

東海大學生命科學系博士論文

台灣地區蝙蝠生殖生態研究

Reproductive Ecology of Bats in Taiwan



研究生：陳家鴻

Chia-Hong Chen

指導教授：林良恭 博士

Advisor: Dr. Liang-Kong Lin

中華民國 102 年 1 月

東海大學生命科學系
博士論文學位考試審定書

生命科學系博士班研究生 陳家鴻 君所撰寫之論文
(中文)

台灣地區蝙蝠生殖生態研究

(英文)

Reproductive Ecology of Bats in Taiwan

經本委員會審定通過，特此證明。

學位考試委員會

召集人

陳湘繁

(簽名)

委員

林良恭

鄭錫奇

洪利到

徐應明

中華民國 102 年 1 月 15 日

誌謝

九年多，一段不算短的日子，猶如經歷了極度起伏且蜿蜒曲折的山路，然後，我終於碰觸到了人生中的其中一個一等三角點。其實早在 2001 年，我已來到了登山口，但卻在 2 年後才決定出發。

東海大學生物學系（已改名生命科學系），是我大學時期即嚮往的生態學研究的殿堂。幸運的，在碩班入學考，我以備取第 2 名，開啟了殿堂之門，進入了這個領域，拜林良恭教授為師，開始找蝙蝠們的麻煩。而在碩士畢業，當完兵回到實驗室當助理期間，林老師的一席話，讓我決定往這座當時看不到頂峰的一等三角點開始攀爬。

我信仰 3 千公尺以上的高山，也曾經夢想著研究主題就在那諸多 3 千公尺的山頭上，然後每個月去騷擾住在那邊的老鼠們，因為我覺得做野生動物生態研究的就是要常常泡在山林之中，但最後卻因為野心太大，不得不更改研究方向，而又回頭求助於我最熟悉的蝙蝠。

這本論文的完成，首先要感謝指導老師林良恭教授在求學期間的指導、鼓勵與包容。曾在第二年遇到瓶頸時出走，到竹科晃了一圈，發現自己終究生性於野外，於是又回到了東海；而在第三年，為了專心準備高考，林老師除了讓我借閱許多個人收集之研討會論文集與相關書籍，更同意我休學衝刺 3 個月，而最後我也幸運的進入了夢想的職場；另外，也要感謝台北大學陳湘繁教授、大葉大學徐歷鵬教授、特有生物中心動物組組長鄭錫奇博士與台中自然科學博物館張鈞翔博士等口試委員，對論文的斧正與諸多寶貴建議。在野外調查的樣本採集上，要感謝許多人的協助，包括博士班同學袁守立先生，還有吳榮笙先生、朱巧雯小姐、梁彧禎先生、陳逸文先生、蔡政修先生、陳廣霖先生等實驗室諸多學弟妹與助理蔡函君小姐、侯惠美小姐在行政作業上的相關協助；押田龍夫教授與陳雅茹小姐在投稿期刊上的諸多協助；另外還有大學同學劉怡里小姐、雪霸志工吳建曄先生等人亦曾協助野外採集。感謝科博館陳彥君學姊在實驗採集期間出借液態氮桶，讓我在遙遠墾丁的採樣得以保存，還有 Cara Lin 小姐協助在投稿期刊英文上之修

正亦在此一併致謝。尚有許多我求學過程中在各方面曾經協助過的人無法一一述名。另外，對於因為實驗所需而犧牲的蝙蝠們，在此致上最高的敬意！

在 2006 年底，我有幸進入夢想的職場工作，而在中海拔森林蝙蝠的研究調查上，首先要感謝雪霸國家公園管理處前後任處長～林青與陳茂春兩位處長以及諸多長官、同仁的支持與鼓勵，林青處長在我一進入雪霸服務就將我派駐至充滿『蝠』氣的雪見管理站，這應該不是巧合；另外雪見管理站吳宗穎主任的支持以及保育巡查員鍾安良先生、柯鴻運先生、伊薩寶奈先生以及歷屆替代役弟兄們在野外調查上的協助，觀霧管理站陳振達主任與彭文禮先生在我最後寫論文與口試的階段在業務上的分攤與輪休輪值排班上的包容，亦在此一併致謝。

最後，要感謝家母陳錦雀女士以及先父陳文隆先生，在求學期間各方面的支持以及容許我因工作的關係而不常回家。

我總相信，一切都是冥冥中注定！尤其在一些具有決定性的時間點，往往都有貴人出現，及時拉我一把或是為我指路，或擋住我不該走的路，最後我終於上到了三角點。

接下來，我想停駐片刻，喘息著欣賞山頭上的風景，然後仔細回想來時路的壁仞千絕，而心中卻早已盤算著下一座山會是哪？

目錄

中文摘要.....	1
Abstract.....	5
第一章 緒言.....	9
第二章 洞穴蝙蝠之生殖週期組織學研究.....	20
摘要.....	20
前言.....	22
材料與方法.....	26
結果.....	28
討論.....	32
參考文獻.....	36
第三章 洞穴蝙蝠之生殖賀爾蒙季節性變化探討.....	53
摘要.....	53
前言.....	55
材料與方法.....	58
結果.....	60
討論.....	61
參考文獻.....	66
第四章 森林性蝙蝠之生植物候學研究.....	74
摘要.....	74
前言.....	75
材料與方法.....	77
結果.....	78
討論.....	87
參考文獻.....	92
第五章 結論.....	108

圖表目錄

圖 1-1	本研究所進行的實驗採集地點分布圖.....	19
圖 2-1	台灣葉鼻蝠雄蝠睪丸組織切片變化情形.....	43
圖 2-2	台灣葉鼻蝠雄蝠副睪組織切片變化情形.....	44
圖 2-3	台灣葉鼻蝠雌蝠卵巢組織切片變化情形.....	45
圖 2-4	台灣葉鼻蝠雌蝠子宮組織切片變化情形.....	46
圖 2-5	摺翅蝠雄蝠睪丸組織切片變化情形.....	47
圖 2-6	摺翅蝠雄蝠副睪組織切片變化情形.....	48
圖 2-7	摺翅蝠雌蝠卵巢組織切片變化情形.....	49
圖 2-8	摺翅蝠雌蝠子宮組織切片變化情形.....	50
圖 2-9	南投縣中寮測站月平均雨量圖.....	51
圖 2-10	屏東縣恆春測站月平均雨量溫度圖.....	51
圖 3-1	台灣葉鼻蝠雄蝠 (A) 與雌蝠 (B) 體重月變化.....	70
圖 3-2	台灣葉鼻蝠雄蝠血液中睪固酮濃度月變化 (A) 與雌蝠血液 中黃體激素濃度月變化 (B)	71
圖 3-3	摺翅蝠雄蝠 (A) 與雌蝠 (B) 體重月變化.....	72
圖 3-4	摺翅蝠雄蝠血液中睪固酮濃度月變化 (A) 與雌蝠血液中黃 體激素濃度月變化 (B)	73
圖 4-1	蝙蝠各部位名稱 (A) 及形質測量部位 (B) 示意圖.....	97
圖 4-2	雪見地區蝙蝠物種捕獲數量圖.....	98
圖 4-3	雪見地區物種調查累積曲線.....	99
圖 4-4	苗栗縣泰安鄉松安測站月平均雨量圖.....	100
表 2-1	南投縣中寮地區台灣葉鼻蝠雌雄成蝠體重月變化.....	52
表 2-2	屏東縣關山地區摺翅蝠雌雄成蝠體重月變化.....	52
表 4-1	雪見地區蝙蝠物種組成與數量月變化.....	101
表 4-2	雪見地區 22 種雌雄蝙蝠之前臂長與體重測質.....	102
表 4-3	雪見地區各物種再捕捉之次數統計.....	103
表 4-4	雪見地區台灣長耳蝠成熟雌蝠生殖資料.....	104
表 4-5	雪見地區長趾鼠耳蝠成熟雌蝠生殖資料.....	104
表 4-6	雪見地區幾種蝙蝠性成熟時間.....	105
表 4-7	雪見地區蝙蝠整年生殖狀態紀錄.....	106
表 4-8	台灣地區蝙蝠名錄.....	107

摘要

本論文的研究主題包括三部分：一、洞穴蝙蝠之生殖週期組織學研究，二、洞穴蝙蝠之生殖賀爾蒙之季節性變化探討，三、森林性蝙蝠之生植物候學研究。

本研究於 2006 年 3 月起至 2007 年 2 月，分別對於台灣中部南投縣中寮鄉之台灣葉鼻蝠與台灣南部屏東縣墾丁關山地區之摺翅蝠兩種洞穴型蝙蝠進行生殖週期之組織學研究，並比較相同族群不同年間（台灣葉鼻蝠）與不同緯度之族群在不同年間（摺翅蝠）之生殖週期變化。台灣中部之台灣葉鼻蝠在不同年間生殖週期的時程上差異不大，雄蝠生精現象於 5 月開始，並持續到 8、9 月，副睪中 6 月開始出現大量精子而 9 月以後則無精子儲存或殘留。雌蝠則 2 至 3 月卵巢中出現黃體，成熟的葛蘭氏濾泡於 8 月出現，9 月觀察到 1 個黃體，且有許多閉鎖濾泡，由此可知排卵、受精發生在 8 至 9 月間。子宮內則自 2 月觀察到原腸期胚胎，3 月至 4 月則從原條期發育至成形胎兒，幼蝠於 5 月下旬至 6 月初出生，而在 9 月發現子宮中已著床的原腸期胚胎，生殖型式屬於胚胎延遲發育型。

南部與中部的摺翅蝠族群雄蝠之生精現象於 9 月開始，同時副睪中亦充滿精子，2 月的採樣中副睪只剩少量精子存在。雌蝠於 1 至 5 月在卵巢中出現 1 個巨大黃體，7 月則出現許多成長中濾泡，葛蘭

氏濾泡於9月下旬始出現。1、2月於子宮中出現原腸期之胚胎，成形胎兒於4月形成，6月下旬則所有個體均已生產並結束泌乳。一直到9月的個體，子宮內並無觀察到明顯的變化，由此可知排卵、受精皆發生在9月下旬以後。因為缺乏10月之後的組織學檢視資料，在比較中部地區族群的結果，在生殖事件的時程上大致相同。惟3月的1隻雄蝠切片中發現正處於生精現象，且副睪中也有精子出現，是否為南部族群的特例或因為緯度較低而存在之生殖過渡現象，必須進一步追蹤研究。

同時，本研究針對上述採樣之個體，進行生殖賀爾蒙濃度季節性變化之研究，對雌蝠選定黃體激素，雄蝠為睪固酮，抽取血液中之血清，進行每月的濃度測定探討整年之變化與調控情形，並比較不冬眠的台灣洞穴蝙蝠種類與溫帶地區相同之生殖延遲型式下是否有不同變化情形。台灣葉鼻蝠之雄蝠體內睪固酮濃度變化與生精作用相一致，從5月的最低值(2.0 ng/ml)開始上升至8月的最高峰(54.3±4.7 ng/ml)後下降。雌蝠之黃體激素變化亦與胚胎延遲、發育與生產時間相互配合，從2月的7.8±3.6 ng/ml至4月達最高峰(27.2±6.8 ng/ml)，而在生產過後的6月降至最低值，亦與停滯胚胎再發育(3至5月)與生產時間(5至6月)互相一致。屬於延遲胚胎著床的摺翅蝠，雄蝠體內睪固酮濃度變化從6月的極低值(24.5±7.9 ng/ml)開始上升至10

月達最高峰 (753.2 ± 195.0 ng/ml) 與生精現象時間 (7 月開始) 互相對應，隨後下降至 12 月的極低值 39.4 ± 39.0 ng/ml，而在 2 月又上升至 274.6 ± 180.4 ng/ml，之後再降至最低的 22.8 ± 12.2 ng/ml。在雌蝠黃體激素的濃度變化從 3 至 5 月逐漸升高，4 月達高峰 69.5 ng/ml，而 5 月記錄到之個體濃度最高為 93.5 ng/ml，6 月明顯降至最低值 (1.2 ± 0.3 ng/ml)，一直到 10 月維持一極低水平，11 月稍微上升後 12 月又下降，2 月再度微幅上升 (27.2 ± 6.8 ng/ml)。若同時亦對映中部地區的族群，摺翅蝠之黃體激素濃度變化在 11 月排卵與受精，2、3 月之後胚胎快速發育，而在 5 至生產過後的 6 月降至最低值，亦與胚胎延遲著床期 (11 至 2 月) 與生產時間 (5 至 6 月) 互相一致。台灣葉鼻蝠和溫帶地區會進行冬眠的物種或族群之生殖延遲的現象相比較，其相同的生殖型式中，生殖激素的調控與變化呈現大致相同的狀況。而台灣南部之摺翅蝠與中部的族群亦大致相似，並且在生殖週期的生殖激素調控上，似乎沒有如日本的族群，具有胚胎著床後的另一個延遲發育期。

自 2008 年 1 月起至 2011 年 12 月，針對台灣中部苗栗縣泰安鄉雪見地區中海拔，進行森林性蝙蝠之長期調查，記錄當地所有蝙蝠物種之整年生殖狀況物候變化，由捕捉到的 888 隻次個體，共計有 22 種蝙蝠，除得到本區的優勢種類有台灣長耳蝠、台灣管鼻蝠與寬吻鼠耳蝠，並記錄到有 8 種雌蝠 (無尾葉鼻蝠、台灣小蹄鼻蝠、金芒管鼻

蝠、台灣管鼻蝠、姬管鼻蝠、長趾鼠耳蝠、白腹鼠耳蝠與台灣長耳蝠) 在本區進行生殖育幼。由累積 4 年的資料顯示，大部分的雄蝠睪丸於 6 月份開始腫脹，11 月之後逐漸萎縮，副睪於 10 月之後陸續有明顯及腫脹的情形，到 3 月之後完全萎縮，推測雄蝠睪丸之生精現象大致開始於 5 至 7 月，結束於 11 月，而副睪中精子儲存期間可以從 10 月持續到隔年 3 月份。雌蝠則最早於 3 月份記錄到懷孕個體，6 月後進入生產後泌乳期，6 月至 9 月陸續捕獲當年出生之幼蝠，9 月之後則無明顯之哺育活動。另外共記錄到台灣小蹄鼻蝠、東方寬耳蝠、摺翅蝠、金芒管鼻蝠、台灣管鼻蝠、姬管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠、山家蝠與台灣長耳蝠等 9 種雄蝠與台灣管鼻蝠與台灣長耳蝠 2 種雌蝠皆於出生後第二年始達性成熟。依據調查結果得知台灣中部中海拔山區之蝙蝠為季節性的單一動情週期之生殖型式，推測至少有台灣管鼻蝠、姬管鼻蝠、金芒管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠、山家蝠與台灣長耳蝠等 6 種蝙蝠應屬於延遲受精（精子儲存）之生殖策略。

關鍵詞：台灣葉鼻蝠、摺翅蝠、生殖週期、延遲受精、延遲胚胎發育、

睪固酮、黃體激素、森林性蝙蝠、洞穴蝙蝠

Abstract

This dissertation included three parts: (1) histological study of reproductive cycle of cave-dwelling bats, (2) seasonal changes in reproductive hormones of cave-dwelling bats, and (3) reproductive phenology of forest bats.

The histology study of reproductive cycle of *Hipposideros terasensis* in central Taiwan and *Miniopterus schreibersii* in southern Taiwan were investigated from March 2006 to February 2007. Comparison of the difference between years of former study in 1998 (*H. terasensis*) and different population in 2000 (*M. schreibersii*) were made. No difference was showed in *H. terasensis*. In males, spermatogenesis began in May, and lasted to August and September. Sperm appeared in ductus epidydimidis from June to September. In females, a single large corpus luteum was observed in the ovaries in February and March. Graafian follicle was seen in August followed by a single large corpus luteum and atretic follicles in September. According to the results, it was possible to determine that ovulation and fertilization occurred between August and September. Gastrula was observed in the uterus in February whereas primitive streak stage to fetal formation occurred from March to April. It belongs to the strategy of delayed embryonic development.

Spermatogenesis of *M. schreibersii* in southern Taiwan began in September that was the same period with central population in different year. Ductus epidydimidis was full of sperm at the same time and there was still some remained in February. In females, a single large corpus

luteum was observed in May. Developing follicles appeared in July and Graafian follicle was seen in late September. Gastrula was observed in the uterus in January and February whereas fetal was formed by April. All bats were in the end of lactation by late June. There was no obvious change in the uterus till September. According to the results, it was possible to determine that ovulation and fertilization occurred after late September. Lacking of the data after October, we compare the reproductive events with central population and it showed the same periodic results in substance. Only that a male bat in March showed spermatogenesis as well as sperm was seen in the ductus epididymidis. Further study was needed to clarify the phenomenon an exception or transition stage in southern population resulted by lower latitude.

To obtain monthly change of the concentration of reproductive hormones(testosterone of males and progesterone of females) we used the same specimen of the histological study and serum concentrations of hormones were measured by ELISA(enzyme-linked immunosorbent assay). In male bats of *H. terasensis*, concentrations of testosterone increased from baseline to peak (54.3 ± 4.7 ng/ml) in August, corresponding with spermatogenesis. For female bats, concentrations of progesterone increased to peak levels (27.2 ± 6.8 ng/ml) between February and April, before declining back to baseline after birth in June. Increase and decline coincided, respectively, with resumption of embryo development (March to May) and birth (May to June).

In male bats of *M. schreibersii* that showed delayed implantation, concentrations of testosterone increased from baseline(24.5 ± 7.9 ng/ml)

to peak (753.2 ± 195.0 ng/ml) in October, corresponding with spermatogenesis (began in July) and declined to baseline (39.4 ± 39.0 ng/ml) in December. For female bats, concentrations of progesterone increased from March to May and peak at April (69.5 ng/ml) then declining back to baseline (1.2 ± 0.3 ng/ml) after birth in June. Slightly increased in November then declined again in December and increased to 27.2 ± 6.8 ng/ml in February. Increase and decline coincided, respectively, with resumption of embryo development (November to February) and birth (May to June).

Compared to other hibernating species or species with similar reproductive patterns, *H. terasensis* had similar reproductive quiescence and changes and regulation of reproductive hormones. According to the changes and regulation of reproductive hormones of *M. schreibersii* in Taiwan, it seemed that it didn't have post-implantation delay such as Japanese population.

To study the reproductive phenology of forest bats in higher mountains of Taiwan we carried out a long-term investigation in Syuejian area (Tai-ann Township, Miaoli County) located in an elevation of 1900m from January 2008 to December 2011. We surveyed all the species of the place by two harp traps and using mark-recaptured method. Totally 888 captures of 22 species from 3 families were recorded. The most dominant species was *Plecotus taivanus*, *Murina puta* and *Myotis latirostris*. There were at least 8 species of bats showed breeding activity in study area. From the 4-year data, testis of most male bats began to swell in June and regressed after November. The

epididymis became obviously and swollen in October and regressed after March. It was suggested that spermatogenesis took place from May to July and ended in November whereas sperm stored in epididymis from October to next February. The earliest record of pregnant female was recorded in March with lactation period in June. Young bats of the year were captured continually from June to September and no reproductive activity was recorded after September. Sexual maturity was more than 13 months in 9 species of male bats and 2 species of female bats. Forest bat species in the higher mountains in central Taiwan showed seasonal monestry pattern and at least 6 species of bats belonged to the reproductive strategy of delayed fertilization(sperm storage).

Keywords: *Hipposideros terasensis*, *Miniopterus schreibersii*,

reproductive cycle, delayed fertilization, delayed embryonic development, testosterone, progesterone, forest bat, cave-dwelling bat

第一章 緒言

蝙蝠是唯一能真正飛行的哺乳動物，目前全世界已知的種類已超過 1200 種之多，是哺乳動物中僅次於啮齒目的第二大目。若以體型來說，蝙蝠是繁殖速率最低的哺乳動物類群，平均來說，1 隻雌蝠每年生產 1 隻幼體 (Barclay and Harder, 2004)，而且有些雌蝠要出生後第二至三年才能加入生殖行列 (Corbet and Harris, 2004)。牠們也是一群非常長壽的動物，已知最長的壽命已超過 38 年 (Kritankov and Ovodov, 2001)，而平均壽命也有 14.6 年之久 (Tuttle and Stevenson, 1982)。除了極地，牠們已成功地分布在地球上各大陸地上，其食性亦非常多樣，包括有昆蟲、果實、葉片、花、花粉與花蜜、魚類、其他種脊椎動物以及動物的血液。而如此多樣的物種牠們的生殖型式也包含了季節性的單一動情週期一直到多動情週期，在婚配制度 (mating system) 上也涵蓋了雜交 (promiscuity)、一夫一妻 (monogamy) 與一夫多妻制 (polygyny) (Altringham, 1996)。所有溫帶地區的蝙蝠皆為季節性的單一動情 (seasonal monestry) 生殖型態，一些熱帶地區的食蟲性與食果性蝙蝠亦顯示相同的生殖型態，而多動情週期則在熱帶地區則是明顯的，不論是食蟲性蝙蝠或食果性蝙蝠，並且可能是一年有兩個生殖季或連續生殖的情形 (Fleming, 1973; Beck and Lim,

1973)。

在這許多物種所顯示出來的生殖時程上反應出在食物來源的季節性變化。在較高緯度的溫帶地區，蝙蝠在當食物（昆蟲）來源最豐富的夏季生產，而在食物來源較沒有波動的物種，則顯示非季節性的多動情週期（Oxberry, 1979）。蝙蝠必須在當氣候與食物資源對於幼蝠的成長與發育都是最佳狀態的溫暖季節（春季與夏季）的早期時生產，而這是需要生殖與冬眠間複雜的作用來達成的（Hill and Smith, 1986）。在熱帶地區，雨量是影響植物物候最重要的氣候因子，而昆蟲的豐富度又與植被季節性的變化如開花、結果或葉片生長有直接的相關（Janzen, 1973），許多在季節性育幼物種的研究上皆顯示幼蝠出生的時間是降雨量最高也是食物供給最豐富的季節，且不論食蟲性蝙蝠或食果性蝙蝠皆如此（Churchill, 1995）。就因為春、夏時間短而使得蝙蝠無法在這段期間內完成整個生殖過程與幼蝠的成長，所以生殖週期的時間必須與冬眠有所重疊。所以蝙蝠以延遲生殖的形式，能有效的將精子生成、交配與受精的時間，透過較長的懷孕期而和出生時間區別開來（Bernard and Cumming, 1997），而演化出三種生殖延遲的策略：精子儲存（或稱延遲受精）型（sperm storage/delayed fertilization）、延遲著床型（delayed implantation）與延遲胚胎發育型（delayed embryonic development）（Altringham, 1996；Kimura and

Uchida, 1983 ; Krutzsch et al., 1992 ; Menzies, 1973 ; Oxberry, 1979)。

在這些不同的生殖延遲策略中，不同的生殖事件如雌蝠的排卵、受精、胚胎著床或發育的速度以及雄蝠的睪丸生精現象的開始與結束、精子在副睪中停留的時間長短，蝙蝠體內內分泌賀爾蒙的濃度變化扮演著重要的調控角色。在雄蝠睪丸中，萊氏細胞 (Leydig cell) 內的活性與生精作用相一致，而雄性激素中的睪固酮 (testosterone) 來源有 95% 是由萊氏細胞合成的 (Coffey, 1988)，研究顯示睪固酮的濃度變化與生精現象的開始與結束時間有關 (Kawamoto, 2003)。而雌蝠體內的黃體激素則主要由卵巢與胎盤分泌，在延遲受精的澳洲葉唇蝠 *Chalinolubus gouldii*，懷孕早期體內黃體激素的濃度暫時下降，而在分娩前上升至最高峰 (Hosken *et al.*, 1996)；在南非胚胎延遲著床期間的摺翅蝠 *Miniopterus schreibersii*，體內黃體激素濃度相當低，且與無懷孕雌蝠無顯著差異，而在胚胎伴隨著胎盤發育時顯著上升至分娩前一個月達到高峰 (Martin and Bernard, 2000)，在不同族群間的比較顯示不同緯度的族群，其生殖事件的時間與生殖賀爾蒙濃度的變化亦會有所差異 (Martin and Bernard, 2000)。在台灣，蝙蝠的生殖生態學研究僅東亞家蝠 (可, 1995)、台灣葉鼻蝠 (陳, 1998) 與摺翅蝠 (黃, 2000) 被進行過組織學檢視，而在內分泌的賀爾蒙濃度變化與探討則闕如。

在台灣，雖已陸續進行許多蝙蝠生態學方面的研究，但多以居家型（東亞家蝠，盧，1988、陳，1993、可，1995；金黃鼠耳蝠，沈，1996、楊，1996、張，2007）、洞穴型（台灣葉鼻蝠，陳，1995、陳，1998、邱，2000、何，2000、鄭，2004；無尾葉鼻蝠，方與鄭，2011；台灣小蹄鼻蝠，陳，1995、黃，1999；摺翅蝠，黃，2000；台灣鼠耳蝠，黃與蔡，2001）、或樹棲型（高頭蝠，龍，1999；彩蝠，江，2006）的少數物種之研究，且為族群量較大、較易抵達或取樣容易之種類，對於森林性蝙蝠群聚之研究則屬少數，僅有台灣中南部山區蝙蝠的分布特性（張，2008）、共域鼠耳蝠屬與管鼻蝠屬蝙蝠資源利用區隔之研究（李，2009）、雪霸國家公園觀霧地區蝙蝠族群調查暨蝙蝠巢箱設置（林，2008）以及玉山國家公園共域性食蟲蝙蝠之族群監測及覓食生態研究（鄭等，2009）等。許多生活在森林裡的蝙蝠種類因為族群量低、對於干擾極度敏感或是地理分布侷限等原因，為受威脅

（threatened）或瀕臨絕種（endangered）的物種（Lacki *et al.*, 2007）。

這些森林性蝙蝠（cave-dwelling bat）的監測調查是非常困難的，牠們棲息在樹洞、樹縫或樹皮裂縫下，除了難以觀察，在數量上也相對較小（Duchamp *et al.*, 2007）。

為了比較分布於台灣的洞穴型蝙蝠（台灣葉鼻蝠與摺翅蝠）在不同年間與不同緯度的族群之生殖週期是否有差異並解其生殖週期之

賀爾蒙變化情形，以及獲得生存在台灣中海拔山區之眾多森林性蝙蝠種類之生殖物候上之變化，本研究針對台灣中部南投縣中寮地區之台灣葉鼻蝠與南部屏東縣恆春鎮關山地區之摺翅蝠族群以及苗栗縣泰安鄉雪見地區之森林性蝙蝠（圖 1-1）進行下列研究：（1）生殖週期組織學檢視，（2）生殖賀爾蒙季節性變化與（3）森林性蝙蝠之生殖物候學調查。第一部分針對洞穴型蝙蝠，比較台灣中部的台灣葉鼻蝠同一洞穴之族群在不同年間以及比較台灣南部的摺翅蝠族群在不同年間與中部之族群之生殖週期是否存在變異。第二部分針對兩種進行組織學檢視的洞穴型蝙蝠，測定其血液中生殖賀爾蒙（睪固酮與黃體激素）整年的變化情形並探討其相對映之生殖事件以及與其他地區相同生殖延遲種類間之差異。第三部分則是選定中海拔地區，透過長期的調查並累積資料，以獲得台灣山區森林性蝙蝠較為完整之生殖週期物候資料，並探討其生殖特性與型式。

參考文獻

方引平、鄭錫奇。2011。台灣無尾葉鼻蝠生活史及生態學之研究(3/3)。

行政院農業委員會林務局。84 頁。

可文亞。1995。南台灣屏東地區東亞家蝠生殖週期之研究，東海大學

生物學研究所碩士論文，57 頁。

江集鯉。2006。新竹白蘭地區台灣彩蝠（*Kerivoula* sp.）食性與覓食

- 策略之研究。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。45 頁。
- 何英毅。2000。台灣葉鼻蝠的棲所選擇。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。75 頁。
- 邱珍。2000。台灣葉鼻蝠種內食性差異。國立台灣大學動物學系學士論文。53 頁。
- 李玲玲。2009。共域的鼠耳蝠屬與管鼻蝠屬蝙蝠之資源利用區隔。行政院國家科學委員會專題研究計畫成果報告（精簡版）。5 頁。
- 林良恭。2008。雪霸國家公園觀霧地區蝙蝠族群調查暨蝙蝠巢箱設置。雪霸國家公園管理處。44 頁。
- 沈慧萍。1996。雲林地區渡瀨氏鼠耳蝠育幼群之活動與親子關係，台灣大學動物學研究所碩士論文，52 頁。
- 張恆嘉。2007。金黃鼠耳蝠於雲林地區的棲所選擇。靜宜大學生態學研究所碩士論文。57 頁。
- 張家維。2009。台灣中南部山區蝙蝠的分布特性:棲地類型與環境因子的探討。國立嘉義大學生物資源學系研究所碩士論文。95 頁。
- 陳怡文。1993。台灣北部地區東亞家蝠棲所選擇之研究。國立台灣大學動物學研究所碩士論文，37 頁。
- 陳湘繁。1995。陽明山地區共域性台灣葉鼻蝠及台灣小蹄鼻蝠之活動模式與食性。國立台灣大學動物學研究所碩士論文，79 頁。

- 陳家鴻。1998。南投縣中寮地區台灣葉鼻蝠生殖生態學研究。私立東海大學生物學系碩士論文。67 頁。
- 黃子典。1999。陽明山地區台灣小蹄鼻蝠的族群動態。國立台灣大學動物學研究所碩士論文，59 頁。
- 黃雲清。2000。南投地利地區摺翅蝠體溫調節之研究。私立東海大學生物學系碩士論文。68 頁。
- 黃朝松、蔡秉志。2001。萬巒地區台灣鼠耳蝠之活動模式及食性研究。國立屏東科技大學野生動物保育系實務專題論文。34 頁。
- 楊勝惠。1996。雲林地區渡瀨氏鼠耳蝠和東亞家蝠之活動模式及食性研究。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。81 頁。
- 鄭錫奇。2004。台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 族群生態學。國立台灣大學生態學與演化生物學研究所博士論文。76 頁。
- 鄭錫奇、蔡淳淳、周政翰。2009。玉山國家公園共域性食蟲蝙蝠之族群監測及覓食生態研究 (3/3)。玉山國家公園管理處。87 頁。
- 鄭錫奇、方引平、周政翰。2010。台灣蝙蝠圖鑑。行政院農業委員會特有生物研究保育中心。143 頁。
- 龍佩君。1999。新化地區高頭蝠 (*Scotophilus kuhlii*) 之活動模式與食性分析。國立高雄師範大學生物科學研究所碩士論文。57 頁。
- Altringham, J. D. 1996. Birth, development, and survival. Pp.140-154. *In*

- Bats: biology and behaviour (Altringham, J. D. ed.). Oxford University Press, New York.
- Barclay, R. M. R. and Harder, L. D. 2004. Life history. Pp.209-253. *In* Bat Ecology(Kunz, T. H. and M. B. Fenton, eds.). University of Chicago Press. Chicago.
- Beck, A. J. and Boo-Liat Lim. 1973. Reproductive Biology of *Eonycteris spelaea*, Dobson (Megachiroptera) in West Malaysia. *Acta Trop.* 30:251-260.
- Bernard, R. T. F. and Cumming, G. S. 1997. African bats: Evolution of reproductive patterns and delays. *The Quarterly Review of Biology.* 72 (3) :253-274.
- Churchill, S. K. 1995. Reproductive ecology of the orange horseshoe bat, *Rhinonycteris aurantius* (Chiroptera: Hipposideridae), a tropical cave-dweller. *Wildlife Research.* 22:687-698.
- Coffey, D. S. 1988. Androgen action and the sex accessory glands. Pp.1081-1120. *In* The Physiology of Reproduction(Knobil, E. and J. D. Neil eds.). Raven Press. New York.
- Corbet, G. B. and Harris, S. 2004. Handbook of British Mammals. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Duchamp, J. E., Arnett, E. B., Larson, M. A., and Swihart, R. K. 2007. Ecological considerations for landscape-level management of bats. Pp.237-261, *In* Bats in forest: conservation and management (Lacki, M. J., J. P. Hayes, and A. Kurta eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Fleming, T. H. 1971. *Artibeus jamaicensis*: Delayed embryonic

- development in a neotropical bat. *Science*. 171:402-404.
- Hill, J. E. and Smith, J. D. 1986. Reproduction and development. Pp.87-106. *In* Bats: a natural history (Hill, J. E. and J. D. Smith, 2nd ed.). University of Texas Press, Austin.
- Hosken, D. J., O'Shea, J. E., and Blackberry, M. 1996. Blood plasma progesterone levels, sperm storage and sperm viability in Gould's Wattleed Bat (*Chalinolobus gouldii*) (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Reproduction and Fertility*. 108:171-177.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*. 21:620-637.
- Kawamoto, K. 2003. Endocrine control of the reproductive activity in hibernating bats. *Zoological Science*. 20: 1057-1069.
- Kimura, K. and Uchida, T. A. 1983. Ultrastructural observations of delayed implantation in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii fuliginosus*. *Journal of Reproduction and Fertility*. 69:187-193.
- Krutzsch, P. H., Young, R. A., and Crichton, E. G. 1992. Observations on the reproductive biology and anatomy of *Rhinolophus megaphyllus* (Chiroptera: Rhinolophidae) in eastern Australia. *Australian Journal of Zoology*. 40:533-549.
- Lacki, M. J., Hayes, J. P., and Kurta, A. 2007. Bats in forest: conservation and management. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Martin, L. and Bernard, R. T. F. 2000. Endocrine regulation of reproduction in bats: the role of circulating gonadal hormones. Pp. 27-64. *In* Reproductive Biology of Bats. (E. G. Crichton and P. H.

Krutzsch, eds.) Academic Press, London.

Menzies, J. I. 1973. A study of leaf-nosed bats, *Hipposideros caffer* and *Rhinolophus landeri*, in a cave in northern Nigeria. *Journal of Mammalogy*. 54:930-945.

Oxberry, B. A. 1979. Female reproductive patterns in hibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility*. 56:359-367.

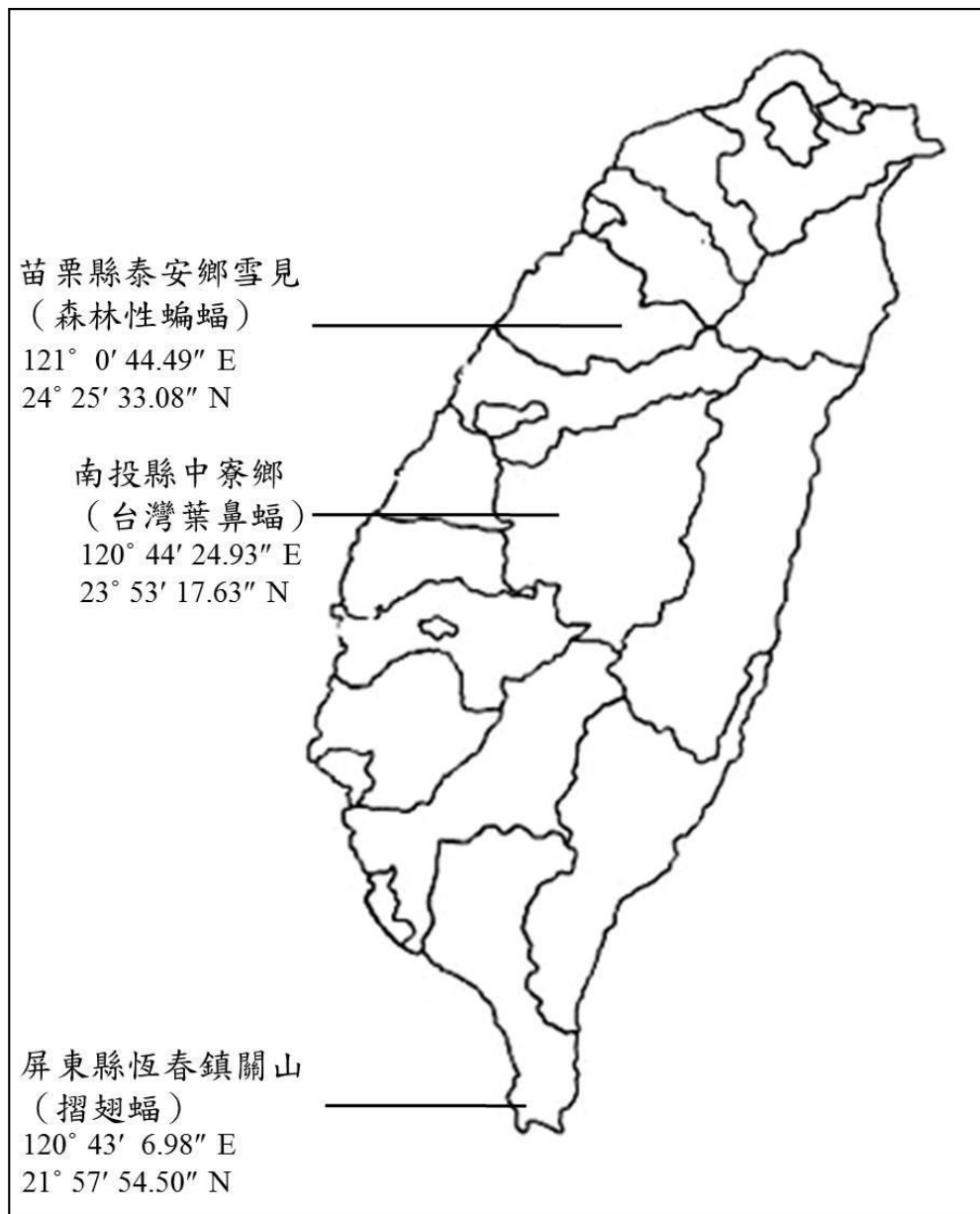


圖 1-1 本研究所進行的實驗採集地點分布圖

第二章 洞穴蝙蝠之生殖週期組織學研究

摘要

由 2006 年 3 月起至 2007 年 2 月，分別於南投縣中寮鄉之廢棄隧道 ($120^{\circ} 44'24.93'' E, 23^{\circ} 53'17.63'' N$) 與屏東縣恆春鎮關山地區之廢棄軍事坑道 ($120^{\circ} 43'6.98'' E, 21^{\circ} 57'54.50'' N$)，對棲息其中的台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 與摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) 進行生殖週期之組織學研究。在台灣葉鼻蝠的研究，對雄蝠的睪丸及副睪、雌蝠的卵巢及子宮進行組織學切片的每月檢視發現，雄蝠睪丸的生精現象於 5 月開始並持續到 8 月，9 月以後細精管管腔已呈中空而無精子存在。雄蝠副睪管管腔自 4 月以後開始膨大，且呈中空狀，6 月管腔中充滿精子，9 月以後的採樣，管腔已呈中空狀，無精子儲存現象。在雌蝠方面，2 月至 3 月卵巢中出現黃體，8 月的採樣發現卵巢中有成熟的葛蘭氏濾泡 (Graafian follicle)，9 月的個體中再度觀察到黃體，數目為 1，並且有許多閉鎖濾泡。由此可知排卵、受精皆發生在 8 至 9 月間。在子宮的變化方面，2 月可見到屬於原腸期 (gastrulation stage) 的胚胎，3 月觀察到屬於原條期 (primitive streak stage) 胚胎的神經板 (neural plate) 的形成，4 月子宮內成形胎兒出現 5 月下旬至 6 月初大部分懷孕雌蝠已生產。在 9 月採集的個體中發現子宮內已出現著床後的原腸期胚胎。

在摺翅蝠的研究結果發現，雄蝠睪丸的生精現象於9月開始，是為生精現象初期。雄蝠副睪管於9月充滿精子，一直到2月，管腔中發現部分中空但部分仍有精子存在。在雌蝠方面，1月至5月卵巢中出現一個巨大的黃體，7月的採樣觀察到許多成長中濾泡，9月下旬觀察到卵巢中有成熟的葛蘭氏濾泡(Graafian follicle)。2007年1、2月的採樣中，子宮內可見屬於原腸期之胚胎，此時胚胎已發育成盤狀構造，4月成形胎兒出現，6月下旬的採集發現，大部分雌蝠已結束泌乳，一直到9月的個體，子宮內並無觀察到明顯的變化。由此可知排卵、受精皆發生在9月下旬以後。由研究結果可知台灣葉鼻蝠之生殖特性上是屬於延遲胚胎發育(delayed embryonic development)的形式，其懷孕期長達9個月之久。而摺翅蝠雄蝠則缺乏10月以後資料。比較中部摺翅蝠之生殖切片資料，南部的族群在生殖事件的時程上似乎與中部族群大致相同。

關鍵詞：台灣葉鼻蝠、摺翅蝠、生殖週期、組織學、延遲胚胎發育

前言

所有溫帶地區的蝙蝠，特別是蝙蝠科（*vespertilionids*）與蹄鼻蝠科（*rhinolophids*）種類，每年只有一個動情週期，即單一動情週期（*monoestrous*）（Oxberry, 1979；Racey, 1982）。大部分的生殖活動，包括了配子生成（*gametogenesis*）、懷孕與泌乳均被壓縮在短短的夏秋間的 8 個月，且每年只有一個育幼季（Tuttle and Stevenson, 1982）。

蝙蝠必須在當氣候與食物資源對於幼蝠的成長與發育都是最佳狀態的溫暖季節（春季與夏季）的早期時生產，而這是需要生殖與冬眠間複雜的作用來達成的（Hill and Smith, 1986）。就因為春、夏時間短而使得蝙蝠無法在這段期間內完成整個生殖過程與幼蝠的成長，所以生殖週期的時間必須與冬眠有所重疊。所以蝙蝠以延遲生殖的形式，能有效的將精子生成、交配與受精的時間，透過較長的懷孕期而和出生時間區別開來（Bernard and Cumming, 1997）。

Oxberry（1979）認為溫帶地區蝙蝠科與蹄鼻蝠科蝙蝠的冬眠對其生理上與生殖上具深遠的影響，這些會冬眠的蝙蝠之生殖型式，可分為兩種：第一種為延遲受精（*delayed fertilization*），動情與交配發生於夏末初秋，蝙蝠隨即進入冬眠，而間隔的甦醒與額外的交配在整個冬眠中有可能發生。精子儲存於雌蝠的生殖道中，直到隔年春季完全從冬眠中醒來，然後排卵、受精與懷孕皆在此時發生（Krishna and

Dominic, 1978; Oxberry, 1979; Racey, 1979; Kimura and Uchida, 1983 ; Crichton and Krutzsch, 1987 ; Krutzsch *et al.*, 1992 ; 可, 1995)。第二種為延遲著床 (delayed implantation), 蝙蝠於秋季交配, 雌蝠隨即排卵、受精與早期的胚胎生成, 之後雌蝠以懷孕的方式進入冬眠。在冬眠期間, 早期的胚胎以囊胚或胚胎 (blastocyst) 的型式游離在子宮內並未著床, 直到隔年春季才開始著床、成長與發育 (Menzies, 1973 ; Richardson, 1977 ; Wallace, 1978 ; Oxberry, 1979 ; Kimuru and Uchida, 1983 ; Bernard, *et al.*, 1996)。第三種為延遲胚胎發育 (delayed embryonic development) 的生殖型式 (Bleier, 1974 ; Racey, 1982 ; Altringham, 1996), 即受精卵以囊胚 (blastocyst) 細胞期著床後, 停止發育或緩慢發育可達 8 個月之久 (Heideman, 1989), 這種型式首先於美國亞歷桑那州南部的食蟲性蝙蝠加州大耳蝠 (*Macrotus californicus*) 中發現 (Bradshaw, 1962), 也見於熱帶地區的牙買加果蝠 (*Artibeus jamaicensis*) (Fleming, 1971)、費氏侏儒果蝠 (*Haplonycteris fischeri*) (Heideman, 1989)、菲律賓犬果蝠 (*Ptenochirus jagori*) (Heideman and Powell, 1998) 與林奈短尾葉鼻蝠 (*Carollia perspicillata*) (Rasweiler IV and Badwaik, 1997)。

大部份熱帶地區的蝙蝠, 因為氣候與食物資源較沒有限制, 一年中具有 2 個甚至 3 個以上的動情週期 (Hill and Smith, 1986), 而在有

些熱帶地區，因為雨季的關係而造成了食物資源（昆蟲量或植物）的物候變化也有單一動情的現象存在（Happold and Happold, 1990），生殖方面也有延遲現象產生（McWilliam, 1988）。在熱帶地區葉鼻蝠科（*Hipposideridae*）生殖的研究上，亦顯示為季節性的單一動情週期（Churchill, 1995），雌雄個體間的生殖型式通常是同步的（McWilliam, 1982），交配後隨即受精與懷孕。幼蝠的出生是伴隨著雨季的開始而相一致的（Menzies, 1973；McWilliam, 1982, 1988；Churchill, 1995；陳, 1995），而其生殖型式有表現延遲的現象種類已知有印度北部的印度葉鼻蝠（*Hipposideros lankadiva*）（Sapkal and Bhandarkar, 1984）與南非的南非小葉鼻蝠（*Hipposideros caffer*）（Bernard and Meester, 1982）。另外，蝙蝠科（*Vespertilionidae*）中的摺翅蝠（*Miniopterus schreibersii*）為廣泛分布種類，在台灣中部的族群，生殖週期的研究上亦顯示其為季節性的單一動情週期且為胚胎延遲著床之生殖型式（黃, 2000），而分布在不同地區的摺翅蝠，其生殖事件的開始時間與延遲生殖的時間長短也會因為分布的緯度差異而有變化，而分布緯度較高的族群在胚胎著床後，另有一段胚胎延遲發育期（Kimura and Uchida, 1983；Racey and Entwistle, 2000）。

台灣葉鼻蝠分類地位屬於翼手目、葉鼻蝠科、葉鼻蝠屬的台灣特有種，本種過去被鑑定為東南亞葉鼻蝠（*Hipposideros armiger*）的一

亞種，Yoshiyuki (1991) 認為應該獨立為特有種。本種為台灣翼手目動物中，體型僅次於台灣狐蝠之大型蝙蝠，廣泛分佈於全省中、低海拔山區，多棲息於低海拔廢棄之隧道或人工建築物中。部份族群於冬季時會離開原棲息洞穴而遷移他處渡冬，而部份族群終年使用同一洞穴 (陳，1995；林等，2004)。棲息方式多為群居吊掛於洞頂，除生殖哺育期外，個體間極少身體互相接觸，彼此保持一定之個體距離約 10 ± 4 公分 (陳，1995)。

對於台灣葉鼻蝠，目前已知有北部陽明山族群的活動模式與食性的研究 (陳，1995) 與中部南投縣中寮地區的族群生態學與棲所的研究 (鄭，2004；何，2009)，生殖週期與幼蝠之成長發育 (陳，1998)，種內食性差異 (邱，2000)，另外還有遺傳變異 (朱，2006) 以及婚配制度與親屬關係 (楊，2011)。

另外，摺翅蝠的分類地位屬於翼手目、蝙蝠科、摺翅蝠屬的蝙蝠，屬於全球分布的種類，其分布範圍從南歐往東一直到日本及所羅門群島，往南一直延伸到非洲、南亞、台灣、菲律賓及澳洲，分布橫跨熱帶、亞熱帶及溫帶地區 (Nowak, 1991)，在台灣普遍分布於全島低中高海拔，大多居住在人工或天然的洞穴之中，群居數量經常是成千上萬，最高記錄為新台北市瑞芳的族群，可達 10 萬隻以上 (鄭等，2010)。在台灣目前已知僅有體溫調節 (黃，2000)、回聲定位 (趙，2000)

與外寄生蟲（陳，2009）之研究。其中黃（2000）針對台灣中部（南投地利地區）摺翅蝠之生殖週期有進行組織學檢視，發現其生殖策略應屬於胚胎延遲著床型式。

本研究針對台灣的洞穴蝙蝠，選定台灣葉鼻蝠與摺翅蝠，分別再次檢視位於中部地區的台灣葉鼻蝠在不同年間，生殖事件是否存在變異？以及選定台灣南部屏東墾丁地區之摺翅蝠，檢視不同緯度之摺翅蝠族群，是否有如日本的摺翅蝠，在整個生殖週期中，除了胚胎延遲著床，亦存在著另一種延遲型式。

材料與方法

一、研究地點描述

本研究之台灣葉鼻蝠採集地點屬於前台糖小火車之隧道，位於南投縣中寮鄉永福村之平林溪畔（ $120^{\circ} 44' 24.93'' E, 23^{\circ} 53' 17.63'' N$ ），八七水災時毀壞廢棄，其後始有蝙蝠棲息其中。此隧道寬、高約 3 公尺，長約 60 公尺，中間崩塌形成兩個單一開口朝東、朝北之洞穴，底部長年積水。本實驗乃於朝北開口之洞穴進行，在此洞穴內主要棲息的蝙蝠種類以台灣葉鼻蝠為主，另外尚有在夜間活動時從他處飛來之台灣鼠耳蝠、摺翅蝠及棕蝠之記錄，惟數量均不多。隧道的另一朝東之開口積水甚深，人員無法直接進入，在洞口觀察其傍晚飛出時，估算約有數千隻個體，以台灣葉鼻蝠與摺翅蝠為主。實驗地附近多為

開墾地，種有龍眼、檳榔、芒果及香蕉等作物。

另外，摺翅蝠之採集地點位於屏東縣恆春鎮關山地區（ $120^{\circ} 43' 6.98'' E$ ， $21^{\circ} 57' 54.50'' N$ ）之一廢棄軍事碉堡坑道。碉堡內坑道為多條分岔之構造，僅一處主要通道，其餘為碉堡對外之觀察開口或窗台。此坑道內主要棲息的蝙蝠種類以台灣小蹄鼻蝠與摺翅蝠為主，另外尚有零星之台灣鼠耳蝠紀錄。

二、研究方法

自 2006 年 3 月至 2007 年 2 月，每月至上述地點採集蝙蝠樣本。因台灣葉鼻蝠雌雄成蝠具有非常高度之生殖同步現象（陳，1998），故本實驗降低取樣數，每個月至實驗洞穴採集雌雄成蝠各 3 隻個體。而摺翅蝠則每個月採集雌雄成蝠各 5 隻。於白天蝙蝠尚未離巢時，進入洞穴以手操網直接捕捉棲息於洞內之個體，捕捉到蝙蝠後即迅速離開，以減少停留於洞穴內之時間，進入洞穴次數以不超過兩次為原則，所有採集個體以成蝠為主。

每個月從實驗地採集的個體，取回實驗室先稱重，再使用乙醚將之麻醉並取血犧牲後，測量其前臂長、體長、尾長、含爪拇指長、耳長、後足長與脛骨長，並記錄雌雄個體外部形態特徵，然後解剖個體，取其生殖器官（雄蝠為睪丸與副睪、雌蝠為子宮與卵巢），並置於 FAA（formalin, ethyl alcohol, and acetic acid）溶液中固定，經由 TBA

(t-butenol acid) 不同濃度的置換 (Willig, 1985), 以石臘 (paraffin) 包埋, 並作成 7 μ m 之連續切片, 再以蘇木精 (haematoxylin) 與伊紅 (eosin) 染色 (Ann Preece, 1978) 後檢視其變化狀況。

研究期間 2006 年 8 月份與 2007 年 1 月份均因不明原因, 致關山坑道裡摺翅蝠族群大量消失, 僅於 2006 年 8 月捕獲 1 隻雌蝠, 2007 年 1 月份坑道內則無蝙蝠棲息。另外, 10 月以後之摺翅蝠個體因採樣組織標本保存問題, 無法獲得組織學切片資料。

本研究採集之標本均送往國立台中自然科學博物館做成頭骨、毛皮或浸液標本保存。

結果

一、體重

台灣葉鼻蝠

每月雄蝠體重的變化在 7 月時為最重, 最輕的月份在 3 月時; 雌蝠體重在 1 月最低, 最重在 5 月。由每月平均體重變化趨勢來看, 似乎冬季時體重較輕, 進入春季後顯著上升, 夏秋間變化趨於平緩 (表 2-1)。

摺翅蝠

每月雄蝠體重的變化不大, 在 11 月時為最重, 最輕的月份在 12 月; 雌蝠體重在 12 月最低, 最重在 5 月。由每月平均體重變化趨勢

來看，雄蝠僅於 12 月出現最低體重，進入春季後體重變動較大，夏秋間變化趨於平緩（表 2-2）。

二、台灣葉鼻蝠之生殖週期

雄蝠

非生殖季時台灣葉鼻蝠雄性成蝠之睪丸很難由外部直接觀察到，只有在生殖季時，因睪丸腫脹，可由觸摸得知其所在位置。就 2006 年 5 月採集個體的睪丸組織切片來看，細精管管腔中的初級精母細胞開始分裂，屬於生精作用的早期（圖 2-1A）；8 月，生精現象仍持續著（圖 2-1B）；到了 9 月，管腔已中空，無任何精子殘存（圖 2-1C），生精作用自此結束。2006 年 3 月所採集個體的副睪管管腔甚為細小或不明顯；4 月份以後，管腔開始膨大，且呈中空狀（圖 2-2A）；5 月時，中空的管腔內，尚未有精子出現；6 月所採集的個體中，管腔內已充滿了精子（圖 2-2B）；9 月以後的採樣中，管腔已呈中空狀，皆無精子存在（圖 2-2C）。副睪管管腔從 8 月後逐漸萎縮變小。

綜合雄性成蝠的睪丸與副睪的組織變化，睪丸主要的生精現象集中在 5、6 月，副睪中精子之出現於 6 月至 8 月。

雌蝠

台灣葉鼻蝠雌蝠之子宮形態屬於雙角子宮（bicornute uterus），具

有左右兩個子宮角，卵巢位於子宮角的末端。於4月的採樣中，可直接由觸診得知個體是否已懷孕。

2月至3月，於卵巢中觀察到黃體（corpus luteum）（圖 2-3A）；8月採樣的個體，卵巢內觀察到已成熟的葛蘭氏濾泡（Graafian follicle）（圖 2-3B）；9月的採樣中，於卵巢中再度觀察到黃體，並且有許多閉鎖濾泡（atretic follicles）（圖 2-3C）。由此可知，排卵應發生在8、9月間，由卵巢的組織切片檢視亦發現只出現1個黃體，即母蝠在每個生殖季其排卵數為1。

在2006年2月的採樣中，子宮內可見屬於原腸期（gastrula stage）之胚胎（圖 2-4A），此時胚胎已發育成盤狀構造，3月並觀察到神經板（neural plate）的形成（圖 2-4B），是屬於原條期（primitive streak stage）之胚胎；4月7日所有採集的個體中，子宮內已出現有發育中的成形胎兒，可清楚的看出黑色眼點及四肢與尾部之突起，此時已具蝙蝠之雛形。6月初的採集發現大部分懷孕雌蝠已生產。在所有組織切片中，並未觀察到排卵與受精；9月的個體在子宮內觀察到已著床的原腸期（gastrula stage）胚胎（圖 2-4C）。

綜合雌性成蝠的卵巢與子宮的組織變化，卵巢中黃體自9月出現，但9月至2月下旬似乎沒有明顯的成長。從4月份起的成形胎兒，繼而5月下旬生產。由上述之結果可見台灣葉鼻蝠之生殖型式是屬於延

遲胚胎發育 (delayed embryonic development)。其懷孕期約長達 9 個月之久。

三、 摺翅蝠之生殖週期

雄蝠

就 2006 年 1 月採集個體的睪丸組織切片來看，細精管管腔中空 (圖 2-5A)，但在 3 月採樣的一隻個體，細精管正處於生精現象並於管腔中出現精子 (圖 2-5B)；7 月的個體，管腔膨大、中空 (圖 2-5C)；到了 9 月，細精管管腔中可見生精作用現象，此時已有精子生成 (圖 2-5D)。2006 年 1 月所採集個體的副睪管腔仍有少量殘存精子 (圖 2-6A)；3 月所採集的其中一隻個體的副睪管中有少量精子存在 (圖 2-6B)；9 月份所採集的個體中，管腔內已充滿了精子 (圖 2-6C)。

綜合雄性成蝠的睪丸與副睪的組織變化，睪丸主要的生精現象從 9 月開始，副睪中精子之出現及儲存於 9 月以後，大部分個體 2 月之後副睪中即無精子存在。

雌蝠

2006 年 1 月至 5 月的採樣中，於卵巢中觀察到巨大的黃體 (corpus luteum) (圖 2-7A)；7 月的採樣中，於卵巢中觀察到許多成長中濾泡 (圖 2-7B)；9 月下旬採樣的個體，卵巢內觀察到已成熟的葛蘭氏濾

泡 (Graafian follicle) (圖 2-7C)。在 2006 年 1、2 月的採樣中，子宮內可見屬於原腸期 (gastrula stage) 之胚胎 (圖 2-8A, B)，此時胚胎已發育成盤狀構造；4 月採集的個體中，子宮內已出現有發育中的成形胎兒，可清楚的看出黑色眼點及四肢與尾部之突起。6 月下旬的採集發現大部分雌蝠已結束哺乳，但乳頭仍然明顯；一直到 9 月的個體，子宮內並無觀察到明顯的變化。

綜合雌性成蝠的卵巢與子宮的組織變化，卵巢中黃體可以維持到雌蝠生產前的 5 月。

討論

台灣葉鼻蝠

本研究之台灣葉鼻蝠屬於胚胎延遲發育的現象，懷孕期約是 9 個月，主要是胚胎著床後停留於原腸胚期 (gastrula stage) 達 5 個月之久。

台灣葉鼻蝠並無精子儲存的現象，而且雌雄個體的生殖週期是具高度的同步現象，由 8 月所採集的雌蝠卵巢中出現之葛蘭氏濾泡 (Graafian follicle)，9 月採樣的卵巢中已出現黃體 (corpus luteum)，配合雄蝠之生精作用於 6、7 月非常旺盛，一直到 8 月下旬副睪中已剩殘存精子，推測台灣葉鼻蝠交配、排卵與受精應發生於 8 月中旬。

目前為止，大部份被研究過的葉鼻蝠科種類，除了南非小葉鼻蝠

(*Hipposideros caffer*)與東南亞葉鼻蝠(*Hipposideros armiger*)以外，都是屬於季節性的單一動情週期 (seasonal monoestrous cycle)，而且每年只產 1 仔 (Menzies, 1973；Krutzschnig, 1979；Nowak, 1991；陳，1995)。懷孕期從 90 天到 200 天，隨種類而不同，但分佈於印度、斯里蘭卡的印度葉鼻蝠 (*Hipposideros lankadiva*) 則是有胚胎延遲發育的現象，懷孕期長達 260 天。本研究之台灣葉鼻蝠亦有延遲胚胎發育的情形，懷孕期亦相當接近，約是 9 個月 (260~270 天左右)。台灣葉鼻蝠並無精子儲存的現象，而且雌雄個體的生殖週期是具高度的同步現象，由 8 月初所採集的雌蝠卵巢中出現之葛蘭氏濾泡 (Graafian follicle)，8 月中旬卵巢中已出現黃體 (corpus luteum)，配合雄蝠之生精作用於 6 月非常旺盛，一直到 8 月下旬副睪中已無精子，推測台灣葉鼻蝠交配、排卵與受精應發生於 8 月中旬。

在台灣，本種為全省普遍分佈 (林等，2004)，於陳湘繁 (1995) 的研究中，北部陽明山地區的族群，幼蝠出生日期為 6 月中旬，與本研究中部南投地區之 5 月中旬晚了 1 個月，而南部墾丁地區的族群則與中部一樣，亦是 5 月中旬出生 (龍佩君，私人通訊)。似乎緯度越高，其出生日期會有延後的現象。

Nowak (1991) 整理了被研究過的葉鼻蝠科種類的資料，發現在熱帶地區的馬來半島，與台灣葉鼻蝠相近之東南亞葉鼻蝠

(*Hipposideros armiger*) 明顯的具有 2 個生殖季節：2 月至 5 月與 9 月至 10 月。另外，在南非小葉鼻蝠 (*Hipposideros caffer*) 有胚胎延遲發育的現象，而且延遲的時間是隨著與熱帶地區的距離而增加的。

在溫帶地區的種類，當蝙蝠進入休眠 (torpor) 時，胚胎的發育即會延遲，這種胚胎延遲發育的現象，首先於加州大耳蝠 (*Macrotus californicus*) 中被發現 (Bradshaw, 1962)，胚胎早期的發育只有細胞數目的增加，並無分化的現象而且佔了 8 個月懷孕期中的 4 個半月，胚胎的發育在最後的 3 個月內完成。而在熱帶、亞熱帶地區，雖然沒有休眠情形，但也會有延遲的現象 (Fleming, 1971；Heideman and Powell, 1988)，Fleming(1971) 推測牙買加果蝠 (*Artibeus jamaicensis*) 胚胎延遲發育的原因是因為在延遲的期間黃體沒有明顯的成長，所以只有少量的黃體分泌素 (luteotrophic hormone) 可以作用，間接造成了胚胎緩慢的發育。

Racey (1973) 指出，著床後發育的速率是具變異性的，由母蝠的體溫來決定，且被食物的可及性影響。在英國的歐亞家蝠

(*Pipistrellus pipistrellus*) 中，升高的溫度加速了家蝠在著床後的發育；日本的摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) 亦是如此 (Kimura and Uchida, 1983；Uchida *et al.*, 1984)。Bradshaw (1962) 也認為懷孕時母蝠體溫的降低是導致胚胎發育緩慢的原因之一。

大部份的葉鼻蝠科種類中，幼蝠的出生與雨季的來臨是相互配合的，從中央氣象局中寮地區 2003 年 1 月至 2007 年 12 月的降雨量來看（圖 2-9），降雨量從 5 月之後明顯增加，這和當地的台灣葉鼻蝠幼蝠出生的月份相同。從幼蝠出生的 5 月至哺育期的 6、7、8 月份，皆是屬於高降雨量的濕季。Churchill（1995）認為，在生殖哺育期是否有充足的食物來源，降雨量可能是影響熱帶地區蝙蝠種類生殖時間最重要的氣候因素。

摺翅蝠

蝙蝠的生殖型式的變異大致上來說似乎主要與緯度的差異有關，如溫帶與熱帶地區（Racey and Entwistle, 2000），在非洲大陸的蝙蝠物種中，每年的生殖次數從多動情週期到單一動情週期是明顯的隨著緯度的增加而逐漸變化的（Happold and Happold, 1990），在明顯有季節變化的較高緯度地區，生殖型式為單一動情週期，而越靠近赤道則衍生出多種不同的生殖型式。而緯度較高的地方，季節性的單一動情週期與生殖上的延遲之配合在小翼手亞目中是普遍的狀況（Bernard and Cumming, 1997）。而在這些因為環境與緯度而有變異的生殖型式，除了存在不同物種間，在分布廣泛的相同物種內亦存在（Bernard and Cumming, 1997）因此無法界定這些物種具有特定之生殖策略。

在南台灣的摺翅蝠族群，幼蝠出生的月份與台灣中部的族群以及

台灣葉鼻蝠相同，皆與雨季的來臨是相互配合的，從中央氣象局恆春地區 2003 年 1 月至 2007 年 12 月的降雨量來看（圖 2-10），降雨量從 5 月之後明顯增加，這和當地的摺翅蝠幼蝠出生的月份相同。幼蝠在 5 月下旬出生，出生後的 6、7、8 月份為泌乳育幼期，皆是屬於高降雨量的濕季。

在台灣，摺翅蝠已知屬於延遲著床的生殖型式（黃，2000）。由目前的資料發現，其生精現象較生殖策略為延遲胚胎發育的台灣葉鼻蝠晚了約 2 個月，而其精子似乎可以儲存在副睪中一段時間，但儲存時間又比東亞家蝠短（可，1995）。而與中部地區地利的族群比較，除缺少 10 月至 12 月資料，其餘生殖事件在時間上大致上相似，而在 3 月時，發現一隻正處於生精現象的雄蝠，其睪丸中細精管與副睪管中亦有精子存在。是否此個體為南部族群的特例，或南部族群因為緯度較接近熱帶，因此有生殖型式過渡的現象存在，值得進一步追蹤研究。

參考文獻

- 可文亞。1995。南台灣屏東地區東亞家蝠生殖週期之研究，東海大學生物學研究所碩士論文，57 頁。
- 朱巧雯。2006。台灣地區兩種葉鼻蝠科蝙蝠之遺傳變異。私立東海大

學生物學系碩士論文。59 頁。

何英毅。2009。台灣葉鼻蝠的棲所選擇。國立台灣大學動物學研究所
碩士論文。71 頁。

邱珍。2000。台灣葉鼻蝠種內食性差異。國立台灣大學動物學系學士
論文。53 頁。

林良恭、李玲玲、鄭錫奇。2004。台灣的蝙蝠（再版）。國立自然科
學博物館。台中。177 頁。

陳宏彰。2009。南投地利地區摺翅蝠及蝠蠅之寄生關係初探。靜宜大
學生態學研究所碩士論文。67 頁。

陳家鴻。1998。南投縣中寮地區台灣葉鼻蝠生殖生態學研究。私立東
海大學生物學系碩士論文。68 頁。

陳湘繁。1995。陽明山地區共域性台灣葉鼻蝠及台灣小蹄鼻蝠之活動
模式與食性。台灣大學動物學研究所碩士論文。79 頁。

黃雲清。2000。南投縣地利地區摺翅蝠體溫調節之研究。私立東海大
學生物學系碩士論文。68 頁。

楊茵洳。2011。台灣葉鼻蝠婚配制度與親屬關係。國立中興大學生命
科學系碩士論文。62 頁。

趙念民。2000。利用回聲定位叫聲特性鑑別東亞家扶、摺翅蝠、台灣
葉鼻蝠和台灣小蹄鼻蝠之研究。國立中山大學生物科學系碩士論

文。59 頁。

鄭錫奇。2004。台灣葉鼻蝠族群生態學。國立台灣大學生態學與演化

生物學研究所博士論文。76 頁。

鄭錫奇，方引平，周政翰。2010。台灣蝙蝠圖鑑。行政院農業委員會

特有生物研究保育中心。143 頁。

Altringham, J. D. 1996. Birth, development, and survival. Pp.140-154. *In*

Bats: biology and behaviour (Altringham, J. D. ed.). Oxford

University Press, New York.

Ann Preece, H. T. 1978. A manual for histologic technicians, 3rd ed.

Scripps Memorial Hospital, La Jolla Press, California.

Bernard, R. T. F, Cotterill, F. P. D., and Fergusson, R. A. 1996. On the occurrence of a short period of delayed implantation in Schreibers' long-fingered bat (*Miniopterus schreibersii*) from a tropical latitude in Zimbabwe. *Journal of Zoology, London.* 238:13-22.

Bernard, R. T. F. and Cumming, G. S. 1997. African bats: Evolution of reproductive patterns and delays. *The Quarterly Review of Biology.* 72 (3) :253-274.

Bernard, R. T. F. and Meester, J. A. J. 1982. Female reproduction and the female reproductive cycle of *Hipposideros caffer caffer*(Sundevall, 1846) in Natal, South Asrica. *Annual Transvaal Museum.* 33:131-144.

Bleier, W. J. 1974. Early embryology and implantation in the California leaf-nosed bat, *Macrotus californicus*. *Anatomy Record.* 182:237-254.

Bradshaw, G. V. R. 1962. Reproductive cycle of the California leaf-nosed

- bat, *Macrotus californicus*. Science. 136:645-646.
- Churchill, S. K. 1995. Reproductive ecology of the orange horseshoe bat, *Rhinonycteris aurantius* (Chiroptera: Hipposideridae), a tropical cave-dweller. Wildlife Research. 22:687-698.
- Crichton, E. G. and Krutzsch, P. H. 1987. Reproductive biology of the female little mastiff bat, *Mormopterus planiceps* (Chiroptera: Molossidae) in southeast Australia. The American Journal of Anatomy. 178:369-386.
- Fleming, T. H. 1971. *Artibeus jamaicensis*: Delayed embryonic development in a neotropical bat. Science. 171:402-404.
- Heideman, P. D. 1989. Delayed development in Fischer's pygmy fruit bat, *Haplonycteris fischeri*, in the Philippines. Journal of Reproduction and Fertility. 85:363-382.
- Heideman, P. D. and Powell, K. S. 1998. Age-specific reproductive strategies and delayed embryonic development in an old world fruit bat, *Ptenochirus jagori*. Journal of Mammalogy. 79:295-311.
- Hill, J. E. and Smith, J. D. 1986. Reproduction and development. Pp.87-106. In Bats: a natural history (Hill, J. E. and J. D. Smith, 2nd ed.). University of Texas Press, Austin.
- Happold, D. C. D. and Happold, M. 1990. Reproductive strategies of bats from Africa. Journal of Zoology, London 222, 557-583.
- Kimura, K. and Uchida, T. A. 1983. Ultrastructural observations of delayed implantation in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii fuliginosus*. Journal of Reproduction and Fertility. 69:187-193.

- Krishna, A. and Dominic, C. J. 1978. Storage of spermatozoa in the female genital tract of the vespertilionid bat, *Scotophilus heathi*. *Journal of Reproduction and Fertility*. 54:319-321.
- Krutzsch, P. H., Young, R. A., and Crichton, E. G. 1992. Observations on the reproductive biology and anatomy of *Rhinolophus megaphyllus* (Chiroptera: Rhinolophidae) in eastern Australia. *Australian Journal of Zoology*. 40:533-549.
- McWilliam, A. N. 1982. Adaptive responses to seasonality in four species of microchiroptera in coastal Kenya. A thesis presented for the PhD degree. The University of Aberdeen.
- McWilliam, A. N. 1988. The reproductive cycle of the male long-fingered bats, *Miniopterus minor* (Chiroptera: Vespertilionidae), in a seasonal environment of the African Tropics. *Journal of Zoology, London*. 216:119-129.
- Menzies, J. I. 1973. A study of leaf-nosed bats, *Hipposideros caffer* and *Rhinolophus landeri*, in a cave in northern Nigeria. *Journal of Mammalogy*. 54:930-945.
- Nowak, R. M. 1994. Walker's bats of the world. The Johns Hopkins University Press, London.
- Oxberry, B. A. 1979. Female reproductive patterns in hibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility*. 56:359-367.
- Racey, P. A. 1973. Environmental factors affecting the length of gestation in heterothermic bats. *Journal of Reproduction and Fertility, Supplement*. 19:175-189.
- Racey, P. A. 1979. The prolonged storage and survival of spermatozoa in

- Chiroptera. *Journal of Reproduction and Fertility*. 56:391-402.
- Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp.57-104. *In Ecology of bats*. (Kunz, T. H., ed.). Plenum Press, New York.
- Racey, P. A. and Entwistle, A. C. 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. Pp.363-414. *In Reproductive Biology of Bats*(E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, London.
- Richardson, E. G. 1977. The biology and evolution of the reproductive cycle of *Miniopterus schreibersii* and *M. australis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology, London*. 183:353-375.
- Sapkal, V. M. and Bhandarkar, W. R. 1984. Breeding habits and associated phenomena in some Indian bats. Part IX. *Hipposideros lankadiva* (Kelaart) Hipposideridae. *Journal of the Bombay Natural History Society*. 81:380-386.
- Tuttle, M. D. and Stevenson, D. 1982. Growth and survival of bats. Pp.105-150. *In Ecology of bats* (Kunz, T. H., ed.). Plenum Press, New York.
- Uchida, T. A., Inoue, C., and Kimura, K. 1984. Effects of elevated temperatures on the embryonic development and corpus luteum activity in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii fuliginosus*. *Journal of Reproduction and Fertility*. 71:439-444.
- Wallace, G. I. 1978. A histological study of the early stages of pregnancy in the bent-winged bat (*Miniopterus schreibersii*) in north-eastern New South Wales, Australia (30°27'S). *Journal of Zoology, London*. 185:519-537.
- Willig, M. R. 1985. Reproductive patterns of bats from Caatingas and

Cerrado Biomes in northeast Brazil. *Journal of Mammalogy*. 66:668-681.

Yoshiyuki, M. 1991. Taxonomic status of *Hipposideros terasensis*

Kishida, 1924 from Taiwan (Chiroptera : Hipposideridae). *Journal of The Mammalogical Society of Japan*. 16(1):27-35.

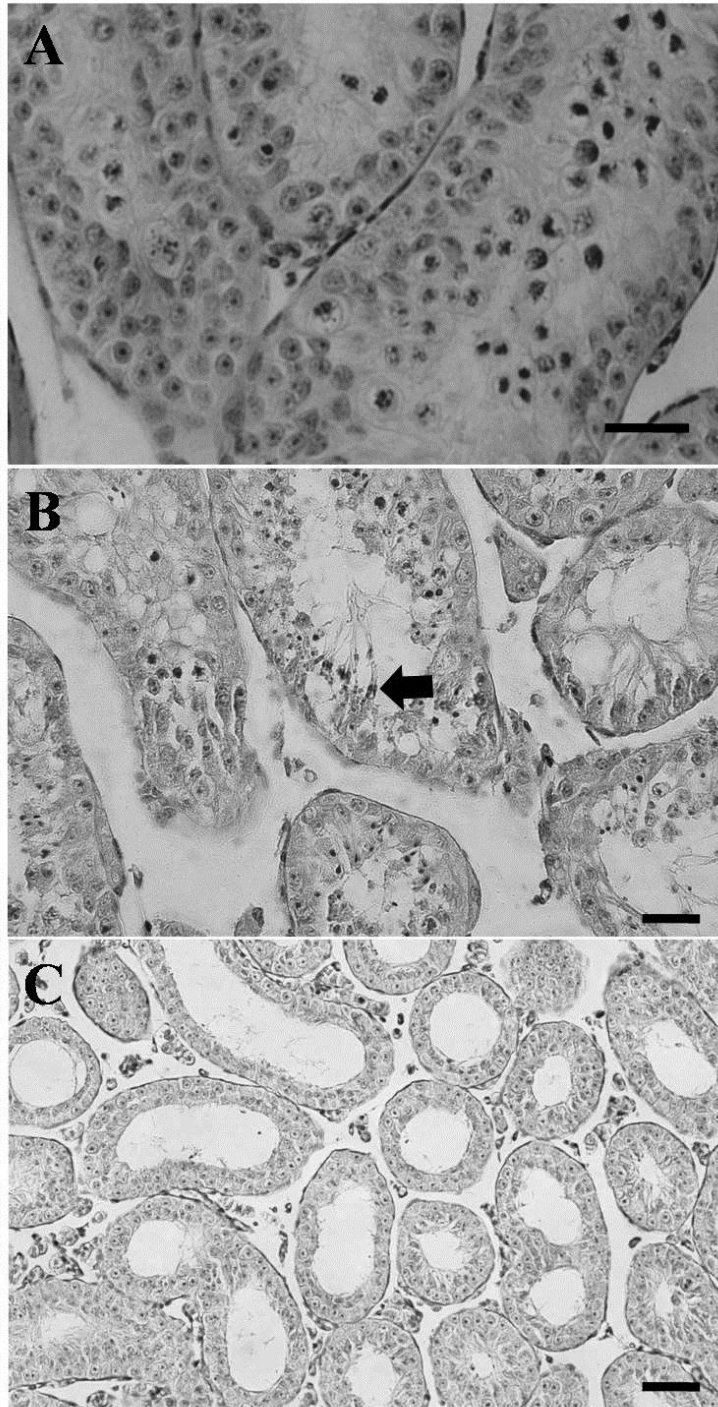


圖 2-1 台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 雄蝠睪丸組織切片變化情形，圖中黑線代表 $160\ \mu\text{m}$ 。(A) 5 月，生精作用早期；(B) 8 月，生精作用持續進行，管腔中出現精子 (黑色箭頭)；(C) 9 月，細精管萎縮，管腔中空。

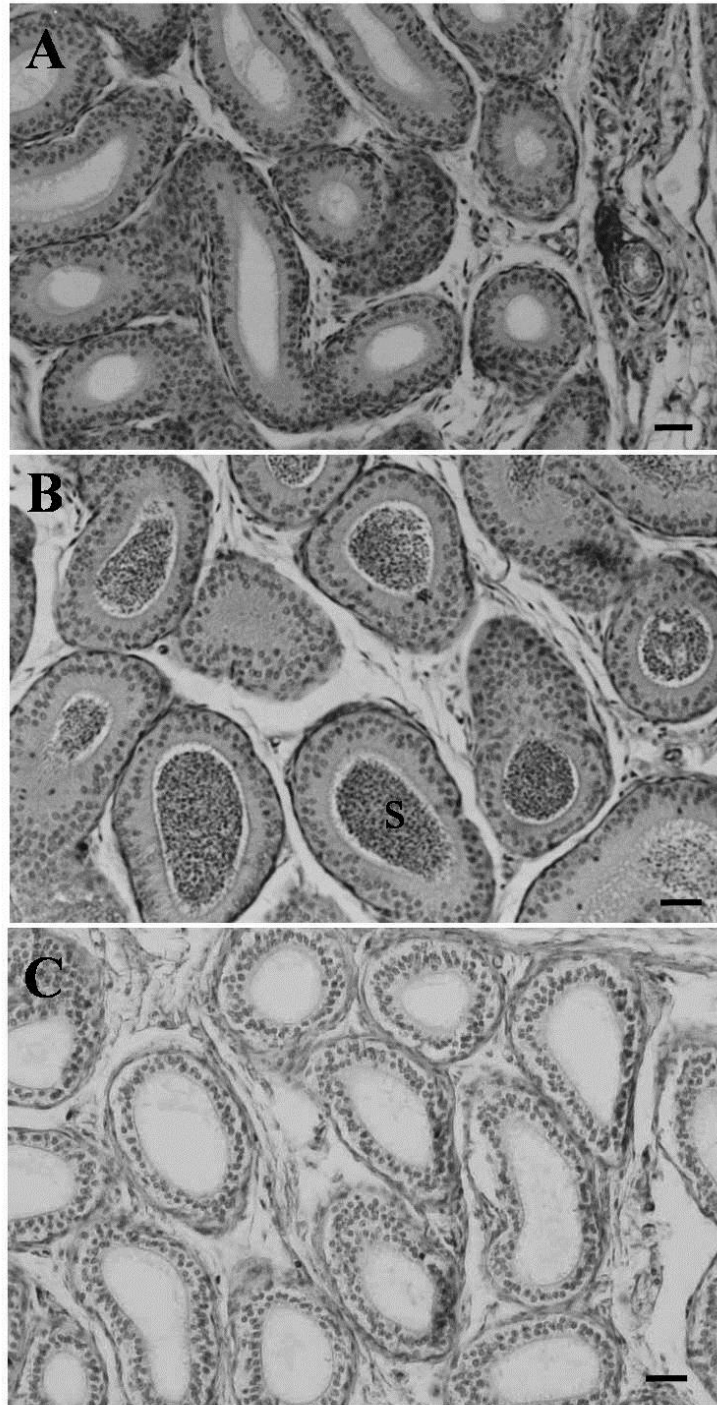


圖 2-2 台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 雄蝠副睪組織切片變化情形，圖中黑線代表 $160\ \mu\text{m}$ 。(A) 4 月，管腔中空，逐漸膨大；(B) 6 月，管腔膨大且充滿精子 (s)；(C) 9 月，管腔中空，已無精子殘留。

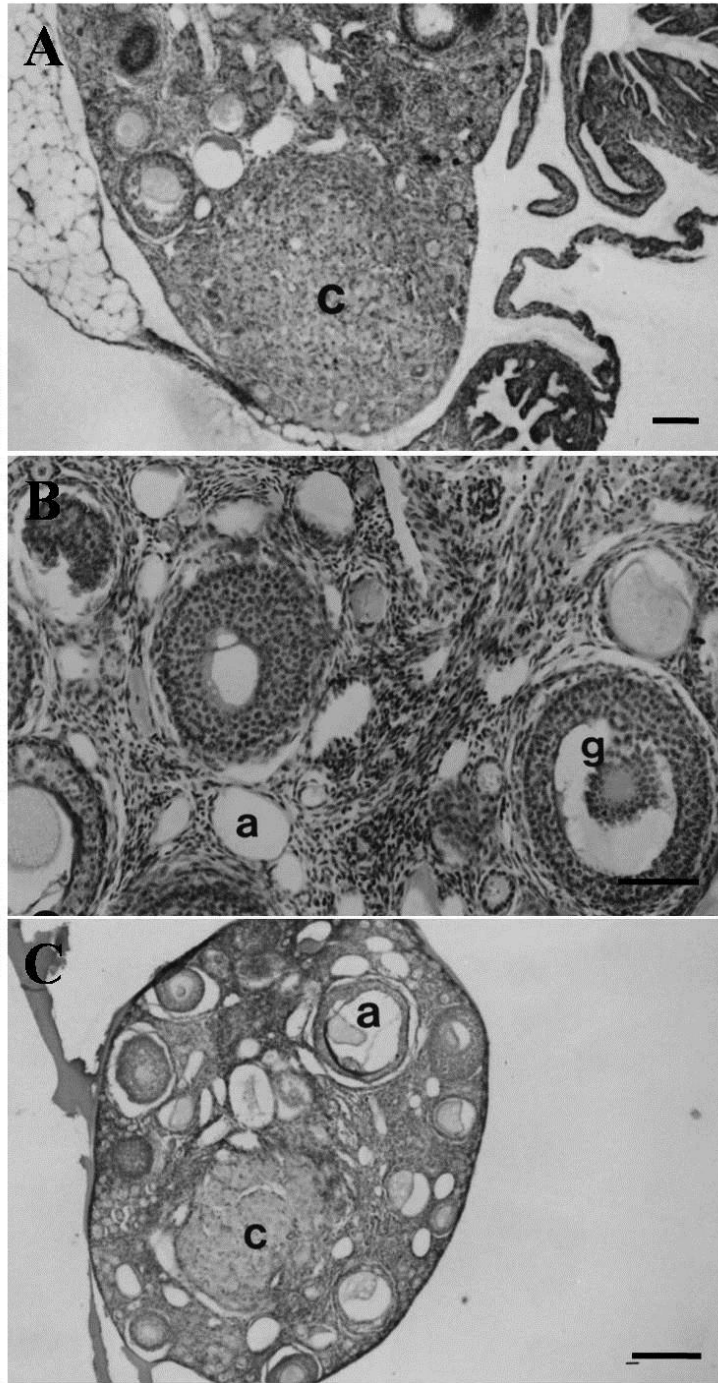


圖 2-3 台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 雌蝠卵巢組織切片變化情形，圖中黑線代表 $320\ \mu\text{m}$ 。(A) 2 月，卵巢中的單一巨大黃體 (c)；(B) 8 月，卵巢中出現葛蘭氏濾泡 (g) 與閉鎖泡 (a)；(C) 9 月，卵巢中出現黃體 (c) 與許多閉鎖濾泡 (a)。

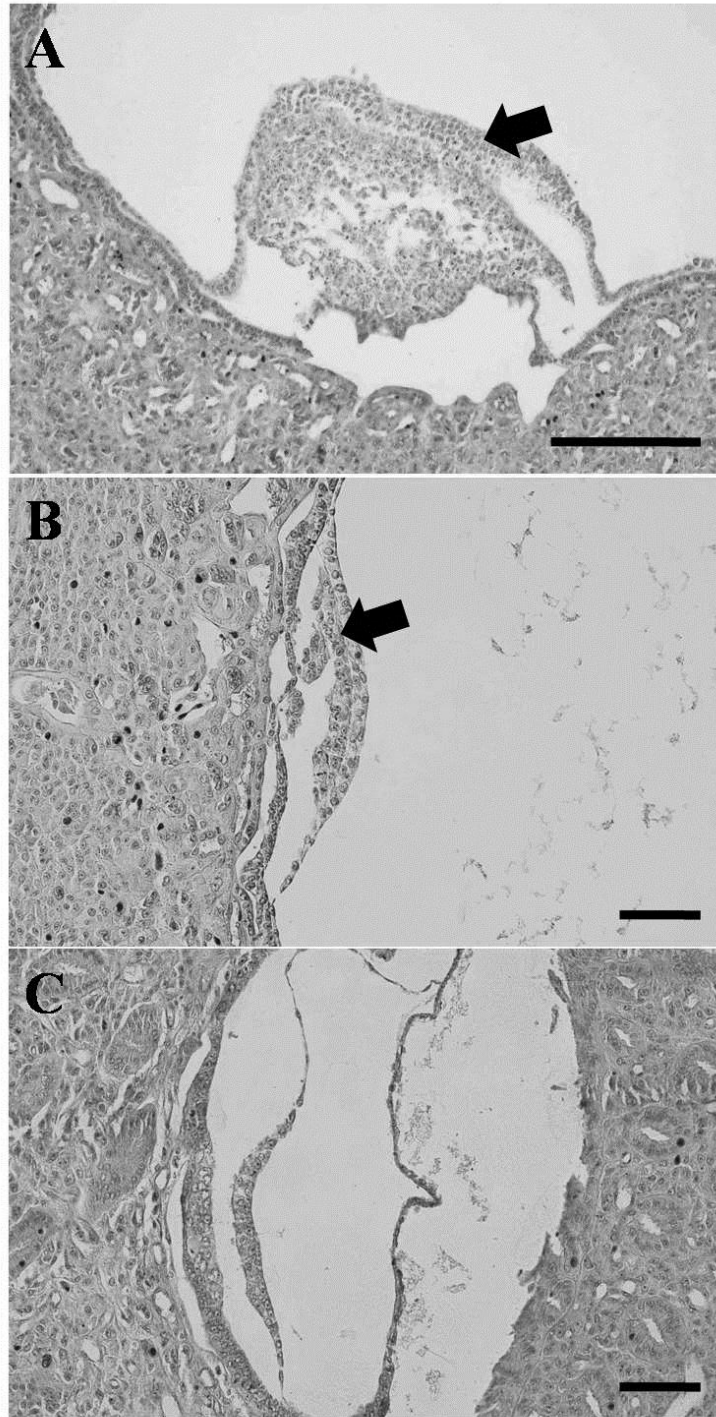


圖 2-4 台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 雌蝠子宮組織切片變化情形，圖中黑線代表 $320\ \mu\text{m}$ 。(A) 2 月，子宮內可見原腸胚 (gastrula) 期之胚胎，箭頭所指為內細胞團 (inner cell mass)；(B) 3 月，屬於原條 (primitive streak stage) 期胚胎，箭頭所指為神經板 (neural plate)；(C) 9 月，著床後早期之囊胚 (blastula) 期胚胎。

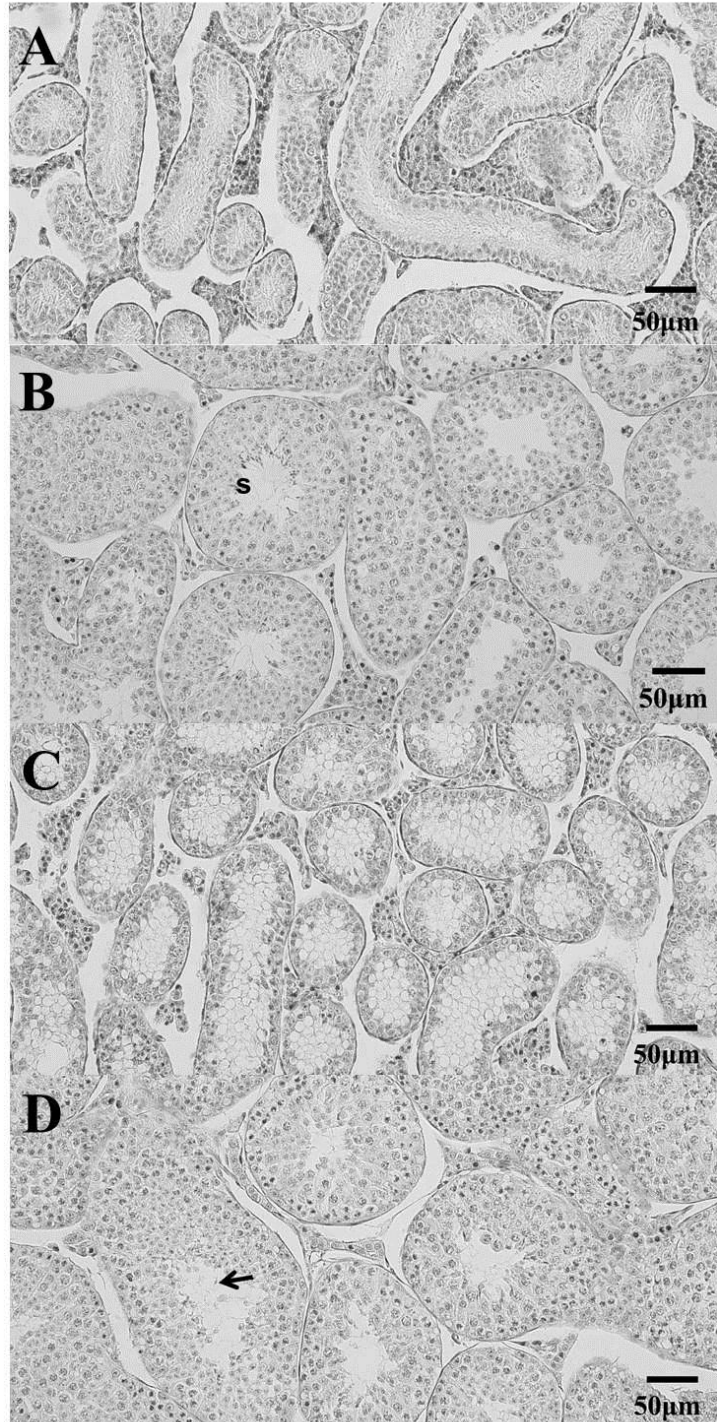


圖 2-5 摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) 雄蝠睪丸組織切片變化情形。(A) 1月，細精管管腔中空；(B) 3月採獲的一隻個體，細精管管內有生精現象，管腔中出現精子(s)；(C) 7月，管腔膨大，中空；(D) 9月，生精現象進行中，箭頭所指為精子。

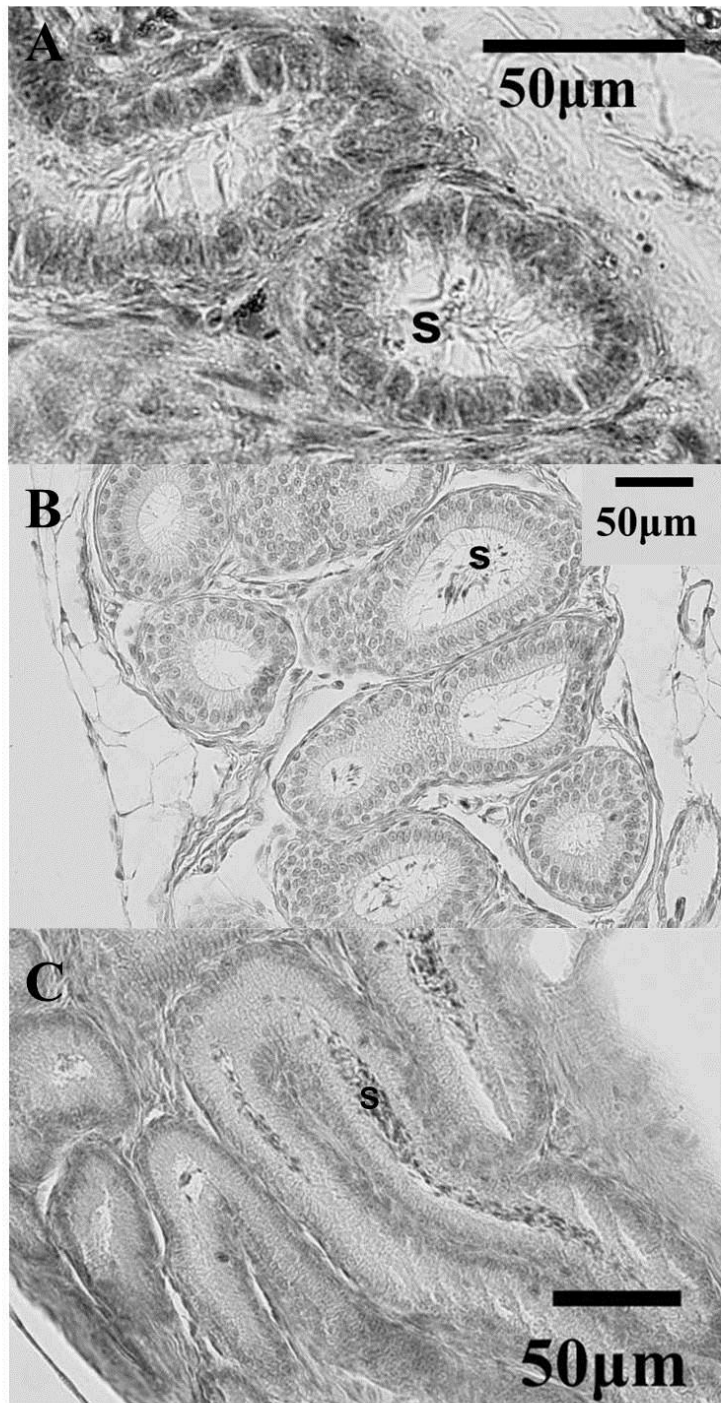


圖 2-6 摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) 雄蝠副睪組織切片變化情形。(A) 1月，副睪管腔中可見到殘存精子 (s)；(B) 3月採獲的一隻個體，副睪管內仍有精子 (s) 存在；(C) 9月，管腔內充滿精子 (s)。

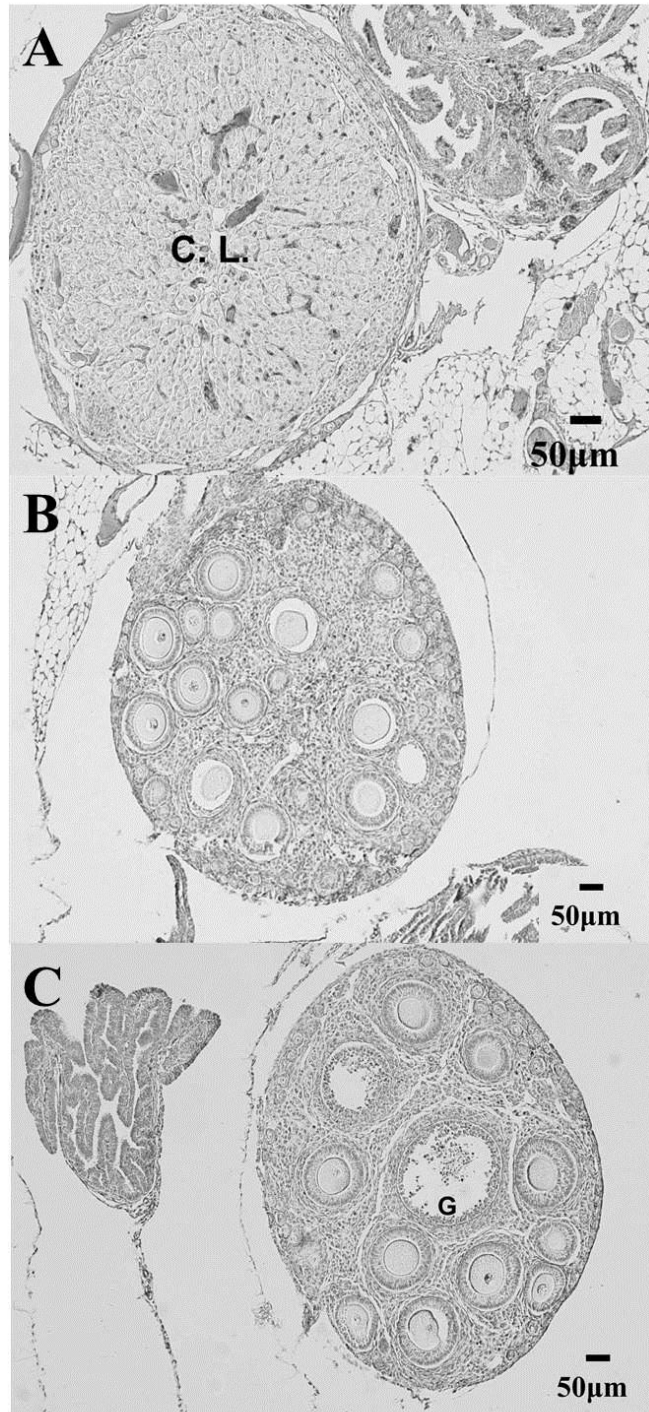


圖 2-7 摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) 雌蝠卵巢組織切片變化情形。(A) 1 月，卵巢中的單一巨大黃體 (c)； (B) 7 月，卵巢中出現許多成長中濾泡； (C) 9 月，卵巢中出現已成熟之葛蘭氏濾泡(G)。

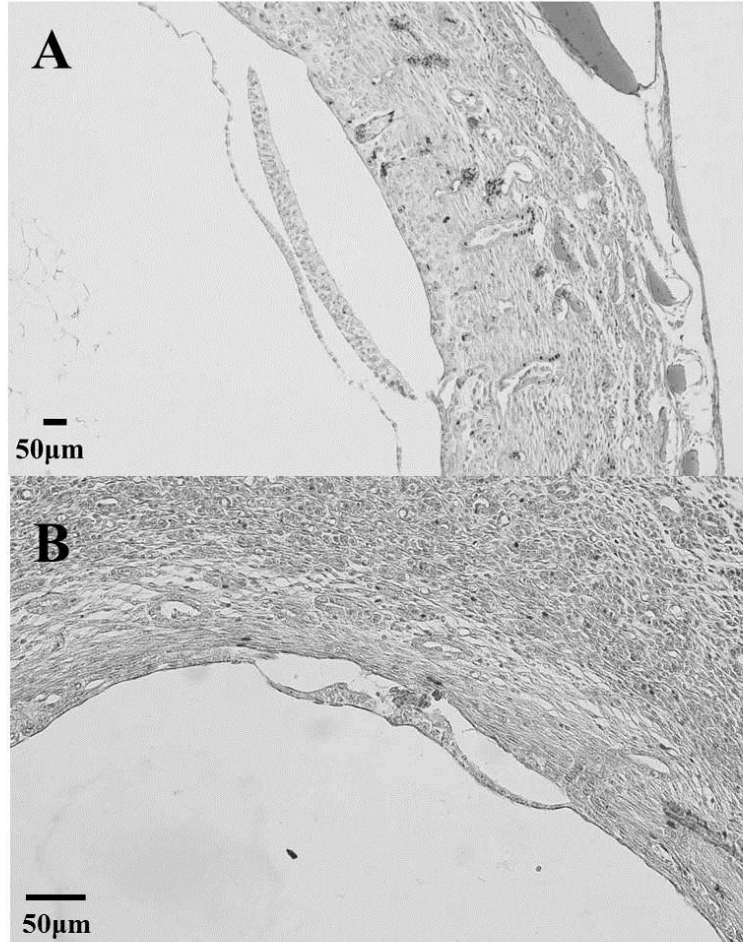


圖 2-8 摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) 雌蝠子宮組織切片變化情形。(A) 1 月，子宮內可見原腸胚 (gastrula) 期之胚胎； (B) 2 月，子宮內胚胎仍屬於囊胚期。

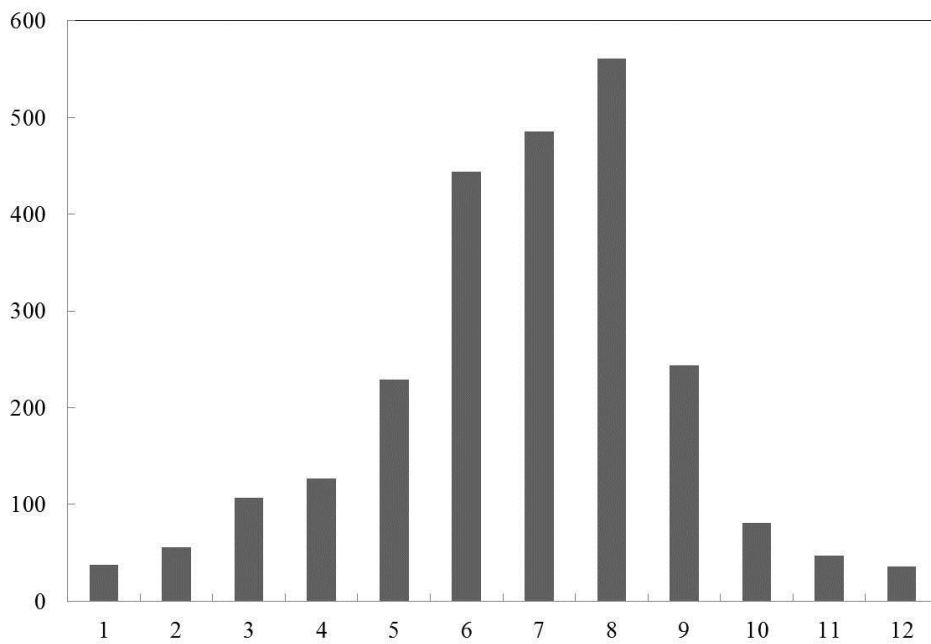


圖2-9 南投縣中寮測站月平均雨量圖 (2003/1-2007/12)
(資料來源：中央氣象局)

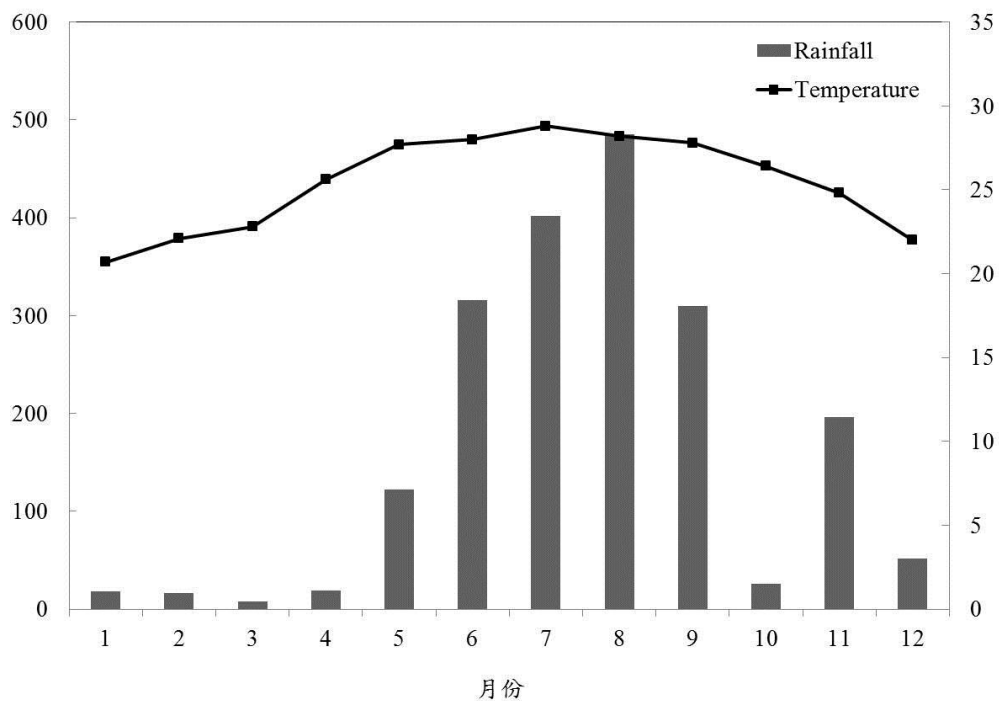


圖2-10 屏東縣恆春測站月平均雨量溫度圖 (2003/1-2007/12)
(資料來源：中央氣象局)

表 2-1 南投縣中寮地區台灣葉鼻蝠雌雄成蝠體重月變化

年份	月份	雄蝠		雌蝠		
		N	平均±SD(g)	N	平均±SD(g)	
2006	3	3	50.7±2.4	3	50.8±5.4	
	4	3	54.9±3.2	3	64.0±3.2	
	5	2	64.4±10.1	3	77.3±4.0	
	6	3	67.7±4.8	3	59.8±0.8	
	7	3	74.2±10.2	3	61.8±1.2	
	8	3	68.8±16.6	3	55.8±2.8	
	9	3	60.8±2.8	3	55.0±1.7	
	10	2	60.0±4.2	3	56.5±4.1	
	11	3	61.0±1.5	3	57.3±5.3	
	12	3	59.2±3.3	3	57.2±2.6	
	2007	1	2	55.0±3.5	3	49.1±4.3
		2	3	55.1±2.9	3	58.7±3.3

表 2-2 屏東縣關山地區摺翅蝠雌雄成蝠體重月變化

年份	月份	雄蝠		雌蝠		
		N	平均±SD(g)	N	平均±SD(g)	
2006	3	4	10.8±0.3	5	11.4±1.1	
	4	5	12.5±0.9	4	13.6±0.3	
	5	5	11.6±0.3	3	14.0±0.4	
	6	5	11.3±0.5	5	11.3±0.9	
	7	5	11.9±0.3	5	11.0±0.7	
	8	-	-	1	11.2	
	9	5	11.8±0.3	3	10.7±0.1	
	10	5	12.4±0.8	5	11.0±0.7	
	11	5	12.6±0.8	5	10.7±0.7	
	12	5	10.1±0.4	5	9.3±0.4	
	2007	1	-	-	-	-
		2	5	12.3±0.6	5	11.3±0.6

第三章 洞穴蝙蝠之生殖賀爾蒙季節性變化探討

摘要

蝙蝠為因應環境與食物的變化而發展出不同的生殖延遲策略，分別為延遲受精、延遲著床與胚胎延遲發育三種。本研究配合第二章生殖切片的結果發現屬於延遲胚胎發育型的台灣葉鼻蝠（雌蝠於秋天交配，受精卵以囊胚細胞期著床後，停止發育或緩慢發育可達5個月之久）在雄蝠體內睪固酮濃度變化從5月的最低值（2.0 ng/ml）開始上升至8月達最高峰（ 54.3 ± 4.7 ng/ml）與生精現象時間（5至8月）互相對應。在雌蝠黃體激素的濃度變化從2月（ 7.8 ± 3.6 ng/ml）開始上升至4月達最高峰（ 27.2 ± 6.8 ng/ml），而在生產過後的6月降至最低值（ 1.9 ± 0.9 ng/ml），亦與停滯胚胎再發育（3至5月）與生產時間（5至6月）互相一致。另外，屬於延遲胚胎著床的摺翅蝠，雄蝠體內睪固酮濃度變化從3至9月均維持在低濃度，而從6月的極低值（ 24.5 ± 7.9 ng/ml）開始上升至10月達最高峰（ 753.2 ± 195.0 ng/ml）與生精現象時間（7月開始）互相對應，隨後下降至12月的極低值 39.4 ± 39.0 ng/ml，而在2月又上升至 274.6 ± 180.4 ng/ml，之後再降至最低的 22.8 ± 12.2 ng/ml。在雌蝠黃體激素的濃度變化從3至5月逐漸升高，4月達高峰 69.5 ng/ml，而5月記錄到之個體濃度最高為 93.5 ng/ml（5月之平均為（ 66.9 ± 23.7 ng/ml）），6月明顯降至最低值（ 1.2 ± 0.3 ng/ml），

一直到 10 月維持一極低水平，11 月稍微上升後 12 月又下降，2 月再度微幅上升 (27.2 ± 6.8 ng/ml)。若同時對映中部地區的族群，摺翅蝠之黃體激素濃度變化在 11 月排卵與受精，2、3 月之後胚胎快速發育，而在 5 至生產過後的 6 月降至最低值，亦與胚胎延遲著床期間（11 至 2 月）與生產時間（5 至 6 月）互相一致。台灣葉鼻蝠和溫帶地區會進行冬眠的物種或族群之生殖延遲的現象相比較，其相同的生殖型式中，生殖激素的調控與變化呈現大致相同的狀況。而台灣南部之摺翅蝠與中部的族群亦大致相似，並且在生殖週期的生殖激素濃度變化上，似乎沒有如日本的族群，具有胚胎著床後的另一個延遲發育期。

關鍵詞：台灣葉鼻蝠、摺翅蝠、延遲胚胎發育、延遲著床、賀爾蒙、
睪固酮、黃體激素

前言

翼手目動物即蝙蝠，為哺乳綱中僅次於齧齒目之第二大目，已超過 1200 種以上。其在棲地、食物的可及性與交配系統（婚配制度）有很大的歧異度(Altringham, 1996; McCracken and Wilkinson, 2000)。不同物種與不同地區在生殖上的時機（timing）、長度（duration）與型式（pattern）也有相當大的差異（Kawamoto, 2003）。

所有溫帶地區的蝙蝠每年只有一個動情週期，即單一動情週期（monoestrus）（Oxberry, 1979; Racey, 1982）。蝙蝠必須在當氣候與食物資源對於幼蝠成長與發育都是最佳狀態的溫暖季節（春季與夏季）的早期時生產，而這是需要生殖與冬眠之間複雜的作用來達成的(Hill and Smith, 1986)。因為無法在短的溫暖季節完成整個生殖過程與幼蝠成長，所以生殖週期的時間必須與冬眠有所重疊。Oxberry（1979）認為溫帶地區蝙蝠科與蹄鼻蝠科蝙蝠的冬眠對其生理上與生殖上具有深遠的影響。大部分的物種中，雄性個體生精作用（spermatogenesis）在夏季達高峰，但交配的行為與附屬器官（如副睪）的發育高峰則是延遲到秋天（Gustafson, 1979; Racey and Entwistle, 2000），而雌性個體的生殖型式則有三種，分別為延遲受精（或稱精子儲存）（delayed fertilization/sperm storage）、延遲著床（delayed implantation）以及延遲胚胎發育（delayed embryonic development）的生殖型式(Altringham,

1996; Racey and Entwistle, 2000)。

而對於這些生殖型式不同的生殖事件，懷孕雌蝠體內內分泌賀爾蒙的濃度變化扮演著重要的調控角色。溫帶地區日本長指蝠 (*Miniopterus schreibersii fuliginosus*) 交配受精後隨即進入冬眠 (11 月)，而在冬眠期間有一段 60 天的胚胎延遲著床期，囊胚於 12 月中旬至 1 月初才開始著床，隨後胚胎進入另一段延遲發育期 (1 月初至 3 月)，血清中黃體激素 (plasma progesterone) 濃度在延遲著床期間並無顯著增加，但在延遲發育期 (亦為冬眠期間) 則顯著較低，冬眠甦醒後的胚胎快速生長期則有顯著的上升 (Kimura, *et al.*, 1987)。在不冬眠亦沒有延遲生殖現象的巴西游離尾蝠 (*Tadarida brasiliensis mexicana*)，血清中黃體激素濃度在懷孕後穩定增加直到懷孕中期，而在分娩後下降 (Jerrett, 1979)。Kimura 等人 (1987) 亦發現在懷孕期間，血清中黃體激素的濃度與黃體的體積變化有密切的關連。南非的摺翅蝠 (*Miniopterus shreibersii natalensis*) 亦為延遲著床型，血清中黃體激素濃度則是有兩個高峰，在延遲著床期間持續增加，胚胎著床時達到高峰，隨後下降，另一個高峰發生在受精後第 216-222 天。van der Merwe 與 van Aarde (1989) 發現第二個高峰與胎盤重量的增加有顯著的一致性。

在胚胎延遲發育的加州大耳蝠 (*Macrotus californicus*)，血清中

黃體激素在懷孕期有兩個高峰，第一個高峰出現在前三個月，第二個高峰在分娩前半個月。Burns 與 Easley (1977) 認為前者與胎盤的形成有關，隨後進入胚胎延遲發育期，黃體激素濃度下降，後者則與胚胎快速發育相一致。Burns 與 Wallace (1975) 指出，雌激素 (estrogen) 與黃體激素在著床時期突然的增加可能為了促進著床的過程以及絨毛膜尿囊胎盤 (chorioallantoic placenta) 的發育。

在蝙蝠中，體內黃體激素兩個主要來源為黃體與胎盤，而黃體激素的主要功能為促進子宮內膜增厚與分泌，抑制子宮肌層的收縮以維持懷孕 (Vander, *et al.*, 1990)。而其濃度變化應與胚胎之著床與發育有非常密切的關連。

台灣目前已知的蝙蝠生殖週期皆為組織學切片的探討，其中屬於延遲著床型者為摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) (黃, 2000)，雄蝠生精現象於 12 月中旬停止，2 月初副睪中已無精子存在。雌蝠並不冬眠，胚胎游離於子宮中達 3 個月之久，於 1 月中旬始觀察到著床之胚胎，不過該研究並無觀察到如溫帶地區日本長指蝠胚胎著床後尚有一段延遲發育的情形。另外，屬於胚胎延遲發育者為台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) (陳, 1998)，雄蝠生精現象於 8 月底停止，而同時期副睪中亦無精子存在，9 月以後睪丸與副睪皆已萎縮。雌蝠於 8 月下旬卵巢中出現黃體，同時於子宮中發現游離的桑椹胚，顯示

雌雄蝙蝠之生殖呈現高度同步現象。受精後胚胎隨即著床，但一直到隔年 2 月底，皆處於原腸期（gastrula stage）之階段，3 月後快速發育，5 月下旬生產，胚胎著床後有長達 6 個月的發育停滯期。

位於亞熱帶的台灣，蝙蝠並無如溫帶地區有冬眠的現象，在冬天氣溫較高時亦有活動的跡象，僅寒流來臨的期間有較長時間的休眠（torpor）現象（黃，2000）。雖然亦存在有生殖延遲，延遲長短卻略有不同，其中台灣中部的摺翅蝠族群並無如日本長指蝠之同時具有兩種延遲之型式，且並無進一步針對生殖激素的濃度變化之研究。而在和溫帶地區的物種或族群，低溫與冬眠的不同環境下之生殖延遲的現象，台灣蝙蝠的兩種生殖延遲型式其生殖激素的調控變化與生殖事件是否不同，值得深入研究。因此，本研究的主要目的為：利用酵素鏈結免疫吸附法（Enzyme-linked Immunosorbent Assay, ELISA），分別探討台灣葉鼻蝠與摺翅蝠，其生殖內分泌激素黃體激素（progesterone）與睪固酮（testosterone）整年的濃度變化的情形，並比較不冬眠的台灣蝙蝠與溫帶地區冬眠蝙蝠之相同延遲型式之下體內生殖激素濃度變化與生殖事件是否存在不同的對映情形。

材料與方法

一、蝙蝠採集

本研究採集地點與第二章之地點相同，自 2006 年 3 月至 2007 年 2 月，每月至南投縣中寮地區與屏東縣恆春鎮關山地區採集蝙蝠樣本。因台灣葉鼻蝠雌雄成蝠具有非常高度之生殖同步現象（陳，1998），故本實驗降低取樣數，每個月至實驗洞穴採集雌雄成蝠各 3 隻個體。而摺翅蝠則每個月採集雌雄成蝠各 5 隻。於白天蝙蝠尚未離巢時，進入洞穴以手操網直接捕捉棲息於洞內之個體，捕捉到蝙蝠後即迅速離開，以減少停留於洞穴內之時間，進入洞穴次數以不超過兩次為原則，所有採集個體以成蝠為主。而所採得之蝙蝠樣本，除進行生殖週期之組織學切片研究，另外抽取全血進行本研究之生殖賀爾蒙分析之用。

研究期間 2006 年 8 月份與 2007 年 1 月份均因不明原因，致關山坑道裡摺翅蝠族群大量消失，僅於 2006 年 8 月捕獲 1 隻雌蝠，2007 年 1 月份坑道內則無蝙蝠棲息。

本研究採集之標本均送往國立台中自然科學博物館做成頭骨、毛皮或浸液標本保存。

二、生殖激素之測定

採集之蝙蝠在 4 小時內，使用乙醚麻醉後均記錄其性別、前臂長、體重、尾長、含爪拇指長、耳長、後足長、脛骨長與生殖狀況等外部資料，隨後以心臟穿刺法抽取全血，以 3,000rpm 在 4 °C 下離心 10

分鐘，隨後將血清分離出，置於-20°C 狀態下保存。以酵素鏈結免疫吸附分析法 (Enzyme-linked Immunosorbent Assay, ELISA) (R&D Systems, Inc, USA)測定血清中之睪固酮 (testosterone) 與黃體激素 (progesterone) 之濃度。使用人類血清之睪固酮與黃體激素之套組，以光度計 (吸光值 450nm) 酵素免疫判讀機 (μ Quant microplate reader, Bio-Tek, Winooski, USA) 測定。

結果

一、台灣葉鼻蝠

每月雄蝠體重的變化在 7 月時為最重，重量為 74.2 ± 10.2 克，最輕的月份在 3 月時，體重為 50.7 ± 2.3 克 (圖 3-1A)；雌蝠體重在 1 月最低，為 49.1 ± 4.3 克，最重在 5 月，重量為 77.3 ± 4.0 克 (圖 3-1B)。

雄蝠血清中睪固酮濃度表現出明顯的季節性的變動，在無生精現象的 3 至 5 月間出現最低值為 2.0 ± 0.0 ng/ml，生精現象開始的 5 月以後至 6 月明顯升高，持續上升至 8 月達最高為 54.3 ± 4.7 ng/ml，8 月以後生精現象停止，睪固酮濃度亦隨之下降 (圖 3-2A)。

台灣葉鼻蝠雌蝠血清中黃體激素濃度從 3 月的 13.9 ± 11.5 ng/ml 之後逐漸升高，4 月達最高為 27.2 ± 6.8 ng/ml，5 月生產後下降至 16.8 ± 1.0 ng/ml，6 月降至最低為 1.9 ± 0.9 ng/ml，7 月以後至 9 月又逐漸上

升至 11.6 ± 2.5 ng/ml，隨後再次下降，呈現雙峰式濃度變化型式（圖 3-2B）。

二、摺翅蝠

每月雄蝠體重的變化不大，在 11 月時為最重，重量為 12.6 ± 0.8 克，最輕的月份在 12 月時，體重為 10.1 ± 0.4 克（圖 3-3A）；雌蝠體重在 12 月最低，為 9.3 ± 0.4 克，最重在 5 月，重量為 14.0 ± 0.4 克（圖 3-3B）。

雄蝠血清中睪固酮濃度在 3 至 6 月間變化不大，7 月以後持續上升，10、11 月達最高值 753.2 ± 195.0 ng/ml，12 月降至極低值 39.4 ± 39.0 ng/ml，而在 2 月又有另一較小之高峰為 274.6 ± 180.4 ng/ml（圖 3-4A）。

雌蝠血清中黃體激素濃度從 3 逐漸升高至 5 月達最高 67.0 ± 23.9 ng/ml，6 月明顯降至最低值 1.2 ± 0.3 ng/ml，一直到 9 月維持於一極低水平，11 月稍微上升至 8.8 ± 3.4 ng/ml，隨後 12 月又下降。2 月以後再度微幅上升（圖 3-4B）。

討論

一、台灣葉鼻蝠

著床後胚胎的停滯或緩慢發育在哺乳動物間是特有的，而且在蝙蝠中也只有少數種類被報導（Mead, 1993, Krishna, 1999）。本研究之

台灣葉鼻蝠屬於胚胎延遲發育的現象，懷孕期約是9個月，主要是胚胎著床後停留於原腸胚期（gastrula stage）達5個月之久。

在雄蝠體內睪固酮濃度變化上，5至6月逐漸升高，一直持續到8月，這與生精現象時間相對映，8月以後濃度下降，生精作用也停止。在雌蝠黃體激素的濃度變化上，在胚胎開始延遲發育的10月之後，濃度皆很低，直到3月後快速升高，此時亦為胚胎開始加速發育階段，至4月達高峰，5月幼蝠出生後濃度下降，6月降至最低。

Fleming(1971)曾推測牙買加果蝠（*Artibeus jamaicensis*）胚胎延遲發育的原因是因為在延遲的期間黃體沒有明顯的成長，所以只有少量的黃體分泌素（luteotrophic hormone）可以作用，因此間接造成黃體激素濃度下降而延緩了胚胎的發育。

台灣葉鼻蝠與胚胎延遲發育的加州大耳蝠（*Macrotus californicus*）相類似，血清中黃體激素在懷孕期有兩個高峰，第一個高峰出現在前三個月，第二個高峰在分娩前半個月。Burns 與 Easley（1977）認為前者與胎盤的形成有關，隨後進入胚胎延遲發育期，黃體激素濃度下降，後者則與胚胎快速發育相一致。Burns 與 Wallace（1975）指出，雌激素（estrogen）與黃體激素在著床時期突然的增加可能為了促進著床的過程以及絨毛膜尿囊胎盤（chorioallantoic placenta）的發育。Banerjee 等人（2009）推測，在印度犬果蝠（*Cynopterus sphinx*）中，

血液中黑色素 (melatonin) 濃度的上升與卵巢萎縮期相一致，並藉由抑制黃體激素的合成而造成延遲發育的現象。

另外，亦有實驗指出，胚胎著床後發育的速率之變異性，由母蝠的體溫來決定，且被食物的可及性影響 (Bradshaw, 1962, Racey, 1973)。在飼養中的歐亞家蝠 (*Pipistrellus pipistrellus*)，當升高溫度則加速了胚胎在著床後的發育，然而，若降低飼養的溫度與所供應食物的縮減之共同作用下，會有更慢的發育情形 (Racey, 1973)，日本的摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) 亦是 (Kimura and Uchida, 1983)。

雖然胚胎延遲發育是演化上要確保新生兒的存活率而發展出來的策略，胚胎延遲的開始、維持以及結束 (繼續發育) 是受到環境、神經內分泌以及卵巢與子宮的複雜機制來調節的 (Anthoy, 2000, Heideman, 2000, Martin and Bernard, 2000, Lopes *et al.*, 2004)。Meenakumari 等人 (2009) 指出，胚胎休眠的現象是哺乳動物中極為少見的生殖延遲型式，而且僅於蝙蝠中被證實。在基因和賀爾蒙層次的調控上，是比其他兩種生殖延遲型式來得複雜。

二、摺翅蝠

在溫帶地區，大部分蝙蝠是食蟲性 (insectivorous) 的物種，在生殖型式上為季節性的單一動情週期，並於秋天交配。大部分種類的

雄蝠睪丸的生精作用在夏季達高峰，但交配的行為與附屬器官的發育則是延遲到秋天才開始 (Racey and Entwistle, 2000)。而在延遲著床生殖策略的物種中，雌蝠以懷孕早期的未著床囊胚 (blastocyst) 期胚胎進入冬眠，直到隔年春天甦醒後隨即著床並發育。台灣中部的摺翅蝠即屬於胚胎延遲著床之生殖策略 (黃, 2000)。

因本實驗之組織學切片所得到的結果較不足，但大致與黃雲清 (2000) 之結果相似，因此若將所測得之賀爾蒙之結果與其對照，在雄蝠體內睪固酮濃度變化上，9 月之後迅速升高，這與生精現象時間相對映，11 月以後濃度又迅速下降，生精作用也停止。而在 3 月的一隻個體的睪丸切片中，發現正處於生精現象的時期，細精管與副睪管中皆有精子存在，對照睪固酮濃度發現，在 2 月記錄到從 12 月之後的另一個高峰，隨後在 3 月再次降至極低值。這個發現與位於南緯約 33 度的南非之摺翅蝠 (*M. schreibersii*) 族群相同 (Bernard *et al.*, 1991)，在生殖週期的不活動期 (reproductive inactivity) 出現了另一個睪固酮濃度高峰，而這現象的生物學意義至今仍未知。而在台灣南部 (北緯約 21 度) 的族群，在 2 月記錄到睪固酮濃度明顯的上升，同時於 3 月發現處於生精現象的其中一隻個體推測，是否更接近熱帶的台灣南部之族群，存在著某種程度的生殖週期過渡型式之潛力，值得進一步追蹤研究。

在雌蝠黃體激素的濃度變化上，3月到4月迅速升高，5月稍微下降，而從6月（生產後）記錄到最低值之後，一直到10月皆維持在低濃度的狀態，而在11月稍微升高，此時應為雌蝠排卵與受精之期間，12月時濃度再次下降，一直到3月之前皆維持在極低濃度，這與胚胎延遲著床期亦相一致。Racey與Entwistle（2000）整理了不同緯度（日本、澳洲與南非）的摺翅蝠之生殖週期黃體激素變化，除了發現日本與澳洲的族群在延遲胚胎著床後更存在有胚胎延遲發育期，黃體激素濃度在受精時均稍微升高，而受精後與胚胎延遲著床期維持在低濃度狀態，並且與非懷孕個體濃度無顯著差異。而在日本與澳洲族群，因為胚胎延遲著床後再進入延遲發育期，所以黃體激素濃度仍維持極低值。而所有族群在胚胎發育期時，濃度皆上升至幼蝠出生前一個月達最高值。本研究之結果與上述之族群濃度變化相似。

台灣位於亞熱帶，至今已發現至少有35種蝙蝠（鄭等，2010），其中已被證實存在三種生殖延遲的型態，分別為東亞家蝠（*Pipistrellus abramus*）為精子儲存（可，1995）；台灣葉鼻蝠（*Hipposideros terasensis*）為延遲胚胎發育（陳，1998）；摺翅蝠（*Miniopterus schreibersii*）為胚胎延遲著床（黃，2000），然而，除了本研究，皆缺少賀爾蒙的進一步分析。

本研究乃針對台灣葉鼻蝠與摺翅蝠之兩種賀爾蒙與生殖事件的

探討，至於細胞內分子層次的作用機轉如賀爾蒙或其他相關因子如何作用於影響胚胎細胞停止、開始發育或細胞分裂、分化與增生，則需進行更詳細的細胞與分子生物學研究。

參考文獻

可文亞，1995。南台灣屏東地區東亞家蝠生殖週期之研究，東海大學生物學研究所碩士論文，57 頁。

陳家鴻。1998。南投縣中寮地區台灣葉鼻蝠生殖生態學研究。私立東海大學生物學系碩士論文。67 頁。

黃雲清。2000。南投地利地區摺翅蝠體溫調節之研究。私立東海大學生物學系碩士論文。68 頁。

鄭錫奇，方引平，周政翰。2010。台灣蝙蝠圖鑑。行政院農業委員會特有生物研究保育中心。143 頁。

Altringham, J. D. 1996. Birth, development, and survival. Pp. 140-154. *In* Bats Biology and Behavior(J. D. Altringham, ed.). Oxford University Press, New York.

Anthony, E. L. P. 2000. Endocrinology of reproduction in bats: central control. Pp. 1-26. *In* Reproductive Biology of Bats(E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, London.

Banerjee, A., Meenakumari, K. J., Udin, S. and Krishna, A. 2009. Melatonin regulates delayed embryonic development in the

- short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*. *Reproduction*. 138: 935-944.
- Bernard, R. T. F., Bojarski, C. and Millar, R. P. 1991. Patterns of Leydig cell and LH gonadotroph activity, and plasma testosterone concentrations in the seasonally reproducing Schreibers' long-fingered bat (*Miniopterus schreibersii*). *Journal of Reproduction and Fertility*. 91:479-492.
- Bradshaw, G. V. R. 1962. Reproductive cycle of the California leaf-nosed bat *Macrotus californicus*. *Science*. 136: 645-646.
- Burns, J. M. and Easley, R. G. 1977. Hormonal control of delayed development in the California leaf-nosed bat, *Macrotus californicus*. III. Changes in plasma progesterone during pregnancy. *General and Comparative Endocrinology*. 32: 163-166.
- Burns, J. M. and Wallace, W. E. 1975. Hormonal control of delayed development in *Macrotus californicus*. *Science* 136: 645.
- Fleming, T. H. 1971. *Artibeus jamaicensis*: delayed embryonic development in a neotropical bat. *Science*. 171: 402-404.
- Gustafson, A. W. 1979. Male reproductive patterns in hibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility*. 56: 317-331.
- Heideman, P. D. 2000. Environmental regulation of reproduction. Pp. 469-499. *In* *Reproductive Biology of Bats*(E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, London.
- Hill, J. E. and Smith, J. D. 1986. Reproduction and development. Pp.87-10. *In* *Bats: a natural history* (Hill, J. E. and J. D. Smith, 2nd ed.). University of Texas Press, Austin.

- Jerrett, D. P. 1979. Female reproductive patterns in hibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility*. 56: 369-378.
- Kawamoto, K. 2003. Endocrine control of the reproductive activity in hibernating bats. *Zoological Science*. 20: 1057-1069.
- Kimura, K. and Uchida, T. A. 1983. Ultrastructural observations of delayed implantation in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii fuliginosus*. *Journal of Reproduction and Fertility*. 69: 187-193.
- Kimura, K., Takeda, A. and Uchida, T. A. 1987. Changes in progesterone concentrations in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii fuliginosus*. *Journal of Reproduction and Fertility*. 80: 59-63.
- Krishna, A. 1999. Reproductive delays in chiropterans. Pp. 410-421. *In* Topics in endocrinology and reproduction (K. P. Joy, A. Krishna and C. Haldar, eds). Narosa Publishing House, India.
- Lopes, F. L., Desmarais, J. A. and Murphy, B. D. 2004. Focus on implantation: embryonic diapause and its regulation. *Reproduction*. 128: 669-678.
- Martin, L. and Bernard, R. T. F. 2000. Endocrine regulation of reproduction in bats: the role of circulating gonadal hormones. Pp.27-64. *In* Reproductive Biology of Bats (E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, London.
- McCracken, G. F. and Wilkinson, G. S. 2000. Bat mating systems. Pp. 321-362. *In* Reproductive Biology of Bats (E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, London.

- Mead, R. A. 1993. Embryonic diapauses in vertebrates. *Journal of Experimental Zoology*. 266: 629-641.
- Meenakumari, K. J., Banerjee, A. and Krishna, A. 2009. Luteal cell steroidogenesis in relation to delayed embryonic development in the Indian short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*. *Zoology* 112: 151-159.
- Oxberry, B. A. 1979. Female reproductive patterns in hibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility*. 56: 359-367.
- Racey, P. A. 1973. Environmental factors affecting the length of gestation in heterothermic bats. *Journal of Reproduction and Fertility*, Supplement. 19:175-189.
- Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 57-104. *In Ecology of bats*(T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York.
- Racey, P. A. and Entwistle, A. C. 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. Pp. 363-414. *In Reproductive Biology of Bats*(E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, London.
- Van der Merwe, M. and Van Aarde, R. J. 1989. Plasma progesterone concentrations in the female natal clinging bat (*Miniopterus schreibersii natalensis*). *Journal of Reproduction and Fertility*. 87: 665-669.
- Vander, A. J., Sherman, J. H. and Luciano, D. S. 1990. *Human Physiology*. 5th ed. McGraw-Hill Publishing Company Press, New York.

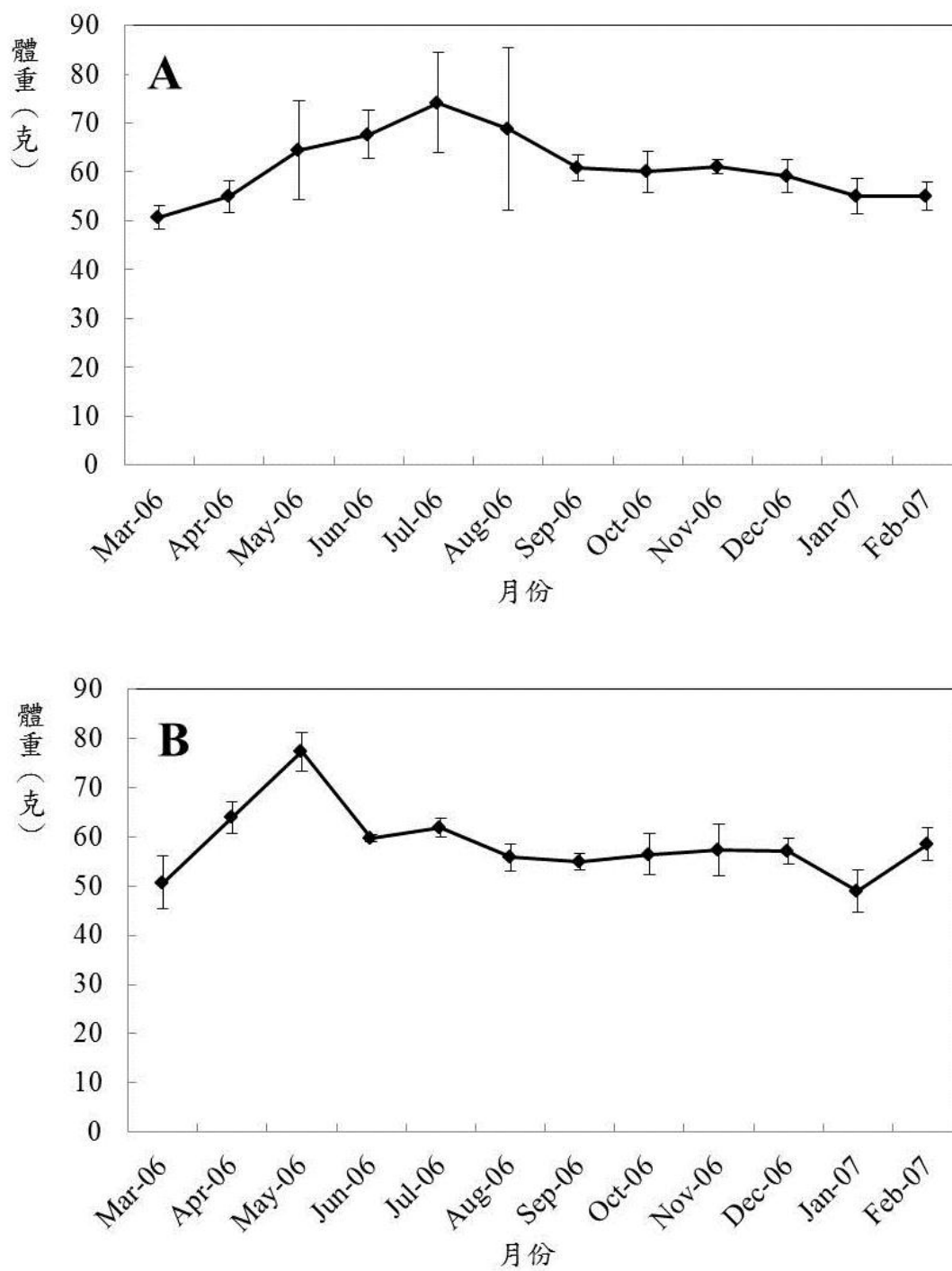


圖 3-1 台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 雄蝠 (A) 與雌蝠 (B) 體重月變化 (2006 年 3 月至 2007 年 2 月)

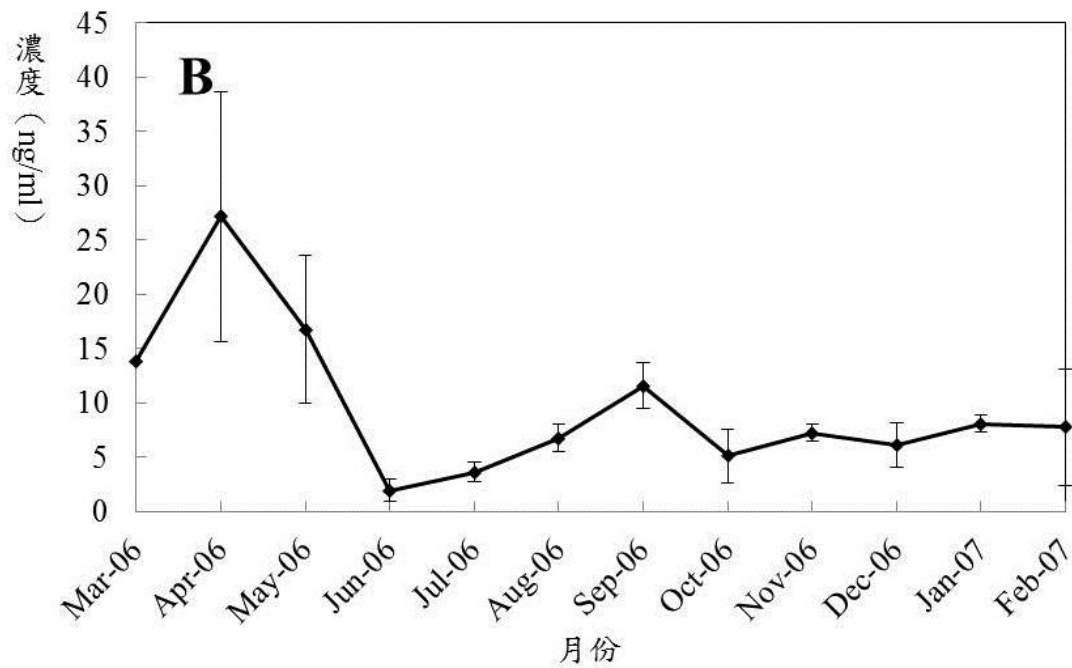
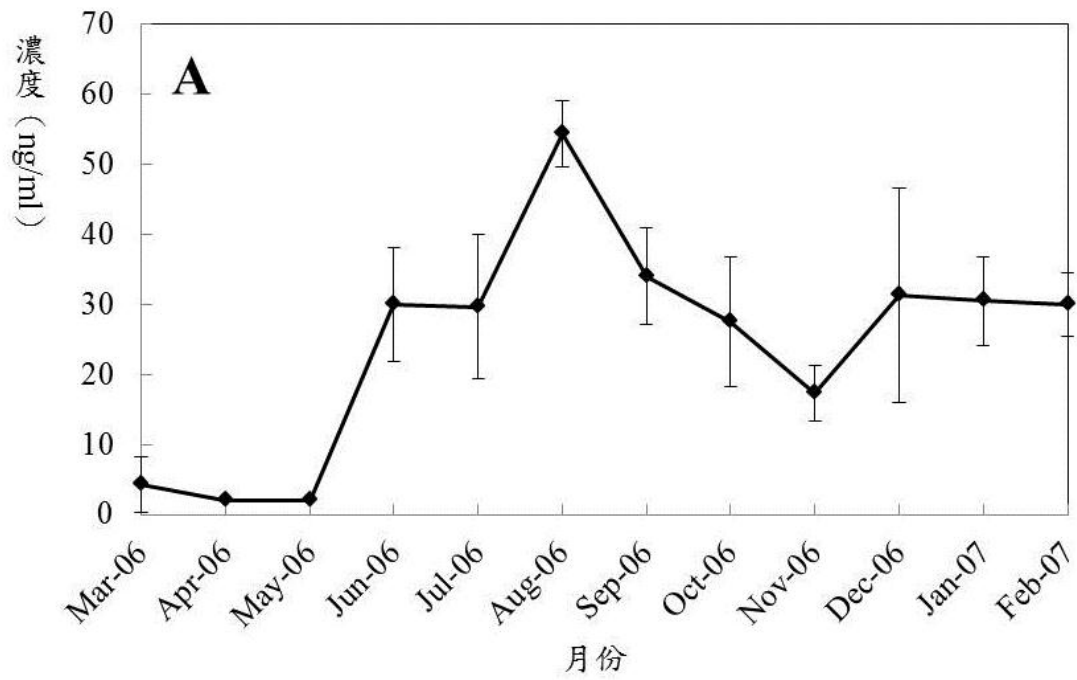


圖 3-2 台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 雄蝠血液中睪固酮 (testosterone) 濃度月變化 (A) 與雌蝠血液中黃體激素 (progesterone) 濃度月變化 (B) (2006 年 3 月至 2007 年 2 月)

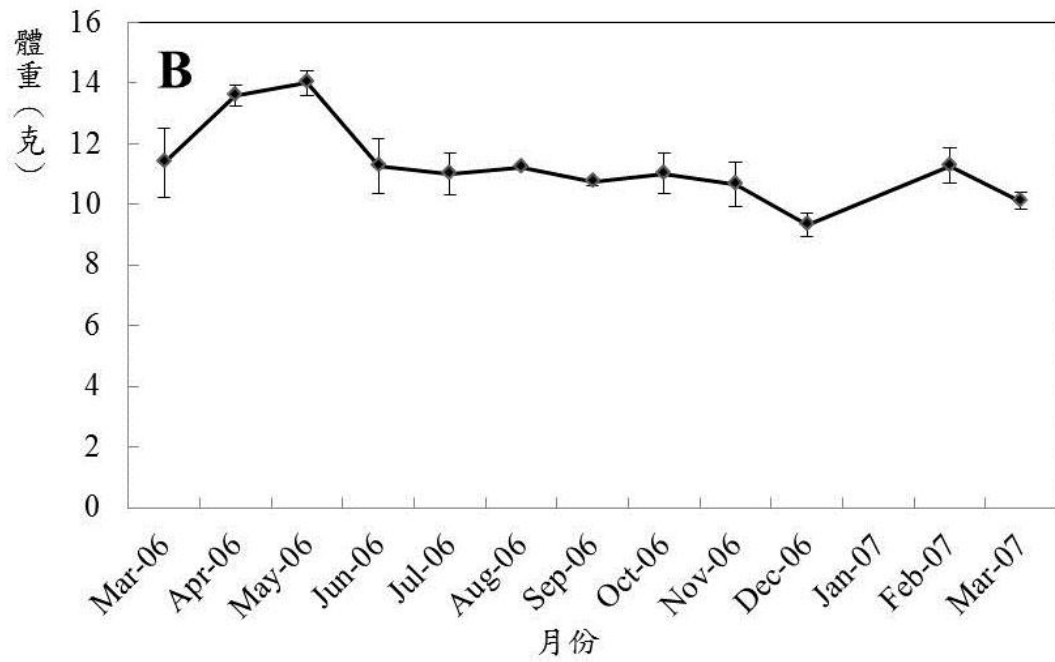
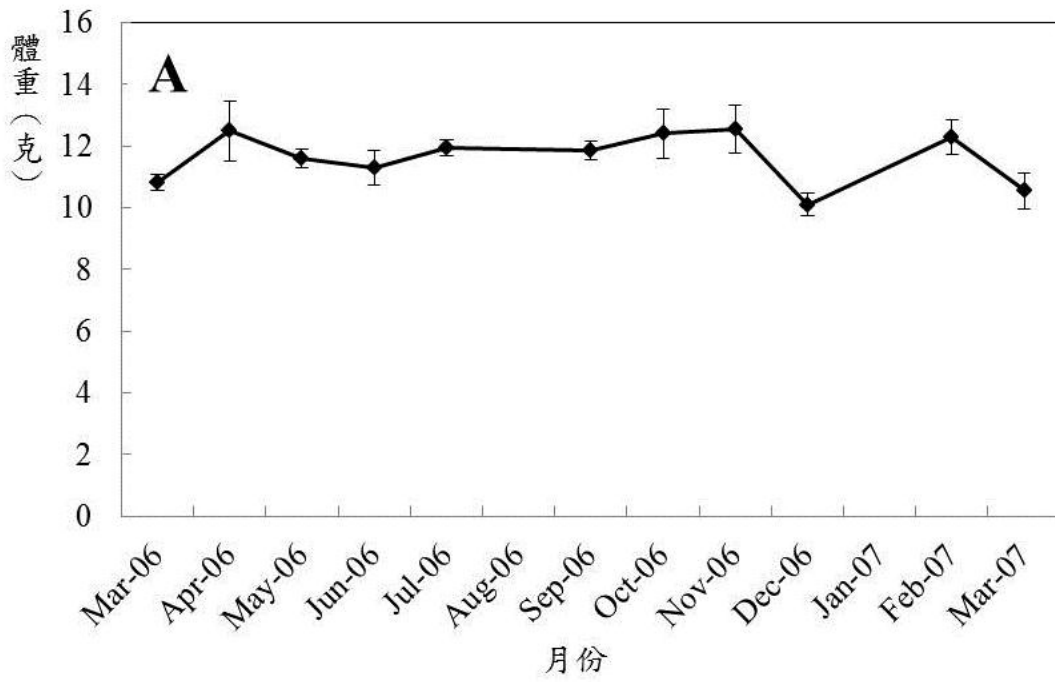


圖 3-3 摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) 雄蝠 (A) 與雌蝠 (B) 體重月變化 (2006 年 3 月至 2007 年 3 月)

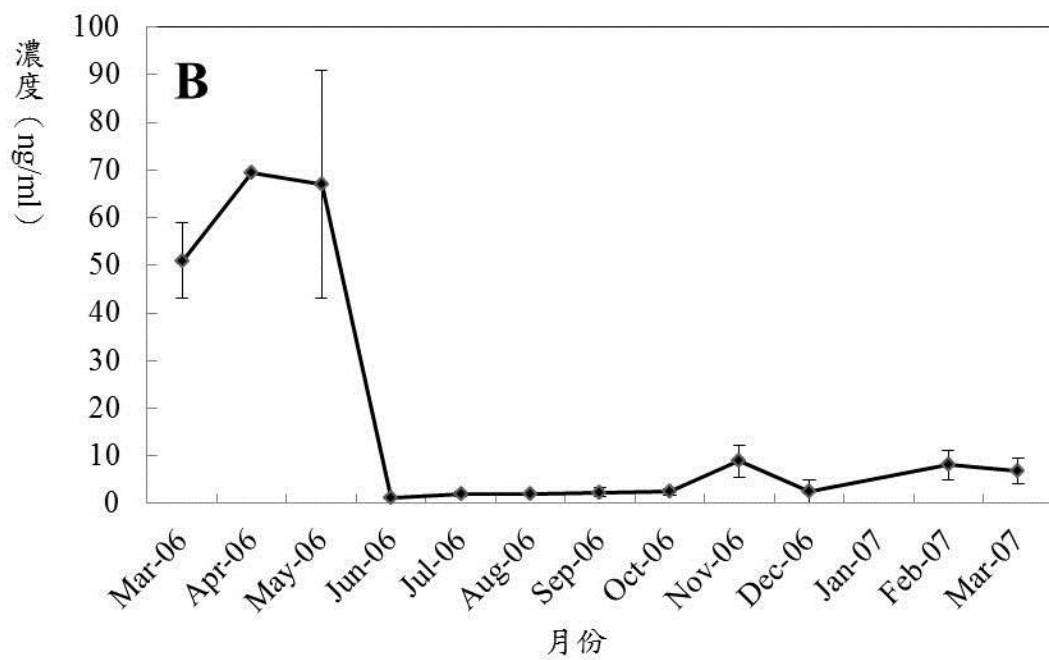
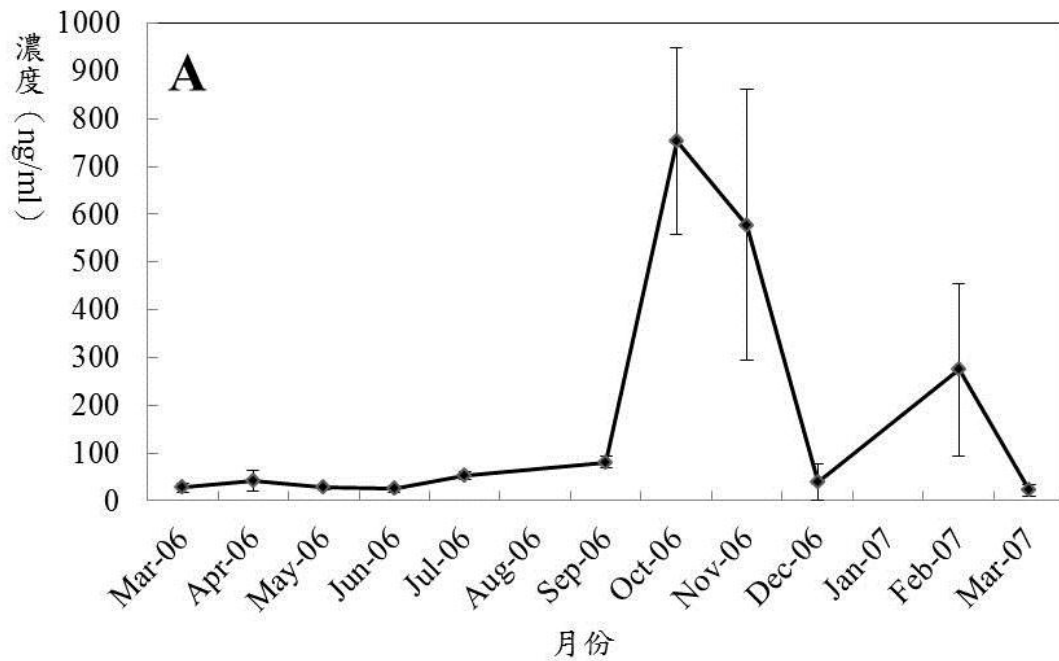


圖 3-4 摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) 雄蝠血液中睪固酮 (testosterone) 濃度月變化 (A) 與雌蝠血液中黃體激素 (progesterone) 濃度月變化 (B) (2006 年 3 月至 2007 年 3 月)

第四章 森林性蝙蝠之生植物候學研究

摘要

本研究於 2008 年 1 月至 2011 年 12 月於苗栗縣泰安鄉雪見地區進行森林性蝙蝠之標放調查，並記錄其整年的生殖狀態之變化，共捕獲 888 隻次個體，累計有 3 科 22 種蝙蝠。本研究除了得到本區優勢物種為台灣長耳蝠、台灣管鼻蝠與寬吻鼠耳蝠外，並記錄到 8 種雌蝠在本區進行生殖育幼。由累積 4 年的調查資料可知，台灣中部中海拔山區森林性蝙蝠雄蝠睪丸於 6 月份開始腫脹，11 月之後逐漸萎縮，副睪於 10 月之後陸續有明顯及腫脹的情形，而在 3 月之後完全萎縮，推測雄蝠睪丸之生精現象大致開始於 5 至 7 月份，結束於 11 月份；而副睪中精子儲存期間可以從 10 月份持續到隔年 2 月。雌蝠則於 3 月陸續被發現懷孕個體，6 月之後進入生產後泌乳期，6 月下旬至 9 月陸續捕獲當年出生之幼蝠，9 月以後則無任何明顯之生殖活動，因此顯示雌蝠為季節性的生殖型式，每年只生產一次，即單一動情週期。另外，共記錄了 9 種雄蝠與 2 種雌蝠之性成熟時間皆大於 13 個月。依據調查結果，推測台灣管鼻蝠、姬管鼻蝠、金芒管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠、山家蝠與台灣長耳蝠等至少 6 種中海拔森林性蝙蝠，生殖型式應屬於延遲受精型的生殖策略。

關鍵詞：森林性蝙蝠、生植物候學、性成熟、延遲受精

前言

生殖的時間點與每年的生產次數是物種的生活史策略中主要的決定因子之一，也是在物種有限的壽命，可以讓基因延續至下一代時能達到最大的適應度 (Stearns, 1992)，例如若幼蝠的出生與食物量的高峰時間有相關連，則有較大的優勢，而且較早的生產影響的將是幼蝠的存活與對環境的適應。

熱帶地區的大多數蝙蝠種類，因為氣候與食物資源較沒有限制，每年具有 2 個甚至 3 個以上的動情週期 (Hill and Smith, 1986)，而在有些熱帶地區，因為雨季的關係而造成了食物資源 (昆蟲或植物) 的物候變化也有單一動情 (monoestrus) 的現象存在 (Happold and Happold, 1990)，生殖方面也有延遲現象產生 (McWilliam, 1988)。在溫帶地區，所有的蝙蝠均為季節性的單一動情週期 (seasonal monoestrus)，由許多物種的生殖時序顯示他們的食物資源呈現季節性變動 (Racey, 1982)。位處亞熱帶的台灣，台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 生殖的研究上，亦顯示為季節性的單一動情週期 (陳, 1998)，且雌雄個體間的生殖型式是同步的，交配後隨即受精與懷孕，而東亞家蝠 (*Pipistrellus abramus*) (可, 1995) 與摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) (黃, 2000) 的研究上亦顯示其為單一動情週期，雖採取不同的生殖策略，但每年幼蝠出生的季節皆一致。在許多研究也指出，幼蝠的出

生是伴隨著雨季的開始而相一致的 (Menzies, 1973; McWilliam, 1982, 1988; Churchill, 1995; 陳, 1995; 陳, 1998; Estrada and Coates-Estrada, 2001)。

台灣位於亞熱帶，屬於哺乳動物中翼手目的蝙蝠目前已知有 35 種 (表 4-8)，包含大蝙蝠科 3 種、蹄鼻蝠科 2 種、葉鼻蝠科 2 種、蝙蝠科 27 種以及游離尾蝠科 1 種 (鄭與張簡, 2008; 鄭等, 2010)。而這些種類中，僅其中少數洞穴型、家居型與樹棲型且分布較普遍、觀察或取樣較容易之物種，其行為、生殖生態物候學的觀察與研究被進行，如東亞家蝠 (盧, 1988; 陳, 1993; 可, 1995)、台灣葉鼻蝠 (陳, 1998; 何, 2000; 邱, 2000; 鄭, 2004)、無尾葉鼻蝠 (方與鄭, 2011)、台灣小蹄鼻蝠 (黃, 1999)、摺翅蝠 (黃, 2000)、金黃鼠耳蝠 (沈, 1996; 楊, 1996; 張, 2007; Ho, 2008)、台灣鼠耳蝠 (黃與蔡, 2001)、高頭蝠 (龍, 1999)、彩蝠 (江, 2006)，其他廣泛分布在台灣中、高海拔山區的森林性蝙蝠之研究亦僅有針對其族群調查與巢箱設置 (林, 2008)、族群及夜間活動模式監測 (鄭等, 2009)、物種組成與環境因子之探討 (張, 2009) 與共域鼠耳蝠屬與管鼻蝠屬蝙蝠之資源利用區隔之研究 (李, 2009)，對於台灣山區森林性蝙蝠的整年生殖動態之物候學研究幾乎闕如。本研究選擇於台灣中部中海拔的雪見地區森林中，進行持續 4 年的蝙蝠物種調查與標放研究，記錄其物種組成與變

化，並以外形質的紀錄與針對重複捕捉個體的持續追蹤，了解位於亞熱帶台灣的中海拔山區森林性蝙蝠之整年生殖狀態，並探討在其生殖物候上，是否因為氣候的特性類似溫帶地區而所有物種均與溫帶地區蝙蝠一樣，為季節性的單一動情週期，且有生殖同步現象，抑或存在某些差異。並配合東亞家蝠為精子儲存型（可，1995）、台灣葉鼻蝠為胚胎延遲發育型（陳，1998）、摺翅蝠為胚胎延遲著床型（黃，2000）之組織學研究資料，來判斷這些物種可能的生殖型式。

材料與方法

一、 實驗地描述

本研究地點位於苗栗縣泰安鄉海拔約 1900 公尺的雪霸國家公園雪見遊憩區（121° 0' 44.49" E，24° 25' 33.08" N）內，本區佔地 9 公頃，地處嶺線，地形平坦，長期維持闊葉樹林極盛現象，森林內保存各種齡級的樹木，森林社會層次複雜而完整，植物種類歧異度高，林床植物豐富（歐，1996）。本區林型屬於針闊葉混合林，亦為中海拔典型的樟櫟群叢植物社會。

二、 研究方法

本研究使用捕捉蝙蝠用之豎琴網 2 具，架設地點位於雪見遊憩區距離遊客中心約 150 公尺的針闊葉混合林中。距離網具架設點約

30 公尺處為一小溪溝，水量不穩定，冬季偶會乾涸。另一架設點距離備用水塔約 30 公尺處。調查期間於傍晚前架設豎琴網進行整夜調查，每調查日於 19:00 至 21:00 均每小時查網一次，另外於隔日清晨 06:00 再次查網。夜間捕獲之個體隨即進行測量與上翼環後釋放，而清晨捕獲之個體皆於當日傍晚再行釋放。

調查期間自 2008 年 1 月至 2011 年 12 月，每個月進行至少連續 5 個捕捉夜的調查。捕獲蝙蝠後，均進行物種鑑定並記錄其性別、測量其外部形質如前臂長、體重、拇指長、腳脛長、後腳長等(圖 4-1)，並記錄其生殖狀況如雄蝠睪丸是否腫大、副睪是否明顯、雌蝠懷孕與否及乳房是否腫脹以及乳頭、擬乳頭(蹄鼻蝠科與葉鼻蝠科蝙蝠)是否明顯，幼蝠則以前肢指骨間軟骨帶之有無據以判斷。測量、拍照與記錄完成後，除懷孕個體，其餘均剪取一小塊翼膜組織並保存於 70%酒精中，以為日後若需進行相關遺傳分析時之用。最後，於前臂以塑膠號碼色環進行個體標記後釋放(雄蝠於左前臂，雌蝠於右前臂)。

結果

一、物種組成與月變化

自 2008 年至 2011 年於本區共調查到 3 科 22 種蝙蝠(表 4-1)，共計捕獲 888 隻次。就捕獲數量來看(圖 4-2)，以台灣長耳蝠的 216

隻次最多，為本區之第一優勢物種，佔所有捕獲數量之 24.3%，其次為台灣管鼻蝠的 186 隻次，為本區隻第二優勢種，佔所有捕獲數量之 20.9%，第三優勢種為寬吻鼠耳蝠的 125 隻次，佔了 14.1%，以上三種之捕獲數量即佔了所有數量之 59.3%。而本區之稀有物種為渡瀨氏鼠耳蝠與台灣家蝠，4 年的調查皆僅捕獲 1 隻個體，另外台灣葉鼻蝠與彩蝠則僅捕獲 2 隻個體，其他如台灣大蹄鼻蝠、東方寬耳蝠、毛翼大管鼻蝠、隱姬管鼻蝠與長尾鼠耳蝠數量皆不到 10 隻，佔有率不及 1%。

依據 4 年的捕捉測量資料，在去除了懷孕母蝠的體重與幼蝠的前臂長與體重，將 22 種蝙蝠的前臂長與體重測值整理成表 4-2。

就調查物種累積情形（圖 4-3）可知，物種累積速率在第一年開始調查的前面 5 個月最快，從 1、2 月的 3 種，迅速累積到 12 種，而 6 月至 10 月則累積到 18 種。2009 年 8 月、2011 年 4 月與 9 月分別新增 2 種與一種，使本區累計物種數達 22 種。

在不考慮年間的變化下，累計由 2008 至 2011 年的調查期間使用豎琴網所捕獲的資料（表 4-1）可知，物種數最高的月份為 8 月，共捕獲 18 種蝙蝠，其次為 9 月的 16 種，捕獲種數最低為 2 月的 9 種。若將整年分為 4 個季節（春季：3-5 月；夏季：6-8 月；秋季：9-11 月；冬季：12-2 月），就本區累計 4 年的調查結果而言，夏、秋兩季

維持較其他季節高的物種多樣性，而冬季為多樣性最低的時期。在春季，豐富度最高之物種為寬吻鼠耳蝠與台灣長耳蝠，均捕獲 35 隻次；夏季則為台灣長耳蝠（129 隻次），其次為台灣管鼻蝠（66 隻次）；秋季為台灣管鼻蝠（66 隻次），其次為金芒管鼻蝠與台灣長耳蝠（皆為 36 隻次）與寬吻鼠耳蝠（35 隻次）；冬季為寬吻鼠耳蝠（39 隻次），其次為台灣管鼻蝠（34 隻次）與台灣長耳蝠（16 隻次）。

二、再捕捉資料

調查期間捕獲後上翼環釋放之蝙蝠共計 615 隻（雌蝠 243 隻，雄蝠 372 隻），再捕捉到上有翼環之蝙蝠共計 11 種，由表 4-3 個別物種之再捕獲率來看，以東方寬耳蝠的 50% 最高（本調查僅標放 2 隻），其次為摺翅蝠的 43.8%，第三為台灣長耳蝠的 36.6%，第四為寬吻鼠耳蝠的 30.4%。

從 2008 年 1 月到 2011 年 12 月的重複捕捉資料，就個別物種的再捕獲次數而言，以編號 L 白 06 的台灣管鼻蝠最多，該個體於 2008 年 1 月捕獲並上翼環標記，其後陸續在同年 2、6、7、9 月以及 2009 年 1 月、2010 年 8、12 月被捕獲。若以再捕獲之間隔而言，以編號 L 藍 10 的台灣管鼻蝠隔了 42 個月最久，其次為編號 L 黃 31 的台灣管鼻蝠與 R 紅 44 的長趾鼠耳蝠，間隔為 37 個月。

三、 個別物種之生殖事件紀錄

由 2008 年至 2011 年在雪見地區的捕捉資料，在不考慮年間變異，就所記錄到之生殖事件與外部生殖狀態，依據個別物種，整理如下：

1. 台灣管鼻蝠 *Murina puta*

於 4 月中旬捕獲懷孕雌蝠，至 8 月上旬所採獲的雌蝠乳房均已萎縮，代表泌乳期結束；另外，於 6 月底、7 月初與 8 月初均捕獲指骨間軟骨帶仍明顯的幼蝠，表示最快於 6 月底已有獨立飛行幼蝠。在雄蝠方面，在 2 月發現副睪逐漸萎縮，至 3 月則完全萎縮。自 6 月起發現睪丸開始腫大，至 8 月捕獲睪丸腫大之個體。10 月開始至 12 月，捕獲副睪腫大之個體，12 月以後捕獲的個體睪丸均已萎縮。

2. 台灣長耳蝠 *Plecotus taivanus*

於 4 月至 5 月捕獲懷孕雌蝠，最早於 5 月 22 至 23 日已有捕獲產後泌乳中的雌蝠，於 7 月初已有指骨間軟骨帶仍明顯之獨立幼蝠出現，8 月泌乳結束。雄蝠方面，1 月採獲副睪腫大之個體，至 3 月逐漸萎縮，4 月以後睪丸與副睪均不明顯，5 月有睪丸微腫之個體被發現，6 至 7 月睪丸逐漸腫大，8 至 10 月可見睪丸腫大之個體；自 11 月開始睪丸逐漸萎縮，而 10 月起至

12 月副睪逐漸明顯且腫大。

3. 寬吻鼠耳蝠 *Myotis latirostris*

於 7 月初捕獲指骨間軟骨帶仍明顯之獨立幼蝠，而 8 月捕獲乳房萎縮之個體代表泌乳期已結束。在雄蝠方面，睪丸自 6 月中旬開始微腫至 9、10 月腫大，11 月以後逐漸萎縮至 12 月完全萎縮；副睪自 11 月起逐漸明顯，12 月至 1 月腫大，自 2 月開始逐漸萎縮，到了 3 月則全部萎縮。

4. 姬管鼻蝠 *Murina gracilis*

於 4 月捕獲懷孕雌蝠，最早於 5 月 22 日已有捕獲產後泌乳中的雌蝠，8 月上旬捕獲乳房萎縮之個體代表泌乳期已結束。雄蝠方面，1 月採獲副睪腫大之個體，2 月中旬逐漸萎縮，至 3 月完全萎縮。4 月睪丸與副睪均不明顯，8 月有睪丸微腫之個體被發現，至 11 月上旬可見到睪丸腫大與副睪明顯之個體；自 11 月下旬開始睪丸逐漸萎縮，而 10 月起至 12 月副睪逐漸明顯且腫大。

5. 金芒管鼻蝠 *Harpiola isodon*

7 月中旬捕獲泌乳期結束之雌蝠，7 月上旬即有捕獲指骨間軟骨帶仍明顯之獨立幼蝠。在雄蝠方面，4 月中下旬即有睪丸微腫個體出現，8 月至 10 月記錄到睪丸腫大之個體，11 月之後至 12 月初睪丸逐漸萎縮；副睪則於 11 月中下旬漸明顯與腫大。一直

到 2 月之後逐漸萎縮，至 3 月上旬則完全萎縮而不明顯。

6. 黃胸管鼻蝠 *Murina bicolor*

在 4 年的調查中，本種僅於 8 月至 12 月被採獲，而雌蝠則無可供判斷之生殖特徵被記錄。9 月捕獲睪丸微腫之雄蝠，而同時於 10 月份捕獲睪丸腫大與副睪明顯之個體，11 月之後則記錄到睪丸逐漸萎縮個體。

7. 白腹鼠耳蝠 *Myotis* sp.1

7 月上旬捕獲泌乳期結束之雌蝠，而於 8 月初則發現指骨間軟骨帶仍明顯之獨立幼蝠。在雄蝠方面，8 月初睪丸逐漸腫大，至 9、10 月睪丸腫大，1 月以後逐漸萎縮。

8. 長趾鼠耳蝠 *Myotis* sp.2

於 5 月下旬捕獲懷孕雌蝠，6 月中旬記錄到泌乳期的個體，一直到 7 月中下旬泌乳期結束。8 月上旬則捕獲指骨間軟骨帶仍明顯之獨立幼蝠。雄蝠方面，於 10 月上旬記錄到睪丸腫大與副睪明顯之個體。

9. 山家蝠 *Pipistrellus montanus*

在 4 年的調查中，僅記錄到雄蝠之生殖狀態變化。7 月開始記錄到睪丸腫大之個體，至 10 月同時記錄到睪丸腫大與副睪明顯之個體，1 月則記錄到睪丸萎縮副睪明顯之個體。

10. 彩蝠 *Kerivoula titania*

7 月上旬記錄到指骨間軟骨帶仍明顯之獨立幼蝠。3 月份記錄到 1 隻睪丸微腫之雄蝠，7 至 8 月則捕獲睪丸微腫的雄蝠，9 月記錄到睪丸腫大的個體。

11. 台灣小蹄鼻蝠 *Rhinolophus monoceros*

3 月與 5 月捕獲懷孕中雌蝠，7 月與 8 月上旬記錄到指骨間軟骨帶仍明顯之獨立幼蝠。在雄蝠方面，9 月與 1 月記錄到睪丸腫大之個體，2 月以後睪丸逐漸萎縮。

另外，根據台灣長耳蝠與長趾鼠耳蝠所累積較多的數據（表 4-4 與 4-5）亦顯示其屬於季節性的單一動情週期，且均同步在雨季開始的 5 到 6 月間生產。

四、性成熟資料

進行標放資料可直接記錄個體之性成熟資料，例如編號 L 藍 48 之台灣長耳蝠雄蝠在 2008 年 7 月被捕獲時為指骨間軟骨帶仍明顯判斷為當年出生之幼蝠，而於隔年 2009 年 6 月再次捕獲時已是成體且有睪丸微腫之現象，顯示該個體於第二年即性成熟，若以 5 月底至 6 月初為出生季節，估計其達到性成熟的時間至少需要 12 個月。另外，編號 R 紅 24 之台灣長耳蝠雌蝠，於 2008 年 7 月被捕獲時為指骨間

軟骨帶仍明顯判斷為當年出生之幼蝠，在 2009 年 7 月再次被捕獲時，並無任何外部生殖狀態之變化，而該個體於 2010 年 10 月再次被捕獲時，顯示乳頭明顯但乳房已萎縮，為當年生產過後之徵象；具此判斷其於 2009 年秋季即交配受孕，性成熟亦至少需要 13 個月以上。由累積 4 年的再捕捉資料，針對第一年出生並標放之個體，第二、三、四年再次被捕獲時的生殖狀態紀錄可得到 9 種雄蝠與 2 種雌蝠之性成熟之時間（表 4-6）。共計有台灣小蹄鼻蝠、東方寬耳蝠、摺翅蝠、金芒管鼻蝠、台灣管鼻蝠、姬管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠、山家蝠與台灣長耳蝠之雄蝠，其性成熟的時間至少需 13 個月，亦即出生後的第二年秋季始有睪丸腫大（或副睪明顯）之現象。雌蝠則僅於台灣長耳蝠之 3 隻與台灣管鼻蝠之 1 隻個體紀錄，在出生後第三年有懷孕或泌乳等現象，亦即出生後第二年始可與雄蝠交配並懷孕。

五、雪見地區森林性蝙蝠整年之生殖狀態記錄

由 2008 年至 2011 年調查期間的採集中，記錄捕獲物種的外部形態與判斷其生殖狀況，另外加入筆者於 1996 年至 2005 年間於台灣山區之採集紀錄資料與 2012 年 5 月至 11 月於苗栗縣泰安鄉觀霧地區之調查紀錄（未發表資料），在不考慮年間變異之下，整理出本區 16 種蝙蝠的整年生殖狀況（表 4-7）。

在雌蝠的生殖狀態方面，2月時已發現有懷孕的台灣長耳蝠，3月則捕獲懷孕的台灣小蹄鼻蝠與台灣長耳蝠個體，4月捕獲懷孕的台灣管鼻蝠個體，5月捕獲懷孕的無尾葉鼻蝠、台灣小蹄鼻蝠、東方寬耳蝠、姬管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠、長趾鼠耳蝠與台灣長耳蝠，6月記錄到懷孕的無尾葉鼻蝠與寬吻鼠耳蝠以及產後泌乳中的姬管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠、長趾鼠耳蝠、白腹鼠耳蝠與台灣長耳蝠。7月之後的採集中，並無懷孕個體，而記錄到泌乳中的種類有台灣小蹄鼻蝠、金芒管鼻蝠、台灣管鼻蝠、姬管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠、長趾鼠耳蝠與台灣長耳蝠。8月採得乳房仍腫脹之台灣長耳蝠個體，9月份以後則乳房無明顯腫脹之個體被採獲，顯示泌乳期可能終止於9月之前。由上述資料可知，台灣山區森林性蝙蝠應為季節性的生殖型式(seasonal reproduction)，每年只生產一次，即單一動情週期(monestrous)。

在雄蝠生殖狀況方面，4月記錄到睪丸腫大的東方寬耳蝠、金芒管鼻蝠與台灣管鼻蝠，一直到9月記錄到睪丸腫大之種類多達有14種(除無尾葉鼻蝠與台灣大蹄鼻蝠無紀錄)，在10、11月過後，雄蝠睪丸逐漸萎縮。在副睪的變化方面，10月份於其中5種雄蝠的副睪陸續出現腫大情形(金芒管鼻蝠、台灣管鼻蝠、黃胸管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠、山家蝠與台灣長耳蝠)，一直到2月份，仍有金芒管鼻蝠、台灣管鼻蝠、姬管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠與台灣長耳蝠等5種副睪仍然腫大，

而 3 月份所有捕獲的雄蝠除台灣長耳蝠，其餘物種之副睪均已萎縮。

由上述的調查紀錄資料顯示，雄蝠睪丸之生精現象大致開始於 5 至 7 月份，而結束於 11 月份；而副睪中精子儲存期間可以從 10 月份持續到隔年 2、3 月。

討論

一、物種組成與豐富度

本區共調查到 3 科 22 種蝙蝠（表 4-1），佔了台灣食蟲蝙蝠種數（以 32 種計）（鄭等，2010，表 4-8）的 68.8%，為國內目前已知報告中，單一地點蝙蝠物種多樣性極高之處。鄭錫奇等人（2009）推測，在玉山國家公園楠溪林道秋季時蝙蝠物種多樣性最高是因為該處林相為檜木林與闊葉林交界處，因而在季節轉換時，可發現部分遷徙物種，因而造就了豐富的蝙蝠物種。張家維（2009）針對中南部兩條海拔樣帶調查蝙蝠的物種組成，指出中海拔所累積的物種豐富度最高，而在棲地類型中，則是以針闊葉混生林擁有較高的物種豐富度。而 Heany（2001）指出，海拔高度大於 3000 公尺的高山，具有從低海拔至高海拔完整的棲地模式下，其物種歧異度成單峰曲線模式，在低海拔山區與中海拔苔林（mossy forest）的過渡區成高峰（約海拔 2000 公尺處），而物種豐富度更與植物相有關，不論海拔如何，只要在兩

種植物相的過渡區皆較高。而李培芬（2006）的研究指出，雪見地區之森林植被類型，剛好位於大面積之原始林與零星之次生林鑲嵌之處，亦為兩種不同林相之混合型態，推測因雪見地區之林相特性而造成了本區有如此豐富的蝙蝠種類。

在這 22 種蝙蝠中，除了捕獲個體極少的物種，我們發現有些種類僅在特定的季節出現，如黃胸管鼻蝠，四年的調查中，皆僅於 8 月至 12 月被捕獲，可能因為部分種類有季節性的海拔遷移習性所致。鄭與張簡（2008）推測部分種類的蝙蝠可能在秋季時遷移至較高海拔進行冬眠，如金黃鼠耳蝠（*Myotis flavus*）、渡瀨氏鼠耳蝠與黃胸管鼻蝠，而大部分皆於低海拔捕獲的黃胸管鼻蝠曾連續數年在冬季記錄到於海拔 3000 公尺合歡山區的人工隧道中進行冬眠（3 至 10 隻）。

二、 標記再捕捉

標記再捕捉法（mark-recapture）在進行大面積與長期的研究後，可用來估算當地的生物族群量，但有其限制：（一）標記之個體不能因此比其他未上標個體有較高的死亡率；（二）在標記釋放後，標記個體必須能隨機分布在整個族群中；（三）標記與未標記個體被捕捉機率相同；（四）標記不可脫落等（Keen, 1988）。雖然森林性蝙蝠屬於自由移動範圍（free-ranging）之動物，無法以標放資料來估計較為

精確的族群數量，而此研究方法卻可以獲得許多相關資訊，如生命表、存活率、族群變動、個體（物種）壽命累計、個體之生殖狀態變化等等，但這些必須長期進行資料的收集才可達成。本研究累積的 4 年再捕捉資料（表 4-3）雖然有限，但從有些個體重複捕捉多次之紀錄，可獲得其不同時期之外部生殖形態變化，而推測其生殖週期型式。

三、性成熟時間

在 4 年的調查中，於 6 到 7 月皆捕獲指骨間軟骨帶仍明顯之當年出生之幼蝠，而外形上與成蝠幾乎無法分辨。許多研究亦指出，蝙蝠出生後第 5 週其前臂長已可達成體的 95% 以上（Kunz and Robson, 1995；Isaac and Marimuthu, 1996；陳，1998）。許多蝙蝠出生後 3 至 4 個月在外觀上即與成體無法分辨，然而達到性成熟的時間通常來的較晚（Altringham, 1996）。不論是在不同物種間或相同物種不同性別間（甚至同種同性別間）達到性成熟的時間均有不同程度的差異（Tuttle and Stevenson, 1982）。在熱帶地區，蝙蝠因為無冬眠而造成的生殖延遲，某些種類的雌蝠在出生一年內即可生產，例如印度小家蝠（*Pipistrellus mimus*）（Isaac and Marimuthu, 1996），雌蝠在 2 個月大時即可與雄蝠交配，而在出生後第 103 天即生產，每胎產下 2 仔蝠。大致上來說，幼蝠出生後約需要 1 到 2 年才可達到性成熟，而較早達

性成熟之物種（出生當年即達性成熟），則是在具有多動情週期種類中普遍的現象（Altringham, 1996）。Kunz 與 Stern（1995）認為，氣候條件亦為影響蝙蝠達性成熟時間的重要因子之一，即亞熱帶地區種類比熱帶地區較晚達性成熟，但又比溫帶地區種類來得早。本研究所累積有限的資料（表 4-6）亦顯示，台灣中部中海拔山區之森林性蝙蝠，大致上性成熟的時間皆大於 12 個月，亦即出生後第二年始達性成熟。

四、森林性蝙蝠之生殖週期與策略

大部分熱帶地區的蝙蝠，幼蝠的出生與雨季的來臨是相互配合的，根據中央氣象局最接近雪見地區的松安測站之雨量資料（圖 4-4）顯示，降雨量從 5 月至 6 月明顯增加，這和本區的幼蝠出生的月份（5 月下旬至 6 月上旬）相同，從幼蝠出生的 5 月以後到哺育期的 6、7 月份，皆是屬於高降雨的濕季。亦有研究認為，在蝙蝠的生殖哺育時間上，對於是否有足夠的食物量供給，降雨量可能是影響生殖時間最重要的氣候因子（Menzie, 1973；Willig, 1985；Churchill, 1995）。而從雪見地區昆蟲相的調查資料（唐，2001），雖無定量資料，但也顯示本區夏、秋比其他兩季有較高的物種多樣性。

在熱帶地區，因為雨量對於昆蟲與植物物候的影響，而蝙蝠在泌

乳育幼時，為了依賴足夠的食物（昆蟲或植物）來源，使得雨量成為影響生殖週期最重要的氣候因子（Racey, 1982）。因此，台灣中部山區森林性蝙蝠之幼蝠出生與泌乳育幼時間，也與熱帶地區一樣，是與雨季同步的。

從 4 年的調查資料中發現（表 4-7，黑色字部分），至少有 8 種雌性蝙蝠（無尾葉鼻蝠、台灣小蹄鼻蝠、金芒管鼻蝠、台灣管鼻蝠、姬管鼻蝠、長趾鼠耳蝠、白腹鼠耳蝠與台灣長耳蝠）在此地區有明顯的生殖表現（懷孕、乳房腫脹或泌乳中之個體），而依據雄蝠睪丸腫脹與副睪明顯（腫脹）與捕獲懷孕雌蝠的時間來看，這些有生殖表現的雌蝠必定存在某種生殖延遲策略。此外，將雪見地區的資料配合其他地區的調查紀錄（陳，2008；觀霧資料：陳家鴻，未發表資料）（表 4-7 灰色、藍色字部分），在不考慮不同年間與地區的變異下，大致可以看出這些台灣山區的森林性物種之生殖週期應屬於如溫帶地區的季節性單一動情週期。若配合可文亞（1995）、陳家鴻（1998）與黃雲清（2000）對於台灣三種不同生殖延遲策略蝙蝠的組織學研究與外部形態之紀錄，針對雄蝠之睪丸腫大與萎縮以及副睪明顯（腫大）與萎縮的時間來判斷，推測台灣管鼻蝠、姬管鼻蝠、金芒管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠、山家蝠與台灣長耳蝠等 6 種，可能屬於延遲受精型的生殖策略，即精子儲存於雄蝠之副睪中。其餘物種受限於捕捉資料，尚無法

進一步分析判斷應屬於何種生殖策略。未來亦可針對本區之優勢種類如台灣管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠與台灣長耳蝠等，進行非侵入性的生殖生理學研究（如排遺或尿液中生殖賀爾蒙的測定），以了解較為精確之結果。或許，生活在環境多樣與海拔梯度變異較大的這些物種之中，在生殖策略上亦存在著某些變異，這將具有非常大的研究空間。

參考文獻

方引平、鄭錫奇。2011。台灣無尾葉鼻蝠生活史及生態學之研究(3/3)。

行政院農業委員會林務局。84 頁。

可文亞。1995。南台灣屏東地區東亞家蝠生殖週期之研究，東海大學

生物學研究所碩士論文，57 頁。

江集鯉。2006。新竹白蘭地區台灣彩蝠 (*Kerivoula* sp.) 食性與覓食

策略之研究。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。45 頁。

何英毅。2000。台灣葉鼻蝠的棲所選擇。國立台灣大學動物學研究所

碩士論文。75 頁。

邱珍。2000。台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 種內食性差異。

國立台灣大學動物學系學士論文。53 頁。

李玲玲。2009。共域的鼠耳蝠屬與管鼻蝠屬蝙蝠之資源利用區隔。行

政院國家科學委員會專題研究計畫成果報告（精簡版）。5 頁。

- 李培芬。2006。雪霸國家公園雪見地區環境生態監測模式建立可行性研究。雪霸國家公園管理處。105 頁。
- 林良恭。2008。雪霸國家公園觀霧地區蝙蝠族群調查暨巢箱設置。雪霸國家公園管理處。44 頁。
- 沈慧萍。1996。雲林地區渡瀨氏鼠耳蝠育幼群之活動與親子關係，台灣大學動物學研究所碩士論文，52 頁。
- 唐立正。2001。雪霸國家公園昆蟲相之調查研究-雪見地區。雪霸國家公園管理處。34 頁。
- 張家維。2009。台灣中南部山區蝙蝠的分布特性:棲地類型與環境因子的探討。國立嘉義大學生物資源學系研究所碩士論文。95 頁。
- 陳怡文。1993。台灣北部地區東亞家蝠棲所選擇之研究。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。37 頁。
- 陳湘繁。1995。陽明山地區共域性台灣葉鼻蝠及台灣小蹄鼻蝠之活動模式與食性，國立台灣大學動物學研究所碩士論文，79 頁。
- 陳家鴻。1998。南投縣中寮地區台灣葉鼻蝠生殖生態學研究。私立東海大學生物學系碩士論文。67 頁。
- 陳家鴻。2008。台灣蝙蝠生殖記事。野生動物保育彙報及通訊 12(1): 14-16。
- 黃子典。1999。陽明山地區台灣小蹄鼻蝠的族群動態。國立台灣大

- 學動物學研究所碩士論文。59 頁。
- 黃雲清。2000。南投地利地區摺翅蝠體溫調節之研究。私立東海大學生物學系碩士論文。68 頁。
- 張恆嘉。2007。金黃鼠耳蝠於雲林地區的棲所選擇。靜宜大學生態學研究所碩士論文。57 頁。
- 楊勝惠。1996。雲林地區渡瀨氏鼠耳蝠和東亞家蝠之活動模式及食性研究。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。81 頁。
- 鄭錫奇。2004。台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 族群生態學。國立台灣大學生態學與演化生物學研究所博士論文。76 頁。
- 鄭錫奇、方引平、周政翰。2010。台灣蝙蝠圖鑑。行政院農業委員會特有生物研究保育中心。143 頁。
- 鄭錫奇、張簡琳玟。2008。台灣蝙蝠的多樣性、研究現況與度冬遷移推論。「台灣的蝙蝠研究」2008 蝙蝠研究研討會論文集：5-15 頁。
- 鄭錫奇、蔡淳淳、周政翰。2009。玉山國家公園共域性食蟲蝙蝠之族群監測及覓食生態研究 (3/3)。玉山國家公園管理處。87 頁。
- 歐辰雄。1996。雪見地區步道沿線植群調查研究。雪霸國家公園管理處。139 頁。
- 龍佩君。1999。新化地區高頭蝠 (*Scotophilus kuhlii*) 之活動模式與食性分析。國立高雄師範大學生物科學研究所碩士論文。57 頁。

- Altringham, J. D. 1996. Birth, development, and survival. Pp.140-154, *In* Bats: biology and behaviour (Altringham, J. D. ed.). Oxford University Press, New York.
- Churchill, S. K. 1995. Reproductive ecology of the orange horseshoe bat, *Rhinonycteris aurantius* (Chiroptera: Hipposideridae), a tropical cave-dweller. *Wildlife Research*. 22:687-698.
- Estrada, A. and R. Coates-Estrada. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 17:627-646.
- Happold, D. C. D. and M. Happold. 1990. Reproductive strategies of bats in Africa. *Journal of Zoology*. London.222:557-583.
- Heaney, L. R. 2001. Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology & Biogeography*. 10: 15-39.
- Hill, J. E. and J. D. Smith. 1986. Reproduction and development. Pp.87-106. *In* Bats: a natural history(Hill, J. E. and J. D. Smith, 2nd ed.). University of Texas Press, Austin.
- Isaac, S. S. and G. Marimuthu. 1996. Postnatal growth and age estimation in the Indian pygmy bat *Pipistrellus mimus*. *Journal of Mammalogy*. 77: 199-204.
- Keen, R. 1988. Mark-Recapture Estimates of Bat Survival. Pp.157-170 *In* Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats(T. H. Kunz, eds.). Smithsonian Institution Press, London.
- Kunz, T. H. and A. A. Stern. 1995. Maternal investment and post-natal growth in bats. *Symposia of the Zoological Society of London*.

67:123-138.

Kunz, T. H. and S. K. Robson. 1995. Post-natal growth and development in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*): birth size, growth rates, and age estimation. *Journal of Mammalogy*.

76:769-783.

McWilliam, A. N. 1982. Adaptive responses to seasonality in four species of microchiroptera in coastal Kenya. A thesis presented for the PhD degree. The University of Aberdeen.

McWilliam, A. N. 1988. The reproductive cycle of the male long-fingered bats, *Miniopterus minor* (Chiroptera: Vespertilionidae), in a seasonal environment of the African Tropics. *Journal of Zoology, London*.

216:119-129.

Menzies, J. I. 1973. A study of leaf-nosed bats, *Hipposideros caffer* and *Rhinolophus landeri*, in a cave in northern Nigeria. *Journal of Mammalogy*. 54:930-945.

Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp.57-104. *In Ecology of bats*. (Kunz, T. H., ed.). Plenum Press, New York.

Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life History*. Oxford University Press, Oxford.

Tuttle, M. D. and Stevenson, D. 1982. Growth and survival of bats.

Pp.105-150. *In Ecology of bats* (Kunz, T. H., ed.). Plenum Press, New York.

Willig, M. R. 1985. Reproductive patterns of bats from Caatingas and Cerrado Biomes in northeast Brazil. *Journal of Mammalogy*. 66:668-681.

Wu, Y., Li, Y., Lin, L. K., Harada, M., Chen, Z., and Motokawa, M. 2012.

New records of *Kerivoula titania*(Chiroptera: Vespertilionidae) from Hainan Island and Taiwan. Mammal Study. 37:69-72.

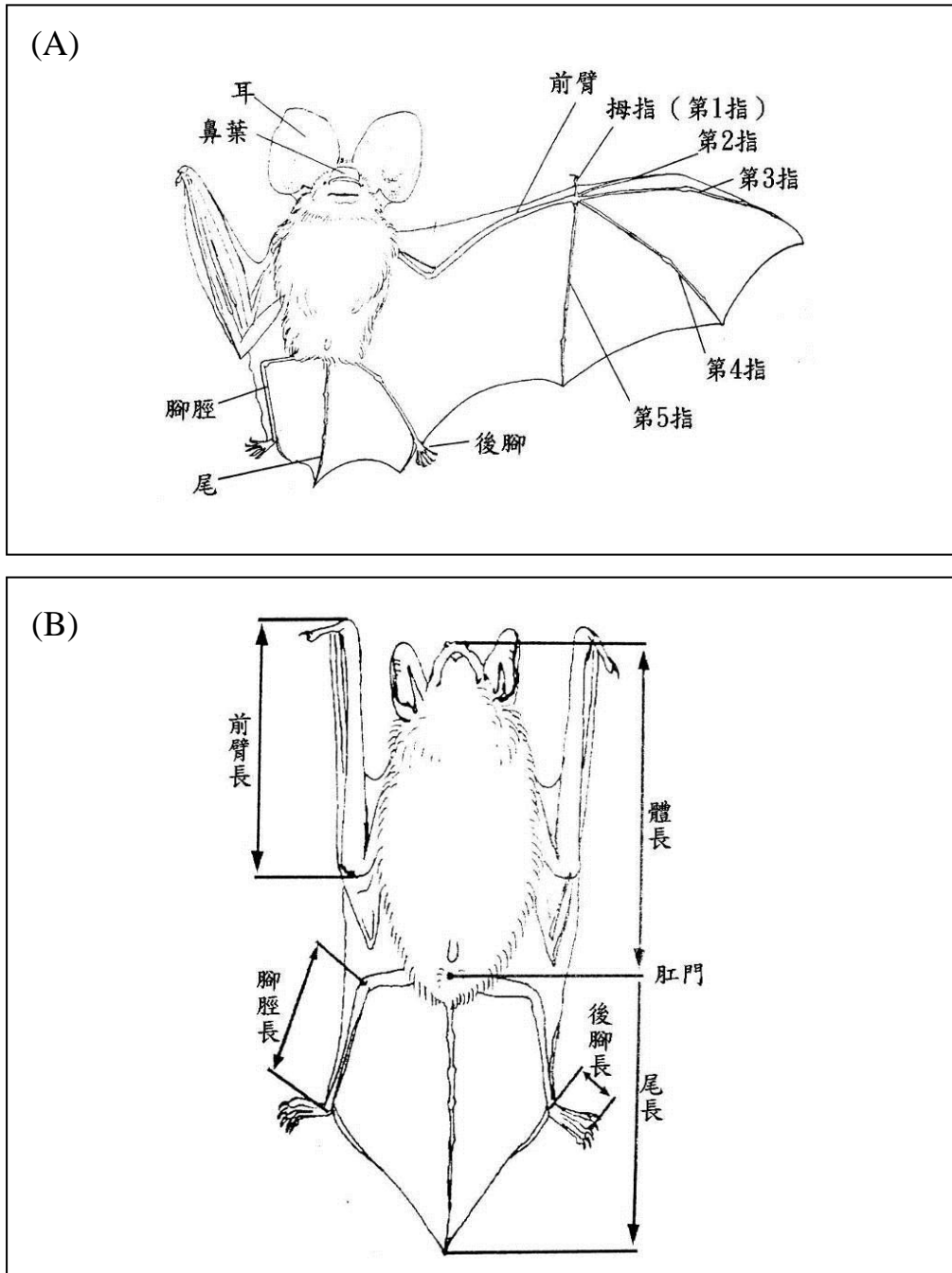


圖 4-1 蝙蝠各部位名稱(A)及形質測量部位(B)示意圖

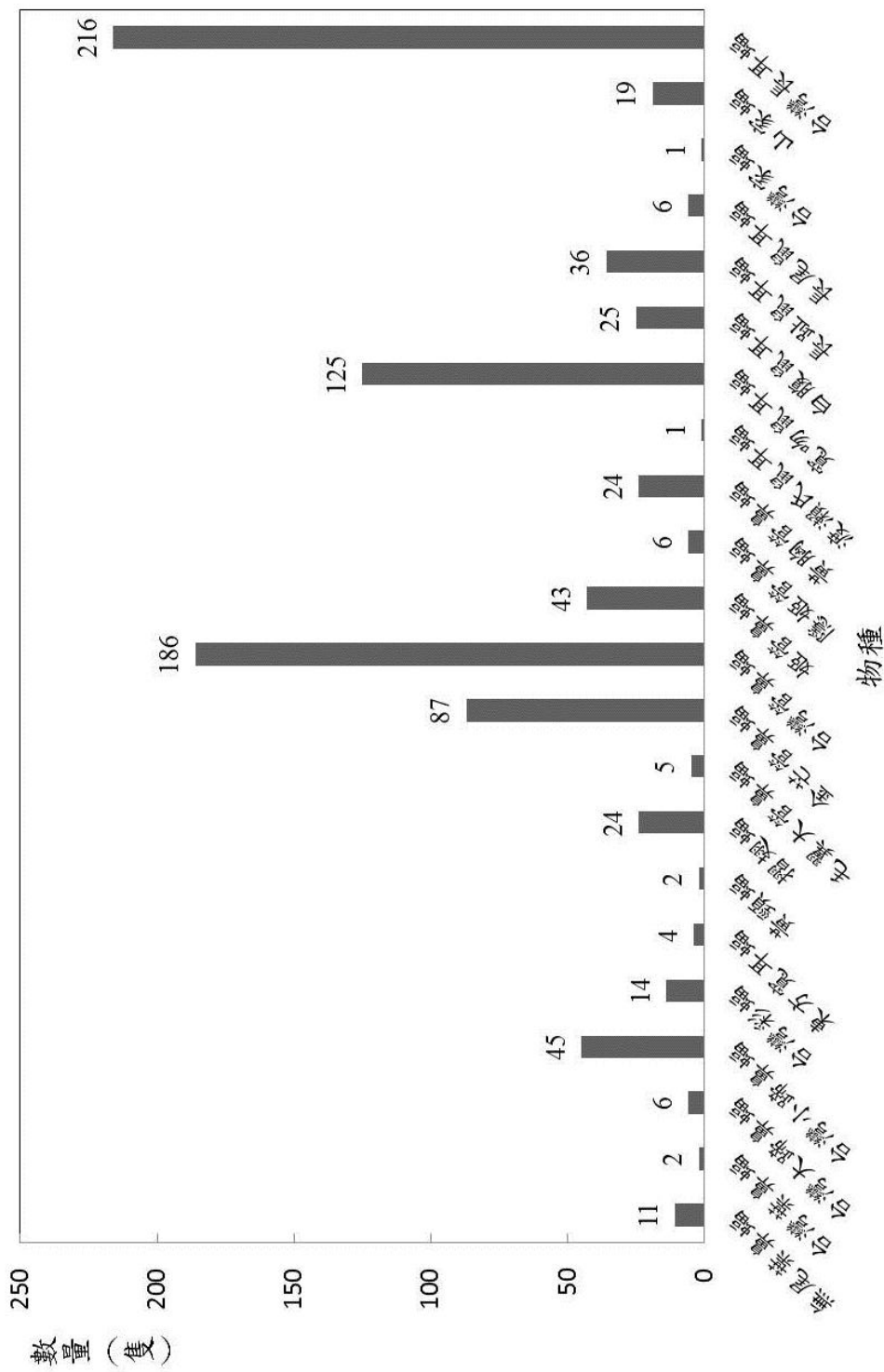


圖 4-2 雪見地區蝙蝠物種捕獲數量圖 (2008/1-2011/12)

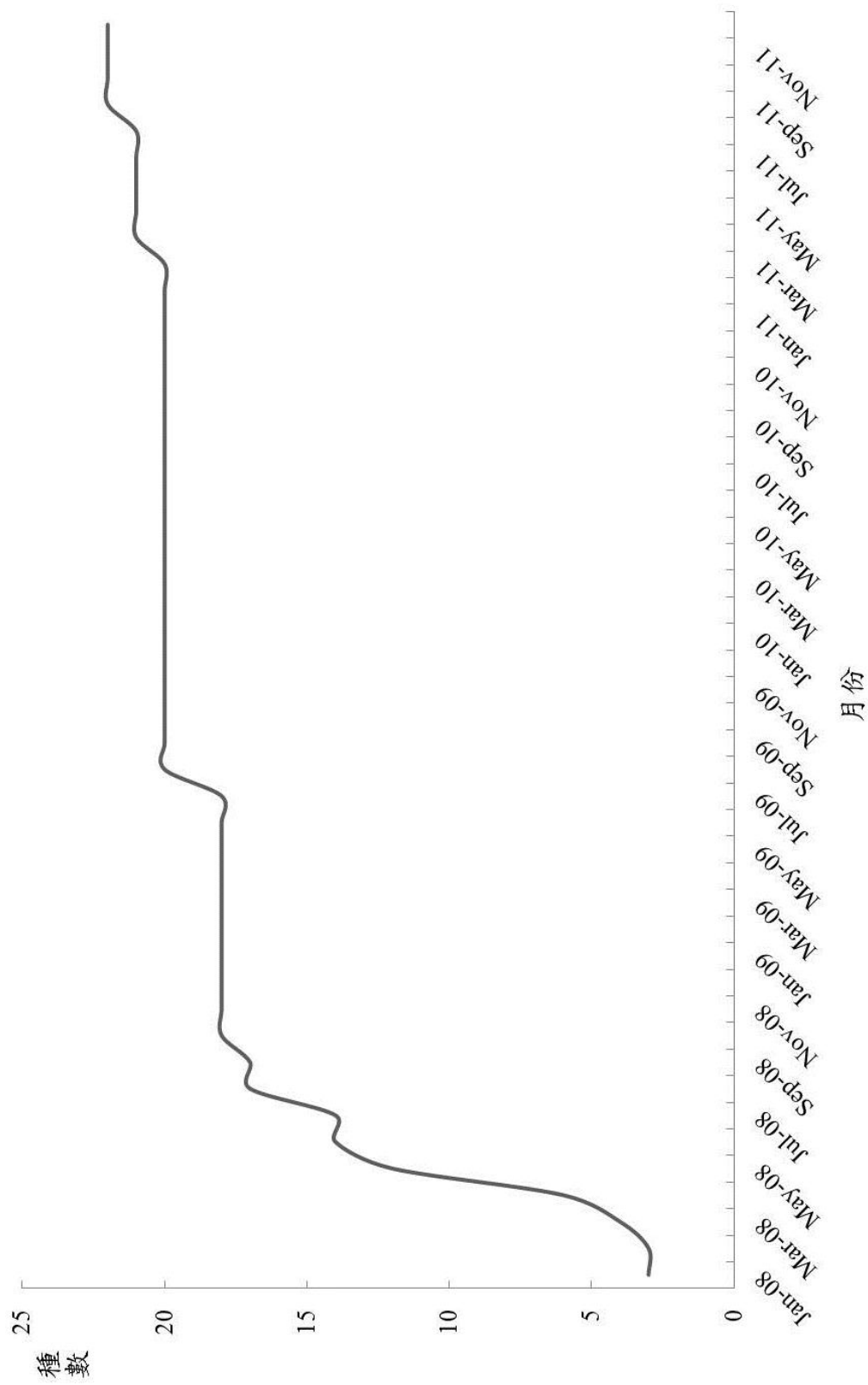


圖4-3 雪見地區物種調查累積曲線 (2008/1-2011/12)

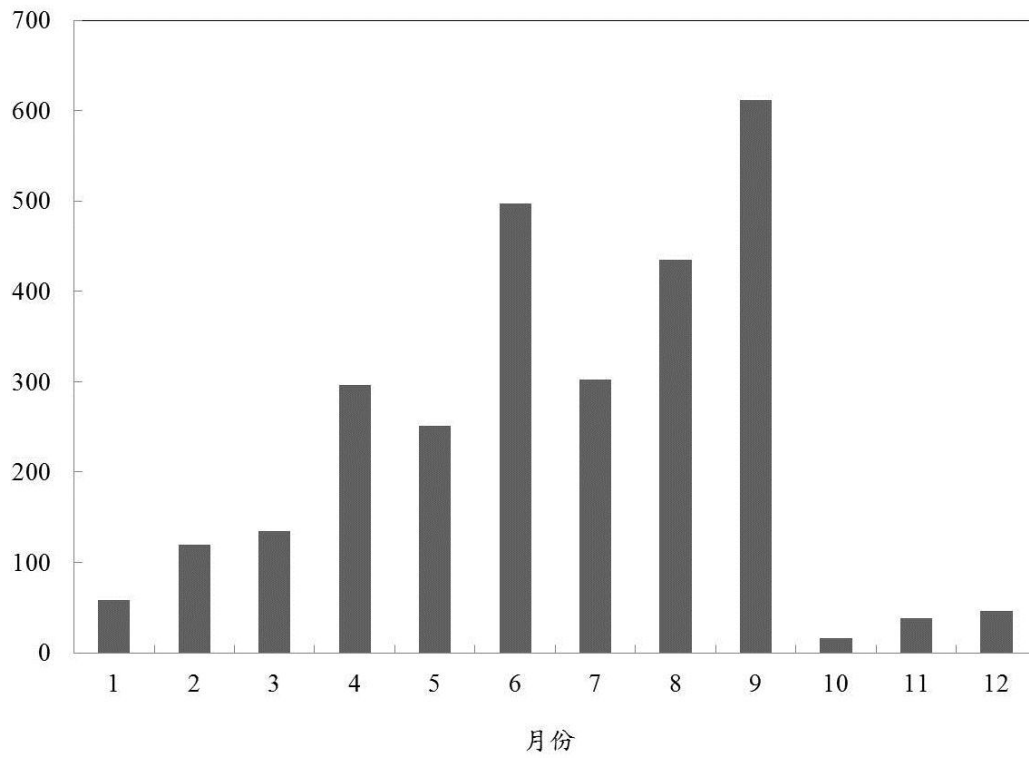


圖4-4 苗栗縣泰安鄉松安測站月平均雨量圖 (2008/1-2011/3)
(資料來源：中央氣象局)

表 4-1 雪見地區蝙蝠物種組成與數量月變化 (2008/1-2011/12)

物種/月份		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
葉鼻蝠科	無尾葉鼻蝠	0	0	0	0	3	2	0	3	0	3	0	0	
	台灣葉鼻蝠	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
蹄鼻蝠科	台灣大蹄鼻蝠	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	
	台灣小蹄鼻蝠	4	1	3	3	3	2	11	5	6	2	2	3	
蝙蝠科	彩蝠	1	0	2	0	0	1	3	3	1	1	0	2	
	寬耳蝠	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	
	台灣黃頸蝠	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
	摺翅蝠	0	1	4	1	2	1	1	1	2	4	5	2	
	毛翼大管鼻蝠	0	0	0	2	0	0	0	1	2	0	0	0	
	金芒管鼻蝠	3	4	4	4	2	1	9	18	15	9	12	6	
	台灣管鼻蝠	1	7	6	6	8	5	22	39	26	26	14	26	
	姬管鼻蝠	5	5	1	3	3	1	5	2	3	2	9	4	
	隱姬管鼻蝠	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	4	
	黃胸管鼻蝠	0	0	0	0	0	0	0	2	11	6	4	1	
	渡瀨氏鼠耳蝠	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
	寬吻鼠耳蝠	21	9	21	4	10	9	2	5	5	20	10	9	
	白腹鼠耳蝠	1	0	0	1	2	3	4	7	7	0	0	0	
	長趾鼠耳蝠	0	0	2	1	6	6	5	6	7	3	0	0	
	長尾鼠耳蝠	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	0	
	台灣家蝠	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
	山家蝠	1	1	0	0	0	2	1	7	5	2	0	0	
	台灣長耳蝠	3	6	11	13	11	32	69	28	7	12	17	7	
	合計 (種數)		11	9	11	11	12	14	12	18	16	13	10	10

表 4-2 雪見地區 22 種雌雄蝙蝠之前臂長與體重測質（測質不包含懷孕雌蝠與幼蝠）

種類	雄蝠	雌蝠	體重 (g)		前臂長 (mm)	
			N	平均±SD	N	平均±SD
無尾葉鼻蝠	1	5	6	4.9±1.2	6	38.7±1.0
台灣葉鼻蝠	1	1	2	57.9±0.7	2	95.3±2.0
台灣大蹄鼻蝠	2	1	3	20.5±0.9	3	57.5±1.3
台灣小蹄鼻蝠	20	25	45	4.9±0.5	45	38.3±1.1
彩蝠	7	6	13	5.6±0.5	13	34.3±1.1
東方寬耳蝠	3	0	3	7.0±0.3	3	40.0±0.5
台灣黃頸蝠	1	1	2	12.8±0.6	2	46.0±0.8
摺翅蝠	23	1	24	10.1±1.4	23	46.8±2.8
毛翼大管鼻蝠	0	3	3	17.3±1.3	3	48.7±0.3
金芒管鼻蝠	59	24	81	5.5±0.7	83	32.8±1.3
台灣管鼻蝠	126	38	162	6.9±0.9	160	34.6±1.3
姬管鼻蝠	30	10	40	4.5±0.6	40	30.1±1.1
隱姬管鼻蝠	4	2	5	4.6±0.4	6	30.0±0.5
黃胸管鼻蝠	19	4	23	7.9±0.8	23	38.6±0.8
渡瀨氏鼠耳蝠	0	1	1	11.2	1	50.99
寬吻鼠耳蝠	98	20	117	3.6±0.3	117	33.7±1.1
白腹鼠耳蝠	13	11	24	4.4±0.5	24	35.9±1.0
長趾鼠耳蝠	10	25	35	4.7±0.6	35	36.0±0.9
長尾鼠耳蝠	5	1	6	6.8±0.5	6	40.4±1.1
台灣家蝠	1	0	1	6.0	1	33.5
山家蝠	18	2	20	5.9±0.6	20	32.6±0.8
台灣長耳蝠	98	97	192	5.9±0.6	195	38.0±1.1

表 4-3 雪見地區各物種再捕捉之次數統計 (2008/1 至 2011/12)

次數\種類	台灣 長耳蝠	寬吻 鼠耳蝠	台灣 管鼻蝠	金芒 管鼻蝠	姬管鼻蝠	台灣 小蹄鼻蝠	長趾 鼠耳蝠	摺翅蝠	白腹 鼠耳蝠	東方 寬耳蝠	山家蝠
1	34	17	14	5	6	5	4	5	2	1	1
2	11	6	6	0	1	1	0	1	0	0	0
3	1	5	0	1	1	0	0	1	0	0	1
4	2	0	3	3	1	0	0	0	0	0	0
5	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
總計	49	28	25	9	9	6	4	7	2	1	2
總標記數	134	92	135	71	32	24	36	16	23	2	20
佔百分比%	36.6	30.4	18.5	12.7	28.1	25.0	11.1	43.8	8.7	50.0	10.0

表 4-4 雪見地區台灣長耳蝠 (*Plecotus taivanus*) 成熟雌蝠生殖資料
(2008/1-2011/12)

月份	捕捉到成熟雌蝠 數量	懷孕百分比 (%)	泌乳百分比 (%)	捕捉到亞成蝠 數量
1	0	0	0	0
2	2	0	0	0
3	3	33.3	0	4
4	4	25	0	0
5	7	57.1	28.6	0
6	17	0	88.2	3
7	29	0	65.5	13
8	7	0	0	6
9	3	0	0	0

表 4-5 雪見地區長趾鼠耳蝠 (*Myotis sp.2*) 成熟雌蝠生殖資料
(2008/1-2011/12)

月份	捕捉到成熟雌蝠 數量	懷孕百分比 (%)	泌乳百分比 (%)	捕捉到亞成蝠 數量
1	0	0	0	0
2	0	0	0	0
3	2	0	0	0
4	0	0	0	0
5	6	16.7	0	5
6	2	0	50	2
7	8	0	87.5	2
8	3	0	0	3
9	2	0	0	5

表 4-6 雪見地區幾種蝙蝠性成熟時間（整理自 2008/1-2011/12 所進行之標放研究，針對同一隻個體不同時期再捕獲之外部生殖狀態記錄）

物種	♂		♀	
	個體數	達性成熟之時間（月）	個體數	達性成熟之時間（月）
台灣小蹄鼻蝠	1	≥12		
東方寬耳蝠	1	≥12		
摺翅蝠	1	≥12		
金芒管鼻蝠	1	≥12		
台灣管鼻蝠	1	≥12	1	≥12
姬管鼻蝠	2	≥12		
寬吻鼠耳蝠	2	≥12		
山家蝠	1	≥12		
台灣長耳蝠	3	≥12	3	≥12

表 4-7 2008 年 1 月至 2011 年 12 月雪見地區蝙蝠整年生殖狀態紀錄 (黑色字體)

物種\月份	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec
無尾葉鼻蝠					/P	/P						
台灣大蹄鼻蝠	T+ /	T+ /										
台灣小蹄鼻蝠	T+ /	T+ /	/P		/P		/N+, L		T+ /			
東方寬耳蝠	E+ /			T+ /	/P				T+ /	T+ / N+	T+ /	T+ /
金芒管鼻蝠	E+ /	E+ /	T-, E- /	T+ /			/N+, L	T+ /	T+ /	T+ /, E+	T+, E+ /	
台灣管鼻蝠		E+ /	T-, E- /	T+ / P		T+ /	T+ / N+, L	T+ / N-	T+ /	T+, E+ /	T+, E+ /	T+, E+ /
姬管鼻蝠	E+ /	E+ /	E- /		/P	/L	/N+, L		T+ /	T+ /	T+ / N+	
隱姬管鼻蝠											E+ /	
黃胸管鼻蝠						T+ /	T+ /	T+ /	T+ /	T+, E+ /		
渡瀨氏鼠耳蝠							T+ / N-	T+ /	T+ /			
寬吻鼠耳蝠	E+ /	E+ /			T+ / P	T+ / P, L	T+ / L	T+ / N-	T+ /	T+, E+ /	T+, E+ /	T+ E+ /
長趾鼠耳蝠					/P	T+ / N+, L	T+ / L	T+ /	T+ /	T+ /		
白腹鼠耳蝠						T+ / N+, L	T+ / N+	T+ /	T+ /	T+ /		
長尾鼠耳蝠							T+ /	T+ / N-	T+ /			
彩蝠							T+ /	T+ /	T+ /			
山家蝠	E+ /					T+ /	T+ /	T+ /	T+ /	T+, E+ /		
台灣長耳蝠	T+, E+ /	E+ / P	E+ / P	T-, E- /	T+ / P, L	T+ / N+, L	T+ / L	T+ / N+	T+ /	T+, E+ /	T+, E+ /	E+ / N+

註 1：表格中格式代表：雄性成體/雌性成體，T+：睪丸腫大，E+：副睪明顯，N+：乳房腫漲，L：泌乳中，P：懷孕

註 2：灰色字體為筆者於 1996 至 2005 年間，在台灣山區之採集紀錄整理資料 (陳家鴻，2008)，淺藍色字體為筆者於 2012 年 5 月至 11 月在觀霧地區之採集紀錄資料 (未發表資料)，僅針對相同物種，未考慮不同年間與地區變異

表 4-8 台灣地區蝙蝠名錄

科 別	學 名	中 文 名
Pteropodidae (大蝙蝠科)	<i>Pteropus dasymallus formosus</i> ○ ^I	台灣狐蝠
	<i>Cynopterus sphinx</i>	印度犬果蝠
	<i>Rousettus leschenaultii</i>	棕果蝠
Hipposideridae (葉鼻蝠科)	<i>Coelops formosanus</i> ○# ^{II}	無尾葉鼻蝠
	<i>Hipposideros terasensis</i> ◎	台灣葉鼻蝠
Rhinolophidae (蹄鼻蝠科)	<i>Rhinolophus formosae</i> ◎#	台灣大蹄鼻蝠
	<i>Rhinolophus monoceros</i> ◎	台灣小蹄鼻蝠
Vespertilionidae (蝙蝠科)	<i>Airelulus torquatus</i> ◎#	台灣黃頸蝠
	<i>Barbastella leucomelas</i> #	東方寬耳蝠
	<i>Kerivoula titania</i> #	彩蝠
	<i>Miniopterus schreibersii</i>	摺翅蝠
	<i>Harpiocephalus harpia</i> #	毛翼大管鼻蝠
	<i>Harpiola isodon</i> ◎#	金芒管鼻蝠
	<i>Murina puta</i> ◎	台灣管鼻蝠
	<i>Murina gracilis</i> ◎#	姬管鼻蝠
	<i>Murina recondita</i> ◎	隱姬管鼻蝠
	<i>Murina bicolor</i> ◎#	黃胸管鼻蝠
	<i>Myotis formosus flavus</i> (?) #	金黃鼠耳蝠
	<i>Myotis ruforniger watasei</i> (?) #	渡瀨氏鼠耳蝠
	<i>Myotis latirostris</i> ◎	寬吻鼠耳蝠
	<i>Myotis taiwanensis</i> ◎	台灣鼠耳蝠
	<i>Myotis</i> sp.1(?)	白腹鼠耳蝠
	<i>Myotis</i> sp.2(?)	長趾鼠耳蝠
	<i>Myotis</i> sp.3(?)	長尾鼠耳蝠
	<i>Eptesicus serotinus horikawai</i> ○	堀川氏棕蝠
	<i>Scotophilus kuhlii</i>	高頭蝠
	<i>Scotophilus</i> sp.(?)	大高頭蝠
	<i>Nyctalus plancyi velutinus</i> #	絨山蝠
	<i>Pipistrellus abramus</i>	東亞家蝠
	<i>Pipistrellus montanus</i> ◎#	山家蝠
<i>Pipistrellus taiwanensis</i> ◎#	台灣家蝠	
<i>Plecotus taivanus</i> ◎#	台灣長耳蝠	
<i>Hypsugo pulveratus</i> #	灰伏翼	
<i>Vespertilio sinensis</i> #	霜毛蝠	
Molossidae (游離尾蝠科)	<i>Tadarida insignis</i>	游離尾蝠

註 1：◎台灣特有種；○特有亞種；#雪見地區之稀有種；(?)尚未正式命名；I、II 第一、二保育類

註 2：本名錄之學名乃參考林良恭等(2004)台灣的蝙蝠、鄭錫奇等(2010)台灣蝙蝠圖鑑，彩蝠學名參考 Wu, et al.(2012)

第五章 結論

本研究針對台灣葉鼻蝠與摺翅蝠兩種洞穴型蝙蝠在這些不同生殖策略下，生殖週期中生理與生殖賀爾蒙的變化研究顯示，台灣葉鼻蝠在同一地點不同年間的族群生殖事件的時間大致相同，在摺翅蝠不同緯度與不同年間的族群整年的變化亦大致相似，而在台灣南部的族群則沒有像日本族群在延遲著床後另有一個延遲胚胎發育期。另外，體內賀爾蒙濃度變化上，皆與生精作用、排卵、受精與胚胎延遲著床、發育或胚胎快速成長之事件相配合。值得一提的是，在台灣南部摺翅蝠的研究上，記錄到一隻雄蝠在非生殖活性的季節仍有生精現象，而體內的睪固酮濃度亦顯示該時期有稍微升高的現象，因此，南部族群是否已顯示出熱帶與亞熱帶之間生殖事件上的過渡期或僅為族群中之特例，值得進一步追蹤探討。

另外，針對台灣中部中海拔山區之森林性蝙蝠進行長期的生植物候調查記錄，從累積的資料顯示，至少有 8 種蝙蝠在中海拔山區有生殖育幼的表現，另外從標記再捕捉法對相同個體長期的記錄得知至少有 9 種雄蝠與 2 種雌蝠性成熟時間皆大於 12 個月。依據雌雄個體不同時期的生殖特徵表現顯示此區蝙蝠屬於季節性的生殖週期，每年只生產一次，即單一動情週期。依據調查結果推測至少台灣管鼻蝠、姬管鼻蝠、金芒管鼻蝠、寬吻鼠耳蝠、山家蝠與台灣長耳蝠等 6 種中海拔森林性蝙蝠，生

殖型式可能屬於延遲受精的生殖策略。

總結以上結果顯示，台灣地區蝙蝠的生殖週期應該與大部分溫帶地區的物種相似，存在各種不同的生殖延遲型式，而 35 種蝙蝠中，僅少數物種之生殖生態或生理研究被進行，針對分布地點侷限、數量少之眾多森林性蝙蝠物種，未來可進行非侵入性的研究如排遺或尿液中生殖賀爾蒙的測定，以獲得較為精確的結果。或許，生活在環境多樣與海拔梯度變異較大的這些物種中，在生殖策略上亦存在著某些變異，這將具有非常大的研究空間。

個人資料

◎學歷：

- (1) 大學部：高雄醫學大學生物學系（第一屆）畢業（1995.06）
- (2) 碩士班：東海大學生物學系碩士班畢業（1998.06）
- (3) 博士班：東海大學生命科學系（原生物學系）畢業（2013.01）

◎經歷：

- (1) 墾丁國家公園暑期大專義務解說員（82期陽光之子）
- (2) 高雄醫學大學生態保育社社長
- (3) 高雄市野鳥學會會員
- (4) 荒野保護協會創始會員
- (5) 雪霸國家公園第2期義務解說員
- (6) 玉山國家公園第8期義務解說員

◎職務經歷：

- (1) 中華民國空軍防砲警衛司令部砲208營營部連作戰士
（1998.08-2000.05）
- (2) 東海大學生物學系野生動物生態實驗室研究助理（2001.04-2003.09）
- (3) 旺宏電子股份有限公司黃光製程工程師（2004.9）
- (4) 雪霸國家公園管理處雪見管理站技士（2006.11-2010.12）
- (5) 雪霸國家公園管理處遊憩服務課技士（2011.01-2012.01）
- (6) 雪霸國家公園管理處觀霧管理站技士（2012.02-迄今）

◎博士班修業期間發表著作：

林良恭、陳家鴻。2003。利用自動照相機記錄草嶺地區鳥類與哺乳動物之物種組成與活動模式，生態系經營-永久樣區理論與實務探討研討會，行政院農業委員會林務局。

- 陳家鴻、袁守立、陳逸文、林良恭。2007。霜毛蝠的再發現紀錄—兼記觀霧地區的蝙蝠相。自然保育季刊 57：28-32。
- 陳家鴻。2008。台灣蝙蝠生殖記事。野生動物保育彙報及通訊 12(1): 14-16。
- 陳家鴻。2008。雪霸國家公園雪見地區蝙蝠多樣性調查 I。雪霸國家公園管理處。39 頁。
- 陳家鴻、林良恭。2008。台灣葉鼻蝠與摺翅蝠生殖生理學研究。蝙蝠研究研討會論文集：57-73。
- 陳家鴻。2009。雪霸國家公園雪見地區蝙蝠多樣性調查 II。雪霸國家公園管理處。44 頁。
- 陳家鴻。2009。雪霸國家公園雪見地區蝙蝠多樣性研究。第 12 屆海峽兩岸國家公園暨保護區研討會論文集：101-116 頁。
- 陳家鴻。2010。雪霸國家公園雪見地區蝙蝠多樣性調查 III。雪霸國家公園管理處。50 頁。
- 陳家鴻。2010。雪霸國家公園雪見地區蝙蝠多樣性調查暨巢箱設置研究。第 14 屆海峽兩岸國家公園暨保護區研討會論文集：93-111 頁。
- 陳家鴻。2011。雪霸國家公園雪見地區台灣長耳蝠棲所選擇暨巢箱監測。雪霸國家公園管理處。61 頁。
- 林良恭、陳家鴻。2012。台灣蝙蝠研究史。野生動物保育彙報及通訊 16(4): 41-45。

Reproductive physiology of *Hipposideros terasensis* in Taiwan

Chia-Hong Chen and Liang-Kong Lin*

Laboratory of Wildlife Ecology, Department of Life Science, Tunghai University, Taichung 407, Taiwan, R.O.C.

Abstract. Changes in habitat and resource availability have induced bats to develop strategies for reproductive delay, including the processes of insemination, embryo implantation, and fetal development. *Hipposideros terasensis* used the strategy of delayed embryonic development. Bats mated in autumn. Fertilized eggs implanted during the blastula stage, but remained dormant for as long as five months before developing. In male bats, concentrations of testosterone increased from baseline to peak (54.3 ± 4.7 ng/ml) in August, corresponding with spermatogenesis. For female bats, concentrations of progesterone increased to peak levels (27.2 ± 6.8 ng/ml) between February and April, before declining back to baseline after birth in June. Increase and decline coincided, respectively, with resumption of embryo development (March to May) and birth (May to June). Compared to other hibernating species or species with similar reproductive patterns, *H. terasensis* had similar reproductive quiescence and changes and regulation of reproductive hormones.

Key words: delayed embryonic development, *Hipposideros terasensis*, progesterone, Taiwan, testosterone.

There are three well-known types of reproductive delay in bats: delayed fertilization (sperm storage), delayed implantation, and delayed embryonic development (Bradshaw 1962; Fleming 1971; Oxberry 1979; Kimura and Uchida 1983; Heideman 1989; Altringham 1996). For any pattern of delayed reproduction, the hormonal change plays an important role in regulating behavior.

In *Miniopterus shreibersii natalensis* in Africa, concentration of plasma progesterone shows two peaks: one during delayed implantation (Van der Merwe and Van Aarde 1989) and one 216–222 days after fertilization. The second peak coincided with the increase in placental weight. In *Tadarida brasiliensis mexicana*, which shows no hibernation or delayed reproduction, the concentration of plasma progesterone steadily increased until mid-pregnancy (Jerrett 1979). There were two peaks in progesterone concentration in the annual reproductive cycle of *Macrotus californicus* which includes delayed embryonic development (Burns and Easley 1977). The lower peak coincided with retarded embryonic growth rate. The larger peak corresponded with accelerated embryonic and placental development. *Miniopterus schreibersii fuliginosus*, which lives in temperate Japan, hibernates immediately after mating in November. This

bat has a 60-day delay until mid-December and early January when the blastocyst begins to implant (Kimura et al. 1987). There is a second delay in fetal development from early January to March. During this time, plasma progesterone concentration does not increase, even though it is lower than the pre-implantation period during hibernation. Fetal development progresses rapidly after bats wake from hibernation (Kimura et al. 1987). Kimura et al. (1987) also discovered that concentrations of plasma progesterone are closely related to volume changes in corpus luteum during pregnancy. Meenakumari et al. (2009) found two parturitions in *Cynopterus sphinx*, with the first pregnancy having delayed embryonic development. Plasma progesterone levels were stable during the two-month delay, before increasing steeply to a peak in the third month.

The main functions of progesterone are to promote endometrial thickening and inhibit uterine contractions, thus maintaining a normal pregnancy (Vander et al. 1990). In bats, the two primary sources for progesterone are the corpus luteum and the placenta. Changes in progesterone are closely related to embryonic implantation and development.

In male reproductive activities with no sperm storage,

*To whom correspondence should be addressed. E-mail: lklin@thu.edu.tw

Macrotus californicus shows a synchronous pattern of plasma testosterone concentration changes which coincided with spermatogenesis and development of the accessory genital glands, whereas when *Rhinolophus capensis* has stored sperm, plasma testosterone concentration increases with increasing spermatogenic activity, but, as the concentration declines, the accessory genital glands increase in size (Martin and Bernard 2000). Testosterone, synthesized by stimulating the lutenizing hormone receptor in Leydig cells, primarily acts to induce development of male accessory genital glands.

Bats in Taiwan with known reproductive cycles were histologically investigated, to find that only *Hipposideros terasensis* had delayed embryonic development. The reproductive cycles in this species were strongly synchronized between females and males (Chen 1998). Spermatogenesis stopped at the end of August. No sperm was left in the epididymis. Testis and epididymis atrophied in September. Ovaries developed corpus lutea near the end of August, when an unimplanted morula was seen in sections of the uterus, greatly suggesting a high degree of synchronization in reproduction of both males and females. After fertilization, the embryo was implanted immediately, but remained in the gastrula stage until the end of February of the next year. It quickly developed in March, with the mother giving birth in late May. This species has a six-month period of delayed embryonic development.

Although *H. terasensis* still shows a pattern of reproductive delay, in comparison to other types of delayed reproduction in other regions, there is a slight difference in the duration of pregnancy. Moreover, there is no existing study on the control of reproduction by hormonal changes of genus *Hipposideros* in East Asia. The objective of this study is to examine the annual changes in reproductive hormones of *H. terasensis*: progesterone and testosterone. We examined progesterone for its regulation of the different stages of embryonic development. We examined testosterone because its role in spermatogenesis can demonstrate synchrony in male and female *H. terasensis* reproductive cycles.

Study site and method

Study site and sample collection

The sampling took place in an abandoned tunnel in Chungliao, Nantou County, Taiwan (120°44'24.93"E, 23°53'17.63"N). Because of the strong reproductive synchronization of both sexes (Chen 1998), sample size

was minimized to three adult bats of each sex each month from March 2006 to February 2007. During daylight, when bats were still in the cave, we captured bats with a net. Each month, we limited the number of intrusions into the cave to two. Age of male bats was determined by swelling of the frontal sac. Age of female bats was determined by swelling of nipples or false nipples. Color was also used to estimate age because darker colors indicate younger bats and brownish colors indicate adult bats (Cheng 2004). To minimize the duration of disturbance, we left the cave area as soon as we had collected the samples.

Measurement and analysis of reproductive hormones

Within four hours after capture and anesthetization by ether, bat external features were recorded: sex, weight, reproductive status, and lengths of forearms, tail, thumbs (with the claws), ears, hind feet, and tibia. Blood was extracted by cardiac puncture. Serum was isolated and stored at -20°C after separation centrifuging at 3,000 rpm for 10 minutes at 4°C . Serum concentrations of testosterone and progesterone were measured by enzyme-linked immunosorbent assay (R&D Systems, Inc, USA). Optical density was determined at 450 nm using a μ Quant microplate reader (Bio-Tek, Winooski, USA), and we set the blank well as zero. The limit of progesterone detection was 0.08 ng/ml. The intra- and inter-assay coefficients of variation were less than 0.06%. The limit of testosterone detection was 0.03 ng/ml. The intra- and inter-assay coefficients of variation were 0.09 and 0.12%, respectively.

Histological analysis

Reproductive organs (testis and epididymis for males and uterus and ovaries for females) were dissected and fixed in a solution of formalin, ethylalcohol, and acetic acid which was replaced with different concentrations of t-butanol acid (Willig 1985). These samples were embedded in paraffin and sectioned into 7 μm thick slides. The slides were stained with haematoxylin and eosin (Preece 1978). The collected bats were sent to the National Museum of Natural Science, Taichung, Taiwan, to be stored as skeletal, fur, or fluid-preserved specimens.

Results

Weight

As for the monthly weight changes in male bats, the highest weight (74.2 ± 10.2 g) was observed in July and

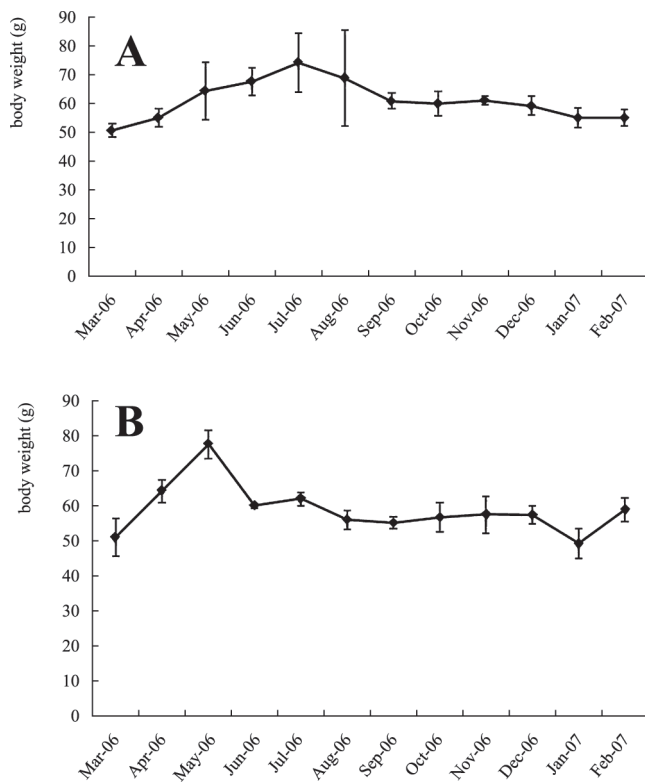


Fig. 1. Monthly changes of body weight of male (A) and female (B) *Hipposideros terasensis* collected from March 2006 to February 2007. Vertical lines indicate standard deviation from a sample size of three.

the lowest (50.7 ± 2.34 g) in March. The minimum average weight of female bats was seen between January and March (49.1 ± 4.3 g), and it gradually increased afterward, until it peaked in May (77.3 ± 4.0 g) (Fig. 1A and B). From the monthly trend of weight change, it was concluded that bats had the lowest weight during winter. Then, it significantly increased during spring, until it plateaued during summer and autumn.

Reproductive cycle of male bats

Histological examination

During the non-reproductive season, it is difficult to observe testis externally. Only when the testis swells during the reproductive season can it be directly palpated.

Histology of testis from males collected in May 2006 revealed mitosis in primary spermatocytes of seminiferous tubules, indicating early spermatogenesis (Fig. 2A). In August, the process continued (Fig. 2B). By September, the tubules were empty and the process terminated (Fig. 2C). Ductus epididymis from bats collected in March 2006 were rather skinny. They started to swell in April, becoming hollow (Fig. 3A). In May, there was still no sign of sperm. By June, they were filled with

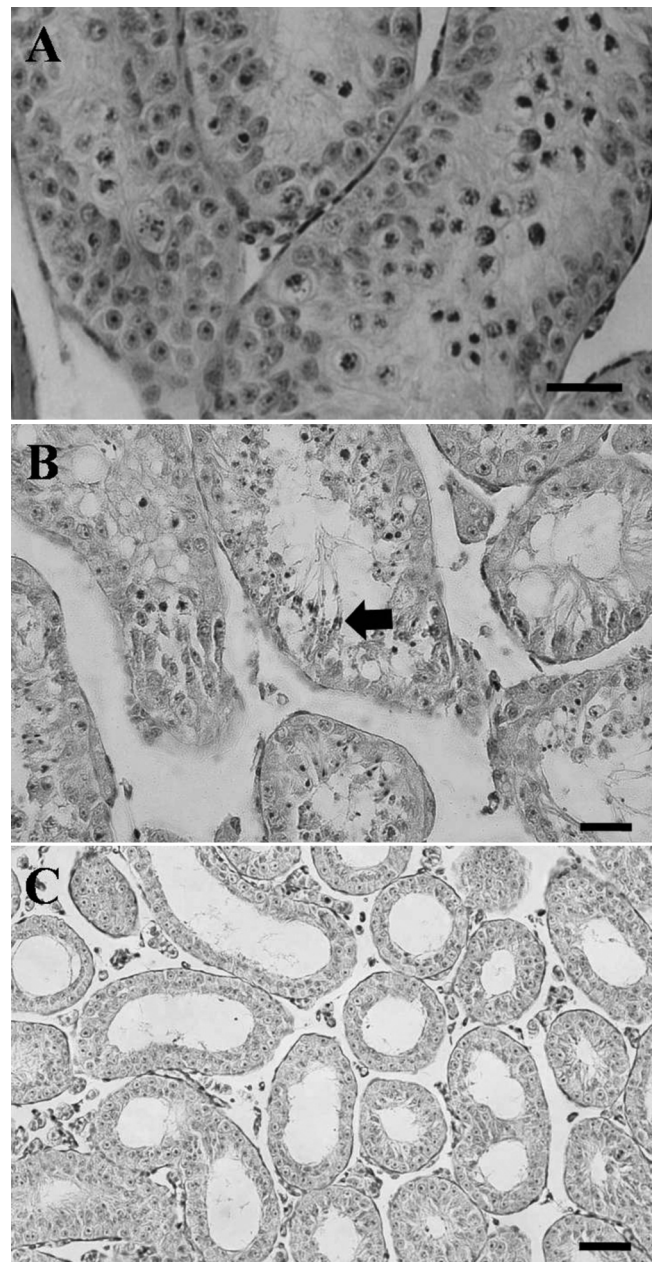


Fig. 2. Testicular changes of adult *Hipposideros terasensis* in central Taiwan: A) early stage spermatogenesis in May; B) lumen with spermatozoa in August; and C) regressed seminiferous tubules and empty lumen in September. Scale bars represent $160 \mu\text{m}$. The arrow indicates active spermatocyte.

sperm (Fig. 3B). By September, ducts were hollow again (Fig. 3C). Ductus epididymis began to shrink in August.

In summary, the histological observation of changes in the testis and epididymis of the adult males reveals that the process of spermatogenesis of the testis occurred in May and June, while the appearance and the storage of sperms in the epididymis occurred between June and August.

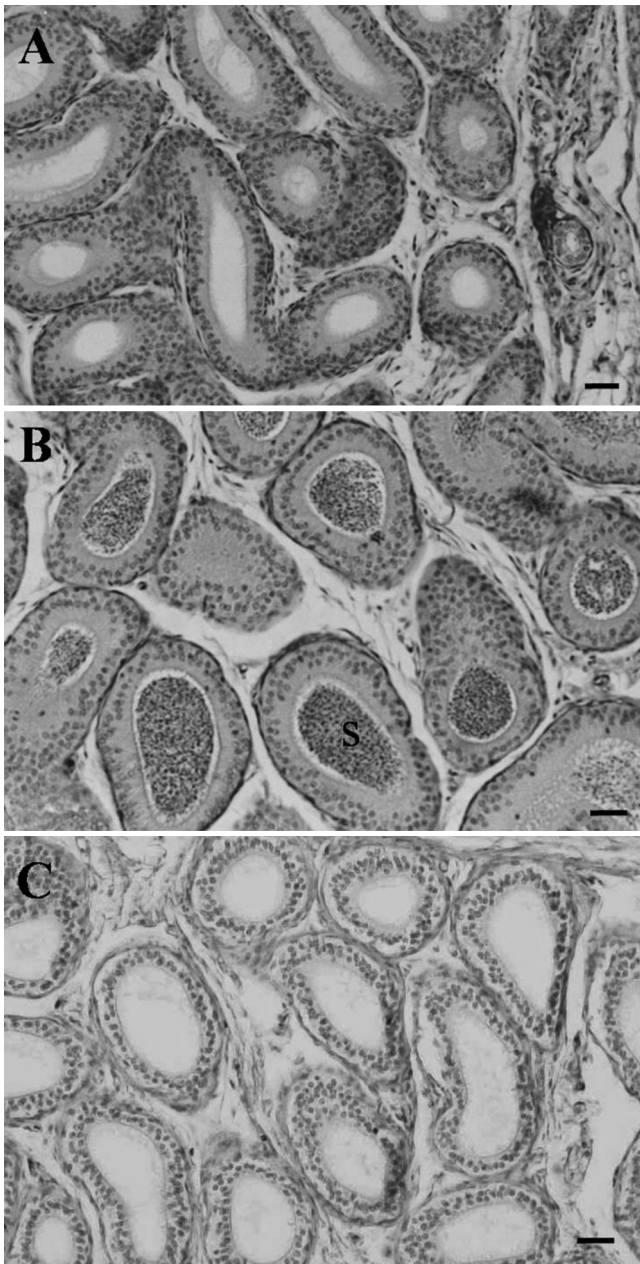


Fig. 3. Changes in cauda epididymidis of adult *Hipposideros terasensis* in central Taiwan: A) lumen enlarged and empty in April; B) lumen enlarged with abundant spermatozoa (s) in June; and D) lumen empty in September. Scale bars represent 160 μm .

Changes in concentration of testosterone

The concentration of testosterone in the serum of *H. terasensis* showed seasonal changes. It was at the lowest level (2.0 ± 0.0 ng/ml) from March to May (time without spermatogenesis) and started to increase from May to June (during the time of spermatogenesis), reaching its peak of 54.3 ± 4.7 ng/ml in August (Fig. 4). By the end of August, the process of spermatogenesis had termi-

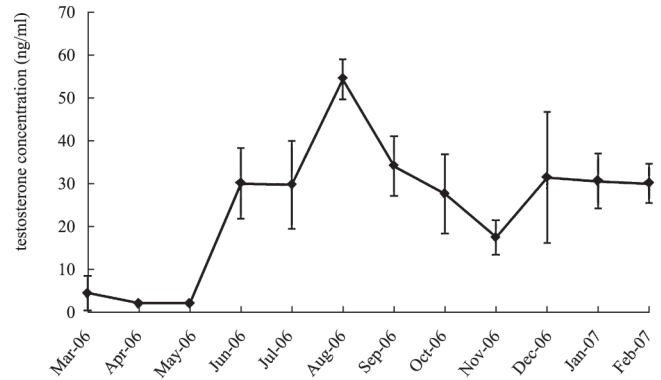


Fig. 4. Changes in serum testosterone concentration in male *Hipposideros terasensis* from March 2006 to February 2007. Vertical lines indicate standard deviations from a sample size of three.

nated and the concentration of testosterone also started to decline (Figs. 2A and 4).

Reproductive cycle of female bats

Histological examination

Morphologically, the female bat has a bicornute uterus and the ovaries are located at the tips of the uterine corners. Direct palpation of specimens collected in April could reveal the female was pregnant.

From February to March 2006, corpus lutea were detected in ovaries (Fig. 5A). In August 2006, Graafian follicles were seen. Corpus lutea were seen again in September 2006, with atretic follicles (Fig. 5B and C). Therefore, ovulation should occur between August and September. In specimens from February 2006, embryos in the gastrula stage were observed in the uterus, which had a developed placental structure (Fig. 6A). In March, the neural plate was in the primitive streak stage (Fig. 6B). On April 7th, fetuses had visibly black eyes, four limbs, and tail bumps. Most female specimens had given birth by early June. No histological slides showed signs of ovulation or fertilization. We observed embryos in the gastrula stage in September (Fig. 6C).

Changes in concentration of progesterone

The concentration of serum progesterone in female bats started to increase from a level of 13.9 ± 11.5 ng/ml in March to the maximum of 27.18 ± 6.8 ng/ml in April 2006. The concentration then dropped to 16.8 ± 1.0 ng/ml after parturition in May and further dropped to the lowest point of 1.9 ± 0.9 ng/ml in June 2006. Between July and September, it then gradually increased to 11.6 ± 2.5 ng/ml before yet another decline. There was a second peak in September 2006 after ovulating, fertilization,

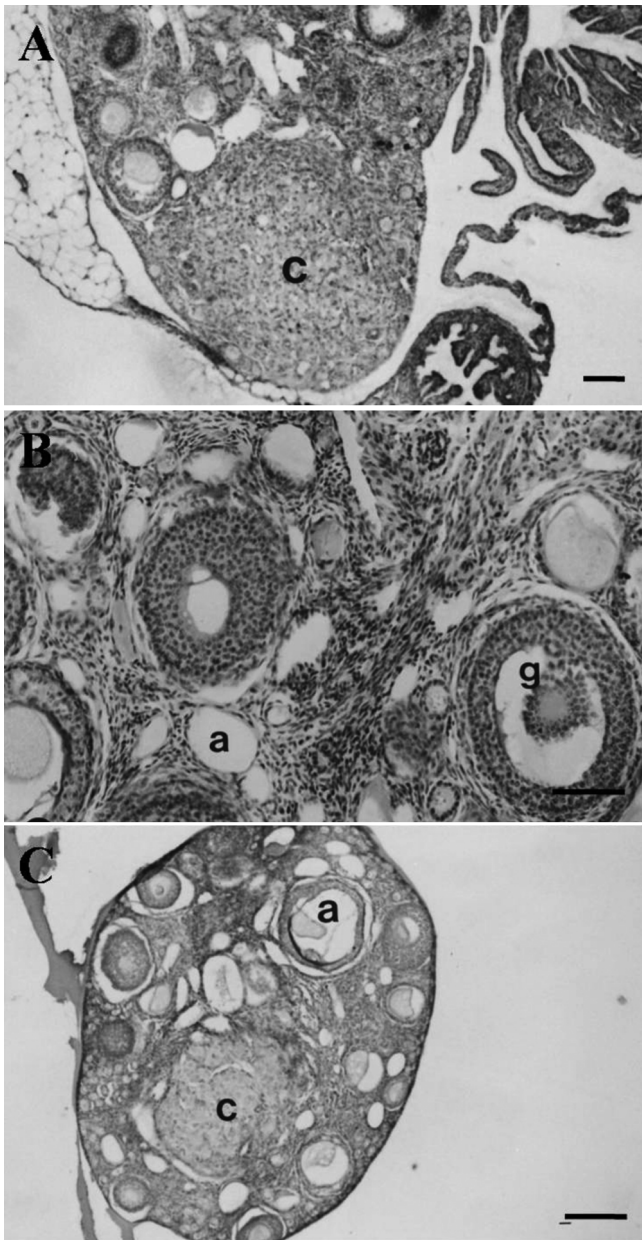


Fig. 5. Ovarian cycle of female *Hipposideros terasensis*: A) single corpus luteum (c) in February; B) Graafian follicles (g) in August; and C) corpus luteum (c) and many atretic follicles (a) in September. Scale bars indicate 320 μ m.

and implantation. As shown in Fig. 7, the changes in the concentration of progesterone display two peaks.

Discussion

Delayed embryonic development after implantation is a rare phenomenon in mammals, and even among bats, only few species are reported to exhibit this characteristics (Mead 1993). *Hipposideros terasensis* has delayed

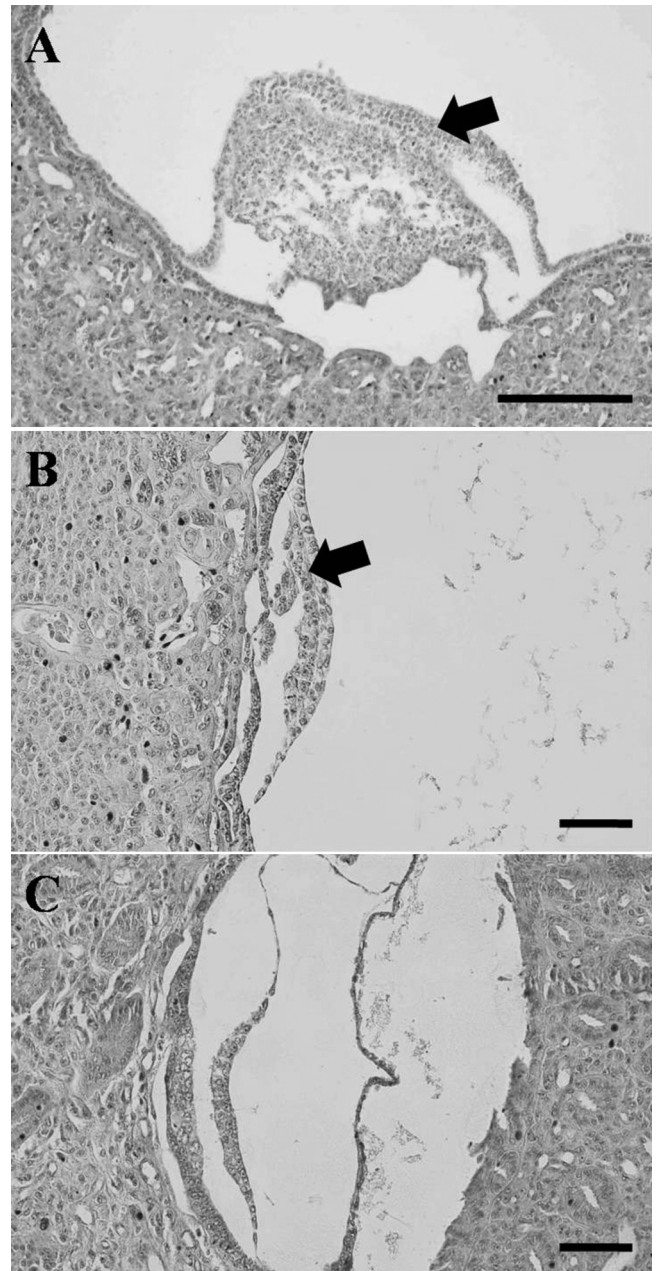


Fig. 6. Changes in the uterus of female *Hipposideros terasensis*: A) embryo at gastrula stage with inner cell mass (arrow) in February; B) embryo in primitive streak stage, showing neural plate (arrow) in March; and C) blastula stage of early implantation in September. Scale bars indicate 320 μ m.

embryonic development (Chen 1998, this study). Summing up the histological observation of ovaries and uteri in adult females, it can be concluded that after the appearance of corpus luteum in ovaries during September, they remained unchanged from September to the end of February. Fetuses did not develop from the gastrula stage until April. Then, they grew until birth in late May.

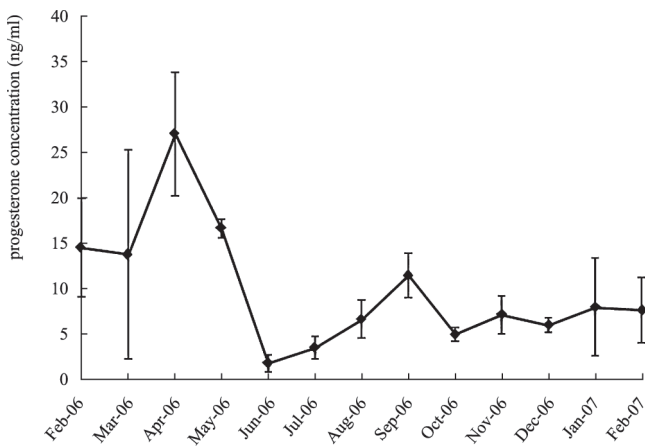


Fig. 7. Changes in serum progesterone concentrations in female *Hipposideros terasensis* from March 2006 to February 2007. Vertical lines indicate standard deviation from a sample size of three.

These results support Chen's (1998) conclusions that *H. terasensis* has delayed embryonic development. That pregnancy lasted about nine months was primarily due to embryonic arrest at the gastrula stage for five months after implantation.

Because *H. terasensis* has no sperm storage and the reproductive cycles of both sexes are highly synchronized (Chen 1998), we decided to reduce the sample size in this study. The appearance of Graafian follicles in ovaries in August was closely followed by the presence of corpus lutea in September. Since there was active spermatogenesis in male bats in June and July and residual sperm in the epididymis at the end of August, we inferred that mating, ovulation, and fertilization occurred before mid-August. Our results were consistent with Chen (1998), even though we had limited sample size to three of each sex each month.

Testosterone levels in male bats gradually increased from May until August. This coincided with spermatogenesis. Testosterone decreased after August when the spermatogenesis also stopped. This pattern is similar in other mammalian species in that all reproductive activities are synchronized (Kawamoto 2003). After copulation spermatogenesis decreases, seminiferous tubules and epididymis regress, and plasma testosterone concentration declines. Spermatogenesis and activity of the accessory genital glands are synchronized but are not clearly linked to plasma testosterone concentration. Martin and Bernard (2000) suggested that another protein, steroid binding globulins, may play an important role, and it is therefore very difficult to explain the data without information on plasma steroid binding globulins levels.

Progesterone levels in female bats remained at low levels during delayed embryonic development from October until March. Then, it started to increase rapidly, corresponding with the period of accelerated fetal development. It peaked in April, decreasing after parturition in May. Fleming (1971) once speculated that the delay in embryonic development in *Artibeus jamaicensis* was because of negligible growth in the corpus luteum, resulting in a low levels of luteotrophic hormones. This would also reduce concentrations of progesterone, also slowing embryonic development.

Hipposideros terasensis was similar to *Macrotus californicus* in that there were two peaks in the concentration of serum progesterone during pregnancy. The first peak occurred in the first three months, and the second peak occurred half a month before the parturition. Burns and Easley (1977) suggested the first peak is related to formation of the placenta before the delay in embryonic development characterized by decreased concentrations of progesterone. The second peak would be consistent with the rapid embryonic development. Burns and Wallace (1975) pointed out that sudden increase in estrogen and progesterone at the time of implantation was to promote the process of implantation and the development of the chorioallantoic placenta. Banerjee et al. (2009) suggested that the increase in serum melatonin concentration closely coincided with the period of ovarian recrudescence, which may be responsible for delayed embryonic development in *Cynopterus sphinx* by suppressing progesterone synthesis.

Variation in embryonic development after implantation may have been determined by the mothers' body temperature and availability of resources (Bradshaw 1962; Racey 1982). Domesticated *Pipistrellus pipistrellus* increased rate of post-implant development when temperature increased. Decreased temperatures combined with a decreased availability of resources slows development (Racey 1982). This is true for Japanese *Miniopterus schreibersii* (Kimura and Uchida 1983).

From the evolutionary perspective, delayed embryonic development is one way to guarantee the survival of newborns by correlating the start, maintenance, and end of pregnancy with environment, neural endocrine conditions, and condition of ovaries and uterus (Anthony 2000; Heideman 2000; Martin and Bernard 2000; Lopes et al. 2004). Embryonic diapause is the least common type of reproductive delay in mammals and has only been demonstrated in bats (Meenakumari et al. 2009). Regulation at the gene and hormonal level is more

complicated than for delayed fertilization and delayed implantation. The molecular or cytological effects or mechanisms are still unknown, including how hormones influence cell cycle arrest, start of development, mitosis, and cell differentiation and proliferation.

Taiwan is located in the subtropics and has at least 35 species of bats. Three of these species are confirmed to have reproductive delay: *Pipistrellus abramus* has sperm storage (Ko 1995), *Miniopterus schreibersii* has delayed embryonic implantation (Huang 2000), and *Hipposideros terasensis* has delayed embryonic development (Chen 1998). Other than this study, there is no research on the hormonal conditions of reproductive delay in these three species. We documented relationship between the reproduction process revealed through histology with changes in progesterone and testosterone in *H. terasensis*.

Hipposideros terasensis is a common species endemic to Taiwan with large and stable populations. Their long pregnancy and pattern of delayed embryonic development makes them an ideal model for study of evolutionary developmental biology.

Acknowledgments: We thank our friends and colleagues for their help in the field. We are deeply grateful for the sacrifice of the bats used in this research. This study was supported by grant from National Science Council, Taiwan. We are also indebted to Cara Lin Bridgman for revising this manuscript.

References

- Altringham, J. D. 1996. Birth, development, and survival. In (J. D. Altringham, ed.) *Bats Biology and Behavior*, pp. 140–154. Oxford University Press, New York.
- Anthony, E. L. P. 2000. Endocrinology of reproduction in bats: central control. In (E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.) *Reproductive Biology of Bats*, pp. 1–26. Academic Press, London.
- Banerjee, A., Meenakumari, K. J., Udin, S. and Krishna, A. 2009. Melatonin regulates delayed embryonic development in the short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*. *Reproduction* 138: 935–944.
- Bradshaw, G. V. R. 1962. Reproductive cycle of the California leaf-nosed bat *Macrotus californicus*. *Science* 136: 645–646.
- Burns, J. M. and Easley, R. G. 1977. Hormonal control of delayed development in the California leaf-nosed bat, *Macrotus californicus*. III. Changes in plasma progesterone during pregnancy. *General and Comparative Endocrinology* 32: 163–166.
- Burns, J. M. and Wallace, W. E. 1975. Hormonal control of delayed development in *Macrotus californicus*. *Science* 136: 645.
- Chen, C. H. 1998. Reproductive Ecology of Taiwan Leaf-nosed Bat (*Hipposideros terasensis*) in Chungliao Area, Nantou County. Thesis. Tunghai University, Taichung, 67 pp. (in Chinese with English abstract).
- Cheng, H. C. 2004. Population Ecology of Formosan Leaf-nosed Bat (*Hipposideros terasensis*). Dissertation. National Taiwan University, Taipei, 76 pp. (in Chinese with English abstract).
- Fleming, T. H. 1971. *Artibeus jamaicensis*: delayed embryonic development in a neotropical bat. *Science* 171: 402–404.
- Heideman, P. D. 1989. Delayed development in Fischer's pygmy fruit bat, *Haplonysteris fischeri*, in the Philippines. *Journal of Reproduction and Fertility* 85: 363–382.
- Heideman, P. D. 2000. Environmental regulation of reproduction. In (E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.) *Reproductive Biology of Bats*, pp. 469–499. Academic Press, London.
- Huang, Y. C. 2000. Regulation of Body Temperature of *Miniopterus schreibersii* in Dili Area, Nantou County. Thesis. Tunghai University, Taichung, 67 pp. (in Chinese with English abstract).
- Jerrett, D. P. 1979. Female reproductive patterns in hibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility* 56: 369–378.
- Kawamoto, K. 2003. Endocrine control of the reproductive activity in hibernating bats. *Zoological Science* 20: 1057–1069.
- Kimura, K. and Uchida, T. A. 1983. Ultrastructural observations of delayed implantation in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii fuliginosus*. *Journal of Reproduction and Fertility* 69: 187–193.
- Kimura, K., Takeda, A. and Uchida, T. A. 1987. Changes in progesterone concentrations in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii fuliginosus*. *Journal of Reproduction and Fertility* 80: 59–63.
- Ko, W. Y. 1995. Reproductive Cycle of *Pipistrellus abramus* in Pingtung Area, Southern Taiwan. Thesis. Tunghai University, Taichung, 57 pp.
- Lopes, F. L., Desmarais, J. A. and Murphy, B. D. 2004. Focus on implantation: embryonic diapauses and its regulation. *Reproduction* 128: 669–678.
- Martin, L. and Bernard, R. T. F. 2000. Endocrine regulation of reproduction in bats: the role of circulating gonadal hormones. In (E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.) *Reproductive Biology of Bats*, pp. 27–64. Academic Press, London.
- Mead, R. A. 1993. Embryonic diapauses in vertebrates. *Journal of Experimental Zoology* 266: 629–641.
- Meenakumari, K. J., Banerjee, A. and Krishna, A. 2009. Luteal cell steroidogenesis in relation to delayed embryonic development in the Indian short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*. *Zoology* 112: 151–159.
- Oxberry, B. A. 1979. Female reproductive patterns in hibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility* 56: 359–367.
- Preece, A. 1978. *A Manual for Histological Technicians*. Scripps Memorial Hospital, La Jolla Press, California, 428 pp.
- Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. In (T. H. Kunz, ed.) *Ecology of Bats*, pp. 57–104. Plenum Press, New York.
- Van der Merwe, M. and Van Aarde, R. J. 1989. Plasma progesterone concentrations in the female natal clinging bat (*Miniopterus schreibersii natalensis*). *Journal of Reproduction and Fertility* 87: 665–669.
- Vander, A. J., Sherman, J. H. and Luciano, D. S. 1990. *Human Physiology*. 5th ed. McGraw-Hill Publishing Company Press, New York, 598 pp.
- Willig, M. R. 1985. Reproductive patterns of bats from Caatingas and Cerrado Biomes in northeast Brazil. *Journal of Mammalogy* 66: 668–681.

Received 6 April 2012. Accepted 30 June 2012.