

透過古昆蟲學研究 探索大花蚤演化之謎

Palaeontomological Studies Unravel the Evolutionary Mysteries
in Wedge-shaped Beetles

蕭 昀 國立自然科學博物館生物學組

Hsiao, Yun Department of Biology, National Museum of Natural Science

古昆蟲學是以昆蟲化石做為研究材料探討系統分類、生態習性與生物地理的昆蟲學分支，透過整合現生類群的研究，我們得以窺伺昆蟲的演化之謎。大花蚤為寄生性的甲蟲，外形十分奇特，但因生態習性特殊而不易在野外觀察，投入研究的人少，世人對於大花蚤的知識相當有限。近年的古昆蟲學研究發現則為我們開啟新的視野，筆者在大學時期投入甲蟲的系統分類研究，並在偶然的因緣下踏入古昆蟲學的範疇，在大花蚤科的研究上取得了部分成果，故藉本文進行漫談以增進國人對古昆蟲學的認識。

古昆蟲學的定義和重要性

古昆蟲學(Palaeontomology)同時為昆蟲學和古生物學的分支學門，研究保存在化石中的昆蟲遺體和生前痕跡，主要探討的主題有化石昆蟲系統分類、古昆蟲生態習性、古昆蟲地理分布格局等。早期部分的古昆蟲學者往往將化石昆蟲作為一個獨立研究的議題，忽視滅絕物種與現生類群的連結，更缺乏相關學科的脈絡整合，在一些滅絕單元的歸類上留下不少爭議。然近年跨學科的交互整合愈加

興盛，在現代生物系統分類學、演化生物學、生物地理和生態學等的引入後，古昆蟲學成為充滿活力且嶄新迷人的生物學之一學門，同時古昆蟲學的研究成果也延伸應用於其他生物科學分支，例如作為研究昆蟲類群分化定年時的校準。

因此，古昆蟲學研究，不僅是解釋昆蟲起源、生態習性和重建親緣譜系關係不可或缺的部分，對於研究不同地質時期古地理、古氣候、地球演變和生物演化更有著程度不一的參考價值。

外形特殊、習性詭異的大花蚤科 (Rhipiphoridae)

大花蚤科(Rhipiphoridae，早期文獻將科名拼寫成Rhipiphoridae實為誤拼)是隸屬於昆蟲綱(Insecta)，鞘翅目(Coleoptera)，擬步行蟲總科(Tenebrionoidea)的陸生甲蟲。牠們的外表相當多樣化，難以一言概括，但大體而言，典型的大花蚤擁有楔形的身軀，從側面看呈現駝背狀，狀似花蚤科的昆蟲(Mordellidae)(圖1、圖2)，然而有些翅鞘截短、後翅露出；有些則頭小、複眼巨大(圖3)，外形甚至有些



圖1 典型的大花蚤的身軀呈現楔形，從側面看呈現駝背狀，圖為赤褐巨噬蜂大花蚤 *Macro-siagon ferruginea* (Fabricius, 1775)



圖2 花蚤科昆蟲外形呈駝峰狀，與大花蚤科十分近似，圖為繁星花蚤屬的一種 *Hoshihanano-mia* sp.



圖3 噬蟬大花蚤屬 *Rhipidius* 的頭部小而複眼巨大，宿主為蟬螂。林義祥(嘎嘎)攝



圖4 噬蟬大花蚤的外型與毛蚋科(Bibionidae)昆蟲相似

神似雙翅目的毛蚋(圖4)，目前已命名記述38屬、超過400個現生物種，相對於物種多樣性極高的象鼻蟲科(Curculionidae)、金花蟲科(Chrysomelidae)和擬步行蟲科(Tenebrionidae)等鞘翅目類群而言，大花蚤算是多樣性偏低的甲蟲類群。

大花蚤科在擬步行蟲總科的親緣系譜位置爭議許久，爭論點為大花蚤是接近擁有類似寄生性幼蟲生活史的芫菁科(Meloidae)?亦或是成蟲外形相似的花蚤科?利用DNA序列所進行的親緣關係分析則是偏向支持後者，並認為大花蚤為較為原始的擬步行蟲總科昆蟲。

幼蟲時期的大花蚤是寄生性的，宿主的對象包括蜚蠊目(蟑螂)、膜翅目(蜂類)和鞘翅目(甲蟲)。寄生的方式舉例來說：巨噬蜂大花蚤(*Macro-siagon*)的雌蟲會把卵產在蜂類平時會造訪的地方，例如花的附近。孵化出來的幼蟲會在蜂類到訪時攀附在牠們身上，搭著順風車回到蜂巢內，接著寄生在蜂類幼蟲身上。

根據文獻紀錄，大花蚤的成蟲會造訪花叢並以花粉為食，在野外的數量並不是很多故稱不上是常見的昆蟲，並不容易採集標本以進行系統分類研究和遺傳物質抽取，加上幼生期的寄生性生態更加神秘，難以觀察，因而導致世人對於大花蚤的認識相當有限。

近年大花蚤的古昆蟲學研究和其價值

大花蚤的化石紀錄稀少，根據Kaupp等人於2001年所整理的名錄，大部分的化石紀錄來自新生代始新世的波羅的海琥珀，僅有的四例中生代種類分別

為：德氏古大花蚤(*Paleoripiphorus deploegi*)、伊氏巨噬蜂大花蚤(*Macro-siagon ebboi*)、緬甸白堊噬蟬大花蚤(*Cretaceoripidius burmiticus*)和海蒂扇角大花蚤(*Flabellotoma heidiaie*)。這些中生代物種均發現自白堊紀中期的緬甸(森諾曼期)和法國(阿爾布期—森諾曼期)琥珀，外形上與現生類群的連結度相當大，除了伊氏巨噬蜂大花蚤尚有亞科分類上的爭議外，其餘三種都能清楚地分類至現生的亞科級系統。

在化石類別方面，除了曾有一例來自科羅拉多州佛羅瑞珊化石帶的埋藏標本被描記過外(新生代始新世晚期—漸新世早期)，大部分的大花蚤化石屬於琥珀化石。截至2016年為止，沒有任何的大花蚤埋藏化石再被發現記述過，我們對於早期大花蚤的認識也停留在白堊紀中期的琥珀物種，然而2017年由筆者等於內蒙古道虎溝化石層生物群發現的侏儸紀中期大花蚤埋藏化石則給予了大花蚤的古昆蟲學研究新的視野。

位於中國大陸內蒙古自治區的道虎溝化石層生物群(九龍山組，中侏儸統，約1.65億年前)由於出土了相當多的昆蟲化石，成為了古昆蟲學研究材料的寶庫，這個區域也發現了不少帶羽恐龍如：道虎溝足羽龍(*Pedopenna daohugouensis*)和寧城樹息龍(*Epidendrosaurus ninchengensis*)。筆者有幸在廣州中山大學作為交換學生時，受中山大學龐虹教授、首都師範大學任東教授和澳洲聯邦科學與工業研究組織Adam Ślipiński博士指導，進行道虎溝化石層生物群的鞘翅目系統分類研究，進而發現了年代最早的大花蚤科化石紀錄—渦皇始源大花蚤(*Archaeoripiphorus*



圖5 螞皇始源大花蚤 *Archaeoripiphorus nuwa* 是已知大花蚤科年代最早的化石紀錄

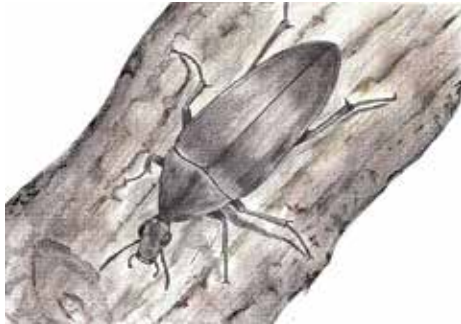


圖6 螞皇始源大花蚤的形態復原圖



圖9 中生代大花蚤的生態復原圖，也許中生代的大花蚤已建立與朽木棲甲蟲的寄生關係，雌蟲會在朽木上尋找適合產卵的位置

nuwa) (圖5、圖6)，並在2017年初發表在國際期刊《歐洲分類學期刊》(European Journal of Taxonomy)。

另一方面，近年由於緬甸琥珀的出產量變大，且緬珀質地優良、晶瑩剔透，保存大量完好的昆蟲，同時年代古老(約為9900萬年前；晚白堊世，森諾曼階)，是探討被子植物興起和白堊紀—第三紀滅絕事件(K-T事件)對於昆蟲相造成影響的絕佳材料，故亦為近年古昆蟲學者所專注的焦點之一。

緬甸琥珀生物群亦保存有大花蚤科的成員，包括前文所提到的緬甸白堊噬蟻大花蚤、海蒂扇角大花蚤及疑似德氏古大花蚤的物種，日前筆者和國立臺灣師範大學黃嘉龍博士後研究員則又發現了緬甸琥珀中已知的第四種大花蚤—陳睿刺足大花蚤(*Spinotoma ruicheni*) (圖7、圖8)，研究論文刊載國際期刊《白堊紀研究》(Cretaceous Research)。

那麼這些看似僅僅是多了幾個滅絕命名單元的新發現可以給我們帶來什麼啟示呢？

首先，大家知道科學家是如何為物種分化的時間定年的嗎？目前主流的作法是使用稱為分子鐘的技術，分子鐘的原理是利用生物在代代相傳的過程中，DNA序列會產生的突變並累積差異，由於突變量會正比於歷經的年歲，故只要知道兩者間的DNA差異量加上這個突變改變的速率，就可以回推分歧的時間。雖然聽起來很理想化，然而分子鐘在方法學上存在著一些缺陷，尤其體現在突變率上，因為目前的方法學是選擇一個主觀合適的突變速率以進行計算，所以

若一開始所假設的突變速度其實是真實狀況的兩倍，那麼定年結果就將會是實際時間的一半，更何況不同位點的染色體還有不同突變率呢！所幸化石證據可協助我們校正突變率，得出較為接近事實的結果。但若是沒有化石紀錄或是化石年代太過晚近的類群呢？科學家就曾經利用一批年代更為古老的化石證據比對前人所作的分歧時間定年研究去作重新驗證，想當然爾，所得出的結果早於先前研究作出的分化時間。根據先前的鞘翅目各類群分化時間定年研究，大花蚤科被認為是起源於白堊紀，而我們這項最古老大花蚤科物種的新發現則將類群起源年代向前推至侏羅紀。

再者，我們透過五種白堊紀大花蚤科化石所保存的形態特徵比較，發現在白堊紀時期大花蚤就已經有著相當高的形態、物種多樣性，並且這些史前大花蚤的外形與現生類群相當的相似，間接說明著牠們可能也有著類似的生態習性，舉例來說：緬甸琥珀中發現的陳睿刺足大花蚤隸屬的細身大花蚤亞科(Pelecotominae)，本亞科現生成員被發現會寄



圖7 陳睿刺足大花蚤 *Spinotoma ruicheni* 是緬甸琥珀生物群中第四筆大花蚤化石紀錄



圖8 陳睿刺足大花蚤的形態復原圖

生於幼期寄居朽木的甲蟲類群，根據形態相似性及緬甸琥珀豐富的木棲甲蟲化石，推測本種也有類似的寄生關係(圖9)。緬甸琥珀在早前紀錄過另一種細身大花蚤亞科成員，外形與本種大異其趣，顯然不是關係接近的支系，而不同支系的細身大花蚤之發現則意味著白堊紀時期的大花蚤科已相當的多樣化，我們更進一步認為這些寄生性甲蟲的多樣化可能同步於朽木棲甲蟲在中生代晚期的輻射演化。

此外，透過針對滅絕和現存大花蚤的形態分析，可發現現生的細身大花蚤亞科(Pelecotominae)和羽角大花蚤亞科(Ptilophorinae)兩個亞科(同時也是較為古老的大花蚤支系)，牠們的體態與其侏羅紀的先祖幾乎沒有什麼太大的改變，為生物學上所謂的形態停滯(Morphological Stasis)，由於這些史前大花蚤與現生類群體態十分近似，很有可能跟牠們的現生類群一樣也是以花粉為食，由於此時的被子植物並不興盛，僅有極少數小型開花植物被報導，因此牠們很有可能與裸子植物關係密切，一般而言，訪花性昆蟲在形態功能的演化上，普遍被認為具有許多針對開花植物的適應，很多特徵的出現與白堊紀時期被子植物的興盛高度相關。然而根據我們的研究，現生細身大花蚤和羽角大花蚤自侏羅紀中期以降至今的形態停滯現象，說明了細身大花蚤亞科和羽角大花蚤亞科整體體態外形(如身體延長、駝峰狀和翅鞘完整蓋住腹部)並非普遍所認知與開花植物的繁盛密切相關，這些大花蚤科獨特的身體結構直接繼承了侏羅紀時期祖先類群的體態建構而非與被子植物共演化的產物。

為具有許多針對開花植物的適應，很多特徵的出現與白堊紀時期被子植物的興盛高度相關。然而根據我們的研究，現生細身大花蚤和羽角大花蚤自侏羅紀中期以降至今的形態停滯現象，說明了細身大花蚤亞科和羽角大花蚤亞科整體體態外形(如身體延長、駝峰狀和翅鞘完整蓋住腹部)並非普遍所認知與開花植物的繁盛密切相關，這些大花蚤科獨特的身體結構直接繼承了侏羅紀時期祖先類群的體態建構而非與被子植物共演化的產物。

結語

相較於古昆蟲學在中國大陸蓬勃的發展(伊始於1920年代)，臺灣的古昆蟲學處於待起步階段，近年由於緬甸琥珀生物群的研究在全球古昆蟲學界掀起波瀾，在亞洲，日本方面也有九州大學投入了相關研究，並取得相當好的成果，本文希望藉由筆者自身的研究經驗，利用大花蚤科化石研究案例，來提升大家對於古昆蟲學的認識和關注，以領略談古說今之美。

參考文獻

- 任東，2017。重構符合自然歷史的演化樹是系統生物學的終極目標。昆蟲學報，60(6):699-709。
- 蕭昀，2016。羅塞塔始源小菊虎：9900萬年前失足，從此凝結在時間中。PanSci 泛科學 (<http://pansci.asia/archives/106912>)。
- 蕭昀，2017。以創世女神為名的史前寄生甲蟲—螞皇始源大花蚤。PanSci 泛科學 (<http://pansci.asia/archives/116741>)。
- Hsiao, Y., Yu, Y., Deng, C., Pang, H., 2017. The first fossil wedge-shaped beetle (Coleoptera, Ripiphoridae) from the middle Jurassic of China. European Journal of Taxonomy 277, 1-13.
- Hsiao, Y., Huang, C.-L., 2018. *Spinotoma ruicheni*: A new Late Cretaceous genus and species of wedge-shaped beetle from Burmese amber (Coleoptera, Ripiphoridae, Pelecotominae). Cretaceous Research 82, 29-35.
- Kaupp, A., Falin, Z., Nagel, P. 2001. An annotated catalogue of fossil Ripiphoridae, taxonomic notes, and the description of a new genus and species from Baltic amber (Coleoptera: Ripiphoridae: Ripidiinae). Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg 85, 165-195.
- Perrichot, V., Nel, A., Neraudeau, D. 2004. Two new wedge-shaped beetles in Albo-Cenomanian ambers of France (Coleoptera: Ripiphoridae: Ripiphorinae). European Journal of Entomology 101, 577-581.