

雄性菲菊头蝠夏季集群大小的 变化及其影响因素

邹文玉^① 徐榕^① 王桢^① 王维维^② 高会敏^②
罗波^{①②*} 邓迎春^① 梁海英^① 冯江^{②③*}

① 西华师范大学, 西南野生动植物资源保护教育部重点实验室 南充 637002;

② 东北师范大学, 吉林省动物资源保护与利用重点实验室 长春 130117; ③ 吉林农业大学生命科学学院 长春 130118

摘要: 本研究以栖息于废弃防空洞的雄性菲菊头蝠 (*Rhinolophus pusillus*) 作为研究对象, 探究其夏季集群大小变化及其潜在影响因素。应用红外热成像仪监测菲菊头蝠在 6 月到 8 月期间的集群大小。利用单因素方差分析和一般线性回归模型, 检验菲菊头蝠集群大小的月变化及其与洞内微气候的关系。研究发现, 菲菊头蝠集群大小从 6 月至 8 月逐渐递增。集群大小变异系数 6 月高于 7 月和 8 月。菲菊头蝠集群大小与洞内温度和相对湿度均呈显著正相关关系。本研究表明, 洞内微气候影响菲菊头蝠集群大小。这为野生蝙蝠栖息地保护与管理提供理论基础。

关键词: 蝙蝠; 栖息地; 集群大小; 月变化

中图分类号: 958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2021) 03-330-08

Variation in Colony Size and Its Influencing Factors in Male Least Horseshoe Bats during Summer

ZOU Wen-Yu^① XU Rong^① WANG Zhen^① WANG Wei-Wei^② GAO Hui-Min^②
LUO Bo^{①②*} DENG Ying-Chun^① LIANG Hai-Ying^① FENG Jiang^{②③*}

① *Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation of Ministry of Education, China West Normal University, Nanchong*

637002; ② *Jilin Provincial Key Laboratory of Animal Resource Conservation and Utilization, Northeast Normal University, Changchun*

130117; ③ *College of Animal Science and Technology, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China*

Abstract: Here, we used male Least Horseshoe Bats, *Rhinolophus pusillus*, to assess the change of colony size as well as the potential determinants throughout the summer. We used an infrared thermal imager to monitor the colony size of the bats inhabiting in a disused military fortification during June and August (Fig.

基金项目 国家自然科学基金青年科学基金项目 (No. 31800323), 西华师范大学校内基金项目 (No. 18B024, 17E066), 西华师范大学本科生省级创新创业训练项目 (No. S202010638082);

* 通讯作者, E-mail: luob041@nenu.edu.cn, fengj@nenu.edu.cn;

第一作者介绍 邹文玉, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物行为生态学; E-mail: zouwenyu8773@qq.com。

收稿日期: 2020-10-23, 修回日期: 2021-03-15 DOI: 10.13859/j.cjz.202103002

1). We applied one-factor analysis of variance (ANOVA) and the general linear regression model to test the monthly variation of colony size as well as to determine relationship between bat colony size and microclimatic conditions in the cave. Analyses revealed that *R. pusillus* exhibited a marked increase in colony size from June to August (Fig. 2). The coefficient of variation in bat colony size was higher in June than that in July and August. The bat colony sizes were significant positive associations with ambient temperature, relative humidity in the cave (Fig. 3). These results highlight that microclimatic factors inside the cave affect the colony size of *R. pusillus*. Our findings provide a theoretical basis for roost conservation and management in wild bats.

Key words: Bat; Roost; Colony size; Monthly variation

集群大小是动物的重要生活史参数，在食物获取、反捕食防御、热量调节、社群信息传递及繁殖方面均具有关键作用 (Shik 2008, Ebensperger et al. 2012, Brown 2016)。研究表明，美西须蚁 (*Pogonomyrmex occidentalis*) 的集群大小直接影响蚁群劳动力和繁殖成功率 (Cole et al. 2000)。帽带企鹅 (*Pygoscelis antarctica*) 的存活率与集群大小呈明显正相关，因为更大的群体有利于改善热量调节，从而增强成鸟和幼鸟在严寒环境中的存活率 (Barbosa et al. 1997)。啮齿类动物的集群越大，集群成员被捕食者捕获的概率将减小，因而有利于降低捕食风险 (Ebensperger 2001)。此外，集群大小也是世界自然保护联盟 (IUCN) 评价野生动物灭绝风险的重要指标 (IUCN 2001)。小集群在高强度的人类干扰作用下容易衰退、甚至出现区域灭绝，因而拥有较高的保护价值 (Boshoff et al. 2011, Maggio et al. 2015)。因此，开展动物集群大小变化的研究是行为生态学与保护生物学的重要研究内容，对于物种灭绝风险评估与优先保护规划具有指导意义 (IUCN 2001, Brown 2016)。

蝙蝠是唯一真正会飞的夜行性哺乳动物，白天栖息于洞穴、裂缝、桥梁、树干或建筑缝隙，傍晚成群出飞觅食 (Kunz et al. 2003)。蝙蝠以昆虫、野果、花蜜和花粉为食，能够有效抑制夜间活动的农林害虫，促进种子和花粉的传播 (Kunz et al. 2011)。绝大多数蝙蝠群居生活，集群大小与蝙蝠的生存和繁殖息息相

关 (Entwistle et al. 2000, Zahn et al. 2006, Baigger et al. 2013)。大集群有利于增强个体间协作觅食、体温调节及配偶选择机遇，然而也可能加剧种内食物竞争强度和疾病传播风险 (Zahn 1999)。蝙蝠集群大小呈现物种特异性和区域差异，小集群仅几个个体组成，大集群成千上万只个体。例如，栖息于美国新墨西哥州天然洞穴的巴西犬吻蝠 (*Tadarida brasiliensis*) 高度集群，集群大小为 70 万至 90 万只 (Klopper et al. 2016)。然而，法国东部的小菊头蝠 (*Rhinolophus hipposideros*) 集群一般 100 ~ 200 只个体，甚至有的小集群仅 5 ~ 50 只个体 (Tournant et al. 2013)。由于栖息地微气候、幼蝠出生及人类干扰的影响，蝙蝠集群大小往往呈现一定的变化规律。Betts (1997) 比较不同矿洞的尤马鼠耳蝠 (*Myotis yumanensis*) 集群大小，发现温度较高的矿洞拥有更多个体。Ramírez-Pulido 等 (2001) 在野外调查墨西哥无尾长舌蝠 (*Anoura geoffroyi*)，证实该物种的集群大小呈现显著月变化。Borkin 等 (2011) 通过野外研究发现，森林砍伐导致新西兰隆蝶蝠 (*Chalinolobus tuberculatus*) 栖息地丧失、集群大小下降。然而，有关蝙蝠集群大小的研究主要集中于欧洲和美洲的蝙蝠，对于我国蝙蝠集群大小的变化及其潜在影响因素尚知之甚少。

本研究以菲菊头蝠 (*Rhinolophus pusillus*) 作为研究对象，检验蝙蝠夏季集群大小变化及其影响因素。菲菊头蝠隶属菊头蝠科

(Rhinolophidae) 菊头蝠属, 被 IUCN 列为无危 (least concern) 物种, 主要分布于我国西部、南部和河北, 及东南亚地区 (Smith et al. 2009, IUCN 2020)。菲菊头蝠集群生活, 喜爱栖息于废弃的防空洞、矿洞和岩洞 (吴秀等 2020)。该物种一般在日落后 40 min 内完成出飞活动, 利用恒频回声定位声波在密林生境探测与捕捉蛾类, 回声定位声波的主频为 101.50 ~ 111.30 kHz (庞育兰等 2019)。本研究利用红外热成像技术, 于 2019 年 6 月到 8 月, 在野外监测栖息于防空洞的雄性菲菊头蝠集群大小。红外热成像技术通过探测物体表面的红外辐射能, 将被测物体表面的温度分布转换为热图像, 具有响应速度快、测量距离远及不依赖光等优势, 近年逐渐应用于夜行性蝙蝠的集群调查研究 (Hristov et al. 2008, 2010)。先前研究表明, 蝙蝠偏爱栖息于温湿度适宜的栖息地, 因为温暖和潮湿的环境能够减少热量散失、降低维持体温的能量消耗 (Betts 1997, Dunbar et al. 2010)。因此, 我们假设菲菊头蝠集群大小受到洞穴微气候的影响。我们预测, 菲菊头蝠集群大小呈现明显的月变化规律; 菲菊头蝠集群大小与洞内温度和湿度密切相关。

1 材料与方法

1.1 研究地点

研究地点位于南京市江宁区生方山公园的废弃防空洞 (31°54' N, 118°51' E)。该防空洞位于方山的半山腰, 长约 200 m, 宽 1.2 m, 高 2.1 m, 洞内有 4 个小室。防空洞有两个洞口, 周围密布阔叶林和草本植物, 洞口隐蔽性较高。该洞穴远离公园景点和主干道路, 少有人类进入, 能够有效避免人类对蝙蝠的直接干扰, 是开展蝙蝠集群大小变化研究的理想样点。

1.2 集群调查

通过 GPS 定位仪 (BHCnav, 广州), 获取实验样点每天的日落时间, 并于日落前

30 min, 借助头灯照明设备进入防空洞。发现菲菊头蝠后, 打开提前准备好的 T640 红外热成像仪 (温度测量范围 -40 ~ 150 °C; FLIR Systems Inc, Portland, USA), 在黑暗环境拍摄菲菊头蝠集群的相片 (图 1a)。红外热成像仪的拍摄帧速率为 30 帧/s。如果菲菊头蝠聚成 2 或 3 个群体, 分别拍摄每个群体的相片, 用于后续汇总分析集群大小。通过红外热成像仪的调焦按钮, 调节相片的清晰度。红外热成像仪的辐射率设为 0.81, 以适应防空洞的砖墙构造。采用红外热成像仪拍摄相片的同时, 利用高精度超声波探测仪 (UltrasoundGate 116; Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany), 录制菲菊头蝠发出的回声定位声波, 以明确菲菊头蝠的物种身份 (图 1b)。声波录制遵循奈奎斯特-香浓信息采样准则 (Nyquist-Shannon

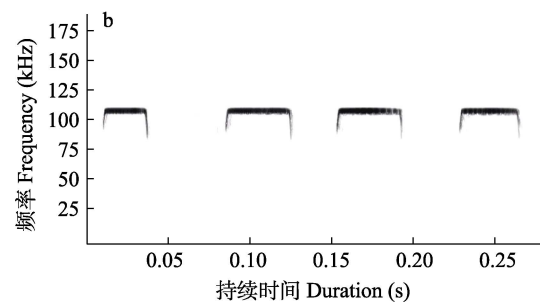
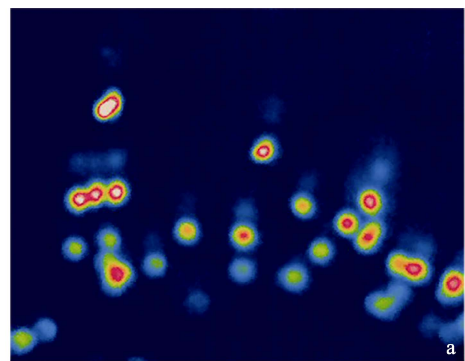


图 1 菲菊头蝠集群红外热成像图 (a) 和回声定位声波声谱图 (b)

Fig. 1 Infrared thermography image (a) and echolocation spectrogram (b) of the colony in Least Horseshoe Bats

sampling theorem), 录音频率设为 375 kHz、精度 16 bit。利用常规的温湿度计 (TH101B, 广东美德时仪器仪表有限公司), 测量菲菊头蝠栖息位点的温度和相对湿度。间隔 1~3 d 调查一次, 以最小化潜在的人为干扰。集群调查从 6 月 1 日开始, 一直持续到 8 月 13 日结束, 累计调查 46 d。集群调查期间, 调查者避免大声喧哗干扰蝙蝠。中雨和强降雨天气停止实验。研究团队的先前调查表明, 该洞穴栖息的菲菊头蝠均为雄性个体 (Wu et al. 2018)。在本次实验结束后, 我们利用雾网在洞内捕捉 29 只菲菊头蝠, 通过观察它们腹部的外生殖器, 发现被捕个体全为雄性, 进一步证实该集群为雄性群体。

1.3 数据处理与分析

利用 FLIR Tools+软件 (FLIR Systems Inc, Portland, USA) 处理拍摄的菲菊头蝠集群相片, 计数菲菊头蝠每个调查日的集群大小。红外热成像拍摄期间, 大部分个体处于悬挂状态, 方便直接计数。少数个体飞出红外热成像仪的监测范围, 这些个体仅计数一次, 以避免重复计数。Kolmogorov-Smirnov 检验表明, 菲菊头蝠的集群大小、洞内温度及相对湿度数据满足正态分布。根据变异系数的计算公式 ($C_v = \text{标准差} / \text{平均值} \times 100\%$), 利用集群大小和温湿度的标准差除以平均集群大小和平均温湿度, 分别量化集群大小、洞内温度和相对湿度的变异系数。利用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 及事后多重比较 (Tukey's Post Hoc test), 检验菲菊头蝠集群大小与洞内温湿度在 6 到 8 月期间是否呈现明显的月变化。通过一般线性回归模型, 检验菲菊头蝠集群大小与洞内温度、相对湿度的相互关系。似然比检验 (likelihood ratio test) 分析发现, 洞内温度和相对湿度对菲菊头蝠集群大小无显著交互作用, 故拟合一般线性回归模型时分别分析两者与集群大小的关系, 不考虑两者之间的交互作用。上述统计分析均在 R 3.3.3 进行, 数据采用平均值 \pm 标准差表示。

2 结果

菲菊头蝠的平均集群大小为 (64.7 ± 26.7) 只, 最小集群为 14 只, 最大集群为 130 只, 集群大小在 6 至 8 月期间的变异系数为 0.41。6 月菲菊头蝠的平均集群大小为 (42.9 ± 18.3) 只, 变异系数为 0.43。7 月菲菊头蝠的平均集群大小为 (64.3 ± 16.3) 只, 变异系数为 0.25。8 月菲菊头蝠的平均集群大小为 (96.0 ± 15.6) 只, 变异系数为 0.16。菲菊头蝠集群大小从 6 月到 8 月逐渐递增 ($F_{2, 43} = 34.62, P < 0.0001$; 图 2)。

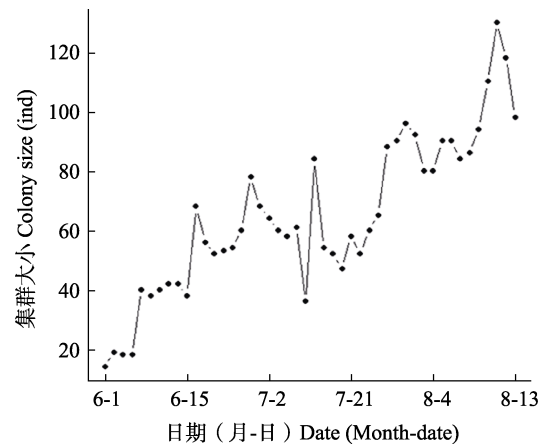


图 2 菲菊头蝠集群大小的月变化

Fig. 2 Monthly variation of colony size in Least Horseshoe Bats

洞内微气候监测表明, 6 至 8 月期间洞内平均温度为 (19.9 ± 1.2) $^{\circ}\text{C}$, 温度变化范围为 $17.3 \sim 22.2$ $^{\circ}\text{C}$, 变异系数为 0.062, 温度的月间差异极显著 ($F_{2, 43} = 41.61, P < 0.0001$)。洞内平均相对湿度为 $78.0\% \pm 4.0\%$, 相对湿度变化范围为 $65.0\% \sim 84.0\%$, 相对湿度变异系数为 0.051, 相对湿度的月间差异显著 ($F_{2, 43} = 3.82, P < 0.05$)。一般线性回归分析表明, 菲菊头蝠集群大小与洞内温度 ($\beta = 15.80, R^2 = 0.53, t = 7.03, P < 0.0001$, 图 3a) 和相对湿度 ($\beta = 298.90, R^2 = 0.20, t = 3.33, P < 0.01$, 图 3b) 均呈现显著的正相关关系。

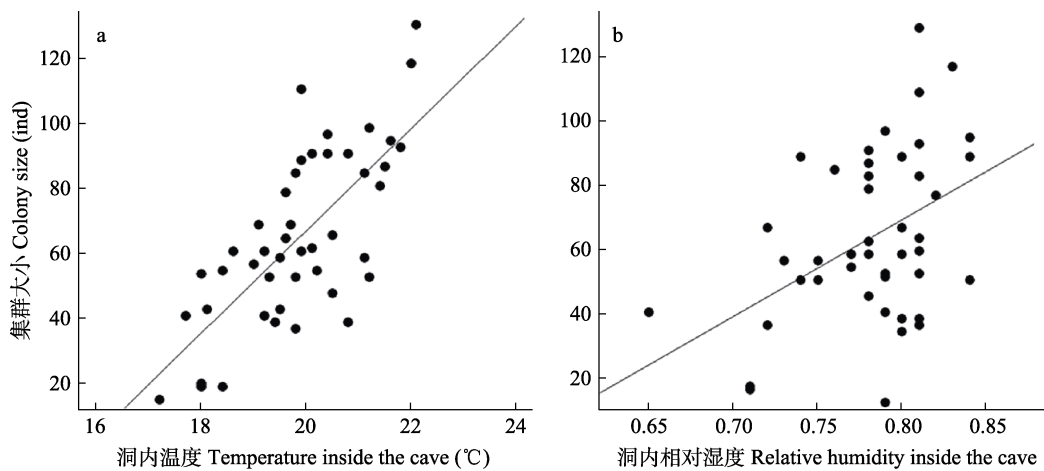


图3 菲菊头蝠集群大小与洞内温度和相对湿度的关系

Fig. 3 Relationships among colony size, temperature, and relative humidity inside the cave

a. 洞内温度与集群大小; b. 相对湿度与集群大小。

a. Cave temperature and colony size; b. Relative humidity and colony size.

3 讨论

结合红外热成像与微气候监测,在野外探究菲菊头蝠集群大小的月变化及其影响因素。结果显示,菲菊头蝠在6~8月的集群大小差异明显,并且集群大小从6至8月呈现逐渐递增的趋势。菲菊头蝠在6月的集群大小波动最大,集群大小变异系数高达0.43。进一步分析显示,洞穴内温度和相对湿度能够解释菲菊头蝠集群大小20%~53%的变异。因此,研究结果证实,洞穴内微气候条件是影响菲菊头蝠集群大小月变化的重要因素。

野外调查发现,菲菊头蝠集群大小在6月到8月期间逐渐递增。类似研究结果在巴西犬吻蝠中也见报道(Hristov et al. 2010)。研究表明,相比雨季,非洲黄毛果蝠(*Eidolon helvum*)的集群数量在旱季明显更多(van Toor et al. 2019)。生活于热带洞穴的金蹄蝠(*Rhinonicteris aurantia*)集群大小随着每月平均最低温度和降雨变化而逐渐改变(Churchill 1991)。英国约克郡的纳氏鼠耳蝠(*M. nattereri*)在不同月份的集群大小有所不同(Rivers et al. 2006)。Powell和Wehnelt(2003)发现,罗德里格斯狐蝠(*Pteropus rodricensis*)的集群数量在每月

呈现一定的波动变化。

目前,关于蝙蝠集群大小的变化主要存在三种假说。第一,微气候适应假说认为,许多蝙蝠定期更换栖息地,以寻找温度和湿度适宜的生存环境。由于温暖和潮湿的环境能够减少蝙蝠热量的散失、有利于增强体温调节,许多洞栖型和树栖型蝙蝠倾向于选择温湿度适宜的洞穴栖息(Betts 1997, Lourenço et al. 2004)。本研究结果显示,菲菊头蝠集群大小与洞穴内温湿度呈显著的正相关关系,因而支持微气候适应假说。第二,温带雌性蝙蝠一般在6月分娩,7月和8月幼蝠逐渐发育、具备飞行和捕食能力(Lučan 2009)。幼蝠的出生可能导致蝙蝠集群大小逐渐增大。基于标志重捕方法的研究表明,墨西哥无尾长舌蝠在幼蝠出生季节集群数量最多(Ramírez-Pulido et al. 2001)。然而,南京方山的菲菊头蝠集群为雄性群体,我们在调查期间并未观察到幼蝠出现,因此,幼蝠出生假说难以解释菲菊头蝠集群大小的变化。菲菊头蝠集群大小的增加可能由于同域雄性个体的迁入。第三,人类干扰影响蝙蝠的生活节律,诱导个体产生生理压力,蝙蝠栖息地选择也受到人类活动的影响(Phelps et al.

2016, 2018)。本研究的防空洞位置比较隐蔽, 远离人群, 人类对洞穴的干扰程度轻微。因此, 我们推测洞穴的隐蔽性也可能是导致菲菊头蝠集群大小增大的因素之一。

结合先前的野外调查, 我们发现菲菊头蝠的集群大小在近年呈现下降趋势。2012 年南京方山的菲菊头蝠集群大小约为 180 只, 而 2019 年该区域的菲菊头蝠集群大小低于 130 只 (Wu et al. 2018)。菲菊头蝠集群数量下降可能源于觅食生境丧失、环境污染及家猫 (*Felis catus*) 的捕食。本研究样点位于南京方山公园风景区内。近年来, 由于旅游业发展, 许多原始森林被改造为茶园、公路和景点, 导致菲菊头蝠可利用的觅食生境锐减。菊头蝠喜爱在天然阔叶林捕捉夜行性蛾类, 觅食生境丧失致使它们可利用的食物资源有限, 可能最终导致集群数量下降 (Russo et al. 2002, Powell et al. 2003, Lane et al. 2006)。此外, 为方便行人通行和夜晚散步, 南京方山的主干道路贯穿整个公园, 交通车辆和路灯数量较多, 道路周边的光污染和噪声污染不容忽视。灯光和交通噪声能够干扰蝙蝠的出飞与觅食活动, 引起蝙蝠产生生理压力, 扰乱蝙蝠的生活节律 (Stone et al. 2009, Luo et al. 2015, Simpson et al. 2016)。除光污染和噪声污染外, 茶园化学药剂的喷洒可能导致蝙蝠因摄食昆虫间接中毒, 影响蝙蝠的生理机能, 最终对适合度造成慢性损害 (Stahlschmidt et al. 2012, Bayat et al. 2014)。因此, 环境污染也可能对菲菊头蝠集群造成负面影响。值得注意的是, 我们在野外调查期间发现家猫在菲菊头蝠栖息地周边频繁出现。作为蝙蝠的捕食者 (Ancillotto et al. 2013, Khayat et al. 2020), 家猫的捕食效应也可能导致菲菊头蝠集群大小下降。然而, 这些可能导致菲菊头蝠集群大小下降的因素需要进一步的研究来证实。

综上所述, 我们应用红外热成像技术, 在国内开展菲菊头蝠集群大小的变化及其影响因素研究。研究结果证实, 栖息地的微气候条件影响雄性菲菊头蝠夏季集群大小的变化。本研

究丰富了蝙蝠集群大小研究内容, 能够为野生蝙蝠栖息地保护与管理提供理论借鉴。本研究暗示, 蝙蝠的集群大小并非固定不变, 而是处于不断变化, 短期内开展集群调查可能并不能准确反映蝙蝠集群大小。针对南京方山菲菊头蝠的潜在受胁因素, 我们提出四条建议:

(1) 人工种植当地天然植被, 加强原始森林生境的修复, 为菲菊头蝠提供丰富的觅食生境; (2) 加强菲菊头蝠栖息地周边的监管力度, 尽可能减少栖息地周边的灯光与噪声污染, 并防止菲菊头蝠被家猫捕食; (3) 人工栽培防虫型茶叶, 减少大规模杀虫剂使用, 构建绿色茶园; (4) 加大宣传菲菊头蝠的生态价值, 提高公众保护意识, 改变其在大众心中的负面形象。后续研究有待长期监测菲菊头蝠集群大小和栖息地周边环境变化, 进一步揭示菲菊头蝠集群大小应对人类压力和气候变暖的适应性响应。

致谢 感谢东北师范大学提供超声波探测仪和红外热成像仪, 以及西华师范大学刘钰、李亚琪和王静同学对本实验的帮助。

参 考 文 献

- Ancillotto L, Serangeli M T, Russo D. 2013. Curiosity killed the bat: domestic cats as bat predators. *Mammalian Biology*, 78(5): 369–373.
- Baigger A, Perony N, Reuter M, et al. 2013. Bechstein's bats maintain individual social links despite a complete reorganisation of their colony structure. *Naturwissenschaften*, 100(9): 895–898.
- Barbosa A, Moreno J, Potti J, et al. 1997. Breeding group size, nest position and breeding success in the chinstrap penguin. *Polar Biology*, 18(6): 410–414.
- Bayat S, Geiser F, Kristiansen P, et al. 2014. Organic contaminants in bats: trends and new issues. *Environment International*, 63: 40–52.
- Betts, B J. 1997. Microclimate in Hell's Canyon mines used by maternity colonies of *Myotis yumanensis*. *Journal of Mammalogy*, 78(4): 1240–1250.
- Borkin K M, O'Donnell C, Parsons S. 2011. Bat colony size reduction coincides with clear-fell harvest operations and high

- rates of roost loss in plantation forest. *Biodiversity and Conservation*, 20(14): 3537–3548.
- Boshoff A, Minnie J. 2011. On the role of the shape and size of foraging area, and colony size, in selecting critical areas for Cape Griffon *Gyps coprotheres* conservation action. *Vulture News*, 61: 4–15.
- Brown C R. 2016. The ecology and evolution of colony-size variation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(10): 1613–1632.
- Churchill S K. 1991. Distribution, abundance and roost selection of the orange horseshoe-bat, *Rhinonycteris aurantius*, a tropical cave-dweller. *Wildlife Research*, 18(3): 343–351.
- Cole B J, Wiernasz D C. 2000. Colony size and reproduction in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Insectes Sociaux*, 47(3): 249–255.
- Dunbar M B, Brigham R M. 2010. Thermoregulatory variation among populations of bats along a latitudinal gradient. *Journal of Comparative Physiology B*, 180(6):885–893.
- Ebensperger L A, Rivera D S, Hayes L D. 2012. Direct fitness of group living mammals varies with breeding strategy, climate and fitness estimates. *Journal of Animal Ecology*, 81(5): 1013–1023.
- Ebensperger L A. 2001. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. *Acta Theriologica*, 46(2): 115–144.
- Entwistle A C, Racey P A, Speakman J R. 2000. Social and population structure of a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Journal of Zoology*, 252(1): 11–17.
- Hristov N I, Betke M, Kunz T H. 2008. Applications of thermal infrared imaging for research in aeroecology. *Integrative and Comparative Biology*, 48(1): 50–59.
- Hristov N I, Betke M, Theriault D E H, et al. 2010. Seasonal variation in colony size of Brazilian free-tailed bats at Carlsbad Cavern based on thermal imaging. *Journal of Mammalogy*, 91(1): 183–192.
- IUCN SSC. 2020. The IUCN red list of threatened species. [EB/OL]. [2020-07-01]. <http://www.iucnredlist.org>.
- IUCN SSC. 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: version 3.1. Cambridge: IUCN Species Survival Commission, 16–23
- Khayat R O, Grant R A, Ryan H, et al. 2020. Investigating cat predation as the cause of bat wing tears using forensic DNA analysis. *Ecology and Evolution*, 10(15): 8368–8378.
- Kloepper L N, Linnenschmidt M, Blowers Z, et al. 2016. Estimating colony sizes of emerging bats using acoustic recordings. *Royal Society Open Science*, 3(3):160022.
- Kunz T H, de Torrez E B, Bauer D, et al. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223: 1–38.
- Kunz T H, Fenton M B. 2003. *Bat Ecology*. Chicago: University of Chicago Press, 3–89.
- Lane D J, Kingston T, Lee B P H. 2006. Dramatic decline in bat species richness in Singapore, with implications for Southeast Asia. *Biological Conservation*, 131(4): 584–593.
- Lourenço, Sofia I, Palmeirim J M. 2004. Influence of temperature in roost selection by *Pipistrellus pygmaeus* (Chiroptera): relevance for the design of bat boxes. *Biological Conservation*, 119(2): 237–243.
- Lučan R K. 2009. Effect of colony size and reproductive period on the emergence behaviour of a maternity colony of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) occupying an artificial roost (Chiroptera: Vespertilionidae). *Lynx*, 40: 71–81.
- Luo J H, Siemers B M, Koselj K. 2015. How anthropogenic noise affects foraging. *Global Change Biology*, 21(9): 3278–3289.
- Maggio R D, Mengoni C, Mucci N, et al. 2015. Do not disturb the family: roles of colony size and human disturbance in the genetic structure of lesser kestrel. *Journal of Zoology*, 295(2): 108–115.
- Phelps K L, Kingston T. 2018. Environmental and biological context modulates the physiological stress response of bats to human disturbance. *Oecologia*, 188(1): 41–52.
- Phelps K, Jose R, Labonite M, et al. 2016. Correlates of cave-roosting bat diversity as an effective tool to identify priority caves. *Biological Conservation*, 201: 201–209.
- Powell V J, Wehnelt S C. 2003. A new estimate of the population size of the critically endangered Rodrigues fruit bat *Pteropus rodricensis*. *Oryx*, 37(3): 353–357.
- Ramírez-Pulido J, Galindo-Galindo C, Castro-Campillo A, et al. 2001. Colony size fluctuation of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) and temperature characterization in a Mexican cave. *Southwestern Naturalist*, 46(3): 358–362.
- Rivers N M, Butlin R K, Altringham J D. 2006. Autumn swarming

- behaviour of Natterer's bats in the UK: population size, catchment area and dispersal. *Biological Conservation*, 127(2): 215–226.
- Russo D, Jones G, Migliozzi A. 2002. Habitat selection by the Mediterranean horseshoe bat, *Rhinolophus euryale* (Chiroptera: Rhinolophidae) in a rural area of southern Italy and implications for conservation. *Biological Conservation*, 107(1): 71–81.
- Shik J Z. 2008. Ant colony size and the scaling of reproductive effort. *Functional Ecology*, 22(4): 674–681.
- Simpson S D, Radford A N, Nedelec S L, et al. 2016. Anthropogenic noise increases fish mortality by predation. *Nature Communications*, 7(1): 10544.
- Stahlschmidt P, Brühl C A. 2012. Bats at risk? Bat activity and insecticide residue analysis of food items in an apple orchard. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 31(7): 1556–1563.
- Stone E L, Jones G, Harris S. 2009. Street lighting disturbs commuting bats. *Current Biology*, 19(13): 1123–1127.
- Tournant P, Afonso E, Roué S, et al. 2013. Evaluating the effect of habitat connectivity on the distribution of lesser horseshoe bat maternity roosts using landscape graphs. *Biological Conservation*, 164: 39–49.
- van Toor M L, O'Mara M T, Abedi-Lartey M, et al. 2019. Linking colony size with quantitative estimates of ecosystem services of African fruit bats. *Current Biology*, 29(7): 237–238.
- Wu X, Pang Y, Luo B, et al. 2018. Function of distress calls in least horseshoe bats: a field study using playback experiments. *Acta Chiropterologica*, 20(2): 455–464.
- Zahn A, Rottenwallner A, Güttinger R. 2006. Population density of the greater mouse-eared bat (*Myotis myotis*), local diet composition and availability of foraging habitats. *Journal of Zoology*, 269(4): 486–493.
- Zahn A. 1999. Reproductive success, colony size and roost temperature in attic dwelling bat *Myotis myotis*. *Journal of Zoology*, 247(2): 275–280.
- 庞育兰, 罗波, 王漫, 等. 2019. 菲菊头蝠回声定位声波频率的二态有利于性别识别. *兽类学报*, 39(2): 155–161.
- Smith A T, 解焱. 2009. 中国兽类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社, 288–289.
- 吴秀, 罗波, 王维维, 等. 2020. 降雨噪声对菲菊头蝠出飞行行为的影响. *兽类学报*, 40(2): 129–134.