花外蜜腺串起昆蟲與植物的共生關係

⊙獨立研究人員・朱珉寬
⊙林業試驗所育林組・黃曜謀 (huangym@tfri.gov.tw)

植物細胞合成有機物或無機物，並把它們排出體外，稱為分泌現象。分泌物的種類繁多，有糖類、揮發油、有機酸、生物鹼、丹寧、樹脂、油類、蛋白質、酶、殺菌素、生長素、維生素及多種無機鹽等，這些分泌物在植物的生活中扮演多種作用，例子中首推，植物能分泌蜜汁和芳香油，因此引誘昆蟲前來採蜜，幫助傳播花粉。蜜腺是一種分泌糖液的外部分泌結構，存在於許多植物的雌蕊基部，分泌花蜜，提供傳粉昆蟲所需的食物，蜜腺與花的色彩和香味相配合，適應蟲媒傳粉，這類蜜腺稱「花內蜜腺」。然而，在一些植物莖、葉、葉柄和苞片等非花部位也有蜜腺存在，這些蜜腺則稱「花外蜜腺(Extrafloral Nectary)」，花外蜜腺不僅存在於被子植物，甚至在某些蕨類植物的葉上也有，不過蕨類沒有花，因此在蕨類直稱蜜腺，不需花外二字。這些具花外蜜腺植物大部分來自熱帶和亞熱帶地區，它們被認為是在植物演化過程中，招引螞蟻來防範其它食草蟲害有關，許多研究已證實產生花外花蜜的植物受被啃食危害較小，就連蕨類也有類似的結果。臺灣花外蜜腺的經典案例，如大戟科的白匏子葉身基部花外蜜腺，分泌蜜露吸引螞蟻前來，就像花錢聘保全一樣，螞蟻嚐了甜頭後，自然而然地為了保護食物資源進而驅趕其他入侵者，達到互利共生目的。

開花植物的花內蜜腺等分泌的花蜜，主要成分是小分子醣類，比如雙醣的蔗糖、單醣的果糖、葡萄糖及半乳糖、甚或三醣的棉子糖，四醣的水蘇糖等的混合物，其種類與比例會隨物種甚或品種有相當變化。花外蜜腺所分泌的蜜露成分主要有果糖、蔗糖、葡萄糖，甚至有些含有胺基酸成分等，能吸引許多動物前來取食，包括螞蟻、蜜蜂、瓢蟲甚至是蟑螂也會造訪，而最重要的吸引對象就是螞蟻。有科學家指出在沒有花外蜜腺植物的地區，螞蟻的數量相對偏低。

螞蟻是具有嚴謹社會性生活的昆蟲，團體合作的運作模式使螞蟻成為攻擊力強、相當具優勢的一類生物。螞蟻對於食物資源有很強的占領性，基於螞蟻這樣的特性，有花外蜜腺的植物投資一些能量提供蜜露，即可誘使螞蟻前來取食，而螞蟻則會占據、巡視植物上具有蜜露及周邊的部位，對於其他在附近的動物會有驅趕、攻擊的行為，螞蟻的存在對一些動物來說也具有威嚇、警戒的效

圖1 (a)-(b) 螞蟻覓食旅人蕉科黃麗鳥蕉(*Heliconia psittacorum*)花外蜜腺蜜源(朱珉寬 攝)

果，藉此能讓植物避免許多食草動物的蠶食鯨吞，達到保護重要器官的功能。植物分泌的蜜露通常不特定吸引哪一種螞蟻，所以在第一作者野外觀察經驗中，白匏子、野桐或山櫻花等有花外蜜腺的植物，可看見各種螞蟻前來取食蜜露，而且不同種螞蟻之間還會有彼此驅趕的行為，但就對植物本身來說，不管是哪種螞蟻來佔地為王，都能達成保護目的，甚至還有許多不同的昆蟲也會前來吃蜜，顯示螞蟻與花外蜜腺植物之間的共生關係雖非專一性的關係，但這樣的共生關係也顯示植物的另一面－植物會聘請螞蟻保鑣，增加植物在討生活上的彈性空間。也因此，當植物身上有螞蟻時，恐怕是植物與螞蟻之間有更緊密的事在發生。

根據最新「全世界花外蜜腺植物名單(World List of Plants with Extrafloral Nectaries)」網站資料(http：//www.extrafloralnectaries.org/)，具花外蜜腺的開花植物共計有110科876屬4017種，蕨類有蜜腺者6科15屬29種，至於裸子植物是否具有花外蜜腺，則還有爭議。

圖2 山櫻花葉緣與葉柄葉緣均具有花外蜜腺(朱珉寬 攝)

圖3 螞蟻在白匏子葉基花外蜜腺覓食(朱珉寬 攝)

根據文獻記載及本文第一作者在台灣本島、澎湖、金門及馬祖的調查資料，初步瞭解台灣地區開花植物(含外來種)共記錄42科127屬216種及種下分類群具有花外蜜腺，其中旅人蕉科(Strelitziaceae)比對「全世界花外蜜腺植物名單」是首次被報導具有花外蜜腺的科別，扣除園藝品系後，計有33屬114種首次報導。臺灣記錄之花外蜜腺植物類別，含外來種在內，紀錄最多種數之前十名的科分別為：豆科、大戟科、錦葵科、紫葳科、葫蘆科、唇形科、蘭科、蔷薇科、旋花科、柿樹科。

花外蜜腺出現的位置極為多樣化，包含：枝條、葉片、葉柄、葉基、葉尖、葉背脈腋、葉背脈上、葉緣、葉軸、托葉邊緣、莖節下緣、花枝、花柄、花萼，甚至某些案例的花瓣或花序上的蜜腺，雖可能有參與吸引授粉者功能，但有別於花內蜜腺所指雌蕊基部分泌花蜜，因此被視為花外蜜腺而被列入本文報導，其中以葉基最為普遍，其次為葉柄。有些植物花外蜜腺可能在多處出現，比如野桐在葉基、葉尖及葉緣均可見到。

花外蜜腺功能表現的時期，常發生在器官達到完全發育階段之前，比如山櫻花新葉的葉柄；棒葉虎尾蘭花序抽長時期之的苞片；馬拉巴栗新葉的小葉尖端；絲瓜與洛神葵果熟前的花萼。而大戟科大戟屬所有成員，其杯狀花序上都著生有花外蜜腺，與小花混生，在盛花時期表現其分泌蜜的功能，推測是花外蜜腺取代不具蜜腺的小花，吸引採蜜者前來造訪，達到傳粉的功能，同時也吸引螞蟻前來造訪而達到保護花果的效果，類似的現象也見於龍膽科的新店當藥。

有許多的花外蜜腺植物是需要點「不一樣」的條件才會讓花外蜜腺展現泌蜜的作用，或是才會因此生成顯眼的花外蜜腺(不過並不一定會展現泌蜜的作用)，如大花紫薇萌蘖枝條上長的葉片尖端、山櫻花萌蘖枝條上長的葉片基部葉緣的每個鋸齒齒尖，才會見到有花外蜜腺表現作用，正常枝葉則無。而雞屎藤則是有纏繞莖、蔓生莖(橫長)與懸垂莖三種莖，但通常只有懸垂莖才會見到有花外蜜腺泌蜜而留下的蜜液亮點，纏繞莖則沒有見到蜜液亮點。

某些植物的器官特化後會出現較多的花外蜜腺，像是落葉性喬木柿子樹，每年春天新長的葉片中有花外蜜腺者，多集中於葉序基部的幾片葉子，這幾片葉子尺寸明顯小於正常版的葉子，不過隨正常版的葉片逐漸發育成熟，

圖4 螞蟻在新店當藥花瓣上花外蜜腺覓食(朱珉寬 攝)

圖5 山柿的花外蜜腺多集中於葉序基部的葉子(朱珉寬 攝)

這些長有許多花外蜜腺的小葉片便會凋落，使得春天出現撒了一地凋落新葉的景象。因此在柿子樹上可見到當年生枝條基部徒留落葉遺痕的現象。此一特徵也可見於常被用做嫁接柿子樹的砧木－山柿，不過未出現在同是親戚且也都有花外蜜腺的毛柿及楓港柿身上。

一般尋找植物花外蜜腺方式，是藉由肉眼觀察，再從已知具有花外蜜腺物種來尋找其近緣種是否有同樣具有此一特徵，也因此容易使得生物學家對先前未曾報導的花外蜜腺植物類別給忽略了，而低估了具花外蜜腺植物的種數與分類群的廣度。單純以肉眼判斷是否為花外蜜腺並不容易，因此除了調查人員的豐富經驗以外，利用螞蟻行為已是一個相當有效率且精確的方法。幾種常見的螞蟻行為概分為偵查、走路、休息、警戒及覓食，其中覓食行為是最為明確指示有表現作用的花外蜜腺的方式，覓食行為表現的特徵為：1.經常停頓，因為螞蟻吃東西會停下來，不會邊走邊吃；2.重覆造訪同一地點或特定植物的同一部位；3.觸角暫停擺動或擺動緩慢；4.一對觸角擺放姿勢呈平行至箭頭形；5.口器下方的附肢展現活動，甚至附肢會碰觸花外蜜腺，呈現舔食樣貌。看到螞蟻這樣的行為，通常需要從牠們停滯的植物部位，進一步確認牠們究竟是在牧養蚜蟲、介殼蟲、小灰蝶幼蟲、吃昆蟲排泄滴落的蜜液或花外蜜腺的蜜。我們發現有花外蜜腺植物種類，約有近六成是靠螞蟻找到的。

在白匏子的葉子上，常可以看到舉尾蟻於葉子基部的蜜腺上取食，同時舉尾蟻也會驅趕想啃食葉子的昆蟲，成為白匏子的護衛兵，促使雙方互利。舉尾蟻也會在樹木上築巢，且於蟻巢內飼養介殼蟲或蚜蟲，彼此之間互利共生。舉尾蟻平時喜歡吸食介殼蟲或蚜蟲所分泌出的蜜露，並提供介殼蟲及蚜蟲的避難所。舉尾蟻的築巢雖對樹木沒有產生直接危害，但會掩護介殼蟲或蚜蟲的危害，造成樹木枝芽衰弱。不過，當介殼蟲繁殖過多時，會導致植物篩管內的汁液消耗過盛，影響植物體本身的正常生長及發育，此時螞蟻會捕食多餘的介殼蟲，藉以減少植物體上介殼蟲的密度。

風鈴木這類花外蜜腺植物，在國際是貴重商業木材，有個英文名字稱為蟻木(Ant Wood)，望名生義，想必其在中南美洲的原產地，就是格外吸引螞蟻的植物。植物花外蜜腺與動物之間互利關係，是一個有趣的生態議題，而臺灣超過四千種的原生植物中，究竟還有那些具有花外蜜腺植物，他們與動物間的生態關係又是為何，目前所知極為有限，有待進一步去探索。