

# 土壤蕨類孢子庫

◎林業試驗所育林組·黃曜謀 (huangym@tfri.gov.tw)

◎林業試驗所植物園組·邱文良、吳維修

土壤中蘊藏了許多生命，在大多數的生態系中，休眠種子儲存在土壤中構成了「土壤種子庫」。早在1859年達爾文觀察到從湖底所取之土壤樣本，培養一段時間後竟會冒出植物幼苗；而Putersen則在1882年發表第一篇有關土壤種子庫的科學性報告，探討不同深度土壤中之種子組成。從此之後，土壤種子庫逐漸成為一門顯學。至少有1,000篇的學術報告探索土壤中雜草種子或是土壤種子庫對植群演替的影響。相對於種子植物的土壤種子庫，另一群維管束植物—蕨類植物(包含石松類在內)的土壤蕨類孢子庫似乎就較少為人所關注了。1980年代之前，學者普遍認為蕨類孢子一經散出即快速萌發，推測棲地中並沒有孢子庫的存在，直至1982年Pérez-García等人才證實土壤蕨類孢子庫的確存在，儘管學術研究晚了土壤種子庫100年，報告篇幅也不超過100篇，然土壤蕨類孢子庫的意義及重要性已獲肯定。

## 定義及形成過程

土壤蕨類孢子庫是指土壤中儲存具有活力(萌發能力)的蕨類植物孢子，有別於地質古生物學以已喪失活力的孢子為研究對象。就空間分佈而言，土壤蕨類孢子庫幾乎都集中在表土層1公尺範圍內，而地質古生物學的蕨類孢子研究則遠超過此一深度，甚至達數千公尺之深。

每年到了繁殖季節，難以數計如粉塵般的蕨類孢子隨風飄散，其中一小部分的幸運者遇到適當的環境條件隨即萌發長出配子

體，而絕大多數的孢子可能在重力或/及雨水的牽引下，埋入黑暗無光的土壤之中，保持一段時間的休眠狀態。除了地中型蕨類配子體(如瓶爾小草、陰地蕨)及暗萌發型孢子以外，蕨類孢子通常需要光線或是藉由賀爾蒙的刺激來打破休眠狀態，因此，當土壤被擾動時，這些埋在土中的孢子便有機會重見天日，開啟萌發的機會(圖1)。

## 國外研究議題

研究土壤蕨類孢子庫，最受到關切的問題莫過於「究竟還保留多少具有活力孢子？」，Milberg (1991)從瑞士中部一處草生地土壤發現每一平方公尺可萌發出57,000~170,000個配子體。Ramirez-Trejo et al. (2004)更精確測量到在墨西哥中部三種不同植群中，每50公克土壤中，具活力孢子平均數量為32.7~72.9顆，顯示土壤中蕨類孢子數量甚多但分布不均。Ranal (2003)注意到在巴西一處森林中低窪處的土壤中活力孢子較山脊



圖1 天然土壤蕨類孢子庫萌發出許多種蕨類幼苗(黃曜謀 攝)

或中坡面來的少，越深層的土壤中活力孢子數量不僅較少且物種數亦隨之減少。即使在同一塊生育地，土壤中蕨類孢子庫中物種組成及其數量亦非維持恆定，而是呈現隨時會更動的狀態；當新加入的孢子固然可豐富物種/孢子數量，另一方面也因被蚯蚓等動物取食、隨時間喪失活力或孢子萌發而減少。

物種、儲存時間及環境條件都會影響蕨類孢子活力(壽命)，在室溫乾儲存條件下，蕨類孢子活力可維持數週至數十年之久，但土壤中蕨類孢子究竟可維持多久活力，目前還未有明確的答案！然而值得注意的是 Quintanilla et al. (2002)曾針對5種生長在潮濕環境蕨類之孢子進行儲存活力試驗，在20°C濕儲存條件下，除了黑狗脊蕨(*Woodwardia radicans*)的孢子有暗萌發現象，其餘4種則沒有該現象，而經過12個月的儲存後所有5種試驗蕨類孢子，發芽率不但沒有比新鮮孢子下降，反而還有上升的現象，由上述結果推測高濕度的土壤對延長蕨類的孢子活力是有正面效果。不過Aragon and Pangua (2004)卻提出濕儲存對於4種岩生鐵角蕨屬(*Asplenium*)蕨類的孢子活力的維持反而不如乾儲存來得好，可見土壤對不同生長環境蕨類之孢子活力有著不同的影響效果。

隨著保育風潮的興起，學者開始思考土壤蕨類孢子庫對物種保育的重要性。

Dyer (1994)首先提出利用土壤孢子庫搶救已經消失蕨類的觀點，替代瀕危蕨類植株(孢子體)、配子體及孢子的區外保存，從土壤孢子庫中培育出大量具有不同基因型的植株，這麼一來，不僅擴增族群數量，也可同時增加族群遺傳多樣性。此一觀點雖被提出

近20年，然而實際應用卻寥寥可數，反倒是在許多種子植物被證實，許多稀有瀕危開花植物可利用土壤種子庫繁殖族群，同時種子庫中比現生族群蘊藏著更高的遺傳歧異度。

## 國內研究概況

截至目前為止，臺灣對土壤蕨類孢子庫的研究仍處於萌芽期，蔡進來等人在2001年發表國內第一篇土壤蕨類孢子庫報告《關刀溪森林生態系干擾地之土壤孢子庫》：他們在關刀溪的森林設置樣區，記錄蕨類植物組成，並取表層土壤(≤ 5公分)進行發芽試驗，發現干擾地之土壤孢子庫的蕨類植物與其周圍種類高度相似，除此之外，他們也發現有些蕨類是樣區範圍內所沒有的，由此推論土壤孢子庫中，的確存在著許多不存在樣區範圍內的物種孢子，可能隨風飄散而進入該區土壤孢子庫中，等待適合的機會萌發生長。

張永達等人(2006)受陽明山國家公園管理處之委託，執行「陽明山國家公園夢幻湖水生植物對臺灣水韭生長的影響」計畫，成果報告中提到夢幻湖臺灣水韭孢子庫及其活性：資料顯示夢幻湖土壤中保有相當可觀數量的臺灣水韭孢子，最高密度可達108顆大孢子/公克乾重土壤，至於土壤中孢子的活性，以表土層0~10公分有較高的孢子萌芽率，而越深層土壤(距土表深10~20、20~30公分)的水韭孢子活性則越差。

本文第一作者於2010~2012年執行「利用孢子庫進行臺灣水韭復育之可行性評估」計畫，由夢幻湖所採6個不同樣點及5種深度之土壤(圖2)，帶回實驗室進行孢子萌發試驗，發現即使深達50公分之土壤中，仍有臺灣水



圖2 陽明山夢幻湖土壤蕨類孢子庫採樣分裝(黃曜謀 攝)



圖3 土壤蕨類孢子庫培育出臺灣水韭幼苗(黃曜謀 攝)

表1 從陽明山夢幻湖不同土壤樣品所培養出之臺灣水韭幼苗數量

樣點	I	II	III	IV	V	VI	總計	
覆蓋度(%) <sup>1</sup>	80	70	80	0	0	10		
土壤深度 (公分)	0~10	2	2	36	8	35	5	88
	10~20	8	14	2	80	0	72	176
	20~30	1	41	0	23	2	28	95
	30~40	-- <sup>2</sup>	4	0	2	0	0	6
	40~50	--	--	1	0	2	2	5
	小計	11	61	39	113	39	107	370

<sup>1</sup> 地面現生臺灣水韭覆蓋度

<sup>2</sup> --：無資料

水韭幼苗產生，然而越接近湖心上層(0~30公分)之土壤，可產生較多的幼苗(圖3、表1)，顯示土壤孢子庫可保存臺灣水韭種源，提供復育之需。然而，透過DNA分子分析，顯示不論現生族群植株或從土壤培育出之舊有族群植株之基因序列均完全相同，反映當地族群面臨瓶頸效應頻繁，造成基因僵化。

### 從新聞事件聯想

1991年陽明山國家公園為減緩夢幻湖陸域化現象，避免臺灣水韭族群生育地日益縮

減，進行濬深工程，將含有臺灣水韭孢子的土壤運至陽金公路與竹子湖路口窪地，隨後該地長出了臺灣水韭植株，管理處1998年預定在該處興建竹子湖停車場，引發近30個保育團體撻伐(中國時報，1998.05.09)，這是國內第一宗與土壤蕨類孢子庫有關的新聞事件，也讓管理處開始嚴格管控，避免夢幻湖土壤外流。

2005~2006年臺北市立動物園園區內筆筒樹發生枯萎死亡，2006年初許多民眾在新北市土城區油桐花步道發現許多筆筒樹出現葉子不正常枯萎，並開始腐爛死亡，2011~2012





圖4 筆筒樹疫情造成植株大量死亡(黃曜謀 攝)

年全臺調查發現，在所紀錄的131,144株筆筒樹之中，死亡植株佔32.64% (42,799株)，如此的疫情引起新聞媒體的關注，甚至引發筆筒樹究竟會不會滅絕的臆測(圖4)，在一片死亡筆筒樹的林下，多少還是有新生的筆筒樹幼苗產生，這些幼苗種源可能是原地土壤中庫存孢子萌發而來，或是它處孢子藉由風力運送至此，減緩疫情所造成傷害。

## 結論

土壤蕨類孢子庫宛如是一個時空膠囊，將蕨類種源保存著在黑暗的土壤中一段時

間，從不同土壤深度的蕨類組成，重建在該地的蕨類組成變遷過程，推斷微環境的改變歷史，甚至是讓已消失的蕨類重現變得可能，對生態環境及自然保育提供另一項重要研究素材。⊗