

## 大蹄蝠多普勒正负补偿效应的声波特征与比较

王绪中<sup>1</sup>, 胡开良<sup>1,2</sup>, 韦力<sup>1,3</sup>, 徐栋<sup>1</sup>, 张礼标<sup>4,\*</sup>

(1. 华东师范大学 科学与技术跨学科研究院 上海 200062; 2. 临沂师范学院 实验中心, 山东 临沂 276005;  
3. 丽水学院 生物系, 浙江 丽水 323000; 4. 广东省昆虫研究所, 广东 广州 510260)

**摘要:** 利用单摆装置模拟大蹄蝠的飞行状态并实时记录其回声定位信号, 以研究其多普勒频移补偿行为。与其静息状态下的超声波特征比较, 发现大蹄蝠在接近目标的过程中有多普勒正补偿效应: 叫声频率随相对速度改变而成正相关变化; 当相对速度最大时, 其叫声频率相对静息状态频率降低最多, 而相对速度为零时, 叫声频率回复到静息时频率。而当大蹄蝠远离目标时, 有多普勒负补偿效应: 叫声频率随相对速度改变成正相关变化, 叫声频率在相对速度最大时, 升高最多, 但相同速度下升高之值较正补偿值低得多。另外, 负补偿效应出现的频率较正补偿值低, 这可能是由蝙蝠生理结构的限制以及自然状态下罕见的多普勒负补偿条件所决定。

**关键词:** 大蹄蝠; 回声定位; 多普勒正补偿; 多普勒负补偿

中图分类号: Q959.833; Q437 文献标志码: A 文章编号: 0254-5853-(2010)06-0663-07

## Characterization and comparison of the doppler compensation acoustic wave in *Hipposideros armiger*

WANG Xu-Zhong<sup>1</sup>, HU Kai-Liang<sup>2,1</sup>, WEI Li<sup>3,1</sup>, XU Dong<sup>1</sup>, ZHANG Li-Biao<sup>4,\*</sup>

(1. Institute for Advanced Interdisciplinary Research, East China Normal University, Shanghai 200062 China; 2. Experimental Center, Linyi Normal University, Shandong Linyi 276005, China; 3. Department of Biology, Lishui University, Zhejiang Lishui 323000, China;  
4. Guangdong Entomological Institute, Guangzhou 510260, China)

**Abstract:** We used the pendulum device to study Doppler-shifted compensation of great leaf-nosed bat (*Hipposideros armiger*). The bats' echolocation calls were recorded by the Ultrasound Detector both under the rest condition and Doppler shift condition. Then we analyzed the calls with Avisoft software. Our results suggested that when *H. armiger* was approaching the target, it showed positive Doppler shift compensation: call frequency and the velocity ( $v$ ) were positive correlated. Call frequency fell to minimum when the bats' relative velocity reached to maximum; likewise call frequency raised to the resting condition frequency when the relative velocity became zero. Negative Doppler shift compensation occurred when bats were far away from the target. Under negative Doppler shift compensation condition, we found call frequency and velocity were positive correlated as well, and moreover, call frequency raised to maximum again while the bats had their minus direction's maximal relative velocity. However, under this status, the elevated value was much lower than the depressed value under positive compensation at the same velocity. The frequency of occurrence of negative compensation was obviously less frequent than that under positive compensation condition. Therefore, we inferred that the two characteristics of the negative Doppler shift compensation mentioned above may be the coactions consequence of the bio-structural restriction and natural selection.

**Key words:** *Hipposideros armiger*; Echolocation; Positive Doppler shift compensation; Negative Doppler shift compensation.

大蹄蝠(*Hipposideros armiger*) 属于小蝙蝠亚目(Microchiroptera)蹄蝠科(Hipposideridae)蹄蝠属(*Hipposideros*), 分布于我国安徽、广西、四川、贵

州、云南和台湾等地, 目前被 ICUN 列为低危物种。我国境内有三个亚种: 指名亚种(*H. a. armiger*, Hodgson, 1835)、华东亚种(*H. a. swinhoei*, Peters,

收稿日期: 2010-07-22; 接受日期: 2010-10-27

基金项目: 国家自然科学基金(30800102)

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

第一作者简介: 王绪中, 男, 硕士研究生, 主要从事动物生态学研究; E-mail: crownknight@sina.com

1871)、台湾亚种(*H. a. terasensis*, Kishida, 1924)。大蹄蝠成年个体体重可达 60 g, 是蹄蝠科物种中体型最大的种类之一(Zhang, 1997)。大蹄蝠主要栖息于岩洞穴内, 其捕食生境多数集中在森林等环境相对复杂的区域, 捕食对象以大型的鞘翅目和鳞翅目昆虫为主(Wang et al, 2007)。

按照蝙蝠的回声定位叫声信号特征可以将蝙蝠分为 3 种类型, 即调频型(frequency modulated, FM 型)、恒频型(constant frequency, CF 型)和恒频-谐频混合型(CF-FM 型)(Jones & Teeling, 2006)。大蹄蝠属于 CF-FM 型蝙蝠(Fu et al, 2009), 其声波结构由一个恒频段(CF)和一个较短的调频段(FM)构成。大蹄蝠声波一般含有三个谐波, 而能量主要集中在第二谐波上。因此, 第二谐波的频率被称为主频(Zhang & Feng, 2000)。在蝙蝠类群中, 多数种类主要依靠回声定位叫声进行导航和捕食。对于 CF-FM 型蝙蝠种类, 其听觉最佳频率范围经常被认为在第二谐波附近的狭窄区域内, 此区域称为听觉凹(auditory fovea)(Jones, 2005)。在 CF-FM 型蝙蝠中, 它们在飞行或捕食时经常出现多普勒补偿效应(Doppler shift compensation effect; DSC), 即运动蝙蝠声波 CF 部分的频率随着与目标相对距离的变化而改变的现象; 但其接受的回声频率因多普勒效应升高时, 这类蝙蝠通过降低自己的发声频率补偿多普勒频移, 使回声频率仍保持在其敏感范围内, 利于准确定位目标(Ma et al, 2002)。多普勒频移补偿效应是 CF-FM 型蝙蝠对窄频条件下高度精细定位导航的一种适应性进化(Suga et al, 1987)。一般地, 多普勒频移补偿效应有两种, 分别为多普勒频移正补偿效应(positive Doppler shift compensation)和多普勒频移负补偿效应(negative Doppler shift compensation)。传统上认为, 蝙蝠在飞行过程中, 只有静止的背景目标才可能引起多普勒频移补偿效应(Simmons, 1971), 因此, 大多数情况下, CF-FM 型蝙蝠的多普勒补偿现象都是由其自身的飞行所引起的应对回声频率升高的多普勒正补偿。自然条件下, 蝙蝠很少会追踪速度超过自己的大尺寸飞行目标, 因此长久以来人们一直认为 CF-FM 型蝙蝠只存在多普勒频移正补偿效应, 而一般不会对频率降低的回声进行响应(Schuller, 1986)。Metzner et al (2002) 研究显示, 马铁菊头蝠(*Rhinolophus ferrumequinum*)存在提高发声频率来应对回声频率降低的多普勒频移负补偿效应, 揭示了 CF-FM 型

蝙蝠多普勒频移补偿效应具有比预期更复杂的神经回路调控机制以及生态学意义。另外, Hiryu et al (2005) 对蹄蝠科的一种蝙蝠台湾叶鼻蝠(*Hipposideros terasensis*)研究中, 利用固定在蝙蝠身上的微型麦克风研究蝙蝠即时飞行过程中的多普勒补偿情况, 其结果也显示该种蝙蝠在降落阶段以及飞行中的“U 型转弯”过程中都存在多普勒补偿效应。

综上所述, 多普勒补偿作用的存在, 使得 CF 蝙蝠得以在复杂的飞行状态下保持对周围环境的精确声学成像。多普勒补偿现象在 CF 蝙蝠的导航系统中发挥着十分重要的作用, 同时也是 CF 蝙蝠回声定位系统高度发达的体现。对于这一现象的研究有助于我们了解 CF 蝙蝠回声定位的一个关键机制: CF 蝙蝠如何准确判断回声信号的频率降低并通过发声频率的改变予以补偿。从生态学意义上这有助于解释蝙蝠在进化上如此成功的原因, 以及回声定位在翼手目中的起源问题。而对于该通路的研究将促进人们对听觉神经通路的认识, 特别是对弱视的蝙蝠视觉和听觉之间感觉代偿的机制研究, 这可能为治疗视力障碍人群提供新的思路。本次研究中, 我们首次运用单摆装置研究了大蹄蝠的多普勒频移补偿现象, 为该物种回声定位及多普勒补偿行为的深入研究提供数据资料。

## 1 方法

### 1.1 蝙蝠采集

2008 年 5 月利用雾网(mist net)于安徽省鱼龙洞(31°32'20"N, 116°08'61"E)捕捉到成年大蹄蝠共 8 只(分别标记为 C0176、C0205、C0220、C0231、C0241、C0361、C0373、C0381)。捕捉后, 放置布袋内立即带回实验室进行模拟实验。

### 1.2 多普勒补偿效应的实验装置制作

为了模拟大蹄蝠飞行状态下的多普勒频移效应, 我们使用单摆装置来模拟大蹄蝠飞行状态下产生的频率改变。将一根铝合金质地的金属杆, 固定于实验区的天花板上, 杆长 2.1 m, 杆的下方连接一根水平横杆(长 40 cm), 横杆的后部是固定蝙蝠的金属中空方盒, 横杆的前部用以固定录音用的麦克风(Ultrasound Gate 116 系统, Avisoft Bioacoustics, 采样频率为 750 Hz, 频率范围 10~150 kHz), 实验时将蝙蝠从方盒的后面塞入固定, 确保此时蝙蝠头部与麦克风处于一条直线上(图 1)。

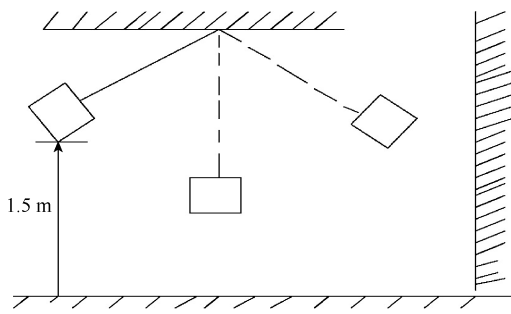


图 1 实验单摆装置示意图

Fig. 1 The sketch of the pendulum device

### 1.3 多普勒补偿效应的声波录制

实验时间在晚上 19 时左右, 该时间段属于自然条件下大蹄蝠外出捕食时间, 处于其昼夜节律的活跃期。大蹄蝠从布袋取出后, 首先被放入一泡沫塑料质地的固定器内(固定器的内部挖空吻合大蹄蝠的体形), 然后将放有蝙蝠的固定器放入单摆下端的铁盒内。随后将录音用的麦克风固定于横杆上(位于蝙蝠头部前方 15~20 cm), 麦克风另一端与笔记本电脑连接。单摆前方为墙壁, 用以反射蝙蝠的超声波。蝙蝠固定完毕, 垂直吊悬静置 3 min, 让蝙蝠个体适应即时的周围环境, 接着对蝙蝠个体进行 1 min 左右静息状态下的声音录制, 作为多普勒频移状态下主频基准参照, 该频率称为静息频率(resting frequency, RF)。静息录音完成后, 蝙蝠再静置 3 min, 接着进行多普勒频移补偿效应声音录制。录制时, 将单摆(蝙蝠和麦克风)抬起到垂直距地面 1.5 m 的高度(此时摆臂与垂直方向的夹角为 60°, 单摆周期 3.5 s), 单摆向墙壁摆动, 该方向设为正向, 单摆开始摆动的瞬间开始录音, 单摆运动完成一个周期后停止摆动, 同时中止声音录制。单摆装置参数及实验方法设置参照 Habersetzer et al(1984)的实验。每只蝙蝠一天录音一次, 共录音 12~15 次。麦克风在单摆一个周期内录制的大蹄蝠的所有叫声称为一个录音序列。

由于单摆装置在经过最低点时有最大速度, 而蝙蝠的多普勒补偿值的大小与其速度成线性相关; 因此, 我们选取单摆周期运动中两次经过最低点时的蝙蝠的最大补偿值作为主要研究对象。最大补偿值( $C_M$ )=静息频率(RF)-最低点频率值( $F_M$ )。蝙蝠向墙壁运动时的最大补偿值称为最大正补偿值(positive maximum Doppler shift compensation), 单摆回摆时的最大补偿值称为最大负补偿值(negative

maximum Doppler shift compensation)。

实验开始前, 我们首先计算了单摆装置一个周期内的能量损失: 单摆停止摆动时的高度与起始时的垂直高度差为 10 cm, 由于起始高度为 1.5 m, 因此, 在单摆装置的一个周期运动中的能量损失  $1/15 \approx 6.7\%$ , 而由公式  $mgh = 1/2 mV^2$ , 可得单摆两次经过最低点的速度差为 3.4%, 因此, 大蹄蝠两次经过最低点时的最大速度近似相等。由于单摆两次经过最低点时速度几乎完全相等, 这就为比较正负多普勒补偿效应的异同提供了基本一致的条件。

### 1.4 数据统计与分析

多普勒补偿效应的声波录制完成后, 使用 Avisoft-SASLab Pro, version 4.3 软件进行分析。在时域波形图(哈密窗 FFT points 1024, 分辨率为 244 Hz)中分析脉冲时间(pulse duration)、脉冲间隔(pulse interval) 等声波参数, 而能量谱图中分析的主要声波参数为主频率 (dominant frequency, DF)。

分析时, 选出具有稳定多普勒频移负补偿个体的一个周期内连续超声脉冲中的正负最大补偿值进行配对检验, 由 Kolmogorov-Smirnov test 检验正负最大补偿值是否符合正态分布, 符合正态分布的参数利用  $t$  检验对正负最大补偿值的差异显著性进行检验, 不符合的利用非参数检验中的威尔科克森检验(Wilcoxon Signed Ranks Test)进行比较。所有数据的分析和统计使用 SPSS 13.0 for windows 软件和 Excel 软件进行。

## 2 结果

### 2.1 大蹄蝠静息状态与多普勒频移状态下的声波特征比较

在静息状态下, 大蹄蝠的声波主要包含有 3 个谐波(图 2a), 第二谐波为主频, 主频为  $(69.54 \pm 0.42)$  kHz ( $n=944$ ), 且声强不高(主频声压级为 -30 dB)。

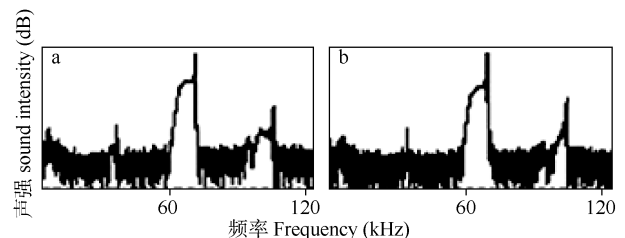


图 2 大蹄蝠静息状态(a)与多普勒频移状态(b)下的声波能量谱图

Fig. 2 Power spectrogram of *Hipposideros armiger* at resting condition (a) and DSC condition (b)

表 1 大蹄蝠静息状态与多普勒频移状态声波参数比较

Tab. 1 The comparative parameters of *Hipposideros armiger* calls at resting condition and the Doppler shift condition

编号 Serial number	静息状态参数 Resting condition parameter			多普勒补偿参数 Doppler shift compensation parameter			
	脉冲时程 Impulse duration (ms)	平均频率 Average frequency (kHz)	脉冲间隔 Impulse interval (ms)	脉冲时程 Impulse duration (ms)	最大正补偿值 Max positive compensation (kHz)	最大负补偿值 Max negative compensation (kHz)	脉冲间隔 Impulse interval (ms)
C0176	8.44±1.82 (n=176)	69.87±1.16 (n=176)	347.01±630.06 (n=176)	5.72±2.53 (n=125)	0.88±0.10 (n=19)	-0.28±0.11 (n=19)	65.57±50.60 (n=125)
C0205	10.25±0.53 (n=91)	68.32±0.08 (n=91)	177.94±90.47 (n=91)	7.81±1.84 (n=120)	1.04±0.19 (n=17)	-0.27±0.14 (n=17)	72.14±49.17 (n=120)
C0220	8.66±1.24 (n=144)	69.87±0.21 (n=144)	152.99±212.20 (n=144)	8.99±1.18 (n=119)	1.62±0.13 (n=9)	0.24±0.18 (n=9)	76.20±57.69 (n=119)
C0231	9.51±1.43 (n=129)	70.22±0.54 (n=129)	188.28±545.84 (n=129)	3.71±2.64 (n=156)	1.21±0.37 (n=14)	-0.30±0.16 (n=14)	98.76±79.11 (n=156)
C0241	9.40±1.07 (n=67)	69.70±0.29 (n=67)	235.37±577.02 (n=67)	6.36±2.71 (n=110)	1.00±0.31 (n=16)	0.17±0.01 (n=16)	66.38±43.34 (n=110)
C0361	9.61±1.72 (n=132)	70.63±0.19 (n=132)	159.83±113.49 (n=132)	6.10±2.34 (n=145)	1.91±0.19 (n=14)	0.46±0.15 (n=14)	36.13±23.43 (n=145)
C0373	9.12±1.28 (n=111)	68.66±0.53 (n=111)	249.17±240.96 (n=111)	7.39±1.98 (n=104)	1.21±0.17 (n=16)	-0.21±0.13 (n=16)	85.68±110.8 (n=104)
C0381	10.39±1.50 (n=94)	69.08±0.33 (n=94)	490.39±869.77 (n=94)	8.32±1.54 (n=114)	1.45±0.29 (n=10)	-0.21±0.20 (n=10)	80.06±62.07 (n=114)
总计 Total	9.42±1.32 (n=944)	69.54±0.42 (n=944)	250.12±409.98 (n=944)	6.80±2.10 (n=993)	1.29±0.35 (n=115)	-0.25±0.17 (n=79)	72.62±69.53 (n=993)

数据用平均值±标准差表示,  $n$  为声波脉冲数。负补偿值总计中仅统计了所有个体中出现有效多普勒负补偿的录音序列。

The data are displayed in the form of Mean  $\pm$  SD,  $n$  is the number of the echolocation pulses. In the total results of the Max negative compensation, only the pulses which showed the valid negative compensation are analyzed.

脉冲时程和脉冲间隔分别为(9.42  $\pm$  1.32) ms ( $n=944$ ) 和(250.12  $\pm$  409.98) ms ( $n=944$ ) (表 1, 图 3a)。大蹄蝠多普勒频移状态下, 其声波也包含有 3 个谐波(图 2 b), 脉冲时程和脉冲间隔分别为(6.80  $\pm$  2.10) ms ( $n=993$ )和(73.9  $\pm$  54.5) ms ( $n=993$ ) (表 1, 图 3b), 从单摆开始摆动到声波频率开始降低的时间为(0.16  $\pm$  0.12) s ( $n=66$ )。大蹄蝠多普勒状态下的脉冲时程降低明显: 8 个实验个体的脉冲时程显著降低 (Wilcoxon Signed Ranks Test,  $Z=-2.380$ ,  $P=0.017$ )。

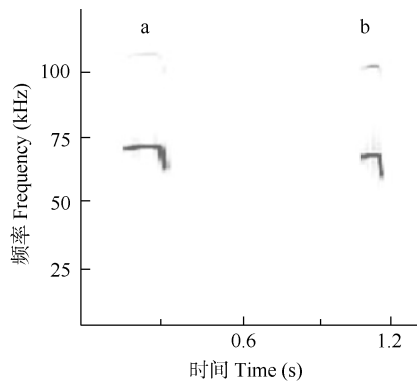


图 3 大蹄蝠静息状态(a)与多普勒频移状态(b)下的声谱图  
Fig. 3 Call spectrograms of *Hipposideros armiger* at resting condition (a) and DSC condition (b)

## 2.2 模拟飞行状态下的多普勒频移补偿分析

在单摆多普勒补偿实验中, 其典型频率-时间曲线类似于平移了 1/2 周期的正弦曲线(图 4a)。前面的波谷部分波形对应单摆开始向墙壁摆动直到达到最大摆幅处于相对静止为止的半个单摆周期内的运动, 在这半个周期内蝙蝠向墙壁运动, 因此回声频率升高, 蝙蝠通过多普勒正补偿主动降低发声频率使其接受的回声频率保持在静息频率附近。而后面的波峰部分的波形则对应单摆从相对静止位置向平衡位置摆动直到到达初始位置的后半周期运动。由于在后半个周期内蝙蝠都在远离墙壁, 因此回声频率降低, 蝙蝠通过多普勒负补偿效应主动升高回声频率使其接收的回声频率保持在静息频率附近。通过对大蹄蝠多普勒补偿效应的频率-时间曲线进行分析我们发现其有以下两个特点:

(1) 多普勒负补偿值较正补偿值要小的多。以静息频率作为基准参照, 除去 3 只(C0220、C0361 和 C0241)未有稳定多普勒负补偿效应的个体外, 其余个体的数据结果都显示: 负补偿值与正补偿值之间存在显著性差异( $T$ -test,  $t=8.332$ ,  $P<0.001$ ), 前者平均值不足后者的五分之一。在 8 只实验蝙蝠中,

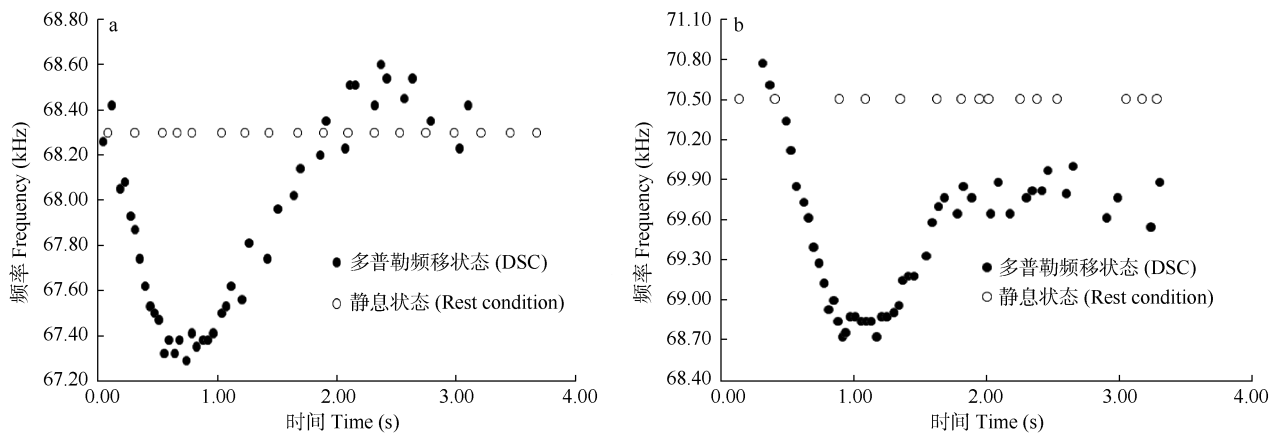


图4 编号为 C0205 (a)和 C0361 (b)的大蹄蝠多普勒补偿的一个典型录音序列频率-时间曲线图  
Fig. 4 The Frequency-Time plot of a typical recording sequence for the Doppler shift compensation from individual C0205 (a), C0361 (b) of *Hipposideros armiger*

多普勒频移正补偿值最小的个体(C0176)为 0.9 kHz ( $0.88 \pm 0.10$ ) kHz 左右, 而正补偿值最大的个体(C0361)则达到 2.0 kHz ( $1.91 \pm 0.19$ ) kHz, 所有个体的平均正向最大补偿值在 ( $1.29 \pm 0.35$ ) kHz ( $n=115$ ) (表 1)。

在多普勒负补偿效中, 8 只蝙蝠中频率升高的平均值都没有超过 0.3 kHz, 而最大值也没有超过 0.5 kHz (表 1), 说明大蹄蝠的发声频率可能已经达到了上限。如表 1 所示, C0205 的静息频率为 68.3 kHz, 而该个体的正向最低频率在 67.2 kHz 左右, 正向最大补偿接近 1.1 kHz, 而负向最大频率只有 68.6 kHz, 负向最大补偿值仅为 0.3 kHz。

(2) 有些个体未出现稳定的负补偿效应。我们称之为低响应率现象 (响应率=某个体出现多普勒负补偿的录音次数/总录音次数)。

图 4 (b) 显示的是低响应率个体 C0361 的一次录音的频率-时间曲线, 其静息频率 70.5 kHz, 正向摆动最低频率 68.7 kHz, 正向最大补偿值 1.8 kHz, 而反向摆动过程中, 其频率最高不超过 69.9 kHz, 低于静息频率 0.6 kHz, 负向最大补偿值, 因此变成了正值。本研究中, 3 只低响应率个体 C0220、C0241 和 C0361 响应率分别为 22.2%、25.0%和 14.3%, 而其余 5 只个体 C0176、C0205、C0231、C0373 和 C0381 的响应率分别为 94.6%、100%、92.9%、93.7% 和 80%。

### 3 讨论

本研究中, 我们对大蹄蝠静息状态与多普勒频移状态下的声波特征进行了较为详细的比较。静息

状态下, 大蹄蝠的脉冲时程和脉冲间隔较长, 其原因可能有两个: 一是其静止时对周围环境的声学成像精细度要求不高; 二是出于节约能量的目的 (Barclay, 1991)。多普勒频移状态下, 大蹄蝠的脉冲时程和脉冲间隔显著缩短, 这都是蝙蝠在捕食状态下的典型特征, 使蝙蝠能在单位时间内发出更多的脉冲, 从而获得更高精确度的声学成像。另外, 由于具有多普勒补偿效应的蝙蝠发出的超声波频率与接收的回声信号频率不同。因此, 它们不需要像其他回声定位蝙蝠一样在发出超声时短时失聪以在时间上区分自己发出的声波信号和回声信号, 从而增强了其回声定位能力 (Jones, 2005)。

#### 3.1 大蹄蝠多普勒补偿特征与其他 CF 蝙蝠的特征比较

大蹄蝠的多普勒补偿调控还具有敏感度高的特点: 平滑的频率曲线显示大蹄蝠的频率调控具有很高的连续性和精确性, 从单摆摆动到蝙蝠发声频率降低的时间小于 0.2 s, 而 Keating et al (1994) 在研究怪脸蝠 (*Pteronotus parnellii*) 的多普勒补偿时发现其达到稳定多普勒补偿的时间在 0.5 s 左右。Habersetzer et al (1984) 对蹄蝠科的另外两个种施氏蹄蝠 (*H. speoris*) 和双色蹄蝠 (*H. bicolor*) 的多普勒补偿特征的研究发现, 施氏蹄蝠的正向补偿值达到 3.5 kHz, 而双色蹄蝠的最大补偿值达到 4.0 kHz, 而本研究中大蹄蝠的多普勒正补偿的范围从 0.9~2.0 kHz, 施氏蹄蝠的主频为 135.0 kHz, 双色蹄蝠得主频为 154.5 kHz, 而大蹄蝠的主频仅为 70 kHz, 这一结果显示了 3 种蹄蝠科蝙蝠之间主频高低与多普勒补偿值大小之间存在一定的相关性: 主频越高

的蝙蝠种类其正补偿值范围越大,这一现象有可能是发声频率更高的蝙蝠听觉凹的范围更大,所以频率下降的范围更宽。我们发现,大蹄蝠最大补偿值波动范围较大,同时, Habersetzer et al (1984)在双色蹄蝠和施氏蹄蝠的研究中也发现蝙蝠放到单摆装置后发声频率升高,其原因可能是实验时由于高度引起的紧张感使得蝙蝠多普勒录音时的最低点频率值( $F_M$ )发生了变化,而蝙蝠个体之间主频等因素的差异也是造成正补偿值波动范围较大的原因。

Schuller (1980)发现,在-4.0 kHz到5.0 kHz的范围,1.0 kHz的梯度内,未发现两种蹄蝠(双色蹄蝠和施氏蹄蝠)有明显的负补偿现象,有可能是CF蝙蝠负补偿范围狭小,1.0 kHz的梯度范围超过了其补偿范围导致。而本次研究也显示大蹄蝠的负向最大补偿值未超过0.5 kHz。根据 Metzner et al (2002)对马铁菊头蝠的研究,当马铁菊头蝠收到了一1.5 kHz的回声信号时其频率升高值也未超过0.6 kHz,这显示CF蝙蝠的多普勒负补偿效应与正补偿效应虽然具有类似的反馈机制,但其调控的范围则要小得多。

目前仅有马铁菊头蝠有多普勒负补偿效应研究报道,尽管 Gaioni et al (1990)也曾利用单摆装置研究帕氏髯蝠(*Pteronotus parnellii*)的多普勒补偿机制,但是最后却认为其在回摆过程中未出现多普勒补偿现象,这可能是由于CF蝙蝠较低的负补偿响应率造成的结果。本实验也发现部分大蹄蝠在回摆过程中完全“放弃”了多普勒负补偿。大蹄蝠负补偿效应的低响应率从辅助回声定位的功能角度难以解释,这种低响应率的现象有可能是由蝙蝠的个体状态的原因所造成,如饥饿、健康等因素。据此我们推测,对于蝙蝠来说,负补偿状态下提高发声频率无疑会加剧其负担。因此,虚弱的蝙蝠个体可能会选择放弃负补偿以减少能量消耗。这也从另一方面证明多普勒负补偿很可能仅仅是一种对大蹄蝠常规导航系统的补充,而非必需的组成部分。

### 3.2 CF蝙蝠多普勒负补偿现象的生态学意义假说

本实验也是首次在蹄蝠科蝙蝠中发现通过回声反馈的自发调节的多普勒负补偿效应的存在。菊头蝠科和蹄蝠科是CF蝙蝠的主要类群,在这两个科中都发现多普勒负补偿现象,说明负补偿机制可能与多普勒正补偿效应一样,是一种在CF蝙蝠进化初期即已经存在的反馈机制。多普勒负补偿效应未被淘汰说明其依然有应用的情形:有专家指出,这些罕见的情形包括CF蝙蝠归巢时降落于岩壁的

减速过程中可能有赖于负补偿提供的精确导航以实现“安全着陆”;以及蝙蝠高速飞行追踪的过程中的突然变向的“翻筋斗”动作中需要负补偿效应以保持对猎物的追踪(Schnitzler, 1973; Metzner et al, 2002),但这些假说还有待进一步证实。对于大蹄蝠的狭窄的负补偿值范围以及低响应率的现象,我们做出了两点假说:(1)从生态和进化的角度来说,当蝙蝠处于捕食状态时,回声频率的降低意味着猎物远离捕食者,即猎物拥有更高的相对速度。由于大蹄蝠较大的体型以及高翼载比,因此决定了其飞行速度快但缺乏灵活性,这一特点决定了其不太可能像一些低翼载比的小型蝙蝠一样采用“拖网式”的捕食方式大量猎取小型昆虫,而必须依靠在高捕食成功率的前提下捕食那些能够提供更高能量的大型昆虫以维持其较高的能量代谢。因此,捕食效率对其生存的影响就十分重要。对拥有更快速度的猎物的捕食极有可能以失败告终,所以,当蝙蝠与猎物间的速度差距逐渐增大时,继续提高发声频率,以保持对猎物的追踪从生态学的角度来讲是一种能量的浪费。因此或许可以解释为何CF蝙蝠在进化过程中没有获得更宽的发声频率范围。当然,这一假说成立的前提是多普勒补偿效应被应用于捕食,但是也有研究认为昆虫反射的声波不足以引发多普勒补偿(Trappe & Schnitzler, 1982)。因为声强是触发多普勒补偿效应的重要因素之一(Smotherman & Metzner, 2003),这些推测也都有待进一步的研究证明。(2)无论对蝙蝠的多普勒负补偿效应是否存在选择压力,声波频率的上限无疑是由生理结构所决定的。由于蝙蝠的两块杓状软骨在上端是愈合在一起的,使其可以发出高频声波,但同时也使得其喉部结构十分僵硬,造成蝙蝠难以提高发声频率(Neuweiler, 2000)。

### 3.3 CF蝙蝠多普勒负补偿效应的几个问题

CF蝙蝠的多普勒负补偿效应还存在几个悬而未决的问题有待进一步的研究。首先,要确定多大尺寸的物体能够引起CF蝙蝠的多普勒补偿效应。本实验中利用墙壁作为背景目标,而小尺寸的物体能否得到同样的结果,还有待证实。倘若几厘米级别的物体也可以引发CF蝙蝠的多普勒效应的话,那么多普勒补偿效应就极有可能被CF蝙蝠应用于捕食活动中,因为大蹄蝠捕食的一些大型飞蛾和甲虫体型就接近这一范围(Wang et al, 2007)。其次,调控CF蝙蝠多普勒补偿效应的神经机制有待更深入

的研究。由于正负补偿对应频率的升降两个方向的变化, 因而控制多普勒补偿的听觉-发声回路就不会是一种简单的兴奋或抑制机制, CF 蝙蝠可能存在两大类抑制和兴奋型神经元通过拮抗性作用调节多普勒补偿应, 这些有待于进一步的生理方面的证据支持(Metzner, 1989; Metzner et al, 2002)。最后,

多普勒负补偿效应究竟在 CF 蝙蝠的自然生活中起到什么样的作用, 以及拥有多大的重要性, 这些还需要更进一步的研究。

**致谢:** 本实验结果分析过程中得到马杰、何灵江等的帮助, 在此一并致谢。

### 参考文献:

- Barclay RMR. 1991. Population structure of temperate zone insectivorous bats in relation to foraging behavior and energy demand [J]. *J Anim Ecol*, **60**: 165-178.
- Fu ZY, Tang J, Philip JH, Chen QC. 2009. Spectrum characteristics of echolocation call and frequency tuning of inferior collicular neurons in *Hipposideros armiger* [J]. *Chn J Zool*, **44**: 128 - 132. [付子英, 唐佳, Philip JEN Hung-Sun, 陈其才. 2009. 大蹄蝠回声定位信号特征与下丘神经元频率调谐. *动物学杂志*, **44**: 128-132.]
- Gaioni SJ, Riquimaroux H, Suga N. 1990. Biosonar behavior of mustached bats swung on a pendulum prior to cortical ablation [J]. *J Neurophysiol*, **64**: 1801-1817.
- Habersetzer J, Schuller G, Neuweiler G. 1984. Foraging behavior and Doppler shift compensation in echolocating hipposiderid bats, *Hipposideros bicolor* and *Hipposideros speoris* [J]. *J Comp Physiol A*, **155**: 559-567.
- Hiryu, SK, Lin K, Riquimaroux LK, Watanabe HY. 2005. Doppler-shift compensation in the Taiwanese leaf-nosed bat (*Hipposideros terasensis*) recorded with a telemetry microphone system during flight [J]. *J Acoust Soc Am*, **118**: 3927.
- Jones G, Teeling EC. 2006. The evolution of echolocation in bats [J]. *Trends Ecol Evol*, **21**: 149-156.
- Jones G. 2005. Echolocation [J]. *Curr Biol*, **15**: 484-488.
- Keating AW, Henson OW, Henson MM, Lancaster WC, Xie DH. 1994. Doppler-shift compensation by the mustached bat: quantitative data [J]. *J Exp Biol*, **188**: 115-129.
- Ma J, Shen JX, Zhao HH, Zhang SY. 2002. Echolocation and acoustic communication in bats [J]. *Chn J Zool*, **37**: 79-82. [马杰, 沈钧贤, 赵辉华, 张树义. 2002. 回声定位蝙蝠及其声通讯. *动物学杂志*, **37**: 79-82.]
- Metzner W. 1989. A possible neuronal basis for Doppler-shift compensation in echo-locating horseshoe bats [J]. *Nature*, **341**: 529-532.
- Metzner W, Zhang S, Smotherman M. 2002. Doppler-shift compensation behavior in horseshoe bats revisited: auditory feedback controls both a decrease and an increase in call frequency [J]. *J Exp Biol*, **205**: 1607-1616.
- Neuweiler G. 2000. *The Biology of Bats* [M]. New York: Oxford University Press.
- Schnitzler HU. 1973. Control of Doppler shift compensation in the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* [J]. *J Comp Physiol A*, **82**: 79-92.
- Schuller G. 1980. Hearing characteristics and Doppler shift compensation in South Indian CF-FM bats [J]. *J Comp Physiol A*, **139**: 349-356.
- Schuller G. 1986. Influence of echolocation pulse rate on Doppler shift compensation control system in the greater horseshoe bat [J]. *J Comp Physiol A*, **158**: 239-246.
- Simmons JA. 1971. Echolocation in bats: signal processing of echoes for target range [J]. *Science*, **171**: 925-928.
- Smotherman M, Metzner W. 2003. Effects of echo intensity on Doppler-shift compensation behavior in horseshoe bats [J]. *J Neurophysiol*, **89**: 814-821.
- Suga N, Niwa H, Taniguchi I, Margoliash D. 1987. The personalized auditory cortex of the mustached bat: adaptation for echolocation [J]. *J Neurophysiol*, **58**: 643-654.
- Trappe M, Schnitzler HU. 1982. Doppler-shift compensation in insect-catching horseshoe bats [J]. *Naturwissenschaften*, **69**: 193-194.
- Wang JZ, Zhang JS, Zhou J, Zhang SY. 2005. The relationships between eco-morphology and prey selection of five species of insectivorous bats [J]. *J Beijing Agricull Coll*, **20** (1): 6-9. [王进忠, 张劲硕, 周江, 张树义. 2005. 5 种食虫蝙蝠的生态形态特征与猎物选择的相关性. *北京农学院学报*, **20**(1): 6-9.]
- Zhang RZ. 1997. *Distribution of Mammalian Species in China* [M]. Beijing: China Forestry Publishing House. [张荣祖. 1997. *中国哺乳动物分布*. 北京: 中国林业出版社.]
- Zhang SY, Zhao HH, Feng J, Sheng LX, Wang H, Wang LX. 2000. The relationship between the echolocation frequency and the body size of two kinds of *Hipposideros* [J]. *Chn Sci Bull*, **45**: 740-743. [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.]