

背覆奇異盔甲的迷你怪獸——

# 角蟬與螞蟻的共演化

角蟬是個龐大的昆蟲家族，牠們彷彿是大自然開的玩笑，有著奇特古怪的外型與生活史，更妙的是牠與螞蟻之間的互動，堪稱是共演化的最佳見證。

林仲平

在這個地球上，大概沒有任何一科的昆蟲像角蟬一樣擁有這麼奇特、古怪又變化多端的外形，牠們特殊的長相，會讓人重溫兒時回憶中，初次在博物館裡看到史前恐龍巨獸的驚奇：「哇！這是什麼動物啊？牠們身上有好多奇怪的大角喔！」而這一次我們遇到的卻是藏身於居家四周草叢、生活在樹林中，個性溫和且扛著大形背甲的現代迷你怪獸（圖一A）。著名的美國康乃爾大學（Cornell University）昆蟲學家約翰康思塔克教授（John Henry Comstock）在他的昆蟲教科書上寫道：「大自然一定是以開玩笑的心情來創造角蟬，這些小小的生物有著最卡通式的滑稽造形。」有些角蟬的外型的確令人啼笑皆非，讓人無法忘懷（圖一B）。捷克作家米蘭昆德拉曾經在一次演講中提到一句猶太諺語：「人們一思索，上帝就發笑了」這句



圖二：正在排放蜜露的角蟬幼蟲。

話激發了他創作時的靈感，也讓人不由得興起想像，世界上這許多奇形怪狀的角蟬，想必都是誕生於大自然的朗朗笑聲中。

## 角蟬的生活史

角蟬是一群半翅目（Hemiptera）植食性昆蟲，具有穿刺性口器，以吸取植物篩管和導管的汁液為食。牠具有濾網式的中腸，可以將樹汁中的營養物質（例如胺基酸和碳

水化合物）萃取出來，消化後多餘的含糖水分以蜜露（honeydew）的型式排出（圖二），這些蜜露會吸引很多膜翅目社會型昆蟲如螞蟻、蜜蜂、和黃蜂



圖一：（A）前胸背板如葉片般扁平的角蟬雌蟲；（B）這隻則是外形酷似電影《星際大戰》裡的人物——尤達的角蟬。



來覓食，過去也曾經觀察到蝴蝶成蟲與幼蟲一起吸取角蟬的蜜露。由於經常分泌出大量的蜜露，很多角蟬和蚜蟲一樣，與螞蟻有互利共生關係而受到螞蟻的保護。

雖然角蟬的跳躍能力很強，英文俗名是「在樹上跳的蟲」(tree-hopper)，但是除了繁殖季外，角蟬停棲在植物上的時候大多靜止不動(可能與擬態保護色有關)，只有在遇到捕食者或是人類太靠近時，才會以彈跳的方式逃離，不過飛離後通常會在原來的植物附近短暫盤旋，然後重新降落在附近的植物枝條或葉片上。

角蟬一生大多數的時間都在寄主植物上活動。角蟬雌蟲用其位於腹部末端堅韌細長的產卵器，將卵產在植物表皮下方或嫩芽處(圖三 A)。有些種類雌蟲將卵直接產在葉片或枝條表面，然後從產卵器分泌出蠟狀物質將卵塊包覆起來(圖三 B)。在溫帶地區，許多角蟬會以卵或成蟲的形式，度過冰天雪地的寒冬。當春天來臨時，寄主植物內因融雪增加的水分促使角蟬的卵開始孵化。孵化後，角蟬的第一齡幼蟲(nymph，又稱若蟲或稚蟲)會經歷四次蛻皮長成五齡若蟲，然後不經過蛹的階段，再蛻一次皮直接羽化為成蟲。溫帶地區的角蟬通常一年一代，但在亞熱帶及熱帶地區，角蟬最多曾有一年四代的紀錄。

## 變幻莫測的「角」

角蟬因為背上具有一個類似「角」(horn)的構造而得其中文俗名。大多數的昆蟲背部前端有一塊扁平的外骨骼板塊，緊密地覆蓋在頭部和翅膀中間，這一塊構造被昆蟲學家稱為前胸背板(pronotum)，然而角蟬這一類昆蟲的前胸背板經常向外隆起，



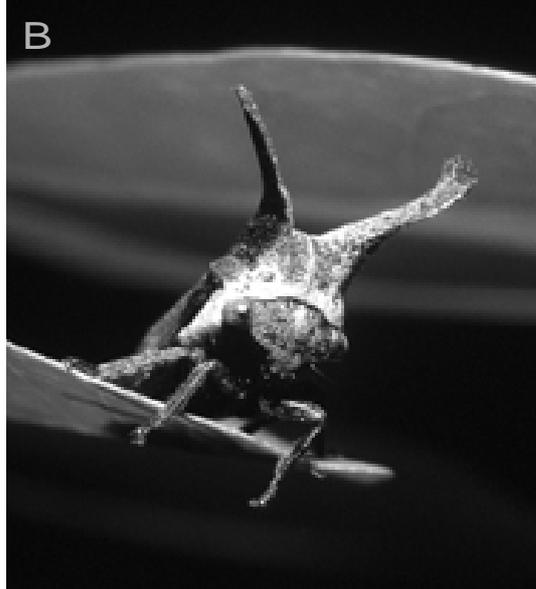
圖三：(A)一隻正在樹枝上產卵的雌蟲，圖中可以看到腹部翅膀下方與樹枝垂直呈深色的產卵器；(B)另一種角蟬雌蟲分泌出白色的臘狀物質，用來包覆產於樹皮下的卵塊。

且特化成各種複雜的形狀與鮮豔的顏色。大部分的角蟬種類背上都有奇特且增大的前胸背板，各具特色，可輕易地與相近的昆蟲，如蟬、葉蟬、浮塵子和泡沫蟬等區分。

相對於其他常見昆蟲如蝴蝶或甲蟲，體型較小的角蟬(0.5~1.5公分)在平時並不容易觀察到，除了園藝工作人員或是細心的自然觀察者，一般人在山野間並不會注意到牠們。在台灣地區，如果居家附近有植物生長且陽光充足的地方，花點時間靠近植物仔細觀察一下，常常可以在樹幹的嫩枝上、草叢的嫩葉或是花朵間發現角蟬的蹤跡。

大部分溫帶地區的角蟬，並沒有高度發達的前胸背板。但是在亞熱帶的台灣本島上，除了有在土蜜樹和羊蹄甲上常見、具有光滑圓形背板像金龜子般的黑圓角蟬(圖四 A)之外，已經開始可以發現背板上長出兩個尖銳小角的三戟角蟬(圖四 B)，或者，是像扛了一把十字鎬在頭頂上的錨角蟬(圖四 C)。

圖四：(A) 黑圓角蟬；(B) 菲律賓產的三戟角蟬；(C) 錨角蟬。



在熱帶地區，角蟬的「角」演化出各式各樣的奇特形態，令人歎為觀止。有些角蟬發展出銳利的尖刺（圖五 A），或如同現代藝術作品般眩目的球體雕塑（圖五 B），有些種類長得像枯萎樹枝上的突起（圖五 C），或是如電視天線般向外伸展（圖五 D），也有的像元宵節提的多彩燈籠。

角蟬前胸背板的表面有時像金龜子外殼一樣平滑（圖六 A），有的閃耀著彩色金屬光澤（圖六 B），也有其他種類像科幻電影中的外太空異形生物（圖六 C），看到這些「角」的構造，大概連現今最有想像力的電影造形師或動畫家也會瞠目結舌。甚至還有一些角蟬的外形怪異到讓昆蟲分類學家乾脆直接以「恐怖」為其命名（*Centrochres horrificus*，圖六 D），這種古怪的外型與任何西洋萬聖節的精彩裝扮相比，也毫不遜色。

## 前胸背板的功能

看過角蟬前胸背板多變的外部形態後，許多人忍不住要問的第一個問題就是：「角蟬的『角』到底有什麼用途？」達爾文在《物種源始》中曾經寫道：「如果我可以像大自然一樣只讓最適者保存下來，而不考慮生物的外表，那只有那些『有用』的構造才留得下來。」然而到目前為止，生物學家仍然沒有找到一個明確的答案，可以適當地解釋各類角蟬種類前胸背板的功能。幾個世紀以來，角蟬前胸背板豐富多樣的立體結構讓許許多多的自然學家和昆蟲學家感到莫大的興趣，而生物學家也接連提出幾個不同的假說，來解釋角蟬背上的「角」可能具有的生態功能，以及產生這麼多不同形態的「角」可能的演化機制，如擬態、隱蔽、警戒色、防禦、逃避捕食者、費洛蒙的散布位置、感覺器官等。在以上的這些假說中，除了警戒色、防禦、和感覺器



圖五：(A) 中美洲產的角蟬雄蟲有著如斧頭般尖刺的前胸背板；(B) 另一種角蟬的前胸背板，如同現代藝術作品般眩目的球體雕塑；(C) 宏都拉斯產的角蟬雌蟲，長得像枯萎樹枝上的突起；(D) 菲律賓特有的角蟬雌蟲，擁有如電視天線般向外伸展的前胸背板。



官等功能的假說外，其餘的解釋都還沒有具體的觀察資料或實驗數據能加以證實。另外也有一些說法，認為角蟬的前胸背板可能用來調節溫度，或是作為放大角蟬的震動信號，卻也都僅止於臆測。到底有那些確切的證據可以用來

解釋角蟬前胸背板的功能？

湯馬士伍德教授(Thomas K. Wood)在80年代曾經做過一個操控性實驗，目的在測試前胸背板的顏色是否能保護角蟬免於蜥蜴的捕食。實驗發現具有警戒色的角蟬(*Umbonia crassicornis*)五齡若蟲和剛羽化的成蟲都因為味道不佳而被蜥蜴(*Anolis*)拒絕。但是沒有警戒色、具有堅硬外骨骼和前胸背板的成熟個體對照組，在被蜥蜴吞下之後，即刻又被蜥蜴給吐出來；而被去除掉尖銳前胸背板的成熟成蟲實驗組，則遭到蜥蜴食用。這個結果實驗清楚地顯示具有警戒色和尖銳前胸背板的角蟬，擁有防禦的功能。角蟬在不同生活史時期的防禦機制有所不同，在若蟲和剛羽化時期，利用警戒色和

體內化學物質來防衛，成蟲期則依靠體外尖刺的物理性防衛系統。

在南美洲巴西亞馬遜河叢林裡有一種 *Anchistrotus* 屬的角蟬，對於牠們的「角」的功能，我們幾乎十拿九穩。這一類角蟬有著非常巨大的前胸背板，牠們的「角」大到看起來會壓垮牠



圖六：(A) 北美洲產的角蟬，有著平滑的前胸背板；(B) 色彩鮮豔的角蟬，有著金屬般亮麗的光澤；(C) 長得像科幻電影中外太空異形生物的角蟬若蟲；(D) 被昆蟲分類學家以「恐怖」為之命名的角蟬。

們自己。當這種角蟬被掠食者捕獲時，牠們像氣球般的前胸背板，會沿著背部板塊上一條細長的線自動剝落，而讓蟲體得以藉此脫逃。不過這種脫逃機制只能用一次，因為牠的前胸背板無法再生。而因前胸背板剝落而赤裸的角蟬，到底將如何在強敵環伺、危機四伏的亞馬遜叢林繼續生存下去，我們至今仍然一無所知。



圖七：群居的未成熟角蟬雄蟲。

早期的組織切片研究和電子顯微鏡觀察發現，前胸背板的組織內，具有數量龐大的神經、氣管和分泌腺體，這些觀察顯示，前胸背板組織內的生理代謝活動旺盛，不過到底前胸背板上的組織是否能分泌費洛蒙或是具有費洛蒙接受器，還需要進一步探討。

### 角蟬護幼行為的演化

大多數的角蟬為群居性社會型昆蟲，在野外發現牠們時，角蟬若蟲和成蟲經常聚集

成堆在植物枝杈間吸取汁液(圖七)。角蟬的社會行為變異可以從獨居型(solitary)、幼蟲和成蟲聚居型(aggregation)、到擁有護幼行為(parental care, 一種亞社會行為)的種類，然而角蟬的護幼行為僅侷限於雌蟲照顧卵或幼蟲(maternal care)，其中最常見的是雌蟲護卵行為(egg guarding)(圖八A)。

有護卵行為的雌蟲在產卵之後，會以身體當作卵的盾牌，直接坐在卵塊上方，直到卵塊孵化為止，在這段期間，護卵的雌蟲不會離開卵塊。有些角蟬的護幼行為會延伸到若蟲羽化之後(圖八B)，雌蟲除了護卵之外，會以震翅和踢腿的方式驅趕前來捕捉若蟲的黃蜂，甚至還會用產卵器在樹幹上劃出許多裂縫，以利剛孵化、口器尚未硬化的若蟲進食。角蟬雌蟲的護幼行為對於若蟲的存活是不可或缺的，實驗結果顯示，沒有雌

蟲保護的卵塊和若蟲，存活率均大幅下降。

過去的調查研究顯示，不同類群的角蟬存在著許多護幼行為及生活史型式的變異，這些行為特徵上的變化，提供了一個探討昆蟲社會行為演化的好題材。有關角蟬亞社會行為的演化，我們發現了幾個有趣的現象，從演化樹的比較分析中發現，雖然雌蟲的護幼行為在許多角蟬系群中廣泛分布，但這個行為特徵在角蟬的演化史上，卻只有三次獨立的起源，另外，在角蟬系群演化的後期，

護幼行為有兩次在不同系群內轉變回其祖先的獨居型。

由此推論，角蟬的護幼行為在演化上非常保守（phylogenetically conservative），且在不同系群內有很高的遺傳性，同時也指出昆蟲亞社會行為的演化並不像過去研究所認為的那麼容易發生變化。

過去針對昆蟲護幼行為的研究認為，護幼行為本身在演化上很容易發生改變（evolutionarily labile），特別是半翅目的昆蟲（如椿象等），因為從獨立生活到演化出護幼行為的適應，只需要雌蟲稍微改變一下行為，坐在卵塊上守衛或留在幼蟲附近便可以完成，完全不需要任何形態上的改變，所以護幼行為這個特徵在昆蟲的演化上很容易出現也很容易消失。

我們的研究結果對此提出了新的看法，認為角蟬的護幼行為在演化上的出現或消失均屬不易（只有幾次零星的事件）。然而護幼行為的演化為什麼會如此困難呢？如果我們比較獨居型、聚居型、和擁有護幼行為的角蟬生活史，答案便非常清楚。

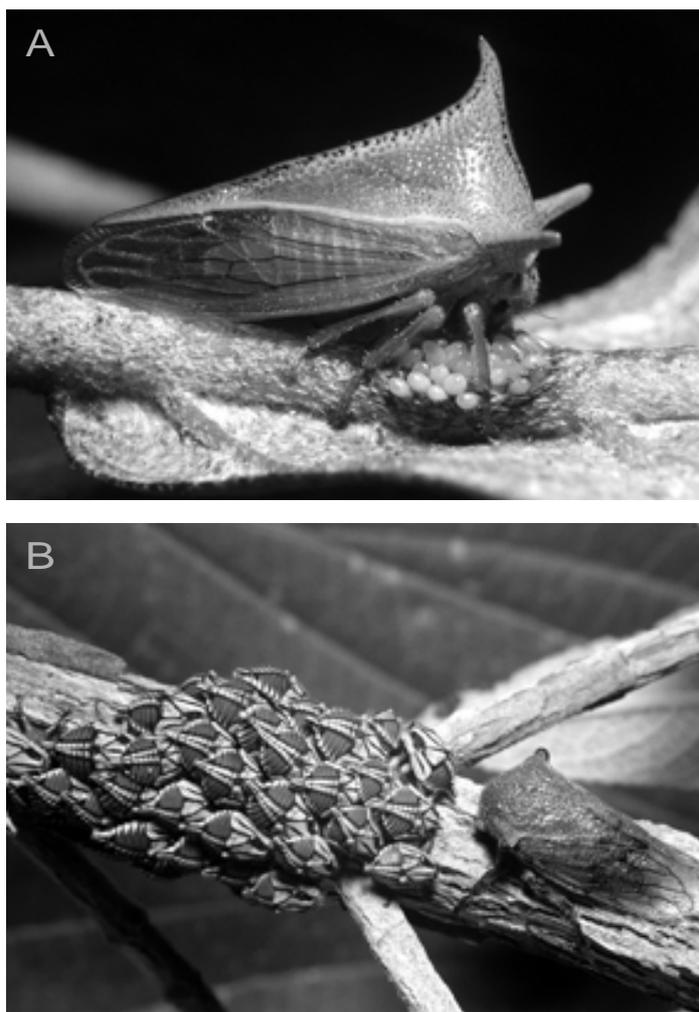
因為角蟬演化出護幼行為時，不只要有行為上的改變，同時還要伴隨演化出一連串新的生活史特徵、或生活史型式的改變，才得以完成。這些額外的生活史特徵包括：一次產卵的生殖型態（semelparous reproduction）、雌蟲壽命延長與戀巢性（philopatry）、具侵略性的防衛動作（defensive behavior）、雌蟲與若蟲間的振動溝通系統，以及與螞蟻的互利共生（ant mutualism）等。由此可知，能夠發展出這些環環相扣的生活史特徵，在角蟬的演化歷程中並不常見。

莎士比亞於十六世紀在《哈姆雷特》劇

作中寫道：「生或死，那才是問題。」（*To be, or not to be, that's the question.*），說明了攸關生死的重大抉擇，是人生需要面對的最重要問題，而「護幼或不護幼」（to care, or not to care）應是角蟬在演化過程中所須面對的最關鍵決定。

## 角蟬與螞蟻的互利共生

由於角蟬會產生蜜露，因此和螞蟻的生活幾乎是密不可分。也因為角蟬和螞蟻的難分難捨，想要在森林裡尋找角蟬，最好的方法就是先找到螞蟻，如果在樹枝上或花朵間看到一群螞蟻忙進忙出，十之八九就是螞蟻們正在忙著為角蟬這隻「乳牛」擠「奶」。



圖八：(A) 角蟬雌蟲的護卵行為；(B) 有的角蟬雌蟲的護幼行為持續到未羽化前的若蟲階段，在此階段仍在若蟲附近逗留守護。

在撥開這群螞蟻後，通常會看到一隻或成群的角蟬，正在努力地吸著樹汁，當然有時也會找到蚜蟲或粉蝨等其他也會分泌蜜露的昆蟲。事實上，角蟬和這些昆蟲很多時候也會混居在一起。

不論以數量或質量來看，螞蟻都是熱帶低海拔生態系中最占優勢的物種，在熱帶雨林中，有些種類的螞蟻也是非常凶猛的掠食者，因此和這些螞蟻形成互利共生關係，對角蟬的存活十分有利。對螞蟻而言，角蟬和其他分泌蜜露的半翅目昆蟲提供了除去花朵和花外蜜源（extra-floral nectar）外，最重要的營養來源。因此在熱帶叢林中，螞蟻甚至會幫角蟬建造以泥土和植物纖維構成的「收容所」（ant-constructed shelters），將角蟬成蟲和若蟲成群地「圈養」在植物枝條上。在遭遇危險時，螞蟻有時也會將若蟲用口器銜起並搬離現場。

在亞馬遜河流域，角蟬通常會被當地最優勢的單一螞蟻聚落守衛著。對角蟬來說，除了獲得螞蟻的保護之外，螞蟻快速地收集蜜露也會提高角蟬的進食率，因而發育迅速而有較大的體型與較高的存活率。然而大多數的角蟬和不同的螞蟻種類，並沒有形成一對一的緊密共生關係，同一種角蟬通常可以和好幾種不同的螞蟻共生（facultative relationship）。

與螞蟻的互利共生，是角蟬演化出聚居型生活史和雌蟲護幼行為的一個重要的選汰壓力（selective pressure），實驗證實，角蟬聚落的大小和離螞蟻巢穴的距離，會影響角蟬被螞蟻群發現的效率，以及未來是否會被螞蟻持續守護。

在北美洲溫帶地區的 *Publilia reticulata* 角蟬，雌蟲會視有無螞蟻守護，而決定是否

留下照顧所產的卵塊。當螞蟻以實驗方法隔離時，雌蟲會留下守衛卵塊和若蟲；但是當卵塊和若蟲附近有螞蟻出現時，雌蟲會離棄第一窩卵和幼蟲，接著在同一棵植物上產下另一個卵塊，把保護第一窩卵和幼蟲的任務交給螞蟻。因此對於這一種角蟬，雌蟲產卵行為與螞蟻共生的互動，將決定雌蟲是否會表現護卵與護幼行為。

現今研究生態壓力如何影響昆蟲社會行為和亞社會行為的演化，大多著重於探討掠食者或食物的重要性，至於物種間的互動如何影響昆蟲社會行為的演化則很少觸及。我們從親緣比較方法對角蟬的生活史特徵分析，發現不同類群物種間的互動，如螞蟻的互利共生，可以促進昆蟲社會行為的複雜度（例如角蟬護幼行為的起源）。因此在護幼行為的演化上，新的行為適應產生需要兩個物種以上的生態互動才能完成，對角蟬而言可說是孤掌難鳴！（It takes two to tango!）

## 角蟬的振動溝通系統

對於身為一種亞社會性昆蟲，且在植物上覓食的角蟬來說，一套有效的溝通系統，是讓個體間能夠聚集成群、互通訊息，並設法在寄主植物上生存所不可或缺的工具。因此，角蟬演化出一種藉由介質（植物）傳遞振動訊號（substrate-borne vibrational signals）的方法來進行溝通。

這些振動訊號的發聲機制目前並不清楚，但在一些角蟬發出振動訊號的同時，可以觀察到其腹部同時快速地擺動，顯示發聲機制和腹部振動可能相關。角蟬的若蟲和成蟲均會發出振動訊號，若蟲發出的振動訊號在結構上通常比成蟲簡單，但在生態功能上卻比成蟲的訊號複雜。

獨居性角蟬成蟲利用振動訊號來求偶，雄蟲在生殖季會在植物枝葉間飛飛停停，停在植物上的同時發出物種特有的振動訊號來吸引雌蟲，雌蟲若有興趣也會發出獨特的振動訊號回應。

在具有高度護幼行為的角蟬種類中，雌蟲與受其保護的若蟲之間，會利用振動訊號來溝通，並作為防禦捕食者的重要工具。新熱帶地區 *Umbonia* 屬的角蟬雌蟲會保護若蟲群，避免若蟲遭到一些無脊椎動物，例如椿象、蜘蛛、黃蜂、寄生蠅、與瓢蟲的捕食和攻擊。暴露在樹枝末端成群的若蟲，在遭受黃蜂的攻擊時，會成群地同時發出一系列響亮的振動訊號來通知守衛的雌蟲，振動訊號會從若蟲群遭受攻擊的一端，以波動的方式傳到另外一端，就像棒球場上加油觀眾的波浪舞一樣，所產生的集體訊號比單一角蟬若蟲的振動訊號大得多，也較能得到雌蟲的注意。雌蟲收到若蟲的訊號後，便在若蟲群聚中來回走動，並利用震翅和後腳有力的蹬踢來驅趕敵人。若蟲與雌蟲間的振動訊號加上雌蟲強力的防禦行為，大大減低了若蟲的死亡率。

另外在群居性的角蟬若蟲中，振動訊號被用來解決角蟬生活上的諸多難題，例如 *Calloconophora* 屬的角蟬若蟲會在樹枝上集結成一大群，並且會在寄主植物上成群地從一個樹枝，移動到另外一個較年輕且養分較高的樹枝，先驅的若蟲在找到一個合適的樹枝時，便停在當地並發出振動訊號召喚同伴，讓同伴能夠找到新的進食位置。

除此之外，還有很多種角蟬發出許多至今功能未知的振動訊息，我們目前正與密蘇里大學生物系可寇夫特 (Reginald Cocroft) 教授合作，進行角蟬若蟲振動溝通系統的研

究，在國家地理雜誌社探索研究計畫贊助下，我們發現角蟬亞科 (Membracinae) 中的若蟲有非常豐富的振動溝通系統〔註〕，例如用來指示食物來源的集合式振動訊息，在這些若蟲裡便非常普遍。

這些新發現提供了探索振動溝通系統如何和角蟬的社會行為和生態同步演化一個獨特的新視野。📷(本文圖片皆由作者提供)

## 參考資料

1. Cocroft R.B., Insect vibrational defense signals, *Nature*, vol. 382:679-680, 1996.
2. Cocroft R.B., Vibrational communication and the ecology of group-living, herbivorous insects, *American Zoologist*, vol. 41:1215-1221, 2001.
3. Lin C-P., Danforth B.N., Wood T.K., Molecular phylogenetics and evolution of maternal care in membracine treehoppers, *Systematic Biology*, vol. 53:400-421, 2004.
4. Lin, C-P., Social behavior and life history of membracine treehoppers, *Journal of Natural History*, vol. 40:1887-1907, 2006.
5. Wood T.K., Life history patterns of tropical membracids (Homoptera: Membracidae), *Sociobiology*, vol. 8:299-344, 1984.
6. Wood T.K., Diversity in the New World Membracidae, *Annual Review of Entomology*, vol. 38:409-435, 1993.

註：參見美國國家公共電台播放的 亞馬遜河邊緣之旅，相關網頁：<http://www.npr.org/templates/story/story.php?storyId=5424281>

林仲平：任教東海大學生命科學系