

幼蟲頭殼寬度測量在昆蟲學上的意義

夏維泰 高穗生*

一、前言

昆蟲幼蟲的發育係以一序列的脫皮行為來分段，在一段時間的活動期後，接著另一段根本沒有真正生長活動的休息期。

昆蟲的脫皮為生長之主要機制，且受表皮的性質所支配⁽⁵⁰⁾，充分骨化的表皮通常不會擴張；脫皮時骨化部分開始溶解，並產生新而軟的表皮，膜質部份大多由腹部重疊處拉出或因表皮的伸長而擴張，因此體軀的增長乃呈階梯狀的曲線。

二、生長法則

在許多的昆蟲中，各齡幼蟲脫皮後的生長量可由某些觀察法則來預測。Dyar⁽¹⁸⁾曾提出：“在連續的幼蟲齡期中，體軀各部位的增長（如頭殼寬度）呈一幾何級數序列，而各蟲種有其特定的常數”。

另一生長的觀察法則為Przibram's rule：“各齡幼蟲脫皮後，體重加倍且體長以1.26或 $\sqrt[3]{2}$ 的比例增加”⁽⁴⁹⁾。例如 *Sphodromantis* 屬（螳螂科）中各齡幼蟲表皮上單位細胞核數相同，證實了幼蟲脫皮時體內細胞皆分裂一次並增長至原來體形大小的假設，因而導證出“Przibram's rule”。而有些昆蟲，體重的增加為連續的，表皮骨化部位的增長為不連續的一通常每次脫皮後增長25%，此亦與Przibram's rule 相符。水生昆蟲如 *Notonecta* 屬（松藻蟲科），脫皮後體重突然加倍的原因為口腔吞入或腸吸收水分。然而在其它種類的昆蟲如家蠅及其它蠅類，幼蟲體內細胞自胚胎期後並不分裂，只增大體積，甚而某些昆蟲在每次脫皮時皆有許多的細胞崩解及重組，並未產生簡單的有絲分裂，所以此原則往往會導致一個不切實際的數值⁽⁵⁸⁾。

昆蟲的生長如許多動物一般，通常為異質生長(Allometric growth)，亦即體軀某部位脫皮後的長度與整個體長成比例，可以公式 $X = KY^a$ 表示（X：脫皮後全體長，Y：體軀某部位長度，K：常數，a：生長係數）⁽²⁸⁾。此種

形式的生長往往會引起發育的遲緩，同時生長潛能在器官中分布不均，往往自中心部位增長最多而向四周漸次降低。例如一種锹形蟲（Stag beetle）自大顎中心部位向後，生長潛能漸漸降低。可見身體的生長乃受到許多複雜的法則所控制⁽⁵⁰⁾。

三、影響幼蟲齡數的因子

昆蟲的生長乃受到許多環境因子的影響。其中溫度因子尤其重要⁽¹¹⁾。Przibram 與 Megusar⁽⁴⁹⁾，Severin 與 Severin⁽⁵³⁾，Kreyenberg⁽³¹⁾，Parker⁽⁴⁴⁾ 及 Gierke⁽²³⁾ 等皆曾觀察溫度對昆蟲幼蟲脫皮次數的影響；例如，偽步行蟲 *Tenebrio molitor* (L.) 在 25°C 時脫皮 11~15 次，30°C 時為 15~23 次⁽³⁵⁾。一般說來，溫度升高時，昆蟲幼蟲的發育速率加快，脫皮的次數亦會增多。然而東方桃蛾 *Laspeyresia molesta* (Busck) 的幼蟲在夏天溫度高時，為 4 齡；在春天溫度低時，反為 5 齡幼蟲⁽⁴⁶⁾。甚至有些昆蟲則不受季節性溫度的影響⁽¹⁴⁾，例如 *Heliothis obsoleta* 其春季世代及夏季世代皆為 6 齡幼蟲⁽²²⁾。高與夏⁽¹⁾ 亦報告溫度並不會影響玉米穗蟲 (*Helicoverpa armigera*) 幼蟲的齡數（6 齡）及各齡蟲頭殼的寬度。

另一影響昆蟲發育的因子為食物的影響^(22, 46)。如果缺乏食物或營養的供應不足，昆蟲將停止生長，但仍然可以存活^(10, 11)，此將導致幼蟲發育期的延長，而增加了幼蟲脫皮的次數。尤

*臺灣省農業藥物毒物試驗所農藥製劑系助理研究員及研究員兼系主任

其是生活於乾燥倉儲物中的昆蟲，例如 *Tineola* 屬（穀蛾科），飼養於食物營養充足或貧瘠環境中之幼蟲，其同種幼蟲個體間脫皮次數自 4 至 20 次不等⁽⁵⁸⁾。Dyar⁽¹⁸⁾，Quaintance 與 Brues⁽⁵⁰⁾ 及 Decker⁽¹⁴⁾ 等亦認為食物可以影響昆蟲的發育，*H. obsoleta* 棉鈴蟲若以棉花飼育，幼蟲為 7 齡，而飼以玉米或高粱者，則為 6 齡；其原因或許為棉花的汁液較少之故⁽²²⁾。另外東方桃蛾 *L. molesta* Busck 的幼蟲在桃中取食者，為 4 齡，而在蘋果中取食者為 5 齡⁽⁴⁶⁾。

其它如濕度⁽¹⁰⁾、棲群密度⁽⁴¹⁾、性別^(15,43) 及親代的壽命^(29,33,35) 等因子對同種幼蟲個體間脫皮的次數皆有影響。

四、幼蟲齡期與頭殼寬度的關係

在自然情況下，同種昆蟲的幼蟲個體間齡數的變異極大。同時，某些具有隱匿性之昆蟲及生活於冰中、土中及植物中不易為人所接近之種類，其幼蟲齡期數目更是難以決定⁽²²⁾，故而 Dyar⁽¹⁸⁾ 乃企圖建立一簡單的數學模式以為決定齡期實測值正確與否的標準。在量取 28 種鱗翅目各齡幼蟲的頭殼寬度後，他發現在大多數的例子中，估算值與實測值幾乎相同。其中僅有 6 個蟲種差異較大，將之歸因為“不正常的發育或生長，例如萎縮、不健康及脫皮失敗等等”。因此，推論出“在連續的齡期中，幼蟲頭殼的寬度值乃依循一規則的幾何級數序列”。此概念已為某些昆蟲學者如 Comstock、Imms 等人所認同，並納入其所編“昆蟲學緒論”之中，但彼等並未明確說明其適用性及可信度。由於 Dyar 所研究的昆蟲皆屬於鱗翅目，故而除了吳氏⁽⁵⁹⁾ 曾應用於石蠅及 *Nemoura* 及 Calvert⁽¹⁰⁾ 應用於葡萄鋸蜂（Grapevine sawfly）上，其它學者甚少應用此原則於其它目幼蟲齡期的辨別⁽⁵⁵⁾。

Blackman⁽⁶⁾ 曾報導蠹蟲 *Pityogenes hopkinsi* Swaine 幼蟲頭寬值的範圍，但未求出均值，故無法確定 Dyar's law（戴爾法則）是否適用於此種昆蟲。Peterson 與 Haeussler⁽⁴⁶⁾ 曾量度東方桃蛾 *L. molesta* Busck

幼蟲頭殼的寬度，但由於性別判定的不準確及樣品數的不足，致未獲滿意的結果。

Taylor⁽⁵⁵⁾ 應用戴爾法則於樺樹喬葉鋸蜂 *Phyllotoma nemorata* (Fallen) 的幼蟲頭殼上，並將各齡幼蟲之頭寬範圍、型量、實測均值、估算均值及機差等加以分析，發現實測均質與估算均值極為接近，故而結論戴爾法則可適用於鋸蜂幼蟲，並推介戴爾法則如能以幼蟲頭寬平均值的方式來測試當更為可信。高與夏⁽¹⁾ 以戴爾法則來判定玉米穗蟲 *H. armigera* 幼蟲的齡期時，亦發現戴爾法則不僅操作簡便、同時可信度高。

Prebble⁽⁴⁸⁾ 應用之戴爾法則於三種蠹蟲幼蟲發育的研究時，發現各齡幼蟲頭寬的實測值與估算值極為接近，且標準機差與變異係數甚小，故而結論戴爾法則可適用於此三種蠹蟲幼蟲齡數的辨認。另外 Andrewartha⁽²⁾ 於 *Otiiorhynchus cribricollis* Gyll（象鼻蟲科）及 McDougall⁽³⁷⁾ 於數種金針蟲幼蟲齡期的辨別上，在使用 Peterson 與 Haeussler⁽⁴⁶⁾ 的估算方法後皆獲致肯定的結果。

Gaines 與 Campbell⁽²²⁾ 曾利用四種不同的計算方式，希望能找出最符合 *H. obsoleta*（棉鈴蟲）幼蟲頭寬實測值的公式，結果發現由方程式 $\log Y = a + bx + cx^2$ （ Y ：幼蟲齡期， x ：幼蟲頭寬的平均值）所得出之拋物曲線最為適切，故而推論戴爾法則不適用於棉鈴蟲幼蟲齡期的確認。

Bliss 與 Beard⁽⁷⁾ 在引用 Dyar⁽¹⁸⁾ Gaines 與 Campbell⁽²²⁾ 的方法來探討牧草椿象 *Oncopeltus fasciatus* 若蟲頭寬的增長時，發現各齡幼蟲頭寬的增長呈一拋物線，其與齡期的關係可以方程式 $Y = a + bx$ 表示。

Drooz⁽¹⁶⁾ 以紅橡樹、白橡樹及山胡桃木來分別飼育榆樹尺蠖 *Ennomos subsignarius* (Hübner)，發現幼蟲頭殼寬度在各寄主食物間無顯著的差異，在雌雄性別間則有顯著的差異。而幼蟲頭寬的增長符合 Dyar's law。

Niellson 與 Bass⁽⁴³⁾ 曾利用 Taylor⁽⁵⁵⁾ 及

Gaines 與 Campbell⁽²²⁾的方法計算白苜蓿蟋蟀 *Nemobius fasciatus* (DeGeer) 幼蟲頭殼的增長比值(戴爾常數)及估算均值,結果顯示,由於雌蟲的頭寬大於雄蟲,故而末齡幼蟲頭寬值呈雙峯分布;同時,結論出田間棲群中的幼蟲應具六齡。

Harman⁽²⁵⁾在實驗室內測量 300 多隻白松象鼻蟲 *P. strobi* (Peck) 幼蟲的頭寬,並與 *P. approximatus* 者比較,以期建立辨認 *P. strobi* 幼蟲齡期的方法,結果發現戴爾法則可適用於 1 至 4 齡的幼蟲,而不適用於第 5 齡蟲。

Ripley⁽⁵¹⁾曾使用戴爾法則來決定夜蛾科幼蟲的齡期,他認為由於同種昆蟲中各世代的生長指數或增長比值的變異,導致戴爾常數的不固定,因此各蟲種的生長指數不具一致性。Calvert⁽¹⁰⁾則認為溫度、濕度及食物皆可影響幼蟲脫皮的次數,故而喪失其顯著性。

以上這些學者皆曾研究戴爾法則或者分析比較昆蟲生長的觀察法則,雖然有些學者持存疑甚至反對的態度;然而,戴爾法則的基本觀念在於協助確認或計算幼蟲齡期。在他 1890 年的文章中並未提及“不論世代環境的改變,各蟲種的增長比值不變”。同時高與夏⁽¹⁾在不同溫度下飼養玉米穗蟲 *H. armigera* 時,亦發現溫度不會影響穗蟲幼蟲頭寬的增長,其比值一定,為 1.603。可見戴爾法則等生長觀察法則在昆蟲幼蟲齡期的確認上仍具有其實用價值。

五、幼蟲齡期的確認在昆蟲學上的意義

(一)生態的理論

Kennedy⁽³⁰⁾曾描述昆蟲外骨骼的存在如何影響了彼此之間的關係。昆蟲、蜘蛛及其它節肢動物的脫皮行為,最終乃受脫皮所需的時間及取食的情況而影響其蛻皮後增長量的大小^(4,13,40,56)。

戴爾法則可用以確認各蟲種在各齡幼蟲脫皮時其增長比值一定⁽⁵⁸⁾。Drooz⁽¹⁵⁾即據此來區分田間採樣幼蟲的齡期。

各蟲種增長比值的不同與其特殊的運動行為有關。完全變態類昆蟲的幼蟲,其堅硬部位在各

齡蟲蛻皮時,增長的程度最大。例如,搖蚊的幼蟲可增長 52%⁽²⁷⁾,家蚊的幼蟲為 60%⁽¹⁹⁾,某些鱗翅目則增長 62%⁽¹⁵⁾,及 69%⁽¹⁷⁾。甲蟲的幼蟲增長較少,有些象鼻蟲增長 47%⁽²⁵⁾,瓢蟲則為 31%⁽²⁰⁾,一種小蠹蟲則增長 28%⁽³⁾。有種經節蟲在飢餓時甚至呈現負的生長⁽⁴⁾。半翅目 11 種緣椿象增長的範圍為 19~28%⁽³²⁾。

戴爾常數亦與昆蟲體形的大小相關⁽²¹⁾。蟑螂脫皮後,增長的程度甚小,其中 *Blatella* sp. 為 18.6%⁽⁴²⁾,兩種 *Ectobius* spp. 各為 15.8 及 17.0%⁽⁹⁾。綜合上述學者的研究,吾人可以發現,水生、土生及植食性昆蟲具有較大的增長比值,而半翅目昆蟲,如臭蟲等選擇性取食者⁽⁵⁴⁾,由於其取食地點特定,導致增長比值較小。腐食性昆蟲,如蟑螂、經節蟲等須在大環境中找尋一小塊的食物,致其增長比值最小。此種差異與 McNab⁽³⁸⁾依居所的範圍與體軀的大小,將哺乳動物區分為“種植者與狩獵者”的觀念相同⁽²¹⁾。

戴爾常數與運動能力的關係或為形態與機能有關的良好佐證。其機械理論的基礎為營養儲存於體內、未被運動器官所吸收,所以動物既要付出運送儲存養份的能量,又由於低功率(力/重量)而導致了敏捷度的降低^(8,45,52)。

有關的實驗證據尚有待建立,根據邏輯,吾人可以推論如下:

1. 戴爾常數值大者,暗示其運動能力較小

由於體軀重量乃與長度的三次方成比例,故而昆蟲體軀增長一倍,需要 8 倍的養份來補充。“狩獵型”的昆蟲往往需要四處找尋食物,故而沒有多餘的養份儲存。可見戴爾常數值與幼蟲的體重成正相關、與幼蟲取食期間所實際需要的運動能力則成負相關。水生昆蟲由於水的比重較大,因此較陸地上相同體重、相同運動力的昆蟲,其增長度較大。

2. 不連續的生長暗示棲群忍受飢餓的能力加大

脊椎動物取食時,體重與力量的增加皆為連續的。相反的,蜘蛛網與其它節肢動物的生長則為階梯式的。因此,取食時其體重會連續的增加,但力量(外骨骼及肌肉)的增加卻為不連續的

，故而當食物供應中斷時，儲存營養以備不連續生長之節肢動物，可將生長所需的營養挪用，以維生存。而脊椎動物因無多餘的養份儲存，則面臨餓死。

3. 動物種內或種間體形的增加暗示其敏捷度的降低

大型動物需要較大的功率以維持其敏捷度⁽⁸⁾，因此，某些爬蟲類連續的生長導致其習性自捕食性轉移至植食性^(21,47)。

(二) 演化的推論

Manton⁽³⁶⁾ 曾以機械的觀念來討論節肢動物的演化，但未考慮儲存食物的能力與運送時的消耗及其敏捷性。自前述機械觀念可暗示：(1) 連續生長的動物體形較大。(2) 大型土生種類的動物多具築巢習性。

Bonner⁽⁸⁾ 指出空的生態區位 (niche) 乃提供給大型動物，高等動物則多朝向體形增大的方向演化。在昆蟲中，若捕食者與腐食者開始朝向大型體軀的方向演化，則需要取食習性的改變與新的外骨骼和肌肉快速的演化。如此，則導致(1) 昆蟲的食性自捕食者或腐食者朝向植食性演化。(2) 翅的進化。事實上，由化石中可看出昆蟲乃朝向小型種演化，此或由於其與連續生長、敏捷性高、耗能低的早期脊椎動物不斷地競爭所致。

(三) 實際的應用

幼蟲頭殼寬度的測量與齡期的統計為昆蟲學之基本資料，亦為解釋幼蟲期一些現象所必需者^(24,26)。

殺蟲劑對昆蟲各齡幼蟲的影響不同⁽¹⁵⁾。施用殺蟲劑的頻度亦與田間幼蟲的優勢齡期有關⁽⁵⁷⁾。培養病原體⁽³⁴⁾ 並進行微生物防治時⁽⁵⁾ 皆與幼蟲齡期相關，所以齡期的判定在生態研究及蟲害防治上皆極為重要。

六、摘 要

昆蟲的蛻皮為生長之主要機制，各齡幼蟲蛻皮後的增長量可由 Dyar's law, Przibram's rule 及 Allometric growth 等觀察法則來預測。

昆蟲的生長會受到許多因子，如溫度、食物種類、濕度、棲群密度、性別、親代壽命及飢餓程度等的影響，因而在自然的情況下，有些幼蟲的齡數變異極大，所以頭殼寬度與齡期的統計乃為昆蟲學之基本資料，亦為解釋幼蟲期一些現象所必需，此外亦有助於蟲害防治的研究。Dyar (18%) 曾建立一簡單的數學模式來決定齡期觀測值的正確與否。Peterson 與 Haeussler (1890) 認為幼蟲頭寬值與齡期成直線相關。Gaines 與 Campbell (1935) 曾以四種方式來測定幼蟲頭寬的平均值與齡期之間的關係，並發現 $\log Y = a + bx + cx^2$ 為最適切之關係式。

此外，幼蟲之增長常數亦與其運動行為有關。Enders (1976) 認為：(1) 戴爾常數值大者其運動力小。(2) 不連續生長的蟲種，其棲群的耐飢力較大。(3) 體形大者敏捷度低。

引 用 文 獻

1. 高穗生、夏維泰。1985。付印中。
2. Andrewartha, H. G. 1933. Bull. Ent. Res. 24: 373-84.
3. Balogun, R. A. 1970. Can. Ent. 102: 226-39.
4. Beck, S. D. 1972. Ann. Ent. Soc. Amer. 65: 1319-24.
5. Bird, F. T. 1953. Can. Ent. 85: 437-46.
6. Blackman, M. W. 1915. N. Y. State College Forestry, Syracuse, 14(1): 11-66.
7. Bliss, C. I. & R. L. Beard. 1954. Ann. Ent. Soc. Amer. 47: 388-92.
8. Bonner, J. T. 1965. Size and cycle. Princeton Univ. Press. Princeton. 219pp.
9. Brown, U., & R. G. Davies. 1972. J. Zool. 166: 97-132.
10. Calvert, P. P. 1929. Proc. Amer. Phil. Soc. 68: 227-74.
11. Chapman, R. F. 1969. The insects: Structure and function. En. Univ. Press. Ltd. 819pp.
12. Clarke, K. U. 1957. Proc. R. Ent. Soc. Lond. A, 32: 35-39.
13. Crane, J. 1948. Part. I, Systematics and life histories in Corythalia. 33: 1-39.
14. Decker, G. C. 1931. Iowa. Agr. Col. Res. Bull. No. 143, p. 291-351.
15. Drooz, A. T. 1961. Can. Ent. 89: 183-7.
16. Drooz, A. T. 1965. J. Econ. Ent. 58(4): 629-31.
17. Dupree, M. 1965. J. Econ. Ent. 58: 1156-7.
18. Dyar,

- H. G. 1890. *Psyche* 420-2. **19.** Eddleman, C. D. 1968. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 61:1372-20. **20.** Emden, F. I. Van. 1949. *Ent. Mon. Mag.* 85:265-83. **21.** Enders, F. 1976. *Environ. Ent.* 5(1):1-10. **22.** Gaines, J. C., & F. L. Campbell. 1935. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 28:445-61. **23.** Gierke, E. Von. 1932. *Archiv. Entw. Mech.*, 127:387-410. **24.** Greenbank, D. O. 1956. *Can. J. Zool.* 34:453-76. **25.** Harman, D. M. 1930. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 63(6):1573-5. **26.** Harvey, G. T. 1961. *Can. Ent.* 93:591-602. **27.** Hilsenhoff, W. L. 1966. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 59:465-73. **28.** Huxley, J. S. 1932. *Problems of relative growth.* Methuen, London. **29.** Jennings, H. S. & R. S. Lynch. 1928. *J. Exp. Zool.* 50:345-407. **30.** Kennedy, C. H. 1927. *J. Morpho. Physiol.* 44:267-312. **31.** Kreyenberg, J. 1929. *Zeitschr. angew. Ent.* 14:140-88. **32.** Kumar, R. 1966. *Austr. J. Zool.* 14:895-991. **33.** Lansing, A. I. 1954. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 57:455-64. **34.** Lewis, F. B. 1960. *Northeastern Forest Exp. Sta., U. S. Forest Serv., Forest Res. Note* 109, 8p. **35.** Ludwig, D. 1956. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 49:12-5. **36.** Manton, S. M. 1958. *J. Linn. Soc. London. Zool.* 44:58-72. **37.** McDougall, W. 1934. *Queensland Agr. J.* 42(1):43-70. **38.** McNab, B. K. 1963. *Am. Nat.* 97:133-40. **39.** Metcalfé, M. E. 1932. *Ann. Appl. Biol.* 19(3):413-9. **40.** Miyashita, K. 1968. *Appl. Ent. Zool.* 3:81-8. **41.** Muggli, J. M. & W. E. Miller. 1980. *Great Lakes Ent.* 13(4):207-9. **42.** Murray, J. A. 1967. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 60:10-6. **43.** Nielsson, R. J. & M. H. Bass. 1967. *J. Econ. Ent.* 60(3):699-701. **44.** Parker, J. R. 1930. *Univ. Mont. Agr. Expt. Sta. Bull.* 223. **45.** Pennycuik, C. J. 1969. *J. Econ. Ent.* 111:525-56. **46.** Peterson, A. & G. J. Waeussler. 1928. *J. Econ. Ent.* 21:843-52. **47.** Pough, F. H. 1972. *Ecology.* 54:837-44. **48.** Prebble, M. L. 1933. *Can. Ent.* 65(7):145-50. **49.** Przibram, H. & F. Megusar. 1912. *Archiv. Entw. Mech.*, 34:680-741. **50.** Quaintance, A. L. & Brues, C. T. 1905. *U. S. D. A. Bur. Ent. Bull.* 50:155p. **51.** Ripley, L. B. 1923. *Monogr.* 8:1-103. **52.** Schmidt-Nielsen, K. 1972. *Science* 177:222-8. **53.** Severin, H. H. P. & H. C. Severin. 1913. *Ent. News*, 24:14-9. **54.** Southwood, T. R. E. 1972. *Symp. R. Ent. Soc. London.* 6:3-30. **55.** Taylor, R. L. 1931. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 24:451-66. **56.** Turnbull, A. L. 1965. *Can. Ent.* 97:144-7. **57.** Webb, F. E. 1955. *Forestry Chron.* 31:342-52. **58.** Wigglesworth, V. B. 1950. *The principles of insect physiology.* 4th ed. 544pp. **59.** Wu, Chenfu Francis. 1923. *Bul. Lloyd Libr. No.* 23 81pp.

世界之蜀黍文獻摘要

第一輯 1979-1983

科學農業叢書第10號—世界之蜀黍文獻摘要，全書共1,672篇，分為：(1)一般27篇，(2)產量86篇，(3)栽培52篇，(4)生理與生化307篇，(5)水份與逆境161篇，(6)土壤與肥料179篇，(7)殺草劑與雜草防除79篇，(8)遺傳與育種381篇，(9)昆蟲與病害284篇，(10)營養與青飼料87篇及(11)其他29篇。為英文原著。附中文文獻導文及文獻摘要題目索引。全書共648頁，16開本。

本書承台灣區雜糧發展基金會補助編輯，再版印行數量不多，欲購從速。

訂價：新台幣伍佰元，優待本刊讀者350元，在校學生200元。

購閱請利用郵政劃撥帳戶 [0003845-1] 科學農業社