
認識身旁的小傢伙(17)

—探討昆蟲與哺乳動物齒形之趨同演化

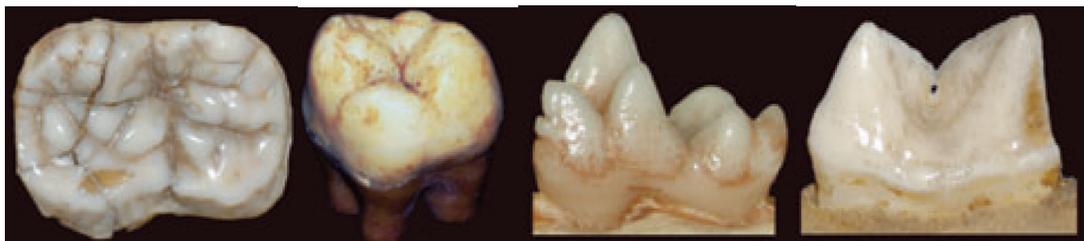
張舒甯 蔡任圃*

臺北市立中山女子高級中學

壹、前言

Stegemann (2006)及 Jernvall 與 Thesleff (2012)曾描述哺乳類動物牙齒的形狀與食性有密切的關係(圖一)，草食性動物的齒型屬於研磨型，由於所吃的食物多含纖維，需要較多的平板狀臼齒，和較長的上、下顎以容納更多的牙齒，利於研磨。肉食性動物的齒型屬於剪切型，利於切割、撕裂食物，且其門齒及犬齒較為發達，其上、下顎較短使咬力更強，有利於攻擊獵物。雜食性動物的齒型屬於對壓型，同時擁有肉食性和草食性動物牙齒的特徵。Santana 等人(2011)曾研究蝙蝠牙齒，發現食果性蝙蝠齒形的複雜程度遠高於食蟲性和食肉性蝙蝠。

昆蟲咀嚼食物的構造，包含口器內的大顎齒與砂囊內的小齒。「砂囊」是一種存在於昆蟲、蚯蚓及鳥類體內的消化器官，具有增厚的肌肉壁和幾丁質化的小齒。它能夠短暫地儲存食物，也能夠代替牙齒磨碎食物，助於食物消化。昆蟲的咀嚼構造是否也因食性的不同而演化出不同形態?其形態與食性的關係，是否也類似哺乳動物牙齒形態與食性的關係?二者有趨同演化的關係嗎?此為本文欲探討的主題。



大貓熊(草食性)

人(雜食性)

負鼠(雜食性)

獅(肉食性)

圖一 哺乳動物牙齒的形狀與食性關係圖(修改自 Jernvall 與 Thesleff, 2012)。

貳、研究對象

昆蟲口器的結構分為咀嚼式、刺吸式、銼吸式、舐吮式、曲管式、咀吸式等六種。本文以咀嚼式口器的昆蟲進行研究(表一)，並與哺乳動物牙齒比較。文中所觀察、測量

*為本文通訊作者

的哺乳動物頭骨標本，主要來自作者的收藏，若實體標本不足，則以文獻之頭骨或牙齒照片進行測量、比較(表二)。

表一 本文觀察之昆蟲名稱及其食性、主要食物。

昆蟲名稱	食性	主要食物
台灣稻蝗 (<i>Oxya chinensis</i>)	草食性	莖、葉
台灣大蝗 (<i>Chondracris rosea</i>)	草食性	甘藷、空心菜
大剪斯(<i>Pseudorhynchus gigas</i>)	草食性	嫩芽、嫩果
烏頭眉紋蟋蟀 (<i>Teleogryllus occipitalis</i>)	雜食偏植食性	嫩芽、根鬚
黃斑黑蟋蟀 (<i>Gryllus bimaculatus DeGeer</i>)	雜食偏肉食性	魚乾、死螞蟻
美洲螳螂 (<i>Periplaneta americana</i>)	雜食性	米飯、油脂
紅紋瓢蟲 (<i>Lemnia circumsta</i>)	肉食性	蚜蟲、介殼蟲
闊腹螳螂 (<i>Hierodula patellifera</i>)	肉食性	蒼蠅、杜比亞蟑
紅腹細螳 (<i>Ceriagrion latericium ryukyuanum</i>)	肉食性	蚊、蠅、蚜蟲

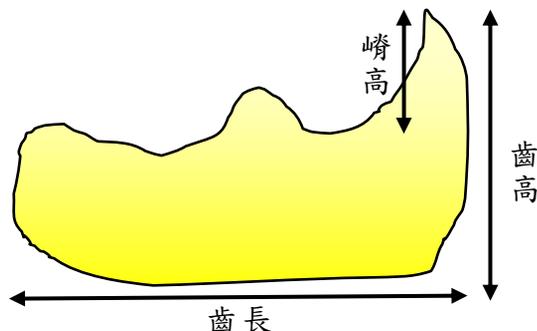
表二 本文觀察之哺乳動物名稱及其食性、主要食物。

哺乳動物名稱	食性	主要食物
台灣水鹿 (<i>Cervus unicolor swinhoei</i>)	草食性	樹葉、嫩草
羊 (<i>Ovis aries</i>)	草食性	闊葉草本植物
兔子 (<i>Oryctolagus Cuniculus</i>)	草食性	乾草、蔬菜
白鼻心 (<i>Paguma larvata taivana</i>)	雜食偏食果性	核果、漿果
老鼠 (<i>Rattus norvegicus</i>)	雜食性	瓜子、花生
豬 (<i>Sus scrofa domestica</i>)	雜食性	肉類、蟲類
台灣獼猴 (<i>Mogera insularis insularis</i>)	雜食偏食蟲性	蚯蚓、蠕蟲
狗 (<i>Canis lupus familiaris</i>)	雜食偏肉食性	肉類
貓 (<i>Felis catus</i>)	肉食性	鼠、魚、乳酪

參、觀察與量化方法

解剖草食性、雜食性和肉食性昆蟲，觀察其口器和砂囊小齒的共通與差異性，推斷肉食性、雜食性和草食性昆蟲砂囊小齒和口器齒的齒形，與食性是否有相關的規律性。另一方面，我們也分析哺乳動物的牙齒標本，比較昆蟲與哺乳動物間齒形的異同，以推論二者在演化上的意義。

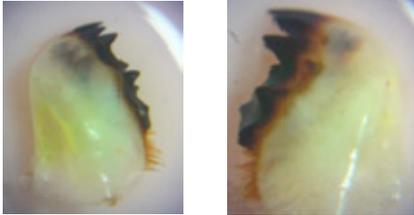
齒形的量化方法包含觀察記錄每顆牙齒上之「嵴」的數目，也根據各牙齒的齒形設計分析座標之位置，藉由影像分析軟體(cockroach tracker)測量其座標數值，再計算出牙齒長度、高度和寬度(圖二)，與齒上「嵴」之高度。

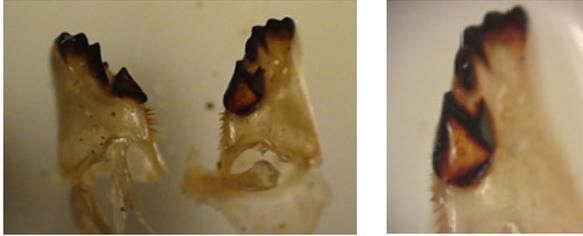


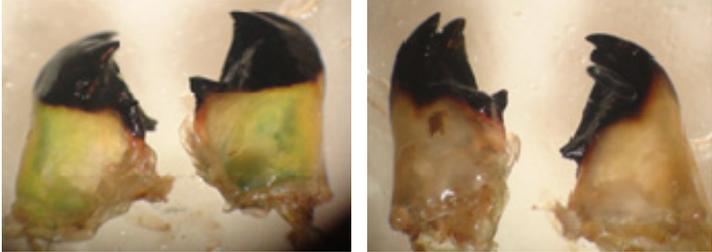
圖二 齒高、齒長與嵴高的定義示意圖。

肆、草食性、雜食性和肉食性昆蟲口器齒形態的比較(表三)

表三 草食性、雜食性和肉食性昆蟲口器齒形態的比較。

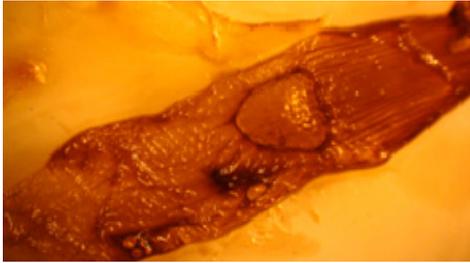
食性	昆蟲名稱	照片和說明
草食性	台灣稻蝗	 <ol style="list-style-type: none"> 台灣稻蝗的口器為不規則的多嵴結構，兩側齒形互補，能撕裂食物，並於後方的平面上磨蝕。 右側口器俯視圖，其口器末端有一具橫紋的平面，與哺乳動物的臼齒相似，皆有粗糙的平面，以磨碎纖維質食物。
	台灣大蝗	 <ol style="list-style-type: none"> 台灣大蝗口器的齒嵴在空間中分布廣，分別散落在齒面中央。推測多嵴方便固定食物，其砂囊小齒，則負責磨蝕食物。 右端口器放大圖，齒嵴的尖銳程度和嵴間的凹刻深度加大，因其攝取的食物複雜，需要更銳利的牙齒，在演化上趨向肉食性的齒型特徵。

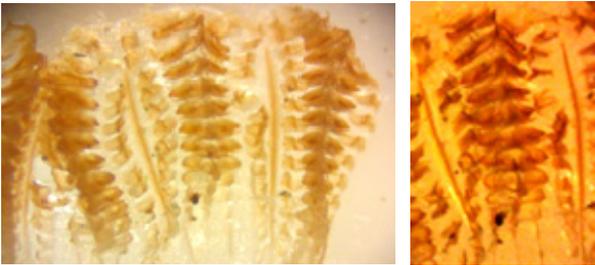
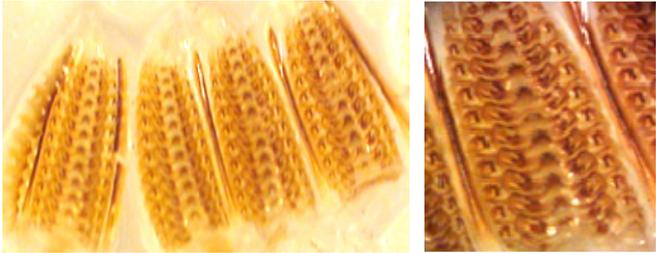
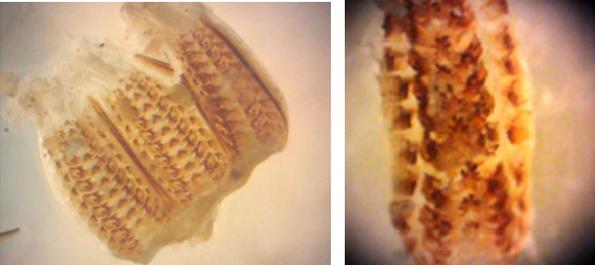
	<p>大剪斯 (蝨斯科)</p>	 <ol style="list-style-type: none"> 1. 大剪斯的口器，其齒末端由三片齒嶺圍成的三角結構，能與左側的三角狀齒嶺相扣合。演化上應是為了磨碎嫩芽、嫩果。 2. 右端口器放大圖，其齒嶺排列成一條主幹，屬於單一齒列。齒嶺在空間中分布越廣，越能精確地切斷食物，縮短攝食的時間。
<p>雜食性</p>	<p>烏頭眉紋蟋蟀</p>	 <ol style="list-style-type: none"> 1. 烏頭眉紋蟋蟀的口器形狀與黃斑黑蟋蟀相似，其齒嶺排列成弧狀，能相互扣合。具尖銳的主嶺，以刺透獵物堅硬的外殼，和多個小嶺以研磨食物。演化上介於草食和肉食性昆蟲之間。
	<p>黃斑黑蟋蟀</p>	 <ol style="list-style-type: none"> 1. 黃斑黑蟋蟀較烏頭眉紋蟋蟀偏向肉食性，但兩者皆為蟋蟀屬，攝食範圍重疊性高，故兩者的齒形極為相似。
	<p>美洲蟑螂</p>	 <ol style="list-style-type: none"> 1. 美洲蟑螂的口器具三個主嶺，而鋸齒形狀有利其迅速撕裂獵物，其口器末端的平面則有磨蝕功能。 2. 右側口器放大圖，為了咀嚼各種食物，其齒形融合草食和肉食性的特徵，又因其能啃食堅硬食物，演化上更趨向肉食性。

	<p>紅紋瓢蟲</p>	 <p>1. 紅紋瓢蟲的口器有兩個嵴，一個是能穿刺獵物外骨骼的主嵴，另一個則是用來固定獵物的側嵴。主嵴的形狀與哺乳動物的犬齒相似，功能上也都以撕裂獵物為主。另外，紅紋瓢蟲不具砂囊構造，推測為其食物富含蛋白質，少纖維，可由腸道直接消化吸收，砂囊退化消失。</p>
<p>肉食性</p>	<p>闊腹螳螂</p>	 <p>1. 闊腹螳螂的口器正、反面觀，其口器齒有個強而有力的主嵴，能咬破獵物的外殼，口器末端分岔出二個側向的小嵴，以增加接觸面積，固定獵物。</p>
	<p>紅腹細螳</p>	 <p>1. 紅腹細螳的口器，兩側的齒面皆有 U 字型的凹槽，以便將獵物趕到中央，然後夾住，並刺破其外殼。 2. 右側口器放大圖，尖銳的主嵴呈 Y 字型，能深深地刺進獵物的體內，推測口器下端的側嵴也具相同功能。</p>

伍、草食性、雜食性和肉食性昆蟲砂囊小齒形態的比較(表四)

表四 草食性、雜食性和肉食性昆蟲砂囊齒形態的比較。

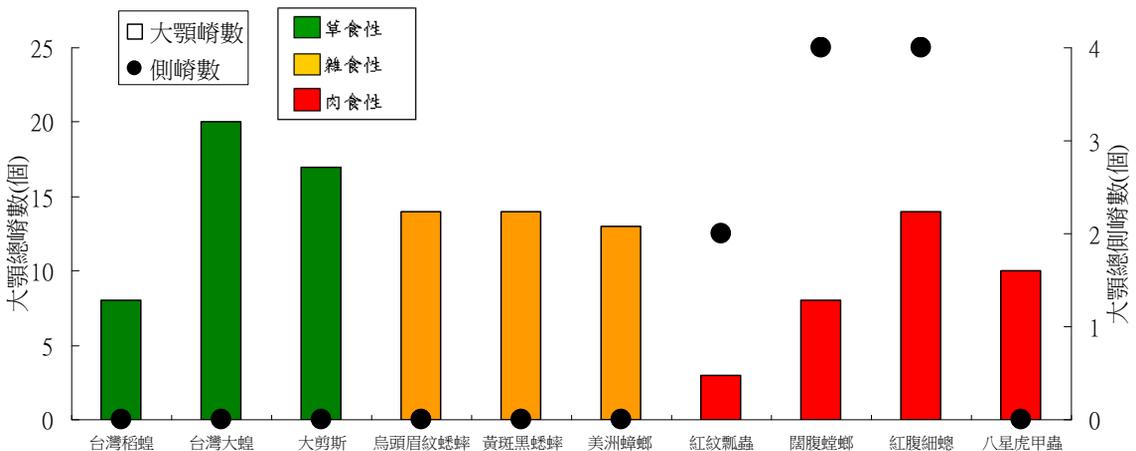
食性	昆蟲名稱	照片和說明
草食性	台灣稻蝗	<div style="display: flex; justify-content: space-around;">   </div> <ol style="list-style-type: none"> 台灣稻蝗的砂囊非囊狀構造，只有淡淡的條紋環繞在消化道外圍，推測是其砂囊退化消失的演化證據。 右圖為放大圖，突起為消化道內的氣泡，能看出似砂囊的構造。
	蝗蟲 台灣大蝗	<div style="display: flex; justify-content: space-around;">   </div> <ol style="list-style-type: none"> 台灣大蝗的砂囊由六片砂囊小齒構成(圖中僅顯示出三片)，每片都有微小的齒嵴，可略分為中間嵴與輔助嵴。草食性昆蟲的砂囊為長條狀，能增加容積和接觸面積，以增長磨蝕時間並提高磨蝕速率。 右圖為放大圖，圖中中間為嵴整齊排列於中央，以研磨作物，輔助嵴則順著中央向內凹陷，負責固定食物。台灣大蝗中間嵴較蟋蟀光滑扁平，推測可能其食物較為單純。

食性	昆蟲名稱	照片和說明
草食性	大剪斯 (蝽斯科)	 <ol style="list-style-type: none"> 1. 大剪斯的砂囊由六片砂囊小齒構成，分為中間與輔助嵴。和台灣大蝗相比，其輔助嵴已經退化，推測為其食物多為果實，不須輔助嵴來固定食物。 2. 右圖為放大圖，其中間嵴比台灣大蝗的齒嵴銳利，能輕易撕裂食物。
雜食性	蟋蟀	<p data-bbox="321 976 357 1152">烏頭眉紋蟋蟀</p>  <ol style="list-style-type: none"> 1. 烏頭眉紋蟋蟀的砂囊，六片砂囊小齒圍呈環狀，每片砂囊小齒上的齒嵴，數量大於大剪斯，形狀上也更尖且密。 2. 右圖為放大圖，中間嵴分岔出三條支幹，支幹分別再岔出多個小嵴，如小手狀，以增加固定食物的能力。輔助嵴則為單嵴，用來磨蝕食物。
	黃斑黑蟋蟀	<p data-bbox="321 1466 357 1613">黃斑黑蟋蟀</p>  <ol style="list-style-type: none"> 1. 黃斑黑蟋蟀的砂囊小齒，和烏頭眉紋蟋蟀相似，皆有小手狀的中間嵴。 2. 右圖為放大圖，中間嵴的枝幹有五到七個小嵴，向外延伸。

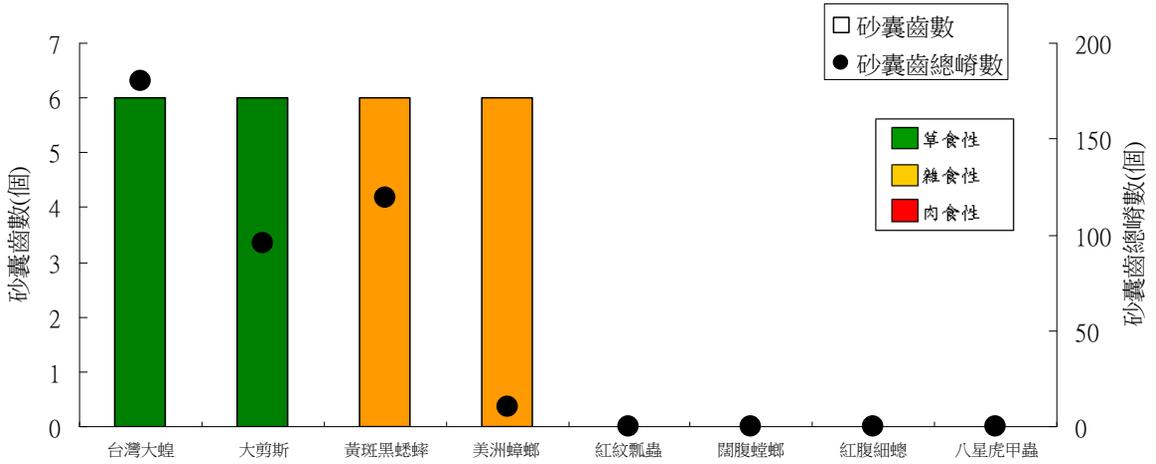
食性	昆蟲名稱	照片和說明
	美洲蟑螂	 <p>1. 美洲蟑螂的砂囊，有六顆獨立的砂囊小齒，兩齒間只有極薄的幾丁質構造相連。右上方具有尖銳齒嵴的砂囊小齒與左下方凹槽狀的砂囊小齒恰能夠互相切合，以切斷食物。其砂囊小齒分為四種齒型，以下將進行探討。</p>
肉食性	紅紋瓢蟲	無砂囊構造
	闊腹螳螂	無砂囊構造
	紅腹細螳	無砂囊構造

陸、草食性、雜食性和肉食性昆蟲口器齒和砂囊小齒數量與齒嵴數的比較

口器齒中，草食性昆蟲的大顎嵴數普遍高於肉食性昆蟲，而側嵴則只存在於肉食性昆蟲(圖三)。砂囊小齒中，只有草食性和雜食性昆蟲具有砂囊，砂囊小齒上的總嵴數又以草食性昆蟲為多(圖四)。

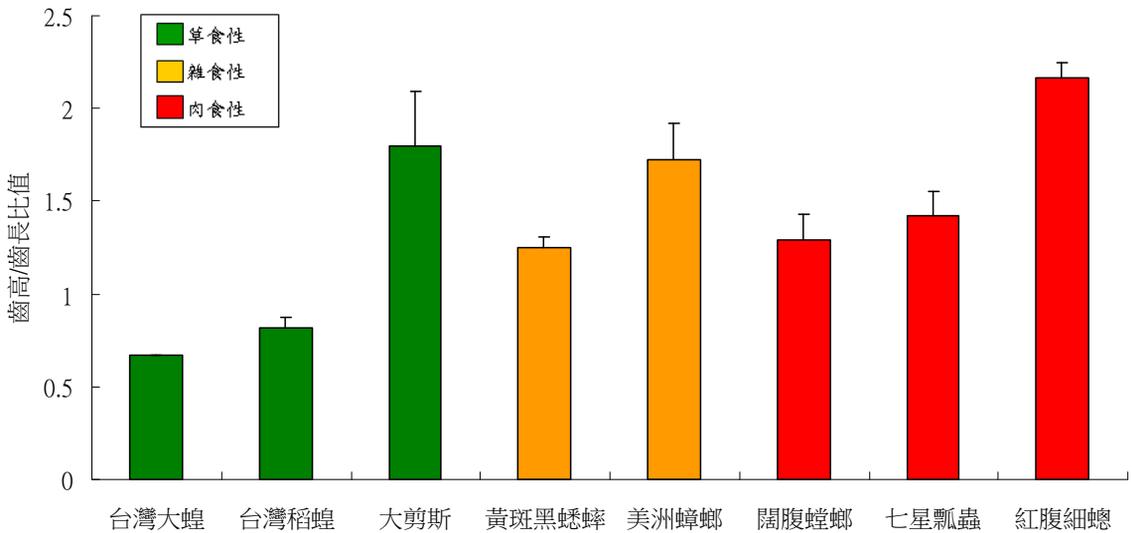


圖三 不同食性之昆蟲的大顎總嵴數與側嵴數比較圖。

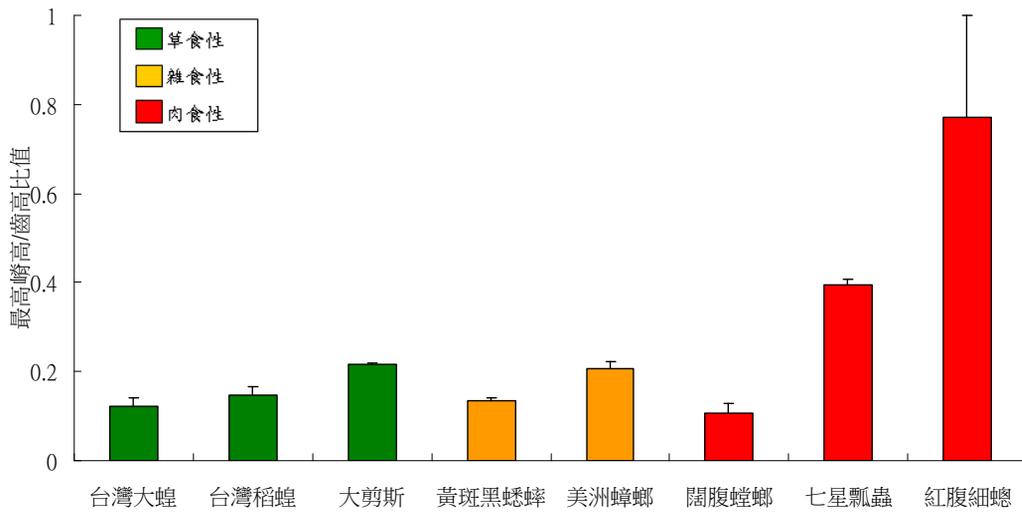


圖四 不同食性之昆蟲的砂囊小齒數與總齒數。

以昆蟲大顎的齒高/齒長比值進行比較，可發現肉食性高於草食性，顯現出草食性昆蟲之口器齒成寬扁狀，而肉食性之口器齒則呈尖錐狀的特徵(圖五)。以昆蟲大顎齒的最高齒高/齒高比值進行比較，可發現肉食性個體明顯高於草食性，而知肉食性昆蟲的齒嵴較長，草食性昆蟲的齒嵴較短(圖六)。

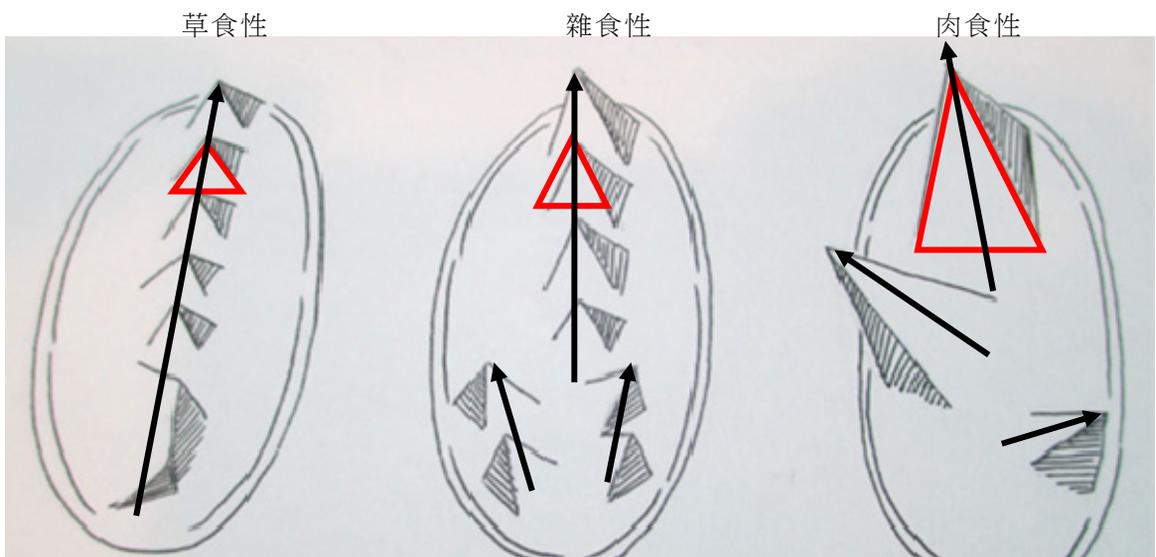


圖五 不同食性之昆蟲的大顎齒高/齒長比值。



圖六 不同食性之昆蟲的大顎齒最高嵴高/齒高比值。

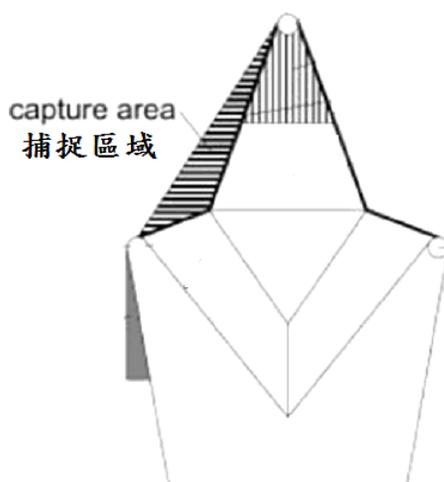
昆蟲口器齒演化出有利於咀嚼的形式，適應了不同的食性。草食性昆蟲為磨蝕多纖維質食物，通常其齒嵴較矮平，有相互磨蝕的粗糙平面，雜食性昆蟲能咀嚼各式的食物，其齒形融合草食與肉食的徵，有尖銳的大嵴，也有平滑的小嵴。肉食性昆蟲能迅速撕裂獵物，演化出強而有力且方向多變的大嵴(圖七、表五)。Evans 與 Sanson(2005)曾比較蝙蝠牙齒形態與食性的關係，將草食和雜食性口器齒末端的磨蝕平面稱為「捕捉區域」(capture area)(圖八)，為由齒嵴構成捕獲食物的封閉區域。本研究發現昆蟲亦有類似的構造，推論為磨蝕食物的區域。



圖七 草食、雜食和肉食性昆蟲口器齒形與食性關係示意圖。

表五 草食、雜食和肉食性昆蟲口器齒比較。

特徵	草食性	雜食性	肉食性
齒嵴數量	多	中	少
齒嵴大小	小	中	大
齒嵴方向	單一	次多	最多
齒嵴高度	矮	次高	高
齒嵴銳度	鈍	次尖	尖
嵴尖深度	淺	中	深



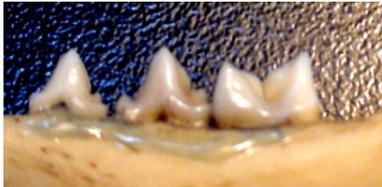
圖八 蝙蝠牙齒形態與各區域示意圖(修改自 Evans and Sanson, 2005)。

柒、草食性、雜食性和肉食性哺乳動物臼齒形態的比較(表六)

表六 草食性、雜食性和肉食性哺乳動物臼齒形態的比較。

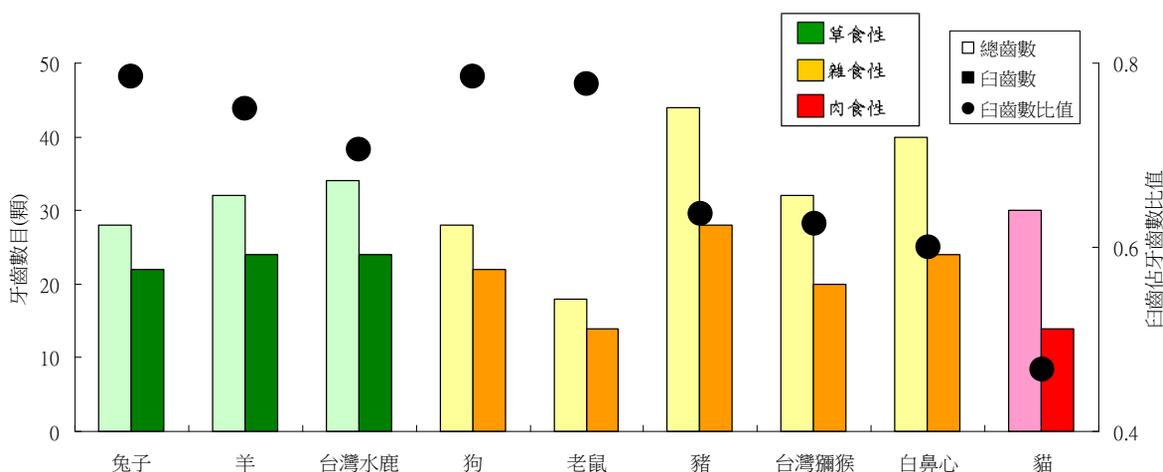
食性	動物名稱	齒式	圖片	說明
草食性	台灣水鹿	0133/ 3133		台灣水鹿的臼齒具有多嵴，齒面寬廣粗糙，增加磨蝕面積，屬於研磨型口器。

食性	動物名稱	齒式	圖片	說明
草食性	羊	0133/ 3133		羊的白齒有六個鋒面，寬廣的齒面適合研磨，可類比昆蟲中台灣稻蝗的口器
	兔	0133/ 3133		兔子的白齒的齒面縮小，利用銳利的門齒咬斷食物，可類比昆蟲中的大剪斯。
	白鼻心	0133/ 3133		白鼻心的白齒鋒面演化為倒錐狀，適合啃食果類食物。
雜食性	鼠	0133/ 3133		老鼠的白齒鋒面呈 S 型，可研磨多樣的 food，可類比昆蟲中的蟋蟀。
	豬	0133/ 3133		豬的白齒有四個鋒面，與人類的白齒相似。表面粗糙，以利研磨。
	台灣獼猴	0133/ 3133		台灣獼猴的白齒較豬光滑，可類比昆蟲中的美洲蟑螂。

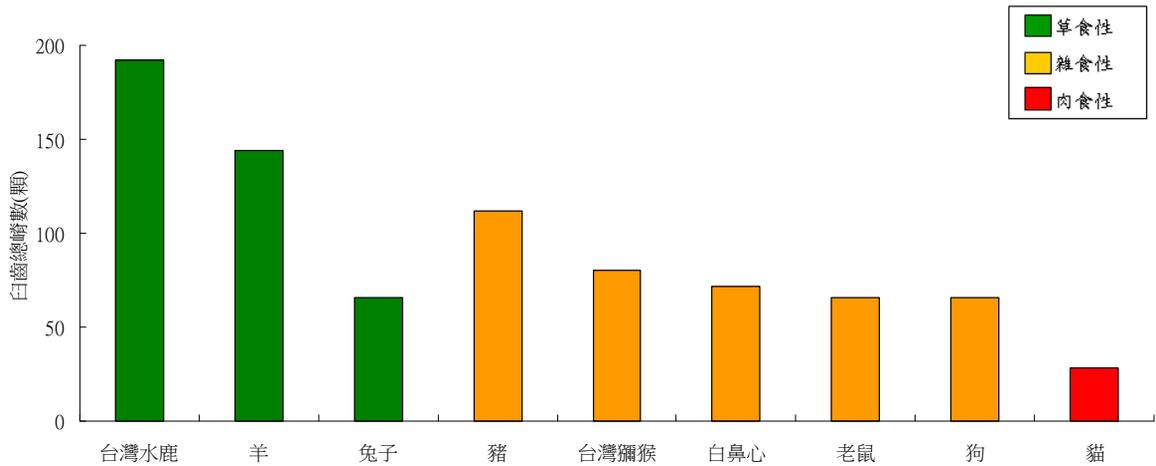
食性	動物名稱	齒式	圖片	說明
雜食性	狗	0133/ 3133		狗的白齒鋒面尖銳，強而有力以撕裂獵物，屬於雜食偏肉食性。
肉食性	貓	3131/ 3121		貓的白齒鋒面數比狗少，適合切割食物，可類比昆蟲中的闊腹螳螂。

捌、草食性、雜食性和肉食性哺乳動物白齒數量與齒嵴數的比較

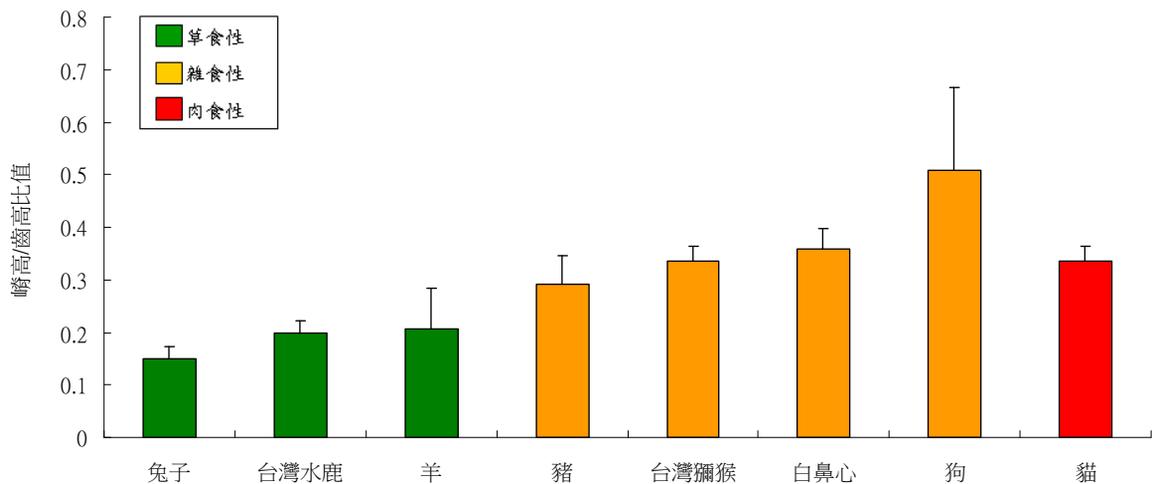
比較哺乳動物的總齒數，以雜食性動物為多，而以白齒數/總齒數目比值進行比較，可發現草食性動物普遍高於雜食性和肉食性(圖九)，而肉食性動物的白齒數比值最低。測量哺乳動物的白齒總嵴數，仍然呈現草食性高於雜食性和肉食性(圖十)，這與昆蟲的食性與口器齒嵴數的關係趨勢相同。以哺乳動物的嵴高/齒高比值進行比較，則呈現肉食性和雜食性高於草食性，代表肉食和雜食性齒嵴較高，這結果也和昆蟲口器齒的形態相符(圖十一)。



圖九 不同食性之哺乳動物的總齒數、白齒數目與白齒數比值。



圖十 不同食性之哺乳動物的白齒總嶺數。



圖十一 不同食性之哺乳動物的嶺高/齒高比例。

玖、不同食性的昆蟲與哺乳動物之齒形態比較

昆蟲與哺乳動物的牙齒鋒面(嶺)數皆為草食性多於肉食性，且草食性動物皆具扁平的齒面以磨碎作物，肉食性動物則皆具尖銳的齒面以撕裂食物。而昆蟲的齒嶺方向較哺乳動物多變，其中又以肉食性昆蟲的齒嶺變化方向多於草食性，哺乳動物的齒嶺則皆垂直向上，草食性和肉食性之間較無差別。

若將上述對昆蟲與哺乳動物所測量的各項參數進行比較，歸納出昆蟲與哺乳動物之「食性與齒形態」的各項關係中，在以下項目具有一致的趨勢：哺乳動物白齒數—昆蟲

砂囊齒數目、哺乳類臼齒總嵴數—昆蟲砂囊齒總嵴數、哺乳類嵴高/齒高比值—昆蟲大顎齒高/齒長比值，代表兩群動物之間在「食性與齒形」具有趨同演化的現象(表七)。

表七 不同食性之昆蟲與哺乳動物齒型態比較(線段高低代表多/少關係)。

		草食-----雜食-----肉食
昆蟲	砂囊小齒數目	
哺乳類	牙齒數目	
	臼齒數	
	臼齒數比值	
昆蟲	大顎齒總嵴數	
	大顎齒側嵴數	
	砂囊齒總嵴數	
哺乳類	臼齒總嵴數	
昆蟲	大顎齒高/齒長比值	
	大顎齒最高嵴高/齒高比值	
哺乳類	嵴高/齒高比值	

拾、結論

本文比較不同食性的昆蟲與哺乳動物，草食性昆蟲具有多嶙的口器，其砂囊大致具有六片排列滿齒嶙的構造，部分草食性昆蟲的砂囊退化消失。肉食性的昆蟲，其口器具有量少卻銳利的齒嶙，但其砂囊構造則完全消失。雜食性昆蟲為了能夠咀嚼各種食物，其口器和砂囊的齒形融合了草食性和肉食性的齒型特徵。草食性哺乳動物的白齒形態寬而扁、肉食性動物齒形窄而銳。以哺乳類-昆蟲進行比較，發現白齒數-砂囊齒數目、白齒總嶙數-砂囊齒總嶙數、嶙高/齒高比值-大顎齒高/齒長比值等具一致之趨勢，代表兩者在「食性與齒形」的關係上具有趨同演化的現象。

拾壹、參考文獻

- Evans, A. R. and Sanson, G. D. 2005. Correspondence between tooth shape and dietary biomechanical properties in insectivorous microchiropterans. *Evol. Ecol. Res.* 7: 453-478.
- Jernvall, J. and Thesleff, I. 2012. Tooth shape formation and tooth renewal: evolving with the same signals. *Development* 139: 3487-3497.
- Santana, S. E., Strait, S. and Dumont, E. R. 2011. The better to eat you with: functional correlates of tooth structure in bats. *Funct. Ecol.* 25(4): 1839-847.
- Stegemann, E. 2006. Skull science. NYS Department of Environmental Conservation. http://www.dec.ny.gov/docs/wildlife_pdf/skullscience.pdf