

# 蟲癭內複雜的共生關係—以真菌為食的喜楠癭蚋

◎林業試驗所植物園組·董景生 (gall@tfri.gov.tw)

◎中興大學昆蟲系·潘亮瑜

◎中興大學昆蟲系·楊曼妙

## 昆蟲與植物的共同演化

一般而言，昆蟲與植物的關係可以概分為覓食、居住環境及運輸3大類。覓食就是指昆蟲以植物為食，我們將這群素食的昆蟲稱為植食性昆蟲(phytophagous insect)，鱗翅目、直翅目等昆蟲目中，就具有為數眾多的植食性昆蟲。植食性昆蟲依賴植物，植物也逐漸利用昆蟲授粉傳播，彼此間隨著時間共同演化。

有些植食性昆蟲除了取食植物組織外，會更進一步的利用植物作為居所，大家耳熟能詳的蓑蛾(避債蛾)與捲葉象鼻蟲(搖籃蟲)就是昆蟲幼生期以植物為居所並取食植物的案例，這些昆蟲類群使用植物組織藏匿蟲體。

有一群特化的植食性昆蟲運用化學機制來營造居所，形成非常特別的生物現象稱作蟲癭(insect gall)。造癭昆蟲以氨基酸類、IAA前驅物，類似GA、Auxin、細胞分裂素等生長激素，加速寄主植物受侵部位的生長，刺激植物細胞增大與增殖，誘發操控植物長出蟲癭組織。由造癭者刺激開始到植物產生癭組織，這一連串癭生長的過程，需要極為特化的演化適應，因此，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，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

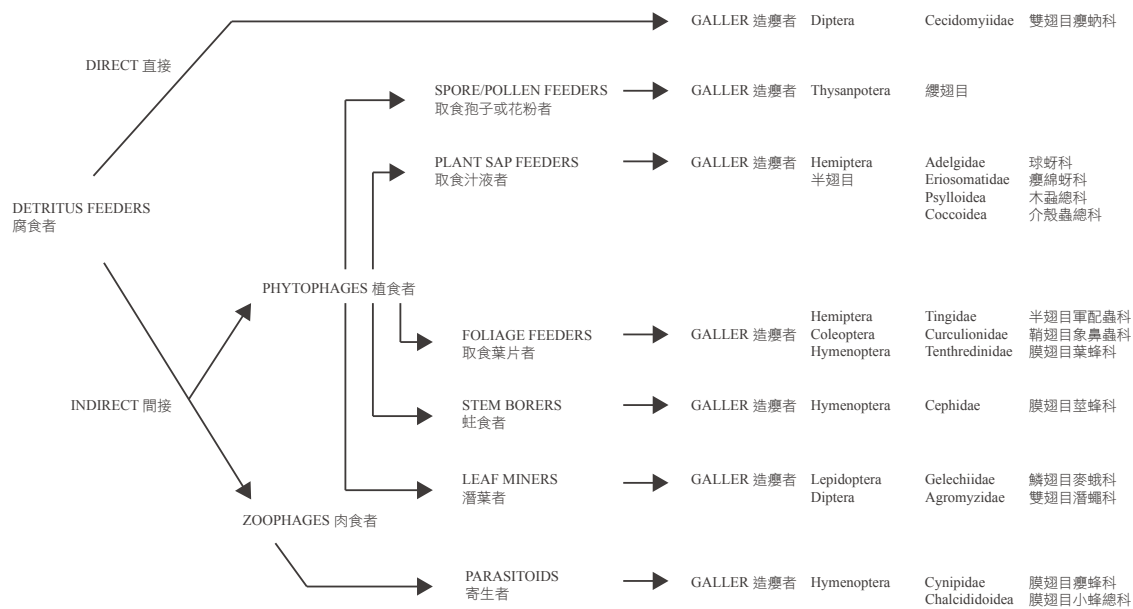
衍。在蟲癭生物學中，造癭昆蟲、寄主植物與蟲癭組織，三者間具有極強的關聯性。

## 昆蟲為何造癭？

昆蟲為什麼造癭？造癭對昆蟲或植物有什麼好處？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演化出現。為什麼昆蟲要造癭？從利益分析的角度，不外乎是昆蟲或植物得利。

美國亞利桑那州立大學的Peter Price，曾整理出幾個主要的造癭假說，包括：(1)造癭者與植物的非適應假說(nonadaptive hypothesis)，兩方均無獲利；(2)植物防禦假說(plant protection hypothesis)，植物少量付出以減少全面損失；(3)造癭者獲養份植物獲某些利益的互利假說(mutual benefit hypothesis)；(4)造癭者獲利的假說，又分以下3種：A.造癭者獲營養的假說(nutrition hypothesis)；B.造癭者獲居住微環境的假說(microenvironment hypothesis)；C.造癭者抵禦天敵的假說(enemy hypothesis)。

基於蟲癭組織通常含有高濃度的養分以及二次代謝物質，而造癭昆蟲通常對蟲癭組織具有一定程度的操控能力，因此在這些假說中，至今以造癭者獲利獲得較多的證據支持。不過，目前全世界已知的所有造癭昆蟲分屬6個目，蟲癭的產生可能依不同的昆蟲類群而異，不同類群的昆蟲經由不同取食方式



不同類群造瘿昆蟲的可能演化途徑。引用修訂自Roskam, 1992

的祖先種，演化成為具有誘發蟲瘿能力的造瘿昆蟲。其食性的轉變趨勢由腐食者，轉而能利用活的組織，進一步成為造瘿者。至今仍有的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。

### 蟲瘿內瘿室中的真菌

在臺灣的造瘿昆蟲中，雙翅目瘿蚋科(Cecidomyiidae)種類數量相當可觀。瘿蚋科的原始食性為菌食性(mycophagous; fungivorous)，在Heteropezini和Porricondyliini及全部Lestremiini昆蟲都維持這樣的特性，但在Oligotrophini、Lasiopterini，和Asphondyliini則演化出造瘿習性，且其瘿室內部的蟲室表層有一層真菌層，可供造瘿昆蟲取食。這類昆蟲造瘿的起源，早期均取食真菌，接著再改變其食性成為造瘿者。這些食菌的造瘿瘿蚋與瘿內真菌的關係可以整理出下列幾種假說：(1)共生假說(Symbiotic Hypothesis)，瘿蚋與真

菌是共生關係(Neger, 1910)；(2)偶然假說(Incidental Hypothesis)，真菌是蟲瘿裡的客居生物(inquilines)，只是偶然通過寄主植物進入蟲室中被造瘿瘿蚋取食(Ross, 1932)；(3)伴隨假說(Companion Hypothesis)，造瘿瘿蚋與真菌是共生關係，但沒有特定專一的真菌對象(Mani, 1964)；(4)中性假說(Neutral Hypothesis)，造瘿瘿蚋與真菌沒有特殊關係，真菌只是出現在瘿內(Batra與Lichtwardt, 1963)。目前這些假說中以共生假說與偶然假說各有支持的證據，但在Asphondyliini族有較多證據支持共生假說，與這族共生的真菌是葡萄座腔菌屬的*Botryosphaeria dothidea*。這種真菌是世界分布的木本植物樹幹常見內生菌與病原菌。

臺灣低中海拔最常見的樟科槲楠屬(*Machilus*)植物，經常可見數種美麗的喜瘿瘿蚋屬(*Daphnephila*)蟲瘿出現於同種的槲楠屬植物上，喜瘿瘿蚋屬是Asphondyliini族中較早分化的物種，近年的研究顯示，打開蟲瘿組



莖癭喜楠癭蚋(*Daphnephila truncicola*)於槭楠屬植物上產卵，並誘發蟲癭(董景生 提供)



紅楠上莖癭喜楠癭蚋所造出的紅色梭狀蟲癭(董景生 攝)



在槭楠屬植物上造癭，取食真菌的各種喜楠癭蚋(*Daphnephila*)之蟲癭縱切剖面，可見到蟲室與內襯的白色菌絲。A，莖癭喜楠癭蚋(*D. truncicola*)蟲癭；B，臺灣喜楠癭蚋(*D. taiwanensis*)蟲癭；C，淑燕喜楠癭蚋(*D. sueyanae*)蟲癭；D，窄癭喜楠癭蚋(*D. stenocalia*)蟲癭；E，鳥頭喜楠癭蚋(*D. ornithocephala*)蟲癭；F，香楠上的壺癭喜楠癭蚋(*D. truncicola*)蟲癭；G，霧社槭楠上的壺癭喜楠癭蚋(*D. urnicola*)蟲癭(潘亮瑜 攝)

織，其蟲癭內的癭室內壁層，可以飼養出好幾種真菌。除了過往一直被認為Asphondyliini族的主要共生真菌之外，還發現多種鐮孢菌(*Fusarium* spp.)與擬盤多毛孢菌(*Pestalotiopsis* spp.)為次要共生真菌。不像多數癭蚋直接取食蟲癭內壁特化的營養細胞層，這些喜楠癭蚋在造癭時將真菌帶入蟲室，幼蟲期以癭內成長的真菌為食，且這些真菌往往只在蟲癭內生長，於造癭癭蚋漫長的的發育期間(1~2年)，只以菌絲形式存在並不產孢，直到癭蚋成蟲羽化離

開蟲室，真菌也慢慢消失於癭內。這些次要共生真菌可能在位於亞熱帶地區的臺灣與造癭昆蟲間發展出某種程度的共生關係。

因此，重新檢視這些蟲癭的造癭成因，就造癭昆蟲獲利假說而言，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。無論如何，森林裡這些美麗而奇特的蟲癭，隨著更多的基礎調查研究，此類特殊的共生關係將更加明瞭。☉