

翼手目动物化学通讯研究进展

唐占辉^{1,2}, 盛连喜¹, 张树义^{2*}, 曹敏^{3*}

(1. 东北师范大学环境科学与工程系, 长春 130024; 2. 中国科学院动物研究所;
3. 中国科学院西双版纳热带植物园)

摘要: 哺乳动物使用化学信息来判别周围环境状况或相互交流是普遍存在的现象, 这种信息接受与交流方式与其他方式相比较具有很多的优点, 与其他通讯方式的结合使用也可更大程度地提高信息接受与通讯的准确性。翼手目 (Chiroptera) 动物也存在着化学通讯这种信息交流的方式, 化学信号在翼手目动物导航定位、探测和辨别食物资源、种内识别、母婴辨认等方面起着重要的作用。

关键词: 翼手目; 化学通讯; 腺体; 嗅觉; 气味

中图分类号: Q959.833 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7083 (2005) 01-00104-06

动物对环境信息的接受判别以及动物之间的通讯在动物整个生命活动中是十分重要的, 它影响并决定着个体的取食行为、群体结构的建立、个体与群体间的联系、群体的一系列行为方式等。动物的通讯方式有多种, 化学通讯 (chemical communication) 可以说是最基本的通讯方式。许多哺乳动物的化学通讯已被发现并研究, 翼手目 (Chiroptera) 动物 (俗称蝙蝠) 作为唯一能够真正飞行的哺乳动物, 其化学通讯的研究非常引人注目。

1 化学通讯的定义

化学通讯是指生物个体 (同种或异种) 之间及生物和环境之间利用化学物质作为沟通和交流彼此信息的信息素通讯 (pheromone communication)。信息素即它们用于通讯的信息载体, 动物信息素多由特殊腺体合成并分泌的。信息素多为小分子的碳氢化合物, 也有一些为非挥发性的蛋白质^[1]。化学通讯的优越性具体表现在如下几方面: 一是化学物质的专一性, 使其传递的信息具有较强的准确性; 二是化学物质在空间可保留较长时间, 因而这种信息具有时间延续性; 三是化学物质的传递主要借助于空气流动, 所以由此传递的信息具有远距离传递的可靠性。

2 蝙蝠的嗅觉系统

嗅觉系统包括主要嗅觉系统和附属嗅觉系统。主要嗅觉系统是由鼻子和相关的感觉上皮组成, 这个系统是用来为大脑的主要嗅球探测和传递信号的; 附属嗅觉系统是将信号传递到大脑附属嗅球的系统, 附属嗅觉系统不是所有蝙蝠中都存在的^[2,3]。蝙蝠大脑中主要嗅球与附属嗅球这两个部分具有高度的差异^[2~6]。

蝙蝠鼻子的鼻甲骨数量是相对稳定不变的, 但其结构具有相当的多样性^[2,6-8], 鼻甲骨有延长、折叠、或分枝等现象, 由于嗅上皮位于其上^[8], 因此这些复杂的内部结构增加了嗅上皮表面积^[6], 从而增强了对气味信息探测的能力。嗅上皮含有三种细胞, 即嗅细胞、支持细胞和基细胞。嗅细胞呈细长梭形, 是一种双极神经元, 是唯一的一种存在于上皮内的感觉神经元, 分胞体、树突和轴突三部分, 含核的胞体位于上皮的中部。顶部的树突呈细棒状, 伸向上皮表面, 突起末端膨大呈球状, 称嗅胞 (olfactory vesicle), 从嗅胞伸出若干纤毛, 称嗅毛 (olfactory cilia)。嗅毛较长, 向一侧倾倒, 平铺在上皮表面。嗅毛为嗅觉感受器, 可能具有不同的受体, 分别接受不同化学物质的刺激。胞体基部伸出细长轴突, 穿过基膜形成无髓神经纤维, 组成嗅神经。嗅神经穿过筛孔, 至嗅球, 传递嗅觉冲动。筛孔的数量决定于通过它的嗅神经数量, 不同的物

收稿日期: 2004-06-25 修回日期: 2004-10-22

基金项目: 本工作得到中国科学院“知识创新工程”、创新项目 (KSCX3-IOZ-03) 及其重要创新方向 (C2A03048), 以及国家自然科学基金杰出青年基金项目 (30025007) 资助。

作者简介: 唐占辉 (1980~), 男, 硕博连读研究生, 主要从事分子行为生态研究, tangzh789@nenu.edu.cn

* 通讯作者, zhangsy@a-1.net.cn; caom@xtbg.ac.cn

种筛孔的数量差异较大,可能和探测气味信息的能力有关^[2,4]。支持细胞呈高柱状,顶部宽大,基部较细,支持细胞分割嗅细胞,使每个嗅细胞为一个功能单位,两者之间形成连接复合体,起支持和保护嗅细胞的作用。基细胞呈圆形或锥形,位于上皮深部,细胞有细小突起,伸于上皮内其他细胞之间,基细胞有分裂和分化能力,能分化为支持细胞和嗅细胞。

关于蝙蝠的附属嗅觉系统,特别是在什么情况下以及如何利用这个系统,目前知道的还很少。主要嗅球的发育与附属嗅觉系统存在与否以及它的大小没有直接的关系^[9],此外,附属嗅觉系统和皮肤腺体的存在没有关系^[2],这说明蝙蝠的主要嗅觉系统和附属嗅觉系统有不同的功能^[2,10]。从蝙蝠主要嗅觉系统和附属嗅觉系统发展过程的差异,以及种内、种间在腺体发育方面的差异,可以推测出嗅觉信息的探测和使用有比较大的差异。

3 化学通讯的利用

3.1 食物探测

以花蜜和果实为主要食物的蝙蝠在搜寻和探测食物时更主要的是利用化学信号,特别是大蝙蝠亚目的种类^[11,12],它们利用灵敏的嗅觉分辨来自各种食物资源的气味,通过这些气味信号定位食物范围。解剖结构显示大蝙蝠亚目的蝙蝠相对小蝙蝠亚目的蝙蝠有更大的嗅球、更多数量的筛孔和更复杂的嗅觉组织,而且端脑(telencephalon)中的嗅觉组织占有的比例更大,因而大蝙蝠亚目的嗅觉功能发育更完善。食鱼和食虫蝙蝠(多数为小蝙蝠亚目的种类)的嗅觉组织远不及大蝙蝠发达,这类蝙蝠更多地利用回声定位功能搜寻猎物,而嗅觉只起轻微的辅助作用。叶口蝠科的蝙蝠食性较为广泛,食物包括水果、花粉、花蜜、昆虫,其嗅觉组织也呈现多样化^[4,13]。食性与嗅觉组织的相关关系说明嗅觉是很多蝙蝠搜索、定位和鉴别食物的一个不可缺少的工具。

可以说气味信号是食花蜜、花粉和食果蝙蝠探测食物和定位食物的一个关键的因子,这类蝙蝠多数对某些特殊气味的花或果实有专一的偏好,例如许多以蝙蝠传粉和传播种子的植物,其花粉和果实的气味有含硫化物^[14],而在其他植物气味中这种含硫化物是非常罕见的。Von 等人证实了利用蝙蝠传粉的植物的花中,其释放的气味中起重要吸

引作用的是硫磺物质^[15]。Pettersson 和 Knudsen 发现球花豆属一种植物(*Parkia biglobosa*)在花开的初期蜜产量相当高,与此同时释放大量的气味,随后的时间里蜜产量和气味释放量减少,蝙蝠的访问次数也减少^[16]。Vogel 的研究发现,食蜜蝙蝠在大风天气的夜晚,寻找到花的次数和取食花蜜的次数都明显减少,同样说明嗅觉对于确定花的位置非常重要^[17]。

某些亲缘关系较远的植物,它们也拥有相似的气味,这就反映出了一个趋同进化的事实,这种特殊的气味都是用来吸引偏爱这种气味的蝙蝠^[18,19]。Möhres 和 Kulzer 发现果蝠属的埃及果蝠(*Rousettus egyptiacus*)能够辨别空盒子和装有香蕉的盒子^[20]; Acharya 等在室内人工环境中研究犬蝠(*Cynopterus sphinx*)对水果气味的反应^[21],结果发现在 20~40 cm 的小范围内,嗅觉是这个物种探测果实的重要线索,犬蝠会接近带有水果气味的区域,而且它也会根据气味寻找食物; Wibke 等人也通过实验证实了气味是短尾叶鼻蝠属(*Carollia*)寻找食物的重要依据^[22]。大蝙蝠,特别是狐蝠科的种类不仅能够通过水果气味判别食物范围,而且也可以通过气味辨别出水果的成熟与否^[23]。

另外,具有完善的嗅觉系统的蝙蝠通常也具有相对发达的视觉系统,特别大蝙蝠^[24],它们还能够很好的结合这些感觉系统完成食物的搜寻与探测,每个感觉系统都是十分重要的。

3.2 亲子识别

亲子识别是指蝙蝠使用各种信息达到亲代与子代之间的信息传递以及相互准确的辨识,多数情况下指母婴之间的相互辨别,也称为母婴交流。嗅觉信息的探测和使用对于蝙蝠社群结构的建立和维持起到了重要作用,也是母体和幼子之间联系的重要渠道。目前,母婴之间实现信息传递和交流的方式一直是学者关注的焦点问题。

大蝙蝠能利用幼子身体的特殊气味来辨识幼体, Nelson (1965) 证实了狐蝠属的蝙蝠在母婴辨别中气味信号起了重要作用,灰首狐蝠(*Pteropus poliocephalus*)幼子在 3 周龄之前不能够辨别自己的母亲,只有母亲能够通过气味明确地辨认自己的幼子^[25,26]。当雌蝠捕食归来时,它们和幼子首先通过叫声取得联系,当幼子的位置被大致确定后,接下来雌蝠就会落在幼子旁边并利用鼻子嗅其胸部,通过幼子的气味最后完成辨别。马来大狐蝠

(*Pteropus vampyrus*) 也是依靠幼子的声音作为初步判断的线索, 随后便使用嗅觉来证实辨别的准确性^[27]。印度狐蝠 (*Pteropus giganteus*) 母体经常对幼子进行“梳理”, 这个过程能帮助表皮腺体分泌物扩散, 并且使母婴辨别更容易^[28]。

嗅觉在小蝙蝠的亲子识别中也起一定的作用, 这类蝙蝠往往会通过一系列感官信号诸如空间、声音、嗅觉信息等来综合判断、识别幼子。一般在高度群居的物种中, 多感官信号的使用特别明显, 它们会使用声音信号作出初步的判断与定位, 然后再根据嗅觉作出最后的辨识, 可以说, 嗅觉信号起到了关键的作用。如墨西哥犬吻蝠 (*Tadarida brasiliensis mexicana*) 栖息的领地有时可能达到几百万只个体, 雌性犬吻蝠就使用一系列的空间、声音、嗅觉信息来定位和哺乳自己的幼子, 它们在辨别和照料幼子时会用下巴接触幼子, 这可能刺激了雌性犬吻蝠口鼻部的腺体分泌一些分泌物, 其分泌物可能被用来标记幼子^[29~32]。此外, 还有很多这样的物种, 如巴西圆耳蝠 (*Tonatia brasiliensis*)、苍白矛吻蝠 (*Phyllostomus discolor*)、大耳蝠 (*Plecotus auritus*)、美洲暮蝠 (*Nycticeius humeralis*) 是利用嗅觉辨认它们的幼体的^[33,34]。

3.3 个体辨别

可以帮助传递化学信息的物质包括粪、尿、唾液、阴道或者某些腺体的分泌物^[35], 这些带有特殊气味的化学分子在环境中可持续滞留较长时间, 它们对于种群内个体之间相互辨别以及标记领地和栖息地等都是很理想的手段。例如: 犬蝠是一种具有较强领域行为的物种, 雄性处于支配地位, 并积极地保护栖息地防止其他个体侵犯, 它们通常通过咀嚼蔓生植物的茎和叶等来创建适合它们栖息的场所, 咀嚼过程中唾液留下了其气味信息, 有效地标记了其领地范围^[36]。雄性苍白矛吻蝠能够识别同种其他雄性个体的气味, 并且在其栖息地内对外来个体的气味反应很敏感^[37]。

除了可以用来标记领地和栖息地以外, 化学信息在繁殖季节里雌雄蝙蝠的求偶、交配等行为中也起到非常重要的作用, 这些化学信号可能被用来吸引雌性。伏翼 (*Pipistrellus pipistrellus*) 的雄性个体在栖息地或附近的树上标记某种有气味的物质, 这种气味可能引导雌性向着这个栖息地集中^[38]。已有的研究已经证实多种蝙蝠利用气味标记并传达个体间的信息, 包括大鼠耳蝠 (*Myotis myotis*)、山

蝠 (*Nyctalus noctula*)、巴西犬吻蝠 (*Tadarida brasiliensis*)、獭蝠 (*Molossus molossus*)、安哥拉犬吻蝠 (*Mops condylurus*)、小犬吻蝠 (*Chaerephon pumilus*)、莹鼠耳蝠 (*Myotis lucifugus*)、吸血蝠 (*Desmodus rotundus*) 等^[39~43]。

3.4 种群交流

蝙蝠身体的某些部位有特别的腺体, 这些腺体分泌的油脂除了用于蝙蝠梳理毛发、润滑翼膜等以外, 更重要的是作为种群个体相互交流的气味信号, 这个作用可以从腺体的复杂结构推断出来, 即如果仅仅是用来梳理、润滑毛发和翼膜的话, 那么简单的腺体或与腺体功能类似的组织将足够满足这些要求, 然而存储和分泌油脂的腺体结构相对复杂得多, 这就暗示了许多腺体复杂的结构可能作为一个特殊的功能单元来释放特殊的气味物质, 或者是为大量的气味物质的释放创造一个传递媒介; 另一方面, 蝙蝠个体间的相互梳理行为在很多蝙蝠群体中都经常发生, 蝙蝠吻部皮肤上存在较为特殊的腺体, 这些腺体可能随着蝙蝠间的相互梳理行为而把特殊的气味物质涂到对方的身体上, 从而更有利用种群内相互个体间的辨认与交流^[44~46]。

事实上, 多数鼠耳蝠 (*Myotis sp.*) 利用腺体分泌的油脂物质来标识和辨认个体, Haffner 观察到了大鼠耳蝠 (*Myotis myotis*) 利用油脂帮助标识个体与个体间交流的现象^[47]。而雌性长耳鼠耳蝠 (*Myotis bechsteinii*) 使用两耳间的腺体分泌物达到个体辨别和种群交流^[48]。蝙蝠科 (vespertilionid) 蝙蝠的头顶具有高度的特化的油脂腺, 不仅仅服务于毛发和皮肤的护理, 可能作为一个气味释放的腺体区域^[49]。Bloss 等人利用 Y-型迷宫实验研究大棕蝠 (*Eptesicus fuscus*), 发现它对来自同一个群体中的个体气味呈现出更强的接近程度, 并且对大棕蝠的身体气味做分析发现来自同一群体中的个体拥有更多相似的气味成分^[50]。

每个蝙蝠种群利用特殊的气味进行相互之间的信息交流, 雌雄和雄雄关系中气味的作用也不一样, 同一种群的蝙蝠释放的气味非常相似并且它们能够辨别同一领地的气味, 特别是在高度社会化的物种中这种独特的嗅觉作用是相当重要的。另外, 高度集群的物种, 食物信息互换需要个体的相互辨别, 气味可能是其基本的参考因素。

4 结语

动物个体具有许多可被辨别的信息特征, 通过多种感官判断, 动物之间达到信息交流的目的。其中动物之间利用化学信息物质进行通讯与交流被认为是较为普遍的, 这种交流信息的方式具有许多无可比拟的优点。许多陆生哺乳动物, 如獾、狼等利用化学信号标记其领域范围^[51]。蝙蝠作为唯一能够飞行的哺乳动物, 其通讯方式非常特殊, 大多数蝙蝠具有发达的回声定位能力, 它们可通过声音信号传递和接收各种信息, 除此之外, 化学通讯也是很多蝙蝠利用的信息接受与交流方式, 蝙蝠特异的嗅觉系统有着不可比拟的优点, 能准确的辨认差异极小的化学气味物质, 通过对周围环境信息的接受从而得到食物信息, 通过辨认不同个体的气味信息从而作出相应的反应。

蝙蝠身体的不同部位会有某些特殊的腺体, 或者是充当腺体功能的特化的相关组织, 例如简单的毛发囊特化形成的具腺体功能的组织。它们分泌化学物质一方面起润滑毛发和翼膜的作用, 另一方面起到相互间交流的作用。许多蝙蝠会产生特异气味的信息物质, 这些信息物质为蝙蝠个体和种群间的辨别提供了重要的参考。蝙蝠的嗅觉能力具有高度的种间差异, 这些差异可能和化学信息物质的接收、传递、利用有重要的联系。

目前, 化学分析手段的不断发展, 使原先不能分析的有机物得以分析, 精确度也空前提高, 而且微量物质的分析手段也飞速发展, 例如精密的化学仪器甚至可以很轻松地分析到每立方厘米含有 10^{10} 个分子的水平, 在检验蝙蝠对某些气味反应的时候, 微量级物质的分析手段是相当有帮助的。Las-ka 曾用实验证明昭短尾叶鼻蝠 (*Carollia perspicillata*) 能够对 $3.6 \times 10^{15} \sim 2.7 \times 10^{10}$ 个分子/cm³ 浓度范围的化学分子 (酯、酒精、碳酸) 有所反应^[12]。另一方面, 微观解剖技术的发展促进了人们对嗅觉系统的结构与嗅觉机制更深入的开展研究, 从结构与功能的角度探讨蝙蝠特殊而又高度差异的嗅觉机制。

蝙蝠利用灵敏的嗅觉系统来分辨周围环境的信息, 探测食物资源, 大大提高了其捕食的效率; 通过辨别不同个体分泌的化学物质来达到个体和种群间的交流与识别。化学通讯在蝙蝠行为学的研究中具有重要的意义, 蝙蝠的各种行为离不开信息的传

递与接收, 信息传递与接收的准确程度对其捕食、交配等各种行为影响重大, 错误的信息可能导致它们无法完成各种活动、无法逃避敌害等。值得一提的是, 蝙蝠不单单利用一种信号去交流, 它们往往综合运用各种通讯方式传递与接收信息, 而其中的化学通讯由于隐秘性较高、持续时间较长、专一性较强等特点, 常常是蝙蝠通讯不可缺少的手段。

加强这方面的研究将认识蝙蝠行为学的某些本质特征。一方面, 对濒危蝙蝠物种的保护提供有价值的参考; 另一方面, 在农业上有重要的指导意义, 因为某些经济果类, 比如龙眼、荔枝等在成熟季节受食果蝙蝠危害较为严重, 而这些果类的气味是招致果蝠来取食的重要信息, 因此, 深入地研究蝙蝠利用化学信息物质通讯的机制还有助于给果园提供有效的防制手段, 合理控制种群数量。

5 参考文献

- [1] 李绍文. 生物的化学通讯[J]. 生物学杂志, 2002, 19: 1~4.
- [2] Baron G, Stephan H, Frahm HD eds. Comparative Neurobiology in Chiroptera (III), Brain Characteristics in Functional Systems, Ecoethological Adaptation, Adaptive Radiation and Evolution [M]. Berlin: Birkhäuser Verlag, 1996: 521.
- [3] Wible JR, Bhatnagar KP. Chiropteran vomeronasal complex and the interfamilial relationships of bats [J]. J Mammalian Evolution, 1996, 3: 285~314.
- [4] Bhatnagar KP, Kallen FC. Cribriform plate of ethmoid, olfactory bulb and olfactory acuity in forty species of bats [J]. J Morphology, 1974, 142: 71~90.
- [5] Cooper JG, Bhatnagar KP. Comparative anatomy of the vomeronasal organ complex in bats [J]. J Anatomy, 1976, 122: 571~601.
- [6] Schmidt U. The bats: Order Chiroptera [A]. In: Brown RE, Macdonald DW eds. Social Odours in Mammals (I) [C]. Oxford: Clarendon Press, 1985: 217~234.
- [7] Suthers RA. Vision, Olfaction, Taste [A]. In: Wimsatt WA ed. Biology of Bats (II) [C]. New York: Academic Press, 1970: 265~309.
- [8] Bhatnagar KP, Kallen FC. Morphology of the nasal cavities and associated structures in *Artibeus jamaicensis* and *Myotis lucifugus*, American [J]. Journal of Anatomy, 1974, 139: 167~190.
- [9] Mann G. Bulbus olfactorius accessories in Chiroptera [J]. J Comparative Neurology, 1961, 116: 135~144.

- [10] Frahm HD, Bhatnagar KP. Comparative morphology of the accessory olfactory bulb in bats [J]. J Anatomy, 1980, 130: 349~365.
- [11] Laska M. Olfactory discrimination ability in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomatidae)[J]. J Chemical Ecology, 1990, 16: 3291~3299.
- [12] Laska M. Olfactory sensitivity to food odor components in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomatidae)[J]. J Comparative Physiology A, 1990, 166: 395~399.
- [13] Stephan H, Pirlot P. Volumetric Comparisons of Brain Structures in Bats [A]. Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung [C], 1970, 8: 200~236.
- [14] Stefan P, Finn E and Jette TK. Floral scent of bat-pollinated species: West Africa vs. the New World [J]. J Biological J Linnean Society, 2004, 82: 161~168.
- [15] Von HO, Winkler L, Bestmann H J. Sulphur-containing "perfumes" attract flower-visiting bats [J]. J Comparative Physiology A, 2000, 186: 143~153.
- [16] Pettersson S and Knudsen JT. Floral scent and nectar production in *Parkia biglobosa* Jacq. (Leguminosae: Mimosoideae) [J]. Botanical J the Linnean Society, 2001, 135: 97~106.
- [17] Vogel S. Fledermausblumen in Südamerika [J]. Österreichische botanische Zeitschrift, 1957, 104: 491~530.
- [18] Knudsen JT, Tollsten L. Floral scent in bat-pollinated plants: a case of convergent evolution [J]. Botanical J the Linnean Society, 1995, 119: 45~57.
- [19] Bestmann HJ, Winkler L, Helversen OV. Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat-pollinated flowers [J]. Phytochemistry, 1997, 46: 1169~1172.
- [20] Möhres FP, Kulzer E. Über die Orientierung der Flughunde (Chiroptera: Pteropodidae)[J]. Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 1956, 38: 1~29.
- [21] Acharya KK, Roy A, Krishna A. Relative role of olfactory cues and certain non-olfactory factors in foraging of fruit-eating bats [J]. Behavioral Processes, 1998, 44: 59~64.
- [22] Wibke T, Elisabeth KV, Kalko Hans-Ulrich Schnitzler. The roles of echolocation and olfaction in two Neotropical fruit-eating bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, feeding on Piper [J]. Behav Ecol Sociobiol, 1998, 42: 397~409.
- [23] Stefan L, Eberhard C, Benjamin T. The use of olfaction in the foraging behaviour of the golden-mantled flying fox, *Pteropus pumilus*, and the greater musky fruit bat, *Ptenochirus jagori* (Megachiroptera: Pteropodidae) [J]. Die naturwissenschaften, 2003, 90: 84~87.
- [24] Jolicoeur P, Baron G. Brain center correlations among Chiroptera [J]. Brain Behaviour and Evolution, 1980, 17: 419~431.
- [25] Nelson JE. Vocal communication in Australian flying foxes (Pteropodidae, Megachiroptera) [J]. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1964, 21: 857~870.
- [26] Nelson JE. Behaviour of Australian Pteropodidae (Megachiroptera) [J]. Animal Behaviour, 1965, 13: 544~557.
- [27] Newmark J. Isolation calls of young *Pteropus vampyrus* facilitate mother-infant reunions (Chiroptera: Pteropodidae). MA. Thesis[C]. Boston, Massachusetts, Boston University, 1998: 31.
- [28] Jayaprakash M, Alexander KM. Chemosignal eliciting specialized skin glands of behavioural relevance of the megachiropteran bat, *Pteropus giganteus* [J]. Bat Research News, 1993, 34: 23.
- [29] Davis RB, Herreid CF, Short HL. Mexican free-tailed bats in Texas [J]. Ecological Monographs, 1962, 32: 311~346.
- [30] McCracken GF. Communal nursing in Mexican free-tailed maternity colonies [J]. Science, 1984, 223: 1090~1091.
- [31] Gustin MK, McCracken GF. Scent recognition between females and pups in the bat *Tadarida brasiliensis mexicana* [J]. Animal Behaviour, 1987, 35: 13~19.
- [32] McCracken GF, Gustin MK. Nursing behaviour in Mexican free-tailed maternity colonies [J]. Ethology, 1991, 89: 305~321.
- [33] De Fanis E, Jones G. Post-natal growth, mother-infant interactions, and development of vocalizations in the vesperilionid bat, *Plecotus auritus* [J]. J Zoology (London), 1995, 235: 85~97.
- [34] Watkins LC, Shump KA. Behavior of the evening bat, *Nycticeius humeralis*, at a nursery roost [J]. American Midland Naturalist, 1981, 105: 258~268.
- [35] Eisenberg JF, Kleiman DG. Olfactory communication in mammals [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1972, 3: 1~32.
- [36] Balasingh J, Koilraj J, Kunz TH. Tent construction by the short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India [J]. Ethology, 1995, .

- 100: 210~229.
- [37] Höller VP, Schmidt U. Olfactory communication in the lesser spear-nosed bat, *Phyllostomus discolor* (Chiroptera: Phyllostomidae) [J]. Zeitschrift für Säugetierkunde, 1993, 58: 257~265.
- [38] Lundberg K, Gerell R. Territorial advertisement and mate attraction in the bat *Pipistrellus pipistrellus* [J]. Ethology, 1986, 71: 115~124.
- [39] Haffner M. The possibilities of scent marking in the Mouse-eared bat *Myotis myotis* and the Noctule bat *Nyctalus noctula* (Mammalia, Chiroptera) [J]. Zeitschrift für Säugetierkunde, 1995, 60: 112~118.
- [40] Herreid CF. Comments on the odors of bats [J]. Journal of Mammalogy, 1960, 41: 396.
- [41] French B, Lollar A. Observations on the reproductive behavior of captive *Tadarida brasiliensis mexicana* (Chiroptera: Molossidae) [J]. The Southwestern Naturalist, 1998, 43: 484~490.
- [42] Schmidt U. The Bats: Order Chiroptera [A]. In: Brown RE, Macdonald DW eds. Social Odours in Mammals (1) [C]. Oxford: Clarendon Press, 1985: 217~234.
- [43] Thomas DW, Fenton MB, Barclay RMR. Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. I. Mating behavior [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1979, 6: 129~136.
- [44] Schmidt U. The Bats: Order Chiroptera [A]. In: R E Brown and D W Macdonald eds: Social Odours in Mammals [C]. Oxford: Clarendon Press, 1985: 217~234.
- [45] Haffner M. The size of sebaceous glands in relation to the size of hair follicles on the heads of some small mammals (Insectivora, Chiroptera, Rodentia) [J]. Annals of Anatomy, 1998, 180: 165~171.
- [46] Haffner M and Ziswiler V. Tasthaare als diagnostisches Merkmal bei mitteleuropäischen Vespertilionidae (Mammalia, Chiroptera) [J]. Revue Suisse de Zoologie, 1989, 96 (3): 663~672.
- [47] Haffner M. The possibilities of scent marking in the Mouse-eared bat *Myotis myotis* (Borkhausen 1797) and the Noctule bat *Nyctalus noctula* (Schreber 1774) (Mammalia, Chiroptera) [J]. Zeitschrift für Säugetierkunde, 1995, 60: 112~118.
- [48] Kamran S and Gerald K. Secretions of the interaural gland contain information about individuality and colony membership in the Bechstein's bat [J]. Animal Behaviour, 2003, 65: 363~369.
- [49] Marianne H. Structure and function of pilosebaceous units on the heads of small mammals (Insectivora, Chiroptera, Rodentia) [J]. Acta Zoologica (Stockholm), 2000, 81: 195~203.
- [50] Bloss J, Acree TE, Bloss JM, Hood WR, Kunz TH. Potential use of chemical cues for colony-mate recognition in the big brown bat, *Eptesicus fuscus* [J]. J Chemical Ecology, 2002, 28: 819~834.
- [51] Macdonald DW. The Carnivores: Order Carnivora [A]. In: Brown RE, Macdonald DW eds. Social Odours in Mammals (2) [C]. Oxford: Oxford University Press, 1985: 619~722.