

NO. 1
E. 12. 5
9X

中學生自然研究叢書

昆蟲的社會行爲

A. D. Imms 著
黃其林 譯

王雲五 周建人 主編

商務印書館發行

中學生自然研究叢書

昆蟲的社會行爲

A. D. Imms 著
黃 其 林 譯

王雲五 周建人 主編

商務印書館發行

中華民國二十五年六月初版

(58524)

中學生自然
研究叢書
昆蟲的社會行為一冊
定價國幣叁角伍分

Social Behaviour in Insects

本叢書全部三十冊定價國幣拾陸元

外埠酌加運費匯費

原著者 A. D. Imms

譯述者 黃其林

主編者 周王建 人五

發行人 王雲五
上海河南路

印刷所 商務印書館
上海河南路

發行所 商務印書館
上海及各埠

版 翻
權 印
所 必
有 究

(本書校對者張叔介)

編輯例言

1. 「自然研究」一語，在教育學上原指一種動的教學方法，即指導兒童向自然中去研究實物，以代替單純的文字教學，另一方面戶內觀察和實驗當然也並不忽略。它的研究材料，則大部分以動植物為主。本叢書的範圍和這相似，但內容卻微有不同。它包含研究方法，兼有理論的說明，使適合於中學生及一般讀者的閱讀。

1. 本叢書共二十五種，計三十冊，其中三分之二以文字為主，遇必要時附以插圖。內含基本理論，論文輯集，生物記載，研究方法，以及地球的歷史，科學摘記等項。又三分之一為圖譜，以圖為主，說明為輔，包括普通植物，觀賞植物，以及魚類，鳥類等動物的圖譜，每冊並有三色版彩圖約十面。圖譜不特能增加讀者的興趣，並且對於辨認實物也大有幫助。

1. 本叢書所採取材料以中國為主，但他國產物之著名或習知的也酌量採入。在圖譜方面，動植物的種類繁多，而篇幅有限，「掛一漏萬」，在所不免。

1. 本叢書有著的，譯的，或編的，因了材料的來源和執

筆者的意見不同，文體及譯名等不同之處亦所難免，讀者諒之。

1. 本叢書雖名為「中學生自然研究叢書」，實際上也是一般愛好自然科學者的入門書。並且小學教師的參考上，也很有用處。

二十五年五月編者識

目 次

第一章	感覺器官與昆蟲行爲	1
第二章	社會性本能之起源	18
第三章	胡蜂類與社會組織的演化	26
第四章	社會性的蜜蜂類	37
第五章	螞蟻及多態現象	54
第六章	白蟻	65
第七章	社會寄生性及其他關係	78
第八章	階級之形成	89
第九章	概述及結論	97
文獻附錄		106

昆蟲的社會行爲

第一章 感覺器官與昆蟲行爲

一種刺激作用於昆蟲身體之某種特殊構造上而起動作，昆蟲的行爲，便包括有這些動作。刺激的來源，有的在昆蟲體外，有的在昆蟲體內。外界刺激作用於昆蟲的感覺器官；體內的刺激，肇端於昆蟲身體組織裏所起的生物化學變化。

昆蟲因外力而引起的普通反應，便是運動 (movement)。一種刺激，加於感覺細胞上，便形成一種衝動 (impulse)。由傳入神經纖維 (afferent nerve fibers)，傳至中央神經系統的聯合中樞 (association center)。聯合中樞和司動中樞 (motor center) 原屬相連的。司動中樞又發出神經纖維，分佈到肌肉上 (第一圖)。所以聯合中樞的功用，在使感覺神經和動作神經間得有連絡。聯合中樞發達程度的變異很大，例如在腦部裏聯合中樞的數目極多，其纖維將神經系統之各部加以聯匯，這樣

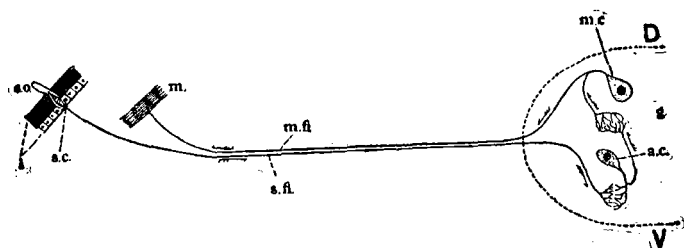


圖 1. 昆蟲神經系統上反射機械作用圖解

圖示腹神經索中之半個神經球(g) D,背面; V,腹面; m.fi,司動神經纖維; s.fi,感覺神經纖維; i.,皮膚; s.o.,感覺器官; s.c.,感覺細胞; m.,肌肉; a.c.,聯絡細胞; m.c.,司動細胞。(刺激傳入感覺器官之道路以箭頭表示之)

的神經機構，稱做複合反射弧(composite reflex arc)，凡具有中央神經系統的動物，皆具有此種機構，不過其精密的程度，各有不同。昆蟲的複合反射弧和脊椎動物的複合反射弧不同，昆蟲的輸入神經細胞(afferent nerve cell)僅在體軀的表面，不像脊椎動物之位置在中央神經系統的神經球(ganglion)裏，我們如果循着神經纖維，追索到他們特殊的神經球中樞(ganglionic center)，其終止的所在，極為分歧而呈樹枝狀，但這種構造，是否基本的區別，我們還不敢斷言，因為研究組織學的人，對於昆蟲神經系統中微細組織之起源和生長上，尙少注意。足以影響昆蟲的刺激，未必皆起源於體外；在昆蟲體內是否有類似脊椎動物的內分泌器官，以控制昆蟲的生長

和行為，我們還不明白，但在昆蟲體內具有一種沒有管道的器官 (ductless organs)，它們似乎具有腺的功能，和交感神經系統相關連的，有一對腺體，稱做輸入體 (corpora allata)，另外還有一些分節的特化細胞羣，稱做扁桃細胞 (oenocytes)，皆對於昆蟲內部刺激有關；我們所知道的只是內部刺激，對於昆蟲的行為有莫大影響，至於這內部刺激的性質和來源，我們仍舊茫無所知；這種刺激，也許由代謝作用的產物所形成，足以助長或變更昆蟲的行為；例如，結繭，產卵，和變蛹等行為，皆由這類刺激而使之開始活動。內部刺激並且足以決定昆蟲在一生中之不同時期裏對相同外力所引起反應之不同，和關於行為上之其他特質。

神經系統

昆蟲的中央神經系統（第二圖），

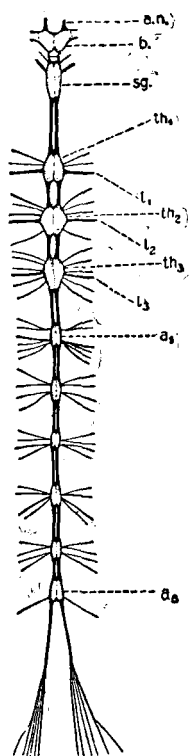


圖2 蠶之中央神經系統

a.n., 腦; b., 腦; sg., 食道下神經球; tl₁-tl₃, 構造腹神經索之胸部及腹部神經球; l₁-l₃, 三對足之神經; a₁ 及 a₆, 胸及腹神經節。

包括一個背神經球中樞(dorsal ganglionic center 即腦部), 位置在頭部裏,緊接食道之上,腦部由一對側神經連接線(lateral nerve connectives),和食道下的食道下神經球(suboesophageal ganglion)相連接;食道下神經球,又由一對縱行連接線(longitudinal connectives)和腹神經索(ventral nerve cord)相連。通常在每一體節裏,具有一對彼此分離的神經球;相鄰的神經球,往往有癒合現象,癒合的程度,因昆蟲種類而不同,通常愈近身體後端的神經球,愈易癒合。除中央神經系統外,又有交感神經系(visceral or sympathetic nervous system),和周圍感覺系(peripheral sensory system),俱分佈於皮膚之下。

昆蟲的腦部(第三圖)不獨是主要感覺部分,且為身體上極重要的調整中樞(co-ordinating center)。許多學者曾經觀察得很多感覺神經(sensory nerve)和司動神經(motor nerve),由身體各部延伸而至腦部,集中於腦部裏的一對菌狀體(mushroom body)裏。我們相信,主要的感覺印象,在這種菌狀體裏深深的記錄下來。各種動作,在這裏加以調整,膜翅目昆蟲的菌狀體最發達,其龐大的體積和複雜的程度,為昆蟲中所僅見,故此目昆蟲之心理的發達,亦達最高點。在膜翅目

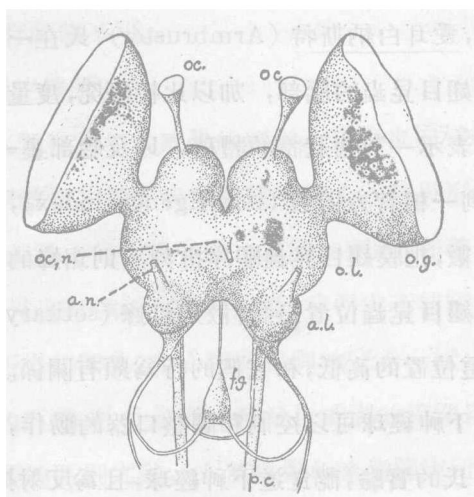


圖 1. 蝗蟲腦部之前面圖

a.l., 觸角葉片或司嗅葉片; a.n., 觸角神經; f.g., 交感神經系之前額神經球; oc., 側單眼及其神經; oc.n., 中央單眼之神經; o.l., 視覺葉片; o.g., 視神經球; p.c., 食道下神經球之連接線 [from Burgess]

和其他幾目昆蟲裏，菌狀體形體的大小和構造的繁簡，對於昆蟲行爲的繁複和特化，也有相互關係；換句話說，即菌狀體的大小繁簡，足以爲昆蟲心理的指數 (mental index)。據經驗豐富的昆蟲神經學家鍾尼斯古 (Jonescu) 氏說：蜜蜂中工蜂的菌狀體，較后蜂和雄蜂爲發達，我們由這一點可以推斷菌狀體爲本能行爲的中樞。其他學者，如文愛耳頓 (Von Alten) 氏在一

九一〇年，愛耳白納斯特 (Armbruster) 氏在一九一九年，曾將各種膜翅目昆蟲的腦部，加以比較研究，度量其大小，再用數目字來表示一對菌狀體的體積，以及腦部裏一個常數的關係，而得到一種智力指數 (intelligence index)，如果我們依照智力指數，把膜翅目昆蟲順序排列，則鋸蜂的位置最低，社會性的膜翅目昆蟲位置最高，散居性蜂 (solitary bees) 的位置居中，這位置的高低，和它們的行為頗有關係。

食道下神經球可以控制和調整口器的動作，據 考倍克 (Kopéc) 氏的實驗，認食道下神經球，且為反射抑制中樞 (reflex inhibiting center)，如果食道下神經球已經破壞，則用人為的刺激，足以引起劇烈的反射動作；反之，同樣的刺激，不能影響食道下神經球未曾破壞的個體。一個沒有頭部的昆蟲，其反射作用的起源中樞和抑制中樞皆經喪失，可用人為的刺激，使完成繁複的反射動作。

每一體節上之腹神經索的神經球，各為一反射中樞，具有感覺和運動兩種功能；除去每個神經結具有自主的反射作用外，整個的腹神經索，具有相當的調整能力，因此，如果用一種人為的刺激，加在一個沒有頭的昆蟲體上，也可使之行走，飛翔，產卵，和發生其他行為，至於動作上正常的起源，和完滿的

調整，卻非具有頭部不可。

感覺之接受

足以使人類得到相當感覺的刺激，昆蟲也同樣的可加以接受。這些刺激作用於昆蟲的神經系統上，結果形成各種行爲。光，化學刺激（包括嗅和味）及觸的刺激，和聲音的震動等，對於各種昆蟲有各種不同的影響。我們尚不能斷定昆蟲對於這些刺激所得的印象，和人類所得到的完全一樣；昆蟲對於刺激所引起的反應，往往超過人類足以感應的範圍以外，這便是一個最重要的區別之點。人類嗅覺和味覺器官所不能感覺到的極輕微，和極稀薄的化學刺激，昆蟲可感覺得到，人類聽覺器官所不能聽到之極低微的音調，昆蟲可以聽得到；昆蟲不能辨別人目所能見到之光譜 (spectrum) 的全部，同時人目所不能辨視的紫外光 (ultra-violet ray)，昆蟲卻可見得到。此外也許還有其他的刺激，足以引起昆蟲的感覺反應，而爲人類所不能感受的，不過我們不能加以確實證明罷了。

構成昆蟲感覺器的主要基本構造，稱做感覺器(sensillae)，最簡單的感覺器官，僅爲一個感覺器所構成，較複雜的感覺器官，包括許多感覺器，緊合在一起，成一種極端特化的局部構造。每一個感覺器，往往和體外表皮相關連，包括有一個特化

的真皮下細胞 (hypodermal cell), 和感覺神經纖維相連接。在每一感覺器的附近, 又有一個至數個未經特化的真皮細胞, 在這些構造的外面, 又籠罩了一層特化的外皮 (cuticle, 第四圖), 所有各種感覺器皆由上述之最原始的一種, 演變而成。因為各種感覺器各個本身的功用尚未明瞭, 我們僅從其在表皮部分所呈的形狀加以命名 (第五圖)。例如毛狀

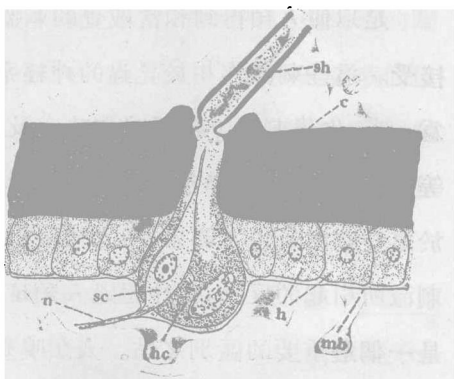


圖 4. 昆蟲皮膚之切面包括有毛, 即最簡單之感覺器

c, 外皮; h, 真皮下細胞; hc, 生毛細胞; mb, 基底膜; n, 神經纖維; sc, 感覺細胞; sh, 感毛之基部。

感覺器 (trichoid sensilla), 膜狀感覺器 (placoid sensilla), 突出感覺器 (basiconic sensilla), 有胞感覺器 (coeloconic sensilla), 鐮狀感覺器 (ampullaceous sensilla) 等。

複眼和單眼皆為對於光的感受器官, 複眼和腦部的視神經球 (optic lobe) 有關, 為許多司視的感覺器 (sensilla 稱做小眼 ommatidium) 所合成。特異和退化的昆蟲, 其複眼中僅具很少的小眼, 有時只有一個小眼, 但通常每一複眼裏的小

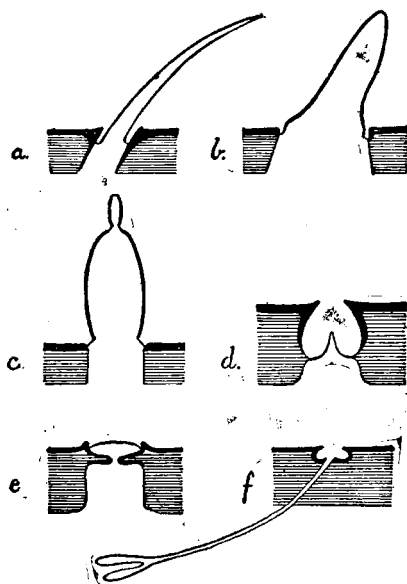


圖 5. 各種感覺器之近外皮的部分

- a, 毛狀感覺器; b, 突出感覺器;
c, 齒狀感覺器; d, 有胞感覺器;
e, 膜狀感覺器; f, 蠕狀感覺器。

[from Imms]

眼數目很多，可至二萬以上。昆蟲的複眼，雖已具有相當的繁複構造，但尚不及脊椎動物眼睛之完備，因為尚沒有具備校準焦點的機械作用 (focusing mechanism)。影像的清晰與否，雖半由於所視物體距離的遠近，半由於複眼中所含小眼數目的多寡，但昆蟲對於影像之構成，只限於極小的有效焦點限度 (focal range) 裏。

根據段影學說 (mosaio

theory)，設有同等大小兩個複眼，一由多數小形的小眼所構成，一由少數大形的小眼所構成，由前者所得的影像，往往比較由後者所得的影像為詳晰而顯明。在昆蟲生活上，對於外界事物的動作和概形的感受，較諸影像的構成尤為重要。許多昆

蟲除具有複眼外，且具有單眼(ocellus)，〔在這裏所說的單眼，只限於背單眼(dorsal ocelli)。背單眼位置在兩只複眼之間〕。單眼獨自和腦部相連絡，與複眼並不發生若何關係；單眼的功用，既足供黑暗或弱光處觀察之用，且可用以觀察距離極近的物體，故單眼之設，即所以補複眼之不足；沒有單眼的昆蟲，便不能適合視覺上全部的需要。

化學刺激足以影響嗅覺和味覺兩種器官；嗅覺器官當起作用時，和刺激物隔有相當距離，味覺器官當起作用時，往往和刺激物相接觸。嗅覺和味覺兩名詞，在昆蟲界裏很難加以截然的界限；接受化學刺激的感覺器官，多數為彼此分離的感覺器所合成，但很少組合在一起而成一精密組織的。感覺器中如膜狀感覺器，有胞感覺器等的作用。在司氣味的感受，大多數位置在觸角上，因此觸角具有司嗅覺的功能。其餘位置在口器上的感覺器，具有司味覺的功能。福來爾 (Forel) 氏謂昆蟲觸角上的感覺器，是呈露體外的，陸生脊椎動物之感受化學刺激的器官，位置在司嗅覺的腔道裏，故昆蟲感受化學刺激的能力，較陸生脊椎動物為大。確實，昆蟲對於化學刺激（氣味）的反應，非常重要，因為昆蟲在生活上有許多利用嗅覺的地方，例如，食物的選擇，產卵地位的選擇，雄性個體之尋覓雌性

個體，以及社會性昆蟲對於同羣個體的認識等。最近美國昆蟲學家麥克英多 (McIndoo) 氏反對一般主張觸角專司嗅覺的論調，他認為在昆蟲的足上，翅的基部，以及身體上其他各部，也都具有和觸角上同樣的感覺器；麥氏所做許多研究的結果，雖足表明昆蟲對於化學刺激所引起的反應，不必限在觸角上，但尚不足以推翻從前許多學者所主張觸角爲司嗅覺主要器官的證據。

雖然昆蟲在和化學刺激物距有相當距離或完全和刺激物接觸的時候，俱可引起觸角上的反應，但這種感覺，和人類的嗅覺或味覺俱不能相提並論。據我們所知，在這些感覺器的表面上，都很乾燥，而不和化學刺激的溶液相接觸，我們在昆蟲的口腔和咽喉腔的膜上，發現許多感覺器，所以昆蟲也許有類似人類之味覺的感覺，因為在這種地位上的感覺器，很少具有別種機能的。據密里克 (Minich) 氏的研究，當一種蛱蝶 (*Vanessa*)，或別種昆蟲，和一種濃度差異極微的無臭液體接觸時，即極微的差異，亦能加以判別，*Vanessa* 蝶的跗節上，具有此種敏銳的感覺能力，這是節足動物以外的動物所沒有的。

昆蟲的觸覺器官，位置在觸角上；司觸覺的感覺器，爲一種很細的毛，這種構造有時也分佈在體軀的其他部分和附器