

# 蝙蝠回声定位声波的可塑性及其生态适应

林洪军 王磊 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:** 蝙蝠通过调节回声定位声波特征来满足自身的感官需求, 表现出回声定位声波的可塑性及其对生态环境与需求的适应。声波频率、强度、脉冲持续时间和间隔时间等特征与蝙蝠所处的生态位密切相关, 声波可塑性在蝙蝠进化过程中起着至关重要的作用。本文结合马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*) 和大趾鼠耳蝠 (*Myotis macrodactylus*) 回声定位声波可塑性的研究, 从回声定位声波的方向性、目标距离、环境复杂度和应对干扰 4 个方面总结了蝙蝠如何通过改变回声定位声波特征来满足自身在导航和捕捉猎物过程中的感官需求与生态适应, 并阐述了回声定位声波可塑性的研究现状, 为开展蝙蝠声学和行为学研究提供参考。

**关键词:** 蝙蝠; 回声定位声波; 可塑性; 生态适应

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2014) 03-0307-06

## Plasticity and ecological adaptability of bat echolocation calls

LIN Hongjun, WANG Lei, FENG Jiang\*

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

**Abstract:** Bat species adjust the acoustic characteristics of echolocation calls to meet the sensory demand, showing their acoustic plasticity and adaptability to the ecological environment. Frequency, intensity, pulse duration and interval characteristics are closely related to a bat's niche, and acoustic plasticity in bats plays a vital role in the process of evolution. In this paper, combined with the recent research on echolocation acoustic plasticity of greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) and big-footed myotis (*Myotis macrodactylus*), we summarize bat's adjustment of echolocation acoustic characteristics to satisfy their sensory demand, and their ecological adaptability to implement navigation and capture prey from echolocation sound wave direction, target distance, environmental complexity and interference factors. We also illustrate the research status of echolocation acoustic plasticity. Our review lends theoretical support to further research on bats acoustics and ethology.

**Key words:** Bat; Echolocation calls; Ecological adaptability; Plasticity

蝙蝠不断的发出回声定位声波并提取回声中的信息来感知周围的世界 (Moss and Surlykke, 2001)。回声定位声波可塑性主要表现为蝙蝠在不同捕食阶段或不同复杂度的生境中, 为感知需要和适应生态环境而主动调整声波结构的现象。为了成功捕食和避免障碍物, 飞行中的蝙蝠能够快速处理回声中所包含的时空信息, 同时调整声波的声谱结构 (Moss *et al.*, 2006)。蝙蝠随环境的变化而不断调整发出声波脉冲结构的能力表明其听觉处理和行为适应性有着紧密的联系 (Ulanovsky and Moss, 2008; Moss and Surlykke, 2010)。

不同种类蝙蝠发出的声波结构各异, 声波的特征决定了构建声纳图像时可用的回声信息 (Schmitzler *et al.*, 2003)。蝙蝠回声定位声波主要分为 3 种类型: 调频 (FM)、恒频 (CF) 和复合型 (图 1)。调频声波是指在短时间内, 从一个频率变化到另一个频率的声波, 在“频率—时间”声谱图上表现为一条斜线, 大部分蝙蝠发出调频型回声定位声波。调频声波又分为宽带快扫描率调频声波 (Broadband steep FM; 图 1A) 和窄带慢扫描率调频声波 (Narrowband shallow FM; 图 1B)。前者声脉冲扫描带宽较大, 从回声里可以获得目标精确的时

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31030011)

作者简介: 林洪军 (1988-), 男, 硕士, 主要从事动物生态学研究。

收稿日期: 2013-12-24; 修回日期: 2014-06-10

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: fengj@nenu.edu.cn

间标记,更容易准确定位和感知目标的特征,但很难探测到小型猎物。相比之下,后者声脉冲持续时间较长,当其碰到昆虫振动的翅以后,回声里就会表现出一个特别短而突出的声音闪烁 (Acoustic glint),蝙蝠从而探测到振翅昆虫的存在。这种声脉冲容易探测到小的昆虫,但由于回声不能很好的提供目标物的时间标记而不能准确定位。由于这种信号结构与恒频接近,有时也被称为类恒频声波 (Quasi CF, QCF; 图 1B)。与调频型相反,恒频声

波是指频率基本恒定不变,窄频带脉冲,在“频率—时间”声谱图上表现为一条直线。由于回声定位为恒频的蝙蝠具有特殊的听觉系统和多普勒补偿机制,使其能够在复杂生境中分辨振翅的昆虫并成功捕食 (Metzner, 2013)。而复合型声波是以上两类的组合形式,分为调频—恒频型 (FM - CF)、调频—恒频—调频型 (FM - CF - FM; 图 1C) 和恒频—调频型 (CF - FM)。

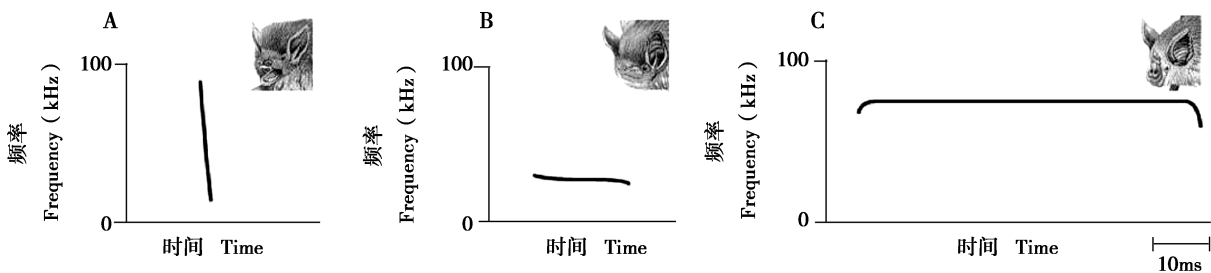


图 1 不同种类蝙蝠回声定位声波类型. A:宽频带急剧下降调频型;B:窄频带缓慢下降调频或者准恒频型;C:调频—恒频—调频型  
Fig. 1 Echolocation call types of different bat species. A: Broadband steep FM; B: Narrowband shallow FM or quasi CF; C: FM - CF - FM

蝙蝠的捕食过程分为:搜索 (Search phase)、接近 (Approach phase) 和结束 (Terminal phase) 3 个阶段 (图 2),通常搜索阶段声波持续时间较长,窄频带,主要功能是探测猎物。当蝙蝠发现并锁定一个猎物后,进入接近并追逐猎物阶段,此时蝙蝠

发出的声波持续时间减短,带宽增大。在捕获猎物之前的结束阶段,声波持续时间急剧缩短,重复率显著增大 (孙克萍等, 2006)。为了对目标距离、高度和方向准确定位,蝙蝠在接近和结束阶段主动调整声波的结构,声波表现出可塑性。

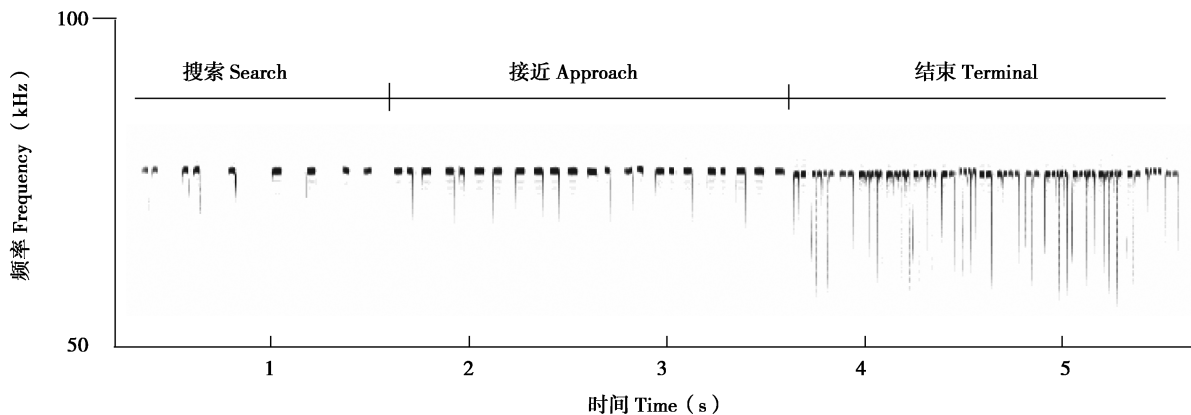


图 2 马铁菊头蝠捕食过程中回声定位声波  
Fig. 2 Echolocation calls emitted by *Rhinolophus ferrumequinum* during foraging

蝙蝠在不同生境中飞行时,通过调整声波结构来实现适应新环境的感知需要。在高空捕食的蝙蝠,不会受到任何障碍物的干扰,发出回声定位声波后返回的只有目标 (猎物) 的回声,这时的声纳图像没有在茂密植被中捕食时复杂。蝙蝠从开阔生境飞进复杂生境后,发出短持续时间且宽带高频

声波来避免声波与回声重叠,能精确分辨猎物和背景 (Schnitzler and Kalko, 2001; Broders *et al.*, 2004)。近年来对不同科蝙蝠的回声定位声波研究发现,蝙蝠还可以通过调整声波间隔时间、声强或者多样性来适应环境的变化 (Moss and Surlykke, 2010)。声波的可塑性是蝙蝠主动调整声波结构的

结果，也是蝙蝠听觉感知长期适应性进化的结果。

蝙蝠对不同环境的感知不仅表现在可以主动调整声束方向、辐射角大小、声波强度、声波持续时间、间隔时间、声波频率、带宽、扫描率和多样性上，同时蝙蝠可以利用被动的沉默行为来应对极端噪声干扰的环境。本文通过总结蝙蝠回声定位行为室内和野外实验，并结合我们已经开展的关于声波可塑性的研究，从蝙蝠如何控制声束方向，探测与目标物的距离，应对复杂的环境和抵抗噪声干扰 4 个角度来论述蝙蝠回声定位声波可塑性。

### 1 方向性：蝙蝠控制声波的方向来选择感知范围

蝙蝠可以控制声束方向和宽度“照亮”黑暗世界。在实验室条件下对大棕蝠 (*Eptesicus serotinus*) 声束和声波持续时间变化的研究首次证明了蝙蝠可以通过调整声束方向和缩短声波持续时间来感知障碍物，并准确的捕捉猎物 (Surlykke *et al.*, 2009a)。相似的研究发现，当大棕蝠对多个目标捕食时，声束中轴线会发生变化，大棕蝠通过调整声束中轴线的方向来锁定选择的目标，与视觉动物的凝视行为相一致 (Ghose and Moss, 2003)。

声纳的宽度受波长的影响，如提高频率，波长变短，声束宽度变小，方向性变大，蝙蝠将能量集中在窄的声束范围内，使其能探测到更远的目标，同时也减小了来自周围复杂物体的回声。对鞘尾蝠科的袋翼蝠 (*Cormura brevirostris*) 和大银线蝠 (*Saccopteryx bilineata*) 回声定位声波声束宽度的研究发现，鞘尾蝠科蝙蝠通过调整谐波的能量分布，控制声束的宽度，声束比大银线蝠更具有方向性，然而窄的声束和特定的方向性会使其丢掉潜在的猎物信息 (Jakobsen *et al.*, 2012)。

捕食过程中接近阶段到结束阶段，蝙蝠会显著扩大声束宽度并同时降低频率，如水鼠耳蝠 (*Myotis daubentonii*) 将声束的水平宽度从  $80^\circ$  扩大到  $180^\circ$  左右，垂直方向从  $90^\circ$  扩大到  $180^\circ$  以上，频率从 55 kHz 降低到 28 kHz 左右。将室内条件下和野外情况下水鼠耳蝠声束的宽度进行对比发现，频率为 55 kHz 的声束在室内条件下宽度为  $80^\circ$  角范围，而野外条件下仅为  $40^\circ$  范围，说明自然状态下水鼠耳蝠通过提高声波频率，缩小声束的宽度，集中能量探测正前方目标。此外，由于鼠耳蝠的声束是经口部发射出去的，其张开的程度也影响声束的宽度，研究证明口部张开的角度越大发出的声束越窄

(Surlykke *et al.*, 2009b)。蝙蝠脸部形态也能控制声束的宽度，如菊头蝠科 (Rhinolophidae) 和叶口蝠科 (Phyllostomidae) 蝙蝠发出的声束经过鼻孔，在鼻孔上方的鼻叶汇聚后发出，从而控制声束垂直宽度 (Vanderelst *et al.*, 2010)。

### 2 目标距离：蝙蝠调整声波的强度、持续时间和间隔时间来控制感知距离

蝙蝠声波的强度和持续时间直接影响声波传播的距离。三维空间中夜棕蝠 (*Eptesicus bottae*) 声波强度越高其传播的距离越远，在开阔空间里最大传播距离约为 21 m，虽然声波强度因物种而异，但多数空中捕食的蝙蝠其声波强度均高于 140 dB (Holderied *et al.*, 2005)，开阔生境中的蝙蝠往往会调高声波的强度来探测远距离目标 (Surlykke and Kalko, 2008)。低强度的声波不能远距离传播，在复杂生境中声波就不会探测到远处复杂的物体，从而回声会变的相对清晰，因此探测距离也取决于蝙蝠能接收回声的最低阈值 (Brinklöv *et al.*, 2010)。

研究发现蝙蝠降低声波强度的同时也会缩短声波的持续时间来适应复杂环境 (Surlykke and Moss, 2000)。对长腿叶口蝠 (*Macrophyllum macrophyllum*) 在室内和野外两种不同生境的声波强度变化进行比较，首次发现声波强度与生境复杂度成负相关关系 (Brinklöv *et al.*, 2010)。然而对马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*) 近距离捕食时发出的回声定位声波研究发现，当其接近振翅昆虫至 3 - 4 m 时，增长脉冲的持续时间到 65 - 95 ms，约为着陆时声波持续时间的 2 倍，说明发恒频声波的蝙蝠在近距离捕食时不是通过提高脉冲的强度，而是通过提高脉冲持续时间来获取更多振翅昆虫的信息 (Mantani *et al.*, 2012)。

发声时机也会影响蝙蝠感知的距离，随着与目标距离的接近，蝙蝠会缩短发出声波的间隔时间，声波之间的间隔时间直接决定了回声时间，蝙蝠可以控制声波间隔避免声波与回声的重叠。利用脉冲间隔时间对 11 种欧洲蝙蝠最大探测距离进行估算，发现蝙蝠在接收到回声之后才发出下一个声波 (Holderied and von Helversen, 2003) 从而避免声波和回声的重叠。

实验室条件下对大棕蝠声波适应行为的研究发现，当障碍物出现在目标的前方且与目标之间的角

度越小时,对蝙蝠感知的影响越大,蝙蝠缩短持续时间和间隔时间从而避免声波重叠 (Aytekin *et al.*, 2010)。通过对 37 种隶属不同科及不同回声定位声波类型的蝙蝠能率环 (声脉冲持续时间占声脉冲持续时间与声脉冲间隔之和的百分比, Duty cycle) 进行测量,发现蝙蝠为避免在复杂环境中声波与回声的重叠,发出短持续时间、长间隔时间、低能率环 (Low duty cycle, LDC < 25%) 的宽带下调的声波。相反,蝙蝠为提高探测和追踪振翅昆虫的能力,发出长持续时间、短间隔时间、高能率环 (High duty cycle, HDC  $\geq$  25%) 的窄带恒频声波。有时蝙蝠也可以适应声波和回声重叠 (Surlykke *et al.*, 2009a),对彩蝠科 (Kerivoulineae) 和管鼻蝠科 (Murininae) 共 9 种蝙蝠的研究发现,洁翼彩蝠 (*Kerivoula pellucida*) 能发出最长的脉冲组和最短的组内脉冲间隔时间,并可以忍受回声与声波的重叠 (Kingston *et al.*, 1999)。

### 3 环境复杂度:蝙蝠控制声波的频率、扫描率、重复率和多样性应对复杂环境

蝙蝠在非常复杂的生境捕食时,发出短持续时间和宽带的声波,这样的声波使回声中有精准的时间标记,蝙蝠可以从回声的延迟上区分猎物和背景。与在野外复杂生境捕食的北方长耳鼠耳蝠 (*M. septentrionalis*) 相比,在开阔生境捕食的莹鼠耳蝠 (*M. lucifugus*) 能够发出短持续时间高频的声波 (Broders *et al.*, 2004)。室内研究发现,大棕蝠飞入复杂环境后为了减小回声与声波重叠的干扰,会提高第一个脉冲的频率,同时降低第二个脉冲的频率,通过改变频率区分来自复杂听觉场景的信息 (Hiryu *et al.*, 2010)。大趾鼠耳蝠 (*Myotis macrodactylus*) 通勤 (commute) 过程经过 3 种不同的生境:森林 (高度复杂环境: highly clutter space)、玉米地 (安静环境: unclutter space) 和河流 (背景嘈杂环境: background clutter space)。录制每种生境中蝙蝠的回声定位声波并进行声学测量与统计,发现随着背景复杂度的增加,大趾鼠耳蝠回声定位声波起始频率、终止频率、峰频和带宽逐渐增加,脉冲间隔时间逐渐变短。与通勤过程中蝙蝠发出的回声定位声波相比,捕食过程中的回声定位声波频率更低,带宽更窄 (Luo *et al.*, 2012)。

蝙蝠提高发出声波的重复率能够获得目标的详细信息,从而达到成功捕食的目的。定量研究飞行

和静止状态下黄蝠 (*Rhogeessa io*) 声波的重复率,飞行的机动性和能量代谢的变化,证实飞行中的蝙蝠发声不需要消耗太多的能量,然而受呼吸和喉部肌肉的限制,声波重复率的提高会导致声波强度和频率降低,听力阈值降低 (Voigt and Lewanzik, 2012)。

大银线蝠 (*Saccopteryx bilineata*) 在栖息地和捕食地可以发出两种叫声串 (Echolocation call sequences),一种为出现在捕食蜂鸣 (Buzz) 后,声波强度和持续时间呈正相关,频率相对稳定在 48 kHz 的脉冲串 (Monotonous); 另一种出现在蝙蝠捕食过程中活跃阶段,声波强度与距目标距离呈正相关,低-高频率交替的脉冲串 (Alternating),蝙蝠用低-高脉冲串应对复杂生境捕食的需要 (Ratcliffe *et al.*, 2011)。古巴小犬吻蝠 (*Mormopterus minutus*) 不同飞行状态下能发出 7 种回声定位声波类型,在搜索阶段能够发出长持续时间的窄带叫声,相比其它小犬吻蝠,这种蝙蝠叫声可塑性高,并有熟练控制多种叫声类型的优点,体现了蝙蝠对环境的进一步适应性进化 (Mora *et al.*, 2011)。

### 4 应对干扰:在复杂的声环境中蝙蝠调整频率或保持沉默来感知周围环境

同域共存的同种或异种蝙蝠一起捕食时会对发声的蝙蝠产生干扰,蝙蝠能够分辨自身发出声波的回声与其它个体发出声波的回声,从而进行定位和探测猎物。野外研究发现一些蝙蝠物种如高音伏翼 (*Pipistrellus pygmaeus*)、水鼠耳蝠 (*M. Daubentonii*)、巴西犬吻蝠 (*Tadarida brasiliensis*) (Gillam and McCracken, 2007) 和兔唇蝠 (*Noctilio sp.*) (Barak and Yom-Tov, 1989) 通常集体进行捕食。通过对墨西哥兔唇蝠 (*Noctilio leporinus*) 和南兔唇蝠 (*N. albiventris*) 捕食群体录音发现,声波与回声混乱,蝙蝠是绝对不能分辨猎物回声的,然而蝙蝠通过调整种间和种内声波频率的差异,在这样听觉混乱的场景成功捕食 (Moss and Surlykke, 2001)。

室内条件下放飞两只大棕蝠让其同时捕食一只猎物,研究发现为避免回声重叠,随着个体间距离的接近,蝙蝠调整声波的频率参数来减小回声干扰 (Chiu *et al.*, 2009)。野外研究也发现当两只个体接近时蝙蝠能调高 8 kHz 以上的频率 (Surlykke and Moss, 2000)。大银线蝠 (*Saccopteryx bilineata*)

发出的声波频率在 43 kHz 和 47 kHz 转变 (Jung *et al.*, 2007), 而且从栖息地飞进捕食地的过程中, 可以不发低频而只发高频声波。热带地区蝙蝠密度和多样性非常高, 许多蝙蝠发出的声波主频是变化的 (e. g. Emballonuridae, Jung *et al.*, 2007), 有些种类的声波具有多种音调 (Guillén-Servent and Ibáñez, 2007; Surlykke and Kalko, 2008)。

室内研究发现, 当两只蝙蝠声波相似时, 蝙蝠会保持安静, 通过沉默的方式来避免环境中的干扰, 而且一般是跟随的蝙蝠保持沉默, 利用前面蝙蝠的回声进行定位 (Chiu *et al.*, 2008)。

躲避干扰反应 (Jamming avoidance response, JAR) 对增强蝙蝠导航、定位、减少同种相碰以及降低回声定位声波混淆的能力至关重要 (Ulanovsky *et al.*, 2004)。干扰不仅来自同种个体或其它蝙蝠, 能够发出超声波的动物也使声环境变得更加复杂。对巴西犬吻蝠 (*Tadarida brasiliensis*) 回放昆虫发出的超声噪音, 发现蝙蝠发出声波的频率与回放的噪声频率正相关, 揭示了在特定的声学环境中, 蝙蝠通过调整声波结构从而避开周围噪音的干扰 (Gillam and McCracken, 2007)。

动物的声信号的强度随着周围环境噪音能够自发的进行调节的现象称为伦巴效应 (The lombard effect), 该效应在鸟类和哺乳动物中已广泛开展, 然而动物的其它声学参数 (如频率和持续时间等) 有时也会随着外界噪音而发生变化。室内条件下对马铁菊头蝠进行回放实验, 我们发现当回放的噪音条带 (Bandpass filtered noise) 与蝙蝠回声定位声波峰频组分重叠时, 声波强度会显著增加, 而对于所有的回放实验, 蝙蝠声波频率均显著升高。回放噪音一经发出后, 回声定位声波强度和频率均迅速改变, 暗示蝙蝠不需要听觉反馈机制的调节 (Hage *et al.*, 2012)。

#### 参考文献:

Aytekin M, Mao B, Moss C F. 2010. Spatial perception and adaptive sonar behavior. *The Journal of the Acoustical Society of America*, **128**: 3788.

Barak Y, Yom-Tov Y. 1989. The advantage of group hunting in Kuhl's bat *Pipistrellus kuhli* (Microchiroptera). *Journal of Zoology*, **219** (4): 670 - 675.

Broder A, Mitzenmacher M. 2004. Network applications of bloom filters: a survey. *Internet Mathematics*, **1** (4): 485 - 509.

Br ders G, Findlay C S, Zheng L. 2004. Effects of clutter on echolo-

cation call structure of *Myotis septentrionalis* and *M. lucifugus*. *Journal of Mammalogy*, **85** (2): 273 - 281.

Brinkløv S, Kalko E K, Surlykke A. 2010. Dynamic adjustment of biosonar intensity to habitat clutter in the bat *Macrophyllum macrophyllum* (Phyllostomidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64** (11): 1867 - 1874.

Chiu C, Xian W, Moss C F. 2008. Flying in silence: echolocating bats cease vocalizing to avoid sonar jamming. *Proc Natl Acad Sci USA*, **105** (35): 13116 - 13121.

Chiu C, Xian W, Moss C F. 2009. Adaptive echolocation behavior in bats for the analysis of auditory scenes. *Journal of Experimental Biology*, **212** (9): 1392 - 1404.

Ghose K, Moss C F. 2003. The sonar beam pattern of a flying bat as it tracks tethered insects. *The Journal of the Acoustical Society of America*, **114**: 1120.

Gillam E H, McCracken G F. 2007. Variability in the echolocation of *Tadarida brasiliensis*: effects of geography and local acoustic environment. *Animal behaviour*, **74** (2): 277 - 286.

Guillén-Servent A, Ibáñez C. 2007. Unusual echolocation behavior in a small molossid bat, *Molossops temminckii*, that forages near background clutter. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61** (10): 1599 - 1613.

Holderied M W, Von Helversen O. 2003. Echolocation range and wing-beat period match in aerial-hawking bats. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270** (1530): 2293 - 2299.

Holderied M W, Korine C, Fenton M B, Parsons S, Robson S, Jones G. 2005. Echolocation call intensity in the aerial hawking bat *Eptesicus bottae* (Vespertilionidae) studied using stereo videogrammetry. *The Journal of Experimental Biology*, **208** (7): 1321 - 1327.

Hage S R, Jiang T, Berquist S W, Feng J, Metzner W. 2013. Ambient noise induces independent shifts in call frequency and amplitude within the Lombard effect in echolocating bats. *Proc Natl Acad Sci USA*, **110** (10): 4063 - 4068.

Hiryu S, Bates M E, Simmons J A, Riquimaroux H. 2010. FM echolocating bats shift frequencies to avoid broadcast-echo ambiguity in clutter. *Proc Natl Acad Sci USA*, **107** (15): 7048 - 7053.

Jakobsen L, Kalko E K, Surlykke A. 2012. Echolocation beam shape in emballonurid bats, *Saccopteryx bilineata* and *Cormura brevirostris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **66** (11): 1493 - 1502.

Jung K, Kalko E K, Von Helversen O. 2007. Echolocation calls in Central American emballonurid bats: signal design and call frequency alternation. *Journal of Zoology*, **272** (2): 125 - 137.

Kingston T, Jones G, Akbar Z, Kunz T H. 1999. Echolocation signal design in Kerivoulineae and Murinineae (Chiroptera: Vespertilionidae) from Malaysia. *Journal of Zoology*, **249** (3): 359 - 374.

Luo J H, Ou W, Liu Y, Wang J, Wang L, Feng J. 2012. Plasticity in echolocation calls of *Myotis macrodactylus* (Chiroptera: Vespertilionidae): implications for acoustic identification. *Acta Theriologica*, **57** (2): 137 - 143.

- Mantani S, Hiryu S, Fujioka E, Matsuta N, Riquimaroux H, Watanabe Y. 2012. Echolocation behavior of the Japanese horseshoe bat in pursuit of fluttering prey. *Journal of Comparative Physiology A*, **198** (10): 741–751.
- Metzner W. 2013. Different forms of auditory-vocal feedback control in echolocating bats. *The Journal of the Acoustical Society of America*, **134** (5): 4087–4087.
- Moss C F, Surlykke A. 2001. Auditory scene analysis by echolocation in bats. *The Journal of the Acoustical Society of America*, **110**: 2207.
- Moss C F, Bohn K, Gilkenson H, Surlykke A. 2006. Active listening for spatial orientation in a complex auditory scene. *PLoS Biology*, **4** (4): e79.
- Moss C F, Surlykke A. 2010. Probing the natural scene by echolocation in bats. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, **4**: 33.
- Mora E C, Ibáñez C, Macías S, Juste J, López I, Torres L. 2011. Plasticity in the echolocation inventory of *Mormopterus minutus* (Chiroptera, Molossidae). *Acta Chiropterologica*, **13** (1): 179–187.
- Ratliffe J M, Jakobsen L, Kalko E K, Surlykke A. 2011. Frequency alternation and an offbeat rhythm indicate foraging behavior in the echolocating bat, *Saccopteryx bilineata*. *Journal of Comparative Physiology A*, **197** (5): 413–423.
- Schnitzler H U, Kalko E K. 2001. Echolocation by insect-eating bats: we define four distinct functional groups of bats and find differences in signal structure that correlate with the typical echolocation tasks faced by each group. *Bioscience*, **51** (7): 557–569.
- Schnitzler H U, Moss C F, Denzinger A. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution*, **18** (8): 386–394.
- Surlykke A, Moss C F. 2000. Echolocation behavior of big brown bats, *Eptesicus fuscus*, in the field and the laboratory. *The Journal of the Acoustical Society of America*, **108**: 2419.
- Surlykke A, Kalko E K. 2008. Echolocating bats cry out loud to detect their prey. *PLoS ONE*, **3** (4): e2036.
- Surlykke A, Pedersen S B, Jakobsen L. 2009 a. Echolocating bats emit a highly directional sonar sound beam in the field. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276** (1658): 853–860.
- Surlykke A, Ghose K, Moss C F. 2009 b. Acoustic scanning of natural scenes by echolocation in the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. *Journal of Experimental Biology*, **212** (7): 1011–1020.
- Sun K P, Feng J, Jin L R, Liu Y, Wu L, Li Z X. 2006. Echolocation calls of *Rhinolophus ferrumequinum* at its different states. *Chinese Journal of Ecology*, **25** (8): 959–962. (in Chinese)
- Ulanovsky N, Fenton M B, Tsoar A, Korine C. 2004. Dynamics of jamming avoidance in echolocating bats. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **271** (1547): 1467–1475.
- Ulanovsky N, Moss C F. 2008. What the bat's voice tells the bat's brain. *Proc Natl Acad Sci USA*, **105** (25): 8491–8498.
- Vanderelst D, De Mey F, Peremans H, Geipel I, Kalko E, Firzlafl U. 2010. What noseleaves do for FM bats depends on their degree of sensorial specialization. *PLoS ONE*, **5** (8): e11893.
- Voigt C C, Lewanzik D. 2012. 'No cost of echolocation for flying bats' revisited. *Journal of Comparative Physiology B*, **182** (6): 831–840.
- 孙克萍, 冯江, 金龙如, 刘颖, 吴磊, 李振新. 2006. 马铁菊头蝠不同状态下回声定位声波分析. *生态学杂志*, **25** (8): 959–962.