

# 大足鼠耳蝠交流声波非线性现象

张亢亢 林洪军 刘颖\*

东北师范大学 吉林省动物资源保护与利用重点实验室 长春 130117

**摘要:** 非线性发声现象在动物的发声中普遍存在, 因其具有进化上的意义而广受关注。非线性现象一般在动物激进状态下发出, 可能具有一定的功能, 然而国内外对蝙蝠非线性现象的研究集中于描述性的报道, 缺乏进化功能上的探究。大足鼠耳蝠 (*Myotis pilosus*) 激进叫声包含 2 种音节类型, 拱形调频音节 (AFM) 和噪音-短下调调频音节 (NB-sDFM), 能够组成 3 种叫声组合, 只包含 AFM 的叫声组合 (A)、只包含 NB-sDFM 的叫声组合 (B)、既包含 AFM 又包含 NB-sDFM 的叫声组合 (C), 分别对应着没有非线性现象、具有非线性现象及一种过渡类型。通过回放 3 种叫声组合, 记录 7 种具有代表性的行为反应 (抬头、前臂移动、耳动、发出回声定位脉冲、震颤、张嘴、爬行) 次数, 其中, 前臂移动和发出回声定位脉冲两种行为反应的结果显示, 大足鼠耳蝠对上述 3 种叫声组合的反应程度有显著差异, 即具有非线性现象的叫声组合 (B) 能够提高同种蝙蝠的反应程度。实验结果表明, 蝙蝠发声中的非线性现象能够增强叫声的不可预测性, 说明非线性现象在蝙蝠发声中可能具有功能上的适应性。

**关键词:** 交流声波; 非线性现象; 回放实验; 行为反应

**中图分类号:** Q958.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2015) 06-830-09

## Nonlinear Phenomena in the Communication Calls of Rickett's Big-footed Bat, *Myotis pilosus*

ZHANG Kang-Kang LIN Hong-Jun LIU Ying\*

Northeast Normal University, Jilin Provincial Key Laboratory of Animal Resource Conservation and Utilization, Changchun 130117, China

**Abstract:** Nonlinear phenomena in vocalizations are common in numerous animal taxa. They generally occur when animals are under aggressive circumstance. Therefore, the phenomena are considered to have specific function in evolution, which makes them receive considerable recent interest. However, the studies on the nonlinear phenomena in bats are still rare and the functions of them are still unclear. Rickett's Big-footed Bat (*Myotis pilosus*) produce aggressive calls containing two types of syllables, AFM (arched frequency modulation) and ND-sDFM (noise burst-short downward frequency modulation). The syllables can constitute three types of calls: only AFM syllables (A), only NB-sDFM syllables (B), and both AFM and NB-sDFM

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31370411);

\* 通讯作者, E-mail: liuy252@nenu.edu.cn;

**第一作者介绍** 张亢亢, 男, 硕士研究生; 研究方向: 行为生态学; E-mail: zhangkk307@nenu.edu.cn.

收稿日期: 2014-12-27, 修回日期: 2015-06-03 DOI: 10.13859/j.cjz.201506002

syllables (C), in which type A doesn't contain nonlinear phenomena, while type B contains nonlinear phenomena, and type C is a transitional type from A to B. In the study, we recorded and played back the three types of calls to the bats, aimed to test the prediction that the response of bats to the vocalization with non-linear phenomena is stronger than to the vocalization without non-linear phenomena. We captured 10 adult bats (male : female = 5 : 5) at Fangshan in Beijing and fed them in the labs. The vocalizations were recorded by using bat detector (Ultrasound Gate 116, Avisoft Bioacoustics), and the behaviors were recorded by DV camera (HDR-CX760E, SONY), simultaneously. The recorded sounds were analyzed with Avisoft-SASLab Pro version 5.2. Behavioral responses of the bats were divided into head up, forearm movement, ear movement, echolocation pulses, thriller, crawling and mouth opening. We selected 3 - 4 vocal phrases compositing of AFM and NB-sDFM syllables from each individual and edited them into 15 s playback sounds and played back to each bat 1 - 3 times on each day (Fig. 1). SPSS (SPSS Statistics version 21, IBM) was used to calculate the Mean  $\pm$  SD. GraphPad InStat (Version 3.10, GraphPad Software) was conducted to do the Repeated Measures Analysis of Variance. During the process of playback experiments, the bat individuals showed the complex behavioral response (Table 1), especially showed intensive head up, forearm movement and ear movement (Fig. 2). The comparisons of forearm movement and echolocation pulses between individuals suggest that the bats response differently to the different calls (Forearm movement:  $F = 14.218$ ,  $P = 0.0152$ ; echolocation pulses production:  $F = 7.413$ ,  $P = 0.0451$ ). Moreover, the bats response to the call type containing nonlinear phenomena more intensively. The results support the unpredictability hypothesis and show that nonlinear vocal phenomena may have adaptive function.

**Key words:** Communication calls; Nonlinear phenomena; Playback experiment; Behavior response

动物的发声具有高度的复杂性,发声和特定行为背景联系在一起,是动物交流中传递信息的重要方式,因此,动物的声学现象一直是动物学研究的热点之一(Bohn et al. 2008)。已有的研究发现,当声带的振动不同步时,如大量空气同时穿过同一个发声系统或一个相对简单的发声系统中有两个或多个振动物体(即声带)存在时,就会产生高度复杂的声音,这种发声现象被称为非线性现象(nonlinear phenomena, NLP)(Wilden et al. 1998, Fitch et al. 2002, Stoeger et al. 2011)。非线性现象多在动物激进状态下发出,如警示叫声(Townsend et al. 2011)和恐惧性尖叫(Volodina et al. 2006)等,主要包括4种类型,即频率跳跃现象(frequency jump)、亚谐波现象(subharmonics)、混差音现象(biphonation)和随机混乱现象(deterministic chaos)(Riede et al. 2004)。

最初的研究认为非线性现象只是动物叫声的非适应性副产物,而对一种非洲野犬(*Lycaon pictus*)的研究中报道了其叫声中包含的亚谐波现象、随机混乱现象和混差音现象,并探讨了非线性现象在个体交流方面的潜能(Wilden et al. 1998)。对恒河猴(*Macaca mulatta*)的研究证实,动物发声中的非线性现象可能具有特定的功能作用,如促进个体识别以及作为衡量配偶质量、个体大小或社会等级的指标等(Fitch et al. 2002)。在进一步的研究中,Fitch等(2002)提出不可预测性假说,该假说认为动物一般类型的叫声由于个体之间经常发出和听到,已经变得可以预测并为动物所习惯,但是具有非线性现象的叫声变得不规则、多变化而且发声更加突然,从而动物适应这些叫声的可能性变小。Suthers等(2006)首次报道了两栖动物叫声中的非线性现象,认为非线性现象是凹耳湍蛙(*Amolops tormotus*)一种相对简单的应急机

制, 可以增加其叫声的复杂性。Blumstein 等 (2008) 对黄腹猫鼬 (*Marmota flaviventris*) 警示叫声的研究发现, 具有非线性现象的警示叫声、婴儿哭喊声更能引起接收者的反应, 该发现支持非线性现象的不可预测性假说, 是对动物非线性发声现象具有功能适应性的首次研究。近几年的研究发现, 在一种鱼类 (*Batrachomoeus trispinosus*) 的叫声中也包含与其他脊椎动物同样的非线性现象, 认为强烈的选择压力可能导致产生更加复杂的声音信号 (Rice et al. 2011)。

蝙蝠是唯一具有飞行能力的哺乳动物, 具有复杂的社群结构 (Barclay 1982, Kunz et al. 2003, Ulanovsky et al. 2004)。蝙蝠多在黑暗的背景中活动, 且视力很弱, 交流声波对于维持其正常社群活动起着重要作用。已有研究发现, 在蝙蝠的发声中也存在非线性现象, 如 Kobayasi 等 (2012) 报道了马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*) 喉部发声中的线性和非线性特征。但是, 蝙蝠交流声波中的非线性现象是否具有功能上的适应尚不清楚。

大足鼠耳蝠 (*Myotis pilosus*) 是目前为止发现的世界较为罕见的三种食鱼蝙蝠之一, 在中国分布于华北平原区、东南丘陵区、云贵高原区、四川盆地区和长江中下游平原区 (Lu et al. 2013), 世界自然保护联盟 (IUCN) 定为接近受威胁 (Near Threaten) 物种 (Smith et al. 2012)。前期工作中, 发现大足鼠耳蝠激进背景下的交流声波类型较简单, 仅包括 2 种音节类型, 拱形调频音节 (arched frequency modulation, AFM) 和噪音-短下调频音节 (noise burst-short downward frequency modulation, NB-sDFM) (Kanwal et al. 1994, Ma et al. 2003), 且有些音节中包含大量随机混乱型的非线性现象, 其声波特性适于通过回放实验来揭示非线性现象的特征与功能。因此, 本研究选取物种和交流声波均具有一定特征的大足鼠耳蝠开展交流声波非线性现象的特征与功能研究, 并通过大足鼠耳蝠回放同种个体

激进背景下的叫声, 结合已有研究 (Manser 2001, Rendall 2003) 提出以下预测: 大足鼠耳蝠对具有非线性现象的叫声 (B) 的反应程度比不具有非线性现象的叫声 (A) 和过渡性叫声 (C) 更强烈, 验证其是否符合不可预测性假说。

## 1 材料与方法

### 1.1 蝙蝠的采集

2013 年 8 月, 从北京房山 (39°42'49"N, 115°43'33"E) 用雾网或手抄网捕捉大足鼠耳蝠成体, 装于透气布袋内带回实验室, 用面包虫和清水喂养。实验地点位于东北师范大学环境学院蝙蝠行为学实验室 (43°49'31"N, 125°25'36"E), 实验室模拟野外蝙蝠栖息山洞的自然环境建造, 温度控制在 21 ~ 23°C, 相对湿度 68% ~ 72%, 适宜蝙蝠生活。进行回放实验前控制实验室光照, 0:00 ~ 12:00 时为光照期间 (模拟白天), 12:00 时以后蝙蝠活动频繁 (模拟黑夜), 是社群交流的活跃期。

### 1.2 声波的录制

本实验用标记环标记 10 只大足鼠耳蝠 (5 只雌体, 5 只雄体), 将所有的个体放在同一个笼子 (53 cm × 23 cm × 24 cm) 里, 用 UltraSoundGate 116 超声波录制仪 (Avisoft Bioacoustics) 和具有夜拍功能的 DV 摄像机 (HDR-CX760E, SONY) 同步录制声波和视频, 实验于 12:00 ~ 20:00 时进行, 涵盖蝙蝠处于活跃状态的时间段。回放录制的声波和录像, 发现当一只个体靠近另一只时, 会引起后者的激烈反抗, 两者打斗撕咬过程中发出激进叫声 (Fernandez et al. 2014)。用分析软件 (Avisoft-SASLab Pro version 5.2, Avisoft Bioacoustics) 将蝙蝠间相互靠近时的激进状态下发出的交流声波和安静状态下发出的回声定位脉冲筛选出来, 保证各类型的声波能量强度适中、声谱结构清晰完整。

### 1.3 回放实验

选取大足鼠耳蝠安静状态下录制的回声定

位脉冲，每只个体选取 3~4 个短语，随机排列全部 10 个短语，编辑成时间长度为 15 s 的回放文件，用于使蝙蝠适应有回放声音的环境。大足鼠耳蝠在激进背景下主要存在 AFM 和 NB-sDFM 两种交流声波音节类型，将这 2 种类型的音节编辑成 3 种时间长度为 15 s 的回放文件（图 1），3 种回放文件分别是只含有 AFM 音节类型的文件（图 1 a），只含有 NB-sDFM 音节类型的文件（图 1 b），以及同时包含 AFM

音节和 NB-sDFM 音节的文件（图 1 c），这 3 种文件分别对应着不具有非线性现象的叫声（A）、具有非线性现象的叫声（B），以及由 A 到 B 的过渡叫声（C）。用于回放并观察行为反应。为排除回放过程中声波强度对蝙蝠行为反应的影响，将所有的声波都进行 75% 标准化，即用声波分析软件将每个音节的强度调至原来的 75%。

回放实验时间为 2014 年 5 月，实验于 12:00

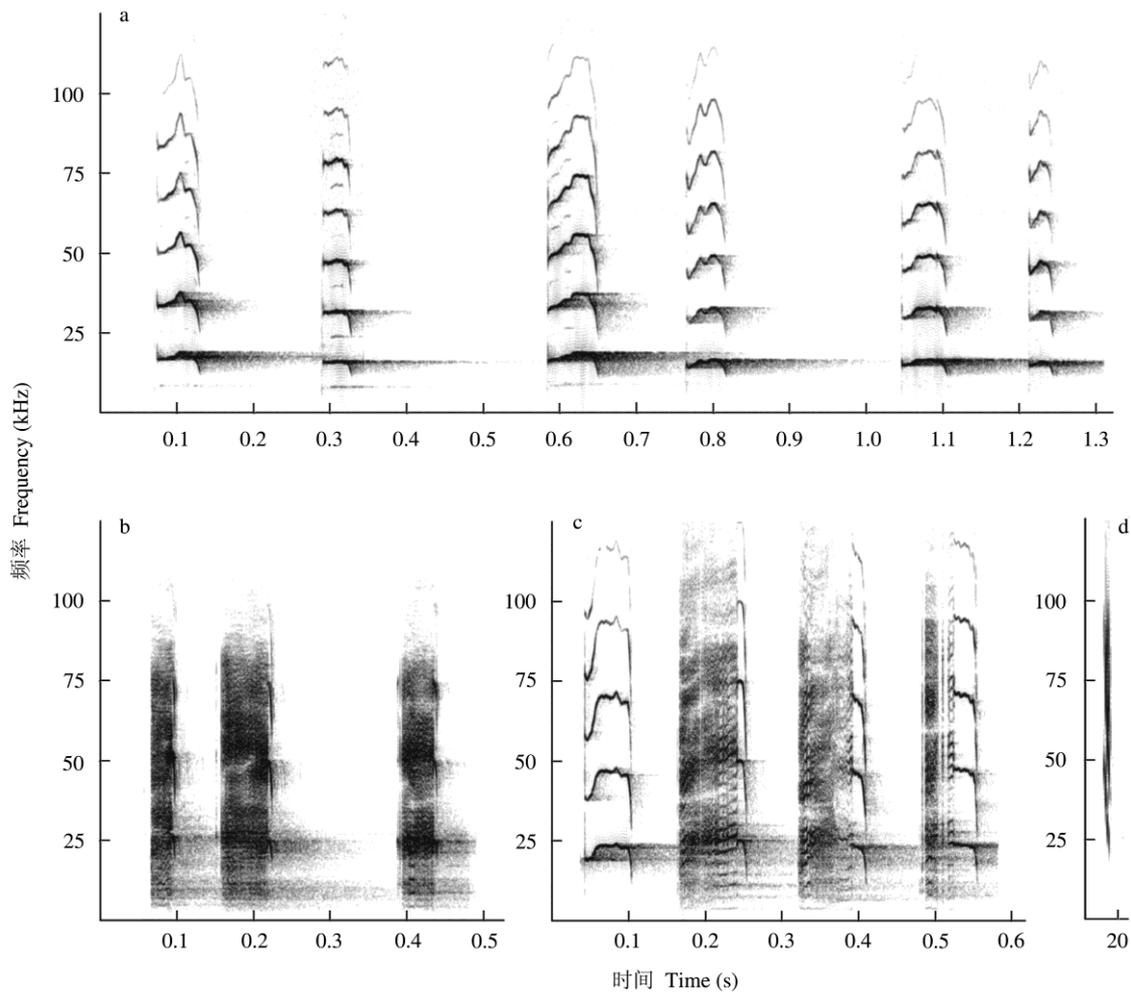


图 1 用于回放的三种叫声类型及回声定位脉冲

Fig. 1 Three kinds of calls for playback experiment

a. AFM 音节组成的叫声，不包含非线性现象 (A); b. NB-sDFM 音节组成的叫声，含有非线性现象 (B); c. AFM 和 NB-sDFM 音节组成的叫声，含有非线性现象 (C); d. 回声定位脉冲。

a. Composed by AFM syllables (not containing NLP) (A); b. Composed by NB-sDFM syllables (containing NLP) (B); c. Composed by AFM and NB-sDFM syllables (containing NLP) (C); d. Echolocation pulse.

~ 18:00 时进行。实验采取习惯化-去习惯化 (habituation-dishabituation) 实验方法 (Kazial et al. 2008), 首先将一只蝙蝠放到笼子里, 然后循环播放编辑好的长度为 15 s 的回声定位脉冲文件, 至少播放 20 min 以使蝙蝠适应有回放声音的环境, 当蝙蝠完全安静下来时停止播放回声定位脉冲, 随机选择一种叫声组合进行回放 (Li et al. 2014)。与实验同步进行的行为观察发现, 蝙蝠的行为反应在回放结束 20 s 后明显减少, 所以交流声波回放结束后, 我们继续录制接下来 20 s 的声波和视频, 加上回放文件长度 15 s 共 35 s。一次回放实验结束后, 重新回放回声定位脉冲文件, 使蝙蝠再次安静下来, 在未回放过的叫声组合中随机选择一种再次回放。每次只对一只蝙蝠进行实验, 共对 3 只大足鼠耳蝠 (2 只雌性, 1 只雄性) 进行了回放实验。每只蝙蝠选取 A、B、C 三种组合叫声, 共 9 种, 每天每只蝙蝠进行 1~3 次实验, 对一只个体, 每种叫声每轮实验回放一次, 重复 5 轮实验, 共 45 次。

#### 1.4 行为反应

在录制声波时同步录制行为, 通过对回放开始后 35 s 的录像进行分析, 并根据 Li 等 (2014) 和 Voigt-Heucke (2010) 的研究, 选取了如下反应行为指标。

抬头 (head up): 蝙蝠头部相对于静止时位置的各个方向的移动, 每动 1 下记作 1 次。

前臂移动 (forearm movement): 即蝙蝠前臂位置的改变, 每动 1 下记作 1 次, 2 只前臂移动分别计数, 最后取和。

耳动 (ear movement): 耳朵的独立摆动, 由于头部的移动引起的耳朵移动不在计数范围内, 每摆动 1 下记作 1 次, 2 只耳朵单独计数, 最后取和。

发出回声定位脉冲 (echolocation pulses): 蝙蝠发出回声定位脉冲的数量。

震颤 (thriller): 蝙蝠身体整体颤栗, 该行为一般在回放刚开始时出现。

张嘴 (mouth opening): 蝙蝠张嘴行为, 1

次张嘴和 1 次闭嘴记作 1 次张嘴行为。

爬行 (crawling): 蝙蝠爬行行为, 身体整体相对于初始静止位置发生位移, 每移动 1 次记作 1 次爬行。

#### 1.5 数据分析

对蝙蝠作出的回应行为反应使用视频播放器 (Baidu Player version 3.8.0.51, Baidu) 进行逐帧分析, 分析方法参照 Li 等 (2014) 方法。首先统计 35 s 内各行为指标出现的次数, 然后用 SPSS (SPSS Statistics version 21, IBM) 分析软件求每种叫声组合下各行为反应次数的平均值与标准差, 然后用 GraphPad InStat (Version 3.10, GraphPad Software) 对均值进行具有重复测量的变量分析 (Repeated Measures Analysis of Variance), 验证蝙蝠整体对 3 种叫声组合的行为反应有无显著差异。

## 2 结果

实验中, 在回放交流声波文件后, 蝙蝠个体都做出了复杂的行为反应 (表 1), 对选取的 7 种行为指标进行汇总后, 图 2 展示了蝙蝠对 3 种叫声组合做出的反应中各种行为所占的百分比, 即蝙蝠出现某一种行为反应的次数与该个体进行实验的总次数之比。抬头行为、前臂移动、耳动反应较多 (图 2)。

通过对蝙蝠个体的各种行为反应进一步统计分析, 发现蝙蝠对 3 种叫声类型的反应程度是不同的。对前臂移动和发出回声定位脉冲的统计结果显示, 蝙蝠对 3 种叫声组合的反应程度具有显著差异 (前臂移动:  $F = 14.218$ ,  $P = 0.015$  2; 发出回声定位脉冲:  $F = 7.413$ ,  $P = 0.045$  1)。

对 3 种叫声类型两两比较 (Tukey-Kramer Multiple Comparisons Test, GraphPad InStat), 蝙蝠对组合叫声 B 的反应程度比对组合叫声 A 的反应程度高 (前臂移动:  $P < 0.05$ ; 发出回声定位脉冲:  $P < 0.05$ ), 因为 B 具有非线性现象而 A 不具有非线性现象, 由此可以得出, 蝙蝠对具有非线性现象的叫声类型反应程度比不具

表 1 蝙蝠个体对 A、B、C 三种组合叫声的行为反应 ( $n=3$ )

Table 1 Bats' behavior response to three kind of calls

叫声组合 Calls	抬头 Head up	前臂移动 Forearm movement	耳动 Ear movement	回声定位 脉冲数量 Echolocation pulses	震颤 Thriller	爬行 Crawling	张嘴 Mouth opening
A	8.89 ± 5.10	3.29 ± 3.75*	15.14 ± 7.67	1.06 ± 3.51**	0.60 ± 0.95	0.14 ± 0.43	1.20 ± 2.47
B	8.09 ± 3.39	6.14 ± 5.37*	17.26 ± 9.40	7.12 ± 10.72**	0.97 ± 1.22	0.31 ± 1.08	1.89 ± 2.71
C	7.68 ± 5.16	5.53 ± 5.99	16.47 ± 9.62	5.88 ± 11.73	0.62 ± 0.82	0.41 ± 1.16	2.35 ± 4.41

表内数值代表实验出现每种行为次数的平均值 ± 标准差, 单位: 次; \*和\*\*分别表示对叫声 A 和 B 具有显著差异的两种行为反应。

Data are expressed as Mean ± SD, unit is times; The two behaviors which show significant difference are separately marked with \* and \*\*.

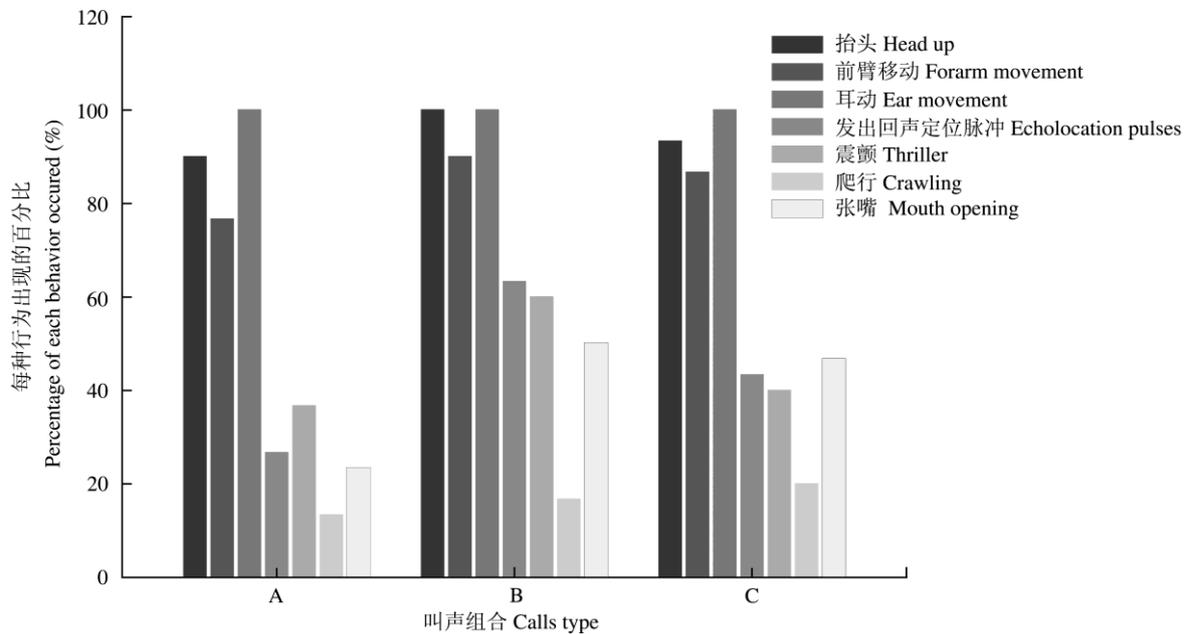


图 2 蝙蝠对 3 种类型叫声作出反应的各种行为所占百分比

Fig. 2 Percents of bats' each behavior response to three kinds of calls

有非线性现象的高。

### 3 讨论

一直以来, 声学研究中对纯音和噪音以及它们各种各样的组合方式有着基本的区分 (Tembrock 1959, Beeman et al. 1998), 然而, 随着比这些更复杂的叫声类型的出现, 急需一种新的、不同的理解方式 (Fee et al. 1998, Wilden et al. 1998, Fitch et al. 2002, Tyson et al. 2007), 所以非线性现象的发现引起了学界的重视。

本文通过对大足鼠耳蝠激进行为背景下 3 种叫声组合进行回放实验, 观察并记录行为反应, 发现前臂移动和发出回声定位脉冲两种行为能够显著表示出蝙蝠对 3 种叫声的不同反应程度, 而且 3 种行为指示的反应程度具有一致性, 即反应程度为  $B > A$ 。而叫声 A 不包含非线性现象, 叫声 B 包含随机混乱型非线性现象, 因此蝙蝠对具有非线性现象的声波类型反应程度更高, 该结果支持“不可预测性假说” (Townsend et al. 2011)。A、B 两种类型与 C 皆不存在显著差异, 推测有如下两种可能性:

(1) 3种组合类型可能表示3种不同激进程度, 类型C表示的激进程度大于A而小于B, 且类型C与类型A和B之间的差异程度小于类型A与类型B的差异程度, 因此不能引起大足鼠耳蝠充分的行为反应; (2) 由于3种叫声组合的多次实验回放, 大足鼠耳蝠已对叫声有了一定程度的适应和预测, 而类型C包含类型A和类型B中的音节, 因此适应程度相对更高, 因此不易引起大足鼠耳蝠充分的行为反应。我们认为第一种情况的可能性更高, 已有研究表明, 当两名竞争者相遇时, 会互相发出带有表示打斗能力的信息, 通过这种信息交流调停双方的行为 (Burmeister et al. 2002, Hofmann et al. 2001, Logue et al. 2010)。本文中实验蝙蝠听到回放的叫声, 根据叫声中包含的不同的激进程度发出不同程度的行为反应, 类型C表示的激进程度与A和B的差异较小, 以致行为反应程度无显著差异。对于第二种情况, 由于对3种叫声组合的回放顺序是随机的, 因此蝙蝠对回放声波产生适应的可能性相对较小。

但是, 蝙蝠个体对叫声A (不包含非线性现象) 和叫声B (包含随机混乱型非线性现象) 的反应具有显著性差异, 已经说明具有非线性现象的声波更能引起蝙蝠的注意, 进而导致更强烈的行为反应。大足鼠耳蝠在激进状态下发出具有非线性现象的声波, 如蝙蝠个体相互接近时或竞争食物和领地时, 相对不可预测性和突然性较高的叫声不容易被忽略, 可能比一般叫声能够更好地起到调停与其他蝙蝠个体之间接触的作用, 减少打斗的升级和过多的能量消耗 (Owren et al. 2001)。我们推测, 蝙蝠前臂移动和发出回声定位脉冲两种行为反应, 可能预示着蝙蝠听到非线性叫声倾向于采取的行为反应, 是探测周围环境和为可能发生的肢体接触或逃跑做准备。

非线性现象对蝙蝠的生存具有十分重要的意义, 蝙蝠大多集群生活且主要靠声波来相互交流 (Davidson et al. 2004), 众多的蝙蝠个体之间相互发声容易导致蝙蝠对叫声的适应, 而

具有非线性现象的叫声可以避免这种情况的发生。同时, 已有研究发现, 大足鼠耳蝠主要在池塘或水库等开阔的水面环境进行捕食 (Ma et al. 2003)。因此, 适时躲避同种个体或者天敌更加能够提高自身的适合度, 非线性现象可能是蝙蝠在长期的进化中形成的避免适应叫声的机制。

本研究通过回放实验, 表明大足鼠耳蝠对非线性现象叫声的行为反应符合“不可预测性假说”, 同时仍有许多问题需要进一步验证, 如蝙蝠对第三种过渡类型的叫声组合与另外两种的反应差异情况, 蝙蝠对自身发出的叫声类型和同一物种其他个体的叫声类型的行为反应是否存在差异情况等。另外, 本实验过程在室内展开, 蝙蝠在自然状态下发出的具有非线性现象的叫声是否能够引起不可预测性和防止同种的适应有待进一步验证。

## 参 考 文 献

- Barclay R M R. 1982. Interindividual use of echolocation calls: eavesdropping by bats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10(4): 271–275.
- Beeman K. 1998. *Animal Acoustic Communication*. Heidelberg: Springer-Verlag, 59–103.
- Blumstein D T, Richardson D T, Cooley L, et al. 2008. The structure, meaning and function of yellow-bellied marmot pup screams. *Animal Behaviour*, 76(3): 1055–1064.
- Bohn K M, Schmidt-French B, Ma S T, et al. 2008. Syllable acoustics, temporal patterns, and call composition vary with behavioral context in Mexican free-tailed bats. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 124(3): 1838–1848.
- Burmeister S S, Ophir A G, Ryan M J, et al. 2002. Information transfer during cricket frog contests. *Animal Behaviour*, 64(5): 715–725.
- Davidson S M, Wilkinson G S. 2004. Function of male song in the greater white-lined bat, *Saccopteryx bilineata*. *Animal Behaviour*, 67(5): 883–891.
- Fee M S, Shraiman B, Pesaran B, et al. 1998. The role of nonlinear dynamics of the syrinx in the vocalizations of a songbird.

- Nature, 395(6697): 67–71.
- Fernandez A A, Fasel N, Knürnschild M, et al. 2014. When bats are boxing: aggressive behaviour and communication in male Seba's short-tailed fruit bat. *Animal Behaviour*, 98: 149–156.
- Fitch W T, Neubauer J, Herzel H. 2002. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behaviour*, 63(3): 407–418.
- Hofmann H A, Schildberger K. 2001. Assessment of strength and willingness to fight during aggressive encounters in crickets. *Animal Behaviour*, 62(2): 337–348.
- Kanwal J S, Matsumura S, Ohlemiller K, et al. 1994. Analysis of acoustic elements and syntax in communication sounds emitted by mustached bats. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 96(3): 1229–1254.
- Kazial K A, Kenny T L, Burnett S C. 2008. Little brown bats (*Myotis lucifugus*) recognize individual identity of conspecifics using sonar calls. *Ethology*, 114(5): 469–478.
- Kobayasi K I, Hage S R, Berquist S, et al. 2012. Behavioural and neurobiological implications of linear and non-linear features in larynx phonations of horseshoe bats. *Nature Communications*, 3(11): 1184.
- Kunz T H, Lumsden L F. 2003. *Bat Ecology*. Chicago: University of Chicago Press, 3–89.
- Li Y Y, Wang J, Metzner W, et al. 2014. Behavioral responses to echolocation calls from sympatric heterospecific bats: implications for interspecific competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(4): 657–667.
- Logue D M, Abiola I O, Rains D, et al. 2010. Does signalling mitigate the cost of agonistic interactions? A test in a cricket that has lost its song. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 277(1693): 2571–2575.
- Lu G J, Lin A Q, Luo J H, et al. 2013. Phylogeography of the Rickett's big-footed bat, *Myotis pilosus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a novel pattern of genetic structure of bats in China. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1): 241–241.
- Ma J, Jones G, Zhang S Y, et al. 2003. Dietary analysis confirms that Rickett's big-footed bat (*Myotis ricketti*) is a piscivore. *Journal of Zoology*, 261(3): 245–248.
- Manser M B. 2001. The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 268(1483), 2315–2324.
- Owren M J, Rendall D. 2001. Sound on the rebound: bringing form and function back to the forefront in understanding nonhuman primate vocal signaling. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 10(2): 58–71.
- Rendall D. 2003. Acoustic correlates of caller identity and affect intensity in the vowel-like grunt vocalizations of baboons. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 113(6): 3390–3402.
- Rice A N, Land B R, Bass A H. 2011. Nonlinear acoustic complexity in a fish 'two-voice' system. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 278(1725): 3762–3768.
- Riede T, Owren M J, Arcadi A C. 2004. Nonlinear acoustics in pant hoots of common chimpanzees (*Pan troglodytes*): frequency jumps, subharmonics, biphonation, and deterministic chaos. *American Journal of Primatology*, 64(3): 277–291.
- Smith A T, Johnston C H, Jones G. 2012. *Myotis pilosus*. Ver. 3.1. [EB/OL]. [2014-10-20]. <http://www.iucnredlist.org/details/14193/0>.
- Stoeger A S, Charlton B D, Kratochvil H, et al. 2011. Vocal cues indicate level of arousal in infant African elephant roars. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 130(3): 1700–1710.
- Suthers R A, Narins P M, Lin W Y, et al. 2006. Voices of the dead: complex nonlinear vocal signals from the larynx of an ultrasonic frog. *The Journal of Experimental Biology*, 209(24): 4984–4993.
- Tembrock G. 1959. *Tierstimmen. Eine Einführung in die Bioakustik*. Ziemsens: Wittenberg, 285.
- Townsend S W, Manser M B. 2011. The function of nonlinear phenomena in meerkat alarm calls. *Biology Letters*, 7(1): 47–49.
- Tyson R B, Nowacek D P, Miller P J O. 2007. Nonlinear phenomena in the vocalizations of North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) and killer whales (*Orcinus orca*). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 122(3): 1365–1373.

- Ulanovsky N, Fenton M B, Tsoar A, et al. 2004. Dynamics of jamming avoidance in echolocating bats. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 271(1547): 1467–1475.
- Voigt-Heucke S L, Taborsky M, Dechmann D K N. 2010. A dual function of echolocation: bats use echolocation calls to identify familiar and unfamiliar individuals. *Animal Behaviour*, 80(1): 59–67.
- Volodina E V, Volodin I A, Isaeva I V, et al. 2006. Biphonation may function to enhance individual recognition in the dhole, *Cuon alpinus*. *Ethology*, 112(8): 815–825.
- Wilden I, Herzog H, Peters G, et al. 1998. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization. *Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording*, 9(3): 171–196.