

马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*) 回声定位声波与生境类型和环境因子的关系

朱 旭^{1,2}, 王 静¹, 孙克萍¹, 江廷磊¹, 姜云垒³, 冯 江^{1,2,*}

(1. 国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室, 吉林 长春 130024;

2. 东北师范大学草地研究所植被生态教育部重点实验室, 吉林 长春 130024; 3. 吉林农业大学动物科学技术学院, 吉林 长春 130000)

摘要: 2007 年在吉林省罗通山自然保护区, 利用超声波探测仪 (Avisoft-SASLAB PRO) 录制并分析不同生境中马铁菊头蝠的回声定位声波。结果显示马铁菊头蝠在不同类型生境中活动; 各生境中回声定位声波参数存在显著差异 (one-way ANOVA, $P < 0.05$)。从环境因子中通过主成分分析筛选出与其回声定位声波相关的植被、气候和地形因子, 探讨回声定位声波与这些因子的相关性。结果显示 FM_1 和 FM_2 带宽与乔木高 ($r = -0.948, -0.825; P < 0.05$)、 FM_1 起始频率和 FM_2 终止频率与林冠面积 ($r = -0.967, -0.958; P < 0.05$)、 FM_1 起始频率、 FM_2 终止频率和峰频与湿度 ($r = -0.776, -0.875$ 和 $-0.794, P < 0.05$)、脉冲持续时间和脉冲间隔与平均灌木高均呈显著负相关 ($r = -0.911, -0.990; P < 0.05$)、峰频与植被株数 ($r = 0.756, P < 0.05$)、脉冲持续时间与冠下高呈显著正相关 ($r = 0.870, P < 0.05$)。表明各种环境因子 (植被因子、气候因子和地形因子) 都在一定程度上影响回声定位声波, 回声定位声波具有表型可塑性和生境适应性, 这些特性决定了马铁菊头蝠生境利用的程度和可利用的资源。

关键词: 马铁菊头蝠; 回声定位声波; 生境; 环境因子

文章编号: 1000-0933(2008)11-5248-11 中图分类号: Q143 文献标识码: A

The echolocation calls of *Rhinolophus ferrumequinum* in relation to habitat type and environmental factors

ZHU Xu^{1,2}, WANG Jing¹, SUN Ke-Ping¹, JIANG Ting-Lei¹, JIANG Yun-Lei³, FENG Jiang^{1,2,*}

1 Key Laboratory for Wetland Ecology and Vegetation Restoration of National Environmental Protection, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

2 Key Laboratory of Vegetation Ecology of Education Ministry, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

3. Faculty of Animal Science and Technology, Jilin Agricultural University, Changchun 130000, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5248 ~ 5258.

Abstract: The present experiment was carried out in Luotong Mountain Natural Reserve in Jilin Province, China, 2007. We recorded and analyzed the echolocation calls of *Rhinolophus ferrumequinum* in different habitats by using Avisoft Bioacoustics USG 116 and Avisoft-SASLAB PRO (Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany). Our results showed that *R. ferrumequinum* occurred in diverse habitats in the study area, and their echolocation calls were significantly variable in

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30770361); 国家教育部博士点基金资助项目 (20060200007); 国家教育部留学归国人员启动基金资助项目

收稿日期: 2008-05-07; **修订日期:** 2008-09-12

作者简介: 朱旭 (1983 ~), 男, 四川人, 硕士生, 主要从事保护生物学研究. E-mail: zhuxu8382@yahoo.com.cn

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

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30770361), Doctoral Foundation of Ministry of Education, China (No. 20060200007) and Ministry of Education personnel returning from studying abroad starting Fund, China

Received date: 2008-05-07; **Accepted date:** 2008-09-12

Biography: ZHU Xu, Master candidate, mainly engaged in conservation biology. E-mail: zhuxu8382@yahoo.com.cn

different habitats (one-way ANOVA, $P < 0.05$). Vegetation, climatic and topographical factors were selected by components analysis and the correlation between echolocation calls and these factors were analyzed. The results indicated that although echolocation calls of *R. ferrumequinum* were all FM/CF/FM in different habitats, the parameters of echolocation calls correlated to variable environmental factors: significant negative correlation existed between FM_1 bandwidth and arbor height ($r = -0.948$, $P < 0.05$), FM_2 bandwidth and arbor height ($r = -0.825$; $P < 0.05$), FM_1 starting frequency and areas of canopy ($r = -0.967$, $P < 0.05$), FM_2 termination frequency and areas of canopy ($r = -0.958$, $P < 0.05$), FM_1 starting frequency and air relative humidity ($r = -0.776$, $P < 0.05$), FM_2 termination frequency and air relative humidity ($r = -0.875$, $P < 0.05$), peak frequency and air relative humidity ($r = -0.794$, $P < 0.05$), the pulse duration and average shrub height ($r = -0.911$, $P < 0.05$), inter-pulse interval and average shrub height ($r = -0.990$; $P < 0.05$), respectively; significant positive correlation between peak frequency and number of plant ($r = 0.756$, $P < 0.05$), pulse duration and height below the canopy ($r = 0.870$, $P < 0.05$), respectively. In conclusion, many kinds of ecological factors (such as vegetation factor, climatic and topographical factor) could effect on echolocation calls and made them diverse in different habitats, i. e. echolocation calls of bats had phenotypic flexibility and eco-adaptability. These characteristics determined the degree of habitat used and the natural resources in *R. ferrumequinum*.

Key Words: *Rhinolophus ferrumequinum*; echolocation call; habitat; environmental factors

蝙蝠特有的回声定位系统是生物辐射适应的一种典型范例,利用回声定位系统进行空间定位、猎物获取和目标辨别^[1,2]。菊头蝠科蝙蝠特殊的回声定位系统对其行为带来不同程度的生态压力^[3]。以高频、高能率环、长恒频为特征的脉冲以及独特的多谱勒补偿机制使得菊头蝠的回声定位系统能够在复杂环境中精确定位、充分辨识和分类振翅的昆虫^[4~7]。而且,拥有相对宽的翼型和短的翼展,赋予了菊头蝠科蝙蝠形态上的飞行灵活性,使其可以灵活地在植被间低空穿梭飞行^[8]。可见菊头蝠回声定位任务的完成与生境有着密不可分的关系。

蝙蝠回声定位信号结构的多样化是适应栖息环境^[9,10]、学习发展和基因分化的结果^[11]。回声定位声信号的差异反映其生境利用的差异^[12~15]。一般来说,在开阔空间捕食的蝙蝠使用较长持续时间、较低频率和较窄带宽的信号模式,此模式适合于探测大体型远距离的目标^[1,13,15],而在复杂生境中捕食的蝙蝠使用持续时间较短、频率较高和带宽较宽的信号模式,该模式更适合在复杂环境中精确定位和辨别目标^[13,15,16]。

大量研究证实了回声定位声波与生境之间的适应关系,生境特征的不同会导致其回声定位信号的改变^[1,2,17~19]。蝙蝠不同生境的回声定位声波结构受多种环境因素的影响,如地理条件^[20~22],外部噪音^[23],温度^[24],湿度^[20],风速和降水量^[25]等。目前,对莹鼠耳蝠(*Myotis lucifugus*)^[26]、施氏蹄蝠(*Hipposideros speoris*)^[20]和普通蝙蝠(*Vespertilio murinus*)^[27]不同活动生境与回声定位声波的研究表明:回声定位声波的结构会依据生境结构的不同而发生相应的变化。由于生境的不同造成的回声定位声波的变化不仅存在于种群之间^[28~30],而且也存在于个体之间^[18,31],甚至是同一个体发出的不同声波间^[2]。

马铁菊头蝠(*Rhinolophus ferrumequinum*)属菊头蝠科(Rhinolophidae)菊头蝠属(*Rhinolophus*)^[32],在欧洲大部分地区都处于濒危状态,现已被世界自然保护联盟(IUCN)受威胁物种红色名录列为低危/接近易危(LR/nt)种^[33]。因此,马铁菊头蝠成为近年来生物学家们高度关注的物种,对其研究具有重要的物种保护意义。

迄今为止,关于马铁菊头蝠回声定位声波与不同生境的适应关系关注却很少。本文选取马铁菊头蝠为研究对象,主要完成以下几个目标:(1)利用声学采样法验证马铁菊头蝠是否在多种生境中出现,即其是否利用多样的生境;(2)分析并探讨不同生境中马铁菊头蝠回声定位声波的特征及是否存在差异;(3)从生境类型和环境因子出发解释不同生境回声定位声波与生境间的适应关系,以此验证回声定位声波的表型可塑性和生境适应性。

1 材料与方法

1.1 研究地点概况

2007 年 6~8 月,在吉林省罗通山地区开展野外实验。罗通山(42°22.538'N,126°0.049'E)是长白山系龙岗山脉北部支脉,最高海拔 1090m,分布有喀斯特岩溶洞群。该区域属长白山植物区系,森林植物类型复杂,植被类型多样,生境斑块异质性高,为实验的开展提供了良好的自然条件。根据实地考察并结合研究区林业数据,在研究区内划分 8 类生境:即复杂阔叶林、开阔阔叶林、针叶林、针阔混交林、池塘、小溪、居民点、岩石进行野外实验(表 1),不同生境之间以生境的复杂程度加以区别,按照 Schnitzler 和 Kalkos 生境类型划分方法^[34]将前四类生境划分为相对复杂生境(Clutter),后四类为相对开阔生境(Open)。不同生境中的采样地点见图 1。

表 1 不同生境类型特征描述

Table 1 Description the feature of different habitat types

生境 Habitat	缩写 Abbreviation	探测夜晚 Detective nights	生境类型 Habitat type	生境特征描述 Habitat feature description
复杂阔叶林 Cluttered broad-leaved woodland	CBW	15	Clutter	林冠下结构较为复杂,亚乔木、灌木和草本交错,平均郁闭度为 72%,范围 60%~85%。主要树种有花曲柳(<i>Fraxinus rhynchophylla</i>)、黄菠萝(<i>Phellodendron amurense</i>)、柞树(<i>Quercus mongolica</i>)、色木槭(<i>Acer mono Maxim</i>)、春榆(<i>Ulmus japonica</i>)和紫椴(<i>T. amurensis</i>)
开阔阔叶林 Open broad-leaved woodland	OBW	14	Clutter	林型结构简单,主要为乔木和草本,林下罕有灌木,郁闭度为 47%,范围 40%~50%。主要树种有花曲柳、色木槭、柞树
针叶林 Coniferous woodland	CW	12	Clutter	落叶松(<i>Larix gmellini Rupr.</i>)为优势种、平均树高超过 10m、林层结构单一,平均郁闭度 51%,范围 44.4%~56%的林地
针阔混交林 Mixed woodland	MW	13	Clutter	由至少 25%的阔叶林和 25%的针叶林组成,平均郁闭度 68.3%,范围 44.5%~84%
小溪 Stream	S	12	Open	小溪发源于岩洞,全长约 4km,流向朝南,最终汇于山脚下的水库。小溪流经公路、农田和村庄
池塘 Pond	P	12	Open	天然的或人工开凿的、周围有植被环绕的静止水体,其中人工开凿的主要用于养殖林蛙,平均海拔 708m
居民点 Resident site	RS	10	Open	房屋以阁楼为主,其中有两处分别为旅馆和寺庙,空间相对开阔,周围树木环绕,平均高程 696m,范围 630~814m
岩石 Rock	R	10	Open	岩石陡峭程度达 80 度,石壁上零星分布着各种植被,岩石下有狭窄的石路

1.2 回声定位声波的录制与分析

日落后半小时在蝙蝠活动高峰期内在不同生境中设置采样点进行定点声学采样,每次连续采样录音时间保证在 3h 以上。使用超声波探测器 Avisoft Bioacoustics USG 116(Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany)实时录制马铁菊头蝠的声波,采样频率 250 kHz,分辨率 16 bits,录制的声波被存储到连接在探测仪的笔记本电脑中。为保证实验数据的准确性,避免在大风和阴雨天气录音。

采用专业的声波分析软件(Avisoft-SASLAB PRO, version 4.40; Avisoft Bioacoustics)分析声波,分析内容包括声谱图(Spectrogram)(哈明窗(Hamming)分析)、时域波型图(Oscillogram)和能量谱图(Power spectrum)(FFT=1024)。分析声波参数包括:谐波数,主要谐波的 FM₁(上行调频部分)起始频率、FM₁带宽、FM₁持续时间、FM₂(下行调频部分)终止频率、FM₂带宽、FM₂持续时间、CF(恒频)峰频、脉冲持续时间和脉冲间隔,分析数据以平均值±标准差(Mean±SD)。虽然录制到的声波中包含有蝙蝠搜索、接近和终止阶段的声波,但是由于只有搜索阶段的声波含有蝙蝠定位和搜寻猎物的信息^[35,36],且声波结构会受生境差异的影响^[1,18,37],因此仅分析搜索阶段的声波,并且排除每个声波序列开始和结束的脉冲。

1.3 生境环境因子的调查

在林地类生境中,以声学采样点为中心设置一个 30 m × 30 m 的样方,在样方内调查环境因子,调查内容包括植被因子、气候因子和地形因子,具体描述如下:用激光测距仪(DLE-50,中国北京)测量乔木高(m)、乔木冠下高度(m)、南北冠宽(m)、东西冠宽(m);用植物冠层分析仪(CI-110,中国北京)测量上层林冠郁闭度(%);用皮尺测量灌木高(m)、草本高(m);用罗盘测量坡度(°)和坡向,用全球定位仪(GPS)测量每个采样点高程(m)和经纬度;用南北冠宽与东西冠宽的乘积近似代表林冠面积,植被株数为样方内乔木与灌木数之和。采用温/湿度计(SW40-RS-05,中国深圳)每半小时记录探测时段内的温度(°C)和空气相对湿度(%),同时利用风速仪(DEM6,中国天津)测量各时段的采样点上方 2m 的风速(m/s)和风向。

1.4 统计分析

利用 SPSS14.0 统计分析软件计算回声定位声波参数的平均值及标准差(Mean ± SD),利用单因素方差(One-Way ANOVA)分析对不同生境的回声定位声波参数进行显著性差异分析及均值的多重比较,利用主成分分析(PCA)判定回声定位声波的差异是否与生境类型有关,对植被因子、气候因子和地形因子进行主成分分析和 Pearson 相关分析及双尾显著性检验,提取出影响声波结构的主要因子探讨各因子与回声定位声波的关系。

2 结果

2.1 不同生境马铁菊头蝠回声定位声波特征

分析表明:不同生境中马铁菊头蝠回声定位声波均为调频-恒频-调频型(FM1-CF-FM2),具有 3 个谐波,能量集中在第二谐波。不同生境中马铁菊头蝠的回声定位声波各参数具有一定的总体差异($P < 0.05$) (表 2;图 2)。随着生境复杂程度的增加回声定位声波的带宽和峰频逐渐增加,声脉冲持续时间和脉冲间隔逐渐减小。在相对开阔的生境中马铁菊头蝠回声定位声波以相对低的频率、相对窄的带宽以及相对长的脉冲持续时间和脉冲间隔为特征。相反,在相对复杂的生境中其利用高频、宽带和短时间特征的声波信号。不同生境中一个完整的声脉冲的声脉冲持续时间从 40.17 ms 到 67.23 ms 变化,脉冲间隔的变化幅度达 16.49 ms,峰频在不同生境中的大小依次为:复杂阔叶林 > 小溪 > 针阔混交林 > 开阔阔叶林 > 针叶林 > 岩石 > 居民点 > 池塘,在相对开阔的生境中小溪生境的各声波参数值均比同类生境显著。

2.2 不同生境中回声定位声波参数的主成分分析

选择不同生境马铁菊头蝠回声定位声波各参数进行主成分分析(表 3),从主成分分析的各声波参数的因子载荷矩阵及累积贡献率可知,第一主成分的贡献率达到 60.8%,第一主成分中各因子的信息载荷量都比较大,回声定位声波参数由于生境的不同得到了很好的分离,不同生境中第一主成分得分具有显著差异($F_{7,418} = 10.27, P < 0.001$)。各主成分的得分在不同生境中的差异与回声定位声波参数的差异一致,根据各因子的得分所作出的散点图(图 3),可以很清晰地发现:回声定位声波参数在从开阔到复杂的不同生境中的得分存在一定的重叠,尽管这些参数在统计上具有显著差异。

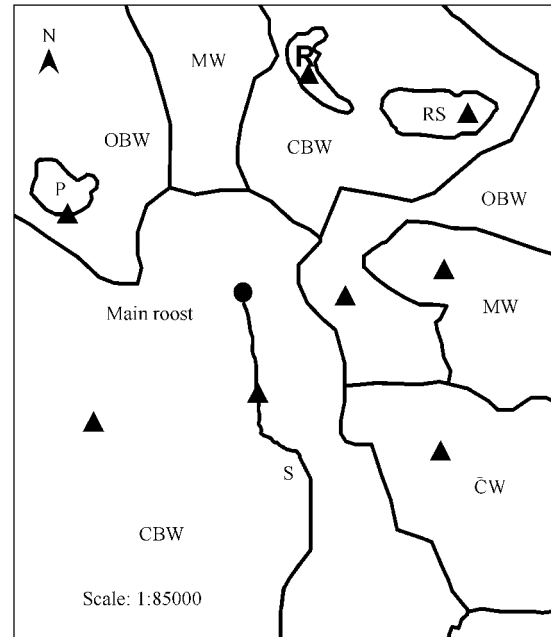


图 1 研究区域不同生境采样地点分布图

Fig. 1 Sampling sites scattergram in different habitats in research area

▲ 采样点 sampling site; ● 日栖息地 Main roost; CBW: 复杂阔叶林 Cluttered broad-leaved woodland; OBW: 开阔阔叶林 Open broad-leaved woodland; CW: 针叶林 Coniferous woodland; MW: 针阔混交林 Mixed woodland; P: 池塘 Pond; S: 小溪 Stream; RS: 居民点 Resident site; R: 岩石 Rock

表2 马铁菊头蝠不同生境回声定位声波参数及单因素方差分析结果

Table 2 The parameters of echolocation calls emitted by *Rhinolophus ferrumequinum* at different habitats (mean \pm SD; results of One-Way ANOVA)

生境类型 Habitat	FM ₁ IF (kHz)	FM ₁ BW (kHz)	FM ₁ D (ms)	PF (kHz)	FM ₂ TF (kHz)	FM ₂ BW (kHz)
CBW	55.74 \pm 1.12	13.64 \pm 1.14	3.14 \pm 0.39	69.38 \pm 0.66	57.36 \pm 1.10	12.02 \pm 1.22
MW	57.21 \pm 2.49	10.54 \pm 2.74	2.88 \pm 0.62	67.75 \pm 0.32	58.22 \pm 2.66	9.53 \pm 4.23
OBW	57.45 \pm 1.12	10.16 \pm 2.45	2.84 \pm 0.29	67.61 \pm 0.92	59.52 \pm 3.95	8.09 \pm 2.51
CW	57.33 \pm 2.72	10.11 \pm 2.35	2.79 \pm 0.25	67.44 \pm 0.73	58.56 \pm 2.71	8.88 \pm 3.30
R	58.25 \pm 2.85	8.87 \pm 1.94	2.70 \pm 0.62	67.12 \pm 0.73	61.20 \pm 3.55	5.92 \pm 2.28
RS	57.59 \pm 2.46	9.48 \pm 2.92	2.75 \pm 0.48	67.07 \pm 0.33	61.44 \pm 2.62	5.63 \pm 1.94
P	59.49 \pm 2.37	6.85 \pm 2.30	2.62 \pm 0.48	66.34 \pm 0.92	61.49 \pm 2.49	4.85 \pm 1.23
S	56.08 \pm 2.72	11.99 \pm 2.67	2.90 \pm 0.55	68.07 \pm 0.72	57.77 \pm 1.74	10.30 \pm 1.81
DF	7	7	7	7	7	7
F	7.612	6.781	2.02	149.761	15.119	7.113
P	< 0.001	< 0.001	< 0.05	< 0.001	< 0.001	< 0.001

生境类型 Habitat	FM ₂ D (ms)	PD (ms)	IPI (ms)	3HPF (kHz)	1HPF (kHz)	N
CBW	3.27 \pm 0.45	40.17 \pm 7.09	34.19 \pm 6.49	102.52 \pm 0.63	34.18 \pm 0.10	69
MW	2.54 \pm 0.44	53.72 \pm 12.57	37.04 \pm 6.59	101.10 \pm 0.42	33.73 \pm 0.29	48
OBW	2.41 \pm 1.26	58.05 \pm 11.19	39.72 \pm 10.11	102.24 \pm 0.40	34.15 \pm 0.17	46
CW	2.50 \pm 0.57	57.20 \pm 11.35	39.92 \pm 12.13	101.83 \pm 0.67	33.98 \pm 0.25	49
R	2.18 \pm 0.70	66.64 \pm 6.58	46.03 \pm 9.04	100.10 \pm 0.86	32.99 \pm 0.28	54
RS	2.16 \pm 0.69	66.91 \pm 9.14	49.65 \pm 5.21	101.32 \pm 0.43	32.52 \pm 0.18	57
P	2.11 \pm 0.86	67.23 \pm 7.04	50.68 \pm 6.14	101.18 \pm 0.22	33.86 \pm 0.22	34
S	2.82 \pm 0.42	53.20 \pm 6.27	36.48 \pm 6.77	103.85 \pm 1.60	34.77 \pm 0.16	160
DF	7	7	7	7	7	
F	7.097	79.979	17.680	12.233	212.144	
P	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	

FM₁ 起始频率 FM₁ initial frequency (FM₁ IF), FM₁ 带宽 FM₁ bandwidth (FM₁ BW), FM₁ 持续时间 FM₁ duration (FM₁ D), 峰频 peak frequency (PF), FM₂ 终止频率 FM₂ terminational frequency (FM₂ TF), FM₂ 带宽 FM₂ bandwidth (FM₂ BW), FM₂ 持续时间 FM₂ duration (FM₂ D), 脉冲持续时间 pulse duration (PD), 脉冲间隔 inter-pulse interval (IPI), 第三谐波峰频 peak frequency of 3rd harmonic (3HPF), 第一谐波峰频 peak frequency of 1st harmonic (1HPF), 脉冲数 number of pulse (N), 复杂阔叶林 cluttered broad-leaved woodland (CBW)、开阔阔叶林 open broad-leaved woodland (OBW)、针叶林 coniferous woodland (CW)、针阔混交林 mixed woodland (MW)、池塘 pond (P)、小溪 stream (S)、居民点 resident site (RS)、岩石 rock (R), 显著水平为 0.05 The significant level is 0.05

表3 回声定位声波参数成分因子载荷矩阵

Table 3 The component matrix of the parameters of echolocation call

声波参数 Call parameter	因子载荷矩阵 Component matrix	
	1	2
FM ₁ 起始频率 FM ₁ initial frequency (kHz)	-0.416	-0.369
FM ₁ 带宽 FM ₁ bandwidth (kHz)	-0.807	0.239
FM ₁ 持续时间 FM ₁ duration (ms)	-0.316	0.495
峰频 Peak frequency (kHz)	0.599	-0.484
FM ₂ 终止频率 FM ₂ terminational frequency (kHz)	0.877	0.192
FM ₂ 带宽 FM ₂ bandwidth (kHz)	-0.785	-0.380
FM ₂ 持续时间 FM ₂ duration (ms)	-0.658	0.318
脉冲持续时间 Pulse duration (ms)	0.741	0.538
脉冲间隔 Interpulse interval (ms)	0.615	0.598
贡献率 % of Variance (%)	60.8	20.4

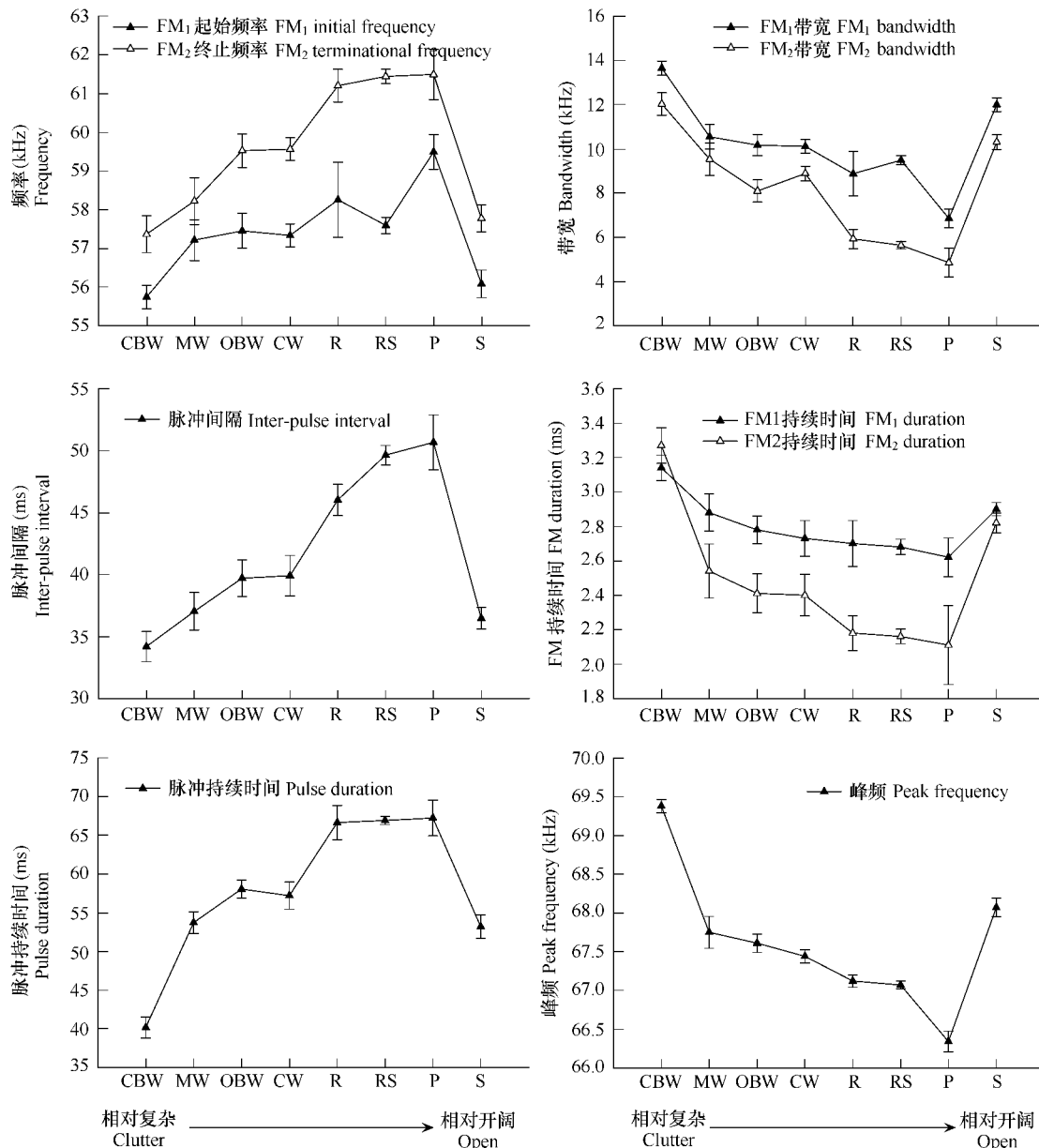


图2 不同生境马铁菊头蝠回声定位声波的差异比较

Fig. 2 The differences of echolocation call of *Rhinolophus ferrumequinum* in different habitats during search flight

CBW:复杂阔叶林 cluttered broad-leaved woodland; OBW:开阔阔叶林 open broad-leaved woodland; CW:针叶林 coniferous woodland; MW:针阔混交林 mixed woodland; P:池塘 pond; S:小溪 stream; RS:居民点 resident site; R:岩石 rock

2.3 不同生境回声定位声波与环境因子的关系分析

对相对复杂的生境的各个环境因子进行主成分分析(表4),提取出反映该类生境环境特征的主要因子。分析表明,各环境因子被分为3个主成分,前3个主成分的累计贡献率已高达99.994%,完全能够反映生境的环境特征。第一主成分的贡献率为52.586%,其中冠下高、林冠面积和乔高的因子载荷系数的绝对值较大,反映了森林上层结构特征;第二主成分中因子载荷系数绝对值较高的是植被株数,这反映的是生境的空间郁闭情况;第三主成分中因子载荷系数绝对值较高的是平均灌木高,反映了森林中下层复杂结构特征。因此,选取冠下高、林冠面积、乔高、平均灌木高和植被株数这5个参数可以代表生境的环境状况。将这5个参数与林地类生境中的回声定位声波参数作Pearson相关分析及双尾显著性检验(表5),结果表明:FM₁和FM₂带宽与乔木高($r = -0.948, -0.825; P < 0.05$)、FM₁起始频率和FM₂终止频率与林冠面积($r = -0.967, -0.958; P$

< 0.05)、脉冲持续时间和脉冲间隔与平均灌木高($r = -0.911, -0.990; P < 0.05$)均呈显著负相关;脉冲持续时间与冠下高($r = 0.870, P < 0.05$)、峰频与植被株数($r = 0.756, P < 0.05$)呈显著正相关。

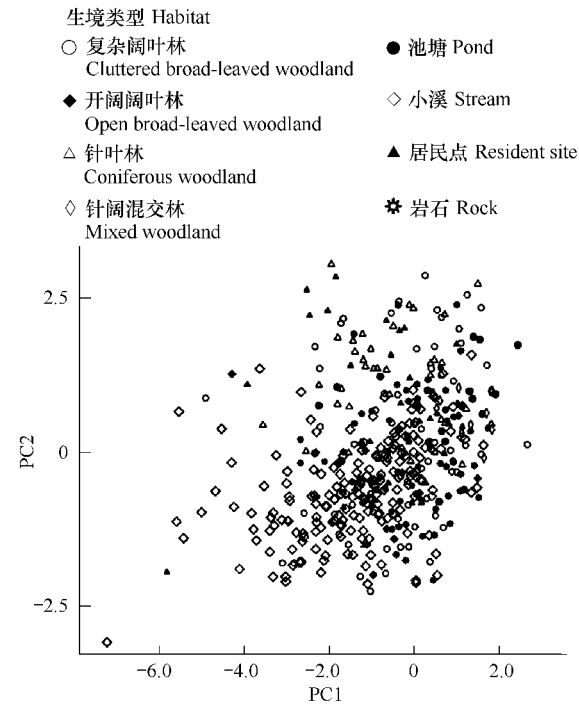


图3 马铁菊头蝠不同生境回声定位声波主成分分析成分得分散点图
Fig. 3 Scatter plot of first principal component scores vs. second principal component scores using all call parameters of *Rhinolophus ferrumequinum*; Principal component scores are marked by different habitats

表4 植被因子参数成分因子载荷矩阵

环境因子 Environmental factors	因子载荷矩阵 Component matrix		
	1	2	3
冠下高 Height below the canopy	0.983	-0.103	0.151
林冠面积 Areas of canopy	-0.977	0.170	0.127
乔高 Arbor height	0.937	-0.308	-0.164
风速 Wind speed	0.919	-0.393	-0.016
胸径 Chest diameter	0.916	0.400	0.036
坡度 Slope gradient	-0.801	0.278	0.530
植被株数 Number of plant	-0.036	-0.980	0.366
坡向 Slope direction	0.196	0.930	-0.027
海拔 Altitude	-0.308	0.892	-0.330
草高 Herbage height	-0.673	0.734	-0.094
温度 Temperature	-0.447	-0.635	0.630
平均灌木高 Shrub height	-0.001	0.077	0.997
空气相对湿度 Humidity	0.256	-0.336	0.906
郁闭度 Canopy cover (%)	-0.456	0.333	0.825
贡献率 Variance explained (%)	52.586	32.012	12.396
累计贡献率 Cumulative proportion of variance explained (%)	52.588	87.598	99.994

提取方法为主成分分析, 旋转方法为方差最大旋转法
Extraction method: principal component analysis; Rotation method: maximum varimax

表5 回声定位声波各参数与植被因子的相关分析

Table 5 Correlation analysis between echolocation call parameters and vegetative factors

声波参数 Call parameters	乔高 Arbor height	冠下高 Height below canopy	林冠面积 Areas of canopy	灌木高 Shrub height	植被株数 Number of plant
FM ₁ 起始频率 FM ₁ initial frequency	0.626	0.675	-0.967 *	0.458	-0.456
FM ₁ 带宽 FM ₁ bandwidth	-0.948 *	-0.710	0.673	-0.276	0.571
FM ₁ 持续时间 FM ₁ duration	-0.062	0.040	-0.063	-0.237	0.747
峰频 peak frequency	-0.817	0.721	0.798	0.213	0.756 *
FM ₂ 终止频率 FM ₂ terminal frequency	0.391	0.448	-0.958 *	0.558	-0.467
FM ₂ 带宽 FM ₂ bandwidth	-0.825 *	-0.530	0.441	-0.436	0.556
FM ₂ 持续时间 FM ₂ duration	0.179	0.085	-0.247	-0.691	0.294
脉冲持续时间 pulse duration	0.753	0.870 *	-0.842	-0.911 *	0.314
脉冲间隔 interpulse interval	0.621	0.698	-0.721	-0.990 *	0.397

表中数值为相关系数 The values in the table are correlation coefficients, * $P < 0.05$

对8类生境的气候和地形因子进行主成分分析(表6), 提取出主要因子。前3个主成分的累计贡献率已高达83.021%, 第一主成分中的因子载荷系数的绝对值较大的是湿度, 反映生境的气候特征; 第二主成分中因子载荷系数绝对值较高的是海拔, 反映了生境的地形特征; 第三主成分中坡向的因子载荷系数绝对值较高, 这反映的是生境的地形情况。因此, 选取湿度、海拔、坡向这3个参数可以代表生境的气候和地形状况。将这3个参数与各生境中的回声定位声波参数作 Pearson 相关分析及双尾显著性检验, 结果表明湿度与 FM1 起始

频率、FM2 终止频率和峰频显著相关(相关系数分别为 -0.776 、 -0.875 和 -0.794 , $P < 0.05$)。

表 6 气候和地形因子参数成分因子载荷矩阵

Table 6 The rotated component matrix of the climatic factor and topographical factor

气候与地形因子 Climatic and topographical factor	系数矩阵 Component score coefficient matrix		
	1	2	3
风速 Wind speed	0.044	0.499	0.326
温度 Temperature	0.210	-0.274	0.254
空气相对湿度 Humidity	0.521	0.110	0.031
海拔 Altitude	0.045	0.525	-0.167
坡度 Slope gradient	-0.496	0.012	0.251
坡向 Slope direction	-0.158	0.027	0.667
贡献率 Variance explained (%)	36.171	26.554	20.295
累计贡献率 Cumulative proportion of variance explained (%)	36.171	62.726	83.021

提取方法为主成分分析,旋转方法为方差最大旋转法 Extraction method: principal component analysis; Rotation method: maximum varimax

3 讨论

研究回声定位声波与生境间的适应关系,应该考虑众多的因素,比如个体因素、年龄因素及性别因素。为解决这些问题,将成年不同性别个体带回实验室进行录音,分析表明雌雄间回声定位声波参数没有显著差异(配对样本 t 检验, P 值均小于 0.05),即不具有性别二态性。野外研究涵盖蝙蝠的哺乳期和哺乳后期,幼体和成体的回声定位声波可以清晰的辨别^[38],4 个月的野外研究在不同生境中进行了大量的采样(共采样 98 个夜晚,录制 419 个脉冲),大样本的采样可以使个体差异的影响降到最低。关于野外蝙蝠声学,个体回声定位声波都不能精确地定位于每一个体,因此野外研究中排除个体间差异的假设是一普遍的惯例^[1,13,15]。而且,在同一生境中的不同个体的声波差异比起不同生境中的个体差异要小得多^[1]。不同生境中回声定位声波参数的分析表明(表 2,表 3),不同生境中回声定位声波存在差异,在此基础上选择各种环境因子,分析不同生境回声定位声波的特征及差异与各环境因子的关系。

3.1 马铁菊头蝠回声定位声波结构与不同生境结构

蝙蝠回声定位声波叫声的结构可以在很大程度上反映其捕食策略和捕食生境的特征^[39]。研究表明,不同生境中,无论是开阔生境还是复杂生境马铁菊头蝠搜索阶段的回声定位声波都以恒频(CF)叫声为主,CF 之前和后部带有调频部分,大部分能量集中在 CF 部分中。这样的信号模式可以增加其听觉敏感性和对飞行猎物的探测能力。占主导的恒频部分不仅增加了探测距离,而且促进了对小型物体回声的捕捉能力^[15,40]。尽管在不同生境中其回声定位声波的基本结构相似,但在带宽、峰频、脉冲持续时间、脉冲间隔等重要的声波参数上存在显著的差别(表 2)。这些差异可以更好的理解回声定位声学调节机制的机动性与多样性以及与生境间的适应关系^[41]。

许多的研究证实回声定位声学参数的差异反映蝙蝠物种捕食方式、捕食生境及猎物大小的关系^[42-45]。正如预想的一样,马铁菊头蝠不同生境回声定位声波参数与各生境的复杂程度存在紧密关系。在相对开阔的生境中马铁菊头蝠释放低频的、较窄调频带的、相对长的脉冲持续时间和脉冲间隔的回声定位声波,这可以增加猎物探测的准确性和相应地减少大气衰减。这种信号结构与许多空中飞行捕食的蝙蝠种类的信号相似,这种模式在一定声度上反映了它们之间的系统发育关系^[46]。在开阔生境,猎物分散的分布于较大的空间,背景目标也较远,为了搜捕猎物和定位蝙蝠就需要在此生境中利用适合长距离探测的信号,长距离探测信号以长信号持续时间、窄带宽及较平缓调频部分为特征^[47,48],所以在开阔生境马铁菊头蝠的回声定位声波有此相类似的特征。复杂环境下,空间定位和猎物搜索是其两大主要任务,然而避免障碍物和复杂背景环境的干扰是必须解决的问题。为此马铁菊头蝠在复杂生境中利用高频、宽带、短时间和短间隔的信号。较短的信号持续时间减少发声与返回至复杂背景回声的重叠^[40],较短的脉冲间隔降低了回声携带错误信息的可能,复杂环境

中马铁菊头蝠调频带宽明显高于开阔生境,这反映了蝙蝠复杂空间整合信息的能力。

3.2 不同生境回声定位声波与环境因子的适应关系

复杂空间的外部结构和空间复杂程度对蝙蝠回声定位声波特征有显著影响,并影响它对环境感知判断能力^[2]。郁闭的环境和混乱的空间植被结构会给蝙蝠带来很多的挑战,为此蝙蝠进化出复杂空间回声定位声波,体现在搜索阶段声波的频率-时间特征上^[49]。植被结构较好地反映了生境复杂程度,回声定位声波参数与林地类生境环境因子的关系分析可见回声定位声波特征与植被结构存在很强的相关性。 FM_1 和 FM_2 带宽与乔木高、 FM_1 起始频率和 FM_2 终止频率与林冠面积呈显著负相关,表明乔木高度和林冠面积的变化会引起带宽和频率的显著差异。带宽可以反映背景环境的复杂程度以及回声定位信号对环境和猎物监测分析的精确程度^[50,51],并且其回声定位声波的上调和下调调频组分对目标定位和成功捕食具有重要意义^[52]。生境选择研究证实马铁菊头蝠主要选择林地生境,林地是其主要的捕食地和活动场所^[53,54]。林冠面积反映了生境空间的植被覆盖程度,林冠面积越大说明生境相对空间越小,生境越复杂,再者林冠面积越大更能马铁菊头蝠提供更好的蔽护。所以乔木高和林冠面积的大小直接影响回声定位声波的频率特征,马铁菊头蝠以恒频声波为主,乔木高和林冠面积越大, FM_1 起始频率和 FM_2 终止频率越低,带宽越宽,对猎物与环境的判断就越精确。在相对复杂的生境中,较高频率和较宽的带宽能够解决其发声与植被的冲突,更加精确地提供距离、方位和目标质地的信息。

平均灌木高、植被数量也是生境复杂程度的重要反映。野外研究观察马铁菊头蝠多在树枝间、林冠下及灌丛间飞行^[52],这也与马铁菊头蝠低的翼纵横比有关^[14]。野外观察发现,马铁菊头蝠的飞行捕食高度范围为1.5~4.5m,并且观察到它的捕食活动。各生境中灌木高度在1.29~2.51m之间,灌木高既是生境复杂程度的反映,也是影响其飞行的主要因素。同时冠下高范围在3.94~12.07m,冠下高越高,脉冲持续时间越长。回声定位声波分析表明,复杂阔叶林的脉冲持续时间与脉冲间隔都是最小的,体现该生境的复杂,林下各种灌木和草本丛生,在此环境中飞行捕食,就需要更好的躲避障碍物,所以缩短声脉冲持续时间与脉冲间隔,一是为了避免回声的重叠,另一方面是为了更好的及时准确获取目标的空间信息。

微生境尺度选择池塘和线性河流研究蝙蝠生态学是蝙蝠生境研究的热点^[55]。小溪这种线性景观对于蝙蝠捕食有着重大的意义,可能是由于水体为许多昆虫提供了良好的生活环境,成为吸引蝙蝠来此捕食的重要原因。小溪生境的特殊性在于其较大的背景噪音和交错的环境,这种嘈杂声环境将会干扰蝙蝠的飞行和捕食。在此生境声波信号不仅要定位和分辨物体,还要排除水声的干扰,导致在相对开阔生境中马铁菊头蝠的峰频最大、脉冲持续时间与脉冲间隔最小。高的频率和短的脉冲持续时间与脉冲间隔与特定的环境相适应的。

自然气候条件和地形状况能在一定程度上影响回声定位声波的结构^[25]。相关分析表明,空气相对湿度与回声定位声波的 FM_1 起始频率、 FM_2 终止频率和峰频呈显著负相关。可见空气相对湿度与声波的频率特征参数有关。Heller等发现生活在干燥生境中菊头蝠比在湿润生境中的菊头蝠发出相对于体型更高的CF^[56]。相对较湿的湿度能造成声波信号更大的空气衰减,并且带来高频信号实际生态功能的降低即探测空间的减少,从而影响蝙蝠的实际探测能力^[20,25]。所以蝙蝠应根据实际环境选择相对较为干燥的环境,这也正是声波结构与生境因子的适应性的重要体现。

3.3 回声定位声波结构特征与生境适应关系的生态意义

回声定位声波及形态学对蝙蝠捕食生态(尤其是生境和食性)起着决定作用^[8,14,57]。蝙蝠回声定位声波的进化始终伴随着与生境的适应^[58]。各样的生境提供了蝙蝠生存的空间及食物,反之蝙蝠的行为方式必然与生境特征密切相关。对许多蝙蝠的研究证明:回声定位声波结构的差异反映了生境特征的差异^[19,26,28,49,59]。回声定位系统进化的各种约束力导致蝙蝠生境选择及回声定位声波信号的不同^[1]。面对各种复杂混乱的空间环境,比如树枝、高墙、光线和各种噪声(地面回声及水面回声),蝙蝠进化出各自避免干扰(jamming avoidance)的策略,包括及时分离猎物和混乱环境的回声信息;时空生态位的分离;回声信息过滤

机制等。马铁菊头蝠搜索阶段声波信号的频率-时间特征的变化可能具有以下作用:(1)避免相同生境捕食时同种个体回声的干扰并进行识别;(2)通过多个叫声的整合来增加带宽携带的信息;(3)促进具有相似信号结构的物种之间的相互识别;(4)通过一连串回声信息的辨识增大其最大探测范围。总之,蝙蝠回声定位声波具有的个体可塑性及生境适应性反映了发声与环境特征相互协同的功能关系,同时这种可塑性的程度决定其生境利用的程度和蝙蝠能够利用的资源。

References:

- [1] Kalko E K V, Schnitzler H U. Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitats use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1993, 33: 415—428.
- [2] Broders H G, Findlay C S, Zheng L. Effects of clutter on echolocation call structure of *Myotis septentrionalis* and *M. lucifugus*. *Journal of Mammalogy*, 2004, 85(2): 273—281.
- [3] Goiti U, Garin I, Almenar D, *et al.* Foraging by mediterranean horseshoe bats (*Rhinolophus euryale*) in relation to prey distribution and edge habitat. *Journal of Mammalogy*, 2008, 89(2): 493—502.
- [4] Emde G V D, Menne D. Discrimination of insect wingbeat-frequencies by the bat *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology, A. Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 1989, 164: 663—671.
- [5] Emde G V D, AND Schnitzler H-U. Classification of insects by echolocating greater horseshoes bats. *Journal of Comparative Physiology, A. Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 1990, 167: 423—430.
- [6] Kober R, Schnitzler H-U. Information in sonar echoes of fluttering insects available for echolocating bats. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1990, 87: 882—896.
- [7] Schuller G. Influence of echolocation pulse rate on Doppler shift compensation control system in the greater horseshoe bat. *Journal of Comparative Physiology, A. Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 1986, 158: 239—246.
- [8] Norberg U M, Rayner J M V. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philos Trans Roy Soc Lond B Biol Sci*, 1987, 316: 335—427.
- [9] Wilczynski W, Ryan M J. Geographic variation in animal communication systems. In: S. A. Foster and J. A. Endler eds. *Geographic Variation in Behavior*. New York: Oxford University Press, 1999. 234—261.
- [10] Slabbekoorn H, Smith T B. Habitat-dependent song divergence in the little greenbul: an analysis of environmental selection pressures on acoustic signals. *Evolution*, 2000, 56: 1849—1858.
- [11] Catchpole C K, Slater P J B. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge: Cambridge Press, 1995.
- [12] Fenton M B. Echolocation calls and patterns of hunting and habitat use of bats (Microchiroptera) from Chillagoe, North Queensland. *Australian Journal of Zoology*, 1982, 30: 417—425.
- [13] Barclay R M R. The echolocation calls of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasionycteris noctavians*) bats as adaptations for long-versus short-range foraging strategies and the consequences for prey selection. *Canadian Journal of Zoology*, 1986, 64: 2700—2705.
- [14] Aldridge H D J N, Rautenbach I L. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology*, 1987, 56: 763—778.
- [15] Kalko E K V. Echolocation signal design, foraging habitats and guild structure in six Neotropical sheath-tailed bats (Emballonuridae). *Symposium of the Zoological Society of London*, 1995, 67: 259—273.
- [16] Simmons J A, Fenton M B, O'Farrell M J. Echolocation and pursuit of prey by bats. *Science*, 1978, 203: 16—21.
- [17] Zbinden K. Field observations on the flexibility of the acoustic behavior of European bat *Nyctalus noctula*. *Revue Suisse Zoologica*, 1989, 96: 335—343.
- [18] Obrist M K. Flexible bat echolocation; the influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1995, 36: 207—219.
- [19] Siemers B M, Kalko E K V, Schnitzler H U. Echolocation behavior and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Vespertilionidae): a convergent case with European species of *Pipistrellus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2001, 50: 317—328.
- [20] Guillen A, Juste J B, Ibanez C. 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 Evol Biology*, 2000, 13: 70—80.
- [21] Law B S, Reinhold L, Pennay M. Geographic variation in the echolocation calls of *Vespadelus* spp. (Vespertilionidae) from New South Wales and Queensland, Australia. *Acta Chiropterologica*, 2002, 4: 201—215.
- [22] Aspörsberger F, Brandsen D, Jacobs D S. Geographic variation in the morphology, echolocation and diet of the little free-tailed bat, *Chaerephon pumilus* (Molossidae). *African Zoology*, 2003, 38: 245—254.
- [23] Slabbekoorn H, Peet M. Ecology: birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, 2003, 424: 267.
- [24] Huffman R F, Henson O W. Cochlear and CNS tonotopy: normal physiological shifts in the moustached bat. *Hearing Research*, 56: 79—85.
- [25] Gillam E H, McCracken G F. Variability in the echolocation of *Tadarida brasiliensis*: effects of geography and local acoustic environment. *Animal behaviour*, 2007, 74: 277—286.
- [26] Wund M A. Variation in the echolocation calls of little brown bats (*Myotis lucifugus*) in response to different habitats. *The American Midland Naturalist*, 2006, 156: 99—108.

- [27] Schaub A, Schnitzler H U. Echolocation behavior of the bat *vespertilio murinus* reveals the border between the habitat type “edge” and “open space”. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2007, 61: 513—523.
- [28] Barclay R M R, Fullard J M, Jacobs D S. Variation in the echolocation calls of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*): influence of body size, habitat structure, and geographic location. *Canadian Journal of Zoology*, 1999, 77: 530—534.
- [29] Thomas D W, Bell G P, Fenton M B. Variation in echolocation call frequencies in North American vespertilionid bats; a cautionary note. *Journal of Mammalogy*, 1987, 68: 842—847.
- [30] O'Farrell M J, Corben C, Gannon W L. Geographic variation in the echolocation calls of the hoary bat (*Lasiurus cinereus lasiurus*). *Acta Chiropterologica*, 2000, 2: 185—196.
- [31] Betts B J. Effects of interindividual variation in echolocation calls on identification of big brown and silver-haired bats. *Journal of Wildlife Management*, 1998, 62: 1003—1010.
- [32] Csorba G, Ujhelyi P and Thomas N. Horseshoe bats of the world (Chiroptera: Rhinolophidae). Alana Books. Shrewsbury, 2003, 42.
- [33] Chiroptera Specialist Group 2000. *Lasiurus Rhinolophus ferrumequinum lasiurus*. In: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. < www.iucnredlist.org >
- [34] Kalko E K V, Schnitzler H-U. How echolocating bats approach and acquire food. In: Kunz, T. H. and Racey, P. A., eds. *Bat Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press, 1998. 197—204.
- [35] Schnitzler H-U, Kalko E K V, Miller L, Surlykke A. The echolocation and hunting behavior of the bat, *Pipistrellus kuhli*. *Journal of Comparative Physiology A*, 1987, 161: 267—274.
- [36] Surlykke A, Moss C F. Echolocation behavior of big brown bats, *Eptesicus fuscus*, in the field and the laboratory. *Journal of the Acoustical Society of America*, 2000, 108: 2419—2429.
- [37] Zbinden K. Field observations on the flexibility of the acoustic behavior of European bat *Nyctalus noctula*. *Revue Suisse Zoologica*, 1989, 96: 335—343.
- [38] Liu ying, Feng jing, Jin longru, Wu lei and Sun keeping. Vocalization developmen of greater horeseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* (Rhinolophidae, Chiroptera). *Folia Zoologica*, 2007, 56(2): 126—136.
- [39] Altringham J D. *Bats: Biology and Behaviour*. Oxford University Press, Oxford, 1996.
- [40] Schnitzler H U, Kalko E K V. Echolocation by insect-eating bats. *Bioscience*, 2001, 51(7): 557—569.
- [41] Sum Y W, Menne D. Discrimination of fluttering targets by the fm-bat *Pipistrellus stenopterus*? *J. Comp. Phys. A*. 1988, 163, 349—354.
- [42] Neuweiler G. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Tree*, 1989, 4(6): 160—166.
- [43] Heller K G. Echolocation and body size in insectivorous bats: the case of the giant naked bat *Cheiromeles torquatus* (Molossidae). *Le Rhinolophe* 1995, 11, 27—38.
- [44] Fenton B M, Portfors V C, Rautenbach I L. Compromises: sound frequencies used in echolocation by aerial-feeding bats. *Can. J. Zool*, 1998, 76, 1174—1182.
- [45] Fenton B M, Rydell J, Vohof M J, *et al.* Constant-frequency and frequency-modulated components in the echolocation calls of three species of small bats (Emballonuridae, Thyropteridae and Vespertilionidae). *Can. J. Zool.*, 1999, 77, 1891—1900.
- [46] Teeling E A, Springer M S, Madsen O, *et al.* Molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 2005, 307, 580—584.
- [47] Surlykke A, Miller LA, Muhl B, *et al.* Echolocation in two very small bats from Thailand: *Craseonycteris thonglongyai* and *Myotis siligorensis*. *Behav Ecol Sociobiol*, 1993, 33: 1—12.
- [48] Britton A R C, Jones G, Rayner J M V, *et al.* Flight performance, echolocation and foraging behaviour in pond bats, *Myotis dasycneme* (Chiroptera: Vespertilionidae). *J Zool (Lond)*, 1997, 241: 503—522.
- [49] Jung K, Kalko E K V, Helversen O V. Echolocation calls in central American emballonurid bats: signal design and call frequency alternation. *Journal of Zoology*, 2007, 272: 125—137.
- [50] Elisabeth K V. How echolocation bats approach and acquire food. In: Kunz T H and Racey P A eds. *Bat Biology and Conservation*. Washington and London; Smithsonian Institution Press, 1998. 197—205.
- [51] Ghose K, Moss C F. The sonar beam pattern of a flying bat as it tracks tethered insects. *Journal of Acoustical Society of America*, 2003, 114: 1120—1131.
- [52] Jones G, Rayner M V. Foraging behavior and echolocation of wild horseshoe bats *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. hipposideros* (Chiroptera, Rhinolophidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1989, 25: 183—191.
- [53] Jones G, Gordon T and Nightingale J. Sex and age differences in the echolocation calls of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros*. *Mammalia*, 1992, 56(2): 189—193.
- [54] Jones G, Duvergé P L, Ransome R. Conservation biology of an endangered species; field studies of greater horseshoe bats. *Symp. Zool. Soc. Lond*, 1995, 67: 309—324.
- [55] Downs N C, Racey P A. The use by bats of habitat features in mixed farmland in Scotland. *Acta Chiropterologica*, 2006, 8(1): 169—185.
- [56] Heller K G, von Helversen O. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophoid bats. *Oecologia*, 1989, 80: 178—186.
- [57] Fenton M B. The foraging behaviour and ecology of animal-eating bats. *Can J Zool*, 1990, 80: 1004—1013.
- [58] Arita H T, Fenton M B. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Tree*, 1997, 12(2): 53—58.
- [59] Wund M A. Learning and the development of habitat-specific bat echolocation. *Animal Behaviour*, 2005, 70: 441—450.