

西双版纳地区降雨和食物资源可获得程度对犬蝠分娩时机的影响

乐新科^{1,2} 郭熊^{1,2} 杨松滔^{1,2} 唐占辉^{2*} 冯江^{1,2*}

(1 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 130024)

(2 东北师范大学, 国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室, 长春 130024)

摘要: 繁殖是动物权衡不同自然选择压力和自身生理限制的结果。蝙蝠的繁殖受气候 (温度、光周期和降雨量) 和食物资源等非生物因素影响。本文通过野外调查犬蝠食物资源、设网捕捉和标志重捕的方法研究西双版纳地区降雨、食物资源可获得程度对犬蝠分娩时机的影响。研究发现, 随着 3 - 8 月降雨量逐渐增加 (19.82 - 41.13 kg/m²), 犬蝠取食的植物种类呈明显的增加趋势 (4 - 9 种)。幼蝠捕捉量与植物资源可获得程度呈显著正相关关系 ($r=0.94$, $P=0.01$)。西双版纳犬蝠虽然具有一年两次动情和分娩的能力, 但是绝大多数个体一年只分娩一次, 且集中于 3 - 5 月。犬蝠分娩时机的选择使得幼蝠飞行学习和捕食时间与食物资源可获得程度高峰期相吻合, 有利于提高幼体的生存适合度。

关键词: 生殖时机; 食物资源可获得程度; 降雨量; 犬蝠

中图分类号: Q958

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2014) 03 - 0225 - 07

The effect of rainfall and the degree of food availability on the timing of parturition of *Cynopterus sphinx* in Xishuangbanna, China

YUE Xinke^{1,2}, GUO Xiong^{1,2}, YANG Songtao^{1,2}, TANG Zhanhui^{2*}, FENG Jiang^{1,2*}

(1 Jilin Key Laboratory of Animal Resource Conservation and Utilization, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

(2 Key Laboratory for Wetland Ecology and Vegetation Restoration of National Environmental Protection, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

Abstract: Animal reproductive activities are constrained by trade-offs between different natural selection pressures and their physiological limitations. Many abiotic factors including climate (temperature, photoperiod and rainfall) and abundance of plant species affect the reproductive activities of bats. We studied the effect of rainfall and the degree of food availability on the parturition timing of *Cynopterus sphinx* by measuring food resource availability and conducting marking-recapture on bats in Xishuangbanna. We found that average precipitation gradually increased from March to August (19.82 - 41.13 kg/m²), and plant species fed on by bats increased (4 - 9 species) at the same time. There was a significant positive relationship between the number of captured sub-adult bats and the degree of food availability ($r=0.94$, $P=0.01$). Although having the capacity of polyestrous and parturition twice a year, most of them were monoestrous and parturition once a year, which only occurred from March to May. The timing that sub-adults become volant and learn to forage corresponds to the peak phase of fruit availability, which facilitates to improve survival fitness of sub-adults.

Key words: *Cynopterus sphinx*; Precipitation; The timing of parturition; The degree of food availability

繁殖是动物生活史的一个关键阶段, 影响种群的存亡与延续 (Heideman *et al.*, 1988; Cumming and Bernard, 1997)。动物在权衡自身生理限制和不同自然选择压力的过程中, 形成了各种各样的繁

殖策略 (Gould and Lewontin, 1979)。

蝙蝠隶属于翼手目 (Chiroptera), 是唯一能飞翔的夜行性野生哺乳动物。其分布广、数量多, 具有宽广的生态位, 对维持生态系统平衡具有重要作

基金项目: 高等学校博士学科点专项科研基金 (优先发展领域) 资助项目 (201113319)

作者简介: 乐新科 (1991 -), 男, 硕士研究生, 从事动物生态学研究. E-mail: Lexk840@nenu.edu.cn

收稿日期: 2014 - 03 - 04; 修回日期: 2014 - 06 - 20

* 通讯作者, Corresponding authors, E-mail: tangzh789@nenu.edu.cn; fengj@nenu.edu.cn

用 (Wilson *et al.*, 2005)。受温度、光周期和降雨量等很多非生物因素的影响 (Jerrett, 1979; Racey, 1982; Cumming and Bernard, 1997; Racey and Entwistle, 2000), 蝙蝠繁殖行为具有较高的变异性 (Racey and Entwistle, 2000)。现有的研究结果表明, 温带地区蝙蝠繁殖活动受温度影响每年仅有一次明显的动情期和分娩高峰 (Racey, 1982; Zortéa, 2003), 而热带地区蝙蝠繁殖周期则受降雨量的影响, 因为降雨量影响食物资源的可获得程度, 关系到高能耗分娩活动过程中母蝠和幼体的生存适合度 (Racey, 1982; Heideman, 1995, 2000; Cumming and Bernard, 1997; Zortéa, 2003; Mello *et al.*, 2004)。

动物繁殖行为除受非生物因素的影响外, 还面临母体自身和幼体适合度的权衡 (Heideman *et al.*, 1988; Cumming and Bernard, 1997)。蝙蝠中幼蝠的断奶时间较晚, 且多为母蝠单独完成幼蝠的哺育。怀孕后期、哺育期和断奶期是繁殖阶段中能量需求最大的时期 (McLean and Speakman, 1999), 母蝠面临巨大的选择压力 (Barclay, 1994)。同时, 幼蝠在学习飞行、捕食及回声定位发声等行为中均需要大量的能量投入, 同样面临巨大的选择压力 (Kunz, 1973; Brown *et al.*, 1983; Koehler, 1991)。关于热带非洲蝙蝠分娩时机的研究表明, 为提高幼蝠生存适合度, 母蝠将分娩高峰集中于雨季来临前的一个月, 使得幼蝠学习飞行和捕食的时间与食物资源高峰期相吻合 (Cumming and Bernard, 1997)。

西双版纳地区是我国果蝠的分布区之一, 现有的研究证实, 果蝠是该地区重要的种子传播者, 对维持该地区生态系统的多样性起到至关重要的作用 (唐占辉, 2007; Tang *et al.*, 2007, 2008, 2012)。犬蝠 (*Cynopterus sphinx*) 作为该地区优势种果蝠 (Aeshita *et al.*, 2006), 以大量野生果实为食 (Bhat, 1994; Balasingh *et al.*, 1995; 唐占辉, 2007)。现有的关于西双版纳地区犬蝠的研究集中在植物种子的传播 (唐占辉, 2007; Tang *et al.*, 2007, 2008, 2012), 而未见关于其生活史尤其繁殖等关键阶段的报道。犬蝠分布范围从巴基斯坦、印度和斯里兰卡一直延伸到中国南部、马来西亚等地 (Bates and Harrison, 1997)。在印度半岛地区, 犬蝠一年具有两次明显的分娩高峰, 一次 3-4 月,

另一次 7-8 月 (Krishna and Dominic, 1983; Sandhu, 1984; Sandhu and Gopalakrishna, 1984), 然而之前关于西双版纳地区犬蝠种群调查结果表明该地区犬蝠一年中仅有一次明显的分娩高峰 (Aeshita *et al.*, 2006), 关于西双版纳犬蝠的分娩期和分娩次数未见相关研究和报道。

本研究于 2013 年 3-8 月在西双版纳勐仑自然保护区中国科学院热带植物园内进行, 通过设网捕捉、标志重捕和野外调查相结合的方式探究如下问题: 是否西双版纳地区犬蝠在适应当地食物资源现状, 权衡自身和幼蝠生存适合度时, 分娩时机有适应性的转变, 包括: (1) 西双版纳地区犬蝠是否一年仅有一次分娩高峰; (2) 食物资源可获得程度变化是否与降雨量相关; (3) 食物资源可获得程度是否影响犬蝠分娩时机; (4) 在权衡母蝠自身和幼蝠适合度时, 幼蝠大量出飞的时间是否与食物资源可获得程度相吻合。

1 研究方法

1.1 研究地点

2013 年 3-8 月, 在云南省西双版纳勐仑自然保护区中国科学院热带植物园内开展本研究。植物园位于中国的云南省最南端西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇 (北纬 $21^{\circ}55'36''$, 东经 $101^{\circ}15'56''$), 属于热带北缘, 是中国原始热带雨林保存最为完整、热带森林面积最大的地方, 是我国重要的热带作物产区, 该地干湿季明显, 其中有 80% 以上的降雨发生在雨季 (5-10 月), 而旱季 (11 月至次年 4 月) 降雨量仅占全年降雨量的 20% (曹敏, 2001; Zhu *et al.*, 2006)。

1.2 研究方法

依据唐占辉等 (2005) 关于犬蝠食性的初步研究结果, 结合野外对犬蝠进食地的调查确定犬蝠取食植物种类和分布地点。我们选取不同季节犬蝠取食植物, 3 月: 对叶榕 (*Ficus hispida*) 和光叶桑 (*Morus macroura*), 4 月: 对叶榕和小果野蕉 (*Musa acuminata*), 5 月: 对叶榕, 6 月: 水竹蒲桃 (*Syzygium fluviale*) 和莲雾 (*S. samarangense*), 7 月: 对叶榕和莲雾, 8 月: 莲雾和番石榴 (*Psidium guajava*), 每周 2 次, 每个月共计 8 次, 每天晚上 18:00 至凌晨 02:00 在选定植物周围利用雾网 (大小: $14\text{ m} \times 4\text{ m}$) 对取食蝙蝠进行设网捕捉,

持续设网时间均为 8 h, 每月设网时间均为 64 h, 总计 384 h。每隔 30 min 检查一次网, 对捕获的个体记录种类、性别、年龄和生理状态。采用电子天平 (ProScale LC-50, America, 精度: 0.01 mm) 称量体重。采用电子游标卡尺 (TESA-CAL IP67, Switzerland, 精度: 0.01 mm) 测量前臂长。捕获的犬蝠年龄分类通过将果蝠翼膜展开, 对着光源观察第四指骨与掌骨连接处骨化程度, 掌骨和指骨连接处为软骨连接为亚成体, 掌骨和指骨连接处已经骨化则为成体 (Handley *et al.*, 1991)。生理状态划分主要通过观察身体形状、乳房特征以及触摸下腹部, 将其划分为哺乳期、怀孕期和非繁殖期 (Racey, 1988)。所有捕获的个体采用标志环 (Porzana Ltd., UK) 环志前臂, 记录编号, 然后原地放飞。

实验中我们用犬蝠每月取食的植物种类指示食物资源的可获得程度。每天早上 06:00, 在植物园内搜寻犬蝠的进食地, 以大量果渣和排泄物在同一地点反复出现为准, 根据果实形态特征, 借助中国科学院热带植物研究所标本馆的植物标本辨别植物种类, 对于未能鉴别的种类, 则将种子栽培于土中, 长出幼苗之后再行辨别, 以确定犬蝠在不同月份取食的植物种类, 此外对比唐占辉等 (2005) 关于犬蝠食性研究, 比较不同年间犬蝠取食食物资源是否存在明显变化。

借助 R 软件 (Team, 2012) 的 RNCEP 软件包 (Kemp, 2012) 获得实验地点 1993-2013 年 3-8 月每月平均降雨量的数据。RNCEP 的数据来源是美国国家环境预测中心 (National Centers for Environmental Prediction, NCER) / 国家大气研究中心 (National Center for Atmospheric Research, NCAR) 的再分析数据集 (Reanalysis data set, 简称 R1) (Kalnay, 1996) 和 NCEP/能源部 (Department of Energy, DOE) 的再分析数据集 (简称 R2) (Kanamitsu, 2002) (<http://www.esrl.noaa.gov/psd>), 通过 RNCEP 软件包中的 NCEP.interp 参数可获得相应的降雨量数据。

1.3 数据分析

数据的正态性检验利用 K-S 检验方法判断。降雨量与植物资源丰富度相关性, 以及用幼蝠捕捉量

代表犬蝠繁殖高峰, 分析犬蝠繁殖高峰期与食物资源可获得程度的相关性, 均采用 Pearson 进行分析。采用非配对样本 *T* 检验比较成体和亚成体以及不同性别之间体重和前臂长的差异。数据分析软件为 PASW Statistics 18.0 (SPSS, Chicago, IL, USA), $P \leq 0.05$ 时, 认为存在统计上的差异。

2 结果

2.1 犬蝠捕捉

实验阶段总共捕获 161 只犬蝠, 包括成体雌性 52 只 (其中包含 4 只重捕个体和 1 只未测量体型逃跑的个体), 成体雄性 33 只, 亚成体雌性 24 只, 亚成体雄性 52 只。

不同月份捕捉到的蝙蝠, 不仅在数量上存在差异, 在成幼比例及不同生理状态蝙蝠的比例上也存在明显差异 (表 1)。从成幼比例上看, 3-6 月仅在 3 月捕捉到 1 只亚成体, 其余均为成体, 7-8 月捕捉到的蝙蝠以亚成体居多, 成体蝙蝠仅占当月蝙蝠捕捉量的 41.2% 和 20%。说明 7-8 月为幼蝠大量出飞学习飞行和捕食阶段。从处于哺乳期个体占捕获成体雌性蝙蝠的比例上看, 3-5 月处于哺乳期的蝙蝠比例明显较高, 该阶段大量的成体雌性蝙蝠进行分娩, 说明 3-5 月为犬蝠繁殖高峰期。从捕捉到的既怀孕也哺乳的个体比例、只怀孕的个体占成体雌性的比例上看, 6-8 月所占比例明显降低; 而从既不怀孕也不哺乳个体占成体雌性比例上看, 6-8 月所占比例明显增加, 说明仅有部分个体选择一年两次分娩的繁殖方式 (表 1)。

2.2 犬蝠成体和亚成体体型参数比较

非配对样本 *T* 检验结果表明在亚成体阶段不同性别之间前臂长 ($t = 1.01$, $df = 74$, $P = 0.32$) 和体重 ($t = -0.19$, $df = 74$, $P = 0.85$) 都不存在显著差异; 成体阶段前臂长不存在显著差异 ($t = 0.42$, $df = 73$, $P = 0.67$), 但体重却存在显著差异 ($t = 2.38$, $df = 73$, $P = 0.02$) (表 2)。

2.3 月平均降雨量和年间食物资源可获得程度变化

分析 1993-2013 年降雨量数据发现, 3-4 月处于旱季, 降雨较少, 但是随着雨季的来临, 5-8 月降雨量明显增加 (图 1)。

表 1 西双版纳地区雨季犬蝠繁殖动态 (3-8 月)

Table 1 Reproductive dynamic of *Cynopterus sphinx* in rainy season (March to August) in Xishuangbanna

参数 Parameters	3 月 March	4 月 April	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August
成体比例 Adult percentage (%)	88.9	100.0	100.0	100.0	41.2	20.0
亚成体比例 Sub-adult percentage (%)	11.1	-	-	-	58.8	80.0
雌性占成体比例 Female in adult (%)	75.0	75.0	68.0	-	54.8	60.0
雄性占成体比例 Male in adult (%)	25.0	25.0	32.0	100.0	45.2	40.0
只哺乳个体占成体雌性比例 Only lactation adult in adult female (%)	50.0	75.0	94.1	-	21.7	33.3
只怀孕个体占成体雌性比例 Only pregnancy adult in adult female (%)	16.7	25.0	5.9	-	-	33.3
既怀孕也哺乳个体占成体雌性比例 Both pregnancy and lactation adult in adult female (%)	-	-	-	-	8.7	-
既不怀孕也不哺乳个体占成体雌性比例 Neither pregnancy nor lactation adult in adult female (%)	33.3	-	-	-	69.6	33.3

表 2 西双版纳地区犬蝠体型比较 (Mean ± SD)

Table 2 Morphological parameters comparison of *Cynopterus sphinx* in Xishuangbanna (Mean ± SD)

体型参数 Morphological parameters	成体 Adult		P	亚成体 Sub-adult		P
	雌性 Female	雄性 Male		雌性 Female	雄性 Male	
前臂长 Forearm length (mm)	72.62 ± 2.32 (42)	72.40 ± 2.22 (33)	0.67	69.79 ± 1.66 (24)	69.29 ± 2.14 (52)	0.32
体重 Weight (g)	51.04 ± 8.05 (42)	47.24 ± 4.98 (33)	0.02	38.93 ± 4.84 (24)	39.11 ± 3.31 (52)	0.85

P 值为非配对样本 T 检验结果, 当 $P \leq 0.05$ 认为存在显著差异; 括号中数值代表样本量

The result of Independent-Samples Test was significant when $P \leq 0.05$, the values in parentheses represent sample size

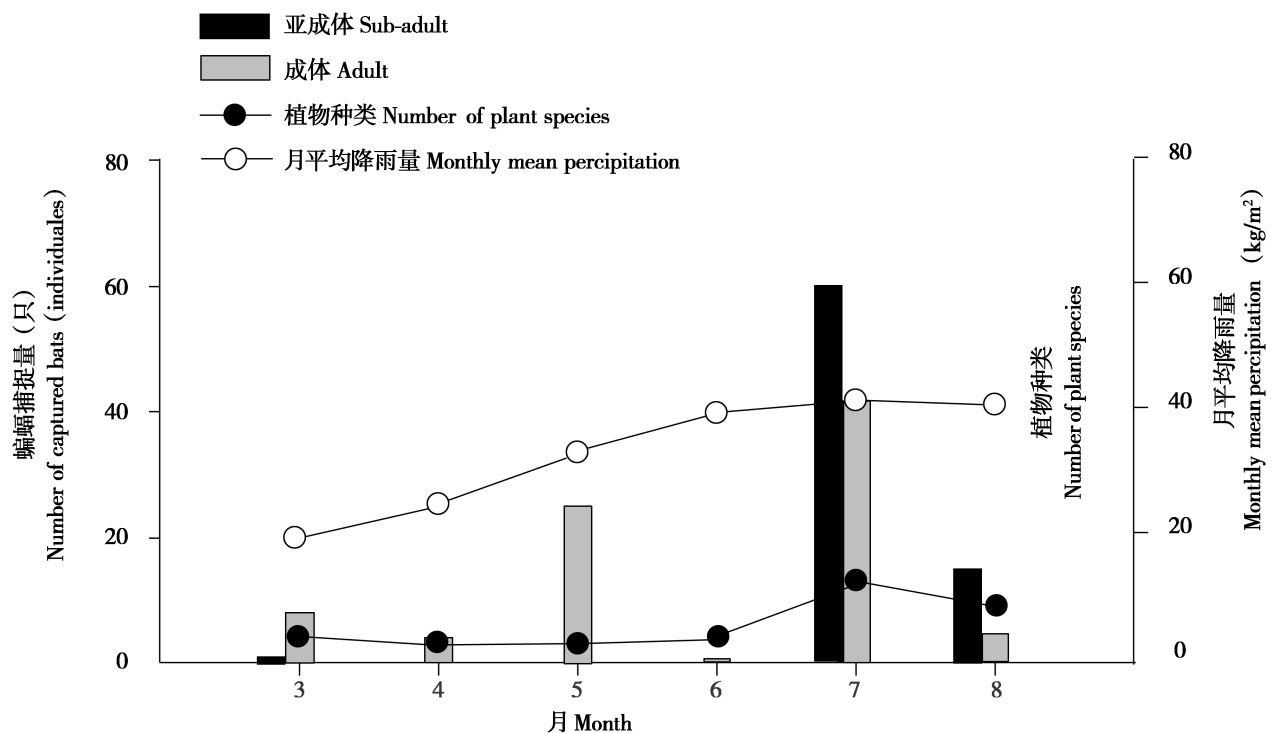


图 1 西双版纳地区 3-8 月每月犬蝠捕捉量(亚成体 vs 成体), 食物资源可获得程度及降雨量

Fig. 1 The number of captured bats (sub-adult vs adult), food abundance and precipitation from March to August in the Xishuangbanna region

通过对犬蝠进食地的搜寻和所收集种子的辨别和萌发实验发现，除对叶榕和聚果榕一年多次结实，能在一年中为犬蝠提供稳定食物资源外，犬蝠在不同季节将取食不同种类的植物果实，其中以 7 月取食食物种类最多为 13 种，而 4 月最少仅为 3 种（表 3）。与唐占辉等（2005）的研究结果相比较，发现不同年间取食植物数目无变化，种类上也相对稳定，多为在该地区广泛分布的桑科（Moraceae）和桃金娘科（Myrtaceae）植物。

2.4 幼蝠出飞时间与食物资源可获得程度相关性

实验期间，3-6 月仅在 3 月份捕捉到 1 只亚成体，其余均为成体，而 7-8 月捕捉到的蝙蝠却以亚成体居多，分别为 60 只和 15 只。相关性检验结果表明，幼蝠捕捉量与植物资源可获得程度呈显

著正相关关系 ($r=0.94, P=0.01$) (图 1)。

2.5 食物资源可获得程度与降雨量相关性

3-4 月处于旱季，降雨较少，随着雨季的来临，5-8 月降雨量明显增加。伴随降雨量的增加犬蝠取食植物种类也呈明显的增长趋势。相关分析结果表明食物资源可获得程度与降雨量不相关 ($r=0.64, P=0.18$)。

2.6 母蝠自身生存适合度和幼蝠生存适合度的制衡与食物资源可获得程度的关系

绝大多数母蝠集中于 3-5 月进行繁殖，使得大量幼蝠出飞学习捕食时间与食物资源可获得程度高峰期相吻合 (图 1)。母蝠在权衡自身和幼蝠生存适合度时，选择提高幼蝠生存适合度，利于种群的延续。

表 3 西双版纳地区犬蝠 3-8 月取食食物资源种类

Table 3 Feeding seasonality of *Cynopterus sphinx* on different plant species from March to August in Xishuangbanna

植物种类 Plant species	3 月 March	4 月 April	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August
对叶榕 <i>Ficus hispida</i>	+	+	+	-	+	+
聚果榕 <i>F. racemosa</i>	+	-	+	+	+	+
斜叶榕 <i>F. tinctoria</i>	-	-	-	-	+	+
厚皮榕 <i>F. callosa</i>	+	-	-	-	-	-
光叶桑 <i>Morus macroura</i>	+	+	-	-	-	-
小果野蕉 <i>Musa acuminata</i>	-	+	-	-	-	+
环纹榕 <i>F. annulata</i>	-	-	-	-	+	-
水竹蒲桃 <i>Syzygium fluviatile</i>	-	-	+	+	-	-
人心果 <i>Manikara zapota</i>	-	-	-	+	-	-
莲雾 <i>S. samarangense</i>	-	-	-	+	+	+
芒果 <i>Mangifera indica</i>	-	-	-	-	+	+
番石榴 <i>Psidium guajava</i>	-	-	-	-	+	+
龙眼 <i>Dimocarpus longan</i>	-	-	-	-	+	+
团花树 <i>Neolamarckia cadamba</i>	-	-	-	-	+	-
红毛丹 <i>Nephelium lappaceum</i>	-	-	-	-	+	-
荔枝 <i>Litchi chinensis</i>	-	-	-	-	+	-
浆果乌柏 <i>Sapium baccatum</i>	-	-	-	-	+	-
高檐蒲桃 <i>S. oblatum</i>	-	-	-	-	+	+

“+”表示观察到取食，“-”表示未观察到取食

‘+’ indicating that plant was used, ‘-’ indicating that plant wasn’t used

3 讨论

研究发现，西双版纳地区犬蝠具备一年两次分娩的能力。犬蝠为适应当地旱雨季分明、雨季食物资源可获得程度相对较高的环境，繁殖行为做出了适应性的改变。不同于印度半岛分布的犬蝠一年具有两次明显的分娩高峰 (Krishna and Dominic, 1983; Sandhu, 1984; Sandhu and Gopalakrishna,

1984)，西双版纳犬蝠只在每年 3-5 月有一次明显的分娩高峰，仅有部分个体选择一年两次分娩，一次为 3-5 月，一次为 8-9 月。在权衡自身和幼蝠适合度时，母蝠选择在雨季高峰期来临前的 1-2 个月内进行分娩，使得幼蝠学习飞行和捕食时间与食物资源可获得程度高峰期相吻合，提高幼蝠的生存适合度，利于种群的延续。

降雨量影响食物资源可获得程度，关乎蝙蝠分

娩时机的选择 (Racey, 1982; Heideman, 1995, 2000; Cumming and Bernard, 1997; Zortéa, 2003; Mello *et al.*, 2004)。西双版纳地区存在明显的降雨高峰期, 食物资源可获得程度高峰与降雨量高峰期相吻合。犬蝠适应当地气候条件, 一年仅存在一次明显的分娩高峰, 分娩时机的适应性改变既能保证母蝠能从高能耗的分娩活动中恢复, 也为母蝠的哺育行为和幼蝠的生长提供了充足的食物资源保障。

动物繁殖行为除受非生物因素的影响外, 还面临母体自身和幼体适合度的权衡 (Heideman *et al.*, 1988; Cumming and Bernard, 1997)。蝙蝠中幼体断奶时间较晚 (McLean and Speakman, 1999), 此外, 幼蝠学习飞行、捕食和回声定位发声等行为均需要母蝠大量的能量投入 (Kunz, 1973; Brown *et al.*, 1983; Koehler, 1991), 母蝠繁殖及哺育面临巨大的选择压力 (Barclay, 1994)。对于幼蝠而言, 其刚刚掌握飞行技能, 飞行和捕食能力较差, 植物资源可获得程度直接关系到幼蝠能否高效捕食, 在获得足够的食物资源满足自身生理需求的同时, 缩短暴露于捕食者的时间, 提高自身的生存适合度 (Cumming and Bernard, 1997; Zortéa, 2003)。本文的研究表明, 在权衡母蝠和幼蝠生理需求时, 母蝠偏向于提高幼蝠的生存适合度。大量母蝠集中于 3-5 月分娩, 使得幼蝠出飞学习捕食时间与食物资源高峰期吻合, 利于幼蝠生长发育。

由于犬蝠种群数量和植物资源量始终处于动态变化过程中, 且不同季节犬蝠取食的植物种类以及植物的结果量存在较大的变异, 难以进行能量化, 所以我们采用犬蝠取食的植物种类代表食物资源的可获得程度, 反映不同季节食物资源的改变对犬蝠分娩行为的影响。此外, 我们将本次实验犬蝠取食的食物种类与唐占辉等 (2005) 的研究结果作比较, 不同年间犬蝠取食的食物种类有变动, 但数目无变化。该指标能够反映长久以来该地区食物资源的可获得程度对犬蝠繁殖行为的选择压力。

本研究中, 植物资源可获得程度与降雨量的相关性不显著, 可能是由于一些植物仅少量被犬蝠取食, 如紫叶琼楠 (*Beilschmiedia purpurascens*) 的叶子等 (唐占辉等, 2005), 现有的数据可能低估了犬蝠取食的植物种类。

另外, 在野外调查阶段, 除了犬蝠外, 有 27

只大长舌果蝠 (*Eonycteris spelaea*) 分别在不同月份被捕捉到: 4 月捕获 2 只成体, 5 月捕获 7 只成体和 5 只亚成体, 6 月捕获 5 只成体, 7 月捕获 1 只成体和 6 只亚成体, 8 月捕获 1 只亚成体。同时发现, 大长舌果蝠幼蝠出飞学习捕食时间比犬蝠早 1 个月左右 (未发表数据)。为将来探究该地区果蝠的共存机制提供有价值的参考。

环境压力的增加导致对环境压力敏感的蝙蝠种群数量逐渐下降 (Jones *et al.*, 2009), 蝙蝠种群的多样性和丰富度暗示生境被干扰的程度 (Medellín *et al.*, 2000)。棕果蝠 (*Rousettus leschenaulti*) 是该地区数量仅次于犬蝠的种类 (Aeshita *et al.*, 2006), 与犬蝠存在食性重叠 (唐占辉等, 2005), 但在本次实验阶段未捕捉到该物种, 可能暗示该地区食物资源较先前降低, 导致棕果蝠生存受到较大威胁, 数量锐减或者改变了捕食区域。

致谢: 感谢云南师范大学生命科学学院施利民老师在野外设备的使用上提供的帮助, 感谢中国科学院昆明动物研究所李肇天博士在野外数据收集中给予的帮助, 同时感谢中国科学院西双版纳热带植物园领导和工作人员对我们工作的支持和帮助。

参考文献:

- Aeshita M, Wilske B, Tang Z H, Chen J. 2006. Occurrence and morphometric variability in the frugivorous bat species, *Cynopterus sphinx* and *Rousettus leschenaulti*, from a tropical rainforest, Xishuangbanna, SW-China. *Acta Chiropterologica*, **8**: 417-427.
- Balasingh J, Koilraj J, Kunz T H. 1995. Tent construction by the short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India. *Ethology*, **100**: 210-229.
- Barclay R M. 1994. Constraints on reproduction by flying vertebrates: energy and calcium. *American Naturalist*, 1021-1031.
- Bates P, Harrison D. 1997. Bats of Indian Subcontinent. Harrison Zoological Museum London.
- Bhat T N, Bentley G A, Boulot G, Greene M I, Tello D, Dall'Acqua W, Souchon H, Schwarz F P, Mariuzza R A, Poljak R J. 1994. Bound water molecules and conformational stabilization help mediate an antigen-antibody association. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **91** (3): 1089-1093.
- Brown P E, Brown T W, Grinnell A D. 1983. Echolocation, development, and vocal communication in the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **13**: 287-298.

- Cumming G, Bernard R. 1997. Rainfall, food abundance and timing of parturition in African bats. *Oecologia*, **111**: 309 – 317.
- Gould S J, Lewontin R C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, **205**: 581 – 598.
- Handley C O, Wilson D E, Gardner A L. 1991. Demography and Natural History of the Common Fruit Bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama. Smithsonian Institution Press.
- Heideman P D. 1988. The timing of reproduction in the fruit bat *Haplonycteris fischeri* (Pteropodidae): geographic variation and delayed development. *Journal of Zoology*, **215**: 577 – 595.
- Heideman P D. 1995. Synchrony and Seasonality of Reproduction in Tropical Bats. London: The Society, 1960 – 1999, 141 – 165.
- Heideman P D. 2000. Environmental regulation of reproduction. In: Crichton E G, Kruttsch P eds. *The Reproductive Biology of Bats*. Academic Press, 469 – 499.
- Jerrett D. 1979. Female reproductive patterns in nonhibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility*, **56**: 369 – 378.
- Jones G, Jacobs D S, Kunz T H, Willig M R, Racey P A. 2009. Carpe noctem; the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*, **8**: 93 – 115.
- Kalnay E, Kanamitsu M, Kistler R, Collins W, Deaven D, Gandin L, Iredell M, Saha S, White G, Woollen J. 1996. The NCEP/NCAR 40 – year reanalysis project. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **77** (3): 437 – 471.
- Kanamitsu M, Ebisuzaki W, Woollen J, Yang S K, Hnilo J, Fiorino M, Potter G. 2002. NCEP-DOE AMIP-II Reanalysis (R – 2). *Bulletin of the American Meteorological Society*, **83** (11): 1631 – 1643.
- Kemp M U, Emiel Van Loon E, Shamoun-Baranes J, Bouten W. 2012. RNCEP: global weather and climate data at your fingertips. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**: 65 – 70.
- Koehler C E. 1991. The reproductive ecology of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*) and its relation to litter size variation in vespertilionid bats. M. S. thesis. University of Calgary, Calgary, Alberta, Canada, 15 – 21.
- Krishna A, Dominic C. 1983. Reproduction in the female short-nosed fruit bat *Cynopterus-sphinx* VAHL. *Periodicum Biologorum*, **85**: 23 – 30.
- Kunz T H. 1973. Resource utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa. *Journal of Mammalogy*, **54**: 14 – 32.
- McLean J, Speakman J. 1999. Energy budgets of lactating and non-lactating brown long-eared bats suggest females use metabolic compensation during lactation. *Functional Ecology*, **13**: 373 – 383.
- Medellín R A, Equihua M, Amin M A. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*, **14**: 1666 – 1675.
- Mello M A R, Schittini G M, Selig P, Bergallo H G. 2004. A test of the effects of climate and fruiting of *Piper* species (Piperaceae) on reproductive patterns of the bat *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, **6**: 309 – 318.
- Racey P. 1982. Ecology of bat reproduction. In: Kunz T H ed. *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York, 57 – 104.
- Racey P A. 1988. Reproductive assessment in bats. In: Kunz T H ed. *Ecology and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Washington D C: Smithsonian Institution Press, 533.
- Racey P A, Entwistle A C. 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. In: Crichton E C, Kruttsch P H eds. *Reproductive Biology of Bats*. New York: Academic Press, 510.
- Sandhu S. 1984. Breeding biology of the Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Vahl) in central India. *Journal of the Bombay Natural History Society Bombay*, **81**: 600 – 612.
- Sandhu S, Gopalakrishna A. 1984. Some observations on the breeding biology of the Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Vahl) in central India. *Current Science*, **53**: 1189.
- Tang Z H, Sheng L X, Ma X, Cao M, Parsons S, Ma J, Zhang S Y. 2007. Temporal and spatial patterns of seed dispersal of *Musa acuminata* by *Cynopterus sphinx*. *Acta Chiropterologica*, **9** (1): 229 – 235.
- Tang Z H, Cao M, Sheng L X, Ma X F, Walsh A, Zhang S Y. 2008. Seed dispersal of *Morus macroura* (Moraceae) by two frugivorous bats in Xishuangbanna, SW China. *Biotropica*, **40** (1): 127 – 131.
- Tang Z H, Sheng L X, Cao M, Liang B, Zhang S Y. 2005. Diet of *Cynopterus sphinx* and *Rousettus leschenaulti* in Xishuangbanna. *Acta Theriologica Sinica*, **25** (4): 367 – 372. (in Chinese)
- Tang Z H, Xu J L, Flanders J, Ding X M, Ma X F, Sheng L X, Cao M. 2012. Seed dispersal of *Syzygium oblatum* (Myrtaceae) by two species of fruit bat (*Cynopterus sphinx* and *Rousettus leschenaulti*) in South-West China. *Journal of Tropical Ecology*, **28** (03): 255 – 261.
- Team R C. 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012. ISBN 3 – 900051 – 07 – 0.
- Wilson D E, Reeder D M. 2005. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, vol. 12. JHU Press.
- Zhu H, Cao M, Hu H. 2006. Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna, Southern Yunnan, China. *Biotropica*, **38**: 310 – 317.
- Zortéa M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: *Glossophaginae*) from the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Biology*, **63**: 159 – 168.
- 唐占辉. 2007. 两种果蝠对植物种子的传播及行为学研究. 长春: 东北师范大学博士学位论文.
- 唐占辉, 盛连喜, 曹敏, 梁冰, 张树义. 2005. 西双版纳地区犬蝠和棕果蝠食性的初步研究. *兽类学报*, **25** (4): 367 – 372.
- 曹敏. 2001. 热带季节雨林更新动态研究. 昆明: 云南大学博士学位论文.