

回声定位蝙蝠及其声通讯*

马杰^① 沈钧贤^{②**} 赵辉华^① 张树义^{①**}

(^① 中国科学院动物研究所 北京 100080; ^② 中国科学院生物物理研究所脑与认知科学研究中心 北京 100101)

摘要: 综述了回声定位蝙蝠种类及其发声方式,回声定位信号的主要类型及回声定位信号声学特征,多普勒频移对长 CF/FM 蝙蝠的主要作用,简介了蝙蝠求偶和母婴识别等种内声通讯行为,提出了一些尚待解决的重要问题。

关键词: 回声定位;声通讯;蝙蝠

中图分类号: Q955 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2002)06-79-04

Echolocation and Acoustic Communication in Bats

MA Jie^① SHEN Jun-Xian^② ZHAO Hui-Hua^① ZHANG Shu-Yi^①

(^① Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100080;

^② Center for Brain and Cognitive Science, Institute of Biophysics, Chinese Academy of Sciences Beijing 100101, China)

Abstract: This paper summarizes the kinds of echolocation used by bats, the ways they emit ultrasonic sound, categories and acoustic features of echolocation signals and the importance of the Doppler-Shift to Long CF/FM. It also describes intra-specific acoustic communication such as is used in mating behavior and mother-pups recognition. Some open, but very important questions in this field are raised.

Key words: Echolocation; Acoustic Communication; Bat

蝙蝠属翼手目(Chiroptera),约 970 种^[1,2],其中约 800 种蝙蝠具有回声定位功能^[1,3]。化石证据表明翼手目动物至少在始新世(Eocene, 49 ~ 53 百万年前)就已有回声定位的能力^[1,3,4],但回声定位现象直到 18 世纪末才首先被意大利博物学家 Spallanzani 及其瑞士同事 C. Jurine 发现;随后,他们提出了“蝙蝠是依靠听觉导航”的观点^[1,4]。由于技术原因,人们一直未能记录和分析回声定位信号。20 世纪 40 年代,Griffin 与 Galambos 突破技术障碍,证实小棕蝠(*Myotis lucifugus*)在飞行时发射特殊的超声脉冲并用其回声获得有关周围环境和猎物的信息^[1,2,4],并发现小棕蝠在接近猎物时会升高发声频次^[4]。人们在研究蝙蝠回声定位的声学特征之初,就开始探索蝙蝠发声行为学及其神经生理学本质,其中 Griffin, Schnitzler 与 Suga 在此领域做出了具有开创意义的工作^[2]。由于绝大部分蝙蝠依赖回声定位获取外界信息,因而蝙蝠成为声通讯和听觉研究很好的模式动物。

1 利用回声定位的蝙蝠种类

翼手目动物分为大蝙蝠亚目(Megachiroptera)和小蝙蝠亚目(Microchiroptera)两大类群,分别包括约 170 和 800 种蝙蝠^[1,3]。大蝙蝠亚目的蝙蝠主要生活在热带和亚热带的旧大陆(Old world)地区^[6],俗称飞狐(Flying fox),多以植物果实、花、花蜜和花粉为食^[5]。其中果蝠属(*Rousettus*)12 种蝙蝠^[7,8]和美洲果蝠属(*Artibeus*)中牙买加果蝠(*A. jamaicensis*)具回声定位能力^[1,4],它们发声类似某些穴居鸟类,通过舌部敲击发出超声^[1,9]。比

* 国家自然科学基金委杰出青年基金项目(No. 30025007),中国科学院“知识创新工程”重要创新方向项目(KSCX2-1-03)资助;

** 通讯作者;

第一作者介绍 马杰,男,28 岁,博士研究生;研究方向:动物行为学及神经生物学;E-mail: matyuan@sohu.com。

收稿日期:2001-12-30,修回日期:2002-09-26

起前者分布更加广泛的小蝙蝠亚目的蝙蝠主要是肉食性种类^[10],且都能发回声定位信号。它们主要是通过喉部发声^[11],气流从口或鼻孔喷出。有些种类如叶口蝠科(Phyllostomidae)和菊头蝠科(Rhinolophidae)等还具辅助发声的发达鼻叶^[1,5],鼻叶使声波能量集中成束,利于声波传播达更远。具回声定位功能的蝙蝠通过回声寻找猎物、探测距离、确定目标、回避障碍和逃避敌害^[12-14]。回声定位信号因蝙蝠种类、行为和环境呈现很大差异^[4,15,16]。

2 回声定位信号的特征

2.1 FM 蝙蝠 小蝙蝠亚目大多数种类属于 FM (frequency-modulated, 调频) 蝙蝠^[1],如莹鼠耳蝠(*Myotis lucifugus*)^[1,17]、缨鼠耳蝠(*M. thysanodes*)、加州鼠耳蝠(*M. californicus*)、北美鼠耳蝠(*M. auriculatus*)、苍白洞蝠(*Antrozous pallidus*)^[7]、大棕蝠(*Eptesicus fuscus*)^[18]和狭翼伏翼蝠(*Pipistrellus stenopterus*)^[19]等。FM 蝙蝠发声频率随活动状态的变化而改变^[4,15]。搜索猎物时发出时程长、频带宽的探测声,每秒发声 2~10 次^[1,4,5];发现目标后发声频次上升,时程和发声间隔缩短;接近和捕捉猎物阶段,发声频次急剧增加,时程缩为 2~5 ms^[1,5,20]。有人将蝙蝠抓捕猎物最后阶段叫声划为 Buzz I 和 Buzz II 两部分,Buzz II 阶段频带极窄,频率急剧下扫,发声频次可达 100~200 次,甚至更高^[1,4,16,17,19]。水鼠耳蝠(*Myotis daubentonii*)^[16]的捕食行为属于这种类型。FM 蝙蝠在探测和捕捉猎物的过程中不断改变发声频带、时程和间隔,这种发声特征有效避免了叫声与回声重叠,利于获得精确信息^[5]。

此外,FM 蝙蝠在捕食过程中利用 FM 信号较 CF 信号可以更好地获取环境中的信息,探测目标的范围及质地^[5,15]。

2.2 长 CF/FM 蝙蝠 有些蝙蝠的声信号除有 FM 成分外,在 FM 之前还有持续时间较长的恒频成分(CF, Constant-Frequency)(CF/FM 型),或在 CF 两端都有小段 FM 成分(FM/CF/FM 型),这种声信号持续时间约 10~100 ms,时程较长,因此这类蝙蝠被称为长 CF/FM 蝙蝠,种数较 FM 蝙蝠少很多,它们分属菊头蝠科(Rhinolophidae),蹄蝠科(Hipposideridae),髯蝠科(Mormoopidae)^[1]。如马铁菊头蝠(*Rhinolophus ferrumequinum*)恒频声频率为 82 kHz,帕氏髯蝠(*Pteronotus parnellii*)恒频声频率为 60~62 kHz^[1,7]。长 CF/FM 蝙蝠捕食过程中随与目标间距离缩短,CF 部分时程逐渐减小,而 FM 下扫逐渐延长;接近猎物时,发短促叫声,且 CF 成分剧减^[1,5],FM 成分变化规律类似 FM 蝙蝠。伏翼属(*Pipistrellus*)等长 CF/FM

蝙蝠在抓捕猎物阶段 CF 成分几乎消失,而余 FM 成分^[1,5],并提取目标的详细信息^[4,5]。

长 CF/FM 蝙蝠发声行为的改变不仅避免发声与回声重叠,可获更多有关目标的信息^[7],且 CF 成分集中了大量能量,不易在空气中衰减,有利于探测到更远距离目标,而且回声效果更佳^[5,21]。

多普勒频移(Doppler-Shift)^[1,4]是长 CF/FM 蝙蝠声学的一个重要内容。多普勒频移指运动蝙蝠 CF 频率随与目标相对距离的变化而改变。这类蝙蝠通过降低自己的发声频率补偿多普勒频移,使回声频率仍保持在其敏感范围内,利于准确目标定位^[1,22]。多普勒频移主要作用有二,其一是如帕氏髯蝠、马铁菊头蝠等长 CF/FM 蝙蝠能根据频移估算自己移动的相对速度和运动方向,因为长 CF/FM 蝙蝠为保证回声仍是其最敏感频率,需要对发声频率适当降低,根据发声频率的改变,蝙蝠能估算自己的速度^[1,4,5];其二是多普勒频移在探查和分辨猎物时具有重要作用,因为昆虫翅对声波具反射作用,翅各部位发射效果不同,随蝙蝠与猎物间距离逐减,回声频率会随振翅升高,且回声强度会因昆虫翅上下振动而改变,蝙蝠随之降低发声频率,这可能是马铁菊头蝠^[5]、鲁氏菊头蝠(*Rhinolophus rouxi*)^[23]等长 CF/FM 蝙蝠对运动目标,特别是振翅目标敏感,而对静止猎物无反应的主要原因^[4,5,23]。

2.3 短 CF/FM 蝙蝠 短 CF/FM 蝙蝠的 CF 成分持续时间短,大约 8~10 ms,在 CF 叫声末端有一段 FM 下扫^[1]。短 CF/FM 蝙蝠的捕食策略异于长 CF/FM 蝙蝠,前者使用 CF 波段探测猎物,但更多的信息来自 FM 波段,因此有些短 CF/FM 蝙蝠在接近树冠或嘈杂环境中捕食,仅发 FM 声探查目标。短 CF/FM 蝙蝠在空旷环境中捕食,发声次数减少,时程延长,这种调节可能利于探查到远处目标,但接近目标时,FM 下扫延长。因此,有些短 CF/FM 蝙蝠,如南兔唇蝠(*Noctilio albiventris*)^[24-26]在比较开阔的环境中接近猎物时,几乎完全使用 FM 叫声,这利于蝙蝠接收由远距离目标返回的回声和分析目标的质地^[1]。

3 声信号与声行为

回声定位蝙蝠发出的声信号及其声行为,与它们的捕食策略^[6]及个体间通讯密切相关^[4]。经过环境长期选择,蝙蝠进化出复杂适应策略,主要表现在声信号多样化和声行为复杂化。行为学实验和野外观察发现蝙蝠在探测、定位和区分目标质地的过程中表现出惊人判断能力,如大棕蝠属(*Eptesicus*)的蝙蝠能分辨的最小角度误差是 1.5°^[1,27]。它们在不同环境条件下或不

- ton's bat, *Myotis daubentonii*. *Behav Ecol Sociobiol*, 1998, **44**: 99 ~ 107.
- [15] Fenton M B, Sylvie B, Maarten J V *et al*. Time-expansion and zero-crossing period meter systems present significantly different views of echolocation calls of bats. *J Mammal*, 2001, **82**(3): 721 ~ 727.
- [16] Arjan B, Gareth J. Intensity control during target approach in echolocating bats: stereotypical sensori-motor behaviour in Daubenton's bats, *Myotis daubentonii*. *J Exp Bio*, 2002, **205**: 2 865 ~ 2 874.
- [17] Suthers R A, Wenstrup J J. Behavioral discrimination studies involving prey capture by echolocating bats. In: Fenton, M B, Racey P, Rayner J M V ed. Recent Advances in the Study of Bats. London: Cambridge University Press, 1987. 226 ~ 243.
- [18] Kazial K A, Burnett S C, Mastess M. Individual and group variation in echolocation calls of big brown bats, *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *J Mammal*, 2001, **82** (2): 339 ~ 351.
- [19] Summe Y W, Menne D. Discrimination of fluttering targets by the FM bats *Pipistrellus stenopterus*. *J Com Physiol A*, 1988, **156**: 831 ~ 843.
- [20] Obrist M K. Flexible Bat Echolocation: the influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design. *Behav Ecol Sociobiol*, 1995, **36**: 207 ~ 219.
- [21] Chris R P, Jan-eric G, Gerhard N. Foraging habitat and echolocation behavior of schneider's leafosed bat, *Hipposideros speoris*, in a vegetation mosaic in Sri Lanka. *Behav Ecol Sociobiol*, 2001, **50**: 209 ~ 218.
- [22] Schuller G, Pollak G D. Disproportionate frequency representation in the inferior colliculus of horseshoe bats: evidence for an "acoustic fovea". *J Comp Physio*, 1979, **132**: 47 ~ 54.
- [23] Marimuthu A L G, Neuweiler G. movement as a specific stimulus for prey catching behavior in rhinolophid and hipposiderid bats. *J Comp Physiol A*, 1986, **159**: 403 ~ 413.
- [24] Roverud R C, Grinnell A D. Echolocation sound features processed to provide distance information in the CF/FM bat, *Noctilio albiventris*: evidence for a gated time window utilizing both CF and FM components. *J Comp Physiol A*, 1985, **155**: 457 ~ 469.
- [25] Brown P E, Brown T W, Grinnell A D. Echolocation, development, and vocal communication in the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*. *Behav Ecol Sociobiol*, 1983, **13**: 287 ~ 298.
- [26] Gareth J. Flight performance, echolocation and foraging behaviour in noctule bats, *Nyctalus noctula*. *J Zool Lond*, 1995, **237**: 303 ~ 312.
- [27] Simmons J A, Kick S A, Lawrence B D. Acuity of horizontal angle discrimination by the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. *J Comp Physiol A*, 1983, **153**: 321 ~ 330.
- [28] Gareth J, Rayner J M V. Foraging behavior and echolocation of wild horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. Hipposideros* (Chiroptera, Rhinolophidea). *Behav Ecolo Sociobiol*, 1989, **25**: 183 ~ 191.
- [29] Murray K L, Buritzke E R, Robbins L W. Variation in search-phase calls of bats. *J Mammal*, 2001, **82**(3): 728 ~ 737.
- [30] Neuweiler G, Metzner W, Heilmann U *et al*. Foraging behavior and echolocation in the rufous horseshoe bat (*Rhinolophus rouxi*) of Sri Lanka. *Behav Ecol Sociobiol*, 1987, **20**: 53 ~ 67.
- [31] Balcombe J P, McCracken G F. Vocal recognition in Mexican free-tailed bats: Do pups recognize mothers? *Anim Behav*, 1992, **43**: 79 ~ 88.
- [32] Scherrer J A, Wikinson G S. Evening bat isolation calls provide evidence for heritable signatures. *Anim Behav*, 1993, **46**: 847 ~ 860.
- [33] Gareth J, Hughes P M, Rayner J M V. 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.
- [34] Charrier I, Mathevon N, Jouventin P. Mother's voice recognition by seal pups. *Nature*, 2001, **412**: 873.