



The Effect of Accumulated Temperature on the Development of Gall-forming Adelgids on Taiwan Spruce 【Research report】

積溫對臺灣雲杉上造癟球蚜發育之影響【研究報告】

Chia-Yu Chen, Ming-Chih Chiu, Wen-Bin Yeh, and Mei-Hwa Kuo*
陳佳郁、丘明智、葉文斌、郭美華*

*通訊作者E-mail: mhkuo@dragon.nchu.edu.tw

Received: 2014/05/10 Accepted: 2014/05/30 Available online: 2014/08/01

Abstract

The Metabolic Theory of Ecology states that temperature and body size are the basic determinants of an organism's metabolic rate. The effect of these determinants on individual development and fecundity, population growth, species diversity, and even on the ecosystem are important. In this study, we periodically collected pineapple galls on Taiwan spruce, *Picea morrisonicola*, during 2007 to 2009. In order to elucidate the effect of temperature on the development of adelgid in pineapple gall, we estimated the accumulated temperature of the gallicola developmental period using three years of meteorological data for Wuling. The accumulated temperature and the particular year are the two variables that taken into consideration in multiple regression analysis to determine their effect on the development of gallicola. The best model revealed that the year variable had no effect, and that body length was positively correlated with the accumulated temperature ($y = -0.25368 + 0.00078x$, $p = 0.002$, $R^2 = 0.8774$). Nevertheless, the accumulated temperature + particular year model was also significant ($p = 0.0083$, $R^2 = 0.8874$), and the gallicola size was larger in 2009, due to a higher accumulated degree-day. We predict that a moderately rising temperature will be advantageous to the gallicola of *Adelges* sp. in both development and fecundity. Therefore, forest and natural resource managers should be aware that endemic Taiwan spruce will potentially face a growing threat by the adelgid.

摘要

溫度及體型大小在生態學代謝理論 (Metabolic Theory of Ecology) 中是決定生物代謝速率的基本因素，這些因素對個體的生長發育和繁殖、族群增長、物種多樣性，甚至對生態系過程的影響很是重要。本研究在武陵地區週期性採集臺灣雲杉 (*Picea morrisonicola*) 上鳳梨形蟲癟為時三年，為了解溫度對鳳梨形蟲癟內球蚜發育的影響，利用武陵氣象資料估算出此球蚜的癟蚜發育期的積溫，來進行積溫及年份對癟蚜發育的影響之迴歸分析，最佳模型結果為年份變數無影響，積溫 (x) 與癟蚜體長 (y) 為正相關，迴歸方程式為 $y = -0.25368 + 0.00078x$ ($p = 0.002$, $R^2 = 0.8774$)。然而積溫+年份的複迴歸方程式亦成立 ($p = 0.0083$, $R^2 = 0.8874$)，2009年的累積度日數增加且癟蚜體長較2007年為大，故推測氣溫若上升則可能有利 *Adelges* sp. 癟蚜的發育及繁殖。因此，森林及自然資源管理者應不容忽視本土臺灣雲杉受到球蚜的潛在危害。

Key words: Adelgidae, gallicola, anholocycle, body length, degree-days

關鍵詞: 球蚜科、癟蚜、不完全生活環、體長、度日數。

Full Text: [PDF \(1.05 MB\)](#)

下載其它卷期全文 Browse all articles in archive: <http://entsocjournal.yabee.com.tw>

積溫對臺灣雲杉上造癟球蚜發育之影響

陳佳郁、丘明智、葉文斌、郭美華*

國立中興大學農業暨自然資源學院昆蟲學系 40227 台中市南區國光路 250 號

摘要

溫度及體型大小在生態學代謝理論 (Metabolic Theory of Ecology) 中是決定生物代謝速率的基本因素，這些因素對個體的生長發育和繁殖、族群增長、物種多樣性，甚至對生態系過程的影響很是重要。本研究在武陵地區週期性採集臺灣雲杉 (*Picea morrisonicola*) 上鳳梨形蟲癟為時三年，為了解溫度對鳳梨形蟲癟內球蚜發育的影響，利用武陵氣象資料估算出此球蚜的癟蚜發育期的積溫，來進行積溫及年份對癟蚜發育的影響之迴歸分析，最佳模型結果為年份變數無影響，積溫 (x) 與癟蚜體長 (y) 為正相關，迴歸方程式為 $y = -0.25368 + 0.00078x$ ($p = 0.002, R^2 = 0.8774$)。然而積溫+年份的複迴歸方程式亦成立 ($p = 0.0083, R^2 = 0.8874$)，2009 年的累積度日數增加且癟蚜體長較 2007 年為大，故推測氣溫若上升則可能有利 *Adelges* sp. 癟蚜的發育及繁殖。因此，森林及自然資源管理者應不容忽視本土臺灣雲杉受到球蚜的潛在危害。

關鍵詞：球蚜科、癟蚜、不完全生活環、體長、度日數。

前　　言

球蚜科 (Adelgidae) 是一群相當古老的蚜蟲類群，還保有取食裸子植物、生殖方式為卵生非胎生及不具腹管等蚜蟲祖先的特徵，其與取食落葉植物 (如葡萄等) 的根瘤蚜科親緣關係較密切 (Heie, 1987)。球蚜取食松科 (Pinaceae) 植物，其分布和第一寄主植物有關，涵蓋了北半球的極區及溫帶地區 (Wallace, 2005)。雖然球蚜可分布的地理範圍

廣闊，但其種類卻相當少，相較於常蚜科之 4,700 種還未及其 1.5%，目前已描述的球蚜物種尚未達 70 種 (Havill and Foottit, 2007)。球蚜的生活史為轉換寄主植物之完全生活環 (holocycle)，但也有不轉換寄主之不完全生活環 (anhocycle)。第一寄主植物為雲杉屬 (*Picea*)，第二寄主植物則包括落葉松屬 (*Larix*)、黃杉屬 (*Pseudotsuga*)、鐵杉屬 (*Tsuga*)、冷杉屬 (*Abies*) 及松屬 (*Pinus*) (Havill and Foottit, 2007)。

*論文聯繫人

Corresponding email: mhkuo@dragon.nchu.edu.tw

歐洲雲杉 (*Picea abies* (L.) Karsten, 1880) 上有兩種生活史策略完全不同的球蚜，一種為落葉松球蚜 (*Adelges laricis* (Vallot, 1836))，其完全生活環生活史中有 3 個多態型發生在第一寄主植物上，即秋天行有性生殖的雌雄性蚜 (*sexualis*) 交配後會產下卵；卵孵化後即為幹母 (*fundatrix*) 且以一齡若蚜的姿態越冬 (不同於一般卵生蚜蟲以卵越冬)；春天時幹母在第一寄主植物上造癟，其產下的子代皆在蟲癟中生活，稱為癟蚜 (*gallicola*)；盛夏蟲癟癟室打開，有翅癟蚜從第一寄主植物遷移到第二寄主植物。在第二寄主植物上的僑蚜 (*exulus*) 行 2 至 5 代的孤雌生殖並以一齡若蚜越冬，隔年春夏之際其產下有翅型的性母 (*sexupara*) 可從第二寄主植物遷回第一寄主植物上，並產下行有性生殖的性蚜，整個完全生活環共需時兩年。另一種東方雲杉癟球蚜 (*Adelges abietis* (Linnaeus, 1758)) 在第一寄主植物上行不完全生活環，且一年有 2 個世代，分別為偽幹母 (*pseudofundatrix*) 及有翅癟蚜。而在第二寄主植物上的不完全生活環則以停育型 (*sistens*) 及進育型 (*progrediens*) 的僑蚜，依球蚜種類不同，一年有 2 至 6 個世代不等 (Rohfritsch and Anthony, 1992; Salom *et al.*, 2002; Havill and Foottit, 2007)。

目前臺灣已描述的球蚜是在第二寄主植物臺灣鐵杉 (*Tsuga chinensis* (Franch.) Pritz. var. *formosana* (Hayata) Li & Keng, 1954) 上的鐵杉球蚜 (*Adelges tsugae* Annand, 1924) (Tao, 1999; Havill *et al.*, 2006; Havill and Foottit, 2007)。試驗期間在臺灣雲杉 (*Picea morrisonicola* Hayata, 1908) 上發現可能有兩種球蚜，其造癟時間及蟲癟形狀皆不相同，5 月份可見到鐵杉球蚜所造的球形蟲癟及夏季 (6~8 月) 發生的鳳梨

形蟲癟，後者與歐洲雲杉的兩種球蚜之造癟形狀相同，兩種球蚜在臺灣雲杉上之生活史如圖一所示。臺灣雲杉為分布於中央山脈中高海拔 (2,000~3,000 m) 的臺灣特有種，也是唯一的雲杉物種，在武陵地區為人工栽植的低層林冠植群 (Hsu *et al.*, 2000)，由於過度砍伐其保育評估已達易受害 (VU) 等級，可能急需要受到保護 (Ou *et al.*, 2003; Dixon, 2005)。

由於球蚜成蟲有許多形態特徵消失或退化 (如不具腹管及前翅脈相簡單等) 難以辨別，而球蚜分類主要以寄主植物資訊、僑蚜一齡若蚜的背部骨片形狀、蠟板蠟腺的分布及數量，以及成蟲腹部氣孔數為重要的檢索特徵 (Blackman and Eastop, 1994)，加上複雜的生活史及多態型造成傳統形態分類上的困難，因此球蚜的命名系統至今仍意見分歧，其中以俄德系的多屬系統 (球蚜屬 (*Adelges*)、號球蚜屬 (*Cholodkovskya*)、糖球蚜屬 (*Sacchiphantes*)、跡球蚜屬 (*Cilletteella*)、奇球蚜屬 (*Aphrastasia*)、椎球蚜屬 (*Dreyfusia*)、松球蚜屬 (*Pineus*)、擬松球蚜屬 (*Pineodes*)、*Eopineus*) 及英美系的二屬系統較球蚜學者們廣為接受 (Wallace, 2005; Havill and Foottit, 2007; Žurovcová *et al.*, 2010)。根據成蟲腹部氣孔數之特徵，本研究所採集的兩種球蚜皆為 5 對氣孔，故初步評斷為球蚜屬，而非 4 對氣孔的松球蚜屬。

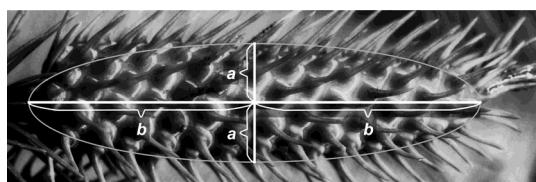
在北美、中國及日本，有些球蚜如鐵杉球蚜、黃杉球蚜 (*Adelges cooleyi* (Gillette, 1907))、東方雲杉癟球蚜、落葉松球蚜、魚鱗雲杉球蚜 (*Adelges japonicas* (Monzen, 1929)) 等，因嚴重危害觀賞樹木及經濟林業產業，其生活史、防治策略、系統發生等研究已經有相當程度的基礎 (McClure, 2001; Havill and Foottit, 2007; Havill *et al.*, 2007; Sano *et al.*, 2008)，但在臺灣有關球蚜生物學

等相關研究仍然闕如。臺灣雲杉位於雲杉地理分布最南部的亞熱帶山區，其冬季的平均氣溫高於攝氏零度 (Bodare *et al.*, 2013)，本篇所探討的對象是在臺灣雲杉上造鳳梨形蟲癟的球蚜 (*Adelges* sp.)，可能適應了比溫帶地區更溫暖的環境，其生活史與歐洲雲杉上行不完全生活環的東方雲杉癟球蚜相似，不會轉移到第二寄主上 (Rohfritsch and Anthony, 1992)。如此寄主專一的生活史策略，可能會受氣候變遷(如暖化等)的影響甚鉅，對球蚜本身較為不利。故本研究除了描述基本的生物學特性，更進一步探討氣溫對該球蚜體型發育之影響。

材料與方法

自 2007 年至 2009 年連續三年，這期間的 4、6、8、10 月於台中市和平區武陵地區雪山主峰線 2K 處的七卡山莊 (東經 121°16' 31.7"、北緯 24°23'6.3") 採集臺灣雲杉 (*Picea morrisonicola*) 上的鳳梨形蟲癟 (實際採集日期及每次採集的蟲癟數量見表一)。

觀察紀錄鳳梨形蟲癟之直徑及高，並以長橢球體積估算蟲癟大小 (Sopow and Quiring, 2001)，所測得的直徑為公式中之短軸 ($2a$)、高為長軸 ($2b$)。



$$V_{\text{prolate spheroid}} = \frac{4}{3}\pi a^2 b$$

且進一步解剖蟲癟，於解剖顯微鏡下計算癟蚜數量及測量癟蚜體長 (由背面從頭頂量至腹部末端，但不包括尾片)。以 SAS 之 GLM procedure 進行相同年份不同採集月份對蟲癟

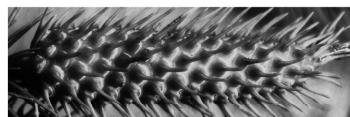
大小及癟蚜數量之變方分析，再進一步以 Tukey's HSD (honestly significant difference) 分析有無顯著差異 (Anonymous, 2011)。

採用林務局東勢林區管理處於武陵山莊附近之七家灣溪旁所設立的森林水文氣象站 (東經 121°18'、北緯 24°24') 之每日最低及最高溫 (2007 年 1 月 1 日至 2009 年 11 月 30 日)，利用 University of California's IPM Online 所提供的度日數計算器 (Degree-day calculator) (Seaver *et al.*, 1990)，以單三角測量法 (Zalom *et al.*, 1983) 估算球蚜每年之累積度日數 (accumulated degree-day) (圖二)。由於目前仍無本球蚜 (*Adelges* sp.) 之生物學之數據資料可用，因此計算累積度日數所需的溫度下限採用鐵杉球蚜之發育臨界低溫 3.9°C (Salom *et al.*, 2002)，再者，因鐵杉球蚜的發育臨界高溫介於 22~27°C (Salom *et al.*, 2002)，溫度上限則設為最常被採用的 26.7°C (Roltsch *et al.*, 1999)，且溫度上限的切除法 (用於修正累積度日數之高估) 採用水平方式，因其配合單三角測量法誤差較小 (Roltsch *et al.*, 1999)，如此估算出的累積度日數可視為球蚜的有效積溫。另外，針對本球蚜 (*Adelges* sp.) 在春至秋季的癟蚜發育期之有效積溫 (accumulated temperature) 則由 4 月初其偽幹母產卵後開始計算 (Damos and Savopoulou-Soultani, 2012)。

以 SAS 之 REG procedure 進行複迴歸分析積溫 (自 4 月初起算) 及年份 (2007、2008、2009 年) 對蟲癟大小或癟蚜體長之影響 (Anonymous, 2011)，假設年份存在差異性，由於其為類別變數，因此分析前需進一步轉換為年虛擬變數 (year dummies)，以 2007 年為比較之基本組 (base group)，故除 2007 年外，年份變數則為 Year2008 + Year2009，若為該年其值為 1、否則為 0。以體長為例，

Two gall-adelgids on Taiwan spruce

•*Adelges* sp.



Gall desiccated
N4 gallicolae crawls out to molt

Pseudofundatrix nymph settles down

Gall formed
Laying eggs

9 10 11 12 1 2 3 4 5 6 7 8 (month)
Fall N1 fundatrix overwinter Spring Summer (season)

Feeding activity starts

Still N1 or N2 gallicolae

Sexalis mating

Feeding activity starts

Fundatrix nymph settles down



Gall desiccated

N4 gallicolae crawls out to molt

•*Adelges tsugae*

Secondary host plant
to another year

圖一 臺灣雲杉上兩種造癟球蚜之生活史。上半部為造鳳梨形蟲癟之球蚜、下半部為造球形蟲癟之鐵杉球蚜。

Fig. 1. Two gall-forming adelgids on Taiwan spruce. The upper is *Adelges* sp., forming a pineapple gall, and the lower is *Adelges tsugae*, forming a round gall.

複迴歸方程式如下：

$$\text{BodyLength} = \beta_0 + \beta_1(\text{DegreeDay}) + \beta_2(\text{Year2008}) + \beta_3(\text{Year2009})$$

此外以 AIC (Akaike's information criterion) 最小值判斷最佳迴歸模型 (Akaike, 1974)。

結果

2007 年 4 月初的野外調查觀察到偽幹母在臺灣雲杉葉芽基部產卵 (圖一)，其蠟腺分泌出許多蠟粉、蠟絲覆蓋蟲體及卵，此時蟲癟尚未完全形成，因此自 2007 年 6 月起，於春季至秋季期間平均每兩個月進行野外採集，連續三年。除 2007 年外，秋季採集的蟲癟皆已乾裂，絕大多數的癟蚜已爬出癟室蛻皮為有翅成

蚜，故無法計算蟲癟內球蚜數量。

表一為試驗期間各採集日期的蟲癟大小及球蚜數量，結果顯示 2007 年不同月份的蟲癟大小並無顯著差異，2008 年 6 月的蟲癟顯著較同年份的其他兩個月份所採集的蟲癟為小 (height: $F_{2,178} = 49.77, p < 0.0001$; diameter: $F_{2,178} = 29.93, p < 0.0001$; volume: $F_{2,178} = 43.77, p < 0.0001$)，而 2009 年 10 月的蟲癟，由於直徑變大之緣故 ($F_{2,32} = 3.57, p = 0.0399$)，體積顯著較同年份的先前兩個月份的蟲癟為大 ($F_{2,32} = 3.96, p < 0.0001$)。各年份不同月份間，蟲癟內癟蚜的數量亦無顯著差異 (表一)。

各齡期的癟蚜體長，詳見表二，由於 2008 及 2009 年 10 月的蟲癟已開裂，只能測量殘存的四齡若蚜及停留癟外的少數有翅成蚜。同一

表一 臺灣雲杉上的鳳梨形蟲癟大小 (mean \pm SEM) 及蟲癟內癟蚜之數量Table 1. The gall size (mean \pm SEM) and number of gallicola inside pineapple galls on Taiwan spruce

Collection date	$n^{1)}$	Gall size			Gallicola no. / gall (mean \pm SEM)
		height (mm)	diameter (mm)	volume (mm ³)	
Jun. 1, 2007	15	28.53 \pm 2.61 a ²⁾	8.75 \pm 0.51 a	1319.6 \pm 227.2 a	106.3 \pm 24.4 a
Aug. 2, 2007	34	29.03 \pm 1.65 a	8.92 \pm 0.46 a	1454.8 \pm 267.7 a	158.7 \pm 13.8 a
Sep. 30, 2007	7	25.71 \pm 4.40 a	8.10 \pm 0.56 a	1009.9 \pm 293.3 a	171.0 \pm 46.4 a
Jun. 7, 2008	140	28.25 \pm 0.73 b	8.74 \pm 0.14 b	1274.2 \pm 71.0 b	230.8 \pm 14.7 a
Aug. 5, 2008	15	44.66 \pm 3.04 a	11.43 \pm 0.62 a	3445.1 \pm 598.6 a	286.2 \pm 32.2 a
Oct. 5, 2008	26	45.06 \pm 2.30 a	11.06 \pm 0.39 a	3184.1 \pm 366.6 a	— ³⁾
May 29, 2009	14	32.64 \pm 1.79 a	6.85 \pm 0.30 b	856.0 \pm 105.5 b	180.9 \pm 20.8 a
Aug. 6, 2009	16	29.31 \pm 2.39 a	7.38 \pm 0.25 ab	899.6 \pm 111.4 b	126.3 \pm 23.3 a
Oct. 5, 2009	5	34.60 \pm 3.28 a	9.10 \pm 1.61 a	1739.6 \pm 627.4 a	—

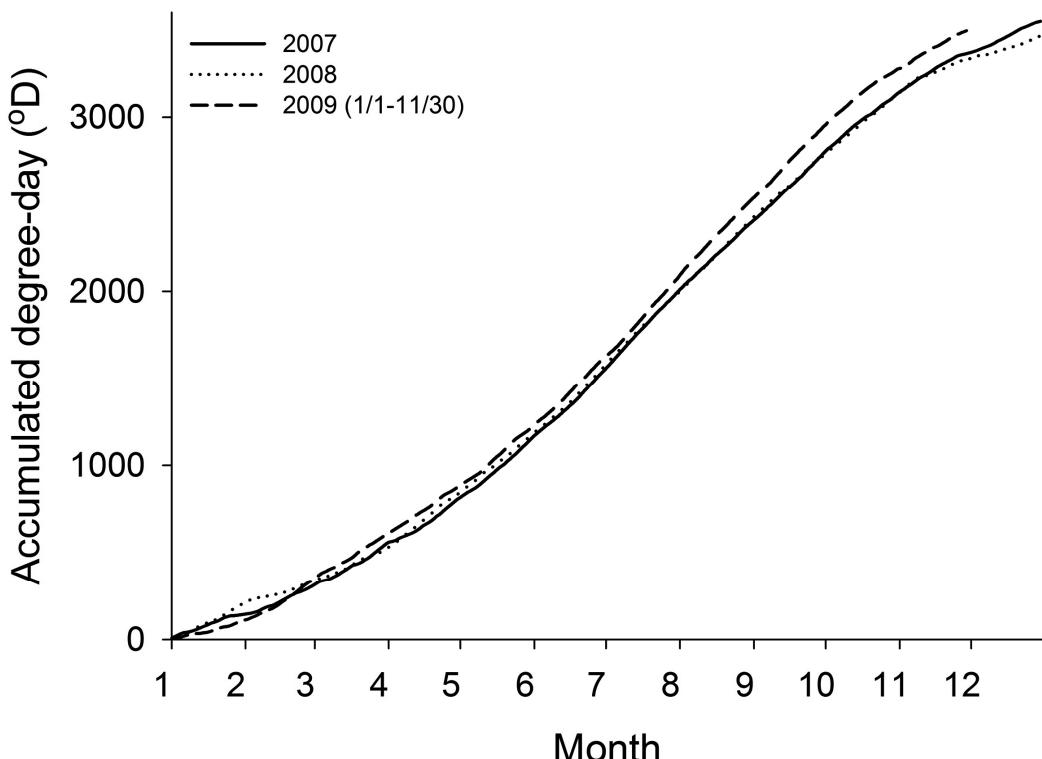
¹⁾ n , number of galls.²⁾ The mean \pm SEM in the same column each year followed by a different letter differs at $p < 0.05$ (Tukey's HSD test).³⁾ —, the adelgids had emerged from their galls.表二 臺灣雲杉上鳳梨形蟲癟內各齡期癟蚜體長 (mean \pm SEM)Table 2. Body length (mean \pm SEM) of various stadia of gallicola in pineapple gall on Taiwan spruce

Collection date	$n^{1)}$	Gallicola: body length (mm)					Adult	
		1 st instar	n	2 nd instar	n	3 rd instar	n	
Jun. 1, 2007	60	0.31 \pm 0.01						
Aug. 2, 2007	360	0.58 \pm 0.01	316	0.82 \pm 0.01	30	1.28 \pm 0.02		
Sep. 30, 2007					60	1.23 \pm 0.02	117	1.38 \pm 0.03
Jun. 7, 2008	170	0.33 \pm 0.01						
Aug. 5, 2008	30	0.43 \pm 0.01	210	0.82 \pm 0.01	60	1.10 \pm 0.02		
Oct. 5, 2008 ²⁾							25	1.91 \pm 0.05
May 29, 2009	420	0.41 \pm 0.01					25	1.66 \pm 0.06
Aug. 6, 2009	179	0.53 \pm 0.01	231	0.65 \pm 0.01				
Oct. 5, 2009*					4	1.31 \pm 0.05	130	1.90 \pm 0.02
							1	1.82

¹⁾ n , the sample size of each stadium of gallicola calculated.²⁾* , the sample size and body length of gallicola was measured from gall outside in this collection date.

個蟲癟內的癟蚜來自於 1 或 2 個偽幹母所產下的卵，所以癟蚜若蚜的發育相當一致，同一蟲癟內的癟蚜齡期幾乎相同，由表二可發現每年 6 月的癟蚜為一齡若蚜，8 月時仍以年輕若蚜

(一齡及二齡) 為主，9 月底癟蚜已發育至老熟若蚜(三齡及四齡)，10 月幾乎已發育為有翅成蚜，並飛離已開裂的蟲癟。三年內之蟲癟大小與癟蚜體長則無顯著直線關係，除了 2009



圖二 臺灣武陵地區球蚜之累積度日數。以單三角測量法及水平切除法估算，溫度上、下限分別設為 3.9 及 26.7°C (Rötsch *et al.*, 1999; Salom *et al.*, 2002)。

Fig. 2. Accumulated degree-days of adelgids in the Wuling region of Taiwan. The amounts were calculated using the single triangle method with a horizontal cut-off at the upper threshold of 26.7°C (Rötsch *et al.*, 1999), with a base temperature of 3.9°C (Salom *et al.*, 2002).

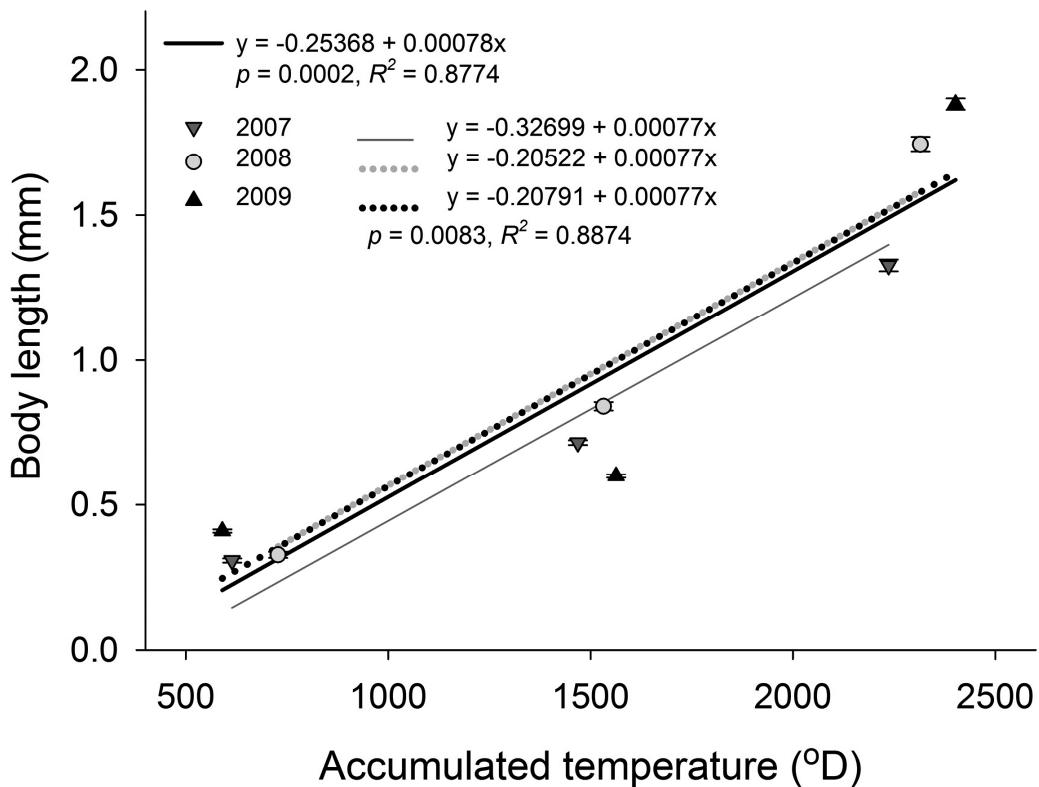
年的癭蚜體長隨著蟲癭體積增加而成長 ($p = 0.0475$, $R^2 = 0.9944$)。

圖二為武陵地區氣象資料轉換成球蚜有效積溫之全年度累積度日數 (除 2009 年數據未滿一年)，顯示 2009 年的有效積溫較前兩年為高。表三為複迴歸分析結果，對蟲癭體積的最佳模型雖為積溫+年份變數，卻不具顯著性 ($p = 0.1048$)。積溫及年份對癭蚜體長之影響，由複迴歸方程式斜率得知隨著積溫增加，癭蚜逐日成長，體長變長，且截距顯示 2008 及 2009 年的癭蚜體長較 2007 年為長 (圖三)。雖然積溫+年份的迴歸方程式為成立 ($p =$

0.0083)，且對癭蚜體長的解釋變異相較於最佳模型為增加 ($R^2 = 0.8874$)，但其 AIC 值非最小，僅為次佳模型 (表三)。而癭蚜體長最佳迴歸模型為積溫變數的簡單直線迴歸 (即圖三粗黑線： $y = -0.25368 + 0.00078x$, $p = 0.002$, $R^2 = 0.8774$)，表示年份變數則無顯著影響 ($p = 0.9319$)，其對癭蚜體長的解釋變異相當小 ($R^2 = 0.0232$) (表三)。

討論

本研究在臺灣的武陵地區週期性採集臺



圖三 複迴歸分析積溫(自4月初起算)及年份(2007、2008、2009年)對臺灣雲杉上球蚜(*Adelges* sp.)體長的影響。最佳模型為粗黑線，其次為2007年(深灰線)、2008年(淺灰點虛線)及2009年(黑點虛線)之迴歸模型。

Fig. 3. Effect of the accumulated temperature (calculated from early April) and the particular years (2007, 2008 and 2009) on the body length of *Adelges* sp. *gallicola* on Taiwan spruce in a multiple regression analysis. The bold black line indicates the best model, while the other one indicates the second best model (the dark grey line shows the regression equations for 2007, the light grey dotted line the regression equations for 2008, and the black dotted line the regression equations for 2009).

台灣雲杉上球蚜蟲癟為時三年。所採集的蟲癟為鳳梨狀，發生於每年的5至9月，10月初時蟲癟呈現乾裂，蟲室打開，其內的四齡若蚜爬出羽化成有翅蚜飛離(圖一)。試驗期間於6月初又發現另一種球狀蟲癟，卻已呈現乾裂，故進一步將其內殘餘的若蚜以分子特徵比對為鐵杉球蚜，而造鳳梨狀蟲癟的球蚜與球型蟲癟內球蚜相似度僅94% (此分生結果尚未發表)。因此在臺灣雲杉上的造癟球蚜應有兩種，且蟲癟形狀不同，球形蟲癟確認是臺灣已知的

球蚜物種—鐵杉球蚜所造，另一種鳳梨狀蟲癟之球蚜(*Adelges* sp.)分類地位未明，但其生活史與東方雲杉球蚜相似，皆為在第一寄主植物上行不完全生活環的同寄主蚜(autoecism) (Rohfritsch and Anthony, 1992)(圖一)，然而在未發現其第二寄主前，並未代表 *Adelges* sp.無轉換寄主之完全生活環。由於球蚜具有五種多態型、生活史亦相當複雜且時間長，另外球蚜在一般蚜蟲分類檢索上所用的許多重要特徵皆已退化，欲用形態特徵來鑑

表三 積溫及年份對蟲癟體積及癟蚜體長的影響之複迴歸分析

Table 3. Multiple regression analysis of the effects of the accumulated temperature and the particular year on gall volume and body length of the gallicola

	<i>DF</i> model, error, total	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>R</i> ²	AIC ¹⁾
Gall volume (mm³)					
DegreeDay	1, 7, 8	1.24	0.3017	0.1508	125.1834
Year2008 + Year2009	2, 6, 8	3.57	0.0953	0.5432	121.6041
<i>DegreeDay + Year2008 + Year2009</i> ²⁾	3, 5, 8	3.52	0.1048	0.6784	120.4447
Body length (mm)					
<i>DegreeDay</i> ^{2/3)}	1, 7, 8	50.10	0.0002	0.8774	-25.0630
Year2008 + Year2009	2, 6, 8	0.07	0.9319	0.0232	-4.3842
DegreeDay + Year2008 + Year2009 ³⁾	3, 5, 8	13.13	0.0083	0.8874	-21.8250

¹⁾ AIC, Akaike's information criterion.²⁾ The italic model with minimum AIC value is the best.³⁾ The bold model is significant (*p* < 0.05) in multiple regression analysis.

定物種相當困難。開發適合的分子特徵作為物种鑑定之輔證，有助於解決球蚜分類所遇到的窘境 (Rötsch *et al.*, 1999; Havill *et al.*, 2006; Havill *et al.*, 2007; Foottit *et al.*, 2009; Žurovcová *et al.*, 2010; Sano *et al.*, 2011)。

在第一寄主雲杉屬植物上行不完全生活環的球蚜，其蟲癟發生 (cecidogenesis) 是受到偽幹母若蚜刺吸植物的皮層薄壁組織刺激葉芽變形，接著偽幹母產下的卵孵化為癟蚜若蚜，其在初始癟 (initial gall) 抽芽 (flush) 後的針葉基部繼續吸食，促使癟室閉合，且蟲癟體積在 6 月中之前便快速增大 (Rohfritsch and Anthony, 1992; Ozaki, 1993)，故本研究所採集的鳳梨形蟲癟大小 (高、直徑及體積) 在各年份不同月份的變化不大 (表一)。臺灣雲杉上鳳梨形蟲癟內的癟蚜數量在各年份不同月份間並無顯著差異 (表一)，Ozaki (1993) 指出老熟若蚜受到蟲癟資源有限之影響，其數量與蟲癟體積為正相關，即使一開始進入蟲癟的若蚜數較多，其癟內死亡率也較高。

從表一的齡期變化可發現癟蚜維持在年

輕若蚜的時間相當長，尤其是以一齡若蚜持續長達二至三個月為越夏停育蚜 (aestivositsten)，因此延長了癟蚜發育的時間。與本球蚜同屬之為完全生活環的魚鱗雲杉球蚜 (Sano *et al.*, 2008)，亦可在第一寄主如 *Picea jezoensis* 行不完全生活環生活史，不過其癟蚜並無特定齡期夏天滯育，而是延長各齡期的發育時間，確保其產下的卵在秋季孵化後，偽幹母若蚜得以在第一寄主的葉芽上取食 (Tabuchi *et al.*, 2009)。許多學者指出蟲癟體積對癟蚜成蚜翅長為正影響，但不顯著或顯著性不高 (McKinnon *et al.*, 1999; Sopow and Quiring, 2001)。本研究發現蟲癟大小與癟蚜各齡期之體長相關性低，Ozaki (1993) 亦指出蟲癟癟室大小有限，是影響癟蚜若蚜生長的限制因子。

球蚜的第二寄主植物如雲杉屬及落葉松屬祖先原在歐亞大陸及北美洲為連續分布，現今分散在歐、亞、美三大陸，由於缺乏共同演化出植物抗性及專一的自然天敵，若這些地理區受到外來球蚜入侵，往往會造成林木嚴重危害 (Havill and Foottit, 2007)。鐵杉球蚜在

1950s 早期由日本入侵美國東岸 (Havill *et al.*, 2006), 因其對寒冬耐受性低, 目前分布已涵蓋東岸 18 州, 嚴重危害美東兩種鐵杉屬的觀賞樹木 (Havill *et al.*, 2011)。Paradis *et al.* (2008) 模擬了氣候變遷對鐵杉球蚜的豐度、擴張範圍及交互作用之影響, 發現暖化有利其向北拓展。本研究發現武陵地區 2009 年的有效積溫增加 (圖二), 且球蚜體長較 2007 年為大 (圖三), 另外 McKinnon *et al.* (1999) 指出東方雲杉球蚜的球蚜體長與其實際繁殖力為正相關, 可見氣溫上升有利 *Adelges* sp. 的球蚜繁殖下一代偽幹母。

臺灣與其他溫帶地區國家高海拔的氣象狀況不同, 此外, 其他環境因子如方位、立地條件、土壤狀況, 乃至植株內不同樹層分佈、植株生長率、幼枝 (shoot) 長度、發芽時間、針葉的化學物質等均會影響蟲癟生長 (Ozaki, 1998; McKinnon *et al.*, 1999; Ozaki, 2000), 本研究採用採集當地之氣象站資料換算 *Adelges* sp. 之積溫, 此法常用來推測動植物特定活動時間, 甚而應用於綜合害蟲管理上 (Pruess, 1983; Garcia-Mozoa *et al.*, 2000; Herms, 2007; Tu *et al.*, 2014)。未來對野外研究若能採用 data logger 測量微氣候更為理想。然而臺灣雲杉是目前臺灣唯一且亟需保育的雲杉物種, 且球蚜所造的蟲癟在乾裂後會一直維持在臺灣雲杉上不易掉落, 著實影響美觀, 未來應重視此球蚜所造成的危害, 並積極採取防治。

引用文獻

- Akaike H.** 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Automat Contr* 19: 215-222.
Anonymous. 2011. SAS/STAT® 9.3 User's

- Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
Blackman RL, Eastop VF. 1994. *Aphids on the world's trees: an identification and information guide*. Wallingford, Oxon, UK: CAB International. 1004 pp.
Bodare S, Stocks M, Yang J-C, Lascoux M. 2013. Origin and demographic history of the endemic Taiwan spruce (*Picea morrisonicola*). *Ecol Evol* 3: 3320-3333.
Damos P, Savopoulou-Soultani M. 2012. Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements. *Psyche (Stuttg)* [Internet]. 2012 2012: 1-13. Available from: doi: 10.1155/2012/123405
Dixon AFG. 2005. *Insect herbivore-host dynamics: tree-dwelling aphids*. New York: Cambridge University Press. 194 pp.
Foottit RG, Maw EL, Havill NP, Ahern RG, Montgomery ME. 2009. DNA barcodes to identify species and explore diversity in the Adelgidae (Insecta: Hemiptera: Aphidoidea). *Mol Ecol Resour* 9: 188-195.
Garcia-Mozoa H, Galana C, Gomez-Caseroa MT, Dominguez E. 2000. A comparative study of different temperature accumulation methods for predicting the start of the *Quercus* pollen season in Cordoba (South West Spain). *Grana* 39: 194-199.
Havill N, Montgomery M, Keena M. 2011. Hemlock woolly adelgid and its hemlock hosts: a global perspective.

- pp 3-14. In: Onken B, Reardon R (eds). Implementation and Status of Biological Control of the Hemlock Woolly Adelgid. U.S. Forest Service, Morgantown, West Virginia.
- Havill NP, Foottit RG.** 2007. Biology and evolution of Adelgidae. *Annu Rev Entomol* 52: 325-349.
- Havill NP, Foottit RG, von Dohlen CD.** 2007. Evolution of host specialization in the Adelgidae (Insecta: Hemiptera) inferred from molecular phylogenetics. *Mol Phylogenet Evol* 44: 357-370.
- Havill NP, Montgomery ME, Yu G, Shiylake S, Caccone A.** 2006. Mitochondrial DNA from hemlock woolly adelgid (Hemiptera: Adelgidae) suggests cryptic speciation and pinpoints the source of the introduction to eastern North America. *Ann Entomol Soc Am* 99: 195-203.
- Heie OE.** 1987. Palaeontology and phylogeny. pp 123-129. In: Ninks AK, Harrewijn P (eds). *Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Volume A. Elsevier, Amsterdam.
- Herms DA.** 2007. Using degree-days and plant phenology to predict pest activity. pp 49-59. In: Krischik V, Davidson J (eds). *IPM (Integrated Pest Management) of Midwest Landscapes*. Department of Entomology, University of Minnesota, St. Paul, Minnesota.
- Hsu CK, Lu KC, Ou CH.** 2000. Studies on the vegetation along the trail to the peak of Mt. Hsuen in Wuling region. *J Natl Park* 10: 66-72. (in Chinese)
- McClure MS.** 2001. Biological control of hemlock woolly adelgid in the eastern United States. Morgantown, West Virginia: USDA Forest Service, Forest Health Technology Enterprise Team. 1-10 pp.
- McKinnon ML, Quiring DT, Bauce E.** 1999. Influence of tree growth rate, shoot size and foliar chemistry on the abundance and performance of a galling adelgid. *Funct Ecol* 13: 859-867.
- Ou CH, Lu KC, Lin HC.** 2003. Study on the vegetation ecology of the Mt. Ta-Shei region. *J Natl Park* 13: 33-61. (in Chinese)
- Ozaki K.** 1993. Effects of gall volume on survival and fecundity of gall-making aphids *Adelges japonicus* (Homoptera: Adelgidae). *Res Popul Ecol* 35: 273-284.
- Ozaki K.** 1998. Inter-specific difference in budburst time and its consequences on egg hatch time and survival of the gall-making adelgid *Adelges japonicus* (Monzen) (Hom., Adelgidae). *J Appl Entomol* 122: 483-486.
- Ozaki K.** 2000. Insect-plant interactions among gall size determinants of adelgids. *Ecol Entomol* 25: 452-459.
- Paradis A, Elkinton J, Hayhoe K, Buonaccorsi J.** 2008. Role of winter temperature and climate change on the survival and future range expansion of the hemlock woolly adelgid (*Adelges*

- tsugae*) in eastern North America. Mitig Adapt Strat Glob Change 13: 541-554.
- Pruess KP.** 1983. Day-degree methods for pest management. Environ Entomol 12: 613-619.
- Rohfritsch O, Anthony M.** 1992. Strategies in gall induction by two groups of Homopterans. pp 102-117. In: Shorthouse JD, Rohfritsch O (eds). Biology of Insect-Induced Galls. Oxford University Press, New York.
- Roltsch WJ, Zalom FG, Strawn AJ, Strand JF, Pitcairn MJ.** 1999. Evaluation of several degree-day estimation methods in California climates. Int J Biometeorol 42: 169-176.
- Salom SM, Sharov AA, Mays WT, Gray DR.** 2002. Influence of temperature on development of hemlock woolly adelgid (Homoptera: Adelgidae) *progrediens*. J Enomol Sci 37: 166-1176.
- Sano M, Tabuchi K, Ozaki K.** 2008. A holocyclic life cycle in a gall-forming adelgid, *Adelges japonicus* (Homoptera: Adelgidae). J Appl Entomol 132: 557-565.
- Sano M, Havill NP, Ozaki K.** 2011. Taxonomic identity of a galling adelgid (Hemiptera: Adelgidae) from three spruce species in Central Japan. Entomol Sci 14: 94-99.
- Seaver D, Strand J, Strawn AJ.** 1990. Degree-day utility user's guide. 2nd ed. Davis, California: University of California Statewide Integrated Pest Management Program. 61 pp.
- Sopow SL, Quiring DT.** 2001. Is gall size a good indicator of adelgid fitness? Entomol Exp Appl 99: 267-271.
- Tabuchi K, Sano M, Ozaki K.** 2009. Delayed larval development without summer diapause in a galling adelgid (Hemiptera: Adelgidae). Ann Entomol Soc Am 102: 456-461.
- Tao CC.** 1999. List of Aphidoidea (Homoptera) of China. Taichung, Taiwan: Taiwan Agricultural Research Institute. 144 pp.
- Tu X, Li Z, Wang J, Huang X, Yang J, Fan C, Wu H, Wang Q, Zhang Z.** 2014. Improving the degree-day model for forecasting *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) (Orthoptera: Acridoidea). PLOS One [Internet]. 2014 9 (3): 1-12. Available from: doi: 10.1371/journal.pone.0089523
- Wallace MS.** 2005. A historical review of adelgid nomenclature. In: Onken B, Reardon R (eds). Proceedings of the 3rd symposium on hemlock woolly adelgid in the eastern United States. Morgantown, West Virginia: USDA Forest Service, Forest Health Technology Enterprise Team. pp 6-14.
- Zalom FG, Goodell PB, Wilson LT, Bamett WW, Bentley WJ.** 1983. Degree-days: the calculation and use of heat units in pest management. Berkeley, California: University of California Division of Agriculture and Natural Resources DANR Leaflet 21373. 10

pp.

Žurovcová M, Havelka J, Starý P,

Věchtová P, Chundelová D, Jarošová A, Kučerová L. 2010. "DNA barcoding" is of limited value for identifying adelgids (Hemiptera: Adelgidae) but supports traditional morphological taxonomy. Eur J Entomol 107: 147-156.

收件日期：2014年5月10日

接受日期：2014年5月30日

The Effect of Accumulated Temperature on the Development of Gall-forming Adelgids on Taiwan Spruce

Chia-Yu Chen, Ming-Chih Chiu, Wen-Bin Yeh, and Mei-Hwa Kuo*

Department of Entomology, National Chung Hsing University, 250 Kuokuang Road, Taichung City 40227, Taiwan

ABSTRACT

The Metabolic Theory of Ecology states that temperature and body size are the basic determinants of an organism's metabolic rate. The effect of these determinants on individual development and fecundity, population growth, species diversity, and even on the ecosystem are important. In this study, we periodically collected pineapple galls on Taiwan spruce, *Picea morrisonicola*, during 2007 to 2009. In order to elucidate the effect of temperature on the development of adelgid in pineapple gall, we estimated the accumulated temperature of the gallicola developmental period using three years of meteorological data for Wuling. The accumulated temperature and the particular year are the two variables that taken into consideration in multiple regression analysis to determine their effect on the development of gallicola. The best model revealed that the year variable had no effect, and that body length was positively correlated with the accumulated temperature ($y = -0.25368 + 0.00078x$, $p = 0.002$, $R^2 = 0.8774$). Nevertheless, the accumulated temperature + particular year model was also significant ($p = 0.0083$, $R^2 = 0.8874$), and the gallicola size was larger in 2009, due to a higher accumulated degree-day. We predict that a moderately rising temperature will be advantageous to the gallicola of *Adelges* sp. in both development and fecundity. Therefore, forest and natural resource managers should be aware that endemic Taiwan spruce will potentially face a growing threat by the adelgid.

Key words: Adelgidae, gallicola, anholocycle, body length, degree-days

* Corresponding email: mhkuo@dragon.nchu.edu.tw