表征高度有序，线性回归分析表明 IC 神经元的 BF 沿 IC 背腹轴拓扑分布。当从 IC 投射到初级听皮层 (Primary auditory cortex, AI) 时，由 IC 的层状拓扑组构模式转换为柱状组构模式，具有相似 BF 和基本特性的神经元排列在同一柱组构内，而相似的柱又沿内外侧排列成频率带，高度有序 (Shen *et al.*, 1997; Lee and Sherman, 2011; Tang *et al.*, 2012)。

为了研究这种蝙蝠 IC 神经元的声时程选择性与其回声定位行为之间的关系，特地比较研究了 BF 在  $H_2$  范围内与不在  $H_2$  范围内神经元的时程选择性之间的差异。结果显示，在本研究所记录到 56 个声敏感神经元中，具有时程选择性的神经元占 46.4%，与先前在其它种类的蝙蝠上研究获得的结果大体相当，如大棕蝠 (*Eptesicus fuscus*) 为 36% (Ehrlich *et al.*, 1997)；苍白蝠 (*Antrozous pallidus*) 为 53% (Fuzessery and Hall, 1999)；獭蝠 (*Molossus molossus*) 为 41% (Mora and Kössl, 2004)。根据神经元时程选择性的特性，可分为 6 种类型，与先前在 CF - FM 蝙蝠 (Luo *et al.*, 2008) 上的研究相比，每种类型的比例有所不同。Ehrlich 等 (1997) 的研究发现大棕蝠 DS 神经元和大部分的 NDS 神经元分布在下丘的尾部；而 Fuzessery 和 Hall (1999) 对苍白蝠的研究却未发现 SP 和 LP 型神经元在下丘中的分布具有空间特异性；本研究亦未发现 DS 神经元和 NDS 神经元沿 IC 背腹轴分布的空间特异性，表明时程选择性和非时程选择性神经元可能在 IC 内呈弥散分布。比较分析 DS 和 NDS 神经元的 BF、MT 和记录深度，结果未显示出有统计学意义的差别。在本研究中所观察到的 IC 神经元的时程选择性与先前研究之间的某些不同，除了可能受神经元样本数量较少的影响之外，是否还存在有属差异，尚待进一步研究。

蝙蝠的时程选择性可用于识别由其所发出的短声脉冲，且神经元的最佳时程范围基本与蝙蝠所发

出的声脉冲时程的范围一致，如苍白蝠发出的声脉冲时程为 1 - 6 ms，其 IC 的短时程神经元最佳时程均  $\leq 7$  ms (Fuzessery *et al.*, 1993)。普氏蹄蝠飞行状态下声脉冲时程为 ( $6.12 \pm 0.62$ ) ms，悬挂状态下的声脉冲时程则为 ( $6.93 \pm 1.36$ ) ms (陈敏等, 2002)。本文测得具有时程选择性神经元中 66.7% 的神经元最佳时程分布在  $\leq 7$  ms 范围，基本与其发声脉冲范围一致。提示 BF 在  $H_2$  范围内神经元具有更强时程选择性，可能在普氏蹄蝠回声定位方面所起的作用大于 BF 在其它谐波范围内和非谐波频率范围内的神经元；同时也印证了通过时程调谐对声信号的滤过作用，可能是对频率和强度滤过机制一种补充的假设 (Mora and Kössl, 2004)。

目前对于时程选择性具体的机制仍不完全清楚，我们的研究和先前大量的研究均表明神经元对时程选择范围与该物种行为相关的发声时程相一致。Sayegh 等 (2011) 认为时程选择性的功能与物种的进化历史 (Evolutionary histories)、感觉生态 (Sensory ecologies) 和生物发声制约 (Bioacoustic constraints) 相关。对于非回声定位的动物时程选择性的功能可能是用于分辨种属特异性的交流声 (Narins and Capranica, 1980; Chen, 1998)；对于回声定位蝙蝠，发声时程可根据回声定位行为需要而主动改变，这就要求时程选择神经元有更高的时相选择性。这些研究表明神经元的时程选择性在回声定位动物和非回声定位动物的声信号识别等方面发挥了重要作用。

#### 参考文献：

- Aubie B, Sayegh R, Faure P A. 2012. Duration Tuning across Vertebrates. *J Neurosci*, **32** (18): 6373 - 6390.
- Brand A, Urban A, Grothe B. 2000. Duration tuning in the mouse auditory midbrain. *J Neurophysiol*, **84** (4): 1790 - 1799.
- Chen G D. 1998. Effects of stimulus duration on responses of neurons in the chinchilla inferior colliculus. *Hear Res*, **122** (1 - 2): 142 - 150.
- Chen M, Feng J, Li Z, Zhou J, Zhao H, Zhang S, Sheng L. 2002. Echolocation sound waves, morphological features and foraging strategies in *Hipposideros pratti*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **13** (12): 1629 - 1632. (in Chinese)
- Covey E, Casseday J H. 1999. Timing in the auditory system of the bats. *Annu Rev Physiol*, **61**: 457 - 476.
- Ehrlich D, Casseday J H, Covey E. 1997. Neural tuning to sound duration in the inferior colliculus of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. *J Neurophysiol*, **77** (5): 2360 - 2372.

- Feng A S, Hall J C, Gooler D M. 1990. Neural basis of sound pattern recognition in anurans. *Prog Neurobiol*, **34** (4): 313 - 329.
- Fitzpatrick D C, Suga N, Misawa H. 1991. Are the initial frequency-modulated components of the mustached bat's biosonar pulses important for ranging? *J Neurophysiol*, **66** (6): 1951 - 1964.
- Fuzessery Z M, Buitenhoff P, Andrews B, Kennedy J M. 1993. Passive sound localization of prey by the pallid bat (*Antrozous p. pallidus*). *J Comp Physiol A*, **171** (6): 767 - 777.
- Fuzessery Z M, Hall J C. 1999. Sound duration selectivity in the pallid bat inferior colliculus. *Hear Res*, **137** (1 - 2): 137 - 154.
- Fu Z Y, Tang J, Jen P H, Chen Q C. 2009. Spectrum characteristics of echolocation call and frequency tuning of inferior collicular neurons in *Hipposideros armiger*. *Chinese Journal of Zoology*, **44** (1): 128 - 132. (in Chinese)
- Fu Z Y, Tang J, Jen P H, Chen Q C. 2010. The auditory response properties of single-on and double-on responders in the inferior collicular of the leaf-nosed bat, *Hipposideros armiger*. *Brain Res*, **1306**: 39 - 52.
- Galazyuk A V, Feng A S. 1997. Encoding of sound duration by neurons in the auditory cortex of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *J Comp Physiol A*, **180** (4): 301 - 311.
- Grothe B, Neuweiler G. 2000. The function of the medial superior olive in small mammals: temporal receptive fields in auditory analysis. *J Comp Physiol A*, **186** (5): 413 - 423.
- Haplea S, Covey E, Casseday J H. 1994. Frequency tuning and response latencies at three levels in the brainstem of the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. *J Comp Physiol A*, **174** (6): 671 - 683.
- Lee C C, Sherman M. 2011. On the classification of pathways in the auditory midbrain, thalamus, and cortex. *Hearing Research*, **286** (1 - 2): 79 - 87.
- Luo F, Ma J, Li A A, Wu F J, Chen Q C. 2008. Duration-sensitive neurons in the inferior colliculus of horseshoe bats: adaptations for using CF - FM echolocation pulses. *J Neurophysiol*, **99** (1): 284 - 296.
- Mora E C, Kössl M. 2004. Ambiguities in sound-duration selectivity by neurons in the inferior colliculus of the bat *Molossus* from Cuba. *J Neurophysiol*, **91** (5): 2215 - 2226.
- Moss C F, Surlykke A. 2010. Probing the natural scene by echolocation in bats. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, **4** (33): 1 - 16.
- Narins P M, Capranica R R. 1980. Neural adaptations for processing the two-note call of the Puerto Rican treefrog, *Eleutherodactylus coqui*. *Brain Behav Evol*, **17** (1): 48 - 66.
- Neuweiler G. 2003. Evolutionary aspects of bat echolocation. *J Comp Physiol A*, **189** (4): 245 - 256.
- Pérez-González D, Malmierca M S, Moore J M, Hernandez O, Covey E. 2006. Duration selective neurons in the inferior colliculus of the rat: topographic distribution and relation of duration sensitivity to other response properties. *J Neurophysiol*, **95** (2): 823 - 836.
- Popper A N, Fay R R. 1995. Hearing by Bats. New York: Springer, 87 - 145.
- Russell I J, Kössl M. 1999. Micromechanical responses to tones in the auditory fovea of the greater mustached bat's cochlea. *J Neurophysiol*, **82** (2): 676 - 686.
- Sayegh R, Aubie B, Faure P A. 2011. Duration tuning in the auditory midbrain of echolocating and non-echolocating vertebrates. *J Comp Physiol A*, **197**: 571 - 583.
- Shen J X, Chen Q C, Jen P H. 1997. Binaural and frequency representation in the primary auditory cortex of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. *J Comp Physiol A*, **181** (6): 591 - 597.
- Tang J, Yang G W, Suga N. 2012. Modulation of thalamic auditory neurons by the primary auditory cortex. *J Neurophysiol*, **108** (3): 935 - 942.
- Ulanovsky N, Moss C F. 2008. What the bat's voice tells the bat's brain. *Proc Natl Acad Sci USA*, **105** (25): 8491 - 8498.
- 付子英, 唐佳, JEN Philip Hung-Sun, 陈其才. 2009. 大蹄蝠回声定位信号特征与下丘神经元频率调谐. *动物学杂志*, **44** (1): 128 - 132.
- 陈敏, 冯江, 李振新, 周江, 赵辉华, 张树义, 盛连喜. 2002. 普氏蹄蝠 (*Hipposideros pratti*) 回声定位声波、形态及捕食策略. *应用生态学报*, **13** (12): 1629 - 1632.
- 潘清华, 王应祥, 岩崑. 2007. 中国哺乳动物彩色图鉴. 北京: 中国林业出版社, 98.