

陽明山國家公園管理處研究生計畫

陽明山青斑蝶生物學與生殖發育之研究

Studies on the Development and Reproductive of the *Parantica*
sita niponica (Moore) in Yangmingshan National Park

學校：臺北市立教育大學環境教育與資源研究所

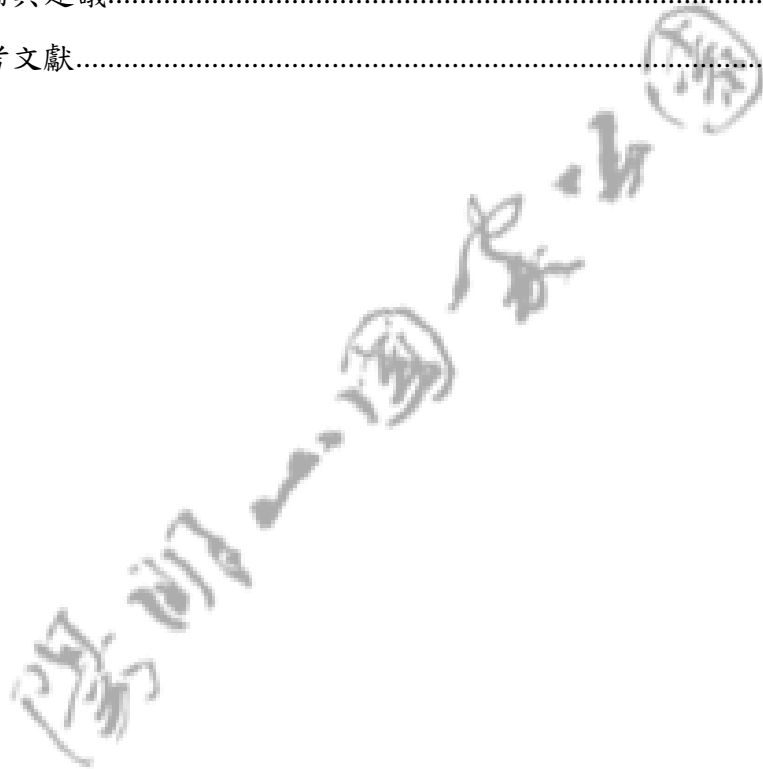
指導教授：陳建志 老師

學生：唐錦淇

中 華 民 國 101 年 7 月 31 日

目次

一、研究背景與動機.....	3
二、研究流程及目的.....	5
三、陽明山環境描述.....	7
四、青斑蝶之研究回顧.....	9
五、研究方法與步驟.....	17
六、結論與建議.....	20
七、參考文獻.....	37



一、研究背景與動機

昆蟲在地球上具有龐大的生物量及高物種豐富度，其生活史演替快速、食性甚廣，且能廣泛棲息於不同的生態環境，對於維繫生態系平衡，昆蟲扮演極重要之角色，不論是植物的傳粉媒介、自然中的食物鏈及食物網、人類使用所帶來的經濟價值等，昆蟲對於環境及人類生活的影響，實有不容取代的地位（楊平世、吳文哲、洪淑彬，1996；徐堉峰，2002）。蝴蝶在臺灣一直是十分受到關注的昆蟲，分類學進展較其他類群透徹，幼生期生態和地區性蝶類的調查上，近年來也持續的累積資料，雖然如此，仍有許多蝶種的特殊生態習性，其形成原因尚未為人所知，值得進行更深入的研究。

斑蝶亞科(Danainae)的蝴蝶在世界分布約有150種，主要分布在熱帶地區，在亞洲地區的分化程度最高(Ackery, 1984)，部份種類的族群具有特殊的群聚現象，最有名的當為北美洲溫帶地區的帝王斑蝶(*Danaus plexippus*)群聚越冬現象(Brower, 1995)；而在臺灣地區，青斑蝶(*Parantica sita nipponica*)也有特殊的生態行為：每年春末於陽明山國家公園大屯山區青斑蝶類的大發生(outbreak)和島內移動行為，在臺灣和日本間也有青斑蝶族群交流的現象發生。

陽明山國家公園位於臺灣最北端之富貴角海岸與臺北盆地間，全區以大屯火山群為主，複雜的地形加上冬夏氣候常受季風的影響，帶來豐沛的雨量，使海拔高度200公尺到1,120公尺的土地上，分布十分多樣的植物群落，包括高草原、矮草原、水生植物群落、暖溫帶常綠闊葉林與亞熱帶雨林，呈現壓縮型的生態體系，並孕育著豐富的動植物資源（游登良，2002）。

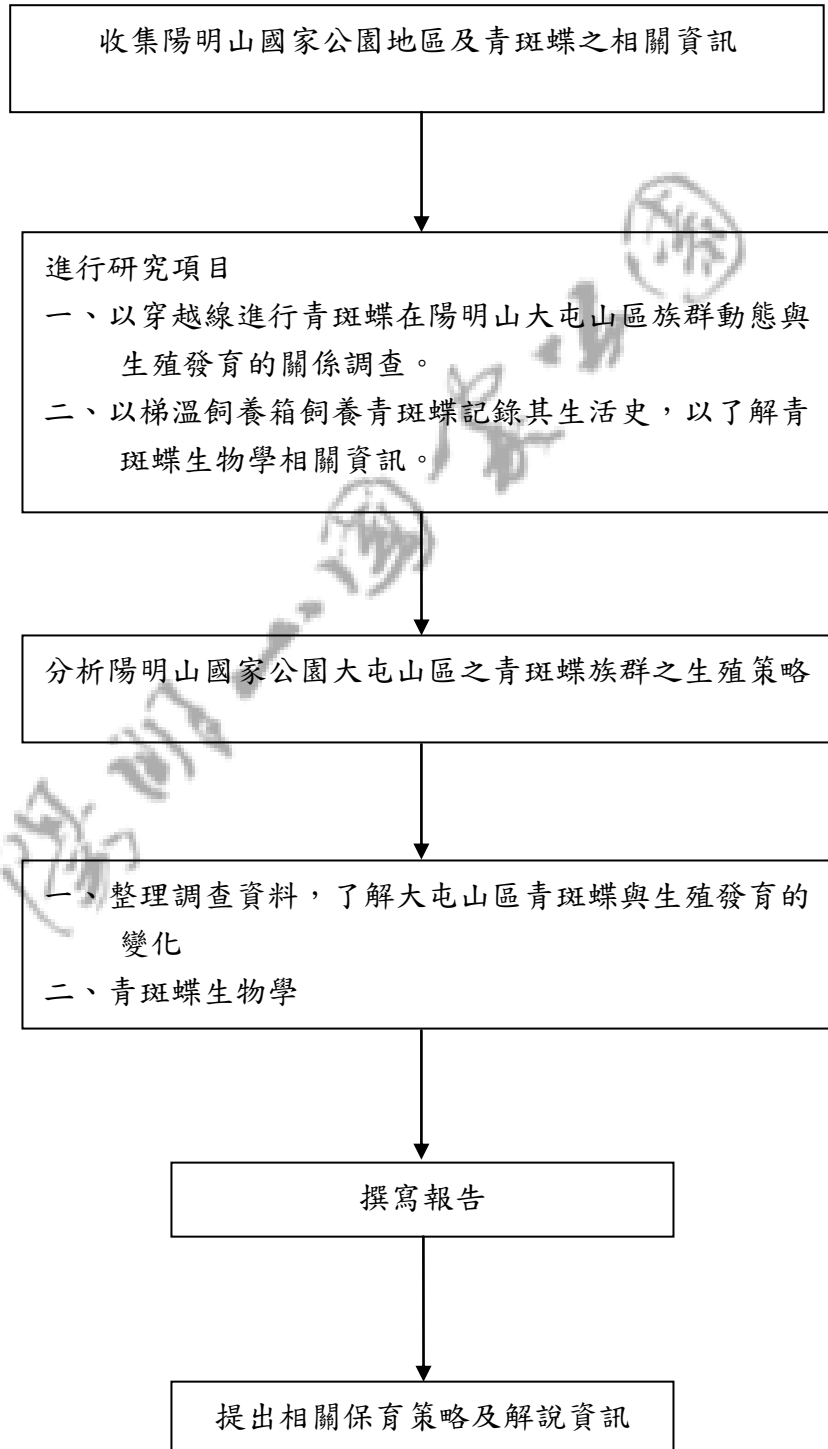
蝴蝶是陽明山國家公園區內重要的動物資源之一，根據調查全境內共有9科151種蝶類，其中斑蝶亞科有12種，泛稱為青斑蝶類的種類則有3屬6種（楊平世、李俊延、李良基、李昌威、陳常卿，1987；魏映雪，1991）。其中青斑蝶為臺灣地區全島平地到中海拔山地，一年四季都可見到的成蝶，在陽明山國家公園大屯山及七星山一帶的分佈亦相當普遍。在陽明山國家公園每年的3至5月間及11月至翌年1月間，青斑蝶會出現兩次明顯的繁殖期，此時可在寄主植物臺灣牛蒡菜(*Marsdenia formosana*)上觀察到十分穩定的青斑蝶幼生期族群，成蝶在6月份大發

生季節時族群會驟增，7月份之後陽明山地區的青斑蝶成蝶則大量減少。大發生期間青斑蝶有與其它斑蝶類群聚發生現象，常隨著氣流上飛聚集在各山頂草原區，吸食盛開的島田氏澤蘭(*Eupatorium shimadai*)、野當歸(*Angelica dahurica*)及南國薊(*Cirsium japonicum*)等蜜源植物，連續花期對大屯山區訪花昆蟲生態的影響很重要，聚集的青斑蝶類數量最多可達10萬隻以上，此壯觀景象是臺北盆地最具特色的生態景觀之一（魏映雪、楊平世，1990；陳建志，2007）。

本研究以陽明山國家公園大屯山區為研究範圍，針對大發生期間青斑蝶生殖發育的變化進行研究，並建立青斑蝶之基礎生物學資料，了解其生活史與溫度生長發育的關係影響，希望能找出影響其族群生態的關鍵因子，提出保育策略並應用於展示教育及導覽解說。

二、研究流程及目的

本研究之流程如圖1所示：



本研究旨在建立青斑蝶之生物學基本資料，並研究青斑蝶於陽明山國家公園大屯山區族群大發生及其與生殖發育的關係，探討青斑蝶在環境變化下所選擇的適應生存機制。本研究之研究目的如下：

研究目的

- (一) 探討陽明山大發生期間青斑蝶生殖系統發育的情形。
- (二) 探討陽明山青斑蝶大發生後族群的生殖機制。
- (三) 建立青斑蝶生活史資料。

三、陽明山國家公園環境描述

地理位置

陽明山國家公園位於臺灣最北端之富貴角海岸與臺北盆地間，以大屯山、七星山等火山群為中心向四方擴展，東至磺嘴山與五指山東側坡地，西至烘爐山與面天山西側坡地，北為竹子山，南至紗帽山南側面積共約一萬公頃。涵蓋了臺北市士林、北投兩區及新北市的萬里、金山、石門、三芝和淡水等鄰海鄉鎮之內陸山地（王鑫，1983）。

地形與地質

陽明山國家公園主要環境為山坡地帶，大部分地區之海拔高度均在500公尺以上。大屯山約在50萬年前形成，地質景觀豐富，大屯火山群是由更新世時期噴出的安山岩熔岩流、火山灰和火山碎屑等，構成的火山岩體，火山噴發作用造就出約二十座的火山丘和火山錐體，現今局部火山仍有火山口、火山錐、火口湖地形。山形呈錐形南北走向，主峰海拔1092公尺，四周坡度頗大，因河流的切割產生許多溪谷，其頂部有4個小山頭，圍繞中央低窪濕地，即大屯坪。大屯火山區主要包括大屯群峰、面天山、向天山、菜公坑山等，菜公坑山為大屯主峰北伸支稜之上的寄生錐形火山，海拔高度886公尺。鐘狀的面天山海拔高度977公尺，與向天山構成一馬鞍形火山，頂部西側有一完整漏斗形噴火口，即向天池。大屯南峰為一錐形火山，頂部無明顯噴火口，火山體西側被一斷層切過。七星山海拔1120公尺，為陽明山地區最高峰，年代也最新，這些火山岩覆蓋在中新世的沉積岩盤上，金山、崁腳兩大斷層以東北—西南方橫貫大屯火山群，河流均呈放射狀流入海或匯流至基隆河及淡水河。（王鑫，1983；林俊全、姜壽浩、呂理昌，2003）

氣候與生物

陽明山國家公園之氣候屬於濕潤副熱帶氣候，全年受盛行季風所控制，受到緯度、水陸分布、季風、高度及地形等因子影響，局部地區微氣候變化相當明顯。主要降雨來源包括有東北季風、颱風、夏季雷陣雨及梅雨。在陽明山地區，冬夏氣候常受季風的影響，冬季（12~2月）東北季風沿著迎風面之河谷上升至雲而降

雨，故東北側坡冬季時多為陰雨濕冷之天氣，而西南側坡地則位於季風被風之處，受到的影響較東北側小且氣候也較佳；夏季（6~8月）西南季風盛行，午後旺盛的對流加上地形抬升作用，會有短暫雨勢的發生，而梅雨期（5月中旬至6月中旬）也會為陽明山帶來大量的豪雨。

陽明山地區顯著的季節性變化，加上地形複雜和富含硫質的酸性土壤，雖然局部地區仍受後火山作用的影響，形成具有獨特的火山生態系，再加上地形和坡向等微環境之多樣化，使得海拔距離200公尺到1,120公尺的土地上，分布有高草原、矮草原、水生植物群落、暖溫帶常綠闊葉林與亞熱帶雨林，孕育著豐富的動植物，保存有相當高的生物多樣性（陳文恭、蔡清彥，1983；游登良，2002）。

四、青斑蝶之研究回顧

(一) 青斑蝶的分類與地理分布

青斑蝶在分類上屬於(濱野榮次, 1987; 徐堉峰, 1999) :

動物界(Animalia)

截肢動物門(Arthropoda)

昆蟲綱(Insecta)

鱗翅目(Lepidoptera)

蛺蝶科(Nymphalidae)

斑蝶亞科(Danainae)

青斑蝶屬(*Parantica* Moore)

學名: *Parantica sita nipponica* (Moore)

英名: the chestnut tiger

*Parantica*屬名最早由Moore所提出 (Heppner & Inoue, 1992), 其中*P. sita*是由Kolla於1844所發表, 該種過去並有數個同物異名, 包括*P. tytia* (Gray, 1846)、*P. loochooana* (Moore, 1883)、*P. ethologa* (Swinhoe, 1899)、*P. tira* (Fruhstorfer, 1899); 本種模式標本的原產地在印度; *ssp. nipponica*種最初於1883年發表以「*Caduga nipponica*」的學名由Moore所命名(Moore, 1883), 模式標本的原產地在日本。

青斑蝶是斑蝶類中分布最偏北的種類之一(Morishita, 1985)。*P. sita*可分為四亞種, 臺灣地區的青斑蝶族群屬於亞種*ssp. nipponica*, 是青斑蝶中分佈緯度最高的亞種, 分布於臺灣、琉球、日本、韓國等地, 與日本的青斑蝶屬於同一個亞種(徐堉峰, 1999)。

在陽明山國家公園的的青斑蝶類, 包括有*Parantica*屬的青斑蝶、小青斑蝶(*Parantica melaneus swinhoei* Moore)、姬小紋青斑蝶(*Parantica aglea maghaba* Fruhstorfer); *Tirumala*屬的小紋青斑蝶(*Tirumala septentrionis* Butler)、淡小紋青斑蝶(*Tirumala limniace* Cramer)及*Ideopsis*屬的琉球青斑蝶(*Ideopsis similes* Linnaeus)六種為主。

(二) 青斑蝶的生物學

青斑蝶幼生期於25°C下生活史為：卵期3天，幼蟲期13天，蛹期8天（楊平世等，2001）。往昔研究顯示（表1），在各12小時的白日與黑夜交替下，紀錄青斑蝶不同時期在不同溫度下生長所需的時間，顯示出在溫度越低的情況下，青斑蝶還是能存活成長，只是所需的時間相較於高溫的生長環境，相對的是需要更多的時間(Hirai and Ishii, 1997)。

表1 青斑蝶生活史各階段在不同溫度下生長平均天數

condition	egg	larva	pupa	total
15°C	12.2	40.6	27.0	79.8
20°C	7.5	23.7	15.1	46.3
25°C	5.4	18.5	10.7	34.6

12L（光照）/12D（黑暗） 單位：天（Hirai and Ishii, 1997）

青斑蝶的卵為白色或淡黃色，呈紡錘型或砲彈型，表面尚有淺淺的縱紋隆起約十四條，幼蟲齡期共有五期（徐堉峰，1999）。幼蟲頭殼黑色，中胸與第八體節各有一對細長肉質突起，一齡幼蟲胸、腹部白色與褐色相間；二齡胸、腹部為黃色，第1~5附節為紫黑色，間有白色斑點；三齡以上肉質突起為紫黑色與灰黑色相間，每一體節兩側各有一黃色斑塊；而蛹為懸蛹，呈現翡翠綠色，具散生銀白斑點，第三腹節背緣有帶狀黑點排列；成蝶展翅寬約8~10公分，前翅底色為黑色，後翅為暗褐紅色，翅上具有青白色斑塊，故名「青斑」，腹部呈灰黑色，雄性成蝶於左右後翅腹面末端近體側處，有一圓形黑色斑，稱為「性斑」（李俊廷，1990；魏映雪，1991；楊平世等，2001）。

青斑蝶以蘿藦科(*Asclepiadaceae*) 為主要寄主植物（楊平世，1990），蘿藦科為多年生灌木、草本或爬藤植物，分布於熱帶與溫帶地區，其包含有臺灣牛蒡菜(*Marsdenia formosana*)、絨毛芙蓉蘭(*Marsdenia tinctoria*)、鷓鴣蔓(*Tylophora ovate*)、毬蘭(*Hoya carnosa*)、牛皮消(*Cynanchun* spp.)、羊角藤(*Gymnema alternifolium*)，由於其植物體多含有有毒的乳汁而被統稱為乳草(milkweed)，乳汁中含有奮心配糖體(cardiac glycosides or cardenolides，簡稱CGs)，可導致腦部控制嘔吐的中心被活化，甚至引起死亡的一種心臟毒（魏映雪，1991），而青斑蝶主要是以最前

者臺灣牛蒡菜為主要寄主植物。

臺灣牛蒡菜分布在臺灣全島中、低海拔森林中的半開闊地、灌叢中或林緣，具有白色有毒乳汁（楊平世，1990）。青斑蝶具有毒性的主要來源是來自於具有毒性的蘿藦科寄主植物，不過幼蟲在攝食這些植物時會避開以避免遭受毒害，雖然青斑蝶是靠寄主植物累積產生毒性，但並不會影響幼蟲取食與生長，幼蟲在取食時仍會避開葉脈的汁液，並能將植物的毒素蓄積在體內（李大維，2005），並利用作為防禦天敵的武器，在幼蟲經變態的過程中而轉移到蛹及成蟲期，蘿藦科有毒的特性能讓青斑蝶避免被捕食者再次被補食。

蜜源植物方面主要以菊科(Compositae)中的澤蘭屬(*Eupatorium*)為主，青斑蝶除了從花蜜中獲得能量外，其中更含有一群統稱為 pyrrolizidine alkaloids(PAs)的嘧啶型植物鹼，為與能量無關的植物次級代謝物質，這些嘧啶型植物鹼為合成性費洛蒙的重要成份，主要是引誘雄蝶吸食作為雄性費洛蒙的主要原料。PAs 由雄蝶分解形成斑蝶素(Danaidone)和相近的斑蝶費洛蒙，儲存於毛筆器(hairpencils)或翅上的發香鱗片，這種發香構造主要功能是促進雄蝶向雌蝶的求偶，其次是用來防禦，青斑蝶的這種食性被稱為嗜植物鹼性(Pharmacophagy)（Ackery，1984；楊平世，2001）。

在青斑蝶的成長階段中，外表型態上都表現出具警告意味的鮮明彩，以幼蟲在軀體上由明顯的黃、白、黑色的條紋或斑塊所構成的警戒色，鮮豔的對比條紋和斑點來說，鮮明醒目的軀幹，讓斑蝶的幼蟲不需要躲藏或是偽裝，而蛹表面的金屬色斑以及成蝶的淡青色斑紋，也被認為具有相同的警戒效果，具有警告補食者的防禦機制，以上都是青斑蝶在演化上為了避免讓捕食者易於辨識並迴避的各種防禦機制（楊平世，2001；李大維，2005）。

（三）青斑蝶族群的大發生與移動

臺灣蝴蝶的分布及地域性蝴蝶相的形成受到生物性因子與非生物因子之限制，前者包括如幼蟲的寄主植物或天敵生物，後者包括如溫度、溼度和雨量等氣候因素。臺灣經由長期造山運動所形成的高山地形，顯著的高度落差影響氣候的變化，讓臺灣蝴蝶相的多樣性產生更深遠的影響。

青斑蝶在臺灣全島由平地至高海拔 3000 公尺山地均可見到本種，蘭嶼及綠

島也有觀察紀錄（徐堉峰，1999），全年皆可記錄到成蝶活動，明顯與上一層記載的青斑蝶分佈有所差別，是否顯現出早期的青斑蝶族群是不具移動性的，值得深入探討。在臺灣淺山之熱帶雨林中常出現青斑蝶類群聚大發生的活動現象，種類包括青斑蝶、小青斑蝶、姬小紋青斑蝶、小紋青斑蝶、淡小紋青斑蝶、琉球青斑蝶等（何健鎔、顏聖紘，2005）。

在臺灣本島內觀察到的青斑蝶族群有季節性和區域性的數量差異，季節的變化包括春末夏初在北部大屯山區大量發生的青斑蝶族群，到了夏季中旬，族群逐漸往中南部出現，原本6月族群個體數極少的南橫地區，到了7月中澤蘭開花後大量出現。而冬季全島之青斑蝶數量皆偏低，成蝶多出現在東部山谷（林唯穎，2003）。從區域來看，在某些期間青斑蝶的族群數量會明顯突然增加，如臺灣北部主要出現於五至八月，南部則以秋冬兩季較多，都會有青斑蝶大量出現。

陽明山國家公園大屯山及七星山頂附近的青斑蝶和其他斑蝶類的群聚大發生(outbreak)，為最具代表性的族群群聚現象，被視為臺北盆地最具特色的生態景觀之一（陳建志，2008）。在大屯山地區每年五、六月份是青斑蝶大發生期，成蝶數量可達數萬至數十萬隻，隨處可見的青斑蝶類大量聚集吸食盛開的澤蘭、野當歸及南國薊等蜜源植物，其中島田氏澤蘭是青斑蝶大發生時期最主要的蜜源植物，青斑蝶類族群數量的變動，與大屯山區每年澤蘭的連續花期間有直接的相關，群聚現象會隨著蜜源植物的開花期的長短而有同步消長的現象（魏映雪，1995；內政部營建署玉山國家公園管理處，2008）。

陽明山面天山周圍與其大屯山間的林地更是青斑蝶最重要的繁殖地，在二子山區每年都會有春季（3~5月）與冬季（11~2月）兩次明顯的繁殖期，前者的繁殖期可產生1~2世代，其中4月下旬後就會有新舊母蝶同時產卵，這也成為6月新鮮青斑蝶大發生的原因，故大量外形完整新鮮青斑蝶的聚集，不可能是外來長途飛行遷入，否則蝴蝶的翅膀必有破損或鱗片脫落而退色。後者產卵量不比春季多，從10月起，於大屯山區寄主植物臺灣牛蒡菜生長區內，開始觀察到較多的卵與幼蟲數量，但隨著可在1月份後同樣有新舊母蝶一起產卵的現象，並同時可產生1~2世代，本區域內的青斑蝶族群在寒冬中幼蟲仍正常發育，一部份以幼蟲或卵的形式越冬。7、8月之後，大屯山區可見的青斑蝶大量減少，繁殖地臺灣牛蒡菜上的卵與幼蟲數量僅可見到剩下的少數個體，僅能繁殖0~1世代，亦少有大發生期高

飛盤旋的飛行方式，多近於地表植被或於林下環境飛行（楊平世等，2001；內政部營建署玉山國家公園管理處，2008）。

關於青斑蝶的移動情形，在臺灣中部玉山山脈和阿里山山脈交接的玉山國家公園塔塔加鞍部，每年9~11月份也可觀察到大量的青斑蝶，隨著氣流的上升，從水里方向往南飛越塔塔加鞍部往楠梓仙溪方向飛去，要到南部的避風山谷越冬（內政部營建署玉山國家公園管理處，2008），其中也包括紫斑蝶類，在數量的變化來說，青斑蝶主要在每年11月前後過境塔塔加鞍部的青斑蝶數量會增加。臺灣北海岸也有青斑蝶沿著沿岸地形隨氣流移動，春天隨季風或氣流散開後，飄飛到臺灣北海岸，所以在春天可看到北海岸有青斑蝶沿著沿岸地形隨氣流移動（吳東南，2001），由此推測青斑蝶是以多樣化的方式進行越冬行為。

（四）日本與臺灣間的青斑蝶

過去針對青斑蝶族群遺傳所進行的研究指出，臺灣日本之間青斑族群存在頻繁的基因交流，並推測臺灣與日本兩地區之青斑蝶族群間具高頻度的遷徙現象，也有研究證實日本的青斑蝶在日本國內是具有季節性的遷徙現象，會隨著季節的氣流變化而互相交流（林唯穎，2003）。

日本青斑蝶在每年4~6月隨西南季風朝北移動，7~8月間新生世代在高緯度或高海拔地區發生，並在9~11月間利用東北季風往南移動，雌蝶在日本南方產卵，通常利用幼蟲越冬，成蟲在翌年春天羽化（佐藤英治，2007）。1980年之前日本就發現青斑蝶具有在低溫期時活動於低海拔地區，高溫期活動於高海拔地區的垂直移動的現象。同時也有學者發現青斑蝶有南北移動的行為，在不同季節活動於不同緯度地區，但研究僅只於地區性的分佈與生態記錄（李信德，2002；陳建志，2006）。

為了證實青斑蝶的移動行為，日本在蝶類專家福田晴夫領導下進行青斑蝶標放，在陸續捕獲的青斑蝶當中發現其有南北移動的現象，因此推論青斑蝶在秋季以後會隨著東北季風往南移動，到琉球群島或臺灣等地越冬並繁殖，到翌年春天後代再隨著西南氣流往北移動（陳建志，2006；陳建志，2007）。但在臺灣的青斑蝶大發生和移動現象，在傳統方式的標記再捕資料並無記錄顯示青斑蝶的移動有其方向性與季節性，或許在臺日間的青斑蝶族群是單純的族群擴散，並未有方

向性（林唯穎，2003），為了證實青斑蝶在臺灣的移動行為，自1997年起臺灣學者便與日本間進行青斑蝶標放的合作研究，雖然標放再捕獲的機會不高，但在臺灣本島及與日本間還是有青斑蝶被再次被捕獲，截至目前為止，國內標放在捕獲的紀錄有2例，臺灣、日本間青斑蝶標放再捕獲紀錄在北上和南下分別有4例和9例，夏季時臺灣青斑蝶隨著西南氣流北上日本，其中以雄蝶為主，移動的距離大約都在1500公里左右；冬季時青斑蝶也為隨著強盛的東北季風從日本南下到臺灣。而在2010年更有最新的一例青斑蝶再捕獲紀錄，詳細紀錄如下：

- 標識：アキバ 10/11 KAY715
- 性別：♂
- 標識日：2010年10月11日
- 標識者：小松佳代
- 標識地點：高知県香美市土佐山田町逆川林道
- 再捕獲地：臺東縣蘭嶼鄉中橫公路
- 再捕獲日：2010年11月20日
- 再捕獲者：桜井廣二
- 再捕獲距離：1700Km

（五）生殖發育

鱗翅目蝶類生殖構造，主要可分為外生殖器(external genitalia)包括抱腹器(sacculus)、交尾器、產卵器，內生殖器官(internal organs of reproduction)包括精巢(testes)、輸精管(vas deferens)、卵巢(ovaries)、輸卵管(lateral oviduct)兩大部分。前者專門用於交配、產卵，構造具有形態上的高多樣性及重要的分類價值；後者用於產生雌、雄個體的配子，並提供合適的受精場所。雄性生殖系統包括一對精巢和一對輸精管（圖2），內部生殖器官在幼蟲的階段開始發育，最終齡可以被觀察到，雄性生殖器官的發育會在蛹期有巨大的改變，產生成體的生殖器官。一對輸精管會從癒合的精巢延長，精巢也是由許多精巢小管所組成，雄蝶之精巢中的輸精管發育成熟後，後端會膨大成儲精囊並移至射精管(ejaculatory duct)，精子成熟後即行交配（Barker. & Herman, 1976; John, 1987）。

雌性生殖系統位於身體腹部兩側有一對卵巢，雌性內部的生殖器官要接近蛹

期時才易被觀察到。每對卵巢連接四個微卵管，每個微卵管都更進一步的被細分為原卵區(germarium)、中央的卵黃部(vitellarium)和後面的卵柄(pedicel)。原卵區頂端之生殖原質區(distal germarium)含有卵原細胞(oogonia)可產生卵母細胞(oocytes)，當卵母細胞生長時，核體積也隨之增大，卵母細胞的出現顯示生殖狀況，其發育後膨大的卵從中央的輸卵管傳下來，與中央輸卵管和交尾囊連結，一旦儲精囊中的精子在中央輸卵管持續到受精囊便可儲存直到產卵 (John, 1987；Gullan & Cranston, 1999；關崇智，2004)。

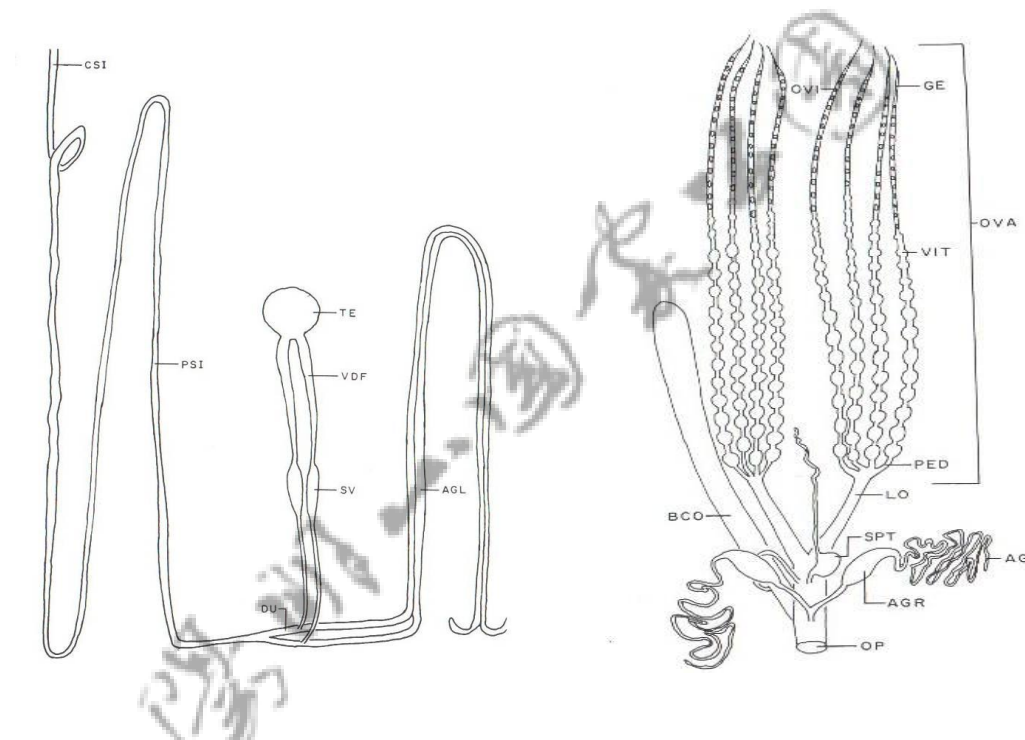


圖 2 Reproductive organs of male and female. (John, 1987)

SV 儲精囊(seminal vesicles)、DU 雙重分支(duplex)、AGL 副線(accessory glands)、PSI 初級濾泡(primary simplex)、CSI 表皮濾泡(cuticular simplex)。

OVA 卵巢 (ovaries)、GE 原卵區 (germarium)、VIT 中央的卵黃部 (vitellarium)、PED 後卵柄 (pedicel)、LO 側輸卵管 (lateral oviduct)、MO 中央的輸卵管(median oviduct)、SPT 儲精囊 (spermatheca)、LAG 瓶狀囊 (lagena)、UT 橢圓囊 (utriculus)、SPG 受精囊腺 (spermathecal gland)、AGR 副性腺儲存器(accessory gland reservoir)、OP 生殖孔(ovipore)、OB 交尾孔(ostium bursae)、BC 交尾囊(bursa copulatrix)、ED 輸精管(seminal duct)。

關於雌蝶之生殖發育，曾有研究針對臺灣臺東地區進行斑蝶類蝴蝶越冬生態調查，使用標記再捕法調查群落結構與數量，並進行個體解剖紀錄翅長、全蝶濕、乾重與脂肪體乾重，並指出越冬期間初期的斯氏紫斑蝶、圓翅紫斑蝶、小紫斑蝶及小紋青斑蝶之儲精囊皆有逐月比例增加（許佳榕，2007）。還有針對越冬圓翅紫蝶，進行溫度、光週期及營養條件對卵巢發育影響之研究，從解剖觀察雌蝶卵母細胞平均發育面積，指出圓翅紫斑蝶生殖滯育會隨著越冬時間而有逐漸減弱的趨勢，腹重也有顯著下降趨勢，而其腹部重量、卵母細胞平均面積與精英數三者之間無顯著相關，其中光週期對於卵巢發育沒有影響，並針對圓翅紫斑蝶的交尾囊及精英進行形態描述（洪素年，2009）。

五、研究方法與步驟

本研究選擇陽明山青斑蝶作為研究材料，調查青斑蝶在陽明山年度的族群動態、行為模式，透過定期採樣解剖，了解陽明山的青斑蝶生殖發育的變化。記錄雌蝶卵巢發育變化，雄蝶儲精囊的發育使用狀況，釐清青斑蝶在大發生期間生殖器官的發育。若有雌蝶已受過交配，則再記錄交尾囊中的精夾數量，確認雌蝶的交配狀況。

研究範圍選定陽明山國家公園大屯山地區之大屯山主峰車道、菜公坑山步道2條主要代表路線，進行青斑蝶的調查與採樣。路線說明如下（圖3）：

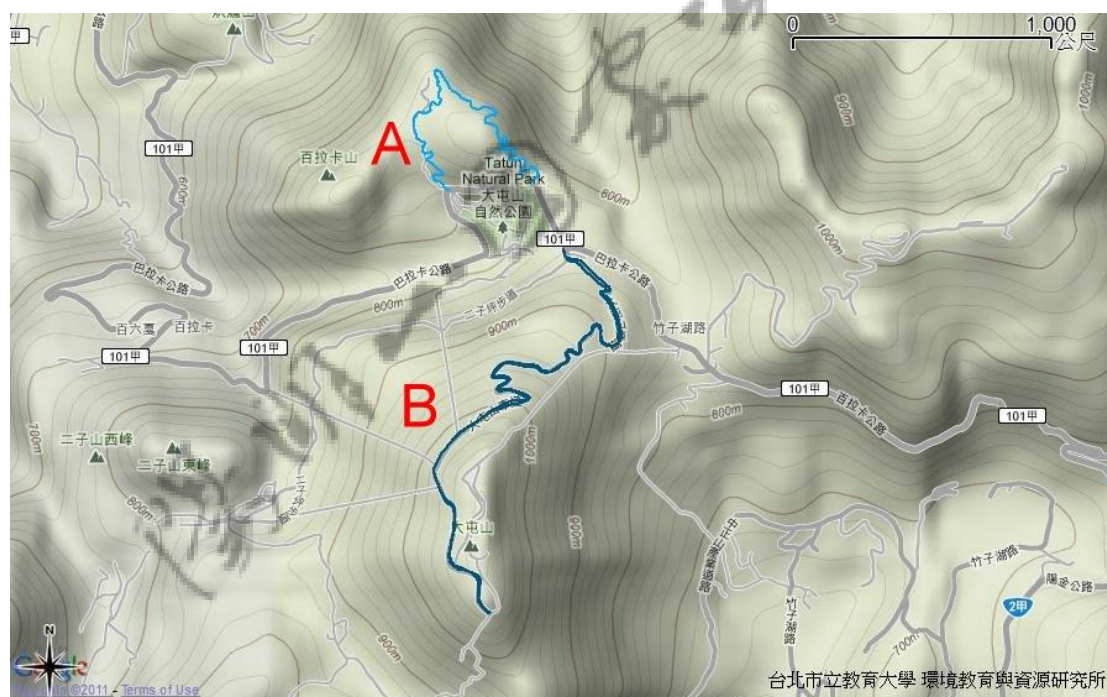


圖3 本研究陽明山大屯山地區穿越線位置圖（A）菜公坑山步道（B）大屯山主峰車道（修改自Google）。

本研究在前述的大屯山地區選定的2條穿越線進行調查，調查時間從2011年4月至2012年3月，調查期間依據青斑蝶大發生之狀況而調整調查頻率，於2011年4~7月每月進行4次調查，2011年8月至2012年3月每月進行1次調查，並選擇晴至晴時多雲之天況下進行調查，如遇天氣狀況不符合調查條件，則順延至隔天進行調查，並記錄各穿越線之氣溫(°C)、照度(Lux)、相對溼度(%)及風速(m/sec)。

調查時間分別為上午9時開始，以穩定的步伐前近，每隔1小時測量一次微氣象資料。內容記錄青斑蝶的行為隻次，行為之判定標準定為吸蜜、吸水、腐食、休息、曝曬、飛翔、巡弋、追逐、求偶、交尾、產卵11種行為定義，並加以記錄（陳建志，1996），以捕蟲網加以捕捉標放，測量青斑蝶的前翅長、新鮮度、生殖孔封閉與否，並進行個體採樣，每樣區分別採集3隻雌蝶及雄蝶樣本，進行生殖器官解剖及觀察，青斑蝶雌蝶則觀察交尾囊並記錄精英數，雄蝶觀察其輸精管的發育狀況(John, 1987)，以釐清青斑蝶生殖器官的發育變化。

青斑蝶雌蝶生殖發育變化，參考相關生殖文獻(Barker. & Herman,. 1976; John, 1987; Gullan & Cranston, 1999 ; 關崇智, 2004; 許佳榕, 2007; 洪素年, 2009) 分為以下4個階段(表2):(I) 微卵管無發育期：連接輸卵管之兩對四條微卵管呈絲狀無發育 (II) 脂肪增生期：微卵管尚未發育，腹部包覆器官之脂肪體逐漸增加 (III) 微卵管發育初期：微卵管末可見小串卵母細胞增加 (IV) 生殖成熟期：卵母細胞已發育成串，成熟之卵母細胞移至總輸卵管，準備受精排卵，或亦可見卵母細胞最外層已出現卵殼脊(redged chorion)。自第2階段開始，青斑蝶雌蝶之交配，除了從雌蝶腹部觀察交尾孔是否栓塞外，亦須觀察儲精囊內是否有無精英才可確認雌蝶是否交配，並以儲精囊中的精英數量來確認雌蝶曾交配過的次數，後續文章敘述皆已下表之各階段(Stage)來代表。

表 1 青斑蝶雌蝶發育階段表

	發育階段	脂肪體	卵母細胞	精英
Stage I	微卵管無發育期	X	X	X
Stage II	脂肪體增生期，微卵管仍不見，無發育	O	X	△
Stage III	微卵管發育初期，微卵管末可見小串卵母細胞	O	O	△
Stage IV	生殖成熟期，卵母細胞已發育成熟移至總輸卵管	O	O	△

註：O 代表可觀察到，X 代表未觀察到，△代表 Stage II~ Stage IV 視儲精囊交配與否，及所含精英數量。

並採回青斑蝶之母蝶，分別單獨置入網帳，放入臺灣牛蒡菜植株使母蝶產卵，每日固定時間從套網中採集剛產下之青斑蝶卵粒平均分裝置入30°C、25°C、20°C之梯溫生長箱飼養，光照12小時（12L：12D）之條件下，孵化為一齡幼蟲後，以單隻飼養方式置於透明飼養盒，每天採取相近厚薄之臺灣牛蒡菜葉片供其取食，觀察並記錄不同溫度卵的孵化率、各齡幼蟲期及蛹期發育天數、幼蟲化蛹率及蛹的羽化率。

再以統計軟體JMP 7進行獨立樣本T檢定，探討不同溫度下青斑蝶的生長是否具有顯著性差異，並使用卡方檢定，比較不同溫度下各幼蟲期差異機率。計算青斑蝶個幼蟲期發育起點溫度(C)、有效積溫(K)及探討溫度與發育速率關係。

六、結論與建議

第一節 結論

一、陽明山國家公園青斑蝶之生殖發育

自2011年4月至2012年3月，本研究以陽明山國家公園之大屯山及菜公坑山為樣區，共調查菜公坑山步道26次，大屯山車道31次，同時進行樣本採集。兩樣區全年共記錄青斑蝶685隻次，年度數量變化如圖4，2011年4月及5月份共紀錄48隻次（7.01%），青斑蝶老舊個體占37.5%，雌雄比例為75%：25%，僅從腹部外觀判定雌蝶有交配者，其有41.67%之雌蝶個體已交配，各蝶隻次之行為紀錄，以飛行占97.5%最高。6月份大發生期間青斑蝶數量共紀錄612隻次（89.24%），青斑蝶老舊個體占10.13%，大多為新鮮個體占89.87%，雌雄蝶比例中雄蝶所佔比率均在八成以上（82.32%），而雌蝶均為100%未交配之新個體，各蝶隻次之行為紀錄，以訪花占94.29%最高，且紀錄個體所訪花之植物皆為島田氏澤蘭。7月份之後所紀錄之青斑蝶數量大幅減少，2011年7月~10月共調查到25隻次（3.65%），青斑蝶老舊個體占52%，雌雄比例為63%：37%，雌蝶當中已有84%之個體已交配，各蝶隻次之行為紀錄，以飛行占71.43%最高。而2011年11月至隔年2012年3月所進行之調查，受東北季風造成之惡劣氣候狀況影響，並未有任何成蝶個體的調查紀錄。

比較陽明山鞍部等氣候資料及調查時所記錄之微氣候數據（表3），顯示鞍部測站6月份平均溫度為22.7°C，較4月份（15.74°C）與5月份（10.09°C）之均溫有明顯上升之情況，春末夏初之際溫度明顯回升，加上蜜源植物島田氏澤蘭大量綻放，使青斑蝶數量於6/15前後有明顯增加，夏季7月~9月穿越線之平均溫度為27.9°C，此時所調查之青斑蝶數量大幅減少。6月青斑蝶大發生，雄蝶所佔比例最高，此種狀況可能是受到雄蝶吸食之蜜源，島田氏澤蘭喜分布於大屯山車道之陽性開闊環境，並為合成性費洛蒙的重要成份嘍啞型植物鹼之主要來源（楊平世，2001），而雌雄蝶對於出現環境的偏好程度不同，雌蝶傾向於陰暗林下出沒並找尋寄主植物產卵之習性，亦可能為調查之雄蝶比例較高的因素之一。

陽明山大屯地區之青斑蝶雌蝶個體交配狀況，顯示4月及5月新舊個體中已有交配之個體，至6月中期開始青斑蝶大發生，記錄到的均是新鮮個體，雖然雄蝶所佔比例居多，但此時之雌蝶均為新鮮無交配之個體，至7月份後才有已交配各體出現，顯然青斑蝶於陽明山大發生時是沒有交配現象發生。

表 3 氣象局鞍部測站及穿越線調查平均溫度

	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar
鞍部測站	15.74	10.09	22.7	23.06	23.02	20.53	17.56	16.76	10.5	9.9	10.9	13.7
菜公坑山	23.01	25.31	25.50	27.53	25.45	27.95	22.50	20.50	17.66	11.50	12.10	15.26
大屯山	22.98	24.99	28.62	29.11	26.52	29.00	22.13	21.37	19.80	12.00	14.06	17.07

資料來源：交通部中央氣象局

註：菜公坑山及大屯山均為穿越線調查所記錄之平均溫度。

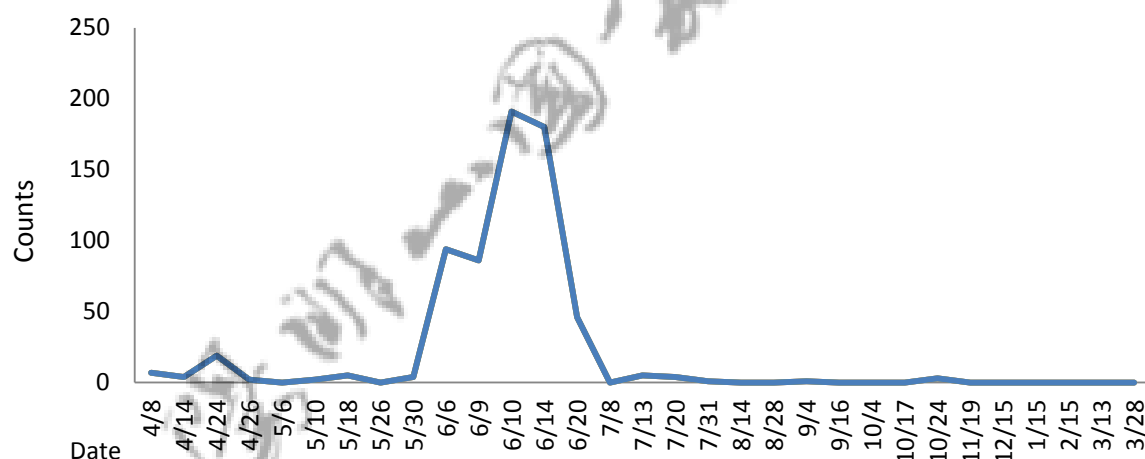


圖4 陽明山大屯山區青斑蝶年度數量變化

調查期間於陽明山同時進行之青斑蝶樣本採集，共採集94隻樣本，包括雄蝶46隻、雌蝶48隻。經解剖陽明山大屯山區青斑蝶雌蝶後，依據前述發育階段定義將各樣本進行階段判斷，生殖發育階段變化（圖5）所示，4月份之樣本生殖發育階段皆為Stage IV（n=6）佔4月份樣本100%，微卵管末端具成熟之卵母細胞，5月份之樣本生殖發育階段分別為Stage I（n=4，佔33.33%），Stage IV（n=8，佔66.67%），5月底屬於Stage I 之新鮮雌蝶個體（編號B110530♀）為5月底所採集（5月30日）。6月份為大發生高峰期，該月份樣本之發育狀況包括屬Stage I未發育之新鮮個體（n=7，佔53.85%），以及屬於Stage II 之個體（n=5，佔38.46%），

6月底採集到雌蝶個體（編號A110621♀），才觀察到微卵管末有小串卵母細胞初發育，於生殖階段Stage III（n=1，佔7.69%）。

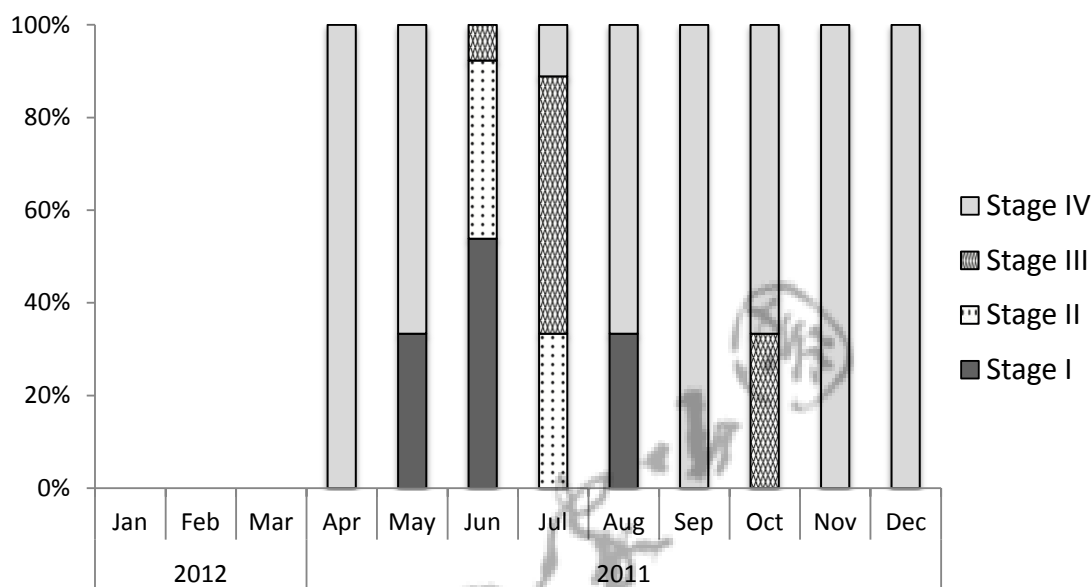


圖5 陽明山大屯山區青斑蝶雌蝶生殖發育各階段比例圖（2011年4月至2012年3月）

7月時青斑蝶數量減少（n=6），雌蝶之生殖發育狀態主要介於Stage II（33.33%）至Stage III（55.55%）之間，8月份（n=3）仍有生殖發育狀態於Stage I之雌蝶個體（33.33%），而生殖發育階段於Stage IV的占多數比例（66.67%），卵母細胞發育為成熟階段。

大屯山地區7月之後青斑蝶族群幾乎消失沒有記錄，同時間並同步於北橫、烏來等北部山區調查採集青斑蝶樣本，其雌蝶腹部交尾孔均已封閉，發育階段均已到達Stage IV 具成熟之卵粒。

將2011年5月份至8月份、青斑蝶個體大量出現之季節，各月份青斑蝶雌蝶生殖發育各階段比例資料細分為前半月及後半月，並比較各半月份階段比例之差異（圖6），顯示5月前半月之雌蝶生殖發育階段皆為Stage IV，5月後半月才出現Stage I之雌蝶，6月前半月主要以Stage I（53.85%）及Stage II（38.46%），6月後半月雌蝶生殖發育階段均達到Stage III，然7月前半月，仍存在發育階段之Stage I及Stage II之個體，於並7月後半月就無採集到，僅剩發育階段Stage IV之雌蝶，此時樣本數已大量減少，顯示6月Stage III之雌蝶均消失，8月份之樣本數量甚

少，其中同時有Stage I 及Stage IV的個體。

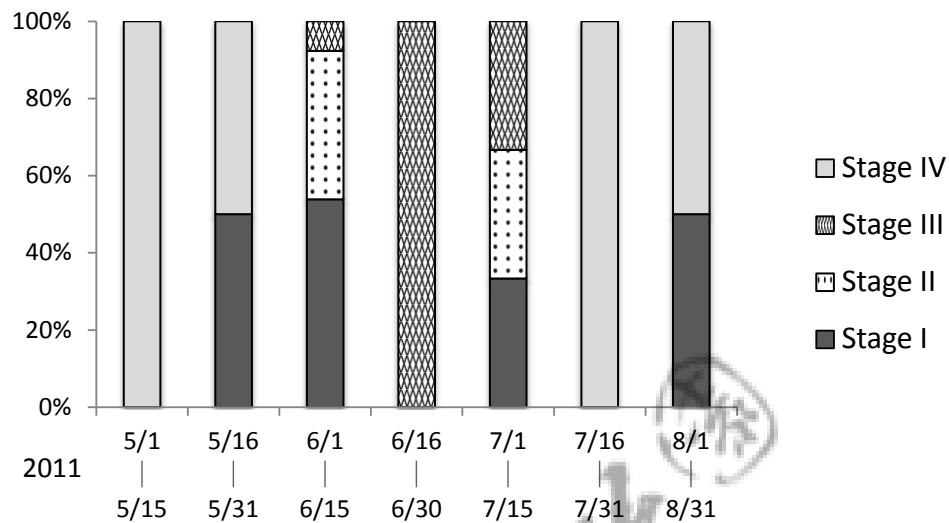


圖6 青斑蝶雌蝶生殖發育各階段比例圖（2011年5至8月）

陽明山大屯山區青斑蝶2011年4月~12月卵母細胞平均發育面積、平均腹重及平均精莢數，測量數據如表4 所示。其中卵母細胞發育之變化，統計所有發育階段為Stage IV 樣本之卵母細胞面積，發現發育成熟之個體卵母細胞面積通常已達 1.054mm^2 ($n=14$)，且於解剖時發現成熟卵母細胞會從側輸卵管移動至總輸卵管，有時可見成熟之卵母細胞出現於受精管口，未交配過並於交尾囊中沒有精莢殘留之雌蝶個體，也會有卵母細胞發育成熟之現象。青斑蝶卵母細胞平均面積變化，於4月、5月之卵母細胞面積平均分別為 $1.837\pm 0.39\text{mm}^2$ ($n=6$)、 $1.697\pm 0.486\text{mm}^2$ ($n=12$)，至6月青斑蝶大發生期間所採集之雌蝶皆無觀察測量到成熟卵母細胞，7月~12月之卵母細胞平均面積依序為 $0.984\pm 0.630\text{mm}^2$ ($n=6$)、 1.962 ± 0.324 ($n=6$)、 $1.568\pm 0.287\text{mm}^2$ ($n=3$)、 1.085 ± 0.799 ($n=9$)、 1.023 ± 0.025 ($n=6$) 及 1.65 ± 0.211 ($n=3$)，顯示4~5月、8~9月及12月之卵母細胞平均面積最大，將2011年5月份至8月份、青斑蝶個體大量出現之季節，各月份青斑蝶雌蝶卵母細胞面積資料細分為前半月及後半月，並比較各半月份卵母細胞面積之差異，5月前半月卵母細胞面積較大。5月後半月，卵母細胞平均發育面積降低，推測是因為有部份未發育之新鮮雌蝶個體羽化，6月份不論是前半月或後半月，所採集之樣本皆為卵母細胞未發育、導致細胞面積甚小之新個體，7月份前半月、後半月及八月份，卵母細胞面積才呈現漸次增加之情況。

表 4 青斑蝶 2011 年 4 月至 12 月卵母細胞平均發育面積、平均腹重級平均精英數

Month	(n)	oocytes area (mm ²) mean±s. d	abdomenal weight (g) mean±s. d	spermatophores
2011 Apr	6	1.837±0.39	0.25±0.007	1.0
May	12	1.697±0.486	0.17±0.082	2.5
Jun	14	-	0.22±0.056	-
Jul	6	0.984±0.630	0.21±0.067	1.3
Aug	6	1.962±0.324	0.15±0.006	1.5
Sep	3	1.568±0.287	0.16±0.018	2.1
Oct	9	1.085±0.799	0.2±0.025	1.1
Nov	6	1.023±0.025	0.21±0.013	2.3
Dec	3	1.65±0.211	0.24±0.021	2.0

測量各月份青斑蝶樣本之腹部重量，平均重量4月為0.25±0.007g (n=6) 最重，5月為0.17±0.082g (n=12)，6月、7月青斑蝶大發生期間分別為0.22±0.056g (n=14) 及0.21±0.067g (n=6)，8月雌蝶腹重則最低，為0.15±0.006g (n=6)，自9月後腹重逐漸增加至12月之0.24±0.021g (n=3)。

將2011年5月份至8月份、青斑蝶個體大量出現之季節，各月份青斑蝶雌蝶腹重資料細分為前半月及後半月，並比較各半月份腹重之差異，5月份後半月平均腹重減低，顯示此時初羽化之新鮮個體出現，導致平均腹重降低，6月開始大屯山青斑蝶大發生期間，從前半月至後半月，其平均腹重隨著時間累積，脂肪體有逐漸增加的趨勢，並於7月前半月平均腹重達到最高點，7月後半月至8月腹重則逐漸下降，推測此時雌蝶將脂肪體用於發育成熟卵母細胞。

檢視待解剖雌蝶樣本之生殖孔封閉與否，實驗結果發現4月及5月之已交配生殖孔封閉的雌蝶比例為41.67%，交尾囊中平均含有精英數為1.75個 (n=9)，且可觀察到已溶解之精英碎片，6月所記錄到的雌蝶均為生殖孔未封閉之個體，比例為100%，且交尾囊中均無發現精英，僅有1樣本之交尾囊內觀察到白色不明物質 (編號B110606)，7月至8月仍有未交配無精英之個體 (n=2)，但顯示已交配生殖封閉之雌蝶個體比例上升，共佔75%，交尾囊中平均含有精英數1.4個 (n=6)，9月~12月之雌蝶均為已交配生殖孔封閉個體，交尾囊中平均含有精英數1.9個

(n=6)，但仍有個體交尾囊中已無精莢存在（編號O111027），且為生殖發育成熟之個體，推測該樣本可能已將精莢使用完畢。

解剖交尾囊觀察到的現象共分為2類，分別為沒有精莢殘留交尾囊壁些微膠狀和少許白色物質、與剛羽化之雌蝶交尾囊中現象相同之個體，以及交尾囊中有精莢殘留之個體，精莢之外形如圖7，與交尾囊相似，結構亦可分為精莢柄(stem)、精莢頸(collum)與精莢主體(body of spermatophore)共3部分，形成精莢主體為圓球型之透明硬質膜，內有乳白色物質，精莢柄及精莢頸呈尖端型，而當交尾囊中有多個精莢時會上下重疊，較新的精莢顏色呈乳白，較舊精莢會被推擠至交尾囊末端，會被推擠至末端的就精莢有溶解現象，剩下透明外膜。

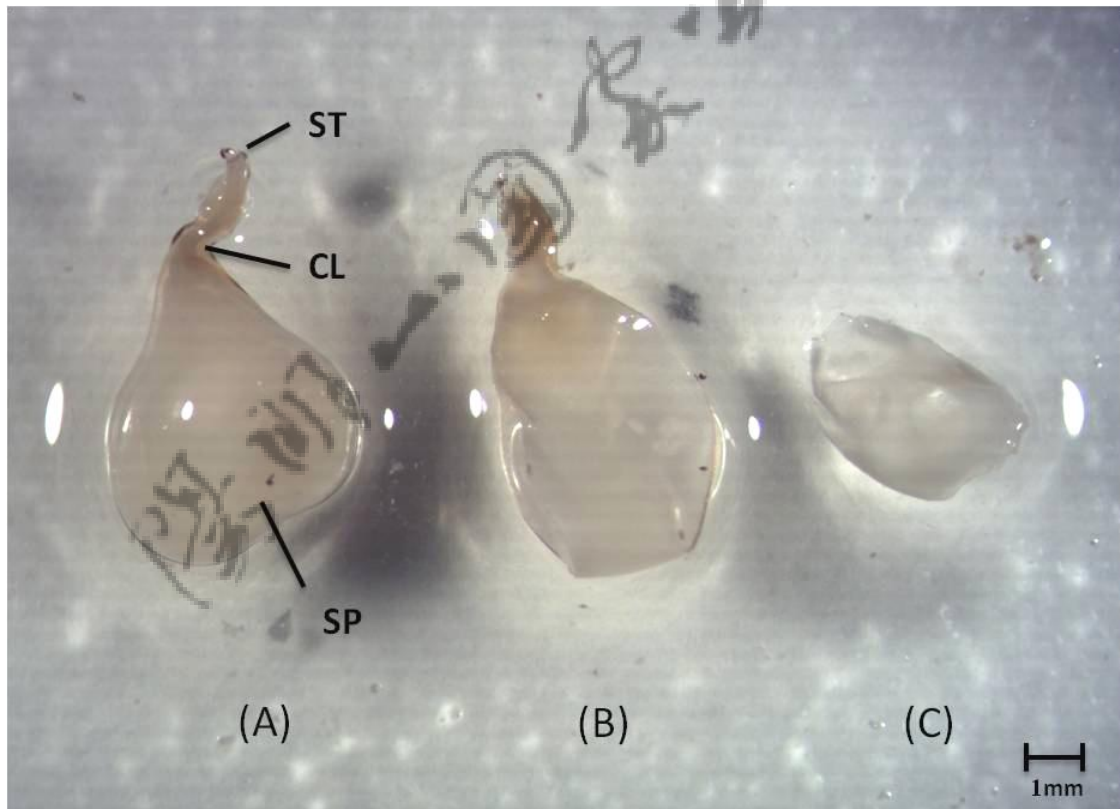


圖7 青斑蝶雌蝶精莢型態圖：SP精莢主體(body of spermatophore)、CL精莢頸(collum)、ST精莢柄(stem)。註：編號O110524採樣個體之交尾囊中包含3個精莢，由左至右(A)為最靠近交尾孔之新精莢，(B)而次之，因與較新之精莢上下交疊擠壓而變形，(C)為較舊之精莢，主體已大致溶解被推擠至交尾囊後端。

在大屯山區所有已交配過之青斑蝶雌蝶個體中，其交尾囊中所含精英數比（圖8）所示，交尾囊中無精英之個體有58%，其中主要為大屯山區6月之大發生青斑蝶個體（68.42%），其次為精英數2的占有24%，精英數1占有12%，而精英數3及精英數4之雌蝶個體所占比例較少，由於大屯山地區所採集之個體以6月份大發生期間所佔比例最高，共佔89.24%，故樣本中精英數量為0之比例最高可能與大發生期間多半為新鮮未交配之個體偏多有關。

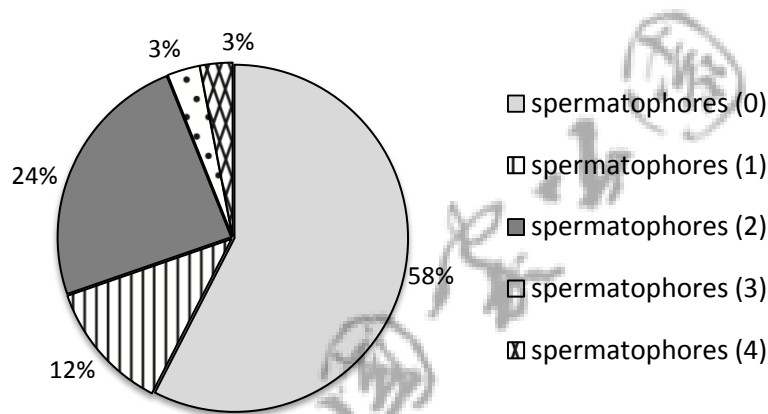


圖8 陽明山大屯山區青斑蝶雌蝶交尾囊所含精英數比

青斑蝶雌蝶各月份交尾囊含精英數比，4月份之雌蝶精英數均為1，5月份之雌蝶各精英數0~4皆有，其包括有交配生殖發育成熟的雌蝶及未發育的新鮮雌蝶，至6月份之雌蝶精英數均為0，顯示大發生期間無交配現象，至7月、8月才有精英數為1之已交配雌蝶存在，但仍有未交配精英數為0之個體，9月份之雌蝶精英數均為1，除10月份仍有精英數為0之雌蝶，11月及12月之雌蝶所含精英數1~2個。由精英的平均數量，顯示青斑蝶雌蝶能多次交配。

綜合上述實驗結果，2011年度陽明山區之青斑蝶雌蝶生殖發育週年變化，不論是從雌蝶生殖發育階段、卵母細胞平均發育面積、腹部重量變化、雌蝶生殖孔是否交配及交尾囊所含精英數等來看，都顯示4月至5月之個體和6月份後之個體有明顯的世代區隔，4月、5月之青斑蝶發育階段多為Stage IV、卵母細胞面積較大、大部分個體皆有精英、野外紀錄已交配比例偏高之資料皆顯示此時期之青斑蝶雌蝶大部分為生殖器官發育成熟，具有產卵能力的世代。6月份一直到大發生時期（6/10）所採集之個體，其生殖發育階段皆為Stage I，個體外表新鮮破損少、

卵母細胞未發育、體內無精莢存在，且野外紀錄已交配比例偏低，這些資料均顯示6月份之青斑蝶個體均為剛羽化之新鮮成蝶，此時雌雄蝶交配及雌蝶產卵之準備行為並未於6月份進行。大屯山區之島田氏澤蘭於6月才大量盛開，此時所記錄之青斑蝶族群均以吸蜜為主要行為，其中又以需要合成性費洛蒙的雄蝶為主要對象，少部分的雌蝶，除利用島田氏澤蘭為蜜源外，雌蝶也會於林下的環境中活動，藉由訪花攝取大量養分並將能量轉換儲存為脂肪體，因而使6月份之雌蝶腹部重量實驗顯示有隨著時間而增加之趨勢，故研究推論於6月份大發生期間，青斑蝶雌蝶之主要任務為累積足夠之能量，而交配與產卵並非此時的主要任務，而6月後半月後，雌蝶之生殖發育階段可到達Stage III，卵母細胞面積及腹重亦較前期增加，顯示島田氏澤蘭於大發生時提供了雌蝶充足的能量來源，且此時精莢數量顯示雌蝶仍未進行交配，然7月份前半月所採集之樣本顯示其生殖發育階段皆為Stage I 或Stage II，直至7月份後半月才出現生殖發育成熟之雌蝶個體，推測6月份後半月生殖發育階段為Stage III之個體於此時可能離開陽明山地區或已前往大屯山周遭合適之繁殖地點進行產卵，而7月份前半月所採集之樣本可能為同一世代中較晚羽化之個體，因而生殖發育尚未成熟，直到7月份後半月才發育成熟。過去文獻曾描述7、8月之後，大屯山區可見的青斑蝶大量減少，繁殖地臺灣牛蒡菜上的卵與幼蟲數量僅可見到剩下的少數個體，僅能繁殖0~1世代(楊平世, 2001; 陳建志, 2007)。如果6月份後半月生殖發育階段為Stage III 之個體前往大屯山周遭合適之繁殖地點進行產卵，則繁殖地之青斑蝶幼生期數量理應大增，故此階段之青斑蝶族群離開陽明山地區至其他地點進行繁殖之可能性較高，而大屯山繁殖地之幼生期個體可能是7月份羽化之個體進行繁殖所產生的世代。

二、青斑蝶生活史

(一) 幼蟲發育天數及速率

15°C 青斑蝶發育所需天數 117.79 ± 6.54 日，卵期為 20.89 ± 0.97 日，1至5齡期為 18.41 ± 1.76 日、 11.96 ± 1.34 日、 6.13 ± 1.38 日、 4.75 ± 2.41 日、 14.68 ± 1.44 日，蛹期為 41.10 ± 4.99 日。20°C 青斑蝶發育所需天數 55.00 ± 3.94 日，卵期為 7.28 ± 1.06 日，1至5齡期為 5.55 ± 1.38 日、 4.73 ± 0.94 日、 4.89 ± 0.89 日、 5.21 ± 0.57 日、 8.57 ± 0.68 日，蛹期為 18.80 ± 1.63 日。25°C 青斑蝶發育所需天數 33.66 ± 1.11 日，卵期為 5.00 ± 0.37 日，1至5齡期為 3.16 ± 0.57 日、 2.18 ± 0.50 日、 2.19 ± 0.39 日、 3.02 ± 0.26 日、 5.66 ± 0.72 日，蛹期為 12.42 ± 0.66 日。30°C 青斑蝶發育所需天數 35.00 ± 1.35 日，卵期為 5.00 ± 0.00 日，1至5齡期為 3.80 ± 1.00 日、 3.30 ± 1.03 日、 2.83 ± 0.70 日、 3.50 ± 0.61 日、 5.66 ± 0.48 日，蛹期為 11.46 ± 0.51 日。另外幼蟲再進入蛹期中間包含前蛹期之過渡階段，於15°C、20°C下分別約為2.7日、1.5日的前蛹期，隨著溫度的升高在25°C及30°C下則縮短約為0.5日。

顯示15°C、20°C、25°C、30°C各溫度青斑蝶幼生期發育天數依序是 117.79 ± 6.54 日、 55.0 ± 3.94 日、 33.66 ± 1.11 日、 35.0 ± 1.35 日（表5）。無論是卵、幼蟲、蛹期均以在25°C下發育之青斑蝶幼蟲發育速率最快，15°C最慢，各齡期階段發育天數皆以t檢定檢驗在不同溫度下之顯著差異，25°C與20°C發育天數無顯著差異（ $t=-1.942$ ， $p=2.206$ ），而與15°C、30°C兩組的溫度發育天數有顯著差異，溫度最高30°C下生長之青斑蝶幼蟲其發育天數與25°C相比，發育速率降低，顯示溫度變高使青斑蝶幼蟲產生發育延遲的現象。

表 5 青斑蝶幼生期發育天數及速率

Temp. °C	Egg	Larva					Pupa	Egg-pupa
	Duration(d)	Duration(d)					Duration(d)	Duration(d)
	(develop. velocity/d)	(develop. velocity/d)					(develop. velocity/d)	(develop. velocity/d)
		1st	2nd	3rd	4th	5th		
15	20.89±0.97 a (0.0479)	18.41±1.76 a (0.0543)	11.96±1.34 a (0.0836)	6.13±1.38 a (0.1631)	4.75±2.41 a (0.2105)	14.68±1.44 a (0.0681)	41.10±4.99 a (0.0243)	117.79±6.54 a (0.0085)
20	7.28±1.06 b (0.1374)	5.55±1.38 b (0.1802)	4.73±0.94 b (0.2114)	4.89±0.89 b (0.2045)	5.21±0.57 a (0.1919)	8.57±0.68 b (0.1167)	18.80±1.63 b (0.0532)	55.00±3.94 b (0.0181)
25	5.00±0.37 c (0.2)	3.16±0.57 c (0.3165)	2.18±0.50 c (0.4587)	2.19±0.39 c (0.4566)	3.02±0.26 b (0.3311)	5.66±0.72 c (0.1767)	12.42±0.66 c (0.0805)	33.66±1.11 c (0.0297)
30	5.00±0.00 c (0.2)	3.80±1.00 c (0.2632)	3.30±1.03 d (0.3030)	2.83±0.70 c (0.3534)	3.50±0.61 b (0.2857)	5.66±0.48 c (0.1767)	11.46±0.51 c (0.0873)	35.00±1.35 c (0.0286)

(二) 幼生期各階段之存活率

檢視四個溫度下青斑蝶幼生期各階段之總存活率（圖9），包括卵孵化率、幼蟲存活率、化蛹率及羽化率（各溫度下之存活率，進行G-test比較， α 值以Bonferroni method修正， $\alpha=0.05/6=0.0083$ ，*： $p<0.0083$ ；***： $p<0.0001$ ）。

總存活率的部分青斑蝶幼生期生活史於15°C（n=46）、20°C（n=38）、25°C（n=43）、30°C（n=33）各溫度下之存活率，依序為63.04%、94.73%、97.67%、39.39%。t檢定將四個溫度劃分為20°C、25°C及15°C、30°C有顯著差異兩類群，在溫度20°C及25°C的條件下，青斑蝶幼生期存活率皆大於9成，兩者間無顯著差異（ $G=0.493$ ， $p=0.4826$ ），相較於15°C（ $G=13.545$ ， $p=0.0002^*$ ）及30°C（ $G=27.974$ ， $p=0.0001^{***}$ ）之幼蟲存活率有明顯的顯著差異，顯示15°C、30°C不適合其幼蟲發育生長。

幼蟲卵孵化率依各溫度15°C（n=46）、20°C（n=38）、25°C（n=43）、30°C（n=33）分別為78.43%、80.85%、93.48%、78.57%，各溫度之卵孵化率皆無顯著差異（ $G=3.438$ ， $p=0.0637$ ）。

青斑蝶1齡至5齡幼蟲期存活率依各溫度15°C、20°C、25°C、30°C分別為63.04%、94.74%、97.67%、54.54%，t檢定亦將四個溫度劃分為20°C、25°C及15°C、30°C有顯著差異兩類群（圖10-1），針對不同溫度下各齡期幼蟲之死亡率進行檢測，

檢測結果顯示1齡幼蟲中以15°C (n=29) (G=24.017, p=0.0001***) 及30°C (n=20) (G=21.252, p=0.0001***) 兩者之1齡幼蟲存活率有顯著降低，分別為63.04%、63.63%。其餘2齡至5齡各溫度之幼蟲存活率皆無顯著(圖10-2)，上述結果顯示青斑蝶幼蟲於15°C及30°C溫度條件下均對青斑蝶1齡幼蟲生長不利。

羽化率依照15°C (n=29)、20°C (n=36)、25°C (n=42)、30°C (n=13) 4種溫度分別為100%、97.37%、100%、72.22%，t檢定亦將四個溫度劃分有顯著差異的兩類群，分別是20°C、25°C、15°C為一群，30°C為一群(圖10-3)，其中30°C之羽化率降低(G=7.617, p=0.0058*)，與其他溫度之羽化率有顯著差異。

青斑蝶於幼生期存活率以1齡幼蟲存活率最低，其中本實驗的四個溫度當中以30°C之1齡幼蟲死亡率最高，15°C則次之，而在30°C之幼蟲化蛹率、羽化率也偏低。

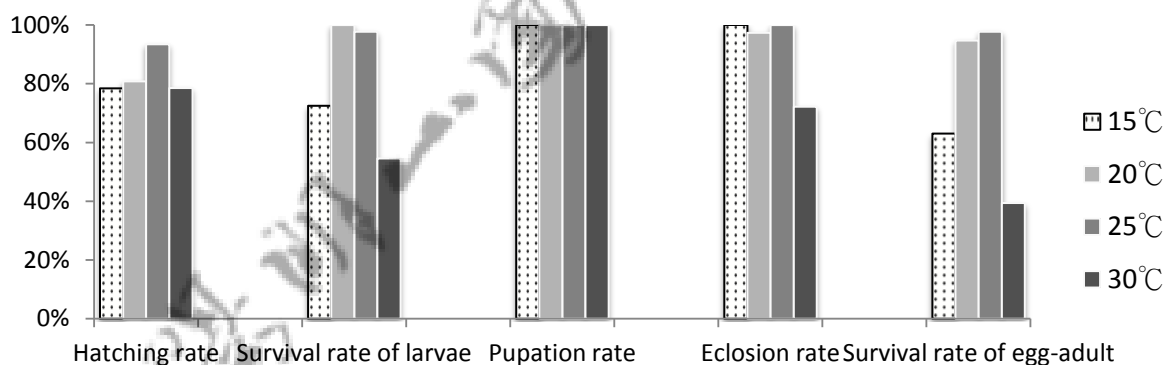


圖 9 青斑蝶幼生期各階段存活百分率圖

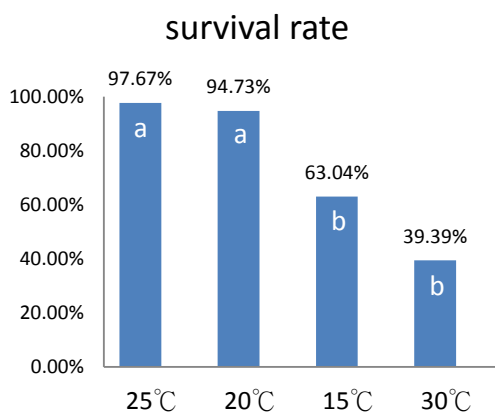


圖 10-1 幼生期存活率

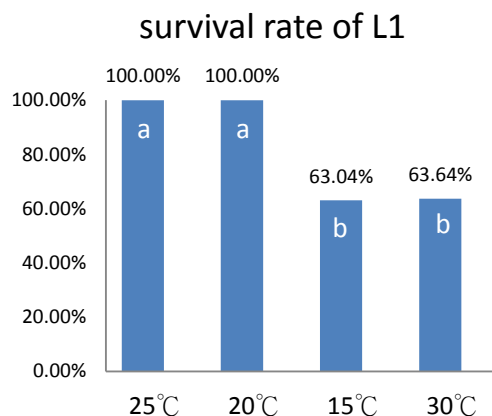


圖 10-2 1 齡幼蟲存活率

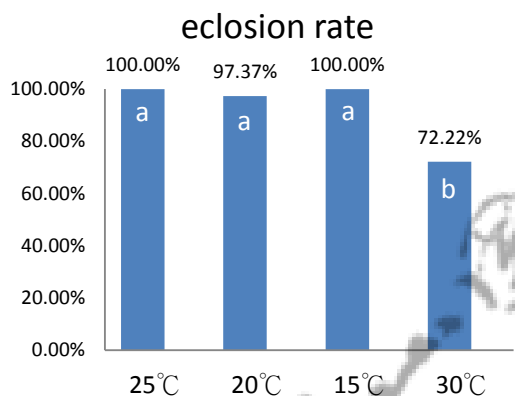


圖 10-3 羽化率

(三) 發育臨界低溫及有效積溫

計算青斑蝶幼生期之發育臨界低溫及有效積溫，由迴歸式 $y=0.0072x - 0.0039$ 算得15~30°C發育臨界低溫與有效積溫分別為 $12.11 \pm 1.38^\circ\text{C}$ 及709.06

(degree-day) (圖11)，推算青斑蝶幼生期有效世代平均可產生12.87世代。青斑蝶幼蟲發育之卵期發育臨界低溫為 9.04°C ，1至5齡期依序為 $13.39 \pm 1.23^\circ\text{C}$ 、 $15.73 \pm 2.09^\circ\text{C}$ 、 $15.94 \pm 0.94^\circ\text{C}$ 、 $13.11 \pm 1.26^\circ\text{C}$ 、 $10.27 \pm 1.58^\circ\text{C}$ ，蛹期為 $10.27 \pm 1.58^\circ\text{C}$ ，顯示青斑蝶幼蟲2齡及3齡之有效積溫需達到 15°C 以上，其它齡期則需在 10°C 以上才能發育。

而在陽明山地區也曾記錄青斑蝶族群在寒冬中幼蟲仍能正常發育，能以幼蟲或卵的形式越冬(陳建志，2007)，藉由飼養實驗所計算出的發育臨界低溫說明青斑蝶幼生期對低溫環境具有良好的適應性。

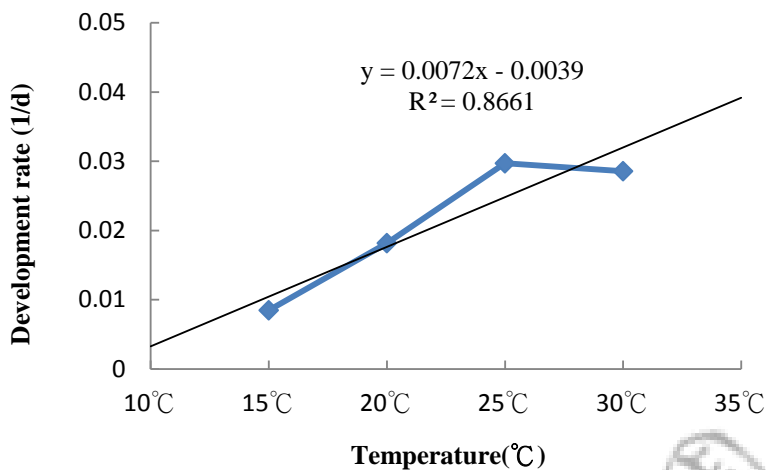


圖 11 青斑蝶幼生期發育速率與溫度（15~30°C）之直線回歸

綜合實驗結果，不同溫度下青斑蝶幼蟲期所需之發育天數，以25°C及20°C所需時間較短，30°C及15°C則明顯較長；幼生期總存活率25°C及20°C最高，30°C最低，各階段存活率以15°C及30°C之1齡幼蟲存活率較低，羽化率則是30°C較低；有效發育臨界低溫顯示青斑蝶幼蟲於2齡、3齡之發育起點溫度需達到15°C以上，其它齡期之起點溫度也在10°C以上；測量羽化成蝶前翅長大小，各組以30°C之個體明顯較小。

（四）幼蟲頭殼寬及成蝶前翅長

頭殼寬度依照溫度各齡期依序15°C是0.74±0.03mm、1.10±0.05mm、1.67±0.06mm、2.55±0.09mm、3.97±0.22mm；20°C是0.71±0.02mm、1.09±0.04mm、1.67±0.05mm、2.53±0.06mm、3.71±0.22mm；25°C是0.79±0.02mm、1.18±0.03mm、1.78±0.04mm、2.60±0.05mm、4.05±0.26mm；30°C是0.70±0.02mm、1.08±0.06mm、1.66±0.06mm、2.45±0.08mm、3.88±0.35mm，各溫度齡期頭殼長皆符合戴爾法則（表6）。

測量不同溫度下飼養而成的青斑蝶成蝶之前翅長，平均前翅長依序15°C為54.53±3.73mm、20°C為54.69±1.88mm、25°C為54.38±1.88mm、30°C為51.07±2.29mm，t檢定結果將四個溫度劃分為15°C、20°C、25°C以及30°C的2組具顯著差異之類群，高溫30°C所飼養出的成蝶個體明顯個體較小（t=-2.633，

p=2.613) (表6)，並與野外之青斑蝶個體 (n=80) 平均前翅長為56.00mm 以t檢定比較，與20°C之成蝶前翅長無顯著差異外 (t=-0.149, p=2.756)，其他15°C (t=0.0881)、25°C (t=0.3952) 以及30°C (t=2.8725) 溫度之平均前翅長則有顯著差異。

四個溫度中青斑蝶成蝶羽化性別比例15°C、20°C、25°C及30°C依序為0.38、0.5、0.51、0.62，四個溫度中低溫15°C性比(sex ration)偏低，30°C則偏高，G檢定結果性比於四個溫度皆無顯著差異 (G=0.3294, p=0.9501)。

表 6 幼蟲頭殼寬及成蝶前翅長及雌雄蝶比例

Temp. °C	mm Egg (n)	Larva					adult		sex ration (F/F+M)
		L1	L2	L3	L4	L5	forewing length	male/female	
15	mean±s. d. (46)	0.74±0.03 a (29)	1.10±0.05 a (29)	1.67±0.06 a (29)	2.55±0.09 a (29)	3.97±0.22 a (29)	54.53±3.73 a (28)	18/11 (29)	0.38
20	mean±s. d. (38)	0.71±0.02 b (38)	1.09±0.04 b (38)	1.67±0.05 b (38)	2.53±0.06 b (38)	3.71±0.22 a (38)	54.69±1.88 a (36)	18/18 (36)	0.50
25	mean±s. d. (43)	0.79±0.02 c (43)	1.18±0.03 b (43)	1.78±0.04 b (42)	2.60±0.05 b (42)	4.05±0.26 ab (42)	54.38±1.88 a (42)	20/21 (41)	0.51
30	mean±s. d. (33)	0.70±0.02 c (20)	1.08±0.06 b (20)	1.66±0.06 b (18)	2.45±0.08 c (18)	3.88±0.35 b (18)	51.07±2.29 b (13)	5/8 (13)	0.62

(五) 各齡期食葉量

各溫度幼蟲期總食葉量依序15°C為300.01±35.12 cm²(n=29)、20°C為278.84±29.90 cm² (n=38)、25°C為247.30±33.09 cm² (n=42)、30°C為279.37±43.58 cm² (n=19) (表7)。比較不同溫度下幼蟲各齡期之食葉量，均以終齡幼蟲為最多。t檢定將四個溫度劃分為15°C、30°C、20°C及25°C (t=-19.547, p=0.002) 有顯著差異兩類群，前者又以25°C之食葉面積最少，顯示25°C(t=2.6, p=0.05)為最有效進行能量攝取之溫度，30°C的幼蟲由於高溫促使代謝提高，在食葉面積的能量轉換上需要更多的食葉量以提供生長。

表 7 青斑蝶各齡期食葉量

Temp. °C	cm ²	Leaf consumption					total
		L1	L2	L3	L4	L5	
15	mean±s. d. (n)	2.82±0.86 a (29)	6.81±6.54 a (29)	19.98±6.97 a (29)	46.62±18.37 a (29)	224.84±24.97 a (29)	300.01±35.12 a (29)
20	mean±s. d. (n)	3.55±1.63 a (38)	4.89±2.22 a (38)	12.18±5.32 a (38)	41.12±11.87 ab (38)	217.10±28.78 a (38)	278.84±29.90 a (38)
25	mean±s. d. (n)	3.17±1.15 a (43)	6.75±3.34 a (43)	16.30±5.92 b (42)	42.79±15.82 ab (42)	178.27±25.40 a (42)	247.30±33.09 b (42)
30	mean±s. d. (n)	2.96±2.27 a (21)	5.13±3.08 a (21)	11.77±5.71 b (19)	55.24±28.81 b (19)	204.41±49.10 b (19)	279.38±43.58 a (19)

將實驗結果進行分析後，發現青斑蝶幼蟲發育天數以25°C及20°C所需時間較短，30°C及15°C則明顯較長；幼生期總存活率25°C及20°C最高，30°C最低，各階段存活率以15°C及30°C之1齡幼蟲存活率較低，羽化率則是30°C較低；有效發育臨界低溫顯示青斑蝶幼蟲於2齡、3齡之發育起點溫度需達到15°C以上，其它齡期之起點溫度也在10°C以上；測量羽化成蝶前翅長大小，各組以30°C之個體明顯較小；各組幼蟲之食葉量部份，以25°C之個體食葉量最低，顯示該溫度飼養下之個體，其能量轉換率最高。

綜合上述結果，本研究發現，在實驗所設定的四個溫度中，以25°C為最有效能量攝取及生長之溫度，最適合青斑蝶幼蟲發育成長。而青斑蝶之幼生期於15°C及30°C之環境溫度顯然都有發育不適的情形，均有發育延遲的現象，同時30°C的死亡率亦明顯提高，相當不利於幼蟲生長。

溫度是許多生物生生活動的重要限制因子（貢穀紳，1996；羅尹廷，2001；徐堉峰，2002），由於昆蟲為變溫動物，其生存與活動有相當比例倚靠環境溫度的高低，因此過高或過低的環境溫度，會不利於昆蟲發育與活動，且不同的種類往往會具有不同的合適發育溫度，造成此種情況的原因在於低溫環境下，為維持正常生理機能使所需之能量增加，發育機制受影響而延遲；而高溫環境則使幼蟲代謝速度提高，為彌補消耗熱量而使時間延長，故亦造成幼蟲生長發育延遲的現象。有效率的轉換成能量供給，即幼蟲取食越少之食葉量，生長速率也快，本研

究所設定的四個溫度中，以25°C之個體食葉量最低，生長度最快，顯示該溫度為有效能量攝取轉換及生長之溫度，最適合青斑蝶幼蟲發育成長，而青斑蝶之幼生期於15°C及30°C之溫度顯然都有發育延遲的情形。

青斑蝶是斑蝶類中分佈最偏北的種類(Morishita, 1985)，徐堉峰(1999)亦提到臺灣的青斑蝶亞種是青斑蝶中分佈緯度最高的亞種；Hirai and Ishii(1997)進行幼蟲飼養的實驗後，提到青斑蝶幼蟲於低溫環境下能仍存活成長；佐藤英治(2007)也指出青斑蝶會於日本南方產卵，以幼蟲的方式越冬。上述文獻與本實驗所算出之有效發育積溫，均顯示相較於其他斑蝶亞科物種，青斑蝶能適應於溫度較低的環境裡生長。

第二節 建議

陽明山國家公園的青斑蝶，大發生期間以島田氏澤蘭為主要蜜源，能幫助於此地新羽化的青斑蝶族群，提供重要的能量來源能幫助其生殖發育，此時期為青斑蝶繁衍下一代及儲存能量移往更適繁殖地的生態關鍵，除此之外，其他季節少量留存於陽明山區的青斑蝶族群，也需靠其他植物的花期來持續供應蜜源，故陽明山國家公園在蜜源植物的維持、棲地經營管理也非常重要。不僅是大發生時期斑蝶科偏好的島田氏澤蘭，夏季7、8月後，隨之盛開的臺灣澤蘭，更是此時出現蝶類的主要蜜源，對於陽明山國家公園，可再深入針對不同季節，進行各種蜜源植物的物候調查，進而建立出週年的蜜源植物相互演替的生態環境特色，並擬定策略規劃維護之。

陽明山國家公園北面臨海的地形，冬季迎面的東北季風讓氣候嚴峻低溫，蜜源植物於此期間並不會開花，成蝶也較少活動，此時仍於此地越冬之青斑蝶，主要是在幼生期的階段，透過基礎生物學的了解，其幼生期能存活於低溫 10°C 左右的環境下，依然能緩慢的持續生長。故青斑蝶幼生期主要的寄主植物臺灣牛蒡菜，在陽明山國家公園的分布與其生長棲地的維護，更是影響春季之後新族群產生的重要關鍵，由於臺灣牛蒡菜為爬藤植物，喜分布於半開闊地、灌叢中或林緣，而陽明山國家公園中各個車道及步道，不論是在除草或進行其他維護工程時，容易因此而疏忽，故在青斑蝶寄主植物的棲地維護也需注意。

本研究對於青斑蝶的生物學及北部陽明山地區族群的生殖發育，做了初步探究及推論。然每年於北部陽明山區大青斑蝶發生後，青斑蝶族群的正確去向及明確的導引因子仍無法明確證據確認，有待更進一步的研究來證實。由於近年來全球氣候暖化及極端化的現象，溫度變化甚大，故未來應持續監測陽明山地區之青斑蝶之動態，藉由單一蝶種在數量上的改變，亦可提供各樣區環境變化的資料，且藉由統計分析不同年度之青斑蝶數量及物候變化關係，可獲得更多關於大屯山地區青斑蝶群聚結構變動之資料，並探討環境改變或氣候變遷對於大屯山地區青斑蝶族群各種生存模式的影響，未來更可藉此訂定明確的棲地保育與管理政策。

七、參考文獻

- Ackery, P.R. & Vane-Wright, R.I. (1984). *Milkweed Butterflies*. British Museum (Natural History).
- Barker, J. F. & Herman. W. S. (1976). Effect of photoperiod and temperature on reproduction of the monarch butterfly, *Danaus plexippus*. *J. Insect Physiol.* 22: 1565-1568.
- Gullan PJ & Cranston PS. (1999). *The Insects: An Outline of Entomolog.* Chapman & Hall, London.
- Heppner, J. N. & Inoue. H.(1992). *Lepidoptera of Taiwan*, Vol. 1, part2: checklist. Association for Tropical Lepidoptera. 141-142.
- Hirai N, Ishii M. (1997). Seasonal occurrence of the chestnut tiger butterfly, *Parantica sita* (Lepidoptera: Danaidae), at 3 habitats in the Kii peninsula, central Japan. *Transactions of the Lepidopterological Society of Japan* 48, 223–233.
- John L. E. (1987). *Lepidopteran Anatomy*. A Wiley-Interscience series in insect morphology. Canada.
- Morishita, K. (1985) *In: E. Tsukada (Eds.) Butterflies of the South East Asian Islands*, Vol. 2: Pieridae Danaidae. Plapac Co. Ltd. Tokyo.
- 內政部營建署玉山國家公園管理處 (2008)。玉山國家公園蝴蝶資源清查與移動性斑蝶標放。南投縣：內政部營建署玉山國家公園管理處。
- 王鑫 (1983)。陽明山國家公園地質及地形景觀。臺北市：內政部營建署陽明山國家公園管理處。
- 佐藤英治 (2007)。青斑蝶遷徙之謎。臺中市：晨星出版社。
- 何健鎔、顏聖紘 (2005)。台灣蝴蝶與植物間之生態關係。自然保育季刊，6，1-17。
- 吳東南 (2001)。斑蝶春天在臺灣北海岸成群遷移的觀察。臺灣博物 20 (1)：62-71。
- 李大維 (2005)。大坑蝴蝶生態教育區斑蝶之發生與生態探討。科學教育，277，2-9。
- 李俊延 (1990)。臺灣蝶類圖說 (二)。臺北：臺灣省立博物館。

- 李信德 (2002)。來自 2035 公里外的貴客-青斑蝶。大自然, 74, 42-45。
- 林俊全、姜壽浩、呂理昌 (2003)。陽明山國家公園火山地形模型之展示與應用。
- 第一屆數位地球國際研討會：數位地球的理念與實踐，中國文化大學，40。
- 林唯穎 (2003)。青斑蝶族群遺傳結構之研究 (未出版碩士論文)。國立臺灣大學，臺北市。
- 洪素年 (2009)。溫度、光週期與營養對越冬期間圓翅紫斑蝶 (*Euploea eunice hobsoni*) 卵巢發育的影響 (未出版碩士論文)。靜宜大學，臺中縣。
- 徐堉峰 (1999)。臺灣蝶圖鑑第一卷。南投：國立鳳凰谷鳥園。
- 徐堉峰 (2002)。臺灣蝶圖鑑第二卷。南投：國立鳳凰谷鳥園。
- 貢毅紳 (1996) 昆蟲學 (下冊) (388 頁)。國立中興大學農學院出版委員會。
- 許佳榕 (2007)。台東大武地區斑蝶類蝴蝶越冬生態之初探 (未出版碩士論文)。靜宜大學，臺中縣。
- 陳文恭、蔡清彥 (1983)。陽明山國家公園之氣候。臺北市：內政部營建署陽明山國家公園管理處。
- 陳建志 (2006)。探究青斑蝶大發生族群的來龍去脈。臺灣博物, 25(2), 62-65。
- 陳建志 (2007)。臺灣地區斑蝶類 (Danaidae) 棲地選擇研究的最新發展。國教新知, 54(2), 26-33。
- 楊平世 (1990)。臺灣產青斑蝶類之幼蟲食草及生物學研究。國家公園學報, 2(1), 69-111。
- 楊平世 (2001)。陽明山國家公園昆蟲資源調查及監測研究：以蝶類資源調查及青斑蝶族群監測為例 (23 頁)。臺北市：內政部營建署陽明山國家公園管理處。
- 楊平世、吳文哲、洪淑彬 (1996)。臺灣野生動物資源調查-昆蟲資源調查手冊。臺北市：行政院農業委員會。
- 楊平世、李俊延、李良基、李昌威、陳常卿 (1987)。陽明山國家公園大屯山蝴蝶花廊規劃可行性之研究。臺北市：內政部營建署陽明山國家公園管理處。
- 楊正澤、侯豐男 (1989)。昆蟲激素研究方法簡介 (I)。興大昆蟲學報, 21: 91-106。
- 濱野榮次 (1987)。臺灣蝶類生態大圖鑑。臺北市：牛頓。

- 魏映雪 (1991)。陽明山國家公園青斑蝶類之生態研究。臺北市：內政部營建署陽明山國家公園管理處。
- 魏映雪 (1995)。大屯山區青斑蝶類 (鱗翅目：蛺蝶科，斑蝶亞科) 成蟲之生態與習性研究 (未出版博士論文)。國立臺灣大學，臺北市。
- 魏映雪、楊平世 (1990)。鱗翅目昆蟲族群估算-標識再補法。動物園學報，2，119-131。
- 羅尹廷 (2001)。夸父綠小灰蝶之生態學初探 (未出版碩士論文)。國立臺灣師範大學，臺北市。
- 羅貴禾 (2009)。陽明山國家公園蝴蝶與蜜源植物交互作用關係之探討 (未出版碩士論文)。臺北市立教育大學，臺北市。
- 關崇智 (2004)。昆蟲系統解剖學。臺北市：合記圖書出版社。