

蝙蝠与超声波、回声定位(1)

张劲硕¹ 吴海峰²

(1 中国科学院动物研究所国家动物博物馆 北京 100101 2 首都师范大学生命科学学院 北京 100048)

摘要 回声定位是高度演化、极为复杂的过程,使蝙蝠可利用大多数动物不能利用的生态位——漆黑的洞穴和黑夜的天空。对蝙蝠的回声定位研究已有近80年的历史,科学家已经从生物声学层面基本了解和认识了蝙蝠回声定位的特征、机制、生物学意义等,关于分子和神经生物学方面的机制也得到深入研究。重点介绍蝙蝠回声定位的研究历史,以及蝙蝠的超声波和回声定位在生物学和声学层面的基础知识。

关键词 蝙蝠 回声定位 超声波 生物声呐 生物声学

中国图书分类号:Q946.8 文献标识码:A

提起回声定位、超声波、声呐,人们就会联想到蝙蝠和雷达。一些公众,特别是中、小学生,认为雷达的发明是受到蝙蝠超声波或回声定位的启发,而将其视为一个仿生学的范例。事实上,蝙蝠等生物发出的超声波属于机械波,而雷达产生的是电磁波,这是2种不同形式的波。

早在1886年,德国物理学家海因里希·赫兹(Heinrich R. Hertz)证实了电磁波的存在,并发现其具有反射作用。雷达发明的理论基础就在于此,并于20世纪二三十年代开始成型,20世纪30年代末期雷达最终成为应用于军事领域的设备。而发现蝙蝠具有超声波和回声定位特性的是美国动物学家唐纳德·格里芬(Donald R. Griffin),他在1938年尝试研究蝙蝠的时候只是一名哈佛大学的学生,并且是在1944年才确定了动物的回声定位(animal echolocation)^[1]。所以,雷达的发明与蝙蝠回声定位无关。

1 什么是回声定位

回声定位(echolocation)是极为复杂、高度进化的过程,使翼手目(Chiroptera,即蝙蝠)可利用大多数动物不能利用的生态位——漆黑的洞穴和黑夜的天空。虽然除蝙蝠之外,还有其他哺乳动物、鸟类等使用回声定位,但蝙蝠的回声定位水平达到了极致^[2,3]。

那么,究竟什么是回声定位?简单的定义是:一种动物对自身发射声波的回声的分析,通过这种分析建立其周围环境的声-图像系统,并判断自身所处的环境^[2,4]。一些动物以这种方式利用

声波与外界环境进行交流,其中许多种类是利用高频声波或超声波,此类声波频率超过人类的听觉范围,这些动物包括鲸、海豚、鼯鼠、无尾狨等^[3]。目前尚不清楚食虫类中的回声定位有多复杂,但在鲸类中的研究已有很多成果。一些啮齿类和有袋类也发射超声波,但还不能确定它们是用于回声定位,还是仅用于通讯^[5]。

高频声对于回声定位并非是必需的,但它确实具有重要的优点。一些动物用低频声进行回声定位,例如穴居鸟类,南太平洋库克群岛的库岛金丝燕(*Aerodramus sawtelli*),它们利用时长约1 ms、频率2 Hz~10 kHz的声音,以达到20 Hz的重复率。在黑暗的洞穴中,这种鸟利用高强度的可听声(audible sounds)定位巢穴,但当光线充足时它们不发出这种定位声^[6]。

果蝠属(*Rousettus*)在洞穴栖息地也使用回声定位。它们轻击舌部发出声音,这种信号时长很短(1~2 ms),频率可达10 Hz~60 kHz,重复率约为7 Hz。这类声音的导航能力尽管不如小蝙蝠出色,但也已经发展得非常精确^[7]。

2 蝙蝠回声定位的发现历史

18世纪末,意大利博物学家Lazzaro Spallanzani发现猫头鹰在完全黑暗的房间几乎不能飞行,于是怀疑蝙蝠也依靠视觉定向。为了证实这种怀疑,他设计了一系列实验:第1个实验是用不透光的布包在蝙蝠头上以遮住其视觉。果然,这些蝙蝠在黑暗的房间无法躲避障碍物;然而对照实验用的是透明布,蝙蝠依然无法回避障碍物。随

后,他用手术的方法将部分蝙蝠致盲,不可思议的是,被“致盲”的蝙蝠与正常个体一样能灵活地避开障碍物。在另一个实验中,他标记了致盲和不致盲2组中的所有个体,并将其送回采集地。几天后,通过重捕发现:致盲蝙蝠胃里的昆虫和正常蝙蝠的一样多。他由此推断:蝙蝠在黑暗中的定向和捕食不依靠视觉。

然而,这一正确结论却被忽视了100多年。其原因来自法国权威动物学家居维叶(Georges Cuvier),他认为蝙蝠避开障碍物的能力来源于其特化的触觉。居维叶的触觉理论竟然在没有任何实验证据支撑的情况下,被当时的欧洲博物学家广为接受。不仅如此,许多接受了这种触觉理论的人又进一步从神经和翼膜上的纤毛等方面,臆想出了各种解释,用于阐述蝙蝠的“第六感觉”^[2]。

1912年,机枪的发明者Hiram S. Maxim重新提出声音是蝙蝠定位的基础。泰坦尼克号巨轮与冰山相撞后的沉船使他考虑到如何使用声学报警设备。他猜想蝙蝠在黑暗中飞行时也许使用声波躲避障碍物。

然而,直到20世纪30年代末,这一假说才获得足够的证据。当时,哈佛大学的物理学家George W. Pierce设计出一套可探测超声波的设备。正如科学发现史上的很多情形一样,2个不同领域的交叉解决了一个科学难题。该校生物系学生Griffin得知高频声波探测仪的发明后,便带着一笼子蝙蝠来到Pierce的实验室。当他走近仪器时,顿时真相大白:蝙蝠发出的是高频声音^[8]。

3 蝙蝠声波的产生与接收声

声音是在空气中传输的一种机械波。声源,例如蝙蝠喉部的振动,在发出每次振动波时压缩空气,使空气中的分子挤压得更紧密。发射声波每秒对空气的压缩次数(振动)即为声音的频率,以赫兹(Hz)计算。声音的波长,是2段空气压缩间的距离,为频率的倒数。

声音通常以波的形式表示。可以把它设想为一个水面上传播的波,频率为1s内通过给定点的波动数。声波在空气中的传播速度是340m/s。频率升高时,由于声音以相同速度传播,1s内通过特定点的波就多。即频率升高,波长变短。波长是一段波上2个相邻对应点之间的距离。低频音(low frequency sound)是低位音(low pitch),如同

乐器中的低音提琴;高频音(high frequency sound)是高位音(high pitch),如同乐器中的小提琴。人类的听觉范围为20Hz~20kHz,而大多数蝙蝠的回声定位叫声频率范围在20Hz~200kHz之间。声波的另一个重要特征是音高或振幅,即波峰与波谷间的距离,决定于声波中包含的能量。高能声波具有高的振幅,其声强也较大,声强以分贝(dB)计算^[2,3]。

为什么自然界的声波如此复杂?每个声波都是由1种以上波长和1种以上振幅的声波组成,纯音很少。大多数生物的声音较为复杂,这取决于形成声波的器官构造,例如,人类的发声器官是喉部,而蝗虫则依靠摩擦腿部发声。每个声音都有1个基频(fundamental frequency),即最低频率,例如1000Hz。这个复杂声波的所有其他成分都是该基频的倍数,如2000Hz、3000Hz、4000Hz等,这些成分被称为谐波(或称和音,harmonic)。2000Hz被称为第2谐波,3000Hz被称为第3谐波,以此类推。每1个成分可能有1个不同的振幅或强度,这使得最后的波形变得更复杂^[2,3]。

那么,蝙蝠如何发出声波和监听回声?与其他哺乳动物一样,蝙蝠也通过喉部发声。小蝙蝠(Microchiroptera)的喉部相对于大蝙蝠(Megachiroptera)和大多数其他哺乳动物要大一些,但发声的行为机制相同:空气流通过声带使其振动,同时喉部肌肉调节声带的紧张程度,以改变声波频率。蝙蝠通过口或鼻孔发出叫声,以鼻孔发声的蝙蝠通常具有复杂的鼻叶(nose leaf)——形态复杂、从面部伸出的皮肤褶皱和软骨。在许多种类中,鼻叶似乎有声学透镜作用,在蝙蝠的前方使声波集中成束发射^[2]。

小蝙蝠也必须有很好的听力,因此它们通常具有大的外耳或耳廓,还可能具有耳屏(tragus)——耳基部的软骨性突起,位于耳廓内部。耳与耳屏的结合很可能是为了接收头部前方中线两侧30°~40°的空间范围,以此加强输入回声的方向性或敏感性。

小蝙蝠耳部构造与其他哺乳动物基本相同。声音沿外耳声道传入,引起耳鼓(eardrum)或鼓膜(tympanic membrane)振动。小蝙蝠鼓膜厚度仅有2~11μm,振动沿着3块听小骨(ear ossicle):锤骨(malleus)、砧骨(incus)、镫骨(stapes)传入卵圆窗

(oval window)。蝙蝠使用的回声定位信号频率越高,其耳鼓面积就越小,听小骨也就更小、更轻,因其需要更快地振动。外耳腔(external ear cavity)和中耳腔(middle ear cavity)充满空气,而内耳腔(inner ear cavity)则充满淋巴液^[2,3]。

卵圆窗的振动沿耳蜗(cochlea)的螺线形通道传输。在大脑接收声音信号之前,耳蜗起到根据频率对声波进行筛选和分类的作用。平行的螺线包括3条通道,通道之间是皮层器官。从螺线基部到顶点,皮层器官的细胞对下降频率的声音起反应。小蝙蝠亚目有2.5~3.5圈螺线,且基部的一圈特别大;而大蝙蝠亚目和灵长目则有1.75圈螺线。声波引起耳蜗覆膜振动,随之引发感觉细胞微纤毛振动。从这些细胞产生的电脉冲沿听神经传入中脑进行最初的信号处理,然后在听觉皮层进行最后处理^[2,3]。

在1 m之内记录伏翼(*Pipistrellus*)的回声定位信号,其强度可达120 dB。如果人能听到它们的叫声,这样强的声音会使人类的耳朵无法承受^[2]。高频声音在空气中传播时幅度或强度迅速衰减,这对蝙蝠提出挑战,它们需要非常敏锐的听觉以监听从猎物昆虫反射回来的极弱回声。事实上,蝙蝠的听觉的确十分敏锐。但是,蝙蝠如何避免其自身发射的高强度声音的干扰?解决的办法是不连续地发射回声定位叫声,即叫声以短脉冲形式发射。在发射期间,一些种类暂时“变聋”,而在2段脉冲之间听觉敏感性最高。在耳中有2个小肌肉群,其一是镫骨肌,附着于镫骨上。在蝙蝠发出回声定位信号的一瞬间前,这个肌肉收缩并拉动镫骨远离卵圆窗,此时声音便不能传输到耳蜗^[9]。耳蜗的结构很精细,在强声作用下可能会受损。声音信号一旦发射完毕,蝙蝠便放松镫骨肌,这样听力就完全恢复了。在追逐昆虫的最后阶段,蝙蝠声呐信号的重复率超过200 Hz,同时镫骨肌也以相同的频率运动,这是脊椎动物中记录到肌肉收缩的最高速率^[2,9]。在耳蜗中也有其他特化的声音衰减构造,即耳蜗不像普通哺乳动物那样融入头骨中,而是松散地悬挂在内耳腔中,周围有脂肪组织。

4 回声定位叫声

蝙蝠善于利用回声定位,它们精通于利用超声波已有很久的进化历史,可以假定进化保证了

蝙蝠回声定位信号的特征接近于其活动要求的最佳状态。

首先,蝙蝠为什么使用高频声?原因可能有几种:①自然界中很少有其他声音具有如此高的频率,所以其他声源的干扰较小;②超声波在空气中传播一段距离会很快衰减。能量吸收随频率呈指数形式上升,例如,蝙蝠在30 kHz处的超声波信号传播距离一般不超过30 m,在100 kHz时则下降至10 m,而在200 kHz时则下降至4 m。高频声的应用可能既是避免个体之间回声定位叫声相互干扰的一种方式,也会使蝙蝠非常接近所能听到的猎物,同时,惊动天敌的可能性也减小。但最重要的原因可能还在于目标的分辨,即蝙蝠能监测到多大的昆虫。如前所述,高频声具有非常短的波长:100 kHz、50 kHz、10 kHz声波的波长分别为3.4 mm、6.8 mm、34 mm。分辨一个目标的最佳声波是其波长与目标的长度相近。蝙蝠捕食小昆虫,因此需要短波长的高频声波。行为学实验证明莹鼠耳蝠(*Myotis lucifugus*)在2 m以外通过改变声呐信号对直径3 mm的物体作出反应,在0.9 m处对0.18 mm的物体作出反应^[10];在1 m以外单独飞行的果蝇即使蝙蝠产生反应^[11]。蝙蝠可能更早就已经监测到目标,但没有声呐信号的反应,因此这是蝙蝠可监测距离的最低估计。在更精细的实验中,Kick(1982)发现大棕蝠(*Eptesicus fuscus*)在5.1 m处可监测到直径为19 mm的圆球,在2.9 m处可监测到直径为4.4 mm的球^[2]。对回声发生反应的监测接近听觉的阈值,并可能与几段回声信息的整合有关。环境噪声及野外杂乱的环境几乎肯定会降低声波的分辨能力,但那里存在许多补偿因素。

蝙蝠以脉冲形式发射超声波,这些脉冲通常被描述为调频声(FM)或恒频声(CF)。但很多小蝙蝠同时利用这2种脉冲,几乎没有哪一种使用纯CF叫声。

4.1 调频声

4.1.1 基本性质 调频声最简单的形式是一个典型的宽波段FM信号,持续时间很短,频率迅速下降,例如温带的许多蝙蝠科种类在5 ms内声频从60 kHz调至30 kHz^[2]。简单地讲,调频就是脉冲信号的频率不恒定,随时间变化。

宽波段FM信号较短,典型长度为2~5 ms,并

且常有小于 0.2 ms 的叫声。为什么要用短时间信号? 蝙蝠通过收听自身发出的声波回声监测周围环境中的物体。由于声音在空气中以 340 m/s 的速度传播, 因此 1 m 以外物体的回声在声音信号发出后 5.9 ms 时返回。如果发出的声音信号超过 5.9 ms, 那么蝙蝠将在信号发射结束前接收到回声。在利用 FM 声波的大多数蝙蝠中, 回声接收的神经机制要求避免脉冲信号与回声间的重叠。一只蝙蝠从回声监测到猎物, 需要知道猎物的距离。由于在空气中声音总是以相同的速度传播, 因此通过计算信号与回声之间的时间延迟, 蝙蝠就能得到与昆虫之间的距离信息^[12]。所以, 蝙蝠发出一段短的信号, 等待回声, 计算与昆虫之间的距离, 再发射另一个短的信号修正得到的信息。

4.1.2 FM 信号中的频谱变化 FM 信号有利于确定蝙蝠周围环境的精细结构, 而高频能携带更多信息。因为声音信号的回声被目标改变很大, 所以 FM 信号携带了较多目标的信息。FM 蝙蝠从频谱变化及振幅变化中得到目标的相关信息。然而, 对蝙蝠如何进行这一过程还知之甚少, 但已经知道蝙蝠科鼠耳蝠属 (*Myotis*) 和棕蝠属 (*Eptesicus*) 蝙蝠能分辨出不同大小、形状甚至不同组织结构的目标。大小的差异似乎可通过回声强度差异确定, 形状和组织的差异则需要更精细的机制。Schmidt (1988) 已证明印度假吸血蝠 (*Megaderma lyra*) 能从频谱中分辨出不同的组织结构。当给蝙蝠提供与回声频谱不同的模拟回声时, 它们选择与真实目标回声相近的模拟回声。印度假吸血蝠的宽频 FM 声 (100 Hz–20 kHz) 使其能分辨 0.9–4.2 mm 的组织深度范围^[13]。

4.1.3 可用于监测运动的频谱变化 在密集环境中, FM 信号中的频谱变化可能用于监测运动目标。在覆盖着树叶的树枝反射回声中的复杂频谱中, 将不会携带关于潜在食物的特殊信息。然而, 即使飞过的昆虫或在树叶上移动的昆虫的最轻微运动, 都会使回声频谱发生特定的改变, 这与风吹使树叶移动时引起的频谱变化截然不同。理论上讲, 利用 20 kHz 左右回声定位叫声的蝙蝠将会监测到因运动引起在结构上大约 200 μm 的变化, 而利用 150 kHz 的蝙蝠, 其分辨率将会惊人地达到 5 μm , 仅为 1% 的频率变化^[3]。蝙蝠本身的运动引起的频谱变化可能会使分析更复杂, 这可能是

印度假吸血蝠和大耳蝠 (*Plecotus auritus*) 捕食地面食物时常盘旋不动的原因。那些在水面上捕食的蝙蝠可能也通过水面反射回声频谱的结构变化监测猎物, 因为这些蝙蝠都利用简短的宽频 FM 信号, 如水鼠耳蝠 (*Myotis daubentonii*) 和爪哇大足鼠耳蝠 (*M. adversus*)、墨西哥兔唇蝠 (*Noctilio leporinus*)、索诺拉鼠耳蝠 (*Myotis vivesi*)^[2]。

4.1.4 三维空间的目标定位 除目标的距离、大小、形状及其结构以外, FM 蝙蝠还需要其他信息, 如目标在水平和垂直方向的位置, 以及相对运动速度和运动方向。

大棕蝠在垂直方向的分辨率可达 3.5°, 水平方向的分辨率可达 1.5°。当把蝙蝠的耳屏暂时粘在耳朵前方的毛上时, 垂直方向的分辨敏感性明显下降。大棕蝠可能是通过分析因内耳及耳屏周围不同的通道所引起次级回声的时间延迟分辨垂直角度, 这与声音发生时的方向有关。回声传入耳膜时, 耳屏有助于在外耳产生多重回音, 而这可能在垂直方向的分辨过程中起重要作用。目标的水平位置可能取决于回声到两耳的时间差或者回声强度的差异。通过回声到达两耳不同的时间, 分析目标水平位置要求处理两耳间 1~2 ms 的差异^[2,3]。

4.2 恒频叫声

4.2.1 基本性质 与简短、宽频的 FM 叫声相对的是许多蝙蝠利用持续时间长、频率恒定 (CF) 的叫声。这些叫声一般持续 10~50 ms, 很少是完全恒频的, 通常在叫声的一端或两端具有短、窄频的 FM 成分。CF 脉冲信号具有一定的种间变异, 将其表述为 CF/FM 或 FM/CF/FM 信号更为准确一些^[2,3]。

蝙蝠追踪目标时, CF/FM 信号通常经历相似的 FM 信号变化。信号变短, 中部 CF 成分减少, 而 FM 成分的频率范围增加, 还可能引入附加的谐波结构。许多被认为是 FM 蝙蝠 (如伏翼) 的种类在搜索阶段也有一个主要的 CF 成分及一个窄的 FM 成分。一般情况下, 在相对开阔的环境中捕食的蝙蝠都用这种策略, 并且低频的 CF 叫声可以使其在较远的距离, 仅通过保持叫声及回声的强度就可以监测到猎物。但许多蝙蝠的 CF 叫声包括几个能量集中的高频谐波, 如小鼠尾蝠 (*Rhinopoma hardwickei*)^[2]。

4.2.2 多谱勒变化 研究发现, 一些利用 CF 脉冲的蝙蝠可能在它们身上出现了多谱勒变化

(doppler shift) 的现象。

警车或救护车经过街道, 当它接近时其声音变得尖锐, 当其经过并远去时其声音的频率立即变低, 这种现象就是多谱勒变化造成的。当车辆接近时, 警报器的声波由于车辆的运动而冲击人耳。声波就像弹簧一样被压缩, 降低了波长, 增加了频率, 并因此增加了音高。当车辆经过时, 由于声源远离而使声波被拉长, 波长增加, 频率降低, 音高也同时降低。音高的变化与声源接近或远离的速度直接相关。

进行回声定位的蝙蝠接近昆虫时, 回声的频率取决于蝙蝠和昆虫二者的速度。蝙蝠接近静止的昆虫时, 其接收的回声的频率会升高, 当昆虫飞向蝙蝠时频率的升高将更大。

马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*) 以 82 kHz 恒频(CF)发出叫声。假设一只以 5 m/s 速度飞行的马铁菊头蝠的 CF 信号撞上目标时, 这个信号将被压缩, 并使蝙蝠听到的回声频率增加为 84 kHz。此时蝙蝠将其发射信号的频率降为 80 kHz, 这样回声的频率就增至 82 kHz。马铁菊头蝠改变发声频率以使其回声保持在 82 kHz 处, 这样做是因为它的耳朵对 82 kHz-83 kHz 声波具有特殊的敏感性, 耳蜗的很大部分用于处理这一范围的声波^[2]。需要保持回声在 82 kHz 而使发射频率发生的变化告诉蝙蝠其飞行速度有多快, 与目标相对而言它的方向如何。

墨西哥兔唇蝠利用 CF/FM 信号确定水面鱼的位置, 这使人猜想 CF 信号的多谱勒变化用于确定猎物的运动。Wenstrup and Suthers (1984) 训练蝙蝠接近室内池中的运动目标, 蝙蝠能分辨出仅有 35~45 cm/s 速度差异的 2 个运动目标。它们是利用多谱勒变化还是通过信号间目标距离的变化率确定猎物的运动? 当训练蝙蝠对回声中的模拟多谱勒变化进行反应时, 它们能做到的最好结果是监测到明显的 170 cm/s 的速度差异。因此, 它们可能从其信号中 FM 成分里得到的目前的距离信息计算猎物速度^[2]。

4.2.3 利用 CF 信号监测和确定猎物 多谱勒变化在监测和确定猎物方面可能还有另一个重要作用。可以把昆虫看成声学镜子, 它们将信号反射回蝙蝠。当其将翼的平面正对着蝙蝠时就比翼的边缘正对蝙蝠时起到更好的反射作用, 即回声更强。

这意味着回声的强度将随昆虫翼的上下摆动而发生变化, 如果 CF 信号相对昆虫翼的摆动周期来说较长, 蝙蝠可能会监测到强度的周期性调节。除强度周期性调节外, 翼的摆动通过多谱勒变化可能还会引起回声频率的变化。蝙蝠确实能利用这些优势吗? 已知蝙蝠对运动目标, 特别是翼摆动的昆虫, 有更好的反应。一些 CF 蝙蝠对翼摆动的目标表现出更强的兴趣^[2,3]。这种蝙蝠的回声定位系统对微小的频率调节极其敏感, 可能预示着它们具有十分重要的作用。蝙蝠从回声中不仅能获得一个昆虫存在这样简单的信息, 还会得到更多其他的信息。对马铁菊头蝠来说, 在一次持续 50 ms 的 CF 叫声中, 它能监测到任何翼动频率超过 20 Hz 的昆虫一个完整的翼摆动周期^[2]。

主要参考文献

- 1 Griffin D. R.. Listening in the Dark. New York: Yale University Press, 1958.
- 2 Altringham J. D.. Bats: Biology and Behaviour. Oxford: Oxford University Press, 1998.
- 3 Neuweiler G.. Biology of Bats. Covey E. Translat. Oxford: Oxford University Press, 2000.
- 4 Jones G.. Echolocation. Current Biology, 2005, 15(13): 484—488.
- 5 Sales G. D., Pye D.. Ultrasonic Communication by Animals. London: Chapman & Hall, 1974.
- 6 Fullard J. H., Barclay R. M. R., Thomas D. W.. Echolocation in free-flying Atiu Swiftlets (*Aerodramus sawtelli*). Biotropica, 1993, 25(3): 334—339.
- 7 Griffin D. R., Novick A., Kornfield M.. The sensitivity of echolocation in the fruit bat, *Rousettus*. Biol. Bull, 1958, 115: 107—113.
- 8 Hill J. E., Smith J. D.. Bats: A Natural History. Austin: University of Texas Press, 1984.
- 9 Henson O. W.. The activity and function of the middle-ear muscles in echo-locating bats. The Journal of Physiology, 1965, 180: 871—887.
- 10 Grinnell A. D., Griffin D. R.. The sensitivity of echolocation in bats. The Biological Bulletin, 1958, 114: 10—22.
- 11 Griffin D. R., Webster F. A., Michael C. R.. The echolocation of flying insects by bats. Animal Behaviour, 1960, 8: 141—154.
- 12 Simmons, J. A.. The sonar receiver of the bat. Annals of the New York Academy of Sciences, 1971, 188: 161—174.
- 13 Schmidt S.. Evidence for a spectral basis of texture perception in bat sonar. Nature, 1988, 331: 617—619.

(E-mail: zhangjs@ioz.ac.cn)