

蝙蝠性別與體重對於外寄生蝠蠅豐富度的相關性探討

Relationships of Sex and Body Weight of the Bat (*Miniopterus schreibersii*) with Abundance of Its Ectoparasitic Flies

陳宏彰^{1,2} 陳東瑤² 鄭錫奇^{1,*}

Hung-Chang Chen^{1,2}, Tung-Yao Chen² and Hsi-Chi Cheng^{1,*}

¹ 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

² 靜宜大學生態學系 台中縣沙鹿鎮中棲路200號

¹ Endemic Species Research Institute, Jiji, Nantou, Taiwan

² Department of Ecology, Providence University, Taichung, Taiwan

* 通訊作者: chenghc@tesri.gov.tw

* Corresponding author: chenghc@tesri.gov.tw

摘要

本研究針對南投縣地利地區的摺翅蝠(*Miniopterus schreibersii*)群集進行寄生於蝙蝠體外之蝠蠅種類鑑定，並檢驗蝙蝠的體重與性別對於寄生蝠蠅豐富度之影響情形。2007年9月至2008年8月共採樣了570隻摺翅蝠成蝠，從牠們身上共採集到2,698隻蝠蠅。蝠蠅皆隸屬於蛛蠅科(Nycteriidae)，共2屬，其中屬於毛刷蛛蠅屬的姜宜蛛蠅(*Pencillidia jenynsii*) 1種(310隻)，而蛛蠅屬有2種，分別為短鉞蛛蠅(*Nycteribia parvula*) (1,425隻)及長鉞蛛蠅(*N. allotopa mikado*) (963隻)。蝙蝠的體重與性別對蝠蠅豐富度影響的結果顯示，僅有短鉞蛛蠅的豐富度在體重較輕或較重二類群宿主間出現顯著性差異。

Abstract

We investigated ectoparasitic flies of the bat *Miniopterus schreibersii* and determined the effects of sex and body weight of the bat on the fly abundance. About 30 adult males and 30 adult females of

the bat was collected monthly at a predawn with a harp trap at the outlet of the water tunnel in Di-Li, Nantou County, Taiwan, September 2007 to August 2008. A total of 2,698 individuals of the bat flies were collected from 570 individuals of the bat. Three species of the bat flies were identified. They were *Pencillidia jenynsii*, *Nycteribia parvula* and *Nycteribia allotopa mikado*, belonging to the family Nycteribiidae. Only the abundance of *N. parvula* was found to correlate significantly with body weight of the bat.

關鍵詞：外寄生蟲、姜宜蛛蠅、短鋏蛛蠅、長鋏蛛蠅、摺翅蝠

Key words: ectoparasite, *Pencillidia jenynsii*, *Nycteribia parvula*, *Nycteribia allotopa mikado*, *Miniopterus schreibersii*

收件日期：98年11月9日

接受日期：99年7月16日

Received: November 9, 2009

Accepted: July 16, 2010

緒 言

物種的繁殖成功與存活皆需依靠其棲息的環境條件，尤其是棲地品質與食物資源。對寄生蟲而言，宿主可視為寄生蟲之棲地環境(Giorgi *et al.* 2004; Presley 2004; Patterson *et al.* 2007)，因此宿主的特性包括身體大小、性別與營養程度等都是影響寄生蟲族群數量的因素(Christe *et al.* 2003; Presley 2007)。透過探討宿主特性對於寄生蟲族群數量的影響，提供一個釐清「寄生關係」這類複雜共生系統之探討重點。宿主在研究上是容易界定的單位，每一宿主個體皆提供了外寄生蟲(ectoparasite)群落寄生的棲地，宿主物種若普遍常見，則因容易取得足夠樣本數，故可提供重複實驗操作的進行，因此宿主與外寄生蟲的群集關係(assemblages)在群落生態學(community ecology)或群集組成(assemblage composition)的研究上提供了一個非常可行的系統(Presley 2007)。相較於其他哺乳類，翼手目(Chiroptera) (蝙蝠)具有飛行能

力、特殊的棲息行為以及不易與其他哺乳類群共棲等特性，讓蝙蝠擁有類似於獨立演化單位(如島嶼)的特質與機制(Presley 2004)，使得其外寄生蟲也各自跟隨著宿主進入不一樣的演化途徑，因此蝙蝠的外寄生蟲大部分呈現出高度的宿主專一性(ter Hofstede *et al.* 2004; Dick and Gettinger 2005; Dick and Patterson 2007)。此外，對具有飛行能力的蝙蝠而言，其外寄生蟲的傳播只能透過宿主的棲所，或棲息時個體間的接觸來達成(Mashall 1982)，其外寄生蟲感染源也相對地單純，因此，蝙蝠的飛行能力及其外寄生蟲具高宿主專一性這兩個特點，有利於探討宿主特性對於寄生蟲豐富度影響的相關議題。

一般而言，棲息於洞穴的蝙蝠(cavity roosters)其外寄生蟲的數量都顯著地高於棲息在葉叢中的蝙蝠(foilage roosters) (ter Hofstede and Fenton 2005)。摺翅蝠(*Miniopterus schreibersii*)分類上屬於蝙蝠科(Vespertilionidae)、長指蝠屬(*Miniopterus*)，為洞穴型棲息(cave-dwelling)

的物種，常以高密度的個體群聚。該物種於台灣的分佈甚廣，由低海拔至高海拔皆有發現紀錄(林等 2004)，牠們身上經常可發現有大量的外寄生蟲(Lourenço and Palmeirim 2007)，但卻不包括虱子(lice: Anoplura)。陸棲型的哺乳動物通常會被虱子所感染，蝙蝠卻是其中的例外，牠們的外寄生蟲種類並不包括虱目的種類(Whitaker 1988; Gullan and Cranston 1994; Kim 2006)。蝙蝠身上有一群具有類似於虱子生態棲位(niche)的外寄生性昆蟲，這些物種並不會在其他哺乳類動物身上發現，這群昆蟲稱為蝠蠅(bat fly)。蝠蠅是指一群只專屬(obligate)寄生於蝙蝠體外的吸血性昆蟲的俗稱，分類上隸屬於雙翅目(Diptera)的虱蠅首科(Hippoboscoidae)，包括蝙蝠蠅科(Streblidae)與蛛蠅科(Nycteribiidae) (于 2001; Dick and Patterson 2006; Petersen *et al.* 2007)。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(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)。

台灣蝙蝠的種類目前已達 30 餘種，超越啮齒目(Rodentia)與食蟲目(Insectivora)的總種數，而且近年來不斷有新的種類被發現，但其外寄生蝠蠅種類目前卻僅知 6 個物種(Maa 1962, 1967; 林及陳 1999)，其中屬於蛛蠅科毛刷蛛蠅屬(*Penicillidia*)的有杜孚蛛蠅(*P. dufourii tainanii*)以及姜宜蛛蠅(*P. jenynsii*)等 2 種；屬於蛛蠅科蛛蠅屬(*Nycteribia*)的有短鉞蛛蠅(*N. parvula*)、長鉞蛛蠅(*N. allotopa mikado*)以及福懋蛛蠅(*N. formosana*)共 3 種；隸屬於蝙蝠蠅科則有短跗蝙蝠蠅屬(*Brachytarsina*)的安邦蝙蝠蠅(*B. amboinensis*)。有關台灣地區蝠蠅的研究，除了 Maa (1962, 1967)對上述蝠蠅物種有所記錄與描述，以及楊(1977)對於蛛蠅科各屬的形態比較和演化趨向研究外，一概闕如，更遑論台灣的蝠蠅宿主專一性程度及蝙蝠特性的影響。

對於生物而言，越大範圍的棲地可容納之物種數(richness)與各物種之豐富度(abundance)相對會較高，也因此，體型較大的宿主就可能會比體型較小的宿主藏匿更多的寄生蟲。此外，宿主的性別也是一個影響寄生蟲豐富度的關鍵因子，在許多的哺乳類物種中，都可以觀察到雄性比雌性具有較高的寄生蟲感染率(prevalence)及感染強度(intensity) (Poulin 1996; Morand *et al.* 2004; Cattadori *et al.* 2006)，解釋這樣的現象常聚焦於宿主二性間的免疫力及活動範圍的差異，因雄性的睪固酮濃度會抑制本身的免疫能力而造成寄生蟲豐富度的上升(Folstad and Karter 1992; Roberts *et al.* 2004)，且通常雄性動物有較大的活動範圍及散布至更遠距離的現象，相對的也有更多的機會感染寄生蟲(Morand *et al.* 2004)。因此，本研究將針對一棲居在南投縣地利地區的摺翅蝠群集進行為期 1 年的捕捉調查，並採集其身上的蝠蠅，除確立所寄生之蝠蠅種類外，並將宿主(蝙蝠)視為寄生蟲之棲地環境，探討與檢驗宿主特性(如體表面積、性別等)對寄生蟲的豐富度之影響情形。而體表面積與體重二者之間呈現高度正相關，體表面積之大小大約等於體重的 $2/3$ 次方(Presley and Willig 2008)，所以本研究假設體重較重的宿主應當有數量較多的寄生蟲寄生，且基於哺乳類動物的雄性個體一般都比雌性個體具有更多的外寄生蟲的觀點，本研究也假設雄蝠被蝠蠅的寄生率應高於雌蝠的被寄生率。

材料與方法

一、研究時間、地點及物種

本研究自 2007 年 9 月至 2008 年 8 月為止，進行 1 年的野外調查工作，為避免對洞穴中棲息的蝙蝠造成過度干擾，採集頻度為每月 1 次，每次 1 個採集夜。

採樣地點位於南投縣信義鄉地利村之引水

涵洞(23°47'36"N, 120°55'53"E)，海拔高度約390m(圖1)。洞穴內終年有水流動，蝙蝠的出入口僅有一處為涵洞之出水口端。本研究捕捉棲息於此涵洞之摺翅蝠族群，並採集其身上之蝠蠅。此洞穴內棲息的蝙蝠物種平均以摺翅蝠

數量最多(估計最多超過1,000隻)，台灣小蹄鼻蝠(*Rhinolophus monoceros*)次之(估計最多超過500隻)，台灣鼠耳蝠(*Myotis taiwanensis*)與台灣葉鼻蝠(*Hipposideros terasensis*)則曾零星出現。

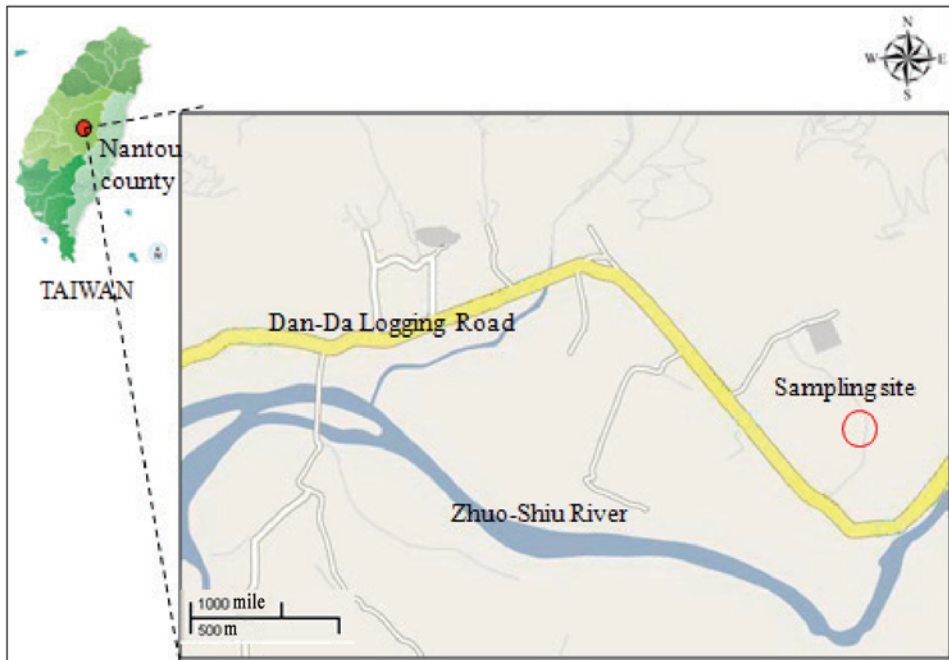


圖1. 南投地利地區摺翅蝠採集樣區示意圖。

Fig. 1. The Sampling site of *Miniopterus schreibersii* in Di-Li, Nantou County, Taiwan.

二、蝙蝠的採集與測量

本研究自2007年9月至2008年8月為止，每月進行1次採集，月間間隔超過28天，每次採集在天亮前約2hr，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、雄蝠在採樣上公母數量的偏差，因此在2008年5-8月蝙蝠生殖、育幼季節時，將採集的時間改為傍晚蝙蝠出洞後約2hr始架設豎琴網。收網後，僅留置摺翅蝠成蝠(adult)，個體區分雌雄，平均分配放置於透氣式昆蟲飼養箱

中。每次月採集檢驗的摺翅蝠成蝠數量盡量達到雌雄各30隻，合計總數60隻。捕獲的蝙蝠會進行體重測量與性別確認。

三、蝠蠅的採集、保存與鑑定

蝠蠅採集以2人為一組，由1人雙手固定蝙蝠，另1人使用金屬鑷子由尾部至頭部翻開毛皮逐一檢視，如發現蝠蠅便使用沾有75%酒精之軟毛刷或毛筆迅速將其壓制，等約5-10sec使得蝠蠅昏厥並立即夾起置入標本瓶中，酒精須小心避開蝙蝠的眼、鼻、口、耳等部位，接著由蝙蝠腹面尾部往上再次逐一檢視毛皮有無

蝙蝠，重複相同動作 1-3 次，儘可能完整採集每 1 隻蝙蝠身上之蝙蝠個體(Acher and Cardinal 2001; ter Hofstede *et al.* 2004; Dick 2005)。直到確認體表無蝙蝠後，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 隻的檢視採樣流程儘量控制在 10 min 內。

採集之蝙蝠蟲體則置入內含 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，並同時登錄蝙蝠相關資料(蟲體數量、寄生蟲有無交配行為等)。測量蝙蝠與採集蝙蝠等動作，皆在蝙蝠洞穴入口前之水泥平台上操作完成。採集之蝙蝠依 Maa (1967)之描述鑑定至種，並記錄物種、雌雄、懷孕與否，以及新羽化成蟲的數量。

四、統計、分析方法

為了解雌、雄摺翅蝠在體重上是否有顯著的差異現象，須先排除蝙蝠採樣數合計不足 30 隻($n < 30$)的月份及懷孕雌蝠的體重資料後，使用 Student's *t*-test 檢驗雌雄二性全年的體重是否具有差異。

針對蝙蝠性別與體重對於外寄生蟲豐富度的相關性，為確保分析的資料在統計上具有足夠的樣本數，因此僅將宿主樣本數大(等)於 30 隻($n \geq 30$)的月份納入分析。儘管對野生動物的體表面積進行實際的量測非常不容易，但依

據 Presley and Willig (2008)的報告指出，體重與體表面積二者之間呈現高度正相關，二數值的換算關係為：體重(body weight)的 $2/3$ 次方等於體表面積之大小。因此，本研究皆使用體重資料代表體表面積進行統計分析，同時體重的資料須排除懷孕雌蝠的資料，以避免對於體重數據上的干擾。

體重與性別對於蝙蝠豐富度間的關係，則使用二因子變異數分析(Two-way ANOVA)進行分析比較，其中蝙蝠數量的資料使用 \log_{10} 進行轉換，體重資料則以蝙蝠(不分雌雄)的平均重量為基準，區分成體重較輕及體重較重的二類群，以符合 ANOVA 的假設需求。

本研究使用 SPSS 12 進行資料統計分析，並使用 Excel 2007 繪圖，如摺翅蝠採樣數不足 30 隻的月份，將不列入統計分析。

結 果

一、感染摺翅蝠的蝙蝠物種

研究期間共採樣了 570 隻摺翅蝠成蝠，從其身上共採集 2,698 隻蝙蝠，經鑑定後這些蝙蝠皆隸屬於蛛蠅科，共 2 屬，為毛刷蛛蠅屬與蛛蠅屬，屬於毛刷蛛蠅屬的僅有姜宜蛛蠅 1 種(310 隻)，屬於蛛蠅屬的有 2 種，分別為短鉞蛛蠅 1,425 隻及長鉞蛛蠅 963 隻(表 1)。上述 3 種蛛蠅皆採自蝙蝠之軀幹，並無採集自翼膜或股間膜之紀錄。

表 1. 2007 年 9 月至 2008 年 8 月於南投地利地區摺翅蝠身上所採集之蝙蝠種類與數量

Table 1. Species and numbers of bat flies collected from *Miniopterus schreibersii* in Di-Li, Nantou County, September 2007 to August 2008

Family	Species	Sample size
Nycteribiidae	<i>Penicillidia jenynsii</i>	310
	<i>Nycteribia parvula</i>	1,425
	<i>Nycteribia allotopa mikado</i>	963

二、雌、雄摺翅蝠的體重差異

為了解雌、雄摺翅蝠在體重上是否有顯著的差異現象，首先排除蝙蝠採樣數合計不足 30 隻($n < 30$)的月份(2008 年 1 月與 7 月)及 2008 年 5 月份 4 筆懷孕雌蝠的資料後，總共分析了 296 隻雄蝠(體重 8-14g, 11.22 ± 0.07 g)及 245 隻雌蝠(體重 8-14g, 10.86 ± 0.07 g)，合計共 541 筆的摺翅蝠體重資料，使用 Student's *t*-test 檢驗雌雄二性全年的體重結果發現，雄蝠的體重顯著地高於雌蝠的體重($p < 0.001$)。

三、蝙蝠特性與蝠蠅豐富度的關係

摺翅蝠的平均體重(不區分雌雄)為 11.04 ± 0.04 g ($n = 541$)，依平均值將體重資料區分成體重較輕與較重二類群，並使用 Two-way ANOVA 分析結果顯示，性別因子與體重因子二者間並

無顯著的交互作用($F = 0.147, p = 0.702$)，雌雄二性間的總寄生蟲豐富度亦無顯著差異($F = 3.375, p = 0.067$)，體重較重的蝙蝠群其總蝠蠅豐富度顯著地高於體重較輕的蝙蝠群($F = 7.430, p = 0.007$)，但蝠蠅豐富度與體重的相關性並不高($y = 1.7 + 0.456X_1 + 1.003X_2, R^2 = 0.023$; X_1 , bat sex, X_2 , bat body weight)。

針對姜宜蛛蠅寄生數量與宿主性別及體重相關性的 Two-way ANOVA 分析結果顯示，性別因子與體重因子二者間並無顯著的交互作用($F = 0.184, p = 0.668$)，蝙蝠雌雄二性之間的姜宜蛛蠅豐富度並無顯著差異($F = 0.005, p = 0.944$)，寄生於體重較輕及體重較重二類群蝙蝠的姜宜蛛蠅豐富度也無顯著性的差異($F = 3.402, p = 0.066$) (表 2)。

表 2. 蝙蝠性別及體重對蝠蠅豐富度影響之二因子變異數分析 (Two-way ANOVA) *P* 值表 (**, $p < 0.01$)
Table 2. *P*-values of Two-way ANOVA on the relationships of the bat sex and body weight with the bat fly abundance (**, $p < 0.01$)

Total batfly Bat species	Sex	Body weight	Sex × Body weight
Total batfly	0.067	0.007**	0.702
<i>Penicillidia jenynsii</i>	0.944	0.066	0.668
<i>Nycteribia parvula</i>	0.306	0.005**	0.172
<i>Nycteribia allotopa mikado</i>	0.113	0.099	0.97

針對短鉞蛛蠅寄生數量與宿主性別及體重相關性的 Two-way ANOVA 分析結果顯示，性別因子與體重因子二者間並無顯著的交互作用($F = 1.873, p = 0.172$)，蝙蝠雌、雄二性之間的短鉞蛛蠅豐富度並無顯著差異($F = 1.050, p = 0.306$)，寄生於體重較輕及體重較重二類群蝙蝠的短鉞蛛蠅豐富度出現顯著差異，體重較重蝙蝠類群的短鉞蛛蠅豐富度顯著的高於體重較輕的蝙蝠類群，但短鉞蛛蠅豐富度($F = 7.891, p = 0.005$)與體重之間則無顯著性相關($y = 1.245 + 0.111X_1$

$+ 0.832X_2, R^2 = 0.022$; X_1 , bat sex, X_2 , bat body weight) (表 2)。

針對長鉞蛛蠅寄生數量與宿主性別及體重相關性的 Two-way ANOVA 分析結果顯示，性別因子與體重因子二者間並無顯著的交互作用($F = 0.001, p = 0.970$)，雌、雄宿主二性之間的長鉞蛛蠅豐富度並無顯著差異($F = 2.526, p = 0.113$)，寄生於體重較輕及體重較重二類群蝙蝠的長鉞蛛蠅豐富度也無顯著性的差異($F = 2.728, p = 0.099$) (表 2)。

討 論

體重除了與體表面積有關外，也意涵著宿主營養程度的不同(Christe *et al.* 2003)。一般而言，寄生蟲對於選擇宿主的策略會有二種極端不同的類型，第一類型為選擇衰弱易攻擊的宿主(Christe *et al.* 2000)，第二類型則偏好營養條件佳的宿主(Christe *et al.* 2003)。依據本研究結果顯示：體重較輕與體重較重的二群摺翅蝠，所感染的蝠蠅豐富度在總蝠蠅豐富度的層級具有顯著性差異，在各別蝠蠅物種的層級則有短鉅蛛蠅出現豐富度上的差異，此結果符合外寄生蟲對宿主的選擇會明顯朝向營養狀況較佳宿主的策略模式，因此推論短鉅蛛蠅可能偏好體重較重(營養好或棲地大)的宿主。但在本研究中則宿主體重與性別因子對於姜宜蛛蠅及長鉅蛛蠅二物種的豐富度並無顯著性影響。

雖然較輕及較重二類群宿主的短鉅蛛蠅豐富度有差異，但是宿主體重與短鉅蛛蠅數量之間的相關係數卻不顯著，推論可能有其他因素影響了蝠蠅的寄生數量，諸如蝙蝠性別、蝙蝠個體間梳理(grooming)行為的差異、年齡或者群落結構組成等。因為性別上的差異包括免疫能力、自由遷徙(vagility)的能力以及活動範圍不同等(Krasnov *et al.* 2005)，而宿主的梳理行為常是外寄生蟲死亡率的主因(Funakoshi 1977; Marshall 1981)。ter Hofstede *et al.* (2004)的研究也指出梳理行為應該是蝠蠅宿主寄生部位隔離的形成因素，至於年齡上的差異或許也會影響蝙蝠梳理行為的能力(Presley and Willig 2008)，這些因素都可能在統計上減低了體重與蝠蠅數量的相關性。

短鉅蛛蠅的豐富度在宿主體重較重及較輕二群上出現顯著差異，理論上體重具有顯著差異的雌蝠與雄蝠(雄>雌)，所寄生之短鉅蛛蠅豐富度的差異也應會出現顯著性差異，但結果並非如此，雌蝠與雄蝠的短鉅蛛蠅豐富度卻

是無顯著差異。因此，推論短鉅蛛蠅數量的多寡，除了受到蝙蝠體重因素的影響外，對特定蝙蝠性別因素(雌性)的偏好減弱了體重(代表體表面積或營養資源)因素的影響，形成雌、雄蝠的蝠蠅豐富度相似的結果。雖然在許多的哺乳類物種中，都可以觀察到雄性比雌性具有較高的寄生蟲感染率及感染強度的現象(Poulin 1996; Morand *et al.* 2004; Cattadori *et al.* 2006)，而且 Moore and Wilson (2002)的研究也提出了「哺乳類動物的雄性個體一般都比雌性個體具有更多的外寄生蟲」的觀點，但是這些研究中有關翼手目的資料不充足，其中 Moore and Wilson (2002)的報告中指出一些例子，外寄生蟲的豐富度與蝙蝠體型大小呈現負相關，因此 Presley and Willig (2008)使用 22 種在巴拉圭採集的蝙蝠物種，探討外寄生蟲豐富度與宿主體型及性別因子之間的模式，結果顯示 16 種蝙蝠中有 14 種的蝙蝠雌性具有較高的外寄生蟲豐富度，而蝙蝠體型大小與外寄生蟲豐富度的關係則有 12 個例子顯示正相關，另有 11 個例子出現負相關，結果並無法支持「雄性的哺乳類比雌性藏匿了更大量的外寄生蟲」的看法。除此之外，Christe *et al.* (2007)也利用歐洲的 *Myotis myotis* (大鼠耳蝠)及 *M. blythii* (中鼠耳蝠)的蝠屬外寄生蟲 *Spinturnix* spp. 進行外寄生蟲對於社會性或空間性聚集宿主的感染策略研究，其野外研究指出 *Spinturnix* spp. 這類外寄生蟲具有顯著偏好雌性宿主的現象，而在實驗室利用 *M. daubentonii* 與寄生蟲進行寄生蟲對宿主的偏好及其存活度的研究，結果則指出寄生蟲在雌性蝙蝠身上存活的數量顯著地高於雄性蝙蝠，該研究並認為寄生蟲對於宿主的選擇是積極主動的傾向於尋找更佳(profitable)的宿主。

儘管本研究的結果顯示了重量可能是短鉅蛛蠅選擇宿主的偏好因素之一，除此之外，其他包括二性別間自由遷徙的能力、活動範圍以及免疫能力等的資料都是缺乏的，加上宿主的

體溫高低、毛皮濃密程度及宿主個體本身修飾或躲避寄生蟲的行為差異的不同，這些已知或未知的相關因子共同作用下，將左右了蝠蠅對摺翅蝠的選擇偏好，因此「性別」這個因素，在未來研究中應需細分成更多的生物影響因子進行探討。

引用文獻

- 于名振。2001。動物系統分類綱要第一版。水產出版社。
- 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。
- 林飛棧、陳錦生。1999。台灣雙翅目昆蟲名錄。中央研究院動物研究所。
- 楊世仰。1977。蛛蠅科各屬的形態比較和演化趨向。私立東海大學生物學研究所碩士論文。
- 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.
- Cattadori, I. M., V. Haukisalmi, H. Heikki and P. J. Hudson. 2006. Transmission ecology and the structure of parasite communities in small mammals. pp. 349-399. *In*: S. Morand, B. Krasnov and R. Poulin (eds.). *Micromammals and Macroparasites: From evolutionary ecology to management*. Springer-Verlag, Tokyo.
- 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., M. S. Giorgi, P. Vogel and R. Arlettaz. 2003. Differential species-specific mite intensities in two intimately coexisting sibling bat species: Resource-mediated host attractiveness or parasite specialization? *Journal of Animal Ecology* 72: 866-872.
- 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.
- Dick, C. W. 2005. Summary protocol for sampling bat flies. *Field Museum of Natural History*.
- 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.
- Folstad, I. and A. J. Karter. 1992. Parasites, 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.
- Giorgi, M. S., R. Arlettaz, F. Guillaume, S. Nusslé, C. Ossola, P. Vogel and P. Christe. 2004. Causal mechanisms underlying host specificity in bat ectoparasites. *Oecologia* 138: 648-654.
- Gullan, P. J. and P. S. Cranston. 1994. *The insects:*

- An outline of entomology. Osney Mead, Oxford, Alden, Great Britain.
- Kim, K. C. 2006. Blood-sucking lice (Anoplura) of small mammals: Ture parasites. pp. 141-160. *In*: S. Morand, B. Krasnov and R. Poulin (eds.). *Micromammals and Macroparasites: From evolutionary ecology to management*. Springer-Verlag, Tokyo.
- Krasnov, B. R., S. Morand, H. Hawlena, I. S. Khokhlova and G. I. Shenbrot. 2005. Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. *Oecologia* 146: 209-217.
- 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. 1962. Records and descriptions of Nycteribiidae and Streblidae (Diptera). *Pacific Insects* 4: 417-436.
- Maa, T. C. 1967. A synopsis of Diptera Pupipara of Japan. *Pacific Insects* 9: 727-760.
- Marshall, A. G. 1981. The sex ratio in ectoparasitic insects. *Ecological Entomology* 6: 155-174.
- Marshall, A. G. 1982. Ecology of insects ectoparasitic on bats. pp. 369-401. *In*: T. H. Kunz (ed.). *Ecology of bats*. Plenum, New York.
- Morand, S., J. G. de Bellocq, M. Stanko and D. Miklisova. 2004. Is sex-biased ectoparasitism related to sexual size dimorphism in small mammals of Central Europe? *Parasitology* 129: 505-510.
- Moore, S. L. and K. Wilson. 2002. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural population of mammals. *Science* 297: 2015-2018.
- 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.
- Poulin, R. 1996. Sexual inequalities in helminth infections : A cost of being male? *American Naturalist* 147: 287-295.
- Presley, S. J. 2004. Ectoparasitic assemblages of Paraguayan bats: Ecological and evolutionary perspectives. Ph. D. Thesis, Texas Tech University.
- Presley, S. J. 2007. Streblid bat fly assemblage structure on Paraguayan *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae): Nestedness and species co-occurrence. *Journal of Tropical Ecology* 23: 409-417.
- 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.
- 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.
- 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(4): 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.
- Whitaker, J. O., Jr. 1988. Collecting and preserving ectoparasites for ecological study. pp. 459-474.

In: T. H. Kunz (ed.). Ecological and behavioral methods for the study of bat. Smithsonian Institution, Washington, DC.