

天生一對：從桑寄生與啄花鳥談共同演化

文／邱少婷 • 圖／邱少婷、孫清松

摘要

從達爾文最早有關「花與不請自來的訪客」共同演化的觀察，推測具長管狀花距蘭花必有為其傳粉的絕配，後來促成達爾文鷹蛾的發現，是他在著名的天擇和物種起源等論點發表提出後，遺留給後世持續發揚光大的演化智慧寶藏。

臺灣的桑寄生科植物與其共生共榮的啄花鳥就是天造地設的天生一對，雖然寄生植物在生態系中是寄主植物的掠奪者，以吸器穿透寄主植物的保護層，掠奪養分或水分，是植物界的「吸血鬼」。但在食物網串連中也可能是其他物種的食物來源，桑寄生科植物的葉子不僅提供粉蝶、小灰蝶等的食料，它的果實是大多數啄花鳥類的主食。

桑寄生植物的開花結果與傳播媒介（啄花鳥）的食性和排便行為息息相關，紅綠對比花色、豐沛花蜜、紅橙色熟果和黏稠多醣的果肉都是吸引鳥的青睞，另一方面啄花鳥也共同演化出捲筒舌吸蜜協助傳粉、退化砂囊不傷種子的排遺、拉稀種子黏附上寄主植物枝條，增進桑寄生植物有效的繁殖傳播。桑寄生植物與啄花鳥類絕配的共同演化，透過結構或行為進行互動，並由此達到兩者的最大利益，是永續維持生態平衡指標性的最佳拍檔。

關鍵詞：桑寄生植物、啄花鳥、共同演化、桑寄生植物生活史、果子傳播

演化大師達爾文在著名的天擇和物種起源等論點發表提出後，對後世生物演化研究深具重大的影響，其中他對花的多型多樣特別關注，包括在非洲發現一種有著很長管狀泌蜜花距的蘭花，他大膽的猜測這裡應該會有一種吸器很長的吸蜜昆蟲，40年後，才解開達爾文鷹蛾與其傳粉蘭花的絕配秘密。大自然中不同生物間除了競爭天擇之外，還有生物間互惠互利、共生共榮的微妙關係，達爾文當時除了驚嘆自然的奧秘，並未能完全深入的撰述，卻也是遺留給後世持續發揚光大的演化智慧寶藏。

花的多樣性 (Different forms of flowers)、花與不請自來的訪客 (Flowers and their unbidden guests) 雖是達爾文對開花植物情有獨鍾的專題，這些特殊有趣的主題也多有精闢觀察的獨特撰述，點出了大部分是花與蟲的互相吸引、調整演化、依賴成性的共同演化，「花與鳥」、「花與獸」也有類似花回饋傳粉者的蜜源或花粉，達成互惠互利的相依關係，但是這種天造地設的絕配還是有難以理解未被大師網羅到的經典例子，例如：桑寄生植物與啄花鳥類從傳粉到傳播已達到相互依賴、百年好合、共生共榮的關係，讓後繼學者持續研究發展，更發揚光大演化論對自然奧秘探索的智慧。

寄生植物以吸器穿透寄主植物的保護層，掠奪養分或水分，是植物界的「吸血鬼」(圖1)。臺灣以桑寄生科莖寄生植物的種類最多，其次為蛇菇科和列當科的根寄生植物種類也不少。雖然寄生植物在生態系中是寄主植物的掠奪者，但是根據寄生植物對寄主營養掠奪程度可分全寄生(如：菟絲子，無法行光合作用自營生活)和半寄生(如：桑寄生科，具葉綠體可行光合作用)(圖2)。



圖1. 桑寄生植物的不定根吸盤侵入寄主植物



圖 2. 具葉綠體可行光合作用的蓮華池桑寄生

其中桑寄生植物 (mistletoes) 另一翻譯俗名又稱槲寄生植物，大部分的桑寄生植物分布於熱帶、亞熱帶區域，並非典型溫帶植物 (Kuijt, 1969; Calder & Bernhardt, 1983)。以往因危害經濟林、行道樹、植被景觀等，而被視為有害生物加以清除。又因白果槲寄生 (*Viscum album* L.) 及美洲栗寄生 (*Phoradendron serotinum*) 為歐美傳統聖誕節裝飾物，有很多生活、戲曲、文學的記載；這些長期以人類應用為考量，常常忽略了大自然生物間的互動關係，甚至單純化生態演變的連鎖效應。

賞鳥的自然學者常注意到替桑寄生植物傳播的啄花鳥 (flowerpeckers)，喜食桑寄生植物紅橙果子，穿梭於桑寄生樹枝的花叢間，頻頻點頭覓食，狀似啄花故名啄花鳥，但是很少提到任何的證據釐清為何鳥具啄花的特殊行為？還是鳥食豔麗果子被誤認為啄花？直到研究綠啄花鳥覓食臺灣特生的蓮華池桑寄生時，發現綠啄花鳥低頭啄花在吸蜜時，前額沾黏花粉可替桑寄生植物傳粉的微妙搭配行為 (圖3)，到了果實成熟期，綠啄花鳥熟練地連同包裹種子多醣類的黏膠質擠出外果皮，吞食裹附黏膠質種子的同時，甩嘴拋掉外果皮 (邱少婷，1998)。



圖 3. 綠啄花鳥低頭覓食臺灣特生的蓮華池桑寄生的花蜜，前額沾黏花粉可替桑寄生植物傳粉。(孫清松攝)

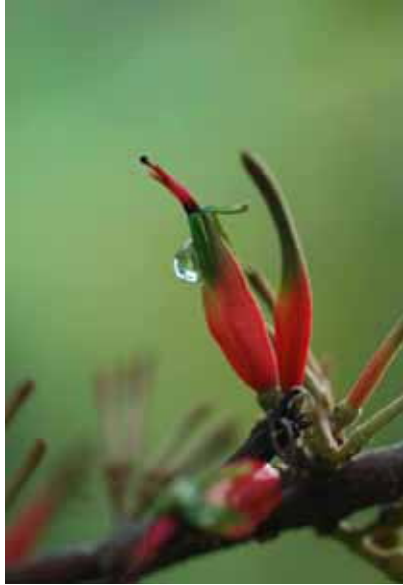


圖 4. 蓮華池桑寄生的鮮花
蘊含豐沛的花蜜(人工
擠出), 紅綠對比筒狀
花為典型吸引鳥的蜜
源標誌。

桑寄生植物開花為「招引」啄花鳥，形成紅色筒狀花，對比綠色裂瓣，花藥帶背面為紅色，花絲、花筒內面近黑色，均為構成吸引鳥的蜜源標誌(圖4)；花蜜常在晨間或傍晚鳥類活動頻繁時產量豐沛，由花筒底部在花柱基部旁的一環分泌組織產生。啄花鳥的捲筒舌細長尖端有分叉，中段近管狀特化為適合吸蜜用(圖5)。

啄花鳥類還有特殊鑑識桑寄生植物的熟果功力，一定選上黃橙帶紅斑的成熟果實(圖6)，才會出口啄食，所以它們比人類還會挑果，幾乎不曾看過綠啄花鳥選食青綠未熟的果實，沒有內含飽滿黏膠似的多醣類，絕不會得到啄花鳥的青睞。更特別的是啄花鳥類的消化系統，也以桑寄生植物的果實為食源共同演化，其特化的消化系統逐漸趨向砂囊退化縮小，以減少桑寄生植物的種子在砂囊的研磨或停留，使吞食頻率增加，消化效率提高。當啄花鳥吞食包被了多醣類的桑寄生植物種子，可攝取種子外的多醣類，排出未受損害的種子(圖7)，且常常快速的沾黏在寄主上。

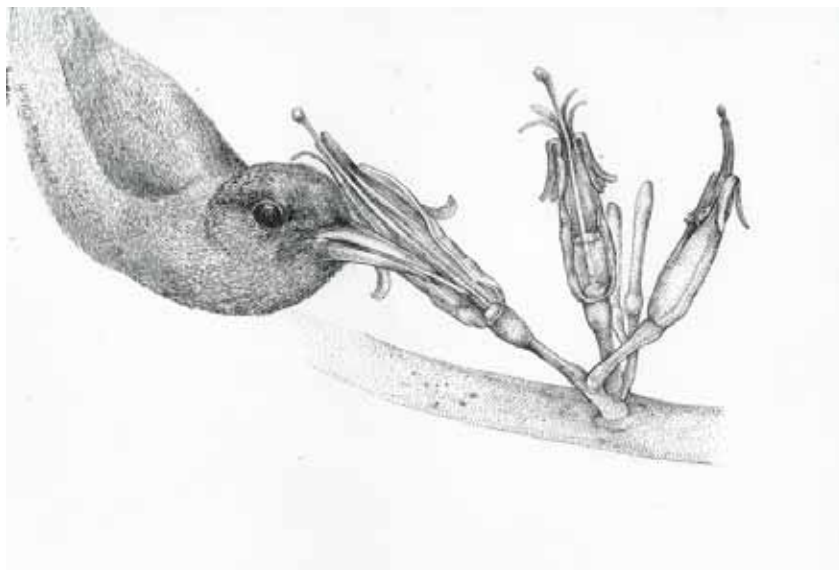


圖 5. 綠啄花鳥捲筒舌細長尖端有分叉，中段近管狀特化以適合吸蜜(彭瑄玉繪)。

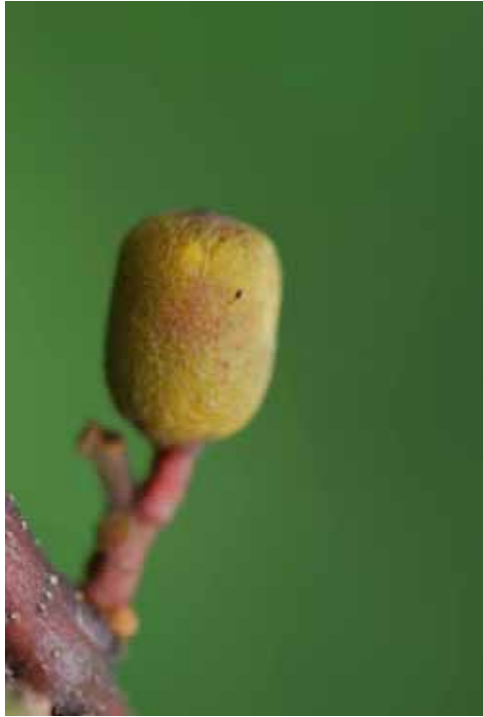


圖 6. 桑寄生植物的帶紅斑黃橙熟果，內含飽滿黏膠似的多醣類。



圖 7. 綠啄花鳥排出一串稀黏未受損害的種子(孫清松攝)

將桑寄生植物的種子有效地傳播到寄主植物上，常常和啄花鳥的排遺行為密切相關，臺灣的綠啄花鳥常以拉稀方式排出一串種子，初期僅一端沾黏，但經風吹輕繞，常常將此串種子繞上枝條，個個都和寄主黏附在一起（圖8）；澳洲的啄花鳥類因排出的太黏，必須以尾部塗抹樹枝方式，去除在尾部的沾黏性，所以傳播黏附率很高。多數桑寄生植物的種子萌發率很高，但接續發展就視如何確立感染機制。



圖 8. 桑寄生植物的種子黏附在寄主枝條上

桑寄生植物的生活史簡單可分以下數個階段：(1) 種子黏著於寄主 (2) 種子萌發 (3) 確立感染機制：包括吸器侵入和吸收寄主的水、養分等，有的種類發展氣生根，並於寄主接觸發展二級吸器，強化感染效果。(4) 繁殖與傳播：桑寄生的開花結果與傳播媒介（啄花鳥）的食性和排便行爲息息相關，進而影響其傳播和分布。

桑寄生植物與啄花鳥類的特殊演化，透過結構或行爲進行互動，並由此達到兩者的最大利益，則是互惠互利天生一對的共同演化。若由整個生態食物網探索，大部分食料、獵捕、競爭等關係，最終都是一方受害或滅亡，常常相互消長，無法永續維持生態平衡。雖然桑寄生類植物一直被視爲經濟林業、果園、行道樹及植被景觀的危害生物之一，被視爲寄生掠奪寄主的單方面利益，另一方面它也提供一些粉蝶（圖9）、小灰蝶的蟲期生活中食物來源，其實它和這些昆蟲的成長蛹化繁殖息息相關。經過森林資源調查和生活史的深入了解，發現桑寄生類植物和啄花鳥類密切相關，不僅在傳粉過程，還包含傳播機制的相互依存（表1），或許人類之恨，卻是啄花鳥、粉蝶、小灰蝶的最愛。以往因不瞭解桑寄生植物與其他多樣性生物的相互依存，也不清楚鳥與花的共同演化，單純認爲桑寄生植物危害經濟林、行道樹、植被景觀等，而被視爲有害生物並加以清除，當桑寄生植物與人類主觀的利益發生衝突而被部分曲解或忽視時，可能會因此造成連鎖反應而影響其他物種的生存，進一步將威脅生物多樣性保育與永續經營的自然資源平衡，所以必須小心以避免在生態資訊不充分的情況下，僅以功利來評估，可能就動搖了生態平衡，破壞了共同演化絕配的兩個獨立的物種的共生共榮關係，因此，大自然複雜深奧的共同演化是另一項需要關注的重要研究議題。



圖 9. 紅肩粉蝶的幼蟲啃食桑寄生植物的葉子

表 1. 寄主植物、桑寄生植物與啄花鳥類的關係比對表

寄主植物	桑寄生植物生活史	啄花鳥行爲
寄主提供水分、 養分以維繫桑寄 生的生存。	開花：紅綠對比筒狀花，產生花 蜜。	舌具捲筒吸蜜特性、替桑寄生植 物傳粉。
	結果：果皮與種子間黏稠多醣類， 提供啄花鳥的食物和能量。	喜食桑寄生果實，覓食行爲懂得 選擇成熟果、擠出果子、吞食吐 皮不沾嘴、一根腸子通到底（研 磨消化構造退化）、不傷種子排 遺、幫忙傳播。
	是否有效將種子黏著於寄主？	臺灣的啄花鳥類拉稀 1 串桑寄生 種子，掉落在寄主枝條，再經風 吹繞上寄主枝條。 澳洲的啄花鳥類尾部沾黏 1 坨桑 寄生種子，必須擺動尾部，Z 型塗 抹上寄主枝條。
寄主免疫機制	種子萌發，確立感染機制。	
	生長發育，但不立即弒死寄主。	

參考文獻

- 林幸愉，1995。南投縣蓮華池地區啄花鳥與桑寄生科植物種子傳播之關係。私立東海大學生物學研究所碩士論文，37 頁。
- 邱少婷，1998 桑寄生植物生活史與臺灣的桑寄生植物的多樣性，「海峽兩岸植物多樣性與保育」（邱少婷、彭鏡毅編），pp.255-268。臺中：國立自然科學博物館。
- Calder, M. & Bernhardt, P., 1983. The biology of mistletoes. 348 pp. Academic Press, Sydney.
- Kuijt, J., 1969. The biology of parasitic flowering plants. 246 pp. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.