

菲菊头蝠的下丘神经元基本声反应特性

罗峰^{1,2,3}, 李安安¹, 吴飞健¹, 梁冰², 张树义^{2,*}, 陈其才^{1,*}

(1. 华中师范大学 生命科学学院, 湖北 武汉 430079; 2. 中国科学院动物研究所 生态与保护生物学重点实验室, 北京 100080; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 自由声场刺激条件下, 采用单单位胞外微电极记录方法, 研究了一种未被研究过的恒频/调频 (CF/FM) 蝙蝠——菲菊头蝠 (*Rhinolophus pusillus*) 的下丘神经元基本声反应特性, 其结果发现, 在所得的 110 个下丘神经元中, 发放类型包括相位型 (54.5%)、紧张型 (25.5%)、持续型 (7.3%)、梳齿型 (7.3%) 和暂停型 (5.4%) 等 5 种类型。记录深度在 208 ~ 1 855 (829.0 ± 328.1) μm 之间, 最佳频率在 16.7 ~ 75.6 (38.9 ± 15.7) kHz 之间, 最小阈值在 5 ~ 74 (34.7 ± 13.6) dB SPL 之间, 阈上 10 dB SPL 潜伏期在 5.0 ~ 27.5 (15.2 ± 3.9) ms 之间。最佳频率随记录深度的增加而增大 ($r = 0.9578$, $P < 0.001$); 记录的 54 个频率调谐曲线 (FTCs) 均为开放型, 其中 52 个为单峰型, 2 个为双峰型。52 个单峰型 FTC 的 $Q_{10\text{-dB}}$ 值介于 1.56 ~ 31.61 之间, 并且大部分是狭窄型 ($Q_{10\text{-dB}}$ 值 > 5), 占 69.2% (36/52), 少部分为宽阔型 ($Q_{10\text{-dB}}$ 值 < 5), 占 30.8% (16/52)。2 个双峰型神经元 FTC 在低频处为宽阔型, 高频处为狭窄型, $Q_{10\text{-dB}}$ 值分别为 1.95、8 和 2.89、6.51。共获得 34 个神经元的强度-发放率函数 (RIFs), 可分为单调型、非单调型和饱和型。结合先前所研究的 FM 蝙蝠——普通伏翼蝠 (*Pipistrellus abramus*) 下丘神经元的基本声反应特性, 比较分析了 CF/FM 蝙蝠与 FM 蝙蝠下丘神经元的声反应差异及其行为学意义。

关键词: 恒频/调频蝙蝠; 菲菊头蝠; 下丘; 声反应特性

中图分类号: Q959.833; Q437 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254–5853 (2006) 02–0202–07

Basic Properties of Neuron Response to Sound Stimulation in the Inferior Colliculus of *Rhinolophus pusillus*

LUO Feng^{1,2,3}, LI An-an¹, WU Fei-jian¹, LIANG Bing²,
ZHANG Shu-yi^{2,*}, CHEN Qi-cai^{1,*}

(1. School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, China;

2. Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China;

3. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: To study the basic properties of neuron response to sound stimulation in the inferior colliculus of *Rhinolophus pusillus*, one kind of CF/FM (constant frequency/frequency modulated) bats, single unit was recorded with micro-electrode under free field stimulation conditions. The results from 110 recorded neurons showed that there were five different types of discharge patterns in the inferior colliculus, including phasic (54.5%), tonic (25.5%), sustained (7.3%), chopper (7.3%), and pauser (5.4%). Ranges of recording depth, best frequency (BF), minimum threshold (MT) and response latency at 10 dB above MT of these neurons were 208–1 855 μm (829.0 ± 328.1 μm), 16.7–75.6 kHz (38.9 ± 15.7 kHz), 5–74 dB SPL (34.7 ± 13.6 dB SPL) and 5.0–27.5 ms (15.2 ± 3.9 ms), respectively. BFs of neurons increased with the increase of recording depth ($r = 0.9578$, $P < 0.001$). The V-shaped FTCs of 54 neurons were obtained and divided into two types, i. e. single peak and double peak. The most (69.2%, 36/52) of FTCs were wider ($Q_{10\text{-dB}}$ value < 5) and the few (30.8%, 16/52) were narrower ($Q_{10\text{-dB}}$ value > 5). Moreover, FTCs with double peaks

* 收稿日期: 2005–11–16; 接受日期: 2006–01–17

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30470564, 2002–30211120641, 90208012); 国家自然科学基金面上基金项目 (30270169) 和重点项目 (30430120)

Foundation item: This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (30470564, 2002–30211120641, 90208012, 30270169, 30430120)

* 通讯作者 (Corresponding authors), E-mail: qcchen2003@yahoo.com.cn; zhangsy@ioz.ac.cn

were with milder slope in low-frequency limb and steeper in high-frequency limb and their Q_{10-dB} values are 1.95, 8 and 2.89, 6.51. There are three kinds of rate-intensity functions in 34 neuron including monotonic, non-monotonic and saturated. In combination with our previous observation of *Pipistrellus abramus*, the differences of acoustic response properties of the neurons and their behavioral significance were analyzed and discussed.

Key words: CF/FM bat; *Rhinolophus pusillus*; Inferior colliculus; Auditory physiological property

蝙蝠属于翼手目 (Chiroptera) 哺乳纲 (Mammalia), 其中包括两个亚目: 大蝙蝠亚目 (Megachiroptera) 和小蝙蝠亚目 (Microchiroptera)。小蝙蝠亚目蝙蝠都使用回声定位来探测和追踪猎物, 其灵敏的听感觉系统使其能在完全黑暗的环境下, 躲避障碍物和进行捕食 (Griffin, 1958)。回声定位蝙蝠通过发射超声波信号并分析回声中所包含的信息, 可以确定猎物的位置、大小及其他诸多特性 (Moss & Schnitzler, 1995), 从而在大脑中构成关于环境和猎物的一幅三维表征 (three dimensional representation) (Simmons et al, 1995)。对小蝙蝠亚目蝙蝠的研究, 极大地加深了我们对所有哺乳动物声信息处理的神经机制的理解。

中脑下丘 (inferior colliculus, IC) 是中枢听觉系统声信号处理的重要中继站, 很多上下行输入在此汇聚与整合。国内外利用 FM 蝙蝠 (Jen & Schlegell, 1982; Zhou & Sun, 1997; Li et al, 2005) 和 CF/FM 蝙蝠 (Fuzessery et al, 1990; Sun et al, 1992) 对下丘神经元的声反应特性进行了一些研究。

菲菊头蝠 (*Rhinolophus pusillus*) 属于小蝙蝠亚目, 菊头蝠科 (Rhinolophidae), 菊头蝠属 (*Rhinolophus*), 在我国主要分布于华中和华南一些地区 (Simmons, in press)。国内外现有的研究未见有其神经生理特性方面的报道。因此, 我们对菲菊头蝠 IC 神经元的声反应基本特性进行了初步研究和探讨, 并且同本实验室以前的 FM 蝙蝠研究结果进行了比较, 为深入研究两种类型回声定位行为与神经生理之间的关系提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 实验动物

采自湖北省山区 (25°53'N, 114°30'E) 的菲菊头蝠, 共 8 只, 全部为雄性, 体重 5.0~6.0 g。

1.2 动物手术和电极制备

蝙蝠带回到实验室后, 用黄粉甲 (*Tenebrio molitor*) 幼虫饲养一周后做神经电生理实验。手术

及电极的制备按 Tang et al (2004) 方法进行。手术前用戊巴比妥钠 (0.6% Nembutal, 上海化学试剂厂进口分装) 腹腔注射麻醉 (25~35 mg/kg, b.w.t.), 头顶去毛, 沿头顶正中切开头皮, 分离表面肌肉和结缔组织, 暴露颅骨, 并用 95% 酒精棉球小心擦拭, 使颅骨表面脱脂。将一根 1.5 cm 长的平头铁钉用 502-型强力胶 (浙江金鹏化工股份有限公司) 粘定在头顶颅骨上, 并用牙科水泥均匀地涂在铁钉平头四周加固, 供记录时固定动物。IC 的定位可以通过半透明的颅骨直接观察, 同时参考本室以前的定位研究 (Li et al, 2005)。用利针将 IC 顶部的颅骨钻一个 200~500 μm 的小孔, 并挑破脑膜。隔一段时间根据需要补充一定剂量的麻醉剂维持动物于浅麻醉状态。临实验前, 将单管玻璃微电极毛坯 (外径 1.5 mm) 在微电极拉制器 (Bioscience Co, UK) 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, 阻抗 5~10 M Ω 。

1.3 声刺激系统和神经元反应信号记录系统

自由声场刺激, 喇叭固定于垂直方位 (elevation) 的 0°平面 (该平面与动物鼻眼线保持同一水平) 和对侧水平方位 (azimuth) 40° (相对于电极记录侧)。声刺激系统由函数信号发生器 (GFG-8016G, Good Will Instrument Co., LTD) 短声发生器 (自制) 声强衰减器 (LAT-45, LEADER, Japan) 高频功率放大器 (自制) 和扬声器 (AKG model CK 50, $\varphi = 1.5 \text{ cm}$, 1.2 g, 频响: 1~100 kHz) 组成。声刺激系统用声级计 (2610, B & K, Denmark) 和 1/4 英寸麦克风 (4936, B & K) 校正。玻璃微电极由微电极推进器 (Kopf 640, USA) 从 IC 表面垂直推进, 神经元声反应动作电位引导至生物电信号放大器 (ISO-DAMWPI, USA) 放大后, 经模/数 (A/D) 转换输至计算机采样, 32 次刺激的反应叠加并转换成刺激后时间直方图 (post-stimulus-time histogram, PSTH) 储存, 供进一步分析处理。反应信号同时送至模拟示波器 (TDS21, Tektronix, USA) 监视, 至监听装置 (AM9,

GRASS, USA) 监听。

1.4 声刺激和神经元声反应的记录

刺激声选用纯音, 时程为 30 ms, 起落时间各为 5 ms。电极从 IC 表面垂直推进, 以视/听结合方法寻找声敏感神经元, 并记录如下数据: 由微电极推进器上读出并记录其深度; 调整声刺激信号的频率和声强, 测定神经元的最佳频率 (best frequency, BF) 和最小阈值 (minimum threshold, MT); 从 MT 开始, 按 10 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 (frequency tuning curve, FTC), 同时记下频率为 BF 时, 各强度下的发放数和叠加神经元对 32 次声刺激的反应, 得到该神经元的强度-发放率函数曲线 (rate intensity function, RIF) 和 PSTHs。

1.5 数据分析

神经元声反应电信号经模/数 (A/D) 转换后输入计算机, 由专用程序进行收集存储, 有关数据

经由 Origin 6.0 (OriginLab Corporation, USA) 和 SigmaPlot 2000 (Systat Software Inc., USA) 软件作进一步分析、处理、作图。本文所有数据以平均值 \pm 标准差 (Mean \pm SD) 表示。

2 结果

2.1 BF、MT 及阈上 10 dB 反应潜伏期的分布

共记录到 110 个 IC 神经元。BF 的分布及其与记录深度之间的关系见图 1A 和 B。这些神经元的 BF 在 16.7 ~ 75.6 (38.9 \pm 15.7) kHz 范围内, 大部分分布在 20 ~ 40 kHz 之间, 这些神经元共 60 个, 占总数的 54.5%; 所记录神经元的深度范围为 208 ~ 1855 (829.0 \pm 328.1) μ m。随着记录深度的增加, BF 有升高的趋势, 经回归统计分析, 两者之间存在相关性 ($r = 0.9578$, $P < 0.001$)。

菲菊头蝠 MTs 和阈上 10 dB 反应潜伏期的分布情况见图 2。这些神经元的 MTs 分布在 5 ~ 74 (34.7 \pm 13.6) dB SPL 之间。反应潜伏期分布在 5.0 ~ 27.5

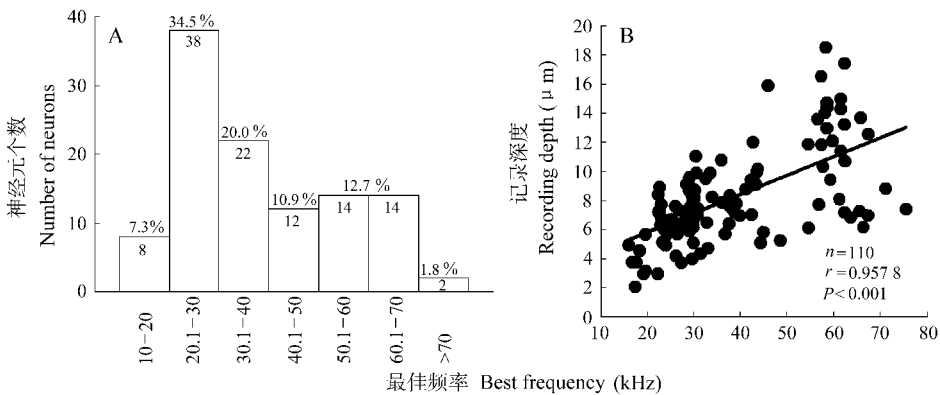


图 1 菲菊头蝠最佳频率的分布情况 (A) 及其与记录深度 (B) 的关系

Fig. 1 Distributions of best frequency (BFs) in the IC neurons of *R. pusillus* (A) and the relationship between BFs and recording depth (B)

柱形图上面和下面的数值分别表示各类神经元的百分比和个数。

Figures above and below the columns represent the percentages and numbers of neurons in certain range, respectively.

(15.2 \pm 3.9) ms 之间, 其中分布在 10 ~ 19 ms 之间的神经元为 91 个, 占总数的 82.7%。

2.2 神经元的发放类型

根据 PSTHs, 可将这些神经元分为 5 种基本发放类型: 相位型 (phasic) 紧张型 (tonic) 持续型 (sustained) 梳齿型 (chopper) 和暂停型 (pauser) (图 3)。在这五种基本类型中相位型最普遍, 共有 60 个神经元, 占总数的 54.5%; 紧张型次之, 有 28 个神经元, 占总数的 25.5%; 持续型和梳齿

型数目相等, 均为 8 个, 各占总数的 7.3%; 暂停型最少, 共 6 个, 占总数的 5.4%。

2.3 FTC 和 Q_{10-dB} 值

共测量了 54 个 IC 神经元的 FTC, 全部为开放型, 其中 52 个为单峰型, 2 个为双峰型。52 个单峰型 FTC 的 Q_{10-dB} 值介于 1.56 ~ 31.61 之间, 其中 21.2% (11/52) 是高频边陡峭型 (图 4A), 5.8% (3/52) 是低频边陡峭型 (图 4B), 73.1% (38/52) 是对称型 (图 4C)。单峰型神经元大部分是狭窄型

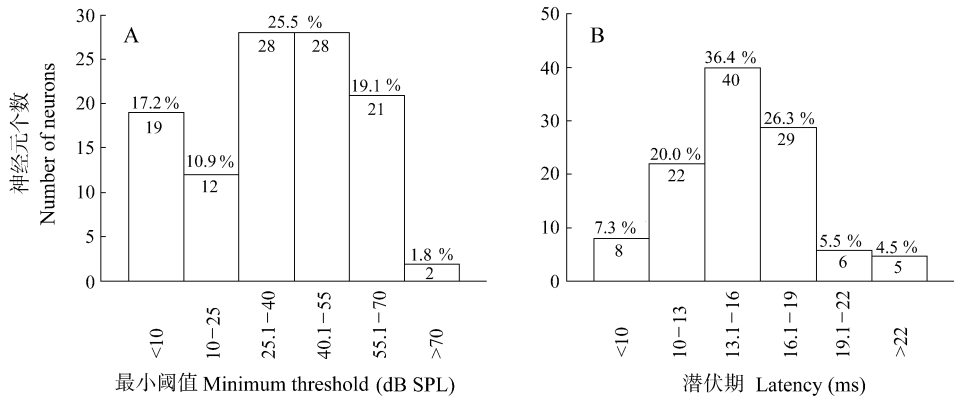


图 2 菲菊头蝠最小阈值 (A) 和阈上 10 dB 反应潜伏期 (B) 的分布

Fig. 2 Distributions of minimum threshold (MTs) (A) and response latencies (B) to 10 dB above MT in the inferior collicular neurons of *R. pusillus*

柱形图上面和下面的数值分别表示各类神经元的百分比和个数。

Figures above and below the columns represent the percentages and numbers of neurons in certain range, respectively.

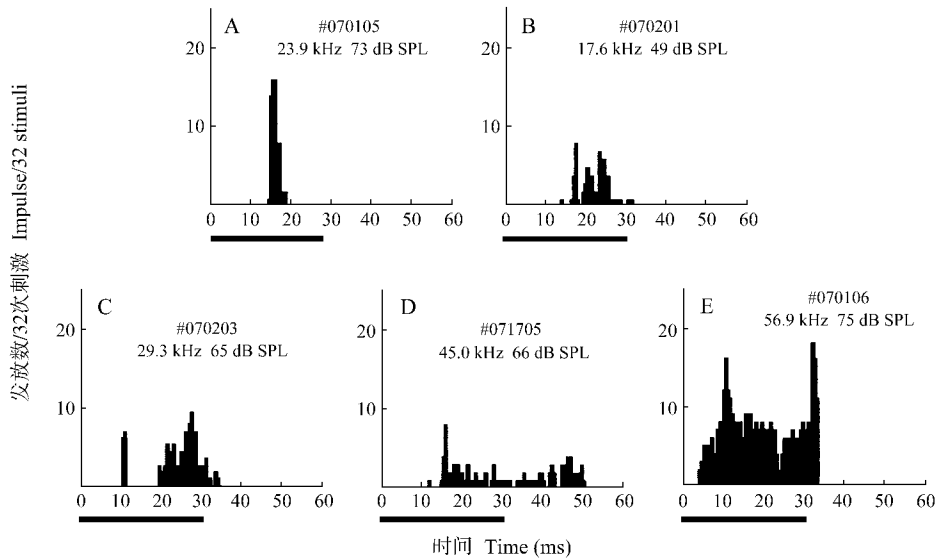


图 3 菲菊头蝠中脑下丘神经元的反应发放模式

Fig. 3 Different types of discharge patterns in the inferior collicular neurons of *R. pusillus*

A: 相位型 (Phasic); B: 梳齿型 (Chopper); C: 暂停型 (Pauser); D: 持续型 (Sustained); E: 紧张型 (Tonic)

坐标轴下面的横划线代表声刺激, 为 30 ms。每图顶端给出了神经元编号 (后同)、声刺激的 BF 和强度 [The bar under the abscissa represents the acoustic stimulus and the tone duration. The serial number (also for the following Figs.), BF, and the stimulus intensity of each representative neuron are located on the top of PSTH in each panel]

($Q_{10\text{-dB}}$ 值 > 5), 占 69.2% (36/52), 少部分为宽阔

型, 占 30.8% (16/52)。2 个双峰型 FTC (图 4D) 的 $Q_{10\text{-dB}}$ 值分别为 1.95、8 和 2.89、6.51。

2.4 神经元的 RIFs

本实验共获得 34 个神经元的 RIFs, 可分为单调型、非单调型和饱和型 (图 5), 所占的比率分别为 50.0% (17/34)、29.4% (10/34) 和 20.6%

(7/34)。

3 讨论

IC 是哺乳动物中枢听觉通路中最重要的信息驿站及整合中枢之一。本研究观察到, 菲菊头蝠 IC 具有与其他哺乳动物相似的声调拓扑组构 (图 1B), 即沿 IC 的背-腹 (dorsal-ventral) 轴其 BF 逐步

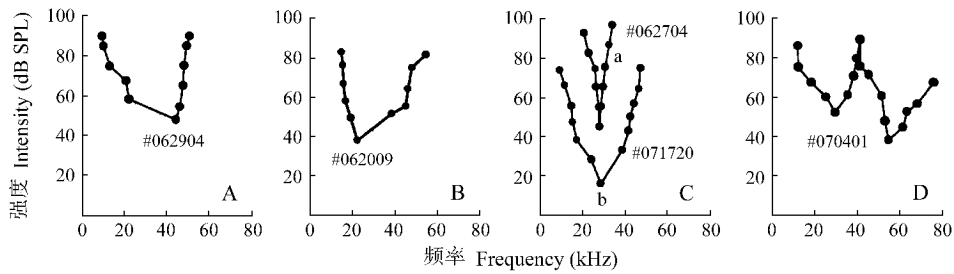


图 4 菲菊头蝠中脑下丘神经元不同类型的频率调谐曲线

Fig. 4 Different types of frequency tuning curves in the inferior collicular neurons of *R. pusillus*. A: 高频边陡峭型; B: 低频边陡峭型; C: 狭窄 (a) 和宽阔 (b) 对称型; D: 双峰型。这些神经元的 BF_s (kHz) 和 Q_{10-dB} 值分别为: A: 44.4, 1.87; B: 22.3, 1.15; C: (a) 28.1, 25.55 和 (b) 28.6, 1.97; D: 29.8, 2.89 和 54.7, 6.51。

A: The steeper FTC on its high-frequency limb; B: The steeper FTC on its low-frequency limb; C: Symmetrical FTCs of narrow (a) and broad type (b); D: FTC with double peaks. The BF_s (kHz) and Q_{10-dB} values of these neurons are: A: 44.4, 1.87; B: 22.3, 1.15; C: 28.1, 25.55 and 28.6, 1.97; D: 29.8, 2.89 and 54.7, 6.51.

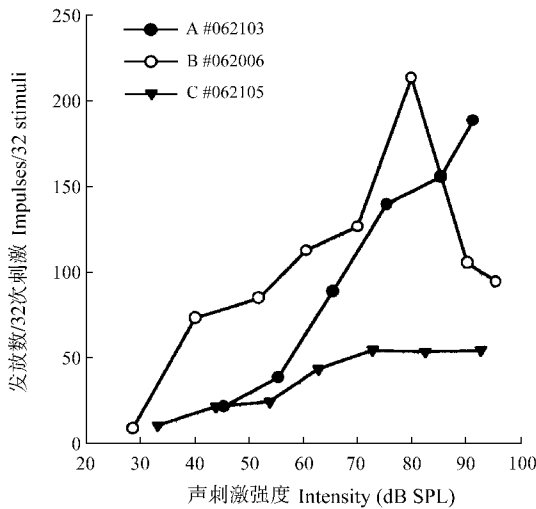


图 5 菲菊头蝠中脑下丘神经元的强度 - 发放率函数曲线类型

Fig. 5 Types of rate-intensity functions (RIFs) of inferior collicular neurons

A: 单调型; B: 非单调型; C: 饱和型。这 3 个神经元的 BF_s (kHz), MT_s (dB SPL), 记录深度 (μm) 和 Q_{10-dB} 值分别为: A: 29.2, 29, 864 和 3.79; B: 30.5, 35, 1 405 和 2.03; C: 30.1, 41, 1 074 和 4.18。

A: Monotonic; B: Non-monotonic; C: Saturated. The BF_s (kHz), MT_s (dB SPL), recording depths (μm) and Q_{10-dB} values of these 3 neurons are, A: 29.2, 29, 864 and 3.79; B: 30.5, 35, 1 405 and 2.03; C: 30.1, 41, 1 074 and 4.18, respectively.

升高;此外, RIF 类型及比例也与其他哺乳动物基本相同(图 5),可见,至少对哺乳动物而言,尽管它们的声信号、行为方式、生存条件等相差甚远,但脑干听觉系统的声信息处理方式及回路可能并无本质差异,表明这种组构特征在哺乳动物中具有普遍性。

回声定位蝙蝠依靠回声信息“看”世界,每一种都有一套自身特有的信号模式用于回声定位,他们所发出的声信号特征决定了用于其声纳成像系统的回声信息特性。回声定位蝙蝠使用的声音广义上分为两类:窄带恒频信号 CF/FM 和宽带的调频信号 FM (Neuweiler, 2003; Ma et al, 2002)。结合本文及以前对 FM 蝙蝠的研究,我们对两种类型蝙蝠的回声定位信号及神经元声反应特性进行了比较(表 1)。

从表 1 我们可以看出,使用 CF/FM 信号进行回声定位的蝙蝠在发射一段长的(典型时程为 10 ~ 100 ms) CF 声波后紧跟一段时间很短的 FM 扫波,并且存在多普勒频移补偿,对振翅目标特别敏感,因此,主要在密林等复杂的生境中进行搜索捕食(Grinnell, 1995)。相比较而言,很多 FM 蝙蝠利用短时程的宽带回声定位信号(典型时程为 2 ~ 5 ms)在开阔地带或者森林边缘捕食(Kalko & Schnitzler, 1998)。

由于 FM 蝙蝠和 CF/FM 蝙蝠在捕食生境、回声定位信号方面存在明显的差异,因此,两者的 IC 神经元对声刺激的反应特征是否有一定差异?菲菊头蝠属于 CF/FM 蝙蝠(待发表数据),与先前本室所使用的普通伏翼蝠(*Pipistrellus abramus*) (Li et al, 2005)(一种 FM 蝙蝠)相比,本研究发现:(1)菲菊头蝠的用于编码声反应时相特性的发放模式更为多样化:前者主要有相位型、梳齿型和紧张型 3 种基本模式,而后者在此基础上多了暂停型和持续型两种类型(图 3),提示后者能更有效编码声刺激的时相信息;以前的一些研究也表明,

表 1 两种不同类型蝙蝠回声定位信号和神经元基本声反应特性比较

Tab. 1 Comparison of echolocation calls and basic properties of auditory neuron response to sound stimulation in two kinds of bats

	CF/FM 蝙蝠 <i>R. pusillus</i>	CF/FM bat	FM 蝙蝠 <i>P. abramus</i>	FM bat
回声定位信号 Echolocation calls				
信号类型 Call types	窄带恒频 (CF) 结合宽带调频 (FM)		仅宽带的调频部分 (FM)	
自由飞行状态下叫声时程 Call duration in free flight	一般 10 ~ 100 ms		一般 2 ~ 5 ms	
多普勒频移 Doppler-shifted frequency	有, 对信号重叠不敏感		无, 对信号重叠敏感	
捕食生境 Preying habitat	适合于密林等复杂环境		适合于开阔地带或者森林边缘	
声反应特性 Auditory response properties				
发放模式 Discharge patterns	复杂		较单一	
频率调谐曲线 Frequency tuning curves	较窄, 编码方式多样		较宽阔, 编码方式单一	
最小阈值 Minimum threshold	较低, 对低强度回声变化更敏感		较高	
阈上 10 dB 潜伏期 Latencies	较长, 分布范围广		较短, 分布范围窄	

对于超声刺激, FM 及 CF/FM 两类蝙蝠的反应型式存在明显不同。CF/FM 蝙蝠对超声刺激的反应型式很复杂, 而 FM 蝙蝠听神经元对超声刺激产生反应的型式较为单一 (Pollak et al, 1978)。(2) 频率调谐曲线的宽窄是衡量单个神经元对特定频率选择能力的重要指标之一。FM 蝙蝠听神经元的调谐曲线较宽, 而 CF/FM 蝙蝠由于要对多普勒频移的回声进行精确的分析, 因而在听觉各级中枢都存在频率调谐曲线十分尖锐的神经元。本实验记录结果表明, 狭窄型神经元占大多数, 比例为 69.7%。而对中华鼠耳蝠 (*Myotis chinensis*) (Zhou & Sun, 1997) 和普通伏翼蝠的研究中, 这一比例仅分别为 17.95% 和 17.70%。除了单峰型调频率调谐曲线之外, 本实验还记录到了两个双峰型的频率调谐曲线 (图 4), 说明菲菊头蝠有着更为丰富的编码复杂声频率的方式。(3) 菲菊头蝠的 MT (34.7 ± 13.6 dB SPL) 比普通伏翼 (58.7 ± 12.6 dB SPL) 更低, 提示菲菊头蝠可以对强度较弱且变化细微的回声频率进行精确分析, 这与其生态行为特性相一致。菲菊头蝠一般使用低强度的回声定位声在较复杂生境条件下捕食, 因此, 低阈值有利于其对微弱回声的感知。(4) 通过比较两种蝙蝠的反应潜伏期, 本研究还发现, 菲菊头蝠的声反应潜伏期显著长于普通伏翼蝠 [两者分别是 $5.0 \sim 25.7$ (14.6 ± 3.5) ms 和 $3.1 \sim 10.4$ (6.1 ± 1.47) ms], 且有更广的分布范围 (图 2B)。由于潜伏期主要是神经冲动在中枢传递所经历时间, 长潜伏期意味着更为复杂的神经回路, 说明从耳蜗到下丘不同神经元经历了复杂的传

入通路 (Jen & Suthers, 1982)。(5) 尽管两种蝙蝠的单峰开放型 FTC 均可分为对称型、高频边较陡型和低频边较陡型三类, 但菲菊头蝠的 FTC 主要为对称型, 普通伏翼蝠则高频边较陡型占多数, 表明菲菊头蝠对高低频边敏感性相似, 而普通伏翼蝠则对高频声变化更为敏感, 相应行为学意义仍待进一步研究。(6) 两种不同类型的蝙蝠雌雄之间听反应特性是否存在差异, 有待于进一步研究。

对帕氏髯蝠 (*Pteronotus parnellii*) 和马铁菊头蝠 (*R. ferrumequinum*) 的研究表明, 长 CF/FM 蝙蝠在回声中使用多普勒频移用于目标移动的探测 (Schnitzler & Ostwald, 1983), 并且非常专化于详细分析其频率靠近 CF 的声音, 内耳的很大部分和大部分听觉中枢的神经元用于分析 CF 附近窄的频率带。这种神经结构称为“听觉凹” (acoustic fovea) (Grinnell, 1995; Schuller & Pollak, 1979)。该类蝙蝠能够通过控制发射的超声信号的频率来补偿返回回声的多普勒频移, 使回声的频率保持在听觉凹范围内 (Fenton et al, 1995)。在帕氏髯蝠和马铁菊头蝠中, 这种“听觉凹”敏感的最佳频率大约分别为 60 ~ 62 kHz 和 83 kHz。菲菊头蝠是否存在这种“听觉凹”, 有待于结合其回声定位信号作进一步研究。

致谢: 本研究实验动物采集得到了湖北省相关风景区负责同志和向导梅鑫先生的帮助, 实验过程得到了本院唐佳老师、王欣老师、梅慧娴女士、郭玉萍女士、王景玉先生和刘双喜先生的热心帮助, 在此一并表示感谢。

参考文献:

- Fenton MB, Audet D, Obrist MK, Rydell J. 1995. Signal strength, timing and self-deafening: The evolution of echolocation in bats [J]. *Paleobiology*, **21**: 229–242.
- Fuzessery ZM, Wenstrup JJ, Pollak GD. 1990. Binaural response properties and spatial tuning of binaurally excited neurons in an isofrequency region of the mustache bat inferior colliculus [J]. *J Neurophysiol*, **63**: 1128–1147.
- Griffin DR. 1958. *Listening in the Dark* [M]. New Haven: Yale University Press.
- Grinnell AD. 1995. Hearing in Bats: An overview [A]. In: Popper AN, Fay RR eds. *Hearing by Bats* [M]. New York: Springer-Verlag, 1–36.
- Jen PHS, Schlegell PA. 1982. Auditory physiological properties of the neurons in the inferior colliculus of the big brown bat, *Eptesicus fuscus* [J]. *J Comp Physiol A*, **147**: 351–363.
- Jen PHS, Suthers RA. 1982. Responses of inferior collicular neurons to acoustic stimuli in certain FM and CF-FM paleotropical bats [J]. *J Comp Physiol A*, **146**: 423–434.
- Kalko EKV, Schnitzler HU. 1998. How echolocating bats approach and acquire food [A]. In: Kunz TH, Racey PA. *Bat Biology and Conservation* [M]. Washington DC: Smithsonian Institution, 197–204.
- Li AA, Ren XP, Wu FJ, Liu SX, Wang JY, Chen QC. 2005. Acoustic response properties of the inferior colliculus in *Pipistrellus abramus* [J]. *Chin J Zool*, **40**(4): 6–11. [李安安, 任雪萍, 吴飞健, 刘双喜, 王景玉, 陈其才. 2005. 普通伏翼蝠下丘神经元基本声反应特性. *动物学杂志*, **40**(4): 6–11.]
- Ma J, Shen JX, Zhao HH, Zhang SY. 2002. Echolocation and acoustic communication in bats [J]. *Chin J Zool*, **37**(6): 79–82. [马杰, 沈钧贤, 赵辉华, 张树义. 2002. 回声定位蝙蝠及其声通讯. *动物学杂志*, **37**(6): 79–82.]
- Moss CF, Schnitzler HU. 1995. Behavioral studies of auditory information processing [A]. In: Popper AN, Fay RR eds. *Hearing by Bats* [M]. New York: Springer-Verlag, 87–144.
- Neuweiler G. 2003. Evolutionary aspects of bat echolocation [J]. *J Comp Physiol A*, **189**: 245–256.
- Pollak GD, Marsh DS, Boderhamer R, Souther A. 1978. A single unit analysis of inferior colliculus in unanesthetized bats: Response patterns and spike-count functions generated by constant frequency and frequency modulated sound [J]. *J Neurophysiol*, **41**: 677–691.
- Schnitzler HU, Ostwald J. 1983. Adaptations for the detection of fluttering insects by echolocation in horseshoe bats [A]. In: Ewert JP, Capranica RR, Ingle DJ. *Advances in Vertebrate Neuroethology* [M]. New York: Plenum Press, 801–827.
- Schuller G, Pollak G. 1979. Disproportionate frequency representation in the inferior colliculus of doppler-compensating greater horseshoe bats: Evidence for an acoustic fovea [J]. *J Comp Physiol A*, **132**: 47–54.
- Simmons JA, Saillant PA, Wotton JM, Haresign T. 1995. Composition of biosonar images for target recognition by echolocating bats [J]. *Neural Networks*, **8**: 1239–1261.
- Simmons NB. *Order Chiroptera* [A]. In: Wilson DE, Reeder DM. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, Third Edition [M]. (in press).
- Sun XD, Jen PHS, Zhang JP, Zhang SF. 1992. Postnatal development of the auditory response properties in inferior collicular neurons of bat, *Phinolophus rouxi* [J]. *Acta Biophys Sin*, **8**(4): 683–690. [孙心德, Jen PHS, 张季平, 章森福. 1992. 菊头蝠出生后下丘听神经元反应特性的演化. *生物物理学报*, **8**(4): 683–690.]
- Tang J, Pi JH, Wang D, Wu FJ, Chen QC. 2004. Effect of weak noise on the frequency tuning of mouse inferior collicular neurons [J]. *Zool Res*, **25**(3): 191–197. [唐佳, 皮建辉, 王丹, 吴飞健, 陈其才. 2004. 弱噪声对小鼠下丘神经元频率调谐的影响. *动物学研究*, **25**(3): 191–197.]
- Zhou XM, Sun XD. 1997. Auditory response properties of inferior collicular neurons of FM bat, *Myotis* [J]. *Chin East China Normal Univ (Natural Science)*, **2**: 90–94. [周晓明, 孙心德. 1997. 鼠耳蝠下丘听神经元对超声刺激的反应特性. *华东师范大学学报(自然科学版)*, **2**: 90–94.]

本刊顾问陈宜瑜院士简介



陈宜瑜院士

陈宜瑜(1944—),男。1964年8月毕业于厦门大学生物系,1988年英国自然历史博物馆高级访问学者。1989年任中国科学院水生生物所研究员,1991年至1995年任中国科学院水生生物所所长。1991年当选为中国科学院院士。1995年至2003年任中国科学院副院长。2004年1月任国家自然科学基金委员会主任。

主要从事淡水鱼类分类和系统进化的研究,是淡水和海洋水域生态系统联网研究的主要学术带头人。曾发表学术论文90余篇,主编和参加编写10余部专著、译著,《鲤形目鱼类系统发育的研究》等9项成果曾获国家或中国科学院自然科学奖或科技进步奖。