

# 马铁菊头蝠幼蝠能够辨别种群间 回声定位声波差异

侯淋淋 林爱青 冯江\*

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:** 蝙蝠的回声定位声波普遍存在地理变化, 然而尚不清楚幼蝠在扩散前能否辨别不同种群间的声波差异。本文采用“双选择声学回放实验”, 研究马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*) 幼蝠 (1月龄) 对回声定位声波地理变化的辨别能力及行为反应。采用4个行为参数衡量幼蝠对本种群 (CC) 与外种群 (JN) 回声定位声波的行为反应: 每一回放室飞入的次数、飞行时间、停留次数、探测时间。Mann-Whitney *U* tests 表明, 马铁菊头蝠1月龄个体对回放声波的行为反应, 除每一回放室停留的次数外, 其他3个参数均存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), 且在本种群声波回放室 (CC) 的飞行次数和时间以及探测时间均高于外种群声波回放室 (JN)。对4个行为参数进行主成分分析, Mann-Whitney *U* tests 表明, 回放本种群声波 (CC) 与外种群声波 (JN) 之间, 第一主成分得分 (PC1) 存在显著差异 ( $P < 0.01$ )。配对 *T* 检验表明, 幼蝠对本种群声波反应更加强烈 (PC1:  $t_{10} = 5.25$ ,  $P < 0.001$ ; PC2:  $t_{10} = 2.34$ ,  $P < 0.05$ )。本研究说明马铁菊头蝠幼蝠能够辨别不同种群间回声定位声波的差异。

**关键词:** 声信号辨别; 回声定位声波; 种群分歧; 马铁菊头蝠

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2017) 05-737-08

## The Juveniles of Greater Horseshoe Bats Can Discriminate the Difference of Echolocation Calls from Different Populations

HOU Lin-Lin LIN Ai-Qing FENG Jiang\*

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

**Abstract:** The geographical variation in bat echolocation calls is common. However, it is not clear whether juveniles of bats are able to discriminate the echolocation differences between populations before the juveniles' diffusion. In this study, we used two-choice playback experiments to detect the discrimination ability and behavioural response of juveniles (one-month old) to geographical variation in echolocation calls of the Greater Horseshoe Bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). We used four response parameters to measure

**基金项目** 国家自然科学基金青年基金项目 (No. 31500314) 与面上项目 (No. 31670390), 中央高校基本科研业务费资助项目 (No. 130028672, 2412016KJ045);

\* 通讯作者, E-mail: fengj@nenu.edu.cn;

**第一作者介绍** 侯淋淋, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: houll488@nenu.edu.cn。

收稿日期: 2017-01-06, 修回日期: 2017-03-26 DOI: 10.13859/j.cjz.201705002

the behaviour of juveniles towards to either local or foreign echolocation calls: number of flights, time spent in flight, number of landings, and time spent in detection. The result showed that there was a significant difference in number of flights, time spent in flight and time spent in detection by Mann-Whitney *U* test ( $P < 0.05$ ), but no any significant difference in number of landings (Fig. 2) was detected. Overall, the juveniles flew more often and spent more time in flying to detect the calls made by local population than those made by the foreign populations (Fig. 2, Table 1). We performed a principal component analysis for the four response parameters of juveniles and found out that there were statistically significant differences in the PC1 scores between playback treatments ( $P < 0.01$ ) for the result of Mann-Whitney *U* tests. The juveniles responded more strongly to local than to foreign echolocation calls (PC1:  $t_{10} = 5.25$ ,  $P < 0.001$ ; PC2:  $t_{10} = 2.34$ ,  $P < 0.05$ ) by the paired samples Student's *t* tests. This study showed that the juveniles of the Greater Horseshoe Bats was capable to discriminate the acoustic difference between their own population and other population.

**Key words:** Acoustic discrimination; Echolocation call; Population divergence; Greater Horseshoe Bats, *Rhinolophus ferrumequinum*

蝙蝠的回声定位声波普遍存在地理变化 (Jiang et al. 2015), 其地理变化模式与原因已有许多相关报道, 然而关于其地理变化所造成的影响却知之甚少。目前仅有两例菊头蝠回声定位声波种群差异对成年个体声信号识别影响的报道 (Bastian et al. 2015, Lin et al. 2016), 尚无关于蝙蝠幼蝠对回声定位声波种群间差异的辨别行为研究。

马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*) 隶属翼手目 (Chiroptera) 菊头蝠科 (Rhinolophidae) 菊头蝠属, 广泛分布于中国、日本、中亚及欧洲地区, 是分布最广泛的蝙蝠之一。其回声定位声波属于调频-恒频-调频 (FM-CF-FM) 型, 能量主要集中在第二谐波恒频 (CF) 部分。该物种在我国存在显著的遗传及回声定位声波分化, Sun 等 (2013) 结合遗传距离和声学距离, 将中国马铁菊头蝠划分为 3 个谱系, 东北谱系、中东谱系和西南谱系, 这 3 个谱系回声定位声波峰频分别为 68.6 ~ 69.6 kHz、75.6 ~ 76.8 kHz 和 72.8 ~ 73.4 kHz。其回声定位声波的地理变化很大程度上是由对当地环境温度的适应以及文化漂变所导致。该物种是研究回声定位声波地理变化社群影响的良好选择。

Lin 等 (2016) 通过双选择以及习惯-去习

惯声学回放实验, 证实了马铁菊头蝠成蝠能够辨别种群间回声定位声波的差异, 并偏好本种群声波。然而马铁菊头蝠幼蝠能否辨别种群间回声定位声波的差异尚不清楚。幼蝠对声信号的辨别能力可能影响其扩散以及最终叫声特征 (Todt et al. 2003, Helm et al. 2006, Kiefer et al. 2006)。因此, 研究马铁菊头蝠幼蝠扩散前对不同种群声信号差异的辨别行为, 对揭示其声信号种群分歧的社会影响具有重要意义 (Shizuka 2014)。本文以马铁菊头蝠幼蝠为研究对象, 采用双选择声学回放实验, 拟解决以下问题: 马铁菊头蝠幼蝠能否辨别不同种群间回声定位声波的差异; 马铁菊头蝠幼蝠是否更偏好于本种群回声定位声波。

## 1 研究方法

### 1.1 蝙蝠采集与饲养

2015 年 8 月 1 日, 在吉林省长春市马铁菊头蝠的一栖息山洞, 日落后在洞口张网捕捉蝙蝠, 确认年龄及性别, 将当年出生的 11 只 (3♂, 8♀) 马铁菊头蝠幼蝠带回实验室。利用游标卡尺测量前臂长以及髁间距。将蝙蝠前臂伸展于一个透明的固体塑料薄膜上, 通过手电筒在薄膜下方照射第四掌-趾骨关节处 (髁间距) 观察愈合程度 (Sharifi 2004), 关节处透明表明髁间

距未愈合。骺间距愈合的个体为成体，未愈合的个体为幼体，且骺间距长度越小，幼体年龄越大 (Brunet-Rossinni et al. 2009)。本研究 11 只幼蝠前臂长约为 56.31 mm，骺间距约 1.43 mm。研究组长期野外观察发现此山洞马铁菊头蝠雌蝠在 6 月末（或 7 月初）分娩，且根据年龄与前臂长 (Liu et al. 2007)、年龄与骺间距 (Liu et al. 2009) 的关系，判断 11 只幼蝠年龄约为 1 月龄。

将 11 只幼蝠饲养在模拟半自然状态的房间内（长 6.5 m，宽 5.5 m，高 2.1 m），温度约 23℃，相对湿度约 65%，控制光照周期（光照 06:00 ~ 18:00 时，无光照 18:00 ~ 06:00 时）。幼蝠个体可以在房间内自由飞行并摄取面包虫与水。实验结束后将幼蝠放回野外捕捉地。

## 1.2 双选择声学回放实验

回放声波文件由 Lin 等 (2016) 提供，分别来源于吉林长春 (CC:  $n = 25$ , 14♂, 11♀) 和山东济南 (JN:  $n = 17$ , 8♂, 9♀) 种群成年个体 (图 1a)。这两个种群的回声定位声波主频 (peak frequency of second harmonic) 存在明显差异，长春种群 (CC) ( $68.96 \pm 0.33$ ) kHz，济南种群 (JN) ( $76.89 \pm 0.38$ ) kHz (图 1b; Lin et al. 2016)。每个种群合成 5 个持续时间为 20 s 的声波回放文件 (包括 CC1 ~ CC5 和 JN1 ~ JN5)，每个回放文件中包括该种群 6 只个体 (3♀, 3♂) 的回声定位声波，其中任意两个回放文件之间至少有 3 只个体不同；每个声波回放文件中，来自每只蝙蝠的回声定位声波脉冲数量是随机的，但不少于 3 个，从而保证了合成的声波回放文件用于检验个体能否分辨种群间回声定位声波差异，而不受种群内个体及性别的影响。两种群声波文件共组成 25 种回放组合 (CC<sub>n</sub>-JN<sub>n</sub>，其中  $n = 1, 2, 3, 4$  或 5)。

双选择声学回放实验装置如图 1c 所示 (参考 Lin et al. 2016)。将一泡沫板置于笼子如图所示位置，将笼子分成 3 室 (A、B、C)。A 和 B 室笼子壁各放置一超声波扬声器 (Ultrasonic Dynamic Speaker Vifa, Avisoft

Bioacoustics, Berlin, Germany)，每个扬声器通过扩音器连接一个超声波回放界面 (UltraSoundGate player 116, Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany)，用以回放声波文件。C 室及笼子一侧壁各放置一台红外摄像机 (Sony HDR PJ760E, Sony, Tokyo, Japan) 以监测马铁菊头蝠幼蝠行为。将 11 只幼蝠按 A ~ K 顺序依次编号，实验时分别将幼蝠个体悬挂于 C 室，一个扬声器回放长春种群回声定位声波文件 (CC)，另一扬声器同时回放济南种群声波文件 (JN)，录制幼蝠的行为反应，直到其对声刺激不再有反应时停止录像。每只个体随机选择一种组合文件进行回放。两回放室随机选择其中一个种群文件，即 A 室随机播放 CC 或 JN 文件，则 B 室播放 JN 或 CC 文件。为了保证幼蝠的行为反应是自发的并且防止伪重复，每只个体在随机的回放组合下只进行一次实验。幼蝠持续梳理毛发或保持沉默超过 45 s，视为其对声刺激不再有反应。采用 4 个行为参数衡量幼蝠对回放回声定位声波的行为反应：每一回放室飞入的次数 (number of flights)；每一回放室飞行的时间 (time spent in flight)；每一回放室停留的次数 (number of landings)；每一回放室探测的时间 (time spent in detection)。探测的时间定义为幼蝠在回放室内悬挂或在铁丝网壁上爬动所用的时间。

## 2 数据分析

由于所测得的部分行为反应结果为 0，在数据分析前，将所测行为参数进行  $X + 1$  转换。运用 Mann-Whitney  $U$  tests 分别检验回放长春 (CC) 和济南种群 (JN) 声波间，马铁菊头蝠幼蝠的 4 个行为反应参数是否存在差异。另外，对 4 个行为反应参数进行主成分分析，运用 Mann-Whitney  $U$  tests 检验分别比较声波回放种群间 (CC 与 JN) 以及声波回放位置间 (A 室与 B 室) 主成分得分的差异，以说明幼蝠的行为反应是否受到声波种群来源及声波回放位置的影响。此外，运用配对  $T$  检验明确长春种

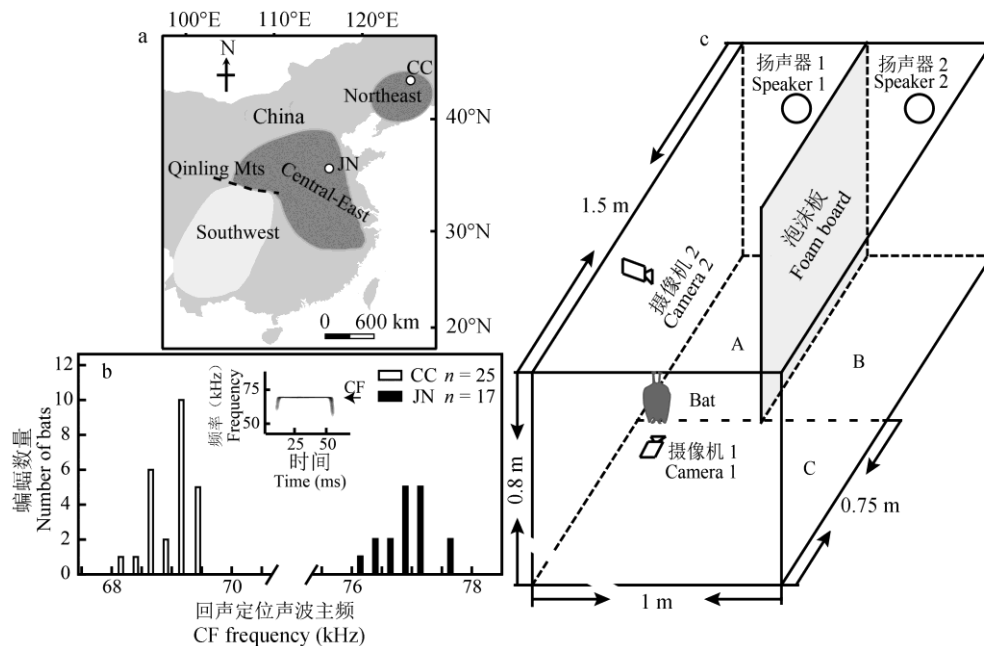


图 1 样本采样点、回声定位声波峰频频次分布图以及实验装置图 (参考 Lin et al. 2016)

Fig. 1 Location of sample collection, peak frequency distribution of echolocation and experimental set-ups

(Adapted from Lin et al. 2016)

a. 样本采样点图, CC: 长春, JN: 济南, Northeast: 东北谱系, Central-East: 中东谱系, Southwest: 西南谱系; b. 长春 (CC) 及济南 (JN) 种群马铁菊头蝠回声定位声波静息峰频分布图, 小坐标图: 马铁菊头蝠回声定位声波声谱图; c. 双选择实验装置图。

a. Map of sampling localities, CC: Changchun, JN: Jinan; b. Peak frequency distribution of *Rhinolophus ferrumequinum* from Changchun (CC) and Jinan (JN). The small plot in Fig. 1b is the spectrum of the echolocation in *Rhinolophus ferrumequinum*; c. Experimental set-ups for two-choice experiments.

群 (CC) 回放声波与济南种群 (JN) 回放声波间主成分得分是否存在差异, 若存在差异则认为幼蝠可以辨别两种群声波的差异, 并且  $t$  值大于 0 表示对本种群声波反应强烈, 小于 0 表示对外种群声波反应强烈。

所有的分析均在 SPSS v22.0 (IBM SPSS Statistics for Windows, IBM Corporation, Armonk, NY, USA) 中进行。配对  $T$  检验前, 运用 K-S 检验确定成对主成分得分的差值是否符合正态分布, 结果表明第一主成分得分 (PC1) 差值 (K-S,  $Z = 0.67, P > 0.05$ ) 以及第二主成分得分 (PC2) 差值 (K-S,  $Z = 0.795, P > 0.05$ ) 均符合正态分布。

### 3 结果

对 11 只马铁菊头蝠幼蝠回放回声定位声波刺激, 所有幼蝠均快速发出回声定位叫声, 平均在回放开始 1 min 后飞向回放室 (范围 1 ~ 164 s)。4 只幼蝠在 3 s 内快速飞向回放室, 其中 2 只 (个体 C 和 E) 迅速飞向长春 (CC) 声波回放室, 并一直停留未飞出, 说明其能够快速辨别 CC 和 JN 声波。11 只幼蝠在本种群 (CC) 声波回放室的飞行次数和时间以及探测时间均高于外种群 (JN) 声波回放室 (图 2, 表 1)。其在每一个回放室的飞行次数 (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 28, n_1 = n_2 = 11, P < 0.05$ ; 图 2a)、飞行时间 (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 28.5, n_1 = n_2 = 11, P < 0.05$ ; 图 2b)、探测时间 (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 8, n_1 = n_2 = 11, P < 0.05$ ; 图 2d) 均存在显著差异, 在每一回放室

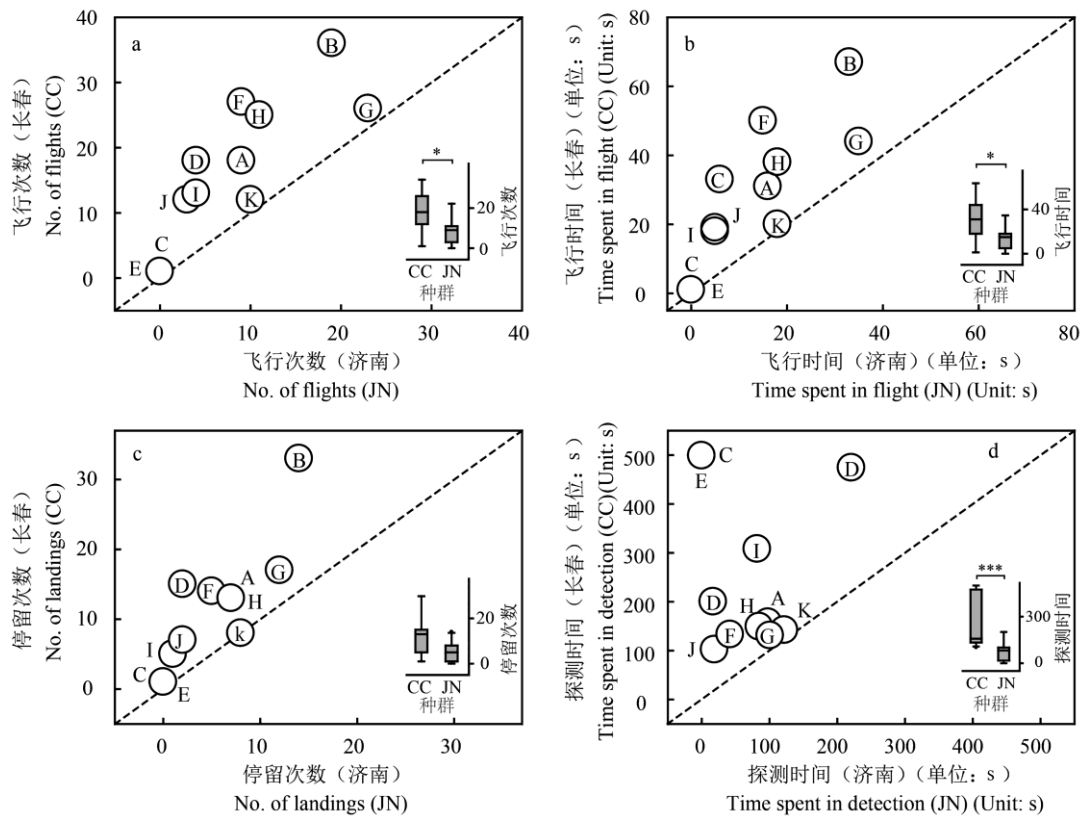


图 2 马铁菊头蝠幼蝠双选择实验结果

Fig. 2 Results of two-choice experiments for juveniles of the *Rhinolophus ferrumequinum*

圆圈代表每只幼蝠个体，圆圈内及旁边的字母代表个体编号。虚线以上个体表明其在长春种群回放室的飞行次数、飞行时间、停留次数、探测时间均大于济南种群回放室。右下角箱图为回放 CC 和 JN 声波时幼蝠行为反应的总体分布（图 c 中 JN 种群箱图上方的点代表幼蝠在该种群回放室停留次数的极端值）。基于 Mann-Whitney *U* test 的统计学显著性水平，\*  $P < 0.05$ ，\*\*  $P < 0.01$ ，\*\*\*  $P < 0.001$ 。

Each circle with a capital letter indicates a bat. The letters in/near the circles represent the individual number. The individuals above the dash line flew and landed more often and spent more time in flight and detection in the CC compartments than JN compartment. Boxplots in lower right depict the overall distribution of behaviors in CC and JN compartments (The dot over the boxplot of JN population in Fig. c represents the extremum). Statistically significant levels based on Mann-Whitney *U* test: \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ .

表 1 马铁菊头蝠幼蝠对回放声波的行为反应

Table 1 The behavioral response of juveniles of the *Rhinolophus ferrumequinum*

行为参数 Response parameters	回放声波 Playback signal	
	长春 Changchun (CC)	济南 Jinan (JN)
飞行次数 Number of flights	17 ± 11	8 ± 7.4
飞行时间 Time spent in flight (s)	29 ± 20	14 ± 12
停留次数 Number of landings (n)	12 ± 9	5 ± 5
探测时间 Time spent in detection (s)	254 ± 162	72 ± 66

的停留次数 (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 31.5$ ,  $n_1 = n_2 = 11$ ,  $P > 0.05$ ; 图 2c) 差异不明显。

对 4 个行为反应参数进行主成分分析, 第一、第二主成分共解释 4 个行为反应参数 98.42% 的变化 (表 2)。回放本种群声波 (CC) 与外种群声波 (JN) 之间, 第一主成分得分 (PC1) 存在显著差异 (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 21$ ,  $n_1 = n_2 = 11$ ,  $P < 0.01$ ), 第二主成分得分 (PC2) 差异不显著 (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 34$ ,  $n_1 = n_2 = 11$ ,  $P > 0.05$ )。此外, 第一主成分得分 (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 59.5$ ,  $n_1 = n_2 = 11$ ,  $P > 0.05$ ) 与第二主成分得分 (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 41.5$ ,  $n_1 = n_2 = 11$ ,  $P > 0.05$ ) 表明, 蝙蝠幼蝠的行为反应不受声波回放位置 (A 室或 B 室) 的影响。配对  $T$  检验结果表明, 幼蝠能够识别出两种群的声波, 且对本种群声波反应更加强烈 (PC1:  $t_{10} = 5.25$ ,  $P < 0.001$ ; PC2:  $t_{10} = 2.34$ ,  $P < 0.05$ )。

#### 4 讨论

本研究结果表明, 同时回放不同种群的回声定位声波, 马铁菊头蝠幼蝠的行为反应存在显著差异, 对本种群声波的反应更为强烈。对本种群声波更强烈的行为反应通常存在以下两种解释: 1) 个体偏好与本种群相似的声波。与本种群相似的声波特征被认为能够适应当地环境条件, 个体倾向于选择能够发出相似声波的个体进行交配以提高适合度 (Baker et al. 1985)。2) 个体排斥与自身相似的声波。相似声波特征的个体可能意味着对食物、空间等资源进行竞争 (McArthur 1986), 个体排斥与其

竞争的对手。Lin 等 (2016) 研究了马铁菊头蝠成体对种群间回声定位声波差异的识别行为反应, 发现了与本研究相似的结果, 即对本种群的声波反应更强烈, 并认为第一种解释更能说明研究结果, 主要原因在于: 1) 蝙蝠对回放声波表现出的友好行为, 与其他研究所观察到的蝙蝠警惕或威胁的行为明显不同 (Bohn et al. 2008, Fernandez et al. 2014); 2) 回声定位声波在蝙蝠性选择及交配过程中具有重要作用 (Schuchmann et al. 2012, Liu et al. 2013, Grilliot et al. 2014, Puechmaille et al. 2014, Grilliot et al. 2015); 3) 回声定位声波的分歧被认为可能会导致繁殖隔离甚至物种形成 (Kingston et al. 2004, Wilkins et al. 2013)。本研究同样发现, 马铁菊头蝠幼蝠对长春种群回放声波表现出友好行为, 如围绕扬声器飞行或爬行, 意味着幼蝠更强烈的行为反应可能是对本种群回声定位声波的一种偏好。

本研究对蝙蝠幼蝠扩散行为及社群交流具有一定的启发。动物幼体发育到一定时期普遍存在向外扩散的现象, 这种行为可降低近亲繁殖 (Greenwood 1980) 和资源竞争 (Newton et al. 1983, Nilsson 1989)。当扩散至新生境, 扩散个体与当地个体间的识别将影响扩散个体的生存及彼此间基因流水平 (Mortega et al. 2014)。本研究表明, 马铁菊头蝠幼蝠更偏好本种群声波, 由于蝙蝠回声定位声波在交配选择过程中具有重要作用, 扩散个体很可能更加偏好于选择具有本种群回声定位声波特征的个体进行交配。在具有声波差异的种群边界区域, 声波分歧很可能影响幼蝠个体识别与扩散, 促进繁殖

表 2 主成分分析前两个主成分的特征值、解释总体变异量及其累计值

Table 2 Eigenvalues, percentage of total variance explained and cumulative variance explained of the first two principal components for the principal component analysis

主成分 Principal component (PC)	特征值 Eigenvalue	占总体变异比例 (%) Variance explained	累计占总体变异比例 (%) Cumulative variance explained
第一主成分 PC1	3.023	75.57	75.57
第二主成分 PC2	0.914	22.85	98.42

隔离。马铁菊头蝠在中国境内的中东部和西南部边界种群间明显的声波及遗传分化支持这一观点 (Flanders et al. 2011, Sun et al. 2013)。然而该观点也面临挑战。有证据表明, 马铁菊头蝠可能具有发声学习能力 (Jones et al. 1993, Sun et al. 2013, Knörnschild et al. 2014)。幼蝠扩散至邻近区域, 或许可学习当地种群的声波, 声波同质化有助于消除扩散个体与当地个体的社会歧视 (social discrimination), 促进基因流。至少在一些恒频 (CF) 蝙蝠中, 个体可改变声波频率以与邻近同伴的声波相匹配 (Hiryu et al. 2006)。类似现象在一些鸟类中得以支持 (Wright et al. 2005, Leader et al. 2008)。因此, 马铁菊头蝠幼蝠对本种群回声定位声波的行为偏好是否影响扩散行为与基因流水平, 还有待结合其发声学习及遗传方面进行研究。

此外, 本研究为蝙蝠回声定位声波的交流功能提供新证据。蝙蝠回声定位声波用于导航、定位及捕食猎物。近些年发现, 蝙蝠回声定位声波也存在一定的交流功能 (Kazial et al. 2008, Jones et al. 2011), 典型的例子是山蝠 (*Nyctalus noctula*) 能够通过偷听同伴的回声定位叫声, 更快地找到新的栖息地 (Ruczynski et al. 2007)。同时蝙蝠可以利用回声定位声波对个体 (Yovel et al. 2009)、性别 (Schuchmann et al. 2012)、成员关系 (Voigt-Heucke et al. 2010) 以及物种 (Bastian et al. 2015) 等信息进行识别。本研究结果表明, 马铁菊头蝠幼蝠可以依据回声定位声波对种群信息进行识别, 为蝙蝠回声定位声波的交流功能提供了新的行为学证据。

综上, 本文通过行为学研究, 证明了马铁菊头蝠幼蝠可以辨别种群间回声定位声波差异, 且更偏好本种群的回声定位声波; 验证了蝙蝠回声定位声波的交流功能; 对揭示蝙蝠幼蝠声学识别能力、回声定位声波的功能、回声定位声波地理变化的社群影响 (social consequences) 具有一定意义。

## 参 考 文 献

- Baker M C, Cunningham M A. 1985. The biology of bird-song dialects. *Behavioral and Brain Sciences*, 8(1): 85–133.
- Bastian A, Jacobs D S. 2015. Listening carefully: increased perceptual acuity for species discrimination in multispecies signalling assemblages. *Animal Behaviour*, 101: 141–154.
- 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. *Journal of the Acoustical Society of America*, 124(3): 1838–1848.
- Brunet-Rossini A, Wilkinson G, Kunz T, et al. 2009. *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Maryland: The Johns Hopkins University Press, 315–325.
- Fernandez A A, Fasel N, Knörnschild 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.
- Flanders J, Wei L, Rossiter S J, et al. 2011. Identifying the effects of the Pleistocene on the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, in East Asia using ecological niche modelling and phylogenetic analyses. *Journal of Biogeography*, 38(3): 439–452.
- Greenwood P J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior*, 28(4): 1140–1162.
- Grilliot M E, Burnett S C, Mendonça M T. 2014. Sex and season differences in the echolocation pulses of big brown bats (*Eptesicus fuscus*) and their relation to mating activity. *Acta Chiropterol*, 16(2): 379–386.
- Grilliot M E, Burnett S C, Mendonça M T. 2015. Choice experiments demonstrate that male big brown bats (*Eptesicus fuscus*) prefer echolocation calls of high copulatory females. *Acta Chiropterol*, 17(2): 411–417.
- Helm B, Fiedler W, Callion J. 2006. Movements of European Stonechats (*Saxicola torquata*) according to ringing recoveries. *Ardea*, 94(1): 33–44.
- Hiryu S, Katsura K, Nagato T, et al. 2006. Intra-individual variation in the vocalized frequency of the Taiwanese leaf-nosed bat, *Hipposideros terasensis*, influenced by conspecific colony members. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(8): 807–815.
- Jiang T, Wu H, Feng J. 2015. Patterns and causes of geographic variation in bat echolocation pulses. *Integrative Zoology*, 10(3): 241–256.
- Jones G, Ransome R D. 1993. Echolocation calls of bats are

- influenced by maternal effects and change over a lifetime. *Proceedings Biological Sciences*, 252(1334): 125–128.
- Jones G, Siemers B M. 2011. The communicative potential of bat echolocation pulses. *Journal of Comparative Physiology A*, 197(5): 447–457.
- Kazial K A, Pacheco S, Zielinski K N. 2008. Information content of sonar calls of little brown bats (*Myotis lucifugus*): potential for communication. *Journal of Mammalogy*, 89(1): 25–33.
- Kiefer S, Spiess A, Kipper S, et al. 2006. First-year Common Nightingales (*Lusciniameg arhynchos*) have smaller song-type repertoire sizes than older males. *Ethology*, 112(12): 1217–1224.
- Kingston T, Rossiter S J. 2004. Harmonic-hopping in Wallace's bats. *Nature*, 429(6992): 654–657.
- Knörnschild M, Feifel M, Kalko E K V. 2014. Male courtship displays and vocal communication in the polygynous bat *Carollia perspicillata*. *Behaviour*, 151(6): 781–798.
- Leader N, Geffen E, Mokady O, et al. 2008. Song dialects do not restrict gene flow in an urban population of the orange-tufted sunbird, *Nectarinia osea*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(8): 1299–1305.
- Lin A, Liu H, Chang Y, et al. 2016. Behavioural response of the greater horseshoe bat to geographical variation in echolocation calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(10): 1765–1776.
- Liu Y, Feng J, Jiang Y L, et al. 2007. Vocalization development of greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* (Rhinolophidae, Chiroptera). *Folia Zoologica*, 56(2): 126–136.
- Liu Y, Jin L R, Metzner W, et al. 2009. Postnatal growth and age estimation in big-footed myotis, *Myotis macrodactylus*. *Acta Chiropterologica*, 11(1): 105–111.
- Liu Y, Metzner W, Feng J. 2013. Vocalization during copulation behavior in greater horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Science Bulletin*, 58(18): 2179–2184.
- McArthur P D. 1986. Similarity of playback songs to self song as a determinant of response strength in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Animal Behaviour*, 34(1): 199–207.
- Mortega K G, Flinks H, Helm B. 2014. Behavioural response of a migratory songbird to geographic variation in song and morphology. *Frontiers in Zoology*, 11(1): 85.
- Newton I, Marquiss M. 1983. Dispersal of sparrow hawks between birthplace and breeding place. *Journal of Animal Ecology*, 52(2): 463–477.
- Nilsson J A. 1989. Causes and consequences of natal dispersal in the marsh tit, *Parus palustris*. *Journal of Animal Ecology*, 58(2): 619–636.
- Puechmaile S J, Borissov I M, Zsebok S, et al. 2014. Female mate choice can drive the evolution of high frequency echolocation in bats: a case study with *Rhinolophus mehelyi*. *PLoS One*, 9(7): e103452.
- Ruczynski I, Kalko E K, Siemers B M. 2007. The sensory basis of roost finding in a forest bat, *Nyctalus noctula*. *The Journal of Experimental Biology*, 210(Pt 20): 3607–3615.
- Schuchmann M, Puechmaile S J, Siemers B M. 2012. Horseshoe bats recognise the sex of conspecifics from their echolocation calls. *Acta Chiropterologica*, 14(1): 161–166.
- Sharifi M. 2004. Postnatal growth and age estimation in the Mehely's horseshoe bat (*Rhinolophus mehelyi*). *Acta Chiropterologica*, 6(1): 155–161.
- Shizuka D. 2014. Early song discrimination by nestling sparrows in the wild. *Animal Behaviour*, 92: 19–24.
- Sun K, Luo L, Kimball R T, et al. 2013. Geographic variation in the acoustic traits of greater horseshoe bats: testing the importance of drift and ecological selection in evolutionary processes. *PLoS One*, 8(8): 653–661.
- Todt D, Geberzahn N. 2003. Age-dependent effects of song exposure: song crystallization sets a boundary between fast and delayed vocal imitation. *Animal Behaviour*, 65(5): 971–979.
- 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.
- Wilkins M R, Seddon N, Safran R J. 2013. Evolutionary divergence in acoustic signals: causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3): 156–166.
- Wright T F, Rodriguez A M, Fleischer R C. 2005. Vocal dialects, sexbiased dispersal, and microsatellite population structure in the parrot *Amazona auropalliata*. *Molecular Ecology*, 14(4): 1197–1205.
- Yovel Y, Melcon M L, Franz M O, et al. 2009. The voice of bats: how greater mouse-eared bats recognize individuals based on their echolocation calls. *Plos Computational Biology*, 5(6): e1000400.