

植物系統分類學的歷史沿革、趨勢及展望

◎林業試驗所植物園組·張藝翰 (changii0331@tfri.gov.tw)、邱文良

生命科學的研究起源於分類工作，且奠基於分類學(taxonomy)！依據自持之衡量標準，對於不同物件加以分門別類，應該是人類的天性之一；因此，分類學恐怕是生命科學中歷史最悠久的學科，可追溯至史前時代。早期人類對於植物的區分，不外乎以其外在可見之習性(如喬木、灌木、藤本、草本、生命週期之長短、花部之有無、棲地環境之偏好…等)與使用之目的(食用、藥用、毒性，或其它實用價值…等；這方面的分類知識又稱為「民俗分類學」)將植物予以歸類；此一時期，若依美國勞倫斯(G.H.M. Lawrence) 1955年的見解，係為「植物習性分類時期」，在18世紀初以前的植物分類體系，都屬於這類型的。

隨著時序的緩進，人類對於植物的相關知識也逐漸地增加，在16~18世紀初期，觀察的面向開始從粗放的表象與實用功能之區分，轉趨為細部構造(尤其是花部)之形態異同。在這個時代裡，因著歐洲工業革命後資本主義暨帝國主義的擴張，世界各地千奇百怪但實用功能未明的大量植物標本，有如排山倒海般湧入歐洲並衝擊著當時的博物學家。為了方便歸類之人為目的，博物學家們開始發展出利用單一或極少的形態特徵(如花部雄蕊之形態、著生位置與數目)作為分類的標準，未能考慮其親緣關係、整體形態相似性及異源趨同演化現象，所以這個時期便被稱為「人為分類時期」；林奈(C. Linnaeus)便是這時期最具代表性的人物，其所創制之層級分類系統與二名法，直至今日仍為世人沿

用。然而，林奈自己也了解此類植物分類系統的限制與不合理，因此建議後學們應對植物更充分了解後再進行自然的歸群。

約莫18世紀初至19世紀中葉，分類學者們逐漸揚棄人為分類系統，改以形態上的整體相似性進行分類，其方法主要是盡可能使用最多的形態特徵，並依特徵相同(或相似)數目之多寡做為分類根據，方符自然原則；因此，這時期便稱為「自然分類時期」。在這個時代，由於光學顯微鏡逐漸廣泛地被推廣使用，植物解剖學因此開始發展，也開始為植物分類學家所應用；再者，學者們逐漸意識到在眾多可運用的植物形態特徵裡，某些特徵之型式或有無，明顯地重要許多，權重(weight)之觀念隨之萌生。特徵權重的觀念十分重要，因為當學者所重視的特徵不同時，其後續發展而出的分類體系也將南轅北轍；20世紀才興起的數值分類學(numerical taxonomy)便是受這樣的觀念影響所發展出來的一門學問。

自19世紀中葉達爾文(C. Darwin)提出蘊含生物演化觀念的天擇學說後，植物分類即進入了「演化系統分類時期」，直到今時；而植物分類學也因著親緣演化之譜系關係(phylogeny；可解讀為物種分化的歷史)及生物地理學(biogeography)等觀念的引入，逐漸擴充演變(不是取代)成一門涵蓋範疇更為全面的科學，即本文的主角「植物系統分類學(plant systematics)」。演化系統分類和先前的自然分類其實是一脈相承的，其分類觀念上的差異僅在於認為「種(species)」並非固定不變，而是由具有變異的族群所組成，且會隨

時間與空間之更迭而改變。此時導入的物種演化觀念，對於爾後整個生命科學甚至社會科學都造成極為重大的影響。當植物分類學者開始將這樣的觀念融入分類體系後，所呈現者不再僅是一群群經過分門別類、彼此毫無關連的「產物」，而是在各分類群之間有著演化先後的排序或是代表彼此親緣遠近の間距；同時，分類群(taxon)的觀念也逐漸延展成為系群(lineage)。

系統分類學其實是一門綜合的科學，在達爾文「演化」觀念儼然已成普世價值的年代裡，任何可以提供鑑別分類或親緣演化佐證的工具，無不為用！20世紀以來，隨著知識的累積連結、科技的日益進步、儀器的推陳出新(如電子顯微鏡與電子計算機等)，以及投入人員的增加，使得如考古學(古生物學)、孢粉學、細胞學、胚胎學、化學(含有機化學及生物化學)甚至數學(如多變值統計、離散數學、拓撲學等)，都成為研究植物系統分類學的運用範疇。若再就植物的分布與擴散模式、棲地環境之專一或偏好(這方面的資訊往往可以提供物種異同之暗示)，以及隔離地域種化之機制等方面做考量，則地質學、土壤學、海洋學、氣候學、生物地理學、生態學與遺傳學等，也當為系統學者所應用。然而，無論運用多精密的分析，獲致多精確的結果，在以形態辨識為主軸的分類體系裡，大者如重要特徵的權重選擇、小者如近緣種之區分合併，其結果幾乎仍逃離不了研究者當下之主觀決定，導致不同觀點的分類學者對於同樣的研究標的，有著完全不同的結論，難有妥協空間。諸如此類的分類結果衝突情形，是系統分類學最為人詬病的問題之

一，甚至有其它領域的學者直言這是一門既武斷又落伍的科學！

1980年代，分子生物學之DNA定序因為PCR(聚合酶鏈鎖反應，polymerase chain reaction)技術的突破，學者得以比較DNA序列的異同來作為分類的依據；自此，系統分類學即進入了「分子分類學時代」。分子生物學的發展讓系統分類學家似乎找到了另一片新天地，因為以往用形態特徵來做分類時，常因特徵差異過大或特徵非同源的問題，而無法做跨類群間的比較；但如用DNA序列(A、T、G、C)來鑑定，則此問題即迎刃而解，甚至可運用遺傳距離來推算等分枝演化的時間。分子生物學與分子演化學的風潮，在電子計算機運算速度迅速發展提昇的相乘效應下，短短20年內即席捲全球學界，獨領風騷；其最大優勢在於提供相對客觀的分子證據，逐一釐清了過往在傳統形態分類系統上的一些爭議，同時也提出新的分類體系觀點，使得吾人對於各類群植物之間的親緣關係、演化進程、種化原理及拓殖歷史等方面，有了更深入、更全面的理解，進而更有機會貼近真實的物種演化親緣關係。但別以為系統分類學進入分子時代，就跳脫達爾文演化思想的窠臼。事實上，達爾文學說(嚴格來講，是一個假說)可謂是一個劃時代也是跨時代的勝利觀念，現今系統分類學的發展只不過是換了分子生物學為主要工具，在形態學、細胞學及古生物學等學科的相輔下，持續地為揭開物種起源及演化的神秘面紗而努力。

除了重新架構符合分子親緣演化關係的新分類體系(科以上)外，在低階分類群「屬」的位階方面，DNA分子序列分析工具一方面

對於分子結果結合形態分析均屬同源(單系群的, monophyletic)的「好屬」給予更堅固地支持外, 另一方面分子證據也揭示許多傳統認知之「屬」實際上是多起源(多系群的, polyphyletic; 或駢系群的, paraphyletic)的問題, 同時也提供學者進行拆解、合併或新增之有力證據。在「種」級方面, 藉由DNA分析, 不僅對於許多過往難以處理之複合種群(species complex)提供有力的解套方法, 從中釐清隱藏種(cryptic species)及證明雜交種(hybrid species), 也使吾人對於物種網狀演化(reticulate evolution)、多倍體化(polyploidy)及種化(speciation)等機制有了更深一層的認識。但現今所有的植物「屬」都清楚了嗎? 所有的複合種群都解決了嗎? 「屬」層級的釐清需要「標的屬」與其「近緣屬」下一定比例以上的種級分類群參與分析, 所得結果才比較具有代表性意義; 如果這些屬中有個大屬, 或是分布範圍遍及世界各大洲的話, 那麼樣品取得將是最大的問題。就「種」的層級來看, 除了樣品取得的問題外, 發展具足夠解析能力之DNA標記也是項挑戰; 因為現今常應用的DNA片段, 對於複雜程度較高的複合種群而言, 解析能力並不理想。總之, 目前未獲解決的「屬」級問題尚有很多, 而獲致較完整了解的複合種群則僅九牛一毛, 系統分類學家仍須再加把勁!

究竟以DNA分子技術鑑別形態相似的近緣物種或推測最初擴散的起源(即親緣地理學之範疇)之原理是什麼呢? 簡單地說, 係利用如葉綠體、粒線體及細胞核中某些具功能性的基因組(即所謂的編碼區; coding sequence)或不具功能性、非編碼區的內含子(intron; 又

稱間隔子、間隔序列)等序列片段, 以類似取樣(sampling)而非將所有DNA序列(即全基因序列, whole genome)全盤解碼的方式, 依「親緣關係愈近 - DNA序列片段愈相似」的基本原理進行排序比較, 成了目前學者們最常應用的方法。在實際應用方面, 2002年加拿大學者赫伯特(P. Hebert)發起了所謂「生命條碼計畫(barcode of life, BOL)」, 引起學界廣泛的討論與重視。這個計畫的主旨, 是希望推動全世界系統分類學者們共同參與, 針對每一個已確知的生物種, 建立以2~3個DNA序列片段併合使用, 組成類似貨品條碼之生命條碼資料庫(DNA barcode bank)進行物種鑑定, 俾利所有領域的人士使用。

至於要用何種序列片段組合, 來做為植物界或動物界中通用的辨識條碼呢? 動物學者提出了以粒線體基因片段CO1做為通用辨碼, 辨識能力高達95%以上。植物界方面就比較複雜, 所以可供通用條碼選擇的建議較多, 諸如來自葉綠體的*rbcL+matK*、*rpoCl+rpoB+matK*、*rpoCl+matK+psbA-trnH*, 以及細胞核ITS+葉綠體*psbA-trnH*等等的組合, 只是辨識能力仍然偏低, 約莫70%左右。造成這樣困境的原因除了最基礎的系統分類工作未竟完備之外, 也因植物本質上種間界限(或可視為生殖隔離機制)比動物來的模糊許多, 經常發生雜交及雜交後成功演變為新種等現象, 再加上植物的基因突變機率較大, 突變後之植物仍能存活並繁衍的比率也較高, 導致許多複合種群的自然形成、種群內之基因變異常有連續性的趨勢, 或是同一物種內存在許多變異的亞族群, 使得區辨困難度大幅提高。然而, 生命條碼計畫立意極佳, 雖困難重重, 但

仍是系統分類學者努力繼續奮鬥的目標之一。

二十世紀末資訊網路時代來臨，幾乎所有的資訊(如文字、影像、程式等)都可藉由網際網路傳輸，而雲端科技的應用也使得大量資訊得以儲存及安全備份，並為世界各地的使用者利用電腦設備依需求存取。這樣的科技發展，自然也使得系統分類學進入了網際分類學(cybertaxonomy)時代，學者們可利用各研究機構所建置的網站吸收新知，也可藉由網路蒐尋並獲取所需之文獻報告、實體影像圖檔，以及臘葉標本影像檔(包含相當重要的模式標本)，甚至也可利用網路科學期刊發表論文。前述之生命條碼計畫，如果沒有網際網路的加持，威信會失色泰半。電子植物誌(E-flora)是目前學界正在努力建置的方向之一，不只是生硬的網路電子書爾，即時新增與修改資訊以及互動式檢索表的應用，都將大幅提高植物資訊取得之正確性及物種鑑定上的快速性。電子標本館(E-herbarium)的設立在今時已非新鮮事，許多知名的大標本館均已架設網站供世人使用。然而，全數標本影像之建置、清晰的標本影像(或是提供圖像解析度有別之選項，供使用者選擇)、完備的採集資訊、館藏模式標本之發表文獻提供、明確標示之閱覽途徑、供使用者提出不同鑑定建議之管道、揚棄標本影像檔所有權之使用限制…等等，都是目前所有電子標本館應當努力改善的空間。

系統分類學走入了分子生物學領航的時代，是否就將達到完美境界了嗎？答案絕對是否定的！首先我們必須瞭解到不同形態特徵的演化，彼此並不平行一致，而係多屬鑲嵌(mosaic)的型式。因此，由形態建構的譜系樹經常不同於分子譜系樹。現代的系統分類

方法，期許形態與分子兩者之分析並重，建構兼具實用面(外部形態的鑑定)與理想面(親緣關係上的單系群)的分類系統；如遇到不一致的結果時，則可利用共同樹方法(consensus tree method)來求得相容及共同的結果。其次，我們也必須體認到近緣物種的分子分析結果經常是模稜兩可的事實。究竟DNA序列相差多少才是種的分界？傳統分類學辦不到的事情，即使運用了DNA分子技術後，恐怕也不一定能令所有人滿意的結果，依舊得落入研究主事者主觀判斷的老問題。不只系統分類學，許多領域的學科都有著主客取捨的難題。就系統分類而言，不論形態、分子或是其它技術的應用，最後結果的決定者仍然是人！而如何提出客觀適切的結果，則仰賴智慧，不再是知識領域的範疇。科薩克(R. Kosak)曾說「分類學是必要之惡」；的確，它不僅是一個既古老、富含人類主觀意識、卻又瀟灑妥協味道的科學，也是一門緊隨時代腳步迅速演變、朝著客觀與力求真相的目標前進的學問，永無止境。這地球上還有將近90%以上的物種尚未被了解與命名，植物方面就佔了將近四成，因此植物系統分類學家當走的路還甚遠，要做的事還很多哩！在本文的最後，我們引用中研院生物多樣性研究中心邵廣昭博士的一段話作為結語，那便是「分類學就是分類學，是一門歷久彌新又必須要永遠存在的學科領域」！