完全變態昆蟲的成蟲還會再蛻皮嗎？(一)

文—鄭明倫．圖—張志遠、陳燦榮、鄭明倫、Wikimedia Commons（WC）

對小朋友或親子觀眾解說昆蟲題材或上課時，常會被問到或是反問聽眾這樣的問題：「成蟲還會再長大嗎？」「變成成蟲之後還會再蛻皮嗎？」這兩個問題雖然相似也相關，但並不真的相同。有翅亞綱(Pterygota)昆蟲當中，的確有成蟲會隨著年齡或身體狀態而「變大」的例子，例如某些覓食型白蟻的巨型蟻后便是最極端的例子，當她們進入生殖階段，腹部的脂肪體和卵巢開始發達而將節間膜撐開，使得腹部比原本收縮時大上數倍，成為十足的產卵機器(圖1)；另有一些無翅的甲蟲雌蟲(如地茂青、螢火蟲、金花蟲等)也是如此，只是程度上不若白蟻蟻后那麼誇張。科學上將此現象稱為腹膨(physogastry)，多半只發生在雌蟲生殖階段。但有翅亞綱的昆蟲成蟲不會再蛻皮，則是普通昆蟲學的「常識」。

圖1 覓食型的白蟻類群中白蟻后多半具有極端腹膨現象(Mujahidul Islam Saju, WC)

圖2-3 野外的石蛃(2)與家中常見的衣魚(3)代表昆蟲綱中原始無翅的兩個目(Katja Schulz與CSIRO, WC，略修正圖片尺寸)

現生昆蟲中，除了石蛃(古顎目，Archaeognatha，圖2)和衣魚(衣魚目，Zygentoma，圖3)之外，其餘皆屬有翅亞綱，也就是成蟲階段具有翅的昆蟲。前二者會不斷的蛻皮成長，到成蟲期依舊如此，但除了具有生殖能力外，成蟲的形態與幼期並無明顯差別，故被歸類為無變態(ametabolism)。有翅昆蟲則不同，牠們的幼期和成蟲間通常存在非常明顯或至少可辨識的形態差異，當中又依據不同的發育特性而將之區分為許多類型，例如具有跟成蟲期差異很大的幼蟲期和看似靜止的蛹期者，被稱為完全變態(holometabolism)，分類上被歸為內生翅群或完全變態總目(Endopterygota或Holometabola)。昆蟲綱中種類與類群最繁盛的鞘翅目(甲蟲)、膜翅目(蜂、蟻)、雙翅目(蚊、蠅、虻、蚋)，與鱗翅目(蝶、蛾)，皆屬此群(圖4)。單單這4個目便占了所有昆蟲種類數的85%以上。

圖4 右上起順時針：鞘翅目、鱗翅目、膜翅目、雙翅目，是昆蟲綱中最繁盛的4個目(Bugboy52, WC，圖片經過排版修改)

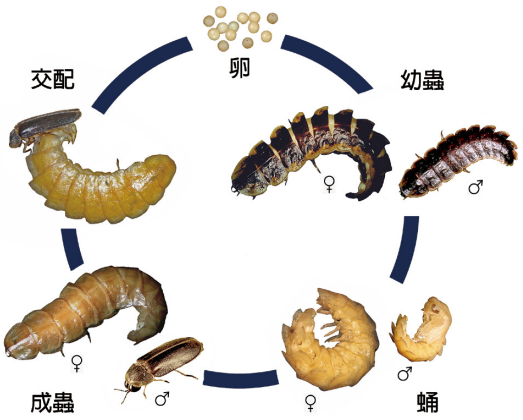

圖5 扁蠅的生活史示意。雄成蟲與雌成蟲具有鮮明的形態和大小差異，後者近似幼蟲，是為幼態雌蟲，但也同樣經過蛹期。

然而在昆蟲漫長的演化歷史中，成蟲失去飛行能力，甚至連翅都退化消失的情形在各目都曾發生，例如蚤目(跳蚤)便是全目皆如此。因此切莫望文生義，認為有翅的昆蟲才屬有翅亞綱，或是問說為什麼有些無翅的昆蟲也屬有翅亞綱。在臺灣，秋冬出現的螢火蟲多數類群的雌蟲都沒有後翅，或連翅鞘一併消失；有些類群的雌蟲不僅無翅，甚至在形態上類似幼蟲，因此被稱為幼態雌蟲(paedomorphic/ neotenic females)，例如扁螢屬(Lamprigera)便是典型代表。其雄蟲是一般的成蟲形態，具有完整的後翅與翅鞘，能飛行；雌蟲除了乳黃色的體色與幼蟲黑色體色明顯不同外，外觀上相當類似(圖5)。

所有的有翅亞綱昆蟲中，只有蜉蝣目具有特殊的亞成蟲期(subimago)(圖6)，在此階段牠們雖然具有能飛行的翅，但尚未性成熟，需要再蛻一次皮才會變成具有生殖能力、真正的成蟲(imago)，因此不被當成成蟲後蛻皮的例子；有些完全變態昆蟲在蛹期末段時，蛹皮裡的成蟲已發育近乎完全，可以活動，被稱為預成蟲(pharate adult)。牠們會以步行或游泳的方式離開以絲、土、植物碎片或是石頭做的繭/蛹室，到另一處羽化展翅為成蟲。但乍看之下彷彿是成蟲又蛻了一次皮，實際上是自由活動的預成蟲從蛹皮中蛻出。

圖6 蜉蝣目具有獨特的亞成蟲期(Ilona Loser, WC，略修正圖片尺寸)

1960年代初，昆蟲生理學家為了解內分泌的機制、作用時間與影響部位，做了許多併體實驗(parabiosis)：將不同昆蟲的某些部位切除後接合在一起，看會產生什麼變化。其中一個實驗便曾讓與蛹併體的天蠶蛾成蟲的腹部再蛻皮。這意味著至少成蟲的腹部仍舊會受到激素的影響而蛻皮，而之所以不會自然發生，可能是因為激素分泌劑量不足或其他條件未配合。但是除了前段兩個可能搞混的情形，以及併體實驗所誘發的結果之外，迄今尚無任何成蟲自發性再蛻皮的案例。然而昆蟲多樣性如此之高，例外層出不窮，這個常識最近也被翻案了。

2019年過完農曆年後不久，突然接到朋友即是汐止崇德國小張志遠老師的訊息，說他飼養的扁螢雌蟲似乎又蛻皮了。聽了半信半疑，成蟲蛻皮？懷疑會不會是預蛹和真蛹的差異，或是螢火蟲也有所謂的亞成蟲期？從傳來照片的確可以看到兩張半透明的褪(圖7)，絕非幼蟲所蛻下的黑色皮，但還不能判斷到底是否真是成蟲蛻皮，必須要檢查褪和雌蟲的細節才能確定。不過蛻皮當天稍晚所拍攝的照片上，我們注意到那隻雌蟲身上所懷的卵在紫外光(UVA, 365nm)下所發出螢光(圖8)，顯示牠真的已經性成熟，而非是所謂的亞成蟲。個人直覺這是件稀罕但真確的事，可以寫成一篇科學短訊報導案例。不過彼時正忙著寫關於陸生動物UV致螢光的報告，乃先請張老師將各階段蛻下的皮都蒐集起來(圖9)，並繼續飼養觀察，看有無後續變化，並請另一位研究螢火蟲的友人陳燦榮先生照相記錄。

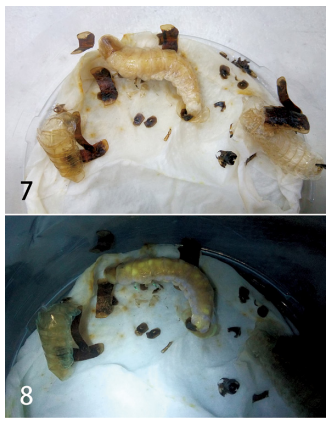

圖7-8 飼養杯內第一隻再蛻皮的扁螢雌蟲。圖7為白光照明，左側的半透明褪為蛹褪，前胸背板完整；右側為成蟲褪，不若蛹褪完整；中間散落的黑色碎片則為末齡幼蟲褪。雌蟲前胸上的成蟲褪尚未脫落；圖8為UVA照明，於圖7之後約20分鐘拍攝。可見體內的卵發出黃色螢光，顯示其為性成熟之成蟲(張志遠)。

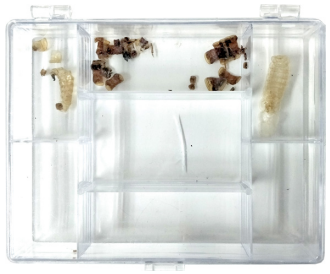

圖9蒐集保存各階段的褪皮：左為成蟲褪，中為幼蟲褪，右為蛹褪。

圖10 同圖7-8之雌蟲，再蛻皮之後12天拍攝。其中胸至腹部末端全被卵塞滿，在UVA照明下發出明顯螢光。雌蟲懷卵至自然死亡皆未生產(陳燦榮)。

不到一個月，張老師通知說他飼養至羽化的第二隻雌蟲也發生再蛻皮現象，這下就不能等閒視之了。這些扁螢都是2018年秋天他從烏來採回來在室內環境飼養的，連兩隻如此，剩下的第3隻會不會也是？約一週後第3隻雌蟲果真也再蛻皮。但是飼養到3月底皆自然死去或將死，3隻再蛻皮的雌蟲都沒有產卵(圖10)，而是懷卵死亡。

這有違過去的飼養經驗，扁螢雌蟲不管有沒有交配，死前幾乎都會產卵，因此反常未產卵是一個線索。第二個線索是這些由野外幼蟲飼養出來的雌蟲比正常的蟲季晚了2-3個月，這種延遲現象是否意味著在飼養過程中產生某種緊迫(或稱為逆境，stress)而導致再蛻皮？第三個線索是牠們都來自同一個棲地，或許當地有什麼環境因素，或是族群裡的突變，導致牠們再蛻皮卻不產卵？不過這似乎不太可能，因為這樣的突變等同於致死突變(lethal mutation)，很難留下後代遺傳基因；而若是環境有害所致，那當地族群應該很快就會滅絕。總之，3隻同產地的雌成蟲都發生再蛻皮是確切的事，但原因成謎，手邊有限的線索只顯示了關聯性，無法確定因果性，所以還無法做太多解釋。此時蟲季早已過去，無法再驗證，只能等待下個蟲季有更多樣本時，看會不會再度發生。

2019年秋天，張老師從新北市三峽和烏來各採了3隻大齡幼蟲回學校飼養，但這回各只有1隻被成功飼養到成蟲，於2020年2月底到3月初羽化，與去年者相仿，且正巧都是雌蟲。烏來的雌蟲在3月初又出現了再蛻皮現象，三峽的雌蟲則否，前者仍是至死未產卵，後者則產了十餘枚卵後死去，但兩者成蟲壽命幾乎相同(12 vs 13日)。比起前一年的觀察，這回的結果出現了重複和差異兩個重要現象(待續)。