

## 鍬鍬愛上你

### 鍬形蟲知多少(一)?

文／鄭明倫·圖／李惠永、黃仕傑、免費圖檔網站

#### 摘要

鍬形蟲是夏日裡常見的甲蟲，也深受小朋友喜愛。但除了威武好玩，鍬形蟲有許多有趣的秘密。從本期起我們將連載數回，從趣味和科學新知的角度來深入介紹牠們，本期先談名字和形態。鍬形蟲的中文名實際上來自日文，「鍬形」是日本戰國時代武士頭盔上的立飾之一；在歐洲幾個主要語言裡，牠們的名字多半與鹿或剪刀有關，但是在西元一世紀前後，反而跟大象有點關聯。類比為昆蟲中的鹿是近幾百年的事。鍬形蟲通常具有性別差異明顯的大顎，雄蟲的長大顎看起來雖然威武，但是用槓桿原理來看則顯然是很費力的打鬥工具。科學家研究發現，原來雄蟲的大頭也很重要，它容納更多的肌肉並提供較長的施力臂，相當地彌補了長大顎所造成的長抗力臂的問題。至於大顎的性別差異如何產生？原來老熟幼蟲在前蛹期同時受到青春激素(JH)和 doublesex(Dsx)基因的調控，Dsx 的蛋白質讓雄蟲對 JH 更加敏感，使得雄蟲受到 JH 刺激而長出長大顎等第二性徵；雌蟲則相反，受 Dsx 調控而降低對 JH 的敏感性，因此長出雌性原本的第二性徵。若用干擾素阻斷 Dsx 的作用，則雌雄蟲的外型會向中性趨近。

關鍵詞：鍬形蟲、名稱、大象、大顎、性別雙態

夏日炎炎，森林裡除了四處唱和的蟬鳴，其他昆蟲也很活躍，特別是小朋友喜愛的幾類雄壯威武的甲蟲，像是長著誇張大牙的鍬形蟲，幾乎是童見童愛，甚至人見人愛。可是除了吸睛、威武、好看、好玩，鍬形蟲的祕密和故事可多著。從本期起我們將連載數篇，從幾個有趣和科學新進展的角度來介紹鍬形蟲。

先從名字說起。鍬形蟲這個中文名實際上源自日文漢字，鍬形（片假名：クワガタ）是日本戰國時代高級武士頭盔上的 V 形或 U 形立飾（圖 1，又區分為長直的長鍬形、端部變大如大刀的大鍬形和基部有獅頭形象的獅頭鍬形三種），不難想像為什麼鍬形蟲會得此稱呼；閩南語稱為剪龜(仔)，因為他們有著如剪刀般會夾人的大顎；英文名 Stag beetle 直譯為牡(雄)鹿甲蟲，指的是有著像鹿角般的甲蟲；德文名 Schröterkäfer 直譯是裁縫師甲蟲，取其如剪刀般的大顎之意；法文名 Cerf-Volant 與同樣源自拉丁文的西班牙文 CiervoVolante、義大利文 CervoVolante 都類似，直譯是會飛的鹿。分類學上鍬形蟲是甲蟲（鞘翅目）裡的一個科(family)，科名 Lucanidae，是法國動物學家拉推耶(P.A. Latreille)在 1804 年根據模式屬 *Lucanus*（中文稱為深山鍬形蟲屬）所建立的，*Lucanus* 拉丁文字意為「*Lucania* 當地的」（位於今義大利半島南部分叉處的基部），而 *Lucania* 意為 *Lucani* 族之地。羅馬帝國時代的博物學家老普林尼(Pliny the Elder)將古希臘和羅馬時代 146 位學者的撰述編纂為「自然史」(HistoriaNaturalis)一書，這部公元 77 年出版的鉅著是最早的一部自然史百科全書。書中記載另一位羅馬學者菲格魯斯 (PubliusNigidiusFigulus，公元前 98-45 年)曾說 *Lucania* 地區的小朋友以鍬形蟲（的頭？）掛頸上為護身符，所以鍬形蟲被稱為 *Lucanian beetle*（英文翻譯）。但是鍬形蟲為什麼會被當成護身符？原來在公元前 280 年羅馬軍團攻打 *Lucania* 的時候，首度遭遇對手運用戰象作戰，沒看過大象的羅馬部隊遭到震懾而兵敗，把大象稱為 *Lucanian cows*（牛）。後來，同樣具有巨大門牙的鍬形蟲逐漸演變成象徵守衛家園的大象縮影，乃成護身符標誌。所以在公元一世紀前後，鍬形蟲的名字也有「如大象般的甲蟲」之意。菲格魯斯的著作後來只剩斷簡殘篇，幸而，老普林尼的這部「自然史」幫他留下了部分，並在接下來的 1500 年不斷的流傳，直到文藝復興印刷術的傳入，知識開始普及，讓我們在兩千年後還得以一窺這個鍬形蟲的小故事。有趣的是，菲格魯斯的氏族名 *Nigidius* 和家族名 *Figulus* 後來也被英國昆蟲學家馬克雷(William Sharp MacLeay)在 1819 年當成鍬形蟲的屬名（=角葫蘆鍬形蟲屬與矮鍬形蟲屬）。奧地利學者思科普里 (Giovanni AntonioScopoli，被譽為奧國的林奈) 在 1763 年建立了 *Lucanus* 屬來指名鍬形蟲，並把林奈命名的 *Scarabaeuscervus* L.（意思是「紅鹿般的金龜子」）放入本屬成為模式種（即歐洲最大型的昆蟲：歐洲深山鍬形蟲 *Lucanus cervus* (L.)，圖 2）。鍬形蟲被類比為鹿，這可能是近 250 年的事，有可能源自於林奈氏給歐洲深山鍬形蟲 *cervus* 這個種小名。



圖 1. 日本武士頭盔上的鍬形裝飾。此為大刀鍬形(免費線上圖庫 [all-free-download.com](http://all-free-download.com))。



圖 2. 歐洲深山鍬形蟲雄蟲(免費線上圖庫 [pixabay.com](http://pixabay.com))

接著談長相。鍬形蟲最顯眼的特徵莫過於雄蟲誇張的大顎。這是貨真價實的大門牙，口器的一部分，跟獨角仙或是多數金龜子長在頭頂或前方的角（圖3）不同：大顎基部有一對關節讓它可以在一個方向上水平活動（但不能「扭轉」）；角則是固定的構造，必須要擺動整個頭來控制角的活動。所以鍬形蟲打鬥時是互咬，但是獨角仙或這類有角的金龜子是互頂或互卡。一般來說，鍬形蟲的大顎具有明顯的性別雙態(sexual dimorphism)，雌蟲的通常比雄蟲的短得多，但並非所有鍬形蟲都如此。比較「原始的」鍬形蟲，例如斑紋鍬亞科(Aesalinae)的種類，大顎在雌雄兩性都比頭部還短，沒有明顯的兩性差異（圖4）。另外有一些鍬形蟲無論公母也都只有短大顎，例如之前提到的矮鍬形蟲與角葫蘆鍬形蟲等。而根據近年科學家做的分子譜系研究，牠們很可能是從具有明顯雌雄雙態大顎的類群再返祖演化(reversal)成沒有雙態性的模樣，和斑紋鍬形蟲原本就沒有雙態分化的情形不同。這可能跟牠們的生活習性有關，未來會再做介紹。



圖 3. 臺灣鹿角金龜雄蟲，頭上的一對大角是固定的(李惠永攝)。



圖 4. 斑鍬形蟲長相如綠豆般大小的金龜子，兩性大顎都不發達(惠永攝)。

雄蟲誇張的大顎會在爭奪地盤、食物、交配機會時派上用場，而雌蟲的短大顎則適合在挖樹皮、泥土以便產卵或取食時使用。根據槓桿原理，雄蟲長長的大顎在咬合的時候是很耗力的(支點(關節)靠近施力點(肌肉)而遠離抗力點，也就是抗力臂很長而施力臂短)，而雌蟲的則較省力(抗力臂較短)。但是被鍬形蟲咬過都知道，雄蟲咬人同樣很痛，而且打鬥時是真打而不是裝模作樣的儀式。比利時的科學家最近便研究這個看似矛盾之處究竟是怎麼回事。他們以雄蟲具有很長大顎的美它力佛細身鍬形蟲(*Cyclommatus metallifer* Boisduval) (圖 5、6) 為實驗材料做了一系列的測試與分析，觀察到大顎的閉合肌(closer muscle)佔了頭部內部的大部分空間，咬合力測試結果顯示雄蟲最大的咬合力位於大顎中央的尖銳大齒處，一如預期並非在端部。經過標準化(排除體型大小的問題)之後，顯示雄蟲的咬合力竟是雌蟲的三倍大，經過分析，發現這個巨大的咬合力是因為雄蟲比較寬大的頭部內有更發達的大顎閉合肌，提供了更長的作用距離，相當地彌補了長的大顎所產生抗力臂過長的問題。作者也認為用大顎當作指標來研究雄蟲鬥爭的行為時，要一併考慮到整個頭部的形態而不能僅看大顎的長短，頭型甚至可能比大顎大小或形狀還重要。值得一提的是，實驗的鍬形蟲是從臺北的寵物店所購得。



圖 5. 美它力佛細身鍬形蟲大型雄蟲的大顎跟身體等長甚至略長(黃仕傑攝)



圖 6. 美它力佛細身鍬形蟲雌蟲大顎短小，體色黯淡（黃仕傑攝）。

至於鍬形蟲大顎的性別雙態是怎麼產生的？最近日本北海道大學團隊也利用美它力佛細身鍬形蟲為材料揭露了其背後的機制。原來昆蟲身上有個基因稱為 doublesex（簡寫為 Dsx，美它力佛鍬形蟲的這個基因被稱為 Cmdsx）控制雄蟲和雌蟲各自的第二性徵。如果在前蛹期用 Cmdsx 的 RNA 干擾素阻斷其作用，兩性的鍬形蟲都會長成中間型：雌蟲會長出比正常型長一點的大顎，前腳腿節外緣的突起也會變得較少，跟雄蟲類似，體色則從黑色轉變為像雄蟲的金屬色；雄蟲則大顎變短，而且長度不會隨著體型變大，前腳腿節外緣的突起則變多而趨近雌蟲。但是如果給予青春激素(JH)類似物(JHA)刺激，雌蟲的性徵不受影響，雄蟲則會長出大型的大顎，顯示雌蟲的大顎細胞對 JHA 不敏感，而雄蟲則反。若同時施用 Cmdsx RNA 干擾素和 JHA，雌蟲會長出更長的大顎，雄蟲大顎也會變長，但是無法像單純接受 JHA 那般巨大，也就是說雌蟲大顎細胞對 JHA 的敏感度會提高，雄蟲大顎細胞則降低。JH 的分泌會受到營養的影響，因此營養好的雄性幼蟲通常會變成大型個體，具有大型的大顎，雌蟲則較不受影響。作者們推論，兩性個體有關性徵的細胞原本都對 JH 有一般的敏感性，但是 dsx 製造的蛋白質則提高了雄蟲對 JH 的敏感性，而降低了雌蟲的，因此產生我們看到的明顯差異。或許這個機制也能同時解釋大小型雄蟲大顎大小的差異。(請待下回分解)