



縱橫林下的軟骨頭 森林裡的蔓藤植物

A brief introduction to climbing plants

范素璋 / 行政院農業委員會特有生物研究保育中心助理研究員
Su-Wei Fan

前言

走進森林裡，除了撐起林下空間的樹木，底下也藏著形形色色的植物，通稱為林下植群 (understory vegetation)，森林中的蔓藤植物 (vines or climbing plants) 就是其中之一。蔓藤植物是一群無法直立、柔軟及具延長性莖的生物，有著不同大小、不同特徵，是來自不同分類群下物種的組合 (Putz and Mooney 1991)。它們不僅出現在森林底層，更多的種類出現於開闊環境，例如出現於牆垣籬笆上的雞屎藤 (*Paederia foetida*) 和薜荔 (*Ficus pumila*)、道路兩側邊坡的賽蜀豆 (*Macroptilium atropurpureum*)、廢耕地的葎草 (*Humulus scandens*) 和葛藤 (*Pueraria lobata* ssp.

thomsonii) 等等，因此多半認為它們是傾向強光的物種。在東方，古人們發現葛藤 (詩經裡的「葛」) 出現於墳塚上、小溪畔及樹枝上，蔓延的葛藤用來譬喻對親人的緬懷與思念。在西方，演化之父達爾文則對於它們如何攀附支持體，捲鬚如同動物般迅速彎曲現象特別的注意 (Darwin 1865)。蔓藤是十分卓越的物種，因為它們在各種環境下總是能快速生長凌駕於其它物種之上。在直立的森林世界中，蔓藤植物為垂直的樹桿搭起橫向線，成為動物與昆蟲的移動通道，由於多數的蔓藤種類一年四季均會結果，在非主要果期時，更是熱帶雨林動物賴以維生的重要食物。





路邊常見的藤本植物：1.菵草 2.葛藤 3.薛荔。



蔓藤植物是森林直立世界中的橫向線，為垂直樹桿搭起橫向的橋樑。



蔓藤性的莎勒竹上常有螞蟻移動。

林下蔓藤的生長特性

森林底層的環境其實兇險又艱困，林下層因上層樹木的遮蔽呈現小於1-5%的低光度(Canham *et al.* 1990)，土壤呼吸旺盛及氣體流動不佳，使得二氧化碳濃度垂直梯度變化大(鄭鈞騰與郭耀綸 2004)，且容易受到上層枝條掉落襲擊或落葉倒木覆蓋，成為植物生長的逆境。要長期生長在林下必須有較低的光合作用補償點(photosynthesis compensation point)，也就是要能在低光下進行足夠的光合作用，以維持生理代謝，甚至累積生長以逃脫林下的逆境。因此，林下蔓藤植物產生了一些特性，以爭取生存空間及能源。

許多蔓藤植物生長初期常為自立型，可以直立生長不需攀附，直到一定高度時，再轉變為蔓性(Caballé 1998)。研究發現幼年自立型藤蔓植物的莖，外圍具有排列成鞘狀的木質化細胞，可調節莖的支持性，當植物體成長變大，鞘狀木質化構造撐破為薄壁細胞所取代，莖就轉變為柔軟的狀態(Speck 1994; Rowe and Speck 2005)。當蔓藤植物接觸到可攀附的支持者時，它的莖能迅速產生變形，不再為規則的圓柱形而是不規則狀，內部組織也發生變化，木質纖維大量減少而薄壁細胞增加。植物分化出堅硬的組織是耗能的，投資較少的能量在支持構造



黃藤的直立莖與攀援莖：1.包覆有葉鞘的莖可以幫助挺直朝向陽光 2.葉鞘脫落後莖懸掛於樹幹上 3.葉鞘脫落露出光滑的莖。

上，可能有助於蔓藤能不斷的延伸，被認為是蔓藤的生存策略，因而也造就蔓藤不成比例的莖葉比。不具有堅硬支持構造的蔓藤，容易受到外力彎折甚至損傷，卻不容易折斷，不規則狀的莖及分散排列的維管束，使運送養分、水分的輸導組織不會一次陣亡，可以增生修補，似乎也是蔓藤的保護機制。

蔓藤與樹木

蔓藤是傾向強光的植物，這點由觀察大多數蔓藤初期的建立可得到印證。這類蔓藤植物萌發於森林形成的初期，或光線充足的森林孔隙(Putz 1984)。當森林又鬱鬱蔥蔥或林隙再次鬱閉，蔓藤也隨著攀附的樹木爬上樹冠層，取得充分的陽光，免於藏在林下受其遮蔽。因此，對於生長在林下的蔓藤植物而言，森林裡的林木是既可「靠」又可恨的東西。林木是防護罩，為它們擋去狂風暴雨，也是它們的支持者，提供它們依附的主體，卻也遮蔽了光合作用所需的烈日強光，並與它們競爭空間與養分。

一般認為木質蔓藤比其它草本及木本植物有較大的適應性，同時能適應強光與低光，能夠順利生長穿透光線變化梯度大的林下環境，並且對於乾早有高度的忍受力。蔓藤的優勢可能對於林地樹木產生負面的影響，一來蔓藤的根部會與苗木競爭養分及水分，二來蔓藤爬上樹頂占據上空位置就遮蔽了樹木的光線，三則纏繞林木使其發生畸形。因此，在森林經營中「除蔓」(清除蔓藤)為非常重要的工作。許多學者認為木質蔓藤根系深，木質部導管較大，且可避免水分空蝕現象^註，因此其水分輸送系統特別的有效率(Tibbetts and Ewers 2000; Hacke and Sperry 2001)。在熱帶雨林長期監測中發現，因全球溫暖化，森林裡的木質藤本生長旺盛與樹木發生競爭，造成林木生長率下降，蔓藤植物更受到現今學者的注目(Phillips *et al.* 2002)。學者更進一步在乾旱發生時比較熱帶雨林中蔓藤與樹木的根系，蔓藤與樹木一樣是利用較淺層的土壤水分，並非如一般所說具有較深的根系(Andrade *et al.* 2005)，有關蔓藤在森林裡如何得到生長優勢，仍有待探討。



臺灣森林底層蔓藤的數量

以臺灣南部受季風影響的南仁山亞熱帶雨林為例，筆者調查藤蔓植物約占林下植群(高度1.5m以下、胸徑<1cm的植物)覆蓋度的38%，即樣區中有38%的地表面積為蔓藤所覆蓋，為所有生長類群的第二名(覆蓋度最高為草本植物占所有林下植物覆蓋度的55%，其次為小灌木與小樹)。然而，觀察林下層的蔓藤與計算掛在樹上的蔓藤是不同的，學者研究發現蔓藤占有樹冠株數達40%(Gerwing and Farias 2000; Chave *et al.* 2001)，覆蓋面積32%以上(Ingwell *et al.* 2010)。在南仁山的林下植群調查中，顯示坡度陡、地形突出處不利蔓藤植物建立，也發現樹冠開闊度較高的地方，傾向有較高比例的蔓藤植物覆蓋度。

南仁山區因地形和東北季風的影響，上層樹木可以分為迎風與背風二型植物社會，筆者調查林下植群時，發現下層的植物組成也隨東北季

風影響而變化，形成某些種植物出現於特定植物社會的情形，如沒有特殊攀附構造的莎勒竹(*Schizostachyum diffusum*)，依賴強韌且多分枝的莖架搭於樹木上，其主要分布於坡面環境，於迎風坡數量尤多，但於風力影響也很大的稜線區則數量較少，可能因為稜線區域木本植株密度高，使叢生不具橫走莖的沙勒竹沒有夠大的立足地。山林投(*Freycinetia formosana*)則在迎風環境成為優勢，它具有旺盛的不定根生長，即使莖不似莎勒竹強韌，但枝條遭吹斷落於地面時，仍能如灌叢一般生長重新攀附支持者。另一種優勢的蔓藤植物為黃藤(*Calamus quiquesetinervius*，又稱五脈剛毛省藤)，該種則於光線充足的林隙處建立，利用莖上的刺，以及葉片前端的彎刺勾附於樹木上，隨著樹幹爬上樹梢。由此可見在南仁山森林中的蔓藤植物，利用環境配合自身的特性建立起各自的領域。



不同的蔓藤植物分別適應不同的環境：

1. 莎勒竹利用強韌且多分枝的莖架搭於其它植物，主要分布於坡面上，迎風坡面尤多。
2. 山林投以不定根吸附樹幹攀爬，主要分布於迎風稜線附近。
3. 黃藤利用莖葉上的鉤刺勾附樹木，肥厚的葉鞘增加莖強硬使它挺直向上，容易分布於溪谷林隙處。



山林投：1.以不定根吸附支持者攀爬 2.也可以蔓生形式於地上生長。



拎樹藤是具有不定根的根攀緣植物：1.由於必須貼近支持者才能攀附 2.亦可以掉落在地上生長。



黃藤是一個善用鉤刺進行攀爬的高手，其羽葉的前端具有整排如魚鉤般的鉤刺。



臺灣森林裡的蔓藤種類

達爾文將蔓藤植物依攀爬特性或構造分為莖纏繞植物(*twining plants, stem twiners*)、葉攀緣植物(*leaf climbers*)、捲鬚產生者(*tendrils bearers*)、根攀緣植物(*root climbers*)及鉤攀緣植物(*hook climbers*)等五類，前三項是利用莖、特化葉或捲鬚進行迴旋運動(*circumnutation*)尋找及接觸，進而纏繞支持者以達到向上生長的目的，根攀緣植物乃是利用不定根吸附支持者，而鉤攀緣植物，顧名思義就是以鉤狀物做為攀爬的工具。另外，還有一類植物僅具有延長莖、不具攀附構造，透過蔓生枝條攀附支持者而達到向上生長，被稱作蔓生植物(*scramblers*)，一般也歸於蔓藤植物。

根攀緣植物

在南仁山的林下蔓藤中，以不具有特殊攀緣構造的蔓生植物數量最多(即莎勒竹)，其次為根攀緣植物，如山林投、拎樹藤(*Epipremnum pinnatum*)、拎壁龍(*Psychotria serpens*)、大果榕(*Ficus aurantiaca var. parvifolia*)等。這一類的蔓藤又稱作「黏性爬藤」(*clinging climbers*)，當莖上的小根與樹幹接觸時，會刺激黏液層的發生，所分泌的黏液通常具有沾黏性或潤滑效果，使蔓藤貼黏於樹幹或深入樹皮。達爾文曾描述將薜荔不定根的黏液與砂礫一同塗抹在玻璃板上，放置在乾熱的環境下，經過了128天始終可見黏液於砂礫周圍。一般認為根攀緣植物可以攀附任何直徑大小的樹木(Hegarty and Caballe 1991)，而莖捲旋或具有捲鬚的爬藤，面對大徑級枝條則束手無



雙面刺葉面上下均具有尖刺



鉤藤具有特化為鉤狀的托葉。

策，因此大樹上有較多的根攀緣植物，然而這類型植物在攀附一樹木後，難以拓展到另一棵樹。

鉤攀緣植物

鉤攀緣植物，如臺灣森林常見的黃藤、雙面刺(*Zanthoxylum nitidum*)及鉤藤(*Uncaria* sp.)。利用鉤(hook)、彎刺(recurved spine)及刺(thorn)使植株固定在支持者上，無法如吸根或捲鬚這般牢靠，也沒有自發性的迴旋運動，被認為是一種被動式的攀爬輔助。植物產生刺或鉤，除了攀爬多半也另有抵禦的功能，尤其在森林底層幼小的植株更為常見，一來可避免被嚙食，二來也可增加攀附性，譬如加拿大學者Fisher和Posluszny(2000)發現鷹爪花(*Artabotrys hexapetalus*)在低光的環境下刺的數量會增加。

莖纏繞植物

最後，我們來談談具有特殊捲莖或捲鬚構造的蔓藤，由於它特殊的捲旋構造及「高雅」的迴旋運動，這會運動的植物成為最引人注目的一群。在森林裡可以見到的莖纏繞植物如臺灣馬錢(*Strychnos cathayensis*)、毛玉葉金花(*Mussaenda pubescens*)、裡白瓜馥木(*Fissistigma glaucescens*)及薯蕷(*Dioscorea* spp.)等等，此類植物透過自身柔軟的莖，纏繞支持物而攀爬，莖前端(shoot)2至3節進行大角度的旋轉，以探索可供支持者，「迴旋運動」被達爾文稱作整個莖前端的連續弓箭步(a continuous self-bowing of whole shoot)，當迴旋莖碰到支持者即圍繞產生螺旋筒狀構造。迴旋運動的發生來自細胞的收縮與膨脹，藉由膨壓變化(turgor-mediated



三葉五加莖上有鉤刺。



莖纏繞植物：

- 1.毛玉葉金花，以左旋方向纏繞於樹幹上。
- 2.薯蕷屬植物左旋纏繞於小杜若的葉子上。

volume change)使彎曲區域的表皮細胞可以週期性的部分回復，形成有韻律的迴旋。蔓藤在一定直徑的樹幹上纏繞時有一致的彎曲度和扭力(半徑與間隔寬度)，且通常各物種有固定的迴旋的方向。由於植物必須繼續攀爬能力，前兩圈螺旋纏繞保持活動，格外鬆散，可以承受上下拉扯的張力，卻無法對抗擠壓，因此有些蔓藤在莖上形成鉤刺或毛，可將莖更進一步固定於支持者上。

捲鬚產生者之植物

另一群捲鬚產生者，如三葉崖爬藤(*Tetrastigma formosanum*)、虎葛(*Cayratia japonica*)及山葡萄(*Ampelopsis* spp.)等等，透過捲鬚而攀爬，捲鬚可能是莖、葉及花梗等等的變態，細長具分叉或多分枝的構造，捲鬚所發生的迴旋運動為一連串複雜且快速的離子過程和化學訊息所產生的結果，一般認為反應比纏繞莖更快，但纏繞方向無規則性，即使是同一植物個體也不盡相同。捲鬚所形成的捲旋構造，包含接觸捲(contact coiling)和自由捲(free coiling)，前者為捲鬚與支持者直接碰觸形成的糾纏，後者則產生彈簧狀構造，縮短距離以貼近支持者。還有一群是以葉子作為攀緣工具，如鐵線蓮屬(*Clematis* spp.)植物及印度鞭藤(*Flagellaria indica*)等等，鐵線蓮屬植物以葉柄作為纏繞構造，而印度鞭藤是以延長的葉尖接觸支持者時，迅速發生迴旋纏繞的反應。在南仁山原始森林林下，這三類具特殊捲莖或捲鬚構造的蔓藤數量上較少，這似乎驗證了捲旋纏繞對於大枝粗幹的束手無策。然而，生命會自己尋找出路，這類的蔓藤在無法攀附其它的直立支持者時，往往會相互幫忙的扭纏在一起增加高度，以取得更好的空間及資源。

蔓藤與生活

形態有趣的蔓藤向來受到人們的喜愛，也有諸多功用。在園藝應用上，根據蔓藤不同的攀緣方式及能力，可利用於景觀造景。生根、吸附性植物攀緣能力極強，能生長於岩面、砌體、牆垣、坡坎等可用於垂直面上的綠化，主要以觀葉為主，如爬牆虎及薜荔。莖纏繞植物的攀緣能力較強，能纏繞攀爬於棚架、欄架、亭架及枯椿或老樹的造景，以觀花或觀形為主，如紫藤、九重葛。捲鬚類植物攀緣能力一般，能生長於小型棚

架、綠籬及屋簷等做為點綴，以觀花及果為主，如百香果(*Passiflora edulis*)及鐵線蓮。蔓生植物，適合做為綠籬、盆景、廊沿及斜坡掛簾，以觀花及枝蔓為主，如雲南黃馨(*Jasminum mesnyi*)及愛之蔓(*Ceropegia woodii*)。蔓藤也可能是您餐桌上的水果、菜餚，如奇異果、西瓜、地瓜、龍鬚菜、川七(落葵、洋落葵)，甚至於保健食品、中草藥，如七葉膽(絞股藍)、刺五加及五味子等。

近年來全球貿易與交通的頻繁，增加了物種的流通，許多生物依附人類有意無意的遷移活動，來到了新的生活環境，成為一地區的外來種，蔓藤植物也不例外。例如，同時具莖纏繞及不定根的小花蔓澤蘭(*Mikania micrantha*)，成為世界各地森林的頭號入侵者。覆蓋於森林之上，搶走樹木光合作用所需的光使其生長不良而死亡。小花蔓澤蘭種子小、數量多容易沾附與飄散，一旦植株建立爬上樹梢後得以開花，則大規模拓展生長區域，於交通不便的林間到處生長，要以人工方式徹底清除幾乎不可能了。

結語

臺灣有405種原生蔓藤植物，而森林是原生蔓藤植物的主要生長環境之一。在認識蔓藤種類之後，下次到森林裡，除了觀察參天的樹木，現在也可以開始觀察蔓藤優雅攀爬的模樣，欣賞他們的奇特與美妙。另外，在此提醒如果將要進入原始林，建議多帶一套乾淨的衣物，換了衣服再入林觀察，離開時也留心身上的殘留的種子，避免將種子帶往其他地方，成為入侵植物的幫兇。在我們喜愛它們想要引進或種植外來種蔓藤時，應加以考量瞭解該物種是否在其他地方有入侵的報導，且不想種植時千萬別任意丟棄外來生物於野外，以免影響到臺灣原有生態系。



莖莖的卷鬚形成不規則的自由卷，使蔓藤可以更靠近攀附體。



葉纏繞植物：

- 1.串鼻龍利用葉柄纏繞支持體攀爬。
- 2.印度鞭藤以延長的葉尖為卷鬚進行攀附。

註：空蝕現象(cavitation)即維管束裡的水分在高度負壓下變成氣態形成空蝕。