

# 臺灣五種桫欏科植物之物候

李沛軒<sup>1</sup> 邱文良<sup>2</sup> 黃曜謀<sup>3</sup>

## 一、前言

桫欏科(Cyatheaceae)是古老起源的蕨類植物，多分布於熱帶至亞熱帶地區。一般認為生長在四季氣候無明顯變化的植物，應該不具有明顯的物候現象。然而經由彙整前人文獻及筆者們野外調查的資料，卻發現生長在熱帶及亞熱帶常綠闊葉林的桫欏科植物，具有某一程度的物候特性，不僅推翻了既有的想法，也同時意謂著我們對熱帶及亞熱帶地區蕨類的生態研究仍有一段長遠的路要走。

## 二、蕨類物候學之研究歷史

物候學係研究自然環境中動、植物受內在因子(基因、激素、生理時鐘等)或外在因素(環境因子，主要是降水量、氣溫、光照週期或其他綜合因子)影響而出現的季節性現象。其目的是瞭解生物在自然季節中的變化規律，多用於農業生產和科學研究。物候學的研究歷史甚早，中國最早的物候記載見於西元前一千年以前的《詩經·豳風·七月》，描述農民生活中蟲鳥植栽的歲時變化，而流傳二千多年的二十四節氣，其中驚蟄、清明、小滿、芒種則反應季節與農作

筆筒樹為臺灣低海拔森林裡最常見的大型樹蕨。(黃曜謀 攝)

<sup>1,2,3</sup> 林業試驗所助理研究員、副研究員兼組長、特聘研究員(通訊作者)

物的生長現象；在歐洲，古希臘時代的雅典人曾編製用於農業的物候曆；亞洲的日本自西元812年開始，斷續地記錄了櫻花開花時期，累積千百年來的資料，日本氣象廳甚至每年提供日本各地櫻花盛開的日期預測。相較於農業作物及觀賞性開花植物，蕨類的物候觀察起步甚晚，直至1930年代方有蕨類學者開始描述熱帶地區蕨類的季節性變化，但是系統性的研究則始於1970年代，主要針對溫帶地區蕨類植物的孢子成熟與釋放時間進行觀察，並比較各個物種於不同海拔、環境、季節與氣候所呈現之差異現象，分析植株產生孢子的週期性與各項氣候因子之間的相關性。

蕨類物候重要觀察項目包括：抽發新葉、展葉、枯萎、孢子成熟與發散等過程。生長在溫帶地區或乾濕變化明顯熱帶地區的蕨類植物，大多在春天來臨或雨季初期開始抽發新葉，孢子則集中在生長季末期成熟，當生長季結束氣溫降至冰點以下或是乾旱來臨時，葉片陸續枯萎，植株開始進入休眠狀態；然而，潮濕的熱帶地區因終年雨水豐沛及高溫，造成人們（包括早期的蕨類學家在內）誤以為生長在這樣環境的蕨類並不具有明顯的四季變化。直至1938年Holttum報導馬來地區的熱帶蕨類物候後，才喚醒人們對熱帶蕨類物候的關注。1980年代起，熱帶蕨類物候調查興起，研究地點遍及哥斯大黎加、波多黎各、墨西哥、巴西、夏威夷群島、斐濟與臺灣。其中桫欏科植物生活在潮濕熱帶森林之中，其高大的身影緊緊抓住研究者的目光，讓樹蕨類的物候研究遠遠超過其他類群的蕨類。

### 三、臺灣桫欏科物候

關於臺灣廣義蕨類植物的第1篇物候研究報告在1981年出版（黃淑芳 臺灣水韭的孢子生長及配子生成），至今，已有近10篇有關蕨類物候報告陸續出爐，其中述及桫欏科物種之報告計有4篇。臺灣原生桫欏科（樹蕨科）計有7種，其中除了蘭嶼筆筒樹（*Cyathea feniensis*）及南洋桫欏（*Cyathea loheri*）以外，其餘物種均已陸續完成物候調查報告，以下為各物種的物候介紹。

#### （一）筆筒樹 [*Cyathea lepifera* (J. Sm.)

Copel.]

臺灣第1篇樹蕨類物候報告：蘇澳地區筆筒樹物候學之研究，1995年由應紹舜與黃曜謀共同發表，針對臺灣最高大的樹蕨類——筆筒樹進行為期一年的物候生態調查，該研究指出在宜蘭蘇澳地區筆筒樹惟有當莖的長（高）度超過1.75m以上才具生產孢子之能力；7-9月時孢子（囊）成熟；植株越高大時葉片數、葉片大小及高度生長亦隨之增加，但植株超過某一高度時，生長就趨於減緩或衰退，可惜在調查期間受到颱風影響，葉片嚴重折損，無法獲悉葉片壽命。直至1997-2000年筆者們在宜蘭福山植物園進行調查分析，才知道筆筒樹葉片平均壽命7.5個月，其中營養葉平均壽命略較孕性葉長，但未達顯著差異；陳益明與張昕禮在2006年發表一篇有關臺北動物園內筆筒樹物候調查的研究報告，結果顯示葉片平均壽命7-8個月（孕性葉與營養葉一併列入計算）；孕性葉在6月中旬開始釋出成熟孢子，6-8月為高峰期，與1995年所發表的蘇澳地區筆筒樹物候資料相似；陳益明與張昕禮進一步分析資料後，發





現一年四季筆筒樹均有抽發新葉與葉片老化脫落的情形發生，除了夏季受到颱風吹襲所影響，其餘三季葉片抽發新葉數量均高於脫落量。

## (二) 臺灣桫欏 (*Cyathea spinulosa* Wall ex Hook.)

臺灣桫欏是臺灣另一常見的大型樹蕨，莖高類似筆筒樹，可達3m以上，雖有時可見兩種大型樹蕨並列生長，但臺灣桫欏耐低溫及適應低光度之能力似乎較筆筒樹為優。根據宜蘭福山植物園地區的調查資料顯示，植株在較寒冷的月份(2-3月)抽發新孕性葉，而在較溫暖的5-8月抽發新營養葉。孕性葉從抽發、伸展到孢子囊成熟約需2.7個月，而孢子囊從成熟到完全釋放孢子結束約需2.2個月。換言之，臺灣桫欏是在較炎熱且潮濕的7-9月份釋放孢子。本種孕性葉平均壽命(6.6個月)明顯短於營養葉(8個月)，幾乎與筆筒樹葉片壽命並無二致，相較於林下生長的臺灣樹蕨(*Cyathea metteniana*)、鬼桫欏(*Cyathea podophylla*)及韓氏桫欏(*Cyathea hancockii*)，本種的葉片壽命較短，約為這三種的 $1/4-1/2$ 。日本Nagano與Suzuki兩位學者(2007)推測本種葉片壽命短是由於莖快速生長導致葉片替換率高的結果。

## (三) 鬼桫欏 [*Cyathea podophylla* (Hook.) Copel.]

鬼桫欏是臺灣森林內常見的灌木狀樹蕨，莖高通常在2m以內，本種物候有臺北陽明山區(七星山)與宜蘭福山植物園地區的調查資料可供比較。陽明山區植株孕性葉的抽

左上圖：鬼桫欏新葉時呈捲旋狀。(黃曜謀 攝)

左下圖：臺灣樹蕨成熟葉片呈闊三角形。(黃曜謀 攝)

發新葉期較早，大約是11月至隔年5月，而宜蘭福山植物園地區的植株則集中於2月至5月發生。孢子成熟與發散期，兩地區相差不多，以7–10月為高峰期。在葉片平均壽命方面，陽明山區植株不論是孕性葉或營養葉之壽命(26.6個月、28.3個月)均略高於宜蘭福山植物園的植株(26.1個月、25.8個月)，然在統計上兩地植株並未達顯著差異。由宜蘭福山植物園或臺北陽明山紀錄資料進一步發現，鬼桫欏不論是孕性葉或營養葉之枯萎並未明顯集中在特定月份。

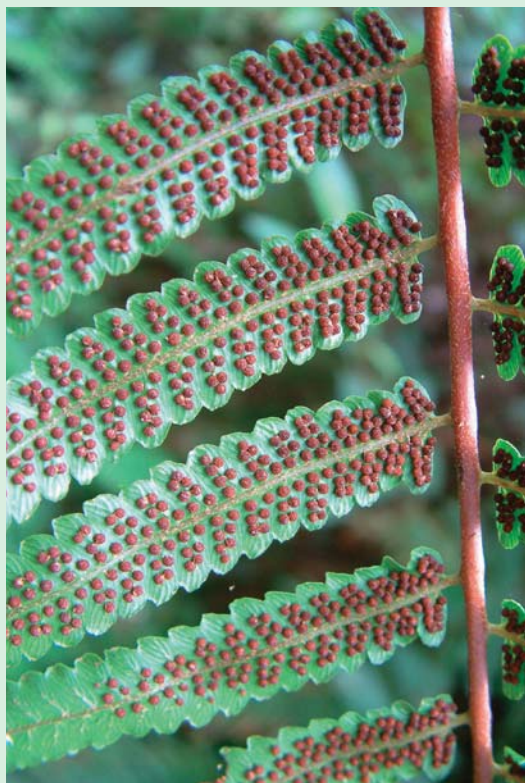
#### (四) 臺灣樹蕨 [*Cyathea metteniana* (Hance)

C. Chr. ex Tard.-Blot]

臺灣樹蕨雖名中帶有「樹」這個字，但少有莖高度超過50cm的植株，不過葉片長40–100cm，看似大型草本植物。根據臺北陽明山地區的調查資料顯示，本種不論孕性葉或營養葉大都抽發於上半年(1–6月)。孢子囊集中於6–8月成熟，孢子囊從成熟到釋放孢子結束約需4.3個月，約是臺灣桫欏(平均1.4個月)的3倍，較韓氏桫欏(平均4.6個月)則略短一些。雖然臺灣樹蕨孕性葉及營養葉輪廓看起來極為相似，即所謂的「同型葉」，然而，臺灣樹蕨的孕性葉在長度及寬度均明顯大於營養葉。在葉片平均壽命方面，營養葉(平均21.2個月)略高於孕性葉(平均19.5個月)，然兩者並未達顯著差異。

#### (五) 韓氏桫欏 (*Cyathea hancockii* Copel.)

韓氏桫欏具匍匐短莖，莖長少有超過20cm，是臺灣原生桫欏科成員當中身材最為迷你的一員。根據在台北陽明山的調查，本



右上圖：韓氏桫欏成熟葉片呈披針形。(黃曜謀 攝)

右下圖：鬼桫欏剛成熟孢子囊群呈飽滿圓球狀。

(黃曜謀 攝)



種孕性葉集中抽發於12月至隔年4月，營養葉幾乎一年當中各月份均有抽發新葉現象，3-8月是高峰期。孢子成熟集中於7-8月份，並於當年12月至隔年1月份釋放完畢，孢子囊從成熟到完全釋出孢子需4.6個月，與前述幾種相較之下，是最為久長的一種（註：臺灣樹蕨4.3個月、臺灣桫欏2.2個月、筆筒樹1.6個月、鬼桫欏1.4個月）。孕性葉之長度及寬度均明顯大於營養葉。本種孕性葉及營養葉平均壽命分別為15.9個月及15個月。

#### 四、結語

臺灣產的桫欏科植物，有別於溫帶地區冬枯性蕨類的一次開葉型(flush leaf-emergence type)物候現象，而是屬於漸續開葉型(successive leaf-emergence type)物候表現。上述物種之大多數孕性葉產生於較冷涼的月份，即冬季或冬轉春之際；而營養葉產生於較溫熱的月份，如春轉夏或夏季。大部分葉片於春至秋季達到完全開展的階段，而葉子枯萎期則較不一定。以東北部福山植物園地區蕨類物候為例，葉枯萎與溫度有顯著正相關；而北部七星山地區的樹蕨物候，不同種類則有不同的葉枯時期，至於抽發新葉、展葉及枯葉的生理調控機制，尚未明瞭。孢子成熟期與溫度呈現非常明顯的正相關，絕大部分孢子成熟於6-8月份；孢子成熟後，釋放期長短因種而異。以上可知，臺灣北部與東北部的樹蕨類葉片物候與溫度大都呈現顯著相關，而與降水量較無關係，或許是該地區乾濕季不明顯，全年濕度高，較不會構成生長（如：抽發新葉及展葉）的限制因子。葉片壽命長短各種類不一，

生長高大的臺灣桫欏與筆筒樹的葉片壽命最短，鬼桫欏的葉壽命最長。根據野外觀察，葉片在還未抽發新葉前即決定未來是孕性葉或營養葉，孢子囊群不會於葉片展開後才開始發育，若是孕性葉，葉片初展即可發現發育中的孢子囊群；若是營養葉，葉片則永遠不會產生孢子；值得注意的是，釋放孢子後的孕性葉不會再產生新的孢子(囊)。

蕨類的物候資料，是讓我們瞭解其生活史、生殖與生長季節等的最基本資訊，可應用於分類學、個體、族群與生態學等領域的探討。首先，因不同氣候環境所產生的物候差異，可能形成生殖上的時間隔離，甚至導致物種的分化。其次，如果能適當掌握孢子成熟與發散季節，即可採收到最佳品質的孢子，提供區外繁殖與保育的材料。最後，季節性與週期性的變化機制，提供了環境監測與經營管理所需的注意事項；長期與連續性的物候調查監測，更可應用在全球氣候變遷研究，藉以觀察全球暖化與長期氣候變化對於地區性物種物候之影響。有關前面所述的樹蕨類植物物候，研究地區侷限於臺灣北部與東北部地區，氣候類型偏向於亞熱帶雨林型，終年潮濕多雨，該類植物並非僅分布於此，臺灣中南部與東部地區亦有大量分布，尤其是筆筒樹、臺灣桫欏與鬼桫欏等種類，它們的物候現象也許會有所不同。以鬼桫欏為例，北部與東北部即呈現不同的物候表現。因此，未來對蕨類物候的探討，仍有待進行不同氣候區的研究，比較其差異，瞭解物種於相異氣候區的適應能力。