

## 鍬鍬愛上你

### 鍬形蟲知多少(二)?

文／鄭明倫·圖／鄭明倫、黃仕傑

#### 摘要

許多鍬形蟲雄蟲的大顎隨著體型大小而有不同形態，但這些形態差異有些是源自於遺傳因素，有些則是因為營養和環境影響造成。前者表現的差異為多態性，多半為族群間差異；後者造成的差異則屬於表型可塑性，多半為族群內個體差異。以鬼豔鍬形蟲來說，前蛹期前後的溫度以及末齡幼蟲期的營養會使得雄蟲發展出不同型式的大顎：低溫和高營養導向長齒型，高溫與一般營養狀態則多半生成原齒型。但是溫度與營養間的交互作用則尚未可知。臺灣深山鍬形蟲各地族群間的大顎差異則應該是多態性。日本的鋸鍬形蟲的大顎具有不對稱性，幼蟲為偏向性不對稱，左大顎恆長於右大顎，內齒亦較多，且收合時左大顎永遠在上，其下咽頭骨片同樣呈現不對稱性，但右大左小，此一不對稱性應與取食有關。雌蟲大顎的不對稱性則不明顯，左顎稍長或稍短於右顎，屬波動性不對稱。大型雄蟲大而彎曲的大顎亦為波動性不對稱，但是小型個體小而平直的大顎則為偏向性不對稱，左顎略長於右顎。推測大型雄蟲可能因為利用大顎打鬥而演化出較為對稱的大顎型式；而小型大顎較少用於鬥爭，其不對稱性可能是幼期特徵的延續或有其他尚不明瞭的功能所致。美它力佛細身鍬形蟲的金屬/黑色體色是典型的孟德爾遺傳，由一對對偶子(G, g)控制，G 相對於 g 為完全顯性，因此 GG 或 Gg 的表現型皆為金屬色，gg 則為黑色，子代的色型比例接近孟德爾遺傳的獨立分配律。

關鍵詞：鍬形蟲、雄蟲大顎、表型可塑性、多態性、不對稱性、孟德爾遺傳

上一期我們介紹了鍬形蟲的名字、雄蟲咬人為什麼很痛和大顎的性別差異是怎麼產生的，這期繼續談談形態。

鍬形蟲的大顎除了有性別差異，很多種類的雄蟲還有大小型之分，像碩大而亮麗的鬼豔鍬形蟲(*Odontolabis siva parryi* Boileau)，雄蟲便可依據大顎長短與齒數而分為長齒型、兩齒型和原齒型三大類(圖1)，偶有個體具有長齒型與兩齒型的過渡型式：中齒型。通常大型個體為長齒型，小型個體為短齒型；有些種類只分成大型與小型(如大圓翅鍬形蟲 *Neolucanus maximus vendli* Dudich，相當於鬼豔鍬形蟲的兩齒型和原齒型，圖2)，但更多種類具有連續性變異，並且呈現大顎越大則曲度越大，中間的齒也越大的趨勢。過去曾認為此類變異是單純由基因型決定的多態性(polymorphism)，不過當幼蟲飼養技術在1990年代突破瓶頸之後，飼養完整世代變得相對容易，便發現幼蟲營養狀況和溫度等環境因素更是決定大顎大小的重要因素。換句話說，雖然每個物種和/或族群的大顎特徵是由遺傳決定，但是族群內的大小型大顎差異則同時受到環境影響，也就是形態上的表型可塑性(phenotypic plasticity)。日本人小島啓史在1980年代便累代飼養過鬼豔鍬形蟲，當時他便發現在前蛹期若維持在比較高的溫度(23-25°C)，則化蛹的雄蟲多半為原齒型，若在低溫(16-20°C)則會有較多的長齒型，溫度在這中間的多半成為兩齒型。根據他的採集經驗，也認為長齒型的個體多半在海拔稍高、比較冷涼的森林，平地則多半是原齒或兩齒型個體。此外，根據蟲友們的飼養經驗，若採取類似於飼養獨角仙幼蟲的方法，用腐土和高發酵的木屑來飼養鬼豔鍬形蟲，多半只能養出小型的原齒型個體，但在末齡幼蟲時添加較營養的木屑和產卵木，則能順利養出長齒型的大雄蟲。有趣的是，鬼豔鍬形蟲雄蟲的大顎型式不完全跟體型大小一致，有的長齒型雄蟲身體反而比兩齒型雄蟲的身體來得小。而根據一般採集經驗，臺灣北部山區比較容易發現長齒型的雄蟲，南部則常有大型身體的兩齒型個體，這可能也跟北部溫度較低有關。這些觀察間接地支持鬼豔鍬形蟲雄蟲大顎同時受到營養和溫度等環境因素調控的說法，但營養和溫度條件孰輕孰重卻缺乏相關的實驗驗證，值得熱愛鍬形蟲的蟲友們進一步去飼養求證。

雖然族群內的雄蟲大顎差異多半是源於表型可塑性，但要小心解讀，並非所有物種內的各式各樣的大顎差異都是表型可塑性，有些族群間的差異可能是源自於遺傳分化。例如臺灣深山鍬形蟲(*Lucanus formosanus* Parry)在臺灣北、中、南、東南各地，其大型雄蟲的大顎型式有些許差異(圖3~6)，東海大學/臺灣師範大學團隊的研究發現，從中部向北部、南部與東南部本種的大顎有變小的趨勢。而族群遺傳研究也發現，雖然族群間遺傳交流頻繁，但是各地族群的大顎卻維持相當程度的穩定性，顯示這可能是受到棲地不同環境條件天擇選汰的結果。

鍬形蟲的大顎也有左右的差別，而且存在於幼蟲、雄蟲和雌蟲身上。日本北海道大學的團隊研究鋸鍬形蟲(*Prosopocoilus inclinatus*(Motschulsky))，發現幼蟲大顎皆具有左長右短的偏向不對稱性(directional asymmetry)，且左大顎有比較多的

齒，閉合的時候永遠左大顎在上。與這個左右大顎不對稱性相對應的是下唇內部後方的下咽頭骨片的不對稱性，右大左小。雌蟲的大顎不對稱性較低，有的右稍長於左，有的反之，屬於波動不對稱性(fluctuating asymmetry)，但是大顎閉合的時候都是左顎在上，且左大顎的內齒位置較右上顎者為前。雄蟲大顎有大小型之分，小型大顎較直而平，大型大顎既彎且曲，且翅鞘大小與大顎型式有明顯關聯：翅鞘大於某個長度的雄蟲多為大型大顎，小於此則多為小型大顎（圖7）。有趣的是，小型大顎者明顯屬於偏向性不對稱，左顎長於右顎，但是大型大顎卻沒有太大的不對稱性，左顎稍長或稍短於右顎，為波動性不對稱。小型大顎通常具有較多的內齒數，多數個體的左右內齒數有所不同，但與大顎型式無關。研究人員推測，幼蟲的大顎和下咽頭皆具有偏向性不對稱性與其在朽木內取食和鑽掘隧道有關，左右大顎能如剪刀兩刃相交，以避免互相干涉。雌蟲的大顎用來挖木頭產卵或挖開樹皮取食汁液，不像幼蟲取食或鑽隧道那般專一，不對稱性也較低而逢機。大型雄蟲的大顎不具上述的「剪刀」功能，作用比較像是方糖夾(sugar tong)，主要用於打鬥：雄蟲相互以大顎較量，試圖將對手身體頂起或抓起使其摔下樹去，可能因而演化出較接近對稱性的大顎。相對地，小型雄蟲平直的大顎較少用於打鬥，但又不像雌蟲具有挖孔的功能，其偏向性不對稱可能只是幼期特徵的保留，或是具有我們尚未明瞭的功能。臺灣有 50 餘種鍬形蟲，您也可以測量看看這樣的大顎不對稱性是否存在於不同類群中。

有些鍬形蟲種內有不同體色，例如美它力佛細身鍬形蟲(*Cyclommatus metallifer* Boisduval)，多半具有黃銅色金屬光澤，而黑色的個體則被分為不同亞種(ssp. *finae*)。日本人最近的研究則發現，顏色多態性是單純的孟德爾遺傳：若將只產金屬色型與只產黑色型的親代交配，第一子代(F1)全是金屬色型，牠們再互相交尾，產生的第二子代(F2)則呈現金屬色型和黑色型約為 3：1。將 F1 與金屬色型的親代回交，得出的全是金屬色型子代。若跟黑色親代回交，子代則是金屬色與黑色數量約各半。這樣的結果顯示這兩個色型是由一對對偶子(alleles)控制，G 相對於 g 是完全顯性，基因型 GG、Gg 的表現型都是金屬色型，gg 則是黑色型。簡單整理如下：

表現型

親代：金屬色 X 黑色 → 第一子代：全金屬色

第一子代自交：金屬色 X 金屬色 → 第二子代：金屬色：黑色=3:1

第一子代 X 金屬色親代 → 全金屬色子代

第一子代 X 黑色親代 → 金屬色子代：黑色子代=1:1

基因型

親代：GG (金屬色型) X gg (黑色型) → 第一子代 Gg (金屬色型)

第一子代自交：Gg X Gg → 第二子代：GG : Gg : gg = 1 : 2 : 1

[金屬色型(GG, Gg)：黑色型 (gg) = 3:1]

第一子代與金屬色型親代回交：Gg X GG → 子代 GG : Gg = 1 : 1

[GG、Gg 皆為金屬色型]

第一子代與黑色型親代回交： $Gg \times gg \rightarrow Gg : gg = 1 : 1$

[金屬色型( $Gg$ )：黑色型( $gg$ ) = 1: 1]

雖然這並不是什麼重大的發現，然而一但知道背後的遺傳機制，就可以用來產生特定的個體以研究性擇、天擇等等議題。這也告訴我們，將這樣單純的遺傳因素當成區分亞種的標準是有問題的。(下回待續)



圖 1. 鬼豔鍬形蟲不同齒型雄蟲(本館所藏標本)



圖 2. 大圓翅鍬形蟲雄蟲不同齒型大顎  
(兩齒型為匈牙利自然史博物館所藏之正模式標本，原齒型為本館蒐藏)



圖 3~6. 臺灣深山鍬形蟲的雄蟲，各地族群在大顎形態上略有差異(左上起順時針為北部、中部、南部與東南部個體)(黃仕傑攝)



圖 7. 鋸鍬形蟲不同大顎型的雄蟲差異很明顯(本館所藏標本)