



傅氏鳳尾蕨 的前世、今生與未來

撰文／邱文良、黃曜謀

如果你常到郊外山區踏青，可能會見到長得像右頁上圖的蕨類；如果到海邊岩岸，那可能會發現如右頁下圖的另一類蕨類，查閱《台灣植物誌》，會發現這兩者都是「傅氏鳳尾蕨」。有人推論，生長在山上的植株因為多遮蔭，長得較大、葉子較薄；長在海邊的因終年太陽暴曬，

傅氏鳳尾蕨小檔案

- ▶ 傅氏鳳尾蕨 (*Pteris fauriei*) 為多年生常綠蕨類。根莖短而呈橫走狀，葉為叢生的二回羽狀複葉，最基部的一對羽片之下側近葉軸小羽片為羽狀葉。
- ▶ 葉片裂片全緣，線形假孢膜位於裂片兩側邊緣。
- ▶ 分佈日本、台灣、菲律賓、中國及中南半島，在台灣為低海拔常見蕨類，種內包含二倍體及三倍體分類群。

所以體形較小、葉子較厚。但是如果採了這兩型的植物回家栽植，將發現這兩者會「趨同」：體形小的變大了、葉子的質地也接近了。可是仔細觀察，還是會覺得「感覺」不同，但科學總不能以感覺來下結論！必須讓證據來說話。

蕨類植物通常以減數分裂產生孢子來繁殖，孢子發芽後長成配子體，配子體上有藏精器與藏卵器，分別產生精子與卵子，精卵結合後，才會產生如同原植株般的個體，稱為孢子體。

為了觀察以上兩型的蕨類是否有一些不易由孢子體區別的特徵，我們蒐集了它們的孢子，分別培養。約一週後，大部份的孢子都發芽長成心臟形的配子體，在這階段兩者無法區別。可是到了第六週，「山上型」(姑且稱之)的傅氏鳳尾蕨長出了三叉羽片的幼孢子體；「海邊型」第10週才長出幼孢子體，羽片則是二叉形（見右

頁嵌入圖）。這個微小差異讓我們研究蕨類的人無比震撼。後者的形態意謂著該植物的產生是由精卵結合的結果；可是前者的形態卻是不經過精卵結合的無性生殖方式：無配生殖。

既然生殖方式截然不同，難道這兩者的生殖器官也有所不同？我們檢視它們的特徵，發現「山上型」的配子體只有藏精器，孢子體其實是直接從配子體長出來；「海邊型」的行有性生殖，配子體有藏精器與藏卵器。

配子體是由孢子發芽而來，因此我們再檢視它們的孢子，發現「山上型」的孢子大小約59微米，「海邊型」的約39微米。我們再觀察它們孢子體的染色體，發現「山上型」有87條，「海邊型」有58條；也就是說山上型傅氏鳳尾蕨是三倍體，而海邊型傅氏鳳尾蕨是二倍體 ($n=29$)。其實傅氏鳳尾蕨命名時，命名者希洛尼摩斯 (Georg Hieronymus) 也指

出有體型較小的變種 *Pteris fauriei* var. *minor*, 原來的本種則稱為 *Pteris fauriei*。可是體型大小可能是環境的不同造成的，因此《台灣植物誌》將該變種列為本種的同物異名。

我們借到了存放在英國自然史博物館的兩份模式標本，進一步檢視。模式標本在外觀上與台灣現生的植物一樣，但染色體、配子體、生殖方式等都需要活體才能分辨，這兩份模式標本都有百年以上的歷史，無法提供這些特徵辨識。在徵求了英國自然史博物館的同意後，我們從借來的兩份模式標本中取得了孢子，與台灣二倍體與三倍體的新鮮孢子比較，發現 *Pteris fauriei* var. *fauriei* 的孢子大小屬於三倍體的範圍，而 *Pteris fauriei* var. *minor* 的孢子大小在二倍體的範圍內。加上植株大小吻合，我們確認了「山上型」為 *Pteris fauriei* var. *fauriei*，稱為傅氏鳳尾蕨；而「海邊型」則為 *Pteris fauriei* var. *minor*，就稱為「小傅氏鳳尾蕨」。

然而傅氏鳳尾蕨與小傅氏鳳尾蕨就真的分別生長在「山上」與「海邊」嗎？我們在台灣與外島做了廣泛的調查，發現三倍體的傅氏鳳尾蕨較喜歡冷涼的環境；而二倍體的小傅氏鳳尾蕨較適於溫暖的生育地。因此即使在馬祖海邊未遮蔭的地區，都是三倍體的傅氏鳳尾蕨；而在氣溫較高的台灣南部地區，即使在遮蔭的林下，也只見二倍體的小傅氏鳳尾蕨生長。我們可以看到植物有不同的染色體倍數，對生育環境的適應能力也不同。

已退休的中興大學生命科學系教授



野外觀察：

「山上型」與「海邊型」的傅氏鳳尾蕨形態不同，它們的幼體形態也不一樣。「山上型」（上圖上）的幼孢子體葉子羽片是三叉形（嵌入圖）；「海邊型」（上圖下）的幼孢子體第一片葉子羽片是二叉形（嵌入圖）。

蔡進來的報告指出，三倍體傅氏鳳尾蕨的染色體是由單一物種的染色體多倍體化而成。問題是它的親本是誰？又是怎麼形成的？我們藉由DNA序列或標記來解決上述的疑惑。我們取傅氏鳳尾蕨、小傅氏鳳尾蕨及其他幾種也具有二回羽狀複葉的鳳尾蕨屬植物，分析了它們兩段的葉綠體基因中的非轉譯區間序列，發現兩型傅氏鳳尾蕨的基因是相同的，但與其他的鳳尾蕨有很大的不同。由於葉綠體基因遺傳自母系，因此兩變種的植物具有相同的母系祖先。另外以分子遺傳方法分析也無法區分這兩型傅氏鳳尾蕨，這意味著兩者的親緣關係相當接

近，支持兩者有相同來源的祖先。

我們的假設是有一個經由小傅氏鳳尾蕨染色體加倍形成的四倍體，這個四倍體與小傅氏鳳尾蕨（二倍體）雜交，形成了三倍體的傅氏鳳尾蕨。這樣的假說雖然合理，也符合現有的染色體與基因分析的結果，但解決這個問題，最終還是希望能找到四倍體的傅氏鳳尾蕨，這是我們現在正努力的目標，能否成功則不得而知。畢竟在自然界中，許多的親本物種已經消失了。

「種」有很多的定義，「生物種」是可經由交配而產生可孕後代的兩個形態相似之生物體。根據這個定義，很難將傅氏鳳尾蕨與小傅氏鳳尾蕨歸為同種，因為前者行無配生殖，不會與後者交配。但「種」的另一個意義是在於它們的基因得以繁衍到下一代，如果傅氏鳳尾蕨確實是經由上述的機制產生，而且也還在自然界中繼續發生，那麼小傅氏鳳尾蕨的基因可以由此種機制轉移到三倍體的傅氏鳳尾蕨，再經由其無配生殖的方式保留下來。目前我們建議維持兩者「變種」的地位，如果四倍體真的不在了，小傅氏鳳尾蕨的基因無法再轉移到傅氏鳳尾蕨身上，這兩者又在演化的過程中產生變異而漸行漸遠，那時也許可以將它們分別獨立為兩個種。分類學上物種的階層並非一成不變的，它所反應的，就是物種的演化史。 SA

關於作者

邱文良為林業試驗所副研究員兼植物園組組長，專研蕨類植物的系統分類、形態與發育、物候學、演化等。黃曜謀為林業試驗所特聘研究員，專研蕨類演化及保育。