

# 菲菊头蝠不同地理种群回声定位声波差异及其影响因子

沈琪琦<sup>①②</sup> 刘奇<sup>②</sup> 陈毅<sup>②</sup> 赵娇<sup>②</sup> 彭兴文<sup>②</sup>  
孙云霄<sup>②</sup> 陈珉<sup>①\*</sup> 张礼标<sup>②③④\*</sup>

① 华东师范大学生命科学学院 上海 200241; ② 广东省昆虫研究所 广州 510260; ③ 广东省野生动物保护与利用公共实验室 广州 510260; ④ 广东省农业害虫综合治理重点实验室 广州 510260

**摘要:** 回声定位声波地理差异及其形成原因是蝙蝠生态学研究领域一个基本而关键的问题, 对于探索物种生存机制、物种形成及其保护具有重要科学意义。本研究从较大地理尺度上(9个地理种群)研究了菲菊头蝠(*Rhinolophus pusillus*)回声定位声波结构的地理差异, 并进一步探讨了影响回声定位声波地理种群差异的因素。结果表明, 菲菊头蝠雌性的体型较雄性略大, 其主频较高。不同地理种群之间回声定位声波差异明显, 包括脉冲持续时间、脉冲间隔、主频以及带宽在不同的地理种群之间均表现出一定程度的差异。进一步分析发现, 不同地理种群之间的雌性菲菊头蝠前臂长和体重均与主频呈较弱的负相关, 降雨量与雌性的主频呈较强的正相关; 而不同地理种群之间的雄性前臂长、体重和降雨量与回声定位声波参数均无相关性; 此外, 地理距离、温度、湿度均与雌雄回声定位声波参数无相关性。本研究结果表明, 菲菊头蝠不同地理种群间的回声定位声波出现明显差异, 其中, 体型和降雨量为主要影响因子, 说明蝙蝠回声定位叫声的进化主要受到了当地生境的影响, 表现出动物对不同生境的适应性进化。

**关键词:** 菲菊头蝠; 回声定位; 地理种群; 适应性进化

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2015) 05-716-09

## Geographical Variation in Echolocation Calls of Least Horseshoe Bat (*Rhinolophus pusillus*) in China

SHEN Qi-Qi<sup>①②</sup> LIU Qi<sup>②</sup> CHEN Yi<sup>②</sup> ZHAO Jiao<sup>②</sup> PENG Xing-Wen<sup>②</sup> SUN Yun-Xiao<sup>②</sup>  
CHEN Min<sup>①\*</sup> ZHANG Li-Biao<sup>②③④\*</sup>

① School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241; ② Guangdong Entomological Institute, Guangzhou 510260; ③ Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Guangzhou 510260; ④ Guangdong Key Laboratory of Integrated Pest Management in Agriculture, Guangzhou 510260

**基金项目** 广东省科学院重大科技产出规划专项 (No. ZDCCYD201307), 广东省重大国际合作项目 (No. 2013B050800024);

\* 通讯作者, E-mail: mchen@bio.ecnu.edu.cn, zhanglb@gdei.gd.cn;

**第一作者介绍** 沈琪琦, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学, E-mail: shenqq2011@163.com.

收稿日期: 2015-01-05, 修回日期: 2015-04-28 DOI: 10.13859/j.cjz.201505007

**Abstract:** The geographical differences of echolocation calls and their causes are fundamental and critical research field in bats ecology. It has important scientific significance in exploration speciation, biodiversity protection, and animal survival mechanism. In this study, we investigated the differences of echolocation calls structure among geographical populations of least horseshoe bat (*Rhinolophus pusillus*) from a relative large scale, including nine geographic populations: Hainan (Haikou), Hebei (Handan), Shandong (Mengyin), Jiangsu (Yixing), Guangxi (Guilin), Guangdong (Shaoguan, Shenzhen, Zhuhai) and Macau by *t* test and One-way ANOVA. Furthermore, we explored the cause of sound differences among different geographical populations by Pearson correlation. The results showed that females were slightly larger than males (FA, females:  $38.12 \pm 0.26$  mm, males:  $36.79 \pm 0.32$  mm,  $t = -2.75$ ,  $P < 0.01$ ), and the dominant frequency of females ( $109.90 \pm 0.31$  kHz) was higher than that of males (male:  $108.47 \pm 0.15$  kHz) ( $t = -4.33$ ,  $P < 0.01$ ) (Table 1). The echolocation calls among different geographical populations showed a certain degree variations in pulse duration, pulse interval, frequency, and bandwidth. Forearm length and body mass of females were both negatively correlated with their dominant frequency (FA:  $r = -0.281$ ,  $P = 0.032$ ; Mass:  $r = -0.371$ ,  $P = 0.004$ ) (Fig. 2 and Fig. 3), and the rainfall and the dominant frequency were positively correlated ( $r = 0.853$ ,  $P = 0.007$ ) (Fig. 4). But the echolocation calls of males have no correlations with forearm length, body mass, and rainfall. In additionally, the echolocation calls parameters of both males and females have no correlations with geographical distance, temperature, and humidity. These results showed that the echolocation calls varied among different geographic populations of horseshoe bat, which might be mainly influenced by their local habitat, such as rainfall. This variation exhibits adaptive evolution when the animals live in different habitats.

**Key words:** *Rhinolophus pusillus*; Echolocation calls; Geographical population; Adaptive evolution

声信号在动物生命活动中起到很重要的作用, 包括捕食、个体识别、性选择 (Wilczynski et al. 1999) 等。动物声信号通常有较大的变化, 且具有显著的地理种群差异 (Soha et al. 2004, Wright et al. 2005)。声信号的地理种群差异广泛见于多种动物, 比如昆虫、蛙、鸟类以及哺乳动物 (Eiriksson 1992, Mitani et al. 1992)。与可听声类似的回声定位声波地理种群差异也同样存在于蝙蝠之中。

蝙蝠的回声定位是进行种群交流、飞行导航和捕食的重要途径, 蝙蝠回声定位声波结构特征具有物种特异性和地理种群差异性。在不同的地理种群中, 声信号的差异可能是遗传分化、学习 (Catchpole et al. 1995) 或者对当地环境适应 (Wilczynski et al. 1999, 张礼标等 2002) 的结果, 或者与猎物大小 (Griffin 1958)、地理屏障 (Davidson et al. 2002)、形态差异 (Heller

et al. 1989, Parsons 1997, Guillén et al. 2000, Law et al. 2002, Yoshino et al. 2006, Armstrong et al. 2007)、性二态 (Jones et al. 1992, Jones et al. 1993, Guillén et al. 2000)、遗传漂变 (Chen et al. 2009, Guillén et al. 2000, Yoshino et al. 2008)、母婴直系传递和捕食环境的复杂度 (Kalko et al. 1993, Obrist 1995) 等影响因素有关。有研究探讨了气候因子对回声定位声波的影响, 如降雨量与蝙蝠声音主频呈正相关 (Jiang et al. 2010) 或负相关 (Guillén et al. 2000); 也有研究表明, 蝙蝠回声定位与体型或者地理距离无关 (Thomas et al. 1987, Murray et al. 2001)。蝙蝠声音地理种群差异的影响因素可能是多方面的, 并且同一因子在不同物种间可能也会出现不同甚至相反的影响。不同地理种群蝙蝠回声定位声波差异对蝙蝠种群交流带来一定困难, 研究不同地理种群的声音表现型

的适应机制可以在一定程度上了解物种形成的原因, 所以了解不同地理种群的蝙蝠回声定位声波差异、变化规律及其影响因素对于物种的进一步认识和保护有着重要的意义。本文以菲菊头蝠 (*Rhinolophus pusillus*) 为研究对象, 从较大地理尺度、多方面因子探讨蝙蝠回声定位声波地理种群差异及其主要的影响因子。

菲菊头蝠属典型的恒频 (FM-CF-FM) 蝙蝠, 属于 *pusillus* 族群, 该种的分类存在争议 (Csorba et al. 2003), 亚种界限不清楚, 过去曾经认为与角菊头蝠 (*R. cornutus*) 和单角菊头蝠 (*R. monoceros*) 是同一个种 (Corbet et al. 1992)。我们按 Simmons (2005) 认为它是一个独立种。单角菊头蝠仅分布于台湾, 角菊头蝠分布于日本 (Simmons 2005)。物种鉴定参考 Smith 等 (2009) 进行。Jiang 等 (2010) 研究发现, 菲菊头蝠不同地理种群的主频存在差异, 降雨量为主要的影响因素, 而温度、大气压、风速以及地理距离对主频的差异无影响。本文除了分析菲菊头蝠不同地理种群的回声定位声波主频之外, 还分析了声波的脉冲持续时间、脉冲间隔和带宽的差异, 并且还分析了湿度对蝙蝠回声定位声波的影响, 以期较为全面地理解菲菊头蝠不同地理种群回声定位声波的差异, 以及进一步验证地理种群间声信号差异的主要影响因素。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地点和时间

本实验数据采集于 2013 年 4 月至 2014 年 9 月, 包括河北邯郸、山东蒙阴、江苏宜兴、广西桂林、广东的珠海、深圳和韶关以及澳门和海南海口 9 个地理种群。记录每个采样地点的 GPS 经纬度坐标以及海拔。在各地点采用洞口或洞内张网的方法, 捕捉晚上外出捕食的蝙蝠。

### 1.2 体型测量及录音

将捕捉到的菲菊头蝠装入布袋带回实验室进行常规体征测量, 记录其前臂长 (清工牌数

显式游标卡尺, 贵阳, 精确到 0.01 mm)、体重 (HF-07 型便携式天平, 深圳, 精确到 0.1 g)、性别、繁殖状态、年龄 (区分成年与亚成年, 蝙蝠指骨间软骨间隔的硬化程度高表明已成年, Racry 1974)。然后对所有蝙蝠个体进行逐个录音, 分析时仅使用非繁殖成年个体样本, 以避免亚成体及繁殖状态对回声定位声波的影响 (Jones et al. 1993)。

将蝙蝠置于布袋中采用 Avisoft 超声波录音仪器 (Avisoft-UltraSoundGate 116e) 连接在笔记本电脑上进行录音, 麦克风置于距离蝙蝠 30 ~ 50 cm 处正对蝙蝠, 轻轻抖动蝙蝠进行录音 (李艳丽等 2014), 采样频率为 375 kHz, 共记录到菲菊头蝠 9 个地理种群 175 只非繁殖状态成年个体 (♂115, ♀60) 的声音文件。使用蝙蝠声音分析软件 BatSound Pro-Sound Analysis (Version: 3.31) 对录制的声音文件中较好的声音进行分析, 每个个体的声波序列选取 30 个脉冲进行分析, 取其平均值作为该蝙蝠个体的声音参数。脉冲选取原则包括, 避开起始脉冲; 第二谐波中恒频部分超过 10 ms 的脉冲; 清晰脉冲中随机选取, 若是脉冲组形式, 则整个脉冲组均选取进行分析。分析时, 将超声波的频率转换为原来的 1/10 (通过时间扩展 10 倍来获得), FFT 为 1 024 samples, 解析度为 603 Hz, 使用时域波形图、声谱图 (频率-时间图) 及频率-能量图 (LPC 谱图)。主要分析的参数包括脉冲时程 (pulse duration, ms)、脉冲间隔 (pulse interval, ms)、主频 (dominant frequency, kHz)、带宽 (bandwidth, kHz; 即最高频率与最低频率之差, 最低频率和最高频率是指峰频前后能量衰减至 -60 dB 分别所对应的频率)。录音后将蝙蝠送回其栖息地内放飞。从中国气象共享服务网 (<http://cdc.cma.gov.cn/shuju>) 获取气象数据参数, 包括 1981 ~ 2010 年的年平均温度、湿度和降雨量。地理距离的计算方法是根据地点的经纬度用 jwd 软件 (一款小型软件, 可以根据两个地点的经纬度计算出两地的直线距离) 算出

两两地点的距离。与此同时, 将两两地点之间的声音参数差值算出, 将差值与地理距离做 Pearson 相关性分析。

### 1.3 数据分析

所有结果用统计软件 SPSS19.0 for Windows 进行分析, 分析数据均以平均值  $\pm$  标准误 (Mean  $\pm$  SE) 表示。首先对数据进行正态分布和方差齐性分析, 然后用独立样本 *t*-test 检验雌、雄性别间的体型及声音参数差异; 用 One-way ANOVA 分析不同地理种群声音参数的差异显著性, 使用 LSD 进行多重比较分析两两种群之间的差异; 用 Pearson 相关性分析检验地理距离与两地声波参数差值之间的相关性, 以及声音参数与其他各因子的相关性。显著性水平设为  $\alpha = 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 性别差异

对所有地点雌雄菲菊头蝠个体的回声定位声波进行比较。菲菊头蝠回声定位声波的主频雌性极显著高于雄性, 而带宽、脉冲时间以及脉冲间隔时间雌性均稍大于雄性, 但不同性别间差异均不显著 (表 1)。雌性前臂长和体重均极显著大于雄性 (表 1)。

### 2.2 不同地理种群回声定位声波差异

由于菲菊头蝠雌雄两性的回声定位声波参数存在差异, 因此在分析声波的地理种群差异时, 将雌雄分别进行分析。

**2.2.1 雌性** 雌性的主频最低的为邯郸种群, 最高的为桂林种群, 海口种群相对较低, 澳门、珠海和深圳种群相近且较高 (表 2)。邯郸种群的主频与韶关、深圳、珠海、澳门、桂林、蒙阴的差异显著, 但与海口的差异不显著; 桂林种群的主频与韶关、海口、澳门、邯郸、蒙阴、珠海的差异显著, 但与深圳的差异不显著; 海口种群的主频与澳门、珠海种群差异显著; 其余地理种群两两之间差异不显著。雌性菲菊头蝠声音脉冲持续时间和脉冲间隔最长的均为韶关种群, 脉冲持续时间最短的为邯郸种群, 脉冲间隔时间最短的为珠海种群。脉冲持续时间中只有韶关种群与桂林、珠海、澳门、蒙阴种群差异显著, 其余地理种群两两间均差异不显著。脉冲间隔仅韶关种群与珠海种群差异显著。邯郸种群雌性的回声定位声波带宽最窄, 与其余所有地理种群均差异显著, 桂林种群带宽与韶关、澳门种群差异显著, 澳门种群带宽与珠海种群差异显著; 其余地理种群两两之间不显著。

**2.2.2 雄性** 菲菊头蝠雄性回声定位声波主频最低的为海口种群, 最高的为澳门种群, 珠海种群与澳门种群接近, 也较高 (表 2)。韶关种群与海口、深圳、宜兴种群差异显著, 海口种群还与蒙阴种群差异显著, 珠海种群与宜兴、海口、深圳种群差异显著, 澳门种群与宜兴、海口、深圳、蒙阴种群差异显著; 其余地理种群两两间差异不显著。脉冲持续时间和脉冲间

表 1 菲菊头蝠体型和声音参数的性别间差异

Table 1 Differences of morphology and echolocation calls of least horseshoe bat between sexes

参数 Parameters	雄性 Male ( <i>n</i> = 115)	雌性 Female ( <i>n</i> = 60)	<i>t</i>
体重 Body mass (g)	4.38 $\pm$ 0.51	4.78 $\pm$ 0.09	- 3.85**
前臂长 Forearm length (mm)	36.79 $\pm$ 0.32	38.12 $\pm$ 0.26	- 2.75*
脉冲持续时间 Pulse duration (ms)	18.25 $\pm$ 0.50	17.64 $\pm$ 0.70	0.72 <sup>ns</sup>
脉冲间隔时间 Pulse interval (ms)	18.35 $\pm$ 1.20	16.89 $\pm$ 1.54	0.73 <sup>ns</sup>
主频 Dominant frequency (kHz)	108.47 $\pm$ 0.15	109.90 $\pm$ 0.31	- 4.20**
带宽 Bandwidth (kHz)	21.39 $\pm$ 0.48	21.81 $\pm$ 0.41	- 0.58 <sup>ns</sup>

\*.  $P < 0.01$ ; \*\*.  $P < 0.001$ ; ns.  $P > 0.05$ .



隔最大的均为韶关种群，最小的分别为宜兴种群和澳门种群。脉冲持续时间中只有韶关种群与宜兴、珠海、澳门、蒙阴、深圳种群差异显著，其余种群两两间差异不显著；脉冲间隔时间韶关种群与深圳、蒙阴、珠海、澳门种群差异显著，其余种群两两间均差异不显著。宜兴种群的带宽最小，与所有其他种群均差异显著，珠海种群与澳门、海口种群间带宽差异显著，深圳种群与澳门种群带宽差异显著，其余种群两两间差异不显著。

### 2.3 影响因子相关性分析

分析多种因子与菲菊头蝠不同地理种群回声定位声波各参数之间的相关性，雌性蝙蝠的前臂长和体重对回声定位的主频均有影响，两者与主频均成弱的负相关（前臂长： $r = -0.281$ ， $P = 0.032$ ；体重： $r = -0.371$ ， $P = 0.004$ ）（图 1a, b）；地理距离、温度以及湿度对雌性回声定位声波各参数无显著影响，而降雨量与主频成正相关（ $r = 0.853$ ， $P = 0.007$ ）（图 1c）。

雄性蝙蝠的回声定位声波各参数则与前臂长、体重、地理距离以及各气候因子（温度、湿度、降雨量）均无相关性。

## 3 讨论

本研究结果显示，菲菊头蝠回声定位声波主频存在雌雄差异，雌性蝙蝠所发出的声波主频高于雄性。前人研究也发现，小菊头蝠（*R. hipposideros*，Jones et al. 1992）、角菊头蝠（*R. c. pumilus*，Yoshino et al. 2006, 2008）和赤道蹄蝠（*Hipposideros ruber*，Guillén et al. 2000）雌性所发出回声定位声波的主频比雄性的高，但也有一些研究发现相反的现象（Jones 1995，Pedley 2004）。蝙蝠回声定位声波除了有导航、定位猎物的功能之外，还有社会交流的作用（Chen et al. 2009，Jiang et al. 2010），因此回声定位声波有可能用来进行身份识别，雌雄之间主频的差异可以提高性别识别和繁殖成功率（Yoshino et al. 2006, 2008），在繁殖的过程中发挥重要的作用。雄性菲菊头蝠发出主频相对

较低的回声定位声波，低频声可以传播更远的距离，有利于吸引雌性。

菲菊头蝠雌性回声定位声波主频最高的为桂林种群，其次是澳门、珠海与深圳种群，韶关、蒙阴与海口种群较低，邯郸种群为最低，而前臂长邯郸和蒙阴种群最大，深圳种群最小，不同地理种群雌性回声定位声波的主频与体型大小成负相关，主要原因是蝙蝠体型与发声器官结构相关（Armstrong et al. 2007），通常情况下体型越大则其回声定位声波主频越低。此外，邯郸和蒙阴纬度相对较高，相应的这两个地理种群体型较大、回声定位声波频率较低。我们猜测除了纬度的影响之外，当地相对开阔的生境可能也存在一定的影响，即生境复杂度越低，蝙蝠所发出的回声定位声波频率通常越低（Barclay 1986，张礼标等 2002，李艳丽等 2014），利于更远距离的探测。澳门、珠海与深圳纬度相对较低，其菲菊头蝠种群体型较小，而主频则相对较高，频率较高的声音可以获得更精细的目标结构，利于在比较复杂的生境中飞行和觅食（李艳丽等 2014）。但是，桂林和海口种群的主频较为特殊，海口纬度低，虽然体型也相对较小，但是频率却较低，我们认为这可能与其地理环境有关，海南属岛屿，常年海风较大，声音在空气中传播时可能衰减更快，菲菊头蝠通过降低主频来减缓衰减（Lawrence et al. 1982，Hartley 1989），此外，当地的昆虫因要抵御风力，体重增大，而蝙蝠觅食较大猎物时，通常使用较低的主频（Russo et al. 2001）；桂林种群的主频较高，我们猜测可能的原因是，桂林降雨量较大（年平均降雨量 1 949.50 mm），降雨引起环境噪音增大，菲菊头蝠通过提高自身发声的频率以抵抗噪音干扰（Rydell et al. 1999）。

对于影响声音的气象因子分析结果发现，温度、湿度均与菲菊头蝠回声定位声波无相关性，仅降雨量与雌性菲菊头蝠主频成正相关。然而，Guillén 等（2000）研究发现，赤道蹄蝠的回声定位声波频率与降雨量成负相关。声音

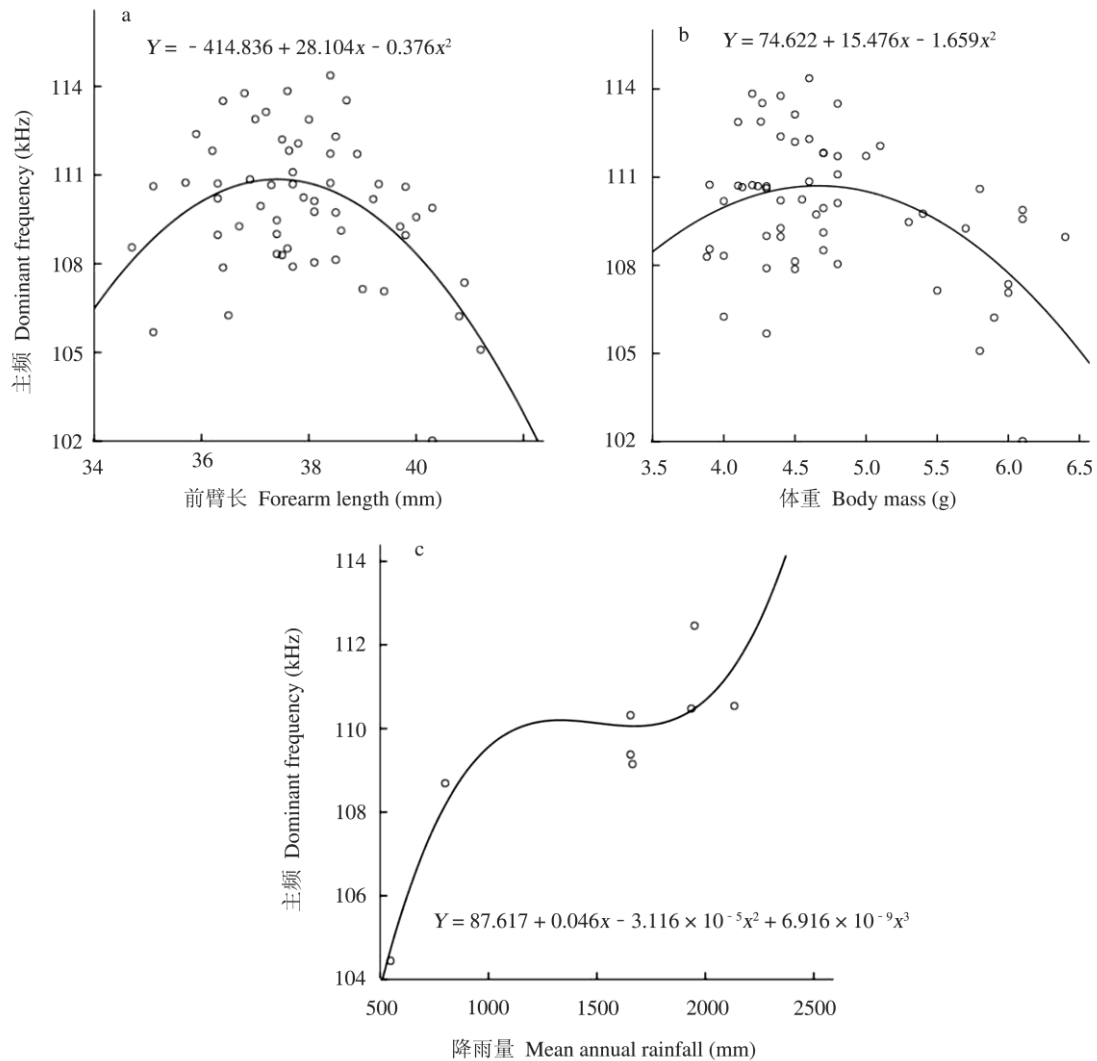


图 1 不同地理种群菲菊头蝠雌性回声定位声波主频与前臂长、体重及当地年均降雨量的相关性

**Fig. 1 Correlation between echolocation calls frequency and forearm length, body mass, yearly average rainfall of location for different geographic populations of female least horseshoe bat**

a. 不同地理种群菲菊头蝠雌性回声定位声波主频与前臂长的相关性 ( $R^2 = 0.272$ ,  $F = 10.25$ ) ; b. 不同地理种群菲菊头蝠雌性回声定位声波主频与体重的相关性 ( $R^2 = 0.223$ ,  $F = 7.904$ ) ; c. 不同地理种群菲菊头蝠雌性回声定位声波主频与当地年均降雨量的相关性 ( $R^2 = 0.827$ ,  $F = 6.363$ ) 。

a. Correlation between echolocation calls frequency and forearm length for different geographic populations of female least horseshoe bat ( $R^2 = 0.272$ ,  $F = 10.25$ ); b. Correlation between echolocation calls frequency and body mass for different geographic populations of female least horseshoe bat ( $R^2 = 0.223$ ,  $F = 7.904$ ); c. Correlation between echolocation calls frequency for different geographic populations of female least horseshoe bat and yearly average rainfall of its locations ( $R^2 = 0.827$ ,  $F = 6.363$ ).

在湿润空气中传播时衰减较快,而波长较长(即频率较低)的声音衰减相对较慢(Lawrence et al. 1982, Hartley 1989), 所以蝙蝠在降雨量大的

地方可通过降低频率来减少衰减,但是,降雨过程产生的噪音同样也会对蝙蝠的声音产生影响。Mackey 等(1989)和 Rydell 等(1999)

研究发现，在昆虫丰富度相似条件下，食虫蝙蝠倾向于在平静的湖水面捕食，而在急流水域捕食的蝙蝠较少，说明水流的噪声可能对蝙蝠回声定位造成干扰。本研究结果表明，降雨量越大地区的菲菊头蝠地理种群声音主频越高，通过提高声音频率可以在一定程度上抵抗环境噪音的干扰。

菲菊头蝠雄性回声定位声波主频和体型在不同地理种群中的变化与雌性表现出相似的规律，即分布于高纬度的地理种群，体型相对较大，回声定位声波的频率相对较低。

地理距离与菲菊头蝠不同地理种群回声定位声波之间的相关性不明显，这与之前的研究结果类似（Jiang et al. 2010），说明地理距离并不是影响菲菊头蝠不同地理种群回声定位差异的主要因子。高山、河流同样也可能影响基因流的发生，进而影响声音的分化，菲菊头蝠的飞行能力相对较弱，因此，需要同时分析更多的因子来判断地理位置对菲菊头蝠不同地理种群回声定位的影响。

本研究表明，菲菊头蝠不同地理种群间的声音出现了明显差异，除了主频出现地理种群差异（Jiang et al. 2010），脉冲时程、脉冲间隔和带宽也出现了不同程度的差异。与此同时，本文进一步证实了降雨量为菲菊头蝠声音地理种群差异的主要影响因子（Jiang et al. 2010），并且还发现，体型对该差异也存在影响。本研究进一步揭示了蝙蝠回声定位叫声的进化主要受到了当地生境的影响，表现出对不同生境的适应性进化。

**致谢** 感谢中国科学院昆明动物研究所许东明博士生在声音分析中的帮助，感谢研究生张琴在野外调查中给予的帮助。

## 参 考 文 献

- Armstrong K N, Coles R B. 2007. Echolocation call frequency differences between geographic isolates of *Rhinonycteris aurantia* (Chiroptera: Hipposideridae): implications of nasal chamber size. *Journal of Mammal*, 88(1): 94–104.
- Barclay R M R. 1986. The echolocation calls of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasionycteris noctivagans*) bats as adaptations for long-versus short-range foraging strategies and the consequences for prey selection. *Canadian Journal of Zoology*, 64(12): 2700–2705.
- Catchpole C K, Slater P J B. 1995. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge: Cambridge Press.
- Chen S F, Jones G, Rossiter S J. 2009. Determinants of echolocation call frequency variation in the Formosan lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*). *Proceedings of the Royal Society, Series B: Biological Sciences*, 276(1674): 3901–3909.
- Corbet G B, Hill J E. 1992. *The Mammals of the Indomalayan Region: A Systematic Review*. Oxford: Oxford University Press, 488.
- Csorba G, Ujhelyi P, Thomas N. 2003. *Horseshoe Bats of the World: (Chiroptera: Rhinolophidae)*. Shropshire UK: Alana Books.
- Davidson S M, Wilkinson G S. 2002. Geographic and individual variation in vocalizations by male *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera: Emballonuridae). *Journal of Mammal*, 83(2): 526–535.
- Eiriksson T. 1992. Density dependent song duration in the grasshopper *Omocestus viridulus*. *Behaviour*, 122(1): 121–132.
- Griffin D R. 1958. *Listening in the Dark*. New Haven, Connecticut: Yale University Press.
- Guillén A, Juste J, Ibáñez C. 2000. Variation in the frequency of the echolocation calls of *Hipposideros ruber* in the Gulf of Guinea: an exploration of the adaptive meaning of the constant frequency value in rhinolophoid CF bats. *Journal of Evolutionary Biology*, 13(1): 70–80.
- Hartley D J. 1989. The effect of atmospheric sound absorption on signal bandwidth and energy and some consequences for bat echolocation. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 85(3): 1338–1347.
- Heller K G, von Helversen O. 1989. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophoid bats. *Oecologia*, 80(2): 178–186.
- Jiang T L, Metzner W, You Y Y, et al. 2010. Variation in the resting frequency of *Rhinolophus pusillus* in Mainland China: effect of climate and implications for conservation. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 128(4): 2204–2211.
- Jones G. 1995. Variation in bat echolocation: Implications for resource partitioning and communication. *Le Rhinolophe*, 11(2):



- 53–59.
- Jones G, Gordon T, Nightingale J. 1992. Sex and age variation in echolocation calls of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros*. *Mammalia*, 56(2): 189–193.
- Jones G, Morton M, Hughesand P M, et al. 1993. Echolocation, flight morphology and foraging strategies of some West African hipposiderid bats. *Journal of Zoology*, 230(3): 385–400.
- Kalko E K V, Schnitzler H U. 1993. Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(6): 415–428.
- Law B S, Reinhold L, Pennay M. 2002. Geographic variation in the echolocation calls of *Vespadelus* spp. (Vespertilionidae) from New South Wales and Queensland, Australia. *Acta Chiropterologica*, 4(2): 201–215.
- Lawrence B D, Simmons J A. 1982. Measurements of atmospheric attenuation at ultrasonic frequencies and the significance for echolocation by bats. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 71(3): 585–590.
- Mackey R L, Barclay R M R. 1989. The influence of physical clutter and noise on the activity of bats over water. *Canadian Journal of Zoology*, 67(5): 1167–1170.
- Mitani J C, Hasegawa T, Gros-Louis J, et al. 1992. Dialects in wild chimpanzees? *American Journal of Primatology*, 27(4): 233–243.
- Murray K L, Britzke E R, Robbins L W. 2001. Variation in search-phase calls of bats. *Journal of Mammalogy*, 82(3): 728–737.
- Obrist M K. 1995. Flexible bat echolocation: the influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(3): 207–219.
- Parsons S. 1997. Search-phase echolocation calls of the New Zealand lesser short-tailed bat (*Mystacina tuberculata*) and long-tailed bat (*Chalinolobus tuberculatus*). *Canadian Journal of Zoology*, 75(9): 1487–1494.
- Pedley R. 2004. Factors affecting echolocation frequency variation in insectivorous bats. Undergraduate dissertation. Lancaster: Lancaster University.
- Russo D, Jones G, Mucedda M. 2001. Influence of age, sex and body size on echolocation calls of Mediterranean and Mehely's horseshoe bats, *Rhinolophus euryale* and *R. mehelyi* (Chiroptera: Rhinolophidae). *Mammalia*, 65(4): 429–436.
- Rydell J, Miller L A, Jensen M E. 1999. Echolocation constraints of Daubenton's bat foraging over water. *Functional Ecology*, 13(2): 247–255.
- Simmons N B. 2005. Chiroptera//Wilson D E, Reeder D M. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Vols. 1 & 2. 3rd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 312–529.
- Smith A T: 解炎, 译. 2009. 中国兽类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社.
- Soha J A, Nelson D A, Parker P G. 2004. Genetic analysis of song dialect populations in Puget Sound white-crowned sparrows. *Behavioral Ecology*, 15(4): 636–646.
- Thomas D W, Bell G P, Fenton M B. 1987. Variation in echolocation call frequencies recorded from North American vespertilionid bats: a cautionary note. *Journal of Mammalogy*, 68(4): 842–847.
- Wilczynski W, Ryan M J. 1999. Geographic variation in animal communication systems//Foster S A, Endler J A. *Geographic Variation in Behaviour: Perspectives on Evolutionary Mechanisms*. Oxford: Oxford University Press, 234–261.
- Wright T F, Rodriguez A M, Fleischer R C. 2005. Vocal dialects, sex-biased dispersal, and microsatellite population structure in the parrot *Amazona auropalliata*. *Molecular Ecology*, 14(4): 1197–1205.
- Yoshino H, Armstrong K N, Izawa M, et al. 2008. Genetic and acoustic population structuring in the Okinawa least horseshoe bat: are intercolony acoustic differences maintained by vertical maternal transmission? *Molecular Ecology*, 17(23): 4978–4991.
- Yoshino H, Matsumura S, Kinjo K, et al. 2006. Geographical variation in echolocation call and body size of the Okinawan least horseshoe bat, *Rhinolophus pumilus* (Mammalia: Rhinolophidae), on Oknawa-jima Island, Ryukyu Archipelago, Japan. *Zoological Science*, 23(8): 661–667.
- 李艳丽, 邵永刚, 刘志霄, 等. 2014. 在不同状态和生境复杂度中大蹄蝠回声定位叫声的可塑性. *兽类学报*, 34(3): 238–244.
- 张礼标, 卢立仁, 周善义, 等. 2002. 两种扁颅蝠回声定位叫声的比较. *动物学研究*, 23(4): 296–300.