

棕果蝠对龙眼的取食行为及进食量

胡亚明^{①②} 唐占辉^① 曹敏^② 马逊风^{①*}

(① 东北师范大学环境科学与工程系 长春 130024; ② 中国科学院西双版纳热带植物园 云南 勐腊 666303)

摘要:棕果蝠(*Rousettus leschenaulti*)在云南西双版纳地区是比较常见的果蝠。本文研究了棕果蝠对当地经济作物龙眼(*Dimocarpus longan*)的取食模式和取食时间规律,并在实验室条件下研究了其对龙眼的整夜进食量。野外观察发现:棕果蝠叮取龙眼后不在母树上停留,而是携带龙眼到其他进食地点进食。棕果蝠在19:30~5:30时有3个取食高峰期,分别是在20:30~21:00时、22:00~22:30时和1:00~1:30时之间。此外,室内笼养实验结果表明,棕果蝠对龙眼的取食个数因体重不同而有差异,个数在6~20之间,实际进食量相当于其体重的1.0~1.8倍。

关键词:棕果蝠;龙眼;取食行为;进食量;西双版纳

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2010)03-47-07

The Feeding Behavior and Food Intake of *Rousettus leschenaulti* on *Dimocarpus longan*

HU Ya-Ming^{①②} TANG Zhan-Hui^① CAO Min^② MA Xun-Feng^{①*}

(① Department of Environmental Science and Engineering, North East Normal University, Changchun 130024;

② Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract: *Rousettus leschenaulti* is a common fruit-eating bat in Xishuangbanna, Southwest China, its feeding behavior was observed in the field and its food intake on fruit of *Dimocarpus longan* was estimated in the laboratory. *R. leschenaulti* usually caught fruits from one tree and took the food to another species of trees to consume them in the study area. During the period of the research, we did not observe the bat consuming the fruit of *D. longan* in where they got them. There were three foraging peaks at 20:30-21:00, 22:00-22:30 and 1:00-1:30 in the night from 19:30 to 5:30 next morning. We fed the 10 bats with the fruits of *D. longan* and found that each bat consumed 6 to 20 fruits of *D. longan* depending on their body weight. The quantity of food took by each bat in one night was as weight as 1-1.8 times of its body mass.

Key words: *Rousettus leschenaulti*; *Dimocarpus longan*; Feeding behavior; Food intake; Xishuangbanna

棕果蝠(*Rousettus leschenaulti*)属于翼手目(Chiroptera)狐蝠科(Pteropodidae)植食性物种,在我国主要分布于福建、广东、广西、云南以及海南岛^[1-2]。在云南,棕果蝠主要分布于西双版纳地区,食物资源主要为野生果实,在野生食物资源不足的时候,也取食经济果实^[3-5]。龙眼(*Dimocarpus longan*)果实营养价值很高,是我国南方一种有名的经济作物^[6]。在西双版纳地区,龙眼还是棕果蝠在雨季时期一种重

要的食物资源^[3]。棕果蝠在取食龙眼的过程

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30800119),教育部博士点基金项目(No. 200802001011),东北师范大学“东师学者”青年学术骨干培养计划项目(No. 120401044)及中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室资助;

* 通讯作者, E-mail: maxf@nenu.edu.cn;

第一作者介绍 胡亚明,男,硕士研究生;研究方向:动物生态学; E-mail: huyamingnenu@163.com。

收稿日期:2009-10-16,修回日期:2010-01-12

中同时也传播其种子,对于龙眼种群数量的维持和分布有一定作用。果蝠在种子传播及对森林恢复方面的作用已经得到了充分的证实^[7-12],但在野生食物资源不足的情况下,棕果蝠对栽培果实的大量取食也会造成经济作物的大量减产,如在广西地区棕果蝠对龙眼种植园造成了严重危害,每年使产量损失 10% 左右^[13]。掌握棕果蝠的活动规律和进食量,对于防治其对龙眼的危害和评估龙眼的损失都有一定的参考价值。

目前对于果蝠进食量的研究报道很少,且对于果蝠进食量,多以取食果实的个数来计算^[14-16]。刘娜等曾报道过北京动物园棕果蝠的白天活动规律及取食行为^[17],但没有对棕果蝠取食某种果实进行量化研究,而且由于棕果蝠在正常状态下是在夜间活动,对其进行野外自然状况下的行为规律研究更接近其自然行为。本文采取野外观察的方式对棕果蝠的取食模式和时间规律进行了研究,同时在实验室的条件下研究了棕果蝠对龙眼的实际进食量。

1 材料与方法

1.1 地点及对象 本研究在 2009 年 7 月 10 日到 8 月 15 日进行。野外研究地点选在中国科学院西双版纳植物园百果园内(N 21° 55.622', E 101° 15.555')。该园占地面积约 6 hm²,园内有多种热带及亚热带经济水果,如柚子(*Citrus grandis*)、芭蕉(*Musa basjoo*)、芒果(*Mangifera indica*)等。其中实验所研究的植物——龙眼在园内有一定面积的分布,数量大约 80 棵。龙眼属于无患子科(Sapindaceae)的常绿大乔木,花期 3~4 月,果期 7~8 月。实验所研究的动物对象为棕果蝠,该种类夜间在研究地点活动比较频繁,体型相对较大^[17-18]。棕果蝠的食性在不同季节有所侧重,主要取食一些植物的果实,如龙眼、聚果榕(*Ficus racemosa*)、对叶榕(*F. hispida*)和团花树(*Anthocephalus chinensis*)等^[3]。

1.2 方法

1.2.1 取食龙眼的果蝠种类确定 实验期间

在研究地点的龙眼树周围布设雾网捕获果蝠,每天 19:00 时下网,次日凌晨 5:00 时收网,放网高度超过龙眼树冠,保证了取食龙眼的果蝠种类不至于由于放网高度不够而在捕获时漏掉,每夜放网 6 张,放网期间通宵每隔半小时查看一次,连续捕获 3 d,共 180 网时(3 d × 10 h/d × 6 网)。以此确定取食龙眼果实的果蝠种类。根据取样结果,研究进行期间,捕获的果蝠种类全部为棕果蝠。

1.2.2 棕果蝠取食行为的观察 在研究地点选定 3 棵树木较大且结果较多的龙眼树(彼此相距至少 6 m)作为棕果蝠取食行为观察的母树。在龙眼果实成熟高峰期,3 位观察者借助月光和夜视仪观察棕果蝠的取食活动,每人观察 1 棵母树。野外观察时间连续 6 d,每天晚上从 19:30 时开始,一直观察到次日凌晨 5:30 时,观察总时间为 60 h。实验期间,记录了单位时间内果蝠的取食次数,同时观察它们对龙眼的取食方式,次日早晨在母树和周围(500 m 范围内)寻找果蝠夜间的进食地,确定进食地点和果实被食用的部分。同时,在实验室条件下进一步观察了棕果蝠食用龙眼的行为。

1.2.3 进食量的测量 把每个捕捉回来的棕果蝠放在一个单独的笼子里喂养,提供龙眼果实和水,让其适应 3 d。这样处理的目的是:①选出适应情况和健康状况良好的个体;②初步观察棕果蝠对龙眼的进食量,确定实验需要投放的食物量。经过预实验,选出了 10 只健康、适应良好的棕果蝠作为研究对象。在实验开始之前,先用电子天平称量棕果蝠体重,所选用棕果蝠的体重在 38.6~87.0 g 之间(表 1),分别放在 10 个铁网笼(60 cm × 40 cm × 40 cm)里(编号 1~10),每个笼子下面放一个塑料盘,收集果渣、果皮等。对每一个个体连续记录 8 d 的数据,该实验持续 11 d。为了与棕果蝠的活动时间规律一致,每天饲喂从 19:00 时开始,事先称量并记录给每个个体投放的食物重量,次日 8:00 时收集并称量剩余的果实、果渣、果皮和吐出的种子重量。每次实验后,对笼子进行清洁,避免影响下一次实验结果。实验

中,计算了棕果蝠对龙眼的实际进食量,即实际消耗掉的果肉和果汁的量。实验所用的龙眼个体重量为 10.6 g (SE = 0.33, $n = 30$)。

1.3 数据统计方法 为了详细的描述棕果蝠取食龙眼的活动规律,统计每 0.5 h 间隔内棕果蝠取食龙眼的次数,数据利用 SPSS 13.0 统计软件进行分析,数据的正态分布用单样本 Kolmogorov-Smirnov 来确定,经检验每组数据服从正态分布 ($P > 0.05$);方差的齐次性用 Levene 检验,由于各组总体方差不相等 ($P < 0.05$),不满足单因素方差分析的前提条件,因此采用多独立样本非参数检验 (K-independent samples nonparametric test) 来确定棕果蝠夜间取食的活动时间规律。实际进食量引用一个参数 (R) 来表示, $R = \text{实际进食量} / \text{体重}$ 。实际进食量 = 投放食物总重量 - 剩余总重量,剩余总重量包括未吃的龙眼个体、进食过程中丢弃的果皮、果渣和种子的重量。用 Pearson 相关指数分析棕果蝠体重和实际进食量的相关性。

2 结果

2.1 网捕结果

实验网捕共捕获果蝠个体 21

只,种类均为棕果蝠。

2.2 棕果蝠对龙眼的取食规律 棕果蝠在每晚 20:00 时后开始在百果园活动,起初只是盘旋和穿梭飞行,10~20 min 后,开始接近并取食龙眼。棕果蝠在取食时,先围绕母树飞行,确定食物目标后,接近果实后快速叨取食物飞走。观察结果表明,棕果蝠几乎整夜都活动,整个夜晚活动高峰有 3 个,分别发生在 20:30~21:00 时、22:00~22:30 时和 1:00~1:30 时 3 个时间段 ($P < 0.05$),平均取食次数依次为 8.3 ± 3.59 、 9.0 ± 3.44 和 13.3 ± 5.60 。第一个取食高峰与第二个取食高峰间隔时间 1.5 h,第二个与第三个取食高峰间隔时间 3 h。在 21:30~22:00 时间段,棕果蝠取食次数最少,为 0.8 ± 0.31 次 (图 1)。

2.3 棕果蝠对龙眼的取食模式 夜间观察的翌日凌晨,以母树为中心,在其周围 500 m 范围内搜寻进食地。结果发现,母树下没有龙眼果渣、果皮、吐出的种子等,在距离母树以南 35.8 m 和 37.2 m 的两棵芒果树下发现果渣,咬碎的果皮及带少量果肉的种子,根据棕果蝠进食方式和果实残渣等特征,判断棕果蝠在此进食。

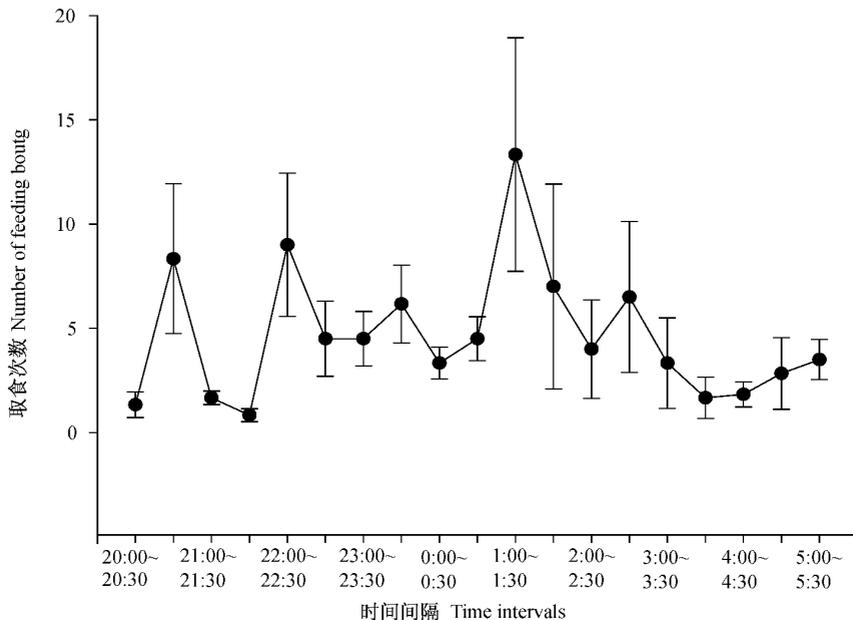


图 1 棕果蝠对龙眼的夜间取食规律 (Mean \pm SE)

Fig. 1 Feeding pattern of the *Roussettus leschenaulti* on *Dimocarpus longan* at night

说明棕果蝠对龙眼的取食一般是采取带到进食地的模式。室内实验观察表明,棕果蝠在取食时,身体倒垂,用前肢发达的爪子抱住果实,用嘴咬开龙眼的果皮,然后开始吃里面的果肉,一部分果渣和不能进入消化道的种子被吐出来。

2.4 棕果蝠对龙眼的进食量 实验结果表明,棕果蝠体重不同,所取食的龙眼个数和实际进食量有所差异,体重与实际进食量呈高度正相

关 ($R = 0.969, P < 0.05$, 图 2), 体重越大,实际进食量也越大。但总体来看,个体每天的实际的进食量与体重的比都集中在 1.0 ~ 1.8 之间 ($n = 80$)。平均实际进食量与体重的比值 (R) 在 1.1 ~ 1.5 之间,每个棕果蝠的实际平均进食量要大于其体重(表 1)。不同个体平均每天消耗的龙眼重量在 74.3 ~ 194.6 g 之间,而相应平均每天的实际进食量为 43.3 ~ 104.2 g(表 1)。

表 1 棕果蝠个体体重及龙眼进食量参数

Table 1 Body weight of *Rousettus leschenaulti* and estimation on their food intake

编号 Number	体重 Weight (g)	消耗个数 Numbers of the <i>Dimocarpus longan</i> consumed		消耗量 Weight of the <i>Dimocarpus</i> <i>longan</i> consumed (g)		实际进食量 The actual food intake (g)		实际进食量/体重 The actual food intake /body weight	
		Mean ± SE	范围 Range	Mean ± SE	范围 Range	Mean ± SE	范围 Range	Mean ± SE	范围 Range
		1	38.6	8 ± 0.6	6 ~ 10	73.3 ± 5.56	48.9 ~ 92.6	43.3 ± 2.62	36.5 ~ 57.3
2	87.0	19 ± 0.3	18 ~ 20	194.6 ± 2.92	183.8 ~ 205.7	104.2 ± 4.03	87.7 ~ 120.7	1.2 ± 0.06	1.0 ~ 1.4
3	48.0	12 ± 0.4	10 ~ 13	126.7 ± 4.07	180.0 ~ 140.6	65.5 ± 2.95	51.2 ~ 73.8	1.3 ± 0.07	1.0 ~ 1.5
4	78.1	19 ± 0.3	18 ~ 20	192.7 ± 10.44	146.3 ~ 245.8	102.6 ± 3.53	86.4 ~ 114.0	1.3 ± 0.05	1.1 ~ 1.5
5	45.2	11 ± 0.3	10 ~ 12	120.0 ± 3.46	105.7 ~ 136.0	63.2 ± 2.26	56.2 ~ 73.8	1.4 ± 0.05	1.2 ~ 1.6
6	46.0	12 ± 0.5	11 ~ 14	120.2 ± 4.52	102.8 ~ 141.5	67.5 ± 2.96	56.8 ~ 81.7	1.5 ± 0.07	1.2 ~ 1.8
7	50.9	12 ± 0.4	12 ~ 14	125.6 ± 5.22	107.8 ~ 147.1	69.9 ± 2.14	62.1 ~ 80.8	1.4 ± 0.05	1.2 ~ 1.6
8	51.6	13 ± 0.5	11 ~ 15	125.2 ± 3.70	114.6 ~ 142.0	67.7 ± 2.92	55.2 ~ 79.8	1.3 ± 0.05	1.1 ~ 1.5
9	39.5	9 ± 0.4	7 ~ 10	95.5 ± 3.08	83.5 ~ 107.5	47.6 ± 1.91	40.3 ~ 56.0	1.2 ± 0.05	1.0 ~ 1.4
10	45.6	11 ± 0.4	9 ~ 12	109.8 ± 2.95	94.7 ~ 120.5	60.6 ± 2.29	55.2 ~ 72.9	1.3 ± 0.06	1.2 ~ 1.6

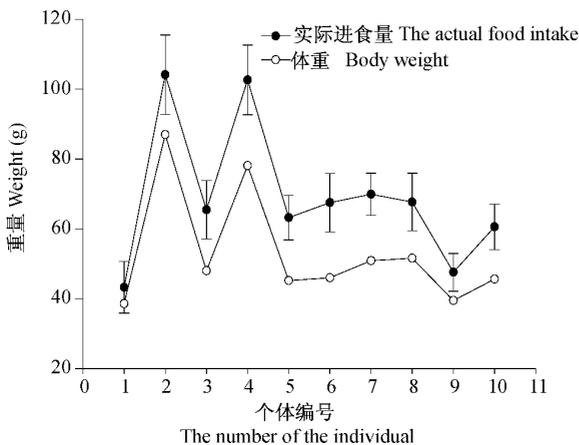


图 2 棕果蝠的体重与实际进食量

Fig. 2 Body weight of *Rousettus leschenaulti* and their actual food intake

3 讨论

研究期间除棕果蝠外,没有其他种类的果蝠被捕获,这与在广西龙眼园发现的果蝠种类一致^[13]。行为观察发现棕果蝠整个夜晚对龙眼的取食分为 3 个活动高峰期,前 2 个高峰期在前半夜(20:30 ~ 21:00 时、22:00 ~ 22:30 时),后半夜仅有一个取食高峰期(1:00 ~ 1:30 时),而且后半夜高峰期接近午夜,总的来看,棕果蝠在 2:00 时之前活动较为频繁,取食活动明显高于后半夜 2:00 时以后。唐占辉等人在研究犬蝠(*Cynopterus sphinx*)取食小果野芭蕉时,发现在前半夜其取食高峰主要集中在 20:30 时和 22:30 时左右^[19],这与本文研究结

果较为一致,但他们没有进行整个夜晚观察,未能完全反应出犬蝠整个夜间的活动规律。

Elangovan 等人在研究了犬蝠夜间取食行为规律后,认为这个物种的取食规律与其活动的能量需求相一致^[20]。棕果蝠间断性的活动高峰也许是与其能量需求密切相关,棕果蝠在白天不进行摄食活动,而储存的能量却在不断消耗,因此当夜晚开始活动时需要急切补充能量,对食物资源拜访也会比较频繁。第一次取食高峰期过后,经过一段时间的能量消耗,加上食物量补充不足,可能会使棕果蝠进行第二次取食。第三次与第二次高峰的时间间隔比第二次与第一次的要长,说明经过两次取食高峰后,棕果蝠得到了一定的食物和能量补充,但飞回巢穴及白天能量的消耗,需要果蝠进一步加强食物储备,因此可能导致了第三次取食高峰的出现。龙眼在 7、8 月份大量成熟,其营养丰富,糖和蛋白质含量高且又含有钙、铁、磷和多种维生素,同时龙眼肉里的活性成分也具有免疫调节的作用^[6],可满足其营养需求和补充能量需求,对棕果蝠来说可能是一种比较好且稳定的食物资源。棕果蝠的拜访比较稳定,几乎整个夜晚都有个体进行取食活动。我们注意到龙眼的果实成熟时是成串状悬挂且比较暴露,基本上没有叶子遮挡。这种果实着生特征与 Van der Pijl 提出的果蝠传播植物的特征非常吻合^[21],这种特征为棕果蝠提供视觉上的便利,同时龙眼在个体成熟时释放出较浓的果香,棕果蝠利用其发达的嗅觉系统去探测食物资源。已有一些研究表明了棕果蝠视觉和嗅觉在搜索食物、果实定位及辨别食物质量方面有重要作用^[22-23]。

棕果蝠在取食龙眼时把食物带到其他树上,而并没有直接在母树上进食。类似的行为在西双版纳地区另一种常见果蝠——犬蝠身上也有发现^[19]。有学者认为果蝠这种行为是为了降低进食时被捕食的风险^[24]。同时对于龙眼树来说,这种取食策略也有利于其种子传播。有研究表明,果蝠在取食榕果时也多采取这种方式,也很少在母树上进食^[25]。果蝠可以把小

于体重的食物带走,如马来大狐蝠 (*Pteropus vampyrus*) 一次可以把重量相当于体重 1/6 的果实带到进食地^[21, 26],一些种类的果蝠可以带走大于体重的食物,如短耳犬蝠 (*Cynopterus brachyotis*) 可以将重量相当于体重 1.9 ~ 2.5 倍的食物带离母树^[27]。实验中搜寻到的两处进食地(芒果树)距离母树相对较近,有研究发现,果蝠传播种子范围可以从几米到 100 m 以上,有的甚至可以达到几公里^[28-30]。龙眼重量远小于棕果蝠的体重,降低了携带时的能量消耗,这也为它们把食物带到进食地提供了便利条件。本研究中在母树周围 500 m 范围内只找到 2 处棕果蝠进食地,可能的原因是我们的搜寻工作还不彻底,更有可能是棕果蝠会把果实携带到离母树 500 m 以外的地方,但我们没有去寻找,今后利用无线电跟踪的方法来确定其进食地将是一个非常好的尝试。

有学者对笼养与自然状态下北非果蝠 (*Rousettus aegyptiacus*) 的进食量进行对比研究,发现二者没有显著差别,进食量与活动水平也没有直接相关性^[14, 31-32]。棕果蝠是体型较大的一个物种,每天的实际进食量是体重的 1.0 ~ 1.8 倍。实验同时也揭示了一个事实:棕果蝠食物量需求比较大,需要远多于实际进食量的食物资源来维持其种群的正常生存,由于其只食用龙眼的果汁和部分果肉,因此当龙眼在该季节成为它们的主要食物资源后,棕果蝠对其消耗量是相当大的。对于龙眼种植园来说,棕果蝠种群的取食会带来一定的经济损失。实验中我们还发现一个有趣的现象:取食龙眼的棕果蝠的个体体重在 38 ~ 52 g ($n = 8$) 之间的居多,占实验总样本数的 80%。在广西龙眼园发现的棕果蝠体重 41 ~ 45 g^[13],这些个体在棕果蝠种类中体重可以算是比较轻的,在一些地区发现棕果蝠个体体重 78 ~ 102 g^[18],我们认为这并不是偶然现象,有学者在研究取食榕果的果蝠个体时发现,个体大的果实吸引大体型的果蝠,小体型的果蝠取食较小的果实^[25, 33],龙眼个体较小,所以吸引了相应体型的棕果蝠来取食。

参 考 文 献

- [1] 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.
- [2] Simmons N B. Order Chiroptera // Wilson D E, Reeder D M. Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed). Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005, 312 - 519.
- [3] Tang Z H, Cao M, Sheng L X, et al. Diet of *Cynopterus sphinx* and *Rousettus leschenaulti* in Xishuangbanna. *Acta Theriologica Sinica* 2005, 25(4): 367 - 372.
- [4] Tang Z H, Cao M, Sheng L X, et al. Seed dispersal of *Morus macroura* (Moraceae) by two frugivorous bats in Xishuangbanna, SW China. *Biotropica*, 2008, 40(1): 127 - 131.
- [5] 唐占辉. 两种果蝠对植物种子的传播及行为学研究. 昆明: 西双版纳热带植物园博士学位论文, 2007, 74 - 79.
- [6] 蔡长河, 唐小浪, 张爱玉, 等. 龙眼肉的食疗价值及其开发利用前景. *食品科学*, 2002, 23(8): 328 - 330.
- [7] González J G, Sosa V J, Guevara S. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 2000, 6(14): 1693 - 1703.
- [8] Medellín G A, Gaona O. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 1999, 31(3): 478 - 485.
- [9] Heithaus E R. Coevolution between bats and plants // Kunz T H. *Ecology of Bats*. New York: Plenum Press, 1982, 327 - 367.
- [10] Gonzales R S, Ingle N R, Lagunzad D A, et al. Seed dispersal by birds and bats in lowland Philippine forest successional area. *Biotropica*, 2009, 41(4): 452 - 458.
- [11] Kelm D H, Wiesner K R, Helversen O. Effects of artificial roosts for frugivorous rats on seed dispersal in a neotropical forest, Pasture Mosaic. *Conservation Biology*, 2008, 22(3): 733 - 741.
- [12] Foster R B, Arce B J, Wachter T S. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain // Astrata A, Fleming T H. *Frugivores and Seed Dispersal*. Netherlands: Junk W Publishers, 1986, 357 - 370.
- [13] 曾东强, 邓国荣, 黄大兴, 等. 龙眼园食果蝙蝠的发生为害及其防治试验初报. *广西植保*, 1996, 9(1): 8 - 10.
- [14] Morrison D W. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 1978, 59(4): 716 - 723.
- [15] Handley C O Jr, Leigh E G Jr. Diet and food supply // Handley C O Jr, Wilson D E, Gardner A L. *Demography and Natural History of the Common Fruit Bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama*. Smithsonian Contributions to Zoology 511. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1991, 147 - 150.
- [16] Heithaus E R, Fleming T H. Foraging Movements of a frugivorous bat *Carolla perspicillate* (Phyllostomatidae). *Ecological Monographs*, 1978, 48: 127 - 143.
- [17] 刘娜, 张洪海, 张恩权, 等. 人工饲养条件下棕果蝠的摄食行为. *动物学杂志*, 2007, 42(4): 15 - 21.
- [18] Raghuram H, Thangadurai C, Gopukumar N, et al. The role of olfaction and vision in the foraging behaviour of an echolocating megachiropteran fruit bat, *Rousettus leschenaulti* (Pteropodidae). *Mammalian Biology*, 2009, 74(1): 9 - 14.
- [19] 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.
- [20] Elangovan V, Marimuthu G, Kunz T H. Temporal patterns of resource use by the short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Megachiroptera: Pteropodidae). *Journal of Mammalogy*, 2001, 82(1): 161 - 165.
- [21] Van der Pijl. The dispersal of plants by bats (Chiropterochory). *Acta Botanica Neerlandica*, 1957, 6: 291 - 315.
- [22] Altringham J D, Fenton M B. Sensory ecology and communication in the chiroptera // Kunz T H, Fenton M B. *Bat Ecology*. New York: University of Chicago Press, 2003, 90 - 127.
- [23] Korine C, Kalko E K V. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2005, 59(1): 12 - 23.
- [24] Howe H F. Fear and frugivory. *American Naturalist*, 1979, 114: 925 - 931.
- [25] Kalko E V, Herre E A, Handley C O. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. *Journal of Biogeography*, 1996, 23(4): 565 - 576.
- [26] Mashall A G, Mewilliam A N. Ecological observations on epomorphorine fruit-bats (Megachiroptera) in West African savanna woodland. *Journal of Zoology*, 1982, 198(1): 53 - 67.
- [27] Funakoshi K, Zubaid A. Behavioural and reproductive ecology of the dog-faced fruit bat *Cynopterus brachyotis* and *C. horsfieldi* in a Malaysian rainforest. *Mammal Study*, 1997, 22: 95 - 108.

- [28] Bhat H R. Observations on the food and feeding behaviour of *Cynopterus spinx* Vahal (Chiroptera, Pteropodidae) at Pune, India. *Mammalia*, 1994, 58: 363 – 370.
- [29] Start A N. The feeding biology in relation to food sources of nectarivorous bats (Chiroptera: Macroglossinae) in Malaysia. [Ph. D dissertation]. Scotland: University of Aberdeen, 1974, 1 – 8.
- [30] Boon P P, Corlett R T. Seed dispersal by the lesser short-nosed fruit bat (*Cynopterus brachyotis*, Pteropodidae, Megachiroptera). *Malayan Nature Journal*, 1989, 42: 251 – 256.
- [31] Delorme M, Thomas D W. Comparative analysis of the digestive efficiency and nitrogen and energy requirements of the phyllostomid fruit-bat (*Artibeus jamaicensis*) and the pteropodid fruit-bat (*Rousettus aegyptiacus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 1999, 169(2): 123 – 132.
- [32] Thomas D W. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiological Zoology*, 1984, 57(4): 457 – 467.
- [33] Bonaccorso F J. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bull Florida State Mus: Biological Science*, 1979, 24(4): 359 – 408.