

椿象的護幼行為 (一): 引言與角椿象篇

文—蔡經甫·圖—蔡經甫、黃仕傑

椿象這類的昆蟲，大家對牠的普遍印象就是一種帶有濃烈氣味的蟲子，俗稱「臭蟲」或是「臭腥龜仔」。其因源自於椿象這個大家族具有一個獨有的臭腺系統，小時候(若蟲期)在腹部背板3/4、4/5、5/6節間各有一對臭腺開孔，長大後(成蟲期)則轉移至後胸腹板兩側，各開一孔，其主要功能是防禦捕食者的掠食，讓牠們難以下嚥或直接避吃；另一項功能是作為種內化學性的溝通、聚集訊號。除了臭腺特徵外，還有一個重要特徵是牠們的口器是一根長管，由分節的下唇包裹四根大、小顎口針，而形成刺吸式口器，因此椿象的日常飲食是靠吸食寄主的液體營養維生。椿象屬於半翅目(Hemiptera)異翅亞目(Heteroptera)的昆蟲，是不完全變態類昆蟲中，種類多樣性次高的類群，約近4萬種。牠們佔據各種陸生、水生與潮間帶環境，形態多樣且功能豐富，包含植食、菌食、肉食、吸血等。除了具有化學性的防禦技能，許多椿象還發展出多樣的護幼行為，讓演化生態學家為此著迷。

一般我們的印象生物會護幼都是脊椎動物，如：鳥獸、魚、兩生爬蟲類等，而對於昆蟲的護幼行為卻比較陌生。所謂護幼行為是有科學定義的，舉凡生物在產卵後所發展的保護(post-ovipositional guarding)、照顧(attending)、清潔(cleaning)或餵哺(provisioning)子代的行為，用以提高子代存活率(survival rate)或適存度(fitness)，就符合護幼的定義。而一般護幼行為是亞社會性昆蟲(subsocial insects)的一個重要特徵。那護幼行為是怎麼演化出來？形成的機制是什麼？一般主流的論點是：生態因子驅動護幼的演化，例如：環境壓力(stressful environments)、捕食壓力(predation pressures)與短暫的食物資源(ephemeral food resources)等。另一項論點則是當環境因子作用在生物的生活史，可能就會誘發護幼的行為，或是增強維持親代對子代的投資。這項論點有兩個假說：單次生殖型假說(semelparity，終其一生只生殖一次)，一般雌性護幼會比較傾向這種單次生殖型模式，如：高冠角蟬類(Hypsaucheniini)、朱土椿象(*Parastrachia* spp.)。而多次生殖型假說(iteroparity)，護幼則傾向於一生中採用多次生殖的模式，如：埋葬蟲(Nicrophorinae)、胎盤動物。甚至最近有數據證明引發護幼一系列複雜行為是由許多基因在調控。

半翅目昆蟲最有名的護幼例子之一就是角蟬的護幼行為(圖1)，牠們多為群聚型的亞社會性昆蟲。以網脈梨胸角蟬(*Aetalion reticulatum*)為例，雌性會保護牠的卵塊，已孵化的若蟲則由螞蟻來扮演照顧者的角色。若蟲受到外來侵擾，雌性也會有驅敵的行為反應。利用親緣關係比較法來討論角蟬的護幼演化，在林仲平博士2004年的文章^{註1}，證實了角蟬亞科的護幼行為有三次獨立起源，且在演化後期發生了兩次返祖(reversal)事件，又回到獨居生活模式。從獨居到群聚、其複雜的溝通



圖1 馬來西亞婆羅州的一種高冠角蟬正保護牠的若蟲(黃仕傑攝)



圖2 護卵中的匙角椿象

方式，以及與螞蟻共生的生活史，促使角蟬護幼行為更形複雜。

護幼行為在異翅亞目(椿象)的例子又更多更豐富了，目前已有4個下目、14個科、64屬的椿象被記錄有親代照護(parental care)的行為，包含了雄性護幼(paternal care)與雌性護幼(maternal care)兩大模式。典型的護幼行為多半利用身體對卵與若蟲進行保護並伴隨肢體防禦反應，及隨後發展出複雜的策略，如：角椿象(Acanthosomatidae)和網椿象(Tingidae)的雌性共同保護(joint guarding)、樹皮椿象(Phloeidae)與荔椿象(Tessaratomidae)的若蟲便乘(nymphal phoresy)，以及土椿象類精細複雜的護幼模式：築巢(nest-building)、移卵(egg-translocation)、孵化協助(hatching assistance)、提供營養卵(trophic eggs production)、共同餵哺(joint breeding)、漸次餵哺(progressive provisioning)等等。本期開始我們將根據目前的科學新進展，陸續介紹不同椿象的護幼行為。首先我們從角椿象科(Acanthosomatidae)談起。

角椿象科是半翅目中最早被記錄有雌性護幼的類群(圖2)，早在250年前，一位瑞典博物學家Adolph Modeer就記錄雌性有護卵及驅敵行為。角椿象都是樹棲型，取食發育中的果實維生，寄主多樣，從針葉樹到許多開花植物都有。全世界的角椿象有3個亞科、56屬、約285種，其中角椿象亞科(Acanthosomatinae)就約占80%的種類，護幼的比例也最高，如：匙角椿象(*Elasmucha* spp.)及伊角椿象屬(*Sastragala* spp.)會護卵，且持續保護若蟲到孵化後第二至五齡期才離開(圖3B-D)。這種利用身體直接對卵及若蟲給予物理性的保護(egg and nymph guarding)是典型的護幼模式。而過去有一種被認為沒有護幼行為的角椿象，最近才發現牠們是採取另一種保護卵的策略：卵塗抹行為(egg smearing)(圖4)^{註2}。雌性利用後足摩擦腹部分泌器官(潘氏器)，將化學分泌物細心費時地塗抹在每一顆產下的卵上後，才離去。潘氏器是一個複雜的分泌器官，著生在雌性角椿象腹部腹面，成對凹陷的盤狀構造，表面生有很多絨毛，內有分泌細胞(圖5)；一般有2對，生在腹部第6和7節兩側，有些種類可達3對(腹部第5~7節)，有些只有1對(腹部第7節)。其分泌物的化學成分目前尚無研究報導，但其功能推測可能含有驅敵的忌避成分，可避免寄生蜂類的攻擊。更有趣的是，有護卵行為的種類，其潘氏器不是退化失去功能，就是完全消失。上述兩種不同護卵策略與潘氏器的存在與否，代表著代價與權衡的抉擇，極具演化意義。筆者最近在BMC演化生物學期刊發表的論文，主要就是針對護幼種類最多的角椿象亞科，利用五組基因片段，重建親緣關係，以此親緣樹作為比較基礎，重建行為與形態的演化歷史與祖徵狀態，並比

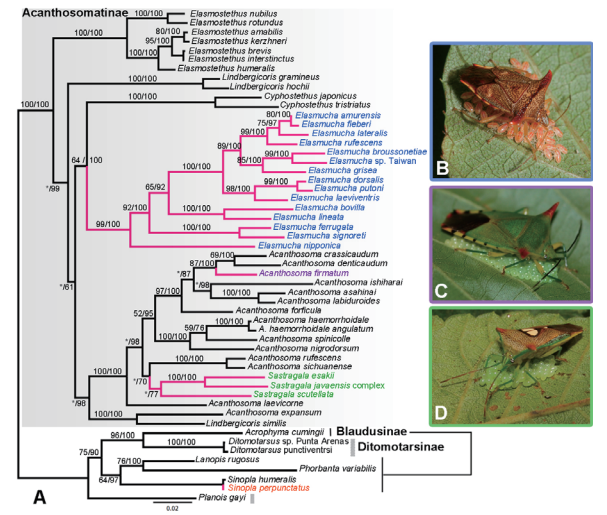


圖3 A. 角椿象亞科分子演化樹，粉紅色支系代表：會護幼的類群；B. 保護若蟲的匙角椿象；C. 護卵中的大角椿象；D. 護卵中的伊維角椿象。

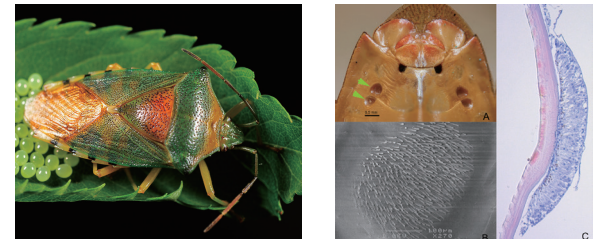


圖4 正在進行卵塗抹行為的細齒角椿象

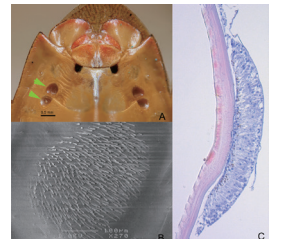


圖5 角椿象雌性腹部分泌器官(潘氏器)剖析。A. 外觀(箭號)；B. 270倍電顯外觀；C. 組織切片(紅：表皮層；藍：具有分泌細胞的真皮層)。

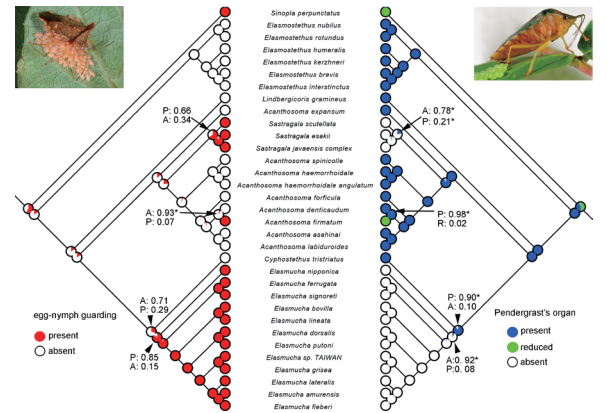


圖6 護卵行為(左)與分泌器官潘氏器(右)的關連性演化，顯示護卵行為是在潘氏器退化或喪失後才衍生出來。紅：採取護卵及護若蟲的種類，藍：有潘氏器的種類，綠：潘氏器退化。

較兩者的關連性。得到幾項結論：1. 護卵行為在角椿象科中至少獨立演化4次，但在某些支系中是晚近才形成(圖3A)；2. 卵保護(相對於卵塗抹行為)是衍徵(即後來才衍生出來的特徵)，祖徵重建結果顯示：護卵行為是從有潘氏器的祖先種衍生而來(圖6)；3. 護幼行為的出現與分泌器官的消失，顯示行為與形態這兩者在演化上具高度關連性(correlated evolution)，因此角椿象類群是否有護幼行為，可藉由潘氏器的特徵(有無)來預測。在生理代價方面也顯示這兩種形質之間有權衡關係，在有限的(生理)資源下，而無法同時並存；4. 一旦出現護幼行為，則不會再次丟失：此現象說明一旦喪失潘氏器會使卵暴露在易受害的狀態，因此護卵行為得繼續維持。此發現說明角椿象科護幼行為的出現需先有生理與形態上的改變與適應，潘氏器一旦喪失功能，伴隨雌性護幼行為出現後，就不大可能返祖再回到卵塗抹的行為(egg smearing)。

我們的研究也帶出許多未解的議題，如：角椿象從卵塗抹行為是如何轉換到完全護卵行為？當中是否有連帶適應現象(exaptation)？對於有護卵行為但分泌器官尚未完全消失的類群，其潘氏器是否有不同程度上的退化？(待續)

註1: Systematic Biology 53: 400–21. <http://doi.org/10.1080/10635150490445869>

註2: BMC Evolutionary Biology 論文影片下載(Additional file 1 & 2): <https://bmcevolbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12862-015-0537-4>