

蝙蝠回声定位与捕食对策的研究*

张树义 赵辉华

冯江 李振新 盛连喜

(中国科学院动物研究所 北京 100080) (东北师范大学城市与环境科学学院 长春 130024)

关键词 小蝙蝠亚目(Microchiroptera) 回声定位 捕食对策

蝙蝠的回声定位可以在相当程度上反映出其捕食对策以及栖息环境的特点,回声定位在强度、持续时间及频率等方面的变化模式显示出这类声学信号的多样性,而这种多样性与蝙蝠的捕食对策相关。这方面的研究在国际上历经几十年不衰,然而,在我国,蝙蝠回声定位的研究基本上是空白。愿我们这篇抛砖引玉的综述能引起更多同行的兴趣,促进蝙蝠回声定位的研究。

1 小蝙蝠亚目回声定位声波的特征

依靠超声波确定物体位置的蝙蝠在分类上大多属于食虫的小蝙蝠亚目(Microchiroptera)。这些蝙蝠发出的高频声波是搜索猎物或障碍物

的声学信号。这些超声信号的特征可由以下几个参数描述:

1.1 持续时间 蝙蝠所使用的信号持续时间范围在0.2~100毫秒(ms)。又可依时间长短分为三组:极短(<2ms);中等(2~10ms);较长(>10ms)。

1.2 谐波结构 蝙蝠可在其声学信号中容纳进1~5种谐波。因为每种谐波都具有代表自身波长和所识别目标大小等特征的特定频率,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。当蝙蝠在复杂环境里捕食昆虫时,

* 中国科学院“百人计划”项目资助;

第一作者介绍:张树义,男,35岁,研究员,博士;

收稿日期:1998-11-03,修回日期:1999-06-20

一系列谐波便会发挥巨大作用。

1.3 频率特征 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。例如,100kHz(千赫兹)超声波在10m外就测不到了,而30kHz超声波最大传播距离是30m。人们因此会产生疑问,为什么蝙蝠使用高频声波而不是低频声波?其中一个可能的原因是应用高频声波使蝙蝠得以避免环境中的干扰,如昆虫的声音、风声以及其它低频噪音;同时,高频声波还可以避免潜在的天敌。有人认为使用高频声波是最好的发现猎物而又不被天敌发现的方式。然而,蝙蝠高频声波最重要的影响因素与目标识别有关,因为高频声波的波长较短(例如50kHz声波波长为6.8mm,而34Hz声波波长

为10m),当波长接近猎物昆虫大小时对目标有最好的识别。波长长的声波遇到小物体时发生衍射,不能产生精确的回声。蝙蝠应用的短波长高频声波似乎与猎物的大小(半径5~20mm)关系最为密切。

回声定位信号中可包括调频(FM)与恒频(CF)两种频率。调频信号是指初始频率经过很多中间频率下调至比初始频率低的结束频率所形成的扫掠范围,在“频率-时间”图象上(见图1)表现为一条下滑的曲线;恒频信号是以单一频率发送的回声定位信号。在声波信号持续时间长的蝙蝠种类中,CF成分构成声波的主要部分。小蝙蝠亚目成员可同时含有CF和FM成分。

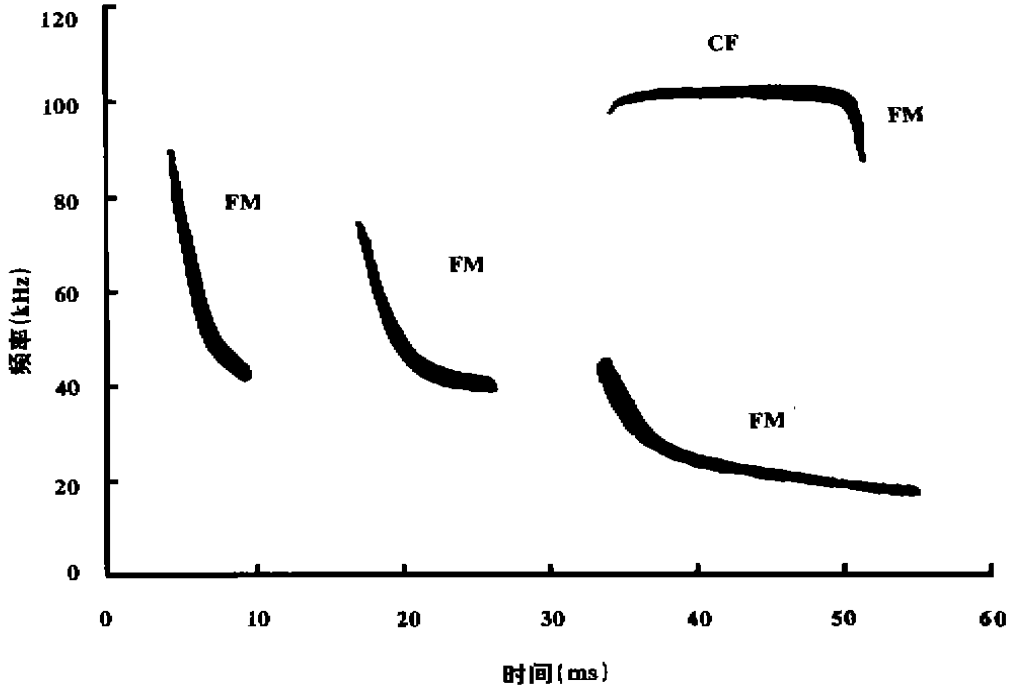


图1 蝙蝠超声波频率型 FM: 调频频率;CF: 恒频频率

1.4 振幅(强度) 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。回声的强度取决于发射声波的强度、目标的大小和距离。蝙蝠在捕食过程中可以灵活地改变发射声波的强度,并根据回声的强弱按猎物大小进行选择。

2 捕食对策中回声定位的种特异性

通常将蝙蝠捕获猎物的过程一般分为三个时相:搜索时相、捕捉时相和结束时相。在不同时相蝙蝠声波的频率和重复率的变化,反映了蝙蝠独特的捕食策略。越来越多的证据表明,小蝙蝠亚目的回声定位信号存在相当大的种属

差异,这些信号在一定程度上与蝙蝠的取食对策和信号处理有关。根据这些信号特征可将蝙蝠分为三类:

2.1 FM 蝙蝠 大多数蝙蝠使用相对短、几乎跨过一个八度的调频(FM)声波,遂被称为 FM 蝙蝠。蝙蝠科(Vespertilionidae)常见的伏翼(*Pipistrellus* spp.)和鼠耳蝠(*Myotis* spp.)用的就是这种叫声。一个或多个谐波的存在使这些信号的带宽加大。这些信号通常持续几毫秒,蝙蝠在搜索时相每秒可发出 2~10 次高频声波(重复率为 2~10Hz)。一旦探测到目标,蝙蝠就进入捕捉时相,重复率增加而信号的持续时间降低。在捕捉的最后阶段,重复率可达 200Hz,类似蜂鸣声。与 CF 信号相比,FM 成分可提供更多关于目标距离及其三维结构的详细信息。

2.2 长 CF/FM 蝙蝠 少数蝙蝠种类进化出另一种完全不同的信号:长 10~100ms,以恒频成分为主,具有尾部 FM 扫描(CF/FM 蝙蝠)。在中国广泛分布的菊头蝠科(Rhinolophidae)和蹄蝠科(Hipposideridae)就是这一类的代表。这一类蝙蝠最明显的特点是用多普勒频移补偿来精确地分析处理回声信号。多普勒频移是指声波传播过程中因声源与观察点之间的距离随时间改变而引起的声波频率变化现象。CF/FM 蝙蝠一般在复杂环境中捕食,此环境下用单纯的 FM 信号探测猎物可能极其困难。这类蝙蝠在追逐猎物时逐渐在其脉冲中减少 CF 成分而增加重复率,在某些种类中最后的脉冲几乎完全由 FM 成分组成。

2.3 短 CF/FM 蝙蝠 此类蝙蝠的回声定位研究较少。其脉冲信号中含短 CF 成分(最高可达 8~10ms)并有一个 FM 扫描成分,被认为是进化上较原始的一种类型,为较原始的鼠尾蝠科(Rhinopomatidae)和鞘尾蝠科(Emballonuridae)所持有。短 CF/FM 蝙蝠可能在一定程度上使用多普勒频移信息。与长 CF/FM 蝙蝠不同的是,短 CF/FM 蝙蝠可能用 CF 成分探测目标,但在随后的追逐过程中,关于目标的大多数信息是从 FM 扫描中获得的。在复杂环境

中,一些发送纯 FM 的蝙蝠在靠近植被时延长脉冲时间并减少扫描的数量。

3 回声定位信号在捕食对策中的变异

有事实证明:在不同环境中探测、定位和辨别猎物的需求在进化过程中塑造了蝙蝠的回声定位信号^[1-3]。在开阔地带捕食的蝙蝠与在复杂环境捕食的蝙蝠具有迥然不同的回声定位信号模式,对后者而言,蝙蝠必须从背景噪声中分离出猎物的存在。我们在此讨论蝙蝠在不同栖息地的取食行为,以及与之相关的回声定位信号的强度、频率和持续时间的变化。

3.1 强度 已知蝙蝠回声定位信号的强度变化一般为 60~110 分贝^[4]。由于高频声波经过空气时迅速衰减,所以蝙蝠必须发出高强度的声波才能保证回声定向的准确性。而蝙蝠声波的传递及反馈与捕食环境密切相关,故此可以预计高强度的声波被用于开阔地带,而低强度的声波被用于森林树冠层之类的复杂环境。事实也的确证实了这一点:夜凹脸蝠科(Nycteridae)和假吸血蝠科(Megadermatidae)两个科的蝙蝠在地面附近或植被周围捕食,它们用的就是相当微弱的声波;一些在高空或开阔地带捕食的蝙蝠科(Vespertilionidae)和犬吻蝠科(Molossidae)蝙蝠需要在很远的距离发现猎物,则用响亮的声波定向。

3.2 谐波 CF/FM 蝙蝠几乎所有的搜索信号中都有恒频(CF)或准恒频(QCF)成分。QCF/CF 信号的能量集中于较小频率范围,这有利于探测弱的昆虫回声^[5]。此外,飞行昆虫翅膀与蝙蝠发出的声波垂直相撞时形成声波反射^[6],能够提高飞行过程中回声定位的声压级(SPL),从而提高了对飞行昆虫的探测。但 QCF/CF 并不适于目标的精确定位,尤其是在复杂的环境中。与取食于开阔地带发送纯 QCF 的蝙蝠相反,在植被密集处捕食的蝙蝠发出显著的 FM 成分。宽带 FM 扫描主导了回声定位信号。人们通常认为宽带陡峭的 FM 成分最适于探测目标的范围和角度^[1,6]。此外,一些蝙蝠对复杂栖息地的适应是一种混合的策

略:即用 QCF/CF 成分探测飞行的昆虫,用 FM 成分探测复杂的背景。

3.3 持续时间 另一个与栖息地类型和取食对策相关的参数是持续时间。在开阔地带捕食的蝙蝠比在狭窄空间捕食的蝙蝠发出信号的持续时间长。有些研究已经证实低能率环(duty cycle,指一定时间内叫声时长所占百分率)蝙蝠从开阔栖息地转移到复杂栖息地时通过减少声波的持续时间避免发出信号和返回信号的交迭^[7-9],因为蝙蝠在发声期间听觉通路是阻断的,这种交迭会造成很多重要信息的丢失。

环境与取食对策所造成的生态限制似乎最好地解释了回声定位的信号变异。高频声波比低频声波衰减速度快,因此,在复杂栖息地捕食的蝙蝠所用的高频声波是一种短距离探测对策;相反,低频声波意味着长距离探测对策^[10-12],在开阔栖息地远距离捕食的蝙蝠采用此对策是因为它们无需监测近距离障碍物。同时,频率还可反映潜在猎物的大小,低频的蝙蝠应猎取相对更大的猎物。不同强度、持续时间以及随时间的频率变化显示了蝙蝠回声定位信号的多样性,而这种多样性又与捕食栖息地及捕食对策相关。不仅如此,这些参数在某些蝙蝠(如佐氏鼠耳蝠 *Myotis emarginatus*)中具有可变性,这类蝙蝠能随环境的变化明显改变强度、谐波、持续时间和频率模式。例如,它们在复杂环境捕食时使用中等强度、短的宽幅信号,而在开阔环境捕食时使用高强度、长的以窄带为主的信号。

蝙蝠回声定位与捕食对策相关性的研究已成为声学与生物学的一个交叉点。数百种蝙蝠产生各自不同的、代表物种特性的回声定位信号,研究内容相当广泛。同时,具有物种特异性的回声定位信号有可能给出群落结构模式和蝙蝠物种多样性的信息,从而又对保护生物学产

生不可估价的影响。

参 考 文 献

- 1 Schnitzler, H. U., O. W. Henson. Performance of airborne animal sonar systems. I. Microchiroptera. Animal Sonar Systems, edited by R. G. Busnel and J. F. Fish, Plenum press, New York, 1980 109-181
- 2 Neuweiler, G. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends Ecol. Evol.*, 1989, 4:160-166
- 3 Fenton, M. B. The foraging behavior and ecology of animal eating bats. *Can. J. Zool.*, 1990, 68:411-422
- 4 Griffin, D. R. Listening in the Dark. New Heaven, Yale University Press 1958
- 5 Schnitzler, H. U. Echoes of fluttering insects: information for echolocating bats. Recent Advances in the Study of Bats, edited by M. B. Fenton, P. A. Racey and J. M. V. Rayner, Cambridge University Press, 1987. 226-243
- 6 Kober, R. H. U. Schnitzler. Information in sonar echoes of fluttering insects available for echolocation bats. *J. Acoust. Soc. Am.*, 1990, 87:882-896
- 7 Simmons, J. A. R., A. Stein. Acoustic imaging in bat sonar: echolocation signals and the evolution of echolocation. *J. Comp. Physiol.* 1980, 135:61-84
- 8 Schnitzler, H. U., E. Kalko, L. Müller *et al.* The echolocation and hunting behavior of the bat *Pipistrellus kubl*. *J. Comp. Physiol.* 1987, 161:267-274
- 9 Kalko, E. K. V., H. U. Schnitzler. The echolocation and hunting behaviour of Daubenton's bat, *Myotis daubentoni*. *Behav. Eco. Sociobio.* 1989, 24:225-238
- 10 Kalko, E. K. V., H. U. Schnitzler. 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
- 11 Barclay, R. M. R. Long-versus short-range foraging strategies of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasiomyotis noctivagans*) bats and the consequences for prey selection. *Can. J. Zool.* 1985, 63:2507-2515
- 12 Barclay, R. M. R. The echolocation calls of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasiomyotis noctivagans*) bats as adaptations for long-versus short-range foraging strategies and the consequences for prey selection. *Can. J. Zool.* 1986, 64:2700-2705