

扁颅蝠与褐扁颅蝠的集群结构*

张礼标^{1,2} 梁冰¹ 周善义² 卢立仁² 张树义^{1**}

1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080

2. 广西师范大学生命科学学院, 桂林 541004

摘要 2001-2002年在广西南明县和龙州县利用直接观察、捕捉测量(共捕到197群蝙蝠,全捕180群)和标记重捕法(标记了31群的101只扁颅蝠,重捕到36只)比较研究了扁颅蝠(*Tylonycteris pachypusa*)与褐扁颅蝠(*T. robustula*)的集群结构。结果发现:扁颅蝠与褐扁颅蝠主要栖宿在刺竹(*Bambusa stenostachya*)的竹筒内,通过竹筒上的裂缝进出。扁颅蝠栖宿的竹筒长平均为27.7 cm,外围直径平均为23.6 cm;褐扁颅蝠的分别为28.3 cm和23.8 cm。扁颅蝠栖宿群大小为1-24只,褐扁颅蝠栖宿群大小为1-13只;2种蝙蝠的栖宿群中皆为独居所占比例最大(扁颅蝠为22.30%,褐扁颅蝠为40.63%),2只所占比例次之(分别为14.87%和18.75%),其它大小类型呈不规则变化。扁颅蝠栖宿群的性别组成,以雌雄混居最常见(占54.72%),其次为独居雄性(占20.95%),而褐扁颅蝠栖宿群雌雄混居群与独居雄性所占比例相当(均为40.63%)。2种蝙蝠的雄性趋向于独居,而雌性趋向于群居。扁颅蝠与褐扁颅蝠可以栖宿在同一片竹林内,并且可以在不同时间轮流使用同一个栖宿竹筒,但2种蝙蝠从未共栖于同一个竹筒内。另外,标记重捕扁颅蝠发现:扁颅蝠经常变换栖宿竹筒(栖宿竹筒不固定);同时栖宿群之间经常发生个体交换[动物学报 50(3):326-333,2004]。

关键词 扁颅蝠 褐扁颅蝠 集群结构 集群大小 性比 栖宿群重组

Group structure of lesser flat-headed bat *Tylonycteris pachypusa* and greater flat-headed bat *T. robustula**

ZHANG Li-Biao^{1,2}, LIANG Bing¹, ZHOU Shan-Yi², LU Li-Ren², ZHANG Shu-Yi^{1**}

1. Institute of Zoology, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China

2. Biology Department, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China

Abstract We studied the group-roosting structure of the two species of flat-headed bats *Tylonycteris pachypus* and *T. robustula* in Guangxi, South China, using direct observation, catching and measuring (total 197 groups, 180 groups were complete caught), marking technique (marked 31 groups, total 101 individuals of *T. pachypus*, re-captured 36 banding bats). Both bat species roost within the internodes of one bamboo species *Bambusa stenostachya*. They enter and leave the internodes through narrow slits. The length of internode averages 27.7 cm for *T. pachypus* and 28.3 cm for *T. robustula*, the outside diameter averages 23.6 cm for *T. pachypus* and 23.8 cm for *T. robustula*. Among 180 roosting groups studied (148 for *T. pachypus* and 32 for *T. robustula*), the roosting group size within each internode from 1 to 24 for *T. pachypus* and from 1 to 13 for *T. robustula*. However, the roosting group size of 1 or 2 was most frequently encountered (22.30% and 14.87% for *T. pachypus*, 40.63% and 18.75% for *T. robustula*). The roosting group of most *T. pachypus* either contained both males and females (54.72%) or solitary male (20.95%). The percent of these two types of roosting groups occurred were both 40.63% for *T. robustula*. In both species, males tend to roost solitarily while females gregariously. Although both bat species roosted in the same bamboo area, they roosted within the same internode at different times. Both bat species never roosted within the same internode at the same time. This finding suggests a partition mechanism for roosting between the two bat species. Based on banding and recapture data for 101 *T. pachypus*, we found that most bats were recaptured within one month and recapture rate was higher in female (41.82%) than in male (28.26%). In addition, they were highly mobile and frequently changed roosting site with ephemeral roosting association [Acta Zoologica Sinica 50(3):326-333,2004].

2003-09-18 收稿, 2004-02-02 接受

* 国家自然科学基金面上基金项目 (No. 30370264) 与杰出青年基金项目 (No. 30025007), 以及中国科学院—英国皇家学会合作项目资助 [This research was funded by the grants from National Natural Science Foundation of China (No. 30370264) and Outstanding Youth Program (No. 30025007)]

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: zhangsy@ar1.net.cn

© 2004 动物学报 Acta Zoologica Sinica

Key words Lesser flat-headed bat, *Tylonycteris pachypus*, Greater flat-headed bat, *T. robustula*, Grouping structure, Group size, Sexual rate, Group recombination

目前国内外关于蝙蝠集群行为的研究, 大部分集中在集群捕食 (Bradbury and Vehrencamp, 1976; Racey and Swift, 1985; Fellers and Pierson, 2002) 和集群繁殖 (Williams, 1986; Kunz et al., 1998) 这两方面。集群捕食可使群内个体间进行食物信息的交换 (Bradbury and Vehrencamp, 1976; Fellers and Pierson, 2002)、有效利用斑块分布的食物资源 (Racey and Swift, 1985)、集群繁殖可以提高繁殖成功率 (Kunz et al., 1998)。但是对蝙蝠集群栖宿行为的研究则相对较少 (Trune and Slobodchikoff, 1976; Vaughan and O'Shea, 1976); Vaughan and O'Shea 的研究发现, 苍白洞蝠 (*Antrozous pallidus*) 在 3 - 11 月集成 20 只或更大的群栖息在岩石裂缝内。Medway and Marshall (1970, 1972) 的调查结果以及我们目前的研究都发现扁颅蝠 (*Tylonycteris pachypusa*) 与褐扁颅蝠 (*T. robustula*) 的分布区都很窄, 数量也十分稀少。迄今为止, 国际上对这 2 种扁颅蝠的报道很少, 原因之一就是很难找到这两种蝙蝠或者很难找到足够大的种群。本研究主要报道扁颅蝠与褐扁颅蝠的集群栖宿行为, 包括栖宿群的建立、栖宿群大小以及性比、栖宿群间的个体交换以及栖宿竹筒的变换。

1 材料与方法

野外调查工作主要在广西西南地区的宁明县明江镇和龙州县霞秀乡进行。宁明县位于 N21.3° - 22.4°, E106.6° - 107.3° 之间; 龙州县位于 N22.2° - 22.7°, E106.8° - 107.7° 之间。宁明和龙州均处在南亚热带范围内, 光热资源丰富, 年平均气温在 21 以上, 1 月均温 11.4 - 13.8, 7 月均温 27.0 - 28.6。

1.1 研究对象

扁颅蝠与褐扁颅蝠均栖息在村庄内及附近竹林的刺竹 (*Bambusa stenostachya*) 竹筒内, 通过竹筒上的裂缝进出。刺竹在村庄内通常成丛分布, 每丛由 10 - 50 株组成。虽然也在周围的其它生境如山上、江河两岸以及离村庄较远 (超过 500 m) 的竹林中寻找, 但均未发现扁颅蝠与褐扁颅蝠的栖息分布。

1.2 栖宿群的记录

我们把在一个竹筒内栖宿的所有蝙蝠个体的集合称为栖宿群 (Roosting group), 而把蝙蝠栖宿的竹筒称为栖宿竹筒 (Roosting site)。栖宿竹筒是扁颅蝠栖息的一个最低层次, 而由十几至几十株竹子组成一个竹丛, 竹丛又可组成一片竹林。一个较大区域内包括很多这样的竹林, 相邻竹林之间的距离不定, 近的只有几十米, 远的可达几百米甚至几千米。这些竹林即为扁颅蝠的栖息生境。2001 年 9 月 - 2002 年 10 月, 共记录扁颅蝠栖宿群 163 个、共 795 只个体; 褐扁颅蝠栖宿群 34 个、共 136 只个体。捕捉蝙蝠的方法: 找到有裂缝的竹子时, 用一根长约 30 cm、直径约 2 mm 的铁丝向竹筒裂缝内轻捅, 若听到“zhi zhi”的叫声, 说明里面有蝙蝠; 蝙蝠受到干扰后, 通常在几分钟内从竹筒内钻出; 待它们钻出时, 即可用手捕捉, 放入自制的蝙蝠袋内。捕捉到蝙蝠后, 首先进行物种鉴定, 然后记录性别、称重、测量前臂长, 同时对竹筒标记编号, 并测量竹筒长和外围直径。当天傍晚蝙蝠出飞捕食时, 在原捕捉地点释放所有被捕捉到的蝙蝠 (利于蝙蝠重新回到原种群中)。每个月收集 1 次, 2 次捕捉间隔约一个月, 以防止对蝙蝠干扰过大。

1.3 标记重捕

2001 年 9 月 - 2002 年 10 月, 在宁明县选取一个点 (亭廖村), 定点对扁颅蝠进行标记重捕, 累计标记 101 只个体。标记方法为: 捕捉整个竹筒的扁颅蝠, 记录性别, 称重, 测量前臂长, 用臂环 (英国制造, 合金, 刻有编号, 重 0.1 g, 不到扁颅蝠体重的 6%, 对扁颅蝠影响不大) 夹扣在扁颅蝠前臂上, 松紧程度以能在蝙蝠前臂上自由滑动但不脱落为宜, 同时对竹筒标记编号。2001 年 9 月 - 11 月间, 进行连续标记, 即对亭廖村捕捉到的所有未标记扁颅蝠进行标记; 2001 年 12 月 - 2002 年 2 月未进行标记重捕实验; 2002 年 3 - 10 月仅进行重捕。尚未对褐扁颅蝠进行标记重捕实验。

1.4 数据处理

对所有数据用 SPSS 11.0 for Windows 统计软件进行分析。首先对数据使用非参数检验中的单样本的 K-S 检验, 确认为正态分布 ($P > 0.05$); 对 2 种扁颅蝠的栖宿竹筒大小和栖宿群大小数据进行独立样本 t 检验, 分析种间差异。显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

2.1 进入栖宿竹筒前的行为

扁颅蝠和褐扁颅蝠主要选择刺竹的竹筒作为栖宿地。捕食结束时,可以直接观察到2种扁颅蝠分别在各自的栖宿竹筒前来回盘旋、聚集成群。可以清楚地分出每一栖宿群在各自的栖宿竹筒裂缝前集中盘旋,盘旋时间有时可达5 min以上,随后,蝙蝠开始一只接一只地进入栖宿竹筒。蝙蝠接近竹筒裂缝处,首先身体侧翻,然后头先进入,靠前肢及后肢的后蹬而使整个身体进入竹筒。它们通常在到达裂缝前减速,并且在进入前仍可能再次盘旋;有时候还可能进入其它竹筒,其对栖宿竹筒的选择可能是随机的。独居蝙蝠也以同样的方式盘旋,然后进入竹筒内。未发现扁颅蝠或褐扁颅蝠进入栖宿竹筒紧接着又出来的现象。

2.2 栖宿群的组成

2.2.1 两种扁颅蝠的栖宿分化 在2001年9月-2002年10月的调查中,共捕捉到197个栖宿群蝙蝠,其中扁颅蝠163群,全捕148群,非全捕(即在捕捉过程中不能捕捉竹筒内全部的蝙蝠;非全捕栖宿群不用于结果分析,下同)15群;褐扁颅蝠34群,全捕32群,非全捕2群。180群全捕的扁颅蝠和褐扁颅蝠栖宿群是在82个不同的栖宿竹筒中捕捉到的,每个栖宿竹筒在不同的月份得到1-7群不等的栖宿群。在这82个栖宿竹筒中,53个仅发现扁颅蝠,24个仅发现褐扁颅蝠,余下5个栖宿竹筒为扁颅蝠与褐扁颅蝠在不同时间都曾利用过的。在全捕的180群中,没有出现2种蝙蝠同时栖宿在同一个栖宿竹筒的现象;但发现有2种蝙蝠栖宿在同一丛竹子不同竹筒内的情况。

2.2.2 栖宿竹筒与栖宿群大小 两种蝙蝠所选择的栖宿竹筒大小无明显差异,扁颅蝠所选择的竹筒长平均为 27.7 ± 1.32 cm(平均数 \pm 标准差,下同),外围直径平均为 23.6 ± 0.97 cm;褐扁颅蝠的分别为 28.2 ± 1.79 cm和 23.8 ± 1.43 cm,差异不显著($t = 0.45$, $df = 81$, $P > 0.05$)。

采集的148群全捕的扁颅蝠栖宿群,其集群大小范围为1-24只/群(哺乳期的幼仔除外,下同),平均 4.74 ± 3.80 只/群($n = 148$);32群全捕的褐扁颅蝠栖宿群大小范围为1-13只/群,平均 4.03 ± 4.13 只/群($n = 32$)。两种扁颅蝠之间集群大小差异不显著($t = 0.872$, $df = 179$, $P > 0.05$)。不同大小的栖宿群类型出现频率表现出

一种比较明显的倾斜(图1),2种蝙蝠的独居类型出现频率皆为最高,扁颅蝠独居类型出现频率占其总栖宿群的22.30%,褐扁颅蝠占40.63%;2只/群出现的频率次之(扁颅蝠占14.87%,褐扁颅蝠占18.75%),其它大小的栖宿群类型出现频率呈不规则变化。

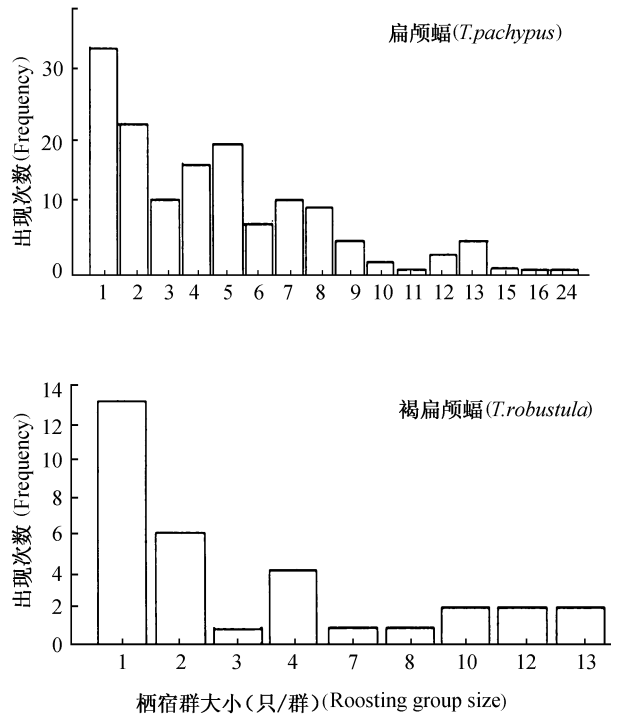


图1 扁颅蝠和褐扁颅蝠不同栖宿群大小的出现频率
Fig. 1 The frequency of different roosting group size of *T. pachypus* and *T. robustula*

2.2.3 栖宿群性别组成 表1和表2列出了扁颅蝠和褐扁颅蝠全捕栖宿群性别组成的总体情况。扁颅蝠所有全捕栖宿群的性比为1 : 1.86 ($n = 702$) (哺乳期的幼仔除外,下同),褐扁颅蝠的性比为1 : 1.39 ($n = 129$)。

统计幼仔的性比发现,扁颅蝠哺乳期幼仔的性比为1 : 1.06 ($n = 64$),褐扁颅蝠为1 : 1.05 ($n = 37$),即2种扁颅蝠的幼仔性比接近1。

表3统计了2种扁颅蝠全捕栖宿群中各种性别类型所占的比例。扁颅蝠全捕栖宿群中,两性混合群(1, 1)占比例最大,为54.72%,其中(1, 1)占6.08%,(1, >1)占31.08%,(>1, 1)占2.70%,(>1, >1)占14.86%;独居雄性占比例次之(为20.95%)。而褐扁颅蝠全捕栖宿群中,两性混合群占的比例与雄性独居群的相等(均为40.63%);

表 1 扁颅蝠栖宿群的性别组成

Table 1 Sexual composition of roosting groups of *T. pachypus*

个体数 Number of males	个体数 Number of females															栖宿群总数 Total roosting groups
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	14	18	
0	-	2	4	1	3	1	-	2	1	-	-	-	-	-	-	14
1	31	9	4	6	7	6	6	7	3	1	1	1	3	1	-	86
2	9	1	2	5	-	1	-	1	-	-	1	1	-	1	-	22
3	5	1	3	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
4	3	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
5	2	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	3
6	1	1	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	5
8	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
9	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
栖宿群总数 Total roosting groups	53	15	13	13	12	9	6	12	4	1	2	2	3	2	1	148

“- ”表示没有出现此种情况。

“- ”mean that no this case appeared.

表 2 褐扁颅蝠栖宿群的性别组成

Table 2 Sexual composition of roosting groups of *T. robustula*

个体数 Number of males	个体数 Number of females										栖宿群总数 Total roosting groups
	0	1	2	3	4	7	9	11	13		
0	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	2
1	13	3	1	1	-	1	1	1	-	-	21
2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
3	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	2
4	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	3
5	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
6	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
栖宿群总数 Total roosting groups	17	4	2	1	2	1	3	1	1	-	32

“- ”表示没有出现此种情况。

“- ”mean that no this case appeared.

表 3 扁颅蝠和褐扁颅蝠不同性别栖宿群类型的比例

Table 3 Percentage distribution of different category of roosting association of *T. pachypus* and *T. robustula*

类型 Category	扁颅蝠 <i>T. pachypus</i>	褐扁颅蝠 <i>T. robustula</i>
1	31 (20.95 %)	13 (40.63 %)
>1	22 (14.86 %)	4 (12.50 %)
1	2 (1.35 %)	0 (0 %)
>1	12 (8.11 %)	2 (6.25 %)
1 , 1	9 (6.08 %)	3 (9.38 %)
1 , >1	46 (31.08 %)	5 (15.63 %)
>1 , 1	4 (2.70 %)	1 (3.13 %)
>1 , >1	22 (14.86 %)	4 (12.50 %)
总计 Total	148 (100 %)	32 (100 %)

两性混合群中 (1 , 1) 占 9.38 % , (1 , >1) 占 15.63 % , (>1 , 1) 占 3.13 % , (>1 , >1) 占 12.50 % 。扁颅蝠和褐扁颅蝠的雄性趋向于独居，而雌性趋向于群居。

2.3 栖宿群间的个体交换与栖宿竹筒的更换

2001 年 9 月 6 日 - 11 月 12 日之间，在亭廖村标记了 101 只扁颅蝠 (46 、 55) 。从标记开始到 2002 年 10 月 18 日本论文野外工作结束为止，部分重捕以及不同栖宿群间个体交换情况见图 2 (全部的交换图见附录 1) 。我们在 16 个栖宿竹筒捕捉到 31 群包含有被标记的蝙蝠，共有 36 只标记的扁颅蝠被重捕 (被重捕一次或多次)，重捕率为

35.64%。其中雄性扁颅蝠被重捕 13 只，占标记雄性的 28.26%；雌性为 23 只，占标记雌性 41.82%。雌性个体重捕率比雄性高。由图 2 我们可以得出以下结论：扁颅蝠经常变换栖宿竹筒，几乎每天更换一个竹筒；不同栖宿群之间还经常交换个体或重新组群。

行为表明，栖宿群的建立是在进入日栖宿竹筒前完成的。捕食结束后，2 种扁颅蝠从捕食区往竹林内聚集，到达日栖宿竹筒前的这段距离可能是靠记忆、或者用回声定位叫声对周围环境进行的判断、或者根据栖宿竹筒所发出的特有气味来完成。蝙蝠在不同日栖宿竹筒前盘旋，并逐渐聚集成群，数量

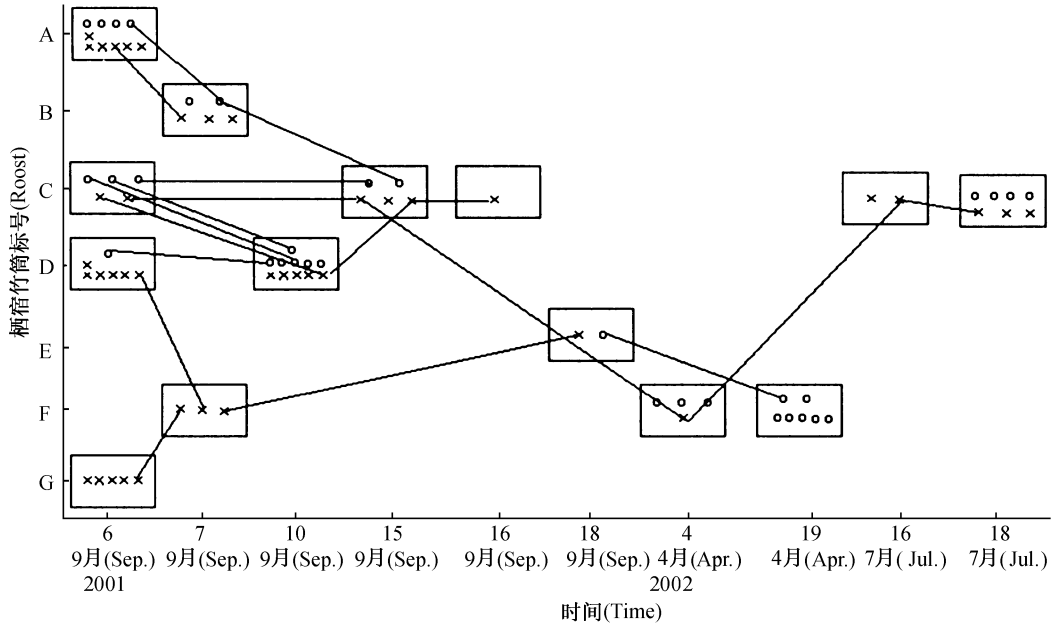


图 2 部分标记扁颅蝠栖宿竹筒更换、栖宿群间个体交换图

x: 雄性。 o: 雌性。

Fig. 2 roost site and roosting group of selected banded bats *Tylonycteris pachypus* on capture and recapture

x: Male. o: Female.

大部分重捕扁颅蝠是标记释放后一个月内被重捕的，其中雄性 10 只（占重捕雄性的 76.92%），雌性 14 只（占 60.87%）。重捕间隔时间最长的是 一只雄性个体，为 10 个月零 9 天，并且被重捕到 4 次，也是重捕次数最多的扁颅蝠个体。在扁颅蝠标记地（亭廖村）附近其它村子的竹林内，一直未捕捉到有标记的扁颅蝠；其它更远的地点也未发现。

3 讨论

3.1 栖宿群的建立

在马来西亚，扁颅蝠和褐扁颅蝠主要选择竹山上巨竹属的一种竹子 (*Gigantochloa scortechinii*) 的竹筒作为栖宿竹筒 (Medway and Marshall, 1970)。但是在我们的研究中发现，广西南明县和龙州县的扁颅蝠和褐扁颅蝠主要选择村庄内以及村庄附近的刺竹 (*Bambusa stenostachya*) 竹筒作为栖宿竹筒。扁颅蝠与褐扁颅蝠进入日栖宿竹筒前的

多少不等。盘旋一定时间后，第一只开始进入，然后一个接一个进入竹筒。有时其中的某个或几个蝙蝠会转移飞到另外的竹筒，与其它蝙蝠共同组成栖宿群，或者进入另一个尚未有蝙蝠的竹筒；有时整个尚未进入竹筒的聚集群转移到别的竹筒。由此可见，在进入竹筒前，聚集群的联合可能是不固定的；同时，也并不一定就进入刚开始选择的竹筒，有可能会中途放弃所选择的竹筒，而进入另外的竹筒。

3.2 扁颅蝠与褐扁颅蝠栖宿行为的隔离

虽然两种扁颅蝠可以在不同时间轮流利用同一个日栖宿竹筒，但我们从未发现 2 种蝙蝠同时利用同一个日栖宿竹筒的现象，说明这两种蝙蝠互相回避，即两种蝙蝠之间存在集群行为的隔离。我们认为进入竹筒前的聚集行为，即栖宿群的建立过程，防止了两种蝙蝠混居同一竹筒的发生。蝙蝠个体可以辨别出同种其它个体所发出的声音，而回避或驱赶不同种的个体 (Barclay, 1982; Wilkinson and

Boughman, 1998)。另外, 我们猜测, 当竹筒内已有蝙蝠存在时, 后来欲进入这个竹筒的蝙蝠, 能够利用气味、回声定位叫声识别竹筒内的蝙蝠种类, 并进一步决定是否进入这个竹筒。这两种扁颅蝠聚集过程的信息交流, 是一个很值得我们继续探讨和证实的问题。

3.3 扁颅蝠和褐扁颅蝠集群栖宿的原因

虽然扁颅蝠与褐扁颅蝠独居类型占总栖宿群的比例均为最大(分别为 22.30% 和 40.63%), 但是在全捕的 706 只扁颅蝠和 129 只褐扁颅蝠中, 只有 33 只 (4.67%) 扁颅蝠、13 只 (10.08%) 褐扁颅蝠独居, 大部分是群居 (2 只或 2 只以上的蝙蝠个体栖宿在同一个竹筒内)。由此可以看出, 2 种扁颅蝠均为倾向于集群生活的动物。

在解释动物为什么集群生活时, 目前有一种比较合理的假说, 即资源散布假说 (Resource dispersion hypothesis) (Johnson et al., 2002)。该假说认为, 如果资源在空间或时间上呈现异质性, 动物则倾向于集群生活。这种资源, 至少应该包括食物资源和栖息地资源。另外一种观点认为, 集群栖宿可以调整动物栖息地的微气候 (Krebs and Davies, 1993)。对于扁颅蝠和褐扁颅蝠的集群生活, 我们猜测, 第一, 扁颅蝠和褐扁颅蝠所选择的栖宿竹筒 (竹子) 本身表现出斑块状分布, 并且这种斑块状体现在两个层次上。首先, 这种竹林跟随村庄呈斑块状分布; 其次, 在每一片竹林的内部, 竹子呈丛状分布。根据 Johnson et al. (2002) 的资源散布假说, 2 种扁颅蝠在利用空间上异质的栖宿竹筒资源时, 会倾向于集群。第二, 扁颅蝠和褐扁颅蝠集群栖宿于竹筒内, 易于调整栖宿竹筒内的微气候。集群可使矛吻蝠更容易调节体温, 使体温保持在较高的水平 (McCracken and Bradbury, 1981)。在岩洞内集成大的繁殖群, 可以对微气候产生明显的影响, 甚至可以使岩洞顶的温度提高 10 (Altringham, 1996)。温度的提高, 有利于繁殖的成功, 甚至可以使得本来不适合繁殖的环境 (温度过低) 适于繁殖 (Tuttle, 1979)。集群栖宿提高温度, 利于蝙蝠度过寒冷的冬天 (Altringham, 1996)。Vaughan and O'Shea (1976) 的研究发现, 独居的苍白洞蝠比群居者耗氧量大。扁颅蝠和褐扁颅蝠集群栖宿在竹筒内, 在调整微气候的过程中必定也获得了一些利益。第三, 集群生活有利于信息的共享。对于自然界中集群生活的蝙蝠, 它们必定已经进化出很好的相互交流的技巧, 同时也能够有意地

或无意地与同群其它蝙蝠个体分享有关栖宿地和捕食区等信息 (McCracken and Bradbury, 1981; Altringham, 1996)。Wilkinson (1992) 在研究美洲暮蝠 (*Nycticeius humeralis*) 时发现, 通过跟随其它同群的蝙蝠, 暮蝠可以提高捕食成功率。这种暮蝠捕食那些持续几天呈斑块状分布的昆虫, 如果某一蝙蝠个体不能找到这样的斑块资源, 在下次飞行时可随机跟随另一只从山洞飞出的蝙蝠, 减少它“无功而返”的机率。我们在野外的观察发现, 扁颅蝠和褐扁颅蝠在村内及村旁的开阔地上空集群捕食, 这些空地也呈斑块状分布。并且我们的观察发现, 2 种扁颅蝠在出飞捕食时, 一个接着一个从竹筒内钻出, 飞出后也是一个跟着一个飞往捕食区。所以我们猜测, 集群生活的扁颅蝠或褐扁颅蝠, 也可以共享捕食区的信息。另外, 捕食结束后在栖宿竹筒前的聚集行为, 也能够使个体间共享栖宿竹筒的信息, 即晚回归的个体, 可通过加入聚集群而减少自己花费在寻找栖宿竹筒上所消耗的能量。

与此同时, 集群行为也带来一些不利后果。集群过大, 使得寄生虫和疾病在种群中更容易传播开来; 增加对食物的竞争。一个大的巴西犬吻蝠 (*Tadarida brasiliensis*) 群必须要在一个很大范围的区域内捕食 (Altringham, 1996)。所以, 在进化过程中, 蝙蝠的集群大小必然在这种利与弊之间取得一种平衡, 即达到最适的集群大小。在我们的研究过程中发现, 扁颅蝠与褐扁颅蝠的栖宿群一般不会太大, 扁颅蝠的最大栖宿群为 24 只, 褐扁颅蝠为 13 只。虽然竹筒内容积和表面积允许栖宿更多的蝙蝠, 但可能是集群过大带来的弊端限制了集群的大小 (未发表资料)。

3.4 栖宿群性别组成的变化

在全部全捕栖宿群中, 雌性比雄性多, 扁颅蝠的性比为 1 : 1.86, 褐扁颅蝠为 1 : 1.39。

在同种物种内, 雄性和雌性的出现与否决定性行为上的差异。总的来看, 仅包含一只雄性 (即 1 : 1) 的情况在扁颅蝠栖宿群中占的比例为 58.11%, 褐扁颅蝠中为 65.63%; 而仅出现一只雌性 (即 1 : 1) 的情况在扁颅蝠中为 10.14%, 褐扁颅蝠中为 12.50%。我们解释这种现象为: 扁颅蝠与褐扁颅蝠的雄性趋向于避开同性, 不管是否有雌性的存在; 雌性则趋向于聚集, 并且与两种性别的交往机率均等。栖宿群中雄性独居群所占的比例, 在 2 种扁颅蝠中占的比例均较高。蝙蝠的交配通常是在栖宿地内完成的

(Thomas et al., 1979)。如果扁颅蝠与褐扁颅蝠的某个独居雄性在交配时期内一直都是独居的, 就会有相当一部分的雄性得不到繁殖机会; 而如果这些雄性在交配时期内还有机会与雌性栖宿在一起, 即独居雄性加入雌性群或与雌性组成群, 那么这些独居雄性仍有繁殖机会。我们标记的结果 (图 2) 证明了后一种情况的存在, 即扁颅蝠雄性独居可能只是暂时的, 将来还有机会与雌性在一起, 还有参与繁殖的机会。对于雄性群 (多个雄性栖宿在一起) 中的雄性, 同样也还有机会与雌性在一起 (图 2)。由此, 我们可以理解独居雄性或雄性群生存的意义, 它们之所以继续存在, 是因为它们仍有得到交配的机会。这种情况与某些具社会等级动物 (如狒狒) 的从属者面临的问题极相似 (Altringham, 1996), 社群中优势者与从属者相比有着种种的优先权, 如获得交配和食物的优先权。但是, 从发展的观点看, 社会等级并不是固定不变的, 而是动态的。从属者也有“出路”, 如离开群体, 向外扩展; 在新的环境中, 具有高度适应性的个体是会成功的。另外, 很多社会等级是按长幼顺序排列的, 优势者是比较年长的, 它们一旦衰老, 从属者就可升级 (孙儒泳, 2001)。

致谢 野外工作得到广西林业厅和弄岗国家级自然保护区的支持, 同时还得到罗毅、徐伟、王春燕和凌云等同学的帮助; 竹子鉴定得到广西师范大学生命科学学院薛跃规教授的帮助; 结果分析和论文撰写过程得到张劲硕和马杰的帮助, 在此一并致谢。

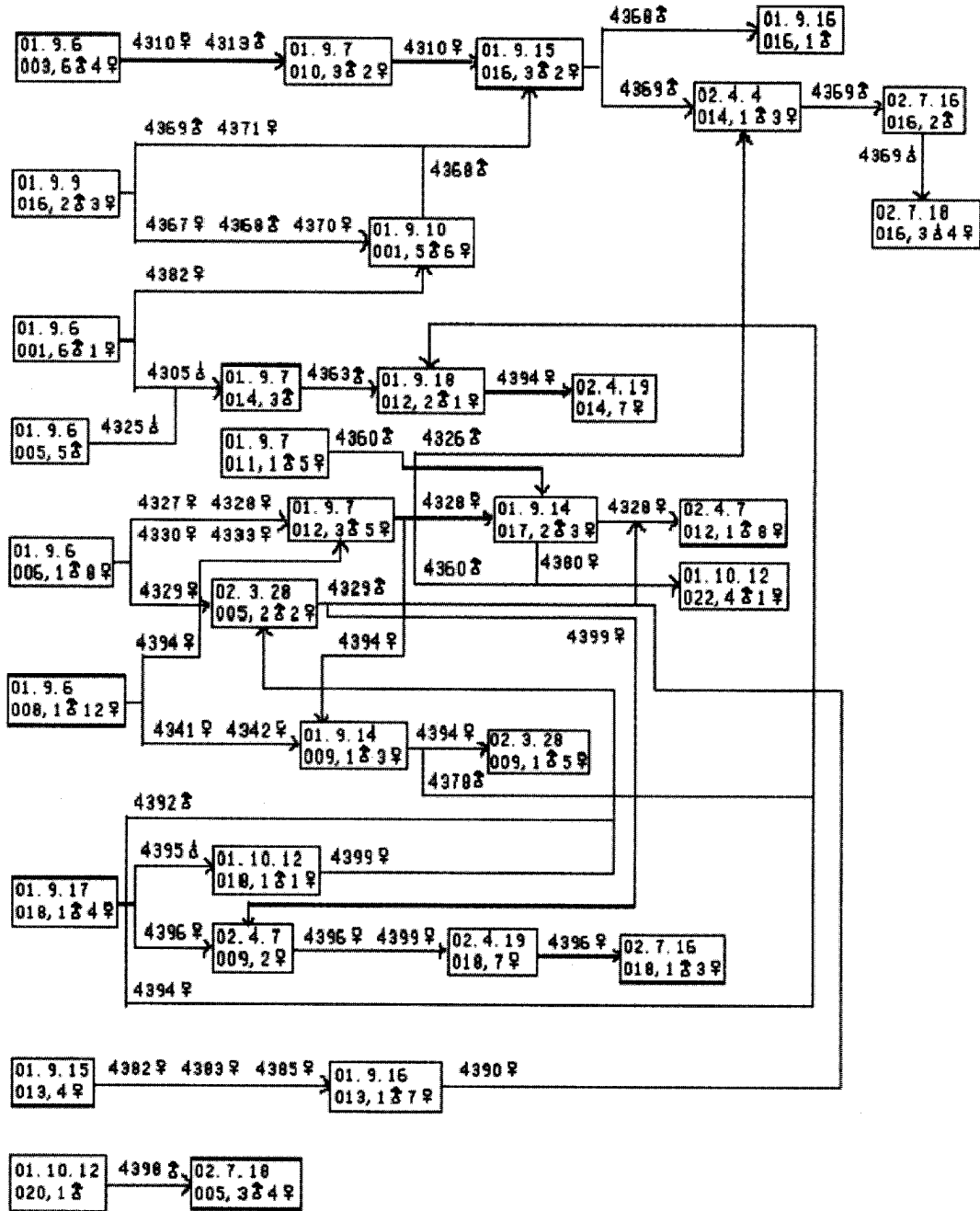
参考文献 (References)

Altringham JD, 1996. *Bats Biology and Behaviour*. Oxford, New

- York, Tokyo: Oxford University Press, 156 - 169.
- Barclay RMR, 1982. Interindividual use of echolocation calls: eavesdropping by bats. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 271 - 275.
- Bradbury JW, Vehrencamp SL, 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. A model for the determination of group size. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 383 - 404.
- Fellers GM, Pierson ED, 2002. Habitat use and foraging behavior of Townsend's big-eared bat *Corynorhinus townsendii* in coastal California. *J. Mamm.* 83 (1): 167 - 177.
- Johnson DDP, Kays R, Blackwell PG, Macdonald DW, 2002. Does the resource dispersion hypothesis explain group living? *Trends in Ecol. Evol.* 17: 563 - 570.
- Krebs JR, Davis NB, 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford Blackwell Scientific Publications, 254.
- Kunz TH, Robson SK, Nagy KA, 1998. Economy of harem maintenance in the greater spear-nosed bat, *Phyllostomus hastatus*. *J. Mamm.* 79 (2): 631 - 642.
- McCracken GF, Bradbury JW, 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8: 11 - 34.
- Medway L, Marshall AG, 1970. Roost-site selection among flat-headed bats *Tylonycteris* spp. *J. Zool. Lond.* 161: 237 - 245.
- Medway L, Marshall AG, 1972. Roosting associations of flat-headed bats, *Tylonycteris* species (Chiroptera: Vespertilionidae) in Malaysia. *J. Zool. Lond.* 168: 463 - 482.
- Racey PA, Swift SM, 1985. Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. Foraging behaviour. *J. Anim. Ecol.* 54: 205 - 215.
- Sun RY, 2001. *Principles of Animal Ecology*. 3rd edn. Beijing: Beijing Normal University Press (In Chinese).
- Thomas DW, Fenton MB, Barclay RMR, 1979. Social behavior of the little brown bat *Myotis lucifugus*. Mating behavior. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 129 - 136.
- Trune DR, Slobodchikoff CN, 1976. Social effects of roosting on the metabolism of the pallid bat *Antrozous pallidus*. *J. Mamm.* 57 (4): 656 - 663.
- Tuttle MD, 1979. Status, causes of decline, and management of grey bats. *J. Wildl. Manage.* 43: 1 - 17.
- Vaughan TA, O'Shea TJ, 1976. Roosting ecology of the pallid bat *Antrozous pallidus*. *J. Mamm.* 57 (1): 19 - 42.
- Wilkinson GS, 1992. Communal nursing in the evening bat *Nycticeius humeralis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 225 - 235.
- Wilkinson GS, Boughman JW, 1998. Social calls coordinate foraging in greater spear-nosed bats. *Anim. Behav.* 55: 337 - 350.
- Williams CF, 1986. Social organization of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ethology* 71: 265 - 282.
- 孙儒泳, 2001. *动物生态学原理 (第三版)*. 北京: 北京师范大学出版社, 306 - 307.

附录 1 标记扁颅蝠栖宿竹筒、栖宿群间个体交换简图

Appendix 1 The exchanging among different internodes, different individuals of banding *T. pachypus*



小方框内第一行数据表示蝙蝠被捕的时间（年、月、日），第二行前一个数字表示竹筒的编号（3 位数），后一数字表示此栖宿群的性别组成（雄，雌）；箭头上的数字表示重捕蝙蝠的编号（4 位数，包括性别），箭头方向表示蝙蝠栖宿地更换及个体交换的方向。

The first line of the datum in the grid means the capture time, the first data in the second line means the series number of the internode, the right datum in the second line is the gender component of the roosting group; the number above the arrowhead means the banding number of the recaptured bat, the direction of the arrowhead means the exchange process of their roosting internode.