

大菊头蝠和中菊头蝠分娩声波的特征

郭东革 徐言言 王芳 王莹 刘森*

河南师范大学生命科学学院 新乡 453007

摘要: 动物的声学信号在信息传递和维持社群稳定等方面扮演了非常重要的角色, 特别是对于占据夜空生态位并集群生活的蝙蝠, 它们日间栖息于几乎没有光照的洞穴中。这些夜行性蝙蝠主要借助声信号介导重要生活史事件, 包括生殖、觅食、通讯和空间导航等。分娩是动物生殖活动中的关键一环, 决定了后代甚至母体的生死。一直以来野生动物的分娩行为, 特别是分娩叫声鲜有研究。本研究以大菊头蝠 (*Rhinolophus luctus*) 和中菊头蝠 (*R. affinis*) 为研究对象, 捕捉并录制其在分娩过程中的声信号, 进而开展声谱分析和统计分类。研究发现, 大菊头蝠和中菊头蝠在分娩过程中分别发出了 6 种和 4 种类型的交流声波。基于子集验证的判别式分析表明, 大多数的音节类型都被正确划分。纳入多种声学参数的多维尺度分析显示, 不同音节类型在三维图像中差异显著。此外, 欧几里得距离分析发现, 种间的叫声差异远大于种内的叫声差异。本研究结果可为深入揭示夜行哺乳动物的叫声功能和发声机制提供参考。

关键词: 大菊头蝠; 中菊头蝠; 交流叫声; 分娩; 声谱特征

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2024) 03-358-11

Characteristics of Calls of Woolly Horseshoe Bat *Rhinolophus luctus* and Intermediate Horseshoe Bat *R. affinis* During Parturition

GUO Dong-Ge XU Yan-Yan WANG Fang WANG Ying LIU Sen*

College of Life Science, Henan Normal University, Xinxiang 453007, China

Abstract: [Objectives] Acoustic signals play a crucial role in transmitting information and maintaining social stability in animals, especially in gregarious bats which are considered to occupy the ecological niche of the night sky and rely primarily on biological sonar for navigating in the dark. Acoustic signals mediate a variety of life history events in nocturnal bats, including reproduction, foraging, communication and spatial navigation. The parturition is a crucial part of animal reproductive activity, directly determining the survival of offspring and their female parent. There has been little research on the parturition behavior of wild animals, particularly the vocalizations during parturition. In the present study, we aim to document the social vocal repertoire of *Rhinolophus luctus* and *R. affinis* during parturition. **[Methods]** We caught the pregnant bats with mist net or

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 32201265);

* 通讯作者, E-mail: liusen2021@htu.edu.cn;

第一作者介绍 郭东革, 男, 讲师; 研究方向: 动物生态学; E-mail: guodongge@htu.edu.cn。

收稿日期: 2023-07-03, 修回日期: 2023-11-25 DOI: 10.13859/j.cjz.2024023131

hand net from a nursery colony in Nanyang, Henan Province. All bats were taken into a temporary laboratory near the roost, and then were given mealworms and water. Vocalizations were picked up with the ultrasonic acquisition system using a sample rate of 250 kHz at 16 bits/sample. The pregnant bat's behavior was monitored via an infrared camera. We measured 8 spectro-temporal parameters from the oscillogram and spectrogram to quantify syllable features (Table 1 and 2). Then multiple statistical analyses were conducted to map the acoustic boundaries of different syllables. **[Results]** A total of 89 syllables were obtained, among which 6 and 4 types were distinguished from the Woolly Horseshoe Bat and the Intermediate Horseshoe Bat, respectively (Fig. 1). The cumulative sum of the two largest eigenvalues (corresponding to the first two principal components) obtained from the principal components analysis explained 71.36% of the total variation (Table 3). Based on the results of the discriminant function analyses associated with a subset-validation procedure, 40.5% of syllable types were correctly classified, which was significantly higher than expected by chance (Fig. 2a). Multidimensional scaling of mean values of multiple parameters further confirmed notable differences among these syllables in a three-dimensional space (Fig. 2b). In addition, Euclidean distance analysis showed that there were more significant differences between interspecific relationship than intraspecific relationship (Table 4). **[Conclusion]** Our results indicate that these two bat species use relatively variant social vocalizations with different spectro-temporal features during parturition. Altogether, the data will provide a reference for further work on the function and vocal mechanisms of acoustic communication in nocturnal mammals.

Key words: *Rhinolophus luctus*; *R. affinis*; Social calls; Parturition; Spectro-temporal features

声音通讯是动物的重要通讯方式，动物可以通过声信号主导其关键生命事件，如亲代抚育、社群联系、配偶选择、抗捕食防御和群体觅食等（崔建国等 2023）。因此，声信号直接影响了种群的稳定和个体的生存（Guo et al. 2019）。叫声通讯的研究对象覆盖了昆虫、鱼类、无尾两栖类、爬行类、鸟类、翼手类、啮齿类和非人灵长类等动物类群，这些类群的栖息生境占据了陆地、淡水和海洋在内的各类生态系统（Holy et al. 2005, Clarke et al. 2006, Bohn et al. 2008, Hedley 2016）。翼手目具有非常复杂的声通讯网络，也是哺乳动物中唯一会飞的成员，分布范围非常广泛，种类超过 1 400 种（Fenton et al. 2015）。蝙蝠利用高度发达的回声定位系统在黑暗的环境中活动，且发声曲目丰富多样，是研究声信号的理想模型（江廷磊等 2020）。

随着技术手段的助力，人们自 20 世纪 40 年代开始研究蝙蝠的声行为，到现在已经取得

了很多成就（Galambos et al. 1942, Griffin 1944）。特别是在蝙蝠的回声定位声波方面，从声波的结构特征到对应功能、从声波的可塑性到发声的生理机制、从声波的空间感知到地理进化等领域的成果不断揭示着该类群的奥秘。然而，蝙蝠用于通讯的交流声波近年来才引起研究者的重视，交流声波与回声定位声波有着截然不同的发声场景、声谱结构、感知任务、功能作用甚至进化驱动力。一般情况下，蝙蝠在栖息地或觅食地向同类或入侵者发出频率较低的叫声，即交流声波，其声谱结构往往复杂多样，甚至具有句法模式（Chaverri et al. 2018）。蝙蝠在生殖期间交流声波的类型主要包括求偶鸣叫、交配叫声、分娩叫声、母婴相互叫声和幼蝠的声波等方面。目前，大量的研究都集中在雄性蝙蝠求偶背景下，例如，雄蝠如何通过求偶叫声吸引异性，求偶叫声能够反映哪些信息和指标，具有哪些潜在的功能和意义，以及这些求偶声信号又是如何进化的

(Chaverri et al. 2018)。此外, Liu 等 (2013) 对马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*) 研究发现, 交配中的雄性会发出短恒频 (short constant frequency, SCF) 叫声, 且这种交配叫声具有个体标签。Knörnschild 等 (2013) 利用昭短尾叶鼻蝠 (*Carollia perspicillata*) 进行声音回放实验发现, 母蝠能够正确识别自己幼蝠的隔离叫声 (isolation calls), 且这种叫声能够激发母蝠的抚育欲望。另一方面, 有研究证明小蹄蝠 (*Hipposideros pomona*) 的幼蝠单凭声音 (母蝠发出的“指示叫声”, directive calls) 就能正确识别出自己的母亲 (Jin et al. 2015)。此外, 幼蝠隔离声波的声学参数如何随着个体的发育而变化, 以及它们的声波可塑性和发声学习等研究也有所突破。例如, 对大银线蝠 (*Saccopteryx bilineata*) 的研究发现, 在发育过程中幼蝠的隔离叫声会逐渐趋同于同群组个体, 发展出既有个体标签又具有群组特征的叫声 (Knörnschild et al. 2012)。Prat 等 (2015) 在埃及果蝠 (*Rousettus aegyptiacus*) 中证实了其具备发声学习的能力, 这种在动物界中罕见的能力过去仅在一些鸟类和大型社会性兽类中被发现。分娩是母蝠繁殖过程中一个非常重要又特殊的阶段, 在该时期母蝠是如何发声的至今还鲜有报道。目前, 分娩活动的研究对象多集中于经济动物和模式动物, 研究内容包括动物的繁殖性能、分娩的发动和调控、孕期的营养代谢、产后抑郁防治和产后修复等模型的建立和机制探究, 以指导人类健康和畜牧业生产 (Challis et al. 2000, Condon et al. 2003)。然而, 对于野生哺乳动物的分娩行为, 特别是分娩叫声我们还知之甚少。

大菊头蝠 (*R. luctus*) 隶属于翼手目 (Chiroptera) 菊头蝠科 (Rhinolophidae) 菊头蝠属。体型较大 (前臂长 58 ~ 81 mm), 主要分布在中国南部, 分布区延伸到印度和尼泊尔、东到越南和中国南海诸岛 (Smith 等 2009, 蒋志刚 2015)。中菊头蝠 (*R. affinis*) 同样隶属于菊头蝠属, 其体型中等 (前臂长 46 ~ 56 mm),

分布于中国南部, 广布于印度尼西亚和马来西亚边界。大菊头蝠虽然分布广泛, 但是数量稀少, 且经常独居或成对生活, 不易捕获, 因此生态数据资料匮乏 (Zhang et al. 2009, 张婵等 2013, 刘森等 2018)。中菊头蝠分布零散但数量集中, 报导相对较多, 目前对它们的研究侧重于回声定位声波、形态特征、地理分布和所携带病毒等方面 (沈琪琦 2015, Ge et al. 2016)。

本文对大菊头蝠和中菊头蝠分娩过程中发出的声信号进行测量和分析, 探讨在分娩背景下, 这两种亲缘关系较近的蝙蝠声谱结构是否趋同, 并通过动机-结构理论进一步推测发声者的情绪状态。以期为深入研究动物分娩叫声的功能提供参考和数据支撑。

1 研究方法

1.1 录音

研究区域位于河南省南阳市内乡县七里坪乡北湾村, 该区域植被富饶、资源丰富。在野外模拟蝙蝠的栖息生境搭建一临时实验室, 用于观察和录制蝙蝠的分娩。2016年6月在北湾村的一处人工隧道内 (33°22' N, 111°55' E) 用雾网捕捉雌性大菊头蝠, 检查其是否处于妊娠期, 放飞处于非妊娠期的个体。在临时实验室中饲养孕蝠, 投喂面包虫和添加少量维生素及微量元素的水, 等待其分娩。中菊头蝠则采集自河南省南阳市西峡县五里桥乡云华洞 (33°31' N, 111°48' E)。两种蝙蝠各采集 2 只妊娠期个体。

在实验室中布置好录音设备 (Echo Meter Touch 2 Pro version 2.8.21, Wildlife acoustics, 美国) 和红外摄像机 (HDR-CX760E, Sony Corp, 日本), 将录音探头和摄像机都指向蝙蝠栖息的区域, 校准两套设备的时间后实验人员开启设备并离开现场, 对蝙蝠的行为和声音进行同步录制。声学参数的采样频率 250 kHz, 精度为 16 bit。完成各项数据的采集后, 给母蝠喂食后于捕捉地释放。

1.2 声波参数测量

利用专业声学分析软件 Avisoft-SASLab Pro version 5.1 (Avisoft Bioacoustics, 德国), 设置分析参数并可视化声信号。其中, 声谱图采用哈明窗 (hamming window), 时域波形图用快速傅立叶转换 (fast Fourier transform, FFT) 为 512, 频率分辨率为 488 Hz, 时间分辨率为 0.25 ms。选取信噪比较强 (大于 30 dB) 的声波样本。分析参数包括持续时间 (叫声开始到结束时的时间差)、峰频 (第二谐波能量最大处的频率)、最小频率、最大频率、带宽 (最大频率减去最小频率)、起始频率 (叫声开始时的频率)、中间频率 (叫声起始到终止的中间点处频率) 以及终止频率 (叫声结束时的频率) 8 种。

1.3 声波类型分类

本文根据 Kanwal 等 (1994) 和 Ma 等 (2006) 的命名方法对声波类型进行划分。“音节”定义为一段静音中出现的最小声学单位。一个音节一般是由某种基本的声波组分所组成, 这种组分主要有恒频 (constant frequency, CF)、调频 (frequency modulation, FM) 和噪音 (noise burst, NB) 三种元素。如“UFM”表示上调调频音节 (upward-FM), 还可通过加后缀来表示声脉冲持续时间的长短, 如 BNBs (short broadband noise burst syllables) 是短的宽带噪音音节 (Lin et al. 2016, Guo et al. 2019)。

1.4 统计分析

使用单样本柯尔莫哥洛夫-斯米诺夫检验 (Kolmogorov-Smirnov test) 分析数据是否符合正态分布。为减少有关联的声音参数之间的相似因子重叠作用, 采用主成分分析 (principal component analyses, PCAs) 将测量的 8 个声波参数降维并得到代表所有数据的主要因子。之后将这些主成分进行验证子集的判别式分析 (discriminant function analysis, DFA), 并利用二项式检验 (binomial test) 获得随机判别率。由于叫声参数的平均值符合正态分布, 因此我们将其代入多维尺度分析 (multidimensional scaling, MDS)。最后, 把判别式分析生成的结

果计算质心 (组质心: 各类别在平面或空间上的坐标位置) 的欧几里得距离 (Euclidean distance), 并比较几种叫声类型之间的欧几里得距离的大小。数据以平均值 \pm 标准差表示, 所有统计分析均在 SPSS 24.0 或 R 3.5.3 中进行, 检验均采用显著水平为 0.05 的双尾检验。

2 结果

本研究共计分析了 484 s 时长的叫声, 获得高质量的交流声波 89 个脉冲, 其中, 大菊头蝠 42 个, 中菊头蝠 47 个。两个物种在分娩过程中共划分出 10 种音节类型, 其中, 大菊头蝠 6 种, 中菊头蝠 4 种。

2.1 大菊头蝠分娩声波特征

大菊头蝠在分娩过程中发出的声波类型有 5 种为纯音调频, 1 种为宽带噪音类型 (图 1a, 表 1)。

拱形调频 (arched frequency modulation, AFM) 音节持续时间较长, 为 88.46 ms 左右, 谐波数 4 或 5 个, 峰频约为 27.57 kHz, 起始频率 [(25.53 \pm 2.36) kHz] 和终止频率 [(26.57 \pm 1.32) kHz] 接近, 中间频率 [(27.83 \pm 1.70) kHz] 则高于起始和终止频率, 音节在声谱图上显示为单拱形。

弯曲上调频 (bent upward frequency modulation, bUFM) 音节开始于一段极短的下调频, 然后是长的上调频。峰频相对较高, 为 (26.48 \pm 1.79) kHz。带宽约为 4.43 kHz。和 UFM 音节比较, 明显呈现弯曲形状, 且经常作为独立音节单个出现, 不和其他音节组成短语。

下调频 (downward frequency modulation, DFM) 录制到的数量较多, 持续时间为 (65.02 \pm 27.07) ms, 该波形的带宽为 (4.44 \pm 2.14) kHz, 一般有 3 个谐波, 第二谐波能量最高, 峰频大约是 25.61 kHz, 中间频率和终止频率从数值上看相差不大。一般作为独立的音节单独出现, 前后均有很长一段时间间隔。

短准恒频 (short quasi-constant frequency, QCFs) 持续时间是最短的, 为 (33.38 \pm 0.76) ms,

谐波 3 或 4 个，第二谐波能量最大，且主要集中在前半部分，经常作为独立音节单个出现，

在声谱图上的结构和回声定位声波的 CF 部分很相似，峰频大约为 26.35 kHz。

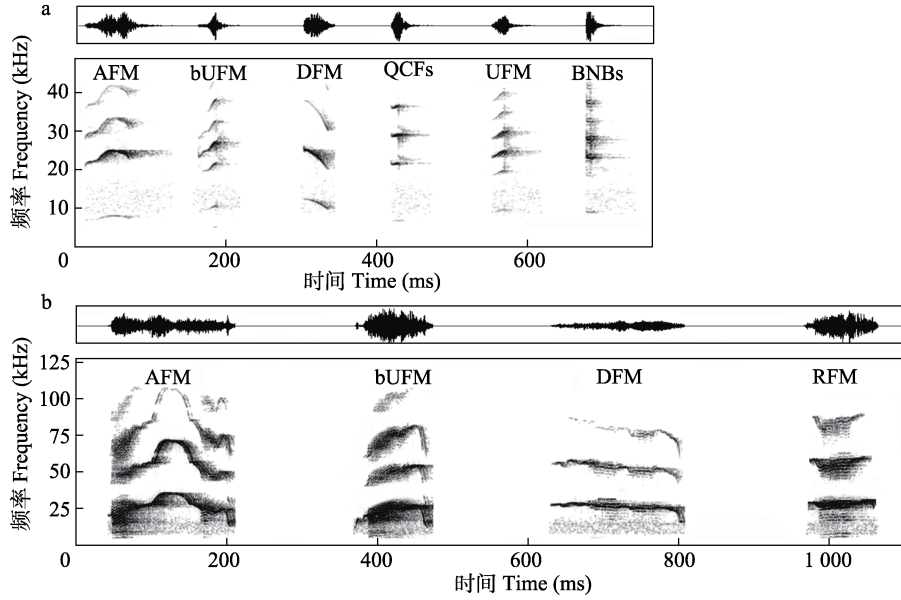


图 1 大菊头蝠 (a) 和中菊头蝠 (b) 分娩状态下的叫声类型

Fig. 1 Syllable types of social vocalizations in *Rhinolophus luctus* (a) and *R. affinis* (b) during parturition

a. 大菊头蝠; b. 中菊头蝠。图中，上边框内显示的是时域波形图，下边框内显示的是声谱图。AFM. 拱形调频; BNBs. 短的宽带噪音; bUFM. 弯曲上调频; DFM. 下调频; QCFs. 短的准恒频; RFM. 波纹状调频; UFM. 上调频

a. *R. luctus*; b. *R. affinis*. Oscillograms of the typical representative signals are shown in upper trace. Sonograms of the typical representative signals are shown in lower trace. AFM. Arched frequency modulation; BNBs. Short broadband noise burst; bUFM. Bent upward frequency modulation; DFM. Downward frequency modulation; QCFs. Short quasi-constant frequency; RFM. Rippled frequency modulation; UFM. Upward frequency modulation

表 1 大菊头蝠分娩过程声波类型及声学参数

Table 1 Acoustic types and parameters of syllables of *Rhinolophus luctus* during parturition

声学参数 Acoustic parameters	音节类型 Types of syllables					
	拱形调频 Arched frequency modulation	弯曲上调频 Bent upward frequency modulation	下调频 Downward frequency modulation	短准恒频 Short quasi-constant frequency	上调频 Upward frequency modulation	短宽带噪音 Short broadband noise burst
持续时间 Duration (ms)	88.46 ± 23.14	44.61 ± 9.66	65.02 ± 27.07	33.38 ± 0.76	39.61 ± 9.57	17.30 ± 6.23
峰频 Peak frequency (kHz)	27.57 ± 1.84	26.48 ± 1.79	25.61 ± 2.31	26.35 ± 3.35	26.98 ± 2.49	28.32 ± 2.92
最小频率 Minimum frequency (kHz)	25.63 ± 2.22	23.82 ± 1.04	23.74 ± 2.34	25.75 ± 3.25	24.43 ± 1.64	25.27 ± 2.47
最大频率 Maximum frequency (kHz)	28.50 ± 1.78	28.25 ± 1.84	28.18 ± 2.79	27.70 ± 3.00	30.20 ± 1.85	30.82 ± 3.37
带宽 Bandwidth (kHz)	2.87 ± 0.49	4.43 ± 1.74	4.44 ± 2.14	1.95 ± 0.25	5.77 ± 0.76	5.55 ± 1.87
起始频率 Start frequency (kHz)	25.53 ± 2.36	24.15 ± 0.67	29.05 ± 10.06	26.35 ± 3.15	24.84 ± 1.12	27.22 ± 3.28
中间频率 Centre frequency (kHz)	27.83 ± 1.70	25.65 ± 1.88	26.41 ± 2.89	26.35 ± 3.35	27.78 ± 2.51	28.13 ± 2.66
终止频率 End frequency (kHz)	26.57 ± 1.32	28.33 ± 2.00	26.43 ± 3.01	45.45 ± 15.75	29.74 ± 1.19	27.90 ± 3.28

数据以平均值 ± 标准差表示。Data are given as Mean ± SD.

上调频 (upward frequency modulation, UFM) 音节的持续时间为 (39.61 ± 9.57) ms, 最大频率和最小频率相差较大, 此带宽为 (5.77 ± 0.76) kHz, 谐波数 4 或 5 个, 第二谐波能量最高, 峰频在 26.98 kHz 左右, 声谱图上音节的倾斜程度较大, 终止频率远高于起始频率, 一般作为单个音节独立出现。

短宽带噪音 (short broadband noise burst, BNBs) 音节是一段持续时间非常短的宽带噪声, 持续时间是 (17.30 ± 6.23) ms。整个波形的最大频率为 (30.82 ± 3.37) kHz, 第二谐波能量最高, 带宽是 5.55 kHz 左右, 峰频为 (28.32 ± 2.92) kHz (表 1), 通常 2 到 3 个 BNBs 连续发出。

2.2 中菊头蝠分娩声波特征

中菊头蝠在分娩过程中共发出 4 种类型的音节, 有些类型虽然和大菊头蝠相似, 但具有不同的声学特征 (图 1b, 表 2)。

拱形调频 (arched frequency modulation, AFM) 音节一般有 3 或 4 个谐波, 持续时间相对较长 [(135.94 ± 27.07) ms], 整个波形带宽为 (13.75 ± 2.25) kHz, 峰频大约是 25.85 kHz, 中间频率为 (27.13 ± 2.95) kHz, 明显高于起始频率和终止频率。

弯曲上调频 (bent upward frequency

modulation, bUFM) 音节的数量最多, 一般有 3 或 4 个谐波, 但是第四谐波的能量非常弱。该音节持续时间相对较短 [(103.56 ± 18.72) ms], 整个波形的带宽为 (13.73 ± 2.72) kHz, 峰频大约是 25.54 kHz, 在声谱图上可以看出结尾部分有极小一部分声波的形状是弯曲的, 因此中间频率要高于起始频率和终频率。一般和其他音节一起出现, 前后均无较大时间间隔。

下调频 (downward frequency modulation, DFM) 的持续时间最长, 为 (148.50 ± 16.26) ms, 一般有 3 个谐波, 峰频约为 26.57 kHz, 波形整体向下倾斜, 起始频率和中间频率略高于终止频率, 一般和其他音节一起出现。

波纹状调频 (rippled frequency modulation, RFM) 出现数量相对较少, 持续时间在 106.43 ms 左右, 一般有 3 或 4 个谐波。该波形的带宽约为 8.27 kHz, 峰频为 (24.57 ± 4.67) kHz (表 2)。

2.3 分娩叫声音节的分类和比较

主成分分析共计提取了两个主成分, 第一主成分是持续时间、最小频率、带宽和终止频率的参数集合, 共解释了 43.62% 的声学参数。第二主成分为峰频、最大频率和中间频率的参数集合, 解释了 27.74% 的声学参数。两个主成分累计解释了 71.36% 的声学参数变异 (表 3)。判别式分析的结果证明有 40.5% 的音节得到了

表 2 中菊头蝠分娩过程声波类型及声学参数

Table 2 Acoustic types and parameters of syllables of *Rhinolophus affinis* during parturition

声学参数 Acoustic parameters	音节类型 Types of syllables			
	拱形调频 Arched frequency modulation	弯曲上调频 Bent upward frequency modulation	下调频 Downward frequency modulation	波纹状调频 Rippled frequency modulation
持续时间 Duration (ms)	135.94 ± 27.07	103.56 ± 18.72	148.50 ± 16.26	106.43 ± 10.72
峰频 Peak frequency (kHz)	25.85 ± 1.58	25.54 ± 4.19	26.57 ± 0.09	24.57 ± 4.67
最小频率 Minimum frequency (kHz)	14.78 ± 1.35	15.52 ± 2.66	19.73 ± 4.01	21.47 ± 6.22
最大频率 Maximum frequency (kHz)	28.53 ± 2.42	29.26 ± 1.81	28.63 ± 1.17	29.73 ± 3.01
带宽 Bandwidth (kHz)	13.75 ± 2.25	13.73 ± 2.72	8.90 ± 4.41	8.27 ± 3.21
起始频率 Start frequency (kHz)	18.62 ± 3.68	20.68 ± 6.38	25.97 ± 3.02	23.80 ± 6.09
中间频率 Centre frequency (kHz)	27.13 ± 2.95	27.32 ± 2.57	26.57 ± 0.42	25.90 ± 2.77
终止频率 End frequency (kHz)	18.27 ± 4.02	24.02 ± 6.68	21.50 ± 3.56	24.03 ± 7.10

数据以平均值 ± 标准差表示。Data are given as Mean ± SD.

表 3 音节参数主成分分析结果

Table 3 Results of PCA of acoustic variables of syllables

测量参数 Measurement	第一主成分 Principal component 1	第二主成分 Principal component 2
持续时间 Syllable duration	- 0.734	0.245
峰频 Peak frequency	0.584	0.666
最小频率 Minimum frequency	0.940	- 0.123
最大频率 Maximum frequency	0.394	0.820
带宽 Bandwidth	- 0.771	0.539
起始频率 Starting frequency	0.658	- 0.119
中间频率 Center frequency	0.302	0.813
终止频率 Ending frequency	0.674	- 0.249
特征值 Eigenvalue	3.49	2.22
解释参数百分比 Variance explained (%)	43.62	27.74

加粗数据表示存在显著性关系。
Significant correlations are given in bold.

正确判别，高于 10% 的随机判别率（图 2a）。通过多维尺度分析发现两个物种的不同音节类型在三维空间中分布具有显著差异（图 2b）。把所有的声学参数导入欧氏距离分析发现，无论是大菊头蝠还是中菊头蝠，它们种内的不同音节类型之间的距离都显著小于物种间叫声的欧式距离（表 4）。

3 讨论

本研究分析了大菊头蝠和中菊头蝠分娩过程中的声波，发现这 2 种菊头蝠科蝙蝠在分娩过程中都会发出多种类型的音节（大菊头蝠 6 种、中菊头蝠 4 种）。通过观察录制的视频发现，

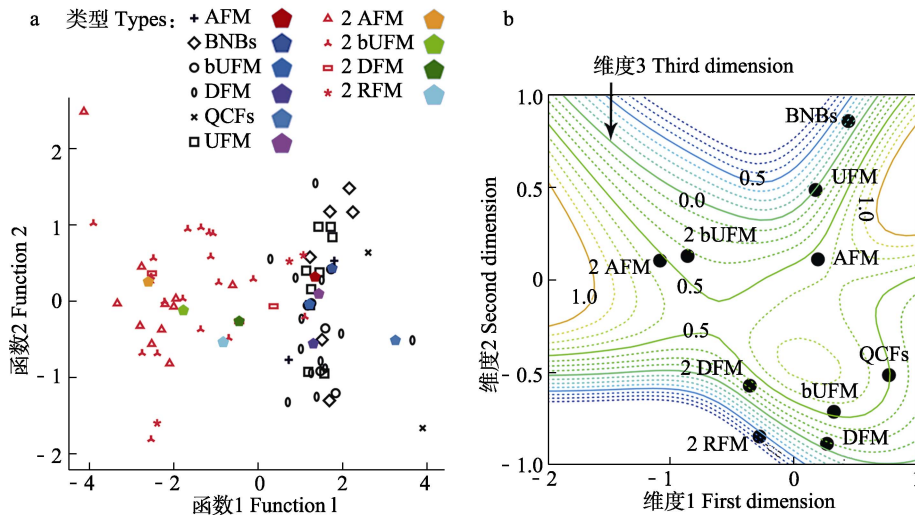


图 2 大菊头蝠和中菊头蝠分娩时发出交流音节的分类结果

Fig. 2 Classification of syllable types of *Rhinolophus luctus* and *R. affinis* during parturition

a. 判别式分析的结果：不同颜色的实心正五边形表示不同音节的质心；大菊头蝠的叫声音节用黑色符号表示；中菊头蝠用红色符号来表示。b. 多维尺度分析对不同音节类型的分类结果：黑色实心圆表示了不同的音节类型；维度 1 和维度 2 分别代表了横纵坐标，维度 3 使用彩色等高线来表示。AFM. 拱形调频；BNBs. 短的宽带噪音；bUFM. 弯曲上调频；DFM. 下调频；QCFs. 短的准恒频；RFM. 波纹状调频；UFM. 上调频。为了方便区分，在中菊头蝠的音节类型前加了数字“2”，如 AFM 为大菊头蝠的叫声，2 AFM 为中菊头蝠的叫声。

a. Projection of the output of a discriminant function analysis of the first two canonicals that was conducted by the sequences of ten different syllables. The regular pentagons with different colors represent the centroids of different syllables. The black symbols represent the types of *R. luctus*. The red symbols represent the types of *R. affinis*; b. Multidimensionally scaled configuration of syllable types. Solid circles represent different types of syllables. The first and second dimensions of multidimensional scaling represent the horizontal and vertical coordinates, respectively. The third dimension is represented by a colorful contour plot. AFM. arched frequency modulation; BNBs. short broadband noise burst; bUFM. bent upward frequency modulation; DFM. downward frequency modulation; QCFs. short quasi-constant frequency; RFM. rippled frequency modulation; UFM. upward frequency modulation. In order to identify types of two bat species, we added the number “2” before the syllables. For example, AFM represent the syllable type of *R. luctus*, and 2AFM represent the syllable type of *R. affinis*.

表 4 两种蝙蝠的分娩时期不同叫声音节类型之间的欧几里得距离

Table 4 Euclidean distance between group centroids from discriminant functions of different syllables of *Rhinolophus luctus* and *R. affinis* during parturition

		大菊头蝠的叫声音节 Syllables of <i>R. luctus</i>					中菊头蝠的叫声音节 Syllables of <i>R. affinis</i>				
		AFM	BNBs	bUFM	DFM	QCFs	UFM	AFM	bUFM	DFM	RFM
大菊头蝠的 叫声音节 Syllables of <i>R. luctus</i>	AFM	—	8.079	6.445	5.315	7.098	6.297	5.452	5.367	2.831	3.664
	BNBs		—	2.070	3.640	3.751	1.952	9.888	6.679	9.095	7.222
	bUFM			—	1.796	3.240	0.643	8.053	4.879	7.222	5.378
	DFM				—	4.039	2.076	6.837	4.065	5.931	3.971
	QCFs					—	3.014	9.683	6.609	8.267	7.252
	UFM						—	8.295	5.164	7.300	5.517
中菊头蝠的 叫声音节 Syllables of <i>R. affinis</i>	AFM							—	3.731	3.000	3.753
	bUFM								—	4.281	2.947
	DFM									—	3.194

“—”表示无效数据；AFM. 拱形调频；BNBs. 短的宽带噪音；bUFM. 弯曲上调频；DFM. 下调频；QCFs. 短的准恒频；RFM. 波纹状调频；UFM. 上调频。

“—” Represent invalid data. AFM. arched frequency modulation; BNBs. short broadband noise burst; bUFM. bent upward frequency modulation; DFM. downward frequency modulation; QCFs. short quasi-constant frequency; RFM. rippled frequency modulation; UFM. upward frequency modulation.

两种菊头蝠的分娩过程其实非常短暂，一般不超过 2 min，然而它们在分娩前和分娩过程中却会发出部分人耳可听的交流声波——分娩叫声。完成分娩后，则是向周围发出正常的高频回声定位声波进行探测。在分娩前，孕蝠通常单脚悬挂，偶尔双脚悬挂。身体会左右旋转以调整姿态，头部常会探到生殖器附近舔舐。在分娩时，孕蝠继续保持单脚悬挂，身体通常轻微抖动，头部不再探向生殖器官，腹部不断发力，过程中会伴随发出部分交流声波。同时胎儿逐步从母体产出，当胎儿产出近半时，母蝠再次将头部探向上方舔舐胎膜，直至胎儿完全产出。最后分娩结束，母蝠利用双翼的配合包裹并保护胎儿（图 3）。

通讯叫声被定义的前提是发声者周围存在旁观者（旁听者）（Bradbury et al. 2011），而本研究场景是单只菊头蝠的分娩行为，似乎不完全符合通讯叫声的概念。因此是否可以简单认为那些分娩叫声就是一种生理疼痛叫声（生理的疼痛等一些生理状况附带的声音），通过分析发现，大菊头蝠和中菊头蝠的分娩叫声丰富度

远超预期，且并不是宽带低频噪声，而是简单音节纯音。一般情况下，动物的纯音编码的信息更加复杂（Bradbury et al. 2011, Luo et al. 2017），也预示着这些蝙蝠的分娩叫声并非毫无意义的疼痛叫声，它们的产生可能不仅有利于母蝠自身对分娩的发动和调控，也有利于感知到声信号的胎儿更顺利地通过产道，甚至还能刺激胎儿听觉感官的发育（岳占碰等 2004, 苑凤等 2016, 侯淋淋等 2017, Guo et al. 2021）。当分娩接近尾声，即母蝠能够舔到胎儿时，分娩叫声的数量显著减少，此时母蝠对胎儿的声音信号被化学通讯和触觉通讯所取代（Ortega 2016）。在自然状态下，菊头蝠通常会建立雌性繁育种群，在繁殖季节共聚于栖息地进行妊娠和哺乳，因此，母蝠的分娩过程都会在同类的见证下进行，且分娩中的母蝠身体虚弱更需要处在群体中的有利位置，以获得舒适的温度和安全（刘绪生等 2003, Ortega 2016）。在漆黑的山洞里，当母蝠发动分娩的同时产生一定的声信号，可以向其他同类提示其目前的生理状态。这种分娩叫声可能编码了发声者的身体质



图3 分娩时的中菊头蝠

Fig. 3 *Rhinolophus affinis* during parturition

a. 分娩过程的前期; b. 分娩过程的后期。

a. Early stage of the parturition process in *R. affinis*; b. Late stage of the parturition process in *R. affinis*.

量、资源占有潜力和反击意图等诚实信息，从而避免同类对其分娩过程的干扰（Vehrencamp 2009）。因此，动物分娩叫声同样具备通讯叫声的潜在功能，它们的意义可能被严重忽视和低估了。

在分娩时期大菊头蝠发出 6 种音节，持续时间相对较短，并且各个音节独立存在，间隔时间较长，没有形成明显的短语或者句子。中菊头蝠在分娩过程中发出 4 种类型的音节，比大菊头蝠的音节类型要少，同种类型音节的持续时间比大菊头蝠的长，有的甚至是其 3 倍。两栖类和鸟类的研究已经证实，叫声持续时间的延长能够使声信号更好地被探测到，从而提高交流效率（Friedl et al. 2002）。另外，中菊头蝠分娩过程中所发出 4 种音节的带宽也比大菊头蝠的大，部分是其 2 倍，并且各个音节连续发出，间隔时间较短，相对比较急促。尽管两种菊头蝠回声定位声波的峰频相差 50 kHz 以上（Zhang et al. 2009，刘森等 2018），两者在分娩时期都发出了拱形调频（AFM）、弯曲上调频（bUFM）和下调频（DFM）3 种叫声音节，且两两之间欧氏距离相较其他类型都更小，只是中菊头蝠的叫声持续时间普遍较

长，综上暗示两种菊头蝠分娩过程中的交流声波可能具有相同的演化趋势。

刘森等（2018）研究发现，在激进（动物在寻找食物、栖息位置等资源过程中互相遭遇或发生肢体接触时的性状）背景下，大菊头蝠发出 3 种类型的音节——长的宽带噪声（broadband noise burst long, BNBI）、弯曲上调频（bent upward frequency modulation, bUFM）、噪声-上调频组合音节（broadband noise-upward frequency modulation, NB-UFM），其中仅 BNBI 音节的占比就超过了 65%，其多样性明显少于在分娩时期发出的音节类型。BNBI 音节的峰频（9.79 kHz）远低于任何分娩叫声音节的频率（25.61 ~ 28.32 kHz），且持续时间和带宽都显著高于分娩叫声音节。动机-结构理论认为，鸟类和哺乳动物叫声的噪声化越强、频率越低，个体可能处于敌对和激进状态，而叫声的频率越高、纯音化越强，个体可能处于恐惧、友好或平缓的状态（Morton 1977）。本研究中，菊头蝠的分娩可能伴随着疼痛，因为其子宫肌会过度伸张、弹性变差进而引起撕裂（李华南 2017）。对叫声结构的解析发现，分娩的两种菊头蝠并没有表达敌对和激

进的情绪, 而是更倾向于恐惧和平缓的情绪状态。Mariappan 等 (2013) 对犬蝠 (*Cynopterus sphinx*) 的研究发现, 求救叫声能够激活发声者和信息接受者的下丘脑-垂体-肾上腺轴, 并提高应激激素和杏仁核内神经递质水平。因此, 蝙蝠利用分娩叫声同样可以表达并传递自身的情绪状态。综上所述, 本研究就菊头蝠科两种蝙蝠——大菊头蝠和中菊头蝠分娩这一特殊时期的声行为进行了探究, 丰富了翼手目动物生殖期间的声波数据。但对于野生动物分娩过程中的声信号功能和作用仍有待进一步研究。

致谢 感谢审稿专家对论文修改提出的宝贵意见和建议。感谢戴文涛、冷海霞和朱越等在野外调查中给予的支持和帮助。

参 考 文 献

- 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.
- Bradbury J, Vehrencamp S. 2011. *Principles of Animal Communication*, 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates.
- Challis J R G, Matthews S G, Gibb W, et al. 2000. Endocrine and paracrine regulation of birth at term and preterm. *Endocrine Reviews*, 21(5): 514–550.
- Chaverri G, Ancillotto L, Russo D. 2018. Social communication in bats. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 93(4): 1938–1954.
- Clarke E, Reichard U H, Zuberbühler K. 2006. The syntax and meaning of wild gibbon songs. *PLoS ONE*, 1(1): e73.
- Condon J C, Jeyasuria P, Faust J M, et al. 2003. A decline in the levels of progesterone receptor coactivators in the pregnant uterus at term may antagonize progesterone receptor function and contribute to the initiation of parturition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16): 9518–9523.
- Fenton M B, Simmons N B. 2015. *Bats: A world of Science and Mystery*. Chicago: University of Chicago Press.
- Friedl T, Klump G. 2002. The vocal behaviour of male European Treefrogs (*Hyla arborea*): implications for inter- and intrasexual selection. *Behaviour*, 139(1): 113–136.
- Galambos R, Griffin D R. 1942. Obstacle avoidance by flying bats: the cries of bats. *Journal of Experimental Zoology*, 89(3): 475–490.
- Ge X Y, Wang N, Zhang W, et al. 2016. Coexistence of multiple coronaviruses in several bat colonies in an abandoned mineshaft. *Virologica Sinica*, 31(1): 31–40.
- Griffin D R. 1944. Echolocation by blind men, bats and radar. *Science*, 100(2609): 589–590.
- Guo D G, Ding J N, Liu H, et al. 2021. Social calls influence the foraging behavior in wild Big-footed Myotis. *Frontiers in Zoology*, 18(1): 3.
- Guo D G, Luo B, Zhang K K, et al. 2019. Social vocalizations of Big-footed Myotis (*Myotis macrodactylus*) during foraging. *Integrative Zoology*, 14(5): 446–459.
- Hedley R W. 2016. Composition and sequential organization of song repertoires in Cassin's Vireo (*Vireo cassinii*). *Journal of Ornithology*, 157(1): 13–22.
- Holy T E, Guo Z S. 2005. Ultrasonic songs of male mice. *PLoS Biology*, 3(12): e386.
- Jin L R, Yang S L, Kimball R T, et al. 2015. Do pups recognize maternal calls in Pomona Leaf-nosed Bats, *Hipposideros pomona*? *Animal Behaviour*, 100: 200–207.
- 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.
- Knörnschild M, Feifel M, Kalko E K V. 2013. Mother-offspring recognition in the bat *Carollia perspicillata*. *Animal Behaviour*, 86(5): 941–948.
- Knörnschild M, Nagy M, Metz M, et al. 2012. Learned vocal group signatures in the polygynous bat *Saccopteryx bilineata*. *Animal Behaviour*, 84(4): 761–769.
- Lin A Q, Jiang T L, Feng J, et al. 2016. Acoustically diverse vocalization repertoire in the Himalayan Leaf-nosed Bat, a widely distributed *Hipposideros* species. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 140(5): 3765.
- Liu Y, Metzner W, Feng J. 2013. Vocalization during copulation

- behavior in Greater Horseshoe Bats, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Chinese Science Bulletin*, 58(18): 2179–2184.
- Luo J H, Moss C F. 2017. Echolocating bats rely on audiovocal feedback to adapt sonar signal design. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(41): 10978–10983.
- Ma J, Kobayasi K, Zhang S Y, et al. 2006. Vocal communication in adult Greater Horseshoe Bats, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(5): 535–550.
- Mariappan S, Bogdanowicz W, Marimuthu G, et al. 2013. Distress calls of the Greater Short-nosed Fruit Bat *Cynopterus sphinx* activate hypothalamic-pituitary-adrenal (HPA) axis in conspecifics. *Journal of Comparative Physiology A*, 199(9): 775–783.
- Morton E S. 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *The American Naturalist*, 111(981): 855–869.
- Ortega J. 2016. *Sociality in Bats*. Switzerland: Springer International Publishing.
- Prat Y, Taub M, Yovel Y. 2015. Vocal learning in a social mammal: demonstrated by isolation and playback experiments in bats. *Science Advances*, 1(2): e1500019.
- Vehrencamp S L. 2009. *Animal communication: honesty and deception* // Binder M D, Hirokawa N, Windhorst U. *Encyclopedia of Neuroscience*. Amsterdam: Elsevier, 397–406.
- Zhang L B, Jones G, Zhang J S, et al. 2009. Recent surveys of bats (Mammalia: Chiroptera) from China. I. Rhinolophidae and Hipposideridae. *Acta Chiropterologica*, 11(1): 71–88.
- 崔建国, 肖治术. 2023. 中国野生脊椎动物鸣声监测与生物声学研究进展. *生物多样性*, 31(1): 5–8.
- 侯淋淋, 林爱青, 冯江. 2017. 马铁菊头蝠幼蝠能够辨别种群间回声定位声波差异. *动物学杂志*, 52(5): 737–744.
- 江廷磊, 赵华斌, 何彪, 等. 2020. 中国蝙蝠生物学研究进展及其保护对策. *兽类学报*, 40(6): 539–559.
- 蒋志刚. 2015. *中国哺乳动物多样性及地理分布*. 北京: 科学出版社.
- 李华南. 2017. 大白猪和清平猪分娩启动过程中 miRNA 表达分析和 miR-144 功能研究. 武汉: 华中农业大学博士学位论文.
- 刘森, 戴文涛, 冷海霞, 等. 2018. 大菊头蝠回声定位声波与激进叫声特征. *生物学杂志*, 35(6): 84–87.
- 刘绪生, 张树义, 梁冰. 2003. 翼手目动物特殊的生殖策略: 胚胎延迟植入和延迟发育. *动物学杂志*, 38(1): 84–88.
- 沈琪琦. 2015. 四种菊头蝠回声定位地理种群差异. 上海: 华东师范大学硕士学位论文.
- Smith A T, 解焱. 2009. *中国兽类野外手册*. 长沙: 湖南教育出版社.
- 苑凤, 武斌, 贺斌, 等. 2016. 妊娠大鼠胚胎着床后短暂抑制体内雌激素合成对分娩的影响. *生殖医学杂志*, 25(2): 148–153.
- 岳占碰, 马琳, 张学明, 等. 2004. 哺乳动物分娩的发动与调控. *中国畜牧兽医*, 31(6): 27–29.
- 张婵, 王艳梅, 牛红星. 2013. 河南省栾川县伏牛山发现翼手目物种大菊头蝠. *动物学杂志*, 48(4): 650–654.