

完全變態昆蟲的成蟲還會再蛻皮嗎？ (二)

文—鄭明倫·圖—陳燦榮、蔡岳霖、鄭明倫

連續兩年看到4個例子，還有一些觀察和相關性，我肯定這真確是成蟲蛻皮，可以寫成報告。但要呈現怎麼的證據說服讀者和審稿者？雌蟲身上並沒有保留蛻皮前的資訊，就只是成蟲標本，總不能只放幾張蛻皮後的照片吧？若能在褪上找到特徵，證明是成蟲所蛻下，那就強而有力。過完農曆年，我拿到所有的雌蟲標本和褪，先從比較褪的細部形態著手。

扁蝨雌蟲雖然是高度幼態，但仍具有蛹期。化蛹初期雌蛹甚至能爬行移動，不注意的話會誤認為成蟲，而以為沒有蛹期。20多年前陳燦榮先生便注意到了這點，特別找出蛹與成蟲的差別，照相特寫細節：雌蛹的副器(appendages)，如口器、觸角、足，都是如同囊狀，看得出分節但不鮮明(圖1)；相對地，雌成蟲頭部的各項副器皆很清楚，形態上也很類似幼蟲者(圖2)。

至於足，甲蟲幼蟲的足是由基節(coxa)、轉節(trochanter)、腿節(femur)、脛跗節(tibiotarsus)、前跗節(pretarsus)構成，前跗節是單爪(single claw)。到了蛹期，脛跗節才分化為脛節(tibia)與跗節(tarsus)，前跗節變成雙爪(double claws)，但外觀像是有分段的囊，爪也不那麼明顯，只有兩個小突包。成蟲維持蛹期的足分節，但結構更清楚，特別是跗節的分節和雙爪。理論上，如果雌蟲真的蛻皮，應該會維持這樣的形態，而跟蛹褪不同。

用顯微鏡仔細檢查張老師細心保存的褪之後，bingo！雌蟲褪明確保留了成蟲的足部特徵，頭部副器也與蛹褪有所差異，特別是大顎(圖3)。2020年烏來那隻再蛻皮的雌蟲身上幸運地保存了另一個鐵證：牠的後足還部分包覆在褪內，而褪和足都具有明顯的雙爪(圖4)！也還好有陳燦榮先生之前拍攝的活體相片當背景證據，說明這些不是蛻皮時發生的形變。

報告的主要證據有了，接著整理2019-2020年的觀察與紀錄(表1)。張老師針對每隻雌蟲都有做飼養紀錄。總整一下：兩年共觀察了5隻飼育的扁蝨雌蟲，其中2019年的3隻與2020年的1隻來自烏來，在羽化後8-18天之間發生成蟲再蛻皮，皆至死未產卵；2020年的1隻來自三峽，成蟲未蛻皮，8天後正常產卵；成蟲壽命12-42日不等，但是2020年的兩隻異地雌蟲壽命相當，從有限的樣本看不出來再蛻皮與壽命之間是否有明顯關連；5隻雌蟲的羽化期都比野外蟲季晚數個月，卻有蛻皮與否的差異，所以關聯性被削弱。一致性的關聯只剩產地和未產卵兩者，這當然有可能是小樣品誤差，湊巧而已。

論文主軸設定在有翅昆蟲成蟲發生蛻皮的特

表1. 飼養紀錄

雌蟲	幼蟲來源	化蛹日	羽化日	蛹期(天)	再蛻皮日	羽化至再蛻皮(天)	開始產卵日	成蟲壽命(天)
A	烏來	21.I.2019	23.II.2019	?	09.III.2019	17	-	42
B	烏來	13.II.2019	19.II.2019	6	04.III.2019	13	-	39
C	烏來	15.II.2019	21.II.2019	6	11.III.2019	18	-	37
D	烏來	20.II.2020	27.II.2020	7	06.III.2020	8	-	13
E	三峽	27.II.2020	06.III.2020	8	-	-	14.III.2020	12

殊案例報告，呈現成蟲褪的證據。至於為什麼發生，何以能發生，只有一些由相關性所推行的討論。高度幼態可能是一個先決條件。不少昆蟲的幼蟲在遇到逆境(stress)的時候，如遭到截肢、過冷、過熱、飢餓、擁擠……等情況，會以超齡蛻皮(supernumerary moults)來反應，也就是比正常狀態多幾個齡期。有沒有可能幼態雌蟲不僅在外表，其實在生理上也(部分)維持幼態？未產卵和延遲羽化有可能也是逆境所導致，所以雌蟲像幼蟲般用蛻皮來反應？我強迫自己讀有關變態的內分泌調控報告，並就此發展討論。

完成初稿後，覺得自己畢竟不是昆蟲內分泌和生理專業，所以發信詢問有沒有專家有興趣讀稿，甚至加入作者提供更深入正確的論點。後來找到在美國麻省的Wellesley College生科系任教的Yuichiro Suzuki博士。我在文中有引用他在2008年發表的關於擬穀盜(*Tribolium castaneum*)變態的內分泌基因調控報告。Suzuki博士收到信後馬上表達強烈的興趣，於是便加入我們。由於他沒有親眼見到這些現象與標本，對此事雖感新奇但也保持謹慎，讀完初稿後頻頻詢問個別現象的細節，以及有無其他可能的解釋。這也等於是讓我事先操演如何說服讀者與審稿者，回覆過程中我注意到一些原本沒注意到的，補拍照片證據，或加強說明何以這麼認為。如此密集電訊討論了半個月，我充實結果呈現，他加強討論論述，對內容和期刊選擇取得共識，完成稿件後在3月底把稿子投出去。

Suzuki博士同意幼態是成蟲再蛻皮的先決條件，並認為前胸腺(prothoracic gland)可能是關鍵因子。昆蟲蛻皮需要蛻皮激素(主要是20-羥基蛻皮酮(20E))，其前體蛻皮酮(ecdysone)在幼蟲期是由前胸腺所分泌，但在完全變態昆蟲中，前胸腺在末齡幼蟲後期，或蛹期，最晚到成蟲羽化後不久便退化甚至消失，不再分泌蛻皮酮，所



圖1 雌蛹。B是頭部副器特寫，C是足部特寫(陳燦榮攝)



圖2 雌成蟲。B是頭部副器特寫，C是足部特寫。注意足的跗節和雙爪(陳燦榮、蔡岳霖攝)

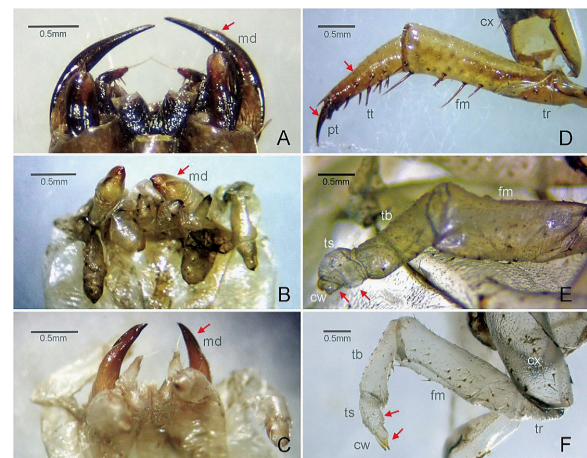


圖3 幼蟲褪、蛹褪、成蟲褪的比較。A-C為頭部副器，D-F為足。注意蛹褪的大顎(B)與其他兩者差異較大；足的分節和細節在不同階段各有不同。

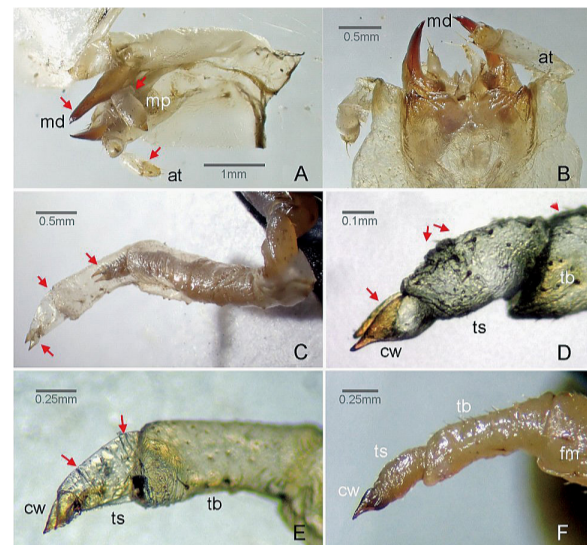


圖4 成蟲褪和成蟲的特寫。A-B為褪的頭部，C-F為足。C可見成蟲足尚未自成蟲褪中蛻出，兩者皆有雙爪；D-E是不同足的褪，跗節隱約可見分節；F是成蟲足，與C、E是同足。

以完全變態乃至所有有翅昆蟲成蟲未曾發現過再蛻皮的案例。雖然卵巢在卵的生成過程中也會分泌蛻皮酮，但也許是劑量不足或時間不對或其他因素未配合，不能誘發蛻皮。若高度幼態雌蟲在形態和生理上都保持幼態，那就有可能也保留了前胸腺當作分泌激素的來源。但這如何解釋幼態成蟲蛻皮仍如此稀有？幼態成蟲雖然沒那麼普遍，卻也稱不上稀有。這的確是個難題，我們也只能從逆境去切入。Suzuki博士還從變態的內分泌基因調控的角度討論了高度幼態的可能成因。

4月下旬審稿意見回來，第一位審查者給了正面評論，建議小改，也提出幾點建設性的意見。例如她/他提了一個可能性，就是昆蟲蛻皮時是將身體內外由外胚層形成的表皮都蛻去或分解(所以包含前腸和後腸、氣管系、內骨等都在內)。有沒有可能在成蟲蛻皮時，產卵管蛻皮不全，導致無法產卵？這真是個好問題，當真沒想到。正常情況下產卵管沒有蛻皮這回事，但若成蟲蛻皮，有沒有可能出問題？

另一位則給了滿滿的意見，要求大改，但意見/問題並不太有建設性，比如要求把圖版從數字改成字母編碼，或質疑樣本數太少，不能代表什麼。極端案例不就是因为這麼稀奇所以才值得報告嗎？若能回答她/他的一些提問，這篇應該是登上別個等級的期刊吧？但我們也意識到，對於成蟲蛻皮何以發生還是得有多一點說法，不再單單只是案件報導。

彼時「繽紛的生命」特展如火如荼籌備中，5月20日開展後接著一波波的推廣與解說活動。7月時我依據審稿意見把稿件改完一輪，但並不滿意，總覺得缺了些什麼，所以放著未送出。遇到瓶頸了，是否還有忽略之處？隨著忙碌而有點腦袋放空，很快暑假就過了。(待續)