

恒频-调频蝙蝠特化的听觉系统对回声定位的适应*

徐娜 付子英** 陈其才

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

摘要 在漫长的生物演化过程中, 蝙蝠演化出了能飞行和高度适应生存环境的生物声纳系统和行为。蝙蝠属于哺乳动物纲的翼手目(Chiroptera), 是唯一能真正飞行的哺乳动物, 其种类超过 1000 种, 位列哺乳类动物的第二大目。根据其体型大小和形态特征将其分成大蝙蝠亚目(Megachiroptera)和小蝙蝠亚目(Microchiroptera)。对蝙蝠的研究具有重要的科学意义和实际应用价值, 如在听感觉方面与人类共享听觉的某些基本原理, 研究结果有助于认识人类听觉。它们发出的回声定位信号规整, 便于模拟后用于研究听觉系统对声信号加工的机制, 尤其是在听中枢对复杂声信号处理方面, 认识其细胞和分子机制才刚开始, 它们是极好的模型动物。另外, 在仿生学方面也具有极其重要的价值, 回声定位蝙蝠的生物声纳系统具有极高的时间和空间分辨率, 是极具诱惑力的研究课题。有关恒频-调频蝙蝠听觉结构和功能的研究, 已有相当的时日, 获得了不少新的认识, 窥探到敏锐的听觉与回声定位行为之间的某些适应性的机制, 本文对这方面的研究进展做了简要介绍和评述。

关键词 恒频-调频蝙蝠, 回声定位, 演化, 神经解剖学特化

学科分类号 Q6, R338

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2013.00335

蝙蝠属于哺乳动物纲的翼手目(Chiroptera), 是唯一能真正飞行的哺乳动物。研究发现翼手目种类超过 1000 种^[1], 位列哺乳类动物的第二大目。根据其体型大小和形态特征将其分成大蝙蝠亚目(Megachiroptera)和小蝙蝠亚目(Microchiroptera)。大蝙蝠亚目除无花果蝠属(*Syconycteris*) (体长仅 5~7 cm) 外, 其余体型均较大; 小蝙蝠亚目除巨耳蝠科大耳蝠(*Macroderma gigas*) (翼展可达 50~60 cm) 外, 其余体型则普遍较小。大蝙蝠亚目主要依靠视觉来感受周围环境, 并以果实和花蜜为食, 故此也称食果蝠(vegetarian bat), 仅狐蝠科(Pteropodidae)一科; 而小蝙蝠亚目视觉退化, 演化出回声定位(echolocation)或生物声纳(biosonar)系统来感知周围环境^[2], 故此将这种类型的蝙蝠统称为回声定位蝙蝠(echolocating bat)^[3]或生物声纳蝙蝠。它们主动发出超声信号, 并听其回声, 从中分析和获取环境信息。这类蝙蝠中的大多数以昆虫为食, 故此称它们为食虫蝠(insectivorous bat); 另有少部分种类捕食小型脊椎动物, 如食鱼蝠(*Pisonyx vivesi*)^[4]和食蛙蝠(*Trachops cirrhosus*)等。回声定位蝙蝠的生物声纳系统主要由 3 大系统构成, 即发声系统、听觉系

统和运动系统。由于其听觉系统极其敏锐, 从而成为听觉研究的模式动物。该声纳系统的空间分辨率可以达到微米级, 时间分辨率可达到毫秒乃至纳秒级^[5-7]。若人类能研制出如此高分辨率的医学诊断用 B 超仪, 则将能“看”清机体的单个细胞。人们采用现代科学研究方法, 从蝙蝠回声定位行为对生存环境的适应以及敏锐听觉系统的机制等方面做了大量研究, 取得了令人瞩目的成就^[8]。本文结合我们实验室对恒频-调频(constant frequency-frequency modulation, CF-FM)蝙蝠所做的研究, 简要介绍 CF-FM 蝙蝠特化的听觉系统与其对回声定位的适应。

1 回声定位蝙蝠的发声信号及捕食环境

1.1 蝙蝠回声定位信号的特征

尽管回声定位蝙蝠种类多样, 人们发现, 可根

* 国家自然科学基金(31200832)和华中师范大学基本科研业务费(CCN13A05027)资助项目。

** 通讯联系人。

Tel: 027-67867229, E-mail: ccnuфуzy@mail.ccnu.edu.cn

收稿日期: 2013-07-16, 接受日期: 2013-11-29

据蝙蝠发声信号的频谱特征将其分为以下 3 种类型^[3, 8]。a. 调频(frequency modulation, FM)蝙蝠, 其回声定位蝙蝠的发声信号为下扫调频声(downward FM sound), 时程在 0.5~20 ms, 扫频范围大约为 1 个音阶(octave)或称倍频程, 一般具有多个谐波(harmonic), 它们在旧大陆和新大陆都有分布。b. 恒频-调频蝙蝠, 其发声信号特征是在一段长时程的恒频(constant frequency, CF)信号的开始和结束分别有一段上扫 FM 声(upward FM initial component, FMi)和下扫 FM 声(downward FM terminal component, FMt)。CF 成分的时程一般在 5~100 ms, FMt 时程 1~3 ms, 扫频范围一般由 CF 成分的频率下扫 20%~30%, 而 FMi 的时程和扫频范围则都不固定^[9]。发声信号一般包含 3 个或 3 个以上的谐波。它们广泛分布于旧大陆和新大陆, 如分布在旧大陆的菊头蝠(*Rhinolophid*)和蹄蝠(*Hipposiderid*)以及新大陆的髯蝠(*Pteronotus parnellii*)等。c. Click 蝙蝠, 如大蝙蝠亚目的果蝠发出声信号时程极短的调频声, 一般仅为 40~50 μ s, 扫频范围较宽, 可以达到 80 kHz, 一般不存在谐波, 这种信号与鲸鱼和海豚的发声信号相近。FM 蝙蝠和 CF-FM 蝙蝠通过喉部发声; 而 click 蝙蝠为舌头发声^[8]。需要说明的是, 一些种类的蝙蝠其发声信号的模式会随着所处的环境不同而发生变化, 例如食鱼蝠在自由飞行时的发声信号为 CF 声或 CF-FM 声(与其他 CF-FM 声不同的是, 这里的起始 CF 时程较短, 而 FM 声则相对较长), 而在捕食时发声信号为 FM 声^[10]。

1.2 蝙蝠发声信号的占空比

在对回声定位蝙蝠的研究中, 亦有人根据其发声信号时间所占的比例, 即占空比(duty cycle)进行分类。大多数 FM 蝙蝠发声信号的占空比较低, 一般小于 15%, 而 CF-FM 蝙蝠的占空比则长于 FM 蝙蝠, 一般大于 30%^[8]。因此, 又可将这两类蝙蝠分别称为短占空比蝙蝠(low duty cycle bat)和长占空比蝙蝠(high duty cycle bat)。

1.3 回声定位蝙蝠对捕食环境的适应

蝙蝠的发声行为和捕食策略都与其捕食环境有关。在蝙蝠生态研究中, 通常将其捕食空间划分为 3 种类型: a. 无背景杂波空间(uncluttered space), 主要是指空旷的天空和远离地面和植被的高空, 在捕食过程中受背景回声干扰很小, 回声信号基本上由靶物反射而来, 无需对回声信号进行复杂的处理即可获取靶物信息, 行为学上将它们称为空中捕猎

蝙蝠(aerial-hawking bat), 这类蝙蝠的发声信号时程较长, 频带较窄, 每 2~3 次飞行翼动发声 1 次。b. 背景杂波空间(background-cluttered space), 包括在丛林边缘和间隔处, 以及近地面和湖泊水面的低空。在反射回来的回声中含有来自靶物的回声信息和一定量的背景回声信息。生活在背景杂波空间中的蝙蝠发声行为亦有别于生活在无杂波空间中的蝙蝠, 主要是其发声信号频带较宽, 发声脉冲率也较高, 每 1 次飞行翼动发声 1 次。c. 高度杂波化空间(highly-cluttered space), 包括邻近灌木丛和丛林与灌木丛和丛林内空间。由于猎物距离复杂背景很近, 空间也尤为狭窄, 导致回声信息十分复杂, 在该类空间活动的蝙蝠, 往往采用所谓的坐等捕食策略(sit-and-wait strategy)^[2], 捕食飞行较慢或停留在树丛中带有翅振的猎物, 这些蝙蝠包括扫频范围较宽的 FM 蝙蝠和 CF-FM 蝙蝠, 行为学上常将它们称之为狭窄空间主动搜猎蝙蝠(narrow space active gleaning bat)或狭窄空间振翅探测蝙蝠(narrow space flutter detecting bat)。这些 CF-FM 蝙蝠能从复杂的回声信号中识别出由昆虫振翅所调制或自身飞行所引起的多普勒频率漂移——简称多普勒频移(Doppler shift, DS)^[1, 11]。

2 CF-FM 蝙蝠特化的听觉系统对回声定位的适应

2.1 听觉结构的神经解剖学特化

所有回声定位蝙蝠的听觉系统均高度特化和灵敏^[2], 在研究中所发现的某些神经解剖学特化包括: a. 中脑下丘(inferior colliculus, IC)增大, 其中有某些结构出现分化^[12]; b. 在 CF-FM 蝙蝠的耳蜗基底膜演化出了对回声定位信号主频(dominant frequency, DF)高度敏感的类似于视觉中央凹(fovea)的结构, 称为听觉中央凹(auditory fovea)^[13-15]; c. 腹前耳蜗核(anteroventral cochlear nucleus, AVCN)极度增大, 在 *Pteronotus* 中, 在 AVCN 的边缘区出现一群大而独特的多极神经元; d. 蝙蝠的后腹耳蜗核(posteroventral cochlear nucleus, PVCN)到上橄榄复合体(superior olivary complex, SOC), 具有直接的输入, 完全有别于其他哺乳类动物; e. 在 *Pteronotus parnellii* 的 MSO 神经元仅接受来自对侧 AVCN 的单耳输入^[16], 这被认为是处理耳间时间差(interaural time difference, ITD)的一个必备条件, 而在非回声定位哺乳动物, 内侧上橄榄核(MSO)则接受来自同侧和对侧 AVCN 的输

入; f. 外侧丘系核(nuclei of lateral lemniscus, NLL)的腹侧核和中间核是非同寻常地变大和超常地组构^[17]. 上述研究表明, 在回声定位蝙蝠中所显示的这些听觉系统特化的特征, 很好地适应和匹配了其回声定位行为. 在所有回声定位蝙蝠中, CF-FM 蝙蝠听觉系统的特化尤为突出: 如听觉中央凹、多普勒频移、对回声定位的 DF 最为敏感等, 这是对其生存背景杂化空间的高度适应. 由此可见, CF-FM 蝙蝠的研究展现出极其诱人的魅力.

2.2 听力图

CF-FM 蝙蝠通常捕食在丛林或灌木丛中飞行较慢或停留在树丛中带有翅振的昆虫. 为适应这种复杂环境而演化出特化的听觉系统和发声行为, 保证了捕食的准确性和成功率. CF-FM 蝙蝠的发声信号一般含有 3~4 个谐波($H_1 \sim H_4$), 分别将谐波中的 CF 和 FM 成分称为 $CF_1 \sim CF_4$ 和 $FM_1 \sim FM_4$. 其中第二谐波(H_2)能量最高, 其 CF 成分(CF_2)被称为蝙蝠发声的 DF, 在 DF 的回声中包含了大量的环境信息, 因此, 各级听觉结构均特化为对 DF(即 CF_2)极其敏感.

在所测定到的 CF-FM 蝙蝠的听力图(audiogram)上, 观察到明显的峰值和谷值, 谷值则对应于 CF_2 . Grinnell^[18]率先采用 CF 声测定了 CF-FM 蝙蝠听性脑干诱发电位(auditory brainstem evoked potential), 绘制出不同频率的听阈曲线(听力图), 随后在多个听中枢部位做了类似的测定, 全部结果均显示出在相当于不飞行状态下所发出的信号中 H_2 的恒频——静息频率(resting frequency)或其附近, 听力图上出现明显的最低谷值, 而在偏离静息频率以下几个 kHz 处出现 1 个最大峰值. 例如, 大马铁菊头蝠(greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*)的 DF 约为 83.3 kHz, 在其 IC 所测得的听力图显示, 83.3 kHz 附近出现 1 个谷值, 而在偏离 83.3 kHz 以下约 2 kHz 的 81.5 kHz 附近, 则出现 1 个峰值. 峰值所对应的阈值与谷值所对应的阈值之间相差 60 dB 以上^[19]. Neuweiler 等^[20]在施氏蹄蝠(Schneider's roundleaf bat, *Hipposideros speoris*)和双色蹄蝠(bicolored leaf-nosed bat, *Hipposideros bicolor*)的 IC 也获得了类似的结果. 由此可见, CF-FM 蝙蝠的听觉系统已特化为对其回声定位信号的 DF 最为敏感.

2.3 耳蜗基底膜的听觉中央凹

众所周知, 在人和许多哺乳动物的视网膜演化形成了对明光和色光敏感的中央凹. 对于听觉而

言, 至目前, 仅在 CF-FM 蝙蝠耳蜗(cochlear)基底膜(basilar membrane)的研究中发现有对回声定位信号 DF 高度敏感的类似于视觉中央凹的结构, 将其称之为听觉中央凹^[13-15]. 在这方面, Bruns^[21]最早在马铁菊头蝠上研究不同频率声刺激所引起的耳蜗基底膜的振动, 发现其 DF 在基底膜上的分布是高度扩展的(highly expanded), 即占据较大范围并专一表征蝙蝠的 DF. Russell 和 Koss^[15]对髭蝠的基底膜做了更为深入的研究, 结果显示, 髭蝠回声定位信号的 DF (61 kHz)在基底膜上被过度表征(over-representation), 并伴随有基底膜厚度和宽度的改变, 测定发现基底膜长度的 40%以上对 DF 及其邻近频率最为敏感.

2.4 耳蜗听觉中央凹的传入在听觉中枢的表征

由于听觉中枢各级核团神经元的拓扑结构和频率选择性一定程度上是外周耳蜗基底膜不同区域所表征的频率的延续, 因此, 耳蜗基底膜的中央凹对行为相关频率的过度表达构成了在中枢核团中出现类似于耳蜗基底膜的中央凹表征区. 在中枢的中央凹表征区不仅对 DF 过度表达, 而且神经元具有极其锐化的频率调谐特性^[22-23]. Schuller 和 Pollak^[24]在大马铁菊头蝠(DF 83.3 kHz) IC 获得了 593 个声敏感性神经元, 其中约 50%神经元的最佳频率在 78~88 kHz, 而这些神经元中 16.3%调谐在 83.0~84.5 kHz, 统计显示最佳频率在 83.0~84.5 kHz 神经元数目呈非比例性(unproportionately)的高度密集分布, 表明 IC 对该种蝙蝠行为相关频率的过度表达. Ostwald^[25]在该种蝙蝠听皮层上的研究也显示, 最佳频率在 83.0 kHz 左右的神经元数目呈非比例性密集分布, 且该部分神经元具有尖锐的频率调谐, 表现为 Q_{10} dB 值显著升高, 且最佳频率在 DF 附近的神经元的最小阈值也显著降低.

3 CF-FM 蝙蝠发声行为对捕食环境的适应

3.1 增加占空比

当蝙蝠的回声信号中出现昆虫的振翅信息时, 无论何种 CF-FM 蝙蝠都将增加发声的占空比^[26]. 较多的占空比有利于蝙蝠尽可能多地获得昆虫的信息. 不同种类的蝙蝠增加占空比的方式不同, 菊头蝠通过增加发声的时程, 蹄蝠、大棕蝠(*Eptesicus fuscus*)通过增加发声的脉冲重复率, 而髭蝠则是以上两者兼而有之. Schnitzler 等^[27]记录了鲁氏菊头蝠(rufous horseshoe bat, *Rhinolophus rouxi*)静止和捕食状态下的发声, 结果显示在静止状态下发声的

平均占空比为 47%, 而在捕食状态下发声的平均占空比则为 56%; 进一步分析显示, 这种占空比的增加主要由发声的时程增加导致, 发声的重复率基本不变. 大棕蝠自由飞行状态下发声时程为 20 ms, 脉冲间隔在 20~100 ms 之间, 而在捕食状态下, 声时程和脉冲间隔分别小于 10 ms 和 1 ms^[28-29]. 食鱼蝠^[4]及那些在临近水面捕食昆虫的蝙蝠, 从搜寻相转变为猎捕相时, 发声频次剧增, 时程急剧缩短, 这既可避免发声与回声重叠, 又可获取更多有关猎物的信息.

3.2 多普勒频移补偿

CF-FM 蝙蝠的各级听觉结构均高度特化为对 DF 最为敏感. 由于蝙蝠的运动会造成回声产生 DS, 蝙蝠的发声系统能够作出适应性的调整——多普勒频移补偿(Doppler shift compensation, DSC), 即飞行状态下蝙蝠发声信号中的 CF 频率随着与目标间的相对距离变化而改变: 当其接受的回声频率因多普勒效应升高时, 蝙蝠通过降低自己发声的

CF 频率来补偿 DS, 即多普勒频移正补偿效应(positive Doppler shift compensation)(图 1); 反之, 则增加发声的 CF 频率以补偿 DS, 即多普勒频移负补偿效应(negative Doppler shift compensation)^[30]. 这种主动的 DSC 行为确保了回声频率始终落在最为敏感的“听觉中央凹”, 利于准确定位目标^[31]. Schnitzler^[32]通过重放(playback)录音的方法, 研究了实验室条件下马铁菊头蝠的 DSC 行为, 发现蝙蝠能够补偿的最大 DS 值为 8 kHz. 后来在施氏蹄蝠^[33]和髭蝠^[34]上亦获得了类似的结果, 但能补偿的最大 DS 值较小, 一般在 2 kHz 左右. 多数情况下, CF-FM 蝙蝠的 DSC 现象, 都是为应对其自身飞向靶物或目标时所产生的回声频率升高而做出的多普勒频移正补偿. 长期以来, 人们一直认为自然条件下, CF-FM 蝙蝠很少会追踪速度超过自己的高速飞行目标, 因而, 一般也就不会产生频率降低的回声和对此做出响应^[35].

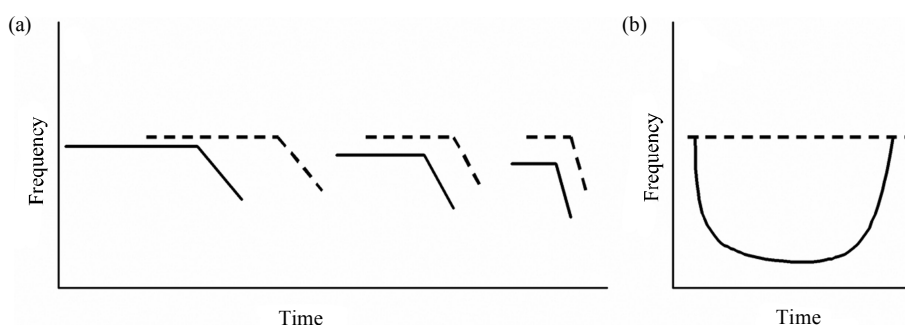


Fig. 1 Doppler shift compensation in bats using CF-FM signals while flying

图 1 CF-FM 蝙蝠在飞行过程中的多普勒频移补偿

(a) 图为模拟蝙蝠在飞行过程中定位靶物的 3 个时相阶段的声纳脉冲(实线)与相对应的回声(虚线). (b) 图中实线和虚线分别表示蝙蝠发声中 CF 成分的频率变化以及从蝙蝠前方固定靶物反射回来的回声 CF 成分的频率.

4 CF-FM 蝙蝠回声定位信号中 CF 和 FM 成分的作用

CF-FM 蝙蝠如何区分背景与昆虫, 如何获得昆虫种类、飞行速度以及距离等信息? 回声信息中的 CF 和 FM 成分分别在获取昆虫信息中发挥什么作用? 对其相关机制仍在不断探索中.

4.1 CF 成分在蝙蝠捕食行为中的作用

在 CF-FM 蝙蝠捕食过程中需要实时获取昆虫的运动速度信息, 若要完成这项任务, 蝙蝠需要精确地“计算”发声与回声信号间的 DS, 即二者间

的频率关系. 研究表明, 在 CF-FM 蝙蝠听皮质主频过表达区中的 DSCF (Doppler-shift constant-frequency processing) 区, 其 CF 亚区和 CF-CF 亚区神经元能协作完成对 CF 多普勒频移信息的加工, 确保了昆虫速度信息的精确获取. 由于 DSCF 区神经元具有极其锐化的频率调谐, 这种特性使得蝙蝠能够区分回声信息中 CF₂ 细微的频率差异, 从而调节发声信号的 DF 以补偿 DS, 使得回声信号的 CF₂ 总是落在“听觉中央凹”. 需要说明的是, 尽管 CF-FM 蝙蝠的 DSCF 区神经元能够确保 DS 的精确补偿, 但并不参与 DSC 行为, DSCF 区神经元如

何与多普勒补偿区神经元相联系, 目前仍不得而知。

CF-CF 区神经元包括 CF_1 - CF_2 和 CF_1 - CF_3 神经元, 它们形成分离的功能区。这些神经元对单独发声中的 CF 或回声中的 CF 成分的反应均很微弱, 但当发声信号和回声信号组合刺激时则反应强烈^[36]。 CF_2 和 CF_3 的频率并不刚好是 CF_1 频率的 2 倍和 3 倍, 而是略高。在髭蝠皮层上获得的数据显示, CF_1 - CF_2 区和 CF_1 - CF_3 区神经元能够表征的昆虫速度范围在 $-2 \sim 9$ m/s, 而其中表征昆虫速度为 $0 \sim 4$ m/s 神经元在皮层呈非比例性的密集分布^[10]。CF-CF 神经元最先在髭蝠听皮层上被发现, 但后来的研究表明, 其可能最先形成于内侧膝状体 (medial geniculate body, MGB)^[37]。

4.2 FM 成分在蝙蝠捕食行为中的作用

准确获取昆虫的距离信息对蝙蝠成功地捕食至关重要。CF-FM 蝙蝠通过计算发声信号的 FM 与回声信号的 FM 成分之间的间隔(即回声延迟), 能精确地获得昆虫的距离信息。由于声波在 25°C 条件下空气中的传播速度约为 340 m/s, 因此, 1 ms 的延迟换算成为距离时约为 17 cm。与 CF-CF 区类似, 回声延迟在听皮层也形成分离的功能区, 即 FM-FM 区, 该区神经元对单独的 FM 声刺激和 CF 声刺激反应微弱, 但对特定延迟的发声——回声脉冲对反应强烈^[38]。FM-FM 区包括, FM_1 - FM_2 区、 FM_1 - FM_3 区、 FM_1 - FM_4 区, 对延迟判断范围为 $0.4 \sim 18$ ms, 对应的靶物距离为 $7 \sim 310$ cm。FM-FM 神经元最早在 MGB 中被发现, 后来在 IC 中也相继被发现^[39-40], 但能分辨的最大延迟为 8 ms, 表明 MGB 中更强的神经抑制参与了神经元延迟调谐特性的形成。

4.3 CF-FM 蝙蝠对背景中昆虫的识别

在黑暗、浓密的丛林中, 蝙蝠用来识别、分类和定位以感知昆虫的回声定位行为受到挑战, 因为蝙蝠会经听觉上的掩蔽: 发出的信号与接收的信号间的重叠(前掩蔽), 靶物回声与靶物周围环境的回声间的重叠(后掩蔽)。这种前掩蔽和后掩蔽的效应使得蝙蝠仅能在有限的无重叠时间窗下识别靶物^[11, 41]。然而, 蝙蝠演化出的回声定位系统却能很好地适应生存环境, 可以在这些复杂的情形下迅速精确地识别昆虫, 如菊头蝠, 其发声谐波中 FM 带宽有限且能量低, 须在捕食过程中不断移动耳来协助接收回声, 听觉系统对回声昆虫振翅所引起的幅度和频率的变化很敏感, 使之能准确地区分昆虫

振翅引起的有节奏的调制回声和无调制的背景回声^[42]。Lazure 等^[43]的研究表明, 回声定位信号的某些特征, 尤其是声脉冲的占空比和时程, 可以转化为识别杂乱环境中靶物振翅的指标, 相比于低占空比的回声定位信号, 高占空比的回声信号对丛林下层的振翅昆虫有较好的识别能力。以往研究多认为蝙蝠只能识别振翅的靶物, 而对静止的没有识别作用, 但 Geipel 等^[44]的研究可谓是首次用实验证据证明, 未受训练的捡食蝙蝠 (gleaning bat), 如 *Micronycteris microtis*, 只需利用回声就可从复杂环境中成功地对静止靶物(如静止的蜻蜓)进行识别、分类和定位。早在 1911 年就发现, 可通过掩蔽周围噪声来增加信噪比^[45], 人类在交流信号中会不自主地增加声强的现象被称为 Lombard 效应 (Lombard effect), 得到了后来的研究验证^[46]。Tressler 等^[47]发现蝙蝠中也存在这种效应, 菊头蝠的 Lombard 效应不仅表现在发声强度的迅速增加, 频率也会迅速增加, 但是参与强度变化和频率变化的神经机制是不同的, 神经元对两者之间可能有整合的机制^[48]。同时, 在大鼠听皮层的研究发现, 弱的背景噪声也可能提高神经元对刺激频率的敏感性^[49], 而蝙蝠生活环境下的背景噪声对其听觉中枢神经元听觉反应特性的影响则知之较少。

4.4 CF-FM 蝙蝠对昆虫种类和特征的识别

当蝙蝠的发声信号从昆虫的翅膀垂直反射回来时, 回声信息便会显现出 1 个峰值, 通过识别峰值出现的频率、强度以及回声频率的变化等, 便可识别出昆虫的振翅频率、翅类型属单翅还是双翅、振翅型式、翅长等, 从而获取有关昆虫种类和特征的信息。这些信息的获取主要依赖于回声定位信号的 CF 成分, 而在特定的发声脉冲重复率下, FM 成分亦可识别昆虫的振翅频率^[50]。菊头蝠^[51]正是通过分析回声的这些特征来做出选择性捕食策略的。

4.5 蝙蝠皮质功能的模块性

所谓皮质功能的模块性 (functional modularity), 指的是 CF-FM 蝙蝠的听觉皮层被分隔成不同的功能单元 (functional modules) 或功能区, 每个区域的神经元具有不同的反应特性。这些区域包括探测 DS 的 DSCF 区, 识别不同 DS 幅度(昆虫飞行速度)的 CF-CF 区, 识别回声延迟(昆虫距离)的 FM-FM 区(图 2), 这种特性在髭蝠的皮层得到了系统的研究^[52]。

着 FM 成分的强度增加, 具有时程选择性神经元的比例也相应地增加. 理论上而言, 时程调谐神经元也参与了对靶物距离的感知^[59]. Macías 等^[60]发现髭蝠 IC 对长通和短通型神经元过表征. 提示选择性地激活不同时程调谐特性的神经元, 有可能触发两种不同时相(搜寻相和捕获相)的运动行为.

6 展 望

人类利用听声语言进行交流和动物利用听回声进行定位, 首要依靠的是精妙的听觉系统, 因此亦被认为体现了听觉演化的最高级次. 尽管人们从多方面对不同类型的回声定位蝙蝠做了研究, 并取得了相当的进展, 使得我们从蝙蝠上获得了许多有关生物声纳、听觉特性和机制, 以及仿生等方面的新的认识, 蝙蝠也因此成为人们开展研究常用的模式动物. 然而, 敏锐的听觉系统与发声系统和运动系统之间怎样精确地协调和配合? 不同级的听觉结构在声信号加工方面, 各自担当的角色和任务量是怎样被分配的? 回声定位功能的细胞、分子和基因调控机制是什么? 目前仍知之甚少, 尚需从更多的研究中来寻求答案. 因此, 对蝙蝠进行更为深入的研究仍是极具诱惑力的课题.

参 考 文 献

- [1] Schnitzler H U, Denzinger A. Auditory fovea and Doppler shift compensation: adaptations for flutter detection in echolocating bats using CF-FM signals. *J Comp Physiol A*, 2011, **197**(5): 541–559
- [2] Neuweiler G. Evolutionary aspects of bat echolocation. *J Comp Physiol A*, 2003, **189**(4): 245–256
- [3] Griffin D R. *Listening in the Dark*. New Haven: Yale University Press, 1958: 57–80
- [4] 马 杰, 梁 冰, 张树义, 等. 食鱼蝙蝠形态和行为特化研究. *生态学杂志*, 2004, **23**(2): 76–79
Ma J, Liang B, Zhang S Y, *et al.* *Chin J Ecol*, 2004, **23**(2): 76–79
- [5] Simmons J A. Perception of echo phase information in bat sonar. *Science*, 1979, **204**(4399): 1336–1338
- [6] 吴飞健, 陈其才. 蝙蝠听觉器的“视”功能. *生物学通报*, 1997, **32**(7): 16–18
Wu F J, Chen Q C. *Bull Bio*, 1997, **32**(7): 16–18
- [7] 李 洋, 唐 佳, 付子英, 等. 听觉中枢神经元对声信号的识别和处理. *生物化学与生物物理进展*, 2011, **38**(6): 499–505
Li Y, Tang J, Fu Z Y, *et al.* *Prog Biochem Biophys*, 2011, **38**(6): 499–505
- [8] Ulanovsky N, Moss C F. What the bat's voice tells the bat's brain. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, **105**(25): 8491–8498
- [9] Fitzpatrick D C, Suga N, Misawa H. Are the initial frequency-modulated components of the mustached bat's biosonar pulses important for ranging?. *J Neurophysiol*, 1991, **66**(6): 1951–1964
- [10] Suga N. Biosonar and neural computation in bats. *Sci Am*, 1990, **262**(6): 60–68
- [11] Schnitzler H U, Kalko E K V. Echolocation by insect-eating bats. *Bioscience*, 2001, **51**(7): 557–569
- [12] Covey E, Casseday J H. The lower brainstem auditory pathways// Popper A N, Fay R R. *Hearing in bats*. Springer handbook of auditory research. Springer, Berlin Heidelberg New York, 1995: 235–295
- [13] Henson M M, Henson O W Jr. Specializations for sharp tuning in the mustached bat: the tectorial membrane and the spiral limbus. *Hear Res*, 1991, **56**(1–2): 122–132
- [14] Kossel M, Vater M. Cochlear structure and function in bats// Popper A N, Fay R R. *Hearing by bats*. Springer handbook of auditory research. Springer, Berlin Heidelberg New York, 1995: 191–234
- [15] Russell I J, Kossel M. Micromechanical responses to tones in the auditory fovea of the greater mustached bat's cochlea. *J Neurophysiol*, 1999, **82**(2): 676–686
- [16] Grothe B, Neuweiler G. The function of the medial superior olive in small mammals: temporal receptive fields in auditory analysis. *J Comp Physiol A*, 2000, **186**(5): 413–423
- [17] Haplea S, Covey E, Casseday J H. Frequency tuning and response latencies at three levels in the brainstem of the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. *J Comp Physiol A*, 1994, **174**(6): 671–683
- [18] Grinnell A D. Mechanisms of overcoming interference in echolocating animals// Busnel R G. *Animal sonar systems*, Vol I. Laboratoire de physiologie acoustique, Jouy-en-Josas, 1967: 451–481
- [19] Neuweiler G, Schuller G, Schnitzler H U. On-and off-responses in the inferior colliculus of the greater horseshoe bat to pure tones. *Z. vergl. Physiologie*, 1971, **74**(1): 57–63
- [20] Neuweiler G, Singh S, Sripathi K. Audiograms of a South Indian bat community. *J Comp Physiol A*, 1984, **154**(1): 133–142
- [21] Bruns V. Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the CF-FM Bat, *Rhinolophus ferrutnequinum*. *J Comp Physiol A*, 1976, **106**(1): 87–97
- [22] Suga N, Jen P H S. Further studies on the peripheral auditory system of CF-FM bats specialized for fine frequency analysis of Doppler-shifted echoes. *J Exp Biol*, 1977, **69**(1): 207–232
- [23] Jen P H S, Suthers R A. Responses of inferior colliculus neurons to acoustic stimuli in certain FM and CF-FM paleotropical bats. *J Comp Physiol A*, 1982, **146**(4): 423–434
- [24] Schuller G, Pollak G. Disproportionate frequency representation in the inferior colliculus of Doppler-compensating greater horseshoe bats: evidence for an acoustic fovea. *J Comp Physiol A*, 1979, **132**(1): 47–54
- [25] Ostwald J. Tonotopical organization and pure tone response characteristics of single units in the auditory cortex of the greater horseshoe bat. *J Comp Physiol A*, 1984, **155**(6): 821–834
- [26] Trappe M, Schnitzler H U. Doppler-shift compensation in insect-catching horseshoe bats. *Naturwissenschaften*, 1982, **69**(4): 193–194
- [27] Schnitzler H U, Hackbarth H, Heilmann U, *et al.* Echolocation

- behavior of rufous horseshoe bats hunting for insects in the flycatcher-style. *J Comp Physiol A*, 1985, **157**(1): 39–46
- [28] 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**(5Pt.1): 2419–2429
- [29] Petrites A E, Eng O S, Mowlds D S, *et al.* Interpulse interval modulation by echolocating big brown bats (*Eptesicus fuscus*) in different densities of obstacle clutter. *J Comp Physiol A*, 2009, **195**(6): 603–617
- [30] 王绪中, 胡开良, 韦力, 等. 大蹄蝠多普勒正负补偿效应的声波特征与比较. *动物学研究*, 2010, **31**(6): 663–669
Wang X Z, Hu K L, Wei L, *et al.* *Zool Res*, 2010, **31**(6): 663–669
- [31] Metzner W, Zhang S, Smotherman M. Doppler-shift compensation behavior in horseshoe bats revisited: auditory feedback controls both a decrease and an increase in call frequency. *J Exp Biol*, 2002, **205**(11): 1607–1616
- [32] Schnitzler H U. Die Detektion von Bewegungen durch Echoortung bei fledermausen. *Verh Dtsch Zool Ges*, 1978, **71**(1): 16–33
- [33] Habersetzer J, Schuller G, Neuweiler G. Foraging behavior and Doppler shift compensation in echolocating hipposiderid bats, *Hipposideros bicolor* and *Hipposideros speoris*. *J Comp Physiol A*, 1984, **155**(4): 559–567
- [34] Gaioni S J, Riquimaroux H, Suga N. Biosonar behavior of mustached bats swung on a pendulum prior to cortical ablation. *J Neurophysiol*, 1990, **64**(6): 1801–1817
- [35] Schuller G. Influence of echolocation pulse rate on Doppler shift compensation control system in the greater horseshoe bat. *J Comp Physiol A*, 1986, **158**(2): 239–246
- [36] Mittmann D H, Wenstrup J J. Combination-sensitive neurons in the inferior colliculus. *Hear Res*, 1995, **90**(1–2): 185–191
- [37] Olsen J F, Suga N. Combination-sensitive neurons in the medial geniculate body of the mustached bat: encoding of relative velocity information. *J Neurophysiol*, 1991, **65**(6): 1254–1274
- [38] Yan J, Suga N. The midbrain creates and the thalamus sharpens echo-delay tuning for the cortical representation of target-distance information in the mustached bat. *Hear Res*, 1996, **93**(1–2): 102–110
- [39] Nataraj K, Wenstrup J J. Roles of inhibition in creating complex auditory responses in the inferior colliculus: facilitated combination-sensitive neurons. *J Neurophysiol*, 2005, **93**(6): 3294–3312
- [40] Wenstrup J J, Portfors C V. Neural processing of target distance by echolocating bats: functional roles of the auditory midbrain. *Neurosci Biobehav Rev*, 2011, **35**(10): 2073–2083
- [41] Yovel Y, Franz M O, Stilz P, *et al.* Complex echo classification by echo-locating bats: a review. *J Comp Physiol A*, 2011, **197**(5): 475–490
- [42] Vanderelst D, Reijnders J, Firzlaiff U, *et al.* Dominant glint based prey localization in horseshoe bats: a possible strategy for noise rejection. *PLoS Comput Biol*, 2011, **7**(12): 1–11
- [43] Lazure L, Fenton M B. High duty cycle echolocation and prey detection by bats. *J Exp Biol*, 2011, **214**(7): 1131–1137
- [44] Geipel I, Jung K, Kalko E K V. Perception of silent and motionless prey on vegetation by echolocation in the gleaning bat *Micronycteris microtis*. *Proc R Soc B*, 2013, **280**(1754): 1–7
- [45] Lombard E. The sign of a rising voice. *Ann Mal Oreille Larynx*, 1911, **37**(1): 101–119
- [46] Brumm H, Slabbekoorn H. Acoustic communication in noise. *Adv Stud Behav*, 2005, **35**(1): 151–209
- [47] Tressler J, Smotherman M S. Context-dependent effects of noise on echolocation pulse characteristics in free-tailed bats. *J Comp Physiol A*, 2009, **195**(10): 923–934
- [48] Hage S R, Jiang T, Berquist S W, *et al.* Ambient noise induces independent shifts in call frequency and amplitude within the Lombard effect in echolocating bats. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, **110**(10): 4063–4068
- [49] 彭垠婷, 蒲青, 孙心德, 等. 弱背景噪声对大鼠听皮层神经元频率调谐的影响. *生物化学与生物物理进展*, 2012, **39**(11): 1082–1088
Peng Y T, Pu Q, Sun X D, *et al.* *Prog Biochem Biophys*, 2012, **39**(11): 1082–1088
- [50] 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
- [51] Koselj K, Schnitzler H U, Siemers B M. Horseshoe bats make adaptive prey-selection decisions, informed by echo cues. *Proc R Soc B*, 2011, **278**(1721): 3034–3041
- [52] Suga N. Multi-function theory for cortical processing of auditory information: implications of single-unit and lesion data for future research. *J Comp Physiol A*, 1994, **175**(2): 135–144
- [53] Fu Z Y, Tang J, Jen P H S, *et al.* The auditory response properties of single-on and double-on responders in the inferior colliculus of the leaf-nosed bat, *Hipposideros armiger*. *Brain Res*, 2010, **1306**(1): 39–52
- [54] Tang J, Fu Z Y, Jen P H S, *et al.* Recovery cycles of single-on and double-on neurons in the inferior colliculus of the leaf-nosed bat, *Hipposideros armiger*. *Brain Res*, 2011, **1385**(1): 114–126
- [55] 唐佳, 付子英, Jen P H S, 等. 恒频-调频蝙蝠下丘神经元的恢复周期决定声脉冲跟随率. *生物化学与生物物理进展*, 2010, **37**(7): 801–808
Tang J, Fu Z Y, Jen P H S, *et al.* *Prog Biochem Biophys*, 2010, **37**(7): 801–808
- [56] Suga N, Simmons J A, Jen P H S. Peripheral specialization for fine analysis of doppler-shifted echoes in the auditory system of the "CF-FM" bat *Pteronotus parnellii*. *J Exp Biol*, 1975, **63**(1): 161–192
- [57] Fu Z Y, Tang J, Li Y, *et al.* Frequency-modulation component of the mimic echolocation sound can increase the sensitivity of inferior collicular neurons to sound amplitude in the leaf-nosed bat, *hipposideros armiger*. *Zool Stu*, 2011, **50**(5): 537–545
- [58] Luo F, Metzner W, Wu F J, *et al.* Duration-sensitive neurons in the inferior colliculus of horseshoe bats: adaptations for using CF-FM echolocation pulses. *J Neurophysiol*, 2008, **99**(1): 284–296
- [59] Sayegh R, Aubie B, Faure P A. Duration tuning in the auditory

- midbrain of echolocating and non-echolocating vertebrates. *J Comp Physiol A*, 2011, **197**(5): 571–583
- [60] Macías S, Mora E C, Hechavarría J C, *et al.* Duration tuning in the inferior colliculus of the mustached bat. *J Neurophysiol*, 2011, **106**(6): 3119–3128

Adaptation of Specialized Auditory System to Echolocation in CF-FM Bat*

XU Na, FU Zi-Ying**, CHEN Qi-Cai

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

Abstract The evolution makes bats have abilities of flying, echolocating and highly adaptating to living surroundings. Bats, as the only true flying mammals, belong to the Chiroptera, ranking the second order of the mammals with more than 1000 species. They are classified into Megachiroptera and Microchiroptera according to their size and morphological characteristics of the body. Because bats share some basic principles with human in auditory perception, the researches of bats can provide helpful information to understand the hearing of human. The echolocation signals emitted by bats are regular and can be easily imitated to study the mechanism of the signal processing in the central auditory system, especially in the processing of complex acoustic signals, bats is an excellent model animal. Moreover, the biosonar system of echolocation bats with very high temporal and spatial resolution has very important value in bionics, which is a very interesting topic. The study on auditory structure and function of CF-FM (constant frequency-frequency modulation) bats has gone through a considerable time and achieved numerous new understanding, some adaptive mechanisms of the acute auditory system to echolocation behavior are also revealed. Therefore, the research progress in relation to the auditory system and echolocation of CF-FM bats are briefly introduced and reviewed in this article.

Key words CF-FM bat, echolocation, evolution, neuroanatomical specialization

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2013.00335

* This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China(31200832) and the Fundamental Research Funds of Central China Normal University (CCNU13A05027).

**Corresponding author.

Tel: 86-27-67867229, E-mail: ccnuifuzy@mail.ccnu.edu.cn

Received: July 16, 2013 Accepted: November 29, 2013