人工饲养条件下棕果蝠的摄食行为

刘 娜^{①②③} 张洪海^① 张恩权^③ 梁 冰^② 付艳华^③ 刘丙万^④ 马建章^④ 唐占辉^⑤*

- (① 曲阜师范大学生命科学学院 曲阜 273165;② 中国科学院动物研究所 北京 100080;
 - ③ 北京动物园 北京 100044;④ 东北林业大学野生动物资源学院 哈尔滨 150040
 - ⑤东北师范大学环境科学与工程系 长春 130024

摘要:2005 年 8~11 月 对北京动物园饲养的棕果螱 $Rousettus\ leschenaulti$)摄食行为进行了研究。每天上午和下午按时喂食 棕果蝠的摄食行为表现出一定的规律性。放置好水果约 4 min 后,1~3 只棕果蝠先在食物周围盘旋 然后返回栖息位置;再经约 2 min 开始进食。当果篮中剩余少量水果时,部分棕果蝠到地面取食。上午喂食后,在地面取食的棕果蝠数目出现 1 个高峰;下午喂食后,地面取食出现 4 个高峰。下午取食时间显著长于上午(P<0.05)。棕果蝠进食完一块水果后,并不立即再次取食,而是存在一段时间间隔,期间雌雄棕果蝠的行为包括静止、理毛、张望、飞行、抢食、争斗、爬行、排泄、舔生殖区、舔顶棚等。雌雄的行为出现频次存在差异,其中雄性与哺乳期雌性的静止、理毛、飞行、抢食、争斗、舔生殖区行为差异显著(P<0.05);雄性与非哺乳期雌性的静止、理毛、张望、飞行、舔生殖区行为差异显著(P<0.05),加乳期与非哺乳期雌性的静止、理毛、飞行、抢食行为差异显著(P<0.05)。

关键词:蝙蝠 棕果蝠 摄食行为 摄食规律

中图分类号 :Q958 文献标识码 :A 文章编号 10250-3263(2007)04-15-07

Feeding Behavior of Fulvous Fruit Bat in Captivity

LIU Na $^{\odot 2 \odot}$ ZHANG Hong-Hai $^{\odot}$ ZHANG En-Quan $^{\odot}$ LIANG Bing $^{\odot}$ FU Yan-Hua $^{\odot}$ LIU Bing-Wan $^{\odot}$ MA Jian-Zhang $^{\odot}$ TANG Zhan-Hui $^{\odot}$ *

- (① College of Life Science ,Qufu Normal University ,Qufu 273165 ; ② Institute of Zoology ,Chinese Academy of Sciences ,Beijing 100080
 - - 5 Department of Environmental Science and Engineering ,North East Normal University ,Changchun 130024 ,China)

Abstract Feeding behaviors of Fulvous Fruit Bat (*Rousettus leschenaulti*) were observed by Ad libitum and scanning methods in Beijing Zoological Garden from August to November 2005. Fruits are provided twice a day 10° 22 ± 16 min (n = 60) in the morning 10° 17 10° 100 ± 16.6 min (n = 60) in the evening. Shaped by the schedule of food providing 10° 17 fulvous fruit bats showed a regulative feeding behavior Approximate 4 min after fruit being provided in baskets 10° 10 bats hovered around the food first then returned to the roosting location. Two min later some individuals began to feed 10° then then the property provided in the property provided in the baskets. The number of bats collecting food on the ground peaked once in the morning and four times in the evening. The feeding duration in the morning was significantly longer than that in the evening (10° 10 10° 1

基金项目 国家自然科学基金重点项目(No.30430120);

^{*} 通讯作者 Æ-mail langzh789@nenu.edu.cn;

第一作者介绍 刘娜 女 硕士研究生 注要从事动物行为学研究 E-mail liunazy@163.com。

frequencies of behaviors during feeding period were different between males and lactating or non-lactating females. For example the behavior frequencies of relaxed hanging ,food-depriving ,licking genitalia ,and fighting of males were significantly higher than those of lactating females ,while the behavior frequencies of grooming and flying of males were significantly lower than those of lactating females (P < 0.05). Males demonstrated a higher frequency of relaxed hanging and licking genitalia were significantly higher than non-lactating females ,while showed less frequencies of grooming ,alert hanging ,and flying than non-lactating females (P < 0.05). Lactating females made a significantly higher frequency of relaxed hanging and grooming than non-lactating females ,while the frequencies of flying and food-depriving demonstrated by lactating females were significantly lower than non-lactating females did(P < 0.05).

Key words :Bat ; Rousettus leschenaulti ; Feeding behavior ; Feeding regularity

翼手目(Chiroptera)俗称蝙蝠,是惟一能够 真正飞翔的哺乳动物类群。全世界的蝙蝠大约 有 18 科 1 107 种 1 其种类和数量仅次于啮齿 目 是哺乳纲的第二大目。翼手目分为大蝙蝠 亚目(Megachiroptera)和小蝙蝠亚目(Microchiroptera)。棕果蝠(Rousettus leschenaulti)隶属于大 蝙蝠亚目狐蝠科(Pteropodidae)果蝠属(Rousettus)。在我国 棕果蝠主要分布于西藏西部、云 南、四川、贵州、广西、海南、广东、香港、福建和 江西[2]。棕果蝠主要以龙眼、香蕉、苹果等 40 多种栽培瓜果和野果为食[3]。迄今为止,对棕 果蝠摄食方面的研究报道仅见于 Elangovan 等 研究棕果蝠幼体摄食行为发育^[4];Singaravelan 等发现棕果蝠取食花粉和花蜜5〕:唐占辉等对 西双版纳地区棕果蝠食性进行了初步研究[6]。 本文对北京动物园饲养的棕果蝠摄食行为进行 了观察与分析 以期为其饲养管理提供依据 并 为野外研究提供一些基础数据和理论。

1 研究对象及方法

1.1 研究对象 2005年8~11月,对北京动物园蝙蝠馆饲养的棕果蝠进行了观察研究。馆内棕果蝠分别于2004年6月和10月采自广西马山县金伦洞(108°15′E,23°33′N)和武鸣县伊岭岩(108°17′E,20°02′N)。棕果蝠兽舍由8.3 m×3.0 m×3.5 m(繁殖笼)和18.8 m×3.0 m×3.5 m(雄性笼)的两个房间组成,顶棚有拟自然设计的岩石样结构,便于它们倒挂栖息。繁殖笼饲养14只雄性和68只雌性;雄性笼饲养136只雄性。本研究的对象为繁殖笼中的雌雄棕果蝠。蝙蝠馆的采光为人工控制,白天为微

光环境 晚上为全黑环境 微光与全黑时间比为 10 h: 14 h。室内平均温度为 (20.8 ± 1.6) °C(n=80),平均湿度为 (67.3 ± 9.5) %(n=80)n表示记录次数)。棕果蝠已在此人工环境饲养约一年 基本适应了该人工饲养环境。2005年9月有 5 只雌性陆续分娩 进入哺乳期。

- 1.2 实验方法
- 1.2.1 形态测量 上午喂食之前,利用抄网捕捉9只雄性个体,23只雌性个体,装在柔软的棉布袋里,对其形态进行测量,体重用电子秤称量(精确到0.1 g),前臂长用游标卡尺测量(精确到0.1 mm)。
- 1.2.2 行为观察 棕果蝠每天喂食两次,上午喂食时间为 10 22 时 ± 16 min(n = 60),下午喂食时间为 17 :00 时 ± 16.6 min(n = 60) n 表示记录次数)。每次饲喂棕果蝠的水果均包括香蕉、苹果、桃、伊丽莎白瓜、葡萄和梨,投喂量满足棕果蝠群体的需要。在喂食前用高锰酸钾水溶液消毒并洗净各种水果,切成块状混合,并加入添加剂'速补王",为棕果蝠增加矿物质和蛋白质等营养成分,之后将这些水果置于果篮中。6 个果篮悬挂在兽舍的中间,悬挂高度约 1.3 m,间距约 0.3 m。

2005年8月5日~11月12日,用8倍望远镜和2倍夜视仪进行直接观察。根据标记环(雄性左前臂标记,雌性右前臂标记)生殖区特征(在整个观察期,雄性睾丸膨大)以及体型大小(雄性个体较大,其前臂长和体重明显大于雌性)区分雌雄,根据是否携带幼体区分哺乳期与非哺乳期雌性。观察时段为 棕果蝠每天上、下午的摄食过程,即从饲养员放置好水果至棕果

蝠摄食结束。上、下午的摄食过程各观察 60 次。

放好水果至棕果蝠开始正式摄食前,采用行为取样法记录盘旋式飞行棕果蝠的飞出时间、性别和数量。

棕果蝠开始正式摄食后,采用扫描取样法 对棕果蝠群体进行观察并记录其行为^[7-9],记 录的行为包括:

取食(food-gathering):个体飞到果篮侧面倒挂,前体上翘到篮内,叼取水果,或直接飞入果篮取食,或捡拾水果或残渣。

进食(food-consuming):用后足将食物抱于胸部 同时前臂的第一指或 和)后足挂于顶棚、侧壁等处 头向上蜷起啃咬食物 吐出残渣。

抢食(food-depriving):爬向或飞到某只正在 进食的棕果蝠旁边,与其争抢水果。

静止(relaxed hanging):双脚悬挂在顶棚、侧壁等处、翼膜折叠至腹侧,完全包裹胸腹部。处于休息状态,不停地转动双耳。

张望(alert hanging):伸长脖子转动头,向四处看。

飞行(flying):在室内处于飞行状态。

爬行(quadrupedal-climing):利用前爪和后足在顶棚或铁网上爬。

理毛(grooming):用舌舔或爪子梳理自己的体毛或翼膜。

排泄(excreting) 挂姿,前体向上翘起,用前肢的第一指向上挂在岩壁上,身体整个后翻,肛区位于下方,排粪或尿。

争斗(fighting):两只或几只个体处于威胁、 打咬、追、逃离和躲避时的状态。

舔生殖区(licking genitalia):用舌舔自己的生殖区部分的体毛。

舔顶棚(licking ceiling):后足和前肢的第一指勾住顶棚、爬在顶棚上、用舌舔顶棚。

其他行为(other behaviors):包括嗅其他蝙蝠(sniffing)、舔其他蝙蝠(allogrooming)、交配(mating)等。

记录棕果蝠在地面取食行为时,采用行为 取样和扫描取样结合的方法,将第一只棕果蝠 到地面取食的时间定为 0 时刻 ,开始记录 ,以 5 min 为时间间隔 ,扫描记录取食棕果蝠的数量及性别。当前、后两只棕果蝠到地面取食的间隔时间大于 5 min 时停止记录。

并非所有棕果蝠同时结束摄食 ,而需经历 $1\sim2$ h。将第一只棕果蝠结束摄食时刻定为 0 时刻 ,以 5 min 为时间间隔 ,对栖息位置进行扫描 ,记录结束摄食的雌雄个体数量。连续记录 40 min 40 min 以后许多棕果蝠聚集在栖息位置 ,不能准确判断性别。

1.3 数据分析方法 利用 Mann-Whitney U 检验分析雌雄棕果蝠的体重和前臂长差异显著性。利用独立样本 t-检验(Independent-Samples t-test) 对棕果蝠每天两次的摄食活动规律、雌雄进食两块水果的间隔时间、进食间隔期间雌雄各种行为出现频次的差异显著性进行检验。行为出现频次这里定义为对于各类群棕果蝠(雄性、非哺乳期雌性和哺乳期雌性),每种行为出现次数与各种行为出现总次数的百分比。所有数据均用 Excel 和 SPSS 11.0 软件处理。显著水平设为 $\alpha = 0.05$ 数据以 Mean \pm SD 表示。

2 结 果

表 1 成年棕果蝠的体重和前臂长比较

Table 1 Measurement of body masses and forearms of adults

参数 Variable		雌性 Female (n = 23)	U	P
体重 Body mass(g)	104.1 ± 9.4	77.9 ± 14.2	10.0	< 0.05
前臂长 Forearm(mm)	84.6 ± 1.2	80.0 ± 2.4	7.5	< 0.05

2.2 棕果蝠摄食活动规律 放置好水果时,几乎所有棕果蝠均在栖息位置理毛,经过(4.1±2.9)min(n=120)、上、下午无显著差异,t=-0.1,P>0.05),少量棕果蝠(1~3只)在房间内盘旋飞行,累计观察到 218 只次(n=120),其中雌性 198 只次,雄性 20 只次,即相对同数量雌雄棕果蝠而言,其比例为 2:1。再经过(2.2

 ± 1.6 min(n = 120) 上、下午无显著差异,t = -0.2,P > 0.05),开始有棕果蝠正式摄食。之后开始摄食的棕果蝠不断增加。放置好水果后(17.9 ± 8.5 min(n = 120),棕果蝠全部飞出摄食(上、下午无显著差异,t = -0.1,P > 0.05)。

当果篮中剩余少量水果时,部分棕果蝠开始到地面取食水果或残渣(图 1,2),下午棕果蝠在地面摄食的持续时间和个体数量显著高于上午(t=8.2,P<0.05;t=10.2,P<0.05)。上午在地面取食的棕果蝠数量出现 1 个高峰,而下午出现 4 个高峰。

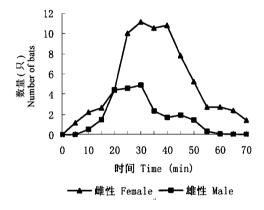


图 1 上午喂食后在地面取食的棕果蝠的数量变化 Fig. 1 Number change of fruit bats collecting food on the ground in the morning

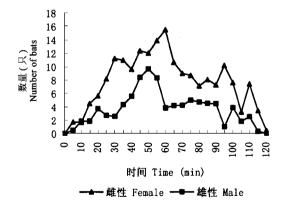


图 2 下午喂食后在地面取食的棕果蝠的数量变化 Fig. 2 Number changes of fruit bats collecting food on the ground in the after noon

多数雄性结束摄食的时间早于雌性(图3)。 摄食结束后,大多数棕果蝠聚集在房间的

一个固定角落,只有少数几只聚集在其他地方。

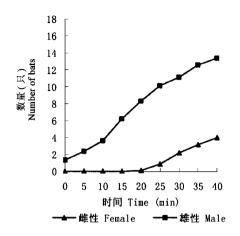
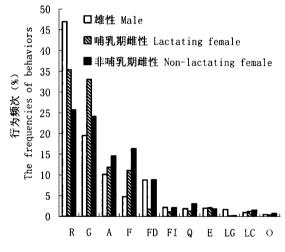


图 3 结束摄食的棕果蝠数量随时间的变化规律 Fig. 3 Number of bats stopping feeding with time



行为类型 Types of behavior

图 4 棕果蝠进食间隔期间雄性、哺乳期雌性及非哺乳期雌性各种行为出现频次

Fig. 4 Frequencies of behaviors demonstrated by males lactating and non-lactating females at the interval between fruit piece handling

R 静止; G 理毛; A:张望; F:飞行; FD:抢食; FI:争斗; Q 爬行; E 排泄; LG 舔生殖区; LC 舔顶棚; O:其他。 R Relaxed hanging; G:Grooming; A:Alert hanging; F:Flying; FD:Food-depriving; FI:Fighting; Q:Quadrupedal-climing; E:Excreting; LG:Licking genitalia; LC:Licking ceiling; O:Other.

2.3 棕果蝠进食期间的行为 棕果蝠进食完 一块水果后,并不立即再次取食,而是间隔一段

时间 雄性 (9.9 ± 2.6)min(n = 240);哺乳期雌性 (18.7 ± 7.5)min(n = 80);非哺乳期雌性: (19.7 ± 8.4)min(n = 240)。雄性的时间间隔显著短于哺乳期雌性和非哺乳期雌性(t = -21.8, P < 0.05; t = -30.2, P < 0.05)。

- 2.3.1 进食间隔期的行为类型及频次 进食间隔期的行为类型包括静止、理毛、张望、飞行、抢食、争斗、爬行、排泄、舔生殖区、舔顶棚等行为(图4)。 其中 雄性的抢食对象包括雄性、雌性、幼体、哺乳期雌性的抢食对象包括雄性、雌性 ;非哺乳期雌性的抢食对象包括雄性、雌性、幼体。
- 2.3.2 进食间隔期各种行为出现频次的差异进食间隔期,雄性与哺乳期雌性的各种行为出现频次存在差异(表2)。雄性的静止、抢食、争斗、舔生殖区行为出现频次显著高于哺乳期雌性,而理毛、飞行行为出现频次显著低于哺乳

期雌性(P < 0.05);雄性的张望、爬行、排泄行为出现频次与哺乳期雌性的差异不显著(P > 0.05)。

雄性与非哺乳期雌性的各种行为出现频次存在差异(表 2)。雄性的静止、舔生殖区行为出现频次显著高于非哺乳期雌性,而理毛、张望、飞行行为出现频次显著低于非哺乳期雌性(P < 0.05);雄性的爬行、抢食、舔顶棚、争斗、排泄行为出现频次与哺乳期雌性的差异不显著(P > 0.05)。

哺乳期与非哺乳期雌性的各种行为出现频次也存在差异(表 2)。哺乳期雌性的静止、理毛行为出现频次显著高于非哺乳期雌性,而飞行、抢食行为出现频次显著低于非哺乳期雌性(P < 0.05),哺乳期雌性的张望、爬行、争斗、舔生殖区、排泄行为出现频次与非哺乳期雌性差异不显著(P > 0.05)。

表 2 雄性、哺乳期以及非哺乳期雌性棕果蝠进食间隔期各种行为出现的频次比较 Table 2 Comparison of behavior frequencies between males lactating

Table 2 Comparison of behavior frequencies between males lactating and non-lactating females at interval of fruit piece handling

		行为类型 Types of behavior										
		静止 Relaxed hanging	理毛 Grooming	张望 Alert hanging	飞行 Flying	抢食 Food depriving	争斗 Fighting	爬行 Quadrupe- dal-climing	排泄 Excreting	舔生殖区 Licking genitalia	舔顶棚 Licking ceiling	
雄性 Male	%	47.0 ± 7.9	19.5 ± 6.2	10.2 ± 5.7	4.8 ± 2.7	8.8 ± 3.3	$8 \ 2.2 \pm 2.3$	2.0 ± 1.8	2.1 ± 1.2	1.8 ± 2.7	1.1 ± 0.9	
哺乳期雌性 Lactating female	%	35.4 ± 3.2	33.0 ± 4.3	11.9 ± 4.3	11.1 ± 2.2	2 1.8 ± 1.5	5 1.2 ± 0.7	1.4 ± 0.5	2.2 ± 1.1	0.3 ± 0.4	1.4 ± 0.8	
非哺乳期雌性 Non-lactating female	%	25.7 ± 6.1	24.1 ± 6.1	14.6 ± 5.9	16.4 ± 6.2	2 8.9 ± 4.5	5 2.2 ± 2.5	3.1 ± 3.4	1.9 ± 1.5	0.3 ± 0.7	1.7 ± 1.9	
雄性与 哺乳期雌性	t	6.4	-7	- 1	-7.3	4.8	2.5	1.6	-0.3	3	-1.7	
Male and lactating female	p	< 0.05	< 0.05	> 0.05	< 0.05	< 0.05	< 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.05	> 0.05	
雄性与 非哺乳期雌性	t	10.5	-2.6	-2.7	-8.4	-0.2	0	-1.5	0.4	2.6	-1.5	
Male and non- lactating female	p	< 0.05	< 0.05	< 0.05	< 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.05	> 0.05	
哺乳期与 非哺乳期雌性	t	5.3	4.7	-1.4	-3.7	-5.3	-1.9	-2.4	0.5	-0.4	-0.7	
Lactating and non-lactating female	p	< 0.05	< 0.05	> 0.05	< 0.05	< 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	

3 讨论

3.1 棕果蝠摄食前行为分析 尽管每次将水果放在相同的位置,但棕果蝠并不立即取食,而是部分棕果蝠首先在房间内盘旋飞行,其作用可能是判断食物情况并探测周围环境。雌性棕果蝠盘旋飞行的比例显著高于雄性,而雌雄棕果蝠开始正式摄食的时间无显著差异,这导致雌性承担摄食风险高于雄性。由此能否表明雄性在群落中等级序位较高,有待进一步研究。

3.2 摄食曲线特征 对比图 1、2 可见:下午摄食时间明显长于上午摄食时间,且下午出现 4 个取食高峰,而上午只有 1 个高峰,这就造成下午摄食量显著高于上午。因此,在饲养棕果蝠时,下午食物投入量应适当高于上午才能满足棕果蝠的摄食需要。

人工饲养条件下,棕果蝠的摄食行为下午较上午明显活跃,表明它们在很大程度上仍然保持着夜间活动的习性(蝙蝠是夜行性动物,我们观察发现野生棕果蝠通常在19:00时以后飞出摄食)。

由图 3 可见 雄性结束摄食时间早于雌性。 此现象出现的原因为雌雄棕果蝠连续两次取食 的间隔时间存在差异 雄性间隔时间显著短于 雌性 即雄性摄食效率高于雌性。由此可知 倘 若出现食物短缺的情况 ,处于饥饿状态的将多 为雌性。

3.3 进食间隔期间行为差异 进食间隔期间,雄性静止、舔生殖区行为的出现频次高于雌性,而理毛、张望、飞行行为均低于雌性。表明雄性的警惕性和活动性低于雌性,而表现的性行为强于雌性。动物在生存和繁衍后代的过程中,当同种个体对有限的资源有共同需要时,就会发生种内竞争。竞争过程中,体型小的个体获胜的希望不大^[10]。棕果蝠是群居性动物^[11],雌雄个体生存在同一环境中,自然存在种内竞争,而雄性的警惕性低于雌性,可能是因为雄性个体显著大于雌性,在种内竞争过程中占有优势,而其活动性低于雌性,可能是雄性为了满足较大体型能量需求采取的节能方式,这有待进一

步研究。

雄性的抢食、争斗行为出现频次显著高于哺乳期雌性,而与非哺乳期雌性差异不显著,可能与哺乳期雌性需要保护幼体有关:若哺乳期雌性与其他个体争斗,其怀中的幼体就有受到伤害的危险。雄性和非哺乳期雌性棕果蝠在摄食过程中都有抢幼子食物的行为,并且在观察中没有发现母体照料非亲幼体,说明棕果蝠在摄食过程中可能不表现公共行为。

哺乳期雌性的理毛行为显著高于非哺乳期 雌性:哺乳期雌性除了自己理毛,还舔幼体、帮 助幼体清理体表,该过程能帮助表皮的腺体分 泌物扩散,并且使母婴相互之间更容易辨 别[12]。哺乳期雌性的静止行为显著高于非哺 乳期雌性 ,而飞行、爬行和张望行为均低于非哺 乳期雌性 表明哺乳期雌性的警惕性和活动性 低于非哺乳期雌性。小型哺乳类哺乳期能耗较 高 是非繁殖期能耗的 2.5~5 倍 13]。适应这种 能耗的增加主要有两种方式。一种方式是增加 食量,如莹鼠耳蝠(Myotis lucifugus)和洞鼠耳蝠 (M. velifer)从怀孕期转变到哺乳期其食量要增 加 45%^[14,15],巴西犬吻蝠(Tadarida brasiliensis) 在哺乳期前期和中期能量摄入增长 80%[16];但 是增加食量并不是满足繁殖期能量需求的惟一 途径[17]。另一种方式是减少活动,如马铁菊头 蝠(Rhinolophus ferrumequinum)在妊娠后期的活 动性降低[18]。哺乳期雌性的活动性低于非哺 乳期雌性可能是为了满足其哺乳期的能量需 求。

本研究发现人工饲养条件下,棕果蝠在摄食前具有盘旋式飞行行为,将水果叼到另外一个地方进食,进食完一块水果后,并不立即再次取食,而是存在一段的时间间隔,这些现象与对棕果蝠的野外摄食行为[5],及其他一些果蝠的研究结果相似[1920]。说明人工饲养环境与野外相比,棕果蝠的基本取食模式差异不大。本研究对象为人工饲养条件下的棕果蝠,饲喂的食物种类较为固定,且饲养棕果蝠的地下室,常年保持相对恒定的温度和湿度,不受食物与季节变化的影响,因此本研究所得结论也具有一定

的局限性。

致谢 本研究得到北京动物园园长张金国、肖绍祥及蝙蝠馆饲养员尹鑫、金霆、见遥的支持和帮助,还得到中国科学院动物研究所博士研究生张礼标、张晓萍和王毅男的帮助,在此一并致谢!

参考文献

- [1] Wilson D E ,Reeder D M . Mammal Species of the World :A
 Taxonomic and Geographic Reference (3rd edition).
 Baltimore :The Johns Hopkins University Press ,2005 ,312 ~
 529.
- [2] 王应祥,中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全. 北京:中国林业出版社 2003 27.
- [3] Mickleburgh S P ,Hutson A M ,Racey P A. Old World Fruit Bats: An Action Plan for their Conservation. Switzerland Gland: International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), 1992, 153.
- [4] Elangovan V , Raghuram H , Priya E Y S , et al. Postnatal growth ,age estimation and development of foraging behaviour in the fulvous fruit bat Rousettus leschenaulti . Journal Biosciences 2002 27 (7) 695 ~ 702.
- [5] Singaravelan N, Marimuthu G. Nectar feeding and pollen carrying from Ceiba pentandra by pteropodid bats. Journal of Mammalogy 2004 85(1):1~7.
- [6] 唐占辉 ,曹敏 ,盛连喜等 . 西双版纳地区犬蝠和棕果蝠食性的初步研究 . 兽类学报 ,2005 **25**(4)367~372.
- [7] Codd J R , Sanderson K J , Branford A J. Roosting activity budget of the southern bent-wing bat (*Miniopterus schreibersii* bassanii). Australian Journal of Zoology ,2003 51(3) 307 ~ 316.
- [8] Altmann J. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 1974, 49(3), 227 ~ 267.

- [9] Winchell J M ,Kunz T H. Sampling protocols for estimating time budgets of roosting bats. *Canadian Journal of Zoology* , 1993 71(11) 2 244 ~ 2 249.
- [10] Davies N B Halliday T R. Deep croaks and fighting assessment in toads Buffo buffo . Nature ,1978 274 583 ~ 685.
- [11] Altringham J D. Bats Biology and Behaviour. Oxford, New York 'Oxford University Press, 1996, 1 ~ 197.
- [12] Jayaprakash M , Alexander K M. Chemosignal eliciting specialized skin glands of behavioural relevance of the megachiropteran bat *Pteropus giganteus*. Bat Research News , 1993 34 23.
- [13] Thompson S D. Gestation and lactation in small mammals 'basal metabolic rate and the limits to energy use. In 'Tomasi T E , Horton T H eds. Mammalian Energetics Interdisciplinary Views of Metabolism and Reproduction. Ithaca , New York 'Cornell University Press ,1993 213 ~ 260.
- [14] Anthony E L P ,Kunz T H. Feeding strategies of the little brown bat ,Myotis lucifugus ,in southern New Hampshire . Ecology , 1977 58(4) 775 ~ 786.
- [15] Kunz T H. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (Myotis velifer). Ecology , 1974 55(4) '693 ~ 711.
- [16] Kunz T H ,Whitaker J O ,Wadanoli M D. Dietary energetics of the insectivorous Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) during pregnancy and lactation. *Oecologia* ,1995 , 101(4) 407 ~ 415.
- [17] Racey P A Speakman J R. The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. Symposium of the Zoological Society of London A1987 57:107 ~ 125.
- [18] Ransome R D. Factors affecting the timing of births of the greater horseshoe bat (Rhinolophus ferrumequinum). Periodicum Biologorum ,1973 ,75 :169 ~ 175.
- [19] Bonaccorso F J ,Gush T J. Feeding behaviour and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats :an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 1987, **56**(3) 907 ~ 920.
- [20] 唐占辉,曹敏,盛连喜等.犬蝠对小果野芭蕉的取食及种子传播.动物学报,2005,51(4):608~615.