

台灣中部摺翅蝠的棲地利用與其生活週期及 外寄生蝠蠅感染之關係

Changes in Habitat Utilization of the Japanese Long-Winged Bat *Miniopterus schreibersii* in Association with Its Life Cycle and Batfly Infection in the Central Taiwan

陳東瑤¹ 鄭錫奇² 陳宏彰^{3,*}

Tung-Yao Chen¹, Hsi-Chi Cheng² and Hung-Chang Chen^{3,*}

¹ 靜宜大學生態學系 台中市沙鹿區中棲路 200 號

² 行政院農業委員會特有生物研究保育中心 南投縣集集鎮民生東路 1 號

³ 台灣大學生態學與演化生物學研究所 台北市羅斯福路四段 1 號

¹ Department of Ecology, Providence University, Taichung, Taiwan

² Endemic Species Research Institute, Jiji, Nantou, Taiwan

³ Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Taiwan University, Taipei, Taiwan

* 通訊作者：a822072@gmail.com

* Corresponding author: a822072@gmail.com

摘 要

本研究於 2007 年 9 月至 2008 年 8 月間觀察記錄棲息於南投縣地利一處引水涵洞的摺翅蝠 (*Miniopterus schreibersii*) 群集對棲所一整年的利用狀況，同時檢視該摺翅蝠群集所感染的外寄生蝠蠅的數量變化，以及蝠蠅在各月份對於宿主性別的選擇及生殖季節對懷孕個體偏好的差異。結果顯示，雄蝠在 9-11 月出現睪丸腫大之產精現象，雌蝠在 5 月出現明顯懷孕現象，但該摺翅蝠群集只利用此涵洞為夏棲所(summer roost)，並不利用作為生殖育幼及度冬處所(hibernacula)，且在蝠蠅數量高峰期間，摺翅蝠群集出現遷徙的現象。以整個蝙蝠群集而言，每月蝠蠅的感染數皆以短鉞蛛蠅為最高，姜宜蛛蠅為最低。短鉞蛛蠅與長鉞蛛蠅的感染高峰值出現在 2008 年 6 月，姜

宜蛛蠅的感染高峰值出現在 2007 年 9 月，3 物種的感染豐度(abundance)最低值皆出現在 2008 年 1 月。雌、雄蝠感染短鉞蛛蠅的數量在 2007 年 10 月及 2008 年 1 月出現差異(10 月雄蝠>雌蝠；1 月雌蝠>雄蝠)，而感染長鉞蛛蠅的數量在 2008 年 5 月出現差異(雄蝠>雌蝠)，至於感染姜宜蛛蠅的數量則分別在 2008 年 3 月及 5 月出現差異(3 月雌蝠>雄蝠；5 月雄蝠>雌蝠)。懷孕雌蝠感染短鉞蛛蠅的數量明顯的高於未懷孕的雌蝠個體。這現象顯示了該種蛛蠅可能傾向於寄生在有利於垂直感染(即由母體直接感染幼體)或免疫力較低的懷孕宿主個體上。

Abstract

In this study we investigated monthly changes in habitat utilization of the Japanese long-winged bat (*Miniopterus schreibersii*) colony in a culvert situated in Dili, Nantou County, September 2007 to August 2008. We also examined the species composition and abundance of its parasitic batflies, their preference to sexes and pregnancy of the host bats. The results showed that male bats with significant sperm production were observed from September to November and female bats were pregnant in May. The culvert served as their summer rooster; it was not used as a place for breeding and hibernacula. *Nycteribia parvula* was the most heavily infected batfly, while *Penicillidia jenynsii* was the least infected fly. The peak infection of the two species of the flies, *N. parvula* and *N. allotopa mikado*, was found in June, 2008, while the peak of the *P. jenynsii* was in September, 2007. The lowest infection of the above three flies was in January 2008. There were sexual differences of the host bats in the infection of *N. allotopa mikado* in May 2007, the infection of *P. jenynsii* in March and May, and the infection of *N. parvula* between July 2007 and January 2008. The number of pregnant females infected by *N. parvula* was significantly higher than that of non-pregnant females, suggesting that *N. parvula* inclined to infect pregnant females because they served as favorite hosts for vertical infection from mother bats to juvenile bats or they had a vulnerable immune system against the fly.

關鍵詞：宿主、長鉞蛛蠅、短鉞蛛蠅、蛛蠅科、姜宜蛛蠅

Key words: host, *Nycteribia allotopa mikado*, *Nycteribia parvula*, Nycteribiidae, *Penicillidia jenynsii*

收件日期：99 年 2 月 24 日

接受日期：100 年 2 月 23 日

Received: February 24, 2010

Accepted: February 23, 2011

緒 言

蝙蝠的生物屬性使其擁有類似於獨立演化單位(如：島嶼)的特質，使宿主與外寄生蟲間產生了穩固的演化連結，而讓其外寄生蟲跟著宿主進入不一樣的演化途徑(Presley 2004)。某些蝙蝠的外寄生蟲僅寄生於單一宿主(monoxenous) (Dick 2007)，這些寄生蟲可能左右了宿主的免疫反應、能量平衡、行為及健康情況，進而影響宿主的適存度(fitness) (Côté and Poulin 1995; Brown and Brown 2004; Lourenço and Palmeirim 2007)。但宿主的性別、行為差異及生理狀態等條件，也可能影響外寄生蟲的族群數量、宿主選擇與適存度，例如某些外寄生蟲具有顯著偏好雌性宿主的現象，且其在雌蝠身上的存活度明顯高於在雄蝠上的存活度(Christe *et al.* 2007)。但蝙蝠會以增加修飾行為(Giorgi *et al.* 2001; ter Hofstede and Fenton 2005)或迴避有大量外寄生蟲蟲蛹的棲所(Reckardt and Kerth 2006)，來降低寄生蟲的感染率。

在與蝙蝠緊密連結的外寄生蟲中，有一群只寄生於翼手目(不會寄生於其他哺乳動物)的雙翅目(Diptera)昆蟲，俗稱為蝠蠅(batfly)。蝠蠅共包含 2 科，蛛蠅科(Nycteribiidae)及蝙蝠蠅科(Streblidae) (Dick and Patterson 2006; Petersen *et al.* 2007)。牠們主要生活在蝙蝠的體表(僅蝙蝠蠅科中*Ascodipteron*屬的雌蟲為內寄生蟲)，並以吸食宿主的血液維生(Maa 1967; Dick and Patterson 2006)。關於蝠蠅宿主專一性程度，長期以來一直爭論不定，但透過近期新熱帶地區(南美洲)嚴謹的調查結果顯示，蝠蠅具有非常高的宿主專一性(ter Hofstede *et al.* 2004; Dick and Gettinger 2005; Dick and Patterson 2007)。無論蛛蠅或蝙蝠蠅，二者都利用胎生進行生殖，雌蟲會離開宿主到宿主棲息的基質上產蛹，1胎只產1子代，經一段時間後羽化，羽化之成蟲會再感染其專一的宿主(Hagan 1951; Dick and Patterson 2006)。

雖然目前在新熱帶地區的研究指出，多數的蝙蝠外寄生蟲出現了偏好雌性宿主的現象(Presley and Willig 2008)，其原因可能是雌雄蝙蝠生殖生理的變化(如雄蝠的產精、交配行為，雌蝠的懷孕、生產及育幼等)連帶影響了宿主的營養狀態、免疫能力及聚集行為(如雌、雄分群)等的改變(Christe *et al.* 2000, 2007)。但對於蝠蠅這類能主動偵測以尋找宿主的昆蟲而言，不同性別宿主各生活週期(life cycle)階段的行為差異應該也會影響蝠蠅寄生的偏好，而致使蝠蠅在不同的季節(或月份)出現不同的宿主選擇策略。為了驗證這樣的現象是否存在，本研究利用 1 年時間收集一摺翅蝠(*Miniopterus schreibersii*)群集及其感染蝠蠅物種的基礎資料，檢驗蝠蠅對於宿主性別與雌蝠生殖狀況(懷孕與否)的選擇差異，並探討蝠蠅豐度月變化之情形。

材料與方法

一、研究物種

本研究採集的蝙蝠物種為摺翅蝠(又稱日本長指蝠)，分類上屬於翼手目(Chiroptera)、小翼手亞目(Microchiroptera)、蝙蝠科(Vespertilionidae)、長指蝠屬(*Miniopterus*)，分布範圍由南歐往東直到日本與所羅門群島，往南則包括台灣、菲律賓、南亞、北非、大部分撒哈拉沙漠以南，以及澳洲的東方與北方(Nowak 1994)，分布範圍廣泛，橫跨熱帶、亞熱帶及溫帶地區。此物種棲息於洞穴(cave-dwelling)中，分布台灣全島，自低海拔的岩洞至中、高海拔的森林均有採集紀錄，常以高密度的個體聚集(林等 2004)，身上常可發現大量的外寄生蟲(Lourenço and Palmeirim 2007)。

北半球溫帶地區的摺翅蝠會利用冬眠(hibernation)來度冬(Funakoshi 1977; Rodrigues and Palmeirim 2008)，其生殖週期有明顯的季節性，並屬於延遲著床(delayed implantation)

型式(黃 2000), 受孕時間涵蓋了冬眠期的延遲著床期與冬眠甦醒的懷孕期(Altringham 1996)。懷孕的摺翅蝠會在春天開始聚集形成生殖育幼群集(maternity colonies), 以進行生產與哺育幼蝠, 此時雄蝠與未懷孕的雌蝠則會與生殖並育幼的母蝠群集分離, 而形成分群的現象(Palmeirim and Rodrigues 1995)。台灣的摺翅蝠現今最大量紀錄為台北縣瑞芳鎮的雌蝠生殖育幼群, 數量可達數十萬隻以上, 該群集的個體通常於 4 月初開始出現, 5 至 7 月於洞內進行生產及育幼, 8 至 9 月份陸續離去, 10 月份已經沒有個體棲息於該洞穴內(李 1998)。

二、研究方法

本研究時間自 2007 年 9 月至 2008 年 8 月為止, 每月 1 次前往南投縣信義鄉地利村之引水涵洞(23° 47' 36" N, 120° 55' 53" E)進行 1 夜的摺翅蝠捕捉標放, 並採集其身上之蝠蠅。該涵洞海拔高度約 390m, 終年有水流動, 涵洞的出入口僅有 1 處, 為朝西之出水口端。本研究捕捉棲息於此涵洞之摺翅蝠, 捕捉的月間隔超過 28 天, 每次捕捉是在天亮前約 2 hr, 於引水涵洞出水口架設豎琴網(harp trap), 捕捉清晨時大量回巢之摺翅蝠。為了確認雌、雄蝠對此洞穴的利用屬性, 並避免因雌蝠提早返回棲所哺育幼蝠, 造成雌、雄蝠在採樣上數量的偏差, 因此在 2008 年 5-8 月蝙蝠生殖、育幼季節時, 將捕捉的時間改為傍晚蝙蝠出洞後約 2 hr 始架設豎琴網。收網後, 僅留滯摺翅蝠成蝠, 平均分配放置於透氣式飼養箱中。每月捕捉檢驗的摺翅蝠成蝠數量盡量達到雌雄各 30 隻, 總計 60 隻。捕獲的蝙蝠會進行體重測量與性別確認。

蝠蠅採集以 2 人為 1 組, 1 人固定蝙蝠, 另 1 人使用金屬鑷子, 並以沾有 75% 酒精之毛筆壓制蝠蠅, 待昏厥後夾起置入標本瓶中, 酒精須小心避開蝙蝠的眼、鼻、口、耳等部位,

儘可能完整採集每 1 隻蝙蝠身上之蝠蠅個體(Archer and Cardinal 2001; ter Hofstede *et al.* 2004; Dick 2005), 直到確認體表無蝠蠅後, 始使用吸水性良好的棉布(或紙巾)拭乾蝙蝠毛皮, 確認狀態良好後隨即放飛。為避免蝙蝠因人為操作壓力過大而傷亡, 因此每 1 隻的檢視採樣流程盡量控制在 10 min 內。採集之蝠蠅蟲體則置入內含 75% 酒精及採集紀錄防水紙片(登錄採集地點、日期與宿主編號)的標本瓶內, 留待日後於實驗室進行種類鑑定, 並同時登錄蝠蠅蟲體數量等相關資料。測量蝙蝠與採集蝠蠅等動作, 皆在蝙蝠洞穴入口前之水泥平台上操作完成。

依據陳等(2010)相關系列研究指出, 研究期間共採樣了 570 隻摺翅蝠成蝠, 從其身上共採集的 2,698 隻蝠蠅, 皆屬於蛛蠅科, 共 2 屬, 為毛刷蛛蠅屬(*Penicillidia*)與蛛蠅屬(*Nycteribia*), 屬於毛刷蛛蠅屬的僅有姜宜蛛蠅(*P. jenynsii*) 1 種 310 隻, 屬於蛛蠅屬的有 2 種, 分別為短鈇蛛蠅(*N. parvula*) 1,425 隻及長鈇蛛蠅(*N. allotopa mikado*) 963 隻。

本研究計算各月份蝙蝠樣本身上每一種類蝠蠅的平均豐度(mean abundance), 平均豐度(Mean \pm SD) = 某類寄生蟲總數/採樣的宿主數(Bush *et al.* 1997), 並使用無母數分析 Mann-Whitney U test 檢定不同性別的成蝠及不同生殖狀態的雌蝠(懷孕與否)身上蝠蠅數量的差異。其中不同性別成蝠的比較, 排除懷孕個體資料, 以避免蝙蝠懷孕因素的影響, 不同生殖狀態雌蝠的影響, 則僅使用有捕獲懷孕個體的月份資料進行分析。蝙蝠採集總數量不及 15 隻的月份, 將不納入統計分析。研究期間各月份之均溫變化趨勢圖, 使用鄰近該樣區之中央氣象局日月潭氣象觀測站所公布的資料繪製(圖 1)。本研究使用 SPSS 12 進行資料統計分析, 並使用 Excel 2007 繪圖。

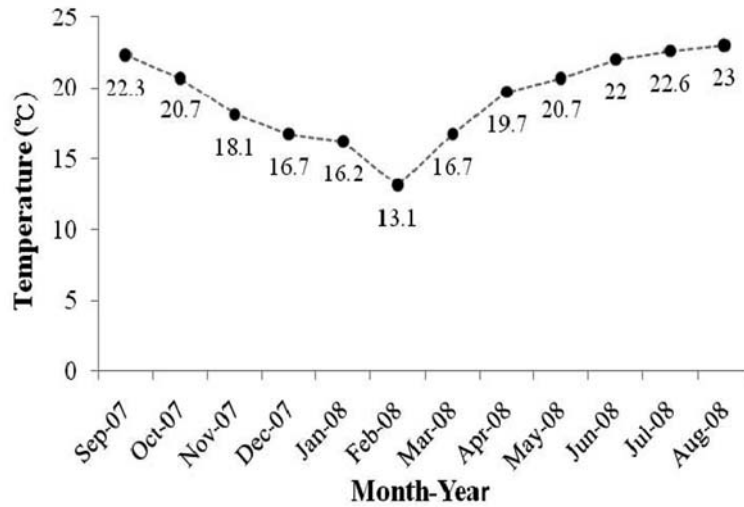


圖 1. 2007 年 9 月到 2008 年 8 月南投地利地區所鄰近之日月潭氣象觀測站月均溫變化。

Fig. 1. Monthly mean air temperatures at Sun Moon Lake (near Di-Li area, Nantou County) from September 2007 to August 2008.

結 果

一、摺翅蝠群集動態及生殖生理狀態

2007 年 9 月至 11 月間引水涵洞內摺翅蝠群集數量估計超過 500 隻，包含有當年出生的幼蝠，同時也記錄到有明顯睪丸腫脹之產精現象的雄蝠。2007 年 12 月採集結果顯示，群集數量仍與 11 月相當，但雄蝠已不見睪丸腫脹之產精現象。於冬季月份(12-2 月)觀察的結果顯示，摺翅蝠族群並無利用該引水涵洞進行冬眠的紀錄，且 1-2 月該群集有顯著遷離現象(估算 1 月不超過 30 隻，2 月不超過 50 隻)。2008 年 3-4 月份所捕獲的蝙蝠數量則明顯回升，雌雄蝠皆可達到採樣的數量，且估計群集總數皆超過 400 隻以上。2008 年 5 月摺翅蝠生殖季節開始後，此洞穴並沒有已生殖的雌蝠及幼蝠棲息，捕獲資料顯示雌、雄蝠數量差異懸殊(♀18:♂500)，已明顯出現生殖季雌、雄分群的現象，而 18 隻雌蝠中僅有 4 隻判斷為懷孕個體。而後 6-7 月份棲息於此的群集數量則明顯變少，6 月份只捕獲 35 隻摺翅蝠，雌雄比為

8:27，且雌蝠皆為未懷孕及未生產之個體，而 7 月份僅存不超過 10 隻個體。8 月份則總共捕獲超過 700 隻個體數，且已有該年出生之幼蝠個體參雜其中，入洞觀察仍然發現百隻以上的摺翅蝠個體棲息，因此群集數量估計超過 1,000 隻，顯示棲息數量已回升。5 至 8 月為摺翅蝠的生殖育幼季節，但本研究採集及檢視結果，並無發現生殖育幼的母蝠，資料顯示該摺翅蝠群集並不使用此涵洞為生殖育幼場所，且 6、7 月份該群集出現明顯遷離現象(圖 2)。

二、蝠蠅數量月變化

2007 年 9 月至 2008 年 8 月間，每個月份採集的蝠蠅皆以短鉞蛛蠅的數量最多，姜宜蛛蠅的數量最少(表 1)。總蝠蠅平均豐度與短鉞蛛蠅的平均豐度在 2008 年 6 月份出現最高值，最低值出現在 2008 年 1 月(表 1)，但姜宜蛛蠅的平均豐度最高值出現在 2007 年 9 月，最低值則出現在 2008 年 1 月(表 1)；長鉞蛛蠅的平均豐度最高值出現在 2008 年 6 月，最低值則出現在 2007 年 12 月及 2008 年 1 月(表 1)。

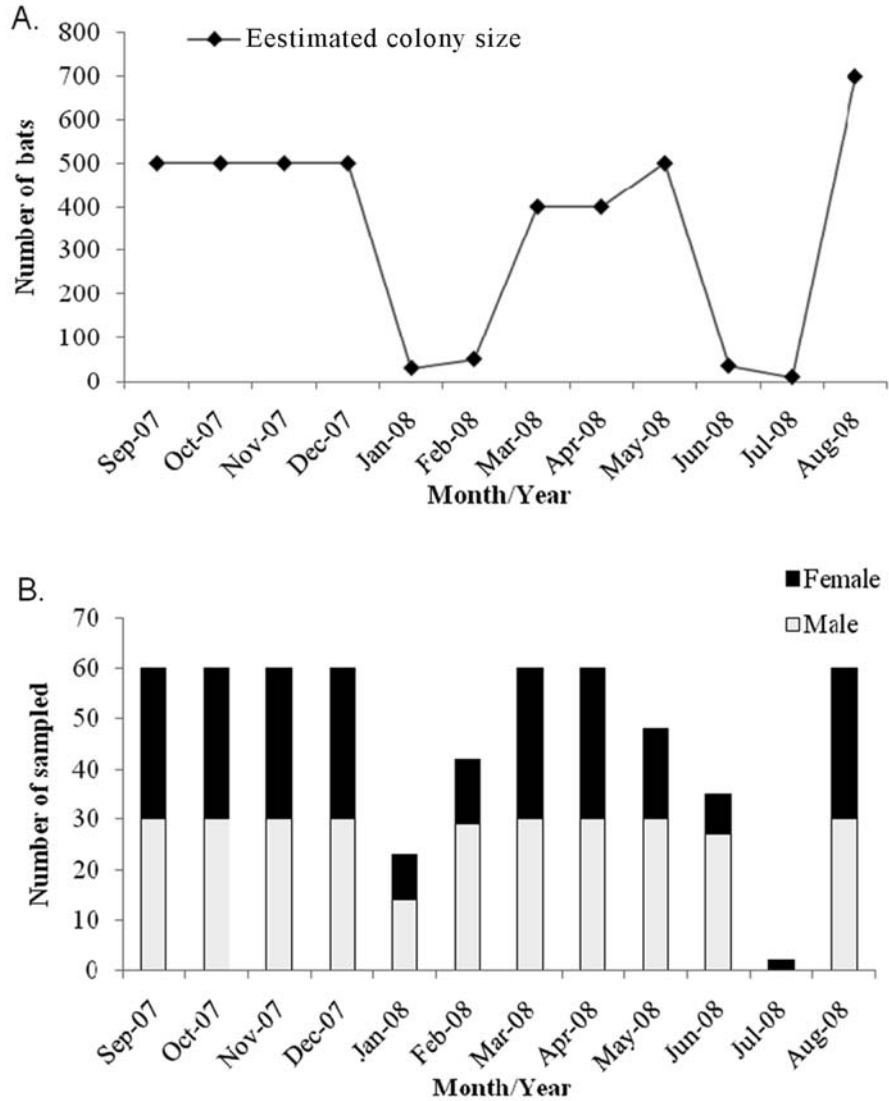


圖 2. A, 2007 年 9 月到 2008 年 8 月南投地利地區摺翅蝠群集估計總隻數；B, 每月採樣數以及雌雄蝠比例。

Fig. 2. Monthly estimated total colony size (A) and monthly sampled male and female numbers (B) of *Miniopterus schreibersii*, September 2007 to August 2008.

表 1. 2007 年 9 月至 2008 年 8 月南投地利摺翅蝠個體身上 3 種蝠蠅的平均豐度(*為蝙蝠採樣不及 15 隻)

Table 1. Monthly numbers of batflies (mean±SD) collected from *Miniopterus schreibersii* in the culvert of Di-Li, Nantou, September 2007 to August 2008 (*, n<15)

Month /Year	Number of bats sampled (♂:♀)	Total number of batflies	Number of <i>P. jenynsii</i>	Number of <i>N. parvula</i>	Number of <i>N. allotopa mikado</i>
Sep. 07	60 (30 : 30)	5.5 ± 4.5	0.9 ± 1.4	2.5 ± 2.7	2.1 ± 1.8
Oct. 07	60 (30 : 30)	4.4 ± 3.6	0.5 ± 0.8	2.2 ± 2.2	1.7 ± 1.5
Nov. 07	60 (30 : 30)	4.3 ± 3.8	0.4 ± 0.8	2.4 ± 2.5	1.5 ± 1.5
Dec. 07	60 (30 : 30)	3.8 ± 2.8	0.4 ± 1.4	2.2 ± 2.1	1.1 ± 0.9
Jan. 08	23 (14 : 9)	2.8 ± 2.4	0.1 ± 0.3	1.5 ± 1.9	1.1 ± 0.9
Feb. 08	42 (29 : 13)	4.6 ± 3.5	0.3 ± 0.5	2.4 ± 2.4	1.9 ± 1.6
Mar. 08	60 (30 : 30)	3.7 ± 3.2	0.4 ± 0.7	2.1 ± 2.0	1.2 ± 1.3
Apr. 08	60 (30 : 30)	4.6 ± 3.6	0.8 ± 1.2	2.3 ± 2.4	1.5 ± 1.4
May 08	48 (30 : 18)	5.1 ± 3.5	0.6 ± 0.7	2.8 ± 2.6	2.2 ± 1.3
Jun. 08	35 (27 : 8)	8.8 ± 4.7	0.8 ± 1.1	4.7 ± 3.5	3.4 ± 2.6
Jul. 08	2* (0 : 2)				
Aug. 08	60 (30 : 30)	5.1 ± 6.1	0.7 ± 1.2	2.8 ± 4.3	1.7 ± 1.8

三、不同宿主的蝠蠅寄生狀況

從 2007 年 9 月至 2008 年 8 月各月份不同性別摺翅蝠身上採獲各種類蝠蠅數量顯示(表 2)，除 2008 年 3 月雌蝠感染姜宜蛛蠅的數量顯著高於雄蝠($U=338.0, p<0.05$)，2008 年 5 月雄蝠感染姜宜蛛蠅的數量顯著高於未懷孕雌蝠($U=222.5, p<0.05$)；2007 年 10 月雄蝠感染短缺蛛蠅的數量顯著的高於雌蝠($U=268.5, p<0.01$)，而 2008 年 1 月則是雌蝠感染短缺蛛蠅數量高於雄蝠($U=27.5, p<0.05$)；2008 年 5 月雄蝠感染長缺蛛蠅的數量顯著的高於雌蝠($U=143.0, p<0.01$)之外，其餘各月份雌雄蝠身上之 3 種蝠蠅的數量均無顯著差異。

本研究使用 2008 年 5 月所採獲懷孕雌蝠與非懷孕雌蝠個體身上寄生蝠蠅的資料顯示，二者在感染短缺蛛蠅的豐度上有顯著性差異(表 3)，懷孕雌蝠感染短缺蛛蠅的豐度也顯著高於非懷孕雌蝠($U=6.5, p<0.05$)。

討 論

溫帶地區摺翅蝠棲所利用的年週期模式通常是：在冬眠甦醒後由冬眠棲所遷徙至春天棲所，直到生殖季節來臨前懷孕蝙蝠會再遷移至生殖育幼棲所，等到幼蝠學會飛翔後會再遷移至交配棲所(mating roost)，冬季則會再聚集於冬眠棲所(Rodrigues and Palmeirim 2008)，儘管大多數的摺翅蝠會進行上述的遷徙，但仍會有少數零星個體停留在原棲所，不進行遷徙的行為(Rodrigues and Palmeirim 2008)。本研究確認了南投地利一處引水涵洞是摺翅蝠的春天棲所，也可能做為交配季節棲所，但並非生殖育幼或主要度冬棲所。

此外，本研究發現 2008 年 5 月非生殖個體在 6-7 月幾乎全數離開，這可能與當時寄生蟲族群數量大增有關。因為蝠蠅的寄生會導致蝙蝠加強梳理(grooming)行為(ter Hofstede and

表 2. 2007 年 9 月至 2008 年 8 月雌、雄性摺翅蝠感染 3 種蝠蠅數量差異性的 Mann-Whitney U test 檢定結果(排除 2008 年 5 月懷孕個體資料, 且 2008 年 7 月資料因宿主樣本數不足, 也不列入分析)

Table 2. Monthly difference in number (mean±SD) of three species of batflies collected from male and female bats¹ in the culvert of Di-Li, Nantou County, September 2007 to August 2008 (Mann-Whitney U test)

Month -Year	Numbers of bats sampled		Batflies	Number of batflies collected		U	p
	♂ bat	♀ bat		♂ bat	♀ bat		
Set-07	30	30	<i>P. jenymsii</i>	1.2 ± 1.7	0.6 ± 1.0	369.0	0.185
			<i>N. parvula</i>	2.7 ± 2.8	2.2 ± 2.5	406.0	0.508
			<i>N. allotopa mikado</i>	2.1 ± 1.4	2.2 ± 2.2	407.0	0.510
Oct-07	30	30	<i>P. jenymsii</i>	0.7 ± 0.9	0.3 ± 0.6	357.0	0.107
			<i>N. parvula</i>	2.8 ± 2.2	1.6 ± 2.1	268.5	0.006**
			<i>N. allotopa mikado</i>	1.9 ± 1.6	1.5 ± 1.5	388.5	0.350
Nov-07	30	30	<i>P. jenymsii</i>	0.4 ± 0.6	0.3 ± 0.9	386.0	0.211
			<i>N. parvula</i>	2.4 ± 2.1	2.4 ± 2.8	427.5	0.735
			<i>N. allotopa mikado</i>	1.8 ± 1.7	1.3 ± 1.3	378.5	0.275
Dec-07	30	30	<i>P. jenymsii</i>	0.3 ± 0.5	0.5 ± 1.9	439.5	0.829
			<i>N. parvula</i>	2.0 ± 1.7	2.5 ± 2.4	407.5	0.522
			<i>N. allotopa mikado</i>	1.1 ± 1.0	1.1 ± 0.9	449.0	0.988
Jan-08	14	9	<i>P. jenymsii</i>	0.1 ± 0.3	0.2 ± 0.4	53.5	0.305
			<i>N. parvula</i>	0.8 ± 1.1	2.7 ± 2.4	27.5	0.023*
			<i>N. allotopa mikado</i>	0.9 ± 0.8	1.6 ± 0.9	35.5	0.067
Feb-08	29	13	<i>P. jenymsii</i>	0.3 ± 0.5	0.2 ± 0.4	164.5	0.378
			<i>N. parvula</i>	2.7 ± 2.4	1.8 ± 2.3	148.5	0.268
			<i>N. allotopa mikado</i>	2.0 ± 1.8	1.6 ± 1.1	177.0	0.747
Mar-08	30	30	<i>P. jenymsii</i>	0.2 ± 0.6	0.6 ± 0.8	338.0	0.033*
			<i>N. parvula</i>	1.7 ± 1.5	2.4 ± 2.4	386.0	0.333
			<i>N. allotopa mikado</i>	1.2 ± 1.4	1.2 ± 1.2	437.5	0.843
Apr-08	30	30	<i>P. jenymsii</i>	0.7 ± 0.9	0.9 ± 1.4	412.5	0.542
			<i>N. parvula</i>	2.3 ± 2.0	2.3 ± 2.8	417.5	0.625
			<i>N. allotopa mikado</i>	1.2 ± 1.3	1.7 ± 1.5	375.5	0.255
May-08	30	14	<i>P. jenymsii</i>	0.6 ± 0.7	0.4 ± 0.8	222.5	0.037*
			<i>N. parvula</i>	2.7 ± 2.7	2.8 ± 2.7	264.5	0.423
			<i>N. allotopa mikado</i>	2.8 ± 2.7	1.1 ± 1.4	143.0	0.002**
Jun-08	27	8	<i>P. jenymsii</i>	0.8 ± 1.2	0.8 ± 1.9	101.0	0.715
			<i>N. parvula</i>	4.2 ± 2.4	6.1 ± 5.7	96.5	0.648
			<i>N. allotopa mikado</i>	3.3 ± 2.1	3.8 ± 4.1	101.5	0.796
Jul-08	0	2					
Aug-08	30	30	<i>P. jenymsii</i>	0.7 ± 1.4	0.6 ± 1.1	439.5	0.855
			<i>N. parvula</i>	2.4 ± 3.8	3.4 ± 4.8	435.5	0.831
			<i>N. allotopa mikado</i>	1.3 ± 1.5	2.0 ± 2.0	339.5	0.094

¹ Exclusion of pregnant females and data of July, 2008.

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

表 3. 2008 年 5 月懷孕雌蝠與非懷孕雌蝠之蝠蠅豐度以 Mann-Whitney U test 檢定結果，A 為懷孕個體，B 為非懷孕個體

Table 3. Difference in the numbers (mean±SD) of three species of batflies collected between pregnant female and non-pregnant female bats (A, number of pregnant bats; B, number of non-pregnant bats; Mann-Whitney U test)

Month -Year	Numbers of female bats sampled		Batflies	Number of batfly collected		U	p
	A	B		A	B		
	May-08	4		14	<i>P. jenynsii</i>		
			<i>N. parvula</i>	2.7 ± 2.7	2.8 ± 2.7	6.5	0.018*
			<i>N. allotopa mikado</i>	1.3 ± 1.5	2.0 ± 2.0	24.0	0.721

Fenton 2005)，而梳理行為對蝙蝠而言是高成本的行為(Kunz 1982)，可能會影響預定重要行動的時間，如覓食及休眠等，進而影響其生理狀況，例如 Linhares and Komeno (2000)的研究就指出 *Megistopoda proxima* (Streblidae)的寄生對雄性 *Sturnira lilium* (黃肩章蝠)的體重流失有顯著性影響。以本研究的蝠蠅數量而言，總蝠蠅平均豐度在 2008 年 3 月份後呈現正成長，至 6 月出現最高峰值。加上 2008 年 6 月入洞觀察時發現，在 5 月時有大量蝙蝠群集棲息的棲所基質(岩壁)上，有為數可觀的蝠蠅未羽化的蛹及剛羽化的蝠蠅成蟲，且此區域當時無任何蝙蝠棲息；2008 年 7 月入洞觀察亦發現此區域仍有部分未羽化的蛹及剛羽化的成蟲(陳 2009)。因此摺翅蝠的遷離及蝠蠅大量出現的關聯性，可能意味著摺翅蝠需藉由遷離來避開蝠蠅數量上的高峰。因為蝠蠅生活週期中的蛹期需在宿主棲息的基質上度過，所以當蝙蝠在蝠蠅成蟲破蛹而出之前移居到不同的棲息位置或棲所，將打斷了外寄生蟲的生活週期，或許有助於降低蝙蝠的寄生蟲感染率(Reckardt and Kerth 2006; Bartonička and Gaisler 2007)。Reckardt and Kerth (2007)的研究也指出長耳鼠耳蝠(*Myotis bechsteinii*)的雌蝠會避開利用先前有蝙蝠群集居住而留下大量寄生蟲蛹的棲

所。Patterson *et al.* (2007)也提及棲所的類型與其使用時間的長短都會影響寄生蟲的流行率、感染強度以及蝠蠅的專一性。另外 Rodrigues and Palmeirim (2008)對於地中海地區摺翅蝠環狀遷徙的研究也指出，大部分的雌蝠在離開冬眠洞穴後，並不會立即聚集在生殖育幼棲所，而是等到快生殖前才會遷徙至生殖育幼棲所，該研究認為這樣的現象可能是雌蝠減輕寄生蟲影響的策略，因為藉由縮短育幼群聚的時間，可降低後續寄生蟲大量繁衍的機會。因此外寄生蟲聚集的多寡，也是影響宿主對棲所的忠誠度(fidelity)因素之一(Lewis 1995, 1996)。至於本研究中摺翅蝠群集在此二者間的相關性，值得未來更進一步研究探討。

針對一整年所採集的 3 種蝠蠅數量月變化情形，皆可看出其蝠蠅平均豐度由 2 月份開始上昇，整年的高峯值出現在 4 至 9 月間。Funakoshi (1977)在日本地區曾對本研究發現的 3 種蝠蠅中的姜宜蛛蠅進行生態學研究，結果指出姜宜蛛蠅在蝙蝠冬眠時，除吸食宿主血液外，並不進行生殖行為，而該研究亦認為摺翅蝠的姜宜蛛蠅平均感染數目在 4 至 9 月出現高峯值，最大的因素是蝙蝠甦醒後即進入繁殖期，而蝠蠅也有同步化的現象。但陳(2009)的研究指出，南投地利地區摺翅蝠群集所寄生的

短缺蛛蠅、長缺蛛蠅及姜宜蛛蠅在摺翅蝠可能冬眠月份中，並無停止生殖行為現象(仍能採獲懷孕及新羽化蟲體)。對蝠蠅來說，較高的氣溫有助於縮短蛹期的時間(Marshall 1971; Funakoshi 1977)，而羽化時間的縮短有利於提升蝠蠅族群數量。因此，除了宿主、寄生蟲之間的生殖同步化因素之外，環境氣溫的上升(圖 1)可能也是促使本研究蝠蠅數量上升之因素。

本研究中的姜宜蛛蠅、短缺蛛蠅及長缺蛛蠅各在不同月份出現宿主性別間的感染差異，而兩性宿主顯露不一樣的寄生蟲感染程度，大致上可以使用不同性別生物學上的差異來解釋，這些差異包括不同性別間的行為差異(如單一性別的群聚、交配季節雄性減少修飾時間等)，以及荷爾蒙及免疫力之間的相關性，這些行為上或生理上的差異都在寄生蟲對於宿主的喜好上扮演了重要的角色(Christe *et al.* 2007)。以本研究 2007 年 10 月的雌、雄蝠感染短缺蛛蠅所出現差異為例，短缺蛛蠅的感染數有宿主性別上的差異，推論應該與宿主體內的賀爾蒙變化有關。依據 Folstad and Karter (1992) 的研究指出，雄性荷爾蒙的上升會導致免疫能力的下降，免疫力的下降與外寄生蟲數量則呈現負相關，當雄性荷爾蒙濃度上升時，寄生蟲的數量也會跟著上升。因此，睪固酮及免疫反應之間的關連在寄生蟲對於宿主的性別選擇上扮演了關鍵性的角色(Folstad and Karter 1992; Roberts *et al.* 2004)。陳與林(2008)對摺翅蝠生殖生理學的研究指出，摺翅蝠雄蝠血清中睪固酮的濃度在 3 至 6 月間變化不大，7 月以後持續上升，10、11 月達到全年最高值，12 月則降至最低值。因此，本研究中的短缺蛛蠅在 2007 年 10 月份出現偏好寄生雄蝠的現象，應該與此種蛛蠅此時偏好選擇免疫能力下降的雄蝠有關。但本研究缺乏不同性別之蝙蝠個體體溫及修飾行為差異等資料，因而無法對雌、雄蝠感染其他物種的在其他月份所出現的差異現象進行合理的解釋，僅確認蝠蠅在不同的季節(或月份)會

出現不同的宿主性別選擇策略。雖然摺翅蝠睪固酮上升與短缺蝠蠅數量增加的相符，但宿主荷爾蒙濃度與蝠蠅數量之間的相關性，則需要再進一步的研究分析才能確立。

懷孕與非懷孕雌蝠二者間的蝠蠅豐度差異分析結果顯示，短缺蛛蠅出現偏好懷孕雌蝠之現象，此現象或許與此類外寄生蟲偏好選擇有利於可直接進行垂直感染的懷孕宿主有關，因為大部分溫帶地區的蝙蝠物種，雌蝠會在生殖季節時形成大量聚集的育幼群集(Lewis 1995)，而這樣的特殊雌雄分群型式可能在演化上扮演了外寄生蟲對於宿主性別偏好的重要角色(Christe *et al.* 2007)。因為蝙蝠體型小能提供給外寄生蟲族群生長的空間有限，對於那些只能生存在蝙蝠體表的外寄生蟲而言(如：蟻或蝠蠅)，如何確保其族群數量足夠不至於滅絕，建立有效的傳染途徑對於外寄生蟲就顯得格外重要(Presley 2004)。除此之外，Christe *et al.* (2000) 的研究亦指出生殖母蝠的免疫能力比未生殖的母蝠低，而免疫力又與外寄生蟲數量呈現負相關，因此蝙蝠這種大量群聚的育幼行為顯然提供了外寄生蟲進行垂直感染的良機(Presley 2004; Christe *et al.* 2000, 2007)。此外，通常蝙蝠育幼棲所都會具有較高的溫度，對蝠蠅來說較高的氣溫有助於縮短蛹期(Marshall 1971; Funakoshi 1977)提升族群數量。因本研究採集的棲所並非該群集之育幼棲所，僅能使用捕獲的 4 隻懷孕個體進行分析，實屬可惜。因此，未來之研究應需先於生殖季時分別採樣生殖育幼群集與非生殖群集之蝠蠅資料，以提供更顯著之蝠蠅對於宿主選擇的證據。

謝 誌

本系列研究得以完成，需感謝陳界良、黃翊翎、洪素年、柯佳雯、譚羽君、張乙棠、李欣穎、陳晴渝、楊雅鷹、柯繼茹、張瓊方、葉冠足、呂亞玟、蘇信維、杜昆盈、溫維佳、潘

國梁、陳宏昌、陳調仁、洪靜淑、潘雪芸、陳鴻智、陳熾婷等人對於蝙蝠捕捉及蝠蠅採樣的協助。

引用文獻

- 李玲玲。1998。瑞芳蝙蝠洞資源調查與保育規畫。台北縣政府農業局。
- 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。
- 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。
- 陳宏彰。2009。南投地利地區摺翅蝠及蝠蠅之寄生關係初探。私立靜宜大學生態學系碩士論文。
- 陳宏彰、陳東瑤、鄭錫奇。2010。蝙蝠性別與體重對於外寄生蝠蠅豐度的相關性探討。台灣生物多樣性研究 12(4): 341-350。
- 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 57-74 頁。台灣蝙蝠學會。
- Archer, M. S. and B. R. Cardinal. 2001. Seasonal reproduction and host infestation rates for nycteribiids of the large bentwing bat. *Medical & Veterinary Entomology* 15: 452-454.
- Altringham, J. D. 1996. Reproduction and development. pp. 133-154. *In*: J. D. Altringham (ed.). *Bats biology and behavior*. Oxford University, New York.
- Bartonička, T. and J. Gaisler. 2007. Seasonal dynamics in the numbers of parasitic bugs (Heteroptera, Cimicidae): A possible cause of roost switching in bats (Chiroptera, Vespertilionidae). *Parasitology Research* 100: 1323-1330.
- Brown, C. R. and M. B. Brown. 2004. Group size and ectoparasitism affect daily survival probability in a colonial bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56: 498-511.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz and A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* Revisited. *The Journal of Parasitology* 83: 575-583.
- Christe, P., R. Arlettaz and P. Vogel. 2000. Variation in intensity of a parasitic mite (*Spinturnix myoti*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*). *Ecology Letters* 3: 207-212.
- Christe, P., O. Glivier, G. Evanno, N. Bruyndonckx, G. Devevey, G. Yannic, P. Patthey, A. Maeder, P. Vogel and R. Arlettaz. 2007. Host sex and ectoparasites choice: Preference for, and higher survival on female hosts. *Journal of Animal Ecology* 76: 703-710.
- Côté, I. M. and R. Poulin. 1995. Parasitism and group size in social animals: A meta-analysis. *Behavioral Ecology* 6: 159-165.
- Dick, C. W. 2005. Summary protocol for sampling bat flies. *Field Museum of Natural History*.
- Dick, C. W. 2007. High host specificity of obligate ectoparasites. *Ecological Entomology* 32: 446-450.
- Dick, C. W. and B. D. Patterson. 2006. Bat flies: Obligate ectoparasites of bats. pp. 179-194. *In*: S. Morand, B. Krasnov and R. Poulin (eds.). *Micromammals and Macroparasites: From Evolutionary Ecology to Management*. Springer-Verlag, Tokyo.
- Dick, C. W. and B. D. Patterson. 2007. Against all odds: Explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *International Journal for Parasitology* 37: 871-876.
- Dick, C. W. and D. Gettinger. 2005. A faunal survey of streblid bat flies (Diptera: Streblidae) associated with bats in Paraguay. *Journal of*

- Parasitology 91: 1015-1024.
- Giorgi, M. S., R. Arlettaz, P. Christe and P. Vogel. 2001. The energetic grooming costs imposed by a parasitic mite (*Spinturnix myotis*) upon its bat host (*Myotis myotis*). Proceedings: Biological Sciences 268: 2071-2075.
- Folstad, I. and A. J. Karter. 1992. Parasutes, bright males, and the immunocompetence handicap. The American Naturalist 139: 603-622.
- Funakoshi, K. 1977. Ecology studies on the bat fly, *Penicillidia jenynsii* (Diptera: Nycteribiidae), infested on the Japanese long-fingered bat, with special reference to the adaptability to their host from the viewpoint of life history. Japanese Journal of Ecology 27: 125-140.
- Hagan, H. R. 1951. Embryology of the viviparous insects. Ronald, New York.
- Kunz, T. H. 1982. Roosting ecology of bats. pp. 1-55. In: T. H. Kunz (ed.). Ecology of bats. Plenum, New York.
- Lewis, S. E. 1995. Roost fidelity of bats: A review. Journal of Mammalogy 76: 481-496.
- Lewis, S. E. 1996. Low roost-site fidelity in pallid bats: Associated factors and effect on group stability. Behavioral Ecology and Sociobiology 39: 335-344.
- Linhares, X. and C. A. Komeno. 2000. *Trichobius joblingi*, *Aspidoptera falcata*, and *Megistopoda proxima* (Diptera: Streblidae) parasitic on *Carollia perspicillata* and *Sturnira lillium* [sic] (Chiroptera: Phyllostomidae) in South-eastern Brazil: Sex ratios, seasonality, host site preference, and effect of parasitism on the host. Journal of Parasitology 86: 167-170.
- Lourenço, S. I. and J. M. Palmeirim. 2007. Can mite parasitism affect the condition of bat hosts? Implications for the social structure of colonial bats. Journal of Zoology 273: 161-168.
- Maa, T. C. 1967. A synopsis of Diptera Pupipara of Japan. Pacific Insects 9: 727-760.
- Marshall, A. G. 1971. The Ecology of *Basilisa hispida* (Diptera: Nycteribiidae) in Malaysia. The Journal of Animal Ecology 40: 141-154.
- Nowak, R. M. 1994. Walk's Bats of the world. The Johns Hopkins University, London.
- Palmeirim, J. M. and L. Rodrigues. 1995. Dispersal and philopatry in colonial animals: The case of *Miniopterus schreibersii*. Symposia of the Zoological Society of London 6: 219-231.
- Patterson, B. D., C. W. Dick and K. Dittmar. 2007. Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). Journal of Tropical Ecology 23: 177-189.
- Petersen, F. T., R. Meier, S. N. Kutty and B. M. Wiegmann. 2007. The phylogeny and evolution of host choice in the Hippoboscoidea (Diptera) as reconstructed using four molecular marks. Molecular Phylogenetics and Evolution 45: 111-122.
- Presley, S. J. 2004. Ectoparasitic assemblages of Paraguayan bats: Ecological and evolutionary perspectives. Ph. D. Thesis, Texas Tech University.
- Presley, S. J. and M. R. Willig. 2008. Intraspecific patterns of ectoparasite abundances on Paraguayan bats: Effects of host sex and body size. Journal of Tropical Ecology 24: 75-83.
- Reckardt, K. and G. Kerth. 2006. The reproductive success of the parasitic bat fly *Basilisa nana* (Diptera: Nycteribiidae) is affected by the low roost fidelity of its host, the Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). Parasitology Research 98: 237-243.
- Reckardt, K. and G. Kerth. 2007. Roost selection and roost switching of female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*) as a strategy of

parasite avoidance. *Oecologia* 154: 581-588.

Roberts, M. L., K. L. Buchanan and M. R. Evans.

2004. Testing the immunocompetence handicap hypothesis: A review of the evidence. *Animal Behaviour* 68: 227-239.

Rodrigues, L. and J. M. Palmeirim. 2008. Migratory behaviour of the Schreiber's bat: When, where and why do cave bats migrate in a Mediterranean region? *Journal of Zoology* 274: 116 - 125.

ter Hofstede, H. M., M. B. Fenton and J. O. Whitaker, Jr. 2004. Host and host-site specificity of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on Neotropical bats (Chiroptera). *Canada Journal of Zoology* 82: 616-626.

ter Hofstede, H. M. and M. B. Fenton. 2005. Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of neotropical bats. *Journal of Zoology* 266: 333-340.

