

3. 对大足鼠耳蝠和大鼠耳蝠成蝠飞行状态下回声定位声波的性别间差异进行了比较和分析。大足鼠耳蝠声波的性别间差异不显著。大鼠耳蝠雄蝠与雌蝠飞行状态下的回声定位声波具有较明显的差异，雄蝠回声定位声波的声脉冲时间明显低于雌蝠，声脉冲间隔时间平均值高于雌蝠，其回声定位声波的主频率差异较小。声波频率的性别差异能够能够提供监听蝙蝠的年龄和性别信息，在蝙蝠交流中起到重要作用，也可使蝙蝠从在同一区域飞行的同种蝙蝠中识别个体自身的回声变得容易，同时能够影响蝙蝠的生态位分化。

4. 普通伏翼幼蝠声波间的个体差异主要存在于异母所生的幼蝠中，表现在声波的形状各不相同，声波各参数差异较大，发声频率不同等多个方面。幼蝠声波的个体差异主要用于母婴间的识别和交流，使母蝠能够正确、顺利地在幼蝠群体中找到自己的幼蝠，避免错误哺乳行为的发生。

关键词：蝙蝠科蝙蝠、回声定位声波、种内差异、比较研究

Abstract

The echolocation calls and foraging behavior of 6 species of bats (Vespertilionidae: *Myotis daubentoni*, *Myotis ricketti*, *Myotis capaccinii*, *Myotis myotis*, *Miniopterus schreibersii parvipes* and *Pipistrellus abramus*) were described and analyzed. The intra-species difference of echolocation calls recorded from the bats under different state and different sex were compared and studied, according to which, the function of the intra-species difference to the ecological behavior were presumed.

1. The echolocation calls of the 6 species of bats during flying are all composed of FM component, including 1~3 harmonics, among which the energy most concentrate to the first one, and the second one and the third one are often weak. The endemic species of China, *Myotis ricketti* emits echolocation calls with long duration, low duty cycle, wide FM sweeping and interpulse intervocal ranging from 23.6 ms to 443.8ms. *Myotis capaccinii* use echolocation calls with short duration, long interpulse intervocal, wide FM sweeping and low duty cycle. *Miniopterus schreibersii parvipes* emits calls with short duration, long interpulse intervocal, narrow FM sweeping and low duty cycle. There are 5 species glean state insects from the watersurface and edge of woods in the 6 species except for the *Myotis ricketti* which catch the fish out of the water from the watersurface.

2. There are some intra-species differences in the echolocation calls of *Myotis daubentoni*, *Myotis ricketti*, *Myotis capaccinii*, *Miniopterus schreibersii parvipes* and *Pipistrellus abramus* when they are in different state such as flying, being held, crawling and setting off. The intra-species

differences of *Myotis daubentoni*, *Myotis ricketti* are most significant. These differences were analyzed to show that the echolocation calls will change greatly so as to adapt to the different flying style, foraging behavior and habitats of bats.

3. The intra-species differences of the echolocation calls of *Myotis myotis* and *Myotis ricketti* between sexes were compared and analyzed, showing that there were no significant differences between sexes in *Myotis ricketti*. But the differences of echolocation calls between sexes in *Myotis myotis* are significant. The call durations of male *Myotis myotis* are much shorter than those of the female, but the mean values of interpulse interval are longer than those of female. The frequency difference between sexes can bring the information of age and sex of bats, and make an important role in the communication of bats. It also can make it much easier for a bat to recognize its own echo from the conspecific echo in the same area.

4. There are individual differences in the *Pipistrellus abramus* infants, including the differences of echolocation calls structure, parameters and call repetition and so on, which can make the mother bats recognize their own infants among the infant bats colony and avoid the wrong lactation behavior.

Keywords: Vespertilionidae, echolocation calls, intra-species difference, comparisons study

独创性声明

本人声明所呈交的学位论文是本人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。据我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得东北师范大学或其他教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示谢意。

学位论文作者签名：刘颖 日期：2003.6.9

学位论文授权使用授权书

本学位论文作者完全了解东北师范大学有关保留、使用学位论文的规定，即：东北师范大学有权保留并向国家有关部门或机构送交学位论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅。本人授权东北师范大学可以将学位论文的全部或部分内容编入有关数据库进行检索，可以采用影印、缩印或其它复制手段保存、汇编学位论文。

(保密的学位论文在解密后适用本授权书)

学位论文作者签名：刘颖 指导教师签名：冯江
日 期：2003.6.9 日 期：2003.6.9

学位论文作者毕业后去向：

工作单位：_____

电话：_____

通讯地址：_____

邮编：_____

第一章 引言

翼手目是哺乳类中分布最广、数量最多的动物类群之一，全世界大约有 17 科 180 属，960 种(仅次于啮齿目)^[1]，其中我国有 7 科 29 属 107 种。中国特有种 12 种。翼手目分两个亚目：大蝙蝠亚目，又称狐蝠，我国有 1 科 5 属 7 种；小蝙蝠亚目，即通常所说的蝙蝠，我国有 6 科 24 属 100 种。狐蝠为植食性，主要利用视觉及嗅觉寻找食物^[2]；小蝙蝠亚目（后称为蝙蝠）大多食昆虫，主要利用超声波回声定位声波搜寻猎物。从热带到寒带（除南极洲和少数岛屿外）都有蝙蝠，它们几乎占据了所有可利用的生境。

蝙蝠是哺乳动物中十分独特的一个类群，因为它们是真正会飞的兽类，这种进化上的优势使它们利用了环境中一个全新的、未被利用的生态位——黑暗的夜空（Hill and Smith, 1984; Wimsatt, 1977）。又由于蝙蝠在夜间飞行捕食，这使得它们可以利用非常丰富的食物资源并且竞争非常小，因为仅有少数鸟类在夜间捕食。蝙蝠的食性多种多样，包括食昆虫的、肉食性的、吸血的、捕食鱼的、食花粉的、食花蜜的以及吃水果的（张树义等，1997 a, b），一般温带和寒带的种类以捕食昆虫为主，热带很多种类觅食水果及花粉等。因此在热带蝙蝠对夜间开花植物（如香蕉）的传粉有重要作用，并对某些植物种子的传播有重要意义。

狐蝠主要利用其发达的视觉（以及嗅觉）来寻找食物，仅有果蝠属的一些种类利用较原始的舌部敲击声进行回声定位，这种敲击声与几种洞穴栖居鸟类的回声定位声很相似（如南美油鸟 *Steatornis caripensis*, Konishi and Knudsen, 1979; 及东南亚雨燕 *Collocalia spodiopygius*, Griffin and Thompson, 1982），在有足够的光线时狐蝠则转而利用视觉^[3]。而小蝙蝠亚目的蝙蝠主要不是依靠视觉去定向及发现食物（主要为昆虫），它们主要利用超声波来定向及寻找食物。虽然蝙蝠利用超声波进行回声定位才被发现不足七十年的时间，但其作为

夜行性动物定向模式的研究成为科学研究的课题已有二百多年的历史。

1. 1 蝙蝠的回声定位声波

回声定位是一个复杂的、高度进化的过程，其简单的定义是：一种动物对自身发射声波的回声的分析，通过这种分析来建立其周围环境的声—图像。蝙蝠以脉冲形式发射超声波。脉冲分为调频声(FM)或恒频声(CF)，还有不很严格的恒频声称之为准恒频(QCF)^[4]。

1.1.1 描述回声定位声波特征的参数

(1) 声脉冲时间(duration)

蝙蝠发出回声定位声波的声脉冲时间范围在0.2~100 ms之间。可依时间长短分为三组：极短(<2 ms)；中等(2~10 ms)；较长(>10 ms)。CF-FM蝙蝠的叫声往往超过10 ms。

(2) 谐波结构(harmonic)

蝙蝠回声定位声波的一次完整的脉冲中可容纳1~5条谐波。谐波是基频(fundamental frequency)的整数倍，基频在正常情况下往往很弱，最强的是第二谐波。每种谐波都有特定的频率或频率范围。蝙蝠通过使用多谐波的定向声波增加了对物体的辨别能力。当蝙蝠在复杂生态环境里捕食昆虫时，一系列谐波便会发挥巨大作用。

(3) 频率与波长

菊头蝠科和蹄蝠科的蝙蝠都有种特异性的CF频率，而蝙蝠科蝙蝠的频率范围和主频率(PK)在种内也稳定不变，频率特征是通过声波区别蝙蝠种类最重要的特征之一。蝙蝠使用的回声定位频率都比较高。高频声波穿越空气时严重衰减，而低频声波却能够传播较长距离^[5]。蝙蝠使用超声波而不是低频声波，其中一个原因可能是为了避免环境噪声如昆虫的声音、风声以及其它低频噪音等的干扰，因为自然界中是很少产生超声的；另外，高频声波还可以避免被猎物和潜在的天敌发现。当然这里也存在捕食者和猎物之间的协同进化。例如，蛾类可

以感知菊头蝠和蹄蝠的超声波，从而推动它们的叫声频率向高频进化。第三，正是由于高频声波在空气中不能传播很远距离，这就减少了蝙蝠集群飞行和捕食时的相互干扰。

然而，蝙蝠为何使用高频声波的最重要的影响因素与目标识别有关。由于长波声波遇到小物体时发生衍射，不能产生精确的回声，因此当波长较短且接近猎物的大小（半径 5~20 mm）时对目标有最好的识别，而高频声波的波长较短（例如 50 kHz 声波波长为 6.8 mm，而 34 Hz 声波波长为 10 m），因此，蝙蝠多采用高频声波而不是低频声波。

(4) 声强

蝙蝠定向声波的振幅大小不同，强度也有很大差别。尽管蝙蝠的听觉系统非常敏锐，但也只能对一定强度范围的回声产生反应，如果目标距离太远，或者回声太弱，就会被背景噪声所淹没。回声的强度取决于发射声波的强度、目标的大小和距离^[5]。蝙蝠在捕食过程中，根据与猎物的相对距离可以相应地改变发射声波的强度，使回声声强稳定在一定的范围内，以便于分析处理，还可以根据回声的强弱区别猎物大小，表现出一定的选择和偏爱性。

1.1.2 蝙蝠回声定位声波的分类

蝙蝠回声定位声波的类型多样，具有种的特异性，而且不同的回声定位类型常与其捕食生境相联系，有的种类甚至能根据生境条件的改变而调整其声波结构。具体说来，可大体上分为三种不同的类型^[6]（Metzner, 1991）：

(1) 宽波段 FM 声波

这种类型的声波包括一段很短（只有几毫秒，最短可达 1ms）的调频（FM）信号，是回声定位蝙蝠中最普遍的。利用这种声波的蝙蝠有蝙蝠科、新热带叶口蝠科、犬吻蝠科和假吸血蝠科的蝙蝠。这类蝙蝠能率环比较低，谐波增大了波段宽，提高了分辨率。

(2) 长 CF-FM 声波

为频宽很窄的恒频成分，叫声持续时间一般超过 10ms，即长 CF-FM 叫声。旧大陆的菊头蝠科（Rhinolophidae）和新大陆的髯蝠科

(Mormoopidae) 进化出另一种完全不同的信号: 具有以上调 FM 开始和下调 FM 结束的恒频声 (FM-CF-FM), 叫声中 CF 成分长达 6~70 ms, FM 成分的时程很短, 一般情况下强度低于 CF 成分。叫声能量主要集中在 CF 部分, 而 CF 成分的带宽非常的窄, 所以常被称为纯音 (pure tone)。蹄蝠科 (Hipposideridae) 叫声的结构与菊头蝠相同, 只是 CF 成分时程比较短, 只有 5~10ms。

(3) 短 CF-FM 声波

叫声一般持续 10ms 左右, 叫声中含短 CF 成分 (时程总低于 5ms, 最高可达 8~10 ms) 和一个 FM 扫描成分, 包含多个谐波。与长 CF-FM 叫声不同的是, 短 CF-FM 叫声中的 CF 成分可能用于探测目标, 而通过 FM 扫描在随后的追逐过程中得到关于目标的大多数信息, 而且可能在一定程度上使用多普勒转化信息。利用短 CF/FM 的蝙蝠和长 CF-FM 蝙蝠之间没有严格的区别, 有的类群, 如墨西哥兔唇蝠 (*Noctilio leporinus*) 具有一定的过渡特征。此类的蝙蝠回声定位行为研究较少。

1.2 蝙蝠科蝙蝠回声定位声波特征

1.2.1 蝙蝠科蝙蝠的声波特征

蝙蝠科蝙蝠的回声定位声波是由单谐波或多谐波的宽波段调频 (FM) 信号组成的^[7], 这是蝙蝠中最普遍的一种回声定位, 声波信号不恒定, 随时间的推移不断变化。一次叫声的声脉冲时间较短 (一般 <5ms), 每个谐波频率由高至低, 下降较快。调频声蝙蝠回声定位声波的接收神经机制是要求避免发出的脉冲信号与返回的回声信号相重叠^[7]。FM 信号, 在其频率及组成的丰富程度上, 会很大程度上被地面目标的回声反射所改变。蝙蝠利用短的宽波段 FM 信号测量目标的距离。由于空气中的声音总是以相同的速度传播 (340m/s), 因此通过计算信号发出与回声返回的时间差, 蝙蝠就能得到它与昆虫之间的距离。FM 声波的变化是由回声所在空间中物体的干涉及引起的, 相对来说, CF 声波即使在 3m/s 的风速时, 树叶发生的强烈振动也不能引起声波结构

的变化，但当飞虫进入叶层时，CF 声波的强度和结构发生明显变化；而在 FM 声波中，飞虫和周围环境中物体的移动或振动都可以改变声波的结构，对任何变化都产生反应，所以，FM 信号有利于确定蝙蝠周围环境的精细结构，同时，FM 蝙蝠对飞虫产生的声波变化被环境中物体引起的声波变化所覆盖，因此无法探测飞虫的详细信息，所以，FM 蝙蝠通常在地面、建筑物表面或叶面捕食静止昆虫（而不是翼拍动昆虫）。昆虫的表面结构与基质的表面结构相结合将反射出一个声谱高度复杂的回声，与光线的反射相似，这种声谱形式可被称作回声颜色。即蝙蝠发出的宽频信号就像一个包括所有频率的“白色”信号，而由反射表面的干扰引起的以缺少某种频率和较强频率为特色的回声则是带颜色的^[8]。如果用这种带颜色的回声来监测不动的昆虫，那么回声定位蝙蝠将面临如何分辨有生命的静止物体和无生命的静止物体的问题。声波反射结构的一个轻微变化都会引起回声声谱的相当大的变化。

蝙蝠科回声定位一般为多个谐波，所以覆盖了很宽的频率范围，很少为一个谐波。通常，第一谐波较强，第二、三、四谐波逐次减弱。具有多谐波调频声的蝙蝠科蝙蝠更容易获得周围环境与猎物的精确信息，适于在各种较为复杂的环境中捕食^[9,10]。

蝙蝠科蝙蝠回声定位声波频率高低不同，种间变化很大。主频率也根据种类的不同出现高低差异。频率高低决定捕食猎物的大小，一般地，频率越高，猎物越小；而频率越低，猎物越大。同时从频率的高低，也可以看出捕食环境的复杂性，在开阔空间中的长距离回声定位是通过低频叫声完成的，而在繁杂的叶层中的回声定位通常是高频的^[11-13]。

1.2.2 蝙蝠科蝙蝠捕食过程中的回声定位变化

蝙蝠科蝙蝠在目标接近过程中，随着目标范围的缩小，蝙蝠会增加其回声定位脉冲的重复频率，使获得的目标信息量增加。当处于搜索和终止这两个阶段时，叫声的调频带宽，频率的最大值和最小值以及持续时间均减少。如伏翼从空旷广阔草地上空的觅食地向狭窄空间采食地转移时^[14]，它们会把长而窄波段的 FM-CF 声波变为简短的 FM

声波。大棕蝠、伏翼随着增加重复率减少其脉冲的持续时间，以此来避免回声的叠加^[15]。

1.2.3 蝙蝠科蝙蝠与回声定位有关的形态特征

蝙蝠科中大多数掠食性蝙蝠每次翼拍动发出几声回声定位声波，但声波强度较低，而且可能具有更低的能耗^[16]。它们的翼大（翼负荷较低）而相对较短（纵横比低），能够携带较重的猎物慢速飞行于植物之间。由于调频声更适合定位和辨别目标的精细结构，而不适合探测猎物的存在，所以蝙蝠科蝙蝠除了用回声定位声波识别猎物外，也用一些感觉器官加以辅助，如听觉、嗅觉。大的耳对较低频率的声音（<10KHz）最为敏感，蝙蝠可以利用昆虫的微弱声音来探测它的存在^[10,16-18]。采用宽波段回声定位叫声的蝙蝠，外耳并不显示任何声波频率的机械调整。形态特征（大的体型、低翼负荷和低的纵横比）与回声定位声波（短的持续时间、低强度和高声音频率）相结合能够将以小型脊椎动物为食的蝙蝠与其它的蝙蝠区分开来。

1.3 蝙蝠回声定位声波的发展史及研究现状

关于蝙蝠超声波的研究开始于1790年以后，意大利科学家 Lazzaro Spallanzani (1729-1799)于1793年发现猫头鹰在完全黑暗的屋子里几乎不能飞行，而蝙蝠却不受影响，飞行自如。此后他又做了多次实验证实了蝙蝠不是依靠视觉来定向和捕食的，而是依靠听觉来定位的。日内瓦一位科学家 Louis Jurine 进一步改进了 Spallanzani 的实验，证实了 Spallanzani 的实验结果并给出了合理的解释。然而，这些出色的实验和结论由于人们的愚昧而被忽略了100多年。这主要由于法国动物学家 Georges Cuvier (1769-1832) 认为蝙蝠躲避障碍物的能力是由于其具有特殊的触觉。Cuvier 的“触觉”理论在没有实验证明的情况下就被十九世纪欧洲大多数自然科学家接受了。蝙蝠利用声音作为定位系统的可能性直到1912年才被机械枪的发明者 Hiram Maxim 重新注意到。

由于碰到冰上而引起枪的走火使他想制造一种声纳警报装置，他认为蝙蝠在黑暗中躲避障碍物可能利用了这样一种声纳装置。但他错误地认为蝙蝠利用低频声波（低于人耳可听范围）定位，而且是由翼上下摆动发出的。1920年，英国的神经生理学家 H. Hartridge 重新肯定了 Spallanzani Jurine 的观点，认为蝙蝠利用听觉而不是视觉定向。他还进一步假设蝙蝠利用高频声而不是低频声定位。直到30年代后才得到了这方面的实验证据。当时，哈佛物理学家 G. W. Pierce 发明了一种能监听超声波的仪器。这时哈佛的一个生物学学生，Donald Griffin 对翼手目的生物学很感兴趣，他知道 Pierce 的超声波仪器，一次很偶然的机会，他带了一笼子蝙蝠（小棕蝠 *Myotis lucifugus* 和大棕蝠 *Eptesicus fuscus*）走进 Pierce 的实验室。当他带着蝙蝠走近超声波仪器时，能清楚地听到蝙蝠发出高频声。这就是当代对蝙蝠回声定位研究的开始。随着超声波分析和记录手段的提高，这种研究越来越深入和多样化。

从 Spallanzani 对蝙蝠的研究到现在已经有 200 多年的历史。研究的内容也涉及到许多方面，包括蝙蝠的分类，形态及结构，起源和进化 (Dwyer, 1968)，飞行，食性及捕食行为 (Mackenzie and Oxford, 1995; Fenton and Rautenbach, 1986; Robinson and Stebbings, 1993)，栖息地选择 (Callahan *et al.*, 1997; Lewis, 1996)，体温调节 (Gorman, 1991)，繁殖及发展 (Adams, 1996; Baumgarten and Vieira, 1994; Speakman and Racey, 1986)，回声定位和发声 (Jones and Rayner, 1991)，种群生态学 (Dwyer, 1966)，人与蝙蝠的关系及蝙蝠的区系分布 (陈延熹等, 1989, 1987; 卢立仁, 1987; 温业新, 1981; 汪松等, 1985; 孙希达等, 1988) 等各方面的研究。而对蝙蝠回声定位行为的研究一直是蝙蝠研究中的热点，其中对利用超声波进行定位和捕食的小蝙蝠亚目的种类研究较多。七十年代至今对蝙蝠回声定位行为的理解比对其它哺乳动物的复杂行为的理解都更深入，这可以说是神经生态学的一个胜利。这不是因为蝙蝠自身的神经系统更简单。相反，由于蝙蝠体型较小，难捕捉以及难以喂养，其栖息地难以接近，夜间的大范围活动都使蝙蝠的研究难度加大。蝙蝠成为声学行为及其神经过程极好的研究对象是由于蝙蝠关于周围环境的信息几乎完全依靠其听觉来得到。另外，这些声

波信号的结构比较简单，并且在相似条件下重复发出。而且，同种个体的回声定位具有一致性，种间的声波信号又有一定差异。种间的比较研究可以阐明这些差异与蝙蝠不同捕食生境及捕食策略的相关性。最后，蝙蝠的行为技巧非常出色，甚至令人难以置信，因此研究者发现它们是非常有趣的研究课题（Grinnell, 1995）。

概括地说，近年来关于蝙蝠回声定位的研究主要有以下几个方面：

1.3.1 回声定位对躲避障碍物及分辨目标能力的研究。

这些研究主要在实验室内进行，如孙心德等（1982, 1987, 1988）研究了鲁氏菊头蝠（*Rhinolophus rouxi*）回避障碍物的能力，证明此种蝙蝠捕食时对障碍物的回避能力高于非捕食时的回避能力，耳廓方位对其回避能力有显著影响，而高频的白噪声及纯音对其回避能力的影响则很小。Jen 等（1978）对小棕蝠（*M. lucifugus*）的研究表明蝙蝠躲避移动目标比静止目标的成功率更高^[20]。对菊头蝠科及蹄头蝠科蝙蝠的研究也表明^[21]：利用 CF—FM 回声定位声波的蝙蝠对翼摆动的目标有较高的敏感性，而翼摆动的频率是蝙蝠选择猎物的重要依据，蝙蝠对死去的昆虫或翼不摆动的目标从不捕食（Schnitzler and Flieger, 1983; Emde and Schnitzler, 1986; Link *et al.*, 1986）。裸背蝠科的帕氏髯蝠（*Pteronotus parnellii*）可能也利用多谱勒变化分辨翼摆动的目标（Goldman and Jr., 1977）。

1.3.2 回声定位在蝙蝠种内的变异

包括不同年龄、不同性别蝙蝠间回声定位的差异及其生态学意义，在小菊头蝠（*Rhinolophus hipposideros*）中大于一龄的蝙蝠其叫声恒频部分的频率高于一龄以下蝙蝠叫声恒频部分的频率，雌性发声的频率高于雄性发声的频率（Jones *et al.*, 1992）；而水鼠耳蝠（*Myotis daubentonii*）中不同性别间声音差异不显著，但第一年的幼蝙蝠发声的频率略低于一年以上的蝙蝠叫声频率（Jones and Kokurewicz, 1994）。另外蝙蝠不同个体间及不同群体间回声定位的差异可能还有重要的通讯及个体或群识别作用（Boughman, 1997; Pearl and Fenton, 1996;

Gelfand and McCracken, 1986)。

1.3.3 不同蝙蝠种类回声定位的差异及其对捕食行为、生境的适应

Fenton 和 Bell (1981)比较了 39 种蝙蝠回声定位声波的频率、持续时间及频率随时间变化的方式, 结果表明^[22]结合一定地区内蝙蝠的区系分布、活动水平等, 根据回声定位声的特征可以辨认不同的蝙蝠种类; Miller 和 Degn (1981)研究了四种蝙蝠科种类的回声定位行为^[23], 其中棕蝠 (*Eptesicus serotinus*)、山蝠 (*Nyctalus noctula*) 和普通伏翼 (*Pipistrellus pipistrellus*) 的叫声有相当大的变异, 而水鼠耳蝠的叫声较为固定。对山蝠和菊头蝠 (*R. ferrumequinum*) 回声定位的比较研究发现^[24]: 山蝠在野外开阔地搜索食物时发出恒频声, 在实验室中则只发出宽频的调频声; 而菊头蝠的叫声在野外与实验室内的变化则不大 (Vogler and Neuweiler, 1983)。

1.3.4 回声定位的机理研究

主要从声学及神经生理学的角度研究蝙蝠回声定位的声学及生理学基础。Simmons 等人 (1978, 1980) 对不同蝙蝠的回声定位机理进行了探讨^[25], 认为长 CF—FM 叫声的蝙蝠利用恒频部分的多谱勒变化 (Doppler-shift) 分辨翼摆动的目标, 而调频 (FM) 蝙蝠则利用宽频 FM 信号良好的自相关性来精确地分辨目标的距离、形状、大小及结构等特征, 谐波的增加也有利于信号时间判断的精确性^[26-30]。Feng 等 (1994) 认为调频蝙蝠可能用“频闪听觉 (Stroboscopic hearing)”来分辨猎物, 当蝙蝠叫声的发射频率为猎物翼摆动频率的整数倍时, 此时蝙蝠回声的频率及能量改变最小, 蝙蝠可能依此判断猎物的翼动频率并分辨不同的猎物。Moss (1994) 等的研究表明蝙蝠可能通过一系列叫声的回声来判断目标的形状。此外对蝙蝠接收回声的神经生理学研究表明: 蝙蝠一般对自身特征叫声的回声有较敏感接收性 (孙心德等, 1993)。

1.3.5 回声定位与捕食等行为的相关研究

主要研究回声定位对捕食生境及行为的适应。瓜哇大足鼠耳蝠

(*Myotis adversus*) 是一种主要在水面捕食昆虫的蝙蝠，在捕食的搜索阶段其回声定位声为“S”状的调频声，信号的开始及结尾处调频速率较快，中间部分调频较缓；而捕获猎物阶段叫声呈斜线调频，持续时间变短，间隔时间缩小，叫声重复率升高，出现所谓的捕食蜂鸣叫声 (feeding buzzes) (Jones and Rayner, 1991)。兔唇蝠属的墨西哥兔唇蝠 (*Noctilio leporinus*) 主要在水面捕食鱼类，当它在水面上 20—50 厘米处搜索猎物时发出纯的 CF 叫声或 CF—FM 叫声，叫声持续时间一般超过 10 毫秒，当它在水面 4—10 厘米捕食时仅发出长序列的 CF—FM 叫声，叫声持续时间平均为 5.6 毫秒；它有时在水面上进行随机捕食 (Schnitzler, 1994)。斯里兰卡的鲁氏菊头蝠 (*R. rouxi*) 叫声为长 (FM)—CF—FM 信号，它仅在密集森林中捕食，而不在开阔的林地捕食，因为长的 CF 叫声有利于在密集的环境中分辨翼摆动的目标；其叫声的 FM 部分对障碍物躲避有重要作用。此外这种蝙蝠还可倒挂于树枝探测并捕食飞过的昆虫 (Neuweiler *et al.*, 1987; Schnitzler *et al.*, 1985)。

1.4 本研究的意义

关于声行为的研究是动物研究中一个重要的内容，声音在动物通讯、求偶及领域保护等方面都有重要作用，国内外对动物声行为的研究近年来一直比较多，也取得许多重要研究成果。如对鸟类不同时期声行为的研究 (刘如筭等, 1997, 1997)，对哺乳动物如猕猴 (冯敏等, 1996) 及某些两栖类声行为以及对昆虫声行为的研究。对于蝙蝠超声波叫声的研究主要受研究手段落后的限制，国内基本上还没有人做过。而翼手目作为哺乳动物中第二大目，在生态系统中有着重要的地位和作用。70%的蝙蝠捕食昆虫，它们是夜间飞行昆虫最重要的控制者，包括蚊类和许多农业害虫，一只蝙蝠一小时内甚至能捕食 600 只蚊子，一晚上可捕食 3000 只蚊子。在热带食果及食花粉蝙蝠对雨林的更新及再生有十分重要的作用，食果蝠可传播很多树木的种子，而食花粉蝙蝠能为许多有益的植物传粉，如香蕉、香油树及龙舌兰属植物；此外食昆虫蝙蝠的粪粒在中药里又称为“夜明砂”，有清热明目之药用价值。

关于蝙蝠的研究到现在已经有 200 多年的历史，研究的内容已涉及到许多方面，包括蝙蝠的分类、形态及构造、起源和进化、飞行、食性及捕食行为、栖息地选择、体温调节、繁殖及发展、回声定位和发声、人与蝙蝠的关系及蝙蝠的区系分布等方面的研究，但种群生态学的研究尚少。蝙蝠回声定位行为生态学的研究已成为国际上蝙蝠研究中的热点，其中对利用超声波进行定位和捕食的小蝙蝠亚目的蝙蝠研究较多。

七十年代以来，随着行为生态学的蓬勃发展，国际上关于蝙蝠行为生态学的研究越来越多，也取得了一些令人鼓舞的成果。如关于蝙蝠回声定位种内的差异性研究^{[13][14]}，蝙蝠食性分析及其季节变化的研究^{[25][26]}，关于蝙蝠生境利用及捕食行为的研究^{[27][28]}，不同蝙蝠飞行速度及捕食策略的比较研究，不同种类蝙蝠回声定位差异及其对捕食行为、生境的适应性研究^[29]等。近年来无线电跟踪技术也应用于蝙蝠的野外研究中，取得了一些以前很难得到的结果：如蝙蝠捕食地点距栖息地点的距离，蝙蝠的生境利用及不同栖息地间的迁移性。从研究地域来看，北美和欧洲的蝙蝠研究较多，其中美国和英国的研究更深入和细致，另外非洲、南美洲和澳大利亚也进行了一定研究，亚洲研究较早的是前苏联对东北亚地区的研究。日本对蝙蝠也进行了一些系统研究。

现在我国对蝙蝠的研究与其在生态系统中的重要作用是不相符的，对蝙蝠的研究与保护现状也令人担忧。近年来蝙蝠受到很大的威胁，许多种类数量下降十分严重，因此有必要开展对蝙蝠广泛深入的研究，引起人们的重视，促进对此独特动物类群之保护。目前，中国国内研究蝙蝠的专家学者极少，80 年代以来发表的论文不足百篇。从近年发表的论文来看，对蝙蝠研究有如下几个方面：区系（主要为各地区分布状况）；生态（回避障碍能力测验，生活习性观察，环境的影响，亲缘关系）；生理（听觉对刺激的反应，冬眠生理常数）；回声定位（回声定位声波分析，回声定位与扑食策略），核型分析等。蝙蝠研究存在的问题很多，如区系调查范围太狭窄，数量统计空白，实验仪器简陋，也无好的野外调查研究方法等。

国内关于蝙蝠回声定位行为生态学的研究才刚刚开始。1997年，张树义和冯江在国内首次进行了马铁菊头蝠回声定位声学信号的研究^[30]，比较了3种蝙蝠（普通长翼蝠、白腹管鼻蝠和萨氏伏翼）在不同行为状态下的回声定位声学信号的特点，并初步探讨了这四种蝙蝠回声定位行为对其捕食生境及捕食行为的适应性^[31]。至今为止，已对中国18种蝙蝠（隶属于3个科）（菊头蝠科：马铁菊头蝠、贵州菊头蝠、中菊头蝠、小菊头蝠、角菊头蝠、托氏菊头蝠、鲁氏菊头蝠、皮氏菊头蝠；蝙蝠科：长尾鼠耳蝠、南蝠、大鼠耳蝠、水鼠耳蝠、毛腿鼠耳蝠、白腹管鼻蝠；蹄蝠科：黄大蹄蝠、三叶蹄蝠、大蹄蝠、中蹄蝠）的形态特征和回声定位声波特征进行了研究，通过蝙蝠回声定位声波特征与捕食策略之间的关系，推断出各种蝙蝠的栖息地与捕食策略，并结合野外观察讨论同一栖息地的不同种蝙蝠的生态位分化；对4种中国特有蝙蝠的形态特征、回声定位声波特征、捕食策略、栖息地做了细致的分析；研究了3科蝙蝠回声定位声波与体型相关性，通过比较三科蝙蝠回声定位声波的异同点推断蝙蝠科间的亲缘关系及系统发育。

这些研究主要集中于研究蝙蝠飞行状态下回声定位声波的特征、生态行为和形态特征以及这些特征的种间差异。实际上，动物具有很强的适应性，对于蝙蝠来说，在进化过程中，不同的行为状态、不同性别和年龄等因素同不同环境中探测、定位和辨别猎物的需求同样起到塑造蝙蝠回声定位声波的作用，使得蝙蝠的回声定位具有一定的种内差异。这些差异能够提示蝙蝠的一些生活习性，可能在蝙蝠交流中起到重要作用，使蝙蝠从在同一区域飞行的同种蝙蝠中识别个体自身的回声变得容易。同时，声波频率能够影响蝙蝠对猎物大小的选择，从而影响其生态位的分化。

因此，本论文选择了蝙蝠回声定位声波的种内差异比较作为理解回声定位行为生态学的脉络。通过对不同状态、不同性别和幼蝠个体间回声定位声波特征差异的比较分析，推断出这些差异在蝙蝠生态行为中的作用，以及这些差异产生的原因。

此外，本次研究中的栉鼠耳蝠(*Myotis capaccini*)为贵州省新记录，

在本论文之前国内未见关于其回声定位声波特征的报导；毛腿鼠耳蝠(*Myotis fimbriatus*)和大足鼠耳蝠(*Myotis ricketti*)为中国特有蝙蝠，对其已有的研究多集中于飞行状态下回声定位声波特征、生态行为和捕食策略的分析，本文对这 2 种蝙蝠不同状态下回声定位声波差异进行了比较，并研究了大足鼠耳蝠性回声定位声波的性别二态性，具有一定的创新性；本次研究之前，国内尚未有对蝙蝠幼蝠声波的研究和差异分析，本文对普通伏翼(*Pipistrellus abramus*)幼蝠不连续叫声进行了差异分析，为今后进一步深入研究蝙蝠母婴间的识别与交流奠定了一定基础。

第二章 材料与研究方法

2.1 研究区域及生态环境特征

本论文选择贵州省作为研究区域。贵州省位于我国西南部，西接云南、北邻四川、东连湖南，南与广西交界。地处东经 $103^{\circ} 36' \sim 109^{\circ} 36'$ 。北纬 $24^{\circ} 35' \sim 29^{\circ} 09'$ 之间，面积 176128 平方公里。地貌为云南高原向东部低山丘陵过渡的高原斜坡，除黔东南及赤水、习水等地外，全省各地皆分布有各种类型的岩溶地貌。西北部地势高，大部分地区为海拔 1500~2200m 的高原，从西向东、南、北三方面倾斜，边缘谷地一般下降至今 500~300m。

贵州省气候属中亚热带东部湿润季风气候。由于所处纬度低，海拔较高，地表崎岖，北面的冷空气和南来的暖气团经常在此交汇，形成夏无酷暑，冬无严寒，雨量充沛、日照少，气候差异大的特点。全省年平均气温为 11~19℃ 之间。

贵州省除西南部一隅外，大部分地区的地带性植被为中亚热带常绿阔叶林，其成分以山毛榉科 (*Fagaceae*)、山茶科 (*Theaceae*)、樟科 (*Lauraceae*)、以及木兰科 (*Magnoliaceae*) 的植物为代表。但东部和

西部植被类型又有不同。东部为湿润性常绿阔叶林，西部为半湿润性常绿阔叶林，主要成分为豆科（Leguminosae）、无患子科（Sapindaceae）、楝科（Meliaceae）、桑科（Moraceae）、桃金娘科（Myrtaceae）、及壳斗科（Fagaceae）等。在南、北盘江和红水河谷中还分布有沟谷季雨林。此外，由于碳酸盐岩在省内广泛分布，还发育了各类石灰岩植被。以上生态条件均有利于动物的生存和繁殖。但是，目前大部分地区的原生植被均不同程度地遭到破坏，演变成次生性针叶林、灌丛或草地甚至光秃的荒山裸岩地。

研究地点主要在贵州省的镇宁、贞丰、习水、安龙、兴义等地。贵州省兽类已记录的共有 138 种和 29 个亚种，分属于 9 目 29 科。全国已记录的兽类有 509 种（郑昌琳，1986），贵州省兽类占全国兽类 1/3 左右。和已有正式报道省区的兽类种数相比较，贵州省兽类种数仅次于四川省，其中翼手目种类则比四川及其它省区多（贵州省有蝙蝠 7 科 40 种），因此，研究区域选在贵州省。

2.2 野外工作方法

2.2.1 蝙蝠栖息山洞的调查

根据《贵州兽类志》中对翼手目种类和分布的记载，并通过 2002 年 5 月~7 月 3 个月的时间，对当地的实际调查，选择了以上各地区一些典型的、受人类干扰相对较少的山洞调查蝙蝠的分布状况（种类及数量），并对各蝙蝠主要栖息山洞的自然状况以及山洞周围的地形地貌特点以及植被特点、土地利用类型进行了记录，以便于分析蝙蝠的捕食生境类型。

2.2.2 蝙蝠样本的捕捉及蝙蝠种群的记录观察

由于蝙蝠栖息的山洞内结构都比较复杂，且蝙蝠种类混杂，个体较多，因此几乎不可能在野外直接录制蝙蝠的回声定位声波信号，必须捕捉一定样本的蝙蝠在室内进行录音及测量等工作。蝙蝠栖息的山

洞结构复杂，捕捉蝙蝠也十分困难。在较小的洞中先惊飞蝙蝠，然后用捕网直接捕捉，但成功率较低；还在山洞出口处或山洞中设置粘网，在黄昏时蝙蝠外出捕食飞行时即可捕到，但蝙蝠撞到粘网后需尽快取下，否则大的蝙蝠可能咬破粘网，小蝙蝠则可能受伤甚至死亡。另外野外还同步观察记录蝙蝠种群的数量状况，发现蝙蝠科蝙蝠多大量群居（个体数在 15 只以上），哺乳期内的蝙蝠亦为大量母蝠与幼蝠混合群居。便于分析生境的改变及人为干扰对蝙蝠产生的影响。本次研究共有蝙蝠成蝠样本 24 只，幼蝠样本 7 只。蝙蝠的鉴别和定名主要依照汪松著《翼手目检索表》（内部资料，1995）和罗蓉等编著的《贵州兽类志》（1993）。

2.3 室内工作

2.3.1 蝙蝠回声定位叫声的录制

蝙蝠回声定位叫声录自贵州省镇宁、贞丰、习水、安龙、兴义等地。由于超声波分析仪器不便随身携带到洞穴中，蝙蝠捕获后随即被带到附近的简易录音室中记录超声波叫声。我们用超声波监听仪（频率范围 5—205 kHz, D980, ULTRASOUND DETECTOR, Pettersson Elektronik AB, 瑞典）接收超声波，声波先被存储于探测仪自带的存储器中（可存储真实时间长度为 12 s 的声波），转换为原频率的 1/10 后，录到数字式录音机上（SONY, TCD-D8, 采样频率为 44100Hz 或 22050 Hz, 频响范围: 30~20000 Hz）。根据蝙蝠频率的高低，将超声波的频率转换为原频率的 1/10 或 1/20 后，录到数字式录音机上（Sony, TCD-D8, 频响范围: 30~20,000 Hz）。录音时蝙蝠飞向工作人员，距离约 1m 时进行录音，此时录音效果较好，并可减少周围物体的回声干扰。

2.3.2 蝙蝠基本体型数据的测量及标本的制作

录制超声波回声定位叫声的同时测量蝙蝠的体重及体长、前臂长等各种体型参数，以便于以后对回声定位及捕食策略等的比较分析。录音完成后每种蝙蝠选取一到两只蝙蝠制作标本，其余的在黄昏时放

回到野外。

2.3.3 回声定位叫声的分析及数据的整理与分析

在试验室内录入的声波信号采用专门的声波分析软件 Batsound 3.10 (Pettersson Elektronik AB, 瑞典) 进行分析, 采样频率为 44 100Hz, 分析内容包括声波的时域波形 (声强-时间图)、声谱图 (频率-时间图) 和能量谱图 (声强-频率图, 即 LPC 图)。声谱图(哈明窗分析)分析精度为 256 波段, 分析衰减为 60dB(对数能量值), 能量谱图分析的 FFT 点数为 1024。对回声定位声波的声脉冲时间、声脉冲间隔时间、主频率、谐波起始和终止频率等特征进行了测量和分析, 计算出能率环(叫声持续时间占叫声持续时间及间隔时间之和的百分比), 分析的数据均以平均值±标准差表示。用 SPSS 11.5 软件对测量结果进行统计分析。

第三章 6 种蝙蝠回声定位行为生态特征

蝙蝠科 (Vespertilionidae) 是翼手目中分布最广, 种类最多的一科。国内有 17 属; 贵州分布有 11 属, 19 种。蝙蝠科蝙蝠耳发育正常, 一般是左右耳分离, 仅少数种类在额前相联; 有发达的耳屏, 其末端尖细或微钝圆。吻鼻不具皮叶状衍生物 (鼻叶)。论文研究了 6 种蝙蝠, 包括鼠耳蝠属的栉鼠耳蝠 (*Myotis capaccinii*)、大足鼠耳蝠 (*Myotis ricketti*)、毛腿鼠耳蝠 (*Myotis fimbriatus*) 和大鼠耳蝠 (*Myotis myotis*), 长翼蝠属的普通长翼蝠福建亚种 (*Miniopterus schreibersii parvipes*) 以及伏翼属的普通伏翼 (*Pipistrellus abramus*)。其中毛腿鼠耳蝠、普通长翼蝠福建亚种与大足鼠耳蝠为中国特有蝙蝠。

蝙蝠科蝙蝠的回声定位声波是由单谐波或多谐波的宽波段调频 (FM) 声波组成的, 这是蝙蝠中最普遍的一种回声定位形式, 声波不恒定, 随时间的推移不断发生变化。FM 声波有利于确定蝙蝠周围环境

的精细结构，但对飞行的昆虫并不敏感，通常是在地面或建筑物表面或叶面掠食静止的昆虫。蝙蝠科蝙蝠回声定位声波频率高低不同，种间变化很大，主频率的高低也有很大差异。在从探测目标到接近目标的转变过程中，蝙蝠科蝙蝠会增加其回声定位声波的重复频率，使获得的目标信息量增加。当处于搜索和终止两个阶段时，声波的带宽、频率的最大值和最小值以及声脉冲时间均减少。

调频声波适于定位或测量目标的精细结构，而不适合探测猎物，更不适合监测翼拍动昆虫，所以有些蝙蝠不仅用回声定位声波，通常也要借助于身体的各器官（如嗅觉、听觉）进行猎物的探测。回声定位声波的各个参数，如谐波数、频率范围、声脉冲时间、主频率，虽不能严格与捕食地、捕食策略或食物类型一一对应，但是综合起来考虑这些特征，会发现它们的确可以反映出蝙蝠的捕食地和猎物的情况。具有调频 FM 声波的蝙蝠适于捕食静止或只在二维空间活动的猎物。捕食方式多为掠食，有时边进行低速飞行边捕食，有时落在物体表面进行捕食。本章分析了 6 种蝙蝠在飞行状态下的回声定位声波特点，并通过 6 种蝙蝠回声定位声波特征分析，结合对生态行为和栖息生境的野外观察，推断出这 6 种蝙蝠的捕食策略。

3.1 栉鼠耳蝠

3.1.1 形态特征

栉鼠耳蝠体形略小，前臂长约 40mm，头骨之颅全长约 15mm，胫长 17mm 左右，后足长约 11mm，大于胫长之半。翼膜止于足踝部。股间膜具短毛，其外缘亦具栉状短毛。尾长不及体长。无距缘膜。耳长约等于头长。被毛甚短而密，背毛乌褐灰色，腹毛灰褐色，略带灰白色调。尾基部出现白斑。头骨额部较水鼠耳蝠低扁。上颌之小前臼齿位于齿列之中，或稍微偏内。

3.1.2 回声定位声波特征

在飞行状态下，栉鼠耳蝠的回声定位叫声的声谱图为中等长度的

FM 型，一次完整的叫声有 1~3 个谐波，但仅第一谐波明显，第二谐波在全部声波样本中的出现频率为 20.88%，第三谐波出现频率为 7.7%。声波主频率为 $55.90 \pm 5.11\text{kHz}$ 。第一谐波从 80.18 ± 12.96 下调至 $40.38 \pm 2.92\text{kHz}$ ，第二谐波从 $83.63 \pm 21.59\text{kHz}$ 下调至 $51.47 \pm 21.87\text{kHz}$ ，第三谐波从 $62.86 \pm 5.61\text{kHz}$ 下调至 $46.00 \pm 4.08\text{kHz}$ 。一次完整声波的声脉冲时间为 $3.95 \pm 2.01\text{ms}$ ，两次声波间的声脉冲间隔时间为 $63.70 \pm 24.79\text{ms}$ 。能率环为 5.8%。

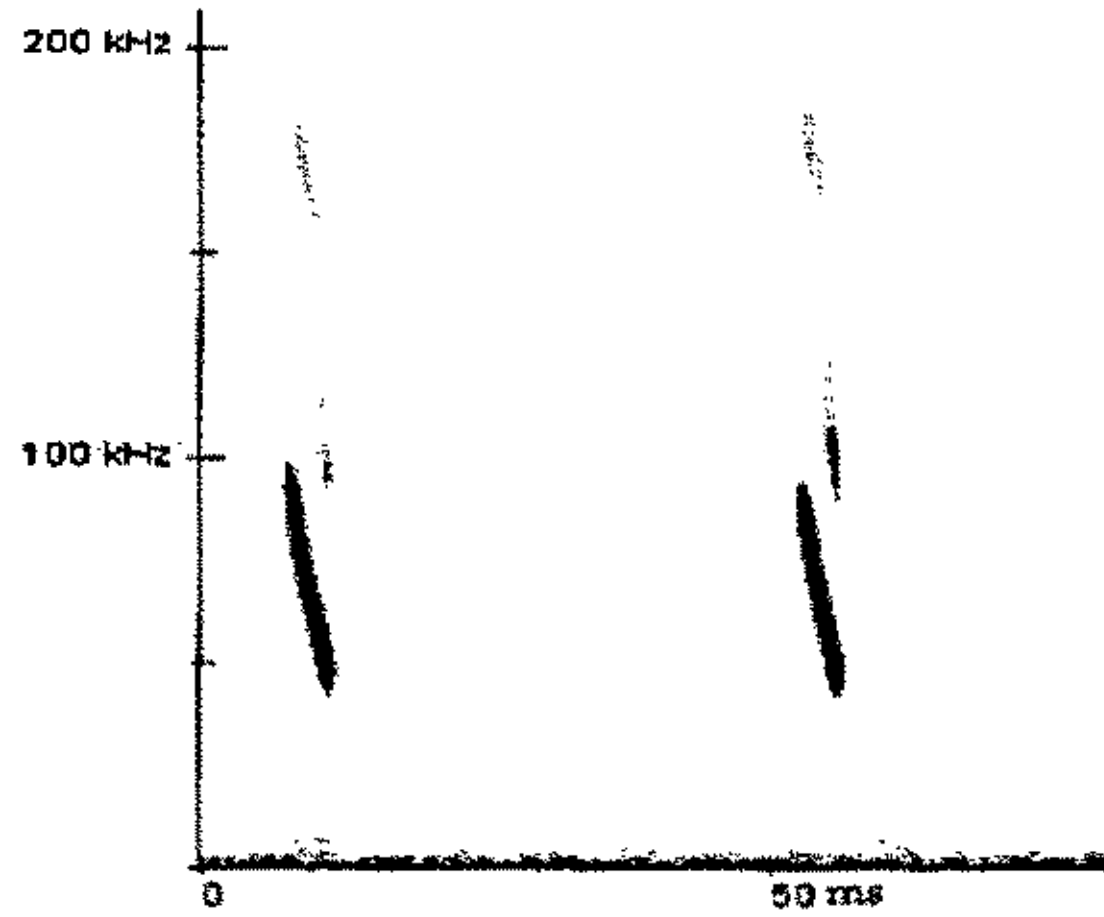


图 3-1 栉鼠耳蝠回声定位声波声谱图

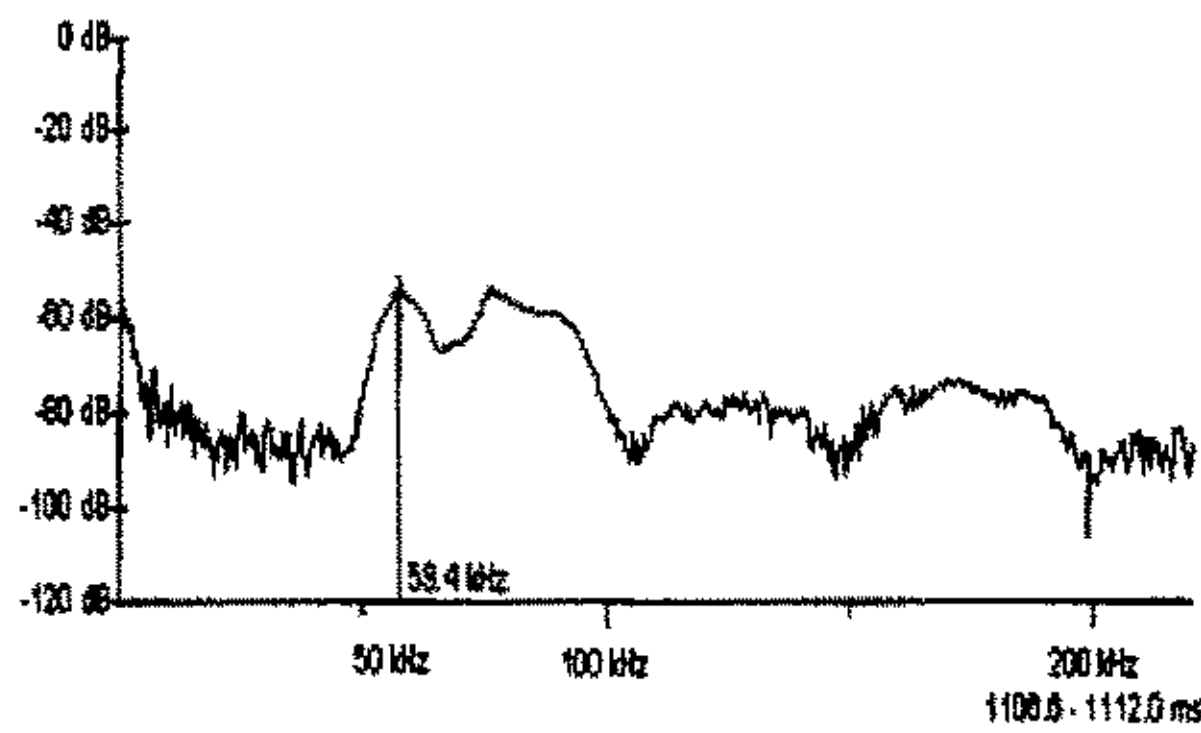


图 3-2 栉鼠耳蝠回声定位声波能量谱图

3.1.3 生态特征及捕食策略

栉鼠耳蝠分布主要在古北界，我国已有记录仅在福建省，生活于阴暗潮湿，通风良好的山洞，有时也进入屋檐夹缝，多集群而栖。对

光和暗的反应敏感，食物以双翅目（蚊）和膜翅目为主，在树丛、草地和水塘上空觅食，食量很大。秋季交配，翌年受精，5-7月产仔，每胎1仔，2个月可发育成熟。

本次研究中的栉鼠耳蝠为贵州省新记录，捕自贵州省镇宁县田关村，名为“黑洞”的山洞中。“黑洞”海拔1050 m (26° 03' 39.6" N, 105° 46' 46.5" E)。洞底长年积水，水深约1 m，是田关村的饮用水水源地。洞口宽7 m，高2 m（距水面），朝向为北偏西68°。在距洞口3 m以上的山上，长着许多灌木和杂草，但在距洞口3 m以内的范围内皆为山石，没有任何植物生长。本次研究期间，栉鼠耳蝠于7:45 pm—8:00 pm开始飞出山洞，经过一小片树林和较大面积的农田（水稻田），到达距黑洞约1000 m的鱼塘(26° 03' 45.0" N, 105° 46' 54.5" E)，在鱼塘水面上空进行盘旋飞行。根据栉鼠耳蝠的回声定位声波特征可以推测，栉鼠耳蝠在水面上空利用拖网式捕食方式捕捉中等大小的双翅目或膜翅目昆虫。

3.2 大足鼠耳蝠

3.2.1 形态特征

大足鼠耳蝠体形较肥壮，口鼻部具发达的须，耳屏较短窄（9-9.5mm），不及耳长之半。翼膜起始于胫基，起始处膜细窄。后足大，几与胫长相当，足背具褐色硬毛，爪强而曲，距长20-27mm，超过股间膜后缘的2/3，距缘膜腹面浅白色，尾末端一节椎骨伸出股间膜。

体毛短密如绒毛状，上体背毛长约7.2mm，沙灰色或带灰褐色；下体腹部毛长约5mm，灰白色；被毛基部均为灰黑色或黑褐色。后肢股部、胫部北、腹面均具短毛，股间膜近躯体的一半亦具毛。

3.2.2 回声定位声波特征

飞行状态下，大足鼠耳蝠的回声定位声波为FM（调频）型，伴有1-3个谐波（多数为2个）。第一谐波存在于所有的叫声中，第二谐波在所有声波中的出现频率为57.69%，第三谐波的出现频率为15.38

%。声脉冲时间较长，声脉冲间隔时间在较大范围内(23.6 ms~443.8 ms)波动，平均为 92.92 ms，能率环较低，调频带较宽，平均为 48.35 kHz。

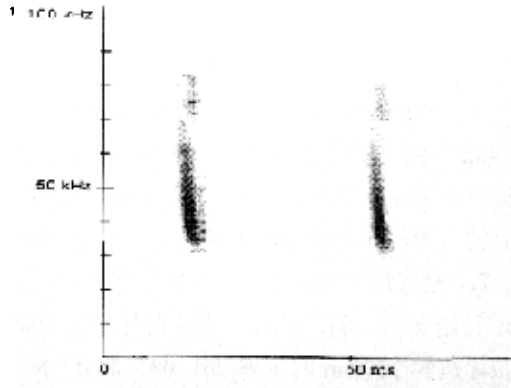


图 3-3 大足鼠耳蝠回声定位声波声谱图

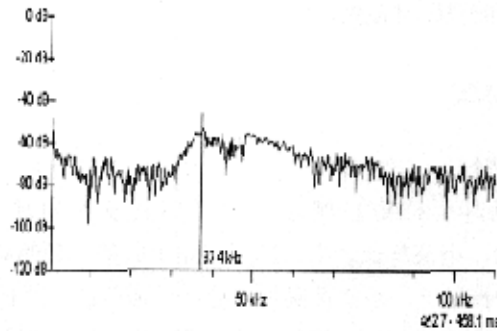


图 3-4 大足鼠耳蝠回声定位声波能量谱图

3.2.3 生态特征及捕食策略

大足鼠耳蝠为我国特有蝙蝠，分布于山东、江苏、浙江、江西、福建、广西及贵州等省。大足鼠耳蝠一般多栖于岩洞内，常成小群于洞稍高处的石缝内，也有的栖于城墙石缝内。每年 11 月开始冬眠，至次年 4 月出眠，5-7 月为繁殖期，多在 6 月份产仔。

本次研究中的大足鼠耳蝠亦采自贵州省镇宁县田关村，与上述栉鼠耳蝠同栖于“黑洞”。本次研究期间，每天晚上，均有 10 只以上的

大足鼠耳蝠出现在距黑洞 1000m 左右的, 有金鱼存在的鱼塘(26° 03' 45.0" N, 105° 46' 54.5" E)上空, 在距水面 10-80 cm 的高度飞行, 不时地接触水面捕捉猎物。它们通常在水面上空盘旋, 并不按直线飞行, 而且经常是沿着相似的飞行路线一个接一个地飞行。根据大足鼠耳蝠后足肥大的形态特征及回声定位声波特征推测, 大足鼠耳蝠的捕食方式为直接用爪提取露出水面的金鱼。

3.3 毛腿鼠耳蝠

3.3.1 形态特征

毛腿鼠耳蝠的体形与水鼠耳蝠相似, 但较大。前臂长 38-40mm。翼膜较大, 但翼膜外缘止于踝或蹠的中段, 距离较短。没有距缘膜。额面毛较短, 耳屏细长且尖, 略低于耳长的一半。后足连爪长达胫长的 2/3。股间膜基部和胫的背面密生长毛。脑颅低窄平缓, 后头宽低于颅全长的一半。最后一节尾椎骨游离于股间膜。体毛绒密, 颜色深暗。背毛偏灰棕色, 毛基较暗; 腹毛毛基偏深灰, 毛尖淡褐, 在尾基及肛门周围灰白到毛基。股间膜基缘区域和胫的背面密布灰棕绒毛, 故此得名, 边缘的栉毛不明显。

3.3.2 回声定位声波特征

飞行状态下, 毛腿鼠耳蝠回声定位声的声谱图为 FM 型, 但不同于鼠耳蝠的其它种类, 其声脉冲时间较长, 调频声波的扫描带宽较狭窄。一次完整的声波包括 1~2 个谐波, 第二谐波出现频率为 15.62%。声波主频率集中于 51.5 ± 7.8 kHz, 第一谐波频率从 81.06 ± 6.41 kHz 下调至 42.13 ± 5.12 kHz, 第二谐波频率从 127.4 ± 10.83 kHz 下调至 93 ± 12.65 kHz。一次完整声波的声脉冲时间为 3.12 ± 0.42 ms, 两次叫声的声脉冲间隔为 70.07 ± 30.91 ms。能率环为 4.3%。它的声脉冲时间变化较大, 可从 1.5 ms 升高到 14.3 ms, 有可能是录音时受惊吓造成的。

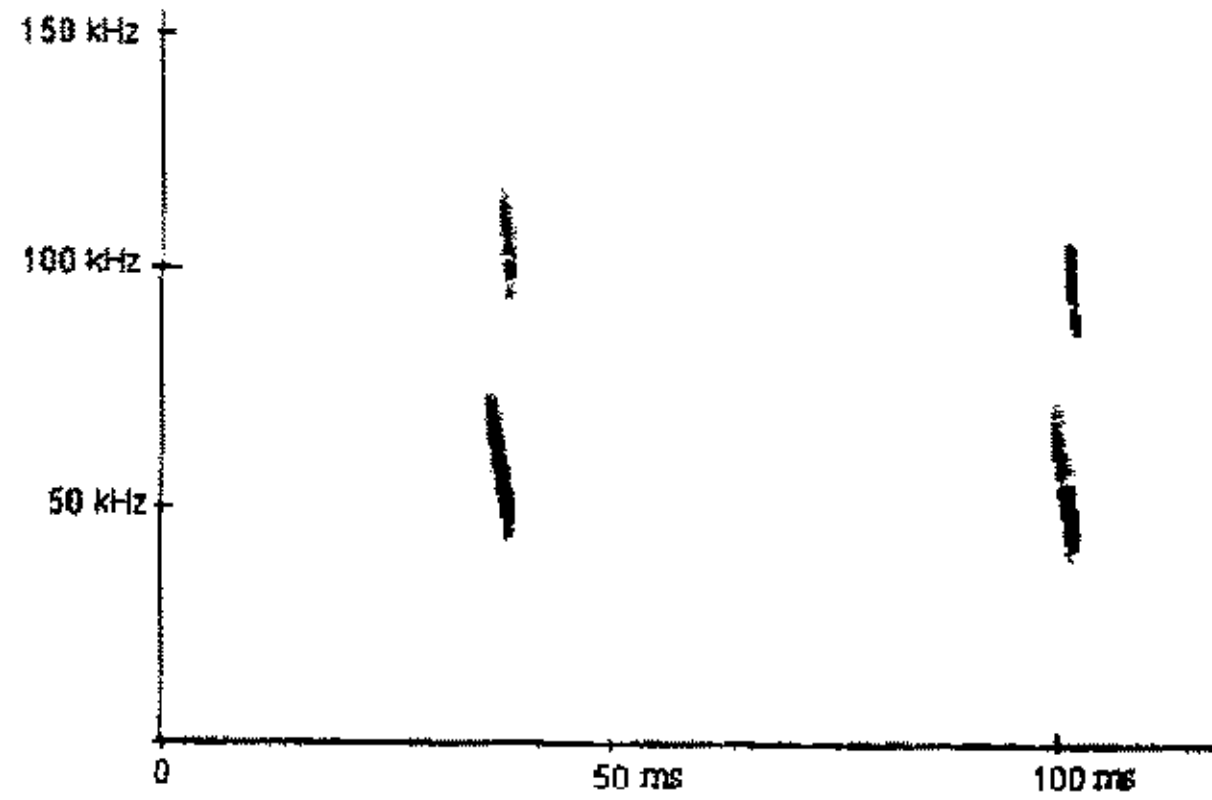


图 3-5 毛腿鼠耳蝠回声定位声波的声谱图

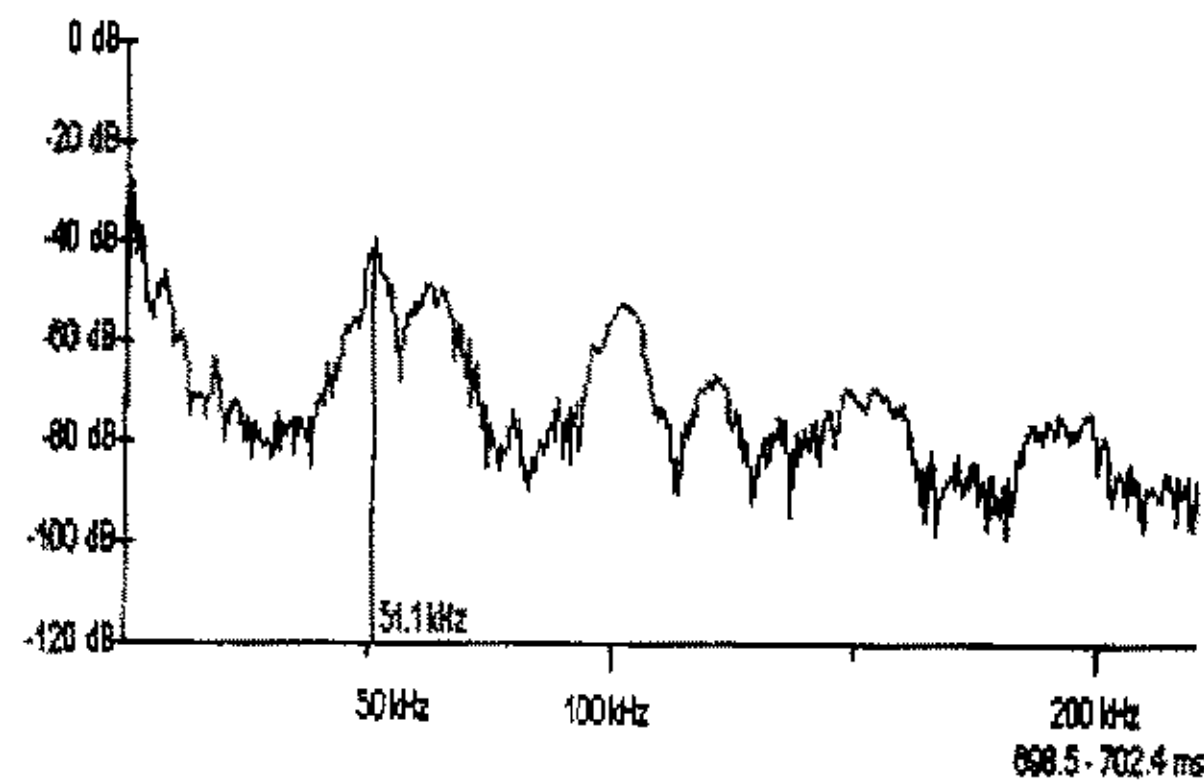


图 3-6 毛腿鼠耳蝠回声定位声波能量谱图

3.3.3 生态特征及捕食策略

毛腿鼠耳蝠为我国特有蝙蝠，分布于浙江、安徽、江西、福建、云南和贵州。喜居岩洞、隧道，有时也进入屋檐夹缝，多集群而栖。对光和暗的反应敏感，食物以双翅目（蚊）和膜翅目为主，在树丛、草地和水塘上空觅食，食量很大。秋季交配，翌年受精，5-7月产仔，每胎1仔，2个月可发育成熟。

本次研究的毛腿鼠耳蝠采自贵州省习水县大陆村内的山洞中（ $28^{\circ} 18' 5.9'' N, 106^{\circ} 18' 12.4'' E$ ），海拔1100m，洞口高1.8m，宽1.8m，朝向为南偏西 30° ，洞口坡度为 45° 。洞口出处及四周均为大面积的

玉米地，附近还有一些稀疏的乔木。本次研究期间，当地日落时间为 7:40pm~7:50pm，毛腿鼠耳蝠在日落后 20 分钟左右飞出洞口，在附近的玉米地和乔木林上空盘旋飞行。根据回声定位声波特征推测，毛腿鼠耳蝠可能在疏林边缘或上空、田地、草地或水面上空等并不太复杂的近距离环境中捕食，捕食方式可能为空中捕食或掠食，捕食对象是中等大小的静止猎物，主要是双翅目的昆虫（如蚊）。

3.4 大鼠耳蝠回声定位生态特征

3.4.1 形态特征

大鼠耳蝠体形是鼠耳蝠属中最大的，前臂长 61-70mm，翼膜起自趾基部，侧膜和股间膜均较宽大，股间膜基部的毛发达；侧膜和股间膜腹面的皮肤成线状皱褶，颜色较淡，有一定联接，作近平行排列。耳宽大，前折可触及吻端，内缘凸出成弧形、外缘中段以上不凹，顶端尖，耳屏窄长但顶端不尖。尾全包于股间膜中，其长度小于头体长。距细长，且有窄长的距缘膜。背毛棕褐色，毛基黑褐，毛尖淡棕褐或仅略淡；腹毛趋灰白，毛基同体背，毛尖较灰白；翼侧膜基部有毛，向远端减少，但有少数联成近平等的纹理，这种现象同时存在于股间膜。

3.4.2 回声定位声波特征

飞行状态下，大鼠耳蝠回声定位声波的声谱图为短 FM 型，一次完整的声波脉冲包括 2 个谐波，其中第一个谐波较强，第二个谐波较弱。主频率为 47.1 ± 6.6 kHz。第一谐波频率从 98.7 ± 11.2 KHz 下调至 30.3 ± 2.5 kHz，第二谐波频率从 112.0 ± 10.6 KHz 下调至 59.8 ± 13.3 kHz，声波频率为 16.6 ± 6.1 次/秒，一次声脉冲时间为 2.3 ± 1.1 ms，两次声波的声脉冲间隔时间为 55.9 ± 18.8 ms，回声定位声波的能率环为 5.9%。

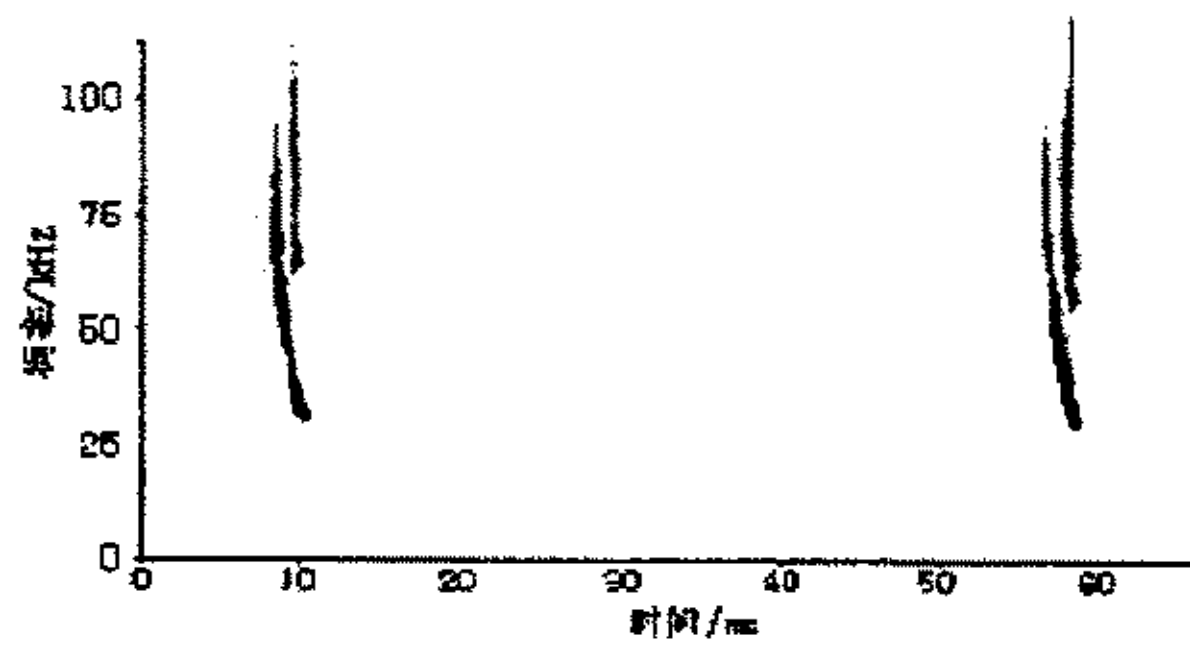


图 3-7 大鼠耳蝠回声定位声波声谱图

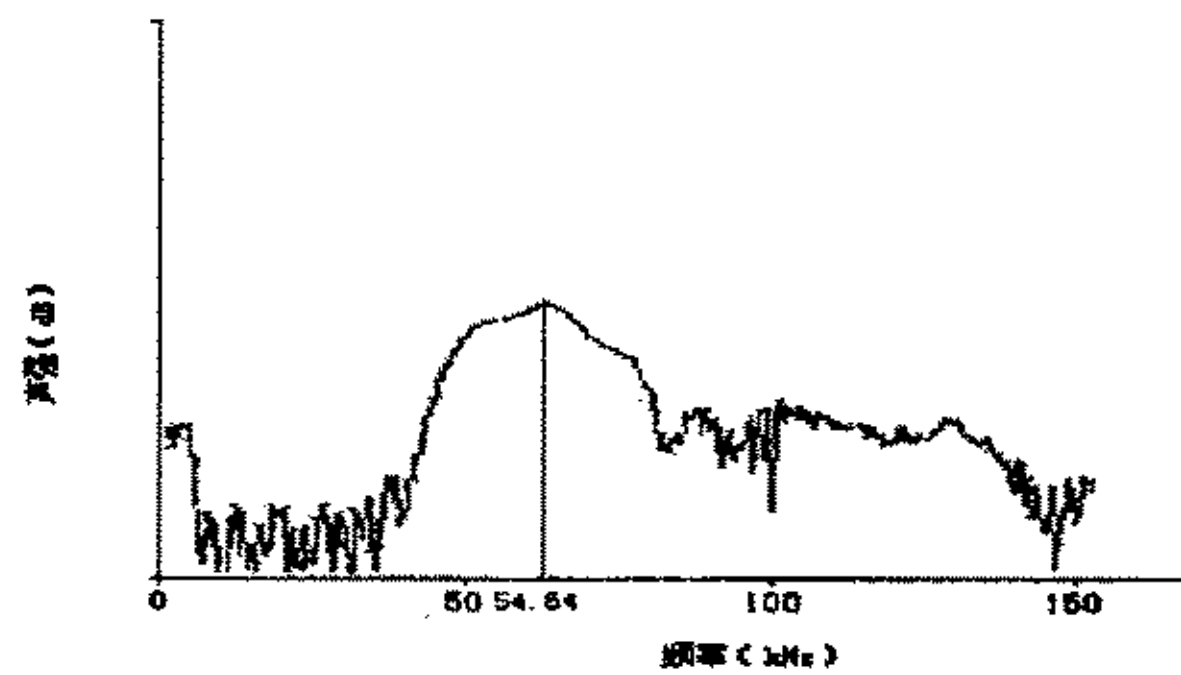


图 3-8 大鼠耳蝠回声定位声波能量谱图

3.4.3 生态特征与捕食策略

大鼠耳蝠分布于欧洲和亚洲，在我国分布于浙江、江西、福建、海南、广西、四川、云南和贵州等省。本文中大鼠耳蝠的回声定位声波数据系引用前期工作中所采集的样本，据此推测，大鼠耳蝠可能在森林边缘或草地上空等开阔的环境中捕食昆虫。

3.5 普通长翼蝠飞行状态下回声定位声波特征

3.5.1 形态特征

普通长翼蝠体形较大，前臂长平均约 48mm，翼窄长。翼膜最多只达踝关节。尾较长，有些可略超于头体长，末节尾椎凡均包于股间

膜内。耳壳短，顶平齐，额缘凸；耳屏也短，仅及耳长的一半，形细长，顶端钝，并稍向前弯转。个别个体具有距缘膜。

本次研究中的普通长翼蝠为福建亚种。具有窄长的距缘膜。耳特短，宽大于长；耳屏窄长，顶端钝圆。背毛深棕褐色，毛尖棕黄，头顶色带暗褐，向后背棕色渐增到尾基，并延至股间股基部两股骨中点连线，毛基暗褐；腹毛颜色均较淡，毛长而柔软呈丝绒状。

3.5.2 回声定位声波特征

飞行状态下，普通长翼蝠回声定位声波的声谱图为中等长度的FM型，一次完整的声波脉冲包括1-2个谐波，其中第一谐波较强，第二谐波较弱，第二谐波在所以样本中的出现频率为35.29%。声波主频率为 $49.35 \pm 4.24 \text{ kHz}$ ，第一谐波从 $53.71 \pm 4.96 \text{ kHz}$ 下调至 $42.33 \pm 1.97 \text{ kHz}$ ，第二谐波从 $93.33 \pm 7.00 \text{ kHz}$ 下调至 $85.33 \pm 8.48 \text{ kHz}$ 。一次完整的声波的声脉冲时间为 $3.46 \pm 1.63 \text{ ms}$ ，两次声波间的声脉冲间隔为 $96.09 \pm 33.84 \text{ ms}$ 。能率环为3.5%。

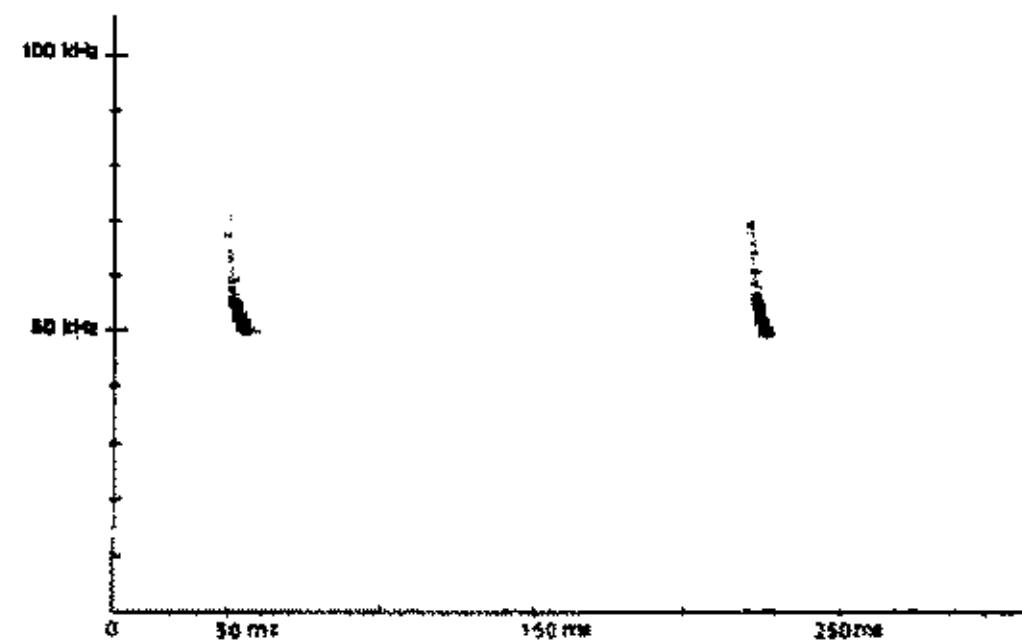


图 3-9 普通长翼蝠回声定位声波声谱图

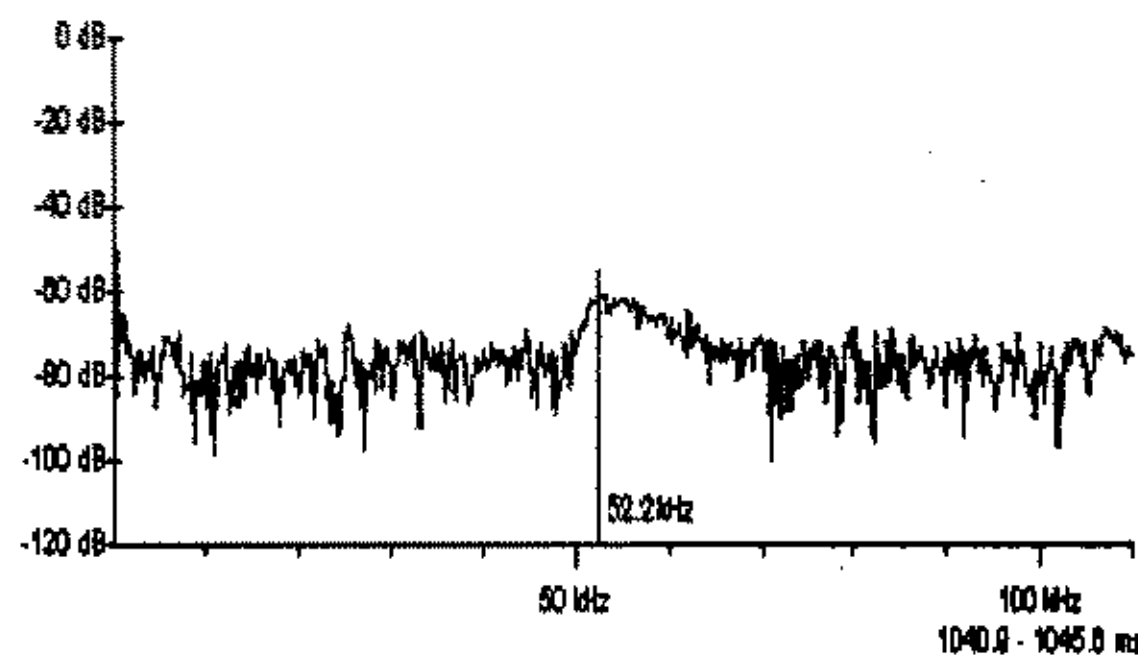


图 3-10 普通长翼蝠回声定位声波能量谱图

3.5.3 生态特征及捕食策略

普通长翼蝠福建亚种为我国特有种，分布于湖北、湖南、广东、海南和贵州省。本次研究中的普通长翼蝠福建亚种采自贵州省镇宁县田关村竹林洞（26° 03' 54.6" N, 105° 47' 20.8" E），海拔 1080m，洞口向下延伸，距地面 7m 左右，宽 4m，朝向为南偏东 40°，洞口坡度 20°。洞口周围植被为比较茂密的矮灌丛，高度不超过 2.5m，沿途有风水林。本次研究期间，普通长翼蝠在 8:00pm 左右大批飞出洞口，在洞口附近的植被上空盘旋，亦有一些蝙蝠飞到比较远的丛林捕食，且飞行速度很快。根据回声定位声波特征推测，普通长翼蝠可能在矮灌丛、树冠上空盘旋飞行探测猎物，捕食方式为直接在物体表面掠食，捕食对象为静止昆虫如松毛虫、金龟子等。

3.6 普通伏翼

3.6.1 形态特征

普通伏翼体形较大，前臂长 31.5-35.0mm。翼膜宽多伸展达趾基。距甚长，超过股间膜后缘的一半，有发达的距缘膜，长而稍宽，耳较小，耳屏短而稍宽，末端略向前弯转。尾较长，占头体长的 83.73%，尾椎骨全部包入股间膜内。背毛棕褐色，毛基略深，腹毛灰褐色，有明显淡褐的毛尖，形成霜层。

3.6.2 回声定位声波特征

飞行状态下，普通伏翼回声定位声波的声谱图为中等长度的 FM 型，一次完整的声波脉冲包括 1~2 个谐波，第一谐波较强，第二谐波较弱，第二谐波在所有声波样本中的出现频率为 28.57%。声波主频率为 58.14 ± 3.80 kHz，第一谐波从 78 ± 5.72 kHz 下调至 45.86 ± 1.57 kHz，第二谐波从 100 ± 2.83 kHz 下调至 92 ± 2.83 kHz。一次完整声波的声脉冲时间为 3.5 ± 0.38 ms，两次声波间的声脉冲间隔为 46.83 ± 17.49 ms。能率环为 7.0%。

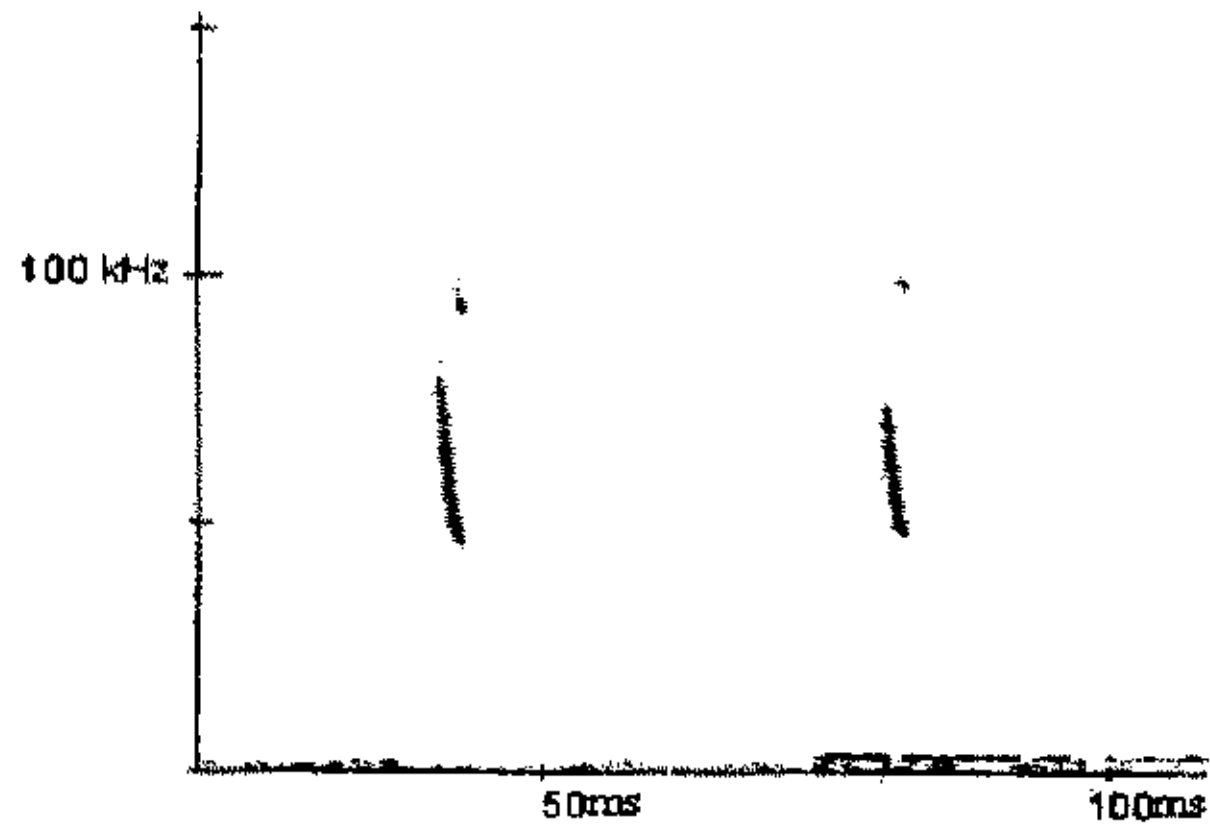


图 3-11 普通伏翼回声定位声波声谱图

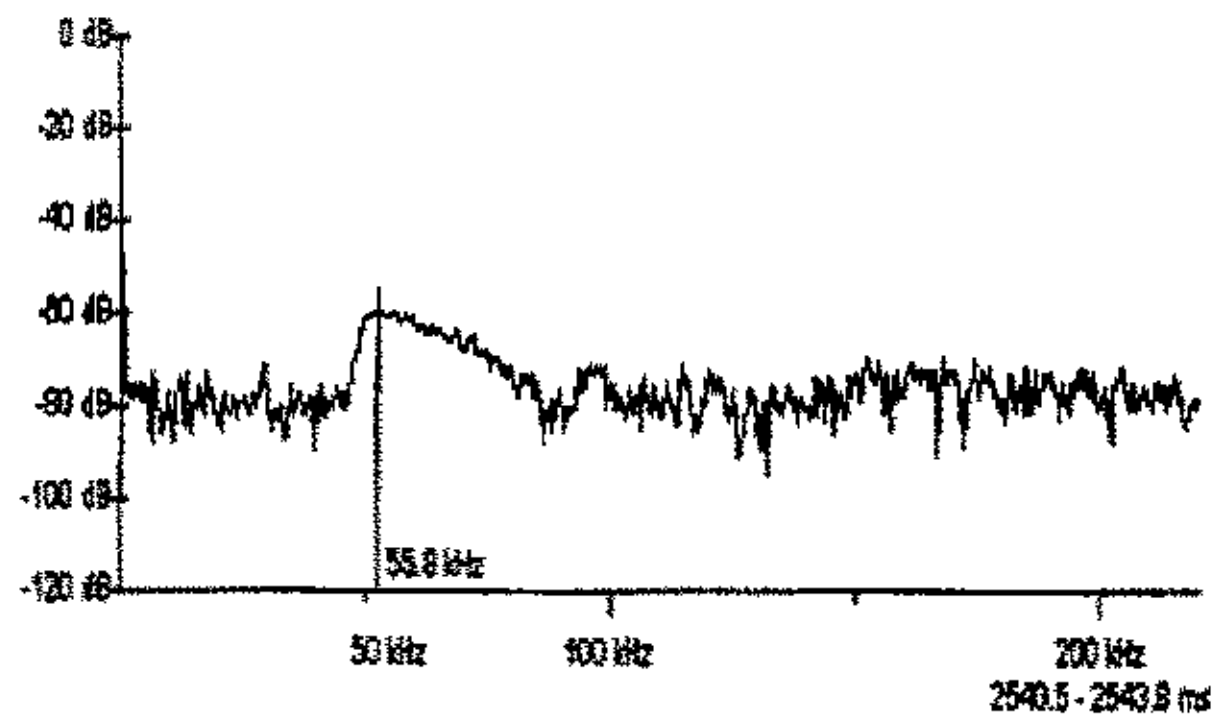


图 3-12 普通伏翼回声定位声波声谱图

3.6.3 生态特征及捕食策略

普通伏翼又名家蝠、日本伏翼或小伏翼，在我国分布广泛，华北、东北、华东、华南和南各地区均有分布，一般在 11 月至次年 3 月冬眠，长达 4-5 个月，出眠后 6-7 月产仔，每胎 2-3 仔。普通伏翼喜栖于建筑物的顶梁、屋檐、夹缝等的空隙。伏翼的活动与其食物密切相关，傍晚飞出居住地，黎明飞返，出返的活动频率与温度的高低成正相关，与光照成负相关，空气的相对湿度在 52.2-93.0%间均能活动。温度的限制作用大，低温通过代谢影响伏翼冬眠；时间一般在 11 月至次年 3 月，长达 4-5 个月，出眠后 6-7 月产仔，每胎 2-3 仔。

本次研究中的普通伏翼采自贵州省镇宁县田关村洪大洞（26° 03

' 11.4" N, 105° 41' 42.3" E), 海拔 923m, 洞口朝向为北偏西 70°, 坡度为 35°。洞口附近植被稀疏, 仅一些杂草和矮灌木, 稍远处为田关村的大片玉米地。本次研究期间, 普通伏翼在 8:10pm 左右飞出洞, 经过大片玉米地后到达田关村内的鱼塘, 即上述栉鼠耳蝠与大足鼠耳蝠捕食的鱼塘。普通伏翼在鱼塘上空及鱼塘附近的玉米地上空不断盘旋, 并不时掠过水面或玉米地, 根据其回声定位声波特征推测, 普通伏翼可能在疏林、水面上空、矮灌丛等不十分复杂的环境中捕食, 捕食方式为掠食, 捕食对象为中等大小的静止昆虫。

第四章 5 种蝙蝠不同状态下回声定位声波的种内差异

本次研究中, 分别录制了蝙蝠在飞行、悬挂、静止于地面、手持、起飞和爬行状态下的回声定位声波, 发现这些声波的主频率、声脉冲时间、声脉冲间隔以及第一谐波起始和终止频率等主要参数具有较大的种内差异。利用 SPSS11.5 分析软件中的单因素方差分析 (One-Way ANOVA) 过程对不同状态下的声波参数进行了显著性差异分析和均值的多重比较, 结果分述如下。

4.1 栉鼠耳蝠不同状态下回声定位声波的差异

根据研究过程中声波录制情况, 选取栉鼠耳蝠自由飞行、倒挂在物体上 (悬挂), 手持状态, 以及将要起飞时的蹦飞 4 个状态下的主要声波参数进行差异分析。结果如表 4-1 所示:

表 4-1 栉鼠耳蝠 4 种不同状态下回声定位声波差异

录音状态 (n)	声脉冲时 间 (ms)	声脉冲间隔 (ms)	主频率 (kHz)	第 1 谐波起始 频率 (kHz)	第 1 谐波终止 频率 (kHz)
飞行(66)	3.95±0.20	63.70±24.79	55.90±5.11	76.04±12.06	40.38±2.92

悬挂(75)	4.77±0.54	97.37±12.75	53.24±1.88	84.07±3.74	39.87±1.80
手持(23)	2.77±0.71	42.32±28.42	63.22±3.22	84.73±7.20	42.46±2.35
起飞(21)	3.44±0.45	63.64±6.48	53.26±3.21	77.67±5.29	34.52±2.04
<i>df</i>	3	3	3	3	3
F	9.829	8.982	31.614	11.762	42.43
Sig.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

注：表中 n 为声波样本数，*df* 为组间自由度，F 为，sig. 为 F 值对应的概率值，临界值为 0.05

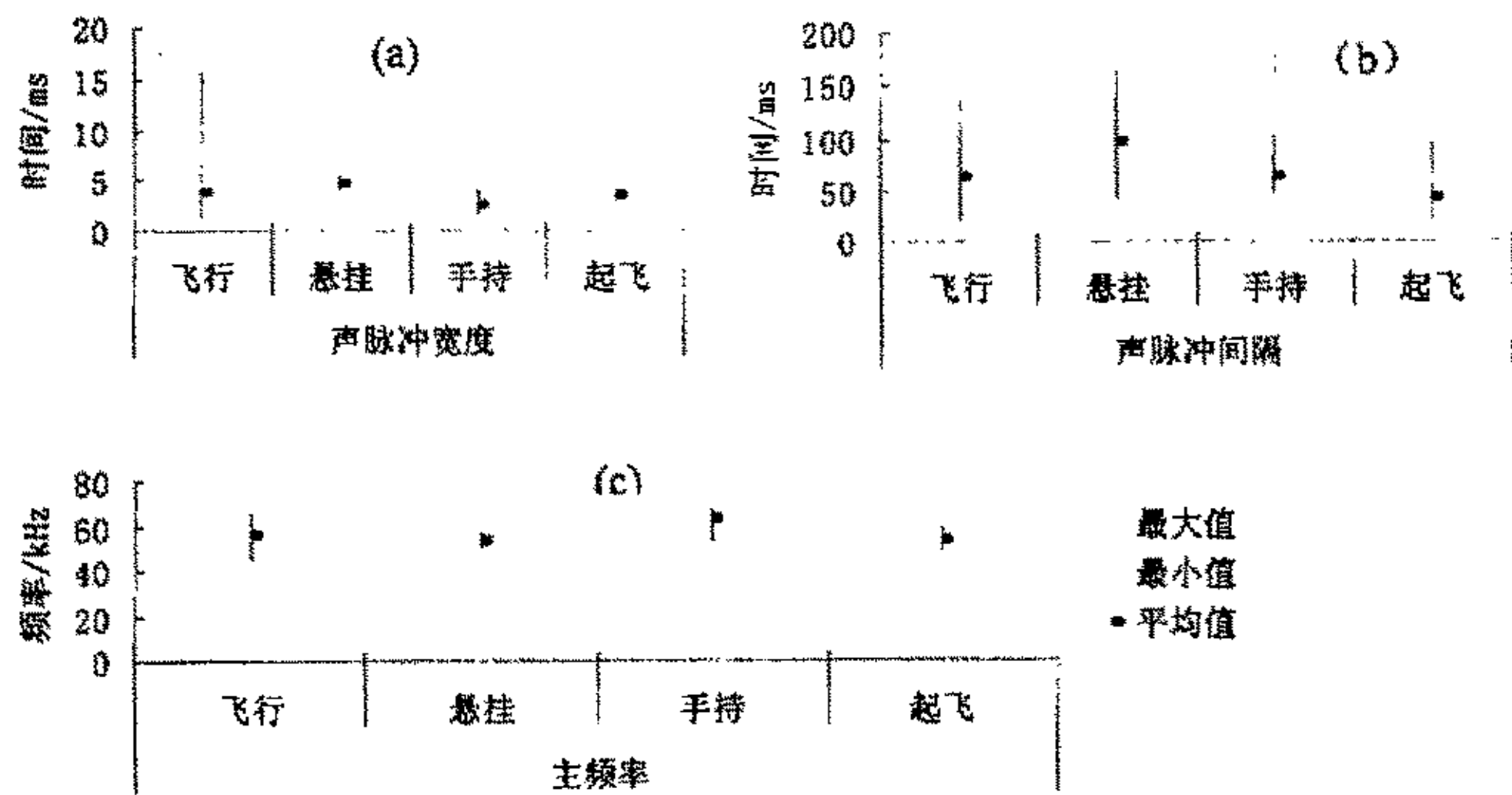


图 4-1 栉鼠耳蝠不同状态下回声定位声波差异

表 4-1 与图 4-1 中可看出，栉鼠耳蝠回声定位声波在飞行、悬挂、手持和起飞等不同状态下具有明显的差异。其中手持状态下的声波主频率明显高于其它状态下的主频率，飞行状态下的主频率稍低，悬挂和起飞状态时的主频率最低且基本无差异 ($F=1.232, p=0.985$)。声脉冲时间最大的是悬挂状态下，其次分别为飞行、起飞和手持状态，其中悬挂和手持状态间的差异最为显著 ($F=123.861, p<0.001$)。声脉冲间隔时间最大的也是悬挂状态，其次为飞行和手持状态，声脉冲间隔时间最小的为起飞状态，其中飞行状态和手持状态基本无差异 ($F=0.986,$

p=0.995), 飞行与悬挂状态差异最显著 (F=56.283, p<0.001)

4.2 大足鼠耳蝠不同状态下回声定位声波的差异

对大足鼠耳蝠在自由飞行、悬挂、手持、起飞和爬行 5 个不同状态下的回声定位声波差异进行比较, 结果如下:

表 4-2 大足鼠耳蝠 5 种不同状态下回声定位声波的差异

录音状态 (n)	声脉冲时 间 (ms)	声脉冲间隔 (ms)	主频率 (kHz)	第 1 谐波起始 频率 (kHz)	第 1 谐波终止 频率 (kHz)
飞行(50)	2.91±0.53	46.46±6.13	75.55±2.09	57.31±4.19	141.35±11.49
悬挂(20)	3.48±0.25	56.93±10.09	85.65±15.67	55.53±4.29	138.88±8.15
手持(23)	2.45±0.32	42.04±8.00	45.07±7.18	34.80±3.36	66.60±6.28
起飞(20)	2.66±0.32	44.43±5.22	43.15±2.69	31.60±1.50	63.22±5.17
爬行(20)	3.11±0.27	70.89±11.17	53.20±6.38	35.3±4.04	71.85±2.85
<i>df</i>	4	4	4	4	4
F	7.575	1.727	147.656	272.547	507.866
Sig.	0.000	0.149	0.000	0.000	0.000

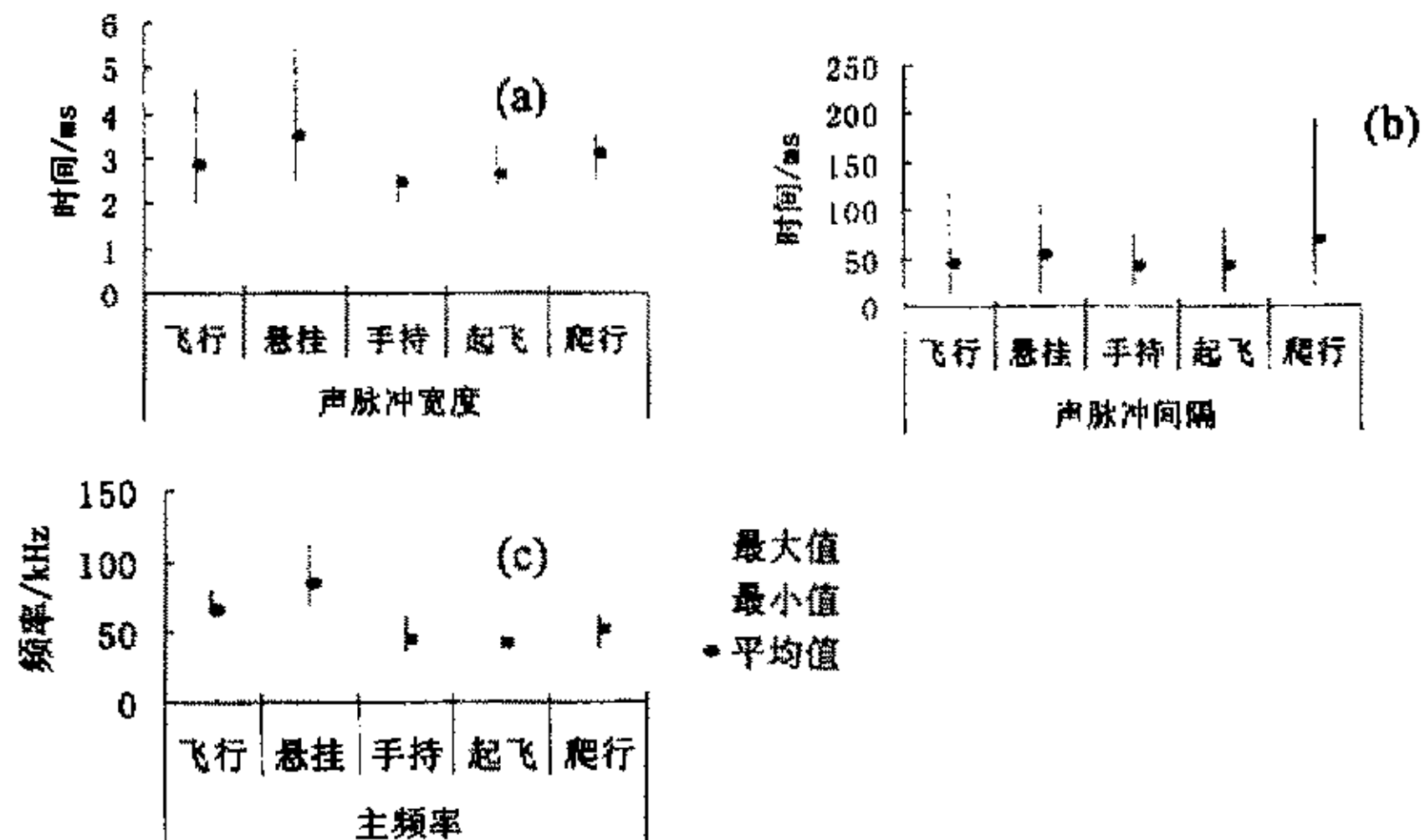


图 4-2 大足鼠耳蝠不同状态下回声定位声波差异

表 4-2 与图 4-2 中可看出,大足鼠耳蝠回声定位声波的声脉冲时间、主频率及第 1 谐波起始和终止频率在不同状态下具有明显的差异,但声脉冲间隔的差异不明显。悬挂状态下的声波主频率远远高于其它 4 个状态,其次为飞行状态下的声波主频率,手持、起飞和爬行状态下的声波主频率较低,手持和起飞状态间的声波主频率差异最不显著 ($F=2.897, p=0.482$),其它 4 个状态两两之间的差异均十分显著 (p 均小于 0.001)。声脉冲时间最大的为悬挂状态,接下来依次为爬行状态、飞行状态和起飞状态,声脉冲时间最小的为手持状态,其中悬挂状态与其它 4 个状态两两间的差异均十分显著 (p 均小于 0.001),飞行与起飞和爬行状态下的两两间差异不显著 (p 均大于 0.05),手持和起飞状态间的差异几乎不存在 ($F=0.523, p=0.346$)。

4.3 毛腿鼠耳蝠不同状态下回声定位声波的差异

对毛腿鼠耳飞行和爬行 2 种状态下的回声定位声波差异进行了比较和分析,结果如下:

表 4-3 毛腿鼠耳蝠 2 种不同状态下回声定位声波的差异

录音状态 (n)	声脉冲时 间 (ms)	声脉冲间隔 (ms)	主频率 (kHz)	第 1 谐波起始 频率 (kHz)	第 1 谐波终止 频率 (kHz)
飞行 (11)	3.46±0.53	68.98±12.01	56.47±4.45	81.73±10.54	44.36±8.01
爬行 (27)	2.97±0.21	71.39±7.62	55.15±2.54	79.23±4.13	40.35±1.90
<i>df</i>	1	1	1	1	1
F	16.953	0.042	1.310	1.096	5.962
Sig.	0.000	0.838	0.260	0.302	0.020

毛腿鼠耳蝠的回声定位声波的声脉冲间隔、主频率和第 1 谐波起始频率在飞行和爬行状态下的差异不显著,只有声脉冲时间和第 1 谐波终止频率在这 2 种状态下的差异较显著。毛腿鼠耳蝠飞行状态下的声脉冲时间大于爬行状态,第 1 谐波终止频率也高于爬行状态。

4.4 普通长翼蝠不同状态下回声定位声波的差异

对普通长翼蝠（福建亚种）飞行、悬挂和手持 3 种状态下的回声定位声波差异进行了比较和分析，结果如下：

表 4-4 普通长翼蝠 3 种不同状态下回声定位声波的差异

录音状态 (n)	声脉冲时 间 (ms)	声脉冲间隔 (ms)	主频率 (kHz)	第 1 谐波起始 频率 (kHz)	第 1 谐波终止 频率 (kHz)
飞行 (23)	4.01±1.46	87.70±6.04	52.88±9.47	66.81±2.04	49.11±8.78
悬挂 (6)	4.30±1.98	34.90±1.71	48.07±2.50	56.33±5.72	43.83±2.04
手持 (6)	2.50±0.61	96.64±12.57	45.95±2.47	52.50±1.29	41.25±1.71
<i>df</i>	2	2	2	2	2
F	3.133	4.311	2.294	3.465	2.601
Sig.	0.051	0.019	0.110	0.038	0.083

普通长翼蝠回声定位声波的声脉冲间隔和第 1 谐波起始频率在飞行、静止和手持状态下具有一定的总体差异，而声脉冲时间、主频率和第 1 谐波终止频率的总体差异不显著。声脉冲间隔最大的为手持状态，其次为飞行状态，最小的为悬挂状态。第 1 谐波起始频率由大到小的顺序为：飞行状态>静止状态>手持状态。飞行与手持状态及静止和手持状态下声脉冲时间的两两差异较显著 (p 均小于 0.05)，但飞行状态与静止状态的声脉冲时间间差异较小 ($F=0.486$, $p=0.647$)，使 3 种状态下的声脉冲时间总体差异较小。

4.5 普通伏翼不同状态下回声定位声波的差异

对普通伏翼飞行、静止和爬行 3 个状态下的回声定位声波差异进行了比较和分析，结果如下：

表 4-5 普通伏翼 3 种不同状态下回声定位声波的差异

录音状态 (n)	声脉冲时 间 (ms)	声脉冲间隔 (ms)	主频率 (kHz)	第 1 谐波起始 频率 (kHz)	第 1 谐波终止 频率 (kHz)
飞行 (17)	3.50±0.38	46.83±6.61	57.60±3.24	78.00±5.72	45.86±1.57
手持 (22)	3.14±0.84	110.54±5.54	50.05±2.53	62.07±4.04	40.98±2.82
爬行 (10)	3.33±0.53	82.75±0.35	47.45±2.28	60.64±4.30	35.82±0.60
<i>df</i>	2	2	2	2	2
F	0.827	12.323	34.973	44.621	36.565
Sig.	0.443	0.000	0.000	0.000	0.000

普通伏翼不同状态下的回声定位声波除声脉冲时间外，其它参数的总体差异均十分显著。声波主频率由大至小的顺序为：飞行状态>手持状态>爬行状态，不同状态下主频率的两两差异均十分显著（ p 均小于 0.001）。声脉冲间隔时间最大的为手持状态，其次为爬行状态，声脉冲间隔时间最小的为飞行状态，其中两两差异最显著的是飞行和手持状态之间的比较（ $p < 0.001$ ），飞行状态和爬行状态之间及手持状态和爬行状态之间的两两差异均不十分显著（ $p > 0.05$ ）。

4.6 不同状态下回声定位声波的变化及其意义

4.6.1 声脉冲时间及声脉冲间隔时间变化的意义

蝙蝠科蝙蝠的回声定位叫声是由单谐波或多谐波的宽波段调频（FM）信号组成的，这是蝙蝠中最普遍的一种回声定位，声波信号不恒定，随时间的推移不断变化。一次叫声持续时间较短（一般 $< 5\text{ms}$ ），每个谐波频率由高至低，下降较快。调频声蝙蝠回声定位声波的接收神经机制要求避免发出的脉冲信号与返回的回声信号相重叠，在较复杂的环境中，蝙蝠会通过增加发声频率以减小其声脉冲时间，从而避免回声的重叠。

在上述 5 种蝙蝠不同状态下的回声定位声波比较中，栉鼠耳蝠、大足鼠耳蝠和普通长翼蝠飞行和起飞状态下的回声定位声波声脉冲时

间均小于其悬挂和爬行状态，声脉冲间隔时间也是各种状态中较小的，说明这 3 种蝙蝠在飞行和起飞状态下要避免较多障碍物，因此通过减小声脉冲时间和声脉冲间隔时间增加其发声频率以获得更多有关周围环境的信息。大足鼠耳蝠和普通长翼蝠的声脉冲时间变化范围很大，说明飞行中叫声的变异性最大；声脉冲间隔也为所有状态中较短的，但变异也较大，因此，叫声重复率比其它状态下就有所升高。叫声持续时间和间隔时间的平均值较小可以解释为蝙蝠的回声定位对飞行的一种适应。Jones 和 Rayner (1991) 对大足鼠耳蝠 (*Myotis adversus*, Vespertilionidae) 的研究表明：这种 FM (调频) 蝙蝠在接近其捕食猎物时叫声的间隔时间逐渐变短，到后来出现重复率很高的信号序列，称为捕食蜂鸣 (Feeding buzzes)。萨氏伏翼的回声定位叫声为宽频的、多谐波的 FM 叫声，叫声声谱图在手持及飞行状态下差异不大，但飞行状态下叫声重复率及能率环均明显高于手持状态。

在栉鼠耳蝠、大足鼠耳蝠和普通长翼蝠的回声定位声波中，声脉冲时间和声脉冲间隔最小的均为手持状态，这可能是由于手持状态下蝙蝠受到了惊吓，发出比较急促的惊吓叫声。动物界中，用于相互交流的听觉信号必须包含一系列不同信息，因此这类信号具有高度的变异性。Obrist(1995)回声定位是由听觉交流信号进化而来，且至今仍在蝙蝠的相互交流过程中起重要作用，因此，蝙蝠的回声定位声波也具有较高的复杂和变异性。他对花尾蝠(*Euderma maculatum*)、大棕蝠 (*Eptesicus fuscus*，赤蓬毛蝠 (*Lasiurus borealis*) 和灰蓬毛蝠 (*L. cinereus*) 4 种蝙蝠在不同状态下和不同生境中捕食的回声定位声波特征进行了分析和比较，发现所有种类在特定条件下都会产生与正常状态下差异显著的声波结构。墨西哥犬吻蝠 (*Tadarida brasiliensis mexicana*) 幼蝙蝠与雌蝙蝠分开后的后的叫声声谱图与正常情况下的回声定位叫声也有较大的差异，其声音频率随时间也有不规则的上升或下降，(Gelfand and McCracken, 1986)。这与上述栉鼠耳蝠、大足鼠耳蝠和普通伏翼的情况相似，因此这 3 种蝙蝠惊叫时的声信号可能有向同种的个体示警或求援的通讯作用。

此外在对毛腿鼠耳蝠爬行状态录音过程中，发现它们的耳屏和头

部不停地抖动，并能探测到门、窗的缝隙，说明毛腿鼠耳蝠爬行状态也在探测障碍物，也需要获得周围环境的信息，因此降低了声脉冲时间和声脉冲间隔时间，使得爬行状态下的发声频率高于飞行状态下的发声频率。

4.6.2 频率变化的意义

蝙蝠科蝙蝠回声定位声波频率高低不同，种间变化很大。主频率也根据种类的不同出现高低差异。频率高低决定捕食猎物的大小，一般地，频率越高，猎物越小；而频率越低，猎物越大。同时从频率的高低，也可以看出捕食环境的复杂性，在开阔空间中的长距离回声定位是通过低频叫声完成的，而在繁杂的叶层中的回声定位通常是高频的^[127]。

栉鼠耳蝠、大足鼠耳蝠、毛腿鼠耳蝠、普通长翼蝠和普通伏翼 5 种蝙蝠飞行状态下回声定位声波的主频率均为所有状态中较高的，其中，毛腿鼠耳蝠、普通长翼蝠和普通伏翼飞行状态下的声波主频率为所有状态中最高的。这说明，蝙蝠在飞行状态下要面临比较复杂的环境，辨别较多的障碍物，因此利用高频率声波进行回声定位，以实现其比较灵活复杂的飞行。高频声波在空气中的衰减速度较快，在复杂的环境中利用高频声波，能够减少声波与其回声间的重叠，减小复杂环境对蝙蝠飞行的干扰。栉鼠耳蝠中手持状态下的声波主频率最高，可能也与其受到惊吓有关，使声波频率发生较大的变化。大足鼠耳蝠悬挂状态下的回声定位声波主频率最高，研究过程中发现，大足鼠耳蝠爬行过程中头部不停转动，耳和耳屏不断抖动，可能正在积极地探测方位与障碍物，因此其声波主频率亦较高，使其能够判别目标的精细结构，获得更多的信息。栉鼠耳蝠和大足鼠耳蝠起飞状态下的声波主频率均为所有状态下最低的，说明这 2 种鼠耳蝠在飞行的不同阶段声波频率能够不断地变化，Sullivan(1993)也发现当水鼠耳蝠 *Myotis daubentoni* 处于搜索和终止这两个阶段时，叫声的带宽，频率的最大值和最小值以及持续时间均减少。

FM 信号在其频率及组成的丰富程度上，会很大程度上被地面目标

的回声反射所改变。上述 5 种蝙蝠飞行状态下多具有 2~3 个谐波，而其它状态下的回声定位声波只有 1~2 个谐波，且飞行状态下的第 1 谐波调频带宽也远远高于其它状态，而调频带越宽，FM 声波所携带的周围环境的信息量越大，这说明这 5 种蝙蝠在飞行状态下要面临较为复杂的环境，因此需要增加 FM 声波的组成丰富度以获得更多的信息。

第五章 2 种蝙蝠回声定位声波的性别二态性

性别、年龄和体型等均能影响蝙蝠回声定位声波的特征 (Jones and Rayner 1991, Jones et al. 1992, Jones and Ransome 1993, Jones et al. 1993)。研究发现很多蝙蝠种类中回声定位声波结构的种内差异都是由这些因素引起的，但是种类间的影响方式不同。如体型大小对 *Myotis adversus* (Jones and Rayner 1991) 和三叶蹄蝠 *Asellia tridens* (Jones et al. 1993) 的声波结构影响很大，而对菊头蝠属蝙蝠却没影响 (Jones et al. 1992, Jones and Ransome)。雌性小菊头蝠的声波频率比雄性的低 (Jones et al. 1992)，而雄性三叶蹄蝠的声波频率则比雌性的低 (Jones et al. 1993)。本次研究对大鼠耳蝠和大足鼠耳蝠回声定位声波的性别二态性进行了比较研究。其余 4 种蝙蝠可能由于处于哺乳期，雌蝠的活动比较频繁，所采样本中均为雌蝠，故未做比较。

5.1 大鼠耳蝠回声定位声波性别间差异

对不同性别的大鼠耳蝠在飞行状态下的回声定位声波进行了差异比较和分析，结果如下。

表 5-1 不同性别大鼠耳蝠的回声定位声波

	雄性	雌性
声脉冲时间(ms)	3.74±0.54	12.00±2.75
声脉冲间隔时间(ms)	58.67±17.09	48.04±8.84
主频率(kHz)	50.26±6.17	47.02±6.08
第 1 谐波调频带宽(kHz)	28.43±5.23	40.48±7.56
第 2 谐波调频带宽(kHz)	60.29±6.75	84.41±10.57

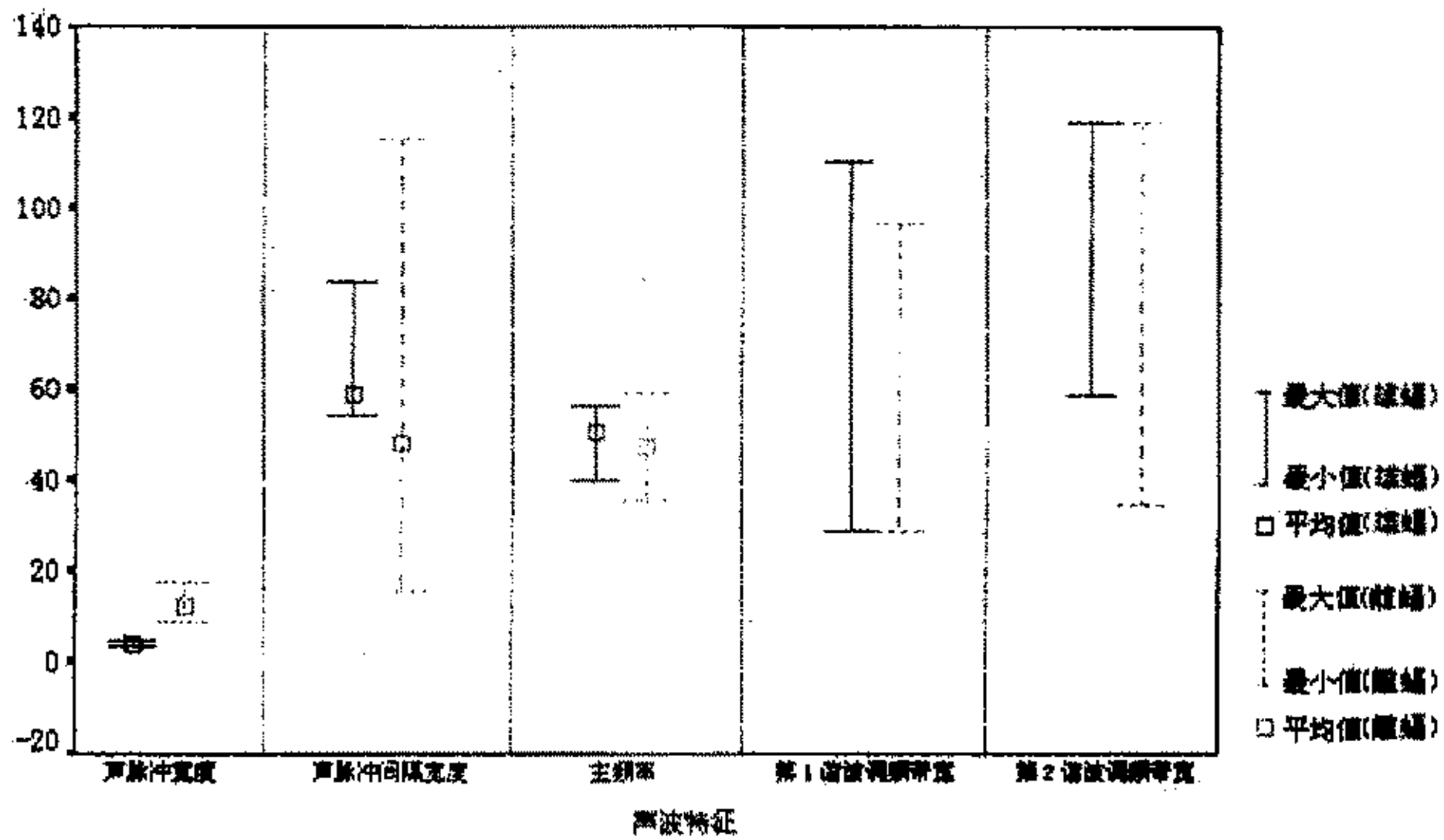


图 5-1 大鼠耳蝠回声定位声波的性别间差异

大鼠耳蝠雄蝠与雌蝠飞行状态下的回声定位声波具有较明显的差异，具体表现在：雄蝠回声定位声波的声脉冲时间明显低于雌蝠，且变化范围较雌蝠的声脉冲时间较小，其声脉冲间隔时间平均值高于雌蝠，变化范围也比雌蝠的大得多。大鼠耳蝠雌蝠与雄蝠回声定位声波的主频率差异较小，雄蝠声波主频平均值略低于雌蝠。雄蝠第 1 谐波调频带宽大于雌蝠，而第二谐波调频带宽则小于雌蝠。

5.2 大足鼠耳蝠回声定位声波的性别间差异

对不同性别的大足鼠耳蝠成蝠回声定位声波差异进行了比较和分析, 结果如下:

表 5-2 不同性别大足鼠耳蝠的回声定位声波

	雄性	雌性
声脉冲时间(ms)	2.96±0.64	2.82±0.22
声脉冲间隔时间(ms)	53.57±8.86	30.93±3.53
主频率(kHz)	75.94±2.35	74.79±1.18
第 1 谐波调频带宽(kHz)	79.82±9.45	92.76±11.87
第 2 谐波调频带宽(kHz)	47.95±5.10	50.3±3.24

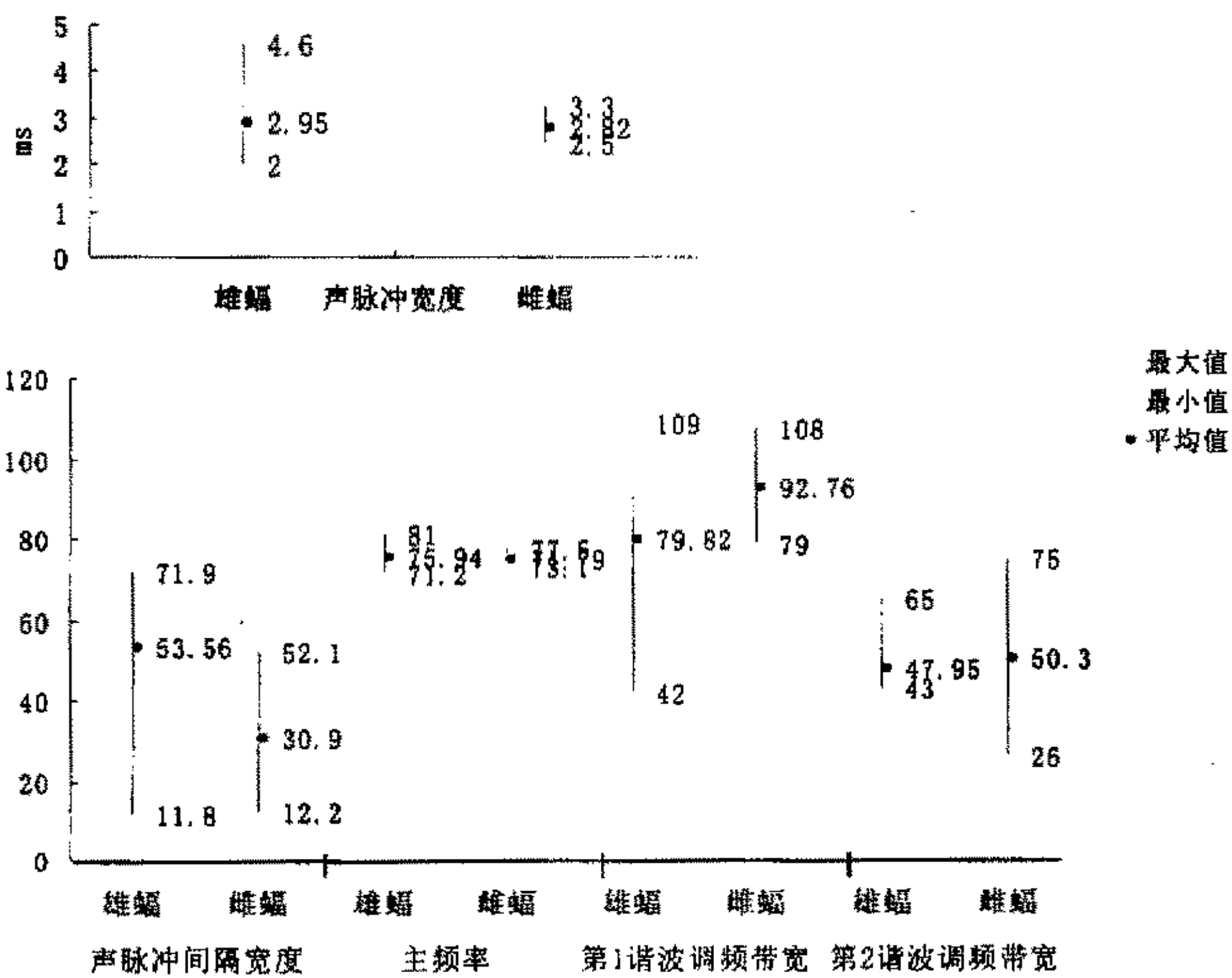


图 5-2 大足鼠耳蝠回声定位声波的性别差异

大足鼠耳蝠回声定位声波的性别间差异不十分显著。其回声定位声波特征中，只有雄蝠的声脉冲间隔时间明显高于雌蝠，及雌蝠的第1谐波调频带宽明显大于雄蝠，其它参数如声脉冲时间、主频率和第2谐波调频带宽的平均值基本相同。

5.3 蝙蝠回声定位声波性别间差异的意义

声波频率的性别差异能够提示蝙蝠的一些生活习性。首先，声波能够提供监听蝙蝠的年龄和性别信息，因此可能在蝙蝠交流中起到重要作用。其次，蝙蝠个体间声波的巨大差异可能使从在同一区域飞行的同种蝙蝠中识别个体自身的回声变得容易。第三，高频率的声波在分辨较小目标时比低频声波更有效。声波频率能够影响蝙蝠对猎物大小的选择，从而影响其生态位的分化。

大鼠耳蝠中，雌蝠回声定位声波声脉冲时间比雄蝠长很多，是由于雌蝠声波包含的谐波数一般多于雄蝠，雌蝠多为2-3个谐波，而雄蝠声波多为1~2个谐波。同时，雌蝠声波的第1谐波调频带宽和第2谐波的调频带宽均远远高于雄蝠。谐波数量和调频带宽均能够反应蝙蝠捕食和栖息生境的复杂程度，因此，大鼠耳蝠雌蝠的捕食生境可能比雄蝠的复杂。大鼠耳蝠雌蝠的声脉冲间隔时间也远远低于雄蝠，说明雌蝠可能通过缩短声脉冲间隔来增加其发声频率，以获得更多周围环境的信息，适应其较复杂的捕食和栖息生境。大鼠耳蝠雌蝠回声定位声波的主频率略低于雄蝠，说明雌蝠捕捉的昆虫体型可能大于雄蝠的捕食对象。

Jone 和 Rayner(1991)研究发现雄性爪哇大足鼠耳蝠(*Myotis advenus*)和三叉蹄蝠(*Asellia tridens*)的前臂长与频率呈负相关(未发表数据)。而且菊头蝠科和蹄蝠属的蝙蝠的频率与其大小呈负相关(Heller 和 Helversen 1989)。较大的个体可能有较大的声域，较低的共振频率和较低频率的叫声。Neuweiller et al. (1987)对鲁氏菊头蝠(*Rhinolophus rouxi*)的研究发现雌蝠的叫声频率比雄性的低，而雌蝠

的体型小于雄蝠，Suga et al. (1987) 研究发现帕氏菊头蝠 (*Pteronotus parnelli*) 的雌蝠的叫声频率仅略高于雄性，而它们几乎没有体型间的差异。因此，蝙蝠回声定位声波的性别间差异可能是由它们之间的体型差异引起的。

G.Jones(1990)发现，在野外研究中也许能根据叫声的频率区别开雄性和雌性的小菊头蝠，他将所有声波频率超过 113kHz 的所有确定为雌性。而雄性蝙蝠中声波中 CF 组分频率小于 111.7kHz 的是一龄蝠。但是，本次研究中大鼠耳蝠的样本数较少，所提供的信息不够全面，是否也能够根据声波频率区分其性别，还有待于进一步研究。

第六章 普通伏翼幼蝠不连续叫声的个体间差异

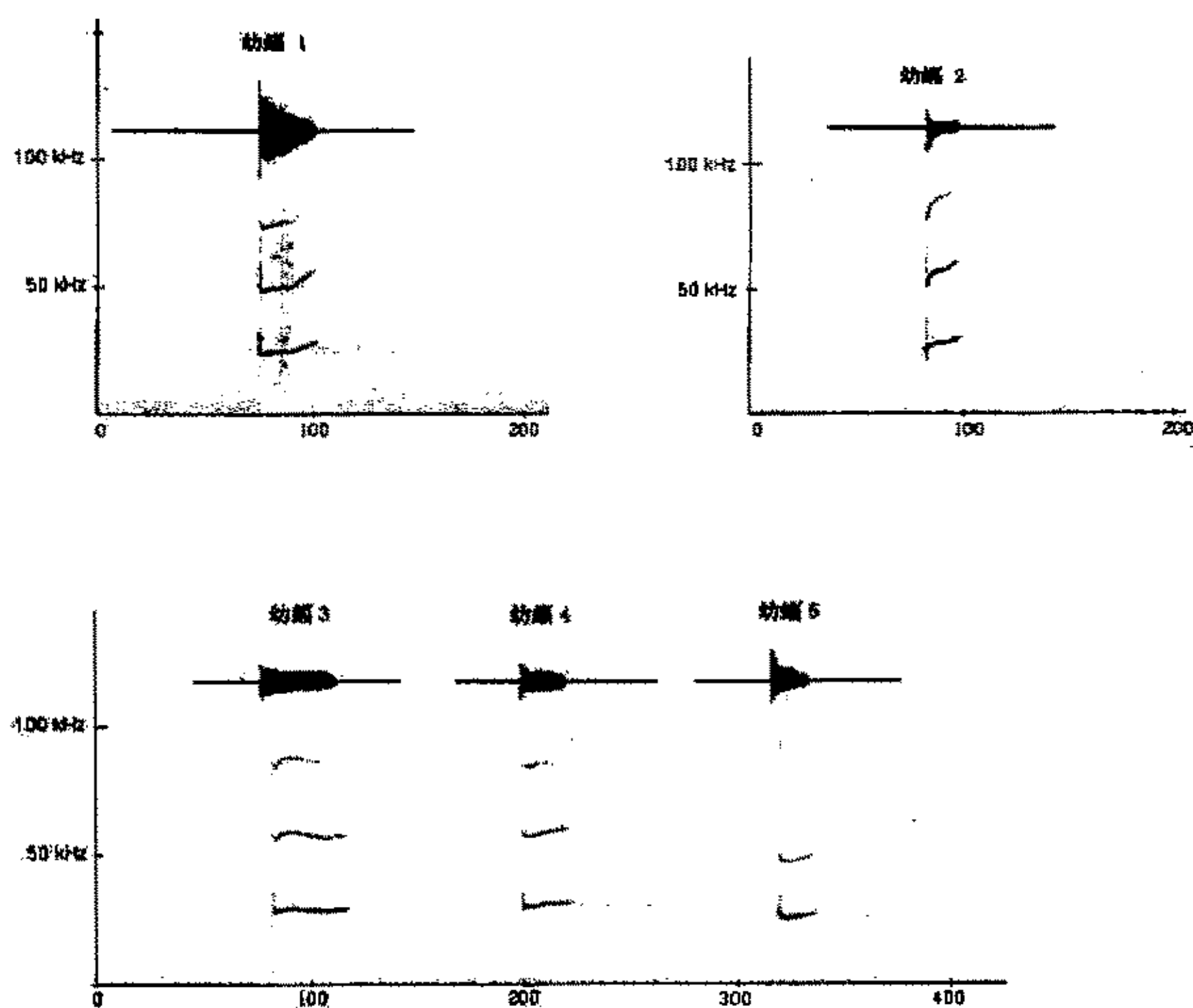
McCracken (1984) 通过基因标志法研究发现，母蝠对幼蝠的哺乳是有选择性的，它们只哺乳自己的幼蝠或有亲缘关系的幼蝠，这与母蝠哺育幼蝠的基因型有关。因此，在大量群居的蝙蝠群体中，母婴间的识别成为选择性哺乳的关键。母蝠通过听觉和嗅觉对幼蝠进行识别，许多种类的蝙蝠的幼蝠在与母蝠分开时，能够发出具有明显特异性的不连续叫声 (isolation calls)，作为母婴识别的声波信号 (e.g. *Myotis lucifugus*, Turner et al. 1972 and *Antrozous pallidus*, Brown 1976)，如出生不到一周的雌性大耳蝠、莹鼠耳蝠、小棕蝠及绯鼠耳蝠等均能发出或清晰，或微弱的不连续叫声，使母蝠在幼蝠群体找到自己的幼仔进行哺乳，从而避免在这一种类中发生错误的哺乳行为。国际上已经对许多种类的蝙蝠的幼蝠声波进行了深入分析^[13, 25, 30, 40-45]，国内尚未见此方面的任何报道。

本次实验中的普通伏翼母蝠捕自贵州省镇宁县城关镇田关村，捕获时间为 2003 年 6 月 5 日，这一时期为普通伏翼的繁殖季节，在捕获样本的山洞中有大量普通伏翼及幼蝠群居。捕获的 4 只母蝠几乎同时在布袋中产仔，对母婴进行配对标记，观察发现母蝠在接近幼蝠群体

后，幼蝠会发出不连续的叫声，母蝠在盘旋过后，能够识别其自己的幼蝠，然后对其进行哺乳，实验过程中未发生过错误的哺乳现象。这说明，普通伏翼的幼蝠叫声也存在着个体间的差异，作为母蝠识别幼蝠的标志。本文对这些声波的特征和个体间的差异进行了描述和分析，讨论了蝙蝠幼蝠声波随年龄的变化以及这种变化对母婴识别的影响。

6.1 普通伏翼幼蝠叫声的声波特征

实验过程中，幼蝠只有与母蝠分开时才发出叫声，叫声均包括可听声和超声波 2 个部分。共录制了 70 个声波（每只幼蝠录制 10 声），测量其参数。图 1 中列出了 7 只幼蝠叫声的声谱图和时域波形图。



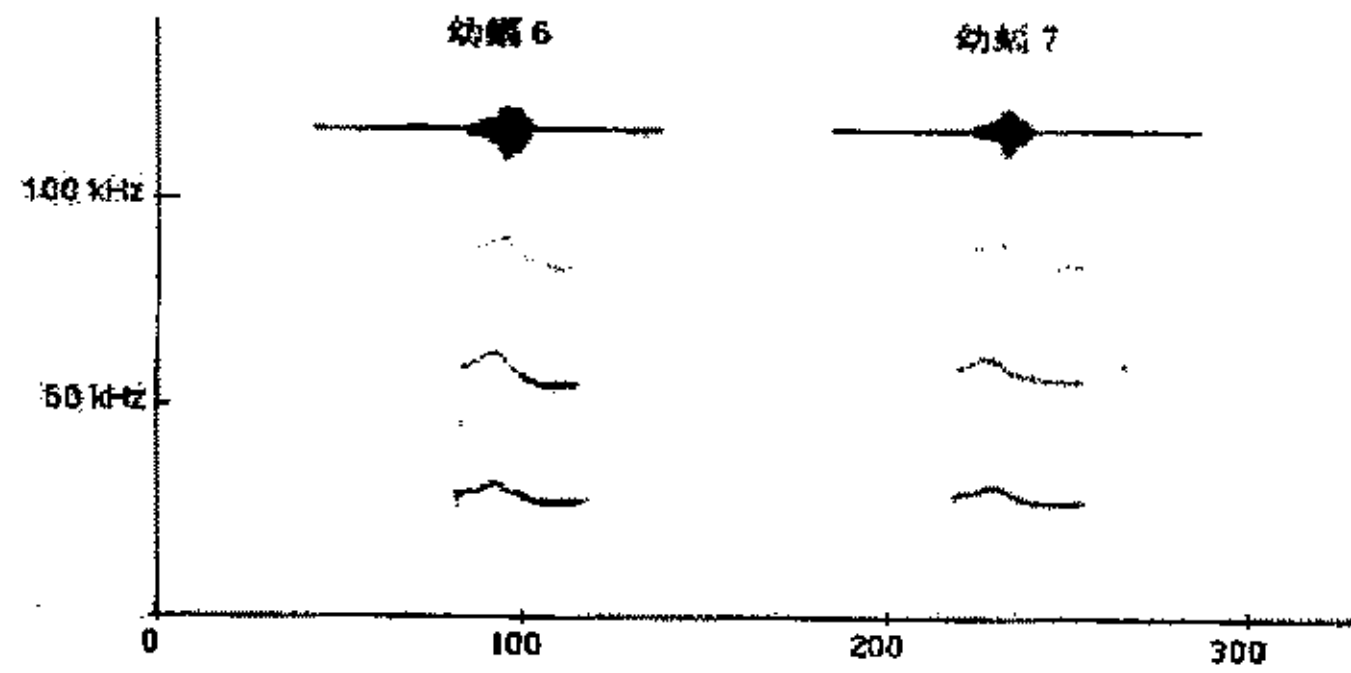


图 6-1 普通伏翼幼蝠不连续叫声的声谱图

(幼蝠 1 和幼蝠 2 分别由 2 只母蝠所产, 幼蝠 3-5 为同一母蝠所产, 幼蝠 6 和幼蝠 7 为同一母蝠所产)

图 6-1 中可看出, 大多数幼蝠叫声的能量主要集中于第 1 谐波和第 2 谐波。同一母蝠所生的幼蝠间声波结构变化不十分明显, 而异母所生的幼蝠声波间的波形、声脉冲长度、FM 组分等叫声结构均有显著的变化。幼蝠 1 的超声波包括 CF 组分和上调的 FM 组分, 声脉冲较短; 幼蝠 2 的声波为不连续的 FM 声波, 声脉冲较短; 而幼蝠 3、幼蝠 4 和幼蝠 5 的声波基本为纯 CF 组分; 幼蝠 6 与幼蝠 7 的声波开始于上周的 FM 组分, 且波形呈波状, 与其它几只幼蝠的声波差别很大。

选取幼蝠声波的声脉冲长度、声脉冲间隔、第 1 谐波起始和终止频率、第 2 谐波起始和终止频率及主频率为主要分析参数 (表 1), 对不同幼蝠声波的特征进行比较研究。由于 7 只幼蝠样本声波的主要能量均集中于第 1 谐波或第 2 谐波, 因此只选择这 2 个谐波的频率范围作为主要分析参数。

表 6-1 幼蝠声波参数

幼蝠 编号	主频率 (kHz)	声脉冲 长度(ms)	声脉冲间 隔(ms)	第 1 谐波频率范围 (kHz)	第 2 谐波频率范围 (kHz)	最高频率 (kHz)	谐波 数
1	26.1±1.54	25.1±2.67	241.5±2.98	24.3±0.95~28.5±0.58	50.0±1.83~55.75±0.96	130.25±7.18	3
2	24.2±2.35	13.7±2.30	317.5±2.21	22.6±2.30~27.6±2.51	46.8±4.55~54.4±5.50	93.5±3.54	3
3	25.3±2.37	9.2±0.35	497.0±3.33	19.5±3.20~23.25±2.60	41.8±0.97~49.8±0.44	90.8±3.55	4

4	24.3±1.26	9.2±1.33	500.6±4.45	22.4±2.26~25.6±2.10	46.1±4.74~49.2±4.44	92.8±1.27	4
5	25.2±0.66	9.4±0.23	489.5±1.19	21.2±1.23~26.0±1.65	46.3±2.63~48.3±0.36	90.5±2.44	4
6	27.8±1.28	35.0±2.13	306.0±1.99	28.0±1.23~32.0±0.95	59.0±2.20~64.0±2.56	85.3±3.24	3
7	27.5±2.20	36.5±1.54	310.0±3.45	27.5±2.63~33.2±2.66	60.2±0.56~66.0±3.40	85.4±1.25	3

表中幼蝠 1 和幼蝠 2 分别由不同的母蝠所产，幼蝠 3~5 为同一母蝠所产，幼蝠 6 和幼蝠 7 为同一母蝠所产。从中可看出，同一母蝠所生的幼蝠声波参数变化也不十分明显，而异母所生的幼蝠间声波的声脉冲长度、声脉冲间隔及谐波频率范围等参数变化都比较显著。在所有录制的声波中，声波第 1 谐波频率范围在 19kHz-31kHz 之间，第 2 谐波频率范围在 39kHz-57kHz 之间，声脉冲长度的变化范围在 7.5-33.7ms 之间，声脉冲间隔长度的变化范围在 143-765ms 之间。

6.2 普通伏翼幼蝠声波的个体间差异

利用 SPSS 11.5 软件中的单变量 (Univariate) 分析方法对 7 只幼蝠声波的个体间差异进行比较和分析，结果如表 6-2 所示。利用方差分量估计 (Variance Component Estimation) 方法对同母所生幼蝠声波间差异和异母所生幼蝠声波间差异进行统计，结果如表 3 所示。

表 6-2 幼蝠声波参数的差异分析

声波参数	N	df	F	P
声脉冲长度	70	6	6.242	0.001
声脉冲间隔	55	6	28.564	0.001
主频率	70	6	4.420	0.013
第 1 谐波最低频率	70	6	20.615	0.014
第 1 谐波最高频率	70	6	31.274	0.008
第 2 谐波最低频率	70	6	42.697	0.026
第 2 谐波最高频率	70	6	24.791	0.027
最高频率	70	6	12.263	0.003

注：N-声波数量，df-自由度，F-统计量，P-概率

表 6-3 异母所生的幼蝠间和同母所生幼蝠间声波差异统计

	声脉冲 长度	声脉冲 间隔	主频 率	第 1 谐 波最低 频率	第 1 谐 波最高 频率	第 2 谐 波最低 频率	第 2 谐 波最高 频率	终止频 率
异母所生幼蝠 声波间差异	17.27	308.26	1.62	14.96	14.75	30.07	12.04	56.19
同母所生幼蝠 声波间差异	2.03	65.48	1.55	5.00	11.14	13.58	7.05	8.03

表 6-2 中各声波参数变量的 F 值均较大, P 值均小于 0.05, 单变量分析具有统计学意义, 即普通伏翼幼蝠声波存在着较显著的个体间差异。对同一母蝠产的幼蝠分别进行单变量分析, F 值均小于 1, 而 P 均大于 0.05, 没有统计学意义。表 3 中也可看出, 异母所生的幼蝠声波的个体间差异远远大于同一母蝠所产的幼蝠声波间差异, 普通伏翼幼蝠声波间的个体差异主要存在于异母所生的幼蝠中。

6.3 讨论

蝙蝠母婴间可以通过叫声和气味相互识别 (Balcombe 1990; Balcombe and Mc-Cracken 1992; De Fanis and Jones 1995a, 1995b; Gelfand and McCracken 1986; Gustin and McCracken 1987; Loughry and McCracken 1991; Matsumura 1979, 1981; McCracken and Gustin 1991)。出生不到 2 周的马铁菊头蝠发出可听声吸引母蝠 (Matsumura 1979), 通过母婴同时的声波信号进行相互识别(Matsumura 1981)。出生不到 1 周的绯鼠耳蝠也能够在母蝠捕食归来时发出连续、微弱的叫声。本次实验中的普通伏翼幼蝠不连续叫声通常具有重复性高、开始和终止时叫声尖锐, 超声波频率较高等特点。Morton(1977)and Nelson(1964)发现, 幼蝠发出的清晰、高频的叫声通常用于吸引同种个体。因此, 普通伏翼幼蝠的叫声有利于使母蝠在幼蝠群体中找到自己的幼蝠。通过差异统计分析发现, 普通伏翼幼蝠的不连续叫声存在着较大的个体间

差异，且主要存在于异母所生的幼蝠之间，这进一步说明普通伏翼幼蝠声波的个体差异主要用于母婴间的识别和交流。

许多研究 (Davies and Carrick 1962; Thompson and Emlen 1968; Beecher et al 1981; Holmes and Sherman 1982) 发现，动物双亲对幼仔的识别受幼仔年龄的影响。幼蝠的声音信号随其生长发育而变化，小一些的幼蝠的声音信号主要用于使母蝠能够在幼蝠群体中分辨出自己的幼蝠，从而避免在这一种类中发生错误的哺乳行为。随着幼蝠的成长，母婴间的相互联系也会随之改变。在哺乳期后期，母蝠对其幼蝠变得十分冷淡，而幼蝠却更加主动地靠近母蝠。如 *Pipistrellus pipistrellus* (Hughes et al. 1989) 中，随着幼蝠的生长，母蝠不再频繁地对幼蝠进行哺乳，而变得很少接近幼蝠。*Plecotus auritus* 中，母蝠的哺乳行为也随着幼蝠的生长而减少。这种情况下录制的声波显示了成年蝙蝠回声定位的调频特点，个体发生学趋势表明随着个体的成熟，声音频率会升高，声音重复率增加，声音持续时间变短。

在对普通伏翼的实验中，必须在幼蝠出生后，与其它幼蝠群体混居之前使母蝠对其进行识别，这一时期称作第一哺乳期 (the first nursing period)，这期间的幼蝠与母蝠叫声都十分频繁。这可能使母蝠有机会熟悉其幼蝠叫声的特征。其它可能的识别方式，如幼蝠的气味，也能在这一时期进行熟悉。因此，第一哺乳期使母蝠根据幼蝠的叫声、气味和其它相关线索，形成对其幼蝠的一个表型认识 (phenotypic template)。表型认识相似的母蝠与幼蝠可能与它们的基因相似有关。如果是这样，母蝠应利用“表型匹配” (phenotype matching) 的方法识别其幼仔。普通伏翼幼蝠的叫声随生长而变化，其母蝠的表型认识也应随幼蝠的年龄而变化。

第七章 结 论

本文在中国特有蝙蝠回声定位声波生态研究的前期工作和查阅大量外文文献基础上,通过3个月的野外调查和样本采集,利用最新的SPSS 11.5 分析软件对蝙蝠科6种蝙蝠飞行状态下的回声定位声波特征进行了分析不同状态、不同性别和不同年龄的回声定位声波种内差异进行了比较和分析。

7.1 结果

7.1.1 6种蝙蝠飞行状态下回声定位声波特征及捕食策略

栉鼠耳蝠飞行状态下的回声定位声波为中等长度的FM型,一次完整的叫声有1~3个谐波,在水面上空利用拖网式捕食方式捕捉中等大小的双翅目或膜翅目昆虫;大足鼠耳蝠飞行状态下的回声定位声波为长FM(调频)型,伴有1~3个谐波(多数为2个),捕食方式为直接用爪提取露出水面的金鱼;毛腿鼠耳蝠飞行状态下的回声定位声的声谱图为中等长度的FM型,在疏林边缘或上空、田地、草地或水面上空等并不太复杂的近距离环境中掠食中等大小的静止猎物,主要是双翅目的昆虫(如蚊);大鼠耳蝠飞行状态下的回声定位声波为短FM型,一次完整的声波脉冲包括2个谐波,在森林边缘或草地上空等开阔的环境中捕食昆虫;普通长翼蝠飞行状态下的回声定位声波为中等长度的FM型,一次完整的声波脉冲包括1~2个谐波,在矮灌丛、树冠上空直接掠食静止昆虫;普通伏翼飞行状态下的回声定位声波声谱图为中等长度的FM型,一次完整的声波脉冲包括1~2个谐波,疏林、水面上空、矮灌丛等不十分复杂的环境中掠食中等大小的静止昆虫。

7.1.2 5种蝙蝠不同状态下回声定位声波的种内差异及其意义

栉鼠耳蝠回声定位声波各参数在飞行、悬挂、手持和起飞状态下

均具有十分显著的差异；在飞行、悬挂、手持、起飞和爬行状态下，大足鼠耳蝠回声定位声波的声脉冲时间、主频率及第 1 谐波起始和终止频率具有明显的差异，声脉冲间隔的差异不明显；在飞行和爬行状态下，毛腿鼠耳蝠的回声定位声波的声脉冲间隔、主频率和第 1 谐波起始频率的差异不显著，只有声脉冲时间和第 1 谐波终止频率在这 2 种状态下的差异较显著；在飞行、静止和手持状态下，普通长翼蝠回声定位声波的声脉冲间隔和第 1 谐波起始频率具有一定的差异，而声脉冲时间、主频率和第 1 谐波终止频率的差异不显著；在飞行、手持和爬行状态下，普通伏翼蝠回声定位声波除声脉冲时间外，其它参数的差异均十分显著。

蝙蝠不同状态下回声定位声波存在差异的分析说明，蝙蝠的回声定位声波能够产生较大的变异，其意义在于适应其不同的飞行方式、捕食策略和栖息环境以及捕食猎物的体型大小。

7.1.3 2 种蝙蝠回声定位声波的性别间差异及其意义

大鼠耳蝠雄蝠与雌蝠飞行状态下的回声定位声波具有较明显的差异，雄蝠回声定位声波的声脉冲时间明显低于雌蝠，声脉冲间隔时间平均值高于雌蝠，其回声定位声波的主频率差异较小；大足鼠耳蝠回声定位声波的性别间差异不十分显著，只有雄蝠的声脉冲间隔时间明显高于雌蝠，及雌蝠的第 1 谐波调频带宽明显大于雄蝠，其它参数平均值基本相同。

声波频率的性别差异能够提示蝙蝠的一些生活习性。首先，声波能够提供监听蝙蝠的年龄和性别信息，因此可能在蝙蝠交流中起到重要作用。其次，蝙蝠个体间声波的巨大差异可能使从在同一区域飞行的同种蝙蝠中识别个体自身的回声变得容易。第三，高频率的声波在分辨较小目标时比低频声波更有效。声波频率能够影响蝙蝠对猎物大小的选择，从而影响其生态位的分化。

7.1.4 普通伏翼幼蝠声波差异

普通伏翼幼蝠声波间的个体差异主要存在于异母所生的幼蝠中，

异母所生的幼蝠声波的个体间差异远远大于同一母蝠所产的幼蝠声波间差异，表现在声波的形状各不相同，声波各参数差异较大，发声频率不同等多个方面。普通伏翼幼蝠声波的个体差异主要用于母婴间的识别和交流，使母蝠能够正确、顺利地在幼蝠群体中找到自己的幼蝠，避免错误哺乳行为的发生。

7.2 误差分析

野外工作的录音过程中，难免会产生误差，其影响因素主要包括蝙蝠发出声波时的方向，超声波监听仪的系统误差，录音距离以及温度和湿度等，但是通过录音前校准仪器、多次录音取平均值、使录音过程规范化等方法尽量将误差减小，使之不影响论文的分析结果。

参 考 文 献

- [1] Hill J E and Smith J D. Echolocation and vocalization. *Bats, A Natural History*. British Museum, 1984. 107—126.
- [2] William A. Wimsatt. *Biology of bats* III. Academic Press, New York, ect. 1977.
- [3] Grinnell A D. Hearing in Bats: An Overview. *Hearing by Bats*. Springer-Verlag, 1995. 1—36.
- [4] John D. Altringham. *Bats, Biology and Behaviour*. Oxford University Press, New York. 1996. 79-86
- [5] Arita H, M. B. Fenton. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Tree*, 1997 12: 53—58
- [6] Simmons, J. A. and R.A. Stein. Acoustic Imaging in Bat Sonar: Echolocation Signals and the Evolution of Echolocation. *J.Compar.Physiol.* 1980. 135:61-84
- [7] Simmons, J. A., C. F. Moss, & M. Ferragamo. Convergence of temporal and spectral information into acoustic images of complex sonar targets perceived by the echolocating bat, *Eptesicus Fuscus*. *J. Comp. Physiol.* 1990. A 166:449-470.
- [8] Simmons, J. A., M. Ferrarango, C. F. Moss, S. B. Stevenson & R. A. Altes. Discrimination of jittered sonar echoes by the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*: the shape of target images in echolocation. *J. Comp. Physiol.* 1991. A 167:589-616.
- [9] Simmons J A, Stein R A. Acoustic imaging in bat sonar: Echolocation signals and the evolution of echolocation. *J Comp Physiol.* 1980. 135: 61—64.
- [10] Metzner W. Echolocation behaviour in bats. *Sci Progress Edinburg.* 1991. 75: 453—465
- [11] Schmidt S. Evidence for a spectral basis of texture perception in bat

sonar. *Nature* 1988. 331: 617–619

- [12] Jones, G. Bats vs moths: Studies on the diets of rhinolophis and hippsiderid bats support the allotonic frequency hypothesis. *Prague Studies in Mammalogy* Charles University Press, Prague. 1992. 87-92.
- [13] Jones, G. and T. Kokurewicz, Sex and age variation in echolocation calls and flight morphology of Daubenton's Bats *Myotis daubentonii*, *Mammalia*, t. 1994, 58, n° 1: 41-50.
- [14] McAney, C. M. and J. S. Fairley Analysis of the diet of the lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* in the West of Ireland. *J. Zool., Lond.* 1986 217: 491-498.
- [15] Jones, G. Prey selection by the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*): optimal foraging by echolocation? *J. Anim. Ecol.* 1990. 59: 587–602.
- [16] Jones, G. and J. M. V. Rayner. Flight performance, foraging tactics and echolocation in the trawling insectivorous bat *Myotis adversus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *J. Zool. Lond.* 1991. 225: 393–412.
- [17] Schnitzler, H-U, E. K. V. Kalko, I. Kaipf and A. D. Grinnell. Fishing and echolocation behavior of the greater bulldog bat, *Notilio leporinus*, in the field. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1994 35: 327-345.
- [18] Elisabeth K.V.Kalko and Hans-ulrich Schnitzler. How echolocating bats approach and acquire food. *Echolocation in Food Approach and Acquisition*.
- [19] Heller, K-G. and von Helversen, O. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophus bats, *Oecologia* 1989. 80, 178-186.
- [20] Suga, N. Biosonar and neural computation in bats. *Sci. Am.* June, 1990. 60-68.
- [21] Kössl, M. & Vater, M. Information in sonar echoes of fluttering insects available for echolocating bats. *J. Acoust. Soc. Am.* 1990. 87:874-881.
- [22] Metzner, W. & S. Radtke-Schuller The nuclei of the lateral lemniscus in the rufous horseshoe bat, *Rhinolophus rouxi*. *J. Comp. Physiol.* 1987.

A 160:395-411.

- [23] Kober, R. Echoes of fluttering insects. *Animal sonar*. Plenum Press, New York. 1986. 477-482.
- [24] Emde, G. von der and Dieter Menne. Discrimination of insect wingbeat- frequencies by the bat *Rhinolophus ferrumequinum*. *J. Comp. Physiol.* 1989A 164: 663-671.
- [25] Emde, G. von der and H-U. Schnitzler. Fluttering target detection in Hipposiderid bats. *J. Comp. Physiol.* 1986A 159: 765—772.
- [26] Francis, C. M., and jorg Habersetzer. Interspecific and Intraspecific Variation in Echolocation Call Frequency and morphology of horseshoe bats, *Rhinolophus* and *Hipposideros*. *Bat: Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington and London. 1998.
- [27] Arlettaz R, Ruedi M, Hausser J.. Ecologie trophique de deux espèces jumelles et sympatriques de chauves-souris *Myotis myotis* et *Myotis blythii* (Chiroptera: Vespertilionidae). Premiers résultats. *Mammalia* 1993 57: 519—531
- [28] Arlettaz, R. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Anim. Behav.*, 1996.51: 1-11.
- [29] Altringham J. D. Echolocation. In: *BATS—Biology and Behaviour*. Oxford University Press. 1996
- [30] Barratt, E. M. R. Deaville, T. M. Burland, M. W. Bruford. DNA answers the calls of pipistrelle bat species. *Nature*. 1997. 387(8):138-139.
- [31] Baumgarten, J. E. and E. M. Vieira Reproductive seasonality and development of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) in central Brazil. *Mammalia*, t. 1994 58, n° 3: 415-422.
- [32] Boughman, J. W. Greater spear-nosed bats give group-distinctive calls. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1997 40: 61-70.

- [33] Bringham, R. M., J.E. Cebek, and M.B.C. Hichey Intraspecific variation and resource partitioning in insectivorous bats. *J. Mammal.* 1989 70:426-28
- [34] Callahan, E. V., R. D. Drobney and R. L. Clawson Selecton of summer roosting sites by Indiana bats (*Myotis sodalis*) in Missouri. *J. Mammal.* 1997. 78: 818-825.
- [35] Corbet G B, Hill J. E. *A world list of mammalian species*. British Natural History Museum, London, 1986.
- [36] Feng, A. & M.Vater Functional organization of the cochlear nucleus of rufous horseshoe bats. *Rhinolophus rouxi*: frequencies and internal connections are arranged in slabs. *J. Comp. Neurol.* 1985. 235: 529-553.
- [37] Feng, A. S., C. J. Condon and K. R. White Stroboscopic hearing as a mechanism for prey discrimination in frequency-modulated bats? *J. Acoust. Soc. Am.* 1994 95: 2736-2744.
- [38] Fenton M. B. and I. L. Rautenbach A comparison of the roosting and foraging behaviour of three species of African insectivorous bats (Rhinolophidae, Vespertilionidae, and Molossidae). *Can. J. Zool.* 1986. 64: 2860-2867.
- [39] Fenton, M. B. *Hipposideros caffer* (Chiroptera: Hipposideridae) in Zimbabwe: morphology and echolocation calls. *J. Zool., Lond.* 1986. A 210: 347-353.
- [40] Fenton, M. B. and G. P. Bell Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *J. Mamm.* 1981. 62: 233-243.
- [41] Fenton, M. B., P. A. Racey and J. M. V. Rayner eds. *Recent advances in the study of bats*. Cambridge University Press, Cambridge. 1987.
- [42] Fuzessery, Z. M. Speculations of the role of frequency in sound location. *Brain Behav. Evol.* 1986. 28:95-108.
- [43] Gelfand D. L. and G. F. McCracken Individual variation in the isolation calls of Mexican free-tailed bat pups (*Tadarida brasiliensis*

- mexicana*). *Anim. Behav.* 1986. 34: 1078-1086.
- [44] Gorman, M. L. Validation of subcutaneous temperature as a measure of deep body temperature in small bats. *J. Zool., Lond.* 1991.224: 315-346.
- [45] Guppy A, Coles R. B. Acoustical aspects of hearing and echolocation in bats. *Animal Sonar: Processes and Performance*. Plenum Press, New York. 1988. 289—294
- [46] Habersetzer, J. and G. Storch. Cochlea size in extant Chiroptera and Middle Eocene microchiropterans from Messel. *Naturwissenschaften* 1992. 79:462-466.
- [47] H. D. J. N. and I. L. Rautenbach, Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *J. Anim. Ecol.* 1987. 56:763-78
- [48] Hoare, L. R. The diet of *Pipistrellus pipistrellus* during the pre-hibernal period. *J. Zool., Lond.* 1991 225: 665-670.
- [49] John E. Hill and James D. Smith, *Bats, A Natural History*. British Museum, Cromwell Road, London. 1984.
- [50] Jones, G. Flight performance, echolocation and foraging behaviour in noctule bats *Nyctalus noctula*. *J. Zool., Lond.* 1995. 237: 303-312.
- [51] Jones, G. Variation in bat echolocation: Implications for resource partitioning and communication. *Le Rhinolophe* 1995b. 11:53-59.
- [52] Jones, G. and Kokurewicz,T. Sex and age variation in echolocation calls and flight morphology of Daubenton's Bats, *Myotis daubentonii*. *Mammalia* 1994. 58:41-50
- [53] Jones, G. and M. Morton Radio-tracking studies on habitat use by greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Wildlife Telemetry: Remote Monitoring and Tracking of Animals*. Ellis Horwood, Chichester. 1992. 521—537.
- [54] Jones, G. and P. M. Hughes The development of vocalizations in *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during post-natal

- growth and the maintenance of individual vocal signatures. *J. Zool., Lond.* 1991. 225: 71-84.
- [55] Jones, G., T. Gordon and J. Nightingale. Sex and age differences in the echolocation calls of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros*. *Mammalia*, t. 1992. 56, n° 2: 189-193.
- [56] Jones, G. And Ransome, R. D. Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime. *Proc. Roy. Soc. Lond.* 1993. B. 252:125-28.
- [57] Kalko, E. Das Echoortungsund Jagdverhalten der drei europäischen Fledermausarten *Pipistrellus pipistrellus*, *P. nathusii* und *P. kuhli* im Frieland . Dissertation Thesis, *Faculty of Biology*, University of Tübingen. 1991.
- [58] Kalko, E. K. V. and Schnitzler, H-U. Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for prey detection and habitat use. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1993. 33: 415—428.
- [59] Koopman, K. F. A synopsis of the families of bats. Part VII. *Bat Research News*. 1984. 25:25-27.
- [60] Kunz, T. H. and Paul A. Racey. *Bat: Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington and London. 1998.
- [61] Lewis, S. E. Low roost-site fidelity in pallid bats: associated factors and effect on group stability. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1996 39: 335-344.
- [62] Mackenzie, G. A. and G. S. Oxford. Prey of the noctule bat (*Nyctalus noctula*) in East Yorkshire, *J. Zool., Lond.* 1995. 236: 322-327.
- [63] Moss C. F. and M. Zagaeski. Acoustic information available to bats using frequency-modulated sounds for the perception of insect prey. *J. Acoust. Soc. Am.* 1994 95: 2745-2756.
- [64] Neuweiler G. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiol Rev.* 1990 70: 615—641.
- [65] Nowak R. M. *Mammals of the World*. The Johns Hopkins University

Press, Baltimore and London. 1991. 5th Edition.

- [66] Obrist, M. K. Flexible bat echolocation: the influence of individual habitat and conspecifics on sonar design. *Behav. ecol. sociobiol.* 1995. 28:255-61
- [67] Oliveira, M. C. de Towards standardized descriptions of the echolocation calls of microchiropteran bats: pulse design terminology for seventeen species from Queensland. *Australian Zoologist.* 1998. 30(4):405-411.
- [68] Palmeirim, J. M. and L. Rodrigues Dispersal and philopatry in colonial animals: the case of *Miniopterus schreibersii*. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 1995 67: 219-231.
- [69] Pearl, D. L. and M. B. Fenton. Can echolocation calls provide information about group identity in the little brown bat (*Myotis lucifugus*)? *Can. J. Zool.* 1996 74: 2184-2192.
- [70] Robinson, M. F. A relationship between echolocation calls and noseleaf widths in bats of genera *Rhinolophus* and *Hopposideros*. *Journal of Zoology (London)* 1996. 239:389-393.
- [71] Robinson, M. F. and R. E. Stebbings. Food of the serotine bat, *Eptesicus serotinus*—is faecal analysis a valid qualitative and quantitative technique? *J. Zool., Lond* 1993. 231: 239-248.
- [72] Robinson, M. F. Field identification of two morphologically similar horseshoe bats- *Rhinolophus malayanus* and *R. steno*. *Bat Research News* 1995. 36:3-4.
- [73] Robinson, M. F. A relationship between echolocation calls and noseleaf widths in bats-*Rhinolophus malayanus* and *R. steno*. *Bat Research News.* 1996. 36:3-4.
- [74] Schumm, A., Krull, D. and Neuweiller, G. Echolocation in the notch-eared bat, *Myotis marginatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol* 1991. 28:255-61
- [75] Sullivan, C. M., C. B. Shiel, C. M. McAney and J. S. Fairley Analysis

of the diets of Leisler's *Nyctalus leisleri*, Daubenton's *Myotis daubentoni* and *Pipistrellus pipistrellus* bats in Ireland. *J. Zool., Lond.* 1993. 231: 656-663.

- [76] Susan E. Lewis. Low roost-site fidelity in pallid bats: associated factors and effect on group stability. 1996.
- [77] Feng Jiang, Chen Min, Li Zhenxin et. al, Correlation between echolocation calls and morphological features among three kinds of bats. *Progress in Natural Science.* 2002. 12(9): 673-678
- [78] 张树义、赵辉华、冯江等, 蝙蝠回声定位与捕食对策的研究, 动物学杂志, 1999, 34:47-50。
- [79] 张树义、冯江、李振新等, 三种蝙蝠飞行状态下回声定位信号的比较, 动物学报, 1999 45:385-389。
- [80] 冯江、张树义、李振新等, 马铁菊头蝠不同行为下的回声定位叫声, 动物学报, 2000 46 (2): 230-232
- [81] 汪松、郑昌琳, 中国翼手目区系的研究及日本翼手目区系的比较, 兽类学报, 1985 5: 119-129
- [82] 王会志、姜建珊, 中国蝙蝠的研究现状, 《中国兽类生物学研究》, 中国林业出版社。1995 352-359
- [83] 张树义、赵辉华、冯江等, 长尾鼠耳蝠飞行状态下的回声定位叫声, 科学通报 2000 45(5):526-528
- [84] 梁智明, 翼手目部分, 见罗蓉等编著, 贵州兽类志, 贵州科技出版社, 1993
- [85] 冯江、李振新、周江等, 南蝠 (*la io*) 回声定位叫声的分析, 动物学研究, 2001 22 (3): 1-3
- [86] 冯江、李振新等, 两种鼠耳蝠回声定位叫声的比较, 兽类学报, 2001 21 (4): 259-263

致 谢

本文是在导师冯江教授的悉心指导下完成的，文中字里行间无不渗透着冯老师巨大的心血，在此，谨向冯老师致以衷心的感谢！感谢冯老师三年来在生活上的关心和学术上的教诲，冯老师严谨求实的治学作风、无私热忱的教学风范和乐观豁达的人生态度是我终生追求的目标，他的谆谆教导将成为我的人生箴言，永生难忘，历久弥新。

感谢贵州师范大学生物系的周江老师、黎道洪教授以及黄文虎、张志刚等同学在本文野外工作期间的热心帮助和大力支持。

感谢陈敏同学和张喜臣老师在野外工作期间的日夜陪伴和细心照料。

感谢王小雨、赵妍、伦小文、王琪、金龙如和王桂君同学在文献翻译和数据整理方面给与的热情帮助。

感谢东北师范大学环科系的所有老师，感谢老师们三年来的帮助和教诲。

感谢各位同学在学习上和生活中的关心和照顾。

最后，感谢我的父母，感谢他们多年来始终如一给与我的坚强支持。