
蝙蝠的回聲定位

吳忠信

國立臺灣師範大學 生命科學系

摘要

自然界中大多數食蟲性蝙蝠使用超聲波定位(echolocation)來捕捉獵物或躲避障礙物，牠們利用喉部肌肉的快速收縮產生超聲波，然後將超聲波經由嘴或鼻子發射出去，同時也會利用顯著突出的耳朵不斷地收集來自獵物或障礙物的回聲。當回聲進入耳朵以後會在內耳的耳蝸內將聲波的訊息轉換成神經訊號，再由聽神經將聽覺訊息傳至延腦後投射到中腦的下丘，然後由下丘的神經元將訊息傳到視丘，再由視丘送到大腦顳葉的聽覺皮層。研究指出蝙蝠中樞神經系統對於回聲的強度、頻率、時程與方向多具有選擇性。藉由比對發射聲波與返回超聲的變化，蝙蝠中樞神經系統能精確偵測獵物的所在位置、移動方向、速度快慢、體型大小；甚至表面的細部構造。

壹、研究蝙蝠回聲定位的歷史

蝙蝠在中國早就深植百姓的心中，從取其諧音『福』，再從其自然的生活習性倒懸而睡，象徵『福到』，吉祥的象徵意義深植人心歷久不衰。關於蝙蝠生活習性的觀察，唐朝詩人元稹在《景中秋》曾說到：「簾斷螢火入，窗明蝙蝠飛」。雖然蝙蝠並不喜歡明亮的地方，但是明亮的地方蚊蟲也

多，正是牠飽餐一頓補充養分的最佳去處。關於蝙蝠如何能在黑暗夜晚捕食昆蟲的研究則始於十七世紀末期，當時有一位義大利籍科學家 Lazarro Spallanzani 將蝙蝠與貓頭鷹放置於微弱燈光的密室內，結果發現二者均能辨識方位並且躲避障礙。但是如果將此二種動物置於完全黑暗的密室內，則只有蝙蝠能輕易的辨識方位並且躲避障礙，而貓頭鷹則常常撞上飛行路徑上的障礙物，因此認為蝙蝠可能利用第六感(sixth sense)來辨識方位。他將此一觀察結果公諸世人，希望其他科學家能設計實驗來解開蝙蝠能在黑暗中辨識方位的難題。後來有一位瑞士籍的科學家 Charles Jurine 實驗發現：如果將蝙蝠一側的耳朵堵住，則會喪失方向感並且無法躲避黑暗中的障礙物，因此推論蝙蝠可能是利用耳朵來「看」東西，可惜此一觀點並不被當時的科學家接受。約莫過了 150 年後 (西元 1930 年)，有一位哈佛大學的大學生 Donald R. Griffin，利用一種可將人類耳朵所無法聽到的蝙蝠超高頻率聲波轉換成人類可聽到聲音的特殊儀器，解開了 Spallanzani 提出的難題。Griffin 發現蝙蝠利用超聲波來辨識方位並且對目標物作定位，而提出回聲定位(echolocation)一詞來描述蝙蝠利用超聲波辨識方位的行為，

後來科學家也常常將蝙蝠所利用的特殊聲納系統稱為生物聲納(biosonar)，以便和國防、交通或工業上所使用的聲納作區別。

貳、並非所有的蝙蝠均會使用回聲定位

在分類階層中蝙蝠所屬的翼手目(Chiroptera)有兩個亞目：大翼手亞目(Megachiroptera)與小翼手亞目(Microchiroptera)。大翼手亞目的蝙蝠通常只有存在舊大陸熱帶地區，例如狐蝠具有較其他蝙蝠大的體型，以水果、花蜜和花粉為食物，大多依賴視覺與嗅覺來尋找食物，因此並沒有使用超聲波的回聲定位系統來捕食獵物。但有研究指出某些大翼手亞目的蝙蝠(例如埃及的果實蝠)會利用回聲定位系統來找尋回家的路徑。小翼手亞目的蝙蝠為了捕食飛翔於空中的昆蟲特別發展出一套完備的回聲定位系統，此類蝙蝠會發出一般人類耳朵聽不到 20 千赫(kHz)以上的聲音並利用反射的回聲來定位獵物或障礙物，這種 20 千赫以上的音波稱為超聲波，這種能力可以讓蝙蝠清楚定位出昆蟲的距離、方向和形狀，以及障礙物和自己本身的位置所在。全世界大約有 70%的蝙蝠會使用超聲波來回聲定位，此類蝙蝠通常只有在回聲定位時才會發出超頻的定位聲(orientation sound)；而在棲息時與同伴間的溝通聲音以及母蝠與幼蝠之間的聯繫聲音大多屬於人耳可以收聽到的交談聲(communication sound)。在台灣的蝙蝠除台灣狐蝠外，其餘 21 種蝙蝠均能

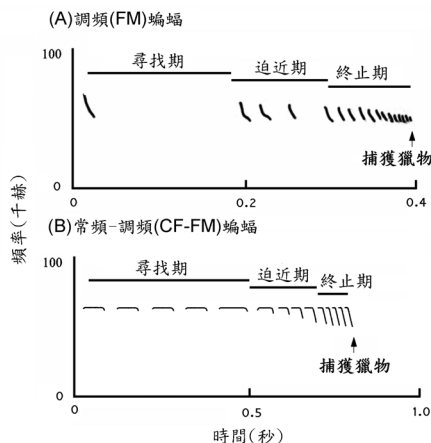
夠利用超聲波來回聲定位。

參、蝙蝠回聲定位時期超聲波的特性變化

蝙蝠回聲定位期間所發出的超聲波類型有很大變化(圖一)，例如超聲波的重複率(pulse repetition rates)通常會隨著接近獵物而逐漸增加。蝙蝠在尚未接近獵物時所發出超聲波的重複率較慢，一旦發現並接近獵物時，發出超聲波的重複率便會加快，以隨時掌握獵物移動的方向與位置，直到捕獲獵物或是獵物逃逸。基本上，蝙蝠覓食時所使用的超聲波可分成三個階段，第一階段稱為尋找期(search phase)，音波的重複率每秒約有 10 個左右；第二階段為迫近期(approach phase)，此期音波的重複率大概每秒有 120-200 次，此時可對獵物之位置及距離加以判定；最後為蝙蝠接近所欲捕獲獵物之半公尺前，直到捕獲獵物或被獵物脫逃，此時發出之音波的重複率甚為密集，稱之終止期(terminal phase)。美國密蘇里大學任晃蓀教授的許多關於北美大棕蝙蝠中樞聽覺神經元的研究報告，證明增加音波的重複率會提高蝙蝠中樞神經下丘神經元對於回聲的強度、頻率、時程與方向的選擇性(Jen et al. 1999, 2001, 2002)。

此外，蝙蝠發出的超聲波依其頻率的改變情形大致可分為二型(圖一)，第一型為調頻型蝙蝠(frequency modulated bats，簡稱 FM 蝙蝠)，FM 蝙蝠所發出的超聲波在每一瞬間均有所不同，此類蝙蝠可在 1-5

毫秒間發射出數十個高頻變化之音波領域，波長通常較短，音訊較複雜，多由口中發出，這種音波能迅速判定出所尋目標之方向、距離及特徵，台灣小翼手亞目蝙蝠中的台灣葉鼻蝠與台灣蹄鼻蝠類屬於此類型。另一型為常頻-調頻型蝙蝠（constant frequency- frequency modulated bats，簡稱 CF-FM 蝙蝠），CF-FM 蝙蝠會先發出一段較單調的常頻(CF)的聲波，波長較長，約 13-25 毫秒間一次律動，聲波所包含之訊息較少。有些研究指出飛行中此類蝙蝠在發射常頻(CF)的回聲定位超聲波時，蝙蝠中樞聽覺神經元能藉由**都卜勒效應(Doppler effect)**所造成回聲與發射聲之頻率間的微小差異，正確的判斷飛行中昆蟲的速度，此類蝙蝠發出的超聲波主要由鼻孔發射出，經由鼻葉來控制發出的方向，並在結束時會伴隨調頻(FM)音波，台灣小翼手亞目蝙蝠中的台灣寬耳蝠與寬吻鼠耳蝠類屬於此類型。



圖一 調頻型(A)與常頻-調頻型(B)蝙蝠在回聲定位期間所發出超聲波的類型變化。

肆、蝙蝠的回聲定位系統

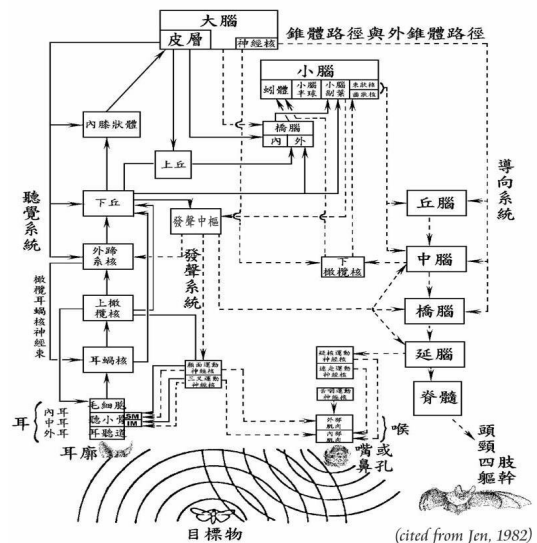
關於蝙蝠如何利用回聲定位來捕食獵物或躲避障礙物，Jen (1982) 的研究報告指出蝙蝠的回聲定位系統包含了發聲 (vocalization)、聽覺 (audition) 與導向 (orientation) 三大系統 (圖二)。蝙蝠回聲定位時，會利用喉頭肌肉快速收縮產生高頻率的音波，並以嘴或鼻發出，音波碰觸到前面的物體，再反射回耳際，藉由這套音波定位判斷前方物體位置以作為巡弋或導航系統。由於蝙蝠具有奇怪且多變化的鼻葉及外耳殼，這些複雜且多樣的外形構造，往往給人怪異醜陋的印象，但是此構造為蝙蝠發射超聲波的巧妙發射器。例如台灣蹄鼻蝠與台灣葉鼻蝠具有突出而多分葉的鼻葉，可以任意改變發出聲音的類型與發射方向，使其適合在茂密的樹林中捕食飛行的昆蟲。此外，使用回聲定位的蝙蝠通常具有顯著突出的耳朵，能夠協助蝙蝠不斷地收集並且放大來自獵物或障礙物的回聲。一般而言，具有較大型耳朵的蝙蝠能夠收集到更多且更細微的回聲特性，因此使得此類蝙蝠比較能在茂密的樹林下層捕食飛行的昆蟲。至於沒有鼻葉與大型耳朵的蝙蝠，則多半只能在較空曠的地區活動或覓食。

蝙蝠的聽覺神經系統可以計算傳出發出聲波與回聲之間的時間差，藉由比對發射聲波與返回超聲的變化，蝙蝠能精確偵測獵物的所在位置、移動方向、速度快慢、體型大小；甚至表面的細部構造。蝙蝠的超聲波回聲定位系統非常精確，有些種類

的蝙蝠可在 5 公尺內定位出直徑 1.9 公分的球體。蝙蝠回聲定位時，自獵物表面折返的回聲會進入蝙蝠外耳道並且震動鼓膜，然後再經由中耳道的三塊聽小骨把來自鼓膜的震動放大並傳送到內耳的耳蝸 (cochlea)。在中耳內的機械性震動會在內耳轉變成由耳蝸內淋巴液傳遞的液體波動，而這些波動會使耳蝸基底膜(basilar membrane)上方科蒂氏器(organ of Corti)的毛細胞(hair cells)彎曲而將聲波的訊息轉換成神經訊號，再由聽神經將聽覺訊息傳至延腦後投射到中腦的下丘 (inferior colliculus)，然後由下丘的神經元將訊息傳到視丘後，再由視丘將訊息傳送到大腦顳葉 (temporal lobe) 的聽覺皮層 (auditory cortex)。

許多研究指出蝙蝠中樞聽覺神經元對於回聲的強度 (amplitude)、頻率 (frequency)、時程 (duration) 與方向 (direction) 多具有選擇性。食蟲蝙蝠的中樞聽覺神經系統能夠利用這些回聲的特性精準的定位出目標，然而自然界中可能出現同時有許多相同種類的蝙蝠在同一個區域內飛行覓食，如何正確判斷耳朵所接收到的超聲波是來自獵物折返的回聲或是鄰近蝙蝠發出的超聲波，此問題迄今科學家並沒有定論。由於自然界中蝙蝠所接收到的回聲與其發射聲的音量大小與頻率高低都不一樣，唯獨二者的時程是相同的，因此中樞神經系統對超聲波時程的選擇性可能提供蝙蝠一個正確判斷回聲的重要機制。為證明此一假說，筆者曾在美國密蘇里大

學任晃蒸教授教授的研究室，模擬了蝙蝠在自然界中發出的超聲波與回聲來刺激蝙蝠的中樞神經系統並且利用電生理的方法紀錄蝙蝠中樞神經元的活動。此外，也模擬了不同時程的超聲波與回聲來刺激蝙蝠的中樞神經系統，結果發現蝙蝠的中樞神經元對於超聲波與回聲的時程相同時，具有最佳的選擇性。由此一結果可以推測中樞神經系統對超聲波時程的選擇性，可能是提供蝙蝠正確判斷自身回聲的重要依據。



圖二 蝙蝠的回聲定位系統包含了聽覺、發聲與導向三大系統。(資料引自 Jen 1982)

伍、台灣蝙蝠回聲定位的研究現況

在野外由於蝙蝠觀測不易，為研究蝙蝠的回聲定位系統，許多科學家使用蝙蝠偵測器來記錄蝙蝠的超聲波並且利用聲波來判別蝙蝠種類，蝙蝠偵測器可將蝙蝠的

超聲波轉換人耳可以聽到或被儀器所記錄的聲音訊號，藉由蝙蝠偵測器的協助，科學家可以記錄到許多關於蝙蝠的生態與生理資料，而民眾對於蝙蝠的回聲定位也能夠有更多的了解。過去台灣有關蝙蝠的研究，多半集中在分類、生殖、活動模式、食性和行爲；然而，關於蝙蝠回聲定位的研究報告似乎並不多見，除日籍松村澄子博士曾收錄部分台灣蝙蝠的超聲波資料外，趙念民(2001)的碩士論文則使用 Anabat II 蝙蝠偵測器收集並分析東亞家蝠 (*Pipistrellus abramus*)、摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*)、台灣小蹄鼻蝠 (*Rhinolophus monoceros*) 及台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 四種蝙蝠的超聲波在物種間的差異性。而筆者目前在行政院農業委員會的研究經費補助下，設置了關於台灣蝙蝠的聲音資料網頁，並且利用 Pettersson D98 型的蝙蝠超聲波偵測器，著手收集臺灣蝙蝠的聲紋相關資料。

陸、蝙蝠發展回聲定位的重要性

蝙蝠發展出超聲波定位有何好處呢？除了在夜時可充分利用昆蟲資源外，另外就棲息於洞穴的蝙蝠而言，有了超聲波定位能力，可讓蝙蝠毫無拘束地住在黝黑的洞穴深處，而一般捕食動物甚少會侵入洞穴深處，因此可降低蝙蝠被捕食的機會，這也是洞穴蝙蝠易形成一大聚群的理由之一 (林良恭，李玲玲和鄭錫奇，1997)。蝙蝠回聲定位除上述功能之外，也有研究發現同種蝙蝠發出不同的超聲波可能會創

造出新物種的蝙蝠。美國波士頓大學的 Tigga Kingston 和 英國倫敦大學的 Stephen Rossiter 在印尼捕捉蝙蝠時，發現大耳蹄鼻蝠 (*Rhinolophus philippinensis*) 有三種不同的體型，雖然牠們住在同一區域，不過不同體型的蝙蝠之間卻從未相互交配以產生後代。為何會如此呢？他們發現關鍵在於蝙蝠的回聲定位所發出的超聲波範圍不同，體型最大的大耳蹄鼻蝠發出 27.2 KHz 的超聲波，而體型中等和較小的大耳蹄鼻蝠則發出分別是 40.5 kHz 和 54 kHz 的超聲波，此三種同種卻不同體型的蝙蝠所使用的超聲波剛好各差了 13.5 kHz，因此某一體型的蝙蝠可能無法聽到其他不同體型蝙蝠的叫聲。由於高頻的聲音比較適合掃描較小的獵物，因此不同體型的蝙蝠也各自追逐不同大小的昆蟲，叫聲頻率的改變影響了同種蝙蝠在食性和交配行爲的隔離，因此可能造成蝙蝠新物種化的機會。

註：**都卜勒效應 (Doppler effect)**—當聲源與觀察者間彼此有相對運動時，以致觀察者所聽到的頻率與聲源所發出的原始頻率有所不同，稱之為都卜勒效應。

參考資料

1. 任晃蓀 (1984) 蝙蝠及其聲納系統。科學月刊 15：802-806。
2. 林良恭，李玲玲，鄭錫奇 (1997) 台灣的蝙蝠。國立自然科學博物館。
3. 趙念民(2001) 用回聲定位叫聲特性鑑別 (下轉第 27 頁)