

# 食虫蝙蝠与昆虫之间的相互作用和协同进化关系

罗峰<sup>①②</sup> 梁冰<sup>①</sup> 张礼标<sup>①②</sup> 张树义<sup>①</sup>

(<sup>①</sup> 中国科学院动物研究所 北京 100049; <sup>②</sup> 中国科学院研究生院 北京 100049)

**摘要:** 食虫蝙蝠与昆虫之间是捕食和被捕食的关系,夜行性昆虫是食虫蝙蝠主要的食物来源。在漫长的协同进化中,蝙蝠施加的捕食压力导致夜行性昆虫一系列特征的进化,其中一部分昆虫进化出能听到蝙蝠的超声波信号并采取逃跑行为或者能通过其它方式躲避蝙蝠,同时昆虫的适应性特征同样影响着蝙蝠的回声定位和捕食策略。本文从蝙蝠捕食昆虫的种类、昆虫对蝙蝠捕食的反应和食虫性蝙蝠对昆虫防卫的适应对策等三个方面对食虫蝙蝠与昆虫之间的相互关系进行了概述。

**关键词:** 食虫蝙蝠,夜行性昆虫,食物选择,协同进化

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2005)03-104-07

## The Interaction and Coevolution between Insectivorous Bats and Insects

LUO Feng<sup>①②</sup> LIANG Bing<sup>①</sup> ZHANG Li-Biao<sup>①②</sup> ZHANG Shu-Yi<sup>①</sup>

(<sup>①</sup> Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080;

<sup>②</sup> Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Nocturnal insects are the main prey of insectivorous bats. During the long process of coevolution, bats have influenced the evolution of many traits in nocturnal insects, and some insects have evolved audition, evasive behaviors or other means in response to selective pressure from bats. At the same time, the adaptability of insects have also influenced how bats use echolocation and foraging strategies. The present paper summarizes the interaction between insectivorous bats and insects through three aspects which are kinds of insect selected by bats, responses of insects and adaptive strategies of bats.

**Key words:** Insectivorous bats; Nocturnal insects; Prey selection; Coevolution

蝙蝠即翼手目(Chiroptera)动物,隶属于哺乳纲(Mammalia),其中包括两个亚目:大蝙蝠亚目(Megachiroptera)和小蝙蝠亚目(Microchiroptera)。世界大约1100种现存的蝙蝠种类中约有70%是食虫的<sup>[1]</sup>。昆虫和其它一些小型节肢动物是食虫蝙蝠最主要的食物来源。由于所有的食虫蝙蝠都使用回声定位,所以食虫性与回声定位的自然史是密切联系在一起的。

昆虫在白垩纪(大约1.35亿年前)或者更早时期进化出了夜间活动的的能力,这使得昆虫

免受昼行性捕食者强烈的捕食压力<sup>[1]</sup>。自从回声定位蝙蝠在5000万年前出现以后,其回声定位能力得到了很大程度的进化并且越来越复杂和多样,成为夜行性昆虫最显著的捕食压力来源<sup>[2]</sup>。

基金项目 国家自然科学基金项目(No.30270169,30430120);

\* 通讯作者, E-mail: zhangsy@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 罗峰,男,博士研究生;研究方向:行为生态学。

收稿日期 2004-11-15,修回日期 2005-03-16

蝙蝠的捕食压力在不同方面影响着夜间活动昆虫的形态、生理和行为学特性。在漫长的协同进化过程中,蝙蝠施加的捕食压力导致了夜行性昆虫一系列特征的进化,其中一部分昆虫能听到蝙蝠的回声定位信号并采取逃跑或者其它方式躲避蝙蝠,同时昆虫的适应性特征同样影响着蝙蝠的回声定位和捕食策略。本文综述了捕食者蝙蝠与其猎物昆虫之间的相互作用及协同进化关系。

## 1 蝙蝠捕食昆虫的种类

蝙蝠主要取食黄昏和夜间活动的昆虫。小到双翅目(Diptera)翼展仅有几毫米的蠓科(Ceratopogonidae)和摇蚊科(Chironomidae)昆虫,大到体长超过5 cm的甲虫。被捕食的昆虫种类主要集中在鳞翅目(Lepidoptera)、双翅目、鞘翅目(Coleoptera)、半翅目(Hemiptera)、直翅目(Othoptera)、膜翅目(Hymenoptera)、蜉蝣目(Ephemeroptera)、毛翅目(Trichoptera)、脉翅目(Neuroptera)、螳螂目(Mantodea)和蜻蜓目(Odonata)其中鳞翅目、双翅目和鞘翅目昆虫是食虫蝙蝠最主要的3类食物<sup>21</sup>。

鳞翅目昆虫,包括白天活动的蝶类和夜间活动的蛾类。很多蝙蝠取食大量的蛾类。专门取食蛾类的蝙蝠包括欧洲的褐大耳蝠(*Plecotus auritus*)和灰大耳蝠(*P. austriacus*)、北美的拉氏大耳蝠(*Corynorhinus rafinesquii*)和非洲的非洲三叉蝠(*Clootis percivali*)。飞行速度很快的犬吻蝠科(Molossidae)蝙蝠,包括宽耳犬吻蝠(*Tadarida teniotis*)和纳塔耳游尾蝠(*Otomops martiensseni*)同样取食大量的蛾类<sup>31</sup>。其他专一取食蛾类的蝙蝠包括欧洲宽耳蝠(*Barbastella barbastellus*)和花尾蝠(*Euderma maculatum*)<sup>41</sup>。花尾蝠属(*Euderma*)蝙蝠在开阔生境通过空中搜索捕食蛾类。在北美,空中搜索的蓬毛蝠属(*Lasiurus*)、在街灯周围捕食大量蛾类<sup>51</sup>。Degn(1983)和Ransome(1991)发现马铁菊头蝠(*Rhinolophus ferrumequinum*)的食物中主要是鳞翅目昆虫。

在温带生态系统中,双翅目昆虫是数量最

丰富的夜间活动昆虫之一,并且是大部分蝙蝠非常重要的猎物。取食大量飞行双翅目昆虫的蝙蝠包括欧洲伏翼(*Pipistrellus* spp.)、莹鼠耳蝠(*Myotis lucifugus*)和银毛蝠(*Lasionycteris noctivagans*)<sup>61</sup>。山蝠属的山蝠(*Nyctalus noctula*)、小山蝠(*N. leisleri*)和蝙蝠属的双色蝙蝠(*Vespertilio murinus*)<sup>71</sup>,也取食大量的小型双翅目昆虫。纳氏鼠耳蝠(*Myotis nattereri*)取食很多白天飞行、晚上在植物上栖息的双翅目昆虫。

大部分蝙蝠也大量取食鞘翅目昆虫。欧洲的大棕蝠(*Eptesicus serotinus*)、北美的大棕蝠(*E. fuscus*)和非洲的康氏蹄蝠(*Hipposideros commersoni*)<sup>81</sup>均大量取食金龟科(Scarabaeidae)甲虫。一些取食甲虫的犬吻蝠,如赤獒蝠(*Molossus ater*),与取食更为柔软的昆虫种类相比,有相对较少但是却更大的牙齿和强有力的颚<sup>91</sup>。中华鼠耳蝠(*Myotis chinensis*)和白腹管鼻蝠(*Murina leucogaster*)都以鞘翅目昆虫为主要食物,前者主要掠食地面活动的步甲类和埋葬甲类,后者主要捕食飞行的小型鞘翅目种类,如花萤科和瓢虫科昆虫等。Ransome(1991)和Degr(1983)发现马铁菊头蝠食物中还有一些粪金龟属(*Geotrupes*)、鳃金龟属(*Melolontha*)和蜉金龟属(*Aphodius*)昆虫。

蝙蝠还取食半翅目昆虫。水鼠耳蝠(*Myotis daubentonii*)经常捕食水面上的尾蝽科(Geridae)昆虫,美洲暮蝠(*Nycticeius humeralis*)取食蝽科(Pentatomidae)和长蝽科(Lygaeidae)昆虫<sup>101</sup>。

尖耳鼠耳蝠(*Myotis blythii*)、白胸尖耳蝠(*Otonycteris hemprichi*)和一些新热带的林栖圆耳蝠(*Tonatia silvicola*)、绒大耳蝠(*Micronycteris hirsuta*)<sup>111</sup>通常取食直翅目昆虫如蟋蟀和纺织娘。尖耳鼠耳蝠还习惯于捕食草丛中的螞蟴科(Tettigoniodea)昆虫。

Barclay在灰蓬毛蝠(*L. cinereus*)的日栖息地发现蜻蜓目昆虫残余物,说明该种蝙蝠还取食蜻蜓目昆虫<sup>121</sup>。

夜间成群活动的膜翅目昆虫,如蚂蚁及等翅目昆虫,如白蚁,经常为蝙蝠所取食。同样被蝙蝠取食的还有在黄昏或者夜间在水上集群的

种类,如蜉蝣目、毛翅目和一些脉翅目昆虫<sup>[13]</sup>。

蝙蝠对不同昆虫类群的捕食并不是固定的,并且存在着一定的地理差异,它受到自然植被、栖息地利用和气候所决定的猎物数量等因素的影响。在英国,蝙蝠主要取食双翅目昆虫,这类昆虫在灯诱捕中数量最多<sup>[14]</sup>。在北美,蝙蝠食谱中极少有双翅目昆虫<sup>[6]</sup>。在南非,蝙蝠食谱则主要为鞘翅目和鳞翅目昆虫<sup>[15]</sup>。

## 2 昆虫对蝙蝠捕食的反应

### 2.1 昆虫超声波敏感听器和行为反应

由于回声定位蝙蝠的强烈捕食,很多昆虫进化出超声波听觉以及相应的行为反应防御回声定位蝙蝠的捕食,同时野外研究表明,具听器的昆虫存活的机会显著大一些<sup>[16]</sup>。

对一些鳞翅目昆虫的超声波听觉及相关行为的关注是昆虫防御蝙蝠的最早研究。蛾类听器在很早的时期就被发现和描述,但是直到19世纪50年代之后,随着蝙蝠回声定位的发现和早期研究,蛾类防御蝙蝠的行为才变得更清晰。很多研究将蝙蝠群落的信号频率与同域分布蛾类的探测频率进行了比较,大部分蛾类听器调谐的最佳频率为20~50 kHz,与大部分回声定位蝙蝠的主频率相似<sup>[17]</sup>。

对于蛾类来说,探测到超声波信号一般使其产生两个阶段的逃避反应。低强度超声波信号使蛾类飞离这种声音,高强度超声波信号诱使产生复杂的螺旋、绕圈、俯冲飞行或者停止飞行,使蛾类迅速地逃离蝙蝠的攻击路线。Rydell等报道认为,蛾类探测到与蝙蝠距离大于5 m时仅简单地改变其飞行路线,而探测到与蝙蝠距离小于5 m时,则倾向于盘旋或向地面俯冲。蛾类具有随机性或不确定性的逃跑行为能避免捕食者事先获得猎物的移动信息。同时,暴露在超声波下的蛾类还会显著减少其飞行的时间<sup>[18]</sup>。

据估计,这些策略使其在野外被捕食的几率下降了40%<sup>[5]</sup>。表现出逃跑行为的蛾类被捕食几率常显著小于不表现出该行为的蛾类,被蝙蝠捕食的蛾类中87%没表现出逃跑行

为<sup>[8]</sup>。

除鳞翅目外,在鞘翅目、脉翅目、螳螂目、直翅目和双翅目中一些昆虫也具有一定形态的超声波敏感听器<sup>[19]</sup>。

一些研究者研究了夜行性虎甲科(*Cincindellidae*)<sup>[20]</sup>和金龟科(*Scarabaeidae*)<sup>[21]</sup>昆虫的鼓膜听觉器官。金龟的听器位于头部后侧,而虎甲的听器则位于腹部,两种甲虫的听器均调谐于同域分布蝙蝠所使用的频率,并且超声波刺激可以导致金龟甲和虎甲的逃跑反应,并释放一种起警告作用的分泌物。Forrest等(1995)研究发现,真蔗犀金龟属的*Euethola humilis*能对超声波作出惊吓反应并躲避捕食。

超声波听觉还发现于脉翅目草蛉科(*Chrysopidae*)昆虫中,其受体和听器鼓膜位于每一前翅径脉的一小隆起上。草蛉科昆虫飞行的时候在遇到似蝙蝠声音的刺激后会折起翅并落到地面上<sup>[22]</sup>。

捕食性螳螂也具有防御蝙蝠的超声波听觉能力。在超声波刺激下,螳螂(*Parasphendale agrionina*)表现出一定程度的逃跑反应。田间的行为观察表明超声波听觉提高了螳螂的存活率<sup>[23]</sup>。

很多直翅目昆虫会对超声波作出逃跑反应,合上翅并落到地面,或者飞离声音源<sup>[24]</sup>。螽斯(*Neoconocephalus ensiger*)作出的反应是收翅并下落,飞蝗(*Locusta migratoria*)蟋蟀(*Teleogryllus oceanicus*)和纺织娘表现出对超声波消极的趋声反应,并且使用特殊的飞行转向运动。

超声波听觉还发现于一些拟寄生的双翅目昆虫中,并且研究认为这可能朝着防御蝙蝠功能进化<sup>[25]</sup>。

### 2.2 产生防卫性的声音

探测到一蝙蝠的回声定位信号以后,一些昆虫并不是进行消极的逃避,而是积极的“反击”。灯蛾科(*Arctiidae*)一些物种针对极高强度的蝙蝠超声波信号释放出强烈的超声波“滴答”声,这能削弱正在进行攻击蝙蝠的回声定位能力。Fullard等(1979)认为灯蛾科昆虫的滴答声可能通过产生一系列错误回声阻塞蝙蝠的回声定位系统,从而影响其对

捕食目标的范围测定。滴答声是由扣住后胸胸骨上端薄壳质的条纹区域产生的<sup>[26]</sup>。灯蛾产生的滴答声的主频率在超声波范围之内,并且都是高强度的(在 10 cm 的声压水平为 75 dB),这种滴答声同样有警告捕食者该种蛾类适口性很差的作用。Bates 和 Fenton(1990)发现大棕蝠受灯蛾的滴答声所影响,并且学会了将这种滴答声同适口性很差联系在一起。

一些鹿蛾科(Ctenuchidae)昆虫和一些蛱蝶如孔雀蛱蝶(*Inachis io*)<sup>[27]</sup>也能产生类似的行为对蝙蝠进行警告或者干扰。

**2.3 无听器昆虫的防御** 很多夜行性昆虫没有对超声波敏感的听器,蝙蝠的捕食作用同样影响着昆虫,并且导致这些昆虫的一些形态和行为上的适应,作为对听觉防御系统的替代。大部分夜间或者黄昏活动的昆虫,包括双翅目、毛翅目、蜉蝣目、等翅目(Isoptera)、膜翅目以及大部分异翅亚目(Heteroptera)、小型鳞翅目和鞘翅目昆虫对蝙蝠超声波信号可能是音盲,然而,在这些昆虫中存在其他的防御蝙蝠的适应性特征和行为。

**2.3.1 不同体形昆虫的防御** 蝙蝠的捕食可能影响昆虫的体形。如果昆虫体形太小,那么对于大部分回声定位蝙蝠来说其不易探测并且生物量太小<sup>[28]</sup>;如果昆虫体形太大,则不易捕捉和处理。由于飞行速度快的蛾类比飞行速度慢的更难被捕食,而大型的蛾类通常有较高的翼载所以飞得更快<sup>[29]</sup>。因此,很多无听器的昆虫体形不是非常小就是非常大。

对于一些无听器中等体形的昆虫,如枯叶蛾科(Lasiocampidae)昆虫,严格夜行性并且其飞行更倾向于无规律,同时,与具鼓膜听器的同体形蛾类相比,还具有更高的飞行体温(近 40°C),这有利于飞行中能量输出的增加,提高飞行速度<sup>[30]</sup>。在无听器的蛾类中快速和无规律飞行可能是防御蝙蝠的方法之一,但是这需要更高能量的支出和新陈代谢率。

**2.3.2 采取不同的活动时间** 一些无听器的昆虫为了逃避蝙蝠的捕食,与同域回声定位蝙蝠采取了不同的活动时间。如一些无听器雄性

蛾类(*Hepialus humuli*)在黄昏将其飞行时间限制在 30 min 内,因此避免了与蝙蝠活动时间的重叠。一些蛾类为了逃脱蝙蝠的捕食甚至在白天活动,中北美地区的舟蛾科(Notodontidae)昆虫就保持着白天活动的习性<sup>[31]</sup>。还有一些蛾类与同域分布蝙蝠在不同季节活动,Yack(1988)证明,在加拿大无听器的蛾类在初夏就出现了,此时该地区无蝙蝠或者蝙蝠很少,因为他们还没有从海岸线迁移到蛾类栖息地进行捕食活动。

**2.3.3 采取多种行为方式** 无听器的昆虫通过多种飞行方式隐藏自己以防御蝙蝠的攻击。

大部分昆虫在植物上保持静止和安静时,可以避免引起空中搜索蝙蝠的注意。为了避免暴露在蝙蝠的捕食之下,一些无听器的蛾类不飞离栖息地<sup>[32]</sup>。

较之于具听器的蛾类,不具听器的蛾类很少在空中飞行,当他们飞行时,离地面或者植物更近,并且比具听器的蛾类飞行更无规律,因为蝙蝠在这些地点利用回声定位探测猎物时,由于环境混乱而使回声变得复杂<sup>[33]</sup>。对于大部分时间都在开阔地或者森林边缘捕食的蝙蝠来说,这是一种有效的防御方式,使蛾类远离捕食压力较高的蝙蝠区域。

### 3 食虫蝙蝠对昆虫防卫的适应对策

**3.1 使用高频回声定位信号** 由于高频和低频回声定位信号是一些蝙蝠针对某些昆虫(如蛾类)听觉防御而进化的,因此,这些信号对于具听器防御的昆虫来说具不可探测性。一些蝙蝠使用高频信号进行回声定位,利用这种回声信号中振幅和频率的变化来探测和识别猎物,这大大超过了同域蛾类的听觉能力。高频信号已知为一些大量取食蛾类的蝙蝠所使用,这使蝙蝠可以在回声定位信号被探测到以前靠近蛾类。目前已知的最高频信号蝙蝠是非洲三叉蝠,其频率为 212 kHz<sup>[34]</sup>。Waters(1993)研究发现小菊头蝠(*R. hipposideros*)的高频信号(主频率在 110 kHz)对于蛾类来说远没其他几种蝙蝠(主频率在 49 ~ 83 kHz)明显。因此,在这类蝙蝠的食物组成中有相当高比例的蛾类。由于在

被选择的昆虫中蛾类占了相当高的比例,说明尽管高频回声定位信号仍然用于回声定位,反蛾类听器防御的协同进化是选择其进化的一个重要因素。这些蝙蝠声音信号的频率及其食谱中蛾类的比例之间有着明显的正相关性,这同样说明了蛾类的听觉系统驱使这些蝙蝠使用高频信号。

由于这种发出不显著的高频和低频回声定位信号的蝙蝠只是蝙蝠类群的一小部分,因此,很多蛾类还未进化出高频和低频听觉能力。

**3.2 使用低频回声定位信号** 蝙蝠也能使用低于其猎物最佳听力范围的信号,如果飞行在郁闭生境中的蝙蝠利用低频回声定位信号,那么在被蛾类探测到之前,它可以靠猎物更近。

北美的花尾蝠(*E. maculatum*)的回声定位信号峰主频率最低为 9~11 kHz,这种蝙蝠几乎专一性地取食蛾类,说明超低频回声定位和嗜食蛾类具正相关性<sup>[35]</sup>。Fullard 和 Dawson (1997)将花尾蝠(频率 < 15 kHz)和大棕蝠(*E. fuscus*)频率为 25~35 kHz)对蛾类的影响进行了比较,发现蛾类对于前者的回声定位信号显著不敏感。许多犬吻蝠科蝙蝠使用这种回声定位信号。澳大利亚西部犬吻蝠属的南犬吻蝠(*T. australis*)的回声定位信号频率为 12.6 kHz,宽耳犬吻蝠为 11~12 kHz,蛾类和脉翅目昆虫构成了其食物组成的 90%。因为这种回声定位类型似乎没有其他的适应性意义,说明这些低频信号可能是针对于蛾类听觉能力直接协同进化的对策。

**3.3 从空中搜索到地面搜索** 空中搜索的蝙蝠通过使用复杂的声波定位系统来捕捉昆虫翅的信息,以确定其猎物的位置、距离,或许还包括种类。其理想的捕食模型是<sup>[36]</sup>(1)搜索(距目标大于 3 m),蝙蝠释放回声定位信号但是没有收到回声(2)靠近(距目标 1.5~3 m),蝙蝠探测到了一潜在猎物的回声(3)追踪(距目标 0.5~1.5 m),蝙蝠作出决定是否要对目标发起攻击(4)末期(小于 0.5 m),蝙蝠对猎物发起攻击。所有行飞行捕捉的蝙蝠的一个共同点就是在其进入最后攻击阶段时,回声定位脉冲间

隔降低。这一线索为具听器昆虫所编码并且在判断“无蝙蝠”、“蝙蝠很远”和“蝙蝠很近”的状况中起重要的作用。

因此,很多蝙蝠进化出了适应于地面搜索的捕食模式。蝙蝠搜寻地面猎物的时候,靠近地面或者围绕植物进行,他们通过使用视觉和/或利用昆虫在植物中活动的声音、扇动翅的声音或者为交配而发出的鸣声来捕食昆虫,并且更多的利用回声定位作为导航的工具,而不是作为对猎物的探测器。Fullard 和 Thomas (1981)及 Fullard (1987a)认为蝙蝠可以降低其回声定位信号的时程和/或强度从而使其更难引起昆虫注意。因此,地面搜索蝙蝠的信号倾向于高频、低强度、短时程以及低能率环,一些地面搜索蝙蝠甚至在它们靠近猎物的时候完全停止其回声定位信号<sup>[37]</sup>。这些信号特征大大降低了声音信号的显著性,并且使地面搜索蝙蝠对具听器的蛾类享有明显的捕食优势。

Anderson 和 Racey (1991)的研究表明,在室内实验中,蝙蝠切断了其回声定位并且探测猎物发出的声音对其进行定位。这种策略也被其他的一些蝙蝠物种所利用,包括缨唇蝠属的缨唇蝠(*Trachops cirrhosus*)、圆耳蝠属的林栖圆耳蝠和鼠耳蝠属的(*M. evotis*)<sup>[38]</sup>。

当可用光线足够的时候,一些取食昆虫的蝙蝠种类利用视觉对猎物进行定位,如美洲叶鼻蝠属的加州叶鼻蝠(*Macrotus californicus*)和北棕蝠(*E. nilssonii*)<sup>[39]</sup>。

## 4 展望

蝙蝠和昆虫之间的相互关系研究是一个复杂的领域,涉及到有机体生物学、物理学、神经生理学、进化生物学、功能形态学和行为生态学的内容。因此,这一领域的研究需要各个学科交叉渗透。自 20 世纪 90 年代初以来,我国蝙蝠研究有了很快的发展。但蝙蝠生态学方面的研究主要集中在蝙蝠的回声定位、捕食昼夜节律、食性、集群等方面,没有蝙蝠和昆虫之间相互关系及协同进化的研究。一方面,蝙蝠所捕食的昆虫很多是人类的害虫,而且捕食的昆

虫数量巨大。据估计蝙蝠在一个夜晚能吃掉相当于四分之一到二分之一体重的昆虫;另一方面,昆虫进化出超声波听觉以探测回声定位蝙蝠,同时一些蝙蝠协同进化出相应的回声定位策略和行为,现有蝙蝠对这些昆虫施加了新的选择压力,它们之间存在明显的协同进化关系。因此,对于蝙蝠与昆虫之间相互关系的研究在理论和应用方面都有重大的意义。理论方面有待研究的是,这种蝙蝠施加在昆虫上的选择压力是否足够大,可以导致发生相对应的行为改变,从而在彼此之间产生新的适应性?昆虫是如何接受、处理信息并表现出相应行为?蝙蝠和昆虫之间的相互作用为什么会发生?其发生机理是如何起作用的?这种相互关系的进化含义是什么?应用方面有待研究的问题是,蝙蝠是否能应用于农业或森林害虫的生物控制?蝙蝠用于生物防治的可行性及生态风险评价等。

通过对这些问题的深入研究,才能全面了解蝙蝠与昆虫之间的相互作用和协同进化关系。

## 参 考 文 献

- [ 1 ] Gareth J, Rydell J. Attack and defense interactions between echolocating bats and their insect prey. In: Kunz T H, Fenton M B eds. *Bat Ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, 2003, 301 ~ 345.
- [ 2 ] Fenton M B, Audet D, et al. Signal strength, timing, and self-deafening: the evolution of echolocation in bats. *Paleobiology*, 1995, **21**: 229 ~ 242.
- [ 3 ] Rydell J, Yalden D W. The diets of two high-flying bats from Africa. *J Zoo*, 1997, **242**: 69 ~ 76.
- [ 4 ] Woodsworth G C, Fenton M B. Observations on the echolocation, feeding behaviour and habitat use of *Euderma maculatum* in southcentral British Columbia. *Can J Zool*, 1981, **59**: 1 099 ~ 1 102.
- [ 5 ] Acharya L, Fenton M B. Bat attacks and moth defensive behavior around street light. *Can J Zool*, 1999, **77**: 27 ~ 33.
- [ 6 ] Barclay R M R. Long-versus short-range foraging strategies of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasionycteris noctivagans*) bats and the consequences for prey selection. *Can J Zool*, 1985, **63**: 2 507 ~ 2 515.
- [ 7 ] Rydell J. The diet of the parti-coloured bat *Vespertilio murinus* in Sweden. *Holarctic Ecol*, 1992a, **6**: 744 ~ 750.
- [ 8 ] Vaughan T A. Foraging behavior of the giant leaf-nosed bat (*Hipposideros commersoni*). *East African Wildlife Journal*, 1977, **15**: 237 ~ 249.
- [ 9 ] Freeman P W. Specialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. *J Mammal*, 1979, **60**: 467 ~ 479.
- [ 10 ] Whitaker J O, Clem P. Food of the evening bat *Nycticeius humeralis* from Indiana. *American Midland Naturalist*, 1992, **127**: 211 ~ 214.
- [ 11 ] Belwood J J, Morris G K. Bat predation and its influence on calling behavior in Neotropical katydids. *Science*, 1987, **238**: 64 ~ 67.
- [ 12 ] Barclay R M R. Long-versus short-range foraging strategies of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasionycteris noctivagans*) bats and the consequences for prey selection. *Can J Zool*, 1985, **63**: 2 507 ~ 2 515.
- [ 13 ] Sweeney B W, Vannote R L. Population synchrony in mayflies (*Dolania americana*): a predator satiation hypothesis. *Evolution*, 1982, **36**: 810 ~ 821.
- [ 14 ] Williams C B. An analysis of four years' captures of insects in a light trap. I. General survey; sex proportion; phenology; and time of flight. *Trans R Entomol Soc Lond*, 1939, **89**: 79 ~ 131.
- [ 15 ] Aldridge H D, J N, Rautenbach I L. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *J Anim Ecol*, 1987, **56**: 763 ~ 778.
- [ 16 ] Rydell J. Exploitation of insects around streetlamps by bats in Sweden. *Func Ecol*, 1992b, **6**: 744 ~ 750.
- [ 17 ] Fenton M B, Fullard J H. Moth hearing and the feeding strategies of bats. *Amer Sci*, 1981, **69**: 266 ~ 275.
- [ 18 ] Fullard J H, Muma K E. Quantifying an anti-bat flight response in eared moths. *Can J Zool*, 2003, **81**: 395 ~ 399.
- [ 19 ] Hoy R R, Robert D. Tympanal hearing in insects. *Annu Rev Entomol*, 1996, **41**: 433 ~ 450.
- [ 20 ] Yager D D, Spangler H G. Behavioral response to ultrasound by the tiger beetle, *Cincindela marutha* Dow combines aerodynamic changes and sound production. *J Experi Bio*, 1997, **200**: 649 ~ 659.
- [ 21 ] Forrest T G, Farris H E, et al. A tympanal hearing organ in scarab beetles. *J Experi Bio*, 1997, **200**: 601 ~ 606.
- [ 22 ] Miller L A, Olesen J. Avoidance behavior in green lacewings, *Chrysopa carnea*, in the presence of ultrasound. *J Comp Physiol*, 1979, **131**: 113 ~ 120.
- [ 23 ] Yager D D, May M L. Ultrasound-triggered flight-gated evasive maneuvers in the praying mantis, *Parasphendale agrionina*. *J Experi Bio*, 1990, **152**: 41 ~ 58.
- [ 24 ] Libersat F, Hoy R R. Ultrasonic startle behavior in bushcricket (Orthoptera: Tettigonidae). *J Comp Physiol A*,

- 1991, **169** :507 ~ 514.
- [ 25 ] Robert D ,Amoroso J ,*et al.* The evolutionary convergence of hearing in a parasitoid fly and its cricket host. *Science* ,1992 , **258** :1 135 ~ 1 137.
- [ 26 ] Fullard J H.The neuroethology of sound production in tiger moths ( Lepidoptera ,Arctiidae ). I . Rhythmicity and central control. *J Comp Physiol* ,1992 ,**170** :575 ~ 588.
- [ 27 ] Mohl B ,Miller L A. Ultrasonic clicks produced by the peacock butterfly :a possible bat-repellent mechanism. *J Experi Bio* , 1976 ,**64** :639 ~ 644.
- [ 28 ] Houston R D ,Boonman A M ,*et al.* Do echolocation signal parameters restrict bats ' choice of prey ?In :Thomas J ,Moss C F eds. Echolocation in Bats and Dolphins. Chicago :University of Chicago Press 2003.
- [ 29 ] Casey T M ,Joos B A. Morphometrics , conductance , thoracic temperature ,and flight energetics of noctuid and geometrid moths. *Physiol Zool* ,1983 **56** :160 ~ 173.
- [ 30 ] Rydell J ,Lancaster W C. Flight and thermoregulation in moths have been shaped by predation from bats. *Oikos* ,2000 **88** :13 ~ 18.
- [ 31 ] Miller L A. Arctiid moth clicks can degrade the accuracy of range difference discrimination in echolocating big brown bats , *Eptesicus fuscus* . *J Comp Physiol A* ,1991 ,**168** :571 ~ 579.
- [ 32 ] Morrill S B ,Fullard J M. Auditory influences on the flight behaviour of moths in a Nearctic site. I . Flight tendency. *Can J Zool* ,1992 **70** :1 097 ~ 1 101.
- [ 33 ] Lewis F P ,Fullard J M ,*et al.* Auditory influences on the flight behaviour of moths in a Nearctic site II . Flight times ,heights and erraticism. *Can J Zool* ,1993 **71** :1 562 ~ 1 568.
- [ 34 ] Fenton M B ,Bell G P. Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *J Mammal* ,1981 **62** :233 ~ 243.
- [ 35 ] Obrist M K. Flexible bat echolocation : the influence of individual habitat and conspecifics on sonar signal design. *J Comp Physiol A* ,1995 **36** :207 ~ 219.
- [ 36 ] Kick S A ,Simmons J A. Automatic gain control in the bat 's sonar receiver and the neuroethology of echolocation. *J Neurosci* ,1984 , **4** :2 725 ~ 2 737.
- [ 37 ] Faure P A ,Barclay R M R. Substrate-gleaning versus aerial-hawking :plasticity in the foraging and echolocation behaviour of the long-eared bat ,*Myotis evotis* . *J Comp Physiol A* ,1994 , **174** :651 ~ 660.
- [ 38 ] Faure P A ,Barclay R M R. The sensory basis for prey detection by the long-eared bat , *Myotis evotis* , and the consequences for prey detection. *Anim Behav* ,1992 **44** :31 ~ 39.
- [ 39 ] Eklöf J ,Svensson A M ,*et al.* Northern bats , *Eptesicus nilssonii* ,use vision but not flutter-detection when searching for prey in clutter. *Oikos* ,2002 **99** ( 2 ) :347 ~ 352.