

水、植物與昆蟲的交互作用

陳星攸（國立臺灣大學植物病理與微生物學系學生）
林柏安（國立臺灣大學昆蟲學系助理教授）

前言

水是串聯有機世界與無機世界的其中一座橋梁，促進物質相更替與能量轉移。於無機世界中，水是加速岩石風化與土壤淋溶作用的關鍵因子，水的蒸發亦能幫助冷卻地表；而在有機世界裡，水是所有生命都含有的基本物質。在植物中，水透過根部吸收，進入維管束系統協助運輸養分，或進入植物細胞以支撐組織，最後經由氣孔蒸散，幫助植物體散熱。在動物當中，水也能協助養分的運輸與廢物的排出。對於環境中的真菌、線蟲或原生動物等微生物而言，水亦有助於其遷移與傳播。水資源對於陸域生態系各種生物的生存都相當的重要。

水資源在生態系統中，指涉該生態系所有生物可利用的水。以人類利用環境資源的角度而言，水資源是人類可運用的地表水和地下水，廣泛應用於生活、農業、工業等。以植物的角度來說，水資源為其生長必須之元素，除了溶解各式各樣的化合物，協助生物生理反應進行，也是光合作用的重要原料，更與細胞的膨大和成長息息相關。

除了參與植物生長，水資源可用程度 (Water availability) 也和植株的防禦反應緊密關聯。在陸域生態系中，大多數動物直接或間接仰賴植物生存；植物產生的資源多由植食性動物帶入食物鏈，其中佔比最高的是植食性昆蟲。近期研究發現，環境中水份的變動不但影響植食性昆蟲的生長與表現，也直接或間接影響棲息在植物上的其他生物，例如肉食性和捕食性昆蟲。

然而，隨著氣候變遷，降雨時空分布不

均，乾旱、洪澇等高強度天氣現象發生頻率升高，嚴重影響生態系中水資源可用程度，進而改變植物、植食性昆蟲與其天敵之互動，干擾全球各地生態系統的運作平衡。尤其在農業生態系中，乾旱與植食性昆蟲皆是顯著限制作物生產力的主要逆境，氣候變遷影響下同時加劇了這兩種逆境的頻率與強度，造成的農業損失更是難以估計。

因為氣候暖化與人類活動全球化，世界各地面臨新興害蟲和入侵害蟲的爆發、拓展與危害，對人類賴以維生之農業系統的挑戰越發嚴峻。究竟水、植物與昆蟲之間有哪些交互作用存在？人類是否能利用三者的關聯，由水資源可用程度推測作物受蟲害的程度？或藉由水份管理控制害蟲的族群，維持作物品質和產量？

植物因應水份缺乏與昆蟲危害的生理變化

由於植物無法移動，面對缺水的環境時，會全面改變自身生理狀態，降低乾旱造成的傷害。這些生理變化主要由數種植物荷爾蒙調控，其中最重要的荷爾蒙為離層酸 (Abscisic acid)：當植物缺水時，體內離層酸累積，主要導致氣孔的關閉。氣孔是植物表面的重要結構，掌管植物體與外界氣體的交換，協助二氧化碳進入植物體行光合作用，將二氧化碳轉化成糖類。乾旱環境下，氣孔的關閉可以顯著降低水份損失，幫助植物保留水份。除了氣孔之外，植物表皮性狀也會因缺水而有所轉變，例如表皮蠟質增厚或長出絨毛，亦有助於減緩水份蒸散速率。

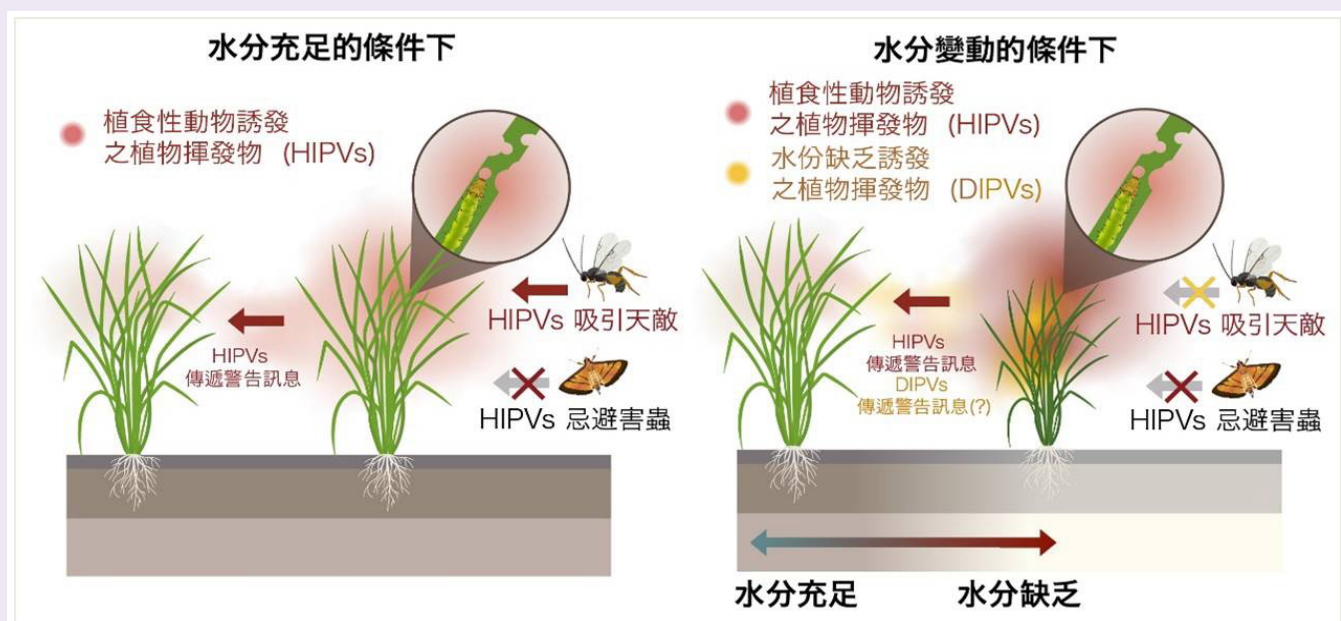
此外，受到乾旱逆境的植物體內也會累積許多次級代謝物質；次級代謝物質與生長無直接關係，但與防禦與免疫較為相關，可協助抵抗植株因缺水而產生的各種負面生理狀態，是植物抗旱的第二道防線。這些次級代謝物質包含類黃酮 (Flavonoids)、類萜 (Terpenoids)、硫代葡萄糖苷 (Glucosinolates)、氰苷 (Cyanogenic glycosides)、生物鹼 (Alkaloids) 和胺基酸衍生物 (Amino acid derivatives) 等，由於這些物質往往都有抗氧化、抗紫外線等特性，可以幫助植物度過缺水炎熱的時期。

有趣的是，許多次級代謝物也與植物抵禦植食性昆蟲有關：受植食性昆蟲危害的植物體內也會累積多種次級代謝物，提升對植食性昆蟲的抗性。雖然並非所有的次級代謝物質都經過透徹的研究，但有研究顯示，植物對抗「乾旱」與「植食性昆蟲攻擊」兩種看似不相關的逆境時，次級代謝物質都派得上用場，如：硫代葡萄糖苷是十字花科植物受昆蟲咬傷後，植物體內濃度提高的抗蟲物質，同時也是調節氣孔活動的抗旱物質。

「乾旱」與「植食性昆蟲攻擊」除了改變植物體內賀爾蒙和次級代謝物質的濃度，也

會產生釋放到植物體外且具揮發性的化學物質，有著重要的生態功能：協助植物與環境中的生物互動。過去數十年間，植物揮發物質的功能有一項重大發現：植物受到植食性昆蟲攻擊之後，會釋放特殊的味道，稱為「植食性動物誘導之揮發物質 (Herbivore-induced plant volatiles)」，其功能包括驅趕植食性昆蟲，或吸引植食性昆蟲之天敵前來捕食。近年研究也發現，植物能向周圍植物傳遞自身受到植食性昆蟲攻擊的訊息，而未受傷的植物也能感知大氣中植食性動物誘導之揮發物質，並在受到昆蟲攻擊之前，強化自身免疫與防禦能力。

過去研究著重昆蟲傷害導致的植物揮發物質變化，近期研究則發現很多非生物逆境，例如缺水的環境，也會令植物揮發物質發生變動。舉例來說，某些植物（如：番茄）處於輕度乾旱狀態時，植物釋放的揮發物質變多，尤其在同時遭受乾旱且被昆蟲攻擊的植株上最為明顯。但很多研究也發現，如果遭受嚴重乾旱，揮發物質的釋放量往往會下降。如同前述討論，植物揮發物質有很多生態功能，而乾旱可能會影響其功能。過去研究也發現，



圖一、不同水分條件下，植食性動物誘發之植物揮發物 (HIPVs) 的生態功能。

受乾旱植物所釋放的揮發物質，對植食性昆蟲天敵的吸引力大多會下降。

總結以上，植物在乾旱環境中一系列的生理變化，不僅因應水份缺乏的狀態，同時也對與植物互動的植食性昆蟲和各種生物帶來相當大的影響。

昆蟲究竟喜不喜歡缺水的植株呢？

植物在缺乏水份的環境下改變體表性狀、產生次級代謝物質及植食性動物誘導之揮發物質，那麼植食性昆蟲又會如何面對植物的變化？

歷年來，許多研究都在觀察植食性昆蟲如何應對遭受乾旱逆境的植物，並發現於缺乏水份的環境中，植食性昆蟲經常有數量爆發的情形。1970 年代，White 觀察桉樹上木蝨的族群動態，並提出植物壓力假說 (Plant stress hypothesis)；此假說認為長時間缺水會令植物產生更多昆蟲可利用的含氮物質，如：胺基酸無法合成蛋白質，以及植物體內部分蛋白質水解並釋出胺基酸。同時，因為水份不足造成的低膨壓情形，迫使植物製造維持滲透壓的含氮物質 (Osmoprotectants) 上述含氮物質都是昆蟲可利用的分子，而氮是昆蟲最需要的元素，因此這個假說認為在植株遭受乾旱時，昆蟲可以從植物身上獲取更多含氮養分。

然而也有研究對該假說提出質疑。1991 年 Price 提出植物活力假說 (Plant vigor hypothesis)，認為缺水的植物會產生更多次級代謝物質且生長減緩，不利植食性昆蟲生長，因此植食性昆蟲會更偏好生長強健、有活力的植物，與植物壓力假說提出的觀點恰好相反。

2004 年 Huberty 和 Denno 研究成果顯示：蚜蟲（刺吸式口器昆蟲）對植物中氮的利用率與植物細胞內含水量成正比，而連續數日的乾旱會使植物含水量下降，使蚜蟲更不易取食植物中的氮元素；然而，在數日乾旱後即

澆水的植物中，其可溶性氮濃度仍因乾旱逆境而升高，然而細胞含水量因水份補充而提高，蚜蟲的氮利用率較高。因此二人提出間歇逆境假說 (Pulsed stress hypothesis)，認為刺吸式口器的植食性昆蟲偏好取食受到短暫壓力（如：短期乾旱、短期營養缺乏等）的植物。

雖然這三個假說目前已經越來越少被提及，但這三個假說的提出無疑奠定人們對於「水分如何影響植食性昆蟲與植物之間互動」的理論基礎。經過幾十年的努力，大多數研究的結果表示，受到乾旱的植物較不適合作為植食性昆蟲的食物來源。不過也有許多研究也發現，乾旱有時對於植食性昆蟲較為有利，其影響因子包括乾旱強度、昆蟲種類、植物種類等等，其中關係相當的複雜；往後研究需擴及不同種類及地區的作物、害蟲和周遭生物群集，加入乾旱期長短、發生時間點與嚴重程度的處理細節，將能讓我們更準確了解植食性昆蟲面對遭遇乾旱逆境的植物時，會有哪些反應。

水資源管理與作物保護

水份是影響作物生產力的重要因子，因此水份管理議題相當重要。不同水份管理模式會造成田間的水資源可用程度差異。例如，許多糧食作物（如大豆、玉米、小麥等）的種植多半仰賴雨水等天然供給之水資源，稱「雨養 (Rainfed)」農業模式；「雨養」農業的田間水資源隨天氣變動，土壤水份含量變化尤甚，導致植物可利用的水資源波動幅度較大。從泰國和菲律賓的研究發現，「雨養」農業生態系中，植食性昆蟲族群數量通常較低，其中原因可能與田間較低的可利用水份資源有關。

相對於「雨養」農業系統，灌溉型農業系統的作物生產必需仰賴人為供給水資源，其可利用水份資源較為充足，作物不易受自然環境影響，產量通常較高。但這樣的農業

模式通常也有較高的田間害蟲數量，往往需要更多管理和資金投入。

然而，並不是所有植食性昆蟲都得利於水份充足的田地。灌溉或降雨使葉表匯聚水滴，會對部分小型生物造成威脅。有研究表示，維持植株濕潤或過度澆水，會使二點葉蟊及小菜蛾族群豐度顯著下降。亦有研究發現，可用水多寡對田間昆蟲族群數量有所影響：改變水稻田的曬田與澆水時間，可以降低水稻水象鼻蟲於水面下葉鞘組織產卵的機會，藉此控制水稻水象鼻蟲族群，因此該現象被認為與乾旱直接造成的殺蟲效果有關。

除了植食性昆蟲，人為灌溉也會改變天敵的生活與特性。居住在地表和淺層土壤的天敵（如：螞蟥）受到雨水或地表逕流的影響較大，若有施加灌溉，可能會擾動天敵。當田間有較多水資源可利用時，會增強蟲生病原（如：以昆蟲為養分的蟲生真菌、蟲生線蟲及昆蟲病毒）的寄生能力，降低害蟲數量。

水資源可用程度多寡除了影響害蟲和天敵的族群消長，也會影響植物病原菌的發生。舉例來說，許多病原菌透過流動水或懸浮液滴協助感染作物，因而過度澆灌作物可能會提高田間空氣及葉表面的溼度，使病原菌於田間爆發機率升高。利用滴灌等較精準的灌溉模式，則可抑制這類病害的傳播。

雖然過去研究發現害蟲與田間水份可利用程度之間的關係，以及不同水份管理方式可能影響田間各種蟲害豐富度或發生情形，但由於研究稀少，目前仍無法理解水份是否為影響不同農業系統中害蟲總量的主要因素。但就目前認知，水份變動造成的植物生理改變，以及水份對於昆蟲的直接影響，都很有可能是田間植食性昆蟲族群變化因子，並有機會將此運用於田間害蟲管理，未來需要更多的研究以釐清這些現象背後的機制。

水、植物與昆蟲交互作用的應用層面除

了藉由改變水份管理，調節田間昆蟲的族群，另一項應用價值則是預測害蟲的動態。過去的研究與報導發現降雨量跟害蟲田間動態有很高的關聯性，並嘗試以氣候因子的改變作為預測害蟲發生之依據。但就目前為止，尚未有相關研究釐清植物可利用水資源與害蟲的關聯性。害蟲田間動態對於植物保護工作至關重要，若能及早發現或預測害蟲發生，提早進行防治，能大大降低植保資源投入與農業損失。

結語

水資源在生態系統中扮演重要角色，在農業方面影響作物防禦機制、植食性昆蟲取食行為和病原的傳播。已有證據說明，水資源可用程度會影響植物對植食性昆蟲的反應，因此適當的水資源管理措施很可能可以減少田間害蟲壓力，提升農業產量。

近代農業不再完全「靠天吃飯」，除了機具自動化、灌溉水源穩定，現今的「智慧農業」更著重在與農業相關的大數據彙整形成的管理建議；大量農業研究成果與實地資料互相疊加、比對，使每一次耕作都更精確地給出符合作物需求的資材。例如於田間裝設感測土壤濕度、光照或溫度感測器，蒐集環境及作物的數據，建立決策支持系統，協助農友即時掌握田間情況以調整管理措施。未來水資源可用程度與田間害蟲的關係研究透澈，即能建立預測模型並納入該系統，對智慧農業的實行大有裨益。

不過，目前關於水、植物與昆蟲交互作用的研究方才起步，如何透過水資源可用程度預測植食性昆蟲在田間的損害程度，如何通過灌溉水的調控來抑制田間害蟲族群，或是何種農法可以提升水資源可用程度，並增進天敵在田間進行生物防治的效率，將是後續研究發展的重要方向。