

說謊的昆蟲，上當的植物

— 蟲癭歷史及其多樣性

蟲癭的外型非常多樣，如圖中葉背蟲癭居然呈花朵狀

福山研究中心◎董景生

在野外，我們經常可以在植物上找到一些特殊的突起，這些不屬於植物本身的構造，有的像花，有些像海膽，像珊瑚，像鳥頭，像燈泡，像元寶，甚至外型奇特的難以形容，挑戰你的想像力。或許有些人知道這叫做蟲癭(insect galls)，是昆蟲在植物身上撒下的漫天大謊，經由昆蟲的謊言，被選擇的植物因此遵其意旨，構建出小小的城堡，城堡中，操控蟲癭生長的昆蟲幼蟲正穩穩當地成長。

事實上，在森林生態系中，昆蟲在植物上所造成的蟲癭，無論是種類或數量皆相當可觀，這其實是一種相當普遍的生命現象，只是常被我們忽略了一頁。想不想聽聽這一段歷史？到底昆蟲在植物上耍了怎樣的把戲，施了什麼魔法而造出蟲癭呢？為

何蟲癭外型如此奇特奧妙與繽紛多樣呢？

蟲癭與人類歷史

蟲癭研究是一門古老的科學，古早以前科學家們就將研究癭的科學統稱為癭學(cecidology)，並曾出版專門的期刊。

大約在十八世紀間，殼斗科的櫟樹上富含單寧酸的Aleppo蟲癭被由中亞地區引介到大不列顛共和國，打算用來提煉染料，供做染髮、染布、鋼筆墨水等工業用途以及藥用，但在1860年以前，這種蟲癭在當地的嫁接推廣並不成功；1830年歐洲更引入中東的土耳其櫟樹被癭蜂(Andricus kollari)無性世代造出的彈珠狀蟲癭(Marble gall)，在英國南部的得文郡(Devon)大量栽植，到1860年已經拓殖到蘇格蘭北部，整個十九世紀，更以其中所



讓葉片捲曲的蓟馬也是一種造瘿昆蟲



莖部的圓錐狀蟲瘿



蟲瘿發生的部位非常專化，連葉柄上也有專化的蟲瘿



切開圓錐狀蟲瘿可見許多獨立的蟲室

提煉出的高濃度單寧酸，用作墨水、染髮、染布、鞣皮以及藥用，整個歐洲的早期工業歷史，蟲瘿具有舉足輕重的地位。

歐洲民間藥草中使用蟲瘿來治療痢疾，據說頗有療效。而更有趣的是蟲瘿被用來預測與占卜：1660年，為慶祝英王查理二世復位登基，大不列顛政府遂訂每年5月29日為櫟瘿節（Oak Apple Days），就像原文所描述的，這種櫟屬（*Quercus*）蟲瘿長的就像一個小蘋果，傳統慶典上必須

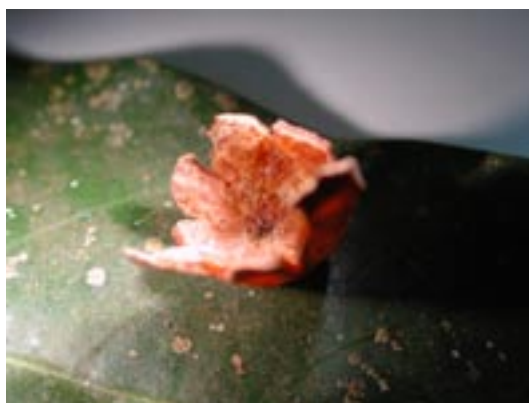
佩帶著長有櫟瘿的枝條，剝開蟲瘿，以瘿內生物占卜未來一年農事吉凶。通常櫟瘿內約有三十支左右的瘿蜂有性世代幼蟲，但由於這種蟲瘿具有二十種以上不同的客居生物（inquiline）、寄生物以及捕食者，因此用在卜筮上十分多樣，舉例來說，櫟瘿節當天剝開蟲瘿，若裡頭是客居的螞蟻時，象徵了未來一年的五穀豐收；裡頭是白色蠕蟲時，預言了未來獸類牛隻的瘟疫；裡頭若只有蜘蛛，不幸的黑死病將會降臨在人類身上。



造瘿昆蟲會從成熟的蟲瘿中脫離

在中國，部分蟲瘿因具藥用價值，自古便被使用；如數種五倍子蚜蟲類的不同世代在某些漆樹科鹽膚木屬（*Rhus*）植物上所形成的五倍子蟲瘿，是生產單寧酸、沒食子酸和焦性沒食子酸等化工產品的原料，在金屬防腐，稀有金屬如鎳、鈦、鈦等的淬取，合成纖維染色、固色，食品工業，排廢處理，化學分析等方面均有廣泛的應用；也是墨水、照相顯影、印刷染料、鞣革、塑料、合成橡膠、電工絕緣、酵素的提煉純化等原料，隨著現代科技進步，利用倍酸為原料可提煉出鈹黃、倍酸甲酯以及維生素P等化學藥品。

五倍子蟲瘿在兩千年前的【山海經】，明代藥書李時珍的【本草綱目】上已被記載，主要用作收斂劑，同時具消腫、消毒、防腐、止血、鎮痛、避孕等功效。五倍子是東亞特產，產於中國大陸，朝鮮半島、日本等國，而以中國大陸產量最高，是傳統出口貿易商品，故國際通稱為中國倍子（Chinese gallnuts），在大陸主要的產地是貴州、四川、湖北、湖南、陝西、雲南，六省的產



瘿蟲甚至能操作蟲瘿的開裂機制

量達三千六百噸，占全中國總產量的百分之九十，其他省亦有零星分布，商品已走向半自動化生產，大陸共有十四種倍蚜蟲，在夏季寄主樹上分別形成十四種倍子，商品上根據其外觀可略分為角倍、肚倍、倍花等三類，倍子採下後，倍農傳統用沸水浸燙法，將適量倍子投入，燙浴後撈起曬乾，即成商品倍，此外亦有直接曬乾、蒸後曬乾與直接烘乾的處理方法。

除了中國眾所周知的五倍子外，一千兩百多年前，在孟瑄的【嶺南異物志】中，曾如此描述蟲瘿：

嶺表有樹，如冬青，實生枝間，形如枇杷子，每熟即拆裂，

蚊子群飛，唯皮殼而已，土人謂之蚊子樹。

這極有可能是某種蚜蟲蟲瘿的觀察紀錄，無論如何，蟲瘿很早極為人所熟知是不爭的事實。

在臺灣，蟲瘿的研究肇始於日據時代，日籍學者江崎悌三、高橋良一曾研究過台灣的造瘿昆蟲；而高木五六由於五倍子蟲瘿的藥用價值，曾研究整



這就是最常見的雙翅目瘿蚋科造瘿成蟲的模樣

個東亞區鹽膚木上的五倍子蚜蟲，但光復後至今，臺灣蟲瘿的研究可說是寥寥可數，近幾年來，榕果小蜂與桑科榕屬植物間的授粉生態與共同演化頗受矚目，也算是蟲瘿學的分支發展。

昆蟲的化學謊言

一般而言，植物受環境壓力或生物體的刺激，如強風或昆蟲啃噬後，通常造成植物的黃化、掉落或焦黃，而蟲瘿卻反其道而行，由造瘿者以類似植物生長激素的化學物質刺激寄主植物，加速寄主植物受侵襲部位的生長，刺激細胞分裂部位植物細胞的增大與增殖。這種寄主植物受侵組織異常生長的現象，普遍存在根、莖、葉、花、果等不同器官間。

由造瘿者刺激到植物產生瘿組織，這一連串瘿生長的過程，需要極為特化的演化適應，因此，造瘿者與寄主植物分類群間通常具有特定的專一性，特定的造瘿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，也提供造瘿者不同的棲位



扁扁的同翅目木蟲會在葉片上造成凹穴狀的突起

選擇，所產生的瘿外形也有某些規則可循；誘發瘿的生物體，可區分為受動物造瘿原誘發的動物瘿，及受植物造瘿原誘發的植物瘿；當造瘿者為昆蟲時，我們便稱之為蟲瘿。

造瘿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，造瘿昆蟲才能成功地生存繁衍，因此造瘿生物與寄主植物間的關係顯得益發密切，幾乎可以說是共存共榮的，每種特殊的化學謊言，只能作用在特殊的植物上。

上當的寄主植物

為什麼蟲瘿創造出這麼多奇特的外觀？除了說謊的昆蟲以外，這些上當的寄主植物更是五花八門，從裸子植物到被子植物間都可以發現蟲瘿的蹤跡。

被子植物是目前已知最受偏好的蟲瘿寄主植物，蟲瘿從中發展出極複雜的生物多樣性，大多數相同分類群的造瘿昆蟲只在特定分類群的寄主植物上，建造出有規則可循的蟲瘿樣式。

在全世界的不同區域，成癭的寄主植物頻度受限於當地的植物相而有很大的不同，比如說楊柳科，槭樹科等的蟲癭在熱帶區域並不常見；但在北美和歐洲，蟲癭在殼斗科、菊科和薔薇科則極為常見；在南美，非洲的部份地區與印度，蟲癭容易出現在豆科植物上；在澳洲，已知超過一半的蟲癭分佈在桃金娘科植物上。日本已知數量較高的科群依序為：薔薇科、菊科、豆科、楊柳科、禾本科與唇形科。臺灣目前所知蟲癭以樟科、殼斗科、大戟科、桑科植物上較為優勢。

就造癭昆蟲的角度而言，單一造癭生物對寄主植物的寄生部位具專一性，但若將造癭者提昇至整個科群的層次來討論，造癭生物科群對植株上的不同部位的選擇亦具偏好性，如全世界沒食子蜂科蟲癭近八成在葉上，癭蝨蟲癭有半數在葉上，節蟬癭亦有八成在葉上，同翅目蟲癭九成都在葉上。

就植物成癭而言，不同蟲癭分佈植物不同器官，從根、莖、葉到花、果實都可以發現，然而，其形成並非均質分佈，以知世界上的分布多依序出現在葉、枝條、芽、花果和根上。而就台灣蟲癭的案例，得知蟲癭較常發生之部位依序為葉、莖、芽，葉部尚有出現在葉身、葉緣、中肋的差異存在。

實際上，蟲癭在不同部位的分佈，具有特別的意義，不同造癭者類群，不同地區，對成癭位置均會有所影響，分析不同因素對造癭部位的關係，亦可明白昆蟲造癭的偏好或限制。明白不同蟲癭種類在特定寄主、特定部位、特定季節所產生的特定外型蟲癭，是觀察或研究蟲癭所必須掌握的第一個重

點。

寄主植物在造癭的過程只扮演上當的角色嗎？有些學者並不這麼想，大多數的蟲癭並不會讓寄主植物死亡，因此有些報告經由植物生理上養分分布的探討，說明造癭對植物來說並不是一件毫無益處的事，或許經由蟲癭所產生的異常組織隔離造癭昆蟲，藉著蟲癭組織異常的大量養分攝取與能量回歸地面，造癭也能給植物帶來一些額外的能量吧？

多樣的蟲癭外形

由於蟲癭的外形繽紛多變，我們常常很難具體的描述他們的形狀，為了能科學的分類蟲癭，基於外部形態的差異，我們可將蟲癭區分為兩大類：

器官癭：植物器官不正常增生，改變原有的排列，甚至轉換變形。如花瓣因含葉綠素而變綠，花芽變營養芽。

組織癭：組織異常，特別是細胞肥大、增生，或者出現新的分化，其中又分為具有不定形且多變體積外形，通常分化不完全的異質性癭（*kataplasmatic galls*）；以及有明確的尺寸及大小形狀，具明顯組織變化的原質性癭（*protoplasmatic galls*）。

實際上，自然界有許多介於分類方法之外的癭，無法被明確歸入上述類形中。

此外根據蟲癭外觀，學者將之分成十種類型，包括：毛毯狀（*filz*）、凹穴狀（*pit*）、水泡狀（*blister*）、囊袋狀（*pouch*）、捲曲狀（*roll*）、摺疊狀（*fold*）、被覆狀（*covering*）、隆凸狀（*mark*）、芽狀（*bud*）、與叢生

(rosette) 等蟲癭。

依據蟲癭痕跡的化石證據推估，造癭昆蟲的演化晚於刺吸，咀嚼與潛蛀的種，約在中生代的白堊紀才演化出現，目前全世界已有七個目超過一萬

三千種以上的蟲癭被紀錄，由於許多造癭生物為趨同演化產生的同功群 (guild)，加上為了逃避天敵所引發的外形演化，可能因此而豐富了蟲癭的型態多樣性。⊗



霧社槲楠(由左至右)



紅楠(由左至右)



大葉楠(由左至右)

霧社槲楠	霧社槲楠	霧社槲楠
紅楠	紅楠	紅楠
大葉楠	大葉楠	

不同寄主植物上多樣性的蟲癭