

大趾鼠耳蝠回声定位声波特征与分析

罗金红 颜识涵 宋雨 刘丰 冯江*

(东北师范大学城市与环境科学学院 长春 130024)

摘要: 在 12 m × 4 m × 4 m 的围网内录制大趾鼠耳蝠 (*Myotis macrodactylus*) 飞行与悬挂状态下的回声定位声波, 使用双尾 *t* 检验对不同状态下的声波参数进行差异显著性分析。结果表明, 大趾鼠耳蝠回声定位声波为短的、宽带的且能量主要集中在第 1 谐波的调频型声波, 伴有 1~2 个谐波。第 1 谐波起始频率、带宽和声脉冲间隔在飞行与悬挂状态下具有显著差异 ($P < 0.05$)。回声定位声波飞行状态下的第 1 谐波终止频率、带宽、声脉冲持续时间和声脉冲间隔均存在性别差异, 而主频率没有显著的性别差异。回声定位声波的这些特征及差异体现了对其捕食生境、捕食策略及通讯行为的适应。

关键词: 大趾鼠耳蝠; 回声定位声波; 调频

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2009)01-133-06

Characters of Echolocation Calls in *Myotis macrodactylus*

LUO JinHong YAN ShiHan SONG Yu LIU Feng FENG Jiang*

(College of Urban and Environmental Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

Abstract: The present study was conducted at Dalazi Cave in Ji'an City of southern Jilin Province of China from May 1st 2008 to May 28th 2008. We recorded and analyzed the echolocation calls of *Myotis macrodactylus* using ultrasound detector (Ultra Sound Gate 116, Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany) and Batsound 3.10 (Pettersson Elektronik AB, Sweden), respectively. During flight, *M. macrodactylus* used short echolocation calls dominated by frequency modulated (FM) components (1-2 harmonics), with peak frequency of 54.14 ± 3.29 kHz, pulse duration of 3.01 ± 0.60 ms, inter pulse interval of 62.87 ± 8.89 ms, and the duty cycle of $4.65\% \pm 1.12\%$. Two tailed *t* test analysis of variance indicated significant difference existed in some parameters between echolocation calls produced during flight and hanging, such as the starting frequency of the 1st harmonic, bandwidth and inter pulse interval. Except the dominant frequency, terminal frequency of 1st harmonic, bandwidth, pulse duration and inter pulse interval during flight were significantly different between females and males. Different characteristics of echolocation calls in *M. macrodactylus* at different status might result from their adaptation to foraging strategies, habitats and communication.

Key words: *Myotis macrodactylus*; Echolocation calls; Frequency modulated FM

凭借完善的回声定位系统, 蝙蝠成为哺乳动物中进化最成功的类群之一^[1]。通过回声定位, 蝙蝠能在黑夜中获取精确的空间信息并准确地识别猎物^[2], 而回声定位声波的特征, 如主频、带宽、声脉冲持续时间及声脉冲间隔等均与蝙蝠的生态位密切相关^[3], 因此, 蝙蝠回声定位声波及其适应性一直都是国内外研究的热点。

Kazial 等在对棕色鼠耳蝠 (*Myotis lucifur-*

gus) 飞行与爬行状态下的回声定位声波研究中

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30770361), 教育部博士点基金项目(No. 20060200007)和东北师范大学国家大学生创新性实验计划项目(No. 071020046);

* 通讯作者, E-mail: fengj@nenu.edu.cn;

第一作者介绍 罗金红, 男, 本科生; 研究方向: 保护生物学;

E-mail: luojhl16@nenu.edu.cn.

收稿日期: 2008-07-11, 修回日期: 2008-10-31

发现,不同状态下的声波变异在蝙蝠通讯中传递着不同的信息^[4]。刘颖等认为普通长翼蝠福建亚种 (*Miniopterus schreibersii parvipes*) 不同行为状态下回声定位声波差异与其飞行方式、捕食策略及猎物大小密切相关^[5]。而对普氏蹄蝠 (*Hipposideros pratti*)^[6]、毛腿鼠耳蝠 (*Myotis fimbriatus*)^[7] 和马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*)^[8] 不同状态下回声定位的研究发现,声波差异主要与不同状态下面临的生境类型(如障碍物的多少)和回声定位任务(如飞行状态下用于猎物探测和障碍物回避,悬挂状态下用于通讯交流等)有很大关系。

大趾鼠耳蝠 (*Myotis macrodactylus*) 隶属翼手目 (Chiroptera) 蝙蝠科 (Vespertilionidae) 蝙蝠亚科 (Vespertilioninae) 鼠耳蝠属 *Leuconoe* 亚属的水鼠耳蝠 (*M. daubentonii*) 组^[9], 2003 年被世界自然保护联盟 (IUCN) 列为低危/近危 (LR/nt) 物种。该物种主要分布于日本、俄罗斯、西伯利亚和朝鲜^[10]。2007 年夏,江廷磊等在吉林省南部通化地区首次发现大趾鼠耳蝠在中国的分布^[11]。目前,国外对其的研究主要集中在分类与核型^[12]及系统发育^[13]等方面,对其回声定位声波虽然也有报道^[14],但是未见对其不同状态下回声定位声波及其适应性的相关研究。本文利用录制于吉林省集安市的大趾鼠耳蝠回声定位声波,分析其飞行与悬挂状态下回声定位声波的特征以及性别间的差异,并探讨产生这些差异的原因。

1 材料与方 法

1.1 样本采集 2008 年 5 月 1 日至 5 月 28 日,利用雾网,在吉林省集安市治安村大砬子洞 (125°50' 9.8"E, 41°03' 55.8"N, 海拔 250 m) 洞口捕获到大趾鼠耳蝠成体 40 只 (♀ 29, ♂ 11)。

1.2 回声定位声波的录制与分析 在距大砬子洞口约 300 m 的平坦空地上建立长、宽、高分别为 12 m、4 m 和 4 m,由网孔大小为 15 mm × 15 mm 的铁丝网围成的围网。录制声波时,每次放飞一只蝙蝠,待其适应网内环境后,采用超声波探测仪 (Ultra Sound Gate 116, Avisoft

Bioacoustics, 柏林) 接收超声波,当蝙蝠距监听仪探头 1 m 时,对准蝙蝠头部录音。录音内容包括飞行与悬挂两种状态下的回声定位声波。采用声波分析软件 Batsound 3.10 (Version 3.10 Pettersson Elektronik AB, 瑞典) 分析声波,分析内容包括超声波的声谱图 (频率-时间图)、时域波形图 (声强-时间图) 及能量谱图 (声强-频率图)。采样频率为 44 100 Hz,声谱图 (哈明窗分析) 分析精度为 256 波段,分析衰减为 60 dB (对数数量级),能量谱图的分析点数为 512。声波参数选择第 1 谐波起始频率、终止频率、带宽、主频率、声脉冲持续时间、声脉冲间隔及能率环 (duty cycle, 声脉冲持续时间占声脉冲持续时间与声脉冲间隔之和的百分比) 等参数。波长计算公式为 $\lambda = v/f$, 其中, λ 为波长 (mm), v 为声速 (m/s), 在 25°C 和 80% 的相对湿度下测定 $v = 347.65$ m/s, f 为频率 (kHz)^[15]。除特殊说明外,分析结果均以平均值 ± 标准差 (Mean ± SD) 表示。

1.3 统计分析 利用 SPSS 14.0 软件计算声波参数的平均值及标准差 (Mean ± SD), 利用双尾 t -检验对飞行与悬挂状态下的声波参数进行显著性差异分析,显著性水平为 0.05。

2 结 果

2.1 回声定位声波特征 在飞行与悬挂状态下,大趾鼠耳蝠的回声定位声波为短的、宽带的调频 (frequency-modulated, FM) 声波,一次完整的声波脉冲包括 1~2 个谐波 (图 1), 其中能量主要集中在第 1 谐波 (图 2、3)。飞行与悬挂状态下,回声定位声波主频、带宽、声脉冲持续时间、声脉冲间隔及能率环等参数详见表 1。

2.2 大趾鼠耳蝠飞行与悬挂状态下回声定位声波的差异 对大趾鼠耳蝠在飞行与悬挂状态下的回声定位声波差异进行了分析 (表 1)。结果表明,大趾鼠耳蝠回声定位声波的第 1 谐波起始频率、带宽和脉冲间隔在飞行与悬挂状态下具有显著差异,而第 1 谐波终止频率、主频率、脉冲持续时间和能率环在两种状态下的差异不显著。飞行状态下的第 1 谐波起始频率和

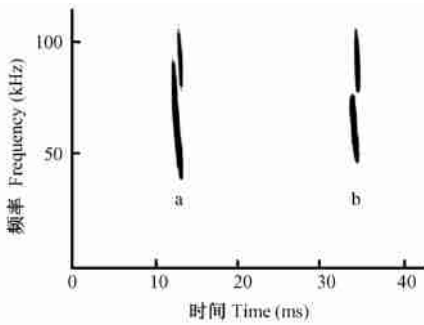


图 1 大趾鼠耳蝠飞行状态 (a) 与悬挂状态 (b) 下的回声定位声谱图

Fig. 1 Sound spectrograms of *Myotis macrodactylus* at flying (a) and hanging (b) states

带宽均高于悬挂状态, 而脉冲持续时间则低于悬挂状态。

2.3 大趾鼠耳蝠回声定位声波的性别差异
对飞行与悬挂状态下大趾鼠耳蝠雌雄个体的回声定位声波进行比较 (表 2、3)。结果表明, 飞行状态下, 大趾鼠耳蝠回声定位声波的第 1 谐波终止频率 ($t = 4.755, P < 0.05$)、带宽 ($t = -2.078, P < 0.05$)、声脉冲持续时间 ($t = -3.280, P < 0.05$) 和声脉冲间隔 ($t = -2.175, P < 0.05$) 均存在性别差异。其中, 带宽、声脉冲持续时间和声脉冲间隔雄性大于雌性, 第 1 谐波终止频率雌性大于雄性。第 1 谐波起始频

表 1 飞行与悬挂状态下大趾鼠耳蝠回声定位声波的差异

Table 1 Differences in echolocation calls of *Myotis macrodactylus* at flying and hanging states

状态 State	第 1 谐波 起始频率 Starting frequency of 1 st harmonic (kHz)	第 1 谐波 终止频率 Terminal frequency of 1 st harmonic (kHz)	主频率 Dominant frequency (kHz)	带宽 Bandwidth (kHz)	声脉冲 持续时间 Pulse duration (ms)	声脉冲间隔 Interpulse interval (ms)	能率环 Duty cycle (%)
飞行 Flying ($n = 95$)	84.32 ± 6.70	37.59 ± 2.00	54.14 ± 3.29	46.73 ± 7.74	3.01 ± 0.60	62.87 ± 8.89	4.65 ± 1.12
悬挂 Hanging ($n = 50$)	78.90 ± 5.84	36.96 ± 3.16	54.93 ± 4.30	41.94 ± 5.74	3.19 ± 0.54	67.29 ± 10.68	4.58 ± 0.76
P_1	0.139	0.000	0.052	0.016	0.546	0.070	0.001
P_2	0.000	0.205	0.218	0.000	0.065	0.009	0.692

P_1 为方差齐性检验的显著性概率值, P_2 为双尾 t -检验的显著性概率值, 显著水平均为 0.05; n 为声波脉冲数。

P_1 is the significance of Levene's test for equality of variances, and P_2 is the significance of two-tailed t -test with the significant level at 0.05; n is the number of the echolocation pulses.

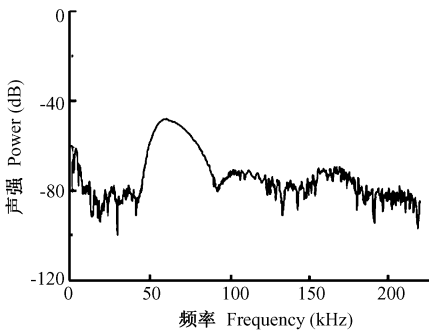


图 2 大趾鼠耳蝠飞行状态下回声定位能量谱图

Fig. 2 Power spectrum of *Myotis macrodactylus* at flying state

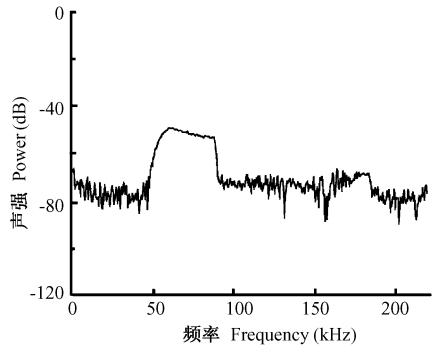


图 3 大趾鼠耳蝠悬挂状态下回声定位能量谱图

Fig. 3 Power spectrum of *Myotis macrodactylus* at hanging state

率、主频率和能率环不存在性别差异。悬挂状态下,大趾鼠耳蝠回声定位声波的第 1 谐波终止频率 ($t = 4.565, P < 0.05$)、声脉冲持续时间 ($t = -4.334, P < 0.05$) 和能率环 ($t = -2.507, P <$

0.05) 均存在性别差异。其中,声脉冲持续时间和能率环雄性大于雌性,第 1 谐波终止频率雌性大于雄性。第 1 谐波起始频率、主频率、带宽和声脉冲间隔不存在性别差异。

表 2 飞行状态下大趾鼠耳蝠回声定位声波的性别差异

Table 2 Sexual differences in echolocation calls of *Myotis macradactylus* at flying state

	第 1 谐波 起始频率 Starting frequency of 1 st harmonic (kHz)	第 1 谐波 终止频率 Terminal frequency of 1 st harmonic (kHz)	主频率 Dominant frequency (kHz)	带宽 Bandwidth (kHz)	声脉冲 持续时间 Pulse duration (ms)	声脉冲间隔 Interpulse interval (ms)	能率环 Duty cycle (%)
雌性 Female ($n = 58$)	83.72 ± 7.09	38.29 ± 1.52	54.54 ± 3.55	45.43 ± 7.63	2.84 ± 0.43	61.32 ± 9.42	4.45 ± 1.09
雄性 Male ($n = 37$)	85.24 ± 6.04	36.49 ± 2.18	53.51 ± 2.76	48.76 ± 7.56	3.27 ± 0.73	65.31 ± 7.48	4.82 ± 1.16
t	-1.077	4.755	1.587	-2.078	-3.280	-2.175	-1.21
P	0.284	0.000	0.116	0.040	0.002	0.032	0.229

P 为双尾 t -检验或者校正 t -检验的显著性概率值,显著水平均为 0.05; n 为声波脉冲数。

P is the significance of two tailed t -test with the significant level at 0.05; n is the number of the echolocation pulses.

表 3 悬挂状态下大趾鼠耳蝠回声定位声波的性别差异

Table 3 Sexual differences in echolocation calls of *Myotis macradactylus* at hanging state

	第 1 谐波 起始频率 Starting frequency of 1 st harmonic (kHz)	第 1 谐波 终止频率 Terminal frequency of 1 st harmonic (kHz)	主频率 Dominant frequency (kHz)	带宽 Bandwidth (kHz)	声脉冲 持续时间 Pulse duration (ms)	声脉冲间隔 Interpulse interval (ms)	能率环 Duty cycle (%)
雌性 Female ($n = 23$)	79.43 ± 7.06	38.83 ± 2.89	55.62 ± 5.05	40.61 ± 6.08	2.89 ± 0.53	64.71 ± 7.86	4.30 ± 0.81
雄性 Male ($n = 27$)	78.44 ± 4.65	35.37 ± 2.47	54.35 ± 3.55	43.07 ± 5.28	3.46 ± 0.39	69.50 ± 12.33	4.82 ± 0.65
t	0.593	4.565	1.015	-1.534	-4.334	-1.661	-2.507
P	0.556	0.000	0.317	0.132	0.000	0.104	0.016

P 为双尾 t -检验或者校正 t -检验的显著性概率值,显著水平均为 0.05; n 为声波脉冲数。

P is the significance of two tailed t -test with the significant level at 0.05; n is the number of the echolocation pulses.

3 讨论

大趾鼠耳蝠回声定位声波为调频 (FM) 型,这与大多数蝙蝠科种类,如长尾鼠耳 (*Myotis frater*)^[16]、大鼠耳蝠 (*M. myotis*)^[17]、水鼠耳蝠 (*M. daubentoni*)^[18]、毛腿鼠耳蝠^[7]、南蝠 (*Ia io*)^[16]、白腹管鼻蝠 (*Murina leucogaster*)^[19] 等一样。一次完整的声脉冲包括 1~2 个

谐波,谐波数量可以反映出蝙蝠对目标的形态、结构和距离辨别的准确性和精确度,也可用于表明背景环境的复杂程度^[20,21]。Siemers 等认为回声定位声波具有高的起始频率、宽的带宽及短的脉冲间隔的蝙蝠物种,比具有低的起始频率、窄的带宽和长的脉冲间隔的物种更易捕捉到靠近杂乱环境的猎物^[21]。大趾鼠耳蝠飞行状态下的第 1 谐波起始频率、带宽均高于悬

挂状态, 而声脉冲间隔小于悬挂状态, 表明大趾鼠耳蝠在飞行中要面临较为复杂的环境, 需要增加 FM 声波组成丰富度以获得更多的信息^[7]。

大趾鼠耳蝠飞行状态下的声脉冲间隔小于悬挂状态, 这可能有多方面的原因。首先, 飞行中的声脉冲间隔越短, 即声脉冲重复率越高, 有助于蝙蝠获得更为丰富的环境信息; 其次, 声脉冲间隔越短, 声波与回声之间发生重叠的可能性就越小, 有利于蝙蝠飞行中的空间定位或捕食; 最后, 蝙蝠飞行过程中, 声波发射与翼的拍动同时进行, 通常在翼的上行阶段产生回声定位声波, 发出的回声定位声波并不增加其能量消耗^[23], 但在栖息时, 蝙蝠没有翼的拍动, 回声定位声波的发射需要消耗一定的能量^[24], 相应的, 飞行状态下的声脉冲间隔小于悬挂状态。

许多研究表明, 回声定位叫声主频率的性别差异在许多高能率环的蝙蝠, 如鲁氏菊头蝠 (*Rhinolophus rouxi*)^[25]、髭须蝠 (*Pteronotus parnellii*)^[26]、小菊头蝠 (*R. hipposideros*)^[27]、帕氏三叶鼻蝠 (*Asellia patricii*)^[28] 和鞍形菊头蝠 (*R. blasii*)^[29] 中均存在; 而在除大足鼠耳蝠 (*Myotis ricketti*) 外的其他低能率环蝙蝠, 尤其是蝙蝠科蝙蝠, 如水鼠耳蝠、大鼠耳蝠中则不存在^[30, 31]。本研究发现, 大趾鼠耳蝠与大多数蝙蝠科蝙蝠一样, 回声定位叫声主频率的性别差异不显著。冯江等认为, 蝙蝠回声定位叫声的性别差异可能与蝙蝠雌雄个体在集群的社会分工中担当不同的社会角色有关, 如在捕食、营巢、交配或育幼行为等方面^[30]。此外, 回声定位叫声的性别差异可能会在蝙蝠群体中起到通讯作用, 用以指示蝙蝠的性别^[32, 33]。大趾鼠耳蝠回声定位叫声主频率性别差异不显著, 而带宽、声脉冲持续时间及声脉冲间隔等参数性别差异显著。因此, 推断大趾鼠耳蝠可能不是通过主频率, 而是通过带宽、声脉冲持续时间及声脉冲间隔等声波参数来进行社会分工或指示性别。

蝙蝠科蝙蝠回声定位声波一般为多谐波, 很少为一个谐波^[6]。大趾鼠耳蝠的回声定位

声波包括 1~2 个谐波, 这在蝙蝠科中是属于比较少的, 因此我们推断, 其可能以静止或只在二维空间移动的猎物为食, 捕食方式多为掠食, 也可能在飞行过程中捕食^[7, 21]。

猎物探测假说 (prey detection hypotheses) 认为声波频率与可探测的猎物大小相关^[34], 当蝙蝠回声定位声波的波长小于或等于被探测的昆虫的翅长时, 回声最强烈^[35]。根据公式计算出大趾鼠耳蝠回声定位声波的波长为 6.42 mm, 这在蝙蝠科蝙蝠中处于中等水平。例如大鼠耳蝠回声定位声波主频率为 (37.78 ± 1.04) kHz^[30], 其波长为 9.20 mm; 水鼠耳蝠回声定位声波主频率为 (83.0 ± 4.0) kHz^[16], 其波长为 4.19 mm。因此, 我们推断, 大趾鼠耳蝠可能捕食中等大小的猎物。

Neuweiler 和 Schnitzler 认为, 开阔空间捕食者的回声定位声波具有低频、窄带宽及较长的声脉冲持续时间等特征; 边缘空间捕食者主要以中等频率 (30~60 kHz) 的调频或恒频-调频声波为主; 郁闭空间捕食者则凭借短脉冲持续时间、宽带的多谐波调频声波或多普勒补偿机制捕食^[20, 36]。大趾鼠耳蝠回声定位声波主频率为 (54.14 ± 3.29) kHz, 带宽为 (46.73 ± 7.74) ms, 均处于中等水平。因此, 推断大趾鼠耳蝠主要在边缘空间 (如相对开阔的林冠间) 捕食, 这还需要将来的野外研究来证实。

参 考 文 献

- [1] Schnitzler H U, Kalko E K V. Echolocation by insect eating bats. *BioScience*, 2001, 51(7): 557~569.
- [2] Grunwald J E, Schomich S, Wiegrebe L. Classification of natural textures in echolocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(15): 5670~5674.
- [3] Jones G, Holderied M W. Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 274(1612): 905~912.
- [4] Kazial K A, Pacheco S, Zielinski K N. Information content of sonar calls of little brown bats (*Myotis lucifugus*): potential for communication. *Journal of Mammalogy*, 2008, 89(1): 25~33.
- [5] 刘颖, 冯江, 陈敏等. 普通长翼蝠福建亚种不同行为状态下回声定位声波研究. *兽类学报*, 2004, 24(4): 293~297.

- [6] 陈敏, 冯江, 李振新. 普氏蹄蝠 (*Hipposideros pratti*) 回声定位声波、形态及捕食策略. 应用生态学报, 2002, **13** (12): 1 629~ 1 632.
- [7] 刘颖, 冯江, 陈敏等. 毛腿鼠耳蝠回声定位声波的分析. 东北师范大学学报 (自然科学版), 2003, **35** (2): 113~ 116.
- [8] 孙克萍, 冯江, 金龙如等. 马铁菊头蝠不同状态下回声定位声波分析. 生态学杂志, 2006, **25** (8): 959~ 962.
- [9] Corbet G B, Hill J E. A World List of Mammalian Species (3rd ed). London: Natural History Museum Publications and Oxford University Press, 1991.
- [10] Simmons N B. Order Chiroptera. In: Wilson D E, Reeder D M eds. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed). Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, 2005.
- [11] 江廷磊, 刘颖, 冯江. 中国翼手类一新纪录种. 动物分类学报, 2008, **33** (1): 212~ 216.
- [12] Yoshiyuki M A. A Systematic Study of the Japanese Chiroptera. Tokyo, Japan: National Science Museum Press, 1989, 71~ 242.
- [13] Sakai T, Kikkawa Y, Tsuchiya K, *et al.* Molecular phylogeny of Japanese Rhinolophidae based on variations in the complete sequence of the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Genes Genet Syst.*, 2003, **78**(2): 179~ 189.
- [14] Fukui D, Agetsuma N, Hill D A. Acoustic identification of eight species of bat (Mammalia: Chiroptera) inhabiting forests of Southern Hokkaido, Japan: potential for conservation monitoring. *Zoological Science*, 2004, **21** (9): 947~ 955.
- [15] Kingston T, Rossiter S J. Harmonic hopping in Wallace's bats. *Nature*, 2004, **429** (6 992): 654~ 657.
- [16] 冯江. 蝙蝠回声定位行为生态研究. 长春: 吉林科学技术出版社, 2001, 1~ 26.
- [17] Arlettaz R. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology*, 1999, **68** (3): 460~ 471.
- [18] Kalko E K V, Schnitzler H U. The echolocation and hunting behavior of Daubenton's bat, *Myotis daubentonii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1989, **24** (4): 225~ 238.
- [19] Ma J, Liang B, Zhang S Y, *et al.* Dietary composition and echolocation call design of three sympatric insectivorous bat species from China. *Ecological Research*, 2008, **23** (1): 113~ 119.
- [20] Neuweiler G. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution*, 1989, **4**(6): 160~ 166.
- [21] 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** (4): 385~ 389.
- [22] Siemers B M, Schnitzler H U. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. *Nature*, 2004, **429** (6 992): 657~ 661.
- [23] Speakman J R, Racey P A. No cost of echolocation for bats in flight. *Nature*, 1991, **350** (6 317): 421~ 423.
- [24] Speakman J R, Anderson M E, Racey P A. The energy cost of echolocation in pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 1989, **165**(5): 679~ 685.
- [25] Neuweiler G, Metzner W, Heilmann U, *et al.* Foraging behaviour and echolocation in the rufous horseshoe bat (*Rhinolophus rouxi*) of Sri Lanka. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1987, **20** (1): 53~ 67.
- [26] Suga N, Niwa H, Taniguchi I, *et al.* The personalized auditory cortex of the mustached bat: adaptation for echolocation. *Journal of Neurophysiology*, 1987, **58** (4): 643~ 654.
- [27] Jones G, Gordon T, Nightingale J. Sex and age differences in the echolocation calls of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros*. *Mammalia*, 1992, **56** (2): 189~ 193.
- [28] Jones G, Morton M, Hughes P M, *et al.* Echolocation, flight morphology and foraging strategies of some West African hipposiderid bats. *Journal of Zoology*, 1993, **230** (3): 385~ 400.
- [29] Siemers B M, Beedholm K, Dietz C, *et al.* Is species identity, sex, age or individual quality conveyed by echolocation call frequency in European horseshoe bats? *Acta Chiropterologica*, 2005, **7** (2): 259~ 274.
- [30] 冯江, 陈敏, 刘颖等. 五种蝙蝠形态与回声定位叫声的性别差异. 动物学报, 2003, **49** (6): 742~ 747.
- [31] Jones G, Kokurewicz T. Sex and age variation in echolocation calls and flight morphology of Daubenton's bats *Myotis daubentonii*. *Mammalia*, 1994, **58** (1): 41~ 50.
- [32] Brown P E, Brown T W, Grinnell A D. Echolocation, development and vocal communication in the lesser bulldog bat, *Notilio albigentris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1983, **13** (4): 287~ 298.
- [33] Jones G. Sensory ecology: echolocation calls are used for communication. *Current Biology*, 2008, **18** (1): 34~ 35.
- [34] Siemers B M, Swift S M. Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats *Myotis bechsteinii* and *Myotis nattereri* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2006, **59** (3): 373~ 380.
- [35] Houston R D, Boonman A M, Jones G. Do echolocation signal parameters restrict bats' choice of prey? In: Thomas J, Moss C F eds. *Echolocation in Bats and Dolphins*. Chicago: University of Chicago Press, 2003, 339~ 345.
- [36] Schnitzler H U, Moss C F, Denzinger A. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, **18** (8): 386~ 394.