

南投地區台灣葉鼻蝠之族群變動與活動模式

鄭錫奇

台灣省特有生物研究保育中心

摘要

為瞭解台灣葉鼻蝠群集年週期之族群變動，自 1994 年 6 月至 1996 年 5 月間，以估算每月群集數量的方式進行南投地區兩處台灣葉鼻蝠群集之研究；同時，為瞭解其一日之活動模式，於 1995 年 7 月至 1996 年 6 月間，對該兩群集進行每月一次之黃昏出洞、夜間活動與清晨返洞觀察記錄。兩個群集之一在 5、6 月間有幼蝠生產，視為生殖群集，另一群集則無生殖現象。整年觀之，兩個群集之族群量變動趨勢大致類似：每年 2、3 月間，蝙蝠出現於棲所；11 月間群集量明顯遞減至全部離洞；12 月至翌年 2 月間均不見蝙蝠存留於棲所內。然而，在 3~11 月間每月群集量的變動，兩處則有所差異，達到高峰期的月份與數量均不同。非生殖群集的蝙蝠開始離洞渡冬的時機較早，較生殖群集提早約兩個月，兩處之群集量在 9 月間互為消長。蝙蝠季節性的遷移、棲所間的移動停棲以及生殖期幼蝠的產生應是影響每月族群數量變動的主要因子。在活動模式方面，台灣葉鼻蝠黃昏飛離、翌日黎明飛返棲所的時間明顯受當時的光照強度影響，與日落與日出的時間相關性顯著。夜間活動模式依每小時在棲所外活動之個體數比率，呈現出單峰型或雙峰型兩類型式；生殖群集與非生殖群集呈現的類型不同，尤其是產後之哺育期（7 至 9 月）最為明顯。將台灣葉鼻蝠黃昏出洞時機與高頭蝠與東亞家蝠作一比較發現，台灣葉鼻蝠出洞時的光照強度明顯地偏低許多，絕大部分個體幾乎是天黑後始離洞活動。

關鍵詞：台灣葉鼻蝠、群集量、生殖群集、活動模式

緒言

台灣的蝙蝠至少有 22 種，其中約有 9 種為台灣特有種（林等 1997），包括台灣葉鼻蝠（*Hipposideros terasensis*）。台灣葉鼻蝠原被視為台灣特有亞種（*H. armiger terasensis* Kisida 1924）（林 1981；陳及于 1984），屬於東亞葉鼻蝠（*H. armiger*）的一個亞種。Yoshiyochi (1991) 認為該種在外部形態與骨骼架構上與東亞葉鼻蝠有明顯的差異，因而將之獨立為台灣的特有種。台灣葉鼻蝠為典型的穴居性蝙蝠，聚集之群集數量少則數十隻，多則可達數千隻。普遍分布於台灣全島海拔 1,000m 以下的區域，最高可達海拔 2,000m 左右，蘭嶼亦有發現記錄（林 1981；林等 1997）；棲居所除了天然或人為洞穴、廢棄礦坑、涵洞、隧道、防空洞或橋墩下

(陳 1995)外，本研究亦發現無人住屋、寺廟頂層可被其利用，可謂相當適應人為環境的種類。對絕大部份生存於台灣的蝙蝠種類而言，由於基礎研究不多，對其生態習性瞭解有限 (李及林 1992)，台灣葉鼻蝠亦不例外。蝙蝠是群居性動物，群集之數量與組成隨著不同的季節與生理需求會有所變化，如冬眠性蝙蝠的雌蝠與雄蝠通常會在一起渡冬，交配季發生於秋冬之際；而在春夏季生殖育幼時，由於能量需求的不同而會分洞而棲 (Thomas, Fenton & Barclay 1979)，這種現象造成群集間之交流頻繁，每個群集可視為一開放族群 (open population)。開放族群之數量變化主要受出生率 (birth rate) 與死亡率 (death rate)、移入 (immigration) 與移出 (emigration) 影響，出生率與移入造成族群成長，死亡率與移出使族群衰退 (Hedrick 1984)，這可由每年之族群變動趨勢反應出結果。另外，蝙蝠為夜行性動物，其夜間活動的模式與聚集群集之生理現象有關，如懷孕雌蝠往往會聚集成一育幼群 (maternity colony)，由於生殖育幼所需能量較高，會選擇較溫暖、食物品質較佳，或改變活動模式 (如增加返洞的頻度) 來相對應 (Dwyer 1971)；相對的，雄蝠由於不必生殖育幼，所需能量較小，會與雌蝠分離漫游而獨自或聚集成一小群棲居 (Barclay, 1991)。此時雌雄蝠所呈現的夜活動模式應會有所不同。在台灣對蝙蝠族群之關注起始於盧 (1988) 在竹東地區對東亞家蝠的活動模式之研究。至於台灣葉鼻蝠，除了上述分類、分布與棲所的資料外，僅陳 (1995) 在台灣北部陽明山地區的一處人為洞穴的群集進行為期約一年的活動模式與食性之碩士論文研究。故為瞭解台灣葉鼻蝠群集年週期之族群變動與其一日之活動模式，本研究選擇兩處台灣葉鼻蝠群集(一在生殖季有生殖現象，另一則無)進行觀察研究，並相互比較其異同。同時也觀察記錄南投地區其它兩種的蝙蝠 (高頭蝠 *Scotophilus kuhlii* 與東亞家蝠 *Pipistrellus abramus*)之黃昏出洞狀況，以與台灣葉鼻蝠比較不同種間之行爲模式。

材料與方法

一、實驗地描述

本研究所觀察的兩個台灣葉鼻蝠群集分別棲居於台灣中部南投地區之水里鄉與魚池鄉，棲所附近均為闊葉林地，間雜人為種植之檳榔園或果園，並緊臨河川或灌溉溝渠；棲所內均他種蝙蝠棲息。水里鄉之棲所是一處名為龍神洞的廢棄人工隧道 (24°26'31''E, 120°02'36''N)，隧道全長約 117m，兩端各有一處出口，出口處大小 (高 × 底寬) 均約為 4 × 5m，其方位相反分別朝北偏東 40°與東偏北 50°，海拔約 310m。該隧道北偏東出口處緊臨濁水溪，東偏北處則在台 16 甲公路旁，並不隱秘，人員出入方便，而且平時由於路上車輛之行駛使得隧道內噪音頗大。棲息於此的蝙蝠群稱之為龍神群集 (Longshen colony)。魚池鄉之棲所為一處防空洞 (24°16'43''E, 120°02'45''N)，洞深約 3m，有兩個進出口位於同一面向北偏東 62°，大小(高 × 底寬)均約為 3.5 × 1.5m，海拔約 750m。防空洞右側緊臨東光溪上游與一灌溉溝渠；該處位於果園中，原本較為隱秘，然在本研究進行之後半段 (1995

年 3 月起)，由於附近大興土木建構道路，並開闢蘭園兼遊憩區，在人潮的干擾下影響了蝙蝠的棲居，許多個月的觀察均不見蝙蝠棲息；棲息於此的蝙蝠群稱之為東光群集 (Tonguang colony)。

二、研究方法

(一)族群量變動

自 1994 年 6 月至 1996 年 5 月間，每月至少一天前往蝙蝠棲居的處所進行群集量之估算。由於兩處棲所的蝙蝠群集均可在其白天休眠時進行直接觀察，故於 1994 年 6 月至 1995 年 6 月間，以洞內直接目視計數法 (visual census inside roost) 估算在白天棲息於洞內之蝙蝠數量；而自 1995 年 7 月至 1996 年 6 月止，則配合活動模式之研究，在黃昏時於洞口外以出洞計數法 (visual emerge counts) 計數外飛之蝙蝠 (Thomas and LaVal 1988)。所估得之當日蝙蝠數量則代表當月的群集量，以探討整年的變動情形。同時，藉由觀察記錄在生殖季時是否有幼蝠出生，以及育幼情形，來確定該群集是否為生殖群集。為進一步瞭解生殖群集之組成，於 1995 年 8 月 17 日在東光群集之棲所前設置霧網以捕捉黃昏外飛之個體。

(二)活動模式

自 1995 年 7 月至 1996 年 6 月間，每月至少兩天於日落前與隔天日出前，在洞口以直接觀察的方式記錄蝙蝠群集出洞返洞之情形。進行方式為：於下午約 5 時就觀察位置等候，當第一隻蝙蝠真正外飛出洞 (又繞飛入洞者不計) 起，以每 1 分鐘為單位記錄棲居地蝙蝠族群黃昏出洞之情形，直至蝙蝠完全飛出或 10 分內沒有蝙蝠進出止。清晨返洞時則於清晨 4 時 30 分時就觀察位置，以同樣方式記錄返洞之蝙蝠群集，直至沒有蝙蝠返回 10 分內沒有蝙蝠進出為止。記錄蝙蝠出洞返洞之同時，亦記錄當時之時間、照度、溫度、濕度、天候狀況 (如有無下雨) 等。在黃昏出洞後與清晨返洞前之間的整個夜晚，則每個小時入洞一次計數當時留棲於洞內之蝙蝠，代表單位小時之棲留量；最後將當日群集量減去留棲於洞內之蝙蝠數除以當日群集量，來推估該蝙蝠群集夜間每小時在洞外活動之個體比例 (Swift 1980)，以探討整夜之活動模式。日出、日落的時間乃依據中央氣象局 1996 年編印之天文日曆所載資料。研究期間亦以同樣的方法觀察記錄南投地區其它兩種的蝙蝠 (高頭蝠與東亞家蝠) 之黃昏出洞情形，藉以與台灣葉鼻蝠比較。該高頭蝠群集棲居於竹山鎮瑞興橋下之小雨燕巢內，稱之為瑞興群集；東亞家蝠群集則棲居於草屯鎮中正公園之一水泥造涼亭屋頂裂縫內，稱之中正群集。

結果

一、族群動態

整年觀之，兩處台灣葉鼻蝠群集之族群量變動趨勢大致類似：每年 2、3 月間，

蝙蝠陸續出現於棲所，而於 11 月前後族群量明顯遞減至全部離洞而移至他處渡冬，12 月至翌年 2 月間均不見蝙蝠個體存留於棲所內，故兩處均屬非渡冬之棲所。

龍神洞在每年 3 月起，即有大量之台灣葉鼻蝠遷至棲所聚集，當月數量超過 600 隻 (1995 年，642 隻；1996 年，658 隻)，為一年當中數量最高的時期，之後數月一直維持著每月 400~600 隻左右的數量，直至 9 月間群集量始明顯下降至百餘隻，11、12 月間蝙蝠個體則持續離洞他遷渡冬，直至完全不見蝙蝠留棲止 (圖 1)。龍神群集終年幾乎不見初生之幼蝠，僅曾在 6 至 8 月間零星發現每月 1~2 隻由母蝠抱負之幼蝠棲留，可見此群集非以生殖為聚集目的，故稱之為非生殖群集 (non-breeding colony)。

相對的，東光群集的每月的聚集數量遠較龍神群集的少，群集數最高不超過 100 隻，且達到全年最高群集量的月份亦與龍神群集不同，然而由於生殖季時多數蝙蝠有生殖育幼的現象，故視之為一生殖群集 (breeding colony)。每年 2、3 月間，僅少數的台灣葉鼻蝠先行遷至此棲所棲息，隨後逐月陸續有個體遷入，至 5 月生殖前約有 30 隻左右到達。4、5 月間該處許多蝙蝠的腹部明顯膨大。5 月中旬起即可發現幼蝠陸續產生，生產期可持續至 6 月。母蝠與幼蝠一對一之親子關係可維持至 7、8 月間，此後幼蝠陸續成長至可獨立飛行及覓食。1995 年 7 月(55 隻)與 1996 年 6 月(69 隻)之群集量明顯增加。1994 年 9 和 10 月(均為 80 隻)以及 1995 年 10 月(100 隻)之群集量則增加達年間最高峰。11 月之後群集量明顯下降至完全不見蝙蝠留棲 (圖 1)。本研究於 1995 年 8 月 17 日曾設網捕獲了 10 隻個體 (6 雌 4 雄)，雌雄性別比為 3:2，證實該生殖群集非全由成熟母蝠聚集為準備生產的母系生殖群集，雄蝠亦佔了不低的比列。以每年 6 月間所算得之最多幼蝠隻數除以當月最多成蝠數之 2/3 倍 (即視為母蝠數) 作為當年生殖率之粗估值，則東光生殖群集在兩年研究期間之生殖率分別為 0.67 (13 / 19) 與 0.63 (25 / 40)。

二、活動模式

本研究白天觀察台灣葉鼻蝠發現，大部份個體均呈休眠狀態而幾乎不活動 (但察覺研究人員時會甦醒並有轉頭振耳之動作)，黃昏時始大舉離洞外飛活動覓食，離洞後之活動範圍以樹林間以及樹冠層上下為主，不曾發現在高空中。離洞直接外飛前會有甦醒、整理並伸展雙翼、洞內繞飛與洞口繞飛等行為。台灣葉鼻蝠群集黃昏離洞外飛、夜間活動與清晨飛返棲所時之溫濕度範圍分別為：19.0~24.5 °C，81%~100%、13.8~24.5°C，84%~100%與 10.5~27.3°C，79%~99%；當夜間溫度低於 15°C 時，返回棲所的蝙蝠明顯增加。此外，小雨對其夜間的活動影響不大，惟當雨勢太大時有些個體會迅即返洞。

台灣葉鼻蝠不論龍神群集或東光群集於黃昏時群集中第一隻與 50%個體飛離的時間以及翌日黎明該群集 50%個體與最後一隻飛回的時間均與當日之日出、日落的時間有之相關性均相當顯著 (Spearman's rank correction, $P < 0.01$)，尤其以黃昏時第一隻蝙蝠飛離與黎明最後一隻蝙蝠飛回的相關性最為明顯 (龍神群集, $y = 0.92x + 145.56$, $r = 0.99$, $df = 7$, $p < 0.001$ 與 $y = 1.15x - 92.77$, $r = 0.92$, $df = 7$,

$p < 0.001$ ；東光群集， $y = 0.91x + 171.09$ ， $r = 0.99$ ， $df = 4$ ， $p < 0.001$ 與 $y = 0.51x + 250.75$ ， $r = 0.89$ ， $df = 4$ ， $p < 0.01$ 。兩處群集幾乎都是在日落之後始離洞外飛，日出以前即飛返棲所（圖 2）。在照度方面，龍神群集於黃昏時第一隻與 50% 個體飛離棲所的照度平均分別為 13.5 ± 16.1 lux（範圍 1-53 lux）及 3.4 ± 3.7 lux（範圍 0-11 lux）。東光群集於黃昏時第一隻與 50% 個體飛離棲所的平均照度分別為 5.6 ± 3.7 lux（範圍 2-13 lux）及 2.4 ± 1.4 lux（範圍 0-4 lux）（表 1），龍神群集飛離棲所時的平均照度略高於東光群集的。將兩處台灣葉鼻蝠群集與同一時期南投地區高頭蝠與東亞家蝠黃昏出洞的活動情形作一比較發現，台灣葉鼻蝠不論第一隻或 50% 個體飛離棲所的照度均遠較於高頭蝠（平均 85 lux）與東亞家蝠（1,072 lux）低（表 1）。台灣葉鼻蝠幾乎是夜幕低垂後始開始外飛活動，而東亞家蝠則在天空仍相當明亮時即外飛活動。雖然本研究亦觀察了台灣葉鼻蝠兩個群集清晨返洞的情形，但是由於第一隻返洞的個體易因蝙蝠夜間進出棲所的行爲而判視不易，故未呈現結果。

群集中全部個體飛離所需要的時間與速率（每單位時間飛出之隻數）會因不同月份之群集量多寡而有顯著的差異（表 2）（The Mann-Whitney test， $P < 0.001$ ）。龍神群集之台灣葉鼻蝠外飛平均速率為每分鐘 21.75 隻（ $SD = 8.59$ ， $n = 9$ ），高於東光群集的每分鐘 4.64 隻（ $SD = 1.89$ ， $n = 6$ ）甚多。一般而言，群集量多的月份整個群集外飛所花費之時間亦長，這在龍神群集呈顯著正相關（ $y = 0.04x + 3.41$ ， $r = 0.66$ ， $df = 7$ ， $p < 0.05$ ），但在東光群集則相關性不顯著（ $y = 0.16x + 4.52$ ， $r = 0.64$ ， $p > 0.05$ ）。龍神群集每一分鐘外飛的最高隻數可達 35.69 隻（1995 年 7 月），而東光群集僅為 7.57 隻（1995 年 8 月），相差頗多。

在夜間活動方面，乃藉由每小時在棲所外活動之個體比例來顯示整夜的活動模式。根據整夜在洞外活動之個體比例的變化，可將蝙蝠夜間活動情形分為單峰型（unimodality）或雙峰型（bimodality）兩種。所謂單峰型乃指蝙蝠群集絕大部分的個體當夜只有一次出洞返洞情形，而雙峰型即指絕大部分的個體當夜有兩次之出洞返洞模式出現。事實上，若根據個體在外活動時間的長短，單峰型又可分為偏峰單峰型（partly unimodality，上半夜時段活動頻度較高）與全峰單峰型（full unimodality，全夜均在外活動）。除了 12 月與 1、2 月因無蝙蝠個體停棲外，龍神群集所呈現的夜活動模式僅 1996 年 5、6 月為雙峰型外，其餘月份為單峰型，其中 7、8、9 月為幾乎所有個體全夜均在外活動之全峰單峰型，而 10、11 月與 1996 年 3、4 月為偏峰單峰型（圖 3）；不論是何種活動模式，黃昏出洞率均達 100%，其中接近冬天的 11 月與渡冬後返回棲所時的 3、4 月的下半夜的個體活動比率均明顯偏低。東光群集在 1995 年 7、8、9 月與 1996 年 5 月均為雙峰型模式（圖 4），個體活動比例較高，活動高峰期均接近 100%。1995 年 10 月與 11 月分別為全峰單峰型與偏峰單峰型，但個體活動比例均不高，大多低於 50%，且黃昏出洞率均偏低。在 1996 年 3、4、6 月時，棲所內並無蝙蝠棲留，故無資料。棲息於東光之生殖群集在 7、8、9 月的活動模式（雙峰型）明顯與棲息於龍神洞的非生殖群集的活動模式（單峰型）不同。

討論

對蝙蝠而言，單一棲所往往無法滿足其在不同時期（如夏棲、生殖、渡冬）的生理需求，故一年中會選擇不同之處所棲居 (Dwyer and Harris 1972)。台灣葉鼻蝠雖分佈於台灣的低海拔區域，但因生理適應需要亦有季節性之遷入與移出現象發生，直接造成了各群集數量季節性之變動。此外，蝙蝠個體平時在棲所間之移動棲離以及生殖季幼蝠的產生均是每月群集量變化的因素。東光洞與龍神洞雖然提供了非冬季時期之棲息處，以及生殖處所（東光洞），但在冬季時仍無法讓台灣葉鼻蝠居留渡冬，原因值得進一步探討。不過，可由結果推知，棲所內微氣候 (roost microclimate) 與週遭環境 (habitat) 之品質會直接影響蝙蝠的生理需求，進而影響了族群數量之消長變動。

兩個台灣葉鼻蝠群集各自所呈現的年週期族群動態的趨勢大致相似，惟達到族群量高峰的時期與數量有所不同。龍神群集的聚集數量較多，除了冬季，均穩定維持著數百隻個體，由於其為非生殖群集，故造成族群量波動的主要原因應為季節性之遷移與平時個體在棲所間之移動；而東光生殖群集數量較少，除了個體之遷移外，仔蝠的出生亦造成了群集量明顯的增多，而 9、10 月間達到最高量則是因為當時有許多蝙蝠個體遷入所致（此時已無仔蝠產生）。由龍神群集的數量於 9 月間呈現明顯的銳減現象推測，這些增加的個體可能是由非生殖群集而來。陳 (1995) 在北台灣的研究群集終年使用該棲所作為休眠、生殖、渡冬之用，年週期之族群變動則呈現不同的型式。該群集生殖前 (5、6 月間) 群集量最低，之後陸續增加，直至渡冬期(11 月起)達到最多的群集量，這種結果與本研究兩個群集均不同。可見，當不同棲所提供蝙蝠不同棲息的目的時，即使是同一種類亦會造成不同之族群變動型式。因此，若要真正地瞭解蝙蝠的年週期族群動態，似應選擇數個棲息於不同功能棲所的相關族群，於同一時期研究其族群間組成的變化與互動交流情形，始可窺得全貌。另外，台灣葉鼻蝠為何選擇小空間之東光洞作為生殖育幼場所？棲所大小或許不是主要因素，通常原因是由於棲所內溫度較高適合幼蝠成長以及附近環境可提供較佳之食物量供母蝠育幼所需能量之故 (Dwyer 1971)。然而，當地隱密性高，人為干擾較低亦可能是重要因素之一，這或可由棲所附近後來因遭人為開發干擾而導至往後數月間不見蝙蝠棲息證實之。

Dwyer (1971) 指出，大部份的溫帶性蝙蝠族群，其母蝠在懷孕期及哺育期會聚集一起，形成一母蝠生殖群集 (maternity colony)，可節省因體溫調節所消耗之能量，並促進幼蝠之成長。熊 (1975) 發現東亞葉鼻蝠在產仔期與哺育期中雌雄會分穴而居，為該種之一大特徵。本研究發現，這種現象在台灣葉鼻蝠似乎沒那麼明顯。東光群集於 4、5 月間許多蝙蝠的腹部明顯膨大，5、6 月間即有生產、哺育仔蝠的現象，明顯為一生殖群集。然而由觀察發現，該群集在生殖期也存有許多無抱負仔蝠之個體，可見該生殖群集非全由生殖母蝠聚集。由 1995 年 8 月所捕捉的 10 隻個體得知，有一比例不低的雄蝠混居其中，這種現象與上述溫帶蝙蝠在生殖期會純由懷孕母蝠聚集以生殖育幼的情況不同。龍神群集則幾乎終年未見幼蝠出現，故推測

可能為純雄蝠或參雜雌性未成蝠聚集而成，至於那偶見之母幼蝠對，應是來自附近之繁殖群集之暫棲個體。然而，若生殖時期亦有非以生殖為目的聚集的龍神群集看來，似乎又顯示台灣葉鼻蝠在生殖期有雌雄分穴而居的可能？至於東光群集在生殖期居留的那些雄蝠所扮演的角色為何？是本來就留棲該處、抑是在生產之後 (post-parturition, 7 月後) 始遷入以準備進行交配？尚需進一步觀察。

由本研究結果得知南投地區台灣葉鼻蝠族群一年當中大致的生活週期，惟何時為交配期(發情期)則尚不清楚？陳 (1995) 在北部對台灣葉鼻蝠之研究顯示生殖期在 6 月中旬，晚於本研究東光群集至少半個月，但亦未提及交配期。溫帶地區冬眠性蝙蝠通常於秋天交配，雄性精液儲存於雌蝠體內，在隔年春天始與卵子結合而懷孕 (亦有受精後延遲著床或發育者)，以確保幼蝠產下時，週遭環境食物豐沛 (Altringham 1996)。Madhavan *et al.* (1978, in Nowak 1991) 指出，生存於印度與台灣葉鼻蝠同屬之 *H. fulvus* 每年 11 月為交配期，並於翌年 4 月下旬至 5 月上旬生產幼仔，其間達 150~160 日。熊 (1975) 指出，東亞葉鼻蝠的生殖期為 6~8 月 (仔蝠最早產於 6 月中旬)，交配期為 8~9 月。而陳 (1998) 研究南投中寮地區的台灣葉鼻蝠群集之生殖生態認為，該群集之交配、排卵與受精應發生於 8 月上旬，因 9 月之後雄性成蝠細精管逐漸萎縮，已無精子存在，而此時雌性成蝠子宮內則已有胚胎形成。本研究之生殖群集之數量明顯於 9 月間增加 (非生殖因素)，相對應於非生殖群集 9 月間群集量之大量減少，推測 9 月間亦有可能是雌雄聚集之交配期。

蝙蝠於黃昏甦醒是自發性的日週期生理時鐘所致，但真正離洞外飛的時間則受到外界光強度 (light intensity) 的影響 (Erkert 1978, 1982; Swift 1980; McAney and Fairley 1988)，而光強度則與日落時間有直接的關係。本研究顯示台灣葉鼻蝠的出洞時間與日落時間之相關性相當顯著，而相對於高頭蝠與東亞家蝠而言，其第一隻外飛與 50% 群集量外飛時的光強度均非常低。台灣葉鼻蝠為台灣最大型的食蟲蝙蝠，可能由於其體型大，目標明顯，且活動層以林間為主，為了避免掠食者 (如猛禽) 捕食之故，往往會在天色很暗時始外飛活動。這種情形亦表現於黎明返洞時行為，極少個體會在日出後、天空大白時始返回棲所。由於出洞時間較慢，最佳出洞時機的掌握就很重要。群集量的多寡會影響出洞的時間，因群集量大則會導致出洞擁擠、覓食時間 (Avery 1986; McAney and Fairley 1988) 減短、覓食區較廣遠等現象，因此，為了爭取較多的覓食機會，同種蝙蝠較大群集飛離棲所的時間會較早，外飛的速率亦會較高 (Avery 1986; McAney and Fairley 1988)。本研究群集量數百隻的龍神群集第 1 隻與 50% 個体外飛時的平均照度，以及外飛平均速率均明顯高於僅數十隻個體之東光群集，似乎呈現了此一現象。另外，龍神群集之群集量多寡與整個群集外飛所花費時間多少有明顯相關性，但東光群集則無，可能是由於其群集量多寡而造成個体外飛時間之競爭壓力強弱不同所致。

此外，Swift (1980) 認為夜間活動所呈現的模式主要與蝙蝠對能量的需求有關，需求量大者 (如生殖、哺育期) 活動頻率較高，其中哺育期對能量的需求又遠大於懷孕期 (Anthony and Kunz 1977); Dwyer (1971) 亦認為懷孕雌蝠聚集的育幼群會改變活動模式 (如增加返洞的頻度) 來應付能量需求，此種現象亦呈現在本研究

之生殖群集中 (如圖 4)。東光洞之生殖群集在 5 月之懷孕、生殖期 (6 月資料缺) 與 7、8 月之哺育期外飛覓食的比例均較其他月份高 (高峰近 100%)，而且活動模式呈現明顯的雙峰型，顯現出這段時期大部分個體因能量的消耗而造成飢餓，必須趕緊外出覓食，以及又必須返回洞中餵哺初生仔蝠的行為。然而，為何龍神洞之非生殖群集在 5、6 月亦呈現雙峰型活動模式？通常昆蟲量最多時段主要出現於日落後與日出前數小時內 (Swift 1980；盧 1988)，因此多種食蟲蝙蝠的夜活動模式會呈黃昏後與黎明前為活動高峰之雙峰型 (Fenton 1970；Kunz 1973)，而不需整夜覓食以節省能量，由陳 (1995) 誘集的昆蟲隻數月變化的結果顯示，5、6 月正是昆蟲量最豐富的時期。可見，雙峰型活動模式與食物量的豐度亦有相關。龍神群集每月所呈現的夜活動比率均高，惟在 1995 年 11 月與 1996 年 3、4 月的下半夜甚低，可能與研究當夜溫度較低 (分別為 15.5~20°C，18.9~21.6°C 及 12.5~15.7°C) 有關。

誌謝

感謝台灣大學李玲玲博士與東海大學林良恭博士在研究期間與文稿撰寫上給了許多寶貴的意見；張簡琳玲博士對英文文稿的指正。張簡琳玟，陳元龍、張仕緯、黃光隆、劉秀麗、劉嘉顯、許善理，黃子典、楊勝惠等諸多先生小姐協助野外工作與資料之收集，在此致上最誠摯的謝忱。

引用文獻

- 林良恭。1981。台灣陸生哺乳動物研究。私立東海大學生物學研究所碩士論文。370 頁。
- 林良恭、李玲玲和鄭錫奇。1997。台灣的蝙蝠。國立自然科學博物館 (台中)。165 頁。
- 無名氏。1996。天文日曆 (Astronomical Almanac 1996)。交通部中央氣象局。171 頁。
- 李玲玲、林良恭。1992。台灣哺乳動物之研究與現況。中央研究院植物研究所專刊第十一號—台灣生物資源研究現況 (彭鏡毅編)。254 ~267 頁。
- 陳兼善 (原著)、于名振 (增訂)。1984。台灣脊椎動物誌 (下)。台灣商務印書館。633 頁。
- 陳健戊。1998。南投縣中寮地區台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros terasensis*) 生殖生態學研究。私立東海大學生物學研究所碩士論文。68 頁。
- 陳湘繁。1995。陽明山地區共域性台灣葉鼻蝠 (*Hipposideros armiger*) 及台灣小蹄鼻蝠 (*Rhinolophus monoceros*) 之活動模式與食性之研究。國立台灣大學動物研究所碩士論文。80 頁。

- 熊郁良。 1975。 昆明花紅洞地區幾種蝙蝠的生態觀察。 動物學報。 21(4): 336-343。
- 盧道杰。 1988。 竹東地區東亞家蝠活動模式之研究。 國立台灣大學動物學研究所碩士論文。 64 頁。
- Altringham, J. D. 1996. Bats--Biology and Behaviour. Oxford Univ. press. pp.262.
- Anthony, E. L. P. and T. H. Kunz. 1977. Feeding strategies of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in southern New Hampshire. *Ecology* 58:755-786.
- Avery, M. I. 1986. Factors affecting the emergence times of Pipistrelle bats. *J. Zool. lond.* 209:293-295.
- Barclay, R. M. R. 1991. Population structure of temperate zone insectivorous bats in relation to foraging behaviour and energy demand. *J. Animal Ecol.* 60:165-178.
- Dwyer, P. D. 1971. Temperature regulation and caves-dwelling in bats: an evolutionary perspective. *Mammalia* 35:424-453.
- Dwyer, P. D. and J. A. Harris. 1972. Behavioral acclimatization to temperature by pregnant *Miniopterus* (Chiroptera). *Physiol. Zool.* 45:14-21.
- Erkert, H. G. 1978. Sunset-related timing of flight activity in neotropical bats. *Oecologia (Berl.)* 37:59-67.
- Erkert, H. G. 1982. Ecological aspects of bat activity rhythms. Pp.201-242, In : Kunz, T. H. (ed). *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York. 425pp.
- Fenton, M. B. 1970. A technique for monitoring bat activity with result obtained from different environments in southern Ontario. *Can. J. Zool.* 48: 847-851.
- Gerell, R. and K. Lundberg. 1985. Social organization in the bat *Pipistrellus Pipistrellus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16:177-184.
- Hedrick, P. W. 1984. Population Biology – the evolution and ecology of populations. Jones and Bartlett publishers (藝軒圖書出版社印行). 445pp.
- Kunz, T. H. 1973. Resource utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa. *J. Mamm.* 54:14-32.
- Kurta, A., G. P. Bell, K. A. Nagy, and T. H. Kunz. 1989. Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Physiol. Zool.*, 62:804-818.
- Madhavan, A., D. R. Patil, and A. Gopala-Krishna. 1978. Breeding habits and associated phenomena in some Indian bats. Part IV—*Hipposideros fulvus fulvus* (Gray)--*Hipposideridae*. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 75:96-103.
- McAney, C. M. and J. S. Fainley. 1988. Activity patterns of the lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* at summer roosts. *J. Zool. Lond.* 216:325-338.
- Nowak, R. M. 1991. Walker's mammals of the world (vol.I). Johns Hopkins Univ. Press. pp.190-393.
- Swift, S. M. 1980. Activity patterns of Pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in north-east Scotland. *J. Zool, Lond.* 190:285-295.

- Thomas, D. W. and R. K. LaVal. 1988. Survey and census methods. *In*: Kunz, T. H. (ed.) Ecological and behavioral methods for the study of bats. Smithsonian Press. pp.77-89.
- Thomas, D. W., M. B. Fenton, and R. M. R. Barclay. 1979. Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. I. Mating behavior. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6:129-136.
- Yoshiyuki, M. 1991. Taxonomic status of *Hipposideros terasensis* Kishida, 1924 from Taiwan (Chiroptera, Hipposideridae). *J. Mamm. Soc. Japan*, 16(1):27-35.

Population Dynamics and Activity Patterns of the Formosan Leaf-nosed Bat
(*Hipposideros terasensis*) in Nantou Area

Hsi-Chi Cheng

Abstract

A study of the population dynamics of two roosts of the Formosan leaf-nosed bat (*Hipposideros terasensis*) in Nan-tou area, Central Taiwan, was conducted from June 1994 to May 1996. These roosts included a non-breeding colony and a colony with breeding activity between May and June. The activity patterns of these two colonies were also investigated between July 1995 and June 1996. The population dynamics of both colonies presented a similar trend throughout the year. In both cases, bats settled in the roosts during February and March and left for hibernation during November and December. No bat stayed in either roost from December to next February. However, during March to November, the changes of these two colonies size showed different patterns. In the non-breeding colony, bat arrived to the roost in February, and the number of individual increased quickly in March to the peak number (more than 600 bats) of the whole year, and then hold a colony size of couple hundred bats in the next several months until September. The number of colony size decreased quickly during September to November. On the other hand, the size of the breeding colony increased gradually from March to May, and showed a peak colony size in June and July. The most number of the whole year appeared in September and October (but less than 100 bats). The number of bats decreased quickly in November. However, the time of most bats in the breeding colony left their roost was about two months late than in the non-breeding colony. The factors primarily affecting the change of population size were (1) bats seasonal migration (2) short term movement between roosts, and (3) birth of young for the breeding colony only. The study of activity pattern showed that the timing of activities were significantly correlated to the time of sunset and sunrise, as well as light intensity. The two colonies showed either a unimodal or bimodal activity pattern throughout the night in different months. The difference may be mainly due to the breeding state of colonies, especially during breeding season. The light intensity of emergence of *Hipposideros terasensis* at dusk was the lowest when compared with *Scotophilus kuklii* and *Pipistrellus abramus*.

Keywords : Formosan leaf-nosed bat, colony size, breeding colony, activity pattern

表 1. 南投地區台灣葉鼻蝠龍神群集與東光群集中第一隻與 50% 個體於黃昏飛出時之照度，並與高頭蝠之瑞興群集與東亞家蝠之中正群集比較 (1995 年 7 月至 1996 年 6 月)

Table 1. Light intensity at the emergence of the first and the 50 % of colony of *Hipposideros terasensis* at Longshen roost and Tongguang roost at dusk, compared with *Scotophilus kullii* (Juihsing colony) and *Pipistrellus abramus* (Chungcheng colony) in Nantou area from July 1995 to June 1996

Species	Colony	Number of observ.	Light intensity (lux)			
			First emergence		50% emergence	
			Mean \pm SD	Range	Mean \pm SD	Range
<i>H. terasensis</i>	Longshen	11	13.5 \pm 16.1	1-53	3.4 \pm 3.7	0-11
<i>H. terasensis</i>	Tongguang	7	5.6 \pm 3.7	2-13	2.4 \pm 1.4	0-4
<i>S. kullii</i>	Juihsing	9	85 \pm 45.3	18-157	25.3 \pm 23.3	5-70
<i>P. abramus</i>	Chungcheng	6	1,072 \pm 929.3	125-2,600	591.3 \pm 435.5	17-1,047

表 2. 南投地區台灣葉鼻蝠龍神群集與東光群集量與全部個體外飛所需時間之相關性 (1995 年 7 月至 1996 年 6 月)

Table 2. The observed colony size, time needed and the rate for the whole colony to fly out of the roosts (in minute) for *Hipposideros terasensis* colony at Longshen roost and Tongguang roost respectively in Nantou area from July 1995 to June 1996

Colony	Date (mon. / yr)	Colony size (no. of bat)	Time (min.)	Rate (no. of bat/min.)	
Longshan	July / 1995	571	16	35.69	
	Aug.	469	25	18.75	
	Sep.	353	12	29.42	
	Oct.	134	10	11.17	
	Nov.	85	6	14.17	
	Mar. / 1996	485	18	26.94	
	Apr.	658	24	27.40	
	May	509	25	20.36	
	June	545	46	11.85	
	Mean		423.2	20.2	21.75
SD		169.2	11.8	8.59	
Tongguang	July / 1995	66	24	2.7	
	Aug.	53	7	7.57	
	Sep.	94	22	4.27	
	Oct.	95	16	5.94	
	Nov.	65	14	4.64	
	May / 1996	24	9	2.67	
	Mean		66.2	15.3	4.64
	SD		26.7	6.8	1.89