

為誰辛苦為誰忙：植物與昆蟲的錯綜關係

Busy as a Bee, Flowers too: the Intertwined Relationship between Plants and Insects

胡哲明 國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所

Hu, Jer-Ming Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Taiwan University

不論平地與山尖，無限風光盡被占。

採得百花成蜜後，為誰辛苦為誰甜。

唐代詩人羅隱在他的「詠蜂」中，描述了蜜蜂辛勤工作的樣貌。詩中雖然隱射了勞動者被當權者剝削的無力，但也生動的說明蜜蜂採蜜的情形。

在這首詩裡，其實有兩個值得注意的地方，一個是「採得百花成蜜」，說明蜜蜂的採蜜常常沒有專一性，有花就訪，有蜜就採；另一個就是「為誰辛苦為誰甜」，指出採蜜的工作有其目的性，即要帶回蜂巢製作蜂蜜以餵養群蜂和子嗣。對於蜂群而言，不管是花粉或是花蜜都是重要的營養來源，前者提供多種蛋白質，後者則含有各式的碳水化合物，為了餵

飽自己和蜂巢裡的眾多幼蜂，當然就是能採多少就採多少(圖1)。但是對於植物而言，提供這麼多的回饋，也不是因為佛心來著，其目的最重要的就是確保有自己的花粉能經由蜂類的媒介，傳到相應的柱頭上。

花朵產生了花蜜和花粉做為訪花者的回饋，蜜蜂當然也不會浪費辛辛苦苦所採的花蜜和花粉，吸來的花蜜會被吃到肚裡，再由脫水的過程變成蜂蜜。蜜蜂在空中飛行時，身上的毛會帶滿負電荷，靠近花朵後，就會將散出花藥的花粉以靜電方式沾在全身的毛上，而蜜蜂會將這些花粉仔細的蒐集到



圖1 菊花上的熊蜂，正以其口器吸蜜



圖2 極地款冬 (*Petasites frigidus* ssp. *palmatus*) 的花，訪花者身上沾滿了花粉

後腿上的花粉籃(花粉團塊)中，再帶回到巢裡收存。蜜蜂是精巧的收集者，對於植物而言，如何以豐盛餐點吸引蜜蜂前來，又要避免被這些蜜蜂「整盤端走」，真的必須要花空心思來應付。

不過植物與傳粉昆蟲之間的關係，一直到十八世紀德國的自然學者施普倫格爾(Christian K. Sprengel)研究植物的性別時，才提出科學上的證據，確立花朵吸引訪花者前來是為了傳粉，花粉傳到柱頭上才完成植物傳宗接代這個任務，而這些昆蟲不是只有到處的採採蜜，掠奪似的欺負植物而已。以前面的蜜蜂為例，植物就必須想辦法將花粉以特殊的構造沾黏在蜜蜂上，特別是蜜蜂清理身上花粉時收集不到的地方，比如蜜蜂背部或是胸部的位罝。另一方面，若是來訪的昆蟲在

花序上到處亂跑，可能也不是很有效的傳粉者，因此植物就必須產生更多的花粉，以應付可能的浪費(圖2)。花朵的多樣性和其引申而來的適應性討論，也讓後來的達爾文在探討物種演化時，以蘭花種化為例，說明了天擇和適應的關連性。我們會在後文再做更多說明。

除了傳粉這個大家所熟知的植物－昆蟲關係，我們也知道許多昆蟲都會以植物為食，幾乎所有的植物葉子，都可以看到或多或少的啃咬痕跡。有些昆蟲屬於廣食性，幾乎什麼都吃，但大部份的昆蟲多少有些偏好；有一部份為寡食性(oligophagous)，喜歡某一類的植物，比如紋白蝶喜好十字花科植物。而不少其他鱗翅目、半翅目，和部份鞘翅目昆蟲則為絕對專一(monophagous)，只喜歡某一種或



圖3 尺蠖幼蟲正在啃食臺北玉葉金花(*Mussaenda taihokuensis*)的葉片



圖4 萱草(*Hemerocallis fulva*)上的蚜蟲



圖5 吸食澤蘭(*Eupatorium*)花蜜的淡小紋青斑蝶

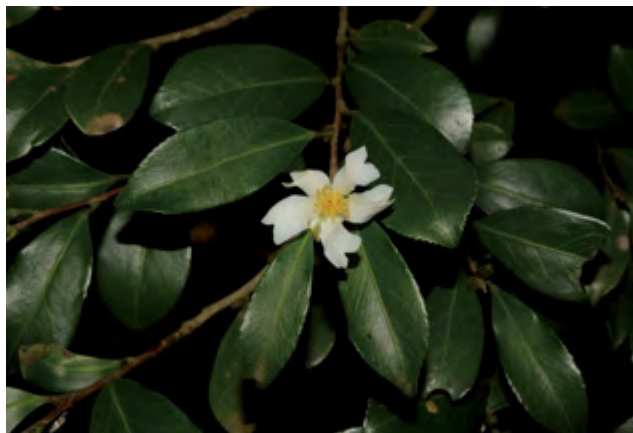


圖6 恒春山茶(*Camellia hengchunensis*)葉片具油亮的蠟質



圖7 檉栢(*Elaeagnus oldhamii*)全株都有銀銹色的鱗片覆蓋

其近緣種的植物。根據統計，有近半數的昆蟲會以植物為食，可以想見對於植物而言，日常面對到的其實是這些前來取食的昆蟲們，而不止是訪花者。植物要應付眾多的植食性昆蟲，多半的做法都是以體內的化學物質來進行防禦，使用一些昆蟲不喜歡的味道，或是讓來啃食的昆蟲吃了之後會拉肚子等等不一而足，這也是為什麼植物體內的二次代謝物種類非常複雜的原因。接下來我們來看看昆蟲怎麼取食，而植物還有什麼法寶來抵抗不速之客吧！

植物與昆蟲的攻防戰

植食性昆蟲通常以兩種方式來取食：直接啃咬葉片，或是以口器吸取植物汁液。前者只需一般性的咀嚼口器，故在很多不同昆蟲中都可以看到，像許

多鱗翅目昆蟲的幼蟲或是蝗蟲蚱蜢等都以葉片為食(圖3：尺蠖幼蟲)。我們在野外因此還蠻常見到葉子上有大大小小的啃食痕跡。而以長口器來吸食的昆蟲也不少，包含具刺吸式口器的蟬和蚜蟲等，會將口器刺入莖葉內維管束的篩管中，吸食植物的汁液(圖4：萱草上的蚜蟲)，另外一類則是前面提到吸取花蜜的蜂類或蝶蛾類(圖5：淡小紋青斑蝶)。蜂類的口器比較短，可以吸蜜的花朵類型多半是較開放式或是短花冠的植物，相對而言，蝶蛾類的口器是捲旋式的，可以吸取長而深的花冠內的花蜜。

以植物而言，要應付啃咬或刺吸式的植食性昆蟲，第一道的防線就是想辦法在莖或葉片的表面設下關卡，比方說茶科植物葉片上加厚的蠟質(圖6：恒春山茶)，或是胡頹子屬植物葉子上滿布的鱗片(圖7：檉栢葉片)，都是物理性的阻擋植食性昆蟲，讓牠們不容易啃咬。植物身上的刺也是有類似的作用，如刺茄身上，特別是花序和花萼上的刺，可以讓一些昆蟲有無可落腳之嘆(圖8)。還有就是一些植物身上的腺毛，比如金毛杜鵑花序花萼上有許多的腺毛，其中重要的功能就是阻止植食性昆蟲的活動，讓前來的昆蟲動彈不得(圖9)。

若是第一道防線還不夠，不少植物體內還有各式的化學物質做為防禦工具。這些防禦物質多半存在植物的汁液之中，有些植物體內有高量的丹寧酸，有些植物則會產生白色的乳汁。很多的木



圖8 刺茄(*Solanum capsicoides*)整株具刺，特別在花萼上滿滿都是刺



圖9 金毛杜鵑(*Rhododendron oldhamii*)的花上有許多的腺毛，圖中可以看到兩隻被黏在花上的昆蟲



圖10 世界爺(*Sequoiadendron giganteum*)的樹幹在倒下後可維持數千年不被分解



圖11 蘭嶼馬蹄花 (*Tabernaemontana subglobosa*) 的葉子摘下後，著生的地方有白色乳汁



圖12 普刺特草 (*Lobelia nummularia*) 的果實切開後可以見到白色的乳汁

本植物都是以丹寧酸來作為主要的防禦物質，較高濃度的丹寧含量會讓昆蟲取食情形減少，同時也會讓土壤微生物生長受到影響。加州的世界爺樹幹即有高量的丹寧，讓它在倒下多年之後，微

生物仍然無法分解，而留在地面上(圖10)。植物乳汁的功能有許多種，有些植物會在被昆蟲啃咬處分泌乳汁，可以以其黏性困住昆蟲，或是以內含具有毒性的化學物質或蛋白質來進行防禦。能分泌乳汁的植物種類約佔所有植物種類近10%，如大戟科、夾竹桃科，部份菊科植物等。大家耳熟能詳夾竹桃科植物多半具有乳汁而且有毒性，長輩們總是告誡我們不可以用夾竹桃的枝條當筷子或是取食看起來像芒果的海欖果果實，以蘭嶼馬蹄花而言，其乳汁含有多種生物鹼，可以對多種動物或昆蟲產生毒性(圖11)。而即使是小小的草本植物，如低海拔山區野外常見的普刺特草(圖12)，其白色乳汁也含有對昆蟲有毒的山梗菜鹼(lobeline)，讓不少昆蟲敬而遠之。不同的植物乳汁有不同的功能，人類也早發現有不少植物的乳汁可以被拿來利用，比如罌粟果的乳汁富含嗎啡(morphine)這種生物鹼，在果實還沒成熟前刮傷表面流出乳汁，待其凝固之後就是鴉片的原料。而另一個有名具有經濟價值的植物乳汁則是大戟科的巴西橡膠樹(圖13)，人們在樹皮上劃出刻痕，乳汁隨刻痕流下，收集其乳汁，即可以再製成橡膠，在人造橡膠大量生產前，這是天然橡膠最重要的來源。

昆蟲和植物之間的化學交互關係，也不止於相互攻防，在傳粉關係中化學訊息也同樣扮演了重要的角色，比如很多人都知道的蘭花與其傳粉者間的專一性關係。很多的蘭花，除了花型擬態傳粉雌蜂的尾部，誘使雄蜂前來之外，一些蘭花會釋放類似雌蜂的費洛蒙，藉以吸引雄蜂前來交配。相當知名的澳洲鳥蘭屬(*Chiloglottis*)蘭花則在它的唇瓣上特化出一個近似雌性黃蜂形態的突起構造(圖14)，而且唇瓣會散發出與雌蜂費洛蒙化學結構完全相同，

且濃度更高的物質，雄蜂在這樣的情形下只能被騙得團團轉，完全無法抵擋這種誘惑。好在這些蘭花在野外的數量也不太多，不至於讓黃蜂們因為老是被騙而放棄交配。不過大部份的蘭花還是會提供以花蜜為主的回饋給前來花朵的昆蟲，不會讓訪花者白來，其中不少蘭花在唇瓣基部會有特化凸出或延長的距(spur)，在這個構造中會分泌花蜜給訪花者食用(圖15)。

另外一個包含回饋和欺騙的著名例子是天南星科的植物，有些種提供各式訪花者的回饋，但也有少數一些純欺騙而無回饋提供的例子。天南星科植物的回饋方式比蘭花特別一點，除了提供食物(花粉或植物汁液)之外，也常提供了昆蟲的臨時住所。天南星科植物的花序都有一個佛焰苞在基部，大小和包覆花序的程度不一。有些種類的佛焰苞會在中段緊縮，而在花序下半部形成一個小空腔。佛焰花序在花期開始時會散發出臭味吸引以蕈蚋為主的各式小型昆蟲，由於天南星科都是雌先熟(雌蕊早於雄蕊成熟)的植物，而這些蕈蚋若已先拜訪過雄花，則身上就會帶著花粉前來，進到雌花期的花

序後，便留在這個花序空腔中。以蓬萊天南星為例，在晚間佛焰苞中段緊縮的部份會讓留在裡面的昆蟲難以逃脫，不斷走來走去的同時，也就把身上的花粉抹在雌花的柱頭上了。通常要等到隔天，佛焰苞中段或基部才會鬆開一些，留個開口讓訪花者離開。而這個時候也是花序的雄花期，佛焰苞裡有滿滿的花粉，所以訪花者出來的時候身上也就沾滿了花粉了(圖16)。天南星科的花序還有一個特性，就是花序中央附屬物通常會產熱，它的功能不僅可以讓臭味散得更快更遠，在晚間花序裡就像有個暖爐般，讓昆蟲們有個溫暖的住所。這也算是一個特別的回饋方式，讓傳粉過程中，訪花者和植物之間都有得到好處。

植物和昆蟲的關係多樣而複雜，有互利的，也有片利的關係。我們一般只看到蜜蜂們在花叢間飛來飛去的好像很忙碌，但是植物們也以另外的方式，想盡辦法取得與昆蟲間的互動平衡，既要有昆蟲來幫忙傳粉，又要應付各種植食性昆蟲的掠食。對於植物和昆蟲來說，也都是為誰辛苦為誰忙吧！



圖13 馬來西亞種植的巴西橡膠樹 (*Hevea brasiliensis*)，樹幹上已有許多平行刻痕，下方則有小碗收集流下來的乳汁

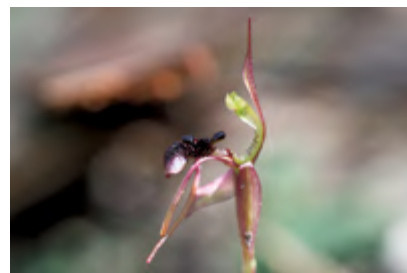


圖14 澳洲的蠟鳥蘭 (*Chiloglottis formicifera*)，唇瓣上的突起即為特殊擬態的構造 (圖片來源：Wikipedia)

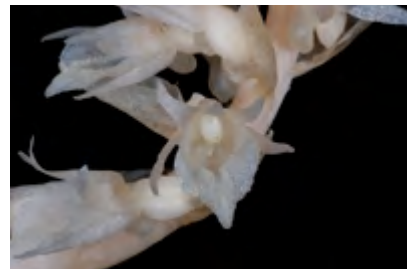


圖15 泛亞上鬚蘭 (*Epipogium roseum*) 是真菌異營性蘭花，在左下方花朵唇瓣基部延長的距中，隱約可見內含的花蜜



圖16 蓬萊天南星 (*Arisaema taiwanense*) 的植株 (上)，將佛焰苞稍微撥開，可以看到一隻蕈蚋和一隻螞蟥身上都沾滿了花粉 (下)