

臺灣二〇〇三年國際科學展覽會

科 別：植物學科

作品名稱：稀子蕨的生殖策略探討

得獎獎項：植物學科第三名

柯達公司攝影獎

學 校：台北市立第一女子高級中學

作 者：許韶芸

稀子蕨 (*Monachosorum henryi* Christ) 的生殖策略探討

摘要

稀子蕨 (*Monachosorum henryi* Christ) 生長在台灣中海拔山區，是少數具有特殊生殖方式(不定芽)的蕨類。

本研究對東眼山的稀子蕨族群進行物候調查，以了解其進行孢子繁殖及不定芽繁殖的過程，並試圖探討稀子蕨的不定芽是否可增加其族群對環境的適應性。研究結果顯示稀子蕨的孢子體及原葉體都無法在乾旱的環境下生存，常有大規模乾死的現象；而其不定芽則具有很強的耐旱性，無論是在季節普遍性及幼苗發育程度上，生殖芽都比孢子繁殖較佔優勢。而且其不定芽於旱季結束後，可迅速萌發，長出的孢子葉可隨之進行有性(孢子)及無性(不定芽)生殖，使其族群不至於在旱季中有地區性滅絕之虞。

關鍵詞：稀子蕨、不定芽、物候學

Abstract

Monachosorum henryi Christ, which exists in the middle elevations of the mountainous regions of Taiwan, is a fern with a special reproductive system seldom found in other ferns. This study investigates the phenology of *Monachosorum henryi* population in the Don Yang mountain region. Its purpose is to understand the sexual and asexual reproductive cycles of these ferns and to interpret whether or not the buds can increase the fitness of their population during the dry season. The results show that it is extremely difficult for the sporophyte and prothallus of *Monachosorum henryi* to survive in a drought. However, the buds have a much stronger drought endurance. According to this investigation, the adventitious buds of *Monachosorum henryi* are superior to the spores in seedling development in every season. Adventitious buds are able to germinate soon after the dry season as well as in any other season, and are able to grow spores and buds on their fronds enabling both a sexual and asexual way of proliferation. In this way the fern avoids a district extinction of their population.

Key words: *Monachosorum henryi*, adventitious buds, phenology

一、前言

稀子蕨(*Monachosorum henryi* Christ)屬於薄囊蕨類，稀子蕨科，稀子蕨屬。本科在全世界僅有一屬，而本屬在台灣只有稀子蕨、岩穴蕨兩種。稀子蕨莖短而直立，莖節約 25~50 公分長，全株綠色，葉脈游離，孢子囊位於葉邊緣脈末端，不具孢膜。葉片可長至 50 公分長，長卵形，3 至 4 回羽狀複葉，羽軸近軸面上有不定芽出現。分佈於南中國、喜馬拉雅山區、中南半島、台灣中海拔山區(楊等，1997)。

蕨類植物雖然已經演化出根、莖、葉和維管束等適應陸地生活的構造，也具有產生孢子的孢子囊以及保護精子、卵及受精卵的特殊生殖構造(藏精器、藏卵器)，不過，精子和卵仍需要以水為媒介才能完成受精作用，因此，也只能生長在比較潮濕的地區。日常所見的蕨類為孢子體，孢子囊通常集生在葉的背面稱為孢子囊堆，孢子囊成熟後釋出孢子，孢子遇適當的環境即可長成心形的原葉體(配子體)，原葉體呈綠色、扁平，腹面有藏精器和藏卵器，待精卵結合後，便發育為孢子體(楊等，2001)。

孢子為蕨類之主要繁殖體。未成熟的孢子囊通常是淡綠色的，孢子囊小小的擠在一起，成熟時則會轉成淡褐色或深褐色，甚至是深黑色。孢子的顏色通常為褐色，但也可能是綠色、黃色或是黑色的，依物種而有所差異，因此，孢子的顏色並非判斷孢子成熟度之良好標準。光學顯微鏡的檢視下，未成熟的孢子，細胞核偏離中央位置且具有一大而明顯的液胞，孢子的活力較低，萌發所需的時間較長，甚至無法萌發；而成熟孢子之細胞核則位於中央位置，且具有較大的活力，萌發所需的時間也較短。(黃，2001)

蕨類除了可以用上述孢子體和配子體世代交替的方式傳宗接代之外，有一些種類也可兼行營養繁殖，例如在葉軸上長出另一片新羽片(如：星毛蕨)；或是在孢子葉上產生無性的不定芽。其中實蕨、馬來鐵線蕨的不定芽長在葉身頂端；東方狗脊蕨的小芽長在葉片近軸面；稀子蕨屬則在葉軸產生拳狀的生殖芽。而稀

子蕨之巨型不定芽位在葉軸近軸面，岩穴蕨之不定芽則長在羽軸的末端（郭和陳，1990；郭，2001b）。

由於蕨類在其繁衍過程中，需要周遭微環境的水份作為其授精作用的媒介，加上其薄小的配子體對於棲地環境的特殊需求(其最適生長條件往往不同於孢子體，故常能決定該種對生存環境的耐性範圍)，所以蕨類植物對於各類環境因子的作用及微環境的變異，具有相當高度的敏感性(張，1997)。一般而言，對乾旱較具耐受性的蕨類多具有革質的葉，多汁的走莖，或是長有鱗片等附屬物，就細胞層面來看，它們的細胞壁多具高度彈性，有些水龍骨屬的種類(如：*P. plebeium*)甚至可忍受細胞因失水而導致膨壓降低到接近使氣孔關閉的程度，因此可生長於遮蔭較少的開闊地上(Hietz & Briones, 1998)。

在台灣的薄囊蕨類中，僅稀子蕨科及瘤足蕨科二科為無毛無鱗片者(郭，2001b)，在外部形態上並不具有耐旱的構造。而稀子蕨族群在台灣的分布地為中高海拔山區之雲霧帶，如：阿里山、福山、拉拉山、溪頭、東眼山、插天山等，其分佈雖處海拔較高之山稜上坡處，但是其棲地環境中的水分含量卻相當豐沛(張，1997)。究竟稀子蕨是否對環境因子有其特殊需求？其拳狀的不定芽是否與其適應環境有關？多一招是否真的有用？為了解以上問題，本研究以東眼山的稀子蕨族群為調查對象，經由比對其有性及無性生殖方式在物候上的差異，來探討其生殖策略是否受到環境的影響，並試圖了解稀子蕨的主要生殖方式為何。

二、 研究方法

(一) 設置樣區

在新竹東眼山區選擇遠離步道約 1~3 公尺處設置兩個面積各約為 50、80 平方公尺的長條狀樣區。分別測量兩區之濕度、溫度、照度等環境因子，每三個月計算一次族群密度，觀察環境因子對稀子蕨族群的影響。

照度的測量方法如下：將數位相機平放，鏡頭朝向正上方，每區均勻取三十個點拍照植株上方的照片，用電腦兩極化相片，照片中枝葉的部

分轉為黑色，天空部分則為白色，用 C++ 程式計算其黑白比例，就可得知枝葉擋去多少的太陽光。求出其遮蔽度，即可得知其光照度，光照度與遮蔽度成反比，遮蔽度愈小則光照度越大。

(二) 野外族群調查

於 A、B 二區分別以號牌標記約五十個生殖芽。每一個月記錄其生長情形，測量其長、寬、高並拍照，統計五十個生殖芽的體積，計算各個月的生長平均值以及生殖芽掉落、生長的時間，觀察其是否具有葉片及孢子囊群。每個月計算族群密度，計算生殖芽總數。

實驗觀察期間自 2001 年 7 月至 2002 年 10 月

(三) 生殖芽的培養

從植株上摘下 40 個大小不一的生殖芽，放在密封袋中攜回。

測量生殖芽的長、寬、高，然後將生殖芽底部埋入根基旺（人造土）中，約覆蓋芽的一半高度，並澆適量的水以免過度乾燥，最後加透明頂蓋，置於恆溫箱中培養。恆溫箱設定儘可能接近野外狀態：上午七時開燈，下午六時關燈，燈亮時定溫攝氏二十度，無燈光時定溫攝氏十五度。

觀察生殖芽發根、長葉的情形，統計四十個生殖芽的長、寬、高，計算其體積，並觀察生殖芽長出的第一片新葉片。

(四) 孢子的觀察

1. 孢子的收集

在野外尋找孢子囊已呈褐色或黑色的孢子葉，將整片複葉剪下，置於密封袋中，避免乾燥，並編號以茲區別。

將一張白紙平放於一張報紙之上，將孢子葉之葉背朝下，有孢子的一面接觸白紙，平放於白紙上，葉片上方覆蓋另外一張白紙，再以報紙包覆數次。

等孢子掉落在白紙上後，將白紙對折、輕敲數次，集中孢子後，將孢

子倒在包藥紙中央，將紙張包好，置於小型封口袋中，並標名採集日期，種類、收集孢子日期等，置於 5°C 冰箱保存。(李，1999)

2.孢子的觀察

取一片載玻片，在中央滴一滴清水，以鑷子或解剖針沾取少量孢子浸泡在水滴中，蓋上載玻片，置於光學顯微鏡下觀察，看其是否轉變為深褐色，或是有畸形空洞發育的現象，計算視野中正常及畸型孢子的比例，並拍照存證。

(五)原葉體的觀察

1.原葉體的培養

將直徑約十五到二十公分的培養盒鋪滿根基旺，並澆適量的水以免過度乾燥。

將收藏的孢子取出約 0.02g 加入約 20ml 蒸餾水，混合均勻，用滴管吸取混合有孢子的水，一滴一滴灑在培養盒中，盡量避免在同一處重複滴水，最後蓋上培養盒並加以編號。

2.原葉體的觀察

取一片載玻片，在中央滴一滴清水，以鑷子隨機挑取原葉體，置於水滴中央，蓋上蓋玻片，在顯微鏡底下辨認其是否有藏精器及藏卵器，並測量原葉體縱軸及橫軸方向的長度。本實驗總共採取四十枚原葉體，計算其無性、雄性、雌性及兩性原葉體的數目。

(六)生殖芽及原葉體長出之孢子體葉片的觀察

1.生殖芽長出之孢子葉的觀察

測量生殖芽的長、寬、高以計算其體積，再放入人造土中種植，待其長出葉片，依其葉片複雜度加以分類並拍照。

2.原葉體長出之孢子葉的觀察

培養原葉體，待其長出孢子體後，依其葉片複雜度加以分類並拍照。

3.葉片複雜度之分類方式如下：(郭，2001a)



一次分叉



二次分叉



三次分叉



一回羽狀複葉



二回羽狀複葉



三回羽狀複葉

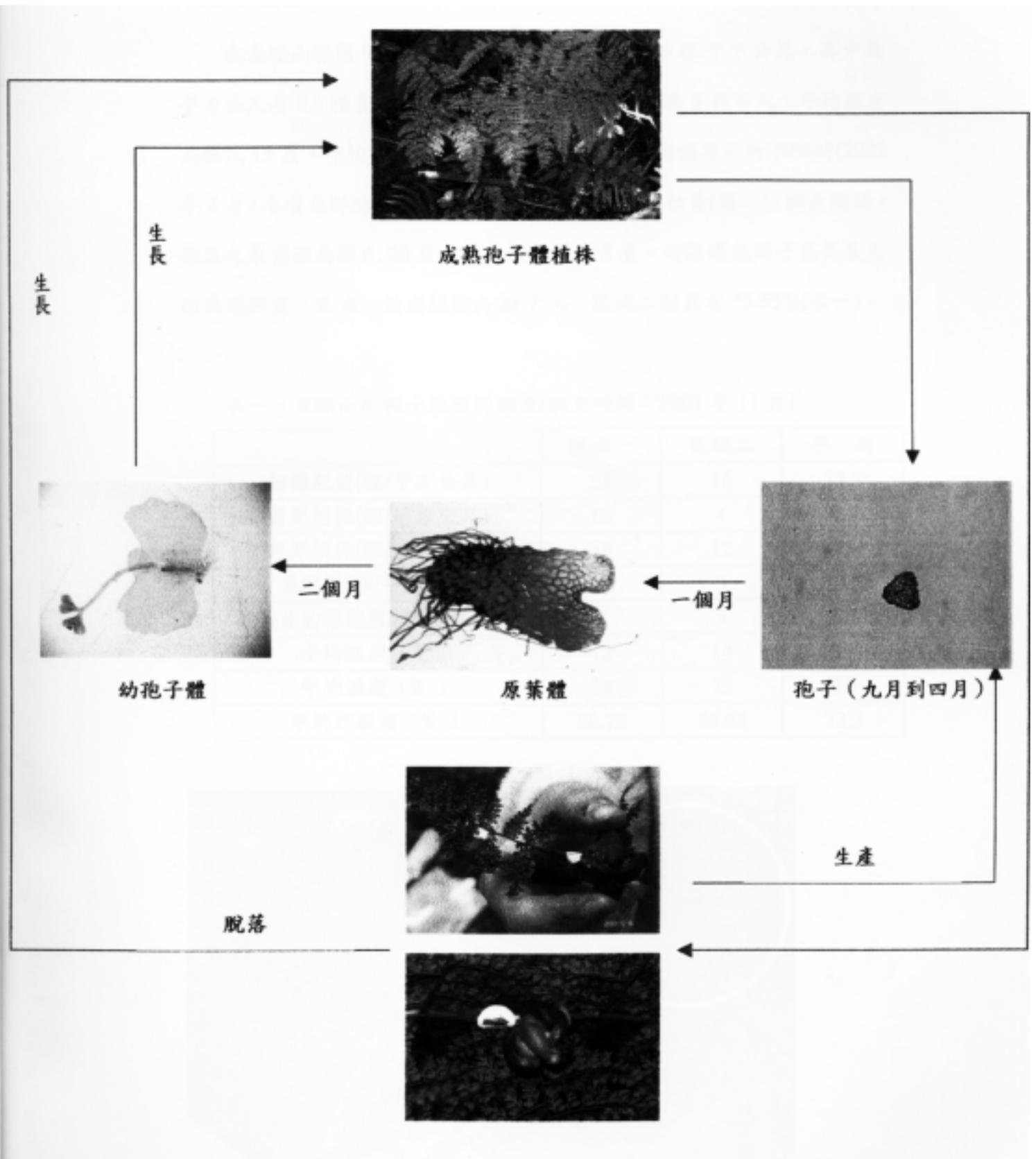
(七)標本比對：

查對林業試驗所標本館所收藏的標本，記錄其採集日期、地點、有無生殖芽或孢子囊群，再和野外觀察結果進行比較。

三、 研究結果

(一)稀子蕨的生活史

稀子蕨具有兩種生殖途徑：和一般蕨類一樣，在其葉片背面會長出孢子囊群，孢子成熟掉落後，約一個月可長出原葉體，三個月後長出孢子體，再長成植株(圖一)；另外，葉柄上常會長出拳狀的生殖芽，掉落後亦可長成植株。其中，有些生殖芽在植株上即長出孢子葉，葉背亦可長出孢子囊群，意即生殖芽本身在進行無性生殖時亦可同時進行有性生殖。



圖一、稀子蕨生活史

(二) 野外調查

在東眼山樣區中，稀子蕨的族群密度約為 33.5 棵/平方公尺，其中每平方公尺有 8.5 棵長有生殖芽。兩區域的溫度、濕度差異不大，平均溫度為攝氏 13 度，平均相對濕度為 73%(表一)，當相對濕度低於 50%時(2002 年 4 月，本省北部進入旱季)，稀子蕨植株明顯開始枯黃(圖二)。調查期間，樣區之最高溫為攝氏 20 度，最低溫為攝氏 2 度。兩區環境因子差異最大的為光照度，區域一的遮蔽度為 88.75%，區域二則只有 55.65%(表一)。

表一、東眼山的稀子蕨族群調查(調查時間：2001 年 11 月)

	區域一	區域二	平均
個體數量(棵/平方公尺)	51	16	33.5
有芽植株(棵/平方公尺)	13	4	8.5
無芽植株(棵/平方公尺)	38	12	25
芽總數(個/平方公尺)	16	5	10.5
有葉片的芽總數(個/平方公尺)	2	5	3.5
平均溫度(°C)	12	14	13
平均濕度(%)	79	73	76
平均遮蔽度(%)	88.75	55.65	72.2



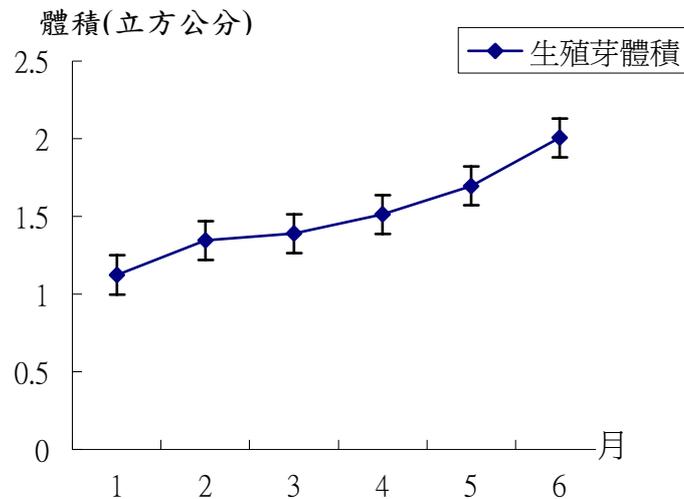
圖二、旱季葉片枯黃情形(2002 年 4 月 7 日攝)。由圖可見稀子蕨(紅

色圓圈內)在旱季時比其他蕨類植株(白色圓圈內)對濕度要來得敏感,稀子蕨族群幾乎已經枯萎,他種蕨類仍能保持綠色。

(三)生殖芽繁殖情形

1.生殖芽的生長觀察

本實驗自 2001 年 10 月 20 日起於野外樣區中隨機選取植株上的三十二顆生殖芽,進行為期六個月的觀測,因測量期間掉落者暫不列入計算,故有效數據為二十顆。測量結果顯示其體積大小和時間呈正相關,經由直線迴歸得到生長曲線方程式為 $y=0.1596x+0.953$ (圖三)。在進入觀察期的第三個月後,不定芽開始掉落。此外,有些生殖芽在植株上就會長出葉片,且在葉背長出孢子囊群,在本研究進行期間(2001 年 7 月至 2002 年 10 月)均持續在植株上發現長有生殖芽,並沒有特定的生長高峰期。



圖三、生殖芽生長曲線圖($y=0.1596x+0.953$, $n=20$)

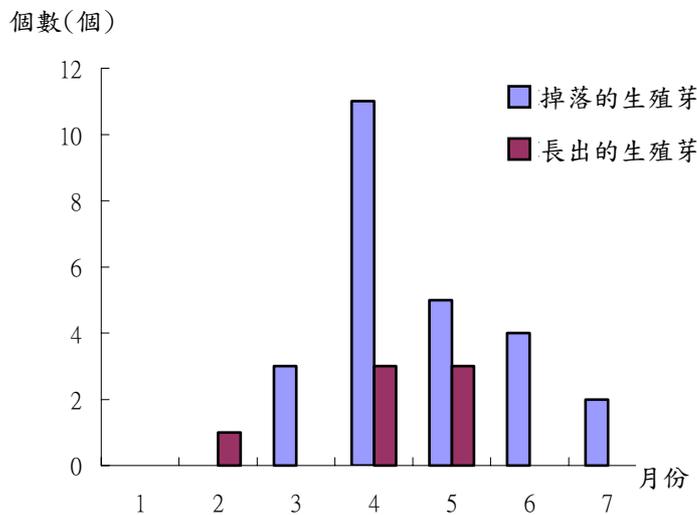
註：觀察對象為野外實體

本實驗也將生殖芽攜回實驗室種植,一共採集四十個生殖芽,體積自 0.8 立方公分至 10 立方公分不等,經種植後發現,各體積的生殖芽都可順利發根,也都可存活至長成成株;此外,因本校恆溫箱無法設定濕度,實驗中意外發現生殖芽可處在相對濕度為 50%的環境下兩個星期仍保有生

命力，最甚者在經過四個星期後種植仍可順利發根。生殖芽平均約在種植後十天內發根，原本在植株上長出的葉片會枯萎脫落，在種植後四十天開始長出新葉片。

2. 生殖芽更替情形

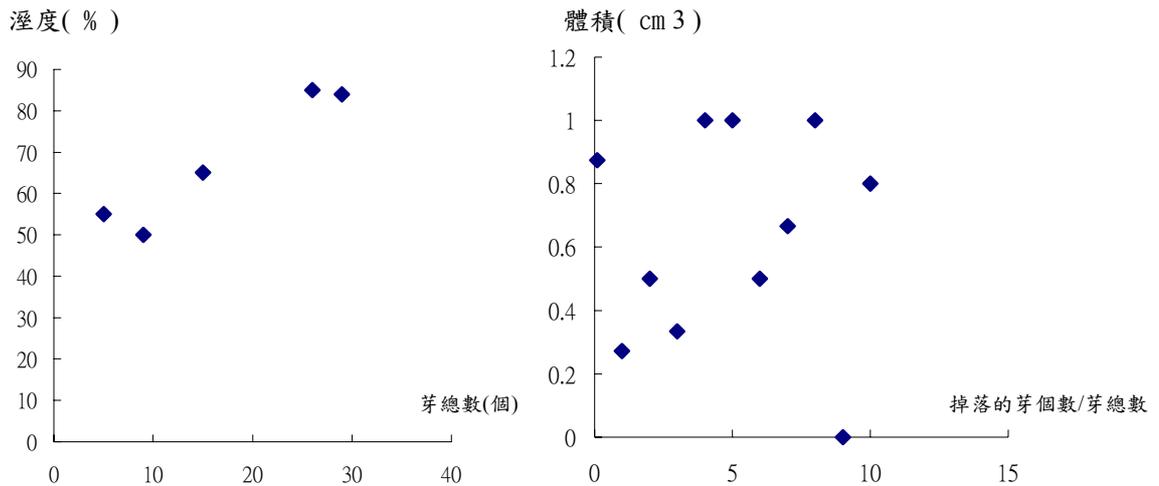
由野外樣區中所標定的生殖芽觀察紀錄中(圖四)可以發現，生殖芽掉落並無特定的時段，許多芽可在植株上停留超過十個月的時間，任何大小的生殖芽都有可能掉落。在觀察期中，分別在第二個月、第四個月、第五個月曾記錄到新長出的生殖芽。



圖四、生殖芽更替情形(觀察期間自 2001 年 1 月 20 日起)

註：觀察對象為野外實體

由圖五中可以發現，稀子蕨生殖芽掉落主要受到相對濕度的影響，由圖五 a 可知，濕度較大時，葉片上留有多多的生殖芽，相關係數為 0.962442；由圖五 b 可知，體積任何大小的芽都可能掉落，因為體積越大得芽個數越少，圖五 b 的以掉落的芽個數和長出的生殖芽總個數的比值來計算，結果顯示掉落的生殖芽個數和體積大小沒有強烈相關性，相關係數為 0.020128。



圖五.(a)生殖芽數目和濕度相關性

(相關係數=0.962442)

(b)生殖芽數目和大小相關性

(相關係數=0.020128)

註.樣本數=40(另有130個未觀察完整。觀察對象為野外實體,觀察期間自2001年7月至2002年6月)

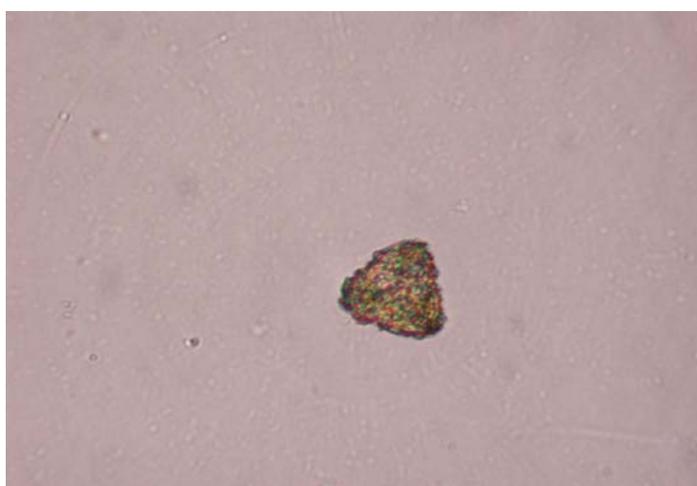
(四)孢子繁殖

1.孢子發育情形觀察

孢子囊群在八月底即出現,進入十二月之後出現一個高峰,此時孢子囊群成熟度可達九成,而孢子畸形比例則下降至5%以下。孢子囊群到隔年四月就很難在野外族群中發現,統計其出現的時期約有八個月左右(表二)。稀子蕨的成熟孢子為黃褐色,接近正三角錐形(圖六a),若發育不完全,則成扁平狀,並可看到明顯的空洞或液泡(圖六b),而在2001年11月4日、12月16日、12月30日採集的孢子經培養後已有原葉體長出。

表二、孢子發育情形觀察

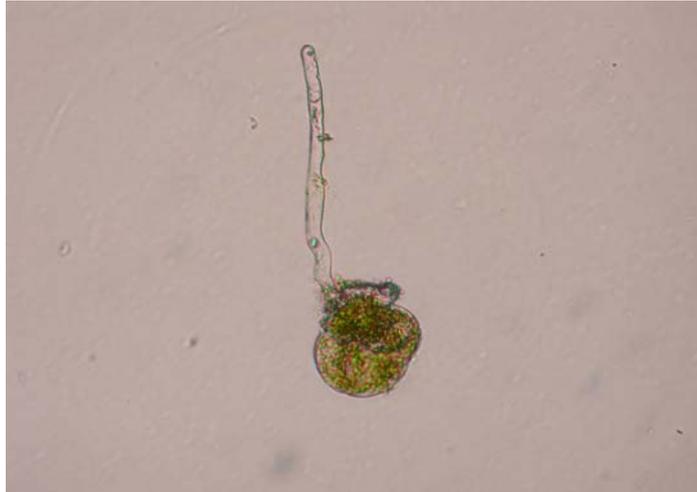
採集日期	孢子囊成熟度	孢子畸型比例	畸型情形	原葉體
2001/08/25	約半數成熟	99% 以上	空心	
2001/11/04	約 80% 成熟	99% 以上	空心	長出
2001/12/16	約 80% 成熟	10% 以下	空心、液胞過大	長出
2001/12/30	約 95% 成熟	5% 以下	空心、液胞過大	長出
2002/01/30	減少約半數孢子囊	5% 以下	空心、液胞過大	
2002/03/10	約發現 10% 孢子囊	孢子難以採集 (孢子囊已打開)		
2002/04/07	未發現孢子囊	孢子難以採集 (孢子囊已打開)		



(a)



(b)



(c)

圖六、稀子蕨孢子之顯微照相圖 (a) 成熟孢子正面照，成飽滿的正三角錐形；(b) 畸形空洞孢子；(c) 剛萌發的孢子

註.放大倍率：400 倍（實體）

2.原葉體發育情形觀察

培養在根基旺上的孢子，會先長成初生原葉體（圖七），大約經過一個月後會長成成熟的原葉體（圖八），並開始長出藏精器（圖九）及藏卵器（圖十），本研究據此將原葉體分為無性、雄性及兩性三種，其中原葉體大小為 1mm 以下者多為無性，1.1~2.5mm 間者為雄性，3.1mm 以上者為兩性，而 6mm 者則已是稀子蕨原葉體大小的極限（表三）。

表三、原葉體大小和性別的關係

註 1.原葉體大小計算方法為： $1/2(\text{橫軸長度}+\text{縱軸長度})$

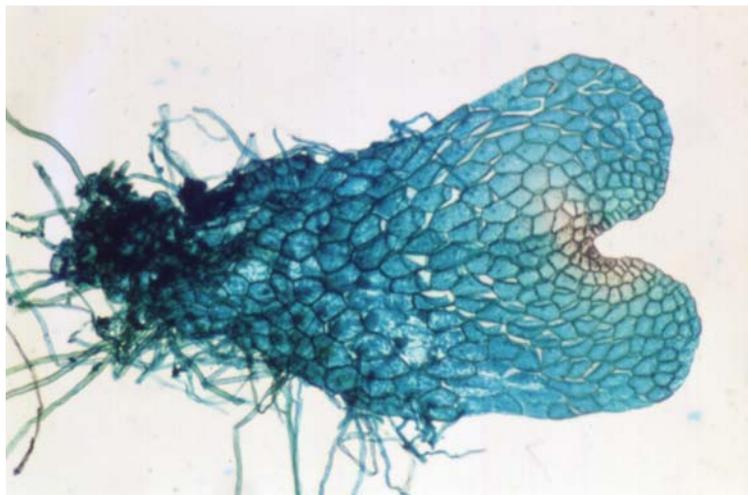
註 2.標本數=42

	0.0~0.5 (cm)	0.6~1.0	1.1~1.5	1.6~2.0	2.1~2.5	2.6~3.0	3.1~3.5	3.6~4.0	4.1~4.5	4.6~5.0	5.6~6.0
雄性 (枚)		4	6	6	2	2					
兩性 (枚)					1	3	1	2			1
無性 (枚)	6	8									



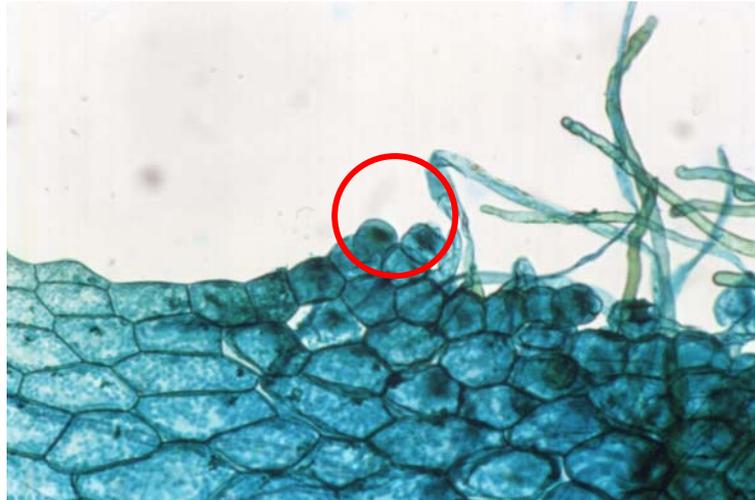
圖七、新生原葉體

註.放大倍率 400 倍 (實體)



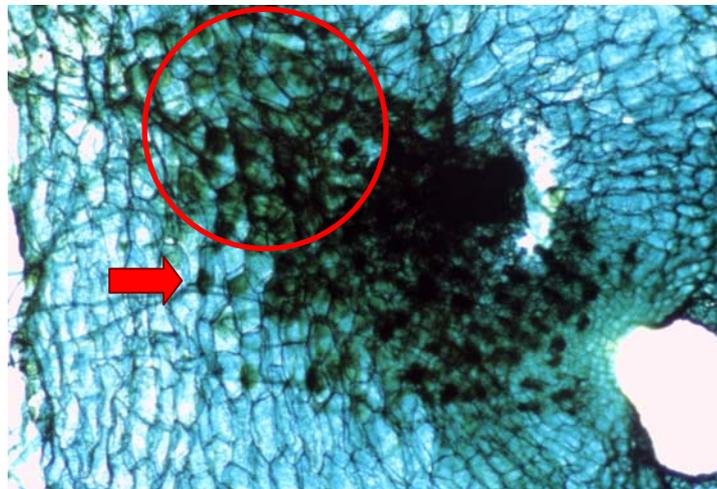
圖八、成熟原葉體

註.放大倍率 100 倍 (自製標本片)



圖九、稀子蕨的藏精器成圓球狀，長在原葉體邊緣，假根著生處附近(紅色圓圈內有兩個藏精器)。藏精器中央成黑色時，表示精子已成熟，若為淺色則表示尚未發育完全；若圓球內是空的，表示精子已釋放

註.放大倍率：400 倍（自製標本片）



圖十、稀子蕨原葉體長出的藏卵器，藏卵器巨集在原葉體心型部位中央軸的位置(紅色圓圈內)。箭頭所指即為藏卵器

註.放大倍率：400 倍（自製標本片）

3.孢子體發育情形觀察

原葉體出現後兩個月，會由藏卵器內長出孢子體（長第一片葉片），目前已觀察到孢子體的第二片葉片。由原葉體長出之孢子體的初生葉片為一次分叉（圖十一），第二片葉片為一回羽狀分裂，第三片葉片尚未張開，無法計算回數，每片葉片生長時間約相差一個月，生長箱中培育的原葉體所長出的孢子體，遲遲未長完第三片葉片，在2002年10月全數死亡，原因還在實驗中。原葉體在所處的環境的相對濕度低於60%時就會死亡。目前尚未在本實驗樣區中發現由原葉體長出之幼孢子體。



圖十一、孢子體第一片葉片

註.放大倍率：100倍（實體）

(五)兩種生殖方式的比較：

1.葉片型態

稀子蕨第一片葉的型態和生殖芽的大小有關係，寬度在0~1公分的芽，所長出的第一片葉為二回羽狀分裂；1公分以上的芽則是三回羽狀分裂，第二片葉比第一片葉多一回，但不會超過成熟植株的四回羽狀複葉。原葉體所長出的孢子體的第一片葉為分叉型，第二片葉為一回羽狀分裂，複雜度較由生殖芽長出的孢子葉為低。

2. 季節性

查對林業試驗所收藏的標本，稀子蕨的標本收藏集中於兩個時段：西元 1906 年至西元 1922 年以及西元 1986 年至今，兩者中間的標本則缺如。館藏標本中具有孢子囊群的時期主要集中於 11 月至翌年 3 月，具生殖芽者則無顯著的季節差異(表四)，與本研究之野外觀察紀錄相符合。

表四、林試所標本館中稀子蕨標本之統計資料

(註：七月、八月、十月並無標本紀錄)

月份	標本總數	具孢子囊群的標本數/標本總數	具生殖芽的標本數/標本總數	同時具孢子囊群及生殖芽的標本數/標本總數
一月	10	8/10	2/10	1/10
二月	4	2/4	—	—
三月	11	4/11	5/11	2/11
四月	2	1/2	1/2	—
五月	3	—	2/3	—
六月	1	—	—	—
七月	—	—	—	—
八月	—	—	—	—
九月	5	1/5	2/5	—
十月	—	—	—	—
十一月	5	3/5	2/5	2/5
十二月	9	7/9	2/9	2/9

3. 耐旱性

稀子蕨的族群密度和生殖芽的數目會受到環境溼度的影響，根據中央氣象局的資料，每年四至五月為大溪地區雨量較少的時間，今年的乾旱情形為五年來最嚴重的一次，在實驗觀察中發現，在 2001 年的 10 月份的相對濕度為 80% ，平均每平方公尺約有 33.5 棵植株、10.5 個生殖芽；2002 年 3 月相對濕度為 63% ，有 28 棵植株、6.5 個生殖芽；2002 年 4 月 7 日的數據顯示樣區的相對溼度銳減為 55% ，此時樣區族群的葉片完全枯

死，生殖芽全數掉落。從 2002 年 6 月以後溼度逐漸回升，九月份的平均相對溼度為 80%；2002 年十月份之相對溼度為 86%，此時族群密度也回升到每平方公尺有 30 棵植株及 26.6 個生殖芽。從 2002 年四月旱季，生殖芽完全掉落，葉片完全消失，到 2002 年十月份，稀子蕨野外族群已完全復原，且長出的生殖芽為旱季前的兩倍。

四、討論

在東眼山的稀子蕨族群中，約有四分之一的植株長有生殖芽，幼小的植株都未觀察到長有生殖芽，必須等到其具有三片以上的複葉時，該植株才會開始長出生殖芽，這可能和植株本身的成熟度有關。樣區中稀子蕨平均一棵植株可長有 1.3 個生殖芽，比例並不高，但實驗進行中有生殖芽再陸續長出的情形，將繼續持續觀察，冀能找出最大值。

在觀察期間發現兩區域內生殖芽在植株上即長出葉片的比例有相當的差異，比對二個樣區中的環境因子，溫度和濕度的差異不大，因此最可能影響的環境因子應是光照的強度。樣區二的光照較強，九成以上的生殖芽在母株上(還未掉落)即長出葉片，而樣區一的遮蔽度高達 88.75%，光照度相對偏低，該區中只有不到十分之一的生殖芽會在母株上長出葉片。對此假說，未來將再設計實驗確認。

2002 年 4 月，本省北部進入旱季，缺水現象為歷年罕見，在東眼山樣區中很明顯發現，稀子蕨族群大片枯黃，但他種蕨類仍能保持翠綠(圖二)，此時不需藉由其外部形態特徵即可輕易辨認稀子蕨的位置。攜回實驗室於生長箱(相對濕度 50%)栽培時也發現，若未在盆子上加蓋透明塑膠蓋，則稀子蕨很快就會乾死，但若能維持適當濕度，則生長良好，可見稀子蕨對水分確實十分敏感。

稀子蕨的生長曲線斜率為 0.1596，也就是說其平均生長率為 0.1596 立方公分/月。在本實驗野外觀察中發現，植株上的芽從 0.1 立方公分至 10 立方公分都有；在全年的觀察中，成熟的植株上均普遍長有生殖芽。

若以生長曲線逆推，最小的芽體積為 0.35 立方公分為例，它應該在兩個月前就已經長出來了。雖然在圖三中亦可發現，生殖芽體積增加的速率會隨時間稍稍加快，但仍可推知本實驗進行的第一個月所發現的許多體積超過 1 立方公分的生殖芽應在五個月前就已經出現，由此可推斷，生殖芽的產生並沒有特定的季節性。

比較圖五(a)及(b)可以發現，生殖芽是否掉落和相對濕度的大小關係密切，相關係數在 0.7 以上，屬於高度相關；而大小和生殖芽數目的相關係數只有 0.02，在 0.3 以下，屬於低度相關。由圖五(b)中也可看出，掉落的生殖芽並沒有特定的大小，顯示生殖芽隨時都可脫離母株。因此，影響生殖芽是否掉落的主要因素應是溼度，而非生殖芽的大小。且生殖芽的存活率相當高，目前所種植的生殖芽，不論大小都能存活並順利的發育為成株。與原葉體相比，生殖芽的耐旱性十分驚人，在孢子體成株都無法生存的乾旱環境中，生殖芽仍保有活性，是一種相當佔優勢的繁殖方式。

稀子蕨的孢子發育與季節有關，無論是孢子囊群的成熟度、孢子能否正常發育皆受到季節影響(表二)，但亦可發現當擁有的大多數孢子皆為畸形時，孢子囊仍會成熟而變色，兩者應是分別發育的，孢子的發育情形又影響到原葉體的出現，進而影響稀子蕨的孢子繁殖，由此可知，稀子蕨的孢子繁殖具有季節性，高峰期為 12 月。

然而稀子蕨原葉體的性別表現則和大小有關，最小的原葉體為無性，單獨出現藏精器的略大，兼具藏精器及藏卵器的原葉體最大(表三)。因此可知，稀子蕨原葉體應是先長出藏精器，再長出藏卵器，而同時發現藏卵器及藏精器，表示已可進行有性生殖，有進行自交或雜交的機會，以經由受精作用產生合子，增加其遺傳的變異度。

原葉體能順利成長為孢子體，表示稀子蕨應可以進行有性生殖，但直至目前為止，尚未在野外發現幼孢子體，推測這可能和生殖芽的競爭有關。另一個可能的原因是從四月開始的長期乾旱，樣區濕度由 90% 降至 50%，使得對水分十分敏感的原葉體無法進行有性生殖所致。

在發育程度上，稀子蕨生殖芽葉片的羽裂程度和生殖芽的大小是有關係的，越大的芽其第一片葉片的羽裂數越大，這應是和生殖芽的發育程

度有關；生殖芽的葉片羽裂數較孢子體要來的高，甚至生殖芽的第一片葉片都比孢子體的第二片葉片來的複雜，似乎生殖芽可以跳過一些孢子體葉片發育時的步驟，而使得生殖芽的發育過程比原葉體更接近成株。

另外兩者葉片的複雜度有助於在野外分辨幼株的來源，因為生殖芽的第一片葉片至少為二回羽狀分裂，而孢子體則為分叉型，因此兩者長成植株時，第一片葉片的形態在羽裂數上是不同的，此項差異將可用來作用確認其主要生殖方式的依據。

稀子蕨以生殖芽進行無性生殖不會受到季節限制，全年皆可生長；而孢子囊群則於每年九月至隔年四月間產生，若要產生較高的比例的成熟孢子，以長成原葉體，則要延到十一月。本研究也比對了林業試驗所收藏的標本，五月份所採集的標本(表四)，都沒有孢子囊群出現，但仍有生殖芽。館藏中未見七八月份標本的原因，很可能即是因為孢子囊群尚未出現，無法以孢子囊群作為辨認的依據有關。由此也可看出，標本採集時間集中在十一月至一月間，即是野外觀察到的孢子囊群的高峰期，和野外調查的結果相符合。由此可知孢子囊群有季節性，而生殖芽沒有此項限制，因此在繁衍時間上，生殖芽較佔優勢。

觀察攜回實驗室培養的原葉體及生殖芽，同處於 50% 的相對濕度下，生殖芽可保有生命力至少兩星期，原葉體卻很快即乾死。比對野外紀錄，在 2002 年 4 月的乾旱期後，野外仍可發現掉落的生殖芽，且仍保有活性，尚可發根，原葉體或孢子體則尚未發現蹤影。此外，2002 年 4 月 7 日後野外樣區都沒有孢子葉存在，因此不可能以孢子的形式繁殖，但掉落一地的生殖芽待氣候恢復濕潤後，葉片隨即重新長出，甚且在其葉片上再長出新的生殖芽，使得其族群數量能夠很快的回復，生殖芽的數目甚至比前一年同時期多了一倍。當生殖芽欣欣向榮之時，孢子的高峰期(12 月)尚未來臨，截至目前(2002 年 10 月)的觀察，孢子只是零星的出現，並未因經歷嚴重旱季而將產季提前。由此可知，生殖芽可以在乾旱的環境下保持活性，而且在旱季結束後搶先生長，在族群密度驟降時佔據棲所，相對於只能依時序運行的孢子，生殖芽應是稀子蕨因應惡劣環境的生存之道。

五、結論

稀子蕨具有兩種生殖方式，一為以孢子進行有性生殖；另一則是利用生殖芽進行無性生殖，兩者共同構成稀子蕨的生活史。

稀子蕨的孢子囊群從每年九月至翌年四月陸續長出，播灑後一個月可長成原葉體，原葉體在溼度低於 60% 就會死亡，目前已觀察到無性、雄性、兩性的原葉體，屬於雄先熟的類型，應有進行自交及雜交的機會。播灑後三個月可長出孢子體，以進行有性生殖。

其生殖芽的生長速率約為 0.16 立方公分/月。生殖芽可在植株上停留三至十個月不等，生殖芽的產生並沒有明顯的季節性，全年均可以此方式增加個體數。而生殖芽並不需要長到特定大小才能掉落及發根存活，生殖芽數目和大小的相關係數為 0.02，和溼度的相關係數為 0.96，影響稀子蕨生殖芽掉落的主要原因應是溼度。掉落的生殖芽經種植後平均於十天內發根，並具有很強的耐旱性。而光照可能是促使生殖芽在母株上即長出孢子葉的因素，而且若此葉片是在孢子囊群成熟的季節(12 月)所產生的，則此葉片通常與成株一樣，也可於葉背產生孢子囊群，同時進行有性生殖。

再比較稀子蕨的兩種生殖方式，在葉片型態上，生殖芽長出的葉片複雜度較原葉體長出者複雜，這也可作為野外辨認幼株來源的可靠依據。此外，生殖芽在植株上即發育出維管束，而孢子繁殖者則得等原葉體出現後一個月才有較完整的維管束。因此，無論在葉片複雜度上或是內部運輸構造的完整性上，生殖芽應比孢子體要接近成株的成熟度。

無論從季節性、耐旱性及成熟度來比較，生殖芽都較孢子繁殖來得有效率、適應性強且普遍性高。這可能是我們在野外很容易觀察到稀子蕨以生殖芽的方式繁殖，卻未發現過原葉體的原因。雖然如此，但稀子蕨的孢子的確可以在實驗室中成功的培養為具有孕性的原葉體，以進行受精作用產生基因組合不同於親代的合子，增加族群的遺傳歧異度，這應該是為什麼稀子蕨採取兩者並行的生殖方式。

在環境適應上，稀子蕨對濕度極為敏感，一遇乾旱，其植株及配子體都無法存活。蕨類的配子體因細胞數少，既薄且小，也不具有防止水分散失的構造，一般而言多無法抵抗缺水，但稀子蕨的成株明顯的比他種蕨類更無法忍受乾旱，這可能與其構造有關。不過經過一年多的觀察，因為稀子蕨具有極為耐旱的生殖芽，其生殖芽的平均密度也會因環境的變化而調整，因此生殖芽應是稀子蕨族群得以度過旱季的主要生殖策略。

六、參考文獻

- 李冠儀。1999。臺灣實蕨屬和刺蕨屬(羅蔓藤蕨科)配子體形態發生之研究。
國立中山大學生物科學所碩士論文。
- 張路西、張永達。2000。高中生物教材活體培養技術。教育部中部辦公室。
- 張藝瀚。1997。台灣北部福山地區蕨類植物之分布與環境因子之關係探討，
並以蕨類植物作為微環境指標之研究。國立台灣大學植物所碩士論文。
- 郭城孟、陳應欽。1990。太魯閣國家公園蕨類植物之研究。太魯閣國家公園
管理處。
- 郭城孟。2001a。蕨類入門。遠流出版。台北市。
- 郭城孟。2001b。蕨類圖鑑。遠流出版。台北市。
- 黃曜謀。2001。蕨類孢子的收集與保存。未發表。
- 楊遠波、劉和義、呂勝由。1997。臺灣維管束植物簡誌，第一卷。行政院農
委會。
- 楊榮祥、鄭湧涇、林金盾、曾哲明、李麗敏、許美蓮、廖達珊、薛如娟。2001。
高中教科用書—生命科學上冊。大同資訊。台中市。
- 應紹舜、黃曜謀。1995。蘇澳地區筆筒樹物候學之研究。國立臺灣大學農學
院研究報告 35(4)：451-464。
- Hietz, P and O. Briones. 1998. Correlation between water relations and
within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest.
Oecologia 114(3):305-316.

評語

本實驗有很好的出發點，但工作需要長期的野外觀察、人力、時間，尚嫌不足。作者充滿對生物及生物研究的熱忱，並且能細心及長時間的進行觀察與紀錄、分析，非常值得鼓勵。