

* 学术论文 *

普通伏翼蝠(*Pipistrellus abramus*)回声定位
及母婴交流行为研究*

冯江 刘颖 陈敏 李振新 张喜臣

东北师范大学环境科学系, 长春 130024

周江

贵州师范大学, 贵阳 550000

摘要 研究了普通伏翼蝠成蝠回声定位声波特征及捕食策略, 并研究了其幼蝠的声波特征. 结果表明: 普通伏翼蝠成蝠回声定位声波为声脉冲时间长度中等的FM型, 一次完整的声波包括1~2个谐波, 在不十分复杂的环境中掠食中等大小的静止昆虫; 幼蝠发出频率较低、声脉冲时间较长、结构不固定的不连续叫声. 利用SPSS11.0软件对成蝠与幼蝠声波进行了统计学分析, 发现成蝠与幼蝠叫声存在较大差异, 幼蝠的不连续叫声亦存在较大的个体间差异, 且主要存在于异母所产的幼蝠个体间. 讨论了成幼声波差异产生的个体发生学原因, 幼蝠个体间声波差异产生的原因及其在普通伏翼蝠母婴交流行为中的主要作用. 为深入研究蝙蝠幼蝠声波与母婴交流行为奠定基础.

关键词 普通伏翼蝠 回声定位声波 个体间差异 母婴交流

小蝙蝠亚目能够在夜间通过回声定位对食物进行不同程度的探测、分析和定位, 其回声定位声波结构具有很大的科间和属间差异^[1,2]. 对生境相似的蝙蝠进行的野外研究发现, 蝙蝠的声波类型与其捕食生境、捕食策略和食物类型密切相关^[3]. 每种蝙蝠的形态特征和回声定位声波均与其生态特征相适应, 因此对蝙蝠生态特征和回声定位声波特征进行研究对于了解两者间的关系和明确为何每种蝙蝠都具有其特有的生态位是十分重要的.

国际上对许多种类蝙蝠幼蝠的发声也进行了研究, 如蝙蝠科的大耳蝠(*Plecotus auritus*)^[1]、灰蓬毛蝠(*Lasiurus cinereus*)^[2]、伏翼蝠(*Pipistrellus pipistrellus*)^[3]、莹鼠耳蝠(*Myotis lucifugus*)^[4], 兔唇蝠科的南兔唇蝠(*Noctilio albiventris*)^[5], 叶口蝠科的苍白矛吻蝠(*Phyllostomus discolor*)^[6], 菊头蝠科的马铁菊头蝠(*Rhinolophus ferrumequinum*)^[7]以

及蹄蝠科的施氏蹄蝠(*Hipposideros speoris*)^[8]等. 研究发现出生后短时期内, 幼蝠多发出频率较低、声脉冲时间较长和多谐波的不连续叫声(isolation calls). Schnitzler等^[9]通过基因标志法研究发现, 母蝠只哺乳自己的幼蝠或有亲缘关系的幼蝠. 因此, 在大量群居的蝙蝠群体中, 母婴间的识别成为选择性哺乳的关键, 幼蝠发出的不连续叫声, 主要用于母婴间的相互识别与交流.

普通伏翼蝠(*Pipistrellus abramus*)又名家蝠、东亚家蝠或日本伏翼蝠, 隶属于小蝙蝠亚目蝙蝠科伏翼属, 在我国分布广泛, 华北、东北、华东和华南各地区均有分布. 普通伏翼蝠一般在11月至次年3月冬眠, 出眠后在6~7月间产仔, 每胎2~3仔^[10]. 本次实验中的普通伏翼蝠母蝠捕自贵州省镇宁县城关镇田关村, 捕获时间为2002年6月5日, 这一时期为普通伏翼蝠的繁殖季节, 在捕获样本的山洞中有大量

2003-05-26 收稿, 2003-07-14 收修改稿

* 国家自然科学基金资助项目(批准号: 30070108)

E-mail: fengj@nenu.edu.cn

普通伏翼蝠成蝠和幼蝠群居。目前国内尚未见到关于幼蝠声波特征以及母婴交流行为的报道。我们对蝙蝠幼蝠声波和母婴交流行为进行了研究和探讨,为今后进一步深入研究幼蝠声波奠定了一定的基础。

1 材料与方法

1.1 样本采集

于贵州省镇宁县田关村的山洞内(工作时间为2002年5~7月,约3个月时间)捕捉到怀孕的普通伏翼蝠母蝠4只,并几乎同时在布袋中产仔,其中1只母蝠1胎3仔,另1只1胎2仔,其他2只各产1仔,给每一对母子做上记号。样本采集时间为下午8:00左右(蝙蝠通常的活动时间),蝙蝠的鉴别和定名主要依照《翼手目检索表》¹⁾和《贵州兽类志》^[10]。

1.2 声波录制

将同母所生的幼蝠及其母蝠分别置于录音室内,将成蝠放飞,使其熟悉室内环境,约下午10:00时对母蝠进行录音,同时在母蝠飞向幼蝠时,对幼蝠进行录音,距离约1 m。采用超声波监听仪(D980, ULTRASOUND DETECTOR, Pettersson Elektronik AB, 瑞典)接收超声波(采样频率为22222 kHz),通过线路传输到超声波处理仪(PUSP, Ultra Sound Advice, UK)。超声波的频率转换为原频率的1/10后,录到数字式录音机上(SONY, TCD-D8, 频响范围:30~20000 Hz)。

1.3 声波分析

录入的超声波采用专门的声波分析软件 Bat-sound 3.10(Pettersson Elektronik AB, 瑞典)进行分析,分析内容包括超声波的声谱图(频率-时间图)、时域波形图(声强-时间图)及能量谱图(声强-频率图)。能量谱图的分析点数为1024,声谱图(哈明窗分析)分析精度为256波段,分析衰减为60 dB。幼蝠声波参数选择声脉冲时间、声脉冲间隔(一个脉冲结束至下一个脉冲开始之间的时间)、第1谐波最低频率、第1谐波最高频率、第2谐波最低频率、第2谐波最高频率、终止频率和主频率,分析的数据以平均值±标准差表示。

1.4 统计分析

利用 SPSS 11.0 统计分析软件中的单变量分析

方法(univariate)和方差分量估计法(variance component estimation)对同母所生和异母所生幼蝠声波间的个体差异进行统计分析。

2 结果

2.1 普通伏翼蝠成蝠回声定位声波特征

飞行状态下,普通伏翼蝠回声定位声波的声谱图为声脉冲时间长度中等的 FM 型,一次完整的声波脉冲包括1~2个谐波,第1谐波较强,第2谐波较弱,第2谐波在所有声波样本中的出现频率为28.57%。声波主频率为 (58.14 ± 3.80) kHz(见图2),第1谐波从 (78 ± 5.72) kHz下调至 (45.86 ± 1.57) kHz,第2谐波从 (100 ± 2.83) kHz下调至 (92 ± 2.83) kHz。一次完整声波的声脉冲时间为 (3.5 ± 0.38) ms,两次声波间的声脉冲间隔为 (46.83 ± 17.49) ms(见图1)。能率环为7.0%。

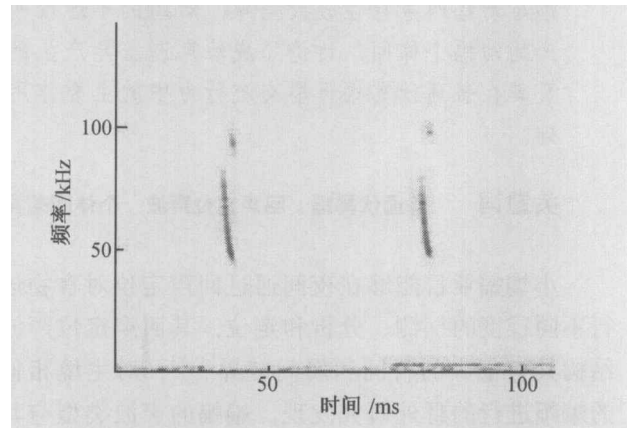


图1 普通伏翼蝠回声定位声波声谱图

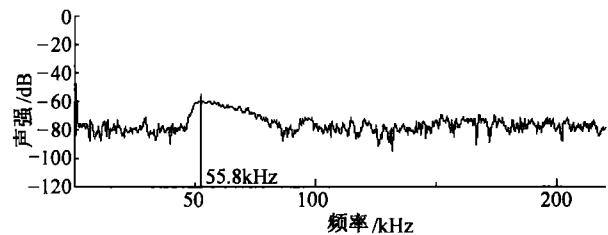


图2 普通伏翼蝠回声定位声波能量谱图

2.2 普通伏翼蝠幼蝠不连续叫声的声波特征

实验过程中,幼蝠只有与母蝠分开时才发出叫声,叫声均包括可听声和超声波两个部分。共录制了70个声波(每只幼蝠录制10声),测量其参数。图3中列出了7只幼蝠叫声的声谱图和时域波形图。

1) 汪松著. 翼手目检索表. 中国科学院动物研究所内部资料, 1995

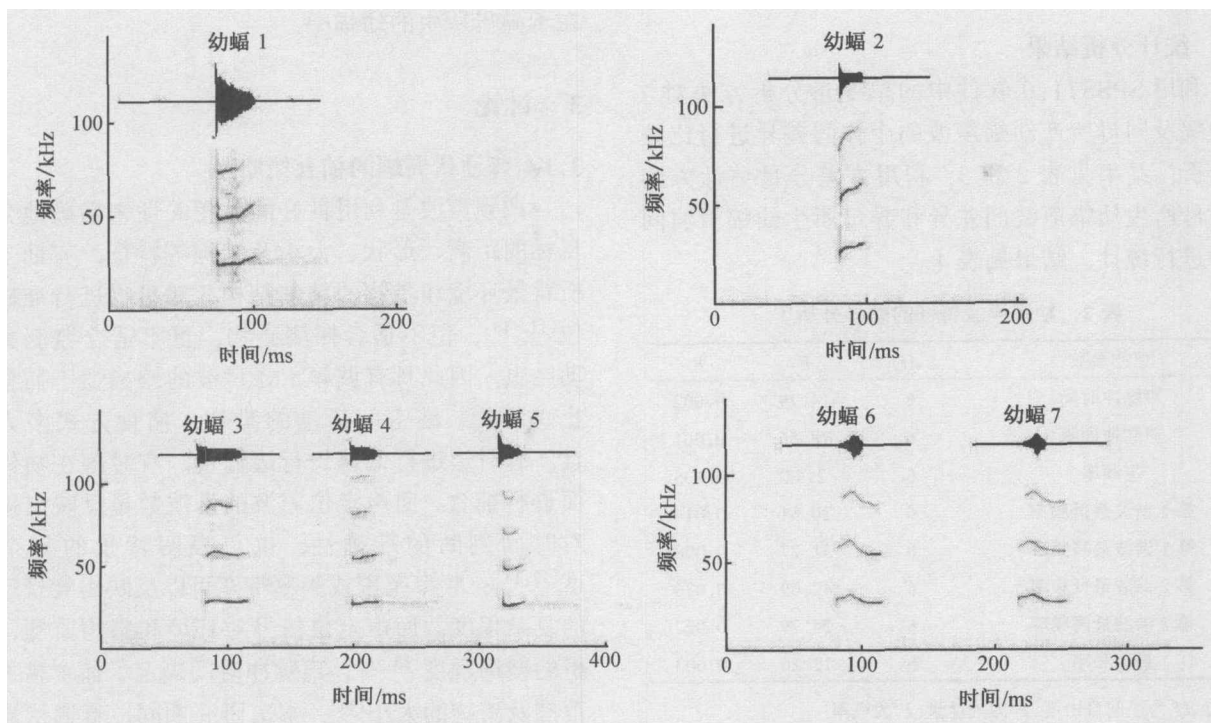


图3 普通伏翼蝠幼蝠不连续叫声的声谱图

幼蝠1和幼蝠2分别由2只母蝠所产；幼蝠3~5为同一母蝠所产；幼蝠6和幼蝠7为同一母蝠所产

图3中可看出，大多数幼蝠叫声的能量主要集中在第1谐波和第2谐波。同一母蝠所生的幼蝠间声波结构变化不十分明显，而异母所生的幼蝠声波间的波形、声脉冲时间、FM组分等叫声结构均有显著的变化。幼蝠1的超声波包括CF组分和上调的FM组分，声脉冲较短；幼蝠2的声波为不连续的FM声波，声脉冲较短；而幼蝠3、幼蝠4和幼蝠5的声波基本为纯CF组分；幼蝠6与幼蝠7的

声波开始于上周的FM组分，且波形呈波状，与其他几只幼蝠的声波差别很大。

选取幼蝠声波的声脉冲时间、声脉冲间隔、第1谐波起始和终止频率、第2谐波起始和终止频率及主频率为主要分析参数(见表1)，对不同幼蝠声波的特征进行比较研究。由于7只幼蝠样本声波的主要能量均集中于第1谐波或第2谐波，因此只选择这2个谐波的频率范围作为主要分析参数。

表1 幼蝠声波参数

幼蝠编号 ^{a)}	主频率/kHz	声脉冲长度/ms	声脉冲间隔/ms	第1谐波频率范围		第2谐波频率范围		最高频率	谐波数
				kHz		kHz			
1	26.1±1.54	25.1±2.67	241.5±2.98	24.3±0.95~28.5±0.58	50.0±1.83~55.75±0.96	130.25±7.18	3		
2	24.2±2.35	13.7±2.30	317.5±2.21	22.6±2.30~27.6±2.51	46.8±4.55~54.4±5.50	93.5±3.54	3		
3	25.3±2.37	9.2±0.35	497.0±3.33	19.5±3.20~23.25±2.60	44.8±0.97~49.8±0.44	90.8±3.55	4		
4	24.3±1.26	9.2±1.33	500.6±4.45	22.4±2.26~25.6±2.10	46.1±4.74~49.2±4.44	92.8±1.27	4		
5	25.2±0.66	9.4±0.23	489.5±1.19	21.2±1.23~26.0±1.65	46.3±2.63~48.3±0.36	90.5±2.44	4		
6	27.8±1.28	35.0±2.13	306.0±1.99	28.0±1.23~32.0±0.95	59.0±2.20~64.0±2.56	85.3±3.24	3		
7	27.5±2.20	36.5±1.54	310.0±3.45	27.5±2.63~33.2±2.66	60.2±0.56~66.0±3.40	85.4±1.25	3		

a) 幼蝠1和幼蝠2分别由不同的母蝠所产，幼蝠3~5为同一母蝠所产，幼蝠6和幼蝠7为同一母蝠所产

从表1中可看出，同一母蝠所生的幼蝠声波参数变化不十分明显，而异母所生的幼蝠间声波的声脉冲时间、声脉冲间隔及谐波频率范围等参数变化都比较显著。在所有录制的声波中，声波第1谐波

频率范围在19~31kHz之间，第2谐波频率范围在39~57kHz之间，声脉冲时间的变化范围在7.5~33.7ms之间，声脉冲间隔长度的变化范围在143~765ms之间。

2.3 统计分析结果

利用 SPSS 11.0 软件中的单变量分析方法对 7 只幼蝠及同母所产幼蝠声波的个体间差异进行比较和分析, 结果见表 2 和 3. 利用方差分量估计方法对同母所生幼蝠声波间差异和异母所生幼蝠声波间差异进行统计, 结果见表 4.

表 2 幼蝠声波特征的差异分析^{a)}

声波参数	df	F	P
声脉冲时间	6	14.79	0.002
声脉冲间隔	6	28.56	0.001
主频率	6	2.42	0.135
第 1 谐波最低频率	6	20.61	0.014
第 1 谐波最高频率	6	31.27	0.008
第 2 谐波最低频率	6	42.69	0.026
第 2 谐波最高频率	6	24.79	0.027
最高频率	6	12.26	0.003

a) df 为组间自由度, F 为统计量, P 为概率

表 3 同母所生幼蝠声波特征的差异分析

声波参数	幼蝠 3~5			幼蝠 6 与幼蝠 7		
	df	F	P	df	F	P
声脉冲时间	2	0.523	0.346	1	2.294	0.110
声脉冲间隔	2	1.727	0.149	1	3.465	0.038
主频率	2	2.897	0.482	1	2.601	0.083
第 1 谐波最低频率	2	0.042	0.838	1	0.827	0.443
第 1 谐波最高频率	2	1.310	0.260	1	0.486	0.647
第 2 谐波最低频率	2	1.096	0.302	1	4.311	0.019
第 2 谐波最高频率	2	3.133	0.051	1	1.532	0.159
最高频率	2	5.962	0.020	1	0.986	0.995

表 4 异母所生的幼蝠间和同母所生幼蝠间声波差异统计

	声脉冲时间	声脉冲间隔	主频率	第 1 谐波		第 2 谐波		终止频率
				最低频率	最高频率	最低频率	最高频率	
异母所生								
幼蝠声波间差异	17.27	308.26	1.62	14.96	14.75	30.07	12.04	56.19
同母所生								
幼蝠声波间差异	2.03	65.48	1.55	5.00	11.14	13.58	7.05	8.03

表 2 中除声波的主频率外, 其余参数变量中 $F > 1, P < 0.05$, 单变量分析具有统计学意义, 即普通伏翼蝠幼蝠声波存在着较显著的个体间差异. 由表 3 可见, 同母所产幼蝠声波间几乎都没有统计学差异 ($F < 1, P > 0.05$). 从表 4 中也可看出, 异母所生的幼蝠声波的个体间差异远远大于同母所产的幼蝠, 普通伏翼蝠幼蝠声波间的个体差异主要存

在于异母所生的幼蝠中.

3 讨论

3.1 普通伏翼蝠的捕食策略

调频声波是利用良好的自相关性来精确地分辨目标的距离、形状、大小及结构等特征, 有助于分析背景环境和猎物的精细结构, 对猎物进行准确定位^[11~13], 但不适合探测猎物, 更不适合监测翼拍昆虫, 因此具有调频 FM 声波的蝙蝠适于捕食静止或只在二维空间活动的猎物, 捕食方式多为掠食, 有时边进行低速飞行边捕食, 有时落在物体表面进行捕食. 回声定位声波的谐波数量反映出蝙蝠对时间判断的准确性, 也可表明背景的复杂程度^[12,14]; 频率范围或频率带宽可以反映出背景环境的复杂程度及回声定位信号对环境和猎物监测、分析的精细程度^[15,16]; 声脉冲时间决定了捕食猎物的范围及猎物的大小^[17]. 本次研究期间, 普通伏翼蝠在下午 8:10 左右飞出洞, 经过大片玉米地后到达田关村内的一个鱼塘 (26°03'11.4"N, 105°41'42.3"E), 在鱼塘上空及鱼塘附近的玉米地上空不断盘旋, 并不时掠过水面或玉米地. 根据野外观察和成蝠回声定位声波特征推测, 普通伏翼蝠可能在疏林、水面上空、矮灌丛等不十分复杂的环境中捕食, 捕食方式为掠食, 捕食对象为中等大小的静止昆虫.

3.2 普通伏翼蝠回声定位声波的个体发生学

由结果中可看出, 普通伏翼蝠成蝠与幼蝠的声波存在很大的差异. 幼蝠声波频率比成蝠低, 声脉冲时间比成蝠长, 谐波数比成蝠的多且声波结构不稳定. 发出超声波是回声定位蝙蝠生存的基本要素, 刚出生的幼蝠发出的声波是成蝠超声波行为的雏形, 成蝠能否成功进行回声定位还依赖于其进一步学习和经验积累^[9]. 回声定位个体发声学研究表明, 哺乳动物发声与回声的协调处理在超声波行为的个体发生学中起重要作用^[18].

回声定位的个体发育需要与飞行运动相协调, 使蝙蝠在飞行过程中成功发出回声定位声波. Gould^[19]对莹鼠耳蝠 (*Myotis lucifugus*) 进行研究时发现, 当把莹鼠耳蝠幼蝠从 2 m 高处扔下时, 小于 12 d 的幼蝠会掉在地板上, 而较大的幼蝠则能够在落地之前起飞. Gould^[19] 对这些幼蝠的声波进行分析后发现, 小于 2 周的幼蝠发出声脉冲时间和声

脉冲间隔长度变化不一致的声波；而稍大一些的幼蝠发出声脉冲时间和声脉冲间隔不断缩短的声波。本次实验中的普通伏翼蝠幼蝠均为出生4d左右，不会飞行，只会爬行，只能依靠母蝠哺乳。因此，其发出声脉冲时间较长，声脉冲间隔较短的不连续叫声，其主要作用是使母蝠对其进行识别和母婴之间进行交流。成蝠需要飞行并成功捕捉猎物，因此其声波的声脉冲时间和声脉冲间隔变短，声波频率变高，以适应在较复杂的环境中躲避障碍物并探测到猎物。

在蝙蝠科蝙蝠中，发声频率和声脉冲时间由喉部周围软骨肌肉的伸缩来控制。这些肌肉收缩能够使喉部薄膜的张力变大，在肌肉放松过程中发声。喉部薄膜振动的频率取决于软骨肌肉收缩的程度。肌肉逐渐放松产生下调的FM调频带，肌肉放松的速率决定FM频率下调的速率^[20]。呼吸器官的成熟及其与发声器官肌肉组织的互相协调，以及控制发声的中枢神经的发育均在蝙蝠回声定位声波的个体发育过程中起重要的作用，但其作用的大小还未深入研究^[21]。普通伏翼蝠幼蝠在发育过程中喉、肌肉和神经不断生长变化，使其发出的FM声波的起始频率、频带宽、下调速率和声脉冲时间都不断发生变化，直至上述器官发育成熟，才形成图1中所示的普通伏翼蝠成蝠的回声定位声波。发声器官的发育使发出的声波不断变化，这与飞行肌肉组织的迅速发育是相对应的，从而使利用回声定位成功捕食所必须的将发声和飞行行为相结合成为可能。

回声定位的个体发育需要发声和听觉系统同时发育。Moss等^[4]研究了莹鼠耳蝠幼蝠的发声在发育过程中的变化，发现莹鼠耳蝠在14~17d大时形成较成熟的发声特征，即与成蝠利用回声引导发声的方式相同，声波的发出频率和下调速率趋于稳定。由于莹鼠耳蝠幼蝠有时会在出生后2周在栖息地内练习飞行，因此这些蝙蝠在其捕食昆虫之前就已经利用超声波了。本次研究中的幼蝠仅存活了4~5d，因此无法判定其形成成熟发声特征的具体时间。

3.3 普通伏翼蝠的母婴交流

蝙蝠母婴间可以通过叫声和气味相互识别^[1-8,22]。出生不到2周的马铁菊头蝠发出可听声吸引母蝠以进行相互识别^[7]。出生不到1周的绯鼠耳蝠^[22]也能够在此时发出连续、微弱的叫声。本次实验中的普通伏翼蝠幼蝠不连续叫声通常具有重复性高，开始和终止时叫声尖锐，超声波

频率较高等特点。Mouhres^[23]发现，幼蝠发出的清晰、高频的叫声通常用于吸引同种个体。因此，普通伏翼蝠幼蝠的叫声有利于使母蝠在幼蝠群体中找到自己的幼蝠。通过差异统计分析发现，普通伏翼蝠幼蝠的不连续叫声存在着较大的个体间差异，且主要存在于异母所生的幼蝠之间，这进一步说明普通伏翼蝠幼蝠声波的个体差异主要用于母婴间的识别和交流。

许多研究^[20-24]发现，动物双亲对幼仔的识别受幼仔年龄的影响。幼蝠的声音信号随其生长发育而变化，小一些的幼蝠的声音信号主要用于使母蝠能够在幼蝠群体中分辨出自己的幼蝠，从而避免在这一种类中发生错误的哺乳行为。随着幼蝠的成长，母婴间的相互联系也会随之改变。在哺乳期后期，母蝠对其幼蝠变得十分冷淡，而幼蝠却更加主动地靠近母蝠。如伏翼蝠^[3]中，随着幼蝠的生长，母蝠不再频繁地对幼蝠进行哺乳，而变得很少接近幼蝠。大耳蝠^[1,18]中，母蝠的哺乳行为也随着幼蝠的生长而减少。这种情况下录制的声波显示了成年蝙蝠回声定位的调频特点，个体发生学趋势表明随着个体的成熟，声音频率会升高，声音重复率增加，声音持续时间变短。

在对普通伏翼蝠的实验中，必须在幼蝠出生后，与其他幼蝠群体混居之前使母蝠对其进行识别，这一时期称作第一哺乳期^[24]，这期间的幼蝠与母蝠叫声都十分频繁，这可能使母蝠有机会熟悉其幼蝠叫声的特征。其他可能的识别方式，如幼蝠的气味，也能在这一时期进行熟悉。因此，第一哺乳期使母蝠根据幼蝠的叫声、气味和其他相关线索，形成对其幼蝠的一个表型认识(phenotypic template)^[24]。表型认识相似的母蝠与幼蝠可能与它们的基因相似有关。如果是这样，母蝠应利用“表型匹配”(phenotype matching)的方法识别其幼仔。普通伏翼蝠幼蝠的叫声随生长而变化，其母蝠的表型认识也应随幼蝠的年龄而变化。

致谢 本次研究的野外工作得到贵州师范大学的黄文虎和中国科学院动物研究所张劲硕的大力支持；声波分析和数据处理工作得到东北师范大学环境科学系的伦小文、金龙如和王琪的热心帮助，在此表示感谢。

参 考 文 献

- 1 Defanis E, et al. Postnatal-growth, mother-infant interactions and

- development of vocalizations in the Vespertilionid bat *Plecotus auritus*. *Journal of Zoology*, 1995, 235: 85
- 2 Koehler C E, et al. Post-natal growth and breeding biology of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*). *Journal of Mammalogy*, 2000, 81(1): 234
 - 3 Jones G, et al. The development of vocalizations in *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera, Vespertilionidae) during postnatal -growth and the maintenance of individual vocal signatures. *Journal of Zoology*, 1991, 225: 71
 - 4 Moss C F, et al. Ontogeny of vocal signals in the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *Animal Behavior*, 1997, 54: 131
 - 5 Brown P E, et al. Echolocation, development and vocal communication in the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*. *Behav Ecol Sociobiol*, 1983, 13: 87
 - 6 Esser K H, et al. Mother-infant communication in the lesser spear-nosed bat, *Phyllostomus discolor* (Chiroptera, Phyllostomidae): Evidence for acoustic learning. *Ethology*, 1989, 82: 156
 - 7 Buchler E. Mother-infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*): Development of vocalization. *J Mammal*, 1980, 54: 998
 - 8 Habersetzer J, et al. Ontogeny of sounds in the echolocating bat *Hipposideros speoris*. *J Comp Physiol*, 1986, 158: 247
 - 9 Schnitzler H U, et al. *Animal Sonar Systems*. New York: Plenum Press, 1980. 109~181
 - 10 罗 荣, 等. 贵州兽类志. 贵阳: 贵州科技出版社, 1993. 126~128
 - 11 张树义, 等. 三种蝙蝠飞行状态下回声定位信号的比较. *动物学报*, 1999, 45: 385
 - 12 Miller L A, et al. The acoustic behavior of four species of Vespertilionid bats studied in the field. *J Comp Physiol A*, 1981, 142: 67
 - 13 Neuweiler G. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *TREE*, 1989, 4(6): 160
 - 14 Arlettaz R. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats (*Myotis myotis* and *Myotis blythi*). *Anim Behav*, 1996, 51: 1
 - 15 Johnes G, et al. Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's Bats *Myotis daubentoni* (Chiroptera: Vespertilionidae). *J Zool Lond*, 1988, 215: 13
 - 16 冯 江, 等. 南蝠 (*La io*) 回声定位叫声的分析. *动物学研究*, 2001, 22(3): 250
 - 17 Kingston, et al. How echolocating bats approach and acquire food. In: Elisabeth K V, eds. *Bat: Biology and Conservation*. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1998. 197
 - 18 McLean J A, et al. Suckling behaviour in the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*). *Journal of Zoology*, 1996, 239: 411
 - 19 Gould E. Studies of maternal-infant communication and development of vocalizations in the bats *Myotis* and *Eptesicus*. *Comm Behav Biol*, 1971, 5: 263
 - 20 Suthers R A, et al. Selective laryngeal neuroanatomy and the control of phonation by the echolocating bat, *Eptesicus*. *J Comp Physiol A*, 1982, 145: 529
 - 21 Jones G, et al. Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-biological Sciences*, 1993, 252(1334): 125
 - 22 Rubsamen R, et al. Audiovocal interactions during development-vocalization in deafened young horseshoe bats vs audition in vocalization-impaired bats. *Journal of Comparative Physiology A-sensory Neural and Behavioral Physiology*, 1990, 167(6): 771
 - 23 Mouhres, et al. Communicative characters of sonar signals in bats. In: Busnel R G, eds. *Animal Sonar Systems; Biology and Bionics*. Tome II, Jouy-en-Josas: Laboratoire de Physiologie Acoustique, 1966. 39
 - 24 Masters, et al. Ontogeny of vocal signal in the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. In: Nachtigall P E, et al. eds. *Animal Sonar Systems: Processes and Performance*. New York: Plenum Press, 1988. 115