

六种共栖蝙蝠的回声定位信号及翼型特征的比较

韦力^{1,2} 甘雨满³ 李周全⁴ 林植华¹ 洪体玉⁵ 张礼标^{5*}

(1 丽水学院化学与生命科学学院, 丽水 323000) (2 华东师范大学生命科学学院, 上海 200062)

(3 广西师范大学生命科学学院, 桂林 541004) (4 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

(5 广东省昆虫研究所, 广州 510260)

摘要: 本研究于2006年5~8月在桂林市七星公园七星岩洞进行, 比较分析了共栖2科(蹄蝠科和蝙蝠科)6种共75只蝙蝠的回声定位信号和翼型特征。普氏蹄蝠的回声定位叫声为短而多谐波的CF/FM型, 主频率为 61.2 ± 0.8 kHz, 具有高翼载、低翼展比和中等翼尖指数; 大蹄蝠的回声定位叫声为单CF/FM型, 主频率为 68.6 ± 0.7 kHz, 具有高翼载、低翼展比和中等翼尖指数; 中蹄蝠的回声定位叫声为单CF/FM型, 主频率为 85.2 ± 0.5 kHz, 具有中等翼载、低翼展比和中等翼尖指数; 高频鼠耳蝠的回声定位叫声为长带宽的FM型, 主频率为 50.7 ± 3.8 kHz, 具有低翼载、中等翼展比和低翼尖指数; 大足鼠耳蝠回声定位叫声为FM型, 主频率为 39.9 ± 3.2 kHz, 具有中等翼载、低翼展比和高翼尖指数; 绒山蝠回声定位叫声为短而多谐波的FM型, 主频率为 49.0 ± 0.4 kHz, 具有高翼载、中等翼展比和低翼尖指数。经单因素方差分析表明, 6种蝙蝠之间绝大部分的形态和声音参数差异显著(One-way ANOVA, $P < 0.05$)。以上结果说明, 6种同地共栖蝙蝠种属特异的回声定位叫声和形态结构体现出了相互之间的生态位分离, 从而降低了种间竞争压力, 使得6种蝙蝠能够同地共存。

关键词: 蝙蝠; 回声定位叫声; 翼型; 同地共栖种; 生态位

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2011)02-0155-09

Comparisons of echolocation calls and wing morphology among six sympatric bat species

WEI Li^{1,2}, GAN Yuman³, LI Zhouquan⁴, LIN Zhihua¹, HONG Tiyu⁵, ZHANG Libiao^{5*}

(1 School of Chemistry and Life Science, Lishui University, Lishui 323000, China)

(2 School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

(3 College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China)

(4 Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 4300727, China)

(5 Guangdong Entomological Institute, Guangzhou 510260, China)

Abstract: During May to August 2006, we studied the echolocation calls and wing morphology of six sympatric species of bats which belong to Hipposideridae and Vespertilionidae in Qixing Cave, Guilin City. *Hipposideros pratti* produces short CF/FM calls which mainly contain three harmonics, and has high wing loading, low aspect ratio and average wing tip shape index. *H. armiger* produces single CF/FM calls, and has high wing loading, low aspect ratio and average wing tip shape index. *H. larvatus* produces single CF/FM calls, and has average wing loading, low aspect ratio and average wing tip shape index. *Myotis siligorensis* produces long bandwidth calls that are usually single FM sweep, being the smallest of these bat species with low wing loading, low aspect ratio and average wing tip shape index. *M. ricketti* produces single FM calls, and has average wing loading, low aspect ratio and high wing tip shape index. *Nyctalus plancyi* produces three harmonics short FM calls, and has high wing loading, average aspect ratio and low wing tip shape index. Most morphological and call parameters among these six bat species were significantly different ($P < 0.05$) with One-Way ANOVA method. These results indicated that these six sympatric bat species were highly adapted to different foraging strategies and habitats which was also correlated with the significant differentiation of species-specific echolocation calls and external morphological characteristics. The present work demonstrated that niche partitioning occurred among these six bat species, which leads to decreases

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30800102)

作者简介: 韦力(1979-)男, 博士, 主要从事动物生态及种群遗传学研究. E-mail: weiliwei2007@163.com

收稿日期: 2010-08-17; 修回日期: 2010-11-22

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: zhanglb@gdei.gd.cn

in the pressure of interspecies competition. Therefore, niche partitioning was the key mechanism for coexistence of these bat's community.

Key words: Bat; Echolocation calls; Niche partitioning; Sympatric species; Wing morphology

回声定位叫声频率的差异是蝙蝠生态位分化的关键因素之一 (Jones, 1995)。回声定位叫声的差异又与体型大小、捕食生境以及所处生境的复杂程度密切相关 (Aldridge and Rautenbach, 1987; Norberg and Rayner, 1987; Fenton, 1990; Barclay and Brigham, 1991; 张礼标等, 2002)。体型大的蝙蝠, 具有相对较高的翼载, 飞行速度较快, 但灵活性和机动性较差, 所利用的回声定位叫声频率一般较低, 趋向于在更为开阔的生境中捕食; 反之, 体型小的蝙蝠, 具有相对较低的翼载, 飞行速度较慢, 但灵活性和机动性较好, 所利用的回声定位叫声频率一般较高, 适合在更为杂乱或复杂的生境中捕食 (Jones, 1999)。当蝙蝠在较为复杂的生境中捕食或飞行时, 采用的回声定位策略一般有两种, 一是利用恒频 (CF) 型信号 (Emde and Schnitzler, 1986) 及相应的多普勒频移 (Jones, 1999), 二是利用频率较高的调频 (FM) 型信号 (Barclay and Brigham, 1991)。由于低频声在空气中衰减慢、传播距离远 (Altringham, 1996), 因此, 利用低频回声定位叫声的蝙蝠, 可以探测到远距离目标 (Barclay and Brigham, 1991)。相反, 利用高频回声定位叫声便于探测近距离的小型昆虫, 同时能够提供结构更为精细的目标信息, 有助于识别猎物 (Simmons and Stein, 1980; Barclay and Brigham, 1991)。通常情况下, 利用长脉冲时程 (即高能率环) 的 CF 型叫声的蝙蝠能够在较嘈杂的环境下探测振翅昆虫 (Fenton, 1990); 简短、高频率且多谐波的 FM 型且能率环低的回声定位叫声适合于较嘈杂的丛林中或边缘觅食 (Norberg and Rayner, 1987; Jennings *et al.*, 2004); 而长、带宽窄及频率低的回声定位叫声适用于空旷的地方高速飞行和捕食 (Norberg and Rayner, 1987)。

蝙蝠种间翼型差异与其飞行行为和捕食行为有密切联系 (Norberg and Rayner, 1987)。翼型特征通常用翼载、翼展比和翼尖指数 3 个指标进行描述。翼载是体重与翼面积的比值, 是蝙蝠单位翼面积上所承受的压力, 与飞行速度呈正相关, 但是与飞行的灵活性及灵敏性呈负相关 (Jennings *et al.*, 2004)。翼载越低, 飞行越灵活, 越容易捕捉到飞行速度慢的小型猎物, 但是飞行速度越慢; 反之,

体型越大, 翼载越高, 飞行速度快, 但飞行灵活性不高而捕捉不到小型的猎物 (Arita and Fenton, 1997)。翼展比与翼的形状有关, 高翼展比可以更有效地利用空气动力, 在飞行中能量损失更少 (Norberg and Rayner, 1987)。高翼展比对应的是狭长的翼和高效的飞行, 低翼展比对应的是短的翼及低效的飞行 (Jennings *et al.*, 2004)。翼尖指数是翼膜面积的比例, 高翼尖指数意味着具有相对大的翼膜面积。同时, 蝙蝠翼尖指数的高低可以用来描述蝙蝠盘旋飞行能力的大小 (Jennings *et al.*, 2004)。总之, 有狭长翼和高翼载的蝙蝠通常在植被上空快速飞行和捕食, 有宽阔翼和低翼载的蝙蝠适合在复杂的环境、茂盛的植被中慢速而灵活地飞行和捕食 (Schnitzler and Kalko, 1998)。因此, 翼型特征体现的是蝙蝠所采取的捕食策略和捕食的食物类型, 是一个反映蝙蝠物种觅食生态学的重要标志 (Norberg and Rayner, 1987; Norberg, 1994)。

蝙蝠属于群居动物, 同一栖息地通常聚集多种不同的蝙蝠种类。不同蝙蝠种类具有各自独特的捕食策略和捕食生境, 并对应种属特异的回声定位信号和翼型特征; 回声定位信号和翼型特征的差异使不同蝙蝠种类出现捕食空间分离和食物资源分化 (冯江等, 2002; Patterson *et al.*, 2003; 马杰等, 2004)。本文从回声定位信号、外部形态 (翼型) 特征并结合飞行行为, 探讨桂林七星岩 2 科 6 种蝙蝠物种和谐同地共栖的机制。

1 研究方法

1.1 研究地点和时间

桂林市地处南岭山系的西南部, 平均海拔 150 m, 属典型的喀斯特岩溶地貌。同时, 它又处低纬度地区, 具亚热带季风气候。气候温和, 雨量充沛, 光照充足, 四季分明。年平均降雨量 1 900 mm, 平均温度 19.3℃。桂林地区土壤属红壤土带, 以红壤为主, 并有包括银杉、银杏在内的高等植物 1 000 多种, 为蝙蝠提供了很好的生存环境, 即提供丰富的食物、栖息地、哺育场所、幼崽生长发育场所等。

2006 年 5~8 月, 我们选择了桂林市七星公园的七星岩 (25°16.673'N, 110°18.423'E) 作为研

究点。七星岩洞口高约 5 m、宽约 30 m，洞长约 1 500 m，洞内高和宽不规则，最高处约 30 m、最宽处约 15 m；洞内开阔透风性较好，夏季湿度大，平均温度为 19℃ ~ 22℃；洞顶和洞壁有各种彩灯，洞口周围为建筑物和少量乔木。洞内蝙蝠种类有普氏蹄蝠 (*Hipposideros pratti*)、大蹄蝠 (*H. armiger*)、中蹄蝠 (*H. larvatus*)、高颅鼠耳蝠 (*Myotis siligorensis*)、大足鼠耳蝠 (*M. ricketti*)、绒山蝠 (*Nyctalus plancyi*) 等共 3 000 只左右。采集蝙蝠的时间为晚上 19:00 开始，21:30 左右结束，采样天数累计 15 d。

1.2 体型与翼型测量

于傍晚在七星岩洞口用雾网 (Mist net) 捕捉出飞的蝙蝠，捕捉到的蝙蝠放入布袋中保存，带回实验室称量体重 (精确到 0.1 g)，测量前臂长、头体长、耳长、耳宽和尾长 (精确到 0.1 mm)。同时鉴别蝙蝠种类、性别、年龄及雌性的繁殖情况 (如怀孕中或已产仔)，成年蝙蝠和未成年蝙蝠可以通过翼的掌骨和指骨连接处的愈合度来区分 (Anthony, 1988)。未成年蝙蝠和怀孕中的蝙蝠不计入统计。蝙蝠保存在布袋中至少 1 h，并从中收集粪便进行下一步的食性分析 (Zhang *et al.*, 2007)。沿着蝙蝠的翼型 (右翼) 轮廓用铅笔小心画到坐标纸上 (Zhang *et al.*, 2007)，计数翼面积 (精确到 1 mm²)。翼载 (Wing loading, WL)、翼展比 (Aspect ratio, A)、翼尖长比 (Tip length ratio, TL)、翼尖面积比 (Tip area ratio, TA)、翼尖指数 (Wing tip shape index, I) 的计算按 Norberg and Rayner (1987) 的方法计算: WL = 体重/翼面积、A = 翼长²/翼面积、TL = 掌膜长/臂膜长、TA = 掌膜面积/臂膜面积、I = TA / (TL - TA)。根据 Norberg and Rayner (1987) 及 Jennings 等 (2004) 确定 3 个主要翼型参数所处的等级 (WL 等级划分: 高 ≥ 10.3 N/m², 中等为 7.5 ~ 10.3 N/m², 低 6.45 ~ 7.5 N/m², 很低 ≤ 6.45 N/m²; A 等级划分为: 高 ≥ 7.3, 中等 6.1 ~ 7.3, 低 ≤ 6.1; I 等级划分: 高 ≥ 1.9, 中等为 1.3 ~ 1.9; 低 ≤ 1.3)。

1.3 回声定位声波的录制

将蝙蝠带回录音棚 (8 m × 5 m × 3 m) 进行放飞录音，当蝙蝠距离麦克风约 1 m 时开始录音，采用超声波监听仪 Detector (D980, Pettersson Elektronik AB, Sweden) 接收超声波，然后把声音输入电脑，将超声波的频率转换为原来的 1/10 后，采样频率为 44.10 kHz，分析衰减为 -120 dB，用蝙

蝠分析软件 BatSound (Version 3.10, Pettersson Elektronik AB) 进行分析 (参照 Zhang *et al.*, 2007)。主要分析叫声信号的时域波形图、声谱图 (频率-时间图) 及频率-能量图 (LPC 分布图)，计算叫声脉冲时程 (Pulse duration)、叫声脉冲间隔 (Inter-pulse interval)、声发射的能率环 (声脉冲时程占声脉冲时程与声脉冲间隔之和的百分比, Duty cycle)，以及回声定位叫声的起始频率 (the beginning frequency)、结束频率 (the ending frequency) 和主频率 (具有最高振幅或最大能量的回声定位信号的频率值, Dominant frequency, DF)。起始频率、结束频率和主频率均从声谱图和 LPC 图上确定。

体型和翼型测量并录音后，将蝙蝠带回其栖息地放飞。以上所有得到的参数全部输入到 SPSS 11.5 for Window 软件进行分析，分析的数据均以平均值 ± 标准差 (Mean ± SD) 表示，外部体型特征参数使用分层聚类分析方法 (Hierarchical cluster) 找到 6 种蝙蝠的外部形态相关性，并绘制出分层聚类分析图。同时，对翼型的翼载和翼展比进行分析并推断蝙蝠的飞行行为。

2 结果

2.1 外部体型特征统计结果

通过测量和统计分析，6 种蝙蝠的外部体型特征 (前臂长、头体长、耳长、耳宽、尾长和体重) 在种间的差异极显著 (表 1, One-way ANOVA, $P < 0.001$)。6 种蝙蝠的外部体型特征之间经 One-way ANOVA 的 LSD 两两间差异显著性统计分析显示，前臂长在 6 种蝙蝠中两两之间差异均极显著 ($P < 0.001$)；头体长在大蹄蝠和普氏蹄蝠之间、中蹄蝠和绒山蝠之间、中蹄蝠和大足鼠耳蝠之间、绒山蝠和大足鼠耳蝠之间没有出现显著性差异 ($P > 0.05$)，其余差异显著；耳长在大蹄蝠和普氏蹄蝠之间、高颅鼠耳蝠和大足鼠耳蝠之间没有出现显著性差异 ($P > 0.05$)，其余差异显著；耳宽除了在大蹄蝠和普氏蹄蝠之间差异不显著外，其余差异显著 ($P < 0.05$)；尾长除了在大蹄蝠和普氏蹄蝠之间差异不显著外，其余差异显著 ($P < 0.05$)；体重在大蹄蝠和普氏蹄蝠之间、中蹄蝠和绒山蝠之间、中蹄蝠和大足鼠耳蝠之间、绒山蝠和大足鼠耳蝠之间没有出现显著性差异，其余都差异显著 ($P < 0.05$)。对这些外部体型特征分层聚类分析可以看出，普氏蹄蝠和大蹄蝠外部体型

存在重叠, 大足鼠耳蝠、绒山蝠和中蹄蝠外部体型存在重叠, 高颅鼠耳蝠外部体型特征没有与其它 5

种发生很大的重叠, 进一步说明了 6 种蝙蝠在外部形态上的差异 (图 1)。

表 1 六种蝙蝠的体型参数比较 (长度单位为 mm, 体重单位为 g)

Table 1 Comparison of morphological parameters of six bat species (Length in mm, and mass in g)

体型参数 Type of body parameters	<i>n</i>	前臂长 Forearm length	头体长 Body length	耳长 Ear length	耳宽 Ear width	尾长 Tail length	体重 Body mass
普氏蹄蝠 <i>H. pratti</i>	9	86.0 ± 2.5	78.1 ± 7.6	29.4 ± 1.7	23 ± 1.3	55.2 ± 4.5	51.0 ± 12.6
大蹄蝠 <i>H. armiger</i>	6	91.7 ± 1.1	78.0 ± 6.5	28.4 ± 1.9	22.7 ± 1.7	62.0 ± 5.8	45.4 ± 10.9
中蹄蝠 <i>H. larvatus</i>	13	57.7 ± 2.6	56.3 ± 5.5	20.1 ± 1.9	17.1 ± 1.4	38.5 ± 3.0	18.1 ± 5.7
高颅鼠耳蝠 <i>M. siligorensis</i>	14	35.1 ± 1.5	36.9 ± 2.3	13.0 ± 1.1	5.6 ± 0.6	35.7 ± 2.6	5.2 ± 0.5
绒山蝠 <i>N. plancyi</i>	5	50.7 ± 1.3	58.5 ± 4.0	11.6 ± 2.0	10.3 ± 1.5	48.9 ± 5.3	20.5 ± 3.8
大足鼠耳蝠 <i>M. ricketti</i>	28	56.1 ± 1.3	56.6 ± 7.6	17.4 ± 1.9	8.2 ± 1.0	52.1 ± 3.2	18.1 ± 3.1
<i>F</i>		1326.862**	62.348**	158.232**	485.723**	81.739**	84.429**

** $P < 0.001$ (One-way ANOVA)

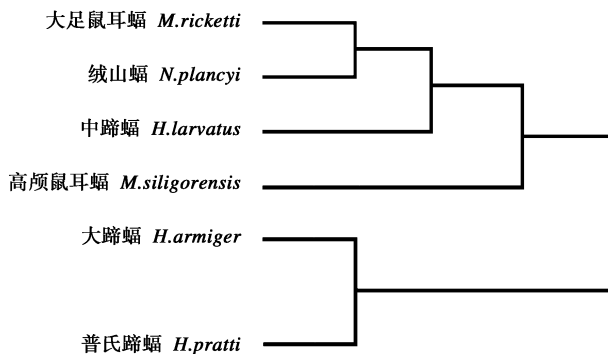


图 1 六种蝙蝠主要形态特征 (前臂长、头体长、耳长、耳宽、尾长和体重) 的分层聚类分析图

Fig. 1 The dendrogram of hierarchical cluster analysis of external morphology characteristics (forearm length, body length, ear length, ear width, tail length and body mass) for six bat species

2.2 翼型特征统计结果

从图 2 可以直观地看出 6 种蝙蝠翼型的形状和大小比例关系, 说明了不同蝙蝠物种之间在翼型形态上存在明显的差异。通过对各物种的翼型参数进行比较, 除了翼尖指数外, 其他参数在种间差异极显著 (表 2, One-way ANOVA, $P < 0.001$)。其中, 在翼载方面, 绒山蝠、普氏蹄蝠、大蹄蝠属于高翼载种类, 大足鼠耳蝠和中蹄蝠属于中等翼载种类, 高颅鼠耳蝠属于低等翼载种类; 在翼尖指数方面, 大足鼠耳蝠具有高翼尖指数、大蹄蝠和高颅鼠耳蝠具有中等翼尖指数、普氏蹄蝠、中蹄蝠和绒山蝠具有低翼尖指数; 在翼展比方面, 绒山蝠属于高翼展

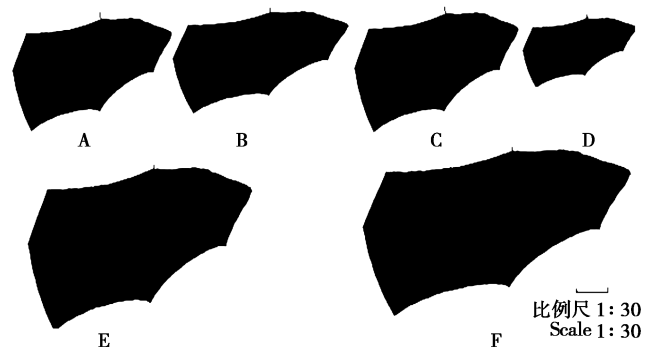


图 2 六种蝙蝠的翼型模型图. A: 中蹄蝠; B: 大足鼠耳蝠; C: 绒山蝠; D: 高颅鼠耳蝠; E: 普氏蹄蝠; F: 大蹄蝠

Fig. 2 Modes of wing morphology of six bat species. A: *H. larvatus*; B: *M. ricketti*; C: *N. plancyi*; D: *M. siligorensis*; E: *H. pratti*; F: *H. armiger*

比种类、其余 5 种属于低翼展比种类。6 种蝙蝠的翼型特征之间经 One-way ANOVA 的 LSD 两两间差异显著性统计分析显示, 在翼长、翼面积和翼载上, 高颅鼠耳蝠与其他 5 种蝙蝠的差异极显著 ($P < 0.001$), 但普氏蹄蝠与大蹄蝠、中蹄蝠与绒山蝠、绒山蝠与大足鼠耳蝠在翼长上差异不显著 ($P > 0.05$); 中蹄蝠与大足鼠耳蝠、中蹄蝠与绒山蝠在翼面积上差异不显著 ($P > 0.05$); 中蹄蝠与大足鼠耳蝠、普氏蹄蝠与绒山蝠、普氏蹄蝠与大蹄蝠在翼载上差异不显著 ($P > 0.05$), 其余差异都显著。翼尖指数在所有物种之间的两两比较都不呈现显著性差异 ($P > 0.05$)。在翼展比上, 高颅鼠耳蝠

表 2 六种蝙蝠的翼型参数比较 (n = 样本量, 长度单位为 mm, 面积单位为 mm², 翼载单位为 N/m²)

Table 2 Comparison of wing morphology parameters of six bat species (n = sample number. Length in mm, and area in mm², wing loading in N/m²)

翼型参数 Wing parameters	n	翼长 Length of wing	翼面积 Wing area	翼尖指数 Wing tip shape index	翼载 Wing loading	翼展比 Wpect ratio
普氏蹄蝠 <i>H. pratti</i>	9	459.1 ± 20.7	40 992.5 ± 4 190.6	1.3 ± 0.3	13.3 ± 2.7	5.2 ± 0.3
大蹄蝠 <i>H. armiger</i>	6	472.2 ± 20.7	37 246.4 ± 4 515.5	1.5 ± 0.5	11.5 ± 2.1	5.6 ± 0.5
中蹄蝠 <i>H. larvatus</i>	13	1 882.8 ± 5 671.9	17 368.5 ± 5 340.1	1.3 ± 0.2	9.5 ± 2.6	5.1 ± 0.5
高颅鼠耳蝠 <i>M. siligorensis</i>	14	205.0 ± 13.6	7 626.3 ± 729.1	1.5 ± 0.4	6.9 ± 0.8	5.5 ± 0.5
绒山蝠 <i>N. plancyi</i>	5	315.7 ± 6.3	13 237.3 ± 882.6	1.1 ± 0.4	15.1 ± 4.6	7.6 ± 0.6
大足鼠耳蝠 <i>M. ricketti</i>	28	332.7 ± 20.9	18 574.1 ± 1 507.3	3.2 ± 7.3	9.8 ± 1.8	6.1 ± 0.5
<i>F</i>		254.289 **	187.412 **	0.882	15.669 **	21.135 **

** P < 0.001 (One-way ANOVA)

与普氏蹄蝠和大蹄蝠差异不显著 (P > 0.05), 普氏蹄蝠与中蹄蝠差异也不显著 (P > 0.05), 其余差异都显著。翼型参数直接反映了 6 种蝙蝠在飞行参数上的差异, 即它们所采取的飞行方式和捕食策略可能存在不同。

对 6 种蝙蝠翼型的翼载和翼展比分析, 结果表明, 绒山蝠和大蹄蝠落在第一象限上, 中蹄蝠和普氏蹄蝠落在第二象限上, 高颅鼠耳蝠落在第三象限上, 大足鼠耳蝠落在第四象限上 (图 3), 表明 6 种蝙蝠具有不同的飞行特征。

2.3 回声定位信号分析

6 种蝙蝠的回声定位信号结构特征如图 4 所示, 从图中可以看出这些蝙蝠的回声定位信号存在明显的差异。通过对各物种的声波参数进行统计分析, 结果显示 6 种蝙蝠间回声定位信号差异极显著 (表 3, One-way ANOVA, P < 0.001)。6 种蝙蝠的回声定位信号特征之间经 One-way ANOVA 的 LSD 两两间差异显著性统计分析显示, 除了绒山蝠和大足鼠耳蝠不出现显著性外, 其余物种间的主频率差异显著 (P < 0.05)。普氏蹄蝠与大蹄蝠、大蹄蝠与绒山蝠、中蹄蝠与大足鼠耳蝠、高颅鼠耳蝠及绒山蝠、高颅鼠耳蝠与绒山蝠在脉冲时程上差异不显著 (P > 0.05); 普氏蹄蝠与大蹄蝠、大足鼠耳蝠与高颅鼠耳蝠及绒山蝠、高颅鼠耳蝠与绒山蝠分别在脉冲间隔和能率环上差异不显著 (P > 0.05), 其余参数两两间差异显著 (P < 0.05)。

3 讨论

3.1 翼型与捕食策略

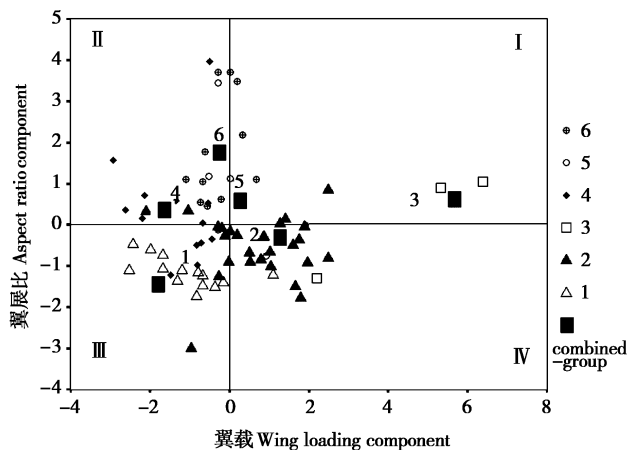


图 3 六种蝙蝠翼型的翼载和翼展比分析图, 根据 Norberg 和 Rayner (1987) 从 215 种蝙蝠进行的研究方法得出结果: 第一象限的蝙蝠物种具高速飞行和高灵敏度的特征; 第二象限代表有很好的盘旋能力的蝙蝠物种; 第三象限代表了能够慢速翱翔或盘旋能力的蝙蝠物种; 第四象限的蝙蝠物种代表着在杂乱区域捕食具有高速飞行而且有集群飞行的特征蝙蝠物种. 1: 高颅鼠耳蝠; 2: 大足鼠耳蝠; 3: 绒山蝠; 4: 中蹄蝠; 5: 大蹄蝠; 6: 普氏蹄蝠

Fig. 3 Plot of size-independent components calculated for the bats in this study from a method on the based on that of Norberg and Rayner (1987) on 215 species. Bats in quadrant I fly fast and are agile, those in quadrant 2 have good hovering performance; those in quadrant 3 can hawk slowly and or hover; those in quadrant 4 can fly in clutter but also have high-speed commuting flight. 1: *M. siligorensis*; 2: *M. ricketti*; 3: *N. Plancyi*; 4: *H. larvatus*; 5: *H. armiger*; 6: *H. pratti*

蝙蝠翼型是重要的体型参数, 高翼载表明蝙蝠个体较大而翼面积相对较小, 同时以牺牲飞行灵活性和机动性为代价 (Norberg and Rayner, 1987)。本研究的 6 种蝙蝠中, 普氏蹄蝠和大蹄蝠具有高翼

表3 六种蝙蝠的声波参数比较 (时间单位为 ms, 频率单位为 kHz)
Table 3 Comparison of echolocation call parameters of six bat species (Time in ms, frequency in kHz)

声波参数 Call parameters	普氏蹄蝠 <i>H. pratti</i>	大蹄蝠 <i>H. armiger</i>	中蹄蝠 <i>H. larvatus</i>	高颅鼠耳蝠 <i>M. siligorensis</i>	绒山蝠 <i>N. plancyi</i>	大足鼠耳蝠 <i>M. ricketti</i>	<i>F</i>
脉冲时程 Call duration (ms)	12.7 ± 12.9	11.2 ± 2.0	7.8 ± 0.9	8.5 ± 3.6	11.5 ± 3.3	6.6 ± 3.3	12.726**
脉冲间隔 Interval time (ms)	31.9 ± 26.3	32.6 ± 24.5	16.0 ± 10.4	53.7 ± 23.4	57.8 ± 8.4	53.1 ± 25.4	36.717**
起始频率 The beginning frequency (kHz)				77.5 ± 10.7	55.9 ± 3.4	62.1 ± 9.7	61.898**
结束频率 The ending frequency (kHz)				36.8 ± 4.2	41.7 ± 6.6	29.4 ± 4.1	165.091**
主频率 The dominant frequency (kHz)	61.2 ± 0.8	68.6 ± 0.7	85.2 ± 0.5	50.7 ± 3.8	49.0 ± 0.4	39.9 ± 3.2	3527.147**
能率环 Duty cycle	28.5%	25.6%	32.8%	13.7%	16.6%	11.1%	94.200**

** $P < 0.001$ (One-way ANOVA)

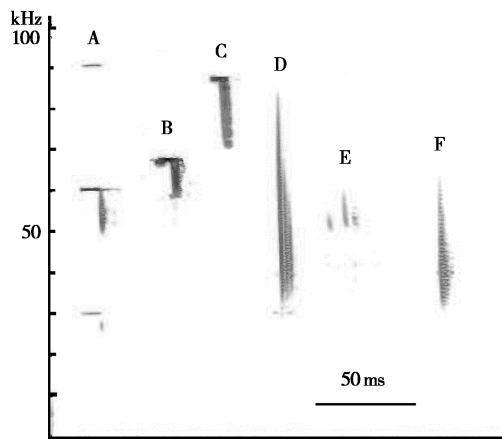


图4 六种蝙蝠的回声定位叫声图谱。A:普氏蹄蝠;B:大蹄蝠;C:中蹄蝠;D:高颅鼠耳蝠;E:绒山蝠;F:大足鼠耳蝠

Fig. 4 Spectrograms of echolocation calls of six bat species. A: *H. pratti*; B: *H. armiger*; C: *H. larvatus*; D: *M. siligorensis*; E: *N. plancyi*; F: *M. ricketti*

载、低翼展比和中等翼尖指数,属于快速飞行种类,但是飞行灵敏度不高;低效飞行,具有较好的盘旋飞行能力,但不容易捕捉到小型的猎物昆虫,适合在较为空旷的生境中盘旋飞行捕食较大的昆虫目标,这与冯江等(2001b)对普氏蹄蝠和大蹄蝠的研究结果很相似;中蹄蝠具有中等翼载、低翼展比和中等翼尖指数,飞行速度中等,飞行灵敏度能随环境而改变;虽然翼相对较短,飞行效率偏低,但具有良好的空中盘旋飞行能力,能够捕捉到中等大小的昆虫类型。结合我们的野外观察,发现中蹄蝠能够在多种生境中进行捕食和飞行。除了Bates等(2000)和韦力等(2006)曾对高颅鼠耳蝠的前臂长、脚长、胫骨长、尾长、耳长和手持状态下的回声定位叫声进行过研究外,先前没有对它飞行

状态下的回声定位叫声和翼型特征进行过报道。本次研究中,高颅鼠耳蝠具有低翼载、中等翼展比和低翼尖指数,说明翼载负荷小,属于低速飞行种类,飞行灵活性高,能够高效飞行,空中盘旋飞行能力低,但容易捕捉到小型的昆虫种类。结合我们的野外观察,经常发现高颅鼠耳蝠在复杂的环境中捕食空中飞行的昆虫。绒山蝠具有高翼载、中等翼展比和低翼尖指数,能够快速飞行,但飞行灵活性不高;能够高效飞行,但空中盘旋飞行能力低,适合捕捉中等大小的昆虫,与中蹄蝠相似,能够在多种生境中进行捕食和飞行。大足鼠耳蝠具有中等翼载、低翼展比和高翼尖指数,飞行速度中等,飞行灵活性较好,空中盘旋飞行能力较好,适合捕食中等大小的食物类型,这与叶建平(2009)对同一个山洞的大足鼠耳蝠的研究结果非常相似。结合大足鼠耳蝠外部体型,大而利的足爪使其能够在水面上高效捕食,但也可以在相对复杂的树林中飞行和捕食(马杰等,2003,2004)。蝙蝠飞行行为和捕食行为与翼型特征有密切关系,通过对6种蝙蝠的翼型特征进行分析,翼型的差异使得它们在不同的生境中飞行和捕食,并且捕食不同类型的昆虫,进而在捕食空间和捕食对象上产生分化而避免激烈的种间竞争,使得它们能够同地共栖并长期共存。

3.2 声音主频率与体型

研究表明,蝙蝠声音频率与体型大小之间通常存在着明显的负相关,即体型越大,其声音频率越低;反之,体型越小,声音频率越高(Jones, 1999)。普氏蹄蝠、大蹄蝠和中蹄蝠同属于蹄蝠科,在体重上,普氏蹄蝠 > 大蹄蝠 > 中蹄蝠,在主频率上,普氏蹄蝠 < 大蹄蝠 < 中蹄蝠(表3),结

果进一步证实了声音频率与体型大小之间存在着负相关关系。但是，与以前的研究相比，如在冯江等 (2001b) 的研究中，普氏蹄蝠的回声定位叫声的主频率 (76.43 kHz) 要比本研究的高出十几赫兹，个体大小 (58.7 g) 比本次研究 (51.0 g) 的要大。经过与大蹄蝠和中蹄蝠的回声定位信号 (张树义等, 2000; 冯江等, 2001b) 的比较发现，本研究中大蹄蝠和中蹄蝠的主频率和体重 (分别为 68.6 kHz, 45.4 g 和 85.2 kHz, 18.1 g) 都低于上述的研究结果 (大蹄蝠分别为 76.2 kHz, 59.1 g 和 74.1 kHz, 59.1 g; 中蹄蝠分别为 96.0 kHz, 21.7 g 和 92.1 kHz, 19.7 g)，这可能与蝙蝠的录音状态 (胃的饱和状况) 有关。国外学者对菊头蝠属 (*Rhinolophus*) 的蝙蝠进行了比较研究，结果也说明声音频率与体型大小之间存在着明显的负相关 (Heller and Helversen, 1989; Kingston *et al.*, 2000)。在其他蝙蝠的研究中，如张礼标等 (2002) 对同域分布的扁颅蝠和褐扁颅蝠进行声音分析，发现体型较小的扁颅蝠主频率比体型较大的褐扁颅蝠主频率高；冯江等 (2001a) 对大鼠耳蝠和水鼠耳蝠研究发现，个体较大的大鼠耳蝠主频率比个体较小的水鼠耳蝠主频率低；陈敏等 (2002) 对蝙蝠科的 6 种蝙蝠回声定位声波频率与体型关系进行研究，得到的结果同样说明了声音频率与体型大小之间存在着明显的负相关。另外，Jones (1993) 在研究爪哇鼠耳蝠中还发现，在一个种群内，成年个体中体型大的所发出的叫声主频率明显低于体型小的个体。本研究中另外 3 个蝙蝠物种中，它们同属于蝙蝠科，高频鼠耳蝠最小 (5.2 g)，主频率也最高，但与韦力等 (2006) 的报道相比，其叫声主频率偏低 (50.7 kHz vs 85.4 kHz)，体重偏大 (5.2 g vs 3.5 g)，同样显示出了叫声主频率与录音状态有关；绒山蝠和大足鼠耳蝠的主频率与体重不呈负相关，却与其前臂长呈负相关。本研究中大足鼠耳蝠的主频率和体重与叶建平等 (2009) 的报道基本一致 (39.9 kHz vs 40.2 kHz, 18.1 g vs 20.4 g)。这些研究结果说明，叫声频率的差异是种间竞争的结果，与物种生态位分离密切相关。

3.3 回声定位信号与捕食

大多数蝙蝠种类属于空中捕食者，它们利用回声定位声波探测、追踪、接近猎物目标 (Bogdanowicz *et al.*, 1999)。本研究的 6 种蝙蝠中，普氏蹄蝠、大蹄蝠和中蹄蝠隶属蹄蝠科，属于 CF-FM 型蝙蝠，与冯江等 (2001b) 和张树义等

(2000) 的研究结果相似；高频鼠耳蝠、绒山蝠和大足鼠耳蝠隶属蝙蝠科，属于 FM 型蝙蝠。本次研究第一次对绒山蝠的回声定位声波进行报道，而高频鼠耳蝠和大足鼠耳蝠的叫声类型同样与韦力等 (2006) 和叶建平等 (2009) 的研究结果相似。按照 Jennings 等 (2004) 对能率环的分类方法，6 种蝙蝠全部属于高能率环种类 (>10%，表 3)。普氏蹄蝠、大蹄蝠和中蹄蝠回声定位叫声都属于短 CF-FM 型，主频率在横频蝙蝠中属于中等偏低，因此它们适合在树冠周围及上方开阔空间进行捕蝇器式或飞行捕食个体较大的昆虫 (冯江等, 2001b)。高频鼠耳蝠在 6 种蝙蝠中最小，回声定位叫声属于长调频型 (FM)，其带宽较长，脉冲时程很短，这说明高频鼠耳蝠的猎物搜索范围比其他 5 种蝙蝠小得多，且捕食生境更复杂 (韦力等, 2006)。发出低声强、高频率、具有多谐波调频叫声并产生低能率环的蝙蝠适于在各种比较复杂的环境中捕食，如在树冠之间的开阔的空间进行捕食，在树叶上或地面上进行拾遗式捕食等 (Neuweiler, 1989; Schnitzler and Kalko, 1998)。绒山蝠的回声定位叫声为短频型，具有 3 个谐波，可能属于这种类型。绒山蝠的回声定位叫声主要能量集中在第二谐波上，主频率为 49.0 kHz，较低的叫声频率适合在远距离捕食个体较大的昆虫。晚间活动的鳞翅目，如夜蛾类，能够窃听到 20~50 kHz 的超声波 (Fullard and Dawson, 1997)，而野外飞行的绒山蝠具有 3 个谐波甚至更多，而其主频率又接近鳞翅目的窃听超声波范围，所以绒山蝠只有通过调节自身的频率范围才能捕获到发超声的鳞翅目昆虫 (夜蛾类) 或者直接捕捉无听器的鳞翅目昆虫。大足鼠耳蝠与高频鼠耳蝠一样也属于长调频型 (FM)，带宽较长，脉冲时程很短，主频率为 39.9 kHz，加上其特殊外部形态特征 (大而锋利的后足)，说明大足鼠耳蝠能够在多种生境中捕食，即能够在水面上捕食鱼类，也可以在树林边缘或林内宽阔的地方甚至地面上进行飞行捕食中等大小的食物类型 (马杰等, 2004)。可见，6 种蝙蝠在回声定位信号上存在差异，最终导致它们捕食生境和捕食对象可能也不同。

综上所述，6 种蝙蝠的回声定位行为和翼型差异显著，可能导致了它们的捕食生境和捕食策略、甚至捕食对象上也存在明显的差异，从而在生态位上表现出明显的分化，避免种间对食物资源和捕食空间的激烈竞争，使得 6 种蝙蝠能够和谐共存于同

一栖息地。

致谢：本次研究得到桂林市七星岩管理处以及广西师范大学的何世娟、蒋喜秀、黄婷同学的大力支持和帮助，在此表示谢意。

参考文献：

- Aldridge H D J N, Rautenbach I L. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology*, **56**: 763 - 778.
- Altringham J D. 1996. *Bats Biology and Behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- Anthony E L P. 1988. Age determination in bats. In: Kunz T H ed. *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 47 - 58.
- Arita H T, Fenton M B. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Tree*, **12**: 53 - 58.
- Barclay R M R, Brigham R M. 1991. Prey detection, dietary niche breadth, and body size in bats: why are aerial insectivorous bats so small? *The American Naturalist*, **137**: 693 - 703.
- Bates P J, Nwe J T, Pearch M J, Swe K M, Bu S S H, Tun T. 2000. A review of bat research in Myanmar (Burma) and results of a recent survey. *Acta Chiropterologica*, **2**: 53 - 82.
- Bogdanowicz W, Fenton M B, Daleszczyk K. 1999. The relationship between echolocation calls, morphology and diet in insectivorous bats. *Journal of Zoology London*, **247**: 381 - 393.
- Chen M, Feng J, Li Z X, Zhao H H, Zhou J, Zhang S Y. 2002. Relationship between the echolocation frequency and body size in six species (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Northeast Normal University*, **34**: 64 - 69. (in Chinese)
- Emde V D, Schnitzler H U. 1986. Fluttering target detection in hipposiderid bats. *Journal of Comparative Physiology A*, **159**: 765 - 772.
- Feng J, Chen M, Li Z X, Zhao H H, Zhou J, Zhang S Y. 2002. Relationship between echolocation frequency and body size in eight species of horseshoe bats (Rhinolophidae). *Acta Zoologica Sinica*, **48**: 819 - 823. (in Chinese)
- Feng J, Li Z X, Chen M, Zhao H H, Zhang S Y, Zhou J, Xie J H. 2001a. Comparison of echolocation behavior of two species of *Myotis* bats (*Myotis*). *Acta Theriologica Sinica*, **21** (4): 259 - 263. (in Chinese)
- Feng J, Liu Y, Chen M, Zhao H H, Zhou J, Zhang S Y. 2001b. The relationship between echolocation calls and bodily form of four species of Hipposiderid bats. *Journal of Northeast Normal University*, **33**: 81 - 85. (in Chinese)
- Fenton M B. 1990. The foraging behavior and ecology of animal eating bats. *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 411 - 422.
- Fullard J H, Dawson J W. 1997. The echolocation calls of the spotted bat *Euderma maculatum* are relatively inaudible to moths. *The Journal of Experimental Biology*, **200**: 129 - 137.
- Heller K G, Helversen O V. 1989. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophoid bats. *Oecologia*, **80**: 178 - 186.
- Jennings N V, Parsons S, Blarlow K E. 2004. Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica*, **6**: 75 - 90.
- Jones G. 1993. Flight, echolocation in bats: coupling, and constraints on optimal design. *Trends in Comparative Biochemistry & Physiology*, **1**: 595 - 606.
- Jones G. 1995. Variation in bat echolocation: implications for resource partitioning and communication. *Le Rhinolophe*, **11**: 53 - 59.
- Jones G. 1999. Scaling of echolocation call parameters in bats. *Journal of Experimental Biology*, **202**: 3359 - 3367.
- Kingston T, Jones G, Kun T H. 2000. Resource partitioning in rhinolophoid bats revisited. *Oecologia*, **124**: 332 - 342.
- Ma J, Walter M, Liang B, Zhang L B, Zhang J S, Zhang S Y, Shen J X. 2004. Differences in diet and echolocation in four sympatric bat species and their respective ecological niches. *Acta Zoologica Sinica*, **50**: 145 - 150. (in Chinese)
- Ma J, Zhang L B, Liang B, Shen J X, Zhang S Y, Jones G. 2003. Piscivorous habit and echolocation sound of *Myotis ricketti* at Fangshan, Beijing. *Zoological Research*, **24**: 265 - 268. (in Chinese)
- Neuweiler G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Tree*, **4**: 160 - 166.
- Norberg U M. 1994. Wing design, flight performance and habitat use in bats. In: Wainwright P C, Reilly S M eds. *Ecological morphology*. Chicago: University of Chicago Press, 205 - 239.
- Norberg U M, Rayner J M V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **316**: 335 - 427.
- Patterson B D, Willig M R, Steverns R. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In: Kunz T H, Fenton M B eds. *Bats Ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, 536 - 579.
- Schnitzler H U, Kalko E V K. 1998. How echolocating bats search and find food. In: Kunz T H, Racey P A eds. *Bat Biology and Conserve*. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 183 - 196.
- Simmons J A, Stein R A. 1980. Acoustic imaging in bat sonar: Echolocation signals and the evolution of echolocation. *Journal of Comparative Physiology A*, **135**: 61 - 84.
- Wei L, Zhou S Y, Zhang L B, Liang B, Hong T Y, Zhang S Y. 2006. Characteristics of echolocation calls and summer diet of three sympatric insectivorous bats species. *Zoological Research*, **27**: 235 - 241. (in Chinese)
- Ye J P, Zhou S Y, Tan M, Hong T Y, Zhu G J, Zhang L B. 2009. The wing shape and echolocation calls of Ricketti's big-footed bat (*Myotis ricketti*). *Acta Theriologica Sinica*, **29** (4): 439 - 442. (in Chinese)
- Zhang L B, Liang B, Parsons S, Wei L, Zhang S Y. 2007. Morphology, echolocation and foraging behaviour in two sympatric sibling bats species, *Tylonycteris pachypus* and *T. robustula* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology London*, **271**: 344 - 351.
- Zhang L B, Lu L R, Zhou S Y, Dai Q, Zhao H H, Luo G H, Zhang S

- Y. 2002. Comparison of the echolocation signals in two species of flat-headed bats at flying. *Zoological Research*, **23**: 296 - 300. (in Chinese)
- Zhang S Y, Zhao H H, Feng J, Sheng L X, Wang H, Wang L X. 2000. Correlation between call frequency and morphology in two species of *Hipposideros*. *Bulletin of Science Sinica*, **45**: 740 - 743. (in Chinese)
- 马杰, 张礼标, 梁冰, 沈钧贤, 张树义, Jones Gareth. 2003. 北京房山大足鼠耳蝠食鱼性及回声定位信号. *动物学研究*, **24**: 265 - 268.
- 马杰, Walter Metzner, 梁冰, 张礼标, 张劲硕, 张树义, 沈钧贤. 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**: 145 - 150.
- 韦力, 周善义, 张礼标, 梁冰, 洪体玉, 张树义. 2006. 三种共栖蝙蝠的回声定位信号特征及其夏季食性的比较. *动物学研究*, **27**: 235 - 241.
- 叶建平, 周善义, 谭敏, 洪体玉, 朱光剑, 张礼标. 2009. 大足鼠耳蝠的翼型和回声定位声波特征. *兽类学报*, **29** (4): 439 - 442.
- 冯江, 李振江, 陈敏, 赵辉华, 张树义, 周江, 谢家骅. 2001a. 两种鼠耳蝠回声定位叫声的比较. *兽类学报*, **21** (4): 259 - 263.
- 冯江, 刘颖, 陈敏, 赵辉华, 周江, 张树义. 2001b. 4种蹄蝠回声定位声波特征与体型的相关性. *东北师大学报 (自然科学版)*, **33**: 81 - 85.
- 冯江, 陈敏, 李振新, 赵辉华, 周江, 张树义. 2002. 八种菊头蝠回声定位声波频率与体型的相关性. *动物学报*, **48**: 819 - 823.
- 陈敏, 冯江, 李振新, 赵辉华, 周江, 张树义. 2002. 蝙蝠科六种蝙蝠回声定位声波频率与体型的相关性. *东北师大学报 (自然科学版)*, **34**: 64 - 69.
- 张礼标, 卢立仁, 周善义, 戴强, 赵辉华, 罗国华, 张树义. 2002. 两种扁颅蝠回声定位叫声的比较. *动物学研究*, **23**: 296 - 300.
- 张树义, 赵辉华, 冯江, 盛连喜, 王晖, 王立新. 2000. 两种蹄蝠回声定位频率与体型的相关性. *科学通报*, **45**: 740 - 743.