

合歡山區泰雅晏蜓卵期與稚蟲期之發育

Egg and Larval Developments of the Taiyal Darner *Aeshna petalura taiyal* Asahina (Odonata, Aeshnidae) at the Mt. Hohuan

林斯正¹ 陳錦生²

Sue-Cheng Lin¹ and Chin-Seng Chen²

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東海大學生物學系 台中市台中港路三段181號

¹Endemic Species Research Institute, Chichi, Nantou, Taiwan

²Department of Biology, Tunghai University, Taichung, Taiwan

摘 要

泰雅晏蜓(*Aeshna petalura taiyal* Asahina)為台灣特有亞種，廣泛分布於1,500m以上高山地區。稚蟲棲地高山湖沼受到人為開發、水質污染與魚類放生干擾，族群現況頗受關注，故於1997-2000年對合歡山區泰雅晏蜓卵期與稚蟲期之發育進行研究。結果顯示雌蜓於夏末產卵，卵以發育遲緩現象越冬後於翌年春季孵化，卵期接近10個月。稚蟲期世代數隨二樣區之不同，各為1年1代或2年1代。由於泰雅晏蜓卵與稚蟲期相當長且利用棲地包括水域與週邊陸域，相當容易受人為活動干擾影響，故整體湖沼的保護仍是泰雅晏蜓保育之重要關鍵。

Abstract

The Taiyal darner *Aeshna petalura taiyal* Asahina, 1938 is an endemic subspecies of dragonfly in Taiwan. It occurs widely in the mountain areas above 1,500m in elevation. Its larval habitat has been adversely affected by human activities, such as pond construction, water pollution, and fish releasing. This study was conducted between 1997-2000 to study egg and larval developments of the Taiyal darner in the Mt. Hohuan area. The results showed that the period of egg stage was about ten months. Eggs were laid at the end of summer, overwintered in a diapause condition, and hatched in the following spring. The larval voltinism showed univoltine or semivoltine at the two different sampling sites of the study area. The egg and larval stages were fairly long, and its habitat consisted of both aquatic and terrestrial environments, easily disturbed by human activities. For conservation of the Taiyal darner, it is

recommended to protect whole lake and its adjacent environments.

關鍵詞：泰雅晏蜓、卵、稚蟲發育、合歡山、湖沼

Key words: *Aeshna petalura taiyal*, egg, larval development, Mt. Hohuan, lake

收件日期：92年12月1日

接受日期：93年1月5日

Received: December 1, 2003

Accepted: January 5, 2004

緒 言

泰雅晏蜓 *Aeshna petalura taiyal* Asahina 屬蜻蛉目(Odonata)、晏蜓科(Aeshnidae)、晏蜓屬(*Aeshna*)、藍晏蜓群(*Cyanea* group)，為朝比奈正二郎在台灣北部高山採集命名的新種晏蜓(Asahina 1938)，該文對於終齡稚蟲的形態特徵、體型大小已有相當詳細描述。其後 Asahina 採納 Erich Schmidt 意見並參考台灣產泰雅晏蜓與產於東喜瑪拉雅之原名亞種在體表斑紋、雌蜓肛附器(caudal appendages)之形態差異與地理隔離分布，修訂為台灣地理亞種(Asahina 1983)。本亞種為台灣分布於最高海拔的蜻蛉類，成蟲採集紀錄皆於海拔 1,500m 以上地區(Lieftinck *et al.* 1984)；相關生態僅有簡單描述，如羽化過程有若干失敗死亡比例(Ishida and Hamada 1973)；雌蜓產卵於近水邊且有短草覆蓋之土地(Asahina 1983)；湖沼中有不同發育階段稚蟲(Lieftinck *et al.* 1984)；稚蟲生活在山地且週圍有樹蔭的小池沼(Matsuki and Lien 1991)。

近年泰雅晏蜓稚蟲棲地高山湖沼受到人為開發與魚類不當放生，棲地品質逐漸劣化，族群現況實需加以注意(朱耀沂 私人通訊)。由於卵與稚蟲期生活史是蜻蛉保育行動必需收集的重要資料(Matsuki 1997)，因此本

研究選定合歡山區進行泰雅晏蜓野外發育調查，其目標為調查卵形態、胚胎、稚蟲發育及羽化期等，並依研究結果對泰雅晏蜓保育提出建議。

材料與方法

合歡山區位於台中、南投、花蓮縣交界處，在太魯閣國家公園範圍內。本區年雨量平均在 3,000 mm 以上，年平均溫度在 6°C 以下，平均相對溼度 80% 以上，屬於低溫重溼型氣候；山區植被型除少數山峰為玉山圓柏(*Juniperus squamata*)及杜鵑灌叢盤據外，其餘 3,000m 以上地區則為台灣冷杉(*Abies kawakamii*)及玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis*)的鑲嵌狀分布(林及賴 1994)。

因本區位高山平夷面，湖沼頗多，為避免研究項目相互干擾，故於不同湖沼進行卵與稚蟲期發育調查(圖1)。卵期調查樣區為東峰圓池(Station(St.)1)(24° 8'3"N, 121° 16'45"E, 3,100m in elevation)，本池位於合歡山莊東面下方約 200m 處，略呈圓形，面積約 100 m²。池水約呈黃褐色，底部富含有機質。湖岸週圍為開闊箭竹草原，湖濱著生多種苔蘚為蟲卵棲地。稚蟲調查樣區為東峰長池(St.2)(24° 8'36"N, 121° 16'45"E, 3,090m)與石門池

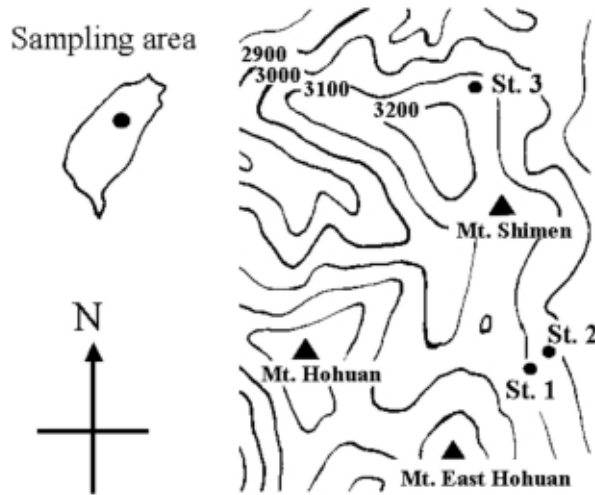


圖1. 合歡山樣區與採樣站相關位置圖(St. 1 東峰圓池；St. 2 東峰長池；St. 3 石門池)。

Fig. 1. Sampling stations (Sts. 1-3) in the Mt. Hohuan area.

(St. 3) ($24^{\circ} 9'48''N$, $121^{\circ} 16'24''E$, 3,100m)。東峰長池(St. 2)在東峰圓池(St. 1)下方約10m處之長形池，面積約 100 m^2 ，平均深度45 cm，池水約黃褐至黑褐色，底質有機物亦豐。石門池(St. 3)位石門山北方約1 km處，為道路施工堰塞合歡溪上游之長方形水池，面積約 65 m^2 ，平均深度40 cm，水色呈綠色至黃色，底質以軟泥及碎石為主，有機質較少。

由於泰雅晏蜓雌蜓以產卵器將卵埋入苔蘚等介質而產卵，無法肉眼觀察到蟲卵位置，且人工介質誘導產卵並未成功，惟此蟲數量少，故僅犧牲雌蜓一隻並取出腹部第7至8節蟲卵於解剖顯微鏡下測量、攝影並描述。

1998年1月至1999年12月，每月於東峰圓池(St. 1)苔蘚較多之東、南、西岸各取 $10\text{ cm} \times 10\text{ cm}$ 苔蘚一塊。將苔蘚攜回並肉眼揀出所有蟲卵，於解剖顯微鏡下挑除破裂或變形死卵，再以解剖針剔除卵殼觀察發育。參考Ando (1991)及Miyakawa (1990)將胚胎發育分為5期，表徵如下：第I期為胚胎發育陷入

(anatrepsis)而眼點尚未出現；第II期為眼點出現後至胚胎脫出(katatrepis)運動前；第III期為胚胎正處於脫出運動中；第IV期為胚胎完成脫出，但體背仍為無胚部分；第V期為胚胎已完全背合(dorsal closure)，但尚未孵出。由蟲卵數量與胚胎發育變化探討整年發生情形。

1997年7月至1999年6月於東峰長池(St. 2)及石門池(St. 3)，每月1人以框長30 cm、寬16 cm、網目大小1.5 mm之D型手抄水網各撈取稚蟲1小時，將撈出稚蟲以游標尺測量頭寬後釋回，由於頭寬大小可代表稚蟲齡期，故稚蟲族群的頭寬分布變動將可用於探討其形態變化與發育成長。比較不同樣區稚蟲一年世代數差別，並沿岸收集羽化蛻殼估計羽化期。於稚蟲活動之池塘底部以酒精溫度計、CYBERSCAN酸鹼度計、HACH-CO150導電度計及CONSORT-Z521溶氧量計測量湖心底層水溫、導電度(conductivity)及溶氧量(dissolved oxygen)，另取表水攜回實驗室以

HACH DR/2000光電比色計組合測定濁度(turbidity)、總氮量(total Kjeldahl nitrogen)及總磷量(total phosphorus),統計水質因子平均值並以Wilcoxon符號等級測驗(Wilcoxon's signed rank test)比較二樣區水質差異。

結果與討論

一、卵期

解剖所取之卵呈長紡錘形,卵長 1.81 ± 0.08 mm,寬 0.41 ± 0.02 mm($n=8$, mean \pm S.D.),在紡錘形較細端之頂端有一凸起圓錐狀精孔(micropyles)。卵外觀為淡褐色,外表光滑無膠層(jelly layer)等物附著(圖2)。

圖3表示東峰圓池(St.1)樣區泰雅晏蜓蟲卵調查量與胚胎發育期變化。1998年1至3月間之胚胎以第II期為主,至3月第IV期胚胎明顯增加,4與5月則以第V期胚胎為主。6、7月未發現蟲卵,至8月再度發現蟲卵並皆為第I期,9月則包括第I、II期,10月至翌年2月皆以第II期為主。2月後發育加快,第II期占51%,第IV期占37%。3月第IV期占26%,第V期占2%。4至6月之間皆為第V期,至6月僅發現1處於第V期胚胎之卵。7月無蟲卵,8月

後蟲卵又復出現亦以第I期為主,9月亦包括第I、II期,10至11月以第II期為主,12月第II、IV約各占一半。由卵胚胎發育變化推測,雌蜓產卵期約於8月開始,於秋季胚胎迅速發育,冬季發育較遲緩,過冬後又恢復發育速度,翌年春季大部分蟲卵已發育成熟並於初夏前孵化,卵期接近10個月。

Corbet (1999)歸納蜻蛉目昆蟲胚胎發育分為三型:第一型為產卵後胚胎在適溫下直接發育孵化(direct development),第二型為胚胎在冬季低溫期有一段發育遲滯期,待回昇適溫後胚胎再行發育與孵化,屬於遲延發育型(delayed development),第三型為蟲卵兼具第一型與第二型胚胎發育之兼性遲延發育型(facultative diapause),即部分蟲卵在冬季低溫期前即孵出,但也有部分蟲卵可越冬後再孵出。由於蜻蛉目早期稚蟲易受低溫危害,故以卵期越冬將比以早期稚蟲越冬更有生存優勢(Sternberg 1995)。在本調查中,泰雅晏蜓蟲卵絕大部分在胚胎脫出運動期前,即進入過冬之發育遲緩期,待翌年春季再度快速發育與孵出,雖然有零星泰雅晏蜓蟲卵在冬季前即發育至第IV期或第V期,但由本文後述之稚蟲發育調查,冬季前並未調查到任何早

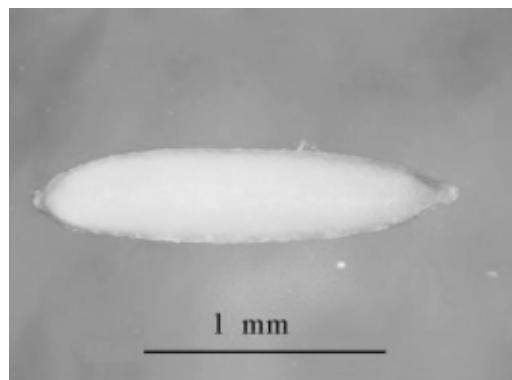


圖2. 泰雅晏蜓蟲卵。

Fig. 2. An egg of *Aeshna petalura taiyal*.

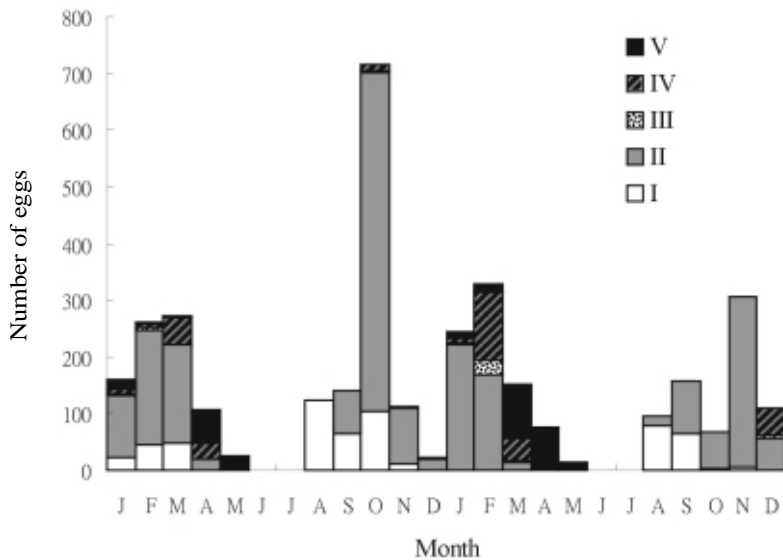


圖3. 1998年1月至1999年12月東峰圓池(St. 1)各月之蟲卵胚期 (I-V)組成。

Fig. 3. Monthly composition of the embryonic developmental stages (I-V) of *A. p. taiyal* at St. 1 from January 1998 to December 1999.

期稚蟲，早期稚蟲皆在翌年6至8月出現，由此可知在秋末直接發育孵出者，早期稚蟲可能無法渡過冬季低溫期，故整體胚胎發育過程較接近第二型之胚胎遲延發育類型。

二、稚蟲期

東峰長池(St. 2)與石門池(St. 3)水質項目平均值如表1，除水溫無顯著差異(Wilcoxon's signed rank test, $p > 0.05$)，酸鹼度、導電度、溶氧量、濁度、總氮量及總磷量有相當顯著差異(Wilcoxon's signed rank test, $p < 0.01$)。即石門池酸鹼度、導電度與溶氧量高於東峰長池，總氮量、總磷量與濁度遠低於東峰長池。石門池為天然河道因修築道路堰塞而成，由岩層湧出的泉水包含較多礦物質，所以有較高導電度與弱鹼性水質。由於此人工池沼形成時間不長，底質仍以沙泥為主，故水中有機物堆積不多，水質較為澄清潔淨。

東峰長池則在箭竹草原上，可能是冰斗所形成的天然池沼，受到箭竹枯枝落葉等長期持續堆積，池底有機質相當豐富，湖水也有較多的腐植質懸浮，故濁度、總氮量、總磷量相當高，水質較為污濁，一般稱此類水色的池沼為咖啡池或紅茶池。但因二池沼平均深度皆未達50 cm，池水溫度易受氣溫與風擾動影響，致使二者在水溫上並無顯著差異。

東峰長池(St. 2)共測量稚蟲1,184隻次，頭寬分布具5明顯峰度(圖4)，終齡稚蟲(F0)頭寬最大峰度值在8.7-8.8 mm，終齡前1、2、3、4齡稚蟲(F1、F2、F3、F4)各為7.1-7.4、5.9-6.0、4.9-5.0、4.1-4.2 mm。稚蟲調查量與頭寬分布見圖5，在1999年6月已出現頭寬小於0.20 cm小型稚蟲，6至10月間稚蟲頭寬分布有明顯變動增大，但在11月至翌年2月頭寬分布則無太大變動，至3至6月頭寬分布又具有明顯變動增大至終齡稚蟲的頭寬大小。由

表1. 東峰長池(St. 2)與石門池(St. 3)之水質比較 (n=24)

Table 1. Physicochemical variables (mean \pm standard error, n=24) at St. 2 and St. 3

	St. 2	St. 3	p^*
Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	16.4 \pm 1.0	16.8 \pm 1.0	>0.05
pH	6.2 \pm 0.1	8.4 \pm 0.1	<0.01
Dissolved oxygen (mg/l)	5.6 \pm 0.5	8.5 \pm 0.4	<0.01
Conductivity (μ mho/cm)	7.6 \pm 1.3	102.9 \pm 3.7	<0.01
Turbidity (FTU)	133 \pm 18	17.0 \pm 3.0	<0.01
Total Kjeldahl nitrogen (mg/l)	7.1 \pm 0.5	3.8 \pm 0.2	<0.01
Total phosphorus (mg/l)	1.3 \pm 0.2	0.3 \pm 0.0	<0.01

* Wilcoxon signed rank tests, significant levels : $p < 0.01$, significant at 1%; $p > 0.05$, non significant.

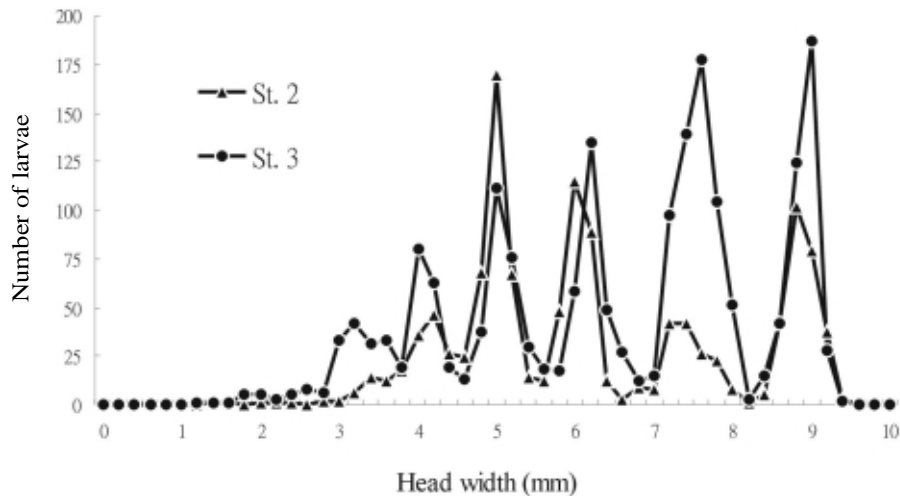


圖4. 東峰長池(St. 2)與石門池(St. 3)所有稚蟲頭寬調查值之分布。

Fig. 4. Frequency distributions of *A. p. taiyal* head width of larvae based on the pooled data at St. 2 and St. 3.

1997年新加入同生群(cohort)稚蟲頭寬分布，逐月變動所呈現的一年一波形，從此可知該晏蜓稚蟲生活史以1年1代為主，在1998年新加入同生群亦有1年1代為主的相同現象。由於調查期間每月皆在東峰長池樣區發現頭寬大於0.85 cm終齡稚蟲，本樣區仍有不明顯的世代重疊現象。

石門池(St. 3)測量稚蟲1,921隻次，頭寬分布亦有5明顯峰度(圖4)，F0、F1、F2、F3、F4最大峰度值為8.9-9.0、7.5-7.6、6.1-6.2、4.9-5.0、3.9-4.0 mm，與東峰長池(St. 2)之峰度分布疊合相當一致，即二樣區後期齡蟲大小應無異。石門池小型稚蟲亦於調查年間的6至8月出現，終齡稚蟲亦終年有之。本

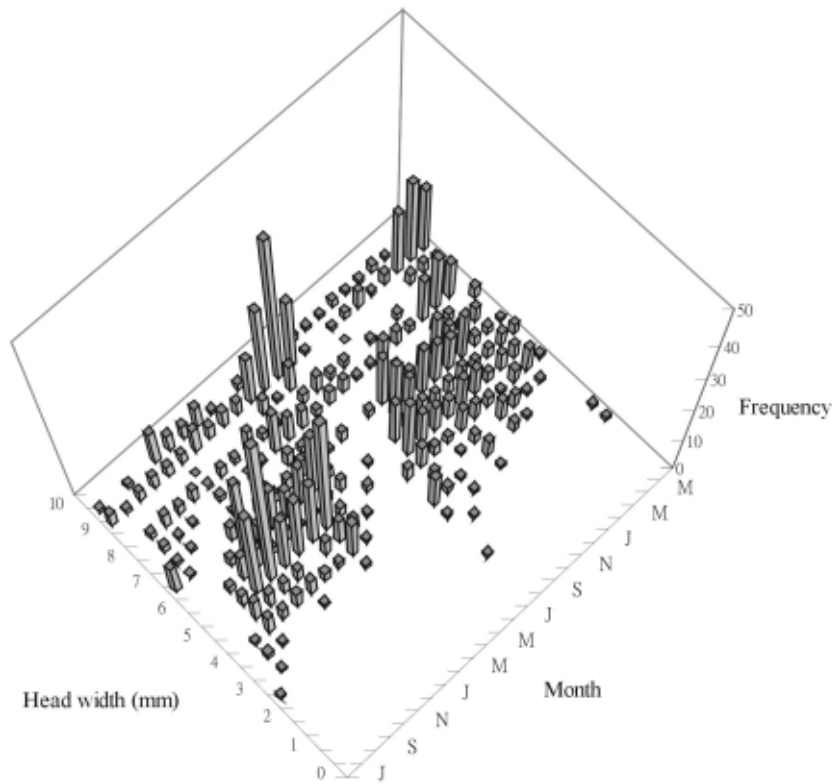


圖5. 1997年7月至1999年6月東峰長池(St. 2)稚蟲之頭寬頻度分布。

Fig. 5. Frequency distribution of head width of *A. p. taiyal* larvae in relation to months at St. 2 from July 1997 to June 1999.

樣區稚蟲世代重疊現象非常明顯，頭寬逐月變化無明顯波形(圖6)，由1997年7月新加入同生群頭寬分布逐月變化，稚蟲一般經兩年才成爲終齡稚蟲，如此以兩年完成一代之稚蟲期生活史。

綜言之，二樣區小型稚蟲皆於夏季出現，稚蟲於溫暖季節有較快的生長速度，冬季低溫期則發育相當遲緩。稚蟲期生活史視不同樣區呈現以1或2年爲主，並於調查年間的5至9月羽化(圖7)。

蜻蜓稚蟲爲適應不同環境，生活史長短與世代數各有差異，影響因素包括季節、緯度、海拔、溫度與食物量等(Danks 1991;

Krishnaraj and Pritchard 1995)，亦有高的環境溫度加速稚蟲生長並降低齡期間生長比例使成蟲體型較小的報導(Pickup and Thompson 1990; Hayashi 1990)。但由二樣區水溫無顯著差異，且稚蟲秋末至初春皆呈現發育相當遲緩現象，推測稚蟲生活史長短受到水溫以外因素影響。由二樣區終齡至終齡前4齡稚蟲(F0-F4)體型無明顯差別顯示，即使世代數不同，但至少稚蟲期後半段之後期齡蟲體型大小並無差別，推論後期齡蟲需成長至適當大小才能進行蛻皮，而成長速度差異影響體型大小，進而影響蛻皮，故使二樣區稚蟲生活史長短因而不同。東峰長池所含氮、磷等有

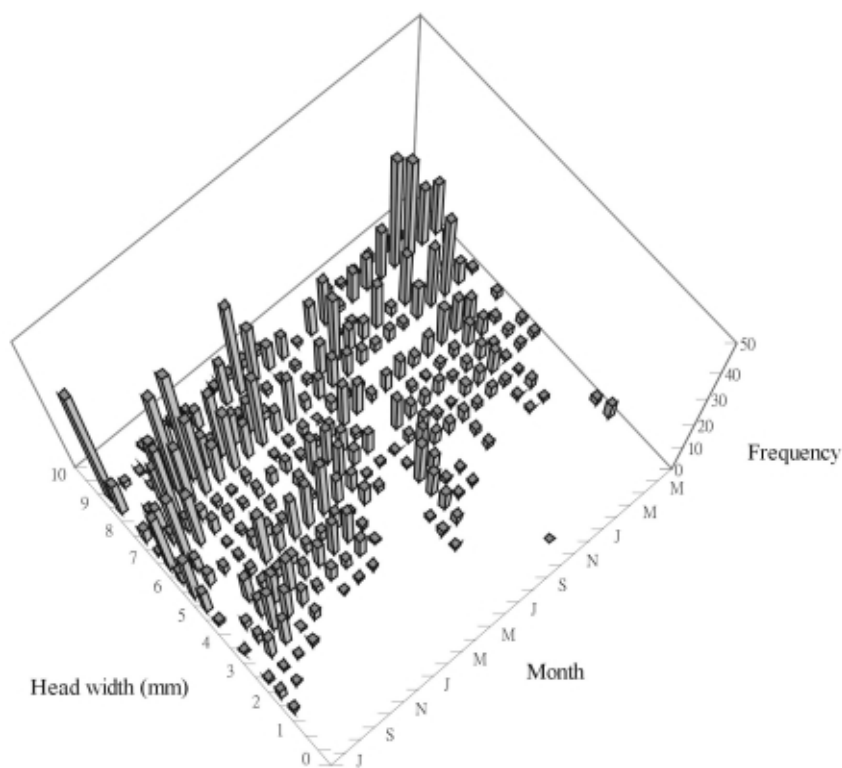


圖6. 1997年7月至1999年6月石門池(St. 3)稚蟲之頭寬頻度分布。

Fig. 6. Frequency distribution of head width of *A. p. taiyal* larvae in relation to months at St. 3 from July 1997 to June 1999.

機物質較石門池高，由現場觀察其底質有機碎屑與搖蚊等食餌量亦較豐，推測食物量可能是造成本研究中稚蟲成長速度與世代數差異主因，惟其機制為何仍待後續實驗探討。

三、保育建議

Lieftinck *et al.* (1984)報導泰雅晏蜓成蟲採集紀錄皆於海拔1,500m以上地區，林(1997)報導稚蟲採集地紀錄皆在2,000m以上，如小雪山天池(2,530m)、阿里山姐妹潭(2,100m)、七彩湖(2,900m)、溪南山池(2,600m)等。由於泰雅晏蜓蟲卵胚胎一般需經冬季發育遲緩階段，在較低海拔環境溫度將使胚胎直接發育孵出，使早期稚蟲面臨冬季低溫危害，故蟲

卵胚胎發育有較嚴格的溫度需求。此氣候條件可能使稚蟲生育地更侷限於高山地區，其生育地分布範圍應較前人認知為小，族群分布仍需持續關注。

卵期調查中所採集到的主要苔蘚種類包括曲尾苔(*Dicranum* sp.)、棉苔(*Plagiothecium nemorale*)與折葉蘚(*Diplophyllum* sp.)等，林(1991)報導此三種皆屬於玉山地區箭竹林下未受人為干擾的濱溪系種類，且棉苔為水生地帶之指標物種，故本調查地點亦為相當濕潤的天然環境。苔蘚往往有很強吸水力與減緩水分喪失結構，適應水分間歇供應，因此在泰雅晏蜓卵期接近10個月期間，苔蘚可提供較適合的潮溼環境。由於溫度、水分及遮蔽

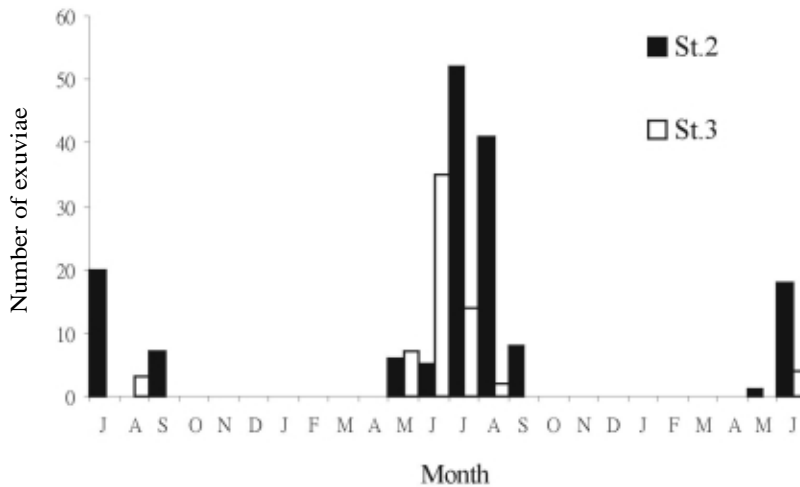


圖7. 1997年7月至1999年6月東峰長池(St. 2)與石門池(St. 3)羽化蛻殼調查量。

Fig. 7. Number of exuviae of *A. p. taiyal* collected at St. 2 and St. 3 from July 1997 to June 1999.

物等對蜻蜓胚胎存活與發育速度有顯著影響 (Michiels and Dhondt 1990)，因此池岸水泥化建築將對泰雅晏蜓有很大的衝擊，建議湖泊管理單位應維持湖岸自然景觀，如有工程施作需要應保留相當的天然棲地，並以兼顧環境保護與物種保育的工法施工。

兩個稚蟲調查樣區除泰雅晏蜓稚蟲外，其他大型底棲動物僅包括沼石蛾(*Limnephilus* sp.)、豆龍蟲(*Agabus fulvipennis*)與搖紋科(Chironomidae)幼蟲，其群聚組成相當簡單。泰雅晏蜓稚蟲體型大且為肉食性，在調查期間兩個樣區皆相當容易採到多量的稚蟲，故其生態地位相當優勢。雖然合歡山區在目前並無放生魚類干擾，但在台灣其他局部地區的高山湖沼，經筆者野外調查正面臨因宗教或遊憩需要而人為放生魚類，如鯉魚(*Cyprinus carpio*)、鰱魚(*Carassius auratus*)與泥鰍(*Misgurnus anguillicaudatus*)的強烈干擾。McPeck(1990a, 1990b)指出某些蜻蛉目稚蟲對於魚類並不具有避敵行為的適應性，若遭魚類入侵將致使該水域的族群滅絕。因此

建議湖泊管理單位應有效禁止民眾錯誤放生魚類的行為，如果發現放生魚類時，應以網具或對環境衝擊較小的藥物等方法清除魚類，恢復泰雅晏蜓稚蟲棲地，以利永續生存。

謝 誌

承蒙太魯閣國家公園管理處協助並准予採集，兩位審查委員費心審閱稿件並提供寶貴意見，台灣大學朱耀沂教授、行政院衛生署預防醫學研究所連日清教授、林業試驗所葉文琪先生、明新科技大學趙仁方助理教授、本中心許再文助理研究員等在文獻、調查及植物鑑定協助，謹此致上無限謝忱。

引用文獻

林旭宏、賴國祥。1994。台灣特有及重要針葉樹林族群動態之研究 II、合歡山冷杉林族群動態之研究。台灣省特有生物研

- 究保育中心八十三年度試驗研究計畫執行成果(棲地生態組) 68-100頁。
- 林善雄。1991。玉山國家公園苔蘚植物之調查(二)。內政部營建署玉山國家公園管理處。26頁。
- 林斯正。1997。泰雅晏蜓簡介。自然保育季刊 17 : 53-55。
- Ando, H. 1991. Introduction of insect embryology. Tokyo University Press. 144 pp.
- Asahina, S. 1938. Eine neue Aeschna aus Formosa (Odonata, Aeschnidae). *Annotationes Zoologicae Japonenses* 17(3-4): 541-547.
- Asahina, S. 1983. What is "*Aeshna petalura* Martin" ? . *Tombo* 26 (1-4): 2-11.
- Corbet, P. S. 1999. Dragonflies: Behavior and ecology of Odonata. Harley Books. p. 52-61.
- Danks, H. V. 1991. Life cycles pathways and the analysis of complex life cycles in insects. *Canadian Entomologist* 123: 23-40.
- Hayashi, F. 1990. Convergence of insular dwarfism in damselflies (*Euphaea*) and dobsonflies (*Protohermes*). *Freshwater Biology* 23: 219-231.
- Ishida, S., and Y. Hamada. 1973. Dragonflies of Japan. Yama-To-Keikoku Sha. 203 pp.
- Krishnaraj, R., and G. Pritchard. 1995. The influence of larval size, temperature, and components of the functional response to prey density on growth rates of the dragonflies *Lestes disjunctus* and *Coenagrion resolutum* (Insecta: Odonata). *Canadian Journal of Zoology* 73: 1672-1680.
- Lieftinck, M. A., J. C. Lien, and T. C. Maa. 1984. Catalogue of Taiwanese dragonflies (Insecta: Odonata). Asia Ecological Society. Taiwan. 81 pp.
- Matsuki, K., and J. C. Lien. 1991. On a collection of the aesnid dragonflies of Taiwan. *Aeschna* 25: 2-18.
- Matsuki, K. 1997. Introduction and problems of the threatened dragonfly species, *Libellula angelina*. *The Nature and Insects* 32(7): 2-5.
- McPeck, M. A. 1990a. Determination of species composition in the *Enallagma* damselfly assemblages of permanent lakes. *Ecology* 71(1): 83-98.
- McPeck, M. A. 1990b. Behavioral differences between *Enallagma* species (Odonata) influencing differential vulnerability to predators. *Ecology* 71(5): 1714-1726.
- Michiels, N. K., and A. A. Dhondt. 1990. Costs and benefits associated with oviposition site selection in the dragonfly *Sympetrum danae* (Odonata: Libellulidae). *Animal Behavior* 40: 668-678.
- Miyakawa, K. 1990. Rotation of embryo in eggs of Petaluridae, Gomphidae, and Corduliidae, in connection with types of oviposition, egg shape and germ band (Odonata, Anisoptera). *Japanese Journal of Entomology* 58(3): 447-463.
- Pickup, J., and D. J. Thompson. 1990. The effects of temperature and prey density on the development rates and growth of damselfly larvae (Odonata: Zygoptera). *Ecological Entomology* 15: 187-200.
- Sternberg, K. 1995. Influence of oviposition date and temperature upon embryonic development in *Somatochlora alpestris* and *S. arctica* (Odonata: Corduliidae). *Journal of Zoology* 235: 163-174.