



调频蝙蝠对特定频率的抑制在耳蜗微音器电位信号上的反映*

马志强^{1,2)} 孔酉华¹⁾ 高超³⁾ 任光福¹⁾ 马昕^{1)**}

⁽¹⁾ 山东大学信息科学与工程学院, 青岛 266237; ⁽²⁾ 海信视像科技股份有限公司, 青岛 266555;

⁽³⁾ 山东科技大学电子信息工程学院, 青岛 266590

摘要 目的 蝙蝠耳蜗外听毛细胞产生的耳蜗微音器电位 (cochlear microphonic, CM) 信号包含有耳蜗基底膜运动的相关信息。本研究旨在通过分析调频 (frequency modulation, FM) 蝙蝠 CM 信号与其接收声波频率之间的关系, 以探究蝙蝠耳蜗神经对回声定位的影响机制。方法 通过在腹侧耳蜗核放置一组金属电极, 记录并分析 FM 蝙蝠 (*Eptesicus* 和 *Pipistrellus*) CM 信号对猝发声 (tone burst) 的刺激响应。结果 两种不同种类的 FM 蝙蝠 (*Eptesicus* 和 *Pipistrellus*) 在高声压刺激时, CM 信号均值频率响应曲线均表现出在较窄的特定频率段发声明显凹陷。对于 *Eptesicus*, 其 CM 信号均值频率响应曲线在一次谐波和二次谐波的截止频率 (terminal frequency, TF) 两侧均有明显波谷, 这些波谷凹陷从 15 kHz 起以 15 kHz 的频率间隔重复出现; 对于 *Pipistrellus*, CM 信号均值频率响应曲线仅在一次谐波两侧有明显波谷。结论 CM 信号表现出的抑制作用与 FM 蝙蝠一次谐波和二次谐波 TF 之间的关系, 反映出耳蜗神经对特定频率会产生抑制作用, 这种抑制作用有助于蝙蝠提取调制到 TF 附近的目标定位信息。

关键词 FM蝙蝠, 耳蜗微音器电位 (CM), 特定频率抑制
中图分类号 Q62, Q189

DOI: 10.16476/j.pibb.2022.0627

回声定位蝙蝠以其复杂的声呐探测系统, 成为仿生生物研究的热点。通过主动发射超声并检测回声, 可以定位目标, 许多蝙蝠声呐的空间分辨率能达到 1°, 高于当前人工声呐的分辨率^[1]。然而经反射回来的信号会被大大地削弱且混叠有许多其他信号, 许多事实证明, 蝙蝠首先具备很高的回波增强检测能力, 并可以通过比较发出的超声和回声来发现、追踪目标并可以同时感知周围环境。当前蝙蝠声呐的研究已经由纯理论发展到机理与仿型机研究并存^[2-3]。

当前的研究结果发现, 蝙蝠之所以能高效地利用声呐首先得益于其复杂的发声和听觉生理结构^[4-5]。蝙蝠声呐完成一次完整的主动声呐定位需要多器官复杂的配合, 这些器官包括特殊结构的发声器官^[6]、特殊的外耳^[7-9]和面部结构^[10]以及特殊的听觉神经结构^[11]。随着脑神经科学的兴起, 人们发现蝙蝠神经运动以及大脑结构都对蝙蝠听觉定位有积极的影响^[12]。美国加州大学伯克利分校

(University of California, Berkeley) 研究人员发现, 蝙蝠海马区神经活动与蝙蝠即将到达的位置具有强相关性^[13]。美国布朗大学 (Brown University) 詹姆斯 (James) 和西蒙斯 (Simmons) 团队通过观察实验及标本解剖发现, 在蝙蝠的大脑中专门负责处理声波信号的听觉皮层内具有能够反映空间不同位置目标反射信号的神经团^[14]。纳丘姆·乌兰诺夫斯基 (Nachum Ulanovsky) 发现了蝙蝠大脑中存在一种负责蝙蝠三维 (3D) 导航的新细胞, 并发现另有其他细胞负责跟踪其他蝙蝠在环境中的位置^[15]。

尽管当前对回声定位蝙蝠做了大量的研究, 但蝙蝠声呐的感知机理仍未被完全认知。特别是蝙蝠耳蜗神经传导方面, 目前尚未有明确的成果可以清

* 山东省自然科学基金 (ZR2021MF114) 资助项目。

** 通讯联系人。

Tel: 17753259236, E-mail: max@sdu.edu.cn

收稿日期: 2022-12-28, 接受日期: 2023-02-28

楚地揭示声呐目标定位和环境感知的详细机理。已有研究表明,由外听毛细胞(out hair cell, OHC)^[16]产生的耳蜗微音器电位(cochlear microphonic, CM)信号^[17]是耳蜗基底膜(basilar membrane, BM)运动的一个有效指示器,可较好地反应基底膜的运动状况。已有许多研究机构开展了耳蜗神经的声学特性研究。英国伦敦大学(University of London)的布朗(Brown)研究分析两种回声定位蝙蝠(*Rousettus aegyptiacus*和*Pipistrellus*)的CM信号响应,结果表明最明显的凹陷出现在回波频率范围中的较低的频带内^[18]。德国的科索(M. Kossel)通过测量绒毛蝙蝠(*Pteronotus parnellii*)的CM信号电位信号发现幼年蝙蝠与成年蝙蝠共振频率的差异^[19]。以上研究结果证明了CM信号的确与回声定位蝙蝠的声音感知有关,但有关蝙蝠回声定位中耳蜗神经以及中枢神经所起作用相关的文献以及证据仍然很少,尚不足以看出蝙蝠回声处理中内耳,中枢对回声定位的直接贡献。

不同种类的蝙蝠有不同的超声脉冲结构,依据其时-频模式的不同,一般可分为两类,即恒频-调频(CM-FM)蝙蝠^[20]和调频(FM)蝙蝠^[21]。本文针对两种FM蝙蝠*Eptesicus*和*Pipistrellus*,通过声刺激-电极记录实验记录CM信号来发现基底膜运动与蝙蝠发射脉冲频率之间的关系,为蝙蝠耳蜗生理结构对回声定位的贡献提供进一步的证据。

截止频率为蝙蝠超声脉冲的末端频率,FM蝙蝠在飞行的过程中,它们会延长末端频率的持续时间,发出一种具有伪恒定频率(pseudo-constant frequency)的超声信号,例如棕蝠属蝙蝠(*Eptesicus fuscus*)^[22-23]、伏翼属蝙蝠(*Pipistrellus abramus*)^[24]等,这个伪恒定频率常被称为截止频率(TF)。不同蝙蝠TF不同,蝙蝠捕捉飞行的昆虫时,TF在小频率范围内波动,以适应环境变化。持续时间长的类恒频超声信号能传播很远的距离(2~30 m),并且非常适合于被昆虫振翅频率调制,所以这种超声信号非常的适合于远距离的探测,搜索飞行中昆虫。

1 实验方法

1.1 蝙蝠主动发射声波频谱和TF的测量

不同种类的FM蝙蝠其脉冲结构和特征有差异,甚至是同种类的蝙蝠在不同的区域,由于环境因素,其超声特性也不相同。本文中蝙蝠原声录制是在一个5 m×2 m×2.5 m(L×W×H)的狭长通道内完成,具体做法是将蝙蝠自由放飞,并且把麦克风放置在蝙蝠必经的飞行轨迹下方,通过连续记录蝙蝠发出的声波得到。在实验环境中测得FM蝙蝠*Eptesicus*超声信号如图1所示。而另一种FM蝙蝠*Pipistrellus*超声结构频谱如图2所示。

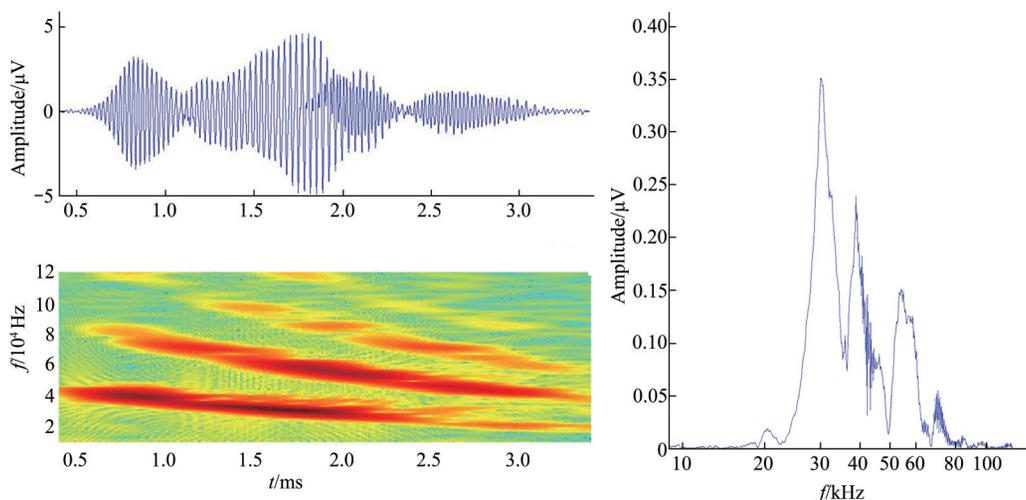


Fig. 1 Ultrasonic pulse signal waveform, time-frequency diagram and spectrogram of FM bat *Eptesicus*

The TF of FM bat *Eptesicus* is 25 kHz, the duration is 3 ms, and the energy is mainly concentrated in the first and second harmonics as seen in the figure.

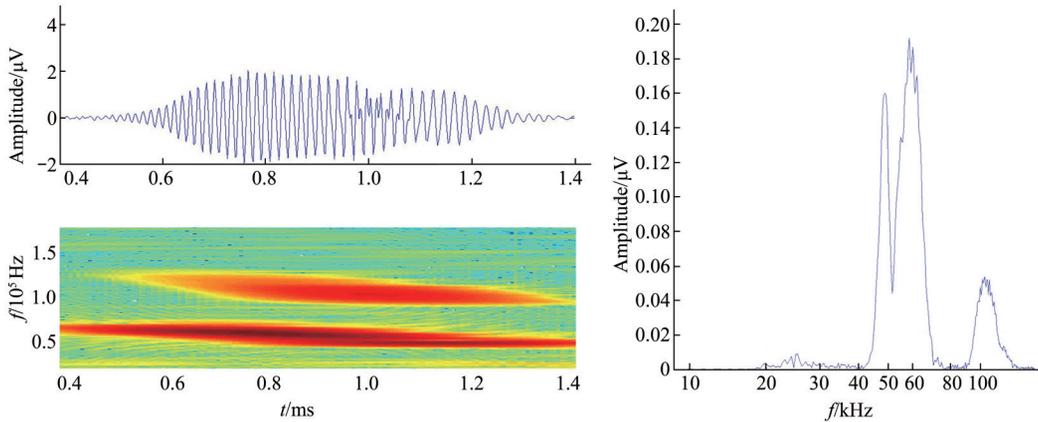


Fig. 2 Ultrasonic pulse waveform, time–frequency diagram and spectrogram of FM bat *Pipistrellus*
The figure shows that the FM bat *Pipistrellus* has only two harmonics with a pulse duration of 1.2 ms and a TF of 48 kHz.

1.2 刺激信号的产生与CM信号的辨别

本文中的声音刺激采用的是纯声信号，猝发声 (tone burst) (图 3a)，通过 MATLAB 程序生成频率为 4–85 kHz 单频纯音信号 (频率样本为此间隔内 4 和 5 的倍数，为了突出刺激反应在较敏感位置的表现，在一些关键频率点附近增加了观测频率点)，这些信号的声压分别为 20、25、30、35 到 80 dB，共 25×7 个，其中单个 tone burst 的持续时间总共为 4 ms，上升沿和下降沿各为 1 ms，每 2 个声音刺激间隔时间为 50 ms，重复 100 次，一组声音刺激总共为 5 s。为避免在频域中产生过多的频率旁瓣，采用滤波器 Blackman filter 对声音信号的包络作了平滑处理。

CM 信号是一种模拟电压信号，在通过电极采集动物的 CM 信号时，通常会受到来自于扬声器的电磁干扰，尽管经过良好接地后，一般电极输出—

般不会出现电磁信号，为确保电极获得的是真正的 CM 信号，仍有必要对电极接受到的信号进行真伪判别。本文利用声波和电磁波在空气中传播速度的不同，来区别 CM 信号。声波在空气中的传播速度为 340 m/s，而电磁波的传播速度为光速，即声波和电磁波在传播一段特定的距离时，存在时间差。在同一组的实验中，其他的实验环境变量都相同，仅改变扬声器与实验动物间的距离，如图由 7 cm 增加到 14 cm，对于声波来讲，传播 7 cm 的距离需要大约 0.2 ms，而对于电磁波几乎没有时间差。这样，通过比较两次实验的波形，如果两次测得的信号在时间轴上几乎没有差别，则判断为电磁干扰信号，而对于真实的 CM 信号，两次得到的信号存在明显的时间延迟 (图 3b)。这样，通过电极接收到的信号结合时间延迟来判别真伪，获得真正 CM 信号的几率可达 100%。

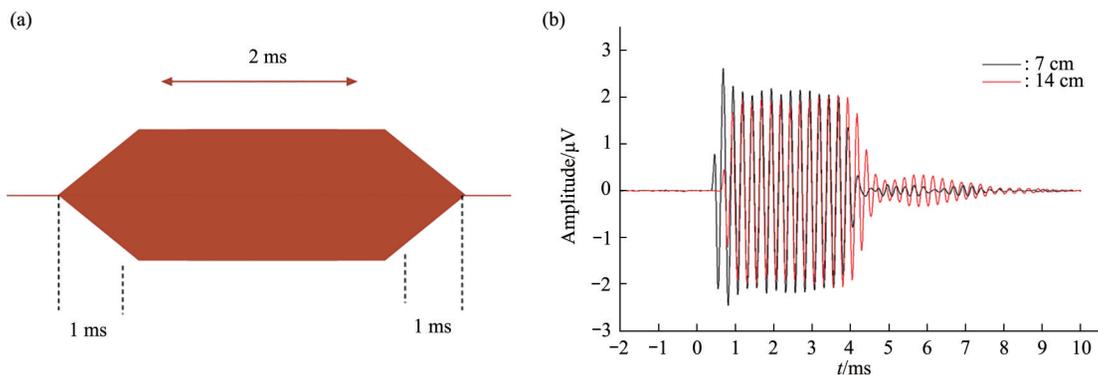


Fig. 3 Stimulus signal and CM signal

(a) Acoustic stimulation signal, tone burst; (b) the CM signal (black line) measured at a distance of 7 cm between the loudspeaker and the experimental animal and the CM signal (red line) measured at a distance of 14 cm. The frequency of the example sound stimulus in the figure is 8 kHz, where the time delay between the red and black lines is about 0.21 ms.

1.3 实验装置、信号处理与过程

1.3.1 信号获取流程与实验装置

整个流程如图4a所示。通过正对蝙蝠的超声扬声器播放单频纯音信号，然后利用电极获得CM信号。此外，为减少声音刺激的回声对蝙蝠听觉系统的干扰，信号发射部分以及插有探测电极的活体蝙蝠均置于接地隔音箱内，用消音海绵将隔音箱的内壁和主要的支撑支架包裹，铁支架用导线连接并与隔音箱连接，接地隔离箱内部布置如图4b所示。

整个检测装置包括刺激信号发射部分和金属电

极信号探测部分以及信号转换与处理部分。信号发射部分的主要部件采用的是可调的超声波扬声器 (ES1, Tucker-Davis technologies, USA) 以及扬声器放大器 (MA3, Tucker-Davis Technologies, USA)。信号转换与处理部分所用的信号采集板为具有16路模拟通道输入 (AI) 得到的USB采集板卡 (National instruments, USB-6351, Alachua, USA)。采集信号所用的生物放大器为Stanford公司的低噪声放大器 (Stanford SR560, A-B model)。测量系统采用400 kHz的采样频率。

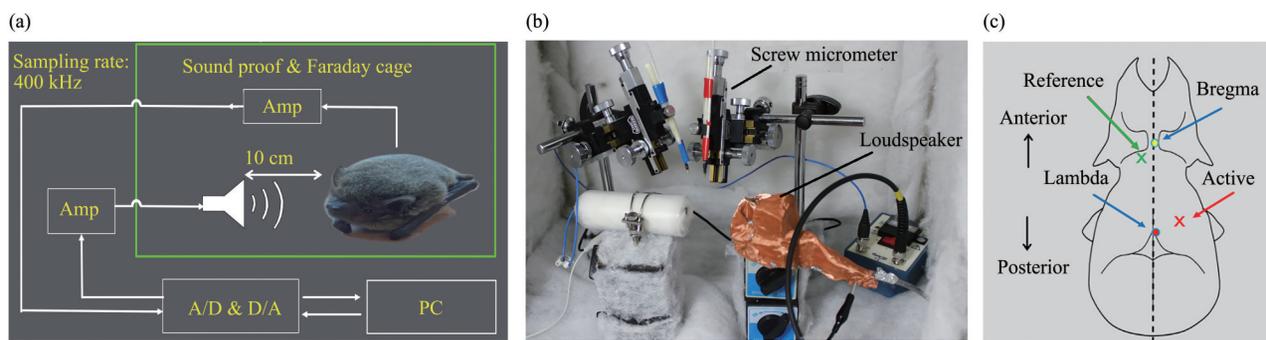


Fig. 4 Signal acquisition flow and experimental setup diagram

(a) Flow chart of CM signal acquisition, the green line indicates that this part is located inside the soundproof box. (b) Diagram of the internal arrangement of the acoustic box. (c) Schematic diagram of the FM bat *Eptesicus* skull and electrode positions. The position of the signal electrode is shown in red in the diagram, with the coordinate position of (1 mm right 0.5 mm front) relative to Lambda. The position of the reference electrode is shown in green, and the coordinate position relative to Bregma is (0.5 mm left 0.5 mm back). The red arrow on the right is the electrode position.

为了得到更准确真实的声压值，以弥补扬声器设备在不同频率下的声压响应不一致产生的差值，实验前采用峰峰值 (PE-SPL) 校准方式对声压级进行校准，主要目的是得到相应频率不同声压级的补偿值。这时要用到校正预处理设备 (ED1, Tucker-Davis Technologies, ED1, USA) 以及带有预放大器 (Preamplifier Model: 426B03) 的麦克风 (Model: 377C01, 1/4" Free-Field, PCB, USA)。实验中麻醉后的蝙蝠放于超声扬声器正对面，将刺激信号声音暴露给蝙蝠，同时将受到该声音刺激时产生的脑电信号通过电极导出。这样由信号电极和参考电极传出的信号送入同步采集板卡 USB-6351，并通过生物放大器放大1 000倍和滤波处理，最终由PC程序记录。

1.3.2 实验准备与电极的布置

实验准备阶段：由塑料泡沫制作蝙蝠的限制容器包裹住蝙蝠身体除了头部外的部分，使其在实验过程中头部受限固定，而身体其他部位可以自由活

动。使用暖贴维持动物在麻醉后的体温。然后经过称重，获得实验动物的重量并计算所需的麻醉剂量。实验所采用的麻醉剂量配比为：硫酸阿托品注射液 (Atrapiin) 0.7 mg/kg，氨甲环酸注射液 (Tranexamic) 15 mg/kg，盐酸氯胺酮注射液 (Ketamine) 15 mg/Kg，甲苯噻嗪盐酸盐 (Xylazine) 24 mg/Kg。第二步将实验动物头骨上方的毛发去掉。将动物放在手术台上，用温水润湿毛发，用棉棒均匀涂抹脱毛膏，等待片刻后，用棉棒将毛发擦出。第三步选好信号电极和参考电极的位置如图4c所示，用牙科钻打出用于放置电极的小孔。

电极由信号和参考电极组成。信号电极采用自制镀银金属电极，长度为1 cm，并将其焊接在一个小的母头上用于与信号线连接。为了记录CM信号，把电极插入到腹侧耳蜗核处附近，不同于传统的通过圆窗 (round window)^[25] 来记录脑电信号的方法，本实验采用腹侧耳蜗核 (ventral cochlear

nucleus, VCN)^[26]处测量CM信号的方法, 可以同时在一个地方用同一个电极记录到CM信号和听觉脑干反应 (auditory brainstem response, ABR) 信号, 并可以简化手术过程^[27]。此外, 这种方式对于蝙蝠身体的损伤相比于传统的方式要小很多, 最大程度地避免了因被外毛细胞破坏造成的CM信号幅值下降。电极所插入的位置如图3所示, 绿色“×”号代表参考电极, 红色“×”号代表信号电极, 具体做法是在如图4c所示的头骨“×”号处钻孔并插入电极, 插入深度约3.5 mm。为了准确获得CM信号, 信号电极要对测得的信号进行校验, 由于ABR信号相对较易获得, 首先要检测信号电极上是否有ABR信号, 如果有, 再如1.2节所示, 进一步判断是否有CM信号, 以及是否存在伪迹, 直到存在比较稳定的CM。

实验选择了4只FM蝙蝠来进行, 其中2只为 *Eptesicus*, 另外2只为 *Pipistrellus*。对于每一个选

定的声刺激频率和声强值, 发射和CM信号测量重复100次, 通过将这100次测量得到的CM信号对齐叠加平均后作为记录值, 以频率为横坐标, CM信号记录值为纵坐标画出不同频率、不同声压下的CM信号平均值曲线。

2 结果与分析

2.1 FM蝙蝠 *Eptesicus* 的CM信号在TF附近的抑制现象

图5a, b为两只 *Eptesicus* 蝙蝠的CM均值频率响应曲线图。图中可以看出, 声音刺激以等声压级10 dB为声压级间隔, 相互之间为平行直线。而由声音刺激诱发的CM信号却高低起伏, 声压级越高起伏越明显。在一次谐波的TF处的两侧, 出现尖锐的类波谷状态, 而在二次谐波的TF下侧, 也有比较明显的波谷出现, 但在TF上侧, 虽仍然出现了波谷, 但尖锐程度减弱。

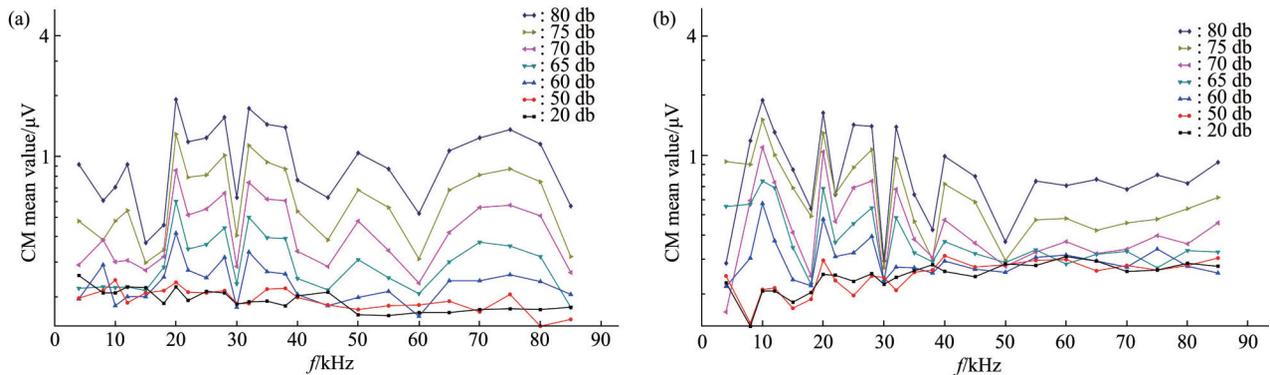


Fig. 5 CM signal RMS frequency response curves of FM bat *Eptesicus* No. 1 (a) and No. 2 (b)

The horizontal coordinate is the frequency (kHz) and the vertical coordinate is the recorded value (μV) after superimposed averaging of the CM signal with increasing sound pressure level from low to high. The green arrows represent the first harmonic TF and the second harmonic TF.

对于1号 *Eptesicus* (图5a), 从整个频率段上来看, 波谷谷底频率分别出现在15、30、45以及60 kHz处。可以认为波谷的出现表明蝙蝠器官在波谷频率位置对声强进行了抑制, 这种抑制频率点增长规律是以15 kHz的频率步长在15 kHz处开始递增, 这也说明TF和CM信号抑制频率分布关系必定和蝙蝠利用微弱回声定位存在特殊的关联。而对于2号 *Eptesicus* (图5b), 同样也有明显的CM信号特定频率抑制现象发生, 只不过第1个CM信号抑制频率为18 kHz, 第2个抑制频率为30 kHz, 第3个抑制频率为38 kHz, 第4个抑制频率为50 kHz。可以发现其抑制频率与另一只蝙蝠的CM

抑制频率有所差异, 并且没有明显的递增规律, 但是CM信号在特定频率处的抑制确实是发生了。然而对比两只蝙蝠的CM曲线也可看出, 即使是同一类别, 对于两种不同的个体它们的CM曲线也有所不同。

2.2 FM蝙蝠 *Pipistrellus* 的CM信号在TF附近的抑制现象

实验也测得了另一种类的FM蝙蝠 *Pipistrellus* 的CM均值频率响应曲线 (图6)。 *Pipistrellus* 的体型相对较小, 一般体重为5 g左右, 其主动发射的声波频率较高, 且只有2个谐波, 其一次谐波TF在45 kHz左右 (图2)。实验结果表明, *Pipistrellus*

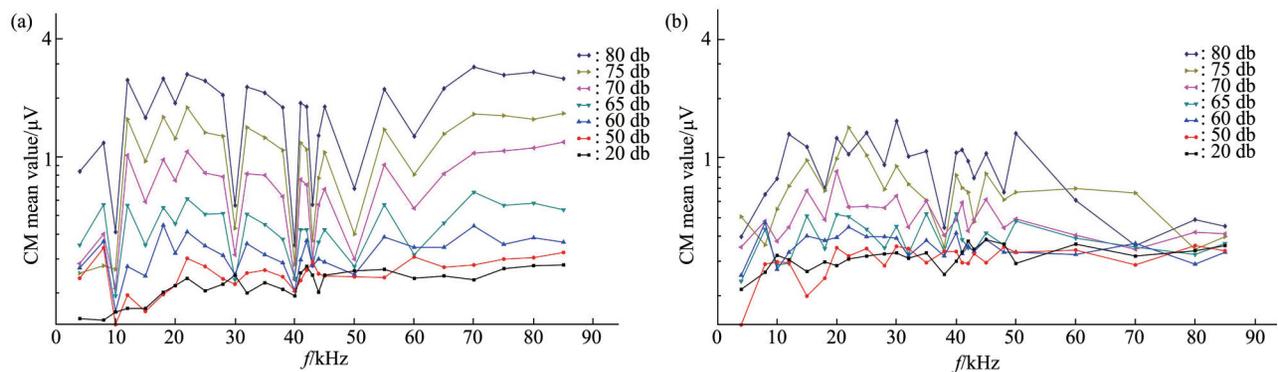


Fig. 6 CM signal RMS frequency response curves of FM bat *Pipistrellus* No. 1 (a) and No. 2 (b)

The horizontal coordinate is the frequency (kHz) and the vertical coordinate is the peak value (μV) of the CM signal after superimposed averaging, the sound pressure level increases from low to high, the green arrow points to the TF.

的CM信号也在一系列特定频率出发现抑制现象，但与 *Eptesicus* 相比，抑制频率点没有明显的递增规律，但是CM信号在特定频率处的抑制确实发生了。

对于1号 *Pipistrellus*，明显CM信号的抑制频率点集中在10、30、40、45和50 kHz（图6a）。经测量该 *Pipistrellus* 一次谐波TF为42 kHz，正好处于两个CM信号抑制频率40 kHz和45 kHz之间，其TF两侧的抑制频率点之间的频率间距更窄仅有5 kHz，说明此处的CM信号抑制与微弱回声中的TF存在必然关系。这也印证了CM信号特定频率抑制在不同种类的FM蝙蝠中存在。而另一只 *Pipistrellus*（2号），其CM信号的抑制频率主要在18、38、45和50 kHz频率处（图6b）。测得其一次谐波TF为41 kHz左右，正好位于38 kHz和45 kHz的两个CM信号抑制频率之间。同样可以得出CM信号的抑制与TF有关系。无论是图6a还是图6b，在二次谐波TF附近都难以明显看到这种抑制作用，这也说明 *Pipistrellus* 主要利用一次谐波进行回声定位。

对比图5和图6可看出，同种类的FM蝙蝠在超声信号和CM信号特定频率的抑制现象中有很多相似。不同种类的FM蝙蝠的捕食策略和TF都存在很大的差异，由于 *Pipistrellus* 的TF与 *Eptesicus* 明显不同，听觉系统的敏感频率也与 *Eptesicus* 有所差异，故CM信号抑制频率点不同。CM信号特定频率的抑制有利于蝙蝠提高TF处的信噪比（signal-noise ratio），从而利于提取包含在微弱回声昆虫的信息。即蝙蝠对略高于或略低于TF处的CM信号值抑制，从而相对增强了TF处CM信号

值，使耳蜗神经可以快速高效地对TF处信息进行处理，利于FM蝙蝠在微弱回声获取信息。

3 讨 论

本文采用自制电极对活体FM蝙蝠CM信号进行了采集，并对其频率响应进行分析处理，结果表明，当刺激声压级达到一定数值时，FM蝙蝠CM信号频率响应曲线在某些频率出现明显的凹陷。对于 *Eptesicus*，这些凹陷出现的频率之间有着近似等间隔倍数关系，然而对于 *Pipistrellus*，这种关系又不太明显。两种调频蝙蝠共同的表现是在TF两侧均有较大的下降，即在TF两侧有两个深度陷波。

TF段近似于恒频，根据已有文献报道，调频段主要用于确定目标方向，而恒频段可以确定目标速度以及在一个很小范围内的波动，比如昆虫振翅信息，这种信息可调制到恒频频率上，使得恒频频率在一个很小的范围内发生变化。由于FM蝙蝠的TF段具有比较特殊的重要性，需要对TF段有较好的处理能力。蝙蝠听觉系统对CM信号特定频率的抑制有利于蝙蝠提高TF处的信噪比，从而利于提取包含在微弱回声昆虫的信息^[28-29]。即蝙蝠对略高于或略低于TF处的CM信号值抑制，从而相对增强了TF处CM信号幅度，使耳蜗神经纤维和下丘脑听觉细胞可以快速高效地对TF处信息进行处理，利于FM蝙蝠在微弱回声获取信息。

许多从事蝙蝠研究的科研工作者在蝙蝠回声定位的研究方面取得了大量有价值的成果，这其中包括对蝙蝠回声接收有重要影响作用的耳廓以及面部结构的研究^[2, 7, 10]。研究表明，蝙蝠回声定位

与头相关传递函数有很大关系。而对于蝙蝠声波接收通道来说, 其头相关传递函数产生的影响主要由耳廓结构所决定, 而其复杂的面部结构仅对声波发射通道的特性有较大影响。

当前关于 *Eptesicus* 以及 *Pipistrellus* 耳廓传递函数研究结果未发现本文所展示的 TF 附近的频率强度抑制现象^[30-32], 此外, 与 *Eptesicus* 有相似外耳结构的 *Plecotus auritus* 其声传递函数^[2, 33-34]也未发现 TF 附近的抑制现象。以上结果表明, 这种抑制只可能发生在内耳或中枢。CM 是主要由外毛细胞产生的复合受体电位, 至于这种抑制作用是由听觉中枢发出还是由其他机制产生有待于进一步研究。此外, 由于本文发射的是单频加窗信号, 持续时间仅有 4 ms, 没有周期性重复, 就发射信号来讲, 不存在谐波。但在 *Eptesicus* 的 CM 信号却表现出对蝙蝠发射声波一次谐波的 TF 和二次谐波 TF 的两侧均有衰减发生, 而对于 *Pipistrellus*, 其 CM 信号却仅表现出对蝙蝠发射声波一次谐波的 TF 两侧有衰减发生。这也说明本文尽管没有测量蝙蝠的主动声呐回波产生的 CM 信号, 但从频率响应表现来看, 这种抑制作用有可能与蝙蝠回声定位有关, 从两种蝙蝠的 CM 信号表现推测, 蝙蝠 *Eptesicus* 的回波定位对一次和二次谐波均有依赖, 而 *Pipistrellus* 主要依赖于一次谐波。但目前相关证据比较少, 以上推测尚不能完全得到证实, 更确凿的证据和分析还有待于相关研究工作的进一步深入。

本实验可初步看出, CM 信号的确可细致地反映 TF 处的细微变化, 在 TF 处具有高的频率分辨率和灵敏度, 利于蝙蝠高效实时地处理包含在 TF 中的昆虫相关信息。我们推测, 蝙蝠通过对略高于或略低于 TF 处的频率噪声进行抑制, 相对提高了在 TF 处的信噪比, 对噪声信号进行有效的抑制。这种抑制作用可在保护内部器官不受过大声压伤害的同时又能较好地获取包含在 TF 其中的有效信息, 为更高效搜寻目标提供有力的帮助。

4 结 论

FM 蝙蝠 CM 可有效反映回声信号, 并且是回声信号做了特殊处理后的反映。本文中展示的两种 FM 蝙蝠的 CM 信号明显地反映出对回声 TF 段附近的频率抑制作用, 这种抑制可使 FM 蝙蝠 TF 变得比较尖锐, 便于蝙蝠发现并处理 TF 处微小的变化, 提高对目标的辨识能力。这种抑制作用的产生机理

目前尚不十分清楚, 有待于蝙蝠神经科学的进一步发掘。

致谢 感谢山东大学周卫东教授在本课题研究期间给予的指导与无私帮助。

参 考 文 献

- [1] Lawrence B, Simmons J. Echolocation in bats: the external ear and perception of the vertical positions of targets. *Science*, 1982, **218**(4571): 481-483
- [2] Ma X, Zhang S, Dong Z, *et al.* Special acoustical role of pinna simplifying spatial target localization by the brown long-eared bat *plecotus auritus*. *Phys Rev E*, 2020, **102**(4):040401
- [3] Schouten G, Steckel J. Principles of biological echolocation applied to radar sensing: applying biomimetic sensors to achieve autonomous navigation. *IEEE Signal Processing Magazine*, 2019, **36**(4): 98-111
- [4] 周晓明. 回声定位蝙蝠听觉系统的特化. *生命科学*, 1997, **9**(2): 3
Zhou XM. *Life Science*, 1997, **9**(2): 3
- [5] 闫荣玲, 廖阳. 回声定位蝙蝠听觉相关研究进展. *湖南科技学院学报*, 2011, **32**(12): 3
Yan R L, Liao Y. *Journal of Hunan Institute of Science and Technology*, 2011, **32**(12): 3
- [6] 李庭, 马昕. 马铁菊头蝠声道声学特性的数值分析. *声学学报*, 2015, **40**(5): 710-716
Li T, Ma X. *Journal of Acoustics*, 2015, **40**(5): 710-716
- [7] 王福勋, 庄桥, 张智伟. 大耳蝠耳廓模型频扫特性的研究. *声学学报*, 2010, **35**(1): 5
Wang F X, Zhuang Q, Zhang Z W. *Journal of Acoustics*, 2010, **35**(1): 5
- [8] Obrist M K, Fenton M B, Eger J L, *et al.* What ears do for bats: a comparative study of pinna sound pressure transformation in chiroptera. *J Exp Biol*, 1993, **180**: 119-152
- [9] Wotton J M, Jenison R L, Hartley D J. The combination of echolocation emission and ear reception enhances directional spectral cues of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. *J Acoust Soc Am*, 1997, **101**(3): 1723-1733
- [10] Zhuang Q, Müller R. Noseleaf furrows in a horseshoe bat act as resonance cavities shaping the biosonar beam. *Phys Rev Lett*, 2006, **97**(21): 218701
- [11] 陈其才, 付子英, 王欣, 等. 蝙蝠听觉功能结构对回声定位的适应//湖北省生理学会. 湖北省生理学会 2007 年度年会暨学术报告会论文集. 北京: 中国学术期刊电子出版社, 2007: 1-3
Chen Q C, Fu Z Y, Wang X, *et al.* Adaptation of auditory functional structures to echolocation in bats//Hubei Physiological Society. Proceedings of the 2007 Annual Meeting and Symposium of the Hubei Physiological Society. Beijing: China Academic Journal Electronic Publishing House, 2007: 1-3
- [12] Sulser R B, Patterson B D, Urban D J, *et al.* Evolution of inner ear

- neuroanatomy of bats and implications for echolocation. *Nature*, 2022, **602**(7897): 449-454
- [13] Dotson N M, Yartsev M M. Nonlocal spatiotemporal representation in the hippocampus of freely flying bats. *Science*, 2021, **373**(6551): 242-247
- [14] Warnecke M, Simmons J, Simmons A. Population registration of echo flow in the big brown bat's auditory midbrain. *J Neurophys*, 2021, **126**(4): 1314-1325
- [15] Finkelstein A, Ulanovsky N, Tsodyks M, *et al.* Optimal dynamic coding by mixed-dimensionality neurons in the head-direction system of bats. *Nat Commun*, 2018, **9**(1): 3590
- [16] Dallos P, Cheatham M A. Production of cochlear potentials by inner and outer hair cells. *J Acoust Soc Am*, 1976, **60**: 510-512
- [17] Wever E G, Bray C. Action currents in the auditory nerve in response to acoustic stimulation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1931, **16**: 344-350
- [18] Brown A M. An investigation of the cochlear microphonic response of two species of echolocating bats: *Rousettus aegyptiacus* (geoffroy) and *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber). *J Comp Physiol*, 1973, **83**(4): 407-413
- [19] Kössl M, Foeller E, Drexler M, *et al.* Postnatal development of cochlear function in the mustached bat, *Pteronotus parnellii*. *J Neurophys*, 2003, **90**(4): 2261-2273
- [20] Thomas J A, Moss C F, Vater M. Echolocation in Bats and Dolphins. Chicago: University of Chicago Press, 1958
- [21] Kalko E K V. Insect pursuit, prey capture and echolocation in pipistrelle bats. *Anim Behav*, 1995, **50**: 861-880
- [22] Poon P W F, Sun X, Kamada T, *et al.* Frequency and space representation in the inferior colliculus of the FM bat, *Eptesicus fuscus*. *Exp Brain Res*, 1990, **79**: 83
- [23] Surlykke A, Moss C F. Echolocation behavior of big brown bats, *Eptesicus fuscus*, in the field and the laboratory. *J Acoust Soc Am*, 2000, **108**: 2419-2429
- [24] Hiryu S, Hagino T, Fujioka E, *et al.* Adaptive echolocation sounds of insectivorous bats, *Pipistrellus abramus*, during foraging flights in the field. *J Acoust Soc Am*, 2008, **124**: EL51-EL56
- [25] Cheatham M A, Naik K, Dallos P. Using the cochlear microphonic as a tool to evaluate cochlear function in mouse models of hearing. *J Assoc Res Otolaryngol*, 2011, **12**(1): 113-125
- [26] Horowitz S S, Stamper S A, Simmons J A. Neuronal connexin expression in the cochlear nucleus of big brown bats. *Brain Res*, 2008, **1197**: 76-84
- [27] Onodera H, Ikuo M, Kobayasi K I, *et al.* Cochlear microphonics and compound action potentials responding to amplitude modulated tones and repetitive clicks in Mongolian gerbil: comparison between different recording sites, the round window and the brainstem. *Proceedings of The Acoustical Society of Japan*, 2014, **44**(4): 167-170
- [28] Goto K, Hiryu S, Riquimaroux H. Frequency tuning and latency organization of responses in the inferior colliculus of Japanese house bat, *Pipistrellus abramus*. *J Acoust Soc Am*, 2010, **128**(3): 1452-1459
- [29] Baier A L, Stelzer K J, Wiegrebe L. Flutter sensitivity in FM bats. Part II: amplitude modulation. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 2018, **204**(11): 941-951
- [30] Wotton J M, Haresign T, Simmons J A. Spatially dependent acoustic cues generated by the external ear of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. *J Acoust Soc Am*, 1995, **98**(3): 1423
- [31] Aytekin M, Grassi E, Sahota M, *et al.* The bat head-related transfer function reveals binaural cues for sound localization in azimuth and elevation. *J Acoust Soc Am*, 2004, **116**(6): 3594-3605
- [32] Fu Z, Xu N, Zhang G, *et al.* Evoked potential study of the inferior collicular response to constant frequency-frequency modulation (CF-FM) sounds in FM and CF-FM bats. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 2019, **205**(2): 239-252
- [33] Coles R B, Guppy A, Anderson M E, *et al.* Frequency sensitivity and directional hearing in the gleaning bat, *Plecotus auritus* (Linnaeus 1758). *J Comp Physiol A*, 2004, **165**: 269-280
- [34] Zhang S, Ma X, Pan Y, *et al.* Experimental analysis of space acoustic field positioning characteristics of *Plecotus auritus* pinna model//Yuan H, Geng J, Liu C, *et al.* *Geo-Spatial Knowledge and Intelligence*. Singapore: Springer, 2017: 397-404

Special Frequency Suppression in Frequency Modulation Bats Reflected in Cochlear Microphonics*

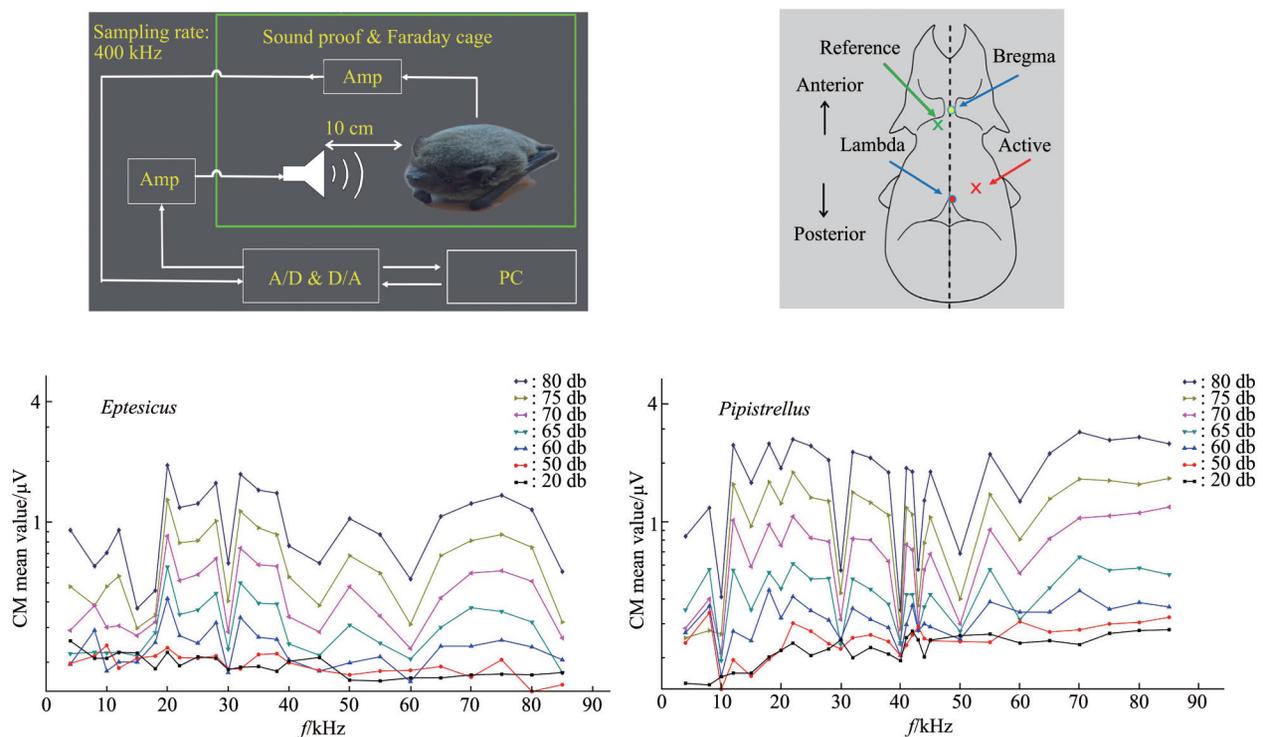
MA Zhi-Qiang^{1,2}, KONG You-Hua¹, GAO Chao³, REN Guang-Fu¹, MA Xin¹**

⁽¹⁾School of Information Science and Engineering, Shandong University, Qingdao 266237, China;

⁽²⁾Hisense Visual Technology Co., Ltd., Qingdao 266555, China;

⁽³⁾College of Electronic and Information Engineering, Shandong University of Science and Technology, Qingdao 266590, China)

Graphical abstract



Abstract Objective The cochlear microphonic (CM) signal produced by the bat cochlear outer auditory hair cells contains information related to the movement of the cochlear basilar membrane. The aim of this study was to investigate the mechanism of bat cochlear nerve influence on echolocation by analyzing the relationship between frequency modulation (FM) bat CM signals and their received acoustic frequencies. **Methods** The CM signals of FM bats (*Eptesicus* and *Pipistrellus*) were recorded and analyzed in response to pure acoustic (tone burst)

* This work was supported by a grant from the Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2021MF114).

** Corresponding author.

Tel: 86-17753259236, E-mail: max@sdu.edu.cn

Received: December 28, 2022 Accepted: February 28, 2023

stimulation by placing a set of metal electrodes in the ventral cochlear nucleus. **Results** Two different species of FM bats (*Eptesicus* and *Pipistrellus*) exhibited CM mean frequency response curves during high sound pressure stimulation with a distinct concavity in the narrower specific frequency band vocalization. For *Eptesicus*, the CM RMS frequency response curves showed significant troughs on both sides of the terminal frequency (TF) of the first and second harmonics; moreover, these troughs were repeated at 15 kHz intervals from 15 kHz onwards; for *Pipistrellus*, the CM RMS frequency response curves showed significant troughs only on both sides of the first harmonic. The valleys are evident on both sides. **Conclusion** The relationship between the inhibition exhibited by the CM signal and the FM bat's first and second harmonic TF reflects the fact that the cochlear nerve produces inhibition for specific frequencies, and this inhibition helps the bat to extract target localization information modulated to the vicinity of the TF.

Key words FM bat, cochlear microphonics (CM), specific frequency suppression

DOI: 10.16476/j.pibb.2022.0627