

福山植物園蕨類物候

- ◎林業試驗所蓮華池研究中心·李沛軒 (pslee7@tfri.gov.tw)
- ◎林業試驗所植物園組·林謙佑、邱文良
- ◎林業試驗所育林組·黃曜謀
- ◎林業試驗所福山研究中心退休·林則桐

生物生長或生育表現通常受到季節、環境、與氣候之影響而有所不同，這種情形稱之物候，而研究這方面的學問則稱之為物候學。物候的研究方法，受研究對象及目的之不同而有所差異，舉例來說，開花植物著重抽芽、開花、結實、落果、落葉的季節性變化；蕨類植物物候則訴求抽芽、展葉、葉片枯萎、葉片孕性及孢子囊成熟開裂的發生時間。透過定期的連續性觀察，就可以讓我們回答許多有趣的問題，比如：哪時候來欣賞蕨類最漂亮？蕨類的葉子可以活多久？這種蕨類哪時候會產生孢子？這片葉子到底會不會長孢子？甚至是…這棵蕨類究竟是死掉了還是休眠了？不論是從解說教育或物種保育來說，這些物候資訊都是重要的參考資料。

為了回答上述所列的這些問題，我們在1997至2001年間，每月調查福山植物園區內16種蕨類^[1]物候；而2011年起迄今，又針對福山植物園、蓮華池與太麻里依麻林道等三個地區、7種^[2]蕨類植物進行監測(圖1)。無獨有偶地，福山研究中心為了瞭解桫欏科植物物候與生境之間的關係，也從2011年起，就當地主要的3種桫欏^[3]進行物候研究。福山植物園位於臺灣東北部低海拔山區，冬季受到東北季風影響，全年潮溼多雨，而夏季常常受到颱風影響，雨量更多，一年之中降雨天數在200天以上，年降雨量約在5,000公厘，年均溫在18°C左右，月均溫最高在七月份(約23.8°C)，最低在元月份(約12.5°C)。以下分別就上述1997至2001年間葉片抽芽、枯萎、壽命、及孢子成熟發散等

物候現象之觀測結果，予以簡扼地說明。

抽芽物候

蕨類植物依據葉片上有無孢子產生，可分為生殖葉(或稱孢子葉、孕性葉)與營養葉。在所調查的大多數蕨類植物，一年之中葉芽出現兩次高峰期，其中生殖葉的抽芽時間比營養葉來得早，通常多發生在冬末初春(2~4月份)，而營養葉則以夏秋兩季(6~8月份)為主，是最適合欣賞蕨類抽芽美感的兩個季節。以瓦氏鳳尾蕨(圖2~4)為例，它的生殖葉生產高峰在1~4月，而營養葉則在6~8月。然而，也有少數種類例外，譬如臺灣圓腺蕨，



圖1 刺蕨的物候監測(林謙佑 攝)

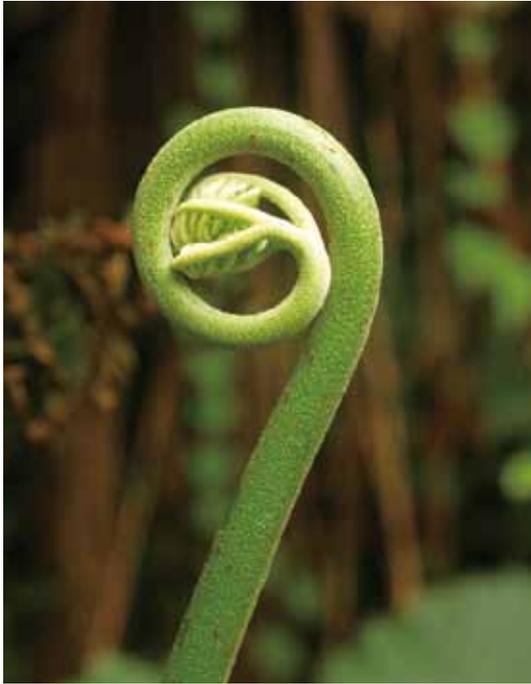


圖2 瓦氏鳳尾蕨的捲芽(李沛軒 攝)

當一年的生長季來臨時，它的生殖葉與營養葉的抽芽季節先後順序正好相反，屬於先營養葉後生殖葉類型。

福山植物園區同時具有威氏聖蕨與聖蕨，由於兩者形態非常相似，於是許多分類學家將之歸類為同種的不同變種；有趣的是，兩者在抽葉芽的季節迥然不同。威氏聖蕨生殖葉的抽葉芽高峰由冬季至初春季節，而聖蕨則是出現在春夏之際；換言之，兩者的生植物候已產生了分化現象。

枯萎物候

當蕨類葉片生活史到達終點，因外在環境或內在生理因素(但不包括外力、人為、生物攝食等因素)，葉片生命逐漸凋萎的現象，稱之為枯萎。大多數調查種類的葉片枯萎時期，



圖3 瓦氏鳳尾蕨的成熟孢子囊群(尚未開裂；林謙佑 攝)



圖4 瓦氏鳳尾蕨的成熟葉形態(林謙佑 攝)

集中在初夏至秋季的5~10月；舉例來說，臺灣圓腺蕨葉片枯萎的高峰集中於6~8月之夏季。但是也有例外，廣葉鋸齒雙蓋蕨的葉片枯萎時期就分散於全年，不固定在某一季節。

葉片壽命

葉片壽命的計算方式是指葉片從抽芽至枯萎的時間，大致可分為兩大類，一是葉片壽命在一年以下，可稱為一年生葉片；反之，葉片壽命長達一年以上者，稱多年生葉片。在所調查的16種蕨類當中，除了臺灣杪

櫛、栗蕨、與瓦氏鳳尾蕨等三種蕨類具一年生葉片之外，其餘13種蕨類均具多年生葉片。由研究結果可歸納出多年生葉片的物種，偏好森林底下的生育地；而一年生葉片的種類，則多偏好開闊地或森林邊緣的環境。然而，調查物種中葉片屬多年生的烏毛蕨，它的葉片壽命可達兩年以上，但其生長環境泰半屬於森林邊緣，甚至也可在開闊地發現；相反地，臺灣桫欏葉壽命雖短，但它也可生長於林下環境。這些例外情況的發生，充分地說明了大自然許多生物在環境適應的表現上具有相當大的範圍彈性。

蕨類葉片壽命除因種類而異之外，在同一植株也可能因葉片屬性不同而有顯著差異。前面已經說到蕨類葉片得以有無產生孢子，而概分為生殖葉(或稱孢子葉)及營養葉兩類。如果生殖葉與營養葉的形態差異極大(二形葉現象)，則前者的壽命通常較短，往往不超過半年；而後者壽命較長，常可超過一年，甚至達兩年之譜。譬如像瘤足蕨及倒葉瘤足蕨等具有明顯二形葉分化現象的蕨類，即是這樣的例子。反觀在生殖葉與營養葉同形或彼此形態近似的種類，其兩種葉片的壽命也相近。

大多數葉片壽命超過一年的物種，顯示其葉片皆能渡過冬季；不過，這並不代表具有一年生葉片的蕨類植物，其葉片均無法渡冬。舉例來說，雖然臺灣桫欏、栗蕨、與瓦氏鳳尾蕨的葉壽命不足一年，但是其營養葉生產於夏秋兩季，皆能渡過冬天。

孢子成熟與發散

大多數蕨類之生殖葉上的孢子囊隨葉片抽芽、展葉等一系列的成長發育而逐漸成

熟，並釋出為數眾多的孢子，此時約為春夏之際(5~7月)，也是最適收集蕨類孢子時段；譬如臺灣圓腺蕨，其孢子的成熟時期大致集中於每年的6~8月份。然而，亦有少數種類例外，如瓦氏鳳尾蕨，其孢子成熟集中於3~5月份，顯示該種孢子偏好春季成熟。

孢子發散意即孢子囊開裂，孢子釋出至自然環境(囊中可能還存極少數孢子未彈出)；此時之後即不適宜採集孢子，即使收集那些少量留存於孢子囊中的孢子，它們的發芽率一般也很低。整體孢子發散物候大都集中於6~9月的溫暖季節，比孢子成熟物候稍晚。從孢子成熟到發散的時間最短的是臺灣圓腺蕨，平均僅0.5個月；而最長者為烏毛蕨，平均4.3個月。詳細地說，烏毛蕨(圖5、6)孢子成熟於6~9月份的夏秋季節，發散於9月到隔年2月之秋冬季節。

此外，就本研究的16種蕨類當中，假複葉耳蕨、聖蕨、廣葉深山雙蓋蕨及毛柄蹄蓋蕨的營養葉極少發生，這表示該等蕨類並無明顯的生殖葉與營養葉的分化，且幾乎每片葉片在生長發育成熟的狀態下，均能生產孢



圖5 烏毛蕨的幼葉(吳維修 攝)



圖6 烏毛蕨的成熟葉形態(吳維修 攝)

子。其餘生殖葉與營養葉同型的種類，其生殖葉在孢子發散後，同一葉片上不再產生孢子，而維持營養葉狀態(綠色)直至枯萎。至於生殖葉與營養葉呈明顯兩型的種類(如瘤足蕨與倒葉瘤足蕨)，其生殖葉在孢子發散後不久即行枯萎，光合作用則主要由營養葉專司。

結語

由福山地區所調查的蕨類物候結果顯示，蕨類各階段的生長發育過程，會因季節不同而有顯著的表現差異。大致上，由秋末到冬季是蕨類生長的淡季，這時候僅有少數蕨類抽芽生產。若要觀察大量蕨類葉片的抽芽現象，最佳季節是在冬末初春或夏季；而大量的蕨類孢子生產或收集孢子的最佳季節，則是在夏季。然而，本研究地點是在臺灣東北部的福山地區，若是在高海拔山區或中南部地區呢？這些地區的氣候與北臺灣不一樣，是否也將呈現出不同的物候樣態？這有待未來更廣泛地與系統性地蒐整調查資料後，方能確知。

另外，物種之間的物候表現時有所差異，由此差異所衍伸出的有趣問題如：是否與生長

環境有關？是否與競爭作用有關？或只是單純因遺傳基因不同所致？這一連串的問題，也有待進一步地研究後才能解決。

物候研究的成果，常可應用在各種學術研究上，如繁殖試驗、保育策略、環境生態、動物行為、氣候變遷，甚至生物共演等議題上。然而，若要將物候學知識做更深入、更正確地使用，嚴謹的植物分類學知識，搭配廣泛與系統性的物候長期監測資料累積，是絕對必要的；也唯有如此，方能使物候學成果除了具備現況解釋的功能外，還能對未來生態趨勢做出較精準的預測，並得以一窺其何以發生之原因，甚至其中未為人知的奧秘。⊗

^[1] 研究種類包括鬼杪權(*Cyathea podophylla*)、臺灣杪權(*Cyathea spinulosa*)、瘤足蕨(*Plagiogyria rankanensis*)、倒葉瘤足蕨(*Plagiogyria dunnii*)、廣葉鋸齒雙蓋蕨(*Diplazium dilatatum*)、德氏雙蓋蕨(*Diplazium doederleinii*)、廣葉深山雙蓋蕨(*Diplazium petri*)、毛柄蹄蓋蕨(*Diplazium pullingeri*)、烏毛蕨(*Blechnum orientale*)、栗蕨(*Histiopteris incisa*)、假複葉耳蕨(*Acrorumohra haseltii*)、網脈突齒蕨(*Pleocnemia cumingiana*)、瓦氏鳳尾蕨(*Pteris wallichiana*)、臺灣圓腺蕨(*Cyclosorus taiwanensis*)、聖蕨(*Dictyocline griffithii* var. *griffithii*)、及威氏聖蕨(*Dictyocline griffithii* var. *wilfordii*)等16種。

^[2] 研究種類包括鬼杪權、瘤足蕨、廣葉鋸齒雙蓋蕨、烏毛蕨、瓦氏鳳尾蕨、臺灣圓腺蕨及刺蕨(*Bolbitis appendiculata*)等7種。

^[3] 研究種類包括鬼杪權、臺灣杪權及筆筒樹(*Cyathea lepifera*)等3種。