



臺灣珍稀水生蕨類 槐葉蘋的形態 與生活史簡介

A brief introduction to the morphology and life cycle of *Salvinia natans*

駱為家 / 國立臺灣大學解剖學暨細胞生物學系研究所碩士生

Wei-Chia Luo

駱為庭 / 國立科學園區實驗中學

Wei-Ting Luo

黃曜謀 / 行政院農業委員會林業試驗所約聘研究員

Yao-Moan Huang

黃朝慶 / 行政院農業委員會特有生物研究保育中心助理研究員

Jao-Ching Huang

一、前言

蕨類雖已演化出根、莖、葉與維管束等構造以適應陸地環境，也具有產生孢子的孢子囊，以及保護精子、卵及受精卵的特殊生殖構造(藏精器、藏卵器)，但精子與卵仍需以水為媒介，才能完成受精作用，因此只能生長在較潮溼的地區。槐葉蘋(*Salvinia natans*)為漂浮性水生蕨類，分類上屬於槐葉蘋科(Salviniaceae)槐葉蘋屬(*Salvinia*)，本科在全世界僅有此一屬，而本屬在臺灣僅有槐葉蘋一種。它的莖細長，每節長出3枚葉，其中2枚浮水葉為對生，葉脈為網狀；另1枚沈水葉呈鬚根狀，孢子囊果長在沈水葉基部。本種分布於熱帶、亞熱帶地區，在臺灣分布於低海拔

淡水濕地，尤其是池塘、水田。槐葉蘋的構造比陸生蕨類特別，是不具有根的植物。植物學家所依據的理由為槐葉蘋屬於真蕨類植物，真蕨類的孢子囊主要長在葉片上，槐葉蘋孢子囊果長在此根狀結構上，而蕨類的根不可能長出任何和孢子囊有關的構造，解剖學上的證據也支持此根狀構造不是真正的「根」。臺灣野外環境出現了另一種外來的槐葉蘋—人厭槐葉蘋(*S. molesta*)，由於原生物種很難採集，大多數人不但將兩物種長期混淆，更將鬚根狀的沈水葉誤認為根；再加上人厭槐葉蘋容易培育，且冒名為原生種在花市、水族館被販賣著，無意間人厭槐葉蘋被大量培育，另一場生態浩劫是否已經形成？值得我們進一步探討。

我們主要針對槐葉蘋的形態、構造、生活史等做有系統的探討，讓槐葉蘋的相關資料得以更完整記錄，同時規劃一個簡易且節能的生態缸，讓槐葉蘋能成為庭園植物的新寵兒，進而達到移地保育的目的。

首先必須釐清槐葉蘋與人厭槐葉蘋兩者形態、構造上的差異，可解決兩物種長期被混淆的問題；再比較兩物種生存競爭的能力，證明人厭槐葉蘋是水生植物的殺手，同時呼籲保育槐葉蘋之重要性。

二、槐葉蘋生活史

根據從2003年11月到2006年3月，觀察槐葉蘋物候週期共2年5個月的結果，我們發現每年3~11月是進行無性繁殖的時期，我們也發現冬枯期(無法進行無性繁殖機制時)約在每年11月中旬至隔年2月中旬。實際發生的日期與氣候溫差(3-6.5℃)有很大的關係，其中2003年與2005年孢子囊果皆出現在11月中旬，此時11月與12月的溫差約5.2℃與

5.6℃；2004年孢子囊果則出現在12月，該月與隔年1月的溫差為4℃，由此可知孢子囊果的出現與氣候溫差有很大的關係。

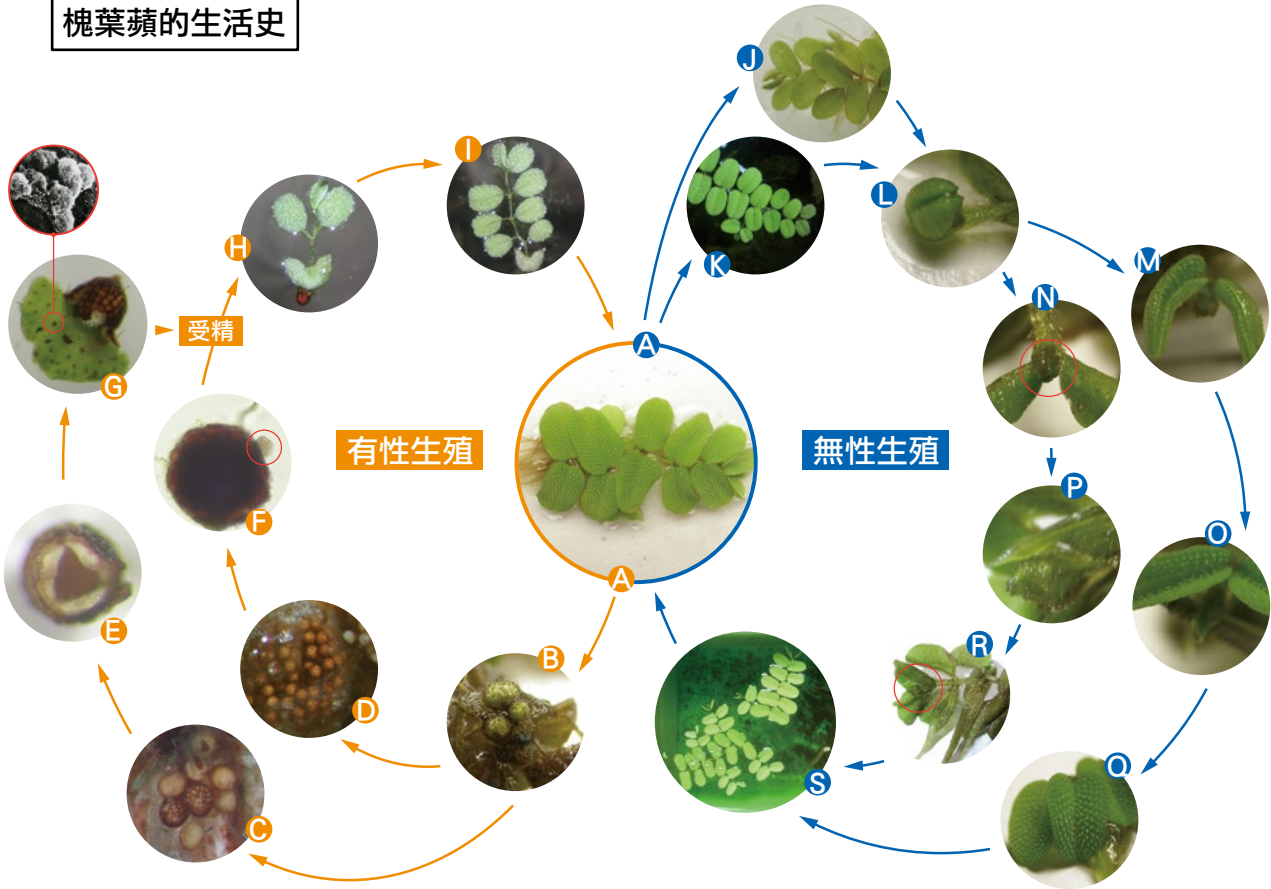
槐葉蘋的浮水葉由母株頂端抽芽(芽面積約0.3×0.2cm)成長至展開的成熟葉(葉面積約1.2×0.8cm)共需9天，平均成長率為0.087cm²/day。此時沈水葉長度約為1.8cm。沈水葉的幼芽被2片浮水葉的幼芽包住，必須等這2片幼芽(葉長約0.3×0.2cm)伸展開後(約需1天)才能清楚看見沈水葉的幼芽，沈水葉的幼芽成長成鬚根狀的形態(葉長約0.3cm)約需3天，而鬚根狀的沈水葉長度與水的深淺成正相關。

槐葉蘋頂芽成長至5輪葉之後的植株，由側芽生長點以互生的生長方式抽出新芽。此階段側芽與頂芽生長點新芽的成長形態是一樣的。側芽長至5輪葉以上，會因母株的成熟枯萎或外力干擾，而以裂殖方式脫離母株，成為一棵新的植株，並繼續行無性繁殖，裂殖是槐葉蘋增加植株數量最有效率的繁殖方式。

槐葉蘋的物候週期



槐葉蘋的生活史

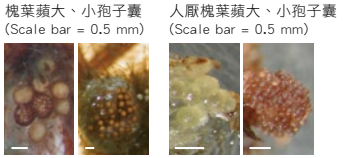


- A. 成熟植株 (Scale bar = 20 mm)
B. 孢子囊果成熟 (Scale bar = 1 mm)
C. 孢子囊果開裂、大孢子囊成熟 (Scale bar = 0.5 mm)
D. 孢子囊果開裂，小孢子囊成熟 (Scale bar = 1 mm)
E. 大孢子囊開裂 (Scale bar = 0.25 mm)
F. 雄配子體上凸起的藏精器 (Scale bar = 0.25 mm)
G. 雌配子體上內凹的黑色藏卵器 (Scale bar = 0.1 mm)
H. 第一對浮水葉呈互生，無沈水葉 (Scale bar = 5 mm)
I. 第二對浮水葉開始葉片呈對生方式成長 (Scale bar = 5 mm)

- J. 頂芽生長點 (Scale bar = 10 mm)
K. 側芽生長點 (Scale bar = 10 mm)
L. 新芽 (Scale bar = 2.5 mm)
M. 浮水葉成長、展開 (Scale bar = 5 mm)
N. 浮水葉展開，沉水葉的芽呈現 (Scale bar = 5 mm)
O. 浮水葉葉長、葉寬都繼續成長 (Scale bar = 5 mm)
P. 沈水葉的葉柄停止成長，鬚根狀葉繼續成長 (Scale bar = 5 mm)
Q. 浮水葉葉寬成長緩慢，葉長繼續成長 (Scale bar = 5 mm)
R. 沉水葉繼續成長 (Scale bar = 10 mm)
S. 成熟植株裂殖成一棵新植株 (Scale bar = 20 mm)
T. 藏卵器 (Scale bar = 100 μm)

表 1. 槐葉蘋與人厭槐葉蘋各部位比較

	部位	槐葉蘋	人厭槐葉蘋	備註	
浮水葉	成熟葉葉形	全緣，呈橢圓形，上表面綠色，下表面褐綠色	雙耳形，上表面綠色，下表面綠色	槐葉蘋的葉脈 (Scale bar = 2.5 mm)	人厭槐葉蘋的葉脈 (Scale bar = 5 mm)
	葉子的構造	具中肋，網狀脈，有氣室	具中肋，葉片內部是網狀脈，外部是游離脈，有氣室		
	成熟葉大小 (mm)			槐葉蘋的葉脈 (Scale bar = 2.5 mm)	人厭槐葉蘋浮水葉的氣室 (Scale bar = 0.5 mm)
	平均值 (長 × 寬)	(10.42 × 7.57)	(16.80 × 20.65)		
	面積 (mm ²)	82.17	378.12		
	長寬比平均值	1.37	0.86		
	葉上毛被物	由 3-4 根毛被物叢生且分岔，一根毛被物約由 5-7 個細胞組成，排列井然有序	有一根總柄，總柄上會分岔成 3-4 根分支毛，分支毛的頂端會接合，形成打蛋器的形狀排列井然有序	槐葉蘋的葉上毛被物 (Scale bar = 0.25 mm)	人厭槐葉蘋的葉上毛被物 (Scale bar = 0.25 mm)
沈水葉	葉形	鬚根狀	鬚根狀	槐葉蘋的葉上毛被物 (Scale bar = 0.25 mm)	人厭槐葉蘋沈水葉橫切面 (Scale bar = 0.1 mm)
	葉子的構造	具有葉綠體、維管束，氣室較少	具有葉綠體、維管束呈圓形排列，氣室較多		
	葉柄平均直徑 (mm)	0.4	1.29		
	平均分枝數 (枝)	9	22		
	毛被物平均長度 (mm)	7.3	10.7		
	葉寬平均值 (mm)	0.17	0.3		
莖	毛被物	較長、密	較短、稀疏	槐葉蘋莖的橫切面 (Scale bar = 0.5 mm)	人厭槐葉蘋莖的橫切面 (Scale bar = 0.5 mm)
	構造	有氣室及維管束	有氣室及維管束		
	維管束排列	圓形	馬蹄形		
	莖平均直徑 (mm)	0.84	1.18		
孢子囊果	排列	1-3 顆簇生在沈水葉基部	互生成葡萄串一串串，長在沈水葉基部	槐葉蘋的孢子囊果 (Scale bar = 1 mm)	人厭槐葉蘋的孢子囊果 (Scale bar = 1 mm)
	毛被物	較粗、短、稀疏	較細、長、密		
	形狀	圓形	橢圓形		
	大小 (mm)	長：1.41-2.25 寬：1.26-2.03	長：1.87-2.89 寬：1.32-2.36		
	長 / 寬平均值	1.11	1.25		
孢子囊		大孢子囊	小孢子囊	大孢子囊	小孢子囊
	形狀	橢圓形	圓形	圓形	圓形
	顏色	白底上有褐色網格	褐色	白色	紅褐色
	大小 (μm)	460	314	231	137



三、槐葉蘋有性生殖

槐葉蘋的孢子囊果成熟後，經過1-2週就會開裂。大孢子囊成熟後5-7天會開裂呈三角形，再過2週後長成成熟的扇形配子體，其上均勻布滿內凹的藏卵器；小孢子囊在孢子囊果開裂後，經過約1個月即長成成熟配子體，其上有圓形且凸出的藏精器。雌配子體受精後，約2週便長出一片似圓形的初生葉（約長0.32cm、寬0.3cm），初生葉並無維管束，也無毛被物，一天後會裂開呈荷葉形，有一根葉柄連接配子體；約再5天後，在初生葉缺口處抽出新芽，長出第一對互生的浮水葉（約長0.20cm、寬0.15cm），且不具有沈水葉。自第二對浮水葉開始則都是對生。在第二對浮水葉（約長0.23cm、寬0.20cm）長出的同時，鬚根狀的沈水葉卻只長出一根，在第三對（約長0.30cm、寬0.23cm）、第四對浮水葉（約長0.33cm、寬0.26cm）長出時，鬚根狀的沈水葉都只長三根。約再過3週後，成長至第5-6對浮水葉（約長0.38cm、寬0.30cm）時，配子體及初生葉因功成身退皆因枯萎而脫離植株，之後幼苗便成為一棵新的植株，繼續行無性繁殖。

四、槐葉蘋與人厭槐葉蘋形態與構造的比較

槐葉蘋染色體套數 $2n=18$ ，為2倍體，可行有性生殖，孢子形態屬於異形孢子，孢子囊果剖開即可辨別是大孢子囊或小孢子囊，有羽狀外膜保護著。小孢子囊內成熟的孢子有64枚；而大孢子囊成熟的孢子卻只有1枚。每個雄配子體有4個藏精器，內各有1枚精子，當精子進入雌配子體的藏卵器內與卵結合後，將成長為一個新的孢子體。

槐葉蘋除了可以利用上述有性生殖的方式傳宗接代，最常見的繁殖方式為無性繁殖，即植物體不斷地分裂產生的新個體。由於槐葉蘋隨水漂流，不知最終身歸何處，加上淺水環境較不穩定，容易乾涸，裂殖可在短時間內大量製造下一代，是最有效率的繁殖方式。槐葉蘋於1915年由島田瀨市

(Yaichi Shimada)在麻豆採集到物種，製成標本收藏於臺灣林業試驗所植物標本館內，過去在臺灣低海拔水域四處可見，是淡水沼澤、濕地的指標植物。由於臺灣的水域環境多遭污染或開發利用，槐葉蘋在野外已極少見。1996年一篇文獻指出外來種人厭槐葉蘋已入侵臺灣，其他資料也證實它在國外某些國家已造成水庫、湖泊優養化(eutrophication)等生態破壞問題，侵略性之強由此可見，這也是槐葉蘋被列為嚴重瀕臨滅絕的主要因素之一。槐葉蘋與人厭槐葉蘋皆具有輪生的3枚葉片，其中2枚為對生的浮水葉，另1枚為鬚根狀的沈水葉。沈水葉為變態葉，它的形態類似根，卻又具有葉的構造，兩種物種形態差異詳見表1。

五、槐葉蘋與人厭槐葉蘋生存競爭能力的比較

此實驗進行時間為2005-2006年。以保麗龍板將長方形塑膠盆等分成6格（每格 $22\times 10.5\text{cm}$ ），其中兩格培育槐葉蘋，另兩格培育人厭槐葉蘋，每格植株的面積占各格面積的二分之一，為對照組。另外兩格同時培育槐葉蘋與人厭槐葉蘋，其數量各占各格面積的四分之一。每週觀察一次，以數位相機(Nikon Coolpix 4500)拍照並記錄。最後歸納所有資料得到結果如表2。

表 2. 生存競爭能力比較

週次	對照組		競爭組	
	n(%)	m(%)	n+m(%)	
一	50	50	25+25=	50
二	85	85	42+43=	85
三	89	90	42+47=	89
四	93	94	31+62=	93
五	95	98	24+71=	95
六	98	100*	16+80=	96
七	100	100*	10+90=	100
八	100*	100*	5+95=	100
九	100*	100*	2+98=	100
十	100*	100**	0+100=	100

註：培育箱面積 $22\times 10.5=231\text{cm}^2$
n = 槐葉蘋植株面積／培育箱面積 (%)
m = 人厭槐葉蘋植株面積／培育箱面積 (%)
* 植株重疊 5% 以下
** 植株重疊 10% 以下

對照組槐葉蘋平均生長率 $16.57\text{cm}^2/\text{week}$ ，人厭槐葉蘋平均生長率 $19.33\text{cm}^2/\text{week}$ ；競爭組的兩物種培育在同一空間時，人厭槐葉蘋以平均 $11.6\text{cm}^2/\text{week}$ 的生長率占據所有空間，槐葉蘋因而喪失生存空間而全部死亡。

人厭槐葉蘋的幼年期與槐葉蘋的成長期，浮水葉面積比約為1:1，且外部形態不易分辨，因此須由浮水葉葉上毛被物形態來辨識兩物種，或藉由成熟期槐葉蘋浮水葉面積增加時長寬比呈等比例增加，因此葉形自幼年期至成熟期皆保橢圓形形態；至於人厭槐葉蘋浮水葉面積增加時長寬比會減少，最後寬度比長度長，葉形由幼年期的橢圓形變成雙耳形等特徵來辨識。

但兩物種構造關係卻常被忽略了，人厭槐葉蘋成熟的浮水葉面積為槐葉蘋的4.6倍，當然氣室數量也比較多，更特別的是人厭槐葉蘋葉上毛被物長到第4節細胞便有類似人類手指關節的構造，可向內彎曲結合成一個打蛋器狀的毛被物，因此排水、載重能力都比槐葉蘋浮水葉叢生分岔的毛被物來得好。人厭槐葉蘋的莖和沈水葉的氣室數量是槐葉蘋的1.75倍及1.28倍，這些先天構造上的優勢，讓兩物種共同生存在一個環境時，人厭槐葉蘋即使在擁擠的生存空間，依然保有平均 $11.6\text{cm}^2/\text{week}$ 的生長率，且其耳形浮水葉葉片左右兩端會向上舉起，略呈折合狀，爭取更多生存空間，將槐葉蘋的葉片壓在水面下，最後槐葉蘋也因此全部死亡，故兩物種的形態、構造與生存競爭能力是有因果關係的。

若能以外部形態再配合構造上最顯著的差異—人厭槐葉蘋莖的維管束呈馬蹄形排列，槐葉蘋則呈圓形排列，則可更準確的區分兩物種。就不會發生如以前科展將外來種當原生種研究，而做出槐葉蘋的有性生殖退化了的錯誤推論。

註：槐葉蘋與金魚藻 (*Ceratophyllum demersum*，生產者)→子子(初級消費者)→蓋斑鬥魚 (*Macropodus opercularis*，次級消費者)→細菌(分解者)→礦物質及含氮物質(接著再回到生產者，繼續循環)

六、槐葉蘋的經營管理

人厭槐葉蘋約在1959年入侵非洲肯亞、尚比亞和辛巴威交界處Kariba湖，最初的一小片族群，到了1962年，其侵占的面積竟廣達 $1,000\text{km}^2$ ，嚴重妨害水庫的生態環境，其他國家地區也逐漸傳出災情。於是許多國家都展開防治工作，防治方法有下列3種：

(一)化學防治法：選用了61種化學藥品，最後僅巴拉刈(Paraquat)有效，但因其成本昂貴且對環境有傷害而放棄。

(二)人工物理防治法：有人工、機械採收及以圍籬圍住等3種方法，皆因抵擋不住人厭槐葉蘋超強的繁殖力而宣告失敗。

(三)生物防治法：生物學家在巴西里約找到吃人厭槐葉蘋的新品種昆蟲(*Cryptobagous salviniae*)，雖未能讓人厭槐葉蘋徹底消失，但已達成共存的平衡狀態。雖然成功，但仍存有影響生態系平衡的疑慮。

反觀槐葉蘋，除了野外生育環境被污染外，人厭槐葉蘋之強勢競爭生存空間，已使它達到嚴重瀕臨滅絕的地步，我們想讓它能成為庭園的一員。於是我們以適合槐葉蘋生存環境因子為基礎與節能理念來規劃一個生態缸，並可美化環境。首先以一般家庭很容易取得的自來水，配合自製的過濾器（內含竹碳粒pH 9-9.5），來降低自來水的含氯量，讓水質能符合槐葉蘋所需(pH 6.5-8)，並利用鐵線蕨(*Adiantum capillus-veneris*)營造遮蔭的效果(遮蔭度58.33%，平均光照度4587.5 LUX)，再配合完整生態食物鏈^註，結合成一個完善的生態缸，如此即可達到槐葉蘋的利用。