

# 狐蝠科 3 种蝙蝠舌长度及结构比较

谭梁静<sup>①②</sup> 周善义<sup>①</sup> 刘奇<sup>②</sup> 陈毅<sup>②</sup> 沈琪琦<sup>②</sup> 赵娇<sup>②</sup> 张礼标<sup>②\*</sup>

① 广西师范大学生命科学学院 桂林 541004; ② 广东省昆虫研究所 广州 510260

**摘要:** 为探讨旧大陆食果和食蜜蝙蝠的食性类型不同是否造成其取食器官舌长度及结构的差异, 本研究以 2 种食果蝙蝠犬蝠 (*Cynopterus sphinx*) 和棕果蝠 (*Rousettus leschenaultii*) 以及 1 种食蜜蝙蝠长舌果蝠 (*Eonycteris spelaea*) 为研究对象, 比较了这 3 个物种间舌的差异。犬蝠、棕果蝠和长舌果蝠伸入直径为 2 cm 试管的最大舌长度 L1 (包括伸入试管的吻部和吻部以外的舌长) 分别为 (29.19 ± 0.52) mm、(35.05 ± 0.82) mm、(49.34 ± 1.64) mm; 伸出吻端外部的舌长 L3 分别为 (16.25 ± 0.53) mm、(19.25 ± 0.79) mm、(31.88 ± 1.56) mm; 与体重转换后的最大舌长度, 即转换 L1 分别为 (8.57 ± 0.17) mm/g<sup>1/3</sup>、(7.90 ± 0.27) mm/g<sup>1/3</sup>、(12.41 ± 0.40) mm/g<sup>1/3</sup>; 与体重转换后的伸出吻端外部的舌长, 即转换 L3 分别为 (4.77 ± 0.16) mm/g<sup>1/3</sup>、(4.34 ± 0.22) mm/g<sup>1/3</sup>、(8.01 ± 0.38) mm/g<sup>1/3</sup>; 与体重转换后的解剖舌长分别为 (5.56 ± 0.16) mm/g<sup>1/3</sup>、(5.35 ± 0.14) mm/g<sup>1/3</sup>、(6.65 ± 0.38) mm/g<sup>1/3</sup>。此 5 个参数种间比较均差异显著, 食蜜类的长舌果蝠的 5 个参数均显著长于食果类犬蝠和棕果蝠的相应参数。通过比较 3 种蝙蝠的舌结构发现, 长舌果蝠的舌尖尖细且具有毛刷状丝状乳头结构, 舌面及两侧凹槽较多; 犬蝠和棕果蝠的舌尖钝圆, 舌面乳头和凹槽较少而平缓。本文结果表明, 旧大陆食蜜蝙蝠与食果蝙蝠在舌长度和舌结构上存在明显差异, 可能与捕食行为的差异有关。

**关键词:** 舌长度; 舌结构; 食蜜蝙蝠; 食果蝙蝠; 捕食行为; 食性差异

**中图分类号:** Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2013) 03-338-07

## Tongue Length and Structure of Three Bat Species in Pteropodidae

TAN Liang-Jing<sup>①②</sup> ZHOU Shan-Yi<sup>①</sup> LIU Qi<sup>②</sup> CHEN Yi<sup>②</sup>

SHEN Qi-Qi<sup>②</sup> ZHAO Jiao<sup>②</sup> ZHANG Li-Biao<sup>②\*</sup>

① College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin 541004;

② Guangdong Entomological Institute, Guangzhou 510260, China

**Abstract:** We studied differences between the size and surface of tongue among three of Old World bats (Pteropodidae, Chiroptera), two frugivorous species (*Cynopterus sphinx* and *Rousettus leschenaultii*) and one nectarivorous species (*Eonycteris spelaea*). The maximum tongue length were measured by two measurements of length inserted into the tube with diameter in 2 cm. L1 (including the snout and the tongue outside snout), and L3 (tongue length outside snout). The maximum of tongue length L1 was 29.19 ± 0.52 mm for *C. sphinx*, 35.05 ± 0.82 mm for *R. leschenaultii*, and 49.34 ± 1.64 mm for *E. spelaea*; L3 in the three species were 16.25 ± 0.53 mm, 19.25 ± 0.79 mm, 31.88 ± 1.56 mm, respectively. The two length measurements were converted with weight and resulted in 8.57 ± 0.17 mm/g<sup>1/3</sup>, 7.90 ± 0.27 mm/g<sup>1/3</sup>, 12.41 ± 0.40 mm/g<sup>1/3</sup> for L1 in the three species and 4.77 ± 0.16 mm/g<sup>1/3</sup>, 4.34 ± 0.22 mm/g<sup>1/3</sup>, 8.01 ± 0.38 mm/g<sup>1/3</sup> for L3; the anatomical tongue

**基金项目** 广东省昆虫研究所优秀青年人才基金项目 (No. GDEI-yxqn201101), 广州市珠江科技新星专项 (No. 2011J2200027);

\* 通讯作者, E-mail: zhanglb@gdei.gd.cn;

**第一作者介绍** 谭梁静, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: tanlj51@gmail.com.

**收稿日期:** 2013-01-06, **修回日期:** 2013-03-21

length after conversion were  $5.56 \pm 0.16 \text{ mm/g}^{1/3}$ ,  $5.35 \pm 0.14 \text{ mm/g}^{1/3}$ ,  $6.65 \pm 0.38 \text{ mm/g}^{1/3}$ , respectively. There were significant difference in these five variables among the three species, i. e. the value of five variables in nectarivorous bat were significantly longer than those of the other two frugivorous bats. By comparing tongue structure, we found that *E. spelaea* had a long and tapering brush-tipped tongue with many grooves on the surface and two sides, while the tips of *C. sphinx* and *R. leschenaultia*'s tongues were blunt and with less grooves and brush structures. Our results indicated that the tongue length and structure between Old World nectarivorous and frugivorous bats were different, which may result from the difference of foraging behaviour.

**Key words:** Tongue length; Tongue structure; Nectarivorous bat; Fructivorous bat; Foraging behavior; Feeding habit difference

食果蝙蝠和食蜜蝙蝠除了是热带及亚热带森林中重要的种子传播者之外,也是非常重要的传粉动物 (Fleming et al. 1981, Heithaus 1982, Nathan et al. 2005)。现生蝙蝠中,旧大陆(包括欧亚大陆、非洲、大洋洲)的狐蝠科(Pteropodidae)和新大陆(美洲)的叶口蝠科(Phyllostomidae)均包含有食蜜和食果的类群(Fleming et al. 2009)。狐蝠科蝙蝠俗称果蝠,有 43 属 186 种(Simmons 2005),主要分布于旧大陆的热带和亚热带区域,包括澳大利亚、南亚、欧洲东南部、非洲及其邻近海岛(Hill et al. 1984, Nowak 1999)。

本文所研究的 3 种蝙蝠,犬蝠(*Cynopterus sphinx*)、棕果蝠(*Rousettus leschenaultii*)和长舌果蝠(*Eonycteris spelaea*),为旧大陆蝙蝠,在云南西双版纳为同域分布,均为翼手目(Chiroptera)狐蝠科的种类,分属 3 个属,前 2 者属狐蝠亚科(Pteropodinae),后者属长舌果蝠亚科(Macroglossinae)。在以往的研究中发现,犬蝠和棕果蝠主要以果实为食,偶食树叶、花粉和花蜜等(Lekagul et al. 1977, Elangovan et al. 2000, 唐占辉等 2005, 陈忠等 2007)。在西双版纳的雨季,棕果蝠与犬蝠的食谱高度重叠,而在旱季食物缺乏时棕果蝠则出现迁徙(唐占辉等 2005)。长舌果蝠以食蜜为主,是多种植物的主要传粉者,如木棉科(Bombacaceae)的红木棉(*Bombax malabarica*) (Fleming et al. 2009)和榴莲(*Durio zibethinus*) (Bumrungsri et al. 2009),以及芭蕉属(*Musa*)和球花豆属(*Parkia*)的植物(Bumrungsri 2007)等;偶尔取食少量浆果,如红毛丹(*Nephelium lappaceum*)

(Bumrungsri 2007)。我们对上述 3 种蝙蝠的室内行为观察实验发现,棕果蝠与长舌果蝠对糖类和糖浓度偏好选择相似,而这二者与犬蝠的偏好选择则出现差异(Tan et al. 待发表数据)。但在现实情况中长舌果蝠以食蜜为主,犬蝠和棕果蝠则以食果为主,后二者的食物种类重叠度可能较大。可见,旧大陆狐蝠科蝙蝠的食性与行为之间还存在一定的交叉,需要更多关于这方面的探讨和研究。

在高度分散的热带生境中,蝙蝠取食花蜜在保持植物种群遗传连续性的环节中扮演着十分重要的角色(Fleming et al. 2009)。花蜜含有高比例的糖物质,可以给取食的蝙蝠提供较高能量,而花粉中含有丰富的蛋白质和其他营养物质,因此,吸食花蜜和花粉是某些植食蝙蝠类群重要的取食策略之一,在其野外生存中有着重要意义。在新大陆,大约有 40 种位于热带地区的叶口蝠科蝙蝠物种已经进化出了专性食蜜的习性(Dobat et al. 1985),它们通常具有长且尖的毛刷状舌(Phillips et al. 1977, Griffiths 1978, 1982),这种独特的结构可以使其深入花朵底部快速有效地吸取花蜜。但不同食性类型的蝙蝠物种具有不同的生理结构和功能,在吸取花蜜和花粉时,觅食器官的特化程度(包括尺寸和结构)决定着从花朵中吸取花蜜的效率以及不同物种对花蜜资源的竞争力(Heinrich 1976, Feinsinger 1987, Temeles et al. 2000),也影响食果蝙蝠和食蜜蝙蝠的食物资源,尤其是花蜜资源的生态位分化。已有学者对叶口蝠科 9 种专性食蜜蝙蝠和 1 种偶食蜜蝙蝠[短尾叶鼻蝠亚科(Carollinae)中

短尾叶鼻蝠属 (*Carollia*) 的物种]舌的长度进行了相关研究,证实长舌叶口蝠亚科 (*Glossophaginae*) 类群内专性食蜜物种的舌长度要比其他亚科偶食花蜜物种的舌长度长得多,并且其长舌能从解剖学和生态学上与其他类群进行区分 (Winter et al. 2003)。有关旧大陆食蜜蝙蝠或者食果蝙蝠舌长度的研究迄今为止还未有相关报道。

由于长舌果蝠有着类似叶口蝠科蝙蝠的食蜜行为,即以食蜜为主,食蜜时以舌头快速伸缩舔食花蜜,而且食果为主的棕果蝠却在糖类和糖浓度选择上与食蜜为主的长舌果蝠有着相似的偏好 (Tan et al. 待发表数据),因此我们假设:(1)食蜜为主的长舌果蝠相对舌长度比食果为主的犬蝠和棕果蝠要长,舌的结构也比较特化;(2)棕果蝠舌的某些特征可能处于长舌果蝠与犬蝠之间。本文通过对比这3种旧大陆狐蝠科蝙蝠的舌结构及其在取食时自然伸出的舌长度,以期探讨食物选择的差异对其舌长度和结构的影响,进一步了解结构功能差异与食性及取食行为之间的关系。

## 1 材料与方法

**1.1 研究地点、时间及对象** 本实验于2011年10~12月在广东省昆虫研究所蝙蝠房(长×宽×高为4 m×3 m×3 m)内进行。房子四面红砖,顶部1/3用石棉瓦遮盖,2/3用铁丝网覆盖,保证通风透气。实验期间蝙蝠房内的平均温度为(14.5±0.6)℃( $n=10$ ),平均相对湿度为53.4%±3.0%( $n=10$ )。实验所用的犬蝠和棕果蝠采自云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇中国科学院西双版纳植物园中,长舌果蝠采自距版纳植物园30 km外的天生桥洞。依据Kunz等(1988)的方法对蝙蝠性别、年龄(成年与亚成年的主要鉴别依据为毛色及髁骨的骨化程度)和繁殖状态(成年雌性的怀孕和哺乳期,主要依据腹部和乳头情况)等进行鉴定。

**1.2 实验材料及方法** 实验材料:饲养笼(长×宽×高为46 cm×45 cm×76 cm),试管(外径×

高为2 cm×18 cm),蔗糖水溶液(300 g/L)。

实验方法:Winter等(2003)对新大陆叶口蝠科10种蝙蝠舌长度的研究中,使用了2种规格的试管,直径分别为0.9 cm和1.5 cm。本研究实验物种个体均大于新大陆叶口蝠科的10种蝙蝠,根据体型大小,试管选择以使得这3种蝙蝠均能将其吻部伸入试管内但均未达到眼部为标准,选择直径为2 cm的试管作为实验食器。每个饲养笼内垂直固定1支试管盛放蔗糖溶液,试管底部与笼底部接触。每个笼内放入1只蝙蝠进行实验。预实验2 d,目的是训练蝙蝠从试管中吸食蔗糖溶液;同时给予一定量的混合新鲜水果供其选择。为了排除实验过程中溶液蒸发的影响,对溶液蒸发量进行了对照测量,结果表明该因素可以忽略。实验连续进行10 d。在实验期间,也同时给予少量的水果供被试动物取食。实验分为3个阶段:第一阶段3 d,每晚蔗糖溶液注射添加到试管管口下5 mm处;第二阶段5 d,蔗糖溶液注射量每晚递减3 mm,第5天时为最低溶液量,即蔗糖溶液注射到试管管口下20 mm处;第三阶段2 d,为稳定极限期,每晚蔗糖溶液注射到管口下20 mm(同第二阶段第5天)。实验进行时段为19:00时至次日07:00时,每天实验开始前将蔗糖溶液按照不同阶段添加到试管中,次日实验结束后,立即对试管内的溶液凹液面做最低标记,试管不取出并保留液面标记。待实验全部结束后,取出试管用游标卡尺进行测量,测量所有标记线中最低标记线到管口的距离(记为L1),即为实验蝙蝠伸入直径为2 cm试管的最大长度(包括伸入的吻部和伸出的舌头)。实验结束后测量每只蝙蝠个体的主要体型数据,包括体重、前臂长以及人为将蝙蝠吻部自然伸入试管的最大长度(记为L2)。实验所用物种样本数分别为犬蝠16只(14♀,2♂)、棕果蝠18只(6♀,12♂)、长舌果蝠16只(2♀,14♂),所有个体均为非繁殖成年个体。同时,将早期酒精浸泡保存的成年棕果蝠、犬蝠和长舌果蝠标本各解剖6个个体,雌雄各半,主要观察舌部的解剖结构,并测量从舌根至舌尖的长

度记为解剖舌长,最后拍照(焦距 60 mm, NIKON D70s)。解剖标本均与本文实验物种来自相同的采集地。

**1.3 数据记录、处理及分析** 通过计算 L1 与 L2 的差值得出每只实验个体的伸出舌长(即伸出吻端以外的舌长,记为 L3)。为了去除体型因素的影响,我们参考 Winter et al. (2003) 的方法,将 L1 和 L3 以及解剖舌长均除以体重的立方根,分别得到转换 L1、转换 L3 及转换解剖舌长。本文所有的体重数据皆为蝙蝠空腹时的测量值。数据采用 Spss 11.0 for Windows 统计软件进行处理分析。实验数据用 ANOVA 方差检验及 post-hoc LSD 两两比较进行分析。物种内性别间的比较用非参数检验 Mann-Whitney  $U$  进行分析。以  $\alpha = 0.05$  为检验水准,统计结果以平均值  $\pm$  标准误 (Mean  $\pm$  SE) 表示。

## 2 结果

**2.1 三种蝙蝠舌长度及其体重的比较** 经过预实验的训练,3 种狐蝠科蝙蝠的所有个体均接受盛装蔗糖溶液的试管作为食器,并且在取食的时候尽量将其吻部挤入试管并伸出舌头舔食糖水。

将 3 种蝙蝠的各项数据(伸入试管长 L1、

伸入吻长 L2、伸出舌长 L3、转换 L1、转换 L3、体重、前臂长和头体长)分别进行种间方差分析,结果显示,在总体水平上均差异极显著 (ANOVA:  $P < 0.01$ , 表 1)。两两间差异显著性统计分析显示,除犬蝠与长舌果蝠的前臂长以及犬蝠与棕果蝠的转换 L1、转换 L3 差异不显著外 ( $P > 0.05$ ),其他数据两两间差异皆为极显著 ( $P < 0.01$ )。

**2.2 三种蝙蝠舌解剖结构比较** 每物种 6 只标本的解剖舌长经体重转换后,物种内两性差异不显著 (Mann-Whitney  $U$ : 犬蝠  $U = 4.00$ ,  $P > 0.05$ ; 棕果蝠  $U = 3.00$ ,  $P > 0.05$ ; 长舌果蝠  $U = 3.50$ ,  $P > 0.05$ ),因此可忽略性别对舌长度的影响。种间比较表明,转换解剖舌长种间总体差异极显著 (ANOVA:  $F_{0.05,2} = 7.746$ ,  $P < 0.01$ ),分析显示,长舌果蝠的转换解剖舌长  $[(6.65 \pm 0.38) \text{ mm/g}^{1/3}]$  显著长于犬蝠  $[(5.56 \pm 0.16) \text{ mm/g}^{1/3}]$  ( $P < 0.05$ ) 和棕果蝠  $[(5.35 \pm 0.14) \text{ mm/g}^{1/3}]$  ( $P < 0.05$ ),后二者间差异不显著 ( $P = 0.56$ )。从解剖结构上看(图 1),长舌果蝠的舌尖尖细且具有毛刷般的丝状乳头结构,舌面及两侧凹槽较多(图 1B);而犬蝠和棕果蝠的舌尖钝圆,舌面乳头和凹槽较少而平缓(图 1A,C)。

表 1 三种蝙蝠的舌长度及其身体特征参数比较

Table 1 Comparison of tongue length and body character parameters in three bat species

项目 Items	测量数据 Metrical data			$F$ ( $df = 2$ )
	犬蝠 <i>Cynopterus sphinx</i> ( $n = 16$ )	棕果蝠 <i>Rousettus leschenaultii</i> ( $n = 18$ )	长舌果蝠 <i>Eonycteris spelaea</i> ( $n = 16$ )	
伸入试管长 L1 Length of all parts insert tube L1 (mm)	29.19 $\pm$ 0.52 <sup>a</sup>	35.05 $\pm$ 0.82 <sup>b</sup>	49.34 $\pm$ 1.64 <sup>c</sup>	88.71 **
伸入吻长 L2 Length of snout insert tube L2 (mm)	12.94 $\pm$ 0.16 <sup>a</sup>	15.80 $\pm$ 0.28 <sup>b</sup>	17.46 $\pm$ 0.17 <sup>c</sup>	105.85 **
伸出舌长 L3 Length of outside snout L3 (mm)	16.25 $\pm$ 0.53 <sup>a</sup>	19.25 $\pm$ 0.79 <sup>b</sup>	31.88 $\pm$ 1.56 <sup>c</sup>	62.02 **
转换 L1 Conversion L1 ( $\text{mm/g}^{1/3}$ )	8.57 $\pm$ 0.17 <sup>a</sup>	7.90 $\pm$ 0.27 <sup>a</sup>	12.41 $\pm$ 0.40 <sup>b</sup>	69.28 **
转换 L3 Conversion L3 ( $\text{mm/g}^{1/3}$ )	4.77 $\pm$ 0.16 <sup>a</sup>	4.34 $\pm$ 0.22 <sup>a</sup>	8.01 $\pm$ 0.38 <sup>b</sup>	55.99 **
体重 Body mass (g)	39.67 $\pm$ 0.77 <sup>a</sup>	90.43 $\pm$ 4.39 <sup>b</sup>	62.99 $\pm$ 1.70 <sup>c</sup>	76.74 **
前臂长 Forearm (mm)	72.57 $\pm$ 0.57 <sup>a</sup>	82.57 $\pm$ 0.83 <sup>b</sup>	74.42 $\pm$ 0.67 <sup>a</sup>	57.79 **
头体长 Body length (mm)	96.51 $\pm$ 0.95 <sup>a</sup>	126.23 $\pm$ 2.67 <sup>b</sup>	116.24 $\pm$ 1.23 <sup>c</sup>	65.29 **

\*\* $P < 0.01$  (ANOVA); 不同物种间经 post-hoc LSD 比较的结果以不同的小写字母在同行中表示  $P < 0.05$ , 相同字母表示  $P > 0.05$ 。

\*\* $P < 0.01$  (ANOVA); results of post-hoc LSD in species showed with different superscript in the same line means  $P < 0.05$ , the same superscript means  $P > 0.05$ .

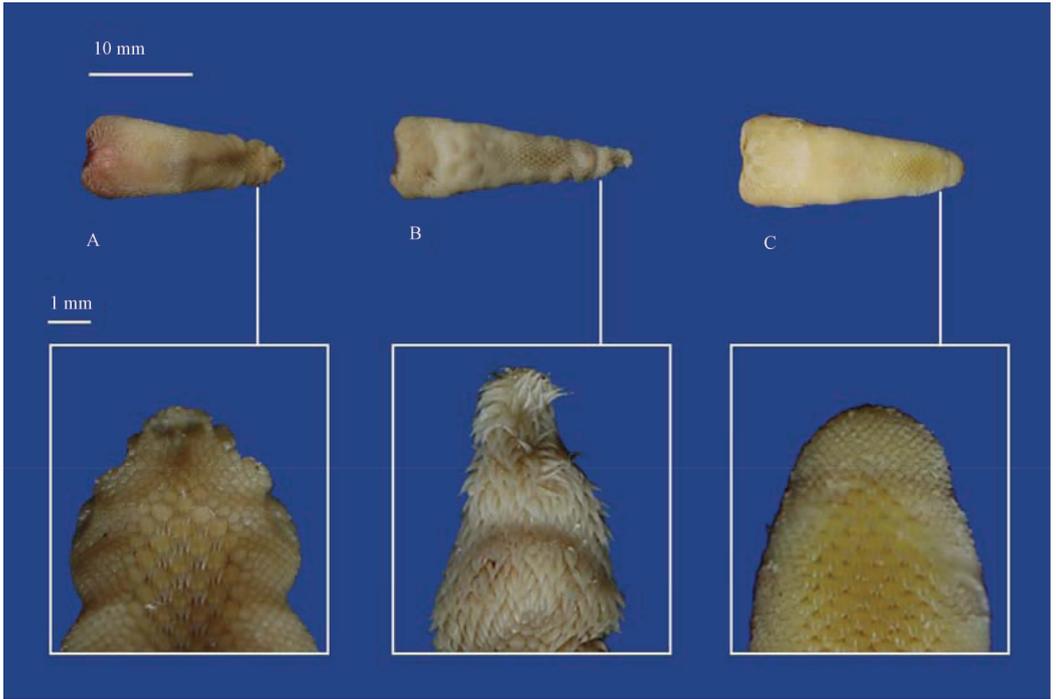


图 1 三种蝙蝠酒精保存标本的舌部解剖形态特征图

Fig. 1 The anatomical morphology characteristics of tongue from alcohol-preserved specimen for three bat species

A. 犬蝠; B. 长舌果蝠; C. 棕果蝠。A. *Cynopterus sphinx*; B. *Eonycteris spelaea*; C. *Rousettus leschenaultii*.

### 3 讨论

舌长度在某种程度上是食蜜物种的重要分类特征之一,更是食果与食蜜蝙蝠主要区别特征之一(Winter et al. 2003)。本研究结果表明,食蜜为主的长舌果蝠其舌长度无论在伸入试管长 L1、伸出舌长 L3(即外露于吻端的舌长),还是通过与体重进行转换后的转换 L1、转换 L3、转换解剖舌长,都明显长于食果为主的犬蝠和棕果蝠;此外,通过比较发现,长舌果蝠的舌结构与犬蝠和棕果蝠的明显不同,前者进化出了适应取食花蜜的结构特征。这与本研究的第一个假设基本一致。

包括蜜蜂、苍蝇、飞蛾、鸟类以及蝙蝠在内的不少动物类群的部分分支进化出了适应食蜜的结构特征和生活方式(van der Pijl 1961, Stebbins 1970, Fenster et al. 2004, Fleming et al. 2008)。昆虫细长的口器是最明显也是最重要的适应取食模式的特征之一(Muchhala

et al. 2009)。鸟类一些类群(如蜂鸟)已经高度适应食蜜的行为方式,与之相比,翼手目 18 个科内只有 2 个热带类群的科(叶口蝠科和狐蝠科)包含有食蜜的物种,少数形态特化的物种即在这 2 个科中(Simmons 2005, Fleming et al. 2008)。从分类角度上看,狐蝠科和叶口蝠科分别属于翼手目中的两个不同的亚目(大蝙蝠亚目和小蝙蝠亚目),属远亲关系(Simmons 2005)。但是该 2 科中专性食蜜的物种都有着一些共同的形态学特点:一个加长的吻部,牙齿的尺寸和数量上都有所减小,舌长而尖,并且舌尖部位有着毛发般的丝状乳头,极大地增加了表面积,在形态和结构上表现出趋同进化,从而使其能够快速收集花蜜(Freeman 1995)。关于叶口蝠科蝙蝠,研究人员发现长鼻蝠(*Anoura fistulata*)能将舌头缩回至胸腔中以容纳其特别长的舌头,而不是将其舌头仅置于口腔内;这种方式即是一种独特的进化结果,并且其舌的伸展和撤回与吻部的迅速开合并不

相矛盾 (Muchhala et al. 2009)。长鼻蝠拥有长达 84.9 mm 的舌头,相当于其体长的 150%,是当前所发现的唯一能深入花距长达 8~9 cm 的鳞触属加长钟形花 (*Centropogon nigricans*) 的花蕊基部吸取花蜜的蝙蝠 (Muchhala 2006)。从本研究的 3 种狐蝠科蝙蝠舌解剖结构可以看到,食蜜为主的长舌果蝠舌有别于其他 2 种,其舌尖尖细且具有毛刷般的丝状乳头结构,舌面及两侧凹槽较多,这些结构增加了表面积,利于其在收回舌头的时候更多更有效地从花朵中获取花蜜;而食果类的犬蝠和棕果蝠的舌尖钝圆,舌面乳头和凹槽较少而平缓。同样为旧大陆的狐蝠科蝙蝠,长舌果蝠的舌长度及其结构与犬蝠和棕果蝠不同的原因可能在于,前者舌部主要发挥伸缩舔食的功能,虽然仍少量取食浆果,但在长期取食花蜜的适应性进化过程中获得了较长的舌,同时舌部结构也特化。进化的驱动力除了促使食蜜蝙蝠的舌头变得更长以适应花朵的深度之外,同时其身体结构也发生了相应的变化,如吻端变得更细长,牙齿功能退化,舌基部深入胸腔等。而犬蝠和棕果蝠则因主要取食植物果实,仅偶尔取食植物花蜜和花粉,因此仍保持着较为强大的撕咬和咀嚼功能而非注重发展舌部舔食的功能,相应的其舌也相对较短,结构较为简单,灵活性低。

转换后的解剖舌长比较,与转换 L3 比较结果类似,即长舌果蝠的此长度依然显著长于棕果蝠和犬蝠的,但是后二者间差异不显著,说明后二者无论是自然放松状态下容纳于口腔内的舌长度还是活动状态下伸出吻端以外的舌长度都相似且都比长舌果蝠要短,这说明长舌果蝠的舌部伸缩灵活性更高,食蜜的功能性更强,可见其舌部的运用程度之高;棕果蝠吻部外观也较细长,实验过程中我们还观察到其舌部灵活性比犬蝠相对要好一些,虽然该特点未能在舌解剖结构、转换解剖舌长度及转换 L1、L3 比较中与犬蝠很好地区分,但棕果蝠的舌部灵活性可能是一项介于长舌果蝠与犬蝠之间的特征之一,我们猜测棕果蝠取食花蜜的几率可能比我们目前了解的可能性要大。这与本研究的第二

个假设基本一致。

有研究表明,蝙蝠与植物早期的传粉系统可能出现在大型的、着陆取食花蜜的狐蝠科蝙蝠中,而不是出现在小型的、悬空飞行取食花蜜的叶口蝠科蝙蝠中 (von Helversen 1993, von Helversen et al. 2003)。偶食花蜜的蝙蝠通常比专性食蜜蝙蝠体型更大,而体型较小的专性食蜜蝙蝠通常可以悬空飞行取食花蜜,但偶食花蜜的蝙蝠以及体型较大的专性食蜜蝙蝠均只能在花朵上着陆取食 (Freeman 1995),因此,悬空飞行取食花蜜的技能在蝙蝠类群中只有新大陆的叶口蝠科一些小型专性食蜜蝙蝠能掌握和熟练使用 (von Helversen 1993)。草本植物的花朵往往枝干柔弱,支撑能力低,难以承受大型蝙蝠的体重,只有小型专性食蜜蝙蝠悬空飞行才能取食其花蜜 (Machado et al. 1998)。在体型上,本研究的 3 种蝙蝠体重和头体长比较顺序皆为犬蝠 < 长舌果蝠 < 棕果蝠,而犬蝠和长舌果蝠的前臂长差异不显著并且都小于棕果蝠。据野外观察,3 个物种可能都没有悬空飞行取食的能力,只能着陆取食。虽然长舌果蝠以吸食花蜜为主,但是由于其体型相对新大陆某些专性食蜜蝙蝠类群而言明显要大,难以悬空飞行取食花蜜。不能悬空飞行就使得蝙蝠难以取食草本植物或者花冠下垂的小型花朵 (Winter et al. 2003)。因此我们推测,这 3 种蝙蝠可能只能取食一些支撑能力较好的花朵的花蜜,如高大强壮的灌木或者乔木。

**致谢** 感谢中国科学院西双版纳植物园管理处野外工作中给予的热心帮助。本次研究得到陈金平研究员及杨剑、洪体玉、彭涛、包有灵等人对野外工作的大力支持和协助,以及刘全生老师在数据分析、Dr. Tomasz Postawa 在文献查阅和英文摘要修改方面给予的极大帮助,在此一并表示衷心的感谢。

## 参 考 文 献

- Bumrungsri S. 2007. Feeding biology of a nectarivorous bat, *Eonycteris spelaea* and its pollination effectiveness to durian and *Parkia*. Ph. Doctoral Dissertation, Thailand: Prince of

- Songkla University, 1 – 61.
- Bumrungsri S, Sripaoraya E, Chongsiri T, et al. 2009. The pollination ecology of durian (*Durio zibethinus*, Bombacaceae) in southern Thailand. *Journal of Tropical Ecology*, 25(1): 85 – 92.
- Dobat K, Peikert-Holle T. 1985. *Bluten und Fledermause: Bestäubung Durch Fleder Mause und Flughunde (Chiroptero-philie)*. Frankfurt: Waldemar Kramer Verlag, 370.
- Elangovan V, Marimuthu G, Kunz T H. 2000. Nectar-feeding behavior in the short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx* (Pteropodidae). *Acta Chiropterologica*, 2(1): 1 – 5.
- Feinsinger P. 1987. Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60: 285 – 319.
- Fenster C B, Armbruster W S, Wilson P, et al. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35(1): 375 – 403.
- Fleming T H, Geiselman C, Kress W J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany*, 104(6): 1017 – 1043.
- Fleming T H, Heithaus E R. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica*, 13(2): 45 – 53.
- Fleming T H, Muchhala N. 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, 35(5): 764 – 780.
- Freeman P W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 56(3): 439 – 463.
- Griffiths T A. 1978. Muscular and vascular adaptations for nectar-feeding in the glossophagine bats *Monophyllus* and *Glossophaga*. *Journal of Mammalogy*, 59(2): 414 – 418.
- Griffiths T A. 1982. Systematics of the New World nectar-feeding bats (Mammalia, Phyllostomidae) based on the morphology of the hyoid and lingual regions. *American Museum Novitates*, 2742: 1 – 45.
- Heinrich B. 1976. Resource partitiming among some eusocial insects: bumblebees. *Ecology*, 57(5): 874 – 899.
- Heithaus E R. 1982. Coevolution between bats and plants//Kunz T H. *Ecology of Bats*. New York: Plenum Press, 327 – 367.
- Hill J E, Smith J D. 1984. *Bats: a Natural History*. London: British Museum (Natural History), 243.
- Kunz T H, Parsons S. 1988. *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 47 – 58.
- Lekagul B, McNeely J. 1977. *Mammals of Thailand*. Thailand: Kurasapha Ladprao Press.
- Machado I C S, Sazima I, Sazima M. 1998. Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaccae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 209(3/4): 231 – 237.
- Muchhala N. 2006. Nectar bat stows huge tongue in its rib cage. *Nature*, 444(7120): 701 – 702.
- Muchhala N, Thomason J D. 2009. Going to great lengths: selection for long corolla tubes in an extremely specialized bat-flower mutualism. *Proceedings of the Royal Society: B Biological Sciences*, 276(1665): 2147 – 2152.
- Nathan P T, Raghuram H, Elangovan V, et al. 2005. Bat pollination of kapok tree, *Ceiba pentandra*. *Current Science*, 88(10): 1679 – 1681.
- Nowak R M. 1999. *Walker's Bats of the World*. Volume 1. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 287.
- Phillips C J, Rimes G W G, Forman G C. 1977. *Oral biology// Baker R J, Jones J K Jr, Carter D C. Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae, Part II*. Lubbock, Texas: Special Publications No. 13, The Museum, Texas Tech University, 121 – 246.
- Simmons N B. 2005. *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, 312 – 529.
- Stebbins G L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1): 307 – 326.
- Temeles E J, Pan I L, Brennan J L, et al. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science*, 289(5478): 441 – 443.
- van der Pijl L. 1961. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution*, 15(1): 44 – 59.
- von Helversen O, Winter Y. 2003. Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators//Kunz T H, Fenton M B. *Bat Ecology*. Chicago: University of Chicago Press, 346 – 397.
- von Helversen O. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by glosso-phagine bats // Barthlott W, Naumann C M, Schmidt-Loske K, et al. *Animal-plant Interactions in Tropical Environments*. Bonn: Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 41 – 59.
- Winter Y, von Helversen O. 2003. Operational tongue length in phyllostomidnectar-feeding bats. *Journal of Mammalogy*, 84(3): 886 – 896.
- 陈忠, 蒙以航, 周峰, 等. 2007. 海南岛棕果蝠的活动节律与食性. *兽类学报*, 27(2): 112 – 119.
- 唐占辉, 盛连喜, 曹敏, 等. 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.