

當植物遇上昆蟲

When Plants Meet Insects

蔡志偉 國立臺灣大學昆蟲學系

Tsai, Chi-Wei Department of Entomology,
National Taiwan University

身處亞熱帶與熱帶的臺灣，不論是都市、鄉村與森林裏都有著種類繁多的綠色植物；大自然裡、都市中或居家環境周遭也常常可見昆蟲的蹤影。一般民眾可能很熟悉這些常見的植物與昆蟲，但您是否也明瞭「昆蟲」與「植物」兩者之間多樣的互動關係？許多昆蟲以植物的器官組織為食物，有些特殊植物也會反過頭來取食昆蟲，並且許多植物也依賴昆蟲授粉、繁殖。昆蟲與植物兩者彼此競爭又相互合作，展現複雜多樣的交互關係。

當植物遇上昆蟲

根據化石紀錄，昆蟲出現在地球上的年代最早可以追溯到地球歷史地質年代的泥盆紀。昆蟲與植物兩者相互影響，互動發生的時代久遠，可以溯及地質年代的石炭紀。開花植物(被子植物)從白堊紀開始繁盛，植物的多樣性大增，取代侏羅紀以蕨類、蘇鐵、松柏最為昌盛的植物相，以開花植物為食的昆蟲也隨之演化開來。另一方面，昆蟲幫助植物授粉，透過拜訪特定植物類群，促使開花植物的物種多樣性快速地增加，因而更加生氣蓬勃。



圖1 野外的東方水蠊(螞蟧)以腐敗的有機物為食物(李威樺 攝)

昆蟲與植物有著「亦敵亦友」的關係。蝗蟲、甲蟲、蝶蛾幼蟲取食植物葉片，椿象、葉蟬、蚜蟲刺吸食用植物汁液；少數植物(如捕蠅草、豬籠草)也會誘捕昆蟲當作食物，以補充營養。大多數的開花植物靠蜜蜂、蝴蝶等昆蟲協助傳遞花粉，這些授粉昆蟲則獲得花粉與花蜜作為回報。還有些昆蟲會與植物相互合作，形成一種互相依賴、雙方獲利的生命共同體。例如榕樹依賴榕果小蜂來授粉，授粉後小蜂雌蟲把卵產在榕果的小花中，把榕果當作育嬰房，小蜂幼蟲孵化後就以榕果為食物。

取食植物的昆蟲

許多現生的六足類動物(如原尾蟲、雙尾蟲、跳蟲等)與較原始的昆蟲類群(如石蛎、嚙蟲、蟑螂等)以腐敗的動植物有機物為食(圖1)，最早出現在地球上的昆蟲可能也有相同的食性。昆蟲隨著時間演化，植食性昆蟲開始對植物的器官組織作專一性的利用，例如嚼食葉片、潛食葉肉、吸食植物汁液、蛀食木材、鑽食果肉、蛀食種子等。而植物也不會就這樣默默地承受植食性昆蟲的欺負，已經演化出種種防禦機制來抑止植食性昆蟲的危害。這包含植物表面的硬刺與細毛等「物理性防禦」，以及植物次級代謝物(如單寧)等「化學性防禦」。這時候，演化的歷程就會促使植食性昆蟲產生相對應的改變(如昆蟲對植物毒素產生解毒能力)，可以繼續以植物組織為食，如此你來我往，互不相讓。

昆蟲是地球上適應性最強的動物，牠們賴以為生的食物非常多元，舉凡動物、植物、真菌、腐植質



圖2 杜鵑三節葉蜂的幼蟲正在啃食杜鵑葉片(周易萱 攝)



圖3 黑點捲葉象鼻蟲喜歡在朴樹葉片上啃食葉肉僅留下葉脈(黃千育 攝)



圖4 多隻潛葉蠅在同一葉片上留下錯綜複雜的食痕

等，無所不包。傷害動物的昆蟲，大多數吸食血液，也有一些外寄生昆蟲會吃動物的毛皮或肌肉。更有一些昆蟲以動物屍體、糞便為食物，雖然令人覺得噁心，但卻是大自然裡任劳任怨的清道夫呢！取食植物的昆蟲，會選擇植物的枝葉、木材、樹汁、花粉、花蜜、果實或種子為食物。以下介紹常見的昆蟲取食植物型式：

嚼食葉片

嚼食葉片的昆蟲很容易觀察，常見的有蝗蟲、螽斯、竹節蟲與蝶、蛾幼蟲，牠們常常把植物的葉片吃得精光。許多甲蟲的幼蟲與成蟲也都以植物葉片為食，如金花蟲、象鼻蟲、葉蚤、植食性瓢蟲等。葉蜂是胡蜂的近親，但是葉蜂沒有胡蜂的細腰，春天時杜鵑葉片上常見的黃色毛蟲是杜鵑三節葉蜂的幼蟲(圖2)，常被誤認為是蝴蝶或蛾的幼蟲。蝗蟲、蝴蝶幼蟲、葉蜂幼蟲常從葉緣開始啃食，金花蟲、豆芫菁、瓢蟲常常把葉子咬得一個洞一個洞的。捲葉象鼻蟲(圖3)啃食葉肉僅留下葉脈，雌蟲會辛苦地將葉片捲成葉苞，並將卵產於葉苞中，孵化後的幼蟲就在葉苞中安心取食、成長，所以捲

葉象鼻蟲又有「搖籃蟲」這個有趣的別稱。

潛食葉肉

有一些種類的昆蟲在植物內部組織居住並取食，被統稱為「潛食昆蟲」。潛葉蛾、潛葉蠅的幼蟲取食葉肉，僅留上下表皮，描繪出抽象的線條畫(圖4)，所以也被暱稱為「繪圖蟲」。這一類的昆蟲通常因為葉片上下表皮之間的空間有限而呈扁平的身型，牠們所排泄的糞便則為黑色或褐色小球或線條狀，留在取食潛道之中，通道狀食痕常隨幼蟲生長發育而愈向末端愈寬。除了潛葉蛾與潛葉蠅，有些葉蜂、吉丁蟲、金花蟲、象鼻蟲的幼蟲也會潛葉取食葉肉。

吸食植物汁液

吸取植物汁液維生的昆蟲以細長的口針刺入植物細胞，或插入植物輸送營養或水分的管道。依據昆蟲的種類不同，有些吸食葉肉細胞的內容物(如椿象)，有些吸食輸送營養的韌皮部(如葉蟬、蚜蟲、介殼蟲與粉蝨)或輸送水分的木質部(如蟬與沫蟬)汁液(圖5、6)。葉蟬、蚜蟲、介殼蟲等昆蟲吸取了



圖5 有翅型的蚜蟲一面吸食月橘植物汁液一面以「胎生」方式產下後代(黃千育 攝)



圖6 薄翅蟬利用刺吸式口器取食樹木汁液(黃千育 攝)



圖7 鍬形蟲幼蟲利用強壯的大顎，在朽木中進食與挖出棲身的通道 (by Greg Schechter, CC BY-SA 2.0)



圖8 東方果實蠅的幼蟲在果肉中利用一對黑色的口鉤鑽食，造成水果腐爛液化(周易萱 攝)



圖9 家裡米缸中的米放了太久，就有可能發現米象出沒 (by Olaf Leillinger, CC BY-SA 2.5)

太多的水分與糖分，所以會排出含有糖分的蜜露；由於木質部的養分很少，蟬必須吸取更多樹汁，然後再將吸取過多的水分像尿尿一般地排出。薊馬也會用口針刺穿植物表皮，然後戳破葉肉細胞，吸食細胞的內容物，所以椿象與薊馬的取食常造成葉片的褐斑與焦枯。

蛀食木材

有一些種類的昆蟲對於木材這種看似不怎麼美味的部位情有獨鍾，從樹幹內部的心材到森林裏傾倒的朽木，都可以是牠們的食物來源。這群蛀食木材的昆蟲除了大家所熟知的白蟻，還包含多種甲蟲以及一部分蜂類的幼蟲。鍬形蟲幼蟲(圖7)具有短胖的大顎，幼蟲利用這對強壯的大顎，在朽木中一邊進食一邊挖出棲身的通道。吉丁蟲和天牛的幼蟲住在活樹的樹皮下啃食木材，雖然大部分的種類以衰弱的樹木為食，可以說是維持森林健康的園丁；但是部分天牛種類以健康樹木為食，卻成為惡名昭彰的害蟲，危害世界各地的森林、果樹與路樹。

鑽食果肉

有些昆蟲喜歡吃水果，或者雌蟲把卵產在果實裡，幼蟲一孵化就有甜美多汁的水果當作食物。夏天吃荔枝的時候，最怕一撥開果皮就看到蒂頭上有

隻蠕動的白胖小蟲，這是荔枝細蛾的幼蟲。細蛾雌蟲將卵產於果實表面，孵化後幼蟲直接鑽入果實蒂部或種仁內取食。東方果實蠅是臺灣農民最頭痛的蛀果害蟲，番石榴、柑橘、芒果、葡萄等水果都是牠的最愛；雌蟲利用產卵管戳破果皮，把卵產在果實裡面，卵孵化後就以果肉為食物(圖8)。若把掉落地面的水果切開，常會看見果實內有白胖的蛆，就是東方果實蠅的幼蟲。還有一些象鼻蟲也會蛀進果實為害，例如國外常見的李象鼻蟲。

蛀食種子

因為植物的種子需要供應幼苗發育所需的能量，所以非常營養，專吃種子的昆蟲一孵化就有營養豐富的食物，應該個個吃得身強體壯。有些椿象(如南方綠椿象與紅姬緣椿象)會吸光發育中或成熟種子的內含物。象鼻蟲的幼蟲在種子與堅果中很常見，人類把收成後的種子收集、堆放於倉庫中，這些專吃倉儲穀物的害蟲(如米象、綠豆象、穀蠹等)就可以很輕易地找到堆積如山的食物(圖9)。一些蛾類也找上了穀倉，牠們的幼蟲成了常見的積穀害蟲，例如麥蛾與外米綴蛾。

造瘿取食

還有一些種類的昆蟲被包埋在植物的組織裏取食，這類昆蟲的雌蟲會將卵產於植物上，經由雌蟲

產卵或幼蟲取食的刺激產生「蟲瘿」組織，幼蟲便留於蟲瘿內部發育成長。「瘿」是由外來生物刺激植物所引起的不正常生長，由昆蟲取食刺激植物的不正常生長稱之為蟲瘿(圖10)。豐富多樣的蟲瘿外形，是造瘿昆蟲生活史與寄主植物發育期微妙配合之下的產物。瘿蚧、瘿蜂及葉蜂為三大主要造瘿昆蟲類群，在蟲瘿內的幼蟲可以有舒適的住所、獲取營養的食物、躲避天敵以安心成長，植物仿如這類昆蟲的幸福糖果屋。

昆蟲為植物授粉

開花植物利用鮮豔的色彩與散發出香氣吸引昆蟲(如蝴蝶、蜜蜂)前來訪花，並提供花粉、花蜜做為



圖10 橡樹葉子背面有一個由瘿蜂造的蟲瘿，像是一顆迷你果實 (by Andou, CC BY-SA 3.0)



圖11 兩隻正在吸食大花咸豐草花蜜的青帶鳳蝶

報酬，進而利用昆蟲傳遞花粉以傳宗接代。有些植物的花很小也不香(如海芋、姑婆芋)，甚至散發出噁心的腐臭氣味，但還是可以吸引一些蠅類與甲蟲前來傳粉。

蝴蝶與蜜蜂

開花植物的花粉通常需要藉由昆蟲或風力傳送到雌蕊的柱頭上，其中「蟲媒」要比「風媒」來得有效率。蟲媒花絕大多數顏色鮮豔、帶有香味或獨特的氣味，以誘引蝴蝶、蜜蜂等授粉昆蟲，並且還提供花蜜給訪花昆蟲吸食，讓這些昆蟲在採集花蜜的同時，將花粉帶到雌蕊。大家最熟悉的訪花昆蟲就是蝴蝶與蜜蜂(圖11)。蝴蝶喜歡的花通常是紅、黃或藍色，帶有花香與花蜜，並在白天開花，配合蝴蝶作息。蜜蜂喜歡黃色和藍色的花朵，常具有甜香與「蜜源標誌」，即花瓣上有花紋(只有在紫外光下才看得見)引導蜜蜂找到花內的蜜腺及花蕊的位置。

其他訪花昆蟲

蝴蝶與蜜蜂是最為人熟知的傳粉者，其他如甲蟲、蛾類、薊馬、胡蜂與蠅類也是常見的訪花昆蟲。甲蟲傳粉的花常呈碗狀或盤狀，白色或色彩不鮮艷，但具有濃郁的氣味以吸引甲蟲。甲蟲訪花的目的常是為了花粉(圖12)。蛾類授粉的花也多是淺色、白色、散發出濃郁的香氣，因為夜色裡白色的



圖12 正在取食杜虹花粉的擬天牛

花瓣是最為明顯的顏色，並且在夜裡花朵的氣味遠比顏色來的重要。食蚜蠅也常常於花叢間穿梭，但是牠們主要是為了取食花粉而非花蜜。體型微小的薊馬也常出現於花朵中取食花粉，有時候牠們也會刺吸取食花瓣，造成花瓣上的白色食痕。

逐臭之夫

有些植物的花很小也不香，蜜蜂與蝴蝶都不喜歡訪花，只能吸引另一類群的昆蟲前來授粉。例如海芋、姑婆芋等，散發出噁心的腐臭氣味，以吸引蠅類前來傳粉。魔芋、大王花等植物開花時氣味濃郁、奇臭無比，發出有如腐肉的獨特氣味，也是為了吸引蠅類與甲蟲。芒果的花很小也不香，花蜜中所含的酸性和黏性物質，更不為蜜蜂所喜歡，所以芒果主要依賴大頭金蠅等麗蠅來協助授粉（圖13）。沒想到如果沒有討人厭的麗蠅，我們可能吃不到香甜的芒果了。

為愛沖昏頭

在自然界中，蘭花的物種多樣性是植物界裡數一數二的，原因就是幾乎每一種蘭花都有特定種類的昆蟲協助授粉。蘭花演化出多彩多姿的花形、花色與香氣，用來吸引特定的授粉昆蟲。但是在「蜂蘭」授粉的例子中，雄蜂不是被花粉或花蜜所吸引，而是被像是雌蜂的外形與氣味的花朵所誘引。這類蘭花演化出類似雌蜂的形態、色彩，花朵上的細毛就像是雌蜂的觸感（圖14），甚至會散發出與雌蜂性費洛蒙相同的氣味來誘引雄蜂。對雄蜂而言，蜂蘭比雌蜂更是具有不可抗拒的吸引力，寧可找冒牌的蜂蘭交配而冷落了正牌的雌蜂。當雄蜂嘗試與蜂蘭交配，就會沾上有黏性的蘭花花粉團。交尾失敗的雄蜂再次被另一朵蜂蘭誘引，便不經意地將上一朵花的花粉傳遞給下一朵花。為愛沖昏頭的雄蜂甚至從頭到尾都沒獲得任何好處！



圖13 沒有大頭金蠅協助芒果花授粉，就沒有結實纍纍的芒果



圖14 生長於義大利的鏡蘭是蜂蘭的一種，利用模仿雌蜂外形與氣味吸引雄蜂 (by Hans Hillewaert, CC BY-SA 3.0)

吃昆蟲的植物

昆蟲與植物兩者之間有著錯綜複雜的交互關係，不只是昆蟲取食植物，還有一些植物演化出誘捕昆蟲的神奇本領，把昆蟲當作營養補給品。這類植物多生長在日照充足但土壤營養貧乏的環境裡，所以演化出吸引昆蟲或小動物的氣味、色彩或蜜腺，具有特化的捕蟲構造與消化蟲體的能力，這類植物通稱為「食蟲植物」。

食蟲植物與一般公園裏、野外常見的植物一樣，屬被子植物（開花植物），有葉綠體行光合作用。一般的植物在白天行光合作用，吸收二氧化碳、吐出氧氣，產生能量製造葡萄糖供給植物所需營養，還有一些營養需要從土壤中的礦物質取得。為什麼食蟲植物還需要誘捕昆蟲來補充營養？因為這類植物多生長在日照充足但營養貧乏（尤其是氮肥和磷肥）的貧瘠土地，例如熱帶地區、酸性池沼或濕地等生態環境。這類植物多利用變形的葉誘引與捕食周遭活動的昆蟲或小動物，以獲取難於貧瘠土壤中吸取的氮及磷等營養素。

全世界的食蟲植物共約有 600 多種，不同類群的食蟲植物有著不一樣的捕蟲方式，各有非常巧妙的機關。這些植物通常不會主動捕捉昆蟲，但是會利用特殊的氣味、色彩或蜜腺吸引某些昆蟲前來自投羅網。毛氈苔的葉片長有許多腺毛，這些腺毛會分泌黏

液，像黏蠅紙一般黏住昆蟲（圖15）；捕蠅草的葉片特化成捕獸夾狀，當昆蟲碰觸到葉面的感覺毛，就會觸發葉片的閉合把昆蟲困在閉合的葉片內（圖16）；豬籠草的葉片特化成囊袋狀，一旦昆蟲不慎掉入囊袋，就會遭到囊袋裡面含消化酵素的消化液所分解（圖17）。水生的狸藻也具有囊袋狀的捕蟲構造，如果水中的小生物碰觸到袋口的感覺毛時，捕蟲囊會將水連同小生物一起吸入囊內，然後再慢慢將其分解消化。

結語

演化的力量讓「昆蟲」與「植物」這兩個完全不同的類群有著除了「吃」與「被吃」的交互關係，更有著極其親密與相互依賴的關係。許多植食性昆蟲以植物的器官組織為食物；有些特殊的食蟲植物也會誘捕、消化昆蟲來補充營養。開花植物依靠活動力強的昆蟲協助傳遞花粉或散播種子，植物以花粉、花蜜或食物作為回報，這種交互作用是「互利共生」的。還有些昆蟲會與植物相互合作，形成一種互相依賴、雙方獲利的生命共同體，本文限於篇幅無法一一詳細介紹，例如喜蟻植物提供空間給螞蟻營巢居住可以獲得螞蟻的保護、榕果提供小蜂幼蟲發育所需的食物與住所而獲得協助傳粉的回報、達爾文天蛾吸食花蜜的同時也幫大彗星風蘭授粉，這種特殊的互利共生關係還有很多有趣的故事，值得我們進一步去認識與研究。 ▀



圖15 毛氈苔利用葉片上腺毛分泌的黏液捕捉昆蟲 (by NoahElhardt, CC BY-SA 2.5)



圖16 捕蠅草特化的葉片上有著感覺毛，一旦被昆蟲碰觸就會觸發葉片閉合 (by MidgleyDJ, CC BY-SA 3.0)



圖17 豬籠草的囊袋中裝著能分解昆蟲的消化酵素液體 (CC0 Public Domain)