

那些年我們 認不出來的鳳尾蕨 ——傅氏鳳尾蕨群

The brake ferns used to be difficult for
identification—*Pteris fauriei* group

趙怡姍 Yi-Shan Chao |

國立臺灣師範大學生命科學專業學院副教授
pteridaceae@gmail.com

黃曜謀 Yao-Moan Huang |

行政院農業委員會林業試驗所植物園組特聘研究員

呂碧鳳 Pi-Fong Lu |

臺灣植物分類學會監事

前言

傅氏鳳尾蕨(*Pteris fauriei* Hieron.)是德國植物學家Georg Hans Emmo Wolfgang Hieronymus博士根據法國神父Urbain Jean Faurie在臺灣北部採集的標本，於1914年所發表物種，發表時根據形態大小分為兩個變種，傅氏鳳尾蕨為承名變種*Pteris fauriei* var. *fauriei*，種小名「*fauriei*」是Dr. Hieronymus推崇採集者Faurie的貢獻而命名。而海岸鳳尾蕨當時使用的學名是*Pteris fauriei* var. *minor*，變種名「*minor*」指的是它的體型較小。Faurie是臺灣植物研究史上重要的採集者，他在1903年來到臺灣，於1913–1915年在臺灣進行大規模採集。

► 傅氏鳳尾蕨在傅氏鳳尾蕨群中個體大型，生長於林緣處。
(趙怡姍 攝)



海岸鳳尾蕨葉革質，在傅氏鳳尾蕨群中具最厚的羽片，全光照環境。(趙怡姍 攝)

傅氏鳳尾蕨群是指一群和傅氏鳳尾蕨在葉片形態上相近且同為二回羽裂的鳳尾蕨，彼此形態上又有一些差異，鑑定上時有困難，分布臺灣的還有烏來鳳尾蕨和有刺鳳尾蕨等10種(詳表1)。研究之初在日本地區分布著比臺灣更多的近似物種，日本國立科學博物館(National Museum of Nature and Science)的海老原淳(Atsushi Ebihara)博士對這個議題很有興趣，於是展開跨國合作研究，以臺灣和日本地區為樣本採集主軸，後來陸續增加中國和東南亞地區樣本。研究一開始，羽軸旁有著近三角形或弧形脈的阿里山鳳尾蕨和弧脈鳳尾

蕨，形態上跟大部分的傅氏鳳尾蕨群其實是較不相像，而沒有列入，只是因為一些形態中間型難以鑑別，額外納入研究對象，卻意外發現它們和傅氏鳳尾蕨群之間也存在雜交關係。

本文整理十餘年來研究成果，以精要的方式介紹傅氏鳳尾蕨群的重要研究成果和演化故事，將這些植物介紹給廣大的植物愛好者，回應在研究進行當中，許多朋友與公民科學家的提問與大力協助，讓大家能更容易地認識及方便鑑定臺灣的傅氏鳳尾蕨群植物。

表1. 傅氏鳳尾蕨群包含物種及分布

中名	學名	地理分布
阿里山鳳尾蕨	<i>Pteris arisanensis</i> Tagawa	亞洲
南臺灣鳳尾蕨*	<i>Pteris austrotaiwanensis</i> Y.S.Chao	臺灣特有種
弧脈鳳尾蕨*	<i>Pteris biaurita</i> L.	亞洲、中南美洲
(無中名)	<i>Pteris boninensis</i> H.Ohba	日本特有種
(無中名)	<i>Pteris confusa</i> T.G.Walker	印度半島
傅氏鳳尾蕨*	<i>Pteris fauriei</i>	日本、臺灣
無柄鳳尾蕨*	<i>Pteris kawabatae</i> Sa.Kurata	中國、日本、臺灣
平羽鳳尾蕨	<i>Pteris kiuschiuensis</i> Hieron. var. <i>kiuschiuensis</i>	中國、日本
尾頭鳳尾蕨	<i>Pteris oshimensis</i> var. <i>paraemeiensis</i> Ching ex Ching et S.H.Wu	中國(需進一步研究) ¹
寬羽鳳尾蕨*	<i>Pteris latipinna</i> Y.S.Chao & W.L.Chiou	東亞
(無中名)	<i>Pteris laurisilvicola</i> Sa.Kurata	日本特有種
海岸鳳尾蕨*	<i>Pteris minor</i> (Hieron.) Y.S.Chao	日本、臺灣
(無中名)	<i>Pteris natiensis</i> Tagawa	日本特有種
斜羽鳳尾蕨	<i>Pteris oshimensis</i> Hieron. var. <i>oshimensis</i>	日本
華中鳳尾蕨	<i>Pteris kiuschiuensis</i> var. <i>centrochinensis</i> Ching & S.H.Wu	中國(需進一步研究) ²
擬烏來鳳尾蕨*	<i>Pteris pseudowulaiensis</i> Y.S.Chao	中國、臺灣
(無中名)	<i>Pteris satsumana</i> Sa.Kurata	日本特有種
有刺鳳尾蕨*	<i>Pteris setulosocostulata</i> Hayata	亞洲
(無中名)	<i>Pteris yakuinsularis</i> Sa.Kurata	日本(需進一步研究) ³
烏來鳳尾蕨*	<i>Pteris wulaiensis</i> C.M.Kuo	日本、臺灣

註：*為臺灣有分布的物種；^{1,2}已知標本數少，形態不明確，³模式標本葉片可能未完全成熟，形態不明確。

問題一

傅氏鳳尾蕨群的研究包括哪些物種？

研究主要在東亞地區，也就是傅氏鳳尾蕨群主要分布的地方，目前的研究結果中，確認了18個種，以學名排列介紹如表1，本文的重心放在臺灣分布的物種。

問題二

因為這個研究，鳳尾蕨物種分類上有什麼更新？

截至目前東亞傅氏鳳尾蕨群的研究，釐清3個物種的地理分布，發表3個新種，並有數個物種進行分類處理。首先是阿里山鳳尾蕨，過去被誤認為三角脈鳳尾蕨(*P. linearis*，分布非洲與中南美洲)，其實兩者的脈形不同，前者的羽片中軸的側脈沒有真正連結成封閉的三角形，三角脈鳳尾蕨的側脈連結形成封閉的三角形(Chao *et al.* 2013)，後來也證實兩者在DNA特徵上亦不同(Chao *et al.* 2022)。第二是無柄鳳尾蕨原來為日本特有，在臺灣北部為新分布地，其特色是羽片與葉中軸垂直，羽片無柄，偶爾羽片直接連接在葉中軸上(Chao *et al.* 2013)。

第一個發表的新種是2017年發表的寬羽鳳尾蕨(Chao *et al.* 2017)，它的特別之處是羽片很寬，比已知傅氏鳳尾蕨群的所有物種更寬。更重要的是整個傅氏鳳尾蕨群有超過一半的雜交物種以寬羽鳳尾蕨為親本，堪稱最重要的親本，其中又以作為父本居多。原本以為是臺灣特有種，後來我們也陸續在中國的廣東及越南發現(Chao *et al.* 2021; Chen *et al.* 2020)。



A. 無柄鳳尾蕨的羽片無柄，幾乎垂直葉中軸，下延羽片一對。(呂碧鳳 攝)
B. 寬羽鳳尾蕨具有傅氏鳳尾蕨群中個體大型，有最寬的羽片，生長於遮蔭的林下。(趙怡姍 攝)
C. 南臺灣鳳尾蕨在傅氏鳳尾蕨群中個體偏小型，葉片灰綠色。(趙怡姍 攝)



- A. 有刺鳳尾蕨的羽片無柄，幾乎垂直葉中軸，下延羽片二對以上，小羽片先端圓。(呂碧鳳 攝)
- B. 阿里山鳳尾蕨羽片裂至3/4。(趙怡嫻 攝)
- C. 弧脈鳳尾蕨的葉片略皺不平整狀，羽片裂至2/3。(趙怡嫻 攝)
- D. 烏來鳳尾蕨在傅氏鳳尾蕨群中個體偏小型，小羽片先端圓。(呂碧鳳 攝)



第二個新種是2021年發表的南臺灣鳳尾蕨 (Chao *et al.* 2021)，它是一個中小型的鳳尾蕨，係由林業試驗所張藝翰先生和吳維修先生於壽山國家自然公園首度發現，當時鑑定為烏來鳳尾蕨。它和寬羽鳳尾蕨一樣具有較少的羽片數，但體型明顯小很多，羽片呈現較暗的綠色。若就地理分布，寬羽鳳尾蕨在臺灣的分布以北部為主(不含東北部)，最南至南投，而南臺灣鳳尾蕨只有在高雄屏東分布，是臺灣特有種。

第三個新種是2021年和南臺灣鳳尾蕨同時發表的擬烏來鳳尾蕨(Chao *et al.* 2021)，並且發現烏來鳳尾蕨在日本的新紀錄。發表擬烏來鳳尾蕨的原因，源自於過去大家對烏來鳳尾蕨的錯誤鑑定，真正的烏來鳳尾蕨，是中小型

▲ 擬烏來鳳尾蕨在傅氏鳳尾蕨群中個體中型，葉片綠色。
(呂碧鳳 攝)

鳳尾蕨，具有較小的小羽片，羽片基部小羽片縮小，小羽片先端圓，明顯四稜的葉柄，族群非常的少。過去大家錯誤鑑定為烏來鳳尾蕨的擬烏來鳳尾蕨，相對地植株與小羽片較為大型，約為烏來鳳尾蕨兩倍高，小羽片先端鈍、具圓形切面葉柄，族群相對較多，分布在臺灣北部。

另外因為釐清了海岸鳳尾蕨是傅氏鳳尾蕨的親本，我們將海岸鳳尾蕨由變種提升為種階層。細節在下面的提問中進一步說明。

問題三

為什麼傅氏鳳尾蕨群裡面的植物都長得這麼像？

傅氏鳳尾蕨群是由數個親本的物種，發生許多次的雜交事件而產生許多雜交子代，構成的一個由網狀演化起源的類群(Chao *et al.* 2022)。裡面有許多親本已經消失了(也可能數量很少沒找到)，現已知的親本包括阿里山鳳尾蕨、弧脈鳳尾蕨、*P. boninensis*、寬羽鳳尾蕨、海岸鳳尾蕨、斜羽鳳尾蕨、烏來鳳尾蕨等7種。大部分物種的親本和雜交子代難從形態予以區分，所以目前都使用相同的學名，包括阿里山鳳尾蕨、弧脈鳳尾蕨、*P. boninensis*、斜羽鳳尾蕨、烏來鳳尾蕨，其他可區分的物種分述於下。

在18個確認的物種中，基於形態和分子特徵的研究，我們確認了11個物種都是雜交起源，其中，傅氏鳳尾蕨就是一個雜交種，它的母本是海岸鳳尾蕨，父本是寬羽鳳尾蕨。基於這個原因，我們將海岸鳳尾蕨由原本的變種階層*Pteris fauriei* var. *minor*，提升為一個種*Pteris minor*，意指海岸鳳尾蕨和傅氏鳳尾蕨為兩個不同的物種。這三個物種有一個很特別的棲地分化現象(Huang *et al.* 2007)。在生物學上，棲地分化是與物種種化相關的重要機制，寬羽鳳尾蕨是生活在相當遮蔭的林下，而海岸鳳尾蕨是生活在全光照的海邊，傅氏鳳尾蕨介於兩者之間，在林道的半遮蔭環境，呈現雜交中間型，即雜交機制與棲地偏好的分化相關。

整個傅氏鳳尾蕨群是怎麼演化出來的呢？推測這一群鳳尾蕨在剛開始分化時，只有少數幾個物種，物種之間親緣關係近，生殖隔離不

明顯而容易有雜交發生，產生了許多的雜交子代，隨著時間推演，這些植物受到不同的天擇壓力，部分的親本或雜交子代消失，最後留下的就成為現在看到的傅氏鳳尾蕨群。

問題四

烏來鳳尾蕨是雜交起源嗎？

烏來鳳尾蕨發表的時候，就推測它是一個雜交起源的物種，其中一個親本為長柄鳳尾蕨(Kuo 1989)。我們的研究結果證實臺灣的烏來鳳尾蕨是雜交起源，但日本產的烏來鳳尾蕨不是雜交，而為臺灣產的父本，母本仍未知(Chao *et al.* 2022)。也因為這個研究的發現，再一次釐清烏來鳳尾蕨的形態，而發現在日本地區，其實有著比臺灣數量明顯多且穩定的族群(Ebihara *et al.* 2022)，所以烏來鳳尾蕨不再是臺灣特有種。另外，DNA證據證實長柄鳳尾蕨不是烏來鳳尾蕨親本，長柄鳳尾蕨與傅氏鳳尾蕨群的植物親緣關係很遠。

擬烏來鳳尾蕨的發表，同時也釐清了一個分類問題，在中國被鑑定為斜羽鳳尾蕨的植物標本，其實有很大的部分是擬烏來鳳尾蕨，這些擬烏來鳳尾蕨裡，有些個體的母本就是日本產的烏來鳳尾蕨。

問題五

阿里山鳳尾蕨是不是由弧脈鳳尾蕨和傅氏鳳尾蕨雜交來的？

阿里山鳳尾蕨的脈沒有像弧脈鳳尾蕨那樣連起來，但呈現幾乎連起來的三角形的形態，而被認為是弧脈鳳尾蕨和傅氏鳳尾蕨的中間型。其實阿里山鳳尾蕨跟弧脈鳳尾蕨都可以作



傅氏鳳尾蕨。(趙怡嫻 攝)

為親本，也都是一些雜交個體，在形態上不容易區分，鑑定上脈沒有連起來就稱為阿里山鳳尾蕨，連起來的就歸為弧脈鳳尾蕨。親本的個體在生育地的偏好不同，阿里山鳳尾蕨分布在海拔1,000m以上，而弧脈鳳尾蕨是低於海拔1,000m。有趣的是它們兩者的確會雜交，雜交種可以分布從低海拔到高海拔，也就是說，這些雜交種獲得了更好的環境適應能力。它們以阿里山鳳尾蕨和弧脈鳳尾蕨互為母本或父本(Chao *et al.* 2022)，但無論誰作為母本，所有的雜交子代都有弧脈，只是弧脈的形態較真正的親本弧脈鳳尾蕨不明顯，這種差異在野外很難確認。

事實上臺灣並沒有真正的親本弧脈鳳尾蕨，而都是雜交個體，哥斯大黎加、中國和東南亞地區，都有親本的弧脈鳳尾蕨。弧脈鳳尾蕨的分布非常地廣，模式標本採集地是中美洲，可能是牙買加一帶，研究中取樣到哥斯大黎加的樣本。目前這種雜交的弧脈鳳尾蕨只

分布在臺灣，過去臺灣曾經有另外一個學名發表，日本學者中原源治(Genji Nakahara)採自新威庄(今高雄六龜一帶)，由早田文藏(Bunzo Hayata)發表為*Pteris flavicaulis* Hayata，種小名取其葉片顏色偏黃的特徵。

值得一提的是，阿里山和弧脈都會跟寬羽鳳尾蕨雜交，雜交出來的子代長得像阿里山或弧脈鳳尾蕨，而不會像寬羽鳳尾蕨。

問題六

現在還有雜交持續中嗎？以後會不會有越來越多的傅氏鳳尾蕨群的新種呢？

蕨類有一個特殊的無性生殖現象，稱為無配生殖(apogamy)，蕨類的配子體不經由有性生殖而產生孢子體，沒有正常的藏卵器，但有機會產生正常的藏精器和沒有減數分裂的二倍體精子。學術界推論這些精子有機會和有性生殖的有減數分裂的卵子結合，產生三倍體的後代，也就是說，行無配生殖的蕨類有機會和行有性生殖的蕨類產生三倍體的雜交子代。比如推論三倍體的傅氏鳳尾蕨，就是由其父本是無配生殖的寬羽鳳尾蕨，精子是二倍體，以及母本是行有性生殖的海岸鳳尾蕨，卵子是單倍體而來， $2n + 1n = 3n$ 。

就目前發現的7個親本當中，只有*P. boninensis*、海岸鳳尾蕨和斜羽鳳尾蕨三個種具有有性生殖，如果認為雜交只能透過有性生殖產生，那麼這三個種目前分布的地方只有*P. boninensis*和海岸鳳尾蕨分布地比較近，其他物種要產生雜交的機會是很低的。如果考慮無配生殖蕨類還是可能成為父本的話，有上面提及的三個種作為母本，的確還有機會產生新的雜交種。



海岸鳳尾蕨，攝於基隆八斗子。(趙怡姍 攝)

問題七

可以從雜交種的外部形態，推測出它的親本是誰嗎？

在傅氏鳳尾蕨群是有機會的，研究中掌握到親本的一些特殊的形態，可以在子代上面發現。臺灣最好的例子就是傅氏鳳尾蕨本身，它有來自於父本寬羽鳳尾蕨比較大的個體和比較寬的羽片，也有來自於母本海岸鳳尾蕨羽片對數多的特色。

另外有一個物種在本文中尚未提及，就是有刺鳳尾蕨。有刺鳳尾蕨也是一個雜交種，有一個樣本的父本是日本產的烏來鳳尾蕨，母本未知。但這個母本提供了很特別的特徵，包括羽片無柄、羽片幾乎等寬而且向上彎。這些特徵也發現在無柄鳳尾蕨和平羽鳳尾蕨，DNA的親緣關係分析支持這三個雜交種的確有相同的一個親本。

問題八

這些物種看起來很像，如何鑑定呢？

研究中所界定的18個種，有10種分布在臺灣，包括阿里山鳳尾蕨、南臺灣鳳尾蕨、弧脈鳳尾蕨、傅氏鳳尾蕨、無柄鳳尾蕨、寬羽鳳尾蕨、海岸鳳尾蕨、擬烏來鳳尾蕨、有刺鳳尾

蕨、烏來鳳尾蕨，可以從葉的質地、顏色、形狀，羽片寬度，小羽片形狀，脈形，以及葉柄切面的形狀等等加以區分。以下就這些物種的形態列出照片，並提供它們的檢索表。

臺灣產傅氏鳳尾蕨群檢索表

1. 葉革質·····	海岸鳳尾蕨
1. 葉紙質或草質·····	2
2. 基部羽片下延羽片多於1對·····	3
3. 小羽片鐮刀狀，先端鈍·····	傅氏鳳尾蕨
3. 小羽片長橢圓，先端圓·····	有刺鳳尾蕨
2. 基部羽片下延羽片1對·····	4
4. 營養葉披針形，長寬比約3:2·····	5
5. 羽片軸側脈呈弧脈·····	弧脈鳳尾蕨
5. 游離脈·····	6
6. 羽片裂至3/4，羽片軸側脈幾乎連成三角形，但未連結·····	阿里山鳳尾蕨
6. 羽片裂至底，羽片軸側脈未能連成三角形·····	7
7. 葉柄切面圓，綠；羽片基部小羽片最大；小羽片先端鈍·····	擬烏來鳳尾蕨
7. 葉柄切面四稜，常紅；羽片基部小羽片縮小；小羽片先端圓·····	烏來鳳尾蕨
4. 營養葉寬卵形，長寬比約5:4·····	8
8. 羽片與葉中軸垂直·····	無柄鳳尾蕨
8. 羽片斜上與葉中軸不垂直·····	9
9. 葉身綠色；羽片寬 > 3.5 cm；分布南投以北·····	寬羽鳳尾蕨
9. 葉身暗綠色；羽片寬 < 3 cm；分布高雄屏東·····	南臺灣鳳尾蕨

傅氏鳳尾蕨群的起源來自於多起雜交事件，物種間形態相似但演化起源有異。臺灣地區可做為親本的物種包括阿里山鳳尾蕨、寬羽鳳尾蕨、海岸鳳尾蕨，而雜交起源的物種阿里山鳳尾蕨、南臺灣鳳尾蕨、弧脈鳳尾蕨、傅氏

鳳尾蕨、無柄鳳尾蕨、擬烏來鳳尾蕨、有刺鳳尾蕨、烏來鳳尾蕨為雜交起源。藉著傅氏鳳尾蕨群的演化故事，揭示了雜交機制在蕨類物種種化及多樣性中扮演重要角色。

