

蝙蝠传粉系统的多样性及其演化研究进展

胡纯略 童泽宇 焦恒武 黄双全*

(华中师范大学生命科学学院, 进化与生态研究所, 武汉 430079)

摘要: 蝙蝠是一类善于飞行的夜行性哺乳动物。植食性蝙蝠与其传粉植物之间的相互作用, 为人们认识种间互动、适应与分化提供了独特的研究系统。本文整合了蝙蝠传粉系统多样性, 以及传粉蝙蝠与蝙蝠媒植物互作的演化关系。从视觉-花色、嗅觉-气味、回声定位-花形、身体结构-花部结构以及营养需求-报酬5个角度展开讨论, 概述了传粉蝙蝠与植物之间存在的适应特征; 进一步提出蝙蝠传粉的生态和演化意义, 旨在为蝙蝠及与植物互作的深入研究提供参考。

关键词: 蝙蝠媒植物; 传粉蝙蝠; 传粉综合征; 适应特征; 种间互动

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2025)02-0152-13

Research progress in the diversity and evolution of bat pollination systems

HU Chunlue, TONG Zeyu, JIAO Hengwu, HUANG Shuangquan*

(Institute of Evolution and Ecology, School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, China)

Abstract: Bats, as proficient night-flying mammals, are effective pollinators for flowering plants in diverse lineages in tropical regions. The interactions between frugivorous/nectarivorous bats and their foraging flowers provide a valuable system for studying interspecific interactions, adaptation, and diversification. In this review, we firstly summarize the diversity of bat pollination systems, and then construct the evolutionary relationship between bats and bat-pollinated plants. To outline the adaptive characteristics of the chiropterophilous pollination system, five aspects are discussed: bat vision and flower color, olfactory and flower fragrance, echolocation and flower shape, body and flower mechanical fit (morphological match), nutritional requirements and floral rewards. Perspectives of ecology and evolution in bats and some issues worthy of further exploration are proposed.

Key words: Bat-pollinated plant; Bat pollinator; Pollination syndrome; Adaptive traits; Interspecific interactions

花粉传递对被子植物异花传粉不可或缺 (Fægri and van der Pijl, 1979; 黄双全和郭友好, 2000; Ollerton *et al.*, 2021)。最近的分析表明, 被子植物 90% 的物种依赖于动物传粉 (Tong *et al.*, 2023)。昆虫是无脊椎动物中, 传粉者多样性最高的类群, 以鳞翅目、膜翅目物种最为丰富多样 (Kevan and Baker, 1983; Ollerton, 2017), 而在脊椎动物中, 善于飞行的鸟类和蝙蝠在热带生态系统中起着重要的传粉作用。全球大约有 294 种传粉蝙蝠 (Fleming *et al.*, 2009), 有 500 多种热带植物部分甚至完全依赖蝙蝠传粉; 两者之间的相互作用在新、旧大陆都经历了千万年的演化。蝙蝠是一类善于飞行的夜行性哺乳

动物, 其与传粉植物之间形成的互惠关系, 为我们从形态、生理、行为的角度认识动植物之间的互动、适应与分化提供了独特的研究系统。

主要由蝙蝠传粉的植物被称作蝙蝠媒 (chiropterophily) 植物或“喜蝠植物” (Bat-loving plant) (van der Pijl, 1957; Raymond *et al.*, 1974; Montgomery, 2001)。蝙蝠与其传粉的植物间存在复杂的互作关系, 体现在蝙蝠多样的视觉、嗅觉、回声定位、形态等特征与花朵多样的颜色、气味、形态等特征的相互适应 (Fleming *et al.*, 2009)。蝙蝠媒植物适应蝙蝠传粉的特征, 包括开花时间、花部特征以及相对丰富的营养报酬 (Tschapka and

基金项目: 国家重点研发计划 (“海洋环境安全保障与岛礁可持续发展” 重点专项 2021-404); 中央高校基本科研项目 “病原生物的生态监测与生态安全研究” (CCNU22LJ003)

作者简介: 胡纯略 (2000-), 男, 硕士研究生, 主要从事食果蝠的传粉生物学研究。

收稿日期: 2024-05-20; **接受日期:** 2024-08-19

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: hsq@ccnu.edu.cn

Dressler, 2004)。有些蝙蝠媒植物的花粉和花蜜富含对蝙蝠有益的物质, 如脯氨酸、酪氨酸等。脯氨酸能帮助蝙蝠构建有力的翅膀和尾膜, 酪氨酸则有助于提高母蝠的产乳量 (Montgomery, 2001)。传粉蝙蝠同样对传粉的植物表现出一些特化的适应, 如视觉特征、嗅觉特征、舌部结构等 (Tschapka and Dressler, 2004)。传粉蝙蝠拥有敏锐的视力和灵敏的嗅觉, 能在黑暗的环境中有效确定食物的位置, 它们的舌先端往往排布有密集的肉质刚毛, 可用来铲出花粉和吸取花蜜; 一些蝙蝠在迁徙过程中能为各种各样的植物传粉, 使得这些植物沿着某种蝙蝠的迁徙路线依次开花, 形成“花蜜走廊 (Nectar corridor)” (Montgomery, 2001)。

在依赖不同动物传粉的植物类群中, 蝙蝠有比其他传粉者更高的传粉效率。例如豆科 (Fabaceae) 大叶球花豆 (*Parkia biglobosa*) 的传粉者中, 相比蜜蜂和无刺蜂, 蝙蝠传粉花序的结实数提高了 2~3 倍 (Lassen *et al.*, 2012); 苦苣苔科 (Gesneriaceae) *Gesneria pedunculosa* 多样的传粉者中, 蝙蝠因其较长的花粉传递距离, 且在访花时能有效触碰柱头, 被认为是最有效的 (Martén-Rodríguez and Charles, 2008)。这种传粉效率的差异在热带山区等恶劣环境中十分常见, 这是因为环境条件的恶化可能会导致传粉者转变得更为高效, 如随着海拔高度的增加, 传粉者类型表现出由蜂类向脊椎动物转变的趋势 (Dellinger *et al.*, 2021)。在破碎的生境中, 传粉蝙蝠相比活动受限的昆虫, 能够携带更多花粉, 提供长距离的传粉服务, 帮助植物实现异交 (Cruden, 1972; Renner and Robert, 1995), 从而使生物多样性与生态系统的功能得以维持。此外, 蝙蝠传粉系统在提高经济作物的产量和品质方面也发挥着重要的作用 (Tremlett *et al.*, 2020, 2021)。

在长期的互动中, 不少植物物种与对应的蝙蝠物种形成了特殊的协同关系, 例如花冠口径与蝙蝠肩宽的匹配 (Heithaus, 1982)、花冠管长度与蝙蝠舌长度的匹配 (Muchhala and Thomson, 2009)、花冠形态与蝙蝠回声定位特征的匹配 (von Helversen and von Helversen, 1999)。了解传粉蝙蝠与蝙蝠媒植物的适应特征及演化关系对于理解传粉蝙蝠为何能提供更为高效的传粉服务至关重要, 二者间适应特征的多样性也为人们理解并利用生物的互作关系改善生态提供参考。

自早期观察到蝙蝠传粉 (Moseley, 1870; Burck, 1892), 蝙蝠传粉系统的研究至今已有 1.5 个世纪; 蝙蝠传粉综合征 (pollination syndrome) 的归纳为蝙蝠媒植物的辨别与确认奠定了基础 (Faegri and van der Pijl, 1979)。近年来开展了传粉蝙蝠的传粉效率 (刘爱忠等, 2001; Bumrungsri *et al.*, 2008; Bumrungsri *et al.*, 2009; Acharya *et al.*, 2015; Aziz *et al.*, 2017)、食物组成 (Bumrungsri *et al.*, 2013; Thavry *et al.*, 2017) 等方面的研究, 但这些研究多局限在单一对象与区域, 国内仅见刘爱忠等 (2001) 报道太阳鸟、安氏长舌果蝠 (*Macroglossus sobrinus*) 为野芭蕉 (*Musa itinerans*) 的有效传粉者。已有传粉蝙蝠与蝙蝠媒植物互作、演化关系的研究 (Fleming *et al.*, 2009; Muchhala and Thomson, 2009; Muchhala and Tschapka, 2020), 基本集中在新大陆叶口蝠科 (Phyllostomidae) 的传粉蝙蝠, 国内乃至旧大陆的相关研究基本空白。此外, 还有不少问题有待回答, 比如传粉蝙蝠在觅食中对各种信号的整合机制、食蜜蝙蝠和食果蝙蝠传粉效率的比较、新大陆和旧大陆食蜜蝙蝠舌长等特征的趋同演化机制等。

1 常见传粉蝙蝠与蝙蝠媒植物

1.1 常见传粉蝙蝠

Simmons (2006) 总结全球翼手目有 18 科 201 属 1 107 种; 而根据 Reeder 等 (2007) 的统计结果, 全球已知的翼手目动物已达 1 133 种; Burgin 等 (2018) 则基于哺乳动物多样性数据库第三版 (MDD3) 的数据, 总结得到全球有翼手目 21 科 227 属 1 386 种, 现该数据库已记录有翼手目 21 科 231 属 1 437 种。

传粉蝙蝠为植食性蝙蝠, 包括食果蝙蝠 (frugivorous bats) 和食蜜蝙蝠 (nectarivorous bats), 多为叶口蝠科和狐蝠科 (Pteropodidae) 物种 (Simmons, 2006)。叶口蝠科多分布在北美洲南部到南美洲北部地区 (Villalobos and Arita, 2010), 全球共 62 属 236 种 (ASM, 2024), 其中具传粉功能的蝙蝠出现在短尾叶鼻蝠属 (*Carollia*)、狭叶蝠属 (*Brachyphylla*)、黄花蝠属 (*Erophylla*)、花蝠属 (*Phyllonycteris*)、长鼻蝠属 (*Anoura*)、长吻蝠属 (*Choeroniscus*)、长舌叶鼻蝠属 (*Glossophaga*)、蕉蝠属 (*Musonycteris*) 等 (Villalobos and Arita, 2010; Pinto *et al.*, 2013; ASM, 2024; GBIF, 2024); 狐蝠科主要分布于非洲、亚洲

的热带和亚热带地区 (GBIF, 2024), 全球共 45 属 202 种 (ASM, 2024), 几乎均为食果、食蜜性蝙蝠, 包括犬蝠属 (*Cynopterus*)、毬果蝠属 (*Sphaerias*)、果蝠属 (*Rousettus*)、小长舌果蝠属 (*Macroglossus*)、大长舌果蝠属 (*Eonycteris*)、狐蝠属 (*Pteropus*)、安氏果蝠属 (*Plerotes*)、花面狐蝠属 (*Styloctenium*) 等 (ASM, 2024; GBIF, 2024)。

1.2 常见蝙蝠媒植物

蝙蝠媒植物以果实、花蜜、花粉甚至部分花器官作为报酬, 吸引传粉蝙蝠提供服务。它们存在于被子植物 28 目 67 科, 其中 26 科仅由叶口蝠科蝙蝠访问, 23 科仅由狐蝠科蝙蝠访问, 18 科两类蝙蝠均可访问 (Fleming *et al.*, 2009)。叶口蝠科蝙蝠可访问 44 科 159 属 360 种植物 (Geiselman *et al.*, 2004), 狐蝠科蝙蝠的食物则来源于 41 科 100 属 168 种植物。例如安氏长舌果蝠 (*Macroglossus sobrinus*)、长舌果蝠 (*Eonycteris spelaea*) 能取食各种开花植物的花蜜和花粉, 以锦葵科榴梿属 (*Durio*)、

豆科球花豆属 (*Parkia*) 和芭蕉科芭蕉属 (*Musa*) 的花蜜为主, 并能提供重要的传粉服务 (Wilson and Mittermeier, 2019; GBIF, 2024); 短吻果蝠 (*Cynopterus sphinx*) 虽然主要取食果实 (唐占辉等, 2005; 朱光剑等, 2007), 却能为芭蕉属等植物传粉; 眼镜狐蝠 (*Pteropus conspicillatus*) 虽为食果蝙蝠, 也能为豆科栗豆树 (*Pteropus conspicillatus*)、桃金娘科 (Myrtaceae) 蒲桃属 (*Syzygium*) 等植物传粉 (GBIF, 2024)。无尾长鼻蝠 (*Anoura geoffroyi*) 主要以仙人掌科 (Cactaceae) *Espostoa frutescens*、天门冬科 (Asparagaceae) 龙舌兰属 (*Agave*)、锦葵科吉贝属 (*Ceiba*) 等植物的花蜜、花粉为食; 古巴花蝠 (*Phyllonycteris poeyi*) 的食物包括锦葵科 *Talipariti elatum*、棕榈科 (Arecaceae) 王棕 (*Roystonea regia*) 等植物; 科氏长鼻蝠 (*Glossophaga commissarisi*) 则能为棕榈科草椰 (*Calyptranthes ghiesbreghtiana*) 传粉 (图 1) (Simmons and Voss, 1998; Sánchez-Losada and Mancina, 2019; GBIF, 2024)。

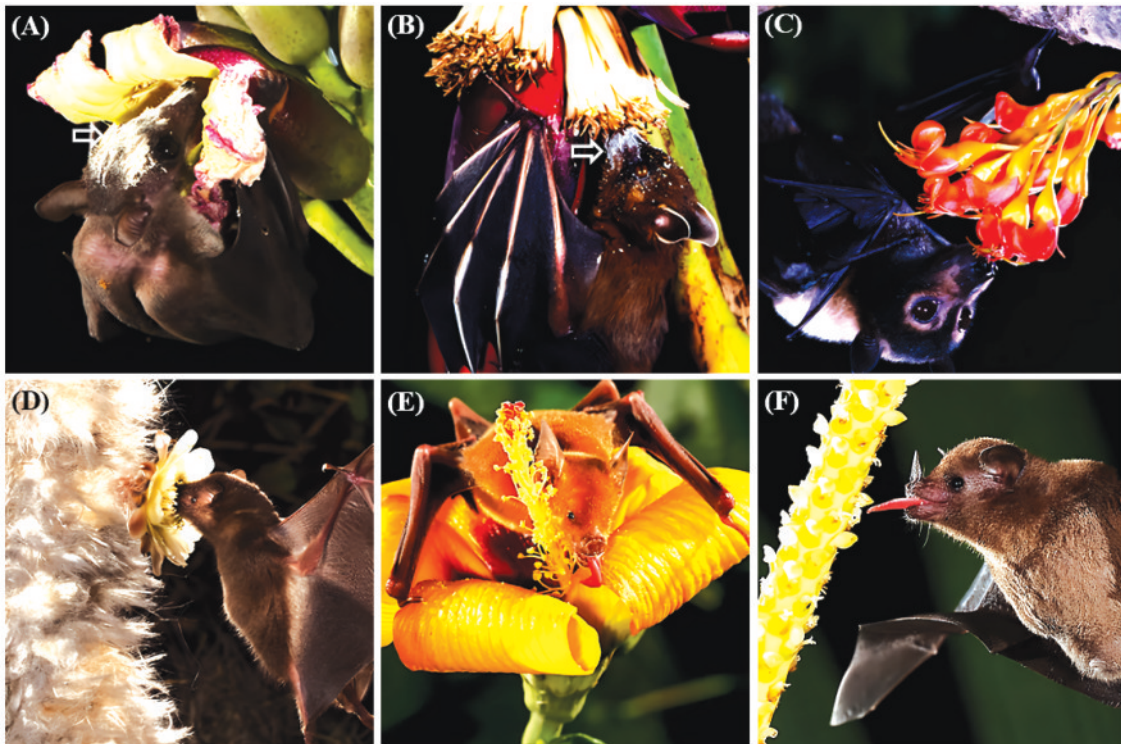


图 1 常见传粉蝙蝠及对应的蝙蝠媒植物. A: 长舌果蝠为木蝴蝶传粉; B: 犬蝠为芭蕉属植物传粉; C: 眼镜狐蝠为栗豆树传粉; D: 无尾长鼻蝠为 *Espostoa frutescens* 传粉; E: 古巴花蝠为 *Talipariti elatum* 传粉; F: 科氏长鼻蝠为草椰传粉. 图片来源: Merlin D. Tuttle, Bat Conservation International

Fig. 1 Common bats and their pollinating plants. A: *Eonycteris spelaea* pollinating *Oroxylum indicum*; B: *Cynopterus sphinx* pollinating *Musa* sp.; C: *Pteropus conspicillatus* pollinating *Castanospermum australe*; D: *Anoura geoffroyi* pollinating *Espostoa frutescens*; E: *Phyllonycteris poeyi* pollinating *Talipariti elatum*; F: *Glossophaga commissarisi* pollinating *Calyptranthes ghiesbreghtiana*. Photo credits: Merlin D. Tuttle, Bat Conservation International

在泰国南部, 长舌果蝠主要以球花豆属和芭蕉属的植物为食, 紫葳科木蝴蝶 (*Oroxylum indicum*)、榴梿次之 (Bumrungsri *et al.*, 2013); 在柬埔寨, 长舌果蝠则主要以千屈菜科海桑属 (*Sonneratia*) 和芭蕉属植物为食, 木蝴蝶、龟纹木棉次之 (Thavry *et al.*, 2017)。不同地域分布的同种蝙蝠, 食性存在一定的差别, 分隔两地的植物物种可能会有相似的策略特征来吸引同种蝙蝠。

2 蝙蝠传粉与植物的协同演化

2.1 食性起源

狐蝠科和叶口蝠科传粉蝙蝠分属于阴翼手亚目和阳翼手亚目, 二者亲缘关系较远; 分子系统发生表明, 狐蝠科蝙蝠的起源时间远早于叶口蝠科 (Jones *et al.*, 2005; Teeling *et al.*, 2005), 二者的演化特征也存在差异。此两科的祖先均具食虫特性, 但狐蝠科蝙蝠更早地演化出了植食特性 (Ferrarezzi and Gimenez, 1996), 植食性祖先以食果为主, 此后3次独立演化出专性食蜜行为, 使得长舌果蝠亚科 (大长舌果蝠属 *Eonycteris*、非洲长舌果蝠属 *Megaloglossus*、无花果蝠属 *Syconycteris*、小长舌果蝠属 *Macroglossus*、长尾果蝠属 *Notopteris*、猪形果蝠属 *Melonycteris*) 成为一支旁系 (Giannini and Simmons, 2005), 并部分保留了食果特性。而叶口蝠科蝙蝠的捕虫行为却随时间推移越发高效, 食蜜性、食果性均为衍生的特性 (Ferrarezzi and Gimenez, 1996), 多数叶口蝠科蝙蝠仍保留食虫性, 即使是专性食蜜的类群, 如 *Anoura*、*Musonycteris*、*Glossophaga* 等, 仍有其捕食昆虫的记录 (Muchhala and Tschapka, 2020)。基于祖先食性重建的系统发育关系, 人们推测食果性、食蜜性均是由食虫性独立演化而来 (Rojas *et al.*, 2011; Baker *et al.*, 2016), 比如食虫蝙蝠苍白洞蝠 (*Antrozous pallidus*) 偶尔会以花蜜为补充食物。但是, 最近分子证据表明蝙蝠祖先是杂食动物, 生活环境的差异可能导致其后代的食性发生了不同方向的分化 (图2) (Li *et al.*, 2023)。

为适应不同的食性需求, 不同蝙蝠的牙齿与舌部特征存在适应性演化。食虫祖先以及现今的多数食虫蝙蝠, 牙齿多而紧密, 利于研磨虫体, 舌相对较短。食蜜蝙蝠牙齿退化, 吻较长, 以容纳巨大的舌部。食果蝙蝠舌长比食蜜蝙蝠短, 但磨牙面积更大, 短颞骨使其能有效地取食各种果

实 (Freeman, 1998; Muchhala and Tschapka, 2020)。此外, 多数狐蝠科蝙蝠缺乏回声定位能力, 可能反映其祖征, 或是回声定位能力在狐蝠科分支的二次丧失, 但果蝠属 (*Rousettus*) 的蝙蝠却能通过不同频率的舌部运动发出咔哒声, 这种发声机制与多数蝙蝠截然不同 (GBIF, 2024); 多数叶口蝠科蝙蝠包括专性食蜜的蝙蝠具回声定位能力, 这在一定程度上解释了祖先食虫特性的遗留 (Jones and Teeling, 2006)。

2.2 蝙蝠媒植物的演化

蝙蝠传粉的热带和沙漠植物已经演化出了适应特征, 多集中在紫葳科、仙人掌科、豆科、桃金娘科、锦葵科、芭蕉科。由于这些科植物的起源时间远早于传粉蝙蝠的出现时间 (Fleming *et al.*, 2009) (图2), 推测蝙蝠媒植物的祖先类群并不由蝙蝠传粉。在狐蝠科蝙蝠存在的旧大陆, 蝙蝠传粉系统可能是由昆虫传粉演变而来, 如豆科 (Nyffeler and Baum, 2001)、锦葵科 (Luckow and Hopkins, 1995) 中的蝙蝠传粉植物; 而在叶口蝠科蝙蝠存在的新大陆, 蝙蝠传粉的类群, 如凤梨科、苦苣苔科中的蝙蝠媒可能是由虫媒、鸟媒 (尤其是蜂鸟传粉植物) 演变而来 (Endress, 1996), 但这些假说仍有待系统发育研究的进一步验证 (Fleming *et al.*, 2009)。

2.3 蝙蝠与蝙蝠媒植物的联系

蝙蝠与各自对应的传粉植物之间有紧密的联接 (图2) (Fleming *et al.*, 2009), 但是专性的协同关系却较为少见。例如 *Anoura fistulata* 的超长舌部 (7~9 cm) 使之成为桔梗科 *Centropogon nigricans* 的唯一传粉者, 这种植物长花冠管内的花蜜, 其他食蜜蝙蝠的舌够不到 (Muchhala and Thomson, 2009)。另外, 紫葳科木蝴蝶的开花时间与长舌果蝠的活动时间大致重叠, 形态结构与长舌果蝠的形态特征相互匹配, 花在日落后2 h开放, 日出前凋谢, 从而将早出觅食的蝙蝠排除在外; 刚开花的花冠口径与长舌果蝠的肩宽一致, 将体型较大的其他种蝙蝠排除在外; 花冠内呈现花蜜的绒毛位置与长舌果蝠取食时舌伸入的位置非常吻合, 即使是幼蝠也足以压住花朵使花蜜沾及绒毛, 可将体重较小的其他种蝙蝠排除在外 (Heithaus, 1982)。实际上多数蝙蝠与植物的互作, 双方都可能包括多个物种 (图2), 因此蝙蝠和植物间的协同

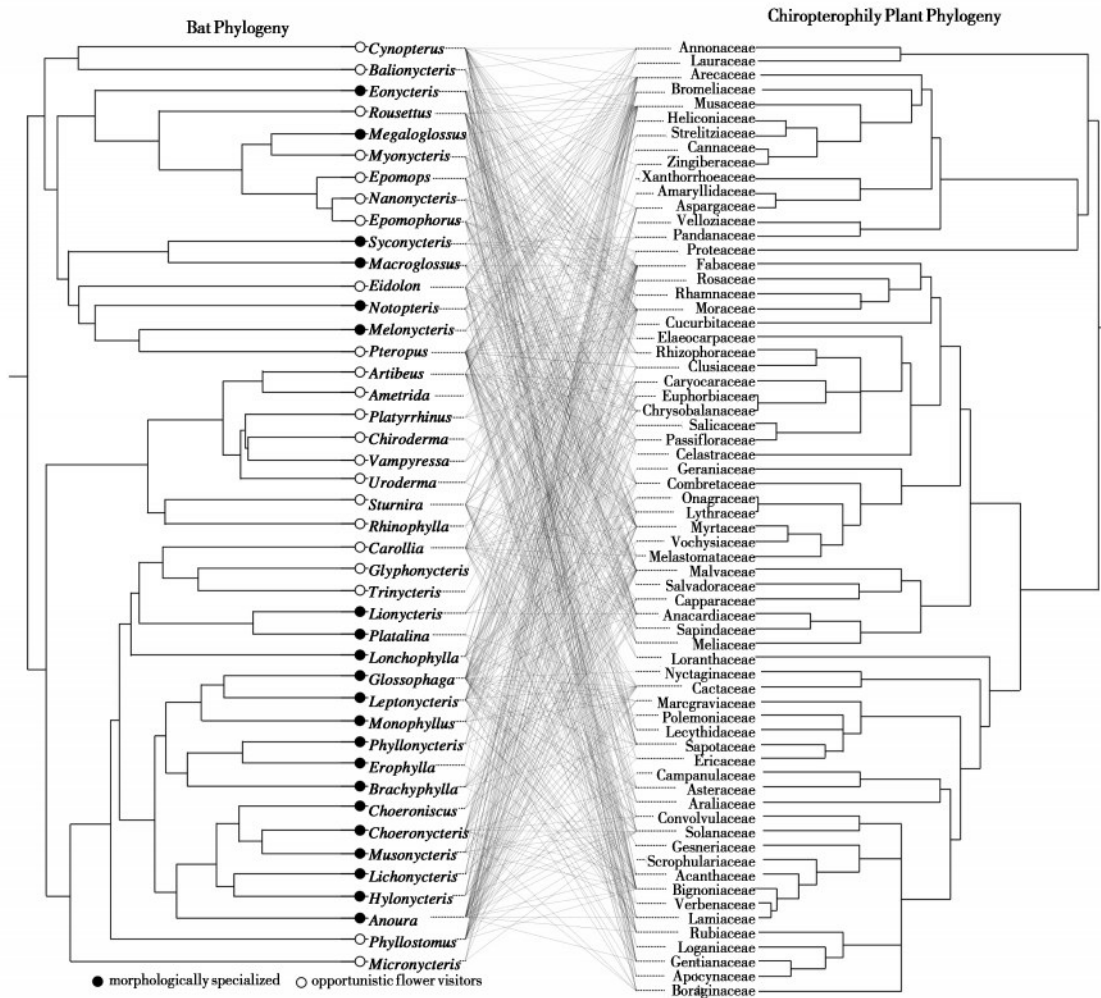


图2 常见传粉蝙蝠与蝙蝠媒植物的互动演化关系。基于Fleming等(2009)的综述选取传粉蝙蝠与蝙蝠媒植物；基于Almeida等(2020)的研究构建狐蝠科蝙蝠的系统发育关系；基于Rojas等(2016)的研究构建叶口蝠科蝙蝠的系统发育关系；基于被子植物系统发育研究组(The Angiosperm Phylogeny Group, APG)(2016)建立的被子植物分类系统第四版构建蝙蝠媒植物的系统发育关系；基于Bat Eco-interactions Team(2021)建立的数据库将存在互作关系的传粉蝙蝠和蝙蝠媒植物以实线连接。左图为传粉蝙蝠的系统发育关系，以属为分类单元，以实心圆标记的为形态上专化的访花者，以空心圆标记的为机会主义的访花者(Fleming *et al.*, 2009)；右图为蝙蝠媒植物的系统发育关系，以科为分类单元。

Fig. 2 The evolutionary relationship between common bat pollinators and bat-pollinated plants. The bat pollinators and bat-pollinated plants are from the review by Fleming *et al.* (2009); the phylogenetic relationship of bats in the family Pteropodidae followed Almeida *et al.* (2020); and in the family Phyllostomidae followed Rojas *et al.* (2016); the phylogenetic relationship of bat-pollinated plants based on the APG IV classification system; the bat and bat-pollinated plant interactions are linked following the Bat Eco-interactions Team (2021). The left figure shows the phylogenetic relationship of pollinating bats, with genera as the classification units. Genera marked with filled circles are morphologically specialized flower visitors, while those marked with open circles are opportunistic flower visitors (Fleming *et al.*, 2009). The right figure shows the phylogenetic relationship of bat-pollinated plants, with family as the classification units.

关系被描述为“弥散协同演化(diffuse coevolution)”(Heithaus, 1982)。例如Glossophaginae蝙蝠类群起源于20.3百万年~23.5百万年前，早于龙舌兰属植物的起源时间(Eguiarte *et al.*, 2021)，但其中食蜜蝙蝠，尤其是索热尔长舌蝠属的起源时

间则与后者存在较多重叠(Flores-Abreu *et al.*, 2019)。这在一定程度上支持了两者之间弥散协同演化的关系。

3 传粉蝙蝠与蝙蝠媒植物的适应特征

蝙蝠媒植物的传粉综合征一般为夜间开花，

颜色单调 (白色或绿色), 具有霉味, 花生于树枝、茎干或悬挂在长茎秆上, 花形管状或径向对称, 常呈“剃须刷”的形态 (图 3), 并能产生己糖 (葡

萄糖、果糖) 丰富的大量花蜜 (Faegri and van der Pijl, 1979; Ollerton *et al.*, 2009)。

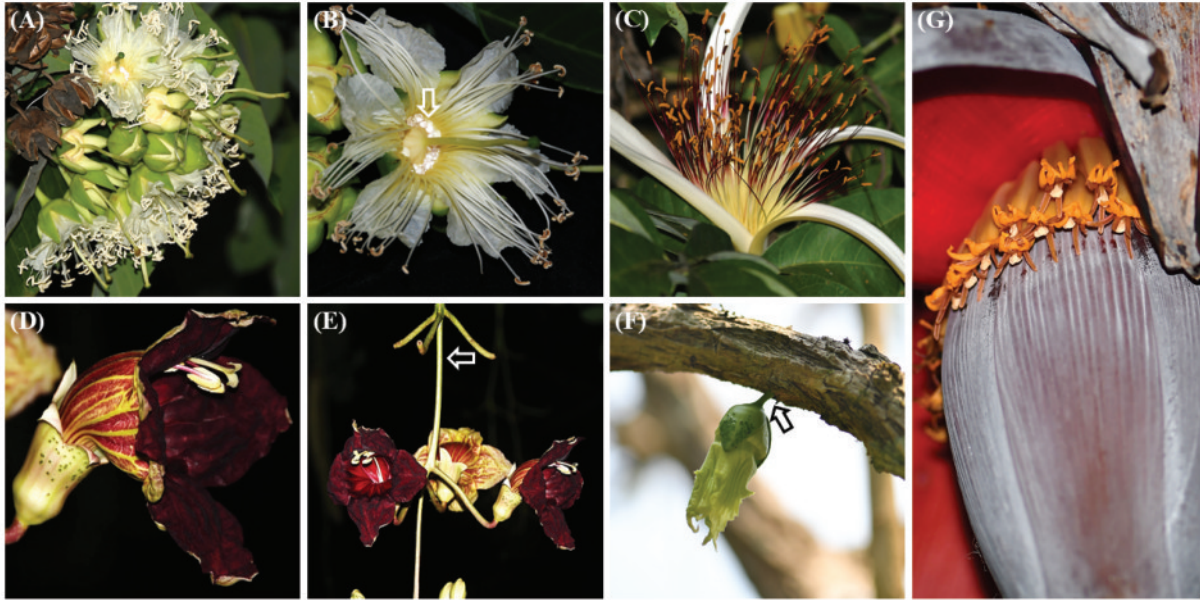


图 3 部分蝙蝠媒植物的花朵形态. A: 千屈菜科八宝树 *Duabanga grandiflora*, 花药剃须刷状排列, 辐射对称, 由长舌果蝠传粉 (Sritongchuay, 2016); B: 八宝树花, 可见大量花蜜 (箭头标出); C: 锦葵科瓜栗 (*Pachira aquatica*), 花药剃须刷状排列, 辐射对称, 由小长鼻蝙蝠 (*L. yerbabuenae*)、蜂类、蛾类传粉 (Hernández-Montero and Sosa, 2016); D: 紫葳科吊瓜树 (*Kigelia africana*), 花形管状, 夜间由蝙蝠传粉, 日间由鸟类传粉 (Newman *et al.*, 2021); E: 吊瓜树的长花序轴, 花悬挂在长茎秆 (箭头标出) 上; F: 紫葳科葫芦树 (*Crescentia cujete*), 花形管状, 花生于茎干 (箭头标出), 由鼯形长舌蝠 (*Glossophaga soricina*) 传粉 (von Helversen *et al.*, 2003); G: 芭蕉属植物, 长花被, 由长舌果蝠、安氏长舌果蝠等多种蝙蝠传粉 (GBIF, 2024). 照片拍摄者均为胡纯略

Fig. 3 Morphological traits of some bat-pollinated flowers. A: Radially symmetrical flowers with 'shaving brush' anthers in *Duabanga grandiflora*, pollinated by *E. spelaea* (Sritongchuay, 2016); B: The flower of *Duabanga grandiflora* showing a large amount of nectar (an arrow marked); C: *Pachira aquatica*, radially symmetrical flower with 'shaving brush' anthers, pollinated by *L. yerbabuenae*, bee and moth (Hernández-Montero and Sosa, 2016); D: The tubular flower of *Kigelia africana*, pollinated by bat at night and by bird during the day (Newman *et al.*, 2021). (E: Long inflorescence axis of *Kigelia africana* with flowers suspending on stalks (marked); F: The tubular flower of *Crescentia cujete* locating on tree trunk (marked), pollinated by *Glossophaga soricina* (von Helversen *et al.*, 2003); G: Long-perianth flowers in *Musa* sp. pollinated by a variety of bats, such as *E. spelaea* and *M. sobrinus* (GBIF, 2024). Photos credit: HU Chunlue

3.1 蝙蝠视觉与蝙蝠媒植物花色

夜行性使传粉蝙蝠能避免与鸟类竞争食物并减少被捕食的风险 (Graham, 2001; Thomas, 2013)。几乎所有蝙蝠均具备一定的视觉能力并适应夜间活动 (Graham, 2001)。无尾长鼻蝠在寻找足够大的目标物时, 会以图案等视觉信号补充甚至替代回声定位信号, 表明其较强的视觉辨别能力 (Suthers *et al.*, 1969); 蝙蝠飞行笼实验表明, 南美长鼻蝠 (*Anoura caudifer*) 和无尾长鼻蝠能从简单环境中的花 (生于茎干或悬挂在长茎秆, 远离植物体与叶片) 获得有效的视觉信号 (Muchhala and Serrano, 2015)。狐蝠科蝙蝠相比叶口蝠科蝙蝠, 眼更大且

视力更好, 但后者具备回声定位能力, 并相对地拥有更广泛的食物来源, 除花蜜、花粉、果实外, 还包括部分昆虫 (Anta *et al.*, 1967; Fleming *et al.*, 1972; Ayala and Alessandro, 1973)。

蝙蝠媒植物多在夜间开花, 与传粉蝙蝠的活动时间存在重叠, 多数蝙蝠媒植物颜色偏淡。例如榴槿的花呈黄白色, 芭蕉的花呈乳白色或淡紫色, 芒果的花呈淡黄色等 (中国植物志, <https://www.iplant.cn/>), 暗淡的、低饱和度的花色可能是避免非法访花者的伪装 (Knudsen *et al.*, 2006)。蝙蝠具有紫外视觉 (Müller *et al.*, 2009), 因此, 蝙蝠媒植物花色可能要比过往的认知更为丰富 (Flem-

ing *et al.*, 2009), 从白色、棕色、绿色到粉色、紫红色、黄色不等 (von Helversen *et al.*, 2000; von Helversen and Winter, 2003)。锦葵科植物 *Ceiba glaziovii* 的花可能通过吸收紫外光改变自身在蝙蝠眼中的颜色或亮度, 从而提高对蝙蝠的吸引力 (Domingos *et al.*, 2021)。

3.2 蝙蝠嗅觉与蝙蝠媒植物花气味

蝙蝠媒植物的花气味是其吸引蝙蝠的重要手段 (Faegri and van der Pijl, 1979)。相比食虫蝙蝠, 食果蝙蝠和食蜜蝙蝠鼻腔上皮更宽、鼻嗅球更大, 因而嗅觉更为发达 (Baron, 1973; Bhatnagar and Kalen, 1974, 1975)。相比花形和花色等视觉信号, 蝙蝠更依赖嗅觉提供的稳定信号 (Muchhala and Serano, 2015)。最近一项蝙蝠嗅觉追踪研究显示, 植食性蝙蝠的鼻孔更小, 鼻腔形态更简单, 其嗅觉与鼻回声定位间可能有潜在权衡, 蝙蝠利用空间记忆向食物靠近, 并利用嗅觉等进行最终选择 (Brokaw, 2021)。

蝙蝠媒植物的花气味常为烂水果味、大蒜味或尿骚味。顶空抽样分析表明, 豆科牛蹄甲 *Bauhinia ungulate*、棕榈科草椰、花荵科 (Polemoniaceae) 电灯花 (*Cobaea scandens*)、紫葳科葫芦树 (*Crescentia cujete*) 和叉叶木 (*Parmentiera alata*)、凤梨科 *Vriesea gladiolifera* 的花气味化合物主要包括脂肪族化合物、芳香族化合物、含硫化合物、萜类化合物 (Bestmann *et al.*, 1997)。鼯形长舌蝠对其中的含硫化合物 (二甲基二硫醚等) 表现出明显偏好, 这种物质可能作为蝙蝠嗅觉定向的关键物质, 并影响花蜜的质量 (von Helversen *et al.*, 2000)。经统计, 含硫化合物在动物传粉的花中并不常见, 可能是蝙蝠媒植物吸引蝙蝠的专一气味信号 (Knudsen *et al.*, 2006)。南美洲典型的蝙蝠媒植物锦葵科吉贝 (*Ceiba pentandra*) 能够产生大量含硫化合物 (von Helversen *et al.*, 2000), 而在非洲, 该种植物没有检出含硫化合物, 说明同种植物在气味成分上的差异可能源于不同地域蝙蝠觅食环境的差异。南美洲叶口蝠科蝙蝠的觅食环境复杂, 植物密布, 因而增强的嗅觉信号能提高其觅食效率, 而非洲狐蝠科蝙蝠的觅食环境相对简单, 嗅觉信号的选择作用相对较弱 (Pettersson *et al.*, 2004), 典型的旧大陆食蜜蝙蝠长舌果蝠, 对硫化物未表现出明显的偏好 (Carter and Steward, 2015)。

不过, 在另一种南美洲豆科植物 *Parkia pendula* 中并没有检测到含硫化合物, 说明传粉蝙蝠在当地可能更多地依赖视觉和回声定位觅食, 气味信号则显得不重要 (Piechowski *et al.*, 2010)。在重新定位食物的过程中, 传粉蝙蝠可能更依赖于空间线索而非嗅觉信号 (Carter *et al.*, 2010)。此外, 植食性蝙蝠在觅食中则会整合嗅觉、回声等多方面的信息, 只是各种信息的贡献有所不同 (Gonzalez-Terrazas *et al.*, 2016)。

综上所述, 传粉蝙蝠在觅食过程中可能会先依照空间线索等经验, 确定食物大致位置, 再使用视觉、嗅觉、回声等信号确定具体位置。

3.3 蝙蝠回声定位与蝙蝠媒植物形态

叶口蝠科蝙蝠为回声定位蝙蝠, 狐蝠科蝙蝠缺乏这种能力而具有更灵敏的视觉和嗅觉 (Zubaid *et al.*, 2006; Thomas, 2013)。调查表明, 一些植物的花具有适应蝙蝠回声定位的策略。豆科扁籽油麻藤 (*Mucuna holtonii*) 的成熟花, 旗瓣向外凸起而在花冠内侧形成凹面, 可将传粉蝙蝠的声波反射为角度更大的回声信号 (von Helversen and von Helversen, 1999), 这种信号似乎与更大的访花报酬相关, 使得蝙蝠更频繁地访问 (von Helversen and Winter, 2003); 部分蝙蝠媒植物的钟形花冠可提供冗长且复杂的回声信号, 与叶片和周围物体的回声存在明显差别, 从而引导蝙蝠觅食 (von Helversen *et al.*, 2003); 葫芦树的花冠筒状, 富含蜡质, 能较强烈地反射蝙蝠发出的超声波以显示花朵的位置 (von Helversen *et al.*, 2003)。然而, 并非所有植物都以强化回声吸引蝙蝠, 也有植物以弱化回声来吸引注意, 如一种仙人掌 *E. frutescens* 的花序表面具有弱化蝙蝠回声的绒毛区域, 同样能强化花的空间位置, 吸引蝙蝠。除花形态外, 部分植物还能利用叶片等其他器官的形态结构提供信号, 例如蜜囊花科 (Marcgraviaceae) *Marcgravia evenia* 能利用碟形叶片向各个方向反射强烈而持续的回声, 来帮助蝙蝠定位花蜜 (Simon *et al.*, 2011)。

传粉蝙蝠能改变发声特征, 调整回声信号的结构模式指导飞行过程, 以此更有效地觅食 (Korine and Kalko, 2005)。在觅食中, 传粉蝙蝠能够整合嗅觉、视觉、回声等多个方面的信号定位食物 (Gonzalez-Terrazas *et al.*, 2016)。鼯形长舌蝠甚至可能通过视觉、声觉感知, 利用种群内其他蝙蝠

提供的社会信息确定食物, 以减少觅食的能量消耗 (Rose *et al.*, 2016)。随着研究的发展, 将有更多证据揭示蝙蝠媒植物提供的各种信号的引导作用及其贡献。

3.4 蝙蝠身体结构与蝙蝠媒植物花的适应特征

除了视觉、嗅觉、回声信号外, 传粉蝙蝠和蝙蝠媒植物还具有结构特征上的适应。

植食性蝙蝠相比食虫蝙蝠具有更长的舌, 这使其可以吸食到花更深处花蜜, 扫取到更多的花粉 (Graham, 2001; Thomas, 2013)。多数食蜜蝙蝠的舌长可达体长的 60% (Muchhala and Tschapka, 2020)。叶口蝠科蝙蝠 *A. fistulata* 能将巨大的舌藏于胸腔, 舌长度达到体长的 1.5 倍, 是哺乳动物之最 (Muchhala *et al.*, 2005; Muchhala, 2006)。这种特征使之与花冠长达 8~9 cm 的植物 *C. nigricans* 形成了专性的协同关系 (Muchhala, 2006; Muchhala and Thomson, 2009)。此外, 统计表明传粉蝙蝠的下颌长度与蝙蝠媒植物的花冠长度呈现一定正相关, 下颌越长, 舌越长, 但咬合力越差。因此, 其他叶口蝠科传粉蝙蝠虽然没有如 *A. fistulata* 般的长舌, 食性却更为复杂 (Fleming *et al.*, 2009; Muchhala and Tschapka, 2020)。狐蝠科传粉蝙蝠也具长吻、长舌, 但其长度往往不及叶口蝠科传粉蝙蝠, 可能是由于前者多访问“剃须刷状”的花朵, 后者的访问对象则多呈“管状” (Fleming *et al.*, 2009)。

除长吻、长舌外, 典型的食蜜蝙蝠间还具有许多共同特征。例如舌先端较尖, 尖端密布丝状乳突而增大舌部与食物接触的表面积, 且舌尖乳突能在舌部伸至极限长度时竖起, 以更有效地收集花蜜 (Freeman, 1995; Muchhala and Tschapka, 2020)。为了容纳巨大的舌部, 加之取食对象 (花蜜、花粉) 几乎没有硬度的要求, 多数食蜜蝙蝠的牙齿大小与数量相比食虫蝠均有减少, 咬合力较小 (谭梁静等, 2017); 某些传粉蝙蝠, 如叶口蝠科强壮长舌蝠 (*Lonchophylla robusta*), 舌部表面密布沟槽, 使之可通过毛细作用和舌部蠕动将花蜜泵入口中, 而丝状乳突的舌部则需要反复伸缩以取食花蜜。两种取食机制的效率十分相似 (Tschapka *et al.*, 2015), 经蝙蝠吸食后, 花蜜体积逐渐减小, 蝙蝠会拉长舌部以吸取花冠更深处的花蜜, 在此过程中, 两种机制的效率都显著降低, 可能是运

输距离加长增加了花蜜的泄漏, 抑或是舌部拉长弱化了花蜜的运载能力 (Muchhala and Tschapka, 2020)。食果蝙蝠主要取食果实, 以少量花粉、花蜜为补充, 其舌尖乳突、凹槽少而平缓, 磨牙面积稍大, 舌长也相对较短 (谭梁静等, 2013)。

尽管存在共同特征, 两类传粉蝙蝠的取食行为却截然不同。叶口蝠科蝙蝠在吸蜜时能悬停在花侧, 而狐蝠科蝙蝠则需在植物上寻找落脚点, 稳定身体后再进行取食, 这也导致前者访问的多为附生植物或灌木, 而后者则更多地依靠茎干硬实的乔木 (Fleming and Muchhala, 2008)。此外, 多数叶口蝠科蝙蝠的食性比狐蝠科更为复杂, 如叶口蝠科的 *A. fistulata* 偶尔也以昆虫为食, 并在此过程中利用狐蝠科蝙蝠缺乏的回声定位能力 (Muchhala and Tschapka, 2020)。植食性蝙蝠的毛发有一定程度的弯曲与交错, 可能起到黏着、携带花粉的功能 (Vogel, 1969)。相比其他动物媒植物, 多数蝙蝠媒植物花粉更大, 表面具复杂的结构与突起物 (Stroo, 2000), 但是花粉形态能否作为判定植物存在蝙蝠传粉的主要依据有待进一步的研究 (Baqi *et al.*, 2022)。除花粉的形态差异外, 共享同一种传粉蝙蝠的植物, 往往能将花粉落置到该蝙蝠体表的不同位置, 而防止自身的花粉被异种花粉覆盖或干扰, 保证传粉过程有效进行 (Muchhala and Thomson, 2009; Stewart and Dudash, 2016)。

3.5 蝙蝠营养需求与蝙蝠媒植物的报酬

尽管蝙蝠媒植物能以各种感觉信号和适应结构吸引蝙蝠传粉, 但实现此过程应取决于传粉蝙蝠访花所获报酬的质与量 (Fleming *et al.*, 2009)。

蝙蝠媒植物的花蜜糖含量和花粉蛋白含量总体上远高于虫媒植物, 凤梨科植物的花蜜糖含量甚至是昆虫传粉同类植物的 25 倍, 满足传粉蝙蝠的能量需求从而引诱其提供传粉服务 (Göttlinger *et al.*, 2019)。在控制实验中, 白长舌蝠 (*Leptonycteris nivalis*) 能增加花蜜摄取量以适应糖浓度偏低的外部条件, 而小长鼻蝙蝠 (*L. yerbabuena*) 在持续摄取浓度低于 15% 的花蜜时, 出现行动力降低、晕厥等生理缺陷。鉴于较冷的环境条件下, 植物的花蜜糖浓度较低, 因而白长舌蝠相比小长鼻蝙蝠, 更适应于高纬度、高海拔下的低温环境 (Wilson and Mittermeier, 2019)。部分传粉蝙蝠体型较小, 其传粉的植物花蜜量不足以满足大型传粉蝙

蝠的能量需求 (Fleming *et al.*, 2009)。实际上, 蝙蝠传粉的花朵虽然花蜜量较大, 但花蜜糖浓度偏低, 因此, 多数蝙蝠能以高摄取量满足糖分需求 (von Helversen *et al.*, 2003; Muchhala and Tschapka, 2020), 它们的肾皮质相较食虫蝙蝠更为发达, 体内水分生理平衡的调节能力更强, 以减轻低糖溶液摄入导致水分过多积累产生的危害 (Casotti *et al.*, 2006)。此外, 多数蝙蝠媒植物, 如榴梿属植物, 开花期间花蜜量持续增加, 在夜间至午后达到顶峰 (Ng *et al.*, 2020), 与传粉蝙蝠的活动时间契合。蝙蝠媒植物花蜜发酵会产生大量乙醇, 且在长舌果蝠的肠道菌群中发现了参与水果发酵的酵母, 这将导致乙醇在蝙蝠体内富集 (Li *et al.*, 2018)。室内控制实验中, 喂食糖水与喂食乙醇的蝙蝠在飞行表现及回声定位行为上并无显著差异 (Orbach *et al.*, 2010), 因而传粉蝙蝠被认为具有较强的乙醇耐受性。

蝙蝠媒植物花蜜中己糖 (果糖、葡萄糖) 的含量一般高于蔗糖, 但行为实验却表明, 相比己糖, 食蜜蝙蝠更偏好蔗糖 (Aguirre *et al.*, 2002); 亦有研究指出, 在叶口蝠科蝙蝠访问的植物中, 花蜜中 Ca^{2+} 含量要高于非蝙蝠媒的植物 (Barclay, 2002), 而花蜜是否能作为传粉蝙蝠主要的 Ca^{2+} 来源仍需深入探究。因此, 关于花蜜、花粉等报酬的成分对传粉蝙蝠的行为影响研究仍是空白。

蝙蝠媒植物在吸引传粉蝙蝠时, 并不一定会表现出上述提及的所有传粉综合征, 但是夜间开花或释放花粉、花期持续一晚、花朵暴露于植物体 (叶片) 外易于叶口蝠科蝙蝠发现或花朵生于茎干为狐蝠科蝙蝠提供访花落脚点等特征, 几乎见于所有的蝙蝠媒植物 (Fleming *et al.*, 2009)。

4 展望

传粉蝙蝠体型较大, 携带花粉的能力强, 能在植物柱头上沉积大量不同基因型的花粉; 与许多其他传粉者, 如蜂类、蝇类相比, 蝙蝠传播花粉的距离更远, 而且不具备蜂类昆虫的梳理花粉的行为, 落置在身体上的花粉没有被转移至花粉筐, 从而有利于促进植物异交, 这是传粉蝙蝠相比于其他传粉者的重要优势 (Fleming *et al.*, 2009)。植食性蝙蝠也能为芭蕉、凤梨、荔枝、龙眼、芒果等经济植物提供传粉服务, 在自然和农业生态系统中均具有生态服务功能, 创造巨大的经济

价值。

关于蝙蝠传粉, 仍有许多需要解决的问题:

(1) 食蜜蝙蝠、食果蝙蝠能否在事先预测路线上进行觅食?

(2) 在黄昏或黎明 (光线存在、光强弱), 传粉蝙蝠能否根据花的颜色进行食物选择?

(3) 紫外视觉在传粉蝙蝠与蝙蝠媒植物的互动中发挥着怎样的作用?

(4) 传粉蝙蝠为何会具有复杂的食性? 它们取食倾向受什么因素影响?

(5) 为什么蝙蝠媒植物的花蜜中富含己糖?

(6) 取食花蜜、花粉的行为, 在提供的传粉服务质量上存在怎样的差别?

(7) 旧大陆狐蝠科与新大陆叶口蝠科的食蜜蝙蝠的趋同演化机制是什么?

(8) 由虫媒向蝙蝠媒传粉发生进化转变的动力是什么? 其在未来是否有可能替代典型的传粉媒介 (蜂类、蛾类等)?

上述问题的解决有助于理解蝙蝠觅食过程中各种感觉信息的作用与贡献, 进一步比较食果蝙蝠与食蜜蝙蝠传粉效率的差别, 并为解释旧大陆、新大陆食蜜蝙蝠的趋同演化机制提供新的思路。

蝙蝠传粉系统的研究将为揭示蝙蝠的生态意义提供更广泛的思考, 并为解释传粉蝙蝠为何能提供高效的传粉服务提供依据, 开展蝙蝠与互作的花之间化学生态学研究, 为理解热带生物多样性的维持机制和生态保护奠定基础。

致谢: 感谢华中师范大学蝙蝠研究团队师生及罗金红教授给予的指导与有益的讨论。

参考文献:

- Acharya P R, Racey P A, Sotthibandhu S, Bumrungsri S. 2015. Home-range and foraging areas of the dawn bat *Eonycteris spelaea* in agricultural areas of Thailand. *Acta Chiropterologica*, **17** (2): 307–319.
- Aguirre L F, Herrel A, van Damme R, Matthysen E. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, **269** (1497): 1271–1278.
- Almeida F C, Simmons N B, Giannini N P. 2020. A species-level phylogeny of Old-World fruit bats with a new higher-level classification of the family Pteropodidae. *American Museum Novitates*, **2020** (3950): 1–24.

- American Society of Mammalogists (ASM). 2024. ASM: Mammal Diversity Database [EB/OL]. <https://www.mammaldiversity.org/index.html>.
- Anta A A, Vaughn J B, Thomas M E. 1967. Food habits of certain Colombian bats. *Journal of Mammalogy*, **48** (1): 653–655.
- Ayala S C, Alessandro A O. 1973. Insect feeding behavior of some Colombian fruit-eating bats. *Journal of Mammalogy*, **54** (1): 266–267.
- Aziz S A, Clements G R, McConkey K R. 2017. Pollination by the locally endangered island flying fox (*Pteropus hypomelanus*) enhances fruit production of the economically important durian (*Durio zibethinus*). *Ecology and Evolution*, **7** (21): 8670–8684.
- Baker R J, Solari S A C, Simmons N B. 2016. Higher level classification of phyllostomid bats with a summary of DNA synapomorphies. *Acta Chiropterologica*, **18** (1): 1–38.
- Baqi A, Lim V C, Yazid H, Khan F A A, Lian C J, Nelson B R, Seelan J S S, Appalasamy S, Mokhtar S I, Kumaran J V. 2022. A review of durian plant-bat pollinator interactions. *Journal of Plant Interactions*, **17** (1): 105–126.
- Barclay R. 2002. Do plants pollinated by flying fox bats (Megachiroptera) provide an extra calcium reward in their nectar? *Biotropica*, **34** (1): 168–171.
- Baron G. 1973. Volumetrischer Vergleich sensorischer Hirnstrukturen bei Fledermausen. *Periodicum Biologorum*, **75** (1): 47–53.
- Bestmann H J, Winkler L, von Helversen O. 1997. Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat-pollinated plants. *Phytochemistry*, **29** (7): 1359–1387.
- Bhatnagar K P, Kallen F C. 1974. Cribriform plate of ethmoid, olfactory bulb and olfactory acuity in forty species of bats. *Journal of Morphology*, **142** (1): 71–90.
- Bhatnagar K P, Kallen F C. 1975. Quantitative observations on the nasal epithelia and olfactory innervation in bats. *Acta Anatomica Sinica*, **91** (1): 272–282.
- Brokaw A F. 2021. Olfactory tracking behavior of bats. Ph. D thesis. Texas A&M University.
- Bumrungsri S, Harbit A, Benzie C, Carmouche K, Sridith K, Racey P. 2008. The pollination ecology of two species of *Parkia* (Mimosaceae) in southern Thailand. *Journal of Tropical Ecology*, **24** (5): 467–475.
- Bumrungsri S, Lang D, Harrower C, Sriporaya E, Kitpipit K, Racey P A. 2013. The dawn bat, *Eonycteris spelaea* Dobson (Chiroptera: Pteropodidae) feeds mainly on pollen of economically important food plants in Thailand. *Acta Chiropterologica*, **15** (1): 95–104.
- Bumrungsri S, Sriporaya E, Chongsiri T, Kitichate S, Racey P A. 2009. The pollination ecology of durian (*Durio zibethinus*, Bombacaceae) in southern Thailand. *Journal of Tropical Ecology*, **25** (1): 85–92.
- Burck W. 1892. *Wandelungen door den Botanischen Tuin. T Treub's Lands Plantentuin te Buitenzorg*. Leipzig: Batavia.
- Burgin C J, Colella J P, Kahn P L, Upham N S. 2018. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, **99** (1): 1–14.
- Carter G G, Ratcliffe J M, Galef B G. 2010. Flower bats (*Glossophaga soricina*) and fruit bats (*Carollia perspicillata*) rely on spatial cues over shapes and scents when relocating food. *PLoS ONE*, **5** (5). DOI: 10.1371/journal.pone.0010808.
- Carter G G, Stewart A B. 2015. The floral bat lure dimethyl disulphide does not attract the palaeotropical Dawn bat. *Journal of Pollination Ecology*, **17**: 129–131.
- Casotti G, Mancina C A, Braun E J. 2006. Relationships between renal morphology and diet in 26 species of new world bats (suborder Microchiroptera). *Zoology*, **109** (3): 196–207.
- Cruden R W. 1972. Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. *Science*, **176** (4042): 1439–1440.
- Dellinger A S, Pérez-Barrales R, Michelangeli F A, Penneys D S, Fernández-Fernández D M, Schönerberger J. 2021. Low bee visitation rates explain pollinator shifts to vertebrates in tropical mountains. *New Phytologist*, **231** (2): 864–877.
- Domingos M A, Brito V L G, Sersic A N, Cocucci A A, Lunau K, Machado C. 2021. Shining bright in the dusk: How do bat-pollinated flowers reflect light? *Ecology*, **102** (9). DOI: 10.1002/ecy.3416.
- Eguiarte L E, Jiménez Barrón O A, Aguirre-Planter E, Scheinvar E, Gámez N, Gasca-Pineda J, Castellanos-Morales G, Moreno-Letelier A, Souza V. 2021. Evolutionary ecology of *Agave*: distribution patterns, phylogeny, and coevolution (an homage to Howard S. Gentry). *American Journal of Botany*, **108** (2): 216–235.
- Endress P K. 1996. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. New York: Cambridge University Press.
- Faegri K, van der Pijl L. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. 3rd edition. Toronto: Pergamon Press.
- Ferrarezzi H, Gimenez E D A. 1996. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). *Journal of Comparative Biology*, **1** (3): 75–94.
- Fleming T H, Geiselman C, Kress W J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany*, **104** (6): 1017–1043.
- Fleming T H, Hooper E T, Wilson D E. 1972. Three central American bat communities: structure reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*, **53** (1): 653–670.
- Fleming T H, Muchhala N. 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, **35** (5): 764–780.
- Flores-Abreu I N, Trejo-Salazar R E, Sánchez-Reyes L L, Good S V, Magallón S, García-Mendoza A, Eguiarte L E. 2019. Tempo and mode in coevolution of *Agave sensu lato* (Agavoideae, Asparagaceae) and its bat pollinators, Glossophaginae (Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **133**: 176–188.
- Freeman P W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society*, **56** (3): 439–463.
- Freeman P W. 1998. Form, function, and evolution in skulls and teeth of bats. In: Kunz T H, Racey P A eds. *Bat Biology and Conserva-*

- tion. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 140–156.
- GBIF.org. 2024. GBIF Home Page [EB/OL]. <https://www.gbif.org>.
- Geiselman C K, Mori S A, Blanchard F. 2004. Database of neotropical bat/plant interactions [OB/EL]. http://www.nybg.org/botany/tlobova/mori/batsplants/database/dbase_frameset.html.
- Giannini N P, Simmons N B. 2005. Conflict and congruence in a combined DNA-morphology analysis of megachiropteran bat relationships (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae). *Cladistics*, **21** (5): 411–437.
- Gonzalez-Terrazas T P, Martel C, Milet-Pinheiro P, Ayasse M, Kalko E K V, Tschapka M. 2016. Finding flowers in the dark: nectar-feeding bats integrate olfaction and echolocation while foraging for nectar. *Royal Society Open Science*, **3** (8). DOI: 10.1098/rsos.160199.
- Göttlinger T, Schwerdtfeger M, Tiedge K, Lohaus G. 2019. What do nectarivorous bats like? nectar composition in Bromeliaceae with special emphasis on bat-pollinated species. *Frontiers in Plant Science*, **10** (1): 205.
- Graham G L. 2001. *Bats of the World*. New York: Golden Press.
- Heithaus E. 1982. Coevolution between bats and plants. In: Kunz T H ed. *Ecology of Bats*. Boston, MA: Springer US, 327–367.
- Hernández-Montero J R, Sosa V J. 2016. Reproductive biology of *Pachira aquatica* Aubl. (Malvaceae: Bombacoideae): a tropical tree pollinated by bats, sphingid moths and honey bees. *Plant Species Biology*, **31** (2): 125–134.
- Jones G, Teeling E C. 2006. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology & Evolution*, **21** (3): 149–156.
- Jones K E, Bininda-Emonds O R P, Gittleman J L. 2005. Bats, clocks, and rocks: diversification patterns in Chiroptera. *Evolution*, **59** (10): 2243–2255.
- Kevan P G, Baker H G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology*, **28** (1): 407–453.
- Knudsen J T, Eriksson R, Gershenzon J, Ståhl B. 2006. Diversity and distribution of floral scent. *Botanical Reviews*, **72** (1): 1–120.
- Korine C, Kalko E K V. 2005. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59** (1): 12–23.
- Lassen K M, Ræbild A, Hansen H, Brødsgaard C J, Eriksen E N. 2012. Bats and bees are pollinating *Parkia biglobosa* in The Gambia. *Agroforestry Systems*, **85**: 465–475.
- Li J, Li L M, Jiang H Y, Yuan L H, Zhang L B, Ma J E, Zhang X J, Cheng M H, Chen J P. 2018. Fecal bacteriome and mycobiome in bats with diverse diets in South China. *Current Microbiology*, **75** (10): 1352–1361.
- Li Y C, Jiao H W, Sin S Y W, Wang R Q, Rossiter S J, Zhao H B. 2023. Common ancestors of bats were omnivorous suggested by resurrection of ancestral sweet receptors. *Science Bulletin*, **68**: 1748–1751.
- Luckow M, Hopkins H C F. 1995. A cladistic analysis of *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). *American Journal of Botany*, **82** (10): 1300–1320.
- Martén-Rodríguez S, Charles B F. 2008. Pollination ecology and breeding systems of five *Gesneria* species from Puerto Rico. *Annals of Botany*, **102** (1): 23–30.
- Montgomery S. 2001. Encyclopedia Britannica ‘Bat-loving Flowers’ [EB/OL]. (2001–12–17) [2024–1–4]. <https://www.britannica.com/topic/Bat-loving-Flowers-1688510>.
- Moseley H N. 1870. *Notes by a Naturalist on the Challenger*. London: Macmillan.
- Muchhala N, Patricio M V, Luis A V. 2005. A new species of *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Ecuadorian Andes. *Journal of Mammalogy*, **86** (3): 457–461.
- Muchhala N, Serrano D. 2015. The complexity of background clutter affects nectar bat use of flower odor and shape cues. *PLoS ONE*, **10** (10). DOI: 10.1371/journal.pone.0136657.
- Muchhala N, Thomson J D. 2009. Going to great lengths: selection for long corolla tubes in an extremely specialized bat-flower mutualism. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, **276** (1665): 2147–2152.
- Muchhala N, Tschapka M. 2020. The ecology and evolution of nectar feeders. In: Leming T H, Mavalos L eds. *Phyllostomid Bats: A Unique Mammalian Radiation*. Chicago: University of Chicago Press, 273–294.
- Muchhala N. 2006. Nectar bat stows huge tongue in its rib cage. *Nature*, **444** (7120): 701–702.
- Müller B, Glösmann M, Peichl L, Knop G C, Hagemann C, Ammermüller J. 2009. Bat eyes have ultraviolet-sensitive cone photoreceptors. *PLoS ONE*, **4** (7). DOI: 10.1371/journal.pone.0006390.
- Newman E, Govender K, van Niekerk S, Johnson S D. 2021. The functional ecology of bat pollination in the African sausage tree *Kigelia africana* (Bignoniaceae). *Biotropica*, **53** (2): 477–486.
- Ng W, Mohd-Azlan J, Wong S. 2020. Floral biology and pollination strategy of *Durio* (Malvaceae) in Sarawak. *Malaysian Borneo Biodiversitas*, **21** (12): 5579–5594.
- Nyffeler R, Baum D A. 2001. Systematics and character evolution in *Durio* s. lat. (Malvaceae/Helicteroideae/Durioneae or Bombacaceae–Durioneae). *Organisms Diversity & Evolution*, **1** (3): 165–178.
- Ollerton J, Alarcon R, Waser N M, Price M V, Watts S, Cranmer L, Hingston A, Peter C I, Rotenberry J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany*, **103** (9): 1471–1480.
- Ollerton J. 2017. Pollinator diversity: Distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **48** (1): 353–376.
- Ollerton J. 2021. *Pollinators & Pollination: Nature and Society*. Exeter, UK: Pelagic Publishing.
- Orbach D N, Veselka N, Dzal Y, Lazure L, Fenton M B. 2010. Drinking and flying: does alcohol consumption affect the flight and echolocation performance of phyllostomid bats? *PLoS ONE*, **5**

- (2). DOI: 10.1371/journal.pone.0008993.
- Pettersson S, Ervik F, Knudsen J T. 2004. Floral scent of bat-pollinated species: West Africa vs the New World. *Biological Journal of the Linnean Society*, **82** (2): 161–168.
- Piechowski D, Dötterl S, Gottsberger G. 2010. Pollination biology and floral scent chemistry of the Neotropical chiropterophilous *Parkia pendula*. *Plant Biology*, **12** (1): 172–182.
- Pinto C M, Marchán-Rivadeneira M R, Tapia E E, Carrera J P, Baker R J. 2013. Distribution, abundance and roosts of the fruit bat *Artibeus fraterculus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, **15** (1): 85–94.
- Raymond E, Paul A, Herbert G. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology*, **55** (2): 412–419.
- Reeder D A M, Helgen K M, Wilson D E. 2007. Global trends and biases in new mammal species discoveries. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, **269**: 1–35.
- Renner S S, Robert E R. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*, **82** (5): 596–606.
- Rojas D, Vale A, Ferrero V, Navarro L. 2011. When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular Ecology*, **20** (10): 2217–2228.
- Rojas D, Warsi O M, Dávalos L M. 2016. Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) challenge a recent origin of extant neotropical diversity. *Systematic Biology*, **65** (3): 432–448.
- Rose A, Kolar M, Tschapka M, Knörnschild M. 2016. Learning where to feed: the use of social information in flower-visiting Pallas' long-tongued bats (*Glossophaga soricina*). *Animal Cognition*, **19**: 251–262.
- Sánchez-Losada M, Mancina C A. 2019. Diet segregation between sexes by a gregarious greater Antillean bat, *Phyllonycteris poeyi* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, **21** (2): 385–393.
- Simmons N B, Voss R S. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana, a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1, Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **237** (1): 1–219.
- Simmons N B. 2006. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press.
- Simon R, Holderied M, Koch C. 2011. Floral acoustics: conspicuous echoes of a dish-shaped leaf attract bat pollinators. *Science*, **333** (6042): 631–633.
- Sritongchuay T. 2016. Plant-pollinator networks in mixed fruit orchards in Southern Thailand. Ph. D thesis. Prince of Songkla University.
- Stewart A, Dudash M. 2016. Differential pollen placement on an old-world nectar bat increases pollination efficiency. *Annals of Botany*, **117** (1): 145–152.
- Stroo A. 2000. Pollen morphological evolution in bat-pollinated plants. *Plant Systematics and Evolution*, **222**: 225–242.
- Suthers R, Chase J, Braford B. 1969. Visual form discrimination by echolocating bats. *The Biological Bulletin*, **137** (3): 535–546.
- Teeling E C, Springer M S, Madsen O, Bates P, O'Brien S J, Murphy W J. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, **307** (5709): 580–584.
- Thavry H, Cappelle J, Bumrungsri S, Thona L, Furey N M. 2017. The diet of the cave nectar bat (*Eonycteris spelaea* Dobson) suggests it pollinates economically and ecologically significant plants in Southern Cambodia. *Zoological Studies*, **56**. DOI: 10.6620/ZS.2017.56–17.
- The Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **181** (1): 1–20.
- The Bat Eco-Interactions Team. 2021. Bat Eco-Interactions [EB/OL]. <https://www.batbase.org/>
- Thomas H K. 2013. *Ecology of Bats*. New York and London: Plenum Press.
- Tong Z Y, Wu L Y, Feng H H, Zhang M, Armbruster W S, Renner S S, Huang S Q. 2023. New calculations indicate that 90% of flowering plant species are animal-pollinated. *National Science Review*, **10** (10). DOI: 10.1093/nsr/nwad219.
- Tremlett C J, Moore M, Chapman M A, Zamora-Gutierrez V, Peh K S H. 2020. Pollination by bats enhances both quality and yield of a major cash crop in Mexico. *Journal of Applied Ecology*, **57** (3): 450–459.
- Tremlett C J, Peh K S H, Zamora-Gutierrez V, Schaafsma M. 2021. Value and benefit distribution of pollination services provided by bats in the production of cactus fruits in central Mexico. *Ecosystem Services*, **47**. DOI: 10.1016/j.ecoser.2020.101197.
- Tschapka M, Dressler S. 2004. Chiropterophily: On bat-flowers and flower-bats. *Curtis's Botanical Magazine*, **19** (2): 114–125.
- Tschapka M, Terrazas T P, Knörnschild M. 2015. Nectar uptake in bats using a pumping-tongue mechanism. *Science Advances*, **1** (8). DOI: 10.1126/sciadv.1500525.
- van der Pijl L. 1957. The dispersal of plants by bats (Chiropterophory). *Acta Botanica Neerlandica*, **6** (3): 291–315.
- Villalobos F, Arita H T. 2010. The diversity field of New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae). *Global Ecology and Biogeography*, **19** (2): 200–211.
- Vogel S. 1969. Chiropterophilie in der neotropischen Rora. Neue Mitt. II. III. *Flora Abt. B*. **158**: 185–222, 289–323.
- von Helversen D V, Holderied M W, von Helversen O. 2003. Echoes of bat-pollinated bell-shaped flowers: conspicuous for nectar feeding bats? *Journal of Experimental Biology*, **206** (6): 1025–1034.
- von Helversen D, von Helversen O. 1999. Acoustic guide in a bat-pollinated flower. *Nature*, **398** (29): 759–760.
- von Helversen O, Winkler L, Bestmann H J. 2000. Sulphur-containing perfumes attract flower-visiting bats. *Journal of Comparative Physiology A*, **186** (1): 143–153.
- von Helversen O, Winter Y. 2003. Glossophagine bats and their flow-

- ers: costs and benefits for plants and pollinators. In: Kunz T H, Fenton B M eds. *Bat Ecology*. Chicago, IL: University of Chicago Press, 346–397.
- Wilson D E, Mittermeier R A. 2019. *Handbook of the Mammals of the World. Volume 9: Bats*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Zubaid A, Gary F M, Thomas H K. 2006. *Functional and Evolutionary Ecology of Bats*. Oxford: Oxford University Press.
- 朱光剑, 唐占辉, 梁冰, 张信文. 2007. 海口地区犬蝠冬季食性及栖宿地类型. *动物学杂志*, **51** (4): 22–27.
- 刘爱忠, 李德铎, 王红. 2001. 西双版纳先锋植物野芭蕉的传粉生态学. *植物学报*, **43** (3): 319–322.
- 唐占辉, 梁冰, 曹敏, 盛连喜, 张树义. 2005. 西双版纳地区犬蝠和棕果蝠食性的初步研究. *兽类学报*, **25** (4): 367–372.
- 黄双全, 郭友好. 2000. 传粉生物学的研究进展. *科学通报*, **45** (3): 225–237.
- 谭梁静, 孙云霄, 刘奇, 彭兴文, 张琴, 刘会, 梁捷, 彭真, 何向阳, 张礼标. 2017. 云南西双版纳蝙蝠咬合力及生态位分化. *兽类学报*, **37** (2): 139–145.
- 谭梁静, 周善义, 刘奇, 陈毅, 沈琪琦, 赵娇, 张礼标. 2013. 狐蝠科3种蝙蝠舌长度及结构比较. *动物学杂志*, **48** (3): 338–344.