

臺灣與鄰近島嶼海漂植物之遺傳多樣性

◎林業試驗所中埔研究中心·鄧書麟 (dengsl@tfri.gov.tw)

◎嘉義大學森林暨自然資源學系·呂福原

由於臺灣與歐亞陸塊分離時間並不久，且又位居亞洲大陸東緣諸島之中央，因此在植物地理區劃上，除與中國大陸有深切關係外，更是南北植物遷徙的一個重要橋樑(耿焯，1956)。也因臺灣曾長期與大陸相連，故在氣候冷熱變遷的過程中，高聳的中央山系恰好提供了物種的上下轉移空間；但就臺灣海岸林的植物組成而論，則與舊熱帶植物分布有極大關聯，推測與臺灣瀕臨太平洋，自然環境複雜且又長期安定有關，遂形成有利於起源自熱帶地區植物向北擴張之條件。整體而言，現存海岸植物絕大多屬熱帶性植物，主分布於印度洋與西太平洋範圍內，故海岸植物即以此舊熱帶地區向外擴散，如棋盤腳樹、瓊崖海棠、銀葉樹、蓮葉桐及水荳花等(賴明洲，2000)。雖然海漂植物大多屬於廣布種，但由於近年全球性氣候異常、加上區域性開發壓力及其他自然環境因素之多重影響下，海漂植物包含紅樹林已面臨嚴重生存壓力。本文匯集近年在海漂植物族群遺傳多樣性研究之相關成果，冀望在擬訂此類樹種之經營與保育措施時能有所裨益。

海漂植物族群的遺傳多樣性

海漂植物(sea drift plants)之傳播路徑與紅樹林相似，係透過特殊果實或種子組織構造，藉海流於沿岸傳布。在臺灣，紅樹類植物以海茄苳分布最廣、數量最多；非胎生之海漂植物則以銀葉樹較常見；而可同時利用洋流與風力傳播者，則以水荳花來討論。在族群遺傳多樣性之研究上，由於近年來分子生物學的蓬

勃發展，已有許多技術被廣泛應用於遺傳學、生態學、生物地理學、演化學及分類學的領域上，包括Isozyme、AFLP、RAPD、ISSR以及序列分析等技術，本文彙整以上樹種運用ISSR分析所獲致之成果加以探討。

研究族群的遺傳多樣性，即探討族群在各地理區域內的遺傳變異，然影響物種遺傳多樣性的因素很多，據Hamrick (1987)及Hamrick and Godt (1996)的研究認為：影響物種遺傳變異大小的因素依次為分類地位、分布範圍、生活型、繁殖系統及種子的散播機制上。本文分別由12個海茄苳族群，16個水荳花族群及6個銀葉樹族群所獲得的多型性條帶平均百分比分別為91.25%、86.72%，及83.6%，以上數值均不低，代表這3種植物其各自族群間實擁有很高的遺傳多樣性(鄧書麟，2009)。此亦符合廣泛分布物種趨向於擁有較高的遺傳多樣性的推論，及異交與晚期演替植物，具有較高遺傳多樣性之論述。

透過POPGENE分析結果(表1)，海茄苳、水荳花及銀葉樹的基因歧異度(H)分別為0.2982、0.3159及0.2888。以上數值較之其他濱海植物運用ISSR分析所得之H平均值0.1917皆較高(鄧書麟等，2009)，顯見這3個樹種的族群均擁有較高的基因歧異度。另其族群間之遺傳分化係數(Gst)分別為0.5464、0.2816及0.2742，此數值亦比其他濱海植物運用ISSR分析所得之Gst平均值0.2606為高。說明這3個樹種確有較高的族群分化指數，其族群間具有一定程度的遺傳變異。

表1 海茄苳、水芫花及銀葉樹經POPGENE分析之結果

| 樹種 | H | pp(%) | Gst | Nm |
|-----|--------|-------|--------|--------|
| 海茄苳 | 0.2982 | 91.25 | 0.5464 | 0.2076 |
| 水芫花 | 0.3017 | 86.72 | 0.2816 | 0.6378 |
| 銀葉樹 | 0.2888 | 83.61 | 0.2742 | 0.6618 |

由於族群結構常受許多因素的影響，如繁殖系統、分布範圍、基因流以及花粉與種子的傳播機制等等(Harmrick 1987)，當異交率越高的植物其基因流傳強度將越大，如為自交植物則其基因交流為零。此外，族群遺傳變異尚受到3種主要的自然力所左右，分別為基因流傳、天擇與遺傳漂變，其中基因流(Nm)是重要的演化介質，它決定一個族群的地方性遺傳分化程度(黃生, 1991)。

海茄苳為異交植物，常見授粉昆蟲有棋

紋虎天牛、蜜蜂等，加上屬隱性胎生植物，故種實可隨海流傳播。水芫花亦屬異交植物，授粉昆蟲主要為蛾類，果實為蒴果(革質)，種子有稜有角，四周有翅狀棉質擴展物，因此除風力外亦可利用水力來傳播；至於銀葉樹同為異交植物，果殼厚，內果殼海棉狀，腹縫線上有龍骨狀突起，故亦能漂浮海上散布。然即便這三種植物之種子雖皆可借助洋流來傳播，但實際上其傳播距離與效率均受限制，近距離族群間的傳播可能性較大，如要跨越島嶼間的遠



七股海茄苳族群(鄧書麟 攝)

距隔離仍有困難，並非所有種子均可順利著陸並長成植株，如海茄苳之種子雖可維持浮力於幾個潮汐週期中，但約於1~3天果皮脫落後便下沉，故多數是定殖在母樹旁。另海茄苳、水芫花及銀葉樹族群的基因流值(Nm)分別為0.2076、0.6378及0.6618，此與其他濱海植物運用ISSR分析所得之Nm平均值1.4459顯然偏低(鄧書麟等，2009)。說明族群間的基因流動不通暢，在不同島嶼間呈現高度分化現象，此與Kwon與Morden (2002)提出島嶼間地理隔離會限制花粉及種子傳播的有限範圍是相吻合。



福隆銀葉樹族群(鄧書麟 攝)

海漂植物族群間的遺傳變異

將12個海茄苳族群區分為臺灣、金門、香港及西表島等4個地區；水芫花16個族群區分為蘭嶼、綠島、恆春半島、小琉球及西表島等5個地區；銀葉樹6個族群則以臺灣東北角、恆春半島、香港及西表島等4個地區進行AMOVA分析，結果其各變方成分均達顯著水準(表2)。此顯示這3個樹種在區域間及各族群間已有分化趨勢，惟大部分變異依舊存在於族群內個體間，此情形說明族群內具有相當

高的基因歧異度，並藉以提供適應各種不同生態環境之能力。

海漂植物族群間的親緣關係

族群間之親緣關係透過族群間遺傳距離矩陣進行歸群分析，結果海茄苳族群可區分為：臺灣；香港及金門；及西表島共3群，其中金門與香港之親緣關係較近；而西表島族群的遺傳距離則最遠，此說明海茄苳族群在地區間已有遺傳分化產生，且西表島族群與其他族群間的分化程度最高。水芫花族群區分為：

表2 海茄苳、水芫花及銀葉樹族群間的遺傳變異分析結果

| species | Source of variation | Variance components | Total Variance% | Total P - value |
|---------|---------------------|---------------------|-----------------|-----------------|
| 海茄苳 | 地理區域間 | 4.24 | 39.66 | < 0.001 * |
| | 地理區域內族群間 | 2.03 | 19.00 | < 0.001 * |
| | 族群內個體間 | 4.42 | 41.34 | < 0.001 * |
| 水芫花 | 地理區域間 | 1.0063 | 7.83 | < 0.001 * |
| | 地理區域內族群間 | 1.7180 | 13.37 | < 0.001 * |
| | 族群內個體間 | 10.1207 | 78.79 | < 0.001 * |
| 銀葉樹 | 地理區域間 | 2.7180 | 20.47 | < 0.001 * |
| | 地理區域內族群間 | 2.5704 | 19.36 | < 0.001 * |
| | 族群內個體間 | 7.9926 | 60.18 | < 0.001 * |

*0.05

蘭嶼；恆春半島及綠島；小琉球；與西表島族群計4群。群聚結果顯示，在同一島嶼內的族群均呈現先聚集的現象，此與在同一島嶼內並無明顯地理與生境隔離所致，故分化之程度也較小，族群間以恆春半島、綠島與蘭嶼的親緣關係較密切，而小琉球與西表島族群的遺傳距離則較遠，但以西表島的族群與其他族群的分化最大。銀葉樹的族群則區分為臺灣、香港及西表島3群，其中臺灣與香港族群較密切，同樣以西表島族群的遺傳距離最遠。

由於植物族群遺傳變異的分布情形一般與該物種的地理分布與生態特徵有關(Loveles and Hamrick, 1984)，許多研究也證明遺傳距離與空間距離之間的相關性很高，加上因人



銀葉樹種子腹縫線的龍骨狀突起，像不像一艘船(鄧書麟 攝)

類過度開發所導致的森林片斷化、生育地惡化甚至滅失等因素，均可能導致原來廣泛連續分布且具高遺傳多樣性的大種群形成片斷化分布，由於生育地變小導致種群內個體數量的減少，而個體數量變少更可能造成基因流的下降和遺傳漂變產生，終成為受地理隔



綠島紫坪水荳花族群(鄧書麟 攝)



香港荔枝窩銀葉樹族群(鄧書麟 攝)



西表島海茄苳族群(鄧書麟 攝)

離且範圍狹小的各個單一小種群(Eriksson *et al.* 1995)，以上均可能是導致海茄苳、水芫花及銀葉樹族群產生分化的因素。

海漂植物傳播路徑之探討

由海茄苳、水芫花與銀葉樹等3種海漂植物之分析結果，均呈現出由南向北的傳播方向，符合海漂植物由南向北的發展趨勢。顯然海漂植物傳布的方向實受洋流流向影響，推測造成臺灣與鄰近島嶼間基因交流中斷的原因，應與海流方向有很大關係，由於黑潮的海流方向主要沿菲律賓東岸向北流，經呂宋海峽由臺灣東岸外海經過；由於海流之不可逆遂限制西表島族群與其他族群的交流，故亦顯現出較遠的親緣關係。至於香港地區的族群則可以透過大陸的沿岸流來與臺灣西岸的族群進行交流，因此其親緣關係較接近。由於本研究調查範圍包括臺灣、西表島及香港等地區，皆屬亞洲地區紅樹林分布的邊緣地帶，因此在環境適應上更屬不易，故環境因子的選擇作用，同樣也在遺傳分化上扮演重要作用。

後續保育與經營策略

海茄苳與水芫花族群的散布情形，係運用Mantel test (Mantel 1967)來檢測其遺傳距

離矩陣(Φ_{st})與相對地理矩陣間的相關性(r)，結果兩種均呈顯著正相關分別為 $r = 0.63$; $p = 0.01^*$ 及 $r = 0.56$; $p = 0.02^*$ ，說明其基因流主要是發生在鄰近族群間，故其族群係屬自然分布。由於島嶼間之隔離與遺傳漂變對族群間的遺傳分化具相當程度之影響，加上族群間遺傳分化程度較高，故任一族群多樣性之丟失均可能導致遺傳變異的降低。因此，建議這兩種樹種可採就地保育的措施來保存所有族群。

至於銀葉樹族群散布之情況，依Mantel test的結果並不顯著($r = 0.47$, $p = 0.13$)，其族群應屬隨機散佈型，代表遺傳漂變在族群分化上扮演著重要角色，由於銀葉樹具有較高的遺傳多樣性，且族群變異主要於族群內個體之間，故造成其族群銳減的原因主要還是來自人為的因素，如過度開發與生育地破壞等。建議除採取就地保育之措施來保存所有的族群外，並應進行遷地保育措施，由於銀葉樹之遺傳變異大部分存在於族群內個體間，因此在實施遷地保育時，應在各族群內大量採樣來加以保存。至於銀葉樹族群分析結果與海茄苳與水芫花所得不一致之因素，推測與銀葉樹本身種子較大且壽命較長，故其傳播距離較遠所致；不似海茄苳與水芫花受限於生活史特徵，因此其族群遂呈帶狀或叢集狀分布。⊗