

落葉不僅知秋—植物落葉及變色的迷思

文•圖／劉藍玉

摘要

賞紅葉是國人最喜愛的旅遊活動之一。每當楓紅時節，大家不是湧入臺灣難得可見紅葉的中高海拔山區，就是乾脆搭機出國賞楓。究竟樹木為什麼要落葉，某些樹種在落葉前又為什麼會轉黃、變紅呢？

自然脫落的葉片總是被形容成「衰老」或是上了年紀，科學家也將秋天變黃的葉子定義為「老化葉」，但不是所有葉片都會在掉落前先變色，就像大部分熱帶和亞熱帶的常綠喬木也一樣會落葉，但卻未必會在落葉前先變色。老化最重要的象徵就是接近死亡，新陳代謝速度趨緩，直到完全停止。但被稱為「老化葉」的轉黃葉片，其細胞內的代謝活動雖然有改變，但代謝速率卻有增無減。

樹木在葉片脫落前會萃取出葉片的內含物，因而導致葉片變色。樹木花了很大的精力製造葉片和其中的化學成分，因此在葉片掉落前，會將其中堪用的物質（酵素、礦物質和其他養分）儘量吸取出來再利用，而不是任其隨風飄零，這是很合理的生物再利用機制。換句話說，在轉黃的葉片裡，其實正在分解某些重要的營養成分（例如葉綠素），再將已經分解的化學成分送到植物體其他部位儲存。除了將養分送回母體外，葉片裡還會開始合成其他顏色鮮豔的化合物，例如使葉片轉紅的花青素。

當葉片抽芽發育時，其所需的養分，多半是由母體將蛋白質轉變成可溶的胺基酸，再透過篩管輸送到幼芽中。當葉片脫落前，一樣會將葉綠素及其他大分子養分，分解成可溶的胺基酸，由篩管輸送回母體，再運送到儲存器官，轉變成大分子養分儲存起來。換句話說，在幼芽發育成葉片以及葉片脫落前的兩個階段中，葉柄內的篩管輸送的都是最容易吸收的可溶性胺基酸養分，也就是蚜蟲的最佳食物。

吸取植物汁液的蚜蟲，除了可以感覺顏色以外，還能偵測出葉片的品質、數量，以及是否含有毒素。另外，牠們還可以在葉片轉紅前取得足夠的養分，並繁殖下一代。人們眼中的紅葉是曇花一現的絢麗，蚜蟲看不到紅葉，不能也不願跟我們一起欣賞大自然在秋天上演的這場「謝幕曲」，但憑著特殊的感覺，牠們卻能享受寄主的所有好處，堪稱最稱職的初級消費者。

關鍵字：落葉、紅葉、凋零、離層、葉綠素、花青素、蚜蟲

賞紅葉是國人最喜愛的旅遊活動之一。每當楓紅時節，大家不是湧入臺灣難得可見紅葉的中高海拔山區，就是乾脆搭機出國賞楓。如火一般的紅葉，迴光反照般的上演完「謝幕曲」後，就會在短時間內凋零，獨留光禿禿的樹幹，讓人不甚歛噓，期待著來年的姍紫嫣紅。

究竟樹木為什麼要落葉，某些樹種在落葉前又為什麼會轉黃、變紅呢？

化做春泥

自然脫落的葉片總是被形容成「衰老」或是上了年紀，科學家也將秋天變黃的葉子定義為「老化葉」(senescent leaves)，但不是所有葉片都會在掉落前先變色，就像大部分熱帶和亞熱帶的常綠喬木也一樣會落葉，但卻未必會在落葉前先變色。

落葉是一種「凋零」(abscission)的過程。植物受到日照時間縮短的觸動，便會啟動凋零的機制，在葉柄和樹枝間產生「離層」，使得葉片隨時可以掉落。在葉片落下前，植物體中很多廢棄物質都會有系統地傳送到這些葉片中，準備跟著落葉離開。因此落葉中的重金屬和有毒物質濃度都會大幅增加，有些落葉的有毒金屬含量甚至比健康葉片中的濃度高出千倍以上(Ford, 1999)。由此可知，落葉未必是老化的葉子，而是樹木本身一種協調性的代謝過程，利用脫落葉片的方式，將體內的廢棄物質排泄到外界，此時落葉扮演著「廢物積存細胞」的角色，以脫離母體的方式，排除體內的廢棄物。落葉中的化合物，會被土壤中的細菌和真菌群落當作代謝基質，代謝後再生出養分，供植物下一季生長所需(Ford, 1999)。

老化最重要的象徵就是接近死亡，新陳代謝速度趨緩，直到完全停止。但被稱為「老化葉」的轉黃葉片，其細胞內的代謝活動雖然有改變，但代謝速率卻有增無減。

樹木在葉片脫落前會萃取出葉片的內含物，因而導致葉片變色。樹木花了很大的精力製造葉片和其中的化學成分，因此在葉片掉落前，會將其中堪用的物質(酵素、礦物質和其他養分)儘量吸取出來再利用，而不是任其隨風飄零，這是很合理的生物再利用機制(Weston, 2008)。換句話說，在轉黃的葉片裡，其實正在分解某些重要的營養成分(例如葉綠素)，再將已經分解的化學成分送到植物體其他部位儲存。除了將養分送回母體外，葉片裡還會開始合成其他顏色鮮豔的化合物，例如使葉片轉紅的花青素(Ford, 1999)。

金黃 10 月

葉片在春夏活力最旺盛時呈現綠色，也就是葉綠素的顏色。葉綠素也是植物進行光合作用、製造養分的主要場所，一旦葉片不再製造葉綠素，就等於不再製造養分，葉片也會跟著轉黃，因為少了綠色的葉綠素，原來存在葉片中的一群「類胡蘿蔔素」(carotenoids)就會顯現出來，使葉片呈現棕色、橘色或黃色。如果葉片在開始產生離層時，還有多餘的醣類，就會製造出使葉片呈現紅色的花青素；特別是在陽光普照的日間和涼爽的夜晚，樹木會製造出最鮮豔的紅色葉片

(Weston, 2008)。



圖 1. 德國金黃 10 月的盛況。

位處溫帶的中歐，四季分明，每年 10 月初，全部闊葉樹就開始轉黃或變紅，並在兩週內落盡葉片。秋葉雖然只出現短短一週，卻是歐洲人每年最期盼的時光，因為這段期間不僅陽光燦爛、氣候涼爽，還有遍地由黃葉、紅葉妝點的絢麗美景，德國人甚至以「金黃 10 月」稱之，完全表達出他們對這段時光的喜愛。

轉黃或轉紅的葉片，等於是已經沒有養分的葉片，對植食性動物來說，應該是最沒有取食價值的目標。但是最近針對蚜蟲和秋葉間的生態研究，卻告訴我們更多葉片凋零前的有趣機制。

共同演化旋風

2000 年初，生態學家提出有關秋葉的假設，認為亮麗的秋葉其實是一個誠實的警告，提醒蚜蟲不要來取食這些沒營養的葉片；蚜蟲既然接受了警告，不來這裡產卵，那麼隔年的春葉就不會受到蚜蟲的侵害，長得比較好。這樣看似雙贏的現象，被生態學家延伸解釋為共同演化的結果 (Archetti, 2000; Hamilton & Brown, 2001)。演化論雖然已經面世 150 年，但是其對生命現象的深度詮釋，永遠吸引著眾人的目光、歷久彌堅，因此這個共同演化的假設，也引發了接下來 10 年如火如荼的追蹤探究。

很快就有研究發現，蚜蟲雖然會吸食很多闊葉樹的汁液，造成樹勢衰弱，但是黃色葉片對牠們的吸引力，甚至是綠色葉片的 4 倍，不過由於牠們的視覺器官中沒有紅色接受器，所以對紅色葉片興趣缺缺 (Weston, 2008)。很多葉片在脫落前並不會轉紅，但幾乎都會轉黃，而蚜蟲對黃色葉片又特別有興趣，這樣的實驗結果，幾乎等於完全推翻了「亮麗秋葉是對取食者發出的不健康警訊」的假設。

因此科學家接下來要解答的疑問，就是蚜蟲為何特別鍾愛黃色葉片？在回答這個問題之前，我們需要先瞭解一下植物營養補給的問題。

樹木靠葉片行光合作用，製造生命體所需的養分，可是當葉片在抽芽發育時，其所需的養分，卻多半是由母體將蛋白質轉變成可溶的胺基酸，再透過篩管輸送到幼芽中。當葉片脫落前，一樣會將葉綠素及其他大分子養分，分解成可溶的胺基酸，由篩管輸送回母體，再運送到儲存器官，轉變成大分子養分儲存起來。

換句話說，在幼芽發育成葉片以及葉片脫落前的兩個階段中，葉柄內的篩管輸送的都是最容易吸收的可溶性胺基酸養分，也就是蚜蟲的最佳食物(White, 2009)。而在這兩個階段內，葉片中的葉綠素都不足，使葉片比較偏向黃色，所以對蚜蟲來說，黃色非常可能代表了「Yummy! Yummy!」。



圖 2. 蚜蟲看來十分可口的黃葉。

蚜蟲打牙祭

許多蚜蟲在春季和夏季會採行無性生殖，也就是孤雌生殖和胎生，產生數以億計跟母親完全一樣的蚜蟲。到了秋天，受到光週期、溫度變化或食物量減少的影響，蚜蟲開始進行有性生殖和卵生，並產出過冬卵。當寄主品質下降或是產量減少時，蚜蟲還會產生有翅型的後代，好轉移寄主，牠們甚至還可以在木本和草本寄主間做轉換。由此可知，蚜蟲雖然很會轉移寄主，但是只有在生活條件艱困時，才會啟動寄主轉移機制，其他時候都很安於現狀的待在原來的寄主上。

入秋後，樹葉開始轉黃，蚜蟲也開始行有性生殖，並同時進行寄主轉移，此時親代會挑選具有黃葉的寄主，因為黃葉的葉柄有營養價值高、容易吸收的營養液，供牠們吸食。牠們同時將卵產在寄主上過冬，待來年春暖花開時節，新孵出的下一代，就可以找寄主的綠色新芽，吸食其葉柄中高營養成分的汁液。雖然這兩批蚜蟲的覓食機制相距甚遠（一批找即將凋零的黃葉，一批找剛抽出的綠芽），但牠們的主要目標都是葉柄中的營養液(White, 2009)。紅色葉片不但已經完全沒有養分，而且花青素的化學成分還近似植物用來防禦植食性動物的無色毒素(Weston, 2008)，蚜蟲也對其興趣缺缺。

由此可知，蚜蟲除了可以感覺顏色以外，還能偵測出葉片的品質、數量，以及是否含有毒素。另外，牠們還可以在葉片轉紅前取得足夠的養分，並繁殖下一代，而共同演化的假說到此也就徹底不攻自破(White, 2009)。



圖 3. 爬滿金針花葉柄的蚜蟲。

人們眼中的紅葉是曇花一現的絢麗，蚜蟲看不到紅葉，不能也不願跟我們一起欣賞大自然在秋天上演的這場「謝幕曲」，但憑著特殊的感覺，牠們卻能享受寄主的所有好處，堪稱最稱職的初級消費者。

參考文獻

- Archetti, M., 2000. The origin of autumn colours. *J. Theor. Biol.* 205: 625-630.
- Ford, B. J., 1999. *Sensitive souls: senses and communication in plants, animals and microbes*. Little, brown and company. (中文版《蒲公英的記憶》，由貓頭鷹出版社發行)。
- Hamilton, W.D. & Brown, S.P., 2001. Autumn tree colours as a handicap signal. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268(1475): 1489-1493.
- Weston, N., 2008. Autumn colours may be a safety mechanism for trees, says researchers. Imperial College London.
http://www3.imperial.ac.uk/newsandeventspggrp/imperialcollege/newssummary/news_30-9-2008-10-30-36?newsid=44934 (access time: 10/12/2009).
- White, T.C.R., 2009. Catching a red herring: autumn colours and aphids. *Oikos* 118: 1610-1612.