

從蔓藤談植物演化

文 • 圖 / 邱少婷

摘要

達爾文提出趨異演化論點，也曾嘗試探索攀緣植物的多樣性和特性，從纏繞特性雖可歸納出各式各樣的捲鬚環繞支持物的方式，總結攀緣植物實在是多到足以在植物界堪稱一群特色突出的類群，不僅出現在雙子葉植物，單子葉植物的棕櫚科黃藤、水藤，也可如樹般壯碩高達樹冠層。尤其是生長在熱帶美洲森林的蔓藤植物，深深影響著樹棲動物的發展，但攀援的動向和習性連演化大師也無法提出簡易的釐清說法。這個未完結的攀緣植物探索直到 20 世紀末才蓬勃發展，蔓藤植物的演化從系列同源形態比較、發展到各器官的相關位置和特性、發育方式探索，炮仗花的小葉捲鬚、瓜科的側枝捲鬚、菊花木的側枝木質化捲鬚，還有九重葛的側芽刺從營養時期到繁殖時期的出現特性，都應驗了攀緣蔓藤的行動力可能與自發需求密切關係，其攀緣策略或機制，會隨其自身需求而轉變。至於達爾文時代關切的攀緣植物敏感性，是如何演化出來，可能還需更多化石蔓藤類群的深入研究，森林生態中蔓藤調查的分析與深入探索，也尚待更多智慧的探討發掘。蔓藤真是一群探索不盡的奇特植物！

關鍵詞：攀緣植物、蔓藤、植物演化、纏繞特性

人類早就注意到在活生生的地球上，成千上萬的種類就是生命多樣性的最佳代表證據，如何解析在漫長的地球史中，這些物種的親緣關係和演變過程，一直是探討生命科學的重要研究歷程，也是向大自然學習的必要課程。隨著舟車旅運的發達，知識探索演進到行萬里路勝讀萬卷書的擴展時期，到了 19 世紀累積許多對大自然的觀察記錄，促成自然學者爭先恐後地提出解釋生命多樣性的看法，其中最憾動的是英國自然學家查理士·達爾文提出簡單易解、科學可證的趨異演化論點(A process of gradual divergence, or Evolution): 生命傳承歷經差異逐漸產生的過程，因此形成現今多樣性的種類。這個經典的演化觀點是現代生物學整合遺傳學、形態學、系統分類學、生態學…等各領域的重要基礎。

達爾文綜合發展出這個曠世的觀點，其實是基於他觀察入微、精良嚴謹、廣闊優秀的自然紀錄能力，除了大家耳熟能詳的加拉巴哥群島的動物探索研究和地質化石證據的重視，他對攀緣植物(Climbing plants)、食蟲植物(Insectivorous plants)、花的多樣性(Different forms of flowers)、花與不請自來的訪客(Flowers and their unbidden guests)、植物的行動力(The power of movement in plants)……等植物專題多有獨特的撰述，這些特殊有趣的植物主題從觀察比較推論，到利用進步科技持續研究發展驗證，更顯現了經典演化論對自然奧秘探索的智慧。



圖 1. 攀緣植物的主莖纏繞

早在 1865 年達爾文在林奈學會期刊首次投稿攀緣植物的動向和習性(The movement and habits of climbing plants)，直到 1875 年才發表了修正再版的論文，整理出攀緣植物可分為四類：莖纏繞植物(twining plants)、葉攀緣者(leaf-climbers)、產生捲鬚者(tendrils)、鉤和根攀緣者(hook and root-climbers)，主要的觀點著重在區別主莖螺旋纏繞支持物的蔓藤植物(圖 1)和利用其他側枝、葉捲鬚、不定

根攀爬和鉤套……等複雜的攀緣植物習性（圖 2），他的論文也強調主要專注在莖螺旋纏繞植物的這些蔓藤研究。



圖 2. 具刺或捲鬚的攀緣植物

演化大師達爾文對於蔓藤只關注在螺旋環繞的現象，1 回小於 24 小時、9 小時、3 個多小時、2.75 小時、2.5 小時……，繞到第 36、37 回後，尚未繞完就突然伸直，人工嘗試將其拉轉近中軸，蔓藤也是無動於衷，幾乎不再環繞生長。有的右旋幾回，不是伸直，也可能轉向或穿插相反的旋轉。除了莖螺旋纏繞，葉攀緣者也會利用葉柄或葉軸旋轉纏繞，其他長條捲鬚纏繞，不論是葉、小葉、托葉、頂枝、側枝或花序軸所形成，有可能出現在同一科、同一屬的相近親緣植物，是否植物的敏感性是因受搖晃、觸摸、摩擦、重力壓迫、強制彎曲、還是自發性的力量……，讓纏繞植物會扣住支持物，發展出因觸碰而迅速彎曲的特性，為什麼無法歸納一個規律，演化大師也是一籌莫展，推測應是環境光線、溫度……很多不穩定或易變的因素所造成。達爾文也提出雖然蔓藤的纏繞源自不同根、莖、葉等植物器官，表現相似的特性，但是預期這些攀緣纏繞應有功能上的差異。

最後達爾文也總結：攀緣植物實在是多到足以在植物界堪稱一群特色突出的類群，不僅出現在雙子葉植物，單子葉植物的棕櫚科黃藤、水藤，也可如樹般壯碩高達樹冠層。尤其是生長在熱帶美洲森林的蔓藤植物，深深影響著樹棲動物的

發展。不僅在熱帶區域，溫帶蔓藤生長也可濃密如灌叢，林林總總粗糙地歸納植物界的蔓藤植物，分布於近 6 成的目、科。從達爾文詳細記述對植物纏繞特性的觀察與討論，可以看出蔓藤植物的多樣性與複雜度。但是它的有趣之處反而是比較不同類群的攀緣植物，其纏繞的動向和習性，到底有什麼潛力驅動著它演進的趨勢？如由趨同演化的論點來解釋，可否有什麼「同」理機制容易說明？對蔓藤親緣演化的瞭解在達爾文時代，可說是千頭萬緒難以釐清，所以蔓藤研究一度停滯或被忽略，直到 1990 年代才又迅速發展。主要原因是研究者注意到熱帶森林中蔓藤植物的重要性及多樣性，回歸到仔細的蒐集與比對蔓藤基礎資料，以及探索出蔓藤植物對森林的正面影響，包括增加物種多樣性、結構多樣性、生育地多樣性、可用的資源、樹冠的連結以及森林動物的通道。

蔓藤攀緣纏繞的構造演化應從最基本的是否同源演化著手，接著檢驗為什麼趨向這種變化？比對分析可能的演化過程或機制，尋找邏輯合理的解釋。同樣的螺旋纏繞或捲鬚，要判斷是主莖、側枝、葉軸或是根的器官起源，可以由植物各器官的相關位置和特性、發育方式、相關類群的系列同源形態比較及化石證據等探討。

以植物各器官的特性和相關位置說明，纏繞根和纏繞莖的差異：根尖都具有根帽（根冠，root cap）的保護組織；莖頂則無，反而由葉原體(leaf primordium)、嫩葉或芽的鱗葉等覆蓋保護莖頂的分生組織 (apical



圖 3. 莖的節長出葉和側芽，側芽位於莖和葉夾角的葉腋位置。

meristem)。植物的莖頂常會一節一節地長出葉和側芽、側枝（圖 3），在節的位置，側枝、側芽則從莖的表層及葉腋的位置長出；反之，植物的根未曾發現具有一定的節、節間規律長出側根，再者側根、不定根也都由主根深層長出，這常常是判

斷同功器官的重要原則之一，蔓藤也不例外。



圖 4. 炮仗花的莖節長出 3 出複葉和頂端小葉轉變成三叉捲鬚初期直伸的複葉。

炮仗花的莖頂每節可能長出 3 出複葉，也可能這個 3 出複葉的頂端小葉轉變成三叉捲鬚（圖 4），這個三叉捲鬚初期直伸很像貓爪，英文俗名又叫貓爪藤（cat's claw），可攀抓支持物，觸碰過程晚期常轉變成捲鬚的，因此可捲曲纏繞（圖 5），這種由複葉的頂端小葉的葉軸所轉變而成，和瓜科由側芽形成的捲鬚（圖 6），以及菊花木由側枝形成的木質捲鬚（圖 7），不論是捲鬚發生的位置、特性和親緣關係均差異很大。



圖 5. 炮仗花的三叉小葉捲鬚纏繞（晚期）



圖 6. 瓜科側枝捲鬚



圖 7. 菊花木利用側枝纏繞的木質化捲鬚

類似的纏繞植物的鉤刺系列同源形態比較，以九重葛為例，依莖的頂芽、葉、側芽、花序和刺的相關位置（圖 8），可以發覺攀緣的九重葛原來是利用由葉腋長出的側芽刺，攀掛在支持物上，當營養生長旺盛時刺多，幾乎每節均長（圖 9），當繁殖開花期時刺少退化，幾乎被成熟盛開的團團花序所蒙蔽（圖 10），由此可見攀緣蔓藤的行動力可能與自發需求密切關係，其攀緣策略或機制，會隨其自身需求而轉變。



圖 8. 九重葛的葉、花序軸和刺的相關位置。



圖 9. 九重葛的發育中的枝條



圖 10. 九重葛的成熟盛花的複雜
花序枝條

蔓藤植物的演化從系列同源形態比較、各器官的相關位置和特性、發育方式，都應驗了可能和其功能的需求相伴演化，因為這群特色突出的植物要從生存環境中儘可能利用愈少的有機物質建構自己的本體，達到充足光照和大量空間的需求，所以演化方式也是趨向於儘可能地利用攀爬等機械式（仰賴他物支持）往上生長的奇特生活策略。至於達爾文時代關切的攀緣植物敏感性，是如何演化出來，可能還有疏漏的疑點，筆者推測早在早期登陸蕨類、種子蕨中還有更多蔓藤類群值得深入研究，森林生態中蔓藤調查的分析與深入探索，尚待更多智慧的探討發掘。蔓藤特性是個長期演化的成果，蔓藤真是一群探索不盡的奇特植物！

參考文獻：

- Darwin, C., 1865. The movements and habits of climbing plants. *J. Linn. Soc.* 9, 1-118.
- 邱少婷，2000。蔓藤植物在森林生態系中之地位。植物園資源及經營管理，頁：109-118。臺中：國立自然科學博物館。