

蟲癭—昆蟲與植物共譜生命樂章

Insect Gall- a Harmonious Duo between Insect and Plant

董景生 林業試驗所植物園組

楊曼妙 國立中興大學昆蟲系

Tung, Gene-Sheng Botanical Garden Division, Taiwan Forestry Research Institute

Yang, Man-Miao Department of Entomology, National Chung Hsing University



高山木薑子上，正在羽化的癭蚋成蟲(許嘉錦 攝)

昆蟲竟然可以操縱植物

昆蟲與植物間經常有著密切關係，主要的互動方式可分為以植物為食、作為居住環境或靠植物運輸傳播等類型。其中以植物為食的昆蟲稱為植食性昆蟲，約佔昆蟲總數一半，以鱗翅目、直翅目、鞘翅目等昆蟲目，植食性昆蟲的占比較高。依照昆蟲取食植物的偏好，區分為只取食特定植物的單食性(monophagous)昆蟲，取食少數植物類群的寡食性(oligophagous)昆蟲，以及不偏食的廣食性(polyphagous)昆蟲。

植食性昆蟲除了取食植物組織外，有些會更進一步的利用植物，例如大家熟知的蓇蛾(避債蛾)與捲葉象鼻蟲，在其幼生期，除取食植物外更以植物

為家，避免幼生期暴露遭遇獵食者，同時讓幼蟲體保濕。

除了這些在植物上蓋房子的昆蟲外，有一群更特化的植食性昆蟲，運用化學物理機制來營造居所，此種特殊的生物現象稱為蟲癭(insect gall)，這些昆蟲則被稱作造癭昆蟲。

不僅是昆蟲，很多生物如：線蟲、真菌、蜘蛛綱動物等，也可能造癭，癭(gall)是植物反應外來生物刺激所產生的特殊組織，這些增生組織只有被昆蟲誘發的稱為蟲癭，而在眾多的造癭生物中，也以昆蟲所造的蟲癭最為複雜，是演化生物學與生態學的重要課題。

造癭昆蟲釋放出化學訊號操控寄主植物，啟動造癭的階段，可能起自幼蟲期，牠們用口器分泌唾



長葉木薑子球形蟲癭(董景生 攝)



日本槭楠上，長得像桃子的蟲癭(董景生 攝)



長葉木薑子的芽膨大也屬於蟲癭(黃嘉龍 攝)



紅楠莖部的梭狀蟲癭(黃嘉龍 攝)

液，在植物發育過程中逐漸轉化為蟲癭；也可能源自雌蟲以產卵的分泌液刺激，甚至可能是不同時期與不同世代的聯合作用，刺激植物形成蟲癭。造癭昆蟲分泌氨基酸類、吲哚乙酸(IAA)前驅物、吉貝素、細胞分裂素等植物生長激素，而這些寄主植物的二次代謝物，透過食物鏈中昆蟲消費者的吸收、濃化，再轉化注入並刺激寄主植物，加速寄主植物受侵部位的生長，刺激植物細胞增大與增殖，操控植物長出蟲癭組織，額外的組織提供了保護造癭者幼蟲的成長空間。這一連串癭生長的過程，需要極為特化的演化適應，造癭昆蟲能在適當時機注入化學物質，控制寄主植物長出造癭昆蟲的避難所，並塑造出特定的蟲癭外型。

蟲癭普遍存在植物體不同器官間，單食性的造癭

者與產癭寄主植物間，具有高度的種類專一性，同一片葉面的細微部位差異，也可能提供造癭者不同的棲位選擇，產生特定外型的蟲癭組織。

演化造就蟲癭

蟲癭何時出現？根據化石證據推估，造癭昆蟲的演化晚於刺吸、咀嚼與潛蛀的種類，約在中生代的白堊紀才出現。

現生造癭昆蟲分屬於雙翅目、膜翅目、半翅目、鱗翅目、鞘翅目、纓翅目等六個目，蟲癭的產生可能依不同的昆蟲類群而異，昆蟲經由不同取食方式的祖先種，演化成為具有造癭能力的造癭昆蟲。例如雙翅目，其食性的轉變趨勢由腐食者，轉而能利用活的組織，進一步成為造癭者。至今仍有一些昆蟲在

幼期仍能維持腐食的習性，以腐敗的植物、真菌以及細菌為食。形形色色的造癭昆蟲，取食的部分從花、葉片、枝條到種子，食性從吸食汁液、咀嚼葉片、蛀莖、潛葉都有，有些造癭昆蟲甚至在不同世代利用不同的植物，其機制之複雜由此可見一般。

提及造癭昆蟲的食性，臺灣就有以下特殊有趣的例子：

雙翅目癭蚋科(Cecidomyiidae)是最重要的造癭昆蟲類群。癭蚋科的最原始食性為菌食(mycophagous)，而近代的造癭類群中，蟲癭內部的蟲室表層有一層真菌層，造癭後，昆蟲可能不直接取食蟲癭內壁組織，而是靠內層真菌的分解植物細胞，產生的營養液才供造癭昆蟲攝食，或者直接取食真菌。

臺灣低中海拔常見的樟科槲楠屬(*Machilus*)植物上，經常可見數種喜楠癭蚋屬(*Daphnephila*)產生的蟲癭，近年我們在臺灣的研究顯示，打開蟲癭組織，從癭室內壁層取樣，可飼養出好幾種真菌。喜楠癭蚋造癭時攜帶真菌，幼蟲期取食癭內成長的真菌，這些真菌往往只在蟲癭內生長，並僅以菌絲形式存在而不產生孢子，直到癭蚋成蟲羽化離開蟲室，蟲癭內真菌才逐漸消失。

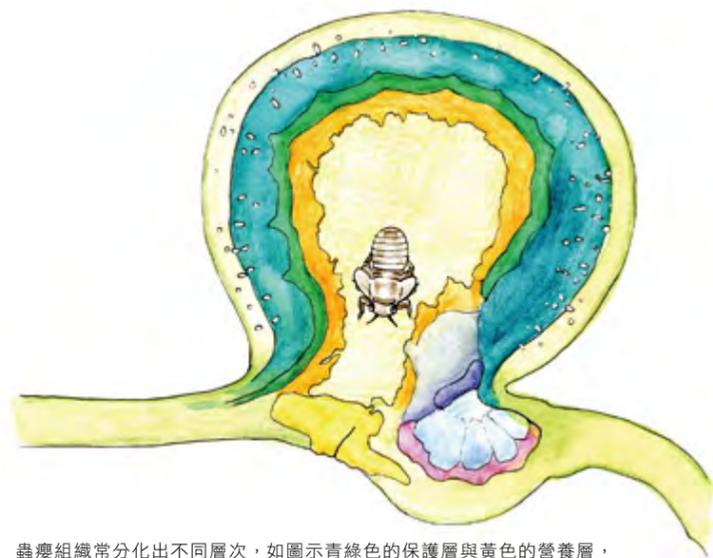
重新檢視不同種蟲癭的造癭成因，以造癭昆蟲獲

利假說最受肯認，又分為以下三種：(1)造癭者獲營養的假說(nutrition hypothesis)；(2)造癭者獲居住微環境的假說(microenvironment hypothesis)；(3)造癭者抵禦天敵的假說(enemy hypothesis)。造癭者藉由造癭行為，獲得蟲癭組織內的養分、取得微棲地環境的優勢，當加入造癭昆蟲與真菌共生的因素後，將更加複雜。

蟲癭內的微型生態系

在微小的單一蟲癭空間內生活的個體，往往不僅是造癭生物，而可能由許多相關的生物組成生物群聚。例如臺灣常見的殼斗科栗屬(*Quercus*)植物上，經常發現由癭蜂所造的蟲癭，同種類型的蟲癭往往可見多種生物彼此產生連結，在歐洲的紀錄中，同一種蟲癭內，竟然記錄到高達10數種到75種的生物。

蟲癭內除了造癭昆蟲以外，尚可能出現內寄生、外寄生、超寄生、過寄生等寄生昆蟲。此外，某些昆蟲在植物造癭期間，出於自願或偶然，採取搭便車的策略，進入蟲癭組織內與造癭者共同生活，被稱為客居生物(inquiline)，這些客居生物，也可能吸引到各種寄生昆蟲，在一個微小的蟲癭內，包括造癭生物、寄生生物、超寄生生物、客居生物等，



蟲癭組織常分化出不同層次，如圖示青綠色的保護層與黃色的營養層，造癭幼蟲在癭室內成長(郭致與 繪)



香楠壺狀蟲癭的發育，至少需耗時一年，過程中的環境變遷可能造成造癭的失敗(董景生 攝)

所涉及的營養層(trophic level)達三層以上，而這些生物彼此間產生的關聯，有時不只是線性的食物鏈，更造就複雜的食物網關係。

一顆蟲癭，可以隔絕出不同的棲地環境，蟲癭組織對於外界溫濕度也具有緩衝的效果，使得內部的生物群聚能被蟲癭保護，避免驟升驟降的溫溼度變化。癭組織內定量的氣體、定量的養分，資源的限定以及利用蟲癭資源的各種生物群聚，使得一顆蟲

癭形成一個孤立的微型生態系，因此能從生態系的角度去探討不同營養層的資源利用。

造癭昆蟲與寄主植物的物候一致性

造癭者與寄主植物分類群間通常具有特定的專一性，特定的造癭生物僅出現在特定的植物上，甚至同一植物上細微的環境差異，亦提供造癭者不同的棲位選擇，所產生的癭外形也有某些規則可循。造

癭亦需要嚴苛的時間條件，唯有昆蟲生活史與植物發育間密切的配合，造癭昆蟲才能成功地生存繁衍。在蟲癭生物學中，造癭昆蟲、寄主植物與蟲癭組織，三者間具有極強的關聯性。時間是造癭成功的重要因子，造癭生物與寄主植物間的物候(phenology)必須一致。

對於植食性昆蟲而言，寄主植物是最重要的資源，寄主植物的物候，直接影響到植食性昆蟲的演化、生活史與生存策略。例如臺灣低海拔常見的香楠壺狀蟲癭，造癭昆蟲是雙翅目的壺狀喜楠癭蚋(*Daphnephila urnicola*)。

這類蟲癭的生活史，從一年到三年不等，喜楠癭蚋有時在鑽入葉肉組織的一齡蟲時期，選擇以滯育(diapause)的方式，在葉片內停止生長發育，直到第二年或第三年，一齡蟲打破滯育，重新發育，完成造癭生活史。

就寄主植物來說，通常香楠葉部的全年物候現象依時序為：冬季鱗芽期(12-1月)、春季抽芽期(2-3月)、夏季展葉期(3-7月)、夏季抽芽期(7-9月)、秋季展葉期(8-10月)，每年北部地區的香楠植株有兩次抽芽時間，分別是春季抽芽期與夏季抽芽期，春季芽的量較夏季芽多。蟲癭出現的豐度與成蟲的羽化和產卵有關，而壺狀蟲癭的成蟲在2-4月羽化，和香楠2-3月的春芽發生同步，壺狀喜楠癭蚋只會利用春芽的資源造癭。

根據每月的實測氣溫，北部地區全年最低溫在1月，2月起氣溫回升，此時正值低溫春化作用後，香楠進入抽芽期，並於3月中結束，短暫的抽芽期中同時萌發花芽與葉芽，此刻也正是癭蚋雌蟲產卵的重要時期，癭蚋的生活史必須與香楠的初春抽芽物候週期完全密合，抽芽的數量因為是產卵的資源，也就左右了蟲癭的數量。



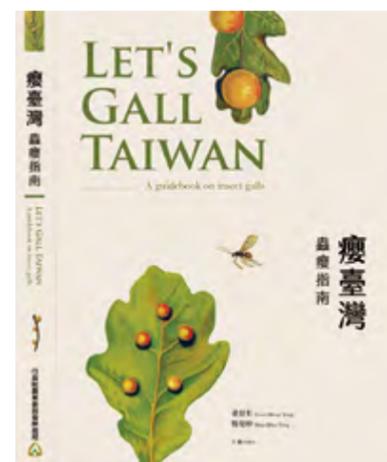
癭蚋在幼嫩枝條上產卵(許嘉錦 攝)



蟲癭落地越冬(許嘉錦 攝)



膨大的果實有些是蟲癭造成(董景生 攝)



2018年甫出版的《瘦臺灣-蟲癭指南》為中英雙語圖鑑，提供自然愛好者一窺臺灣蟲癭的奧妙(董景生 攝)



長出花朵狀的蟲癭芽(黃嘉龍 攝)



果實上膨大毛絨的蟲癭(許嘉錦 攝)

如果某年的異常溫度或雨量，影響了春芽的生長時間，導致抽芽期過早或過晚，而雌蟲產卵期無法配合植物的抽芽，造癭昆蟲的物候與寄主植物物候不一致，蟲癭不會產生，造癭昆蟲族群就會受到影響。因此物候的一致性(synchronization)，對於蟲癭來說至為重要，寄主植物抽芽物候的延滯，甚至可能提供昆蟲生殖隔離的機會。

關於臺灣的蟲癭研究

由於蟲癭源自歐洲的古老科學，科學家將研究蟲癭的科學稱為癭學(Cecidology)，癭學研究跨多種不同之學門，如動物分類學、植物分類學、生態學、物候學、植物生理與病理學、寄生生物學等，是一個相當特殊的研究主題。研究癭學的專家甚至有個專有稱謂—Cecidologist。

不同於其他自由生活的昆蟲，長在植物上的蟲癭容易觀察，因此是很好的研究題材，除了用作生物學、生態學等相關研究，在歐美日等國家，蟲癭甚至出現在兒童科學教育中，許多繪本除了講述蟲癭

特殊的生命現象，帶領戶外觀察外，也加入物種共生等生物學的觀念，對生物學的啟蒙很有幫助。

臺灣的癭學研究肇始自日治時期，到了近代才有較多的學者投入，但至今不是顯學，依據筆者自1995年起的調查統計，以造癭類群、蟲癭形狀、生長部位與寄主植物概估，就昆蟲類群區分，雙翅目的癭蚋科是最大的造癭類群，膜翅目與半翅目次之，鱗翅目及鞘翅目昆蟲也有少數，最少的為縷翅目。另最容易出現蟲癭的寄主植物是樟科及殼斗科。

在寶島臺灣的山區，有如斯多樣的蟲癭，然而癭學專家相當有限，在未來的廿年內，恐怕也很難被徹底探索，導致知識的匱乏，因此對一般大眾來說，在野外對蟲癭誘發興趣，要取得相關的資源就顯得非常困難。今年度，臺灣籌辦國際蟲癭研討會，這是每四年一度的國際蟲癭盛事，因此在筆者的號召下，集結一群臺灣蟲癭研究的生物學者共同合作，出版了《瘦臺灣-蟲癭指南》的推廣圖鑑，也期待在拋磚引玉下，能引領更多人進入美麗而獨特的蟲癭世界。