

果蝠的婚配制度及繁殖策略

唐占辉^{1,2,3}, 盛连喜^{3*}, 马逊风³, 张树义², 曹敏^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 腊, 666303; 2. 中国科学院动物研究所; 3. 东北师范大学环境科学与工程系)

摘要: 翼手类 (Chiroptera) (俗称蝙蝠) 分为小蝙蝠亚目 (Microchiroptera) 和大蝙蝠亚目 (Megachiroptera), 大蝙蝠又称果蝠或狐蝠, 果蝠仅狐蝠科 (Pteropodidae) 1 科 188 种。深入地了解其独特的婚配行为机制、独特的繁殖发育机制, 对有效地开展果蝠的保护工作、合理地控制种群数量有积极意义。本文对果蝠的婚配制度及繁殖策略进行了阐述。

关键词: 果蝠; 婚配制度; 繁殖; 精子

中图分类号: Q955 文献标识码: A 文章编号: 1000-7083 (2005) 02-0233-04

Mating System and Strategy of Reproduction in Fruit Bats

TANG Zhan-hui^{1, 2}, SHENG Lian-xi¹, MA Xun-feng¹, ZHANG Shu-yi²

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

2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences)

Abstract: Chiroptera consists of Microchiroptera and Megachiroptera, and the later is also called as fruit bat or flying fox. Fruit bat is composed of 188 species. A detailed understanding to the particular mechanism of mating behavior, reproduction and development is effective to promote the protection of these fruit bats and to control their population. This paper summarizes studies of special mating system, and of their reproductive strategy.

Key word: fruit bat; mating system; reproduction; sperm

翼手目 (Chiroptera) 是哺乳类动物中分布最广、数量最丰富的类群之一, 仅次于啮齿类动物, 而且是唯一能够飞行的哺乳动物。全世界大约有 18 科 1107 种蝙蝠^[1], 果蝠主要分布于旧大陆热带和亚热带地区^[2], 我国分布有 1 科 5 属 7 种左右^[3]。果蝠为植食性, 主要利用视觉和嗅觉寻找食物^[4], 仅有少数种类利用较原始的方式即舌部敲击发出超声波来探测食物。由于蝙蝠特殊的夜行习性, 使得它们较少受到人们的注意, 直到 20 世纪上半叶才逐渐开展了大量研究。近年来, 小蝙蝠回声定位行为的研究一直是翼手目研究领域的热点; 对果蝠的研究工作开展不多, 我国对果蝠的研究, 特别是其婚配制度、性选择行为和繁殖生理方面的研究还完全是空白。本文从果蝠的婚配制度、性选择行为和特殊的繁殖发育行为方面, 阐述其研究现状并对这方面的研究进行展望。

1 果蝠的婚配制度

婚配制度 (mating system) 是指种群内婚配的各种类型, 婚配包括配偶如何获得、配偶的数目、配偶的持续时间, 以

及每一性别对后代的抚育等, 它是同性异性个体通过竞争以期达到它们最大繁殖成功率的结果。生物学家把蝙蝠的婚配行为分为 3 种类型: “一雄多雌” (一个雄性或多个雌性保持配偶关系)、“单雄单雌” (雌雄蝙蝠长期维持着特定的配偶关系)、“多雄多雌” (雌性和雄性均与多个异性个体交配)^[5]。果蝠中保持“一雄多雌”制度的有塞舌尔狐蝠 (*Pteropus seychellensis*)^[6]、马里亚那狐蝠 (*Pteropus mariannus*)^[7]、海岛狐蝠 (*Pteropus tonganus*)^[8]、犬蝠 (*Cynopterus sphinx*)^[9]、短耳犬蝠 (*Cynopterus brachyotis*)^[10] 等; “单雄单雌”的如萨摩亚狐蝠 (*Pteropus samoensis*)^[11, 12]; “多雄多雌”制度的有灰首狐蝠 (*Pteropus ptilopus*)^[13]、印度狐蝠 (*Pteropus giganteus*)^[14]、韦氏颈囊果蝠 (*Epomophorus wahlbergi*)^[15] 等。从目前研究状况来看, 最引人关注的类型是“一雄多雌”行为以及由此决定的一些其他行为。

1.1 果蝠“一雄多雌”的婚配制度

关于“一雄多雌”制度, 大多数研究集中在果蝠雄性个体如何建立“一雄多雌”群体以及这种制度对繁殖行为、交

收稿日期: 2004-10-22 修回日期: 2005-02-13

基金项目: 中国科学院西双版纳热带植物园热带雨林生态系统研究与管理开放实验室资助

作者简介: 唐占辉 (1980~), 男, 硕博连读研究生; 主要研究方向为动物分子行为生态, E-mail: tangzh789@nenu.edu.cn * 通讯作者, E-mail: shenglx@nenu.edu.cn, caom@xtbg.ac.cn

配策略和捕食行为的影响等。犬蝠是在这方面研究较为详尽的果蝠之一^[8,9,16]：雄性往往先要搭建自己的栖巢 (tent)，通过搭建栖巢除了可以防风、防雨、遮挡阳光、躲避天敌^[5,12]，更重要的是提供一个良好的招引异性和进行繁殖活动的场所。栖巢通常是由棕榈树叶或藤蔓植物的茎叶部分建成，大多数情况是位于高高的树冠中。Shefferly 的研究结果表明：犬蝠主要是利用棕榈叶子建筑栖巢，当棕榈叶不足的时候也利用交织的藤本植物的叶子和藤本来覆盖它们的栖巢。Gopukumar 和 Balasingh 对犬蝠的作巢机制进行过详细的描述^[17]。

已有的观察证明，栖巢由一个雄性单独建造，一旦被建成，一个或多个雌性将陆续加入，形成“一雄多雌”的集群。对“一雄多雌”的果蝠种类来说，雄性在求偶之前建造一个能供多数雌性栖身的栖巢是非常重要的；此外，在栖巢建成后它们还必须对栖巢进行维护和保卫，经常可以观察到它们用舌头舔栖巢内壁，有时到了发光的程度。研究者们认为，唾液可能含有某些化学物质，起到标记这个巢的作用。“一雄多雌”雄性总是在接近栖巢的地方觅食以避免栖巢被其他雄性占领^[17]。然而即使是这样，也仅有少数的雄性能成功地吸引一群雌性个体，多数情况下，一只雄性个体只能吸引一只雌性个体。关于吸引雌性的机理，Gopukumar 等研究认为对资源的控制是雄性吸引雌性的主要手段^[18]，然而也有研究证实，雌性果蝠也有在不同集群间转移的行为，这充分说明雌性是为了选择雄性本身的遗传资源来繁殖后代而不在于雄性占有的资源^[5]。究竟是什么特征吸引最大数量的雌性并且使其很好的聚在一起，这个机理还有待于进一步研究。

1.2 果蝠的独栖行为

某些果蝠在繁殖季节一些成年雄性奇异的独栖行为也是相当令人迷惑的。我们在对果蝠进行野外栖息行为研究的时候就曾经发现一只犬蝠单独栖息在一个经久未用的茅草亭下面。这些雄性为什么独栖？1977 年，Emlen 和 Oring 提出假说：资源保卫促进了交配制度的进化，因为紧张的资源对于雌性繁殖来说是十分重要的，而这些资源在自然界分布却是不均衡的，因而存在一些雄性能比另一些雄性控制更大量或者质量更好的资源和更容易吸引雌性的情况^[19]。这个假说认为资源短缺导致一些雄性独栖，如果事实果真如此，相当一部分的雄性将没有机会进行交配。Storz 等人的研究结果表明，“一雄多雌”集群中出生的幼子仅有 65% 的个体与这个雄性有父子关系^[20]。据猜测，雌性在“一雄多雌”集群之间的移动可能是其重要原因，但独栖雄性和“一雄多雌”集群中的雌性进行交配的现象目前还没有报道。

2 果蝠的性选择与精子竞争

生物在自然的繁殖期间，异性个体之间是有选择性的，包括对异性的体形、颜色、行为等方面的选择，被称为性选择 (sexual selection)。1871 年，达尔文在《人类的由来及性选择》一书中首先提出性选择理论，他认为：当一些夸张的

修饰和防卫器官等这些特征会促进交配成功率的时候，个体间为了达到交配的机会而导致这些特征的进化，他把这个过程称为性选择，这个过程是通过雄性竞争和雌性选择来实现的。

但后来通过一系列的相关实验，人们才认识到性选择在交配以后也能发生，发现性选择也可以通过精子竞争发生^[21]。这里值得考虑的是若精子数量与后代的数量密切相关^[22~24]，那么雄性的繁殖能力将和它的精子在雌性生殖道出现的频率有很大程度的关联，这样的话，性选择将会有利于那些产生精子能力更强的个体，也即睾丸更大的个体。那么可能有这样的进化趋势：当雌性有机会与更多的雄性交配的时候，睾丸大的雄性有可能更有利；当婚配制度为“一雌多雄”或“单雌单雄”的时候，睾丸可能较小。这个假说已被一些研究证据所证实^[25]。Hosken 测试了 17 种果蝠睾丸重量和栖息种群大小、繁殖期、精子大小等的关系时指出^[26]：精子竞争是一个十分普遍的现象，它影响着一系列特征，研究结果表明睾丸重量与种群大小显著相关而与繁殖期、精子大小以及雌性生殖系统大小无关。Hosken 等人还研究了蝙蝠的阴茎长度与性选择的关系，认为阴茎长度和交配制度、睾丸、身体重量不显著相关，即蝙蝠阴茎长度的增加与精子竞争和性选择强度无相关性^[27]。

目前，人们对果蝠繁殖行为和交配制度的认识仅是冰山一角，分子遗传学，特别是 DNA 分析技术的发展，已经揭示了这样一个现象：在“一雄多雌”集群内部出生的小蝙蝠亲缘关系反而更接近于“一雄多雌”集群外的另一只蝙蝠。这些发现证明了一个没有被行为研究所揭示的事实，那就是某些雄性比其它雄性交配更成功。其他遗传分析也证实：通过雌性个体在“一雄多雌”集群之间的移动，雌性可能混合了好多只雄性的基因贡献。因此，雄性在它们的“一雄多雌”集群内可能拥有不属于它们自己的子代^[5]。

3 果蝠特殊的繁殖生理策略

某些果蝠存在着特殊的繁殖生理现象，概括起来总共有三种，它们分别是：精子贮存、延迟植入和延迟发育。果蝠利用这些方式调节着自己的生殖过程，使其繁殖期处于最佳状态，并最大程度的提高后代的成活率。

3.1 精子贮存

精子贮存 (sperm storage) 有两种方式——雄性精子贮存和雌性精子贮存：雄性精子贮存是指精子成熟后将精子贮存在附睾里，待来年交配时排出；雌性精子贮存是指秋季交配后并不立即排卵，而是将精子贮存在生殖道内，待来年再排卵、受精，完成生殖过程^[28]。到目前为止，已在约 40 多种蝙蝠中发现了精子贮存现象^[29]，果蝠也存在精子贮存现象^[29,30]。

关于蝙蝠体内贮存精子的部位、精子排列方式以及精子贮存的机制已有一些初步的探讨^[30~32]。有研究认为雌性生殖道在交配后被堵塞，这些堵塞物可能是凝结的精液，也可能是雌性阴道或子宫颈所生成的物质，一些学者称之为“阴

道栓”，并认为它会阻止其它雄性的交配行为。其它一些观点认为，这个“栓”帮助维护雌性体内的精子，但支持这种观点的实验证据很少^[5]。

而对于果蝠为什么进行精子贮存一直以来没有搞清楚，因为果蝠大多数是生活于热带和亚热带，这些地区食物种类和数量相对很丰富，气温也变化不大，因此可以说不象温带小蝙蝠那样繁殖受食物和气温的影响，在冬季食物缺乏而且较低的气温不适合它们去繁殖后代。果蝠精子贮存的深层次的机制需要进一步去研究。

3.2 胚胎延迟植入

延迟植入 (delayed implantation) 是指交配后受精立即进行，受精卵发育至胚泡期后定位于植入部位，但不立即发生植入，而是延缓一段时间后再植入子宫的现象^[33]。其中黄毛果蝠 (*Eidolon helvum*) 是首先被发现具有胚胎延迟植入现象的果蝠，Mutere 通过组织学观察发现，7~9 月间黄毛果蝠子宫内一直还有未植入的胚泡，植入直到 10 月才发生，胚泡的植入被推迟了 3 个月^[34]。短耳犬蝠也具有胚胎延迟植入现象，使它的分娩期正好与芒果成熟期一致^[35]，这个时期短耳犬蝠可以有充足的食物供应，满足了它哺乳期能量的大量需求，但这还不能够充分证明食物供应的影响导致了胚胎延迟植入的发生，如黄毛果蝠以多种植物果实为食，一年四季食物供应都很充足，但其仍然有胚胎延迟植入现象^[34]。延迟植入的机制可能是很复杂的，它不单单是由单一因素决定的，可能受到光周期、季节、温度等综合因素的调控与影响。

3.3 胚胎延迟发育

延迟发育 (delayed development) 是指胚胎植入子宫后不久即延缓发育速度，过一段时间再恢复至正常的发育速度并完成余下的生殖过程^[36]。这种现象是翼手目动物所特有的现象，目前为止发现有这类现象的果蝠主要有筒果蝠 (*Haplorhina fischeri*)^[37]、小短耳犬蝠 (*Cynopterus minutus*)^[35]、短耳犬蝠^[35]、沟齿果蝠 (*Ptenochirus jagori*)^[38]。小短耳犬蝠和短耳犬蝠一年怀孕两次，两次怀孕均经历一段时期的延迟发育^[35]。沟齿果蝠的情况比较特殊，未经产的雌蝠在第一次怀孕时胚胎一般要经历一段时间的延迟发育期，而经产雌蝠的怀孕周期中一般没有延迟发育现象^[38]。

Heideman 等提出了一种延迟发育的机制，他们认为延迟发育可能是由于原肠胚期胚胎的一个或多个基因被抑制所引起的，这种抑制可能是因为母体缺乏某种信号分子或产生了某种抑制因子而引起的^[38]。到目前为止，对延迟发育的调控机制只进行了初步的研究，以后深入到分子水平去研究其分子机制将是研究的重点方向。

4 结语

果蝠的婚配制度中最引人注目的是其“一雄多雌”制度的形成以及个体之间的种内关系，雌性究竟为了雄性所占有的资源还是为了雄性本身的遗传特征而去选择雄性？果蝠具有特殊的繁殖现象，这些特殊的繁殖策略所决定的繁殖行为

机制比其它哺乳动物更复杂，人类正在逐渐揭示这些神秘现象背后的秘密，逐渐认识它们所采取的这种策略和其各种行为联系的机制。

果蝠婚配、繁殖方面的行为研究是一个综合的研究课题，它受到环境、集群以及季节等各种因素的制约，我们不能把它们隔离开来分别进行研究。其婚配制度对栖息地选择、种内个体关系的维护以及种群延续起到了不可估量的作用。对其特殊的繁殖行为机制的深入研究有利于揭示决定这些特殊行为的因素，有利于促进人类对果蝠其它行为现象的全面认识。

5 参考文献

- [1] Wilson DE, Reeder DM. Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic references [M]. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 2004, (In press).
- [2] Kunz TH, Thomas H. The world of tent-making bats [J]. Sping, 1994, 12 (1): 6~12.
- [3] 张荣祖. 中国哺乳动物分布 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1997: 23~24.
- [4] Altringham JD. Bats: Biology and Behavior [M]. New York: Oxford University Press, 1996: 178~182.
- [5] Fenton MB. Bats (Revised Edition) [M]. New York: Checkmark Book, 2001: 98~101.
- [6] Cheke AS, Dahl JF. The status of bats on western Indian Ocean islands, with special reference to *Pteropus* [J]. Mammalia, 1981, 45: 205~238.
- [7] Grant GS, Banack SA. Harem structure and reproductive behavior of *Pteropus tonganus* in American Samoa, Australia [J]. Mammalogy, 1999, 21: 111~120.
- [8] Balasingh J, Kolraj J, Kunz TH. Tent construction by the short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India [J]. Ethology, 1995, 100: 210~229.
- [9] Storz JF, Bhat HR, Kunz TH. Social structure of a polygynous tent-making bat, *Cynopterus sphinx* (Megachiroptera) [J]. J Zoology (London), 2000, 251: 151~165.
- [10] Tan KH, Zubaid A, Kunz TH. Tent construction and social organization in *Cynopterus brachyotis* (Muller) (Chiroptera: Pteropodidae) in peninsular Malaysia [J]. J Natural History, 1997, 31: 1605~1621.
- [11] Craig P, Trail PW, Morrell TE. The decline of fruit bats in American Samoa due to hurricanes and over hunting [J]. Biological Conservation, 1994, 69: 261~266.
- [12] Storz JF, Balasingh P, Nathan T, et al. Dispersion and site fidelity in a tent-roosting population of the short-nosed fruit bat (*Cynopterus sphinx*) [J]. J Tropical Ecology, 2000, 16: 1~18.
- [13] Nelson JE. Behaviour of Australian Pteropodidae (Megachi-

- roptera) [J]. *Animal Behaviour*, 1965, 8: 544~ 557.
- [14] Wickler W, Seibt U. Field studies of the African fruit bat, *Epomophorus wahlbergi*, with special reference to male calling [J]. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1976, 40: 345 ~ 376.
- [15] Banack SA. Flying foxes, genus *Pteropus* in the Samoan Islands: interactions with forest communities [D]. Berkeley: University of California, 1996: 1~ 8.
- [16] Bhat HR, Kunz TH. Altered flower/fruit clusters of the kitul palm used as roosts by the short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) [J]. *J Zoology (London)*, 1995, 235: 597~ 604.
- [17] Gopukumar N, Balasingh J. Nature watch: Tent-making bats [J]. *J Science Education*, 2002, 6: 63~ 67.
- [18] Gopukumar N, Manikandan M, Arivarignan G. Roosting patterns in a captive colony of short-nosed fruit bat: *Cynopterus sphinx* (Vahl) [J]. *Indian J Experimental Biology*, 2001, 40 (10): 1187~ 1190.
- [19] Emlen ST, Oring LW. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems [J]. *Science*, 1977, 197: 215~ 223.
- [20] Storz JF, Bhat HR, Kunz TH. Genetic consequences of polygyny and social structure in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx*. II. Variance in male mating success and effective population size [J]. *Evolution*, 2001, 55 (6): 1224~ 1232.
- [21] Kunz TH, Fenton MB. *Bat Ecology* [M]. Chicago and London: the University of Chicago Press, 2003: 128.
- [22] Dewsbury DA. Ejaculate cost and male choice [J]. *American Naturalist*, 1982, 119: 601~ 610.
- [23] Nakamura K, Kramer DL. Is sperm cheap? Limited fertility and female choice in the lemon tetra (Pisces, Characidae) [J]. *Science*, 1982, 216: 753~ 755.
- [24] Olsson M, Madsen T, Shine R. Is sperm really so cheap? Costs of reproduction in male adders, *Vipera berus* [A]. *Proceedings of the Royal Society of London B* [C], 1997, 264: 455~ 459.
- [25] Kenagy GJ, Trombulak SC. Size and function of mammalian testes in relation to body size [J]. *J Mammalogy*, 1986, 67: 1~ 22.
- [26] Hosken DJ. Testes mass in megachiropteran bats varies in accordance with sperm competition theory [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1998, 44 (3): 169 ~ 177.
- [27] Hosken DJ, Jones K, Chipperfield K, *et al.* Is the bat os penis sexually selected [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2001, 50 (5): 450~ 460.
- [28] 刘绪生, 张树义, 梁冰. 翼手目动物的特殊生殖策略: 精子贮存 [J]. *动物学杂志*, 2002, 37 (5): 91~ 94.
- [29] Crichton EG, Krutzsch PH. *Reproductive Biology of Bats* [M]. London: Academic Press, 2000: 295~ 320.
- [30] Racey, PA. The prolonged storage and survival of spermatozoa in Chiroptera [J]. *J Reprod Fert*, 1979, 56: 391~ 402.
- [31] Racey PA, Potts DM. Relationship between stored spermatozoa and the uterine epithelium in the pipistrellus bat, *Pipistrellus pipistrellus* [J]. *J Reprod Fert*, 1970, 22: 57 ~ 63.
- [32] Crichton EG, Hinton BT, Pallone TL, *et al.* Hyperosmolality and sperm storage in hibernating bats: Prolongation of sperm life by dehydration [J]. *Am J Physiol*, 1994, 267: 1363~ 1370.
- [33] 刘绪生, 张树义, 梁冰. 翼手目动物特殊的生殖策略: 胚胎延迟植入和延迟发育 [J]. *动物学杂志*, 2003, 38 (1): 84~ 88.
- [34] Mutere FA. Delayed implantation in an equatorial fruit bat [J]. *Nature*, 1965, 207: 780.
- [35] Kofron CP. Reproduction of two species of congeneric fruit bats (*Cynopterus*) in Brunei, Borneo [J]. *J Zool Lon*, 1997, 243: 485~ 506.
- [36] Oxberry BA. Female reproductive patterns in hibernating bats [J]. *J Reprod Fert*, 1979, 56: 359~ 367.
- [37] Heideman PD. Delayed development in Frischer's pygmy fruit bat, *Haplonycteris fischeri*, in the Philippines [J]. *J Reprod Fert*, 1989, 85: 363~ 382.
- [38] Heideman PD, Powell KS. Age specific reproductive strategies and delayed embryonic development in an old world fruit bat, *Ptenochirus jagori* [J]. *J Mammal*, 1998, 79: 295~ 311.

(上接 232 页)

- [3] Nattress R, Vanderwoude C. A preliminary investigation of the ecological effects of red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) in Brisbane [J]. *Ecol Managem Restor*, 2001, 2: 220 ~ 223.
- [4] 台湾“国家红火蚁防治中心”. 入侵历史及扩散途径 [EB/OL]. <http://www.fireant-tw.org/>.
- [5] 喻菲. 红火蚁侵入香港, 防蔓延粤港联动 [N]. 参考消息, 2005, 2月1日, 13版.
- [6] 张润志, 任立, 刘宁. 严防危险性害虫红火蚁入侵 [J]. 昆虫知识, 2005, 42 (1): 6~ 10.
- [7] Vinson SB. Invasion of the red imported fire ant (*Hymenoptera Formicidae*) spread, biology, and impact [J]. *Amer Entomol*, 1997, 43: 23~ 39.