

同地共栖四种蝙蝠食性和回声定位信号的差异及其生态位分化*

马杰^{1,3} Walter METZNER² 梁冰¹ 张礼标¹ 张劲硕¹
张树义^{1**} 沈钧贤^{3**}

1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080

2. Department of Physiological Science, UCLA, Los Angeles, CA 90095-1606, USA

3. 中国科学院生物物理研究所视觉信息加工重点实验室, 北京 100101

摘要 本研究于2002年5月初至2003年9月中旬在北京房山区霞云岭四合村蝙蝠洞进行, 分析了共栖同一山洞四种蝙蝠的形态特征、食性和回声定位信号。大足鼠耳蝠食谱中以宽鳍鱲等三种鱼为主(体积百分比为53%), 回声定位主频 41.87 ± 1.07 kHz; 马铁菊头蝠主要掠捕鳞翅目昆虫(73%), 恒频叫声主频 74.70 ± 0.13 kHz; 中华鼠耳蝠以近地面或在地表活动的鞘翅目昆虫步甲类和埋葬甲类为主要食物(65.4%), 声脉冲主频较低 35.73 ± 0.92 kHz; 白腹管鼻蝠捕食花萤总科和瓢虫科等鞘翅目昆虫(90%), 回声定位信号主频为 59.47 ± 1.50 kHz。结果证实同地共栖四种蝙蝠种属特异的回声定位叫声和形态结构的差异, 以及不同的捕食生境和捕食策略, 导致取食生态位分离是四种蝙蝠同地共栖的原因 [动物学报 50(2): 145-150, 2004]。

关键词 蝙蝠 回声定位 食性 同地共栖种 生态位

Differences in diet and echolocation in four sympatric bat species and their respective ecological niches*

MA Jie^{1,3}, Walter METZNER², LIANG Bing¹, ZHANG Li-Biao¹, ZHANG Jin-Shuo¹,
ZHANG Shu-Yi^{1**}, SHEN Jun-Xian^{3**}

1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China

2. Department of Physiological Science, UCLA, Los Angeles, CA 90095-1606, USA

3. Laboratory of Visual Information Processing, Institute of Biophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract The morphology, diet and echolocation characteristics of four bat species roosting in the same cave were studied in Fangshan District of Beijing from the beginning of May, 2002 to the middle of September, 2003. The four sympatric species were: Rickett's big-footed bat *Myotis ricketti*, Large mouse-eared bat *M. chinensis*, Greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* and Greater tube-nosed bat *Murina leucogaster*. *M. ricketti*, comprising 68.8% of the individuals found in the cave, always foraged on freshwater fishes, such as *Zacco platypus* (Cyprinidae, Leuciscinae) and two minnows (*Carassius auratus* and *Phoxinus lagowskii*). Its brief frequency-modulated (FM) echolocation pulse contained most energy at 41.87 ± 1.07 kHz. *R. ferrumequinum* preyed mostly on moths (Lepidoptera, Insecta; 73% of volume percentage) and emitted calls with a constant frequency (CF) component around 74.70 ± 0.13 kHz. The dominant prey of *M. chinensis* consisted of ground-dwelling beetles (65.4%, Carabidae and Silphidae, Coleoptera). It emit-

2003-11-14 收稿, 2004-01-17 接受

* 国家自然科学基金杰出青年基金 (No. 30025007) 和面上基金 (No. 30170250)、重大研究计划 (No. 90208012)、中国科学院知识创新工程创新项目及其重要创新方向 (KSCX3-IOZ-03, KSCX2-SW-118)、科技部基础研究重大项目前期研究专项 (2100CCA00700)、美国国家卫生研究所基金 (National Institutes of Health-NIH) (DC05400-01A1) 和中国科学院—英国皇家学会合作项目资助 [This research was funded by the National Natural Science Foundation of China (No. 30025007, 30170250, 90208012), the Innovative Program and Grants of Chinese Academy of Sciences (KSCX3-IOZ-03, KSCX2-SW-118), Special Prephase Project on Basic Research of National Department of Science and Technology (No. 2100CCA00700), National Institutes of Health (USA) Grants DC05400-01A1 (Walter Metzner), and the CAS-Royal Society Collaboration Grant]

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: zhangsy@i1.net.cn; shenjx@sun5.ibp.ac.cn

ted FM calls with a characteristic frequency at 35.73 ± 0.92 kHz. Finally, *M. leucogaster* used high frequency calls (max. energy around 59.47 ± 1.50 kHz) to detect small aerial beetles (90 %) of Cantharoidea and Coccinellidae. These results demonstrated that the four sympatric bat species were highly adapted to different foraging habitats and strategies which is also reflected in the remarkably different, species-specific echolocation calls and morphological characteristics. The present work suggests that the trophic resource partitioning and spatial differences in foraging niches represent the major mechanism for the coexistence of this particular bat community [Acta Zoologica Sinica 50 (2): 145 - 150, 2004].

Key words Bat, Echolocation, Diet, Sympatric species, Niche

生态位分化是多种蝙蝠同地共栖的关键 (Gause, 1934)。Gaisler (1979) 认为蝙蝠通过采取不同捕食策略和食物资源分化 (如主要食物成分) 而避免种间竞争。大鼠耳蝠 (*Myotis myotis*) 和尖耳鼠耳蝠 (*M. blythii*) 不仅形态相似, 且为典型的同地共栖种, 食性检测发现前者喜掠捕在地面活动的步甲类 (Carabid beetle: Carabidae), 而后者习惯于取食蠹斯类昆虫 (Arlettaz and Perrin, 1995; Arlettaz et al., 1997)。北美鼠耳蝠 (*M. auriculus*) 和北美长耳鼠耳蝠 (*M. evotis*) 亦为形态相似同地共栖蝙蝠, 长期被误认为相同种 (Genoways and Jones, 1969), 但分析食性和捕食策略证实前者主要捕食夜行性蛾类, 后者食谱中多为甲虫 (Black, 1974)。大耳蝠 (*Plecotus auritus*) 和水鼠耳蝠 (*M. daubentonii*) 栖息于相同的环境, 但它们选择不同栖息地微环境, 且捕食对象分化 (Swift and Racey, 1983)。Kunz and Lumsden (2003)、Arlettaz et al. (2000) 认为食物资源竞争影响蝙蝠的种群格局, 同一山洞的几种蝙蝠种间竞争明显 (Gause, 1934), 它们能分享栖息环境应与生态位分化不可分割 (Swift and Racey, 1983)。因此捕食生态位分离是多种蝙蝠同地共栖的关键因素 (Arlettaz, 1999)。

小蝙蝠亚目 (Microchiroptera) 种类喜群居, 且不同种类常栖同一生境, 不同种类同地共栖的机制尚不清楚。小蝙蝠类群主要依靠回声定位搜寻和掠捕食物 (Fenton, 1985a; 马杰等, 2002), 不同种蝙蝠具有独特的掠捕策略和捕食生境, 并对应种属特有的回声定位信号 (冯江等, 2002; Patterson et al., 2003); 反之, 回声定位差异使不同种蝙蝠适应捕食空间分离和食物资源分化。本文从食物组成、回声定位特征并结合形态差异和捕食策略, 探讨北京房山一山洞四种蝙蝠同地共栖的机制。

1 材料与方 法

从 2002 年 5 月初至 2003 年 9 月中旬 (2002

年 11 月初至 2003 年 3 月底蝙蝠冬眠期除外), 在北京市房山区霞云岭乡四合村 ($115^{\circ}59'N$, $39^{\circ}43'E$) 蝙蝠洞进行野外实验和粪便取样。该洞深约 1 000 m, 洞口朝西, 宽、高分别为 11 m 和 1.5 - 2.0 m, 蝙蝠栖息处温度 10 - 15 $^{\circ}C$, 湿度 80% 以上。蝙蝠洞周边为典型石山, 海拔 900 - 1 200 m, 植被较丰富, 山沟有少量农田。植被主要乔木有圆柏 (*Pinus tabulaeformis*)、侧柏 (*Sadina chinensis*)、蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 和辽东栎 (*Q. liaotungensis*), 灌木和草本丰富。石洞以北 8 km 有一水库, 放养数种鱼类。

每两周一次对蝙蝠进行 2 - 3 天调查。从夜间 20:00 至次日 1:00 在洞口悬挂雾网, 共捕捉进洞大足鼠耳蝠 109 只、马铁菊头蝠 32 只、白腹管鼻蝠 30 只和中华鼠耳蝠 35 只。记录种类、性别, 测量部分个体体重 (弹簧秤测量, 精确到 0.1 g)、前臂长、头体长、耳长和后足长 (精确度为 1 mm)。将捕获的回洞蝙蝠置于干净小布袋, 次日清晨收集粪便, 分别用指形塑料管收集蝙蝠粪便并用 70% 酒精保存待分析。采集蝙蝠洞和水库周围的昆虫标本, 以及调查水库内鱼的种类, 作为粪便残余物鉴定的参照标本 (Whitaker, 1987)。在解剖镜 (Olympus) 下将样品置培养皿中分析, 对食物残渣分类依据参照标本 (Whitaker, 1987; 郑乐怡、归鸿, 1999); 鱼的分类主要依据鱼鳞特征 (Chu, 1935)。目测粪便中各成份体积百分比 (Whitaker, 1987)。对食物体积百分比和主要食物成分的差异进行 χ^2 检验, 差异显著水平为 $P < 0.05$ 。

采用超声波探测器 (D980, Pettersson Elektronik) 记录四种蝙蝠飞行状态下 (录音室 16 m \times 5 m \times 4 m) 发射的回声定位信号, 经频率变换为原始频率的 1/10 后, 以频率 22.05 kHz 采样, 衰减 120 dB, 用 Batsound Pro (Version 3.10, Pettersson Elektronik) 录入电脑, 并分析回声定位信号频率、时程与脉冲间隔, 以平均值 \pm 标准差表示。

表 1 四种蝙蝠的形态参数

Table 1 The morphological data of four sympatric bats

参数 Parameter	大足鼠耳蝠 <i>M. ricketti</i> (<i>n</i> = 40)	马铁菊头蝠 <i>R. ferrumequinum</i> (<i>n</i> = 22)	中华鼠耳蝠 <i>M. chinensis</i> (<i>n</i> = 33)	白腹管鼻蝠 <i>M. leucogaster</i> (<i>n</i> = 25)
雌雄比 /	21/ 19	12/ 10	16/ 17	13/ 12
体重 Body mass (g)	22.5 ± 3.5	27.0 ± 0.7	26.5 ± 5.5	9.5 ± 2.6
前臂长 Forearm (mm)	55.2 ± 0.9	57.5 ± 3.5	62.5 ± 5.5	41.5 ± 1.0
后足长 Length of hind feet (mm)	20.4 ± 1.5	11.6 ± 0.7	13.8 ± 1.3	10.9 ± 0.7
头体长 Length of body and head (mm)	67.8 ± 1.5	64.0 ± 3.0	72.5 ± 7.5	57.0 ± 2.3
耳长 Length of ear (mm)	18.5 ± 2.5	22.1 ± 2.2	24.5 ± 0.5	18.6 ± 0.3

表 2 四种蝙蝠的食性组成及体积百分比 (%)

Table 2 Percentage frequency of each prey category in faecal pellets of four bats (%)

食物组成 Food items	大足鼠耳蝠 <i>M. ricketti</i> (<i>n</i> = 109)	马铁菊头蝠 <i>R. ferrumequinum</i> (<i>n</i> = 32)	中华鼠耳蝠 <i>M. chinensis</i> (<i>n</i> = 35)	白腹管鼻蝠 <i>M. leucogaster</i> (<i>n</i> = 30)
宽鳍鱲 <i>Z. platypus</i>	46			
鲫鱼 <i>C. auratus</i>	3			
洛氏鱮 <i>P. lagowskii</i>	4			
同翅目 Homoptera	16	8	6	
膜翅目 Hymenoptera	2	8	3	5
鞘翅目 Coleoptera	11	9	65.4	90
鳞翅目 Lepidoptera	8	73	3	2
半翅目 Hemiptera	3		5	2
双翅目 Diptera	4	2	17.6	1
未鉴定昆虫 Unidentified insects	3	5		

2 结 果

2.1 群落结构及形态特征

蝙蝠群落由 4 种蝙蝠组成。主要种类是大足鼠耳蝠 (*Myotis ricketti*)，种群数量约 2 000 只；常见种类还有马铁菊头蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*)、中华鼠耳蝠 (*M. chinensis*) 和白腹管鼻蝠 (*Murina leucogaster*)，种群数量均约 100 只。中华鼠耳蝠体形最大，白腹管鼻蝠最小，大足鼠耳蝠耳长最大，后足最长 (表 1)。

2.2 食性特征

大足鼠耳蝠主要捕食鱼类，其余三种蝙蝠为食虫性 (表 2)。大足鼠耳蝠食谱中鱼类体积百分比占 53%，且分析的 109 个粪便样本中有 75 个含宽鳍鱲 (*Zacco platypus*)、鲫鱼 (*Carassius auratus*) 和洛氏鱮 (*Phoxinus lagowskii*) 残余物，含鱼类食物的样本占总量的 68.8%，显著多于含其它食物的样本 ($\chi^2 = 15.4$, $df = 1$, $P < 0.05$)，且宽鳍鱲出现频率显著高于其它两种鱼类 ($\chi^2 = 28.7$, $df = 1$, $P < 0.05$)；同翅目和鞘翅目昆虫在大足鼠

耳蝠食谱中也占一定比例。其余三种蝙蝠均食虫，且捕食对象有一定选择，马铁菊头蝠主要捕食鳞翅目昆虫，中华鼠耳蝠喜掠捕步甲科和埋葬甲科等鞘翅目昆虫，双翅目次之；花萤总科和瓢虫科等小型飞虫在白腹管鼻蝠食谱中为主要成分；且白腹管鼻蝠食谱中鞘翅目所占体积百分比显著多于中华鼠耳蝠 ($\chi^2 = 3.89$, $df = 1$, $P < 0.05$)。

2.3 回声定位信号分析

四种蝙蝠除马铁菊头蝠回声定位信号为 FM/CF/FM 外，其它三种均为调频型 (FM) (图 1)。大足鼠耳蝠飞行叫声多为单谐波，脉冲下扫最低，仅 49.7% 捕食脉冲有两谐波，但第二谐波较弱；马铁菊头蝠叫声时程最长，叫声始末常有短时程调频成分 (F1 和 F2)，且终末 F2 扫频较 F2 的宽，在猎捕食物的末期，F1 和恒频部分往往消失，仅有 F2 成分；中华鼠耳蝠主频最低，扫频下限仅高于大足鼠耳蝠；白腹管鼻蝠叫声频率较高，叫声主频、脉冲上限和下限均高于前述两种调频蝙蝠，时程最短，约 10% 的脉冲有较弱第二谐波 (表 3)。

表 3 四种蝙蝠的回声定位信号特征

Table 3 The characteristics of the echolocation calls of four bats

	大足鼠耳蝠 <i>M. ricketti</i> ($n=40, m=120$)	马铁菊头蝠 <i>R. ferrumequinum</i> ($n=25, m=80$)	中华鼠耳蝠 <i>M. chinensis</i> ($n=30, m=100$)	白腹管鼻蝠 <i>M. leucogaster</i> ($n=24, m=80$)
声音图谱类型 Types of the sonogram	FM	FM/ CF/ FM	FM	FM
主频率 Frequency with most energy (kHz)	41.87 \pm 1.07	74.70 \pm 0.13	35.73 \pm 0.92	59.47 \pm 1.50
频率范围 Sweep of pulse	81.44 - 27.27	64.33 \pm 2.21 (F1) 59.77 \pm 1.60 (F2)	86.6 - 30.4	101.7 - 45.1
脉冲时程 Pulse duration (ms)	4.67 \pm 0.37	31.90 \pm 5.41	4.85 \pm 0.48	4.01 \pm 0.24
脉冲间隔 Pulse interval (ms)	108.8 \pm 52.8	5.71 \pm 2.30	57.43 \pm 3.59	55.67 \pm 16.62

n 表示蝙蝠个体数, m 表示脉冲数; F1 和 F2 为马铁菊头蝠叫声始末段调频成分。

n and m represent the number of bats and echolocation calls, respectively; F1 and F2 refer to the beginning and end frequency-modulated parts of calls of *R. ferrumequinum*.

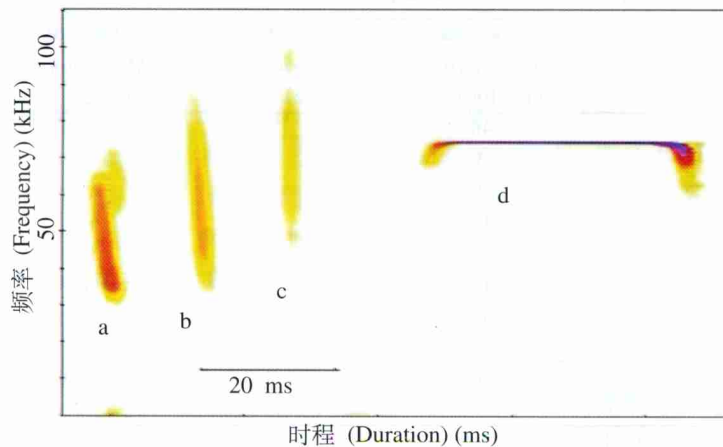


图 1 四种蝙蝠的回声定位叫声语谱图比较

a: 大足鼠耳蝠。b: 中华鼠耳蝠。c: 白腹管鼻蝠。d: 马铁菊头蝠。

Fig. 1 The comparison of ultrasonic sonograms of four bats

a: *M. ricketti*. b: *M. chinensis*. c: *M. leucogaster*. d: *R. ferrumequinum*.

3 讨论

食物资源分化是四种蝙蝠能同地共栖的关键。大足鼠耳蝠主要捕食鱼类, 有 68.8% 的调查样本发现有鱼类残余物, 显著高于其它食物组分, 且以宽鳍鱲居多。因此大足鼠耳蝠主要捕食鱼类。宽鳍鱲为一种喜在水体浅层活动的小型淡水鱼, 体长不超过 11 cm (王鸿媛, 1984), 其常在水面觅食或捕食飘落水面的昆虫。宽鳍鱲采食时在水面产生波纹或其身体暴露出水面的部分, 易被大足鼠耳蝠探测到而捕获。另外, 在大足鼠耳蝠食谱中昆虫占 47%, 表明该蝙蝠在以鱼类为主要食物的同时, 也捕获一定量的昆虫。马铁菊头蝠食谱中鳞翅目夜蛾类占绝大部分, 而其它昆虫较少。Ransome (1991) 和 Degn (1983) 发现马铁菊头蝠食物主要包括鳞翅目昆虫, 还有一些粪金龟属 (*Geotru-*

pes)、鳃金龟属 (*Melolontha*) 和蜉金龟属 (*Aphodius*) 的种类。中华鼠耳蝠和白腹管鼻蝠都以鞘翅目昆虫为主要食物, 但是前者主要掠捕近地面活动的步甲类和粪甲类, 后者主要捕食飞行的小型鞘翅目种类如萤火虫、瓢虫等, 且鞘翅目昆虫在中华鼠耳蝠食谱中所占比例显著低于白腹管鼻蝠, 双翅目昆虫在中华鼠耳蝠食谱中所占比例仅次于鞘翅目。Arlettaz et al. (1997) 发现大鼠耳蝠和尖耳鼠耳蝠尽管能混杂栖息, 但是它们捕食环境在空间上严格分开。因此, 四种蝙蝠食谱的主要组分差异很大, 这避免它们对食物资源的竞争。而同地分布不同的蝙蝠种群, 捕食生境和对象过分重叠可能直接导致处于竞争劣势的种群数量下降, 如西欧的小菊头蝠 (*R. hipposideros*) 由于在食物资源竞争中被伏翼 (*Pipistrellus pipistrellus*) 排挤而数量剧减 (Arlettaz et al., 2000)。Arlettaz et al. (1993) 发

现在阿尔卑斯地区栖息在相同山洞的大鼠耳蝠和尖耳鼠耳蝠食谱主成分不同，前者主要掠捕在地表活动的步甲科昆虫，而后者多捕食在草丛上层活动的蠹斯科（Tettigoniidae）种类。通过分析四种蝙蝠的食性特征，我们认为食物资源分化与四种蝙蝠能栖息在同一山洞有关。

四种蝙蝠形态结构的差异与其不同捕食策略密切相关。Fenton and Bogdnowicz (2002) 研究证实，近地面或在地面的掠食者后足较短小、耳较长、耳屏较宽，且体型较大，采用拾遗式（Gleaning）捕食策略。大鼠耳蝠和尖耳鼠耳蝠（Arlettaz, 1999）、中华鼠耳蝠都属于此类。在水面上空捕食的蝙蝠一般后足较大、足距较长、耳较短而耳屏较窄，如墨西哥兔唇蝠（*Noctilio leporinus*）采用拖网式（Trawling）捕食水面鱼类或落于水面的昆虫（Brooke, 1994），用其后足捕获猎物，然后由后足将猎物传递到口中。白腹管鼻蝠等空中捕食者后足较小、足距短、短耳和窄耳屏，而且趋于用翼膜围捕猎物。掠食者用嘴直接捕捉猎物。马铁菊头蝠常悬挂在树枝，探测飞行或爬行的目标，或者沿着相对固定的飞行路线掠捕树冠周围的昆虫或在低空飞行、草地上方活动的昆虫（Kuramoto, 1979; Neuweiler, 1989）。另外，体型（如前臂长）和头部形态（如牙和下颌）的差异还与食物大小或质地有关（Tamsitt, 1967; Ruedi et al., 1990）。

回声定位系统适应不同的捕食生境和猎捕对象，四种蝙蝠捕食生态位在空间上分离。蝙蝠通过回声定位判断自身与目标间的距离，并通过耳间提示（Interaural cues）和耳廓定向效应（Directional effects）对目标进行立体定位（Simmons et al., 1979; Neuweiler, 1989）。耳的形状也是蝙蝠的适应性状，与其回声定位系统密切相关（Fenton and Bogdnowicz, 2002; 赵辉华等, 2003）。因此，耳形不仅是四种蝙蝠显著的形态差异之一，而且听觉系统结构发生变化，并出现不同的捕食策略或习性（Aldridge and Rautenbach, 1987; Arlettaz et al., 1991）。大足鼠耳蝠回声定位主频较低，能探测较远的目标，适合在背景噪音较低的水面捕食，且其发达的后足及长的胫部都利于其捕鱼。中华鼠耳蝠主频很低，且扫频窄、无谐波，因此不适合在很嘈杂的生境捕食，但其擅长于捕食地面活动的步甲类昆虫，与大鼠耳蝠（Kuramoto, 1985）和假吸血蝠属（*Megaderma*）（Neuweiler, 1989）等采取拾遗式捕食的蝙蝠相似，能充分利用猎物发出的叫声或

活动声音发现目标，但不能发现静止猎物（Fenton and Bogdnowicz, 2002; 马杰等, 2002; Ryan and Rand, 2003）。马铁菊头蝠回声定位信号主要成分是恒频，且具有特异的多谱勒频移（Doppler shift）现象，因此振翅昆虫如蛾类或活动目标容易被其发现。其它研究也发现 *Rhinolophus pearsoni*（周江等, 2002）、*R. ferrumquinum*（Jones, 1990; Jones and Rayner, 1989）和 *R. hipposideros*（Jones and Rayner, 1989）多以夜行性鳞翅目昆虫为主要食物；马铁菊头蝠的耳廓大且灵活，能充分收集回声，因此它可以停留在树枝或其它物体上探测目标（Neuweiler, 1989）。白腹管鼻蝠回声定位信号具有高主频、宽扫频的特征，对于探测近距离小型飞行的昆虫有利（Fenton, 1985a, b）。

由于四种蝙蝠取食的主要猎物和游猎生境差异明显，在空间上有独立的捕食生态位，从而避免对食物资源和捕食空间的激烈竞争。四种蝙蝠回声定位信号的差异对应不同的捕食生境和捕食对象，符合“食物资源分化是动物群落在一定生境共存的关键”的生态位理论（Begon et al., 1986），是四种蝙蝠同地共栖的本质。

致 谢 本研究得到北京市房山区霞云岭乡政府李光明乡长、王振高主席，中央电视台田荣先生的大力支持，以及中国科学院动物研究所博士研究生吴庭鹤、陈金平、李文东，中国科学院动物研究所王毅男先生、张俊鹏先生、叶乐夫先生对野外工作给予了热心帮助，一并致谢。

参考文献 (References)

- Aldridge HDJN, Rautenbach IL, 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Mammalogy* 56: 763 - 778.
- Arlettaz R, 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *M. blythii*. *Journal of Animal Ecology* 68: 460 - 471.
- Arlettaz R, Ruedi M, Hausser J, 1991. Field morphological identification of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae): a multivariate approach. *Myotis* 29: 7 - 16.
- Arlettaz R, Ruedi M, Hausser J, 1993. Ecologie trophique de deux espèces jumelles et sympatriques de chauves-souris: *Myotis myotis* et *Myotis blythii* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalia* 57: 519 - 531.
- Arlettaz R, Perrin N, 1995. The trophic niches of sympatric sibling *Myotis myotis* and *M. blythii*: do mouse-eared bats select prey? *Symp. Zool. Soc. London* 67: 361 - 376.
- Arlettaz R, Ruedi M, Ibanez C, Palmirini J, Hausser J, 1997. A new perspective on the zoogeography of the sibling mouse-eared bat species *Myotis myotis* and *M. blythii*: morphological, genetical and ecological evidence. *Journal of Zoology* 242: 45 - 62.
- Arlettaz R, Godat S, Meyer H, 2000. Competition for food by expand-

- ing pipistrelle bat populations *Pipistrellus pipistrellus* might contribute to the decline of lesser horseshoe bats *Rhinolophus hipposideros*. *Biological Conservation* 93: 55 - 60.
- Begon M, Harper JH, Townsend CR, 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Black HL, 1974. A north temperate bat community: structure and prey populations. *Journal of Mammalogy* 55: 138 - 157.
- Brooke A, 1994. Diet of the fishing bat *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae). *Journal of Mammalogy* 75: 212 - 218.
- Chu YT, 1935. Comparative studies on the scales and the pharyngeals and their teeth in Chinese cyprinids with particular reference to taxonomy and evolution. *Shanghai: Biological Bulletin of ST. John's University*, 2: 28 - 159.
- Degn HJ, 1983. Field activity of a colony of Serotine bats. *Nyctalus* 1: 521 - 530.
- Feng J, Chen M, Li ZX, Zhao HH, Zhou J, Zhang SY, 2002. Relationship between echolocation frequency and body size in eight species of horseshoe bats (Rhinolophidae). *Acta Zool. Sin.* 48 (6): 819 - 823 (In Chinese).
- Fenton MB, 1985a. *Communication in the Bats*. Bloomington: Indiana University Press, 7 - 114.
- Fenton MB, 1985b. The feeding behavior of insectivorous bats: echolocation, foraging strategies, and resource partitioning. *Transvaal Museum* 21: 5 - 16.
- Fenton MB, Bogdanowicz W, 2002. Relationships between external morphology and foraging behaviour: bats in the genus *Myotis*. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1 004 - 1 013.
- Gaisler J, 1979. The life of bats in a city. *Myotis* 23: 209 - 215.
- Caule GF, 1934. *The Struggle for Existence*. New York: Hafner, 1 - 163 (reprinted 1964).
- Genoways HH, Jones J K, 1969. Taxonomic status of certain long-eared bats (genus *Myotis*) from the Southwestern United States and Mexico. *The Southwestern Naturalist* 14 (1): 1 - 13.
- Jones G, 1990. Prey selection by the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*): optimal foraging by echolocation? *Journal of Animal Ecology* 59: 587 - 602.
- Jones G, Rayner JMV, 1989. Foraging behavior and echolocation of wild horseshoe bats *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. hipposideros* (Chiroptera, Rhinolophidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25: 183 - 191.
- Kunz TH, Lumsden LF, 2003. *Ecology of cavity and foliage roosting bats*. In: Kunz TH, Fenton MB ed. *Bats Ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, 3 - 89.
- Kuramoto T, 1979. Nursery colony of the Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Bulletin of the Akiyoshi-dai Science Museum* 14: 27 - 44.
- Kuramoto T, 1985. A survey of bat-banding on the Akiyoshi-dai Plateau. *Bulletin of the Akiyoshi-dai Science Museum* 20: 25 - 44.
- Ma J, Shen JX, Zhao HH, Zhang SY, 2002. Echolocation and acoustic communication in bats. *Chinese Journal of Zoology* 37 (6): 79 - 82 (In Chinese).
- Méndez L, Alvarez-Castaneda ST, 2000. Comparative analysis of heavy metals in two species of ichthyophagous bats *Myotis vivesi* and *Noctilio leporinus*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 65: 51 - 54.
- Neuweiler G, 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution* 4 (6): 160 - 166.
- Patterson BD, Willig MR, Steverns R, 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In: Kunz TH, Fenton MB ed. *Bats Ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, 536 - 579.
- Ransome RD, 1991. Family Rhinolophidae. In: Corbet GB, Harris S ed. *The Handbook of British Mammals* (3rd edn). Oxford: Blackwell Science Ltd, 88 - 94.
- Ryan MJ, Rand AS, 2003. Mate recognition in ngara frogs: a review of some studies of brain, behavior, and evolution. *Acta Zool. Sin.* 49 (6): 713 - 726.
- Ruedi M, Arlettaz R, Maddalena T, 1990. Distinction morphologique et biochimique de deux espèces jumelles de chauves-souris: *Myotis myotis* (Bork.) et *Myotis blythi* (Tomes) (Mammalia: Vespertilionidae). *Mammalia* 54: 415 - 429.
- Swift SM, Racey PA, 1983. Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost. *Journal of Zoology* 200: 249 - 259.
- Simmons JA, Fenton MB, O'Farrell MJ, 1979. Echolocation and the pursuit of prey by bats. *Science* 203: 16 - 21.
- Tamsitt JR, 1967. Niche and species diversity in Neotropical bats. *Nature* 13: 784 - 786.
- Wang HY, 1984. *Fishes of Beijing*. Beijing: Beijing Press, 11 - 45 (In Chinese).
- Whitaker JO, Jr, 1987. Food habits analysis of insectivorous bats. In: Kunz TH ed. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Washington (DC): Smithsonian Institution Press, 171 - 189.
- Zhao HH, Zuo MX, Liang B, Zhang XW, Zhang SY, 2003. Correlation between ear length and call frequency in *Rhinolophus*. *Acta Zoologica Sinica* 49 (1): 128 - 133 (In Chinese).
- Zheng LY, Gui H, 1999. *Insect Classification*. Nanjing: Nanjing Normal University Press, 392 - 756 (In Chinese).
- Zhou J, Xie JH, Dai Q, Zeng YJ, Liu JX, Zhang WG, Zhang SY, 2002. Feeding behavioral strategy of *Rhinolophus pearsoni* in summer. *Zoological Research* 23 (2): 120 - 128 (In Chinese).
- 冯江, 陈敏, 李振新, 赵辉华, 周江, 张树义, 2002. 八种菊头蝠回声定位声波频率与体型的相关性. *动物学报* 48 (6): 819 - 823.
- 马杰, 沈均贤, 赵辉华, 张树义, 2002. 回声定位蝙蝠及其声通讯. *动物学杂志* 37 (6): 79 - 82.
- 王鸿媛, 1984. *北京鱼类志*. 北京: 北京出版社, 1 - 45.
- 赵辉华, 左明雪, 梁冰, 张信文, 张树义, 2003. 菊头蝠耳长与叫声频率的相关性. *动物学报* 49 (1): 128 - 133.
- 郑乐怡, 归鸿, 1999. *昆虫分类学* (上、下册). 南京: 南京师范大学出版社, 392 - 756.
- 周江, 谢家骅, 戴强, 曾亚军, 刘建昕, 张文刚, 张树义, 2002. 皮氏菊头蝠夏季的捕食行为对策. *动物学研究* 23 (2): 120 - 128.