

白腹管鼻蝠成体交流声波多样性

陈寒嫣 张亢亢 张琳 郭春艳 唐倩倩 林洪军 刘颖 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 130024

摘要: 小蝙蝠亚目即通常所说的蝙蝠,是哺乳动物中群居程度最高的类群之一,主要依靠声学信号在黑暗环境中进行交流并维持社群结构,很多蝙蝠种类的交流声波具有极高的多样性,但是目前关于特定种类蝙蝠交流声波的研究还比较缺乏。我们通过录制白腹管鼻蝠(*Murina leucogaster*)成体的声波,深入研究其交流声波声谱特征,根据交流声波在声谱图上的形状对声波类型进行初步划分,并利用主成分分析(PCA)和判别分析(DFAs)进行验证。结果表明,其交流声波在声谱结构上具有较高多样性,分为16种不同的音节类型,其中包括13种简单音节和3种组合音节,大多数音节都具有多谐波结构。简单音节可分为9种调频音节、2种准恒频音节和2种噪音,组合音节由简单音节无间隔地组合而成。第一谐波最大频率、第一谐波带宽、持续时间为与调频音节类型相关的主要参数。本研究结果为今后进一步开展研究蝙蝠发声行为的行为学意义和声波交流的神经生理学机制方面的研究奠定了基础。

关键词: 白腹管鼻蝠;交流声波;音节类型;声谱特征

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2014)01-13-11

Variation in Communication Vocalization of Adult Greater Tube-Nose Bats, *Murina leucogaster*

CHEN Han-Yan ZHANG Kang-Kang ZHANG Lin GUO Chun-Yan
TANG Qian-Qian LIN Hong-Jun LIU Ying FENG Jiang*

Northeast Normal University, Jilin Province, Protection and Utilization of Animal Resources Laboratory, Changchun 130024, China

Abstract: Bats belonging to Microchiroptera have been known one of the most gregarious mammals. They rely mainly on acoustic signals to communicate in darkness and maintain their social structures. Some species demonstrate a diverse repertoire of syllables, but few studies have conducted on their social calls for specific species. We recorded the social vocalizations of captive adult *Murina leucogaster* and analyzed its spectral characteristics based on the shape of sound wave in the spectrogram. Communication calls were grouped together into preliminary vocalization types based on their visual similarity in sonograms, and then we performed a principal component analysis (PCA) and a discriminant function analysis (DFAs) to confirm the preliminary classification. The results show that *M. leucogaster* possess a rich repertoire of social vocalizations with sixteen distinct syllable types. These syllables were further categorized into 13 simple syllables and 3 composite syllables, and most of them had multiple harmonics. Simple syllables can be classified into 9 frequency modulation syllables, 2 quasi-constant frequency syllables and 2 noise burst syllables. Composite syllables

基金项目 吉林省科技厅自然科学基金青年基金项目(No. 20100148),教育部博士点基金新教师基金项目(No. 20110043120015),东北师范大学国家大学生创新性实验计划项目(No. 201210200092);

* 通讯作者, E-mail: fengj@nenu.edu.cn;

第一作者介绍 陈寒嫣,女,本科生;研究方向:保护生物学;E-mail: chenhy144@nenu.edu.cn。

收稿日期:2013-06-09,修回日期:2013-09-10

consist of simple syllables conjoined without any silent interval. Maximum frequency of fundamental frequency, bandwidth of fundamental frequency and duration were highly correlated to the types of frequency modulation syllables. These results provide a basis for future studies not only of the behavioral significance of vocalization, but also of the neural basis of vocal communication in the *M. leucogaster*.

Key words: *Murina leucogaster*; Communication calls; Syllable types; Spectrogram characteristics

蝙蝠是高度群居的哺乳动物,不仅发出用于导航和定位的回声定位声波,还发出用于维持社群结构的交流声波 (Davidson et al. 2004)。大多数小蝙蝠亚目的蝙蝠具有复杂的社群结构,其交流声波具有在社群中进行个体间识别、通讯、警示、求救、求偶等重要作用,具有高度复杂性和多样性 (Pfalzer et al. 2003)。而且,不同种类的蝙蝠,尤其是回声定位声波类型不同的蝙蝠,其交流声波声谱特征具有明显的种间差异。因此,对不同种类蝙蝠的交流声波特征和类型进行研究,有助于阐明蝙蝠个体识别、种内交流、交配选择等生态行为,也是揭示蝙蝠发声的行为学动机和神经生理机制的重要基础。

近年来,关于蝙蝠交流声波的研究逐渐增多,一些蝙蝠种类的交流声波多样性得到了详尽描述,如鼯形长舌叶口蝠 (*Glossophaga soricina*) 至少有 15 种交流声波类型 (Knörnschild et al. 2010),马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*) 的交流声波可分为 17 种不同音节,分别为 10 种简单音节和 7 种组合音节 (Ma et al. 2006),雄性大银线蝠 (*Saccopteryx bilineata*) 有 21 种简单音节和 62 种组合音节 (Davidson et al. 2002, Behr et al. 2004)、巴西犬吻蝠 (*Tadarida brasiliensis*) 的 16 种发声行为可根据行为背景划分为求偶、母婴交流、飞行叫声等 6 种类型 (Bohn et al. 2008) 等,但是现有的关于蝙蝠交流声波研究多为对一个种类特定行为的交流声波进行描述,对同一种类蝙蝠交流声波多样性的系统、全面研究还较少见 (Fenton 2003, Pfalzer et al. 2003)。此外,对回声定位声波为调频型 (frequency modulation, FM) 型蝙蝠的研究表明,其交流声波同样具有较高的多样性 (Knörnschild et al. 2010, Gadziola et al. 2012),且具有独特的、区别于恒频型蝙蝠的交流声波类型 (Ma et al. 2006)。同时,调频型蝙蝠

不同种类间交流声波也存在显著的种间差异 (Bohn et al. 2009)。因此,研究调频型蝙蝠交流声波多样性不仅可验证调频型与恒频型蝙蝠交流声波的差异性,也有助于今后对调频型蝙蝠交流声波种间相似性和差异性的研究。但是,目前对蝙蝠交流声波多样性的研究主要集中于回声定位声波为恒频 (constant frequency, CF) 的蝙蝠,对回声定位声波为调频的蝙蝠交流声波研究还非常缺乏。

白腹管鼻蝠 (*Murina leucogaster*) 属蝙蝠科 (Vespertilionidae) 管鼻蝠属,回声定位声波为持续时间较短 (2.6 ~ 185.5 ms)、基频范围为 16.8 ~ 102.9 kHz 的调频型声波,其与发声有关鼻部形态特殊,呈明显的管状,是蝙蝠回声定位声波行为生态学研究的主要对象之一,但国内外尚未见关于其交流声波多样性的报道 (马杰等 2004)。在本研究中,我们录制了白腹管鼻蝠的交流声波,定量分析了交流声波的声谱特征,对声波类型进行了划分。研究结果是对被普遍忽视的蝙蝠交流声学生态研究的重要补充,为深入理解白腹管鼻蝠不同类型叫声的行为学意义和生理学机制提供重要依据。

1 材料与方法

1.1 样本采集 2012 年 5 ~ 6 月,在吉林省集安市榆林镇治安村大砬子洞 (125°50'E, 41°3'N) 开展野外工作。大砬子洞海拔 325 m,洞内平均温度 15°C,平均相对湿度 80%,洞口高度约 3 m,洞内高度约 7 m,洞内宽度约 12 m。于当地标准日落时间 20 min 后,蝙蝠出洞捕食时利用雾网在洞口捕捉成蝠样本 14 只 (雌蝠 7 只,雄蝠 7 只) 带回模拟山洞环境、光周期颠倒的实验室内 (Ma et al. 2006, Liu et al. 2013)。将蝙蝠在实验室 (长 × 宽 × 高为 5 m ×

8 m × 3 m)内饲养,以面包虫(*Tenebrio molitor*)和添加维生素的水进行喂养。实验室的四角用防水塑料围成 1 m × 1 m × 3 m 封闭空间(封顶),模拟蝙蝠在山洞中的栖息地。在开灯期间(模拟白天),蝙蝠大多数时间聚集在模拟栖息地中,是社群交流的活跃期。

1.2 交流声波的录制 声波的录制主要在蝙蝠较为活跃的夏季完成。为区分不同蝙蝠个体,利用不同颜色的无毒指甲油对蝙蝠进行标记。为了优化录音效果,每天在蝙蝠交流活跃期,每次随机选择 4 只蝙蝠(2 雄 2 雌)移入已进行隔音处理的小笼子(长 × 宽 × 高为 20 cm × 10 cm × 10 cm)中,在笼外 10 ~ 20 cm 处放置超声波监听仪(Sound Gate 116, Avisoft Bioacoustics),将监听仪探头对准蝙蝠头部,待蝙蝠适应笼中环境后,开始录音,每次录音持续时间 8 h。录音同时,采用红外线摄像机录制蝙蝠交流行为,录像与录音时间一一对应。

1.3 交流声波的分析 在录得的声波文件中挑选强度较高的声波样本,根据录得的交流声波在声谱图上几何形状的相似性对其进行初步分类,并采用专业声谱分析软件 Avisoft-SASLab Pro version 5.1 (Avisoft Bioacoustics)进行声波分析。利用标准的阈值水平(5%)和持续时间(1 或 10 ms)来自动探测声波的起始和终止,必要时可手动调整声波的起始和终止。将各音节的振幅除以其自身最大振幅从而标准化各音节的振幅。采用哈明窗(Hamming window)分析,时域波形图中 FFT 点数为 512,声谱图中频率精度为 488 Hz。通过分析软件的自动化参数测量分析各个音节的参数,其中各音节的持续时间(duration, ms)由其终止时间减去起始时间得到。音节的整个波形中,能量大小在能量谱图峰值以下 20 dB 范围内的所有频率中的最大频率(maximum frequency, kHz)、最小频率(minimum frequency, kHz)和带宽(bandwidth, kHz)也可通过自动测量得到。为了在利用软件自动测量参数时可得到准确的第一谐波(fundamental frequency)的参数,手动擦去第一谐波外的谐波,所测参数为:第一谐波最小频

率(minimum frequency of fundamental frequency, kHz)、第一谐波最大频率(maximum frequency of fundamental frequency, kHz)、第一谐波带宽(bandwidth of fundamental frequency, kHz)。同时,定量分析第一谐波起始频率(start frequency of fundamental frequency, kHz)、第一谐波中间频率(centre frequency of fundamental frequency, kHz)、第一谐波终止频率(end frequency of fundamental frequency, kHz)、第一谐波峰频(peak frequency of fundamental frequency, kHz)。测得参数值均用平均值 ± 标准差(Mean ± SD)的形式表示。

1.4 数据的统计分析 在 9 种调频音节中,每种音节平均各挑选出约 30 个强度较大且结构完整的样本进行主成分分析。根据马杰(2006)和 Gadziola(2012)等的方法,对不同蝙蝠个体选择至少 5 个以上质量较好的叫声(每个叫声包含多个相同或不同的音节类型),为了避免采样过程产生伪重复,在每个叫声中,对每种音节类型只选择一个音节用于声波分析,然后将所有的同种音节类型样本进行参数统计。为了阐明音节参数间的分异,对含有如下参数,音节持续时间、整个波形的最小频率、整个波形的最大频率、整个波形的带宽、第一谐波最小频率、第一谐波最大频率、第一谐波带宽、第一谐波起始频率、第一谐波中间频率、第一谐波终止频率、第一谐波峰频的,多变量模型进行主成分分析(principal component analysis, PCA)。

利用主成分分析以避免参数间的交互相关并减少原始参数的数量,其中特征值大于 1 的成分将作为主成分用于后续分析。运用主成分分析中提取出的与声波类型划分相关性大的主成分进行判别分析(discriminant function analysis, DFAs),以评估不同交流声波间的差异。可通声波参数的判别分析验证之前利用声谱图上的形状对声波进行的初步划分。

1.5 术语和声波类型 声波的频谱时间结构具有极高的多样性,但仍可以对其进行系统的分类。声波的分类主要以其在声谱图上的形状为依据。本文根据 Kanwal 等(1994)的命名方

法对声波类型进行划分。

音节是蝙蝠发声的最小声学单位,是指一段前后均无发声的离散声波(Ma et al. 2006)。音节分为简单音节(simple syllables)和组合音节(composites)。简单音节指由一种基本声波组分组成的声波,如恒频声波、调频声波或噪音(noise burst, NB),通过在基本组分前加前缀表示其声波特征,如“AFM”表示拱形调频音节(arched-FM)、“DFM”表示下调调频音节(downward FM)等,还通过加后缀来表示声脉冲持续时间的长短。组合音节指由2种或2种以上基本声波组分组合而成的声波,即由简单的CF、NB或FM音节组合在一起,中间没有声脉冲间隔的音节,如NB-DFM声波指由NB和DFM组成的组合音节。本文主要对白腹管鼻蝠交流声波的不同音节进行了分类。

2 结果

利用声波在声谱图上的几何形状对交流声波类型进行初步划分,同时,利用超声波的声谱图、时域波形图和能量谱图,对交流声波定量分析得到的参数为声波进一步分类的主要依据(表1)。通过分析实验室内饲养的14只(7雄7雌)白腹管鼻蝠共17 850 min的声音录音,共确定了13种简单音节(图1)和3种组合音节类型(图2)。

2.1 简单音节 简单音节是具有单一频谱时间特征的一种声波类型,如简单的调频声波和噪音,约85%的声波可归为此类。简单音节可以通过其声谱图的特征进行更详细的划分(图1,表1)。

2.1.1 调频音节 根据声波的声谱结构和调频组分的几何形状,利用主成分分析和判别分析将调频音节划分为9种类型。通过主成分分析来确定调频音节变量在二维图中的相对分布(图3),以分析调频音节参数间的内在关系。运用主成分分析提取出3个主成分,各个主成分代表的不是单个变量,而是多个变量的集合。第一主成分包括第一谐波最大频率和第一谐波带宽。第二主成分为持续时间。第三主成分为整个波

形的最小频率和第一谐波最小频率。其中,第一主成分和第二主成分的累积贡献率为63%。第一主成分、第二主成分和第三主成分的累计贡献率达83%,可以作为描述不同调频声波类型特征的基础。通过这三个主成分可以将大部分调频声波类型区分开。对提取出的主成分进行判别分析(DFAs),以评估不同交流声波间差异。通过判别分析得到的代表主成分线性组合的判别函数可很好地在多维空间中将不同音节类型分开(图3, Wilks' $\lambda = 0.014, \chi^2 = 656.376, P = 0.000$)。图3中的椭圆代表了第一和第二主成分(图3a)以及第一和第三主成分(图3b)在二元置信区间内达80%置信度时的样本均值。各椭圆长轴是基于各样本的标准差,利用主成分间的皮尔逊相关系数(Pearson's correlation)确定各椭圆的取向。不同音节的区别可以通过观察椭圆的取向、大小和重叠部分得到。

2.1.1.1 下调调频音节 下调调频音节(DFM)常由3~5个谐波构成,第一谐波能量最大(图1a,表1)。DFM音节的持续时间较短,平均约为(5.46 ± 3.21) ms,且基频随时间向下调制。第一谐波频率变化范围为(22.90 ± 3.70) ~ (32.10 ± 4.13) kHz。

2.1.1.2 拱形调频音节 拱形调频音节(AFM)具有多个谐波,29个声波样本的平均持续时间约(14.76 ± 9.30) ms。第一谐波带宽为(40.94 ± 29.08) kHz,起始频率(27.70 ± 7.30) kHz和终止频率(24.44 ± 5.51) kHz相近,中间频率(56.99 ± 32.05) kHz高于起始和终止频率(表1),因而AFM音节在声谱图上显示为单拱形(图1b)。

2.1.1.3 余弦调频音节 余弦调频音节(cosinusoidal FM, cosFM)具有类似余弦曲线的频率调制方式,第一谐波最小频率为(23.07 ± 2.73) kHz,第一谐波最大频率(85.05 ± 17.54) kHz(图1c,表1)。cosFM为多谐波结构,常含有2~4个谐波。

2.1.1.4 皱纹状调频音节 皱纹状调频音节(wrinkled FM, WFM)是一类较少见的交流声波音节类型,频率调制方式较特殊。WFM音节具

表 1 白腹管鼻蝠交流声波 13 种简单音节和 3 种组合音节的声学参数 (平均值 ± 标准差)

Table 1 Acoustic parameters for all 13 simple syllables and 3 composite syllables in *Murina leucogaster* (Mean ± SD)

名称 Name	个体数 Number of individuals	音节数 Number of syllables	持续时间 Duration (ms)	第一谐波 Fundamental frequency							带宽 Bandwidth (kHz)							
				最小频率 Minimum frequency (kHz)	最大频率 Maximum frequency (kHz)	带宽 Bandwidth (kHz)	起始频率 Start frequency (kHz)	终止频率 End frequency (kHz)	中间频率 Centre frequency (kHz)	峰频 Peak frequency (kHz)		最小频率 Minimum frequency (kHz)	最大频率 Maximum frequency (kHz)					
简单音节 Simple syllable																		
下调频率音节 Downward frequency modulation syllable	8	43	5.46 ± 3.21	22.90 ± 3.71	77.93 ± 21.12	54.97 ± 19.53	29.25 ± 4.44	24.70 ± 3.78	25.59 ± 3.78	25.91 ± 3.43	22.90 ± 3.70	32.10 ± 4.13	9.15 ± 3.68					
拱形频率音节 Arched frequency modulation syllable	5	29	14.76 ± 9.30	20.02 ± 5.84	92.84 ± 23.30	72.78 ± 22.57	27.70 ± 7.30	24.44 ± 5.51	56.99 ± 32.05	40.78 ± 19.05	19.79 ± 5.80	60.79 ± 32.21	40.94 ± 29.08					
余弦频率音节 Cosinusoidal frequency modulation syllable	6	30	16.98 ± 3.17	23.41 ± 2.55	107.69 ± 13.83	84.23 ± 13.42	102.11 ± 21.21	23.63 ± 4.10	40.38 ± 8.73	47.41 ± 10.49	23.07 ± 2.73	85.05 ± 17.54	61.93 ± 16.84					
皱纹状频率音节 Wrinkled frequency modulation syllable	8	40	20.25 ± 2.39	22.10 ± 1.26	106.34 ± 14.31	84.17 ± 14.23	89.48 ± 31.42	52.18 ± 21.42	72.99 ± 20.21	46.10 ± 12.95	21.33 ± 1.67	88.89 ± 15.77	67.49 ± 15.91					
颤音频率音节 Trill frequency modulation syllable	10	56	64.34 ± 28.73	29.70 ± 6.69	50.47 ± 10.88	20.71 ± 13.53	38.44 ± 7.81	27.64 ± 6.93	36.60 ± 6.67	36.92 ± 6.76	29.74 ± 6.71	41.39 ± 7.10	11.60 ± 4.52					
上调频率音节 Upward frequency modulation syllable	6	30	7.07 ± 3.67	20.94 ± 5.60	77.59 ± 22.59	56.60 ± 21.84	27.76 ± 29.71	30.12 ± 5.98	28.27 ± 5.59	28.09 ± 5.79	21.71 ± 6.09	33.42 ± 6.21	11.66 ± 5.15					
V 形频率音节 V-shape frequency modulation syllable	11	57	10.52 ± 2.58	22.57 ± 6.30	79.78 ± 13.49	57.16 ± 14.40	44.41 ± 15.81	34.03 ± 9.74	23.60 ± 6.45	29.85 ± 7.46	22.54 ± 6.33	48.28 ± 15.38	25.69 ± 14.00					
正弦频率音节 Sinusoidal frequency modulation syllable	6	32	81.17 ± 36.62	21.98 ± 3.29	43.01 ± 19.67	20.98 ± 19.00	48.95 ± 54.89	24.77 ± 4.34	27.16 ± 3.63	27.83 ± 4.07	21.99 ± 3.29	31.63 ± 4.11	9.60 ± 3.00					
单峰频率音节 Single, humped frequency modulation syllable	7	37	86.27 ± 19.52	23.83 ± 4.87	56.24 ± 33.77	32.38 ± 36.51	42.57 ± 2.39	25.30 ± 4.26	26.47 ± 4.53	26.90 ± 4.44	—	—	—					

续表 1

名称 Name	个体数 Number of individuals	音节数 Number of syllables	持续时间 Duration (ms)	最小频率 Minimum frequency (kHz)	最大频率 Maximum frequency (kHz)	带宽 Bandwidth (kHz)	第一谐波 Fundamental frequency					最小频率 Minimum frequency (kHz)	最大频率 Maximum frequency (kHz)	带宽 Bandwidth (kHz)
							起始频率 Start frequency (kHz)	终止频率 End frequency (kHz)	中间频率 Centre frequency (kHz)	峰频 Peak frequency (kHz)				
准恒频率 Quasi constant frequency syllable	9	46	14.77 ± 4.50	19.00 ± 1.21	54.58 ± 16.10	35.52 ± 16.38	20.35 ± 2.21	19.89 ± 1.34	20.38 ± 1.31	20.28 ± 1.25	18.98 ± 1.21	22.10 ± 1.83	3.09 ± 1.17	
环面准恒频率 Torus quasi-constant frequency syllable	9	45	9.19 ± 3.08	14.31 ± 3.78	66.30 ± 19.86	51.93 ± 20.72	30.68 ± 4.78	25.90 ± 6.47	26.08 ± 5.89	26.63 ± 5.53	—	—	—	
窄带噪声 Broadband noise burst, short syllable	8	41	16.96 ± 8.52	10.06 ± 1.96	89.98 ± 11.51	79.88 ± 11.86	31.78 ± 13.84	28.56 ± 8.56	32.58 ± 14.15	34.50 ± 17.63	—	—	—	
长矩形宽带噪声 Rectangular broadband noise burst, long syllable	7	36	86.10 ± 29.79	8.81 ± 1.76	96.36 ± 11.21	87.51 ± 11.64	28.09 ± 10.17	24.77 ± 4.95	30.77 ± 14.27	28.30 ± 6.18	—	—	—	
组台音节 Composite syllable														
噪声-下调频率音节 Noise burs-downward frequency modulation syllable	6	33	91.38 ± 13.24	9.60 ± 1.84	88.66 ± 14.15	79.04 ± 14.49	27.90 ± 9.36	23.74 ± 3.50	26.39 ± 5.72	28.13 ± 4.39	—	—	—	
噪声-正弦频率音节 Noise burst-sinusoidal frequency modulation syllable	8	42	87.03 ± 25.26	12.29 ± 3.22	55.76 ± 23.20	43.41 ± 15.17	28.05 ± 16.31	25.09 ± 11.12	25.78 ± 4.45	27.88 ± 9.48	—	—	—	
噪声-类恒频率音节 Noise burst-quasi-constant frequency syllable	4	21	141.40 ± 36.64	8.82 ± 1.98	73.38 ± 23.63	64.52 ± 24.34	22.19 ± 5.82	23.36 ± 7.97	23.30 ± 13.38	22.85 ± 6.60	—	—	—	

我们对不同幅个体选择至少 5 个质量较好的叫声(每个叫声包含多个相同或不同的音节类型),在每次叫声中,对每种音节类型只选择一个音节用于声波分析,然后将所有的同种音节类型样本进行参数统计。

We chose at least 5 high-quality calls from different individuals (each call contains several same or different syllable types). For each syllable type in each call, only analyzed one syllable, then used all the samples of the same syllable type to do parametric statistics.

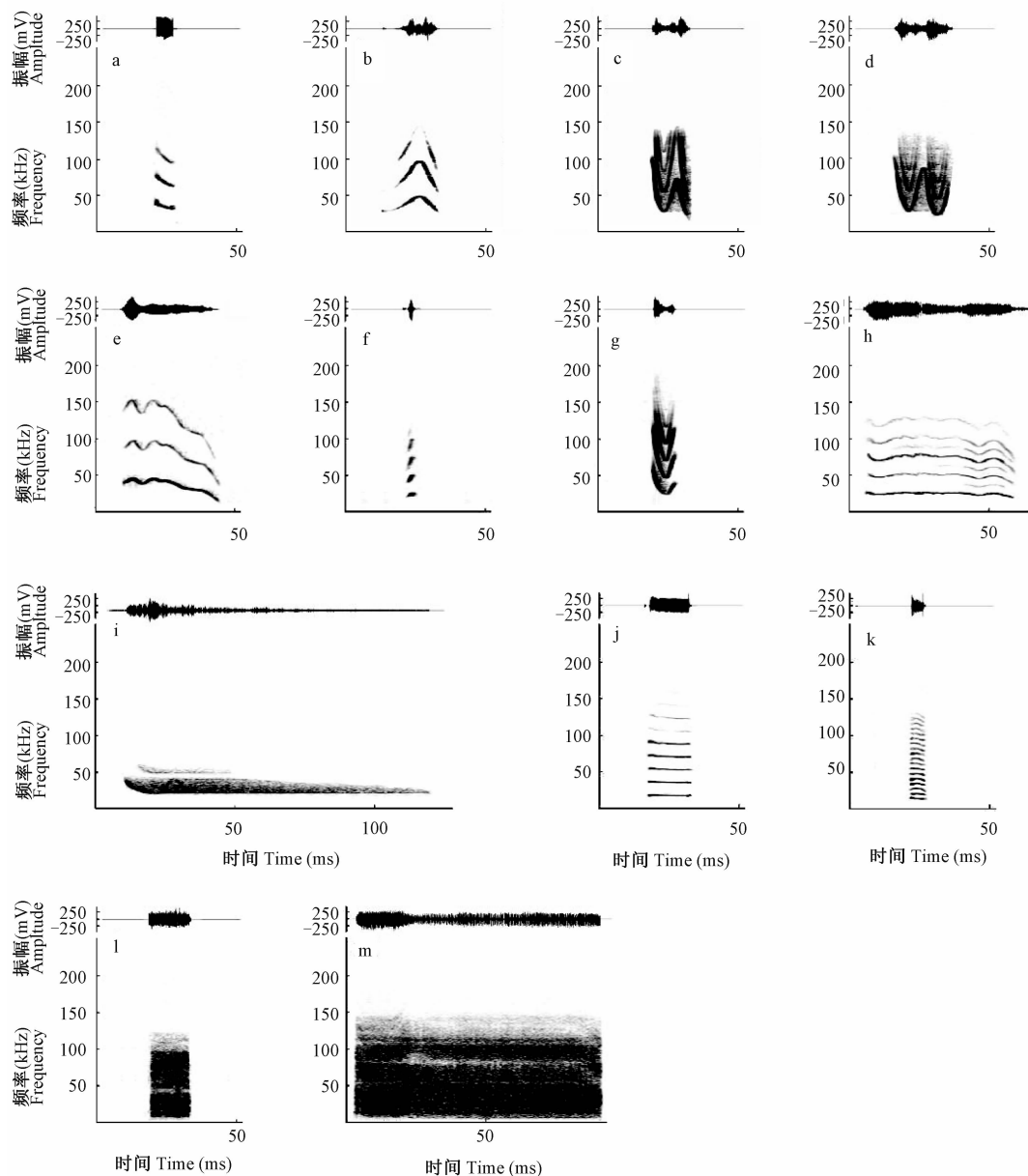


图 1 简单音节声谱图与时域波形图

Fig. 1 The spectrograms and oscillograms of simple syllables

简单音节的时域波形图(上行)和声谱图(下行)。a. 下调调频音节; b. 拱形调频音节; c. 余弦调频音节; d. 皱纹状调频音节; e. 颤音调频音节; f. 上调调频音节; g. V形调频音节; h. 正弦调频音节; i. 单峰调频音节; j. 准恒频音节; k. 环面准恒频音节; l. 窄宽带噪音; m. 长矩形宽带噪音。

The oscillograms (upper trace) and spectrograms (lower trace) of simple syllables. a. Downward frequency modulation syllable; b. Arched-frequency modulation syllable; c. Cosinusoidal frequency modulation syllable; d. Wrinkled frequency modulation syllable; e. Trill frequency modulation syllable; f. Upward frequency modulation syllable; g. V-shape frequency modulation syllable; h. Sinusoidal frequency modulation syllable; i. Single, humped frequency modulation syllable; j. Quasi-constant frequency syllable; k. Torus quasi-constant frequency syllable; l. Broadband noise burst, short syllable; m. Rectangular broadband noise burst, long syllable.

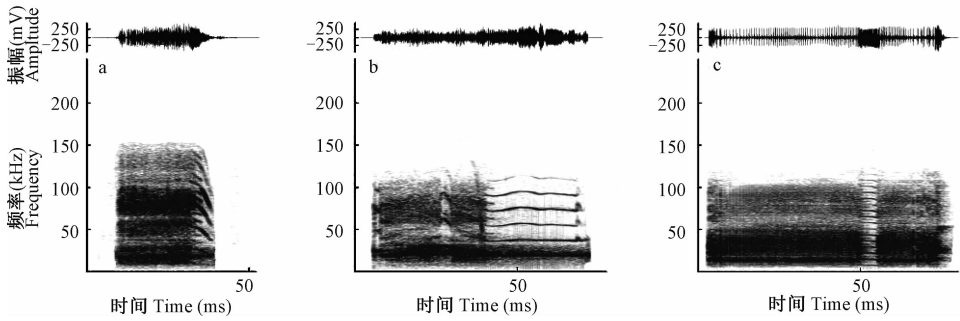


图 2 组合音节声谱图与时域波形图

Fig. 2 The spectrograms and oscillograms of composites

组合音节的时域波形图(上行)和声谱图(下行)。a. 噪音-下调调频音节; b. 噪音-正弦调频音节; c. 噪音-类恒频音节。
The oscillograms (upper trace) and spectrograms (lower trace) of composites. a. Noise burst-downward frequency modulation syllable; b. Noise burst-sinusoidal frequency modulation syllable; c. Noise burst-quasi-constant frequency syllable.

有多个谐波,持续时间约为 (20.25 ± 2.39) ms,整体波形的带宽为 (84.17 ± 14.23) kHz,第一谐波带宽约为 (67.49 ± 15.91) kHz(图 1d,表 1)。

2.1.1.5 颤音调频音节 颤音调频音节(trill FM, triFM)的持续时间较长。第一谐波起始频率为 (38.44 ± 7.81) kHz,终止频率为 (27.64 ± 6.93) kHz,出现多次频率上调和下调。triFM 音节能量较低,谐波数大多为 3 个,常多个 triFM 音节一起出现(图 1e,表 1)。

2.1.1.6 上调调频音节 上调调频音节(upward FM, UFM)持续时间较短,由多个谐波组成。第一谐波频率范围为 (21.71 ± 6.09) kHz ~ (33.42 ± 6.21) kHz(图 1f,表 1)。UFM 音节的频率变化趋势为随时间上调,最低频率出现在整个声波前半部分,而最高频率出现在声波的后半部分(图 1f)。

2.1.1.7 V形调频音节 V形调频音节(V-shape FM, VFM)平均持续时间为 (10.52 ± 2.58) ms,一个完整的波形常包括 3 ~ 5 个谐波。VFM 音节的基频随时间先下调后上调,在声谱图上呈 V 形结构(图 1g)。第一谐波的起始频率和终止频率相近,且高于中间频率,第一谐波带宽为 (25.69 ± 14.00) kHz(表 1)。

2.1.1.8 正弦调频音节 正弦调频音节(sinusoidal FM, SFM)的整体带宽较小,为 (20.98 ± 19.00) kHz,持续时间较长,达 (81.17 ± 36.62) ms。第一谐波最高频率约为

(31.63 ± 4.11) kHz,带宽平均为 (9.60 ± 3.00) kHz(图 1h,表 1)。SFM 很少单个出现,常和噪音(NB)组合形成组合音节,或多个 SFM 一起出现,构成简单语句。

2.1.1.9 单峰调频音节 单峰调频音节(single, humped FM, sHFM)持续时间较长,为 (86.27 ± 19.52) ms。通常仅可观察到第一谐波,起始频率为 (42.57 ± 2.39) kHz,终止频率为 (25.30 ± 4.26) kHz,最大能量处频率为 (26.90 ± 4.44) kHz(图 1i,表 1)。常为多个 sHFM 音节一起出现,各声波间间隔时间较短。

2.1.2 准恒频音节 准恒频音节(quasi-CF, QCF)基频的波动较小,不具有典型调频音节(如 DFM、UFM)的特征,因而将这类音节划分为准恒频音节。通过分析,共确定 2 种准恒频音节,两者主要通过谐波堆叠的密集程度来区分,其中谐波堆叠得更加密集的为环面准恒频音节(torus quasi-CF, torQCF),较松散的为准恒频音节。

2.1.2.1 准恒频音节 准恒频音节为多谐波结构,平均由 5 ~ 6 个谐波构成,其中第一谐波能量最大(图 1j)。QCF 音节的基频很低,第一谐波最低频率约为 (18.98 ± 1.21) kHz,第一谐波的最大频率约为 (22.10 ± 1.83) kHz。QCF 常以单个音节的形式出现或与 NB 一起出现。

2.1.2.2 环面准恒频音节 环面准恒频音节(torQCF)持续时间短,仅为 (9.19 ± 3.08) ms(表 1)。torQCF 音节是多谐波简单音节中谐波

数最多的一类交流声波,常含有 11 ~ 17 个谐波。在声谱图上,各谐波形似一小段环面,频率波动不大,在声谱结构上与准恒频相近,因而称之为环面准恒频音节(图 1k)。

2.1.3 噪音 利用声波持续时间将噪音(NB)分为窄宽带噪音(broadband NB, short, BNBs)和长矩形宽带噪音(rectangular broadband NB, long, rBNBl),其中持续时间小于 35 ms 的为窄宽带噪音(BNBs),持续时间大于 35 ms 的为长矩形宽带噪音(rBNBl)。持续时间长短间的阈值(35 ms)是通过建立所有噪音持续时间的双峰分布得出。

2.1.3.1 窄宽带噪音 BNBs 音节平均持续时间约为(16.96 ± 8.52) ms,声波整体带宽为(79.88 ± 11.86) kHz。无明显的谐波结构,在声谱图上呈窄带状(图 1l,表 1)。

2.1.3.2 长矩形宽带噪音 rBNBl 结构与 BNBs 音节相近,由于持续时间较长,在声谱图上呈长矩形带状(图 1m)。rBNBl 音节的整体带宽为(87.51 ± 11.64) kHz,且常为多个 rBNBl 一起出现(表 1)。

2.2 组合音节 组合音节由两个或两个以上的部分组成,且各部分间没有声脉冲间隔。通过组成该组合音节的简单音节来命名不同类型的组合音节。本文共定义了 3 种不同的组合音节(图 2)。

2.2.1 噪音-下调调频音节 噪音-下调调频音节(NB-downward FM, NB-DFM)由噪音和其末端连接的下调调频音节构成(图 2a)。NB-DFM 音节持续时间为(91.38 ± 13.24) ms,带宽为(79.04 ± 14.49) kHz。声波整体的起始频率和中间频率相近(表 1)。NB-DFM 音节常为多个连续出现。

2.2.2 噪音-正弦调频音节 噪音-正弦调频音节(NB-sinusoidal FM, NB-SFM)由噪音和和正弦调频音节组合构成。NB-SFM 的声谱结构与 NB-DFM 音节相似,均为随时间变化,先是噪音,之后是调频音节(DFM, SFM)(图 2b)。声波的最低频率为(12.29 ± 3.22) kHz,带宽为(43.41 ± 15.17) kHz(表 1)。

2.2.3 噪音-类恒频音节 噪音-类恒频音节

(NB-quasi-CF, NB-QCF)的声谱结构类似于在一段长矩形宽带噪音(rBNBl)中插入了 1 ~ 2 个类恒频音节(QCF)(图 2c)。该组合音节持续时间很长,平均可达(141.40 ± 36.64) ms。声波的整体带宽约为(64.52 ± 24.34) kHz,起始频率、中间频率、终止频率和最大能量处频率均相近(表 1)。

3 讨论

蝙蝠是夜行性动物,大部分时间都栖息在黑暗处,因此发声可能是通讯和交流的主要方式(Ma et al. 2006)。同时,白腹管鼻蝠是典型的群居性动物(李明等 1999),其社群结构复杂,个体需要在在不同环境背景下向同伴传达多样化的信息,因此,作为主要通讯手段的声学交流行为可能同样具有较高的多样性,从而维持其社群稳定。

对其他调频型蝙蝠的研究发现,如康氏长舌叶口蝠(*G. commissarisi*)的交流声波至少可分为 8 种不同类型(Knörnschild et al. 2010);根据不同音节的时域波形特征和具体参数,大棕蝠(*Eptesicus serotinus*)交流声波音节可分为 18 种类型,包括 10 种简单音节和 8 种组合音节(Gadziola et al. 2012);巴西犬吻蝠具有 16 种发声行为类型(Bohn et al. 2008),调频型蝙蝠具有很高的交流声波多样性。本研究中,白腹管鼻蝠的交流声波类型中至少有 13 种简单音节和 3 种组合音节,与其他种类相比,也具有较高的多样性。

白腹管鼻蝠交流声波大多为调频型声波,其声波多样性主要体现在调频声波频率调制方式的变化上,即音节的声谱结构呈上调型、下调型、正弦型、单峰型、V 型等多种形式,同时声波的第一谐波最大频率、第一谐波带宽、持续时间等主要参数也具有显著差异,且不同音节间组合方式多样。实验中观察到的一些白腹管鼻蝠交流声波类型与已报道过的大棕蝠的部分交流声波类型相似,如下调调频音节、环面准恒频音节等,其中大棕蝠发出的下调调频音节通常具有 4 ~ 6 个谐波,一般为蝙蝠栖息时被试图栖

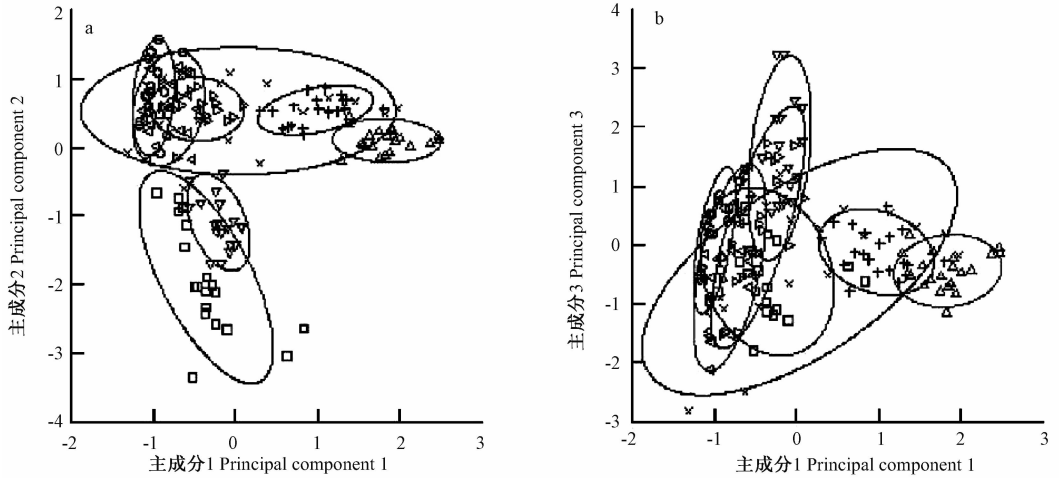


图 3 不同音节声谱参数中主成分的散点图

Fig. 3 Scatter plots of the principal components of different types of syllables

a. 不同音节声谱参数中第一主成分和第二主成分的散点图; b. 不同音节声谱参数中第一主成分和第三主成分的散点图。图中椭圆代表 80% 置信区间。○ 下调调频音节; × 拱形调频音节; + 余弦调频音节; △ 皱纹状调频音节; ▽ 颤音调频音节; ◁ 上调调频音节; ▷ V 形调频音节; □ 正弦调频音节; ◇ 单峰调频音节。

a. Scatter plots of the first and second principal components of different types of syllables; b. Scatter plots of the first and third principal components of different types of syllables. Ellipses in the pictures show the range of 80% confidence intervals. ○ Downward frequency modulation (DFM) syllable; × Arched-frequency modulation (AFM) syllable; + Cosinusoidal frequency modulation (cosFM) syllable; △ Wrinkled frequency modulation (WFM) syllable; ▽ Trill frequency modulation (triFM) syllable; ◁ Upward frequency modulation (UFM) syllable; ▷ V-shape frequency modulation (VFM) syllable; □ Sinusoidal frequency modulation (SFM) syllable; ◇ Single, humped frequency modulation (sHFM) syllable.

息在其附近的同类打扰时发出,而当蝙蝠多次受到干扰或受干扰时间较长时则会发出环面准恒频音节等高攻击性叫声,同时做出呲牙、撕咬同类等行为 (Gadziola et al. 2012)。本实验中观察到白腹管鼻蝠发出的下调调频音节和环面准恒频音节的声谱结构与大棕蝠发出的相似,因此白腹管鼻蝠发出的下调调频音节也可能是低或中度干扰下发出的竞争性或威胁性叫声,而环面准恒频音节等则可能是在蝙蝠受干扰强度较大时起到震慑作用,并防止个体间的身体接触。此外,白腹管鼻蝠交流声波的简单音节中 V 形调频音节、余弦调频音节等,与 Knörnschild 等(2010)在鼯形长舌叶口蝠交流声波中发现的 GS6、GS8 等声波类型在声谱结构上十分相近,其中鼯形长舌叶口蝠发出的 GS6 声波在声谱图上呈 V 型,与白腹管鼻蝠的 V 形调频音节十分接近,通常是蝙蝠间发生身

体接触如咬或用翼拍打同类时发出的侵略性叫声,因此白腹管鼻蝠的 V 形调频音节也可能起到一定的威胁性作用。

通过对与录音同步录制的行为录像的研究,发现白腹管鼻蝠可通过改变音节类型、不同音节的组合方式或改变叫声的时序结构(如音节的重复率和每个叫声中包含的音节数)等使声波发挥不同功能并表达不同情感。其中,频带较宽、频率较低的交流声波,如窄宽带噪音、长矩形宽带噪音、噪音-正弦调频音节、噪音-类恒频音节、噪音-下调调频音节等,常为竞争性或侵略性叫声,也可能为威胁性叫声 (Davison et al. 2004);当蝙蝠受到干扰时,会发出频率快速调制的求救叫声或惊恐叫声 (Pfalzer et al. 2003),如下调调频音节,发出此叫声的目的可能是阻止敌人并呼叫同类 (Russ et al. 2004);通常为单个发出,持续时间短、频带较短且声谱结

构有弧度的调频声波,如拱形调频音节、V形调频音节,常用于蝙蝠间相互识别。此类音节也可用于母婴间相互识别(Bohn et al. 2007);在蝙蝠吸引配偶时常会发出波形结构复杂且含有调频成分的声波,如余弦调频音节、皱纹状调频音节等,此类声波在蝙蝠因争夺食物而争斗时也可能发出(Barlow et al. 1997)。Pfalzer等(2003)的研究表明不同类型的交流声波在不同种类蝙蝠中可能起相同作用。在行为学角度上,可将交流声波分为侵略性或警告性叫声、求偶叫声、求救叫声、不连续叫声、引导性叫声等类型(Kanwal 2009),本实验中确定的交流声波类型及其相关的行为背景也较好地符合此分类。

交流声波有利于种内个体间的相互识别和交流,较高的交流声波多样性可提高白腹管鼻蝠在不同条件下的生态适宜性。如交配叫声能够使蝙蝠在个体中进行识别或在同种群体中吸引配偶,从而提高生存和交配的成功率(Liu et al. 2013);发出求救叫声可以起到呼唤同伴、减小生存危险性的作用;竞争性或侵略性叫声可起到震慑、威吓对手的作用,利于蝙蝠保护自身利益,提高适宜性等。

由于本研究录制的蝙蝠行为类型有限,目前尚难以准确描述各声波类型所对应的具体行为背景。在下一步实验中,将继续对白腹管鼻蝠不同行为状态下的音节类型进行研究,以揭示蝙蝠交流声波的语义与功能。但是,本研究中对白腹管鼻蝠交流声波类型的划分和多样性的报道,为蝙蝠交流声波行为学意义和功能的系统研究提供了重要的基础数据。

参 考 文 献

- Barlow K E, Jones G. 1997. Function of pipistrelle social calls: field data and a playback experiment. *Animal Behaviour*, 53 (5): 991–999.
- Behr O, von Helversen O. 2004. Bat serenades-complex courtship songs of the sac-winged bat (*Saccopteryx bilineata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(2): 106–115.
- Bohn K M, Wilkinson G S, Moss C F. 2007. Discrimination of infant isolation calls by female greater spear-nosed bats, *Phyllostomus hastatus*. *Animal Behaviour*, 73(3): 423–432.
- 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.
- Bohn K M, Schmidt-French B, Schwartz C, et al. 2009. Versatility and stereotypy of free-tailed bat songs. *PLoS One*, 4(8): e6746.
- Davidson S M, Wilkinson G S. 2002. Geographic and individual variation in vocalizations by male *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera; Emballonuridae). *Journal of Mammalogy*, 83 (2): 526–535.
- 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.
- Fenton M B. 2003. Eavesdropping on the echolocation and social calls of bats. *Mammal Review*, 33(3/4): 193–204.
- Gadziola M A, Grimsley J M S, Faure P A, et al. 2012. Social vocalizations of big brown bats vary with behavioral context. *PLoS One*, 7(9): e44550.
- Kanwal J S. 2009. Audiovocal communication in bats//Squire L R. *Encyclopedia of Neuroscience*. California: Academic Press, 681–690.
- Kanwal J S, Matsumura S, Ohlemiller K, et al. 1994. Analysis of acoustic elements and syntax in communication sounds emitted by mustached bats. *Journal of the Acoustical Society of America*, 96(3): 1229–1254.
- Knörnschild M, Glöckner V, Helversen O V. 2010. The vocal repertoire of two sympatric species of nectar-feeding bats (*Glossophaga soricina* and *G. commissarisii*). *Acta Chiropterologica*, 12(1): 205–215.
- Ma J, Kobayashi K, Zhang S, et al. 2006. Vocal communication in adult greater horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(5): 535–550.
- Liu Y, Walter M, Feng J. 2013. Vocalization during copulation behavior in greater horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Chinese Science Bulletin*, 58(18): 2179–2184.
- Pfalzer G, Kusch J. 2003. Structure and variability of bat social calls: implications for specificity and individual recognition. *Journal of Zoology*, 261(1): 21–33.
- Russ J M, Jones G, Mackie I J, et al. 2004. Interspecific responses to distress calls in bats (Chiroptera: Vespertilionidae): a function for convergence in call design? *Animal Behaviour*, 67(6): 1005–1014.
- 李明, 张树义. 1999. 白腹管鼻蝠两个冬眠群不同个体的随机扩增多态 DNA 分析. *动物学报*, 45(2): 232–237.
- 马杰, Metzner W, 梁冰, 等. 2004. 同地共栖四种蝙蝠食性和回声定位信号的差异及其生态位分化. *动物学报*, 50 (2): 145–150.