

蝙蝠与超声波、回声定位(2)

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 在《蝙蝠与超声波、回声定位(1)》中介绍了蝙蝠利用超声波和回声定位的基本声学原理和生物学特征。蝙蝠,特别是小蝙蝠(Microchiroptera)在使用超声波和回声定位技术方面已经演化到很高的程度,几乎是自然界在声音使用上最成功的类群。此篇继续介绍蝙蝠在超声波和回声定位方面的生态学特征和意义。

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

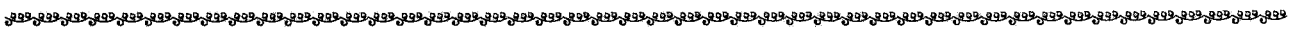
5 蝙蝠如何避免其他蝙蝠超声波的影响

真实生活中存在着各种各样的外来声音,包括其他蝙蝠的超声波,都会干扰蝙蝠自身的超声波过程。这些因素无疑会影响蝙蝠回声定位的作用,但实验室内的研究表明回声定位已克服了许多这样的问题。

帕氏髯蝠(*Pteromotus parnellii*)用大约叫声总能量的1%抑制其超声波的第一谐波,以克服其他蝙蝠引起的干扰。这种声音变得如此微弱以至于

其他蝙蝠不可能听到,但蝙蝠能通过声带与耳蜗之间的组织直接听到自身的第一谐波。第一谐波用于开启接收和处理信号回声的听觉系统的神经触点。蝙蝠对其他个体微弱的第一谐波的回音不起反应,因此不会因其他个体的存在而受影响^[1]。

南兔唇蝠(*Noctilio albiventris*)也利用相似的机制。Roverud 和 Grinnell^[2]训练蝙蝠分辨5 cm 距离差异的目标,并在此后用录制的声音干扰此蝙蝠。这些蝙蝠以7~10 Hz 频率发射成对的信号:一



主要参考文献

- Graham J. B., Dudley R., Aguilar N. M., et al. Implications of the later Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution. *Nature*, 1995,375:117—120.
- Scott A. C., Glasspool I. J.. The diversification of Paleozoic fire systems and fluctuations in atmospheric oxygen concentration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006,103(29):10861—10865.
- Berner R. A., VandenBrooks J. M., Ward P. D.. Oxygen and evolution. *Science*, 2007,316(5824):557—558.
- Harrison J. F., Kaiser A., VandenBrooks J. M.. Atmospheric oxygen level and the evolution of insect body size. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 2010,277:1937—1946.
- Dahl T. W., Hammarlund E. U., Anbare A. D., et al. Devonian rise in atmospheric oxygen correlated to the radiations of terrestrial plants and large predatory fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(42):17911—17915.
- Berner R. A., Beerling D. J., Dudley R., et al. Phanerozoic atmospheric oxygen. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2003,31:105—134.
- Berner R. A.. A combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂. *Geochemica et Cosmochimica Acta*, 2006, 70: 5653—5664.
- Bergman N. M., Lenton T. M., Watson A. J.. COPSE: a new model of biogeochemical cycling over Phanerozoic time. *American Journal of Science*, 2004,304(5):397—437.
- Scott A. C.. Charcoal recognition, taphonomy and uses in palaeoenvironmental analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2010,291(1-2):11—39.
- Glasspool I. J., Edwards D., Axe L.. Charcoal in the Early Devonian: a wildfire-derived Konservat-Lagerstätte. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2006,142(3-4):131—136.
- 郝守刚,马学平,董熙平,等. 生命的起源与演化:地球历史中的生命.北京:高等教育出版社, 2000.
- 朱幼安,朱敏. 大鱼之始——曲靖潇湘动物群中发现志留纪最大的脊椎动物. *自然杂志*, 2014,36(6):397—403.
- Payne J. L., Groves J. R., Jost A. B., et al. Late Paleozoic fusulinoidean gigantism driven by atmospheric hyperoxia. *Evolution*, 2012,66(9):2929—2939.
- 宗普,薛进庄. 地史时期生物大灭绝及其对当代生物多样性的启示. *生物学通报*, 2014,49(10):1—6.

(E-mail:pkuxue@pku.edu.cn)

个 8 ms 的 CF 信号后是一段分别为 6 ms 和 2 ms 的 CF/FM 信号。研究发现,这些蝙蝠对宽幅的潜在拥挤声音十分敏感,包括其自身 CF/FM 信号的 CF 或 FM 信号的模拟。然而,如果用整个 CF/FM 模拟信号,在分辨实验中蝙蝠的表现将较差。研究者继续进行以下实验,假设南兔唇蝠仅能接收和处理 FM 成分以确定目标范围,在 FM 信号之前有一段 CF 成分和适当的时间空隙。CF/FM 信号的 CF 成分可能用于开启一个短期的神经通路,使蝙蝠能处理自身信号的回声。在这个短暂的窗口期间,CF/FM 信号或其他蝙蝠的回声几乎不可能听到,因此被忽略了。

6 听觉适应与回声定位的神经基础

蝙蝠听觉系统对高频声的接收有很多适应,令人注意的是耳蜗基部大的弯折。耳蜗没有几个特征是独特的,因为许多小型哺乳动物也具有较好的高频声听力。使蝙蝠能够利用超声波进行回声定位的许多重要适应存在于大脑的听觉中枢,一些重要的适应出现在这一部分。Neuweiler^[3]认为理解回声定位过程的关键在于如下假说:回声定位信号的发射引发大脑中特殊的机制,使蝙蝠能利用其特别的声呐技巧。蝙蝠减少其他个体存在所引起干扰的 2 种机制都依赖于蝙蝠自身的回声定位信号引发神经通路。已有证据认为,与抗干扰相似的机制在目标范围确定时也十分重要,研究者也在留意,在其他回声定位任务中时间窗口(time window)是否也很重要。为揭示其他听觉的适应机制,许多研究者,例如 O'Neill(1987)、Roverud(1987)、Pollak 和 Casseday(1989)、Neuweiler(1990)、Suga(1990)进行了大量工作^[1]。简单地说,蝙蝠的大脑可以满足回声定位的严格要求。蝙蝠的大脑基本与其他哺乳动物一样。对回声定位的适应经常被夸大,因为蝙蝠拥有哺乳动物的基本结构和大脑反应过程。因此蝙蝠的研究结果通常有更广泛的相关性,有助于人们理解哺乳动物的大脑是如何组织和作用的。

7 行为生态学研究——蝙蝠能否选择猎物

蝙蝠在野外能利用上文所描述的细微分辨能力吗?把这个问题放在生态学中考察:蝙蝠是根据昆虫在环境中的丰富度比例随机捕食昆虫,还是仅通过大小等简单的特征进行选择?或者对其猎物的选择更为复杂?它们能选择那些捕食时能量

获得率最高的昆虫吗?换句话说,它们能够进行最优捕食吗?科学家就此提出过一系列问题^[1,3-6]。

对蝙蝠来说,捕获的小型昆虫比大型昆虫要多许多,但它们食用最多的是中等体型的昆虫。尽管捕获的大型昆虫很少,但却是食物的重要组成部分,所以蝙蝠对它们一定有选择性捕食行为。对捕食昆虫体型上限的一个限制因素可能受捕捉及摄食大型猎物的身体方面的限制。即使蝙蝠能捕食大型昆虫,但比捕食小一些的昆虫需要付出更大的能量代价。捕食小的昆虫可能也不经济,但可能躲开了监测。最小的昆虫可能都监测不到,因此就不存在猎物选择的问题。所以,一些蝙蝠似乎通过体型选择猎物。

蝙蝠能否通过其他特征选择猎物?研究人员在苏格兰对伏翼(*Pipistrellus pipistrellus*)的研究中发现,至少对有些昆虫来说答案是肯定的。蜉蝣的被捕食比例似乎是最高的,即被选择性地捕食;蛾类似乎是低比例被捕食的;而蠓类的被捕食与其在环境中所占的比例相关。事实上,一些蛾类能听到蝙蝠的超声波并具有躲避行为,而一些种类仅仅因为其体型太大而不能被小伏翼捕食^[1]。

灰蓬毛蝠(*Lasiurus cinereus*)也进行选择性捕食。其中蛾类所占比例仅为 10%,但却组成蝙蝠食物的 40%;蜻蜓和甲虫的情形也类似。蜻蜓不在夜晚飞行,蝙蝠如何捕食它们?蝙蝠的食谱中相对忽略了蚊类、苍蝇和石蛾(毛翅目)^[1]。

环境中昆虫的组成在整个夏季都在变化,这从一些蝙蝠的食物组成中能反映出来。Jones^[7]研究马铁菊头蝠(*Rhinophus ferrumequinum*)食物的组成成分:其食物中包括在英国见到的一些最大的昆虫。4月初,食物的 50%是粪金龟属(*Geotrupes*),而超过 30%的是姬蜂科(Ichneumonidae);4月末,大蚊属(*Tipula*)的种类是主要食物,约占 60%;5月初,蝙蝠捕食大的鳃金龟属(*Melolontha*);5月中旬至6月初,鳞翅目(Lepidoptera)成为主要食物,而后逐渐被蜉金龟属(*Aphodius*)取代。也许认为蝙蝠随机捕食;蝙蝠仅仅吃最丰富的食物。然而,仔细分析就会发现蝙蝠主动选择一定的食物,比其在环境中所占的预计比例要高。马铁菊头蝠较长的 CF 叫声使它能确定其主要捕食昆虫的翼动频率,主要位于 50~80 Hz 的范围内。实验室内,有翼动频率在 30~100 Hz 的目标存在时,

这些蝙蝠就变得很警觉,同时增加其叫声的CF长度^[8]。由此可见,它们能区分大猎物和翼动频率更高的较小昆虫。

迄今为止,大多数对于蝙蝠的野外研究都认为它们的捕食是优化而不是随机的^[9]。

8 回声定位与导航

蝙蝠从栖息地到捕食地点时确实能利用回声定位进行通讯。然而,迁徙时回声定位起作用吗?食虫蝙蝠的视力一般很弱,但很多人也相信由于回声定位的有效距离太短,视觉在蝙蝠的导航中就显得尤为重要。研究表明,将蝙蝠的视觉遮住,在栖息地外一段距离处放飞后,它们仍能找到返回栖息地的路线,即便可能没有正常蝙蝠做得好,但也表明回声定位起重要作用,除非蝙蝠还有尚未被发现的高度发达的磁场感觉能力。野外对蝙蝠通讯的研究支持回声定位在蝙蝠导航中起作用的观点^[1]。在北欧,许多蝙蝠都经常利用景观中的线性特征进行通讯。这些线性特征物可能包括墙、障碍物、通道,甚至更细微的特征。蝙蝠遇到线性特征物的断点时,其回声定位信号特征即随之改变。例如纳氏鼠耳蝠(*Myotis nattereri*),会直接将FM信号转化为低频CF信号,隐约地转动眼睛以察看断点以外的环境^[10]。

在长距离迁徙过程中,蝙蝠还会使用地磁导航。2007年,华东师范大学张树义团队发现,蝙蝠在长距离迁徙过程中是靠地球磁场进行导航的^[11]。

9 回声定位的能量消耗

视觉是一种低能耗的感觉方式,用于观察物体的光线来自于太阳而不需要动物本身能耗。而回声定位的代价却非常昂贵:在25℃下,伏翼发射10 Hz的高强度声音其能量消耗为其休息时能量消耗的10倍。相对而言,飞行时的能量消耗为休息时的15~20倍。然而,在飞行中蝙蝠发出回声定位声并不消耗额外的能量^[12]。飞行中,蝙蝠的呼吸与其翼摆动的频率一致,当翼向上摆动时呼气,翼向下摆动时吸气。翼的运动通过喉部的飞行肌控制,这些肌肉同时控制呼吸时喉部的运动。由于向上摆动翼时蝙蝠从肺中排出空气,因此在上摆至呼气结束时发射回声定位叫声没有消耗额外的能量^[1]。

10 如何使用其他方式捕食

有些蝙蝠种类不发出超声波而使用其他方式

捕食。事实上,所有蝙蝠在12 kHz~25 kHz的频率范围内都有很好的听力敏感性,原则上能听到运动猎物所发出的声音。这可能是从它们捕食昆虫的祖先那里得到的遗传特征,或者是后来在黑暗中捕食形成的适应。许多蝙蝠的确利用这种方式定位和追踪猎物^[13]。

大棕蝠(*Eptesicus fuscus*)能从100 m以外监测到直翅目昆虫,而缨唇蝠(*Trachops cirrhosus*)通过青蛙叫声鉴别它们。许多特别从地面捕食的蝙蝠很大程度或完全依靠猎物产生的声音,如苍白洞蝠(*Antrozous pallidus*)及大耳蝠(*Plecotus auritus*)。大型肉食性蝙蝠如澳洲假吸血蝠(*Macroderma gigas*)、印度假吸血蝠(*Megaderma lyra*)和非洲假吸血蝠(*Cardiaderma cor*)也充分利用猎物发出的声音^[1]。这些蝙蝠在10 kHz~20 kHz的范围内都有极其敏锐的听力,并且是迄今所知听觉最敏锐的哺乳动物,这是由于它们外耳较大,增加了声波的方向性并使声压在耳室中增加20~30 dB。研究表明外耳的声学特征与此类蝙蝠特定的捕食策略有很好的相关性^[14]。

一些蝙蝠似乎在很大程度上依赖视觉,加州叶鼻蝠(*Macrotus californicus*)便是利用猎物发出的声音及微弱的回声定位在地面捕食。在实验条件下,当光线与月明之夜的光线相当时,这种蝙蝠仅在1/3的捕食时间发出超声波,在猎物不移动或不发出声音的其余时间都依赖视觉^[15]。在更弱的光线下,它们仍利用视觉捕食。许多蝙蝠的视觉似乎与叶鼻蝠及其他小型夜行性哺乳动物的视觉一样好,视觉在捕食中的作用也比其他大多数蝙蝠的更大。

11 回声定位的生态学:飞行、食物及捕食地点之间的关系

回声定位的特征与飞行、捕食的关系是怎样的?许多专家作过综述^[1,3,5,9,13]。Fenton^[9]曾经强调蝙蝠捕食类型的可变性,以及严苛地将蝙蝠种类放进特定生态位中的危险性。然而,许多捕食策略可被清楚定义,并且它们通常伴随特定形式的回声定位。在动物性食性的蝙蝠中,可分为以下6种捕食策略。
11.1 在植被上层开阔空间的鹰式捕食 在植被上层开阔空间的鹰式捕食(open-space hawking above vegetation)的蝙蝠可以说是快速飞行的空中扑击者,它们通常具有高的翼面积比及高的翼载,

用低频和窄频 FM 或 CF 搜寻叫声,持续时间可达 60 ms。无谐波,所有能量都集中于 15 kHz~30 kHz 的叫声信号中,这样就可远距离处监测到猎物。如果这些蝙蝠飞行速度很快,转弯较大,并准备捕获猎物,前期的监测是必要的。在这种不复杂的环境中,用 FM 进行的声谱分析就不是必需的。当监测到猎物时,许多蝙蝠转入短暂的(约 5 ms)宽频 FM 回声定位信号。这将扩大监测目标的范围,并提供关于目标的更详细结构。叫声可能具有很高的强度。许多鞘尾蝠(*Emballonuridae*)、犬吻蝠(*Molossidae*)和蝙蝠科(*Vespertilionidae*)的种类都可归为此类。一些种类,如山蝠(*Nyctalus noctula*)在搜寻阶段的飞行中经常在窄频和宽频间变化叫声。

11.2 在植被内部开阔空间的鹰式捕食 在植被内部开阔空间进行鹰式捕食(open-space hawking between vegetation)的蝙蝠与上文介绍的蝙蝠相似,并在飞行及回声定位特征方面有许多共同点。其叫声频率往往更高,在 CF 搜寻及 FM 捕获阶段的叫声中都如此。这可能代表了更慢的飞行,以及在更短的距离监测猎物。蝙蝠科的蓬毛蝠属(*Lasiurus*)和伏翼属(*Pipistrellus*)的种类都以这种方式捕食。

11.3 在植被中及植被周围捕食 在植被中进行较慢空中捕食(foraging in and around vegetation)的蝙蝠有较宽的翼及较低的翼载,使它们具有出色的低速飞行灵活性。它们在很近的距离监测及捕食猎物。在这种较密集的环境中,蝙蝠必须处理来自环境的复杂回声。蝙蝠可以采取 2 种策略从密集的环境中发现运动的昆虫,而且通常都利用高频声(>50 kHz)。菊头蝠(*Rhinolophus*)、蹄蝠(*Hipposideros*)及一些鞘尾蝠的种类利用 CF 叫声监测振翼的昆虫。这一类群的大多数其他蝙蝠,包括兔唇蝠和一些蝙蝠科的种类,都利用宽频 FM 回声定位声,通常有几个谐波。对 FM 信号的波谱分析可用于监测运动,并且 FM 信号能给出精准寻找范围。

11.4 鹞式捕食或栖居猎捕 这些蝙蝠倒挂在一个栖居点,捕获经过的猎物。这种捕食方式称为鹞式(flycatching)或栖居猎捕(perch-hunting)。它们运用回声定位的技巧与在植被中捕食的蝙蝠相似,但翼面积及翼载有一定变异,因为其飞行不仅受捕食因素的影响。

11.5 表面捕食和盘旋捕食 表面捕食(gleaning)和盘旋捕食(hovering)的蝙蝠经常在猎物上方

盘旋,通常具有较低的翼面积比、较低的翼载和较圆的翼尖,以适应较慢的灵活飞行,以及适应于可能捕获较重的猎物从地面飞起。它们利用短(<2 ms)FM 回声定位信号,强度也较低,利于分辨精细结构,并且可能通过声谱分析在较近距离内监测目标的运动。许多食昆虫和食肉的蝙蝠更主要地依赖猎物发出的声音,甚至还利用视觉,而不是回声定位声。这一类型的蝙蝠包括大耳蝠属(*Plecotus*)、夜凹脸蝠科(*Nycteridae*)、假吸血蝠科(*Megadermatidae*)和叶口蝠科(*Phyllostomidae*)。

11.6 拖网式捕食 拖网式捕食(trawling)的蝙蝠包括兔唇蝠科和蝙蝠科的一些种类。由于是在开阔水面捕食,这类蝙蝠一般具有长的翼,而且翼负荷较低便于携带相对沉重的猎物。它们的回声定位是宽频 FM 叫声,这可能是为了分析水面结构及监测移动的猎物。由于还进行空中猎捕,一些拖网式捕食的蝙蝠在叫声中还有 CF 成分,其作用可能是用于密集环境中的猎物监测。

一种蝙蝠的耳朵最敏感的频率范围或者接近于其所用的回声定位叫声,或者在从表面取食的种类中在它们猎物发出的声波频率范围内。

12 回声定位的进化

与飞行一样,回声定位是蝙蝠生活的基本适应方式,因此它在蝙蝠的进化中起着重要作用。随着原始的蝙蝠飞向夜空,飞行与回声定位几乎同时变得越来越复杂。然而,人类目前对回声定位仍知之甚少。关于超声波叫声进化的多样性,Simmons 和 Stein^[16]曾做过较为详尽的讨论:从解剖学角度讲鼠耳蝠科(*Rhinopomatidae*)比较原始,它们使用带有 4~5 个谐波的短 CF 叫声;夜凹脸蝠科(*Nycteridae*)也用短、多和音叫声,所以 Simmons 和 Stein 认为这些蝙蝠可能在进化上是最低等的。这些蝙蝠对其叫声很少或没有适应性控制;信号可能是在目标监测(CF 成分)和分辨率(谐波成分)之间的唯一解决方法。

回声定位进化树的一个主要进化是谐波成分频宽的增加。假吸血蝠和叶口蝠的叫声位于进化树的基部,是具有几个谐波的短叫声,而同类蝙蝠的叫声与其差异也很小。而所有叫声都表现出一定程度的调频,说明它们在密集环境中捕食。

回声定位策略在菊头蝠中出现转变;而兔唇蝠已进化至长 CF 叫声,谐波或有或无,通常具有

终止的 FM 成分。这些蝙蝠也在密集环境中捕食。CF 成分可能用于猎物的监测,或许也有助于鉴别猎物的类群,FM 成分用于判断距离以及判断目标的详细情况。行为学、生理学以及解剖学证据都显示那些蝙蝠的 CF 和 FM 成分与更长的 CF 成分在功能上有很大差异^[16]。有的蝙蝠类群具有凸起的 FM 信号,叫声结尾通常存在一个 CF“拖尾”。

而有的类群具有多变的回声定位声,如伏翼属(*Pipistrellus*)和犬吻蝠属(*Tadarida*),根据不同需要可变换谐波是否存在、CF 成分持续时间、频宽以及 FM 信号的频宽。对佐氏鼠耳蝠(*Myotis emarginatus*)的研究表明这种蝙蝠具有一系列易变的回声定位叫声。蝙蝠通讯时、从树丛间捕食时及在开阔的空中捕食时,回声定位叫声都有很大差异。但在所有这些情况下,捕食的蜂鸣声都是相似的。在 CF 信号中,持续时间与频宽的变化非常大,而且还可能加上一段 CF 拖尾^[1]。

“易变的 FM 叫声”的例外可见于新大陆的裸背蝠属(*Pteronotus*),它们进化出与旧大陆菊头蝠科及蹄头蝠科完全不同的长 CF/FM 叫声。然而,尽管行为上相似,这 2 群在解剖学与生理学上的特化及其作用却差别很大。如果完全以蝙蝠回声定位声的结构建立蝙蝠系统进化树,就会发现这与同时考虑其他几种更传统的方法构建的进化树没有太大差异。唯一反常的是汤氏大耳蝠(*Plecotus townsendi*),位于进化树基部,而其近缘种却位于进化树顶端。所以尽管回声定位声进化树的确有意义,但它也有危险性,如趋同进化可能使亲缘关系较远的蝙蝠具有相似的叫声。例如,小凹脸蝠(*Craseonycteris thonglongyai*)和高颅鼠耳蝠(*Myotis siligorensis*)具有非常相似的叫声,这可能是它们小的体型及捕食策略限制的反映,而不是因为系统发育相似^[17]。

近来,研究人员应用蝙蝠化石、分子数据重新建立蝙蝠的回声定位叫声的系统发育关系^[18]。在与蝙蝠回声定位有关的基因(*FoxP2 Prestin*)进化研究方面也有了許多进展^[19,20]。

主要参考文献

- 1 Altringham J. D.. Bats: Biology and Behaviour. Oxford: Oxford University Press,1998.
- 2 Roverud R. C., Grinnell A. D.. Echolocation sound features processed to provide distance information in the CF/FM bat, *Noctilio albiventris*: evidence for a gated time window utilizing

- both CF and FM components. *Journal of Comparative Physiology A*, 1985,156(4):457—469.
- 3 Neuweiler G. (Author), Covey E. (Translator). *Biology of Bats*. Oxford: Oxford University Press, 2000.
- 4 Sales G. D., Pye D. *Ultrasonic Communication by Animals*. London: Chapman & Hall,1974.
- 5 Hill J. E., Smith J. D. *Bats: A Natural History*. Austin: University of Texas Press, 1984.
- 6 Jones G. Echolocation. *Current Biology*,2005,15(13):484—488.
- 7 Jones, G.. Prey selection by the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*): Optimal foraging by echolocation. *Journal of Animal Ecology*, 1990,59:587—602.
- 8 Schnitzler H. U., Flieger E.. Detection of oscillating target movements by echolocation in the greater horseshoe bat. *Journal of Comparative Physiology A*,1983,153:385—391.
- 9 Fenton M. B.. The foraging behavior and ecology of animal eating bats. *Canadian Journal of Zoology*, 1990,68:411—422.
- 10 Limpens H. J. G. A., Kapteyn K.. Bats, their behaviour and linear landscape elements. *Myotis*, 1991,29:39—48.
- 11 Wang Y. N., Pan Y. X., Parsons S., et al. Bats respond to polarity of a magnetic field. *Proceedings of the Royal Society B*, 2007,274:2901—2905.
- 12 Speakman, J. R., Racey P. A.. No cost for echolocation for bats in flight. *Nature*, 1991,350: 421—423.
- 13 Neuweiler G.. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiological Reviews*, 1990,70:615—641.
- 14 Obrist M. K., Fenton M. B., Eger J. L., et al. What ears do for bats: a comparative study of pinna sound pressure transformation in Chiroptera. *Journal of Experimental Biology*, 1993,180:119—152.
- 15 Bell G. P.. The Sensory Basis of Prey Location by the California Leaf-nosed Bat, *Macrotus californicus* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1985, 16:343—347.
- 16 Simmons J. A., Stein R. A.. Acoustic Imaging in bat sonar: echolocation signals and the evolution of echolocation. *Journal of Comparative Physiology A*,1980,135:61—84.
- 17 Surlykke A., Miller L. A., Mohl B., et al. Echolocation in two very small bats from Thailand: *Craseonycteris thonglongyai* and *Myotis siligorensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1993,33:1—12.
- 18 Springer M. S., Teeling E. C. Madsen O., Stanhope M. J., et al. Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001,98(11):6241—6246.
- 19 Li G., Wang J. H., Rossiter S. J., et al. Accelerated FoxP2 evolution in echolocating bats. *PLoS ONE*, 2007, 2(9): e900.
- 20 Li G., Wang J. H., Rossiter S. J., et al. The hearing gene Prestin reunites echolocating bats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008,105:13909—13964.

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