

## 無霸勾蜓的人工飼育與幼期發育

# Larval developments of the Jumbo Dragonfly (*Anotogaster klossi* Fraser) under laboratory conditions (Odonata: Cordulegastridae)

林斯正<sup>1</sup> 蕭依蕾<sup>2</sup> 楊平世<sup>3</sup> 謝森和<sup>4,\*</sup>

**Sue-Cheng Lin<sup>1</sup>, Yi-Lei Shiao<sup>2</sup>, Ping-Shih Yang<sup>3</sup> and Sen-Her Shieh<sup>4,\*</sup>**

<sup>1</sup>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

<sup>2</sup>自來水公司第四區管理處 台中市北區雙十路二段2號

<sup>3</sup>台灣大學昆蟲學系 台北市羅斯福路四段1號

<sup>4</sup>靜宜大學生態人文學系 台中市沙鹿區中棲路200號

<sup>1</sup>Division of Zoology, Endemic Species Research Institute, Nantou, Taiwan

<sup>2</sup>Fourth Branch, Taiwan Water Corporation, Taichung, Taiwan

<sup>3</sup>Department of Entomology, National Taiwan University, Taipei, Taiwan

<sup>4</sup>Department of Ecological Humanities, Providence University, Taichung, Taiwan

\* 通訊作者 e-mail: shshieh@pu.edu.tw

\*Corresponding author e-mail: shshieh@pu.edu.tw

## 摘要

無霸勾蜓(*Anotogaster klossi* Fraser)是台灣體型最大，也是唯一的保育類蜻蛉目昆蟲。為瞭解無霸勾蜓幼期發育並建立飼育技術，本研究自苗栗縣頭屋鄉採集蟲卵，在20°C定溫下，卵孵化率達86.7% (n=30)，卵期平均28.1±1.4日(n=26)。人工飼育條件下，幼蟲發育所需齡期數包括15或16齡，其中雄性幼蟲期369.1±22.9日(n=7)，雌性幼蟲期388.3±18.9日(n=10)，雌性幼蟲發育期顯著大於雄性。終齡幼蟲及羽化成蟲的頭寬比較，雌性亦顯著大於雄性。幼蟲發育期需15或16齡的終齡幼蟲比較上，無論是雄性與雌性，二者之頭寬與發育期皆未達到顯著差異。

**關鍵詞：**無霸勾蜓、幼期發育、實驗室飼育、蜻蛉目、勾蜓科

## Abstract

The jumbo dragonfly, *Anotogaster klossi* Fraser, is the largest and the only protected Odonata species in Taiwan. In order to understand the larval developments of this species and establish a laboratory rearing protocol, we collected new-laid eggs of *A. klossi* from Touwu Township, Miaoli County. These eggs were incubated at 20°C. The hatching rate was 86.7% (n=30) and the duration of embryonic stage was 28.1±1.4 days (mean ± standard deviation, n=26). Under artificial breeding conditions, the instar numbers for larvae to develop varied from 15 to 16. The average larval stage of males was 369.1±22.9 days (n=7), and females was 388.3±18.9 days (n=10). The larval duration of females was significantly longer than that of males. Furthermore, the head width of females was significantly larger than that of males for both final instar larvae and emerging adults. However, no significant differences in head widths and larval durations were found between the final instar larvae with 15 and 16 instars for both males and females.

**Key words:** *Anotogaster klossi*, larval development, laboratory rearing, Odonata, Cordulegastridae

收件日期：2019年05月08日

Received: May 08, 2019

接受日期：2020年02月24日

Accepted: February 24, 2020

## 緒言

無霸勾蜓(*Anotogaster klossi* Fraser)分類地位屬於蜻蛉目、不均翅亞目、勾蜓科、圓臀勾蜓屬，本屬在台灣僅此一種。無霸勾蜓是台灣最大的蜻蛉目昆蟲，雌蜓體型又較雄蜓為大，堪稱蜻蛉目昆蟲中的巨無霸(Wang 2000; Lin and Yang 2016)。體色上，雌、雄蜓底色皆為黑色並相間黃色斑紋，配上碧綠色的巨大複眼，呈現對比強烈的豐富色彩。雖然無霸勾蜓在台灣頗富盛名，但其分類地位與學名卻長期存在爭議(Asahina 1965; Lieftinck *et al.* 1984; Lohmann 1993; Wang 2000)。近年來，隨著分子資料的累積，分類地位已較清楚(Kiyoshi 2008; Futahashi 2011; Karube 2012; Karube *et al.* 2012)，目前普遍使用*Anotogaster klossi*作為台灣產無霸勾蜓學名，本文沿用此稱(Chen *et al.* 2019)。無霸勾蜓分布區域，包括越南、華南、台灣、八重山群島等地(Kiyoshi 2008; Futahashi 2011; Karube 2012; Karube *et al.* 2012)。台灣廣泛分布於低、中海拔的森林溪流環境，並以北台灣較為常見(Lieftinck *et al.* 1984; Wang 2000; Lin and Yang 2016)。由於無霸勾蜓巨大體型可能面臨採集壓力，自1989年起已被行政院農業委員會公告為保育類野生動物(Yang 1998)。

台灣產無霸勾蜓往昔研究，集中在分類與分布探討，有關生活史與棲地利用等生態方面，僅有簡單描述，如成蟲出現月份為4-11月，雌蜓以類似插秧方式進行產卵，幼蟲棲地為底質清淨的溪澗、滲泉、溝渠等(Lieftinck *et al.* 1984; Wang 2000;

Lin and Yang 2016)。由於生活史是物種保育不可或缺的基礎資料，因此有必要加強這方面研究。Corbet *et al.* (2006)曾歸類蜻蛉目昆蟲生活史，包括一年多代之多化性(multivoltine)，一年二代之二化性(bivoltine)，一年一代之化性(univoltine)，二年一代之半化性(semivoltine)，以及一代至少需三年的部分化性(partivoltine)等。無霸勾蜓目前因無相關研究報導，其生活史類型仍然未知。

昆蟲生活史研究通常結合室內飼育與野外調查，即由室內優化條件呈現生物潛能(biotic potential)，並配合野外調查評估環境阻力(environmental resistance)。因無霸勾蜓屬於保育類物種，貿然進行野外調查恐有干擾之虞，先於室內飼育並觀察生活習性較為適當。雖然蜻蛉目昆蟲生活史飼育報導頗多(Van Gossum *et al.* 2003; Rice 2008; Piersanti *et al.* 2015; Okude *et al.* 2017; Palacino-Rodriguez *et al.* 2018)，但無霸勾蜓在此方面論述甚少，有關採卵、餌料供給、飼育空間等問題皆需加以克服。本研究參考相關文獻，改良並研發適合無霸勾蜓的飼育方法，探討生活史與形態發育變化，建立無霸勾蜓飼育技術，提供後續研究保育之參考。

## 材料與方法

### 一、供試蟲源與飼育環境

#### 供試蟲源之取得

本研究經申請保育類野生動物利用，於2006年9月在苗栗縣頭屋鄉獅潭川上游棲地(24°33'37.5"N, 120°55'03.3"E)進行蟲卵

採集。採卵方式是觀察正在插秧式產卵的無霸勾蜓雌蟲，待其產卵完畢後，立即蒐集產卵位置的泥砂底質，攜回實驗室於解剖顯微鏡下檢查蟲卵。

#### 飼育環境之準備

卵期飼育是以單隻培育方式，置入直徑10 cm、高6 cm之圓柱形塑膠養蟲盒中。養蟲盒底部鋪有取自原棲地經粒徑篩洗介於0.25-0.5 mm石英砂底質1 cm深，並注入水深1cm之除氯清水。將養蟲盒置於定溫箱中，調整水溫維持在20°C，光照L:D=12:12(圖1)。孵化後幼蟲仍維持在原有環境進行人工飼育，直至終齡幼蟲。終齡幼蟲將羽化時，需移至水族箱中，並提供塑膠網捲製成的羽化座供其攀爬羽化(圖2)。

## 二、人工飼育與形質測量

### 卵期

野外採集的底質中，由於蟲卵皆呈透

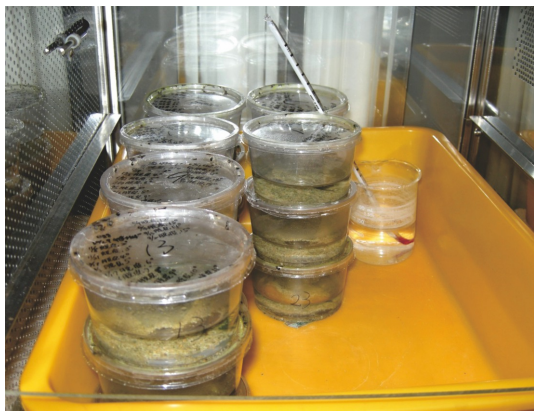


圖1. 無霸勾蜓幼期之圓形塑膠飼育盒。

**Fig. 1.** Round plastic containers for larval development of *Anotogaster klossi*.



圖2. 無霸勾蜓成蟲羽化用水族箱。

**Fig. 2.** Aquarium cages for the emerging adult of *Anotogaster klossi*.

明，確定屬於剛產下之新鮮蟲卵(Corbet 1999)。將底質置於20°C水溫下1天，蟲卵由透明轉為淡黃色至黃褐色，表示已完成受精(Corbet 1999)。將受精卵以塑膠滴管吸出，置入上述塑膠養蟲盒中培育至孵化。

**幼蟲期**

孵化後幼蟲仍維持在原養蟲盒飼育，並配合幼蟲體型給予不同餌料。1齡幼蟲(first instar larva)或稱為原幼蟲(prolarva)，會在卵孵化自卵鑽出並立即蛻皮為2齡幼蟲，為相當短的過渡時期。在每日觀察中，僅能發現浮於水面或沾附卵殼上，呈現拒水性的1齡幼蟲蛻皮(Corbet 1962; Corbet 1999)。2齡幼蟲體內因仍有卵黃(yolk)並不攝餌，無需提供餌料。3齡幼蟲初期以豐年蝦(*Artemia salina*)的無節幼蟲(nauplius)供其自然捕食，之後漸以鑷子夾活餌方式訓練捕食白線斑蚊(*Aedes*

*albopictus*)子子。4至8齡幼蟲持續以人工夾取活餌方式餵食，其中較小幼蟲餵食較小子子，較大幼蟲餵食較大子子。9至12齡幼蟲餵食掘穴環爪蚓(*Perionyx excavatus*)的蚯蚓肉片。13齡至終齡幼蟲則以大肚魚(*Gambusia affinis*)魚段餵食。每週餵飼5次，餵食完畢需清洗底砂並更換清水。幼蟲發育至終齡時，其後翅翅芽長度超過頭寬並延伸至第4腹節處。

#### 羽化成蟲期

終齡幼蟲接近羽化時，可觀察到腫脹的翅芽與體壁變薄下的黃黑體色。此時幼蟲下唇肌肉萎縮，故已不再攝食。將多日不曾進食的終齡幼蟲，由養蟲盒移至水族箱中，並提供羽化座供其攀爬羽化。羽化後成蟲待體表硬化，再製成標本保存，並由成蟲性別追溯其幼生期性別。

#### 形質測量與分析

卵長與卵寬是在解剖顯微鏡下，以目鏡測微尺(ocular micrometer)測量。1齡幼蟲由於是很短的過渡時期，無法在每日觀察中完成形質測量。2齡至終齡的幼蟲，每齡皆於解剖顯微鏡下，以目鏡測微尺測量複眼間距，並以此代表頭寬。成蟲形質是以游標尺測量，包括頭寬、左前翅長、左後翅長、腹長等。

各齡期(stadium)的發育日數計算方式如下：雌成蟲產下卵時為卵期第1日，卵孵化為幼蟲時為幼蟲期第1日，每個齡期的日數依此類推。由於卵孵化時，1齡幼蟲為相當短的過渡時期，因此在每日的發育觀察中，無法與2齡幼蟲的發育期區分，因此本文2齡幼蟲發育期是包括此短暫的1齡幼蟲期。

幼蟲及成蟲的體型大小與發育日數比較，是以SPSS 20.0軟體進行Mann-Whitney *U*-test雙尾檢定(Zar 1999)。指數迴歸方程式分析無霸勾蜓齡期數與頭寬的關係，探討幼蟲發育是否符合指數生長模式(Verschuren 1991)。

## 結果

### 一、卵期

卵呈橢圓形，卵長 $0.73 \pm 0.02$  mm (mean  $\pm$  standard deviation)，卵寬 $0.58 \pm 0.02$  mm ( $n=30$ )。卵表光滑，其頂端有一圓錐狀凸起。30顆卵計有26顆孵化成功，孵化率86.7% ( $n=30$ )。卵期平均發育時間為 $28.1 \pm 1.4$ 日( $n=26$ )，孵化高峰期也在第28日(圖3)。

### 二、幼蟲期

26顆成功孵化的蟲卵，經幼蟲飼養羽化成功計17隻，包括7隻雄蟲與10隻雌蟲。

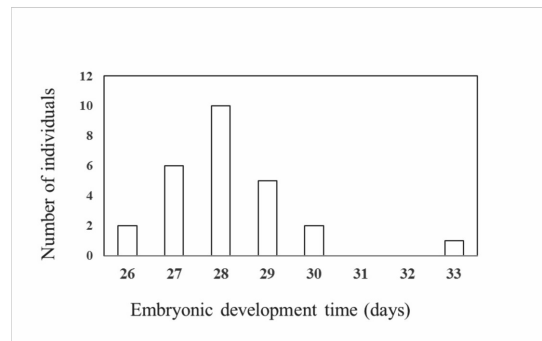


圖3. 無霸勾蜓卵期發育所需時間分布。

Fig. 3. Distribution of embryonic developmental time of *Anotogaster klossi*.

表1. 無霸勾蜓幼蟲期發育日數與齡期數

Table 1. Durations of larval stages and number of larval instars of *Anotogaster klossi*

Category		Male	Female
Duration (days)	330~350	1	
	351~375	5	2
	376~400		6
	401~425	1	1
	426~427		1
No. of instars	15	4	2
	16	3	8

幼蟲發育日數與幼蟲齡期數分布(表1)，雄性幼蟲平均發育期為 $369.1 \pm 22.9$ 日( $n=7$ )，並多在351-375日；雌性幼蟲平均發育期為 $388.3 \pm 18.9$ 日( $n=10$ )，並多在376-400日。幼蟲發育所需齡期數上，7隻雄性幼蟲中，有3隻幼蟲需15齡，4隻需16齡；10隻雌性幼蟲中，2隻需15齡，8隻需16齡。整體而言，雄蟲發育時間稍短於雌蟲，且雌性多為16齡，雄性則15與16齡約各半。

幼蟲各齡期發育日數(表2)，雄性且終齡為15齡之幼蟲發育日數為 $358.5 \pm 19.2$ 日，16齡者為 $383.3 \pm 22.3$ 日，二者發育日數無顯著差異( $U=11$ ,  $p>0.05$ )。雌性且終齡為15齡之幼蟲發育日數為 $381.0 \pm 4.2$ 日，雌幼蟲終齡為16齡之發育所需日數為 $390.1 \pm 20.9$ 日，二者發育日數亦無顯著差異( $U=9$ ,  $p>0.05$ )。將終齡數各為15或16齡的數據合併，雄性幼蟲發育日數為 $369.1 \pm 22.9$ 日，雌

性幼蟲發育日數為 $388.3 \pm 18.9$ 日。雄性幼蟲發育日數較雌性為短，且二者已達到統計上的顯著差異( $U=58.5$ ,  $p<0.05$ )。

雄、雌幼蟲2齡至終齡的頭寬變化如表3。雄性終齡幼蟲(final instar larva, F-0)頭寬，15齡者( $9.07 \pm 0.47$  mm)與16齡者( $8.84 \pm 0.24$  mm)並無顯著差異( $U=4.5$ ,  $p>0.05$ )。雌性之15齡( $9.45 \pm 0.11$  mm)與16齡者( $9.50 \pm 0.44$  mm)亦無顯著差異( $U=10$ ,  $p>0.05$ )。據此將不同齡期數的終齡幼蟲合併計算，結果顯示雄性頭寬( $8.97 \pm 0.38$  mm)顯著小於雌性( $9.49 \pm 0.39$  mm) ( $U=58.5$ ,  $p<0.05$ )。在終齡前1齡(penultimate instar larva, F-1)上，雄性為14或15齡亦無顯著差異( $U=7$ ,  $p>0.05$ )，雌性為14或15齡亦無( $U=9.5$ ,  $p>0.05$ )，數據合併計算後，雄性頭寬( $7.21 \pm 0.30$  mm)非常顯著小於雌性( $7.80 \pm 0.34$  mm) ( $U=63$ ,  $p<0.01$ )。終齡前2齡

表2. 無霸勾蜓各齡幼蟲之發育日數 (n=樣品數；平均值±標準偏差；單位=日)

Table 2. The mean duration of each larval instar of *Anotogaster klossi* (n=sample size, mean±standard deviation, unit=day)

Sex	No. instars	n	2 <sup>nd</sup> instar	3 <sup>rd</sup> instar	4 <sup>th</sup> instar	5 <sup>th</sup> instar	6 <sup>th</sup> instar	7 <sup>th</sup> instar	8 <sup>th</sup> instar	9 <sup>th</sup> instar	10 <sup>th</sup> instar	11 <sup>th</sup> instar	12 <sup>th</sup> instar	13 <sup>th</sup> instar	14 <sup>th</sup> instar	15 <sup>th</sup> instar	16 <sup>th</sup> instar	Total
Male	15	4	11.5±0.6	23.5±3.7	16.0±2.9	15.3±1.5	19.8±1.5	18.5±1.0	16.0±2.2	22.0±1.4	20.5±2.6	23.5±5.4	25.0±2.2	31.8±8.6	51.0±8.8	64.3±7.7	—	358.5±19.2
Male	16	3	11.7±1.5	27.7±4.2	14.0±2.0	22.0±5.2	19.7±1.5	16.7±1.5	19.0±1.0	19.0±2.0	19.7±2.9	22.0±3.5	21.0±0.0	24.0±1.0	44.3±19.6	42.0±4.6	60.7±5.7	383.3±22.3
Female	15	2	11.0±0.0	24.0±0.0	18.0±0.0	15.5±2.1	22.0±5.7	15.5±3.5	17.0±2.8	20.5±0.7	24.5±0.7	24.0±1.4	26.5±0.7	38.0±1.4	59.5±12.0	65.0±1.4	—	381.0±4.2
Female	16	8	10.3±2.1	26.5±4.3	16.5±2.4	20.0±3.7	18.9±1.6	17.1±1.7	16.9±1.4	19.1±2.4	19.0±1.9	20.3±3.0	23.3±2.0	29.6±3.4	42.8±13.7	42.4±3.1	67.6±9.4	390.1±20.9

表3. 無霸勾蜓各齡幼蟲之頭寬 (n=樣品數；平均值±標準偏差；單位=mm)

Table 3. The mean head width of each larval instar of *Anotogaster klossi* (n=sample size, mean±standard deviation, unit=mm)

Sex	No. instars	n	2 <sup>nd</sup> instar	3 <sup>rd</sup> instar	4 <sup>th</sup> instar	5 <sup>th</sup> instar	6 <sup>th</sup> instar	7 <sup>th</sup> instar	8 <sup>th</sup> instar	9 <sup>th</sup> instar	10 <sup>th</sup> instar	11 <sup>th</sup> instar	12 <sup>th</sup> instar	13 <sup>th</sup> instar	14 <sup>th</sup> instar	15 <sup>th</sup> instar	16 <sup>th</sup> instar
Male	15	4	0.38±0.05	0.48±0.05	0.65±0.06	0.90±0.00	1.08±0.05	1.38±0.05	1.83±0.05	2.33±0.10	2.95±0.10	3.85±0.15	4.64±0.15	5.95±0.31	7.22±0.40	9.07±0.47	—
Male	16	3	0.33±0.06	0.47±0.06	0.63±0.06	0.87±0.06	1.07±0.06	1.33±0.06	1.70±0.10	2.03±0.06	2.64±0.12	3.28±0.18	4.02±0.09	4.87±0.09	6.11±0.29	7.19±0.18	8.84±0.24
Female	15	2	0.40±0.00	0.50±0.00	0.70±0.00	0.90±0.00	1.10±0.00	1.35±0.07	1.80±0.00	2.30±0.00	2.94±0.08	3.81±0.00	4.84±0.34	5.95±0.11	7.70±0.34	9.45±0.11	—
Female	16	8	0.38±0.05	0.50±0.00	0.63±0.05	0.84±0.07	1.03±0.05	1.25±0.08	1.69±0.11	2.13±0.15	2.55±0.24	3.41±0.19	4.15±0.27	5.14±0.28	6.47±0.31	7.82±0.36	9.50±0.44

表4. 無霸勾蜓之頭寬、左前翅長、左後翅長、腹長 (n=樣品數；平均值±標準偏差；單位mm)

Table 4. The mean head width, left forewing length, left hindwing length and abdomen length of *Anotogaster klossi* (n=sample size, mean±standard deviation, unit=mm)

Sex	n	Head width	Left forewing length	Left hindwing length	Abdomen length
Male	7	12.0±0.2	54.7±1.2	54.3±1.3	64.6±2.3
Female	10	13.3±0.2	61.8±2.2	60.8±2.2	69.3±2.3

(antepenultimate instar larva, F-2)方面，亦是雄性13或14齡無顯著差異 ( $U=8.5$ ,  $p>0.05$ )，雌性為13或14齡亦無 ( $U=14.5$ ,  $p>0.05$ )，數據合併計算後，雄性頭寬 ( $6.02\pm0.29$  mm) 雖稍小於雌性 ( $6.37\pm0.35$  mm)，卻未達到統計上的顯著差異 ( $U=53.5$ ,  $p>0.05$ )。綜言之，至少在最後2個發育階段 (F-0, F-1)，雌性頭寬皆大於雄性，且同階段但不同齡期數者間並無顯著差異。

分析無霸勾蜓齡期數與頭寬關係，得出15齡雄蟲之指數迴歸方程式為  $y=0.2438e^{0.2457x}$  ( $R^2=0.9945$ ,  $p<0.01$ )，15齡雌性為  $y=0.2533e^{0.2439x}$  ( $R^2=0.9987$ ,  $p<0.01$ )，16齡雄性為  $y=0.2529e^{0.2283x}$  ( $R^2=0.9906$ ,  $p<0.01$ )，16齡雌性為  $y=0.2526e^{0.2312x}$  ( $R^2=0.9943$ ,  $p<0.01$ )，皆符合指數成長關係。

### 三、成蟲期

雄、雌成蟲之頭寬、左前翅長、左後翅長、腹長測量如表4，其中雄性個體明顯小於雌性，無論是頭寬 ( $U=70$ ,  $p<0.01$ )、左

前翅長 ( $U=70$ ,  $p<0.01$ )、左後翅長 ( $U=70$ ,  $p<0.01$ )、腹長 ( $U=65$ ,  $p<0.01$ )，皆達到顯著差異。

## 討論

### 一、飼育條件設定

蜻蛉目昆蟲人工飼育需耗費大量人力與時間，還要考慮溫度、濕度、光照、底質、食物、競爭相殘 (cannibalism) 等諸多條件 (Corbet 1999)。無霸勾蜓幼期飼育過程中，溫度、底質與食物等三項是最重要的關鍵因子。

水溫設定上，歐洲勾蜓科幼蟲棲地的水溫報導多不超過  $22^{\circ}\text{C}$  (Schutte 1997; Ferreras-Romero and Corbet 1999; Lang *et al.* 2001)，發育臨界低溫 (low temperature threshold) 估計約  $8-12^{\circ}\text{C}$  (Norling 1984)。本研究後續也曾以高低溫溫度計 (maximum-minimum thermometer) 記錄苗栗縣頭屋鄉蟲卵採集地的氣溫變化，其中2014年平均溫度為  $19.6\pm4.6^{\circ}\text{C}$  ( $n=12$ )，2015年為  $19.6\pm4.2^{\circ}\text{C}$  ( $n=12$ )，此與原設定飼育溫度

20°C皆能對應。卵孵化率也常用於評估蜻蛉目幼期飼育之最適溫度範圍(optimum temperature range) (Lutz and Rogers 1991; Pilon and Masseur 1991)。本研究30顆蟲卵計26顆孵化成功，孵化率達86.7%，說明20°C的水溫應處於最適溫度範圍內。

在底質設定上，由於勾蜓科幼蟲棲息方式是潛入底質砂泥，僅露出頭部前緣與腹部末端，因此提供適合的底質供其躲藏，可避免幼蟲的躁動行為。Marczak *et al.* (2007)指出勾蜓科幼蟲體型與棲地底質有正相關趨勢，尤其小型幼蟲更需要較小粒徑底質。本研究發現剛孵化的2齡幼蟲就有潛藏行為，鋪設粒徑0.25-0.5 mm石英砂底質皆能滿足幼蟲此習性。雖然野外無霸勾蜓幼蟲棲地包括泥質或砂質底層，但粒徑太小的泥質顆粒在飼育盒內不易沉澱，混濁水體會影響飼育操作。

勾蜓科幼蟲屬於機會捕食者，天然環境下會捕食多樣化食物，包括主要食源水生昆蟲，以及甲殼類、環節動物、軟體動物，甚至是蜘蛛等(Bo *et al.* 2011)。隨著幼蟲體型增長，食餌大小與種類也有轉換現象(Bo *et al.* 2011)，因此需配合幼蟲體型選用較方便的食餌類別。本研究所使用之豐年蝦卵、掘穴環爪蚓(太平二號蚯蚓)與大肚魚皆有商品販售，子子亦不難自行培育。飼育方式需要特別注意子子運動力強，飼育時需以鑷子致殘降低活動力，避免幼蟲捕食時扭傷口器。蚯蚓肉片與大肚魚段則需清洗乾淨，除避免汙染水質，亦可提高幼蟲攝餌效果。

## 二、生活史特性

勾蜓科蟲卵屬於直接發育(direct development)類型，無需以遲延發育(delayed development)方式度冬後孵化。*Cordulegaster boltonii* (Donovan) 在野外條件下，卵期多在24-43日(Ferreras-Romero and Corbet 1999)；*C. boltonii immaculifrons* Selys在21°C定溫下，卵期需17-43日(Schutte 1997)，皆與無霸勾蜓卵期約28日相近。

勾蜓科的世代時間(generation time)由野外幼蟲發育變化推估，*C. boltonii*與*C. dorsalis* Hagen皆2-3年(Ferreras-Romero and Corbet 1999; Marczak *et al.* 2007)。本研究顯示無霸勾蜓雄性幼蟲期約369.1日，雌性幼蟲約388.3日，加上卵期約28.1日，整個幼期發育超過1年。人工飼育提供適宜、穩定環境以及充足食物，幼蟲發育不受颱風、洪水、冬季低溫等自然限制因子影響，因此在野外條件下可能需要更長時間。由於蜻蛉目成蟲發育需1-2個月(Corbet 1999)，推估無霸勾蜓生活史屬於半化性(semivoltine)，即完成一世代需要2年時間。自然環境下，幼蟲受到所處環境影響，既使同時孵化的同齡群(cohort)，成長速率並不一致，如成長速率較快的*C. boltonii*與*C. dorsalis*世代時間為2年，成長速率較慢者為3年(Ferreras-Romero and Corbet 1999; Marczak *et al.* 2007)。據此，無霸勾蜓在野外的世代時間，除前述2年期程之半化性外，對於成長較慢者並無法排除3年的可能性，即某些個體或屬於部分化性(partivoltine)。

野外勾蜓科幼蟲頭寬測量，雌性後期

幼蟲(F-0至F-3)體型皆大於雄性(Ferreras-Romero and Corbet 1999; Lang *et al.* 2001)。無霸勾蜓以人工飼育方式結果，終齡(F-0)至終齡前1齡(F-1)的雌性幼蟲頭寬皆顯著大於雄性，但終齡前2齡(F-2)的雌性與雄性卻無統計上的顯著差異，顯示雌性幼蟲是在發育過程中漸漸大於雄性。雌性體型大於雄性有諸多假說，如無領域性的雄性成蟲體型較小，或較大體型的雌性有較高繁殖率(fecundity)等(Serrano-Meneses *et al.* 2007)。無霸勾蜓雌性幼蟲期(388.3±18.9日)顯著大於雄性(369.1±22.9日)，說明較大體型的雌性需要更長的發育時間。

勾蜓科幼蟲發育所需齡期數，Verschuren (1991)以野外幼蟲頭寬之指數成長模式估計*C. bidentata* Selys為15齡(包括原幼蟲期)，且成長速率較慢者可能會有16或17齡。本研究以實驗室人工飼育方式分析無霸勾蜓齡期數與頭寬關係，皆得出符合此指數成長關係。蜻蛉目幼蟲發育齡期數，受到遺傳與環境影響，甚至同一批卵也有齡期數變異(Corbet 1999; Okude *et al.* 2017)，本研究亦揭示無霸勾蜓具此變異性。由於15或16齡的無霸勾蜓終齡幼蟲體型無顯著差異，因此羽化與幼蟲體型的關係更勝於齡期數。換言之，無論終齡是15或16齡的幼蟲，皆能達到適當的羽化體型，即二者羽化體型閾值(threshold size)無異。至於多一個齡期數的無霸勾蜓是否如Verschuren (1991)猜測有較長發育期程，本研究顯示終齡為15或16齡的幼蟲，其幼蟲期並無統計上的顯著差異，可能二者期程

近似或有其他因素影響，亦待後續探討。

### 三、保育建議

室內飼育結果估計無霸勾蜓生活史約需2年，配合野外觀察等相關資料(Lieftinck *et al.* 1984; Wang 2000; Lin and Yang 2016)，推算終齡幼蟲主要於春季5月底前羽化，夏季為成蟲繁殖季節並以7月為高峰，秋季蟲卵孵化並於隔年春季發育為中等體型幼蟲，再於冬季成為終齡幼蟲並於翌年春季羽化。由於無霸勾蜓是台灣體型最大的蜻蛉目昆蟲，且生活史長達2年，無論是野外族群或各生活期棲地需求皆需關注保護。卵期棲地上，雌蜓以插秧式產卵，將卵產入溪流泥砂中，維持源水區水質、底質與週邊林相完整至關重要。潛埋底質的幼蟲亦需要適當粒徑的底質與長期且良好的水源，水域環境應避免不當施作，確保幼蟲有棲息與躲藏空間。雖然勾蜓科幼蟲食性廣泛(Bo *et al.* 2011)，但考量食餌大小，仍賴棲地內的食物網自然產生。成蟲棲地亦為溪流週邊森林，藉此成長繁殖完成整個世代。因此，有關無霸勾蜓保育建議，除要降低對族群與棲地的人為干擾，更重要是維護生態系組成與功能的完整性，如此可使無霸勾蜓與生態系內的其他物種，乃至於整個生態系都能受到全面保護。

## 引用文獻

- Asahina, S. 1965. Notes on a small collection of the Odonata of Taiwan. Special Bulletin of Lepidopterological Society

- of Japan 1: 239-244. (in Japanese)
- Bo, T., S. Fenoglio, M. J. Lopez-Rodriguez and J. M. Tierno de Figueroa. 2011. Trophic behaviour of the dragonfly *Cordulegaster boltoni* (Insecta: Odonata) in small creeks in NW Italy. *Entomologica Fennica* 22(4): 255-261.
- Chen, Y.-F., S.-H. Shieh, P.-S. Yang and S.-C. Lin. 2019. Genetic diversity of the protected jumbo dragonfly *Anotogaster klossi* Fraser (Odonata: Cordulegastridae) in Taiwan. *Taiwan Journal of Biodiversity* 21(3): 109-120.
- Corbet, P. S. 1962. A biology of dragonflies. Witherby, London.
- Corbet, P. S. 1999. Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester.
- Corbet, P. S., F. Suhling and D. Soendgerath. 2006. Voltinism of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology* 9(1): 1-44.
- Ferreras-Romero, M. and P. S. Corbet. 1999. The life cycle of *Cordulegaster boltoni* (Donovan, 1807) (Odonata: Cordulegastridae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia* 405: 39-48.
- Futahashi, R. 2011. A revisional study of Japanese dragonflies based on DNA analysis (1). Tombo, Fukui 53: 67-74. (in Japanese)
- Karube, H. 2012. Vietnamese Odonata collected in 1992-2003 survey. III. Cordulegastridae, genus *Anotogaster* with note on the its systematic grouping. Tombo, Fukui 54: 55-69.
- Karube, H., R. Futahashi, A. Sasamoto and I. Kawashima. 2012. Taxonomic revision of Japanese Odonate species, based on nuclear and mitochondrial gene genealogies and morphological comparison with allied species. Part I. Tombo, Fukui 54: 75-106.
- Kiyoshi, T. 2008. Differentiation of golden-ringed dragonfly *Anotogaster sieboldii* (Selys, 1854) (Cordulegastridae: Odonata) in the insular East Asia revealed by the mitochondrial gene genealogy with taxonomic implications. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 46(2): 105-109.
- Lang, C., H. Muller and J. A. Waringer. 2001. Larval habitats and longitudinal distribution patterns of *Cordulegaster heros* Theischinger and *C. bidentate* Selys in an Austrian forest stream (Anisoptera: Cordulegastridae). *Odonatologica* 30(4): 395-409.
- Lieftinck, M. A., J.-C. Lien and T.-C. Maa. 1984. Catalogue of Taiwanese dragonflies (Insecta: Odonata). Asian Ecological Society, Taichung.
- Lin, S.-C. and P.-S. Yang. 2016. An

- illustrated guide to the Odonata of Taiwan. Endemic Research Institute, Nantou. (in Chinese)
- Lohmann, H. 1993. Revision der Cordulegastridae. 2. Beschreibung neuer arten in den gattungen *Cordulegaster*, *Anotogaster*, *Neallogaster* und *Sonjagaster* (Anisoptera). *Odonatologica* 22(3): 273-294.
- Lutz, P. E. and A. Rogers. 1991. Thermal effects on embryonic development in four summer species of Libellulidae (Anisoptera). *Odonatologica* 20(3): 281-92.
- Marczak, L. B., J. S. Richardson and M. C. Classen. 2007. Life-history phenology and sediment size association of the dragonfly *Cordulegaster dorsalis* (Odonata: Cordulegastridae) in an ephemeral habitat in southwestern British Columbia. *The Canadian Field Naturalist* 120(3): 347-350.
- Norling, U. 1984. Life history patterns in the northern expansion of dragonflies. *Advances in Odonatology* 2: 127-156.
- Okude, G., R. Futahashi, M. Tanahashi and T. Fukatsu. 2017. Laboratory rearing system for *Ischnura senegalensis* (Insecta: Odonata) enables detailed description of larval development and morphogenesis in dragonfly. *Zoological Science* 34(5): 386-397.
- Palacino-Rodriguez, F., D. A. Palacino, L. Rache-Rodriguez, A. Corderp-Rivera, A. C. Penagos and L. Lamelas-Lopez. 2018. Larval development and behavior of *Rhionaeschna marchali* Rambur (Anisoptera: Aeshnidae) under captivity conditions. *International Journal of Odonatology* 21(1): 55-70.
- Piersanti, S., M. Reborá, G. Salerno, A. Cordero-Rivera and F. Frati. 2015. A method for rearing a large number of damselflies (*Ischnura elegans*, Coenagrionide) in the laboratory. *International Journal of Odonatology* 18: 125-136.
- Pilon, J.-G. and M. J. Masseur. 1991. The effect of temperature on egg development in Zygoptera: a preliminary discussion. *Advances in Odonatology* 2: 177-193.
- Rice, T. M. 2008. A review of methods for maintaining odonate larvae in the laboratory, with a description of a new technique. *Odonatologica* 37(1): 41-54.
- Schutte, C. 1997. Egg development and early instars in *Cordulegaster boltonii immaculifrons* Selys: a field study (Anisoptera: Cordulegastridae). *Odonatologica* 26(1): 83-87.
- Serrano-Meneses, M. A., M. Azpilicueta-Amorin, T. Szekely and A. Cordoba-

- Aguilar. 2007. The development of sexual differences in body size in Odonata in relation to mating systems. *European Journal of Entomology* 104(3): 453-458.
- Van Gossum, H., R. Sanchez and A. Cordero-Rivera. 2003. Observations on rearing damselflies under laboratory conditions. *Animal Biology* 53(1): 37-45.
- Verschuren, D. 1991. Phylogenetic significance of antennal growth patterns at two levels of dragonfly taxonomy: the example of *Cordulegaster* (Anisoptera, Cordulegasteridae). *Odonatologica* 20(3): 321-331.
- Wang, L.-C. 2000. Dragonflies of Taiwan. Jernjern Company, Taipei. (in Chinese)
- Yang, P.-S. 1998. Review on the development of insect conservation, endangered and rare insects in Taiwan. *Taipei Zoo Bulletin* 10: 57-78. (in Chinese)
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4<sup>th</sup> ed. Prentice-Hall, London.

