

花園裡的誘惑與機心

Seductions and Deceptions in the Garden

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

在春意盎然的早晨，雨露中沁涼的花香撲鼻而來，五顏六色的野花搖弋生姿，蜜蜂和蝴蝶在群花間穿梭採蜜，鬧哄哄的像在舉辦舞會。

喔，不。如果你仔細的看，仔細的聽，在花園裡的動植物們，可是使盡渾身解數，為了生存和繁衍後代而奮鬥。任何一個錯誤的訊息，就會讓花朵找不到傳粉者，無法把花粉送到另一朵花的花柱；而昆蟲任何一個不必要的轉彎，也會浪費寶貴的飛行能量，讓昆蟲消耗多餘的體力。

花園裡不僅充滿了你來我往的爭逐遊戲，也充斥了爾虞我詐的機心，和利益交換的平衡遊戲，最終考驗了誰才能在自然選汰的規則裡被留存下來。

最早的陸生植物，在登陸之後，仍然相當依賴水做為雌雄配子會合的媒介，這些植物包括苔蘚和蕨類植物。而由於此時植物精子的游泳距離很短，對於族群的遷移和擴散，則必須倚賴孢子做為遠距的散布。一直要到種子植物的出現，才改以種子做為散布的

基本單位，花粉則做為個體基因交流中的流動單元。但是植物不像動物般可以有主動的求偶和交配，花粉必須要有適當的媒介，才能有效的飛抵柱頭(或裸子植物的雌毬花)，以完成傳粉的動作。

作為花粉傳播的載體包含了水、風等非生物性物質，以及昆蟲或其他動物等生物性的媒介，也就是我們一般所稱的「傳粉者」。不同的傳粉模式，也反應在植物的各類精巧構造上，比如禾本科植物的花，花藥和柱頭都伸出花外，柱頭也常呈現羽毛狀，藉以抓取空中飄飛的花粉(圖1)，這樣的花我們稱之為「風媒花」。風媒花的花朵因為不需要昆蟲等的幫忙，所以往往沒有明顯的花瓣，也通常長得很小而不起眼。多半這類



圖1 吳氏雀稗的花密生排列，圖中可以看見黃色的花藥，和羽毛狀紅色的柱頭都伸出花的構造之外。

的花也都長在植株的頂端或枝條的末端，好讓空氣的流動能順利的帶著花粉離開。

植物界中的風媒花，除了之前提的禾草類的植物，還有像會結堅果的殼斗科植物，或是胡桃、赤楊等，也有長穗狀的雄花序，隨風擺動散出花粉(圖2)。除此之外，大部份的裸子植物也都是風媒花，藉由散布大量的花粉到空中，以達到傳粉的目的。不過裸子植物的雌毬花不像被子植物般，有特化的柱頭抓取花粉，只能靠雌毬花鱗片的縫隙卡住一些花粉，

所以花粉產生的量必須要非常的大。在歐美等溫帶地區針葉樹生長茂盛之處，春天的時候當許多松樹同時釋放出花粉時，整個天空有時都會帶有點灰黃色，蔚為奇觀。松樹的花粉也是很多花粉熱的過敏原，是造成許多人涕淚橫流，苦不堪言的元凶。

然而並不是不起眼的小花，或是沒有豔麗花瓣的植物就是純然的風媒花，有許多植物也具有兼性的傳粉模式，也就是它可以是風媒，也可以同時是蟲媒花。楊柳科的柳樹，就是其中的代表。柳樹的花是雌雄異株，雄花和雌花長在不同的植株上，雌雄花序都呈穗狀而沒有明顯花被，我們稱之為葇荑花序。從外觀上看，它很容易被認為是風媒花，因為它的花序和殼斗科、樺木科相當類似，在風起的時候，可以看到花粉被吹到空中，而隨風飄散。不過有許多的研究報導已經證實，許多的柳樹屬植物都有昆蟲來幫忙傳粉，以產在北美西部的西卡柳(*Salix sitchensis*)而言，這些昆蟲不僅蒐集花粉，也會吸取雄蕊或子房基部的蜜腺所產生的蜜滴，在此同時也幫忙了植物花粉的傳遞(圖3)。因此我們稱這樣的植物屬於風媒蟲媒兼性花，棕櫚科的椰子樹的花也已被證實具有這樣的雙重性質。

對於其他的植物而言，多半則需要依賴昆蟲或其他動物的幫忙來達到傳粉的目的。在策略上，我們可以把這些傳粉關係大致區分為普遍型(*generalist*)和專一型(*specialist*)兩大類，但無論是那一型，重點都是要吸引傳粉者前來訪花。在絕大部份的例子中，植物提供給傳粉者的甜頭(回饋)是花粉或是花蜜，為的自然希望傳粉者將花粉在花朵間



圖2 臺灣水青岡的雌雄花都缺乏明顯的花被，圖中眾多的雄花序黃色花藥都還沒有開裂。右上角的雌花很小(3 mm長)，密生於紅色細長苞片間。

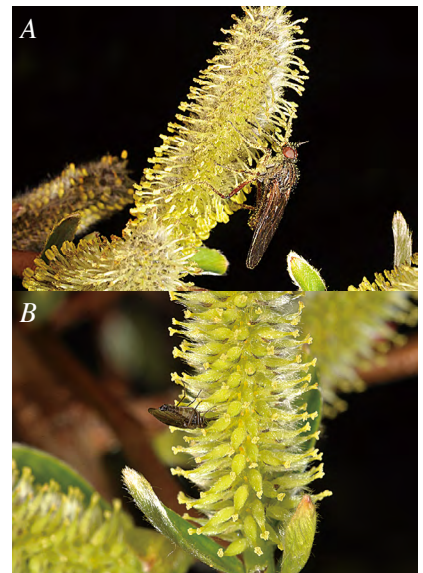


圖3 西卡柳上的昆蟲在花朵上採集花粉和花蜜：(A)西卡柳的雄花花粉量相當大，昆蟲在花序上面行走時全身都會沾到花粉；(B)西卡柳的雌花，子房的基部可以看到黃色的蜜腺。

傳遞。花蜜給昆蟲取食自然是有去無回，但是花粉給拜訪昆蟲採去其實對植物而言就不是怎麼妙的事，以蜜蜂而言，牠們在花叢間忙碌的穿梭採花粉，會將身上沾到的花粉仔細的蒐集到後腿上的花粉籃（花粉團塊），再帶回到巢裡。然而這些被帶走的花粉團對於植物來說是永遠到不了終點的犧牲品，因為它只會被昆蟲食用，而不會到柱頭上（圖4）。

對於開放式的花朵而言，比如說前面提過的西卡柳和睡蓮，花朵都沒有特化或隱藏雌雄蕊的構造，基本上是開放給任何的訪花者來採花粉，也就是所謂的普遍

型傳粉方式。它的好處是可以做為傳粉者的昆蟲種類就沒有太多限制，可以提高花朵被拜訪的機率；壞處則是花粉很可能無法有效的傳到相同物種的花朵上，加上花粉可能大部份都直接為昆蟲所取食，所以這類植物的策略是想辦法產生大量的花粉，以應付高比例的花粉損耗。

同時，另一個產生大量花粉會面臨到的問題，則是植物得想辦法避免自花授粉，減少因近親交配而造成的遺傳困境（自交衰敗）。對於植物來說，花粉若可以在不同花朵間的傳遞（異花授粉），因可以增加子代遺傳多樣性，在長期演化上一般說來都是物種生存的準則。可是大部份的被子植物（開花植物）都是具有兩性花，也就是說它的雄蕊和雌蕊長在同一個生殖構造（花）上，植物要怎麼避免自交的情形發生呢？一個簡單的方法是讓花朵雌雄蕊的成熟時間錯開（雌雄蕊異時成熟），或是走向雌雄蕊異花的老路上。

雌雄蕊異時成熟的現象在植物界相當普遍，有些植物是雌蕊比雄蕊先成熟（雌先熟），有些則是雄蕊先成熟（雄先熟）。睡蓮和樟科植物都是雌先熟，以睡蓮為例，一朵花的花期可維持一至數天，第一天開花時是雌蕊成熟的時期，花朵中央會有一個像小池塘的區域（雌蕊池），柱頭就沈浸在這些液體的底部。當傳粉者帶著其他的花朵的花粉飛來拜訪時，走過或是身體浸在這個液體時就會將身上的花粉洗入雌蕊池中，花粉慢慢沈入池底時就會進行花粉管萌發和受精的步驟（圖5）。在第二天開



圖4 在睡蓮上採花粉的昆蟲，後腳上有黃色的花粉團塊。

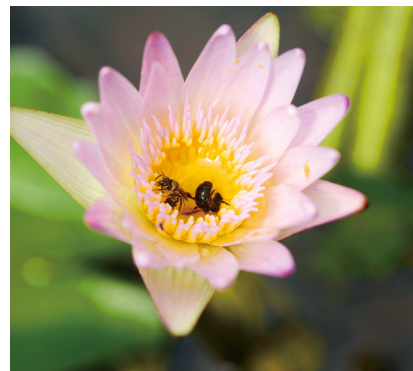


圖5 睡蓮上的兩隻訪花昆蟲，其中一隻已經溺斃在中央的雌蕊池中。

花時則進入雄蕊成熟期，這個時候花朵中央的雄蕊會靠攏，關閉雌蕊池(如圖4所示)。雄蕊成熟期的時間通常較長，讓訪花者有足夠的時間帶走花粉。在雌蕊成熟的期間，踏入雌蕊池的訪花者同時也像是踏入一個陷阱，一不小心翅膀沾濕就會被困在池中，爬不出去的就會溺死在雌蕊池裡。對於睡蓮而言，訪花者掙扎求生的過程，可以確保其身上的花粉都被洗入池中，花朵的心機有時真的會讓人有點毛骨悚然啊。

雄先熟的植物也不少，幾乎所有菊科植物都是屬於這一類。菊花的頭狀花序由許多小花所組成，中央的花朵大部份都是兩性花，外圍的小花則隨不同的種類，有些是雌花，有些則是不孕性花，還有些菊科植物則整個花序都只有兩性花。圖6中的山菊中央小花是兩性花，最外圍的一圈則是雌花。菊科植物每朵小花的五枚雄蕊花絲雖然分離，但是花藥會靠在一起聚合成筒鞘狀包圍著雌蕊。當雄蕊成熟時，花藥的內側會開裂釋放出花粉，此時雌蕊的柱頭還沒打開，整個花柱在中央會向上擠壓，把花粉推出雄蕊所圍出的筒鞘洞口。這有點像是空氣槍的原理，花柱就如同推進器，花粉就像子彈，只不過這個推出花粉的過程相當慢，比較像是用擠的。花粉被傳粉者蒐集走之後，柱頭就會打開分成兩瓣，花柱就呈現一個Y字型(圖6)，此時就為雌花期。圖6中的山菊訪花者是食蚜虻，雖然一般都認為牠是非專一性的傳粉者，身上能帶的花粉也比蜂類少，但是因為牠飛行能力不錯，能拜訪比蜂類更多的花朵，因此可以補足體型小的缺點。也有許多國外報導指出食蚜虻偏好黃色的花朵，在一些蘭科和毛茛科的植物中被證實有相當的專一性，不過在臺灣的情形如何，還有待進一步的研究。

相對於普遍型的傳粉模式，許多植物演化出較專一的傳粉方式，至少限制只讓某一類的昆蟲或動物能取得花粉或花蜜等回饋。舉例來說，豆科中的蝶形花亞科植物，其五個花瓣特化成旗瓣、翼瓣、龍骨瓣，精巧的組合成昆蟲降落的平臺，特別適合主要的傳粉蜂類利用。蝶形花的兩個龍骨瓣部份合生，其內包著雄蕊和雌蕊，龍骨瓣的外面再由兩個可以活動的翼瓣覆蓋(圖7-A)，上方則是旗瓣，基部常有蜜源導引的指標紋路。當適合的訪花者自花的正面接近後，昆蟲的腳會踏在兩個翼瓣上，因為它是活動的，所以會自然的向外推開。這時訪花昆蟲的壓力會促使雌雄蕊彈出龍骨瓣外，將花粉打到昆蟲腹部也因為龍骨瓣基部有個突出的關節構造，會讓下彎的龍骨瓣卡住無法彈回原位(圖7-B)。

有為數眾多的植物具有筒狀花，由花被片癒合成細長筒狀，只有具有細長口器的昆蟲，像鱗翅目的蝴蝶，才能夠吸取到位在子房基部的花蜜(圖8)。蝴蝶的口器平時捲曲成發條狀，要吸取花蜜時才將口器伸



圖6 山菊的花朵中央是兩性花，其中的一些花還可以看到被擠出來花粉，另一些則可以看到開展成兩瓣的柱頭。

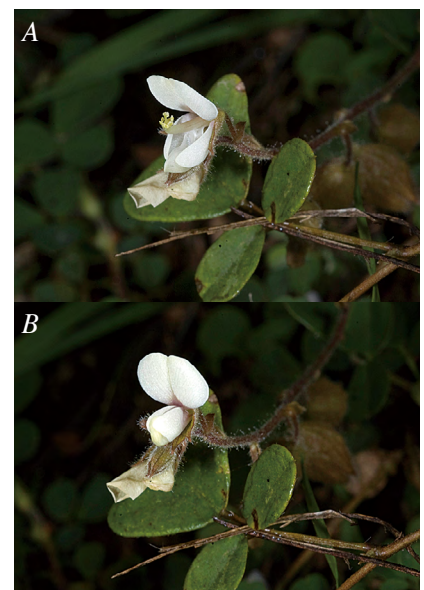


圖7 鋪地蝙蝠草的花：(A)未被訪花者碰觸過的花朵；(B)被訪花者踩過的花，龍骨瓣會下彎不會回覆原狀。



圖8 吸食非洲鳳仙花花蜜的大鳳蝶，具有細長的口器。

長。靠蝴蝶傳粉的花朵，雄蕊的花藥常長在花冠筒的中央或近頂端，蝴蝶口器伸入花冠筒中時，花粉便會沾黏到蝴蝶口器的特定部位(圖9)。口器捲回去時，花粉也附著在其上，當蝴蝶再拜訪下一朵花時，口器上的花粉就會被帶到另一朵花的柱頭上，完成傳粉。臺北玉葉金花屬於隱性的雌雄異株植物，圖9-B是雄花，具有較短的花柱，圖9-C則是雌花，具有較長的花柱。這樣的設計可以確保異花授粉，也讓花粉能確實的傳到雌花的柱頭位置。

不過若論花部特化的例子，大部份的人應該都會聯想到蘭花。蘭花不管在花型、花色、大小等，都有非常令人眼花繚亂的變異。蘭花與其傳粉者的共同演化，亦是許多研究者很感興趣的主題，達爾文就曾觀察大彗星蘭類(*Angraecum*)的蘭花，因為它有長達40公分的花距，而推測應該存在有一樣長口器的昆蟲幫它傳粉(圖10)。但有很大一部份的蘭花，它的花型都是擬態傳粉雌蜂的尾部，誘使雄蜂想和它交尾，而進入蘭花內部。在進去的同時，蜂類背部會在退出時鉤住蘭花蕊柱的花粉蓋，其上黏附著兩團花粉團，而當蜂類離開到另一朵已被拜訪過的花時，其背上的花粉團就會黏到蕊柱無花粉蓋的裸露柱頭，完成傳粉過程。一些蜂蘭(*Ophrys*)甚至會釋放類似雌蜂的費洛蒙，藉以吸引雄蜂前來交配。很多的雄蜂是被吸引的團團轉，糊里糊塗的和花交配，渾不知被蜂蘭所欺騙。澳洲一種鳥蘭屬(*Chiloglottis*)蘭花更將這個關係推到極致，它的唇瓣上特化出一個近似*Neozeleboria cryptoides*的雌性黃蜂形態的突起構造，而且會散發出與雌性黃蜂結構完全相同，且濃

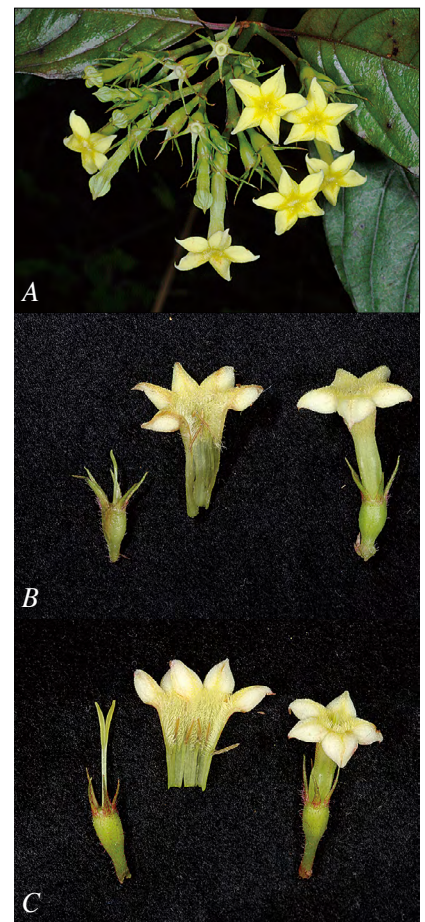


圖9 臺北玉葉金花：(A) 臺北玉葉金花有兩型花，花冠皆為長筒狀；(B) 短花柱型的花，雄蕊較長，花藥著生於花冠中上部；(C) 長花柱型的花，花柱明顯高於雄蕊。



圖10 (A)大彗星蘭屬的象牙風蘭有著細長的花距；(B)在馬達加斯加島上發現的馬島長喙天蛾，支持了達爾文有關傳粉者的預測。

度更高的費洛蒙，雄性黃蜂在這樣的情形下是完全無法抵擋這種誘惑，真是有幾次就會被騙幾次。

雖然講了許多植物欺騙訪花昆蟲的例子，但是昆蟲也不是省油的燈，有很多的時候訪花者也不會講道理，有東西可以吃，不用等到花開才蒐集花蜜或花粉，在不用傳粉的情形下，一樣可以找到方法吃到東西。臺灣油點草的花非常鮮豔，是典型的蟲媒花植物，在它第一輪的花被片基部有膨大的花距，內含大量花蜜提供給傳粉者做為回饋(圖11-A)。但在野外有時就會發現臺灣油點草的花距從外面被咬破一個洞，花蜜直接被取走(圖11-B)，這樣的現象稱之為「花蜜搶劫(nectary robber)」，因為訪花者在不碰觸花粉的情形下就取走了花蜜。

類似的情形也可以在非常專一的傳粉關係中見到，比如絲蘭和絲蘭蛾的主動傳粉，也會被其他昆蟲所利用。絲蘭蛾是自然界中極少數會進行主動傳粉的昆蟲，牠會主動蒐集絲蘭的花粉，聚集成塊之後飛到另一朵花上，將花粉團塞到柱頭中間的縫隙內，進行傳粉的動作，之後還會選擇絲蘭的三個心皮中的其中一兩個，從子房外壁刺入卵針下蛋。由於絲蘭因此而授粉結實，絲蘭蛾孵化出的幼蟲也因此保證有食物可以吃。這是一個非常經典的共同演化的例子，但是最近的研究者也發現，有兩種絲蘭蛾的同屬近親，演化出欺騙行為，牠們不會替絲蘭傳粉，但是仍然會在絲蘭子房上下蛋。

這樣看來，不論是多麼精巧的傳粉關係，植物和訪花者之間的鬥智是不會止息的。

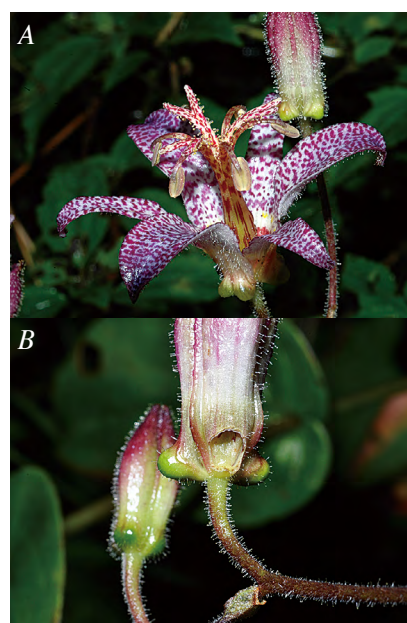


圖11 臺灣油點草的花：(A) 花的基部有明顯的花距；(B) 遭受花蜜搶劫的花，花距的外面被咬破一個洞。