

西藏墨脱发现大蹄蝠

黄泽双^{①②#} 何向阳^{①#} 彭兴文^③ 邓瑾^①
陈创杰^① 刘佩莹^① 张礼标^{①*}

① 广东省科学院动物研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室 广州 510260; ② 广州大学 广州 510006;

③ 国家林业和草原局中南调查规划院 长沙 410014

摘要: 本课题组于2016年8月在西藏自治区墨脱县达木乡贡日村及背崩乡背崩村使用手抄网及雾网分别采集到一批蝙蝠, 其中8只蝙蝠(2♂、6♀)体型较大, 马蹄形鼻叶特征明显, 保留1只雌性标本(标本号162427), 结合传统形态和分子系统发育方法对其进行物种鉴定。该标本体型大, 头体长为78.7 mm, 前臂长为92.5 mm, 毛长而细密, 通体呈深棕色, 毛基部淡棕白, 逐渐过渡到棕褐色; 腹毛色调浅, 毛基部灰色, 毛尖过渡到灰白色。后足长(17.2 mm)不及胫骨长(39.8 mm)的一半; 前鼻叶中间无缺刻, 两侧各有4片小附叶; 耳大而尖, 其后缘内凹。脑颅较平, 颅全长31.9 mm, 颅高13.3 mm, 头骨吻突自前至后明显升高, 与矢状脊相接; 颧弓宽, 有高隆的颧弓板。以上特征与大蹄蝠(*Hipposideros armiger*)的外形及头骨特征相符。头体长、耳长及尾长的数据略小于中国云南、四川以及越南的标本, 但头骨数据基本相近。同时, 基于Cyt b和COI基因序列的系统发育分析表明, 此次捕获的蹄蝠标本与大蹄蝠聚类在一起。结合形态与分子数据, 确定该物种为大蹄蝠, 为西藏自治区翼手目分布新记录种。标本保存于广东省科学院动物研究所。

关键词: 翼手目(蝙蝠); 大蹄蝠; 西藏自治区; 新记录

中图分类号: Q959 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2024) 05-781-08

Hipposideros armiger Found in Medog, Xizang, China

HUANG Ze-Shuang^{①②#} HE Xiang-Yang^{①#} PENG Xing-Wen^③ DENG Jin^①
CHEN Chuang-Jie^① LIU Pei-Ying^① ZHANG Li-Biao^{①*}

① Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Institute of Zoology,

Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510260; ② Guangzhou University, Guangzhou 510006;

③ Central South Academy of Inventory and Planning of National Forestry and Grassland Bureau, Changsha 410014, China

Abstract: In August 2016, eight individuals of bats were captured in Gongri Village, Damu Township and Beibeng Village, Beibeng Township in Medog County, Xizang Autonomous Region, China. Only one female

基金项目 广东省科技计划项目 (No. 2021B1212050021), 国家科技基础资源调查专项项目课题 (No. 2021FY100303);

* 通讯作者, E-mail: zhanglb@giz.gd.cn;

共同第一作者 黄泽双, 女, 本科生; 研究方向: 动物分类学; E-mail: 2713226261@qq.com;

何向阳, 男, 助理研究员; 研究方向: 动物生态学; E-mail: 466926729@qq.com。

收稿日期: 2023-11-03, 修回日期: 2024-01-23 DOI: 10.13859/j.cjz.202423201

individual was retained as a specimen and brought back to the laboratory (162427, ♀). The morphological and skull features of the specimen were measured using electronic digital calipers. Based on the cytochrome *b* (*Cyt b*) and cytochrome *c* Oxidase subunit 1 (*COI*) gene sequences, the phylogenetic trees were reconstructed using maximum likelihood method in MEGA 7.0. The main diagnosis characteristics of the specimen are as follows. The specimen is large, with head body length of 78.7 mm and forearm length of 92.5 mm. The hairs are long and fine, the whole body is dark brown, the hair base is light brown and white, and gradually transitions to brown. The belly hair color is light, the hair base is gray, and the hair tip transition to grayish white. The hind-foot length is 17.2 mm, less than half of the tibia length (39.8 mm). There is no notch in the middle of the anterior nasal lobe and 4 small accessory leaves on both sides (Fig. 1b). The ears are large and sharp, with a sunken back edge. The skull is relatively flat, with a maximum length of 31.9 mm and a brain-case height of 13.3 mm. The rostral process of the skull was significantly increased from front to back, connected with the sagittal spine. The zygomatic arch is wide and the zygomatic arch plate is high. It is consistent with the shape and skull characteristics of the *Hipposideros armiger*. The data of head length, ear length and tail length are slightly smaller than those of Yunnan, Sichuan, China and Vietnam, but the skull data are similar (Table 1). Phylogenetic analysis based on *Cyt b* and *COI* gene sequences showed that the captured bat was well clustered with *H. armiger* (Fig. 2). Combining morphological and molecular data, the bat was identified as *H. armiger*, a new record for Xizang Autonomous Region, China. The specimen was kept in the Institute of Zoology, Guangdong Academy of Science.

Key words: Chiroptera (Bat); *Hipposideros armiger*; Xizang Autonomous Region; New record

大蹄蝠 (*Hipposideros armiger*) 隶属于翼手目 (Chiroptera) 阴蝙蝠亚目 (Yinpterochiroptera) 蹄蝠科 (Hipposideridae) 蹄蝠属, 为典型的洞栖型食虫蝙蝠 (王进忠等 2005, 郭宗明等 2007)。大蹄蝠分布广泛, 多见于山洞、废弃矿洞以及各类人造建筑中。目前该物种在国内主要分布于重庆、浙江、广东、台湾、福建等地, 国外则多分布于尼泊尔、老挝、缅甸、越南以及印度等东南亚乃至南亚地区 (魏辅文等 2022)。在大蹄蝠亚种分类上, Simmons (2005) 和 Wilson 等 (2019) 均认为大蹄蝠共有 4 个亚种: 指名亚种、*fujianensis* 亚种、*terasensis* 亚种和 *tranninhensis* 亚种。中国分布有除 *tranninhensis* 亚种外的其他 3 个亚种。

本课题组于 2016 年 8 月调查西藏自治区墨脱县翼手目资源情况时, 分别在达木乡贡日村及背崩乡背崩村使用手抄网和雾网采集到一批蝙蝠, 其中 8 只蹄蝠标本 (2♂、6♀) 体型较大, 外形特征与大蹄蝠相吻合。出于生物多样性保

护方面的考虑, 仅保留 1 只制作标本 (标本号: 162427, ♀), 带回实验室进行研究。根据外形与头骨特征, 并结合 *Cyt b* 基因和 *COI* 基因的系统发育分析结果, 确认该蝙蝠为大蹄蝠, 为西藏自治区翼手目分布新记录种。该发现不仅拓宽了对大蹄蝠分布区域的认知, 还丰富了西藏自治区翼手目类群本底资料。

1 材料与方法

1.1 标本采集

2016 年 8 月在西藏林芝地区墨脱县达木乡贡日村 (95°27'53" E, 29°34'3" N, 海拔 1 290 m) 及背崩乡背崩村 (95°10'11" E, 29°14'36" N, 海拔 779 m), 使用手抄网和雾网采集到 8 只蹄蝠, 录制超声波后仅保留 1 只作为酒精浸制标本, 保存于广东省科学院动物研究所。

1.2 外形和头骨特征测量

参考哺乳动物测量标准 (杨奇森等 2007), 利用电子数显卡尺 (桂林迪吉特电子有限公司,

精确到 0.1 mm) 测量采集到标本的外形和头骨特征数据的。外形测量指标包括头体长、耳长、尾长、后足长、胫骨长和前臂长；头骨测量指标包括颅全长、颅高、犬枕长、颧宽、眶间宽、后头宽、上犬齿宽、上臼齿宽、上齿列长、下齿列长及下颌长。

1.3 基于 *Cyt b* 基因及 *COI* 基因序列的系统发育分析

采集标本的肌肉组织保存于无水乙醇中，使用 Ezup 柱式动物基因组 DNA 抽提试剂盒（上海生工生物工程股份有限公司）提取 DNA，*Cyt b* 基因扩增引物为 *Cyt b*-F (5'-TAG AAT ATC AGC TTT GGG TG-3') 和 *Cyt b*-R (5'-AAA TCA CCG TTG TAC TTC AAC-3')。*COI* 基因扩增引物为 *COI*-F (5'-CCT ACT CRG CCA TTT TAC CTA TG -3') 和 *COI*-R (5'-ATC TCT GGG TGT CCA AAG AAT CA -3')。PCR 反应总体系均为 25 μ l，2 \times San *Taq* PCR Mix 12.5 μ l，引物各 1 μ l (10 μ mol/L)，*Cyt b* 基因扩增体系中 DNA 模板 4 μ l (35.98 mg/L)、ddH₂O 6.5 μ l，*COI* 基因扩增体系中 DNA 模板 8 μ l (35.98 mg/L)、ddH₂O 2.5 μ l。PCR 反应程序均为，预变性 94 $^{\circ}$ C 5 min；变性 94 $^{\circ}$ C 1 min，退火 50 $^{\circ}$ C 40 s，延伸 72 $^{\circ}$ C 1 min，25 个循环；变性 94 $^{\circ}$ C 1 min，退火 54 $^{\circ}$ C 40 s，延伸 72 $^{\circ}$ C 1 min，35 个循环；最终 72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min，4 $^{\circ}$ C 保存 PCR 产物。在 GenBank 数据库中下载中国四川和云南、印度及越南的大蹄蝠样本 *Cyt b* 基因序列各 1 条；以及中国贵州和江西、越南及老挝的大蹄蝠样本 *COI* 基因序列各 1 条，同时下载蹄蝠属部分其他物种对应的基因序列各 1 条，以大菊头蝠 (*Rhinolophus luctus*) 和华南水鼠耳蝠 (*Myotis laniger*) 相应序列作为外群。应用软件 MEGA 7.0，采用最大似然法 (maximum likelihood, ML)，自展值设为 1 000，建立系统发育树。并基于 K2P (Kimura 2-parameter) 模型对 *Cyt b* 基因及 *COI* 基因序列进行遗传距离分析 (Tamura et al.

2011)。

1.4 超声波特征分析

使用超声波记录仪 Avisoft-Ultra Sound Gate 116 (e) (Avisoft Bioacoustics, 德国柏林) 对蝙蝠标本在静息状态下的回声定位信息进行录制，采样频率为 250 kHz。使用蝙蝠声音分析软件 BatSound software 进行声音特征的分析。参照文献 (张礼标等 2014) 设置参数：快速傅里叶变换 (FFT length) 为 256 points，汉宁窗口 (Hanning window)，频率分辨率 (frequency resolution) 为 280 kHz，时间分辨率 (time resolution) 为 4.6 s；能量谱图的分析衰减为 -120 dB。分析每个标本声波 30 个连续脉冲的主频率、脉冲时程及脉冲间隔。蝙蝠的回声定位叫声分为舌敲击型、调频型和恒频-调频型 (也称为恒频型) (Jones et al. 2006)。

2 结果

2.1 形态特征

本次在西藏采集的蹄蝠标本体型大，其中达木乡贡日村标本前臂长 90.7~94.9 mm ($n=7$)、背崩乡背崩村标本前臂长 93.0 mm ($n=1$)。毛长而细密，通体呈深棕色，毛基部呈灰白色，毛尖深棕色，腹部色泽为淡棕褐色。耳大而尖，后缘内凹 (图 1a)；大马蹄形鼻叶的前叶中间无缺刻，两侧各有 4 片附小叶，第三附小叶最长，第四附小叶较短而不显著；前叶之后为一横向中叶，具一突起的纵脊；中叶后面是顶叶，上具 3 条纵脊 (图 1b)。基于上述形态特征，本研究采集的标本鉴定为大蹄蝠。

头骨颅全长为 31.94 mm，颅高为 13.3 mm，脑颅较平，头骨吻突自前至后明显升高，与眶间区发达的矢状脊相接；眶间宽 4.48 mm，颧宽 17.71 mm，颧弓后部垂直扩展，但其高度不及第三上臼齿至颌关节窝的距离，齿式为 1.1.2.3/2.1.2.3 = 30 (图 1c)。上颌背面观 (图 1d) 可见发达犬齿 C¹。上颌腹面观 (图 1f) 可见 C¹ 前脊上有低小的附小尖，C¹ 齿冠面积大于第一上前臼齿 P² 和第二上前臼齿 P⁴，而小于

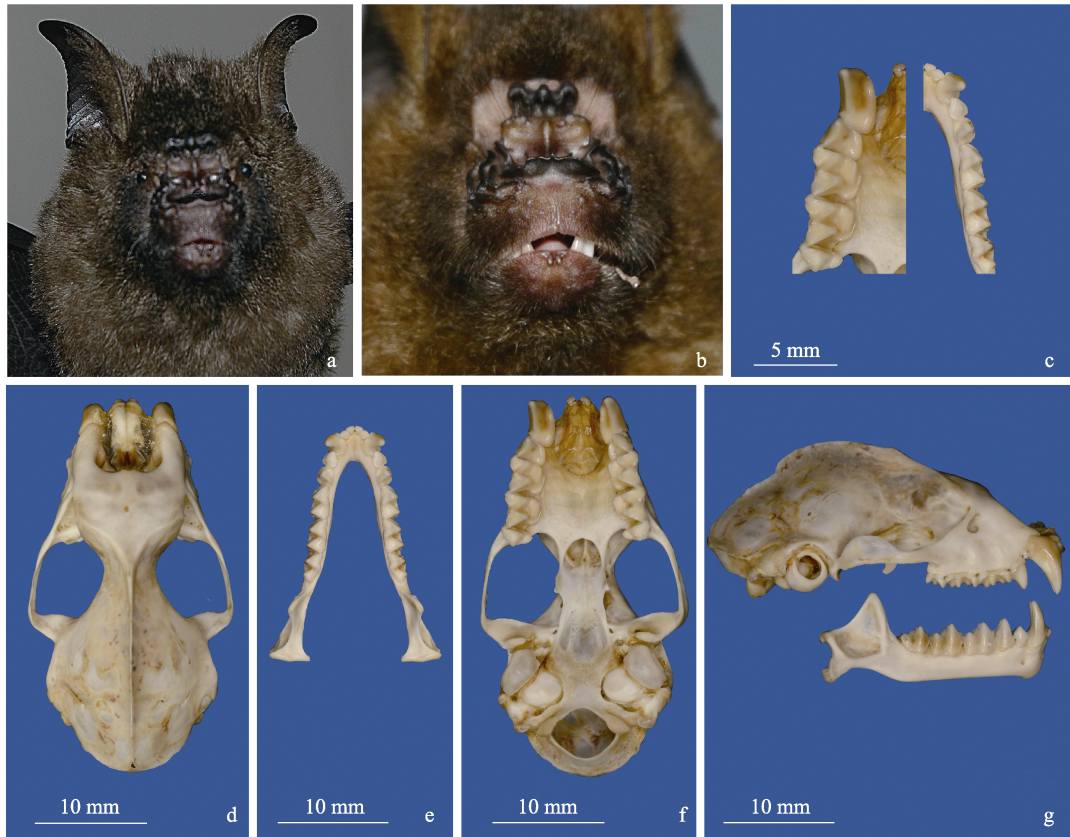


图 1 大蹄蝠外形及头骨特征 (162427, ♀)

Fig. 1 External and skull feature of *Hipposideros armiger* (162427, ♀)

a. 头部正面观; b. 鼻叶形态; c. 上下颌牙齿形态; d. 上颌背面观; e. 下颌背面观; f. 上颌腹面观; g. 上下颌侧面观。

a. Head front view; b. Nose-leaf feature; c. Morphology of upper and lower teeth; d. Cranium, dorsal view; e. Mandible, dorsal view; f. Cranium, ventral view; g. Left side view of cranium and mandible.

第一臼齿 M^1 和第二臼齿 M^2 , 第三臼齿 M^3 的后接合缘 (后脊) 退化。上颌侧面观 (图 1g) 可见上颌 2 枚门齿短小, 且重叠, P^4 不及 C^1 的 $1/2$, P^2 退化到很小, 被挤压偏离齿列导致 C^1 与 P^4 接触, C^1 、 P^4 尖端具有后倾趋势, M^1 、 M^2 具有发达中附尖, 咬合面呈“W”型。下颌背面观 (图 1e) 第一门齿 I_1 齿冠面积小于第二门齿 I_2 , 第一下前臼齿 P_2 位齿列线上, 其长和高占第二下前臼齿 P_4 的 $1/3 \sim 1/2$ 。下颌侧面观 (图 1g) 犬齿 C_1 高且尖端具有后倾趋势, 臼齿齿冠分成 2 叉, 臼齿后尖高度约为前尖的 $1/2 \sim 2/3$ 。

2.2 系统发育分析

基于 *Cyt b* 基因序列 (图 2a) 及 *COI* 基因

序列 (图 2b) 构建的系统发育树显示, 本研究标本 *Cyt b* 基因和 *COI* 基因序列与在 NCBI-nt 数据库下载的大蹄蝠基因序列聚为高支持率的一支 (支持率分别为 100 和 99)。印度的大蹄蝠 *Cyt b* 序列与本研究标本序列遗传距离仅有 0.2% (表 2); 越南及中国贵州的大蹄蝠 *COI* 序列与本研究标本序列遗传距离仅有 0.5% (表 3)。系统发育分析结果支持中国西藏采集的蹄蝠标本为大蹄蝠。

2.3 超声波特征

西藏的大蹄蝠标本的回声定位叫声为恒频-调频型, 其声波由一个恒频段和一个较短的调频段构成 (图 3a)。一个声波脉冲中有 3 个谐

表 1 大蹄蝠外形及头骨测量数据比较 (长度: mm)

Table 1 Comparison of external and skull measurements of *Hipposideros armiger* (length in mm)

项目 Item	本研究 This study ($n = 1$) 162427, ♀	大蹄蝠 <i>Hipposideros armiger</i>		
		中国云南 Yunnan, China ($n = 13$) Bu et al. 2016	中国四川 Sichuan, China ($n = 20$) 张婵 2014	越南 Vietnam ($n = 14$) Thong et al. 2012
头体长 Head and body length	78.7	95.40 ± 5.72	88.48 ± 6.22	—
前臂长 Forearm length	93.1 ± 1.4 (90.7 - 94.9) ($n = 8$)	92.34 ± 1.91	92.44 ± 2.85	91.2 ± 2.7 ($n = 27$) (85.6 - 98.9)
耳长 Ear length	24.8	31.32 ± 1.20	30.22 ± 2.15	30.7 ± 1.6 ($n = 22$) (28.1 - 33.0)
后足长 Hind-foot length	17.2	15.45 ± 0.62	14.94 ± 1.27	—
胫骨长 Tibia length	39.8	39.85 ± 0.96	39.29 ± 1.63	38.5 ± 1.9 ($n = 13$) (36.6 - 43.4)
尾长 Tail length	51.9	58.59 ± 4.26	61.12 ± 3.11	—
颅全长 Greatest length of skull	31.9	32.49 ± 1.10	30.85 ± 0.91	31.8 ± 0.4 ($n = 13$) (30.8 - 32.3)
颅高 Height of the braincase	13.3	—	—	—
犬枕长 Condylar-canine length	28.8	27.21 ± 0.37	24.82 ± 0.19	28.0 ± 0.3 ($n = 13$) (27.4 - 28.5)
颧宽 Zygomatic width	17.7	18.12 ± 0.49	16.81 ± 0.57	17.6 ± 0.2 (17.3 - 18.1)
眶间宽 Interorbital width	4.5	4.32 ± 0.25	4.73 ± 0.15	4.3 ± 0.2 (3.9 - 4.6)
后头宽 Mastoid width	14.8	14.81 ± 0.23	14.20 ± 0.13	—
上犬齿宽 Upper canine width	8.7	8.90 ± 0.12	8.42 ± 0.25	8.8 ± 0.2 (8.4 - 9.2)
上臼齿宽 Maxillary third molar width	12.6	12.64 ± 0.23	11.91 ± 0.65	12.5 ± 0.2 (12.0 - 12.8)
上齿列长 Maxillary tooth length	13.7	13.43 ± 0.60	12.06 ± 0.26	12.3 ± 0.2 (11.9 - 12.6)
下齿列长 Mandibular tooth length	14.4	14.41 ± 0.21	13.26 ± 0.15	13.5 ± 0.2 (13.1 - 13.8)
下颌长 Mandibular length	21.2	22.21 ± 0.48	21.85 ± 0.21	22.0 ± 0.3 (21.1 - 22.4)

“—”表示数据缺失。“—” indicates that the data is absent.

波，而能量主要集中在第二谐波上，故第二谐波的频率为其主频率（图 3b）。超声波数据分析结果显示，本研究标本主频率为（67.9 ± 0.2）kHz、脉冲时程为（8.3 ± 0.6）ms。

3 讨论

本研究标本整体毛色与郑生武等（2010）描述的大蹄蝠基本一致；头面部特征也与 Smith 等（2009）对大蹄蝠的描述一致。外形及头骨测量数据对比显示，本研究标本除头体长、耳长及尾长的数据略小，其余数据均在云南的大蹄蝠数据（Bu et al. 2016）指标范围内。本研究标本声波结构与印度的大蹄蝠声波结构基本吻合，主频率及脉冲时程与印度的大蹄蝠主频率（68.2 ± 1.9）kHz、声脉冲时程（7.8 ± 0.3）ms 数据相近（Chakravarty et al. 2020）。且本研

究 162427 号标本的 *Cyt b* 和 *COI* 基因序列都与 NCBI-nt 中已有的大蹄蝠基因序列聚为高支持度的一支。综上所述，鉴定本研究采集的蹄蝠标本为大蹄蝠。

从地理区系上看，本研究标本采集地点西藏与四川及云南接壤。*Cyt b* 和 *COI* 基因序列分子建树，本研究标本分别与四川、云南和贵州、江西的大蹄蝠聚为高支持度的一支。本研究标本外形及头骨数据也与云南及四川的大蹄蝠基本相近。据魏辅文等（2022）的描述，四川、云南、贵州及江西的大蹄蝠均为指名亚种。因此，西藏墨脱的大蹄蝠应归属指名亚种。

墨脱县位于西藏东南部，处于热带北缘山地，属于热带季雨林、亚热带湿润气候区，冬季温暖、小雨多雾，夏季雨量充沛，降水集中，空气湿润，相对湿度高。在中国，大蹄蝠栖息

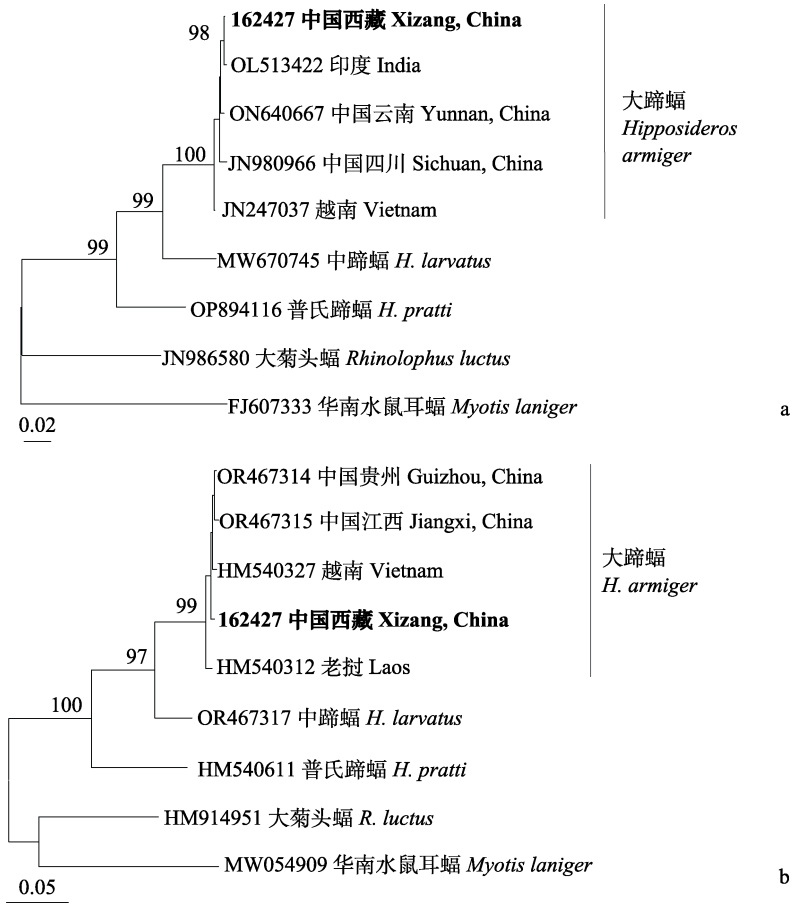


图 2 基于 Cyt b (a) 和 COI 基因 (b) 序列构建的最大似然系统发育树

Fig. 2 Maximum likelihood phylogenetic trees based on Cyt b (a) and COI (b) gene sequences

支上的数值为支持率, 仅展示超过 80 的支持率。图中加粗字体为本研究采集个体。标尺表示该长度的分支代表基因组的遗传变异度为 0.02 (a) 及 0.05 (b)。

Values of branches indicate the bootstrap values (BS), only BS > 80 are illustrated. In bold font is the collected specimen number in this study. The scale bar indicate that the branch of that length represents a genetic variability of 0.02 (a) and 0.05 (b) for the genome.

表 2 基于 Cyt b 基因序列利用 K2P 模型计算的大蹄蝠、中蹄蝠及普氏蹄蝠的种内和种间遗传距离

Table 2 Genetic distances of Cyt b gene of Hipposideros armiger, H. larvatus and H. pratti based on Kimura 2-parameter model (%)

物种 Species	1	2	3	4	5	6
1 本研究 This study (中国西藏 Xizang, China) 162427						
2 大蹄蝠 Hipposideros armiger (印度 India) OL513422	0.2					
3 大蹄蝠 H. armiger (越南 Vietnam) JN247037	0.7	0.9				
4 大蹄蝠 H. armiger (中国四川 Sichuan, China) JN980966	0.8	1.0	1.0			
5 大蹄蝠 H. armiger (中国云南 Yunnan, China) ON640667	0.6	0.7	0.7	0.8		
6 中蹄蝠 H. larvatus (中国云南 Yunnan, China) MW670745	8.7	9.0	8.1	8.6	8.5	
7 普氏蹄蝠 H. pratti (中国江西 Jiangxi, China) OP894116	13.0	13.3	12.6	12.8	12.9	12.6

表 3 基于 COI 基因序列利用 K2P 模型计算的大蹄蝠、中蹄蝠及普氏蹄蝠的种内和种间遗传距离

Table 3 Genetic distances of COI gene of *Hipposideros armiger*, *H. larvatus* and *H. pratti* based on Kimura 2-parameter model (%)

物种 Species	1	2	3	4	5	6
1 本研究 This study (中国西藏 Xizang, China) 162427						
2 大蹄蝠 <i>Hipposideros armiger</i> (老挝 Laos) HM540312	0.8					
3 大蹄蝠 <i>H. armiger</i> (越南 Vietnam) HM540327	0.5	1.1				
4 大蹄蝠 <i>H. armiger</i> (中国江西 Jiangxi, China) OR467315	0.6	0.9	0.6			
5 大蹄蝠 <i>H. armiger</i> (中国贵州 Guizhou, China) OR467314	0.5	1.1	0.5	0.3		
6 中蹄蝠 <i>H. larvatus</i> (中国广西 Guangxi, China) OR467317	5.1	5.0	5.1	5.0	5.1	
7 普氏蹄蝠 <i>H. pratti</i> (越南 Vietnam) HM540611	11.2	10.7	11.5	11.0	11.1	10.0

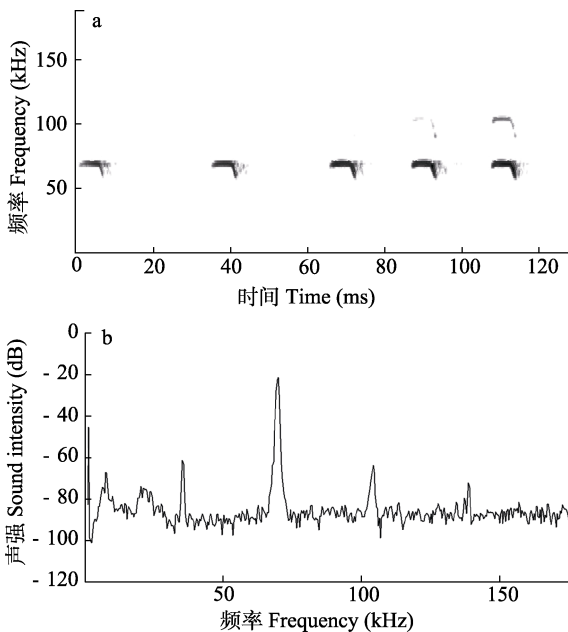


图 3 大蹄蝠声波语谱图 (a) 及振幅图 (b)

Fig. 3 Acoustic spectrogram (a) and amplitude diagram (b) of *Hipposideros armiger*

环境多样, 已知包括天然洞穴、废弃矿洞、防空洞、人工水渠和各种人造建筑, 同一栖息地的蝙蝠数量从几只、几十只到数百只不等, 常与其他种类的蝙蝠共栖 (张婵 2014)。本研究组捕捉到大蹄蝠时, 其与中华菊头蝠 (*R. sinicus*) 共栖于贡日村检查所旁一些巨石形成的阴暗空间中, 周边分布有高大乔木, 是适宜大蹄蝠栖息的生境类型。在背崩乡雾网捕捉点中, 大蹄蝠则与皮氏菊头蝠 (*R. pearsonii*)

一起被捕捉到。

西藏自治区现分布有翼手目 23 种, 包含 4 个科, 其中蝙蝠科种类最多 (15 种), 其次是狐蝠科 (4 种)、菊头蝠科 (3 种) 和假吸血蝠科 (1 种), 但尚无蹄蝠科物种分布记载 (魏辅文等 2022, 何敏怡等 2023, 周全等 2023)。大蹄蝠在西藏的发现, 进一步扩大了对该物种在中国分布范围的认知, 丰富了西藏翼手目物种多样性, 也为该地区的生态建设和生物多样性资源保护提供了基础资料。

致谢 野外工作得到中国科学院武汉病毒研究所石正丽研究员、杨兴姿副研究员、罗东升博士、蒋人地博士以及武汉大学李十月教授等的帮助; 分子实验得到中国科学院武汉病毒研究所胡犇博士的协助, 在此一并致谢。

参 考 文 献

- Bu Y Z, He X P, Zhou H X, et al. 2017. Morphology and mitochondrial gene divergence in *Hipposideros armiger armiger* occurs only in China. *Mammalia*, 81(2): 135–146.
- Chakravarty R, Ruedi M, Ishtiaq F. 2020. A recent survey of bats with descriptions of echolocation calls and new records from the western Himalayan Region of Uttarakhand, India. *Acta Chiropterologica*, 22(1): 197–224.
- Jones G, Teeling E C. 2006. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(3): 149–156.
- Simmons N B. 2005. Order Chiroptera // Wilson D E, Reeder D M. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic*

- Reference. 3rd ed. Maryland, Baltimore: Johns Hopkins University Press, 312–529.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, et al. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28(10): 2731–2739.
- Thong V D, Puechmaille S J, Denzinger A, et al. 2012. A new species of *Hipposideros* (Chiroptera: Hipposideridae) from Vietnam. *Journal of Mammalogy*, 93(1): 1–11.
- Wilson D E, Mittermeier R A. 2019. *Handbook of the Mammals of the world*. Vol. 9. Bats. Barcelona: Lynx Edicions, 210–217.
- 郭宗明, 严小慧, 张成菊, 等. 2007. 中国蹄蝠科的分类现状与展望. *四川动物*, 26(1): 210–212.
- 何敏怡, 邓汶圃, 李彦男, 等. 2023. 马铁菊头蝠在西藏首次发现. *四川动物*, 42(1): 54–60.
- Smith A T, 解焱. 2009. 中国兽类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社, 297.
- 王进忠, 张劲硕, 周江, 等. 2005. 5 种食虫蝙蝠的生态形态特征与猎物选择的相关性. *北京农学院学报*, 20(1): 6–9.
- 魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 等. 2022. 中国兽类分类与分布. 北京: 科学出版社, 308–313.
- 杨奇森, 夏霖, 冯祚建, 等. 2007. 兽类头骨测量标准 V: 食虫目、翼手目. *动物学杂志*, 42(2): 56–62.
- 张婵. 2014. 大蹄蝠的种下分类及栖息地选择研究. 新乡: 河南师范大学硕士学位论文, 1–11.
- 张礼标, 刘奇, 沈琪琦, 等. 2014. 广东省蝙蝠新纪录——大黑伏翼. *兽类学报*, 34(3): 292–297.
- 郑生武, 宋世英. 2010. 秦岭兽类志. 北京: 中国林业出版社, 107–109.
- 周全, 谢慧娴, 梁晓玲, 等. 2023. 暗褐彩蝠在西藏和湖北的新发现及彩蝠属物种在我国分类与分布的探讨. *野生动物学报*, 44(1): 14–21.