

翼手目动物交流声波研究进展

张春棉¹ 郑子琪¹ 孙淙南^{1*} 冯江^{2,3} 江廷磊^{2*}

(1 河北师范大学, 河北省动物生理生化与分子生物学重点实验室, 石家庄 050024) (2 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 130117) (3 吉林农业大学生命科学学院, 长春 130118)

摘要: 声通讯是动物维持社群稳定的关键表型, 一直是动物行为学研究领域的热点。蝙蝠是生态系统中的关键类群, 主要依赖声信号在环境中活动, 一直是声学研究的模式生物。本文聚焦蝙蝠交流声波, 综述当前研究现状, 提出未来发展方向。总的来说, 蝙蝠交流声波具有多样的声谱结构, 能够编码个体身份、身体大小或社会等级等多种信息, 还具有防御与警报、求偶与交配及联系等多种功能。蝙蝠能通过调节叫声结构、强度和复杂性来响应噪音的干扰。蝙蝠交流叫声存在地理变化, 且具有句法结构、发声节奏和复杂性。同时, 蝙蝠具有发声学习以及声波发育可变能力。相比回声定位声波, 交流声波研究较为缺乏, 建议今后开展蝙蝠交流声波多层次进化研究, 创新声波分析方法, 发展高性能机载录音仪, 建立全球蝙蝠声学数据库, 加强多学科交叉以及开展长期系统性观测, 以促进蝙蝠交流声波领域发展。

关键词: 蝙蝠; 交流声波; 功能; 语言学; 发声学习

中图分类号: Q62

文献标识码: A

文章编号: 1000 – 1050 (2025) 02 – 0165 – 10

Research progress on communication calls in Chiroptera

ZHANG Chunmian¹, ZHENG Ziqi¹, SUN Congnan^{1*}, FENG Jiang^{2,3}, JIANG Tinglei^{2*}

(1 Hebei Key Laboratory of Animal Physiology, Biochemistry and Molecular Biology, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050024, China)

(2 Jilin Provincial Key Laboratory of Animal Resource Conservation and Utilization, Northeast Normal University, Changchun 130117, China)

(3 College of Life Science, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China)

Abstract: Acoustic communication is a crucial phenotype for animals to maintain social stability, and it has always been a hotspot in the field of animal behavior research. Bats, as key group in ecosystems, primarily rely on acoustic signals to move around in environments and have long been model organisms for acoustic research. Here, we provide a comprehensive overview of communication calls in bats and propose future development directions. In general, bat communication calls exhibit diverse spectral structures, encode various information about individual identity, body size, or social status, and serve functions including defense and alarm, courtship and mating, and social bonding. Bats can adjust the structure, intensity, and complexity of their calls in response to noise interference. Bat communication calls exist geographic variation and possess syntactic structure, vocal rhythm, and complexity. Additionally, bats exhibit vocal learning and variability in sound development. Compared to echolocation calls, research on bat communication calls is relatively lacking. We recommend that future studies should focus on the multi-level evolutionary aspects of bat communication calls, innovate sound analysis methods, develop high-performance on-board sound recording devices, establish a global bat acoustic database, strengthen interdisciplinary collaborations, and conduct long-term systematic observations to advance the field of bat communication calls research.

Key words: Bats; Communication call; Function; Linguistics; Vocal learning

基金项目: 国家自然科学基金 (32300392, 32371562, 32400377); 河北省自然科学基金 (C2023205010, C2023205017); 河北师范大学博士科研启动基金 (L2022B16, S22B048)

作者简介: 张春棉 (1991–), 女, 博士, 助理研究员, 主要从事动物行为与进化生态学研究。

收稿日期: 2024–06–19; **接受日期:** 2024–10–15

* 通讯作者, Corresponding authors, E-mail: suncongnan@hebtu.edu.cn; jiangtl730@nenu.edu.cn

声通讯 (Acoustic communication) 是指信号者有意发出声信号并传递给接收者, 引发后者特定行为反应的过程。相比视觉通讯和嗅觉通讯, 声通讯具有受空间限制小、信息表达多样化、传播距离远及传播速度快等特点, 是维持动物社群稳定、生存和繁衍的关键表型, 在动物的配偶选择、种内竞争、领域建立、种群凝聚等系列生活史事件中起着重要作用 (Bradbur and Vehrencamp, 2011)。此外, 声信号具有复杂多样的结构、鲜明的声纹特征以及易受环境因素 (噪音等) 影响的特点。因此, 开展动物声通讯的研究, 可为揭示人类语言的起源和进化、监测种群数量以及评估栖息地环境污染提供科学依据。

蝙蝠 (翼手目) 是世界上唯一一类真正进化出飞翔能力的哺乳动物, 主要依靠声信号在黑暗的环境中活动, 发声系统精细而复杂。全世界蝙蝠有 21 科 1 455 种 (Brualla *et al.*, 2023; Simmons and Cirranello, 2024)。其中, 我国有 8 科 38 属 153 种, 占全世界的 10% (魏辅文等, 2025)。蝙蝠不仅能发出回声定位声波用于导航、觅食、定位和社群交流, 也能发出高度复杂的交流声波维持社群结构的稳定 (Fenton *et al.*, 2016; 江廷磊等, 2020)。同时, 蝙蝠高度集群, 其种群由不同年龄、性别、繁殖状态和亲缘关系的几十至上万只个体组成, 社群关系十分复杂 (Kerth *et al.*, 2011; Luo *et al.*, 2017a; Zhang *et al.*, 2024)。因此, 蝙蝠也一直是研究动物交流声信号进化的理想类群之一。然而, 相比回声定位声波, 蝙蝠交流声波研究还处于起步阶段, 且少有研究进行全面回顾和综述。基于这样的事实, 我们综述了蝙蝠交流声波领域的研究进展, 这不仅有助于对蝙蝠行为和生态的深入理解, 也为保育工作、技术创新及公众教育提供重要支持, 是推动该领域发展的关键步骤。

本文不仅概述了蝙蝠交流声波相关领域的研究进展, 而且指出了当前研究的局限性, 并对未来的发展方向提出了建议, 以期为我国翼手目动物的社群交流、种群稳定维持乃至人类语言的起源和进化研究提供参考。

1 主要研究方向

1.1 蝙蝠交流声波研究的常用方法

声音采集是蝙蝠交流声波研究最重要和最基本的步骤, 由于蝙蝠交流叫声中包含许多超声波

组分, 因此需选用专业的录音设备。目前蝙蝠交流叫声研究常用的录音设备有 Avisoft UltraSound-Gate (德国)、Song Meter (美国)、Audiomoth (英国) 等。此外, 为了对应蝙蝠交流声波的发声个体及发声行为背景, 研究者在录音的同时还使用红外摄像机同步录制发声个体的行为。蝙蝠声音可通过专业的声音分析软件进行分析。目前蝙蝠交流叫声常用的分析软件有 Avisoft-SASLab Pro (德国)、BatSound (瑞典)、Kaleidoscope Pro (美国) 等。声音分析软件可将叫声转化为声谱图, 以可视化的形式呈现。研究者可通过语谱图结构分析和频率时间参数测量来量化分析蝙蝠交流声波的特征。

1.2 蝙蝠交流声波特征和描述

Kanwal 等 (1994) 参考鸟类鸣唱划分方法, 率先系统地将蝙蝠交流声波划分为音节 (Syllable)、短语 (Phrase) 和叫声 (Call) 3 个层次。音节是动物发声的最小声学单位, 是指一段前后均无发声的离散声波, 包括简单音节和复合音节。简单音节由 1 种声波组成, 而复合音节由两种或两种以上声波组分组合而成。短语是由一系列连续音节组成的声波, 包括简单短语和复合短语。简单短语由两个或两个以上相同类型的音节组成, 而复合短语由不同类型的音节组成。叫声是指特定行为背景下发出的一组发声系列中最小发声单元; 1 个叫声通常由 1 个或多个同种或不同种类型的音节组成。

蝙蝠交流声波具有多样的声谱结构, 包括调频、恒频、噪音以及它们之间的组合。目前对交流声波类型的划分主要有以下 3 种方法:

(1) 根据蝙蝠发声的行为背景进行划分。可分为领域叫声 (Territorial calls)、求救叫声 (Distress calls)、联系叫声 (Contact calls)、求偶叫声 (Courtship calls)、隔离叫声 (Isolation calls)、引导叫声 (Direction calls) 和觅食叫声 (Food-associated calls) 等 (图 1)。

(2) 根据人耳听到的叫声进行划分, 例如啾啾声、尖叫声、鸣啾声和颤声等 (图 2) (Pfalzer and Kusch, 2003; Bohn *et al.*, 2009)。然而, 这种划分存在主观性, 因为蝙蝠交流声波中的许多组分是超声波, 人耳无法听到。

(3) 根据交流声波的组分和形状进行划分。大部分声波可分为调频、恒频和噪音组分 (图 2)。研究者可根据这些组分的形状、持续时间以及它们

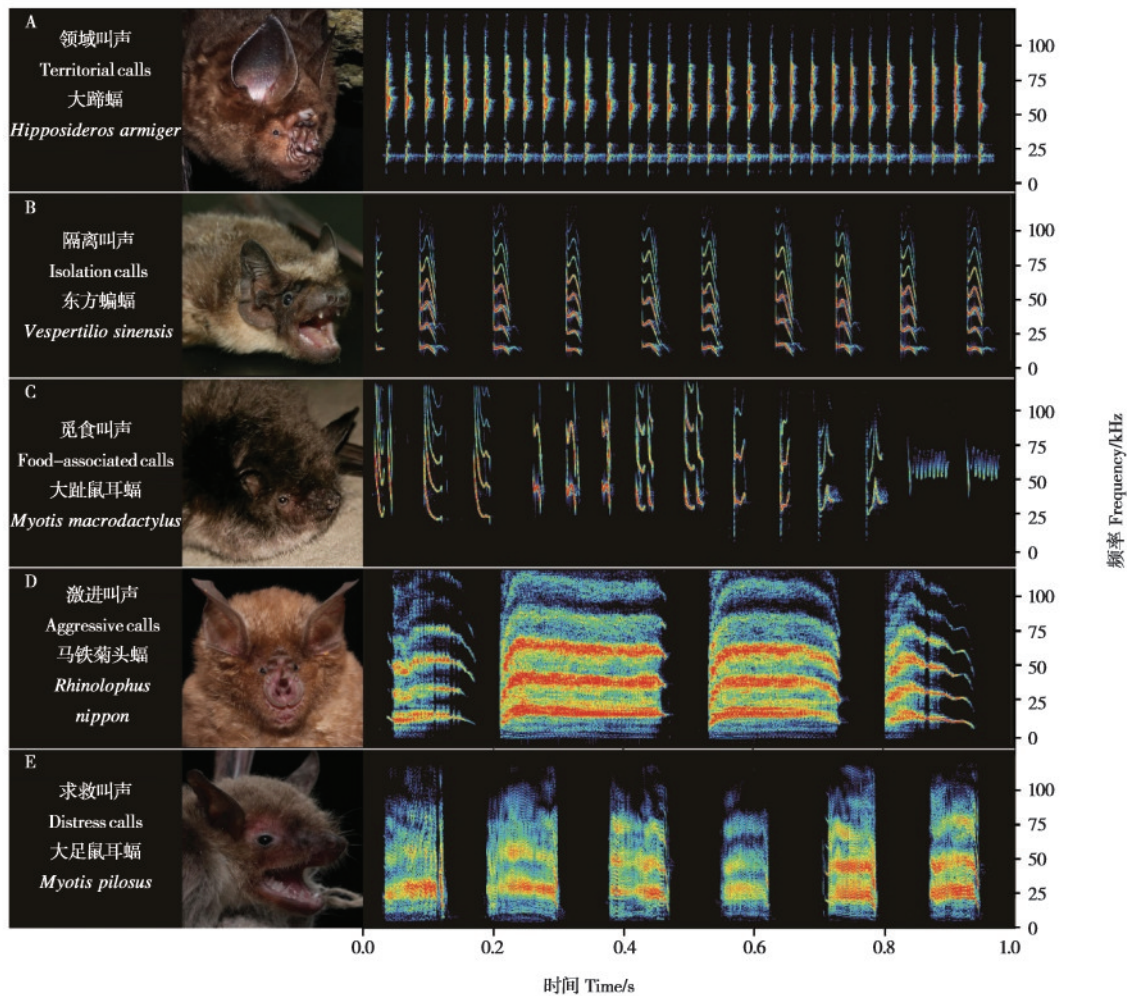


图1 蝙蝠交流声波类型. A: 大蹄蝠领域叫声; B: 东方蝙蝠隔离叫声; C: 大趾鼠耳蝠觅食叫声; D: 马铁菊头蝠激进叫声; E: 大足鼠耳蝠求救叫声. 除大趾鼠耳蝠照片及其声波由郭东革提供, 其余蝙蝠照片和交流声波均由孙淙南在野外拍摄和录制

Fig. 1 Types of bat communication calls. A: Territorial call of *Hipposideros armiger*; B: Isolation call of *Vespertilio sinensis*; C: Food-associated call of *Myotis macrodactylus*; D: Aggressive call of *Rhinolophus nippon*; E: Distress call of *Myotis pilosus*. Except for the photos of *Myotis macrodactylus* and its call provided by GUO Dongge, the rest of the bat photos and social calls were taken and recorded by SUN Congnan in the wild

之间的组合进行划分, 并通过统计学方法来更加客观科学地描述, 如判别函数分析 (Pfalzer and Kusch, 2003)、k 均值聚类分析 (Lin *et al.*, 2016)、主成分分析和多维尺度分析 (Ma *et al.*, 2006)。

1.3 蝙蝠交流声波编码发声者信息

相比回声定位声波, 蝙蝠交流声波通常具有较长的持续时间、较宽的带宽、较低的主频 (< 20 kHz) 以及复杂多样的音节类型及组合, 有利于信息的编码以及在空气中远距离传递 (Middleton *et al.*, 2022)。研究表明, 蝙蝠的交流声波能够编码多种诚实信息包括个体身份、身体大小、社会等级、生理质量或情绪状态等, 这些信息有利于接收者更好地评估信号者的身份和当下状态, 从而

采取最优的行为策略, 来提高自身的适合度。研究发现, 雄性大银线蝠 (*Saccopteryx billineata*) 的领域叫声可以传递自身个体身份、群体身份和竞争能力等信息, 声音回放实验表明, 频率越低的叫声越能引起竞争对手的行为展示, 且雌性更倾向选择来自本种群的雄性个体 (Behr *et al.*, 2009; Knörnschild *et al.*, 2017)。大蹄蝠 (*Hipposideros armiger*) 的两种领域叫声能够编码个体身份、体质量、情绪状态和社会等级信息 (Sun *et al.*, 2018, 2021)。东方蝙蝠 (*Vespertilio sinensis*) 激进叫声能够编码前臂长、免疫能力、咬合力和激进意图信息 (Zhao *et al.*, 2018, 2019)。感染更多革螨和蝠蝇的中华菊头蝠 (*Rhinolophus sinicus*), 其求救叫声

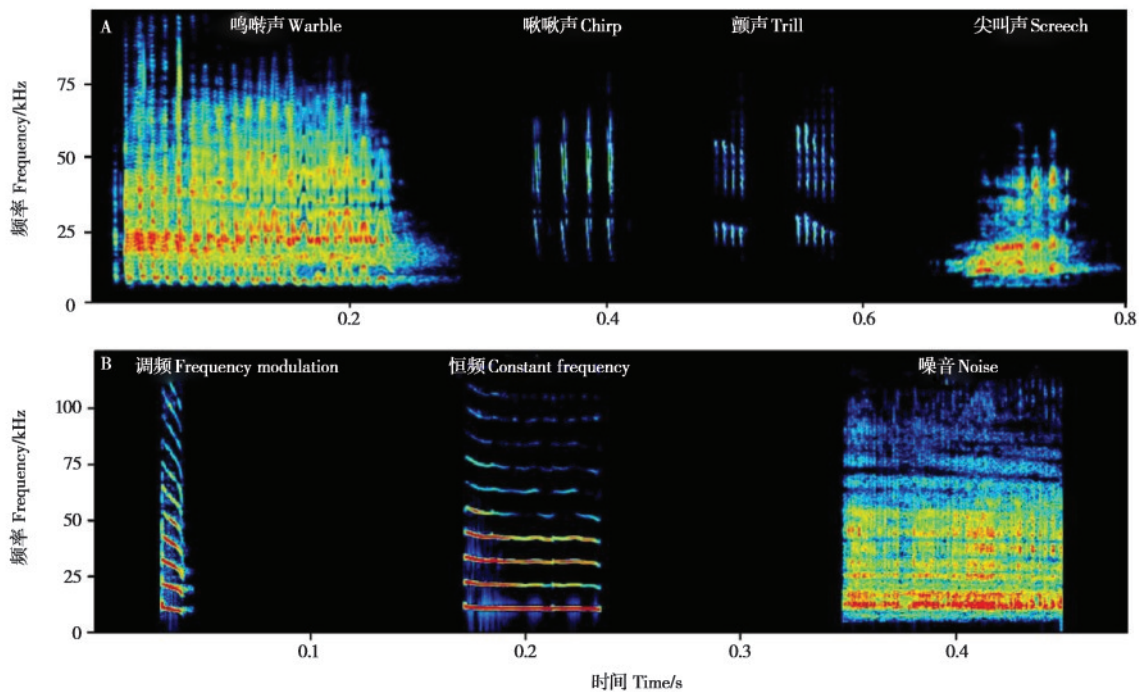


图2 基于人耳听觉感知进行划分的4种蝙蝠交流声波类型(A)。声波摘自Bohn等(2013)和网络(<http://mirjam-knoernschild.org/vocal-repertoires/carollia-perspicillata/>)及基于声波组分和形状进行划分的3种蝙蝠交流声波类型(B)(声波由孙淙南在野外录制)

Fig. 2 The four types of bat communication calls classified based on human auditory perception (A). Calls were taken from Bohn *et al.* (2013) and Networks (<http://mirjam-knoernschild.org/vocal-repertoires/carollia-perspicillata/>), and The three types of bat communication calls classified based on the composition and shape of the call (B) (The social calls were recorded by SUN Congnan in the wild)

的带宽越低, 音节间间隔时间越长, 表明求救叫声能够反映宿主寄生虫感染信息 (Fan *et al.*, 2022)。

1.4 蝙蝠交流声波功能

长期以来, 通过回放特定的蝙蝠叫声, 来观察蝙蝠对这些声音的反应, 即声音回放, 成为揭示蝙蝠叫声功能的重要手段。目前, 对蝙蝠交流声波功能的研究主要关注领域叫声、求救叫声、联系叫声、求偶叫声、隔离叫声、引导叫声及觅食叫声。

领域叫声又称激进叫声 (Aggressive calls), 是蝙蝠为了防御或争夺有限的资源, 如配偶、栖息领地或食物, 向竞争对手发出的叫声, 用于恐吓或警告入侵者, 有助于减少领地争斗和冲突。研究表明, 实验人员通过给东方蝙蝠播放同类个体的激进叫声后, 蝙蝠减少了对食盒的访问次数以及停止向中央栖息位置入侵 (Luo *et al.*, 2017b; Zhao *et al.*, 2019)。研究者通过同时给大蹄蝠播放领域叫声和回声定位声波, 或静音, 发现大蹄蝠会避免接近回放领域叫声的隔间 (Zhang *et al.*, 2021)。当给雄性昭短尾叶鼻蝠 (*Carollia perspicillata*) 播放其他同类雄性个体的激进叫声后, 雄性

表现出拍翅和拳击等领域行为, 甚至飞向扬声器并在其周边盘旋 (Fernandez *et al.*, 2014)。

求救叫声是蝙蝠在被捕食者或环境陷阱控制, 遭受死亡威胁时发出的一种特殊类型的警报叫声, 用于提醒同伴、向同伴寻求帮助、恐吓捕食者或者吸引其他捕食者, 以干扰当前捕食者, 从而增加自身逃跑概率, 最终提高生存适合度。Fenton等(1976)首次报道莹鼠耳蝠 (*Myotis lucifugus*) 求救叫声, 并通过声音回放证实求救叫声能吸引同种个体靠近。Wu等(2018)野外声音回放表明, 菲菊头蝠 (*Rhinolophus pusillus*) 求救叫声具有吸引和警告同类个体的双重功能。Huang等(2018)发现中华菊头蝠、栗鼠耳蝠 (*Myotis badius*) 和华南水鼠耳蝠 (*Myotis laniger*) 对不同蝙蝠求救叫声的识别反应强度均存在明显差异, 其中, 对同种个体叫声识别反应最强, 而大耳菊头蝠 (*Rhinolophus epis-coups*)、大蹄蝠、中蹄蝠 (*Hipposideros larvatus*) 和东方蝙蝠求救叫声识别反应强度均与其对空白噪声反应不存在显著差异, 率先在蝙蝠中证实声学相似性是蝙蝠种间求救叫声识别的主要机制。

联系叫声是蝙蝠为了与同种个体建立联系或招募同伴而发出的声音,旨在加强群体内部的联系和合作,促进繁殖、觅食、警戒等行为的协调。野外声音回放发现,苍白洞蝠 (*Antrozous pallidus*) 飞向回放同类个体联系叫声的扬声器次数显著高于回放白噪音,且更倾向回放来自本群组的联系叫声 (Arnold and Wilkinson, 2011)。当三色盘翼蝠 (*Thyroptera tricolor*) 在栖息地收拢的叶子中通过更加频繁地发出联系叫声传递位置信息时,外部的同类个体能够更快地定位巢穴,表明联系叫声能够促进同伴对栖息地的定位 (Sagot *et al.*, 2018)。室内双选择实验结果表明,普通吸血蝠 (*Desmodus rotundus*) 会被先前频繁食物分享者的联系叫声所吸引,即使分享者与自己的亲缘关系较远,暗示先前的食物共享经历能够在社会决策方面掩盖亲缘关系 (Carter and Wilkinson, 2016)。

求偶叫声是蝙蝠在繁殖季,为了吸引同种异性配偶或进行交配而发出的特定声音,是一种重要的社交信号,有助于维持种群的生存和繁衍。目前,蝙蝠求偶叫声已在5个科10个物种中被描述,包括蝙蝠科、鞘尾蝠科、叶口蝠科、短尾蝠科和犬吻蝠科。在交配季,雄性大银线蝠发出4种求偶叫声(颤音、噪音、短纯音和准恒频)吸引雌性的注意,其中颤音具有明显的个体差异,可作为雌性选择雄性的依据 (Behr and Helversen, 2004)。昭短尾叶鼻蝠 (*Carollia perspicillata*) 在求偶期会向雌性发出带有个体身份特征且高度可变的单音节求偶颤音 (Knörnschild *et al.*, 2014)。遗憾的是,目前缺乏直接的声音回放实验来验证其功能。

隔离叫声是幼蝠为了能够得到哺乳或是当受到外界胁迫以及听到母蝠发出的声音后,发出的一种叫声,常常编码强烈的个体标签信息,有助于母蝠快速识别。而母蝠为了吸引幼蝠发声或确定幼蝠的位置,会发出引导性声波。目前,母婴间的交流叫声已在8个科32个物种中被报道,包括蝙蝠科、狐蝠科、菊头蝠科、鞘尾蝠科、犬吻蝠科、蹄蝠科、兔唇蝠科和叶口蝠科。先前关于蝙蝠隔离叫声和引导叫声的功能研究仅局限于主观的行为描述,缺乏实地的行为学验证以及严谨的统计分析。直到2008年,Knörnschild 和 Von Helversen (2008) 首次使用声音回放证实大银线蝠存在单向母婴识别,即母蝠会基于携带有幼蝠强

烈个体标签的隔离叫声来识别其子代。随后, Jin 等 (2015) 首次通过声学回放实验证实蝙蝠存在双向母婴识别,即发现果树蹄蝠 (*Hipposideros pomona*) 母蝠能够基于包含有幼蝠个体身份信息的隔离叫声进行子代识别,同时,幼蝠也能利用编码有母蝠个体身份信息的引导叫声进行亲代识别。

觅食叫声是蝙蝠在食物资源背景下对同类发出的一种传递食物关联信息的叫声,用于提高群体觅食效率,促进食物资源防御和避免同类竞争冲突。野外研究发现,巴西游离尾蝠 (*Tadarida brasiliensis*) 通过发出正弦调频声波干扰其他个体的回声定位声波,从而影响对猎物的定位,导致后者捕食成功率降低 (Corcoran and Conner, 2014)。在野外半自然状态下,与对照静音组相比,给大趾鼠耳蝠 (*Myotis macrodactylus*) 播放觅食叫声组的个体的捕食尝试时间和食物消耗量方面均显著降低,表明大趾鼠耳蝠通过发出觅食叫声来宣告食物资源归属权,进而抑制其他个体的捕食活动 (Guo *et al.*, 2021)。

1.5 噪音对蝙蝠交流声波的影响

相比回声定位声波,蝙蝠交流声波因其频率低极易受到环境噪音的掩盖。以往研究多集中于回声定位声波,关于噪音对蝙蝠交流声波影响的研究仅见零星报道。Luo 等 (2017a) 首次发现苍白矛吻蝠 (*Phyllostomus discolor*) 幼蝠在噪音干扰下会提高隔离叫声的强度,表明伦巴德效应 (Lombard effect) 具有早期发育起源,意味着听觉—发声反馈的潜在神经回路快速成熟。Genzel 等 (2019) 率先证实在宽带噪音暴露下,埃及果蝠 (*Rousettus aegyptiacus*) 可以改变交流叫声的时间频率参数,而且这些变化甚至在噪音停止后仍然维持数周或数月,表明具有较强的发声可塑性。Jiang 等 (2019) 发现东方蝙蝠通过升高激进叫声的振幅强度和降低发声的复杂性来提高在交通噪音暴露下的信息传递效率。

1.6 蝙蝠交流声波地理变化

除两极外,蝙蝠在各大洲均有分布,其声信号普遍存在地理变化 (Geographical variation)。目前,对蝙蝠交流声波地理变化的研究仅见7例报道。Boughman (1997) 证实大矛吻蝠 (*Phyllostomus hastatus*) 同一山洞中不同群体间存在特异性的尖叫声,用于捕食过程中的身份识别。Esser 等 (1998)

发现苍白矛吻蝠2个地理种群间母蝠引导性叫声存在地理差异。Davidson等(2002)发现Trinidad岛上的4个雄性大银线蝠不同地理种群间的交流声波特征具有显著差异。Montero等(2018)发现三色盘翼蝠2种联系叫声的声谱参数在2个地理区域间存在分歧,且这种分歧是由遗传漂变导致的。Sun等(2020)发现大蹄蝠的领域叫声在9个地理种群间存在显著差异,种群间叫声的分歧并不受体型、气候因子、文化漂变和遗传漂变的影响,并首次揭示了蝙蝠交流叫声的种群分歧对种群间个体相互识别的影响。除了在声学特征上的变化,交流声波在叫声序列排列组合上也存在地理变化。例如Zhang等(2024)率先证实马铁菊头蝠(*Rhinolophus nippon*)激进叫声的音节类型、转换类型和序列类型出现频率在3个地理种群间存在显著差异。

1.7 蝙蝠交流声波语言学

蝙蝠是除人类之外少数几种能用“语言”交流的动物之一,其社群交流声波高度复杂,对其交流声波语言学的研究有助于为进一步揭示语言的起源和进化以及动物文化多样性保护提供科学依据。目前对蝙蝠交流声波语言学的研究主要聚焦于句法结构(syntactic structure)、语言学定律(linguistic law)、发声节奏(rhythm)和复杂性(complexity)。

句法结构是指动物在进行声通讯时,通过将音节按照不同的排列组合方式来传达信息(Zuberbühler, 2020)。例如Zhang等(2019)通过机器学习方法,发现马铁菊头蝠在激进行为和胁迫背景下发出的交流声波均存在句法结构,即音节类型、转换类型和序列类型均具有选择倾向性,且叫声序列中不同位置出现的音节类型也是不同的。

最近对语言的研究主要集中在两个语言学定律:齐普夫简洁定律(一个词使用频率越高,这个单词就越短;Bentz and Ferrer-i-Cancho, 2016)和门泽拉斯语言定律(叫声序列越大,组成叫声的每个序列就越小;Altmann, 1980)。Luo等(2013)发现黑髯墓蝠(*Taphozous melanopogon*)、墨西哥长尾蝙蝠(*Tadarida brasiliensis*)、马铁菊头蝠和菲菊头蝠4种蝙蝠交流声波的音节类型持续时间与其使用频次呈显著负相关,即符合齐普夫简洁定律;Zhang等(2024)发现东方蝙蝠的激进叫声音节持续时间与其叫声序列大小呈显著负相关,遵循门泽拉斯语言定律,在较大的叫声中,一些长音节比例的

减少和某些音节类型持续时间的缩短是其潜在的影响机制。这些结果暗示蝙蝠在短距离发声交流中通过信号压缩来减少发声中的能量消耗。

发声节奏是指声音在时间上的系统性模式,包括其在时间、重音和分组方面的安排(Patel, 2008)。例如大银线蝠的领域叫声和隔离叫声内音节与音节之间的时间间隔趋于相等,存在等时性节奏,有助于个体识别(Burchardt *et al.*, 2019)。

交流声波复杂性是指叫声中含有大量结构和功能确定的要素,例如具有丰富的曲目(repertoire)或拥有大量的信息熵(bits of information)等(Freeberg *et al.*, 2012)。社群复杂性假说认为生活在社会复杂性较高群体中的动物,其交流系统也表现出较高的多样性,即随着种群内个体间互动频次的增加,维持这些互动的交流信号趋向于更加复杂,有助于个体间的识别与交流(Peckre *et al.*, 2019)。Wilkinson等(2003)发现8种蝙蝠幼蝠隔离叫声信息熵与群体大小显著正相关。Knörnschild等(2020)发现5种蝙蝠的联系叫声复杂性指数、9种蝙蝠的激进叫声复杂性指数以及14种蝙蝠幼蝠的隔离叫声复杂性指数均与其群体大小显著正相关。Gu等(2023)发现全雄组合大蹄蝠交流声波的复杂性最高,其次是全雌组合,最后是雌雄混合社群,首次在蝙蝠中证实了性比能够驱动交流声波复杂性的变化。

1.8 蝙蝠发声学习

发声学习(vocal production learning)是指动物能重复和模仿听到的声音,通过学习后对自身声音和语法进行修改的行为(Nowicki and Searcy, 2014)。蝙蝠是除了非人灵长类以外少数具备发声学习能力的哺乳动物之一。目前已在3个科4个种的蝙蝠中发现具有发声学习能力。叶口蝠科的苍白矛吻蝠幼蝠通过发声学习改变其隔离叫声的频率时间结构,使之趋近于母蝠的指示叫声(Esser and Schmidt, 1989; Esser, 1994)。成体雌性矛吻蝠通过发声学习改变其叫声频谱时间特征,使其匹配新群组蝙蝠叫声特征(Boughman, 1998)。鞘尾蝠科的大银线蝠幼蝠在个体发育过程中,其隔离叫声会逐渐趋近于本群组成体雄性的领域叫声特征,且这种声音结构的变化并不受生理成熟效应和亲缘关系的影响,证实其具有发声学习能力(Knörnschild *et al.*, 2010)。狐蝠科的埃及果蝠幼蝠在无

环境下单独抚育时出现声学发育停滞,而当为其回放成体蝙蝠之间的交流声波后,幼蝠通过发声学习,又能使其叫声结构趋同于成蝠的叫声结构特征 (Prat *et al.*, 2015)。

虽然目前蝙蝠发声学习的直接机制还尚不清楚,但一些形态学以及与发声学习相关的神经和基因潜在机制已被初步探究 (Vernes and Wilkinson, 2020)。有研究表明蝙蝠具有发音学习的证据 (Knörnschild, 2014)。此外,一些研究表明,蝙蝠的发声学习能力可能与特定的基因表达有关。例如 *FoxP2* 基因在人类语言学习中起重要作用,对苍白矛吻蝠的研究发现 *FoxP2* 在与声音处理和学习相关的脑区中特异性表达,表明这些基因可能在其发声学习中扮演重要作用 (Vernes *et al.*, 2022)。将来的研究可以通过转基因技术操控这些基因的表达,观察蝙蝠在发声学习中的行为变化,从而深入理解发声学习的分子机制 (Vernes *et al.*, 2022)。

1.9 蝙蝠交流声波发育

声波发育是指幼蝠声波特征随时间的变化,可反映幼蝠生长发育过程中的生态需要 (Zhang *et al.*, 2005)。目前对蝙蝠交流声波发育研究主要聚焦于隔离叫声。东方蝙蝠幼蝠既能发出长持续时间的隔离声波,又能发出声波结构类似成蝠的短持续时间的回声定位声波,且两种声波的持续时间和频率会随着年龄而变化,最终短持续时间的声波逐渐发育成为后期的回声定位声波,表明东方蝙蝠幼蝠早期的回声定位声波并非来源于隔离声波,而是与生俱来 (Jin *et al.*, 2012)。类似的结果也发现于南兔唇蝠 (*Noctilio albiventri*) (Brown *et al.*, 1983)、莹鼠耳蝠 (Moss *et al.*, 1997)、褐山蝠 (*Nyctalus noctule*) (Knörnschild *et al.*, 2007)、普通伏翼 (*Pipistrellus pipistrellus*) (Jones *et al.*, 1991)、马铁菊头蝠 (Liu *et al.*, 2007)、果树蹄蝠 (Jin *et al.*, 2011) 和中蹄蝠 (Chi *et al.*, 2019)。另外一些研究则表明,早期的回声定位声波可能来源于隔离声波 (Gould, 1979)。此外,Chi 等 (2020) 首次在蝙蝠中发现人类婴儿语言发展过程中从单个字符逐渐组合成词语的融合现象,即新生中蹄蝠幼蝠隔离声波以单音节为主,随着幼蝠生长发育,单音节逐渐转变为与成蝠交流声波类似的组合音节。

2 问题与展望

随着录音技术的不断发展,蝙蝠交流声波研

究的物种数和叫声类型数大大增加。通过多物种交流声波录制、分析和比较,为深入理解蝙蝠通讯叫声发声机制及其进化提供了丰富的机遇,但也面临着多重挑战。

2.1 开展蝙蝠交流声波多层面进化研究

目前仅有 2 例研究探讨了蝙蝠交流声波进化机制,且仅聚焦于叫声复杂性和时间频率参数层面。Knörnschild 等 (2020) 从叫声复杂性层面探讨了社群大小对蝙蝠隔离叫声、激进叫声和联系叫声复杂性的影响。Luo 等 (2017a) 从声音时间频率参数层面探讨了 31 种蝙蝠激进叫声种间差异的影响机制。未来可从句法结构、语言学定律以及发声节奏层面,同时整合生态、社会、体型、性选择和遗传等多个因素,诠释蝙蝠交流声波进化机制,并考虑各进化驱动力之间的相对重要性。

2.2 建立蝙蝠交流声波数据库

目前已有人呼吁并建立了全球翼手目动物声音库 (Görföl *et al.*, 2022)。例如 ChiroVox 网站 (www.chirovox.org) 收录了包括中国在内的 15 个国家记录的 11 科 50 属 251 种的蝙蝠声音数据。然而,遗憾的是,约 90% 以上的声音都是回声定位声波,交流声波数据极少,不利于对蝙蝠交流声波进化的研究。因此,期望未来能有更多的蝙蝠科研工作者甚至是普通公众参与到蝙蝠交流声波数据的采集和分析中来。

2.3 创新蝙蝠交流声波分析方法

目前大部分研究对蝙蝠交流声波音节类型的划分主要基于时间频率参数的测量和差异比较,对于一些时间频率参数比较相似的音节类型则无法很好区分。利用人工智能技术能有效地实现不同音节类型以及发声背景的高准确率分类 (Yovel and Rechavi, 2023)。借助一些机器学习算法如无监督深度学习算法 (生成式神经网络 CAVE) 和卷积神经网络 (CNN) 等方法进行高精度分类 (Prat *et al.*, 2016; Amit and Yovel, 2023)。

2.4 发展高性能的机载录音仪

由于蝙蝠交流声波主要是在多个个体交互下发出的,因此,从众多个体中准确识别出发声个体是一个挑战。以往研究主要是通过音视频同步录制,人工逐帧观察视频中蝙蝠个体嘴张开的时间是否与声谱图中声音出现的时间相一致,这种方法费时费力且准确率不高。目前一些安装在蝙

蝠背部的微型机载录音设备已经逐步得到开发,借助该技术可准确区分每只个体的声波且所录声波不受蝙蝠发声方向和距离的影响,但其录音质量、电池容量、设备重量以及存储空间仍需不断提升 (Greif and Yovel, 2019; Corcoran *et al.*, 2021)。

2.5 加强多学科交叉研究

蝙蝠交流声波研究需要生态学、声学、行为学等多个学科的交叉应用,但跨学科合作还不够紧密,应加强跨学科研究合作,鼓励生态学、声学、行为学等不同学科的科研人员共同参与蝙蝠声波交流研究,促进理论和方法的交叉融合。

2.6 开展长期系统性观测

尽管蝙蝠交流声波研究已取得一定的进展,然而,仍缺乏系统性的长期观察和实地研究,这将导致对蝙蝠声波交流行为理解的片面性和不完整性。因此,将来的研究应加强实地观察和长期监测。例如通过建立多个观测站点,跟踪蝙蝠群体的声波交流行为,以获取更多数据和信息。这对理解交流声波在维持蝙蝠适合度方面的作用具有重要意义。

参考文献:

- Altmann G. 1980. Prolegomena to Menzerath's law. *Glottometrika*, **2**: 1–10.
- Amit Y, Yovel Y. 2023. Bat vocal sequences enhance contextual information independently of syllable order. *iScience*, **26** (4). DOI: 10.1016/j.isci.2023.106466.
- Arnold B D, Wilkinson G S. 2011. Individual specific contact calls of pallid bats (*Antrozous pallidus*) attract conspecifics at roosting sites. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**: 1581–1593.
- Behr O, Knörnschild M, von Helversen O T. 2009. Territorial counter-singing in male sac-winged bats (*Saccopteryx bilineata*): low-frequency songs trigger a stronger response. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**: 433–442.
- Behr O, von Helversen O. 2004. Bat serenades-complex courtship songs of the sac-winged bat (*Saccopteryx bilineata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **56**: 106–115.
- Bentz C, Ferrer-i-Cancho R. 2016. Zipf's law of abbreviation as a language universal. In: Bentz C, Jager G, Yanovich I eds. *Proceedings of the Leiden Workshop on Capturing Phylogenetic Algorithms for Linguistics*. The Tübingen: University of Tübingen, 1–4.
- Bohn K M, Schmidt-French B, Schwartz C, Smotherman M, Pollak G D. 2009. Versatility and stereotypy of free-tailed bat songs. *PLoS ONE*, **4** (8). DOI: 10.1371/journal.pone.0006746.
- Boughman J W. 1997. Greater spear-nosed bats give group-distinctive calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **40**: 61–70.
- Boughman J W. 1998. Vocal learning by greater spear-nosed bats. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **265** (1392): 227–233.
- Bradbury J W, Vehrencamp L. 2011. *Principles of Animal Communication*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Brown P E, Brown T W, Grinnell A D. 1983. Echolocation, development, and vocal communication in the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **13**: 287–298.
- Brualla N L M, Wilson L A B, Doube M, Carter R T, McElligott A G, Koyabu D. 2023. The vocal apparatus: an understudied tool to reconstruct the evolutionary history of echolocation in bats? *Journal of Mammalian Evolution*, **30** (1): 79–94.
- Burchardt L S, Norton P, Behr O, Scharff C, Knörnschild M. 2019. General isochronous rhythm in echolocation calls and social vocalizations of the bat *Saccopteryx bilineata*. *Royal Society Open Science*, **6** (1). DOI: 10.1098/rsos.181076.
- Carter G G, Wilkinson G S. 2016. Common vampire bat contact calls attract past food-sharing partners. *Animal Behaviour*, **116**: 45–51.
- Chi T T, Liu M X, Tan X, Li Y, Xiao Y H, Sun K P, Jin L R, Feng J. 2019. Vocal development of Horsfield's leaf-nosed bat pups (*Hipposideros larvatus*). *Acta Chiropterologica*, **21** (1): 193–204.
- Chi T T, Liu M X, Tan X, Sun K P, Jin L R, Feng J. 2020. Syllable merging during ontogeny in *Hipposideros larvatus*. *Bioacoustics*, **29** (4): 387–398.
- Corcoran A J, Conner W E. 2014. Bats jamming bats: food competition through sonar interference. *Science*, **346** (6210): 745–747.
- Corcoran A J, Weller T J, Hopkins A, Yovel Y. 2021. Silence and reduced echolocation during flight are associated with social behaviors in male hoary bats (*Lasiurus cinereus*). *Scientific Reports*, **11** (1). DOI: 10.1038/s41598-021-97628-2.
- Davidson S M, Wilkinson G S. 2002. Geographic and individual variation in vocalizations by male *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera: Emballonuridae). *Journal of Mammalogy*, **83** (2): 526–535.
- Esser K H, Schmidt U. 1989. Mother-infant communication in the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor* (Chiroptera, Phyllostomidae) —evidence for acoustic learning. *Ethology*, **82** (2): 156–168.
- Esser K H, Schubert J. 1998. Vocal dialects in the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor*. *Naturwissenschaften*, **85**: 347–349.
- Esser K H. 1994. Audio-vocal learning in a non-human mammal: the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor*. *Neuroreport*, **5** (14): 1718–1720.
- Fan B Z, Wang Y J, Huang X B, Zhang X Z, Yang J T, Jiang T L. 2022. The potential to encode detailed information about parasites in the acoustic signals of Chinese horseshoe bats (*Rhinolophus sinicus*). *Frontiers in Ecology and Evolution*, **10**. DOI: 10.3389/fevo.2022.908209.
- Fenton M B, Belwood J J, Fullard J H, Kunz T H. 1976. Responses of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) to calls of conspecifics and to other sounds. *Canadian Journal of Zoology*, **54** (9): 1443–1448.
- Fenton M B, Grinnell A D, Popper A N, Fay R R. 2016. *Bat Bioacoustics*. New York: Springer.
- Fernandez A A, Fasel N, Knörnschild M, Richner H. 2014. When bats

- are boxing: aggressive behaviour and communication in male Seba's short-tailed fruit bat. *Animal Behaviour*, **98**: 149–156.
- Freeberg T M, Dunbar R I M, Ord T J. 2012. Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367** (1597): 1785–1801.
- Genzel D, Desai J, Paras E, Yartsev M M. 2019. Long-term and persistent vocal plasticity in adult bats. *Nature Communications*, **10** (1). DOI: 10.1038/s41467-019-11350-2.
- Görföl T, Huang J C C, Csorba G, Györössy D, Estók P, Kingston T, Szabadi K L, McArthur E, Senawi J, Furey N M, Tu V T, Thong V D, Khan F A A, Jinggong E R, Donnelly M, Kumaran J V, Liu J N, Chen S F, Tuanmu M N, Ho Y Y, Chang H C, Elias N A, Abdullah N I, Lim L S, Squire C D, Zsebők S. 2022. ChiroVox: a public library of bat calls. *PeerJ*, **10**. DOI: 10.7717/peerj.1244512445.
- Gould E. 1979. Neonatal vocalizations of ten species of Malaysian bats (Megachiroptera and Microchiroptera). *American Zoologist*, **19** (2): 481–491.
- Greif S, Yovel Y. 2019. Using on-board sound recordings to infer behaviour of free-moving wild animals. *Journal of Experimental Biology*, **222**. DOI: 10.1242/jeb.184689.
- Gu H, Sun C N, Gong L X, Zhao X, Feng J, Luo B, Jiang T L, Liu Y. 2023. Sex ratio potentially influence the complexity of social calls in Himalayan leaf-nosed bat groups. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **11**. DOI: 10.3389/fevo.2023.955540.
- Guo D G, Ding J N, Liu H, Zhou L, Feng J, Luo B, Liu Y. 2021. Social calls influence the foraging behavior in wild big-footed myotis. *Frontiers in Zoology*, **18**: 1–14.
- Huang X B, Metzner W, Zhang K K, Wang Y J, Luo B, Sun C N, Jiang T L, Feng J. 2018. Acoustic similarity elicits responses to hetero-specific distress calls in bats (Mammalia: Chiroptera). *Animal Behaviour*, **146**: 143–154.
- Jiang T L, Guo X, Lin A Q, Wu H, Sun C N, Feng J, Kanwal J S. 2019. Bats increase vocal amplitude and decrease vocal complexity to mitigate noise interference during social communication. *Animal Cognition*, **22**: 199–212.
- Jin L R, Lin A Q, Sun K P, Liu Y, Feng J. 2011. Postnatal development of morphological features and vocalization in the pomona leaf-nosed bat *Hipposideros pomona*. *Acta Theriologica*, **56**: 13–22.
- Jin L R, Wang J, Zhang Z Z, Sun K P, Kanwal J S, Feng J. 2012. Postnatal development of morphological and vocal features in Asian particolored bat, *Vespertilio sinensis*. *Mammalian Biology*, **77**: 339–5344.
- Jin L R, Yang S L, Kimball R T, Xie L F, Yue X K, Luo B, Sun K P, Feng J. 2015. Do pups recognize maternal calls in pomona leaf-nosed bats, *Hipposideros pomona*? *Animal Behaviour*, **100**: 200–207.
- Jones G, Hughes P M, Rayner J M V. 1991. The development of vocalizations in *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during postnatal growth and the maintenance of individual vocal signatures. *Journal of Zoology*, **225** (1): 71–84.
- Kanwal J S, Matsumura S, Ohlemiller K, Suga N. 1994. Analysis of acoustic elements and syntax in communication sounds emitted by mustached bats. *The Journal of the Acoustical Society of America*, **96** (3): 1229–1254.
- Kerth G, Perony N, Schweitzer F. 2011. Bats are able to maintain long-term social relationships despite the high fission-fusion dynamics of their groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**: 2761–2767.
- Knörnschild M, Blüml S, Steidl P, Eckenweber M, Nagy M. 2017. Bat songs as acoustic beacons—male territorial songs attract dispersing females. *Scientific Reports*, **7**. DOI: 10.1038/s41598-017-14434-5.
- Knörnschild M, Feifel M, Kalko E K V. 2014. Male courtship displays and vocal communication in the polygynous bat *Carollia perspicillata*. *Behaviour*, **151** (6): 781–798.
- Knörnschild M, Fernandez A A, Nagy M. 2020. Vocal information and the navigation of social decisions in bats: Is social complexity linked to vocal complexity? *Functional Ecology*, **34** (2): 322–331.
- Knörnschild M, Nagy M, Metz M, Mayer F, von Helversen O. 2010. Complex vocal imitation during ontogeny in a bat. *Biology Letters*, **6** (2): 156–159.
- Knörnschild M, Von Helversen O, Mayer F. 2007. Twin siblings sound alike: isolation call variation in the noctule bat, *Nyctalus noctula*. *Animal Behaviour*, **74** (4): 1055–1063.
- Knörnschild M, Von Helversen O. 2008. Nonmutual vocal mother – pup recognition in the greater sac-winged bat. *Animal Behaviour*, **76** (3): 1001–1009.
- Knörnschild M. 2014. Vocal production learning in bats. *Current Opinion in Neurobiology*, **28**: 80–85.
- Lin A Q, Jiang T L, Feng J, Kanwal J S. 2016. Acoustically diverse vocalization repertoire in the Himalayan leaf-nosed bat, a widely distributed *Hipposideros* species. *The Journal of the Acoustical Society of America*, **140** (5): 3765–3774.
- Liu Y, Feng J, Jiang Y L, Wu L, Sun K P. 2007. Vocalization development of greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* (Rhinolophidae, Chiroptera). *Folia Zoologica*, **56** (2): 126–136.
- Luo B, Jiang T L, Liu Y, Wang J, Lin A Q, Wei X W, Feng J. 2013. Brevity is prevalent in bat short-range communication. *Journal of Comparative Physiology A*, **199**: 325–333.
- Luo B, Huang X B, Li Y Y, Lu G J, Zhao J L, Zhang K K, Zhao H B, Liu Y, Feng J. 2017a. Social call divergence in bats: a comparative analysis. *Behavioral Ecology*, **28** (2): 533–540.
- Luo B, Lu G, Chen K, Guo D G, Huang X B, Liu Y, Feng J. 2017b. Social calls honestly signal female competitive ability in Asian particoloured bats. *Animal Behaviour*, **127**: 101–108.
- Luo J H, Lingner A, Firzlaff U, Wiegand L. 2017. The Lombard effect emerges early in young bats: implications for the development of audio-vocal integration. *Journal of Experimental Biology*, **220** (6): 1032–1037.
- Ma J, Kobayashi K, Zhang S Y, Metzner W. 2006. Vocal communication in adult greater horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology A*, **192**: 535–550.
- Middleton N, Froud A, French K. 2022. *Social Calls of the Bats of*

- Britain and Ireland. London: Pelagic Publishing Ltd.
- Montero B K, Sagot M, Phillips C D, Baker R J, Gillam E H. 2018. Geographic variation of contact calls suggest distinct modes of vocal transmission in a leaf-roosting bat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **72** (8). DOI: 10.1007/s00265-018-2543-1.
- Moss C F, Redish D, Gounden C, Kunz T. 1997. Ontogeny of vocal signals in the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *Animal Behaviour*, **54** (1): 131-141.
- Nowicki S, Searcy W A. 2014. The evolution of vocal learning. *Current Opinion in Neurobiology*, **28**: 48-53.
- Patel A D. 2008. *Music, Language and the Brain*. New York: Oxford University Press.
- Peckre L, Kappeler P M, Fichtel C. 2019. Clarifying and expanding the social complexity hypothesis for communicative complexity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **73** (1): 1-19.
- Pfalzer G, Kusch J. 2003. Structure and variability of bat social calls: implications for specificity and individual recognition. *Journal of Zoology*, **261** (1): 21-33.
- Prat Y, Taub M, Yovel Y. 2015. Vocal learning in a social mammal: Demonstrated by isolation and playback experiments in bats. *Science Advances*, **1** (2). DOI: 10.1126/sciadv.1500019.
- Prat Y, Taub M, Yovel Y. 2016. Everyday bat vocalizations contain information about emitter, addressee, context, and behavior. *Scientific Reports*, **6** (1): 1-10.
- Sagot M, Schöner C R, Jago A J, Razik I, Chaverri G. 2018. The importance of group vocal behaviour in roost finding. *Animal Behaviour*, **142**: 157-164.
- Simmons N B, Cirranello A L. 2024. Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database. Version 1.5. Accessed on 05/26/2024.
- Sun C N, Jiang T L, Gu H, Guo X, Zhang C M, Gong L X, Shi B Y, Feng J. 2020. Geographical variation of social calls and vocal discrimination in male Himalayan leaf-nosed bats. *Animal Behaviour*, **170**: 15-26.
- Sun C N, Jiang T L, Kanwal J S, Guo X, Luo B, Lin A Q, Feng J. 2018. Great Himalayan leaf-nosed bats modify vocalizations to communicate threat escalation during agonistic interactions. *Behavioural Processes*, **157**: 180-187.
- Sun C N, Zhang C M, Lucas J R, Lin A Q, Feng J, Jiang T L. 2021. Territorial calls of the bat *Hipposideros armiger* may encode multiple types of information: body mass, dominance rank and individual identity. *Animal Cognition*, **24**: 689-702.
- Vernes S C, Devanna P, Hörpel S G, Tussenbroek I A, Firzlaß U, Haagoort P, Hiller M, Hoeksema N, Hughes G M, Lavrichenko K, Mengede J, Morales A E, Hughes G M, Lavrichenko K, Mengede J, Morales A E, Wiesmann M. 2022. The pale spear-nosed bat: A neuromolecular and transgenic model for vocal learning. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1517** (1): 125-142.
- Vernes S C, Wilkinson G S. 2020. Behaviour, biology and evolution of vocal learning in bats. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **375** (1789). DOI: 10.1098/rstb.2019.0061.
- Wilkinson G S. 2003. Social and vocal complexity in bats. In: DeWaal F B M, Tyack P L eds. *Animal Social Complexity: Intelligence, Culture, and Individualized Societies*. Cambridge: Harvard University Press, 322-341.
- Wu X, Pang Y, Luo B, Wang M, Feng J. 2018. Function of distress calls in least horseshoe bats: a field study using playback experiments. *Acta Chiropterologica*, **20** (2): 455-464.
- Yovel Y, Rechavi O. 2023. AI and the doctor dolittle challenge. *Current Biology*, **33** (15): R783-R787.
- Zhang C M, Ji L G, Li Z J, Lucas J R, Feng J, Sun C N, Jiang T L. 2024. Resting posture drives the evolution of agonistic displays in bats. *Evolution*, **78** (5): 964-970.
- Zhang C M, Sun C N, Wang Z Q, Lin P C, Xiao Y H, Metzner W, Feng J, Jiang T L. 2021. Minor modification of frequency modulated call parameters underlies a shift in behavioral response in the Great Himalayan leaf-nosed bats, *Hipposideros armiger*. *Journal of Mammalogy*, **102** (2): 457-467.
- Zhang C M, Zheng Z Q, Lucas J R, Wang Y C, Fan X, Zhao X, Feng J, Sun C N, Jiang T L. 2024. Do bats' social vocalizations conform to Zipf's law and the Menzerath-Altmann law? *iScience*, **27** (7). DOI: 10.1016/j.isci.2024.110401.
- Zhang K K, Liu T, Liu M X, Li A Q, Xiao Y H, Metzner W, Liu Y. 2019. Comparing context-dependent call sequences employing machine learning methods: An indication of syntactic structure of greater horseshoe bats. *Journal of Experimental Biology*, **222** (24). DOI: 10.1242/jeb.214072.
- Zhang K K, Yu Y P, Liu T, Ding J N, Gu H, Feng J, Liu Y. 2024. Universal patterns and differences in graded aggressive calls of greater horseshoe bats from distant populations. *Animal Behaviour*, **210**: 153-178.
- Zhang L B, Jones G, Parsons S, Liang B, Zhang S Y. 2005. Development of vocalizations in the flat-headed bats, *Tylonycteris pachypus* and *T. robustula* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica*, **7** (1): 91-99.
- Zhao X, Jiang T L, Gu H, Liu H, Sun C N, Liu Y, Feng J. 2018. Are aggressive vocalizations the honest signals of body size and quality in female Asian particoloured bats? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **72**: 1-16.
- Zhao X, Jiang T L, Liu H, Wang Y Z, Liu Y, Feng J. 2019. Acoustic signalling of aggressive intent in the agonistic encounters of female Asian particoloured bats. *Animal Behaviour*, **149**: 65-75.
- Zuberbühler K. 2020. Syntax and compositionality in animal communication. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **375** (1789). DOI: 10.1098/rstb.2019.0062.
- 江廷磊, 赵华斌, 何彪, 张礼标, 罗金红, 刘颖, 孙克萍, 余文华, 吴毅, 冯江. 2020. 中国蝙蝠生物学研究进展及其保护对策. *兽类学报*, **40** (6): 539-559.
- 魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 蒋学龙, 刘少英, 胡义波, 葛德燕, 李保国, 杨光, 李明, 周江, 李松, 李晟, 余文华, 陈炳耀, 张泽钧, 周材权, 吴诗宝, 张立, 陈中正, 陈顺德, 邓怀庆, 江廷磊, 张礼标, 石红艳, 卢学理, 李权, 刘铸, 崔雅倩, 李玉春, 何锸. 2025. 中国兽类名录 (2024版). *兽类学报*, **45** (1): 1-16.