

无尾蹄蝠的回声定位声波特征及分析

刘 森¹, 江廷磊¹, 施利民¹, 叶根先¹, 冯 江^{1,*}

(1. 东北师范大学 城市与环境科学学院, 吉林 长春 130024)

摘要: 采用超声波监听仪 U30 录制无尾蹄蝠自由飞行状态的回声定位声波, 经 Batsound 3.0 分析, 其声波为高频 (145.4 ± 10.9 kHz)、宽带 (62.6 ± 9.2 kHz)、具两个谐波的短 (1.67 ± 0.4 ms) FM 型, 不同于蹄蝠科其他蝙蝠的 CF 型, 表明该科内物种声波类型存在多态性。头骨的形态测定分析支持其通过鼻腔发射声波, 与蹄蝠科其他蝙蝠一致, 表明该科内声波发射方式的单一性。适应环境的选择压力及翼型和声波的适应性可能是其选择 FM 型叫声的重要原因。

关键词: 翼手目; 无尾蹄蝠; 回声定位声波; FM 型

中图分类号: Q959.833 文献标识码: A 文章编号: 0254-5853-(2008)01-0095-04

Characteristics and Analysis of Echolocation Calls by *Coelops frithi*

LIU Sen¹, JIANG Ting-lei¹, SHI Li-min¹, YE Gen-xian¹, FENG Jiang^{1,*}

(1. School of Urban and Environmental Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

Abstract: The echolocation calls of *Coelops frithi* were recorded during free flight using an ultrasonic detector U30, and were analyzed using the software Batsound 3.0. Our results showed that *C. frithi* emitted high frequency (145.4 ± 10.9 kHz), broad bandwidth (62.6 ± 9.2 kHz), and short (1.67 ± 0.4 ms) frequency-modulated (FM) calls with 2 harmonics, which suggested polymorphic echolocation calls in Hipposideridae because other hipposiderid species emitted constant frequency (CF) calls. The analysis of the cranial measurements of *C. frithi* indicated that it was a nasal emitter like other hipposiderids, which suggested the single emitting form in this family. We considered that *C. frithi* emitted FM calls mainly due to the selection pressure of evolution and the adaptability between wing morphology and echolocation calls.

Key words: Chiroptera; *Coelops frithi*; Echolocation calls; FM

蝙蝠发射超声波的方式有3种, 分别为口腔发射、鼻腔发射和舌敲击发声(Freeman, 1984; Pedersen, 1993, 1995, 1998; Eick et al, 2005; Jones & Teeling, 2006)。在长期进化中, 通过口腔发射声波的蝙蝠, 硬腭与咽部处于同一平面, 迫使声波从口腔发出; 而鼻腔发射则是由于腭部相对于头骨向下侧旋转, 使得鼻腔和咽部与飞行方向相一致, 迫使声波从鼻腔发出所致(Pedersen, 1993, 1995)。菊头蝠科(Rhinolophidae)、蹄蝠科(Hipposideridae)、Phyllostomidae、Nycteridae蝙蝠均通过鼻腔发射声波(Pedersen, 1993, 1995, 1998; Eick et al, 2005)。Phyllostomidae、Nycteridae发射多谐波、宽带的短FM型声波(Jones & Teeling, 2006), 而菊头蝠科与蹄蝠科发射典型的恒频(CF)型声波, 但未见蹄蝠发射

纯FM型声波的报道。

无尾蹄蝠(*Coelops frithi* Blyth, 1848)为中国易危种(Wang & Xie, 2004)。由于数量稀少, 因此国内外对其研究较少, 近年主要报道了其形态特征(Borissenko et al, 2003)、分布范围(Jones et al, 1969; Zhang, 1997)和分子遗传(Li et al, 2007)等方面, 但未见对其声波的报道。

虽然无尾蹄蝠隶属蹄蝠科, 但我们在野外研究过程中发现其发出不包括恒频成分的纯FM型声波, 这明显不同于蹄蝠科的其他蝙蝠, 而与蝙蝠科、Phyllostomidae、Nycteridae、Mystacinidae和Natalidae蝙蝠的声波类型(Jones & Teeling, 2006)相似。因此本文的目的是描述无尾蹄蝠的声波特征, 结合翼形和头骨功能形态学分析其发射调频声波

收稿日期: 2007-10-25; 接受日期: 2007-12-06

基金项目: 国家自然科学基金(30770361 和 30370261); 教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-04-0309); 博士点基金项目(20060200007)

*通讯作者 (Corresponding author), E-mail: fengj@nenu.edu.cn

第一作者简介: 刘森 (1983-), 男, 硕士研究生, 主要从事保护生物学研究

的原因，并判断蹄蝠科内是否具有多种发声方式。

1 材料与方法

1.1 样本采集

2007年6月于云南省河口县南屏农场四队防空洞(22°41.570'N, 103°45.981'E, 海拔 123 m)用雾网采集到雄性无尾蹄蝠 1 只。该洞具两个出口，无支洞，顶呈拱形，长约 50m，高约 2m，宽约 1.5m，洞内温度为 27.5℃左右，湿度为 45%左右。

1.2 声波录制和体形测量

在室内(4m×4m×3m)，待无尾蹄蝠自由飞行 10 min 以适应环境之后，采用超声波监听仪 U30(Ultra Sound Advice, UK)接收飞行状态的声波，当探头距离蝙蝠大约 1 m 处开始录制声波，并将信号输入超声波处理仪 PUSP (Ultra Sound Advice, UK)再转入笔记本电脑。

用直尺和游标卡尺(精确到 0.02 mm)测量其体型，用托盘天平称重(精确到 0.1 g)。并计算翼面积、翼载、翼展比、翼尖指数等参数，方法参照 Norberg & Rayner(1987)。

将头骨剥离并根据 Pedersen (1998) 的方法测量和计算与发声模式相关的头骨形态参数。它们包括筛板-枕骨大孔角度、耳-腭角度、内鼻孔直径：眶间宽、腭长：内鼻孔直径、内鼻孔：鼻孔和翼骨宽：内鼻孔直径。

1.3 声波分析

采用 Batsound 3.0 (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)和能量谱图。采样频率为 44100 Hz，声谱图(哈密窗分析)分析精度为 256 个频段，分析衰减为 60 dB(对数能量值)，能量谱图分析的 FFT 点数为 512。为接近真实，只分析飞行状态下的声波，声波参数包括声脉冲持续时间(duration time)、脉冲间隔时间(interpulse interval)、起始频率(starting frequency)、终止频率(ending frequency)、带宽(bandwidth)和最大能量处频率(frequency of the most power)，并计算出能率环(duty cycle)，数据以平均值±标准差(Mean±SD)的形式表示。

2 结 果

无尾蹄蝠为小体型蹄蝠，具有低的翼载和翼展比(表 1)。前叶呈马铁型，分为左右两片，中间未连接，两侧边缘披毛；中叶披毛，后叶呈圆弧状而无缺刻；鼻孔内外侧各有一片突起，该区域明显内凹。对耳屏发达，与耳形成漏斗状。

无尾蹄蝠头骨的筛板—枕骨大孔角度为 115 度，略大 110 度(鼻腔发射与口腔发射的分界线)，耳-腭面角度为 35 度。另外，除腭长：内鼻孔直径值较大之外，内鼻孔直径：眶间宽、内鼻孔直径：鼻孔直径、翼骨宽：内鼻孔直径值均较小。除内鼻孔直径：眶间宽比值同时落入鼻腔和口腔发射的范围内外，其余比值均支持无尾蹄蝠通过鼻腔发射声波。头骨测量详见表 1。

表 1 无尾蹄蝠的形态学、头骨及声波参数
Tab. 1 Morphology, cranial and echolocation call parameters of *Coelops frithi*

形态学参数 Morphology parameters		头骨参数 Cranial parameters		声波参数 Echolocation call parameters	
前臂长(mm)	36.00	筛板-枕骨大孔角度	115°	脉冲持续时间(ms, n=74)	1.67±0.4
Forearm length		Cribriiform plate-foramen magnum angle		Duration time	
耳长(mm)	11.92	耳-腭面角度	35°	起始频率(kHz, n=74)	178.8±7.2
Ear length		Ear-palate angle		Starting frequency	
体重(kg)	0.0029	内鼻孔直径：眶间宽	0.21	终止频率(kHz, n=74)	117.2±5.9
Body mass		Choanal bore/ interorbital width		Ending frequency	
翼面积(m ²)	0.007	腭长：内鼻孔直径	0.96	带宽(kHz, n=74)	62.6±9.2
Wing area		Palatal length/ choanal bore		Bandwidth	
翼载(N/m ²)	4.042	内鼻孔直径：鼻孔直径	0.28	脉冲间隔(ms, n=49)	12.0±1.4
Wing loading		Choanal bore/ narial bore		Inter-pulse interval	
翼展比	5.129	翼骨宽：内鼻孔直径	0.42	最大能量处频率(kHz, n=37)	145.4±10.9
Aspect radio		Pterygoid width/ choanal bore		Frequency of the most power	
翼尖指数	2.525			能率环(%, n=49)	11.9±2.3
Tip shape index				Duty cycle	

无尾蹄蝠回声定位声波为典型的调频(FM)型, 具两个谐波, 第一谐波的带宽和持续时间极短(图1), 能量主要集中在第二谐波(图2), 最高能量处频率为 145.4 ± 10.9 kHz($n=37$), 为高频率声波。声波具有宽的带宽, 高的起始频率, 短的脉冲持续时间和脉冲间隔。

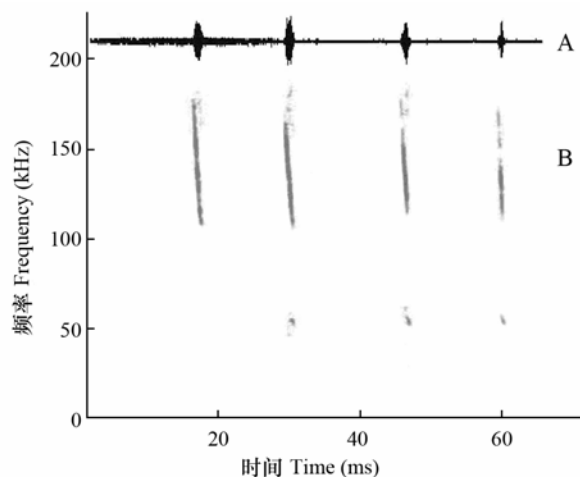


图 1 时域波形图(A)和声谱图(B)

Fig. 1 Oscillogram (A) and spectrogram (B)

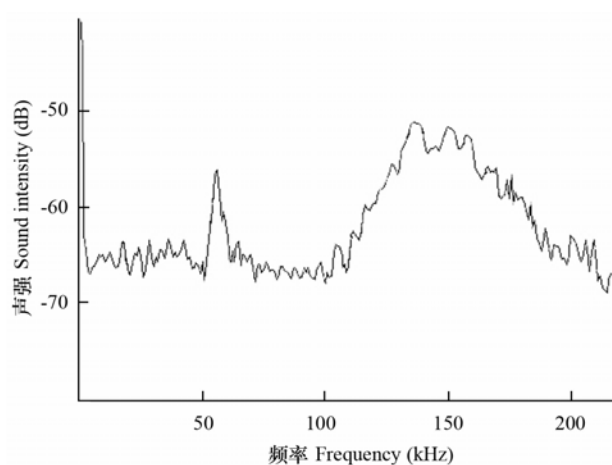


图 2 能量谱图

Fig. 2 Power spectrogram

3 讨论

我们第一次报道无尾蹄蝠发出短的、高频率、宽带的且能量主要集中在第二谐波的纯FM型回声定位声波, 明显区别于蹄蝠科其他蝙蝠的CF型声波, 而与蝙蝠科、Phyllostomidae、Nycteridae、

Mystacinidae和Natalidae蝙蝠的声波类型相似。在室内自由飞行的情况下, 无尾蹄蝠回声定位声波具有极高的最大能量处频率和起始频率 (表1), 并且第一谐波呈点状(带宽和持续时间极小)(图1), 这与上述5科蝙蝠的声波结构(Jennings et al, 2004; Taylor, 1999; Jones et al, 2003; Parsons & Jones, 2000; Rydell et al, 2002)存在明显差异。

翼尖指数、翼载和翼纵横比决定了蝙蝠的捕食生态和飞行速度(Norberg & Rayner, 1987)。无尾蹄蝠具有短而圆的翼、低翼载和低翼纵横比(表1), 表明其飞行灵活性高, 并具有盘旋飞行的行为(Altringham, 1996), 因而适合在复杂环境中捕食(Norberg & Rayner, 1987), 这与其短的、高频和宽带声波相适应(Aldridge & Rautenbach, 1987)。当蝙蝠在复杂环境中捕食时, 对避免声脉冲与回声的重叠, 采用短的、宽带的FM型叫声与多普勒补偿的CF型叫声具有同等的能力(Aldridge & Rautenbach, 1987)。虽然CF型声波是蹄蝠科蝙蝠最适应的进化, 但是在长期的进化过程中, 为了适应各种选择压力, 无尾蹄蝠产生与CF型叫声具有同等能力的短的、宽带FM型叫声, 以避免与其他蹄蝠科蝙蝠捕食生态位的重叠。

蝙蝠头骨的形态影响其发声的类型(Pedersen, 1993, 1995)。通常, 口腔发射声波型蝙蝠的筛板-枕骨大孔角度和耳-腭面角度分别低于 110° 和 35° , 而无尾蹄蝠头骨的这两个角度分别大于和等于 110° 和 35° (表1), 并且落在了鼻腔发射声波的测量值之内, 另外, 我们测量并计算头骨的腭长: 内鼻孔直径、内鼻孔直径: 鼻孔直径、翼骨宽: 内鼻孔直径的比值, 均支持无尾蹄蝠通过鼻腔发射声波(Pedersen, 1998)。即尽管无尾蹄蝠的声波为FM型, 但其发射方式与蹄蝠科其他蝙蝠一致。

因此, 我们推测无尾蹄蝠翼型和声波的适应性以及适应环境的选择压力可能是其选择FM型叫声的重要原因。另外, 无尾蹄蝠通过鼻腔发射FM型声波也表明了蹄蝠科内的发射声波方式的单一性和回声定位声波类型的多态性。

致谢: 感谢东北师范大学城市与环境科学学院刘颖博士、孙克萍博士在本文修改过程中提出宝贵意见。

参考文献:

- Aldridge HDJN, Rautenbach IL. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats [J]. *The Journal of Animal Ecology*, **56** (3): 763-778.
- Altringham JD. 1996. Bats Biology and Behaviour [M]. New York: Oxford University Press.
- Borissenko AV, Kruskop SV. 2003. Bats of Vietnam and Adjacent Territories : An identification manual [M]. Moscow: Joint Russian-Vietnamese Science and Technological Tropical Centre, Zoological Museum of Moscow M. V. Lomonosov State University.
- Eick GN, Jacobs DS, Matthee CA. 2005. A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera) [J]. *Molecular Biology and Evolution*, **22**(9): 1869-1886.
- Freeman PW. 1984. Functional analysis of large animalivorous bats (Microchiroptera) [J]. *Biological Journal of Linnean Society*, **21**: 387-408.
- Jennings NV, Parsons S, Barlow KE, Gannon MR. 2004. Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies [J]. *Acta Chiropterologica*, **6**(1): 75-90.
- Jones G, Teeling EC. 2006. The evolution of echolocation in bats [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**(3): 149-156.
- Jones G, Webb PJ, Sedgely JA, O'Donnell CFJ. 2003. Mysterious *Mystacina*: How the New Zealand short-tailed bat (*Mystacina tuberculata*) locates insect prey [J]. *The Journal of Experimental Biology*, **206**: 4209-4216.
- Jones GS, Huang FL, Lin YF. 1969. Distribution records of the Formosan tailless leaf-nosed bat, *Coelops frithi formosanus* [J]. *Journal of Mammalogy*, **50**(2): 349-350.
- Li G, Liang B, Wang YN, Zhao HB, Helgen KM, Lin LK, Jones G, Zhang SY. 2007. Echolocation calls, diet, and phylogenetic relationships of Stoliczka's trident bat, *Aselliscus stoliczkanus* (Hipposideridae) [J]. *Journal of Mammalogy*, **88**: 736-744.
- Norberg UM, Rayner JMV. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, **316**(1179): 335-427.
- Parsons S, Jones G. 2000. Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks [J]. *The Journal of Experimental Biology*, **203**: 2641-2656.
- Pedersen SC. 1993. Cephalometric correlates of echolocation in the Chiroptera [J]. *Journal of Morphology*, **218**: 85-98.
- Pedersen SC. 1995. Cephalometric correlates of echolocation in the Chiroptera: II. fetal development [J]. *Journal of Morphology*, **225**: 107-123.
- Pedersen SC. 1998. Morphometric analysis of the chiropteran skull with regard to mode of echolocation [J]. *Journal of Mammalogy*, **79**(1): 91-103.
- Rydell J, Arita HT, Santos M, Granados J. 2002. Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico [J]. *Journal of Zoology*, **257**: 27-36.
- Taylor PJ. 1999. Echolocation calls of twenty southern African bat species [J]. *South African Journal of Zoology*, **34**: 114-124.
- Wang S, Xie Y. China Species Red List [M]. Beijing: Higher Education Press. [汪松, 解焱. 2004. 中国物种红色名录. 北京: 高等教育出版社.]
- Zhang RZ. 1997. Distribution of mammalian species in China [M]. Beijing: China Forestry Publishing House. [张荣祖. 1997. 中国哺乳动物分布. 北京: 中国林业出版社.]

深切缅怀本刊副主编宋大祥院士

我国著名动物学家、中国科学院院士、国际动物科学学会委员、国际动物学会理事、国际蛛形学会理事、第十三届中国动物学会理事长、国务院政府特殊津贴专家、省管优秀专家、河北省第十届人大代表、河北大学生命科学学院博士生导师宋大祥教授因病医治无效,于2008年1月25日19时40分在保定逝世,享年74岁。

宋大祥院士1935年6月9日生于浙江绍兴。1953年毕业于江苏师范学院(原东吴大学)生物系。1961年中国科学院动物研究所甲壳动物学专业研究生毕业。1999年当选为中国科学院院士。曾任河北大学教授,中国科学院动物研究所研究员、副所长,国际动物学命名委员会委员,韩国蛛形学研究所研究员等职;此外,还曾任《动物学研究》、《中国动物志》副主编,《动物学报》顾问以及 *Integrative Zoology* 和 *Frontiers of Biology in China* 等刊物的编委。

宋大祥院士在百忙中一直关心本刊的工作,尽职尽责。他对本刊建设给予的谆谆教诲将永远留在我们的记忆之中。我们对他的逝世表示沉痛哀悼!

《动物学研究》编委会、编辑部