

拖网式食鱼蝠——大足鼠耳蝠的形态、回声定位声波及捕食策略

冯 江¹,李振新¹,陈 敏¹,刘 颖¹,张喜臣¹,周 江^{1,2},张树义³
(1. 东北师范大学环境科学系,长春 130024; 2. 贵州师范大学生物系,贵阳 550000; 3. 中国科学院动物研究所,北京 100080)

摘要:大足鼠耳蝠(*Myotis ricketti*)是中国特有蝙蝠,其回声定位声波和捕食策略国内外均无报道,对大足鼠耳蝠该方面的研究报导是国内首次。大足鼠耳蝠体型较大,具有强大的后足,足上有强而有力的弯曲的爪,尾膜和距很长。大足鼠耳蝠回声定位声波为 FM(调频)型,一般具有 1~2 个谐波,主频率较低(37.78 ± 1.04 kHz),调频带较宽(第一谐波频带宽为 42.02 ± 6.98 kHz,第二谐波频带宽为 25.79 ± 7.89 kHz),声脉冲时间较长(2.91 ± 0.54 ms),声脉冲间隔时间变化较大(32.30 ± 15.10 ms),能率环较高($11.27 \pm 5.84\%$);野外观察发现,大足鼠耳蝠主要在低水面上空飞行,利用大足从水面捕食猎物(拖网式捕食),猎物主要由鱼类组成。即分析和讨论了大足鼠耳蝠形态特征、回声定位特征和捕食策略的相互适应性。
关键词:大足鼠耳蝠;形态特征;回声定位;捕食策略;适应性

Morphological features, echolocation calls and foraging strategy in the trawling piscivorous bat: Rickett's big-footed bat *Myotis ricketti*

FENG Jiang¹, LI Zhen-Xin¹, CHEN Min¹, LIU Ying¹, ZHANG Xi-Chen¹, ZHOU Jiang², ZHANG Shu-Yi³
(1. Department of Environmental Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, China; 2. Department of Biological Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550000, China; 3. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1712~1718.

Abstract: The Rickett's big-footed bat (*Myotis ricketti*) is an endemic bat species in China, and the research about its echolocation call and its foraging strategy has not been reported in China or abroad. So the study about the Rickett's big-footed bat in this article is the first report in China. The Rickett's big-footed bat has quite big body, has strong and large feet, and its feet have strong and crooked claws, its tail membrane and its astragalus are quite long. The big-footed bat emits FM (frequency modulated) echolocation with 1 to 2 harmonics, its dominant frequency is low (37.78 ± 1.04 kHz). The band width of modulated frequency is wide (the band width of first harmonics is 42.02 ± 6.98 kHz, and the band width of second harmonics is 25.79 ± 7.89 kHz). The pulse duration (2.91 ± 0.54 ms) of the big-footed bat's echolocation is long relative to other *Myotis* bats, and the interval between pulses has relatively large

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30070108)
收稿日期:2003-04-22;修订日期:2003-06-25
作者简介:冯 江(1963~),男,吉林省延吉市人,博士,教授,主要从事动物行为生态学研究。
致谢 本研究得到王娟副教授、贵州师范大学黄文虎和中国科学院动物研究所张劲硕老师的大力支持,在此表示感谢
Foundation item: National Nature Science Foundation of China(No. 30070108)
Received date: 2003-04-22 Accepted date: 2003-06-25
万方数据
Biography: FENG Jiang, Ph. D., Professor, research field: animal behavior ecology. E-mail: fengj@nenu.edu.cn

variability (32.30 ± 15.10 ms), and its duty-cycle is quite high ($11.27\% \pm 5.84\%$). The Rickett's big-footed bat mainly flied close to the water surface of pond, and they hunt for preys from water surface by their large feet (trawling) according to wild investigation. And its food mainly consisted of small fishes. We analyzed and discussed the adaptability between the big-footed bat's morphological features, its echolocation characteristics and its foraging strategy in this article.

Key words: Rickett's big-footed bat (*Myotis ricketti*); morphological features; echolocation; foraging strategy; adaptability

文章编号:1000-0933(2003)09-1712-07 中图分类号:Q958 文献标识码:A

研究结构与功能之间的关系是生物学中基础研究内容之一,在蝙蝠研究中也是如此。蝙蝠耳的形状和大小差异^[1, 2]、翼形的不同^[3],通常反映出不同的回声定位行为,影响对猎物的探测和捕捉;足、尾膜的特征影响蝙蝠的捕食方式。鼠耳蝠属在世界范围内有近 90 种,是翼手目中最大的属^[4, 5]。鼠耳蝠属蝙蝠体型不等,形态(如翼、足、尾膜、耳)各异,能够在夜间通过超声波对猎物进行不同程度的探测、分析和定位,声波结构具有一定的种间差异^[6, 7]。对生境相似的蝙蝠进行野外研究发现,其形态特征^[8]、声波类型^[9]都与捕食策略密切相关。探讨形态特征和回声定位声波与生态特征的适应性对明确三者间的关系和理解各种蝙蝠所具有的特定生态位是十分重要的^[10]。

近年来,国外对多种鼠耳蝠的回声定位声波和捕食策略开展了深入的研究^[4],如元色鼠耳蝠(*Myotis nigricans*)^[11]、北美长耳鼠耳蝠(*M. evotis*)^[12]、爪哇大足鼠耳蝠(*M. adversus*)^[13]、水鼠耳蝠(*M. daubentoni*)^[14]、莹鼠耳蝠(*M. lucifugus*)^[15]。中国有鼠耳蝠属蝙蝠 18 种^[16],5 种为中国特有(西南鼠耳蝠 *M. altarium*、毛腿鼠耳蝠 *M. fimbriatus*、长尾鼠耳蝠 *M. frater*、北京鼠耳蝠 *M. pequinius*、大足鼠耳蝠 *M. ricketti*)。迄今为止,只对其中 2 个特有种(长尾鼠耳蝠^[17]、毛腿鼠耳蝠^[18])进行了回声定位行为研究,其它 3 种未见研究报道。

大足鼠耳蝠隶属于翼手目(Chiroptera)蝙蝠科(Vespertilionidae)鼠耳蝠属,主要分布在中国东南和西南部。本文录制和分析了大足鼠耳蝠飞行状态下的回声定位声波,测量了体型和形态特征参数,讨论了大足鼠耳蝠的捕食策略,探讨了大足鼠耳蝠的形态、回声定位声波与捕食策略的适应性。

1 材料与方法

1.1 野外研究

野外工作地点位于贵州省镇宁县城关镇田关村($105^{\circ}46'54.5''E$; $26^{\circ}03'45.0''N$),研究时间从 2002 年 5 月至 7 月。选择 4 个鱼塘作为研究地点,其中 1 个鱼塘中养有体长为 3~7cm 的金鱼鱼苗。大足鼠耳蝠为该区域内的常见种类,经常在鱼塘的水面上空捕食,在捕食高峰期对其捕食行为进行观察(20:30~翌日 1:30)。大足鼠耳蝠的体型较大,回声定位声波较特殊,因此能够根据视觉和听觉特征判断是否有大足鼠耳蝠出现在鱼塘上空。7 月 2 日和 3 日 1:00 左右,在鱼塘边缘布设粘网,捕捉到 8 只大足鼠耳蝠,此后立即解剖以分析其食物组成。

在距鱼塘 1000 m 左右的名为黑洞的山洞洞口,在 20:00 左右(蝙蝠通常此时飞出山洞)利用粘网(8 m \times 3.5 m)捕捉到 13 只大足鼠耳蝠成体(6 只雄性,7 只雌性),通过体型测量和形态特征观察确定种类。蝙蝠种类鉴定依照《安徽兽类志》^[19]。在 6 m \times 6 m \times 5 m 的录音室内对采集的蝙蝠样本进行回声定位声波录制。

1.2 形态测量

对每只蝙蝠样本的前臂长(FAL)、体长、翼长、翼宽、翼展、尾膜长(TML)、距长、后足连爪长、耳长、耳宽、耳屏内缘、耳屏外缘、体重等参数进行了测量。测量工具为直尺、游标卡尺和天平,长度单位 mm,质量单位 g。测量数据用平均值 \pm 标准差表示。

1.3 声波记录方法

将在黑洞口捕捉的 13 只蝙蝠测量完体型数据后,将它们带至捕捉地点附近的录音室内使蝙蝠自由飞

行, 以使其熟悉周围环境。2 h 后, 采用超声波探测仪(频率范围 5~205 kHz, D980, ULTRASOUND DETECTOR, Pettersson Elektronik AB, 瑞典)接收声波, 录音时蝙蝠飞向超声波探测仪的麦克风, 距离约 1 m 时对准蝙蝠头部进行声波接收。声波先被存储于探测仪自带的存储器中(可存储真实时间长度为 12 s 的声波), 转换为原频率的 1/10 后, 录到数字式录音机上(SONY, TCD-D8, 采样频率为 22050 Hz, 频响范围: 30~20000 Hz)。每头蝙蝠样本飞行状态下录音 10 次。

1.4 声波分析

录入的超声波采用专门的声波分析软件 Batsound 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)、时域谱图(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(哈密窗分析)分析精度为 256, 分析衰减为 60 dB。对每次录音记录中的 10 个声波进行分析, 测出声波的声脉冲宽度、声脉冲间隔宽度(1 个脉冲开始至下一个脉冲开始之间的时间)、频带宽(FB)、起始频率(SF)、终止频率(TF)和主频率(DF), 计算出能率环(声脉冲宽度占间隔宽度的百分比), 分析的数据以平均值±标准差的形式表示。对 13 只大足鼠耳蝠的 1300 个声波进行了分析, 记录了声波参数间的个体差异。

1.5 统计分析

采用 SPSS 11.5 对测量的数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 形态特征

大足鼠耳蝠的体型较大, 后足长而粗, 带有尖锐的爪, 尾膜和距都很长, 具有长的耳和耳屏。具体的形态特征见表 1。计算出翼载(以体重/前臂长表示)和翼展比(以翼长/翼宽表示), 翼载较低, 为 0.327; 翼展比较低, 为 2.010。

表 1 大足鼠耳蝠的形态特征($n=13, 6♂7♀$)

Table 1 Morphological features of Rickett's big-footed bat <i>Myotis ricketti</i> ($n=13, 6\text{ male and }7\text{ female}$)			
参数 Parameters	数值 Value	参数 Parameters	数值 Value
体重 Body mass(g)	18.33±0.70	后足连爪长 Length of feet (with claws) (mm)	19.32±0.68
头体长 Body length(mm)	63.36±1.50	尾膜长 Tail membrane length(mm)	55.21±0.77
前臂长 Forearm length(mm)	56.09±0.92	距长 Length of astragalus(mm)	19.59±1.30
第三指长 Length of 3rd metacarpus(mm)	54.12±0.61	翼长 Length of wing(mm)	163.55±3.96
第三指第一指节长 Length of 1st knuckle (mm)	20.18±0.78	翼宽 Width of wing(mm)	81.36±0.50
第三指第二指节长 Length of 2nd knuckle (mm)	14.90±10.58	翼展 Length of wingspan(mm)	384.36±2.62
第三指第三指节长 Length of 3rd knuckle (mm)	12.18±1.49	耳长 Length of ear(mm)	19.95±1.62
第四指长 Length of 4th metacarpus(mm)	53.18±0.75	耳宽 Width of ear(mm)	8.58±0.23
第五指长 Length of 5th metacarpus(mm)	51.68±0.56	耳屏外缘长 Length of outskirt tragus (mm)	8.77±0.35
胫长 Length of tibia(mm)	22.86±0.71	耳屏内缘长 Length of interior edge of tragus(mm)	7.59±0.44

2.2 回声定位声波

对飞行状态下大足鼠耳蝠的回声定位声波进行分析, 结果见图 1、表 2。大足鼠耳蝠的回声定位声波为 FM(调频)型, 伴有 1~2 个谐波(多数为 2 个), 声脉冲时间较短, 声脉冲间隔时间在较大范围内波动, 能率环较高, 调频带宽数据

2.3 生态特征

大足鼠耳蝠白天栖息在名为“黑洞”的山洞中,海拔 1050 m。洞底长年积水,深约 1 m,是田关村的饮用水水源地。洞口宽 7 m,高 2 m(距水面)。在距洞口 3 m 以外的山上,长着许多灌木和杂草,在距洞口 3 m 以内的范围内皆为山石,几乎没有植物生长。洞口朝向为北偏西 68°。本次研究期间,当地的日出和日落时间分别为 6:04 和 19:44。蝙蝠开始飞出山洞的时间为 19:45~20:00,比日落时间稍晚。

它们自黑洞飞出,经过一小片树林和较大面积的农田(水稻田),到达鱼塘,距黑洞约 1000 m。鱼塘长 31 m,宽 23 m,内有许多金鱼鱼苗(体长 3~7 cm),水面浮萍很少,金鱼经常在距水面较近的地方游动。在这个鱼塘周围,有 3 个鱼塘和大片稻田,其中没有养鱼。只有在有金鱼的鱼塘观察到大足鼠耳蝠一直在水面上空盘旋,在其它水面,大足鼠耳蝠只是飞过,不做长时间停留。每天晚上,均有 10 只以上的大足鼠耳蝠出现在有金鱼存在的鱼塘上空,在距水面 10~50 cm 的高度飞行,不时地接触水面捕捉猎物。它们通常在水面上空盘旋,不按直线飞行,经常沿着相似的飞行路线一个接一个地飞行。在鱼塘用粘网捕获蝙蝠后,将 8 只大足鼠耳蝠解剖,发现大足鼠耳蝠的胃中有鱼的残体,而昆虫的残体则很少。

3 讨论
3.1 形态特征与捕食策略的适应性

Fenton^[8]研究发现,空中捕食者具有较小的后足、短的距离、短小的耳和窄的耳屏;近表面或地面的掠食者具有小的后足,长的耳和宽的耳屏,具有大的体型;

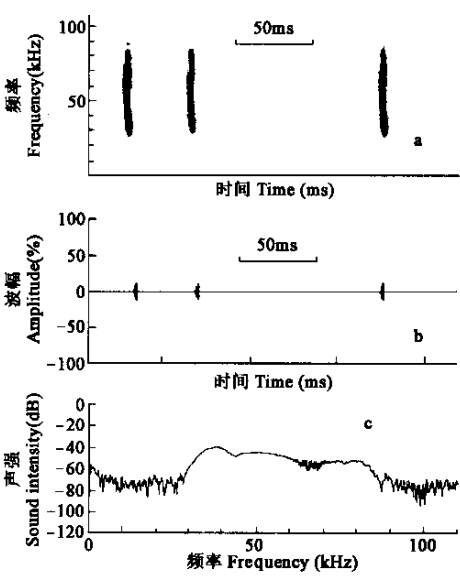


图 1 飞行状态下大足鼠耳蝠回声定位声波模式
Fig. 1 Pattern of echolocation calls of *M. ricketti* during flight

a. 声谱图(频率-时间图)Sound spectrogram (Frequency-time graph); b. 时域谱图(声强-时间图)Temporal spectrum (Sound intensity-time graph); c. 能量谱图(声强-频率图)Power spectrum (Sound intensity-frequency graph)

表 2 大足鼠耳蝠飞行状态回声定位声波特征(n=1300)			
Table 2 Echolocation calls of <i>M. ricketti</i> recorded during flight (n=1300 calls)			
参数 Parameters	数值 Value	参数 Parameters(kHz)	数值 Value
谐波数量 Number of harmonics	1~2	第一谐波起始频率 Starting frequency of first harmonics	28.65±2.10
声脉冲时间 Pulse duration (ms)	2.91±0.54	第一谐波终止频率 Terminal frequency of first harmonics	70.67±5.74
间隔时间 Pulse interval (ms)	32.30±15.10	第二谐波起始频率 Starting frequency of second harmonics	60.41±4.86
能率环 Duty cycle (%)	11.27±5.84	第二谐波终止频率 Terminal frequency of second harmonics	86.21±4.23
第一谐波频带宽 Band width of first harmonics (kHz)	42.02±6.98	主频率 Dominant frequency	37.78±1.04
第二谐波频带宽 Band width of second harmonics (kHz)	25.79±7.89		

万方数据
在水面上空捕食的蝙蝠具有大的后足,短的距离,短的耳和窄的耳屏,具有小的体型;拖网式捕食者具有较大

的后足、长的距、体型更大。空中捕食者和水面捕食蝙蝠趋于用翼膜捕获猎物,掠食者用嘴捕捉猎物,拖网式捕食者用其后足捕获猎物。大足鼠耳蝠后足很长(19.32 mm)、距很长(19.59 mm)、体型大(头体长 63.36 mm,前臂长 56.09 mm,体重 18.33 g),与拖网式捕食者的共有特征类似,因此也可能是用其强大的后足捕获猎物。

大足鼠耳蝠体型较大,需要较多的食物和能量,在其胃中发现鱼的残体,可推知它们可能主要以鱼而不是昆虫为食;大足鼠耳蝠具有很长的距、长而强健的尾膜,当它在水面低处飞行时距可将尾膜撑起,使尾膜不至拖到水中而增加阻力,当发现水中猎物时,长的尾膜可在距的帮助下兜取大而重的猎物,如鱼;后足很长且非常强壮,足上还长有带尖锐弯勾的爪,牙齿长而尖利,这些特征都适于捕鱼。翼载和翼展比能够表明蝙蝠的灵活性和飞行速度^[20],大足鼠耳蝠翼载(以体重/前臂长表示)较低(0.327),表明灵活性好,能够在较小的水域上空自由而敏捷地飞行,并能携带较重的猎物;翼展比(以翼长/翼宽表示)也不高(2.010),表明飞行速度较低,也适于在水面飞行搜寻猎物。

3.2 形态特征与回声定位声波的适应性

大足鼠耳蝠体型较大,与回声定位声波相对较低的频率相适应,在生理方面^[21],较大的体型具有宽的发声通道,可发出低频声波;在运动方面,较大的体型要以较快的速度飞行才能产生较大的浮力以支撑其较重的身体,体型较大导致灵活性降低,使其只能在较开阔的空间飞行,探测和搜索远距离的猎物,高频声波在大气中衰减很快,不能到达远距离目标,只有低频声波才适合远距离探测。在蝙蝠中,较大的耳对低频声(如与移动有关的声音)更加敏感,定位更好^[1, 22],耳和耳屏的结合可以提高蝙蝠对头部前方中线两侧 30°~40°的空间范围的回声接收的方向性和敏感性^[18],耳屏还可能参与回声定位声波的竖直定位^[23]。当由耳屏反射的声波与猎物的翼或鳍反射的声波相互作用而产生干扰时,这种竖直方向的定位就会发生^[22, 24]。大足鼠耳蝠的耳较大(耳长 19.95 mm,耳宽 8.58 mm),耳屏较长(外缘 8.77 mm,内缘 7.59 mm),可以推知其对低频声波、尤其是对从水面返回的较弱回声的接收能力很强,长的耳屏适于更好地接收回声以及对水中的鱼进行竖直定位。

3.3 回声定位声波与捕食策略的适应性

空中捕食者捕食空中猎物,通常是飞行的昆虫,采用高强度的回声定位叫声来探测、跟踪和评估目标^[10, 14, 25];掠食者从地面或植被表面获取猎物,采用低强度的宽频段的回声定位叫声,明显地依靠猎物发出的声音来探测、跟踪和评估猎物目标^[11, 14, 26]。水上捕食的蝙蝠在捕食和回声定位行为方面是空中捕食者,但是它们主要在水面捕食。拖网式蝙蝠在距水面几厘米的水面上空飞行(或者在平的表面),在那里它们常用它们的足捕捉猎物,采用高强度回声定位叫声来探测、跟踪和评估猎物^[3, 10, 13, 27, 28]。

在飞行状态下,大足鼠耳蝠发射很强的 FM 型回声定位声波,适于探测非振翼猎物。其猎物应该是在地面或水面或其它物体的表面,而不是在空中飞行,推测猎物可能包括鱼类;具有 1~2 个谐波,说明其捕食环境并不复杂,捕食地干扰物很少,与鱼塘上空较宽阔的水面环境相符;大足鼠耳蝠的主频率(DF)是鼠耳蝠中较低的,声波在空气中的衰减较少,可在较大的水面范围内探测和搜索猎物。在蝙蝠探测中,如果目标猎物比声波波长小,那么目标猎物反射的回声较弱,目标猎物比声波波长长,回声较强,当目标猎物与声波波长相近时,回声最强^[17]。大足鼠耳蝠声波主频率很低(37.78 kHz),只有大型的猎物才会被探测到,所以鱼类比水生昆虫更适合被它们探测到而成为其主要猎物。声波频率范围中等(第一谐波频带宽为 42.02 kHz,第二谐波频带宽为 25.79 kHz),用于获得不太复杂的周围环境的信息,可在水面对水面结构进行声谱分析,探测水面上由鱼激起的细浪或鱼体在水面上的部分(如背鳍)。与其它鼠耳蝠相比^[18],大足鼠耳蝠的声脉冲宽度较长,能率环较高,适于在较大的范围内探测猎物,不会发生发射声波与回声的重叠。其原因在于蝙蝠探测近距离的猎物时,只能发出声脉冲时间较短的声波以避免发射声波和回声的重叠;探测远离猎物时,可发出持续时间较长的声波不致发生声波与回声的重叠。通过野外观察,发现大足鼠耳蝠通常在距离水面 10~50 cm 的高度搜寻猎物,在其胃中发现鱼的残体,证实了由大足鼠耳蝠的回声定位声波对其捕食策略的适应性,大足鼠耳蝠的回声定位声波是与捕食策略相适应的。

大足鼠耳蝠的形态特征、回声定位声波和捕食策略相互适应性是在进化过程中逐渐发展而成的。

Fenton^[8]通过对 41 种鼠耳蝠进行研究,初步确定了鼠耳蝠捕食策略的进化路线,由 7 种有序的方式构成:掠食、掠食/空中捕食、空中捕食、空中捕食/水面捕食、水面捕食、水面捕食/拖网式捕食、拖网式捕食。其中拖网式捕食是最后发展形成的最高级的捕食方式,大足鼠耳蝠因而也成为进化最成功的鼠耳蝠之一,其形态特征、回声定位行为和捕食策略相互适应,很好地实现了结构和功能的统一,避免与其它蝙蝠竞争,形成与大多数蝙蝠不同的生活方式(小蝙蝠亚目大多数种类以昆虫为食),从而占据了较为独特的生态位——在近水面上空以拖网式捕食鱼类。

References:

- [1] Obrist M, Fenton M B and Eger J L, *et al.* What ears do for bats: a comparative study of pinna sound pressure transformation in Chiroptera. *J. Exp. Biol.*, 1993, **180**: 119~152.
- [2] Fuzessery Z M. Monaural and binaural spectral cues created by the external ears of the pallid bat. *Hear. Res.*, 1996, **95**: 1~17.
- [3] Norberg U M and Rayner J M V. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 1987, **316**: 355~427.
- [4] Koopman K F. Order Chiroptera. In: Edited by D E Wilson and D M Reeder. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 2nd ed. Smithsonian Institution Press. Washington D C., 1993. 137~241.
- [5] Nowak R M. *Walker's mammals of the world*. 6th ed. Vol. 1. Baltimore: Johns Hopkins Press, 1999.
- [6] Fenton M B. Natural history and biosonar signals. In: R R Fay and A N Popper eds. *Hearing by bats (Springer handbook of auditory research)*. Springer, Berlin Heidelberg New York, 1995. 17~86.
- [7] Simmons J A and Stein R A. Acoustic imaging in bat sonar: echolocation signals and the evolution of echolocation. *Journal of Comparative Physiology*, 1980, **135**: 61~84.
- [8] Fenton M B and Bogdanowicz W. Relationships between external morphology and foraging behaviour: bats in the genus *Myotis*. *Canadian Journal of Zoology*, 2002, **80**: 1004~1013.
- [9] Schnitzler H-U and Kalko E K V. How echolocating bats search and find food. In: T H Kunz and P. A. Racey. *bat Biology and Conservation* ed. Washington. DC: Smithsonian Institution Press, 1998. 183~196.
- [10] Feng J, Li Z X, Chen M, *et al.* The echolocation comparison and the differentiation of ecology niche of five species bats live in one cave. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(2): 150~155.
- [11] Siemers B M, Kalko E K V and Schnitzler H-U. Echolocation behavior and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Vespertilionidae): a convergent case with European species of *Pipistrellus*? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2001, **50**: 317~328.
- [12] Faure P A and Barclay R M R. Substrate-gleaning versus aerial-hawking: plasticity in the foraging and echolocation behaviour of the long-eared bat, *Myotis evotis*. *Journal of Comparative Physiology A*, 1994, **174**: 651~660.
- [13] Jones G, and Rayner J M V. Flight performance, foraging strategy and echolocation in the trawling insectivorous bat *Myotis adversus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology, London*, 1991, **225**: 393~412.
- [14] Kalko E K V and Schnitzler H-U. The echolocation and hunting behavior of Daubenton's bat. *Myotis daubentoni*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1989, **24**: 225~238.
- [15] Fenton M B and Bell G P. Echolocation and feeding behaviour in four species of *Myotis* (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology*, 1979, **57**: 1271~1277.
- [16] Liang Z M. Chapter of Chiroptera. In: Luo R, Xie J H, Gu Y H, *et al.* eds. *The Mammalian Fauna of Guizhou Province, China*, Guiyang: Guizhou Science and Technology Press, 1993. 110.
- [17] Zhang S Y, Zhao H H, Feng J, *et al.* Echolocation calls of *Myotis frater* during search flight. *Chinese Science Bulletin*, 2000, **45**(18): 1690~1692.
- [18] Feng J, *et al.* *Myotis frater* echolocating behavior and ecology in bats. China, Changchun: Jilin Science and Technology Press, 2001. 113~139.

[19] Wang Q S. *The Mammalian Fauna of Anhui Province, China*. Hefei: Anhui Science and Technology Press, 1989. 78~81.

[20] Speakman J R and Racey P A. The influence of body condition on sexual development of male brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) in the wild. *Journal of Zoology, London*, 1986, **210**: 515~525.

[21] Feng J, Chen M and Li Z X, *et al.* Correlation between echolocation calls and morphological features among three kinds of bats. *Progress in Nature Science*, 2002, **12**(9): 673~678.

[22] Neuweiler G. *The biology of bats*. Oxford: Oxford University Press, 2000.

[23] Lawrence B D and Simmons J A. Echolocation in bats: the external ear and the perception of the vertical position of targets. *Science* (Washington D C), 1982, **218**: 481~483.

[24] Neuweiler G. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiol. Rev.*, 1990, **70**: 615~641.

[25] Griffin D R, Webster F A and Michael C R. The echolocation of flying insects by bats. *Anim. Behav.*, 1960, **3**: 49~152.

[26] Faure P A and Barclay R M R. The sensory basis of prey detection by the long-eared bat, *Myotis evotis*, and consequences for prey selection. *Anim. Behav.*, 1992, **44**: 31~39.

[27] Suthers R A. Comparative echolocation by fishing bats. *J. Mammal.*, 1967, **48**: 79~87.

[28] Jones G and Rayner J M V. Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's bats, *Myotis daubentoni* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology, London*, 1988, **215**: 113~132.

参考文献:

[10] 冯江, 李振新, 陈敏, 等. 同一山洞中五种蝙蝠的回声定位比较及生态位的分化. *生态学报*, 2002, **22**(2): 150~155.

[16] 梁智明. 翼手目. 见: 罗蓉, 谢家骅, 辜永河, 等主编. 贵州省兽类志, 贵阳: 贵州科技出版社, 1993. 110.

[17] 张树义, 赵辉华, 冯江, 等. 长尾鼠耳蝠飞行状态下的回声定位叫声. *科学通报*, 2000, **45**(18): 1690~1692.

[18] 冯江编著. 蝙蝠的回声定位行为生态学研究. 长春: 吉林科技出版社, 2001. 113~139.

[19] 王岐山主编. 安徽省兽类志, 合肥: 安徽科技出版社, 1989. 78~81.