

普氏蹄蝠下丘单反应和双反应神经元加工多普勒频移补偿信号的特点及生理机制*

王俏超** 孔慧芳** 程亚稳 王慧美 付子英 陈其才 唐佳***

(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 恒频 - 调频(constant frequency - frequency modulation, CF-FM)蝙蝠独特的多普勒频移补偿(Doppler-shift compensation, DSC)行为可保证其对回声信息的精确提取. 那么听中枢加工 DSC 信号的适应性机制是什么? 本实验模拟 CF-FM 蝙蝠 DSC 后的回声定位信号, 研究下丘(inferior colliculus, IC)神经元加工 DSC 信号的特点及生理机制. 实验共获得 117 个 IC 神经元, 在 CF-FM 声刺激下, 神经元表现为 single-on(SO, $n = 83$)和 double-on(DO, $n = 34$)两种反应模式. 无论是在蝙蝠的正向还是负向补偿过程中, SO 和 DO 神经元对回声反应恢复到 50%时的双声刺激间隔(inter-pulse interval, IPI)值, 均会随补偿条件的改变而发生变化. 当双声刺激由无补偿转变为最佳补偿条件时, 两类神经元的 50% IPI 显著缩短($P < 0.001$), 但 SO 神经元 50% IPI 缩短率超过 70%的神经元数目较 DO 神经元多, 且偏好正向补偿的 IC 神经元中, SO 神经元的平均 DSC 范围也要显著宽于 DO 神经元($P < 0.05$). 该研究结果提示, IC 中 SO 神经元可能较 DO 神经元更能充分利用蝙蝠 DSC 行为, 来提高对回声反应的恢复能力, 以最大程度地获取猎物信息并准确判断与猎物的相对速度.

关键词 下丘, 单反应神经元, 双反应神经元, 多普勒频移补偿, 双声刺激间隔

学科分类号 Q6, R338

DOI: 10.16476/j.pibb.2017.0459

回声定位蝙蝠能在黑暗环境中通过主动发出高频脉冲, 并接受从周围环境反射而来的回声来探测靶物、定位和躲避障碍物等^[1-2]. 在蝙蝠回声定位过程中, 由于蝙蝠与靶物的相对运动会产生多普勒频移^[2-4](Doppler-shift, DS)现象, 即蝙蝠的回声频率发生漂移. 飞行中的蝙蝠能通过精确计算发声与回声之间的频率差而获取昆虫飞行速度信息, 但另一方面, DS 所造成的回声频率漂移常常会偏离蝙蝠听觉系统最敏感的频率带, 并不利于蝙蝠对回声信息的提取. 那么它们是如何实现对猎物的准确探测、定位及捕食呢?

早期通过录音回放实验及钟摆行为学实验发现, 马铁菊头蝠(*Rhinolophus ferrumequinum*)及帕氏髯蝠(*Pteronotus personatus*)可通过调整发声频率将漂移后的回声频率补偿在听觉最敏感的范围内, 即存在多普勒频移补偿(Doppler-shift compensation, DSC)行为^[5-7]. 随后, 利用回声遥测技术也相继发现台湾叶鼻蝠、大蹄蝠等恒频 - 调频(constant

frequency - frequency modulation, CF-FM)蝙蝠也存在 DSC 行为^[8-9]. 研究证明蝙蝠 DSC 行为包括逐步降低发声频率以补偿逐渐上升的回声频率的正向补偿(positive Doppler-shift compensation)和逐步升高发声频率来补偿逐渐降低的回声频率的负向补偿^[10](negative Doppler-shift compensation)两种. 正向补偿在蝙蝠捕食中非常常见, 而负向补偿则是发生在蝙蝠“翻筋斗”着陆过程中, 或者弥补终末相的“过补偿”所致^[10-12]. 行为学研究数据显示 CF-FM 蝙蝠的正、负向补偿范围大致在 $-4 \sim 2$ kHz 之间, 即相比较于正向补偿, 蝙蝠的负向补偿范围较小^[9-10, 13], 这种不对称正负补偿的原因可能是由于蝙

* 国家自然科学基金(31772454)资助项目.

** 并列第一作者.

*** 通讯联系人.

Tel: 027-67867229, E-mail: bobaytang2013@126.com

收稿日期: 2017-12-15, 接受日期: 2018-04-04

蝠喉部发声的局限性造成^[10]。与此行为学相适应的电生理研究发现,在CF-FM蝙蝠听觉系统中存在一个对主频附近频率过度表达的区域,称为听觉中央凹(auditory fovea),该区域有大量神经元的最佳频率(best frequency, BF)分布主频附近,且这些神经元的频率调谐极其尖锐,可对主频附近微小的频率变化进行准确判断^[13-15]。蝙蝠听觉系统这种对回声定位行为的适应性进化,保证了其在复杂环境中成功捕食到猎物。

近年来,在大蹄蝠(leaf-nosed bat, *Hipposideros armiger*)和普氏蹄蝠(pratt's roundleaf bat, *Hipposideros pratti*)这两种典型的CF-FM蝙蝠的下丘(inferior colliculus, IC)中还发现,当给予蝙蝠行为相关的CF-FM声刺激信号时,IC神经元表现出两种不同的发放模式。一类仅对CF-FM声刺激的起始产生onset反应,定义为单反应(single-on, SO)神经元;另一类神经元则对CF-FM声刺激中CF成分和FM成分的起始分别产生onset反应,我们称之为双反应(double-on, DO)神经元^[16-17]。后续研究发现两者在反应特性以及形成机制上有较大差异。例如,DO神经元平均反应潜伏期及恢复周期均要显著小于SO神经元^[17-18],且通过采用在体细胞内记录(*in vivo* intracellular recording)技术也发现DO神经元峰电位后超极化(post-spike hyperpolarization, PSH)时程显著短于SO神经元^[19]。因此推测这两类神经元在蝙蝠捕食过程中可能各司其职,扮演不同角色。由于CF-FM蝙蝠主要是通过分析回声CF成分频率漂移而调整其DSC行为^[20],那么SO与DO神经元在加工处理DSC信息时是否存在差异,目前尚未可知。

综上,本实验采用在体细胞外记录(*in vivo* extracellular recording)方法,依据蝙蝠在捕食过程中的DSC行为,模拟CF-FM蝙蝠DSC后的回声定位信号给声,研究IC中SO和DO神经元加工处理DSC信号的特点及差异,并探讨了两类神经元处理DSC信息的可能神经机制及其行为学意义。

1 材料与方法

1.1 实验动物的制备

本实验选取一种典型的CF-FM蝙蝠——普氏蹄蝠为研究对象,6雄4雌,捕于湖北省崇阳县青山岩洞堰。实验动物的制备同本实验室以往的研究一致^[16],且遵循国家制定的有关动物福利的规则和制度。通过腹腔注射0.48%的戊巴比妥钠(45~

50 mg/kg, b.w.t)将其麻醉。待其麻醉后,剃去头顶毛发,划开头顶皮肤与结缔组织,钝性分离头部矢状脊附近的肌肉并暴露颅骨,参照IC位点于一侧颅骨处钻一直径为200~500 μm 的小孔,暴露IC,便于后期玻璃微电极插入,另一侧颅骨处用强力胶LOTITE 496固定一根长约1.8 cm的平头小钉,并用牙科水泥加固,便于后期固定。手术完毕后,将动物放置于无回声屏蔽室中并固定,开始实验记录,实验过程中动物维持在浅麻醉状态且屏蔽室内温度恒定在25℃。

1.2 声信号的输出与生物电信号的采集

声信号由函数信号发生器(Agilent 33500B Series)给出,经短声发生器(自制),衰减器(LAT-45, LEADER, Japan)调制后经高频功率放大器(自制)放大输出至高频扬声器(AKMG model CK50, 直径1.5 cm),给出具有一定时程、强度及频率的声信号。此系统定义为声刺激系统,且需定期用声压计(B&K-2610, B&K, Denmark)及1/4英寸麦克风(4936, B&K, Denmark)进行校正。

生物电信号的采集是通过液压推进器(Kopf 640, USA),将灌注2 mol/L NaCl溶液的单管玻璃微电极(阻抗为5~10 M Ω , tip < 1 μm)从IC表面垂直推进,神经生物信号则经生物电信号放大器(ISO-80, WPI, USA)放大并经数模转换后输出至示波器(TDS210, Tektronix, USA)及计算机(华研科技 610L)后自动采集。

1.3 实验步骤及数据分析

声刺激采用自由声场给声方式,声信号呈现率为2 Hz,具体给声步骤如下: a. 以7 ms的CF单声刺激寻找声敏感神经元并记录其最佳频率(best frequency, BF)、最小阈值(minimum threshold, MT)、记录深度(recording depth, RD)。在最低强度下能引起神经元发放达到50%的频率定义为BF,对应的强度为MT。 b. 采用CF-FM单声刺激,CF成分频率为BF,随机改变声刺激的强度(阈强度至无衰减的最大强度)和时程((10_{CF} + 2_{FM})、(20 + 2)、(30 + 2)、(10 + 5)、(20 + 5)、(30 + 5) ms),判断神经元类型。神经元在任何时程,任何强度下,均仅对CF声成分响应,即只产生1个onset反应,被定义为SO神经元;在任一时程,任一强度下,神经元对CF和FM声成分的起始共产生2个onset反应,这类神经元被定义为DO神经元^[16-17]。同时记录在强度MT + 20 dB、时程(10 + 2) ms时的发放数为对照组。CF-FM声信号中FM成分的给出,

是在 CF 成分的基础上, 在特定的延迟时间, 加入 Ramp 波进行调制而成, 其频率为 CF 成分频率线性下扫 20%. c. 采用 CF-FM 双声刺激, 其中脉冲与回声的时程保持不变, 为 (10 ± 2) ms, 脉冲和回声的强度分别为 $MT + 30$ dB 和 $MT + 20$ dB, 采用无补偿双声刺激时, 双声信号的 CF 成分频率均为神经元的 BF. 模拟蝙蝠补偿信号时, 改变脉冲 CF 成分频率, 脉冲信号的 CF 成分频率变化范围为: $BF \pm 0.5$ kHz, $BF \pm 1$ kHz, $BF \pm 2$ kHz, $BF \pm 3$ kHz, $BF \pm 4$ kHz, 回声的 CF 成分频率不变. 实验中不断变化双声刺激间隔(inter-pulse interval, IPI), 1、2、4、10、30、50、70、100 ms 间隔随机选取, 记录神经元在不同的 IPI 下对回声的恢复情况. 在 IPI 为 1~10 ms 时, 脉冲 (10 ± 2) ms 和回声 (10 ± 2) ms 的声刺激时程是重叠的, 因此神经元对回声的反应可能会与对脉冲的反应重叠在一起, 对于不能从潜伏期上明显区分的脉冲和回声反应, 我们通过公式: 回声反应数=脉冲和回声叠加的总反应数-单独脉冲对照反应数, 而计算出回声反应数. 通过绘制各补偿值下神经元对回声的恢复周期曲线, 确定各补偿值下神经元对回声恢复到单声对照的 50% 时的 IPI 值. 其中无补偿双声刺激时的 IPI 为标准 50% IPI. 在某一补偿值下最短的 50% IPI 为该神经元的最佳 50% IPI, 那么该补偿值为回声恢复最好的发声偏移值, 即最佳补偿值. 依据神经元在不同补偿值下的 50% IPI 变化情况, 绘制多普勒频移补偿值-50% IPI 曲线, 根据在不同补偿值下 50% IPI 的变化率是否超过标准 50% IPI 的 30%, 判断神经元对哪些范围的 DSC 值敏感, 即 DSC 范围. 若神经元在各个补偿值下 50% IPI 的变化率均不超过标准 50% IPI 的 30%, 则说明该神经元对 DSC 不敏感. 对于 DO 神经元而言, 在比较其对 CF-FM 声刺激反应的恢复周期与 SO 神经元有何不同时, 本实验比较的是 DO 神经元对 CF 成分反应的恢复周期.

通过 Spss 17.0 软件分析实验数据之间的显著性差异水平, 利用单因素方差分析(one-way ANOVA)、配对以及非配对 t 检验分析数据之间的差异性, 结果用平均值 $\pm$ 标准差表示. 并利用软件 Sigma Plot 10.0 进行图形绘制.

2 结 果

本实验共获得 IC 声敏感神经元 117 个, 对这些神经元的基本参数进行统计, 结果显示 IC 神经

元的 BF、MT 和 RD 分别为 $24.8 \sim 62.0 (46.2 \pm 9.2)$ kHz, $18 \sim 97 (51.1 \pm 19.9)$ dB 和 $892 \sim 3\ 714 (2\ 159.6 \pm 681.5)$ μ m.

2.1 IC 中两类神经元的反应模式

本研究在普氏蹄蝠 IC 中发现了两类神经元, 一类神经元在 CF 和 CF-FM 声刺激下, 仅对 CF 声成分响应, 为 SO 神经元(图 1a); 另一类神经元当给予 CF 声信号时, 仅对 CF 声起始响应(图 1b B1), 而当给予 CF-FM 声信号时, 神经元对 CF 和 FM 声成分的起始均响应, 为 DO 神经元(图 1b B2). DO 神经元第二个反应的潜伏期会随着 CF 时程的增加而延长, 但并不受 FM 时程的影响(图 1b B3、B4).

在本实验中记录到的 117 个神经元中, SO 神经元有 83(71%)个, DO 神经元有 34(29%)个, 且 SO 与 DO 神经元的 BF、MT 及 RD(45.4 ± 10.9) *vs* (45.1 ± 10.1) kHz; (50.6 ± 20.6) *vs* (46.1 ± 18.1) dB SPL; ($2\ 080.8 \pm 692.8$) *vs* ($2\ 158.4 \pm 56.7$) μ m 均无显著差异(independent t -test, $P > 0.05$). 另外, 不论是 SO 神经元, 还是 DO 神经元, 其 BF 随记录深度的增加而显著升高($P < 0.01$)(图 1c, d), 即两类神经元均沿背腹轴存在拓扑组构关系, 无明显差异. 虽然两类神经元的 BF 与 MT 分布并无相关性, 但从神经元 BF 的分布可以看出, 大部分 SO 神经元(60.2%, 50/83)的 BF 分布于第二谐波($48 \sim 60$ kHz)频率范围内, 而对于 DO 神经元, 只有不超过一半的神经元(47.1%, 16/34)的 BF 分布于第二谐波频率范围内(图 1e, f).

2.2 SO 和 DO 神经元对 DSC 信号反应的恢复周期

实验测定了 SO 和 DO 神经元在不同补偿条件下对回声反应的恢复周期曲线. 如图 2 所示, 一个代表性的 SO 神经元在各个补偿值下的回声反应恢复情况: 在无补偿条件下(non-DSC), 随着 IPI 逐渐增加, 神经元对回声的反应发放数逐渐增加(图 2a), 据此描绘出神经元在无补偿条件下对回声反应的恢复周期曲线(图 2b), 该神经元恢复周期曲线随着 IPI 的增加而增加, 恢复率达 50% 时的 IPI 为 35.2 ms, 为该神经元的标准 50% IPI(图中箭头所示). 通过比较该 SO 神经元在各个补偿值条件下(补偿值为 -4、-3、-2、-1、-0.5、0、0.5、1、2、3、4 kHz)的恢复周期曲线(图 2c), 发现该神经元在补偿值为 -4 kHz 时, 恢复率达 50% 时的 IPI 最短, 为 9.6 ms(最佳 50% IPI), -4 kHz 为该神经元的最佳补偿值. 图 2d 显示该神经元在不同补偿值

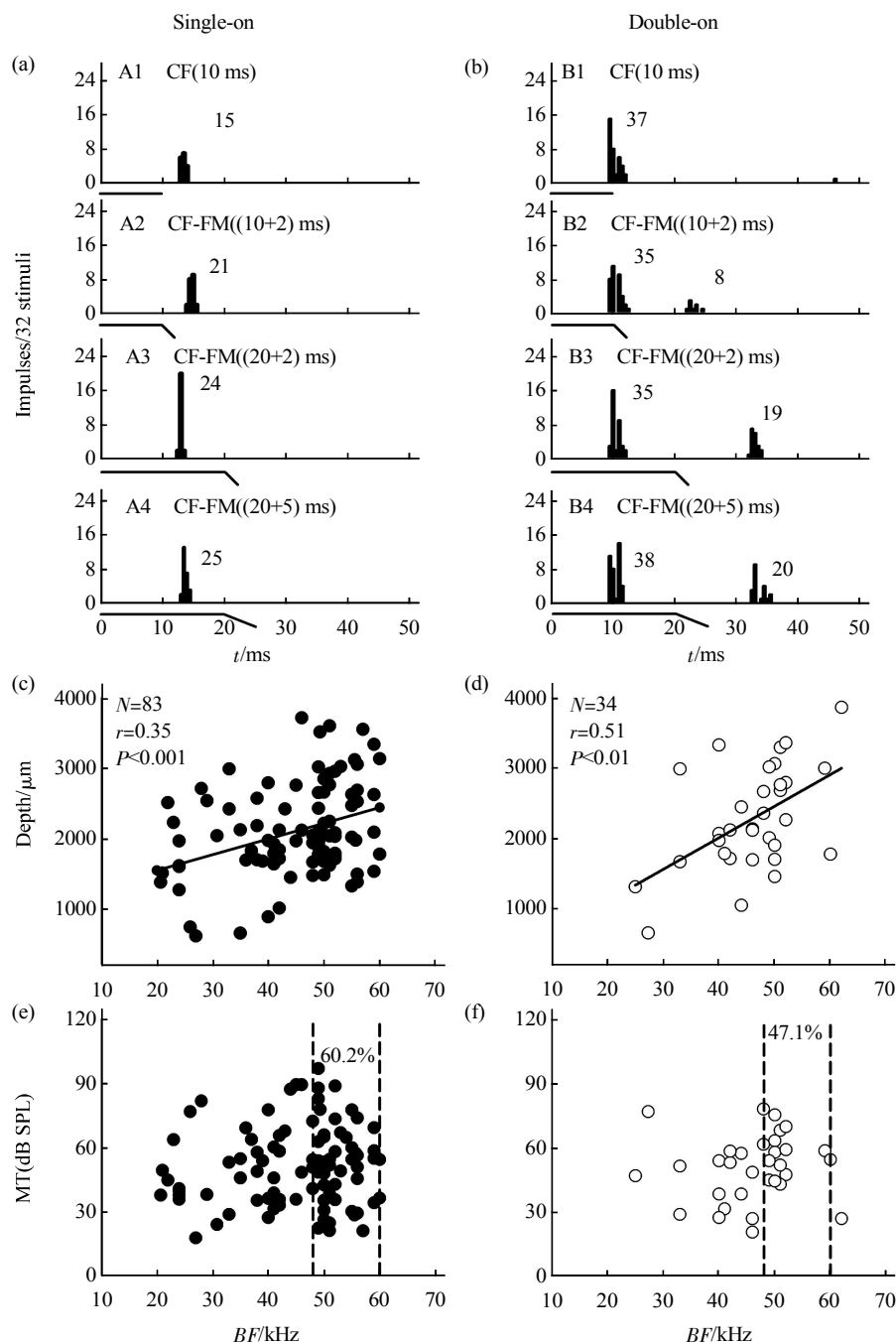


Fig. 1 The response patterns of SO neurons and DO neurons

(a) Showed the PSTHs (post-stimulus time histograms) of SO neuron to CF sound (A1) and CF-FM sounds with varied duration (A2–4). (b) Showed the PSTHs of DO neuron to CF sound (B1) and CF-FM sounds with varied duration (B2–4). The number of impulses was shown beside each histogram and the sound stimulation was sketched below each histogram. (c, d) Showed the distribution of best frequency (BF) against the recording depth (RD) of SO and DO neurons, respectively. (e, f) Showed the distribution of minimum threshold (MT) against the BF of SO and DO neurons, respectively. The scatter distributed in the dotted line showed the neurons distributed within the second harmonic and the percentage of neurons showed on top of each panel. The BF(kHz), MT(dB SPL) and RD(μ m) of these two representative neurons were 50, 47, and 1 912 (A, 161 016); 36, 75, and 1 958 (B, 170 518).

下的 50% IPI 变化情况, 可以观察到该神经元在 DSC 值为 $-4 \sim -1.63$ kHz 之间时 (DSC 范围, 双箭头所示), 50% IPI 值较小, 即神经元对回声反应的

恢复能力较好, 且最佳补偿值落在正向补偿范围 (positive compensation area, PA) 内。

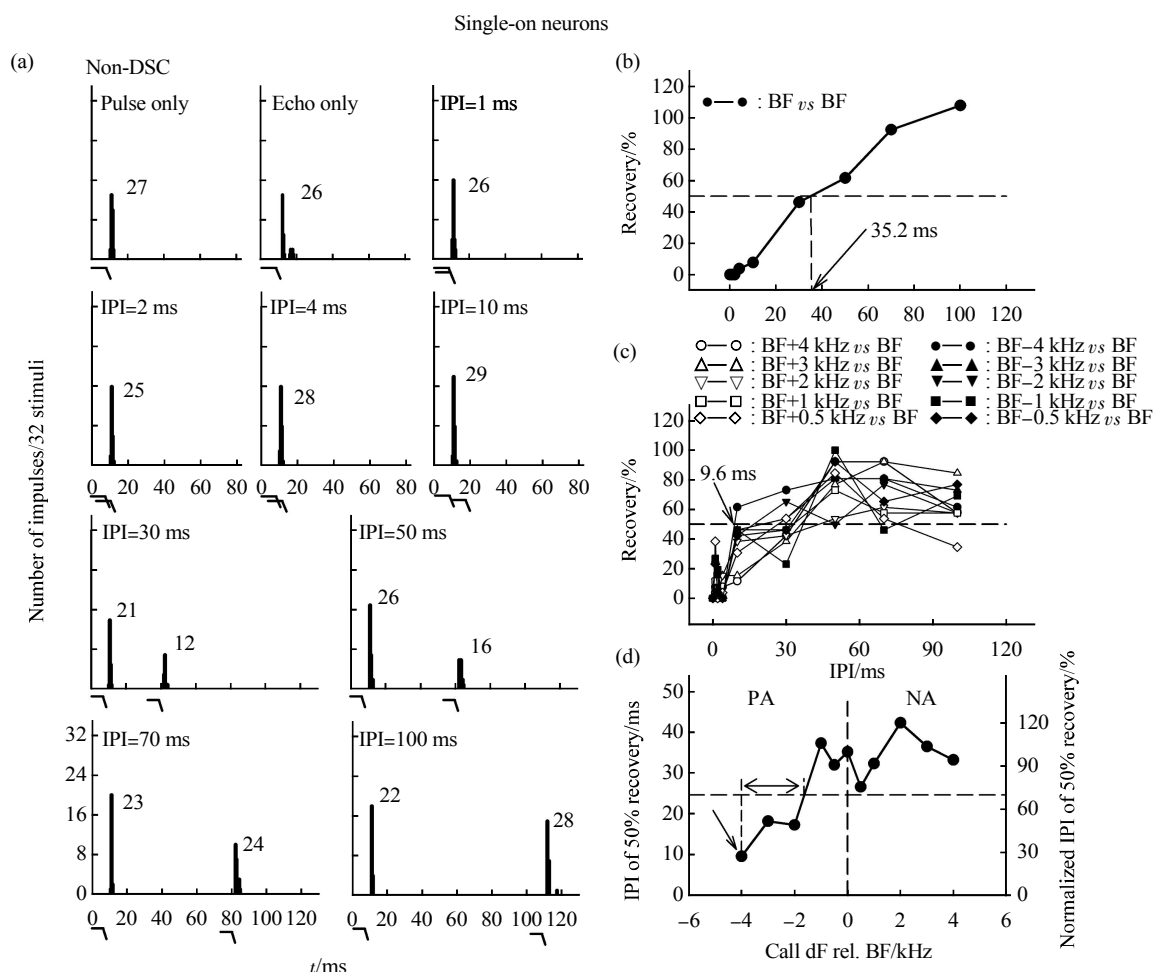


Fig. 2 Recovery cycle curves and 50% IPI of a representative SO neuron obtained under different compensated condition
 (a, b) Respectively showed the PSTHs and the recovery cycle curve of SO neuron with uncompensated pulse-echo pairs at varied inter-pulse intervals. The standard 50% IPI (50% recovery time of response to echo under uncompensated condition) was 35.2 ms and indicated by single arrow. (c) Showed the recovery cycle curves of SO neuron under different compensated condition. The best 50% IPI (50% recovery time of response to echo under best compensated condition) was 9.6 ms. (d) Showed the Doppler shift compensation value - 50% IPI curve, single arrow represented the best 50% IPI and the corresponding compensation value was the best compensation value, double arrows represented the DSC selective range. PA, positive DSC area; NA, negative DSC area. The BF (kHz), MT (dB SPL) and RD (μm) of SO neuron were 49.0, 49, and 1 943, respectively (16102785).

图 3 表示一个代表性的 DO 神经元在各个补偿值下对回声反应的恢复情况. 在无补偿双声刺激条件下(non-DSC), DO 神经元对回声的反应随着 IPI 增加而增加(图 3a), 该神经元的标准 50% IPI 为 26.8 ms(图 3b, 箭头所示). 在不同补偿条件下(补偿值为-4、-3、-2、-1、-0.5、0、0.5、1、2、3、4 kHz), 神经元的恢复周期曲线会有所变化, 其中补偿值为 2 kHz 时, 恢复率达 50% 的 IPI 最短, 为 0.8 ms(最佳 50% IPI)(图 3c, 箭头所示). 图 3d 表示该神经元在不同补偿值下的 50% IPI 变化情况, 可以观察到该神经元的最佳补偿值为 2 kHz(单箭

头), DSC 范围为 1.13~4.0 kHz(双箭头所示), 且最佳补偿值落在负向补偿范围(negative compensation area, NA)内.

2.3 SO 和 DO 神经元最佳补偿值分布

本实验比较了对 DSC 信号敏感的 61 个 SO 和 25 个 DO 神经元的最佳补偿值分布情况(图 4). 发现有 47.5%(29/61) 的 SO 神经元和 36.0%(9/25) 的 DO 神经元的最佳补偿值分布在正向补偿范围内, 而剩下 52.5%(32/61) 的 SO 神经元和 64.0%(16/25) 的 DO 神经元的最佳补偿值则分布在负向补偿范围. SO 神经元在 -4~4 kHz 各个补偿值内均匀分

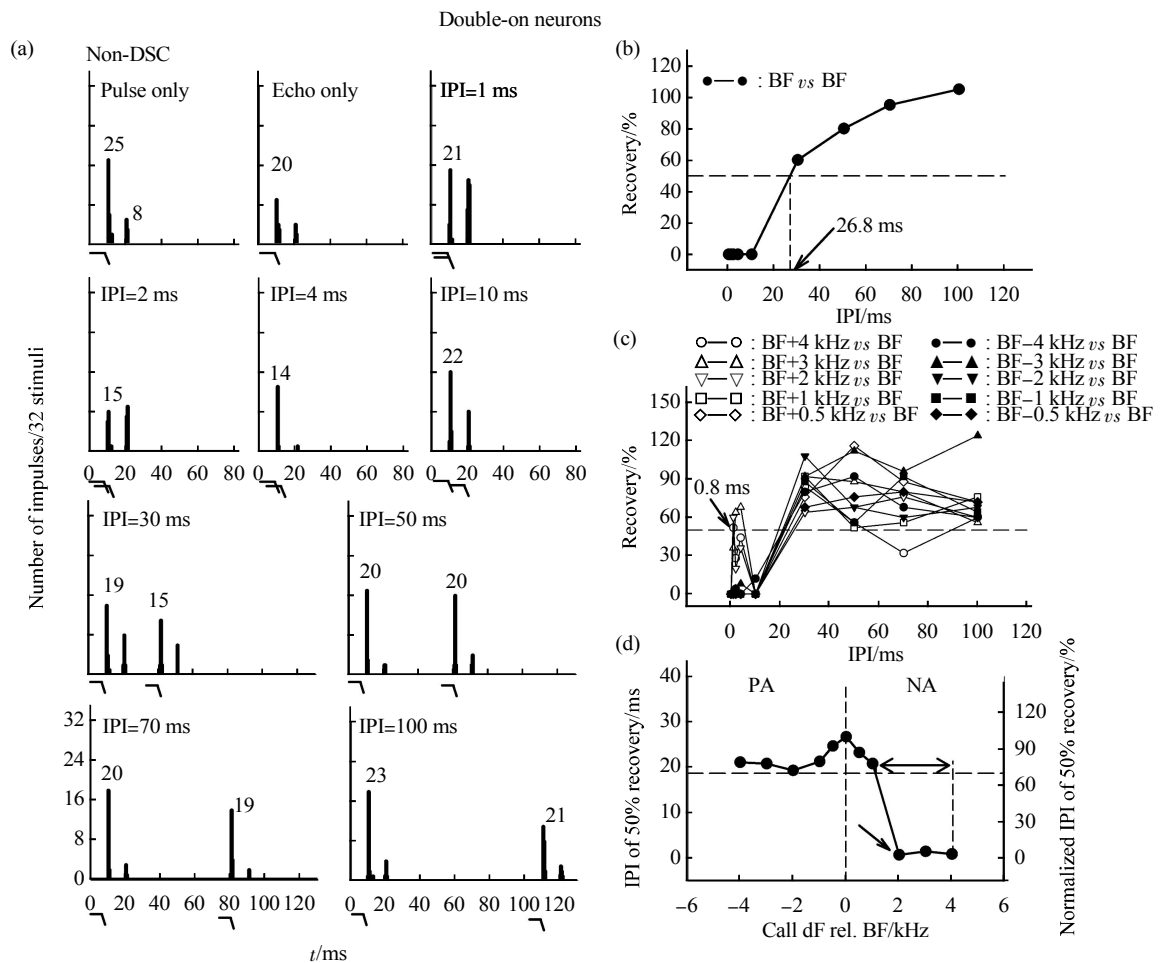


Fig. 3 Recovery cycle curves and 50% IPI of a representative DO neuron obtained under different compensated condition (a, b) Respectively showed the PSTHs and the recovery cycle curve of DO neurons with uncompensated pulse-echo pairs at varied inter-pulse intervals. The standard 50% IPI (50% recovery time of response to echo under uncompensated condition) was 26.8 ms and indicated by single arrow. (c) Showed the recovery cycle curves of DO neurons under different compensated condition. The best 50% IPI (50% recovery time of response to echo under best compensated condition) was 0.8 ms. (d) Showed the Doppler shift compensation value - 50% IPI curve, single arrow represented the best 50% IPI and the corresponding compensation value was the best compensation value, double arrows represented the DSC selective range. PA, positive DSC area; NA, negative DSC area. The BF (kHz), MT (dB SPL) and RD (μm) of DO neurons were 52.0, 48, and 2 273, respectively (160412).

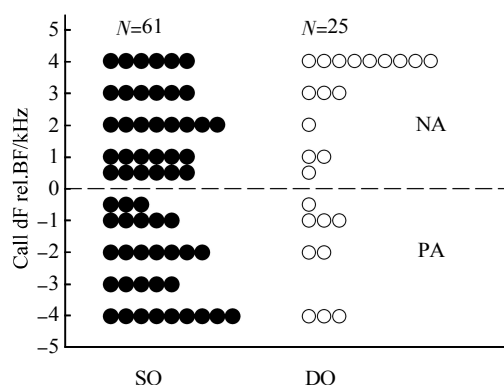


Fig. 4 The best compensation value distribution of SO neurons and DO neurons

Scatter plots showed the distribution of the best compensation value of SO (filled circles) and DO neurons (unfilled circles). PA, positive DSC area; NA, negative DSC area; N, the number of neurons.

布, 且最佳补偿值在 $-3 \sim 3$ kHz 之间的神经元数目占了 75.4%, 而 DO 神经元的最佳补偿值则集中分布在负向补偿范围内, 且大部分位于 4 kHz, 最佳补偿值在 $-3 \sim 3$ kHz 之间的神经元数目仅占了 52.0%. 此外, 相比较于 DO 神经元, SO 神经元最佳补偿值在 $-4 \sim 2$ kHz 范围内的神经元比例要大很多(80.3% vs 52.0%).

2.4 SO 与 DO 神经元对正向 DSC 信号的反应比较

为研究 SO 与 DO 神经元在加工处理正向 DSC 信息上的差异, 实验分析了最佳补偿值在正向补偿范围内的 29 个 SO 神经元(PA-SO)和 9 个 DO 神经元(PA-DO)的 50% IPI 的变化情况. 如图 5a 所示, 当声刺激由无补偿双声刺激(non-DSC)条件转变为

最佳补偿条件时(best-DSC), 29 个 PA-SO 神经元的 50% IPI 值由初始的广泛分布于 SR (short recovery, $\text{IPI} < 10 \text{ ms}$), MR (moderate recovery, $10 \text{ ms} < \text{IPI} < 30 \text{ ms}$)和 LR(long recovery, $\text{IPI} > 30 \text{ ms}$)区域向 SR 区域集中, 平均 50% IPI 值也显著缩短($(59.8 \pm 38.0) \text{ ms}$ vs $(7.7 \pm 15.3) \text{ ms}$, $P < 0.001$) (图 5d); 9 个 PA-DO 神经元的 50% IPI 值也由初始的广泛分布于 SR、MR 和 LR 区域向 SR 区域集

中, 平均 50% IPI 值也显著缩短($(41.5 \pm 45.6) \text{ ms}$ vs $(1.8 \pm 1.9) \text{ ms}$, $P < 0.001$) (图 5b, e), 进一步比较两类神经元的 50% IPI 缩短的变化率发现, PA-SO 神经元中缩短变化率超过 70% 的神经元占了 72.5% (21/29), PA-DO 神经元中缩短变化率超过 70% 的神经元则占了 55.5% (5/9) (图 5c), 但两类神经元的平均 50% IPI 变化率无显著性差异($(-80.9 \pm 24.4)\%$ vs $(-75.0 \pm 25.8)\%$, $P > 0.05$) (图 5f). 实验还发现,

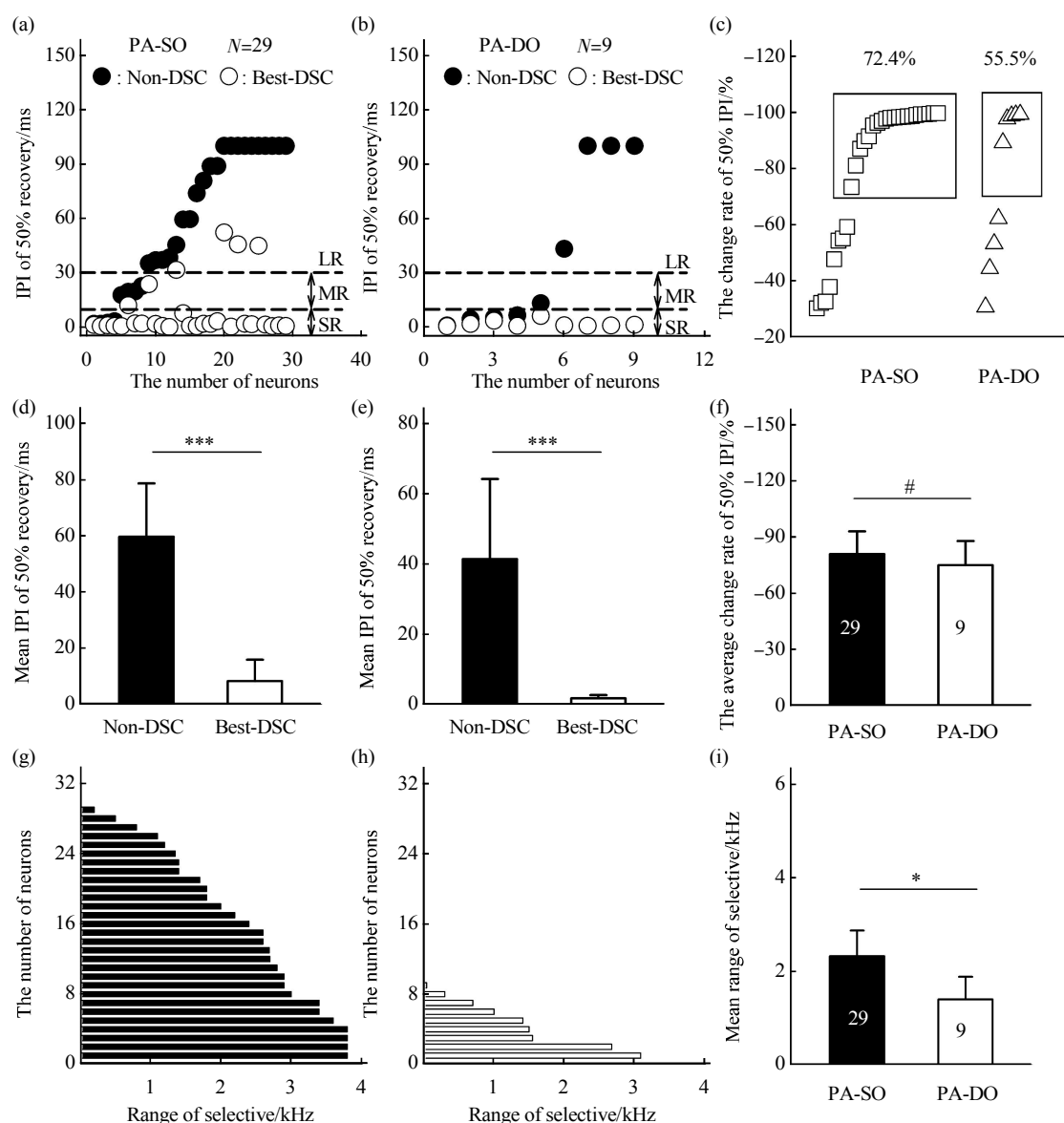


Fig. 5 The comparison of ability to process positive DSC between PA-SO and PA-DO neurons

(a) Scatter plots showed the distribution of 50% IPI under the uncompensated (filled circles) and the best compensated condition (unfilled circles) of PA-SO neurons. (b) Scatter plots showed the distribution of 50% IPI under the uncompensated (filled circles) and the best compensated condition (unfilled circles) of PA-DO neurons. N , the number of neurons; SR, short recovery ($\text{IPI} < 10 \text{ ms}$); MR, moderate recovery ($10 \text{ ms} < \text{IPI} < 30 \text{ ms}$); LR, long recovery ($\text{IPI} > 30 \text{ ms}$). (d, e) Comparison of the mean 50% IPI under the uncompensated and the best compensated condition of the two types of IC neurons. (c, f) Respectively showed the change rate of 50% IPI of PA-SO and PA-DO neurons when the sound stimulus was changed from the uncompensated condition to the best compensated condition. And the neurons whose rate of shortening of 50% IPI exceeded 70% were showed in black box and the percentage was showed on top of the box. (g, h) Respectively showed the DSC selective range of PA-SO and PA-DO neurons. (i) Showed the mean comparison of DSC selective range between PA-SO and PA-DO neurons. * $P < 0.05$; *** $P < 0.001$; # $P > 0.05$.

PA-SO 和 PA-DO 神经元在选择性处理正向 DSC 信息时, 神经元所敏感的 DSC 范围存在差异. 统计分析发现, PA-SO 神经元的 DSC 范围为 0.2~3.8 kHz (图 5g), 而 PA-DO 神经元则为 0.1~3.1 kHz (图 5h), 且 PA-SO 神经元的平均 DSC 范围要显著宽于 PA-DO 神经元 ((2.3 ± 1.1) vs (1.4 ± 1.0) kHz, $P < 0.05$) (图 5i).

2.5 SO 与 DO 神经元对负向 DSC 信号的反应比较

同样, 为了比较 SO 与 DO 神经元在加工处理

负向 DSC 信息上的差异, 实验分析了最佳补偿值在负向补偿范围内的 32 个 SO 神经元(NA-SO)和 16 个 DO 神经元(NA-DO)的 50% IPI 变化情况. 当声刺激由无补偿双声刺激(non-DSC)条件转变为最佳补偿条件(best-DSC)时, 32 个 NA-SO 神经元的 50% IPI 值向 SR 区域集中, 平均 50% IPI 值也显著缩短 ((61.5 ± 39.2) vs (2.5 ± 2.2) ms, $P < 0.001$) (图 6a, d), 16 个 NA-DO 神经元的 50% IPI 值也向 SR 区域集中, 平均 50% IPI 值也显著缩短 ((63.1 ± 19.7) vs

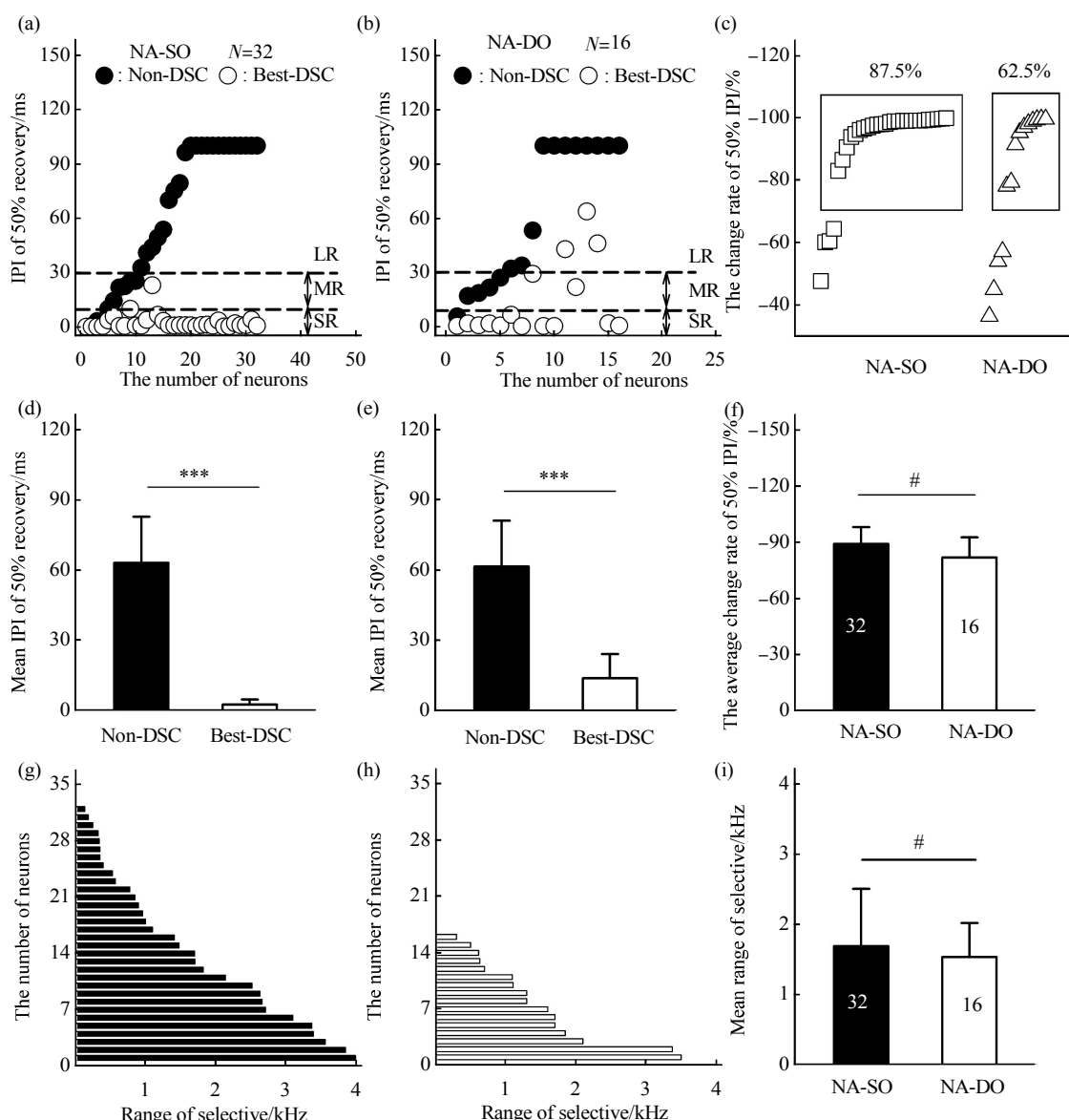


Fig. 6 The comparison of ability to process negative DSC between NA-SO and NA-DO neurons

(a) Scatter plots showed the distribution of 50% IPI under the uncompensated (filled circles) and the best compensated condition (unfilled circles) of NA-SO neurons. (b) Scatter plots showed the distribution of 50% IPI under the uncompensated (filled circles) and the best compensated condition (unfilled circles) of NA-DO neurons. *N*, the number of neurons; SR, short recovery (IPI < 10 ms); MR, moderate recovery (10 ms < IPI < 30 ms); LR, long recovery (IPI > 30 ms). (d, e) Comparison of the mean 50% IPI under the uncompensated and the best compensated condition of the two types of IC neurons. (c, f) Respectively showed the change rate of 50% IPI of NA-SO and NA-DO neurons when the sound stimulus was changed from the uncompensated condition to the best compensated condition. And the neurons whose rate of shortening of 50% IPI exceeded 70% were showed in black box and the percentage was showed on top of the box. (g, h) Respectively showed the DSC selective range of NA-SO and NA-DO neurons. (i) Showed the mean comparison of DSC selective range between NA-SO and NA-DO neurons. *** $P < 0.001$; # $P > 0.05$.

(13.8 ± 10.3) ms, $P < 0.001$)(图 6b, e). 进一步比较两类神经元的 50% IPI 缩短的变化率发现, NA-SO 神经元中缩短变化率超过 70% 的神经元占了 87.5% (28/32), NA-DO 神经元中缩短变化率超过 70% 的神经元则占了 62.5% (10/16)(图 6c), 但两类神经元的平均 50% IPI 变化率无显著性差异($-88.9 \pm 17.9\%$ vs $-75.0 \pm 25.8\%$, $P > 0.05$)(图 6f). NA-SO 和 NA-DO 神经元在选择性处理负向 DSC 信息时, 神经元所敏感的 DSC 范围也有所不同. 统计分析发现, NA-SO 神经元的 DSC 范围为 0.1~3.9 kHz (图 6g), 而 NA-DO 神经元则为 0.3~3.5 kHz (图 6h), 但两类神经元的平均 DSC 范围无显著性差异(1.7 ± 1.6 vs 1.5 ± 1.0 kHz, $P > 0.05$)(图 6i).

2.6 无补偿和最佳补偿条件下, DO 神经元对回声 CF 和 FM 成分反应的恢复情况

本实验除了对 SO 神经元的恢复周期和 DO 神经元对 CF 成分反应的恢复周期进行比较外, 还比较了单个 DO 神经元中, CF 成分和 FM 成分各自反应的恢复周期有何不同. 结果发现在无补偿条件下, DO 神经元对 FM 成分的恢复能力要强于 CF

成分, 如图 7a 所示, 该神经元对 CF 成分反应的恢复率在 33.9 ms 时才恢复到 50%, 而对 FM 成分反应的恢复率却在 4.4 ms 即可达 50%. 而在最佳补偿条件下, 该神经元对 CF 成分的恢复能力显著提高, 甚至在 IPI 为 0.4 ms 时就早于 FM 成分先恢复到 50%(图 7b).

进一步统计 14 个 DO 神经元中, CF 成分和 FM 成分反应的恢复周期有何不同, 发现在无补偿条件下, DO 神经元对 CF 成分反应恢复的 50% IPI 明显长于 FM 成分(标准 50% IPI: (61.4 ± 41.2) ms vs (35.4 ± 45.3) ms, $P < 0.05$); 而在最佳补偿条件下, DO 神经元对 CF 成分反应恢复的 50% IPI 则显著短于 FM 成分(最佳 50% IPI: (9.1 ± 16.8) ms vs (41.9 ± 43.5) ms, $P < 0.05$). 实验结果还显示, 当声刺激由无补偿向最佳补偿条件转变时, DO 神经元对回声 CF 成分反应恢复到 50% 所需的 IPI 显著缩短((61.4 ± 41.2) ms vs (9.1 ± 16.8) ms, $P < 0.01$), 而对回声 FM 成分反应恢复到 50% 所需的 IPI 值则未见明显变化((35.4 ± 45.3) ms vs (41.9 ± 43.5) ms, $P > 0.05$)(图 7c).

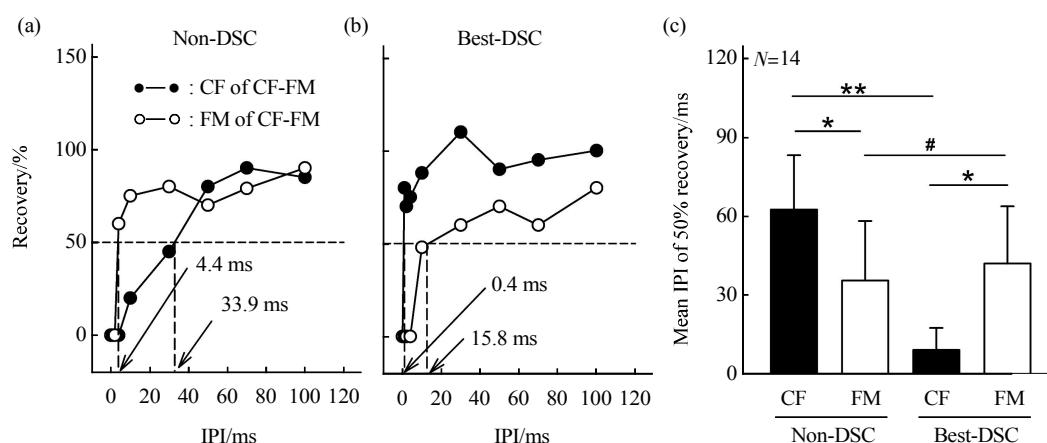


Fig. 7 The recovery cycle comparison of DO neurons response to CF and FM component in echo

(a) The recovery cycle curves of a representative DO neuron response to CF and FM component in echo under the uncompensated condition. (b) The recovery cycle curves of a representative DO neuron response to CF and FM component in echo under the best compensated condition, the arrow indicated the values of 50% IPI. (c) The comparison of the mean value of 50% IPI of DO neurons response to CF and FM component in echo under the uncompensated and the best compensated condition, N , the number of neurons. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; # $P > 0.05$. The BF (kHz), MT (dB SPL) and RD (μ m) of DO neurons is 60.0, 55, and 1784, respectively (161220127).

3 讨 论

蝙蝠飞行过程中, 为了从回声最大程度地获取目标信息, 蝙蝠可随时因周围环境的变化和需要

而调节其发声信号. 对于 CF-FM 蝙蝠而言, 在其发出声信号的多个可调变的参数之中, 频率参数的调变是最为严苛的. 无论 CF-FM 蝙蝠处于何种状态, 都要求其具有精确调节发声频率, 以保证回声

频率能够维持在听觉最敏锐的频率范围内的能力,即具有 DSC 补偿行为的能力。为适应 DSC 行为,CF-FM 蝙蝠听中枢也演化出了加工 DSC 信号的特化功能。本研究在普氏蹄蝠 IC 上记录到对行为相关声刺激反应模式不同的 SO 和 DO 神经元,通过比较两类神经元的最佳补偿值分布情况、DSC 后 50% IPI 的变化率,以及 DSC 范围的分布情况,发现均存在明显差异,因此推测两类神经元在加工 DSC 信号时的能力和作用有所不同。

3.1 SO 和 DO 神经元的听觉反应特性差异

普氏蹄蝠的回声定位信号一般包含 3 个谐波,每一个谐波都包含一段时程较长的 CF 成分以及末尾的 FM 信号,3 个谐波 CF 成分频率依次为 29.5、59.1 和 88.5 kHz,其中能量最高的为第二谐波^[21]。本研究发现,普氏蹄蝠 SO 和 DO 神经元的基本参数,如 BF、MT 以及记录深度等均无显著性差异($P > 0.05$),且两类神经元的 BF 均随记录深度的增加而显著升高($P < 0.01$)(图 1c, d),提示两类神经元均可见沿背腹轴存在拓扑组构关系。另外,虽然两类神经元的 BF 与 MT 分布并无相关性,但从 BF 分布情况来看,60.2%的 SO 神经元 BF 分布于第二谐波(48~60 kHz)频率范围内,而 47.1%的 DO 神经元 BF 分布于第二谐波频率范围内(图 1e, f),该实验结果提示,主频神经元在 IC 高度扩张,即行为相关的频率在 CF-FM 蝙蝠基底膜中央凹上过度表征的特点,在 IC 也得到了保持。另外,与 DO 神经元相比,SO 神经元更多地集中于主频附近。行为学研究表明,在自然飞行状态中,DSC 行为主要发生在能量最高的谐波中^[22],因此集中于主频附近的 SO 神经元则更有利于 CF-FM 蝙蝠精确处理 DSC 后的回声信息。

3.2 SO 与 DO 神经元处理 DSC 信号的功能差异

回声定位蝙蝠飞行过程中,面临的一大考验就是如何从间隔很近的脉冲-回声对中有效地提取回声信号,这就对听中枢神经元的恢复周期提出了很高的要求。由于神经元的恢复周期反映了单个神经元在双声间隔较短时对第二个声脉冲反应的恢复能力,即恢复周期越短,恢复能力越高^[23-26]。那么,在回声定位蝙蝠特定的行为任务中,听觉系统能够适应性地对神经元的恢复周期进行调节并提高恢复能力则具有非常重要的意义。本实验发现,无论是 SO 还是 DO 神经元,在无补偿条件下,神经元的恢复周期(50% IPI)都相对较长,而发声频率进行补偿后,恢复周期会缩短,每个神经元都有一个最佳

的发声补偿频率,在该最佳补偿频率下(最佳补偿值),神经元的恢复周期最短(最佳 50% IPI)。但 SO 和 DO 神经元的最佳补偿值分布却并不一致,SO 神经元在各个补偿值下均有分布,而 DO 神经元却在负向补偿值 4 kHz 处有高比例的集中分布(图 4)。实验结果还显示 SO 神经元中最佳补偿值在-3~3 kHz 之间的神经元数目占了绝大多数(75.4%),而 DO 神经元的最佳频率在-3~3 kHz 之间的神经元数目占了 1/2 以上(52.0%)。这种大部分 IC 神经元对-3~3 kHz 补偿值敏感的结果,与在 FM 蝙蝠 IC 上研究发现发声频率越是偏离最佳频率掩蔽效应越弱的结果是不同的^[27],提示 CF-FM 蝙蝠 IC 神经元对发声频率的偏移和补偿是具有选择性。由于蝙蝠 DSC 行为可分为正向和负向补偿两类^[3],且在不同飞行时段蝙蝠的 DSC 数据会不同^[9, 28],因此对不同发声频率偏移选择性敏感的神经元可能在不同的飞行任务中发挥各自的作用,即 IC 神经元在完成不同 DSC 补偿任务时存在着分工与合作。如 SO 神经元在各个补偿值下均有分布,且最佳补偿值落在行为学录音测得的补偿范围内(-4~2 kHz)^[9-10, 13]的神经元比例较 DO 神经元高(80.3% *vs* 52.0%),这提示蝙蝠正向和负向补偿的各个阶段都需要大量的对 CF 成分专一敏感的 SO 神经元来处理补偿信号以判断猎物速度信息,而对 CF 和 FM 成分均敏感的 DO 神经元的最佳补偿值在-4~2 kHz 范围内分布比例较低,则提示 DO 神经元在蝙蝠多普勒频移补偿过程中可能更多关注的是 FM 成分携带信息,以判断猎物距离。

为进一步研究 SO 与 DO 神经元在加工处理不同的 DSC 信息上的差异,实验首先分析了对正向 DSC 信号敏感的 PA-SO 和 PA-DO 神经元恢复周期受正向 DSC 的影响,发现当声刺激由无补偿转变为最佳补偿条件时,两类神经元的恢复周期都迅速缩短,由原先的大部分分布于 LR 区,迅速地向 SR 区集中。先前有关 CF-FM 蝙蝠恢复周期的研究已有报道^[29-30],依据神经元恢复周期的长短可将 IC 神经元分为 SR、MR 和 LR 三种类型,其中 SR 型神经元对于回声信息的提取速度最快,也正好适应于蝙蝠在飞行捕获相提高脉冲重复率的需要^[31]。可见,CF-FM 蝙蝠的 DSC 行为会促使 IC 中 SO 和 DO 神经元调整其恢复周期,提高神经元对回声反应的恢复能力,进而对靶物信息快速提取并做出正确判断。实验还发现蝙蝠正向 DSC 行为对 PA-SO 神经元的影响超过了 PA-DO 神经元,如蝙蝠在发

生 DSC 行为后, PA-SO 神经元中恢复周期缩短率超过 70% 的神经元占了绝大多数(72.5%, 21/29), 而 PA-DO 神经元中缩短率超过 70% 的神经元只占了 1/2 左右(55.5%, 5/9). 另外 PA-SO 神经元敏感的 DSC 范围也较 PA-DO 神经元大(图 5). 该结果提示 IC 中的 SO 神经元可能较 DO 神经元更能充分利用蝙蝠正向 DSC 行为, 来提高对回声反应的恢复能力. 蝙蝠正向补偿行为发生在追逐猎物时逐渐靠近猎物的过程中^[32], 主要分布于主频的 SO 神经元对回声 CF 成分频率的变化极为敏感, 因此, SO 神经元不仅可以精确分辨 CF 成分频率的漂移, 更能在正向 DSC 时快速缩短恢复周期, 以最大程度地获取猎物信息并准确判断与猎物的相对速度.

同样, 从负向 DSC 对 SO 和 DO 神经元恢复周期的影响来看, 负向补偿能显著缩短神经元的恢复周期($P < 0.001$), 且对 NA-SO 神经元恢复周期缩短的程度超过了 NA-DO 神经元, 但两类神经元敏感的 DSC 范围却无显著性差异(图 6). 该实验结果也提示蝙蝠负向 DSC 行为对 NA-SO 神经元的影响超过了 NA-DO 神经元. 相关研究发现, CF-FM 蝙蝠进行负向 DSC 往往是出现在靶物突然加速逃离以及“翻筋斗”着陆阶段^[10, 33]. 此时, 蝙蝠需要听中枢在较短时间内快速分析出靶物的速度信息, 因此, 在负向补偿时, 具有更短恢复周期且对回声 CF 频率变化分辨能力更高的 NA-SO 神经元可能更能胜任这项任务.

3.3 DO 神经元对回声 CF 和 FM 成分反应的恢复周期受 DSC 行为的影响

与 SO 神经元不同, 当给予 CF-FM 蝙蝠行为相关声刺激时, DO 神经元不仅对 CF 成分的起始产生反应, 也对 FM 成分的起始产生反应. 由于 CF 成分承载靶物速度与振翅信息, FM 成分承载靶物距离与细节信息^[21, 34-36], 因此相比于 SO 神经元, DO 神经元在处理回声定位信号时可能承担的任务更复杂与多样^[19]. 那么 DO 神经元又是如何协调处理两种声成分呢? 本研究发现, 随着蝙蝠行为任务的改变, DO 神经元对回声的反应也发生适应性变化, 主要体现为对两类声成分反应的恢复周期出现适应性改变. 在无补偿刺激条件下, DO 神经元对 FM 成分的恢复率较高, 恢复率达 50% 时的恢复周期要显著短于 CF 成分, 而当声刺激转变为最佳补偿条件时, 神经元对 CF 成分的恢复率显著提高, 反而快于对 FM 成分的恢复. 统计结果还显

示, 多普勒频移补偿对回声 CF 成分反应恢复的影响非常显著($P < 0.01$), 而对回声 FM 成分反应的恢复则未见明显影响($P > 0.05$)(图 7). 该实验结果提示, 为适应蝙蝠飞行中的 DSC 行为, DO 神经元会通过提高对回声 CF 成分的恢复而更多地获取有关猎物的速度和振翅信息, 而到了捕食的最后阶段, 无需 DSC 行为时, DO 神经元则专注于对 FM 成分信息的分析, 以精确探知猎物的质地. 早期行为学研究也证实, 飞行中的蝙蝠在完成 DSC 行为时, 从起飞到降落, 其发声信号 CF 成分频率呈现“U 型”变化, 即补偿值先增加, 然后稳定于一个高水平, 随着蝙蝠逐渐靠近猎物, 并最终捕获到猎物和着陆, 补偿值会逐渐变小, 甚至无 DSC 行为^[9]. 可见, DO 神经元这种在蝙蝠不同的 DSC 补偿状态下, 对 CF 和 FM 成分恢复周期的调节, 是与蝙蝠 DSC 行为相适应的.

人类的声语言和动物的声通讯, 均是在习得和进化过程中适应环境的自然产物. 而声信号在脑内被加工的过程也是听觉中枢历经千万年的演化, 对行为相关的声刺激和声模式产生适应性反应的过程, 是长期的自然选择. CF-FM 蝙蝠听中枢在长期的自然选择中演化出了对行为相关声刺激产生不同反应模式的 SO 和 DO 神经元, 并在不同回声定位任务中承担不同角色, 这是听觉系统对蝙蝠回声定位行为的适应性进化.

参 考 文 献

- [1] Simmons J A, Stein R A. Acoustic imaging in bat sonar: echolocation signals and the evolution of echolocation. *Journal of Comparative Physiology*, 1980, **135**(1): 61-84
- [2] Neuweiler G. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiological Reviews*, 1990, **70**(3): 615-641
- [3] Neuweiler G, Metzner W, Heilmann U, *et al.* Foraging behaviour and echolocation in the rufous horseshoe bat (*Rhinolophus rouxi*) of Sri Lanka. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 1987, **20**(1): 53-67
- [4] Schuller G, Pollak G. Disproportionate frequency representation in the inferior colliculus of doppler-compensating Greater Horseshoe bats: evidence for an acoustic fovea. *Journal of Comparative Physiology*, 1979, **132**(1): 47-54
- [5] Schnitzler H U. Die ultraschall-ortungslaute der *Hufeisen-Fledermäuse* (*Chiroptera-Rhinolophidae*) in verschiedenen Orientierungssituationen. *Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie*, 1968, **57**(4): 376-408
- [6] Schnitzler H U. Comparison of echolocation behavior in *Rhinolophus ferrumequinum* and *Chilonycteris rubiginosa*. *Bijdragen Tot De Dierkunde*, 1970, **40**(1): 77-80
- [7] Lancaster W C, Keating A W, Jr H O. Ultrasonic vocalizations of

- flying bats monitored by radiotelemetry. Journal of Experimental Biology, 1992, **173**(6): 43–58
- [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. Journal of the Acoustical Society of America, 2005, **118**(6): 3927–3933
- [9] Schnitzler H U, Denzinger A. Auditory fovea and doppler shift compensation: adaptations for flutter detection in echolocating bats using CF-FM signals. Journal of Comparative Physiology A, 2011, **197**(5): 541–559
- [10] 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. The Journal of Experimental Biology, 2002, **205**(11): 1607–1616
- [11] Schnitzler H U. Control of doppler shift compensation in the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. Journal of Comparative Physiology, 1973, **82**(1): 79–92
- [12] Rübsamen R, Schuller G. Laryngeal nerve activity during pulse emission in the CF-FM bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. Journal of Comparative Physiology, 1981, **143**(3): 323–327
- [13] Schuller G. Hearing characteristics and doppler shift compensation in South Indian CF-FM bats. Journal of Comparative Physiology, 1980, **139**(4): 349–356
- [14] Grinnell A D, Hagiwara S. Adaptations of the auditory nervous system for echolocation. Zeitschrift für Vergleichende Physiologie, 1972, **76**(1): 41–81
- [15] Henson O W, Schuller G, Vater M. A comparative study of the physiological properties of the inner ear in doppler shift compensating bats (*Rhinolophus rouxi* and *Pteronotus parnellii*). Journal of Comparative Physiology A, 1985, **157**(5): 587–597
- [16] Fu Z Y, Tang J, Jen P H, *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 Research, 2010, **1306**(1306): 39–52
- [17] Tang J, Fu Z Y, Jen P H, *et al.* Recovery cycles of single-on and double-on neurons in the inferior colliculus of the leaf-nosed bat, *Hipposideros armiger*. Brain Research, 2011, **1385**(6): 114–126
- [18] Fu Z Y, Xu N, Wang J, *et al.* The role of the FM component in shaping the number of impulses and response latency of inferior collicular neurons of *Hipposideros armiger* elicited by CF-FM sounds. Neuroscience Letters, 2014, **576**: 97–101
- [19] Li Y, Fu Z Y, Yang M, *et al.* Post-spike hyperpolarization participates in the formation of auditory behavior-related response patterns of inferior collicular neurons in *Hipposideros pratti*. Neuroscience, 2015, **289**: 443–451
- [20] Suga N. Principles of auditory information-processing derived from neuroethology. Journal of Experimental Biology, 1989, **146**: 277–286
- [21] 李琳, 付子英, 王丽萍, *et al.* 普氏蹄蝠下丘谐波内外神经元处理多普勒频移补偿信息的差异. 生物化学与生物物理进展, 2014, **41**(12): 1235–1244
- Li L, Fu Z Y, Wang L P, *et al.* Progress in Biochemistry and Biophysics, 2014, **41**(12): 1235–1244
- [22] Schnitzler H U. Compensation von Dopplereffekten bei Hufeisen-Fledermäusen. Naturwissenschaften, 1967, **54**(19): 523–523
- [23] Wang X, Luo F, Jen P H, *et al.* Recovery cycle of neurons in the inferior colliculus of the FM bat determined with varied pulse-echo duration and amplitude. Chinese Journal of Physiology, 2010, **53**(2): 119–129
- [24] Zhang A, Hu F, He Q, *et al.* Doppler shift removal based on instantaneous frequency estimation for wayside fault diagnosis of train bearings. Journal of Vibration & Acoustics, 2014, **136** (2): 0210191-10
- [25] Grinnell A D. The neurophysiology of audition in bats: temporal parameters. Journal of Physiology, 1963, **167**(1): 67–96
- [26] Chen Q C, Jen P H. Pulse repetition rate increases the minimum threshold and latency of auditory neurons. Brain Research, 1994, **654**(1): 155–158
- [27] 付子英, 唐佳, 陈其才. 偏离最佳频率的声信号对几内亚长翼蝠下丘神经元的前掩蔽. 生物物理学报, 2011, **27**(1): 47–56
- Fu Z Y, Tang J, Chen Q C. Acta Biophysica Sinica, 2011, **27**(1): 47–56
- [28] Surlykke A, Moss C F. Echolocation behavior of big brown bats, *Eptesicus fuscus*, in the field and the laboratory. The Journal of the Acoustical Society of America, 2000, **108**(5): 2419–2429
- [29] Friend J H, Suga N, Suthers R A. Neural responses in the inferior colliculus of echolocating bats to artificial orientation sounds and echoes. Journal of Cellular Physiology, 1966, **67**(2): 319–332
- [30] 唐佳, 付子英, 吴飞健. 声刺激时程和模式影响大蹄蝠下丘神经元的恢复周期. 生理学报, 2010, **62**(5): 469–477
- Tang J, Fu Z Y, Wu F J. Acta Physiologica Sinica, 2010, **62** (5): 469–477
- [31] Tang J, Wei C X, Chen M X, *et al.* Recovery cycle of inferior collicular neurons in *Hipposideros pratti* under behavior-related sound stimulus and the best doppler-shift compensation condition. Physiology & Behavior, 2017, **171**: 236–242
- [32] Schuller G, Beuter K, Rübsamen R. Dynamic properties of the compensation system for doppler shifts in the bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. Journal of Comparative Physiology, 1975, **97** (2): 113–125
- [33] Melcón M L, Denzinger A, Schnitzler H U. Aerial hawking and landing: approach behaviour in Natterer's bats, *Myotis nattereri* (Kuhl 1818). The Journal of Experimental Biology, 2007, **210**(24): 4457–4464
- [34] Coleman J R, Clerici W J. Sources of projections to subdivisions of the inferior colliculus in the rat. Journal of Comparative Neurology, 1987, **262**(2): 215–226
- [35] Lesser H D, O'Neill W E, Frisina R D, *et al.* ON-OFF units in the mustached bat inferior colliculus are selective for transients resembling "acoustic glint" from fluttering insect targets. Experimental Brain Research, 1990, **82**(1): 137–148
- [36] Mittmann D H, Wenstrup J J. Combination-sensitive neurons in the inferior colliculus. Hearing Research, 1995, **90**(1–2): 185–191

The Response Properties and Physiological Mechanism of Processing Doppler-shift Compensation Signal of The Single-on and Double-on Neurons in The Inferior Colliculus of *Hipposideros pratti**

WANG Qiao-Chao**, KONG Hui-Fang**, CHENG Ya-Wen, WANG Hui-Mei,
FU Zi-Ying, CHEN Qi-Cai, TANG Jia***

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

Abstract The special Doppler-shift compensation (DSC) behavior of the constant frequency-frequency modulation (CF-FM) bats ensures accurate extraction information of echo. Then how the auditory center of bats to process the echo after DSC behavior, and what is the adaptive physiological mechanism? In this study, we simulated the echolocation signal of the CF-FM bat in the DSC behavior, and studied the response properties and physiological mechanism of the inferior collicular (IC) neurons in processing the DSC information. A total of 117 IC neurons were recorded, and under the CF-FM sound stimulation, these neurons showed two response patterns of single-on (SO, $n = 83$) and double-on (DO, $n = 34$), the former type only discharged impulses to the onset of CF-FM sounds, and the latter type discharged impulses to the onset of both CF and FM components of CF-FM sound. The results also showed that whatever the bat processed the positive DSC signal or negative DSC signal, the 50% inter-pulse intervals (50% IPIs, i.e. 50% recovery time of response to echo) of SO and DO neurons were significantly shortened ($P < 0.001$) and concentrated in the short recovery region when the paired sounds were changed from the uncompensated condition to the best compensated condition. Moreover, the number of SO neurons whose rate of shortening of 50% IPI exceeded 70% was larger than that of DO neurons, and among those IC neurons which preferred positive DSC, the mean DSC selective range of SO neurons was also significantly wider than that of DO neurons. The above results suggested that SO neurons among IC neurons might make better use of bat's DSC behavior than DO neurons do to improve the response to echo so as to obtain the information of prey to the maximum and determine its relative velocity with the prey.

Key words inferior colliculus, single-on neurons, double-on neurons, Doppler shift compensation, inter-pulse interval

DOI: 10.16476/j.pibb.2017.0459

* This work was supported by a grant from The National Natural Science Foundation of China (31772454).

**These authors contributed equally to this work.

***Corresponding author.

Tel: 86-27-67867229, E-mail: bobaytang2013@126.com

Received: December 15, 2017 Accepted: April 4, 2018