

植物界的孔明借東風 ——風力傳播的花粉多樣性

Gone with the Wind — The Diversity of Airborne Pollen

蔡孟穎 | 中央研究院生物多樣性研究中心

Tsai, Meng-Ying | Biodiversity Research Center, Academia Sinica

范綱祐 | 諾倫科技股份有限公司

Fan, Kang-Yu | Nebulum Technology

許毓純 | 國立臺灣博物館研究組

Hsu, Yu-Chwen | Research Department, National Taiwan Museum

楔子

在「有性」的世界，植物與動物最大的差別，在於絕大多數的植物主體無法移動；所以，當植物需要尋覓另一半共結倫理時，多半需要外力的幫忙。從沒有種子的蘚苔、蕨類，種子裸露的裸

子植物，到有多層「外衣」保護種子的被子植物，為了下一代的基因多樣性，不乏將自然環境中的風力、水力、動物力等外力當作無形或有形的媒婆，而生生世世地延續生命版圖的例子。

東風來了——孔明的計策

巧妙利用自然力傳遞花粉的故事中，動物授粉者與花兒的糾纏最為人們所熟知；然而，裸子植物與百分之十左右的被子植物，利用隨時出現的風力來傳粉，更是植物利用環境動力的極致表現。

想要利用風力的植物孔明們有哪些計策呢？

首先，花朵位於優越的位置並具有特化構造。經由空氣動力學的研究，科學家發現花朵、花序的位置所在，對花粉傳遞具有相當影響力。例如玉米的延長花絲將花藥伸展在空氣中（圖 1），能將花粉輕易送入氣流；而玉米雌蕊具有延長的柱頭與花柱（圖 2），則能增加攔截花粉的機會。而沒有雌蕊構造的松、杉、柏等裸子植物，胚珠上常會產生授粉滴，作為「捕捉」花粉的利器。

第二，以量取勝。一般來說，透過風力傳粉的植物相對於動物傳粉植物所產生的花粉，數量較為龐大；以生長在溫帶地區的落葉樹為例，風力傳粉的梣葉槭 (*Acer negundo*) 單一朵花平均產生約 19 萬顆花粉，而蟲媒的一朵蘋果花 (*Malus spp.*) 平均產生約 8 萬顆花粉 (品系之間的平均值)，兩者相較之下，可略知不同傳粉方式與花粉產量的差異。

第三，量身打造的花粉外型與尺寸。風媒花粉的「長相」，也就是植物學上所說的形態，各個都經過精心設計，有些輕巧且光滑，有些外表會有延伸的附屬物——如氣囊，這些特徵都有助花粉乘風而去。此外，研究發現風媒花粉的大小多限縮在 10 至 80 微米¹ 的範圍內，而一般動物傳遞的花粉體型則從小於 10 微米，到大於 100 微米都有。然而，為何風媒植物的花粉有這麼相對穩定的尺寸範圍呢？或許與傳送的距離有關，太小的花粉可能跟著氣流一路飛行，容易超過植物族群分布的範圍而一去不復返，太大的花粉則飛行距離過短，尚未到達雌蕊前就落下，而功虧一簣！另外，風媒花粉不像動物授粉的花粉一樣容易黏成一球，原因不外乎黏成一團的花粉，實在太不利於乘風飛行了！

第四，有限的生命資源，必須充分利用。昆蟲授粉的植物花費許多資源發展花瓣與花萼、散發香氣或產生花蜜，用來大打廣告或提供回饋，博取授粉者的眷顧；反之，多數風媒植物的花朵小，也不產生花蜜與香氣，自然可以把這些資源投資到像是產生更多花粉等更有需要的地方。

最後，期待起飛的日子到來！在溫帶地區，構成森林的物種經常趨於單純，且單一物種的個體眾多，其中的風媒花一到了開花的時節，族群個體就集中火力一起開花，釋放出來的花粉常常多到鋪天蓋地，齊心達成傳宗接代的終極目標；在此同時

也極易造成人類呼吸系統過敏，即為花粉熱 (hay fever)。科學家們透過空中花粉的長期監測，目前可以準確地預測花粉大爆發的時間，讓公共衛生機構及醫療相關人員得以預防性地宣導，並準確地診斷和治療患者。

綜合以上風媒植物的各項特色，令人不禁驚嘆它們適應環境時的精打細算、步步為營，每一項相關的構造與發展，都因應著需要風力協助傳送花粉的目標。整個傳送過程，不但配合天時、地利，還有植物自身的「努力」，猶如諸葛孔明般將各項內在外在因子考慮周全。



圖 1 玉米雄花，雄蕊具長花絲，可將花藥懸垂於小穗之外 (蔡孟穎 攝)



圖 2 玉米雌花具有延長的柱頭與花柱 (蔡孟穎 攝)

¹ 微米有多大呢？可以想像將直尺的最小刻度 (1 毫米) 切分成 1,000 等份的大小。

窺探花粉的微妙世界

風媒植物與其花粉有這麼多有趣現象，是否想要來一窺它們的世界呢？接著來瞭解科學家觀察植物花粉的方式吧！多數花粉的尺寸從5微米到200微米皆有，小於人類肉眼能辨識的範疇，想要清晰地觀察它，有很多種方式，如透過簡單的放大鏡可以看到花粉的顆粒，光學顯微鏡則能觀察花粉的大致外型，但仍無法端詳花粉表面的花紋。

而花粉這層具有花紋的外殼結構，稱之為花粉外壁 (exine)，是由孢粉素 (sporopollenin) 所構成，孢粉素雖是由常見的碳、氫、氧所組合而成，卻是種能耐酸、耐鹼、耐高溫，也耐高壓的複雜構形化合物，是一種不可多得的生物材料，目前人類仍無法將它合成出來！而孢粉素堆疊成的細微結構必須採用更精密的儀器，像是掃描式電子顯微鏡來觀察：掃描式電子顯微鏡使用電子束來「掃描」物體表面，透過接收反射電子的訊號，重組呈現花粉的整體樣貌以及外壁的花紋形態。

為了盡量保持花粉外壁「實際」樣貌，科學家常會利用硫酸與冰醋酸的混和液處理花粉，稱為酸化 (acetolysis)，用以除去花粉上的附著物質。酸化後的花粉樣品需再經過乾燥處理，就可以準備使用掃描式電子顯微鏡觀察。而較為簡易的方法是直接放置於室溫中乾燥，但若花粉外壁較薄或構造較為脆弱而易產生塌陷時，則需使用臨界點乾燥法 (critical point drying) 來解決此一問題。臨界點乾燥法是透過溶劑 (酒精或丙酮) 與液態二氧化碳置換，並將樣品中的液態二氧化碳於等壓的環境中完全汽化，而得到飽滿、不變形的乾燥花粉。

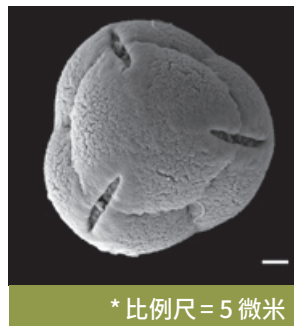
經過多重備置步驟所獲得的乾燥花粉樣品，利用離子鍍膜機將花粉覆上一層薄薄的金屬，使花粉具有導電能力，就能置入掃描式電子顯微鏡中拍出花粉影像。

形形色色的風媒花粉

以下介紹幾個觀察的重點：

首先，花粉散播出去時的單位數量？多數植物花粉離開花藥時都是單顆形式，少數為超過兩顆的多粒形式，如杜鵑花屬中的金毛杜鵑 (圖3) 與相思樹屬的黑荊 (圖4) 都是團結力量大的代表，在花粉散播出去時，分別是4個與16個花粉的組合，而有些裸子植物的花粉就像一隻米老鼠一樣，其實是單顆花粉具有2個大大的、幫助漂浮的氣囊 (圖8)，並非多粒的傳播形式。

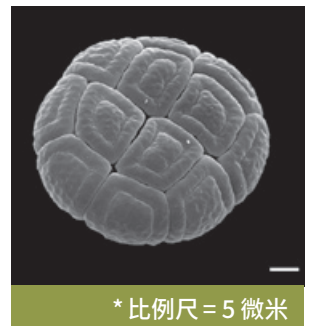
圖3
金毛杜鵑 (*Rhododendron oldhamii*) 的花粉



* 比例尺 = 5 微米

為4顆一組傳播單位，排列形式為上面1顆下面3顆的金字塔型 (此樣品經酸化處理及空氣乾燥)

圖4
外來種相思樹屬植物——黑荊 (*Acacia mearnsii*) 的花粉



* 比例尺 = 5 微米

為多顆組合散播的方式，其16顆花粉排列成圓餅型 (此樣品經酸化處理及臨界點乾燥)

第二、花粉的身形？是否有獨特的花紋呢？植物花粉整體外型多數為圓球狀，但不同科屬的花粉長寬比例多有其一定數值範圍；再則外壁紋飾也隨著物種的不同而有相當大的差異，這些都是提供協助花粉辨認與植物分類的重要依據。

第三、花粉上的萌發口形態與數量？萌發口是花粉管萌發出來的地方，這個部位有溝（colpi）、

孔（pore）、溝孔（colporate）等不同形態。萌發口的數量是一個植物演化過程中的重要分類特徵，像是植物分類學上常提到的「真雙子葉植物單系群」（eudicots）的花粉都穩定地具有3個與以上的萌發口的特徵。

接下來，一起來觀察幾種風媒植物的花粉類型吧！

具有氣囊的風媒花粉

臺灣油杉

(*Keteleeria davidiana* var. *formosana*)

松科

(Pinaceae)

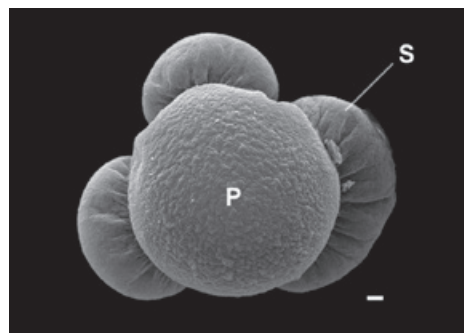
臺灣油杉為大喬木型的裸子植物，可達35公尺高，扁平的葉片有明顯的葉脈。它的雄毬花為短穗狀（圖5），2至6枚叢生於枝條先端，單一的雌毬花則著生於側枝先端。臺灣油杉是臺灣特有種，分布範圍侷限在臺東大武山、屏東枋山、坪林金瓜寮溪與四堵地區，在《2017臺灣維管束植物紅皮書名錄》中列為國家極危的植物。

臺灣油杉花粉（圖6）具有像翅膀一樣的氣囊，是約90微米的單粒大型花粉，氣囊體形小於花粉粒，通常為2個，偶爾可見3個氣囊的形態。



圖5 臺灣油杉的雄毬花（吳聖傑 攝）

圖6
臺灣油杉花粉



* 比例尺 = 5 微米
P：花粉 (pollen)；S：氣囊 (saccus)

臺灣油杉花粉是2個氣囊型，偶爾可見3個氣囊（此樣品經酸化處理及臨界點乾燥）

琉球松 (*Pinus luchuensis*)

松科 (Pinaceae)

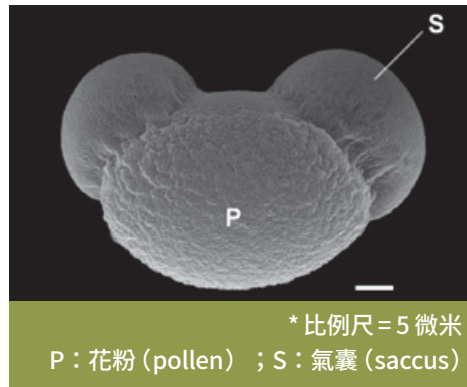
琉球松為 20 至 30 公尺高的大喬木型裸子植物，葉子為長長的針狀，兩針連成一束。琉球松具有穗狀雄毬花，數十個叢生於枝條先端（圖 7），雌毬花較短，常數個著生於新枝頂端。琉球松原產在琉球，被引入臺灣作為園藝植物，近期使用粒線體與葉綠體的基因分析研究後，才知道琉球的琉球松與臺灣的臺灣二葉松，都是由中國大陸黃山松所分化出來。

琉球松花粉（圖 8）的本體為橢圓形，具有 2 個明顯的氣囊，是約 50 微米的單粒中型花粉，氣囊小於花粉本體，乍看很像一隻米老鼠的頭部，花粉的大小比起臺灣油杉小了一號。



圖 7 琉球松枝條頂端有叢生的黃色雄毬花（吳聖傑 攝）

圖 8
琉球松花粉



琉球松花粉具有氣囊（此樣品經酸化處理及臨界點乾燥）

圓球形的風媒花粉



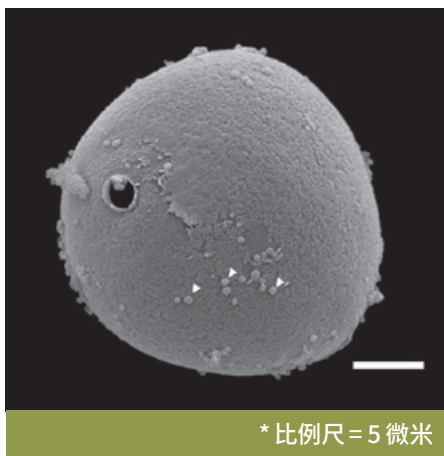
圖 9 龍柏具十字對生的鑿狀葉，雄毬花著生於枝條先端（吳聖傑 攝）

龍柏 (*Juniperus chinensis* var. *kaizuka*)

柏科 (Cupressaceae)

龍柏為小喬木型的裸子植物，葉子有兩種形態，較易見到的鑿型葉十字對生於光線充足的小枝上，另一種針狀葉則著生在較陰暗或靠下層的枝條上。龍柏的雄毬花為短穗狀（圖 9），雌毬花近圓形，兩者同樣單一生長於枝條頂端，但著生雄毬花的枝

圖 10
龍柏花粉



龍柏花粉具一明顯的萌發口，白色三角箭頭標示者為烏氏體（此樣品經酸化處理及臨界點乾燥）

條數量較雌毬花為多。龍柏為引入臺灣的庭園植物，綠色的枝桠依次排列於主幹，形似蟠龍而得名。

龍柏花粉（圖 10）為圓形球體，是約 22 微米的單粒小型花粉，其表面光滑，具有一個單孔的萌發口。在花粉的表層可觀察到一些小顆粒，稱為烏氏體（Ubisch bodies）或球形體（orbicules）。烏氏體為孢粉素構成，因此在經過花粉酸化處理後仍能保留下來，目前尚不清楚它的功能，一般認為是產生花粉外壁過程的副產物。

柳杉 (*Cryptomeria japonica*)

柏科 (Cupressaceae)

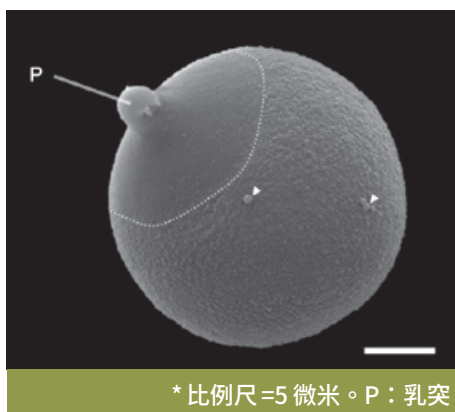
柳杉是可達 40 公尺高的大喬木型裸子植物，葉片呈鱗型，枝條摸起來有點刺手。雄球花長橢圓形或圓柱形，數量眾多的螺旋排列在枝條前端（圖 11）；圓球形雌花球單一著生在枝條先端。柳杉為引入臺灣的裸子植物，在臺灣無法天然更新，需靠人為栽種。

柳杉花粉（圖 12）為圓球體，是約 20 微米的單粒小型花粉，其頂端具有一個小奶嘴狀的突起，稱之為乳突（papilla），是為萌發口的位置，與多數的裸子植物花粉一樣具有烏氏體。



圖 11 柳杉葉片呈鱗型，枝條上枝條前端為雄毬花（蔡孟穎 攝）

圖 12
柳杉花粉



柳杉花粉具有乳突，萌發口就在此處（虛線），白色三角箭頭指示為烏氏體（此樣品經酸化處理及臨界點乾燥）

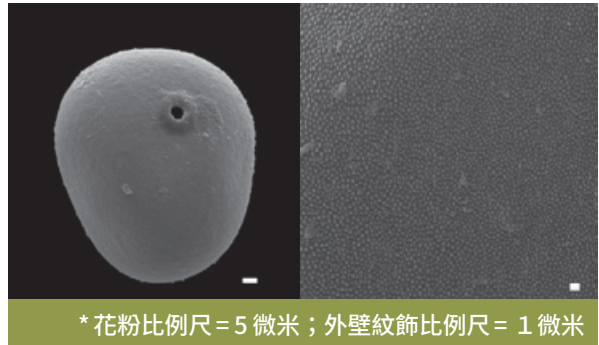
玉米
(*Zea mays*)

禾本科
(Poaceae)

玉米為直立的大型單子葉植物，單性花沒有明顯花瓣或花萼，數量龐大的雄花排列生成的圓錐花序著生於植物體頂端，雌花序則為肉穗狀著生在葉腋間，雄蕊擁有的長花絲、雌蕊頂著延長的柱頭和花柱，都有助於風力傳粉。玉米是人類歷史上的重要穀物之一，研究其馴化過程的結果指出人類栽植的玉米都來自墨西哥的單一馴化事件。

玉米花粉（圖 13）為長球體，是約 80 微米的大型花粉，具有單個萌發口，狀似啣嘴狀，這樣的

圖 13
玉米花粉



* 花粉比例尺 = 5 微米；外壁紋飾比例尺 = 1 微米
玉米花粉（左）上明顯的孔洞即為萌發口，並可見簡單的花粉外壁紋飾（右）（此樣品經酸化處理及空氣乾燥）

形態稱為環口（annulus）。在高倍率放大下，看似光滑的玉米的花粉表面仍有規則排列的小刺紋（spinulate 或 microechinate）。

三溝或三孔的風媒花粉

青剛櫟
(*Quercus glauca*)

殼斗科
(Fagaceae)

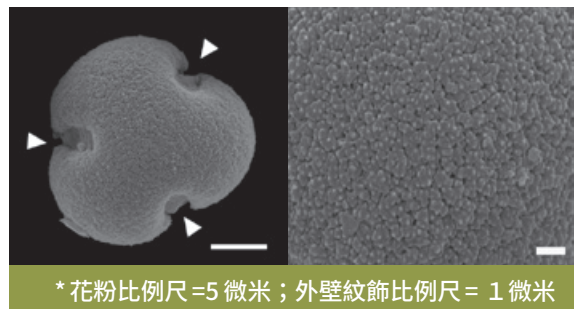
青剛櫟是臺灣低海拔森林常見的中大型的喬木，長卵形的葉子有點堅硬、帶有光澤。單性花沒有明顯花瓣或花萼，雄花具有相對長的花絲，數量頗多地著生在下垂而拉長的穗狀構造上，稱為葇荑花序（圖 14）；2 至 4 枚雌花則生長於枝條上部葉腋間，雌蕊的雙叉柱頭占有相當顯著的比例。它的果實具有帽子狀的殼斗，這是殼斗科家族的重要特徵。

青剛櫟花粉（圖 15）為長橢圓形，是約 17 微米的小型三溝花粉；表面紋飾偏平坦，但放大後可見不規則的小顆粒狀（granulate）紋飾。



圖 14 青剛櫟具葇荑雄花序（吳聖傑 攝）

圖 15
青剛櫟的三溝型花粉



* 花粉比例尺 = 5 微米；外壁紋飾比例尺 = 1 微米
青剛櫟的三溝型花粉（左）與極面的花粉外壁紋飾（右）。箭頭所指為溝、孔位置（此樣品經酸化處理及空氣乾燥）

朴樹 (*Celtis sinensis*)

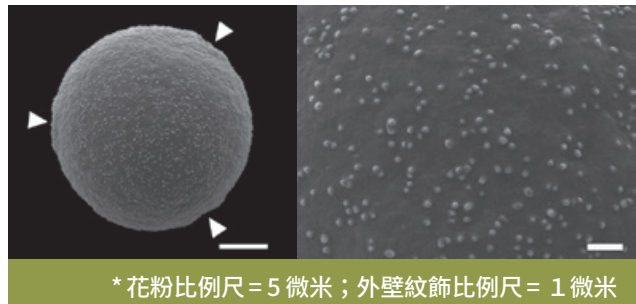
大麻科 (Cannabaceae)

朴樹為臺灣低海拔常見的落葉中型喬木，它的葉片基部左右不等大，為明顯葉基歪斜的植物。朴樹在春天展葉後開花，淺綠色單性花為約 0.3 公分，



圖 16 朴樹的雄花具開展的 4 個雄蕊 (吳聖傑 攝)

圖 17
朴樹的三孔型花粉



* 花粉比例尺 = 5 微米；外壁紋飾比例尺 = 1 微米

朴樹的三孔型花粉 (左) 與極面的外壁紋飾 (右)，箭頭所指為萌發口位置 (此樣品經酸化處理及空氣乾燥)

雄花具有伸展向外的 4 個雄蕊 (圖 16)，多朵排列成聚繖花序；雌花則有毛刷般的兩叉狀柱頭，常單生於葉腋，兩者都沒有明顯花瓣及萼片。

朴樹花粉 (圖 17) 乍看之下像顆圓球，是約 21 微米的單粒小型花粉，具有 3 個萌發口，屬於三孔的花粉，花粉外壁具有細小的小刺紋。

木麻黃 (*Casuarina equisetifolia*)

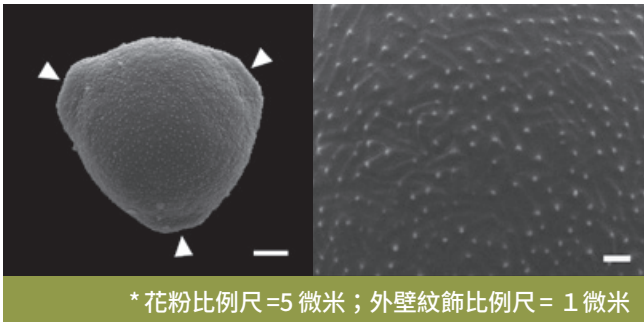
木麻黃科 (Casuarinaceae)

木麻黃是引進海岸地區作防風林的大喬木，具有綠色、垂落、看似葉子的細長構造，實為它的枝條，仔細觀察枝條上一節一節的地方，節上的齒狀膜狀突起才是真正的葉子。木麻黃的花為單性，僅有膜狀的花被片，雄花著生在枝條頂端部位形成穗狀 (圖 18)，開花後整個雄花序小枝會早落；雌花著生於側生的短枝條上，形成極緊密穗狀的頭狀排列。雄花有著長花絲的雄蕊，雌花則有兩叉的長柱頭，果實排列成近橢圓球形的果序，有如裸子植物的毬果。



圖 18 木麻黃的雄花枝 (鄭元春 攝)

圖 19
木麻黃的三孔型花粉



木麻黃的三孔型花粉（左）與極面的外壁紋飾（右），箭頭所指為萌發口位置（此樣品經酸化處理及空氣乾燥）

木麻黃花粉（圖 19）的外型像三角飯糰，是約 28 微米的單粒中型花粉，在每個頂角都具有一個萌發口，屬於三孔的花粉，花粉外壁具有小刺紋，並有一些不規則的隆起（supratectal ridges）。

其他類型的風媒花粉

楓香

(*Liquidambar formosana*)

楓香科

(Altingiaceae)

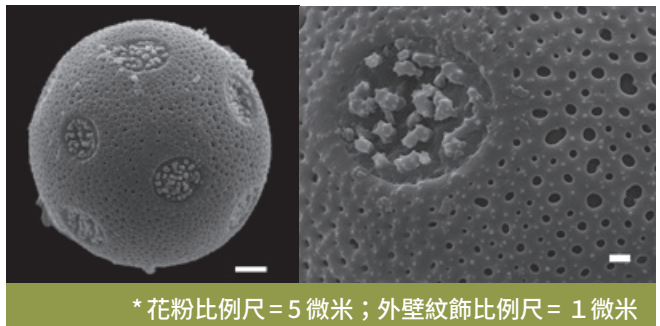
楓香是可達 40 公尺高的落葉大喬木，葉子互生，具有三裂或五裂的掌狀葉片，春季新葉展開同時開花（圖 20），單性花沒有花瓣及萼片；數量眾多的雄蕊排列成頭狀花序後，再數個組成短總狀，雌花組成的球形頭狀花序具有細長的總花梗，兩叉型花柱具毛刷狀柱頭。果實是多花聚合而成，形態有點像流星錘。

楓香花粉（圖 21）為圓球狀，是約 40 微米的中型花粉，具有 13 至 22 個萌發口，稱為散孔型（pantoporate），花粉外壁有細微的小孔（perforate），也具有微細的小刺紋。



圖 20 楓香的雌花序（左翼）及未展開的雄花枝（右翼）（吳聖傑 攝）

圖 21
楓香的散孔型花粉



* 花粉比例尺 = 5 微米；外壁紋飾比例尺 = 1 微米

楓香的散孔型花粉（左）與花粉外壁形態（右）（此樣品經水洗處理及空氣乾燥）

樟

(*Cinnamomum camphora*)

樟科

(Lauraceae)

樟樹是一種臺灣原生具有芳香的常綠樹木，葉片互生，葉基可見三出脈。樟樹具有雙性花（圖 22），黃綠色的小花排列成圓錐狀，具有花被片、9 枚可孕雄蕊及盤狀柱頭；樟樹屬於蟲媒植物，但由空中花粉的觀察紀錄中，發現樟科植物花粉有約 1% 的佔比，確有風力傳播的現象。樟樹曾經遍佈臺灣的中低海拔，所提煉的樟腦是重要的工業原料，臺灣一度是生產樟腦出口的重要產地，但在石化塑膠問世之後，已無往日盛況。

樟樹花粉（圖 23）為圓球狀，是約 21 微米的小型花粉，不具有萌發口（inaperturate），花粉外壁紋飾為長刺型（echinate），而長刺型與小刺紋型差別在於刺狀紋飾的長度或寬度：大於 1 微米為長刺型，小刺紋則小於 1 微米。

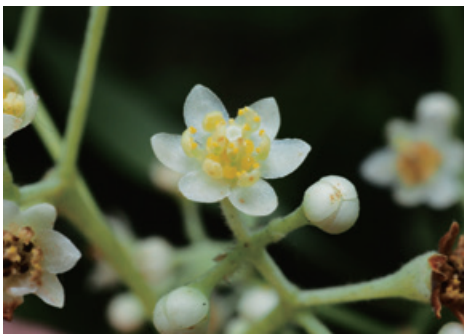
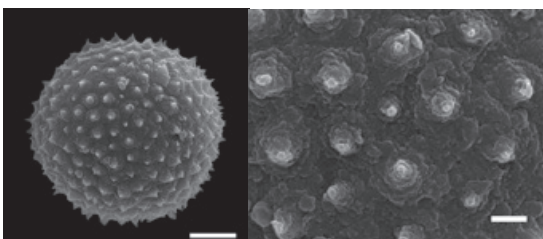


圖 22 樟樹的花
小型具有多輪雄蕊
(吳聖傑 攝)

圖 23

樟樹的無孔花粉



* 花粉比例尺 = 5 微米；外壁紋飾比例尺 = 1 微米

樟樹的無孔花粉（左）與花粉外壁形態（右）（此樣品經水洗處理及空氣乾燥）

結語

透過 10 種透過風力傳播花粉的植物介紹，可實際觀察到幾項特色，像是花粉表面光滑、外壁紋飾簡單、花粉多為圓球體，少數具有如氣囊等協助飄浮的延伸物；加上風媒植物所發展出來配合起飛與接收需求的花朵、花序等巧思，一切的努力就為了迎來那識得植物孔明的一縷東風，就讓花粉迎風而起吧！

參考文獻

- 王仁禮、徐國士 (1972)。花粉學。載於王雲五等 (主編)，中山自然科學大辭典 (297-344 頁)。臺灣：臺灣商務印書館。
- 黃增泉、陳淑華、陳世輝、郭長生、張惠珠、鄧稚華 (1998)。臺灣空中花粉誌。臺北：臺灣大學植物學研究所。
- Chiang, Y. C., K. H. Hung, B. A. Schaal, X. J. Ge, T. W. Hsu and T. Y. Chiang. (2006). Contrasting phylogeographical patterns between mainland and island taxa of the *Pinus luchuensis* complex. *Molecular Ecology*, 15(3), 765-779.
- Delgado, A., Quinet, M., Dapena, E. (2021). Analysis of the variability of floral and pollen traits in apple cultivars - selecting suitable pollen donors for cider apple orchards. *Agronomy*, 11, 1717-1733.
- Friedman, J., Barrett, S.C.H. (2009). Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Annals of Botany*, 103, 1515-1527.
- Hesse, M., Halbritter, H., Weber, M., Buchner, R., Frosch-Radivo, A., Ulrich, S., Zetter, R. (2009). *Pollen Terminology: An illustrated handbook*. Springer Vienna.
- Matsuoka, Y., Vigouroux, Y., Goodman, M. M., Sanchez, J., Buckler, E., Doebley, J. (2002). A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 6080-6084.
- Molina, R.T., Rodríguez, A.M., Palaciso, I.S., López, F.G. (1996). Pollen production in anemophilous trees. *Grana*, 35, 38-46.
- Shivanna, K.R. (2003). Pollination, in: Shivanna, K.R. (Ed.), *Pollen Biology and Biotechnology* (pp. 102-113). Science Publishers, Enfield, NH, USA.
- Wikipedia (n.d.). Orbicules. Retrieved July 19, 2018, from <https://en.wikipedia.org/wiki/Orbicule>