

有「構」厲害

The Great Paper Mulberry

章璿 鍾國芳 中央研究院生物多樣性研究中心

Chang, Hsuan Chung, Kuo-Fang Biodiversity Research Center, Academia Sinica

知道臺灣最常見的植物有哪些嗎？你可能說不出構樹的名字，但你一定有看過構樹，隱在山腳、路沿、河岸、水邊、甚至牆角，如此無足輕重的存在著；而你可能更沒想過的是，構樹在人類學研究上深微的貢獻。

最常見卻最視而不見

構樹，學名 *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent.，是桑科 (Moraceae)、構樹屬 (*Broussonetia* L'Hér. ex Vent.) 的植物，廣泛分佈於臺灣、中國黃



圖1 構樹葉 (鍾國芳攝，生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)



圖2 果實成熟後為鮮紅色 (鍾國芳攝，生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)

河流域以南到中南半島。光聽到構樹這個名字，一般人不見得認得，但在認識其外形特徵後，會赫然發現構樹竟是在臺灣路邊隨處可見的雜木，常為荒廢空地或次生林地中的優勢種，恣意生長，甚至在城市的各個牆隅路旁都可輕易見證它的無所不在。構樹的葉子其實十分特別，極好辨識，雖然也有不同的形態，但在臺灣常見到的為3至5瓣的掌狀裂 (圖1)，葉面上有許多絨毛，質感粗糙，另外也有卵狀的葉型，以及許多介於中間的形態。初夏時，構樹的多花果成熟時轉為鮮豔的橘紅色 (圖2)，果實柔軟多汁，常吸引鳥類及小動物來覓食，也可製成果醬食用。

構樹另一個特別的地方在於它是有雌、雄株之分的雌雄異株植物，構樹的雄花序為乳黃綠色長穗狀的葇荑花序 (圖3)，雌花序為球狀的頭狀花序 (圖4)，由許多具淡粉紅色長絲狀花柱的雌花構成。因為構樹雌雄異株的特性，構樹屬的分類命名由一開始就出了差錯，造成了這個桑科下的小屬出乎意料、異常迂迴複雜的分類歷史。

構樹韌皮纖維極長，是極具價值的造紙原料，在林奈時期以前便已傳入歐洲，並廣為栽植。然而當時歐洲人只見到雄構樹，而構樹的雄花序與一般桑屬 (*Morus* L.) 植物無異，構樹因而被認為是桑屬植物。1712年德國醫師及博物學家肯普費 (Engelbert Kaempfer) 出版《異域風采錄》 (*Amoenitatum exoticarum*)，將他在日本生活了兩年的見聞及考察集結成書，並在書中廣泛的描述了日本植物，構樹便是其中一種。肯普費在書中所用的構樹名稱 *Morus papyrifera* 及其描繪構樹的圖版 (圖5) 後來為林奈 (Linnaeus; L.) 在1753年出版的



圖3 長穗狀的雄花序(鍾國芳攝，生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)



圖4 圓球狀的雌花序(鍾國芳攝，生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)

《植物種誌》(*Species plantarum*)中引用，成為構樹最早的合法學名 *Morus papyrifera* L.。18世紀末法國博物學者布松內(Pierre Broussonet)在訪問蘇格蘭期間將一株構樹枝條帶回巴黎博物館栽種，但該枝條順利長大後卻開出了球形的雌花序並結出紅色果實，與桑屬植物截然不同，顯示構樹並非桑屬植物，於是，以提出用進廢退論而聞名的法國生物學家拉馬克(Lamarck; Lam.)於1789年為構樹立了新屬 *Papyrius* Lam.; 於此同時，另一位法國學者萊里捷-德布呂泰勒(Charles Louis L'Héritier de Brutelle; L'Hér.)提出以 *Broussonetia* 替構樹屬命名用以紀念布松內，其提議也廣受當時學者認同。不幸的是，此時正值法國大革命之際，萊里來不及將該學名正式發表即在1800年被暗殺身亡。所幸萊里的提議為另一名法國植物學家馮特納(Etienne Ventenat; Vent.)採用，並於1799年在其



圖5《異域采風錄》中描繪構樹的圖板(作者: Engelbert Kaempfer 肯普費 / 典藏者史密森尼圖書館，生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)

airiti

著作《植物圖譜》(Tableau du règne vegetal)中代萊里發表, *Broussonetia* L'Her. ex Vent. 得以成為合法學名。前述構樹屬學名中 ex 指的是由 L'Her. 提出, 但由 Vent. 正式發表。然而, 西班牙馬德里皇家植物園園長 Casimiro Gomez de Ortega 在 1798 年時已經用 *Broussonetia* 命名了一個豆科新屬 (*Broussonetia* Ortega), 使得晚一年發表的 *Broussonetia* L'Her. ex Vent. 變成 *Broussonetia* Ortega 異物同名的晚同名 (later homonym)。

由於豆科的 *Broussonetia* Ortega 幾乎未被植物學家認可, 且拉馬克的 *Papyrius* Lam. 也極少為歐洲學者採用, 在 1930 年英國劍橋舉辦的國際植物學大會中, 學者們提議並通過將 *Broussonetia* 「保留 (conserve)」給桑科, 並以 *Broussonetia* L'Her. ex Vent., nom. cons. (nom. cons. 在植物命名法規上稱為保留名) 取代被廢棄的 *Papyrius* Lam., nom. rejic. (nom. rejic. 在植物命名法規上稱為廢棄名), 此提案獲得接受, 從此 *Broussonetia* L'Her. ex Vent. 成為構樹屬的正確學名, 構樹的學名也正式定為 *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Her. ex Vent.。除了構樹, 十九世紀初被外派至日本的德國醫生與植物學家西博德 (Philipp Franz von Siebold) 亦根據在日採集的植物發表了另外兩種構樹屬植物: *Broussonetia kazinoki* Siebold 及 *Broussonetia kaempferi* Siebold; 另外, 英國博物學家漢斯 (Henry Fletcher Hance) 則是根據一份採自廣東的標本發表了新種 *Broussonetia monoica* Hance。不過因為這幾種物種的外型皆十分相似, 再加上西博德在為植物命名時, 參考了它們的日文名字卻不慎混淆, 且當時植物分類尚未有指定「模

表1 構樹屬植物及其中文名與日文名

學名	中文名	日名
<i>Broussonetia papyrifera</i> L'Her. ex Vent.	構樹	カジノキ (Kajino-ki)
<i>Broussonetia kaempferi</i> Siebold	藤構、葡蟠	ツルコウゾ (Tsuru-kôzo)
<i>Broussonetia</i> × <i>kazinoki</i> Siebold	雜交構樹	コウゾ (Kôzo)
<i>Broussonetia monoica</i> Hance	小構樹、楮	ヒメコウゾ (Hime-kôzo)

式標本」的規定, 遭致日後植物學家對構樹屬植物的誤解與學名長期的誤用。

2013 年, 日本自然科學博物館的秋山忍 (Shinobu Akiyama) 博士和東京大學大場秀章 (Hideaki Ohba) 教授在仔細比對文獻及標本後, 重新選定了西博德發表的構樹屬植物學名的後選模式標本 (lectotypes), 發表了日本構樹屬植物的分類訂正, 確認日本的構樹屬有三個物種: *B. papyrifera* (構樹)、*B. monoica* (小構樹)、*B. kaempferi* (藤構), 而過去長期被認為是小構樹正確學名的 *B. kazinoki* 其模式標本所指的事實上是分布在日本、韓國, 由小構樹與構樹的雜交產生的雜交構樹 (表 1)。

然而, 秋山忍與大場秀章的論文並沒有著墨臺灣構樹屬分類長期的問題。構樹在臺灣是再常見不過的植物, 然而翻閱臺灣植物學文獻, 構樹的分類著實令人茫無頭緒, 各家說法不僅在數目上不一致, 連物種、學名也有所不同。或許是因為構樹太為常見, 總是讓人提不起勁來研究, 於是臺灣構樹屬的分類問題, 就這麼一直若有似無的存在著。細細檢視植物誌上的紀錄, 一般認為臺灣構樹屬有兩種或三種植物, 除了構樹和小構樹, 主要的疑義就在於, 臺灣到底有沒有「藤構 (*B. kaempferi*)」這個植物。

在不同植物學文獻中, 我們可以看到植物學家們有些認為臺灣確實有藤構, 有些則認為是那應該是小構樹, 日本植物學家鈴木時夫 (Tokio Suzuki) 更主張那些被認為是藤構的標本應是臺灣特有的藤構「變種」, 他並以「*Broussonetia kaempferi* var. *australis* T. Suzuki (南方藤構)」命名之; 在 1982 年, 日本分

類學者山崎敬(Takasi Yamazaki)更將分布在中國南方、越南、臺灣的藤構都視為「南方藤構」，而藤構的原變種(*Broussonetia kaempferi* var. *kaempferi*)則為日本特有，這樣的分類處理後來則被中國學者普遍採用。1989年，臺大森林系樹木學教授、臺灣桑科植物分類權威廖日京老師在其桑科植物訂正與後續的臺灣植物誌中，報導了臺灣確實有藤構的存在，並引用了三份標本，臺灣植物誌第二版的構樹屬分類處理因此有三種植物：*B. papyrifera*(構樹)、*B. kaempferi*(藤構)，以及*B. kazinoki*(小構樹)，鈴木時夫的南方藤構則被處理為小構樹的同物異名。廖老師的處理雖為後續臺灣的學者所接受，但同時也造成大家的眾多疑惑：到底藤構和小構樹怎麼分？鈴木的變種又是什麼植物呢？

筆者研究室於2017年發表在植物學研究(Botanical Studies)的論文中，以DNA序列重建了構樹屬的親緣關係，並比對構樹屬植物的模式標本，釐清臺灣構樹屬分類。從形態與分子證據的角度來看，鈴木時夫發表的「南方藤構」毫無疑問就是小構樹*B. monoica*，而再進一步檢視廖日京博士報導藤構時所引證的三份標本後，發現其引證的標本其實也都是小構樹，不僅如此，國內外的標本館，更是都沒有發現來自臺灣的藤構標本。根據上述證據，臺灣構樹屬其實僅有構樹(*B. papyrifera*)與小構樹(*B. monoica*)兩種植物，藤構並不產在臺灣，真正的藤構分布在日本、中國、越南。

乘載歷史的植物

人類利用構樹的歷史十分悠久，中國古籍《詩經》便曾提及構樹，小雅·鶴鳴中所述「爰有樹檀，

其下維穀」，其中的穀指的便是構樹，指濃密的檀樹林下長了低矮的構樹，喻檀樹及構樹皆是極好的人才，有招才納賢之意。

構樹的利用價值確實極高，在臺灣，早期養鹿人家常以構樹嫩葉做為鹿的飼料，故構樹又稱鹿仔樹；構樹味甜多汁的紅色果實則是許多昆蟲、鳥類、松鼠喜愛的食物。構樹的韌皮纖維極長，亦是非常好的纖維作物，中國古代便有南方人以構樹皮製布造紙的記載，更以其為原料製作紙鈔，所以構樹另有一別稱為鈔票樹。因極高的利用價值，構樹很早便傳入日本及歐洲，其英文名paper mulberry便是取自與桑樹相似的外型(mulberry)及可用以造紙的特性。

三國吳人陸璣在《詩疏》中註釋「穀」字時提到「今江南人績其皮以為布、又擣以為紙、謂之穀皮」，描述了南方人取構樹皮「擣以為紙」，這種紙現在一般認為指的是赫蹠書，即以構樹皮捶打而成的樹皮紙。也有學者認為，東漢蔡倫利用樹皮、破布、麻頭和魚網等所發明的造紙術便是受到南方人取構樹「擣以為紙」的文化所啟發。

構樹至今仍是「棉紙」的主原料，但「績其皮以為布」中的「布」指的是什麼呢？民族學者凌純聲考察古代文獻中的記載，推論「布」字指的便是「榻布」—以構樹皮製成的樹皮布。樹皮布是一種無紡織布，以植物的樹皮為原料，經拍打槌毆的技術而製成，在西非、東南亞、太平洋、中南美洲等地都存在，但以環太平洋為主要分布區域。「榻布」早在《史記·貨殖列傳》中就被提及，在佐以語言學上的資料後，凌純聲認為榻布即是太平洋南島語族所稱的Tapa。



圖6 庫克船長第一次航行時，隨船植物學家採集的構樹標本，現典藏於英國自然史博物館（生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa）

“...All their Cloth is, I believe. Made from the Bark of Trees; the finest is made from a plant which they Cultivate for no other purpose. Dr. Solander thinks it is the same plant the bark of which the Chinese make paper of...”

「…我相信，他們的布都是由樹皮做的，其中最細緻的布是由一種專門種來做樹皮布的植物製成的，索蘭德博士認為這種植物的樹皮就是中國人造紙的原料……」。

—Captain Cook's journal during his first voyage round the word, made in H.M. bark "Endeavour" 1768-71

西方文獻中樹皮布最早見於18世紀英國庫克船長(Captain James Cook)橫渡太平洋航海日誌中關於大溪地人「布」的觀察。書中描寫大溪地的章節中，關於「布」的製作有非常詳細的敘述，庫克船長提到，大溪地人的布是由樹皮製成的，當地專門種植(cultivated)了一種樹用以製作最細緻的樹皮布，對於種植、採收樹皮、浸水，再以硬木製成有溝槽的「打棒」(beater)把樹皮拍打搥斃製成適當寬度與細緻度「樹皮布」的過程也描述得十分詳細。除此之外，庫克船長在記錄其他風俗的章節中也時常提到，大溪地人在日常生活、儀式、慶典中均會使用樹皮布。隨船植物學家索蘭德博士 Daniel Carlsson Solander認為這種用來製布的植物就是中國人造紙的原料，書中也明確指出即是構樹(圖6)，同時也稱這樣的製作方式在整個玻里尼西亞地區是十分常見的，當地人稱之為 Tapa。

樹皮布：Tapa

Tapa 為南島語，為大溪地、庫克群島一帶南島語族對樹皮布的稱呼，最為大家熟知，故現也常以 tapa 通稱樹皮布，不過在不同地區，樹皮布的名稱還是各有不同。

製作樹皮布的主要原料則為構樹 *Broussonetia papyrifera*，也有使用麵包樹(*Artocarpus*)或其他桑科榕屬植物(*Ficus*)製作，不過以構樹製作的樹皮布為大宗，品質也最佳。

在過去，樹皮布是太平洋南島語族日常生活的基本所需，可用於衣著、家居布置、打扮裝飾及藝術創作。



圖7 巴布亞新幾內亞原住民身著傳統服飾示範如何剝取構樹皮以製作樹皮布 (鍾國芳攝, 生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)



圖8 於慶典中以樹皮布盛裝打扮的巴布亞新幾內亞原住民 (鍾國芳攝, 生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)

構樹DNA與南島語族的遷徙

儘管中國古書中多有記載，但以原始方式捶打製成的「榻布」對我們來說已是無從想像的遙遠；然而 Tapa 對於太平洋地區的南島語族而言，卻是日常生活的必需品、文化上無可取代的象徵。

南島語族 (Austronesian-speaking peoples, 簡稱 Austronesians) 就語言學來說即為「說南島語」的民族，是文化上關聯十分緊密、但在體質人類學上組成非常複雜、異質性極高的群體。南島語族分布在東起東太平洋復活節島、西迄印度洋馬達加斯加的廣大熱帶與亞熱帶島嶼上，包括了臺灣、島嶼東南亞，以及大洋洲的美拉尼西亞、密克羅尼西亞和玻里尼西亞等島嶼。在近代西方人將紡織品傳入前，這些太平洋島嶼上遍植構樹，但構樹並非此地理區的原生植物，南島語族人們特意細心栽種構樹，專門用以製造樹皮布，以提供衣著、包裹、襯墊等日常用品使用，而在儀式慶典中，樹皮布亦扮演不可或缺的角色，可說是最具代表性的南島物質文化 (圖7-14)。

南島語系包含了三億八千多萬人使用的1,200種語言，是世界上分佈最廣、多樣性最高的語系，南島語族先民拓殖遠大洋洲島嶼的歷史一直是人類學研究的重要議題，他們在太平洋上的遷徙，是人類歷史上最後一波大規模的移民，這些人是從何而



圖9 斐濟當地的島民以木製打棒捶打構樹皮製作樹皮布 (李宜軒攝, 生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)

來，在近萬公里的汪洋中，依循的又是哪條路線呢？從語言學、考古學、民族學及人類遺傳學等不同的角度來探討，對南島語族遷徙的路徑和時間皆有不同的主張，近年來，語言學、考古學甚至人類遺傳學的證據均越來越傾向支持以「臺灣為南島原鄉」的「出臺灣說」，將臺灣置於南島研究的關鍵地位。不過，關於南島語族遷徙與擴散仍有著多樣且相左的假說，因此尚需更多的證據來了解其全貌。

除了從語言、考古、人類遺傳學來探討南島語族的遷徙，1994年，目前任教紐西蘭奧塔哥大學 (University of Otago) 的生物人類學家馬諦索-史密斯 (Elizabeth Matisoo-Smith) 首先以「共生物種」(commensal species) 的親緣地理來追溯南島語族的遷徙。人類生活在自然之中，因為食、衣、



圖10 斐濟人慣以模板印花的方式裝飾樹皮布(李宜軒攝, 生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)



圖11 薩摩亞地區主要以拓印的方式為樹皮布添加飾紋(李宜軒攝, 生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)

住、行、育、樂等需求,以及自身文明、文化的發展,與所利用的「動、植物」產生緊密的「共生」關係,同時也無意間改變了這些「共生物種」的自然地理分布和遺傳結構。

南島語族為農業民族,他們遷移時將食、衣、文化所需的原料,如豬、雞、老鼠、麵包樹、芋頭、地瓜等圈養動物與作物打包,帶著這整套的「農業包裹」(agriculture package)遷徙,人類學者認為

南島語族遷徙的出臺灣說 (Out of Taiwan hypothesis for Austronesian dispersal)

關於史前南島語族遷徙的一系列假說,憑藉的多是語言與考古學上的證據。歷史語言學家白樂思(Robert Blust)自1970年代開始研究南島語族的文化史與起源,白樂思將南島語系中的1,200多種語言分為10個分群,而其中9個分群包括了臺灣原住民說的26種南島語,而構成第10分群的則是包含達悟語及其他所有南島語的「馬來-玻里尼西亞語」分群。由於臺灣擁有相對古老且最高的南島語言多樣性,最有可能為南島語的發源地,白樂思因此提出「臺灣原鄉論」的說法。考古學家貝爾伍德(Peter Bellwood)則是採用「農業語言遷徙假說(Farming Language Dispersal Hypothesis)」的立論,整合考古資料語言學的研究成果,認為南島語族的遷徙是在人口增加與土地需求的壓力下,由北往南的農業擴張,並進一步提出「出臺灣說」(Out of Taiwan hypothesis)。貝爾伍德的模式認為,南島語族的農民先祖約在距今5,500至5,000年前經由中國南方遷移到臺灣,在臺灣發展了約1,000年後,其中一部分的人群又在距今約4,200年前離開臺灣朝南方遷移抵達菲律賓,並持續擴張遷徙,約在3,500年前進入婆羅洲、抵達新幾內亞,南島語族在距今約3,000年前進入東美拉尼西亞島群後,在約2,800年前抵達遠大洋洲玻里尼西亞的西端,在此經過約1,000年的停滯後,南島語族人持續向東擴張,並同時向南及向北遷徙,在距今約1,000年前抵達其分布北界的夏威夷、距今約1,200到800年前到達東界的復活節島,最終在約730年前來到最南界的紐西蘭。依照如此遷移的路徑及時間,南島語族在約3,500年的時間內一路從臺灣橫跨整個太平洋,中間沒有停頓,也沒有與當地原居民交流,以當時有限的航海能力展現驚人的拓殖速度,美國學者戴蒙(Jared Diamond)於是在1988年以「開往玻里尼西亞的特快車(Express train to Polynesia model)」來形容出臺灣的南島祖先快速遷徙的過程,因此過去學者也曾以「快車說」來描述「出臺灣說」。



圖12 薩摩亞當地居民彩繪樹皮布(李宜軒攝，生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)



圖13 東加地區製作的大件樹皮布(李宜軒攝，生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)

成功的「地景轉移」(transported landscape)是南島語族能拓殖遠大洋洲島嶼的關鍵。太平洋地區約有70種與南島先民的生存與文化傳承產生緊密的共生物種是藉由南島語族的遷徙而傳播過去的，所以研究這些物種的族群遺傳結構，便能夠推論攜帶他們的南島語族人當初是如何活動的。過去20年間，南島「共生物種」如豬、雞、狗等動物，以及麵包樹、香蕉、芋頭、椰子、番薯等的親緣地理研究，揭開了南島語族拓殖與往返島嶼間的複雜歷史，有時能清楚的支持某個論點，有時卻更加點出了南島語族遷徙這個議題的盤根錯節。

在所有遠大洋洲南島語族栽種或畜養的共生物種中，構樹是唯一原生地在東亞、中南半島的物種，如此的分布範圍讓其足以做為檢測各個南島起源地假說的材料。根據文獻記載，在近代文化傳入大洋洲島嶼之前，南島語族人們在太平洋許多島嶼都種植了構樹，他們以無性繁殖栽種，專用以製作樹皮布。雖然現在仍有太平洋島嶼保留著製作樹皮布的傳統，但隨著紡織技術的引入，樹皮布已不再是生活中不可或缺的元素，樹皮布文化在許多地區已不復見，卻也正因如此，構樹十分有可能保有古老的遷徙印記，加上太平洋地區並沒有構樹的近緣植物，排除了物種之間雜交的可能。

2008年時任教於國立臺灣大學森林環境暨資源學系的鍾國芳受到國立臺灣史前文化博物館南島文化



圖14 在東加的市集中亦有販賣樹皮布(李宜軒攝，生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)

與樹皮布研究者張至善博士的邀約，嘗試從「衣」出發，以構樹的親緣地理解開南島語族的遷徙之謎，同時，在太平洋另一端的智利考古學家 Andrea Seelenfreund 博士與生化學者 Daniela Seelenfreund 博士也正埋首鑽研同個議題。這支跨領域、跨國籍的團隊於是展開了長達10年的太平洋構樹之旅。

利用構樹DNA來推論南島語族數千年來在太平洋的遷移，不論在空間或時間尺度上，跨度皆是非常遼闊的，因此，採樣便十分關鍵。為了瞭解構樹在原生地區中的遺傳變異，必須在臺灣、中國以及中南半島一帶等構樹的原生地取得足夠的樣本以便分析其遺傳結構；另一方面，為了找出太平洋構樹的來源，研究團隊也依循著南島語族的分布，找尋早期玻里尼西亞人引入的構樹分布點，排除近代

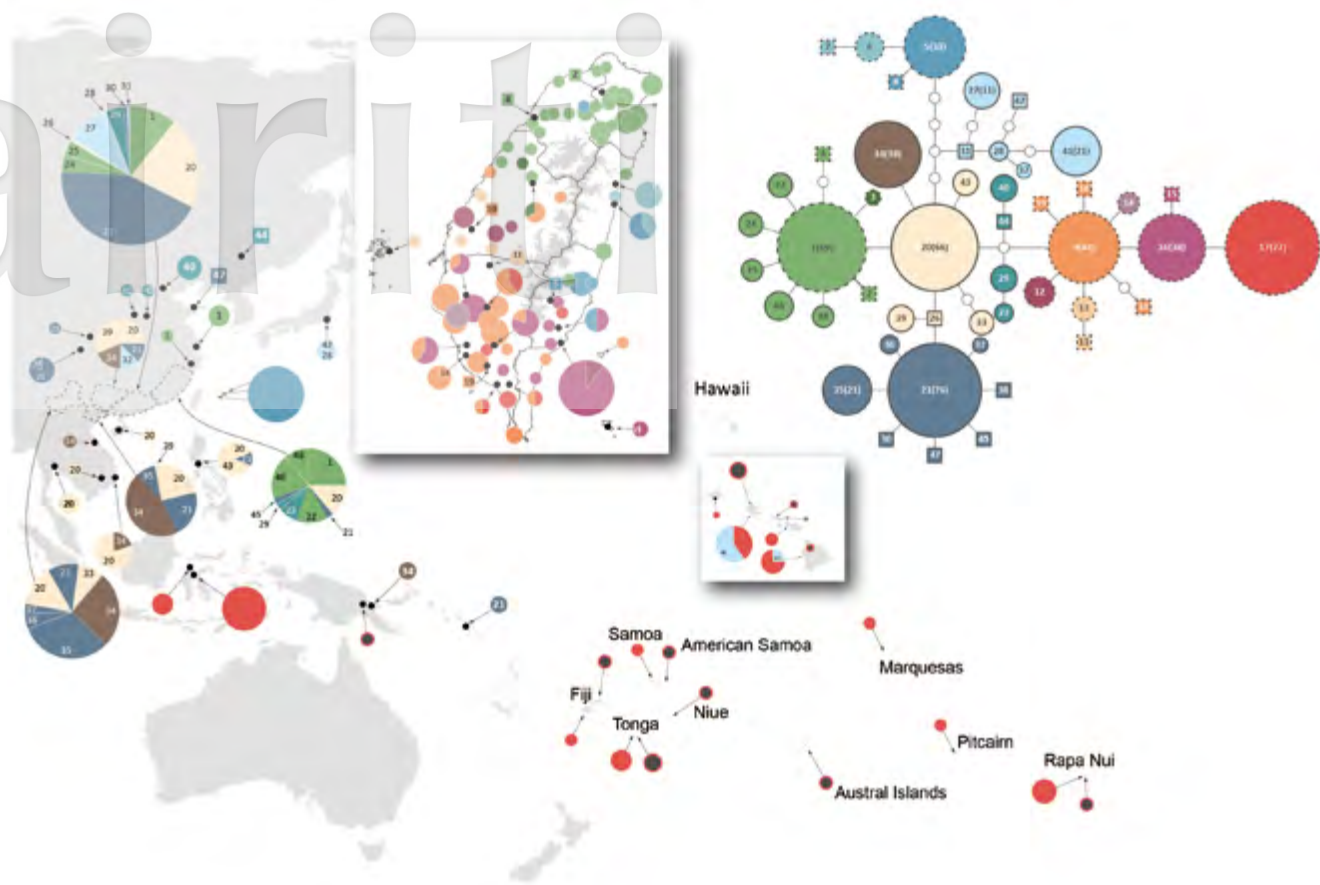


圖15 構樹葉綠體 *ndhF-rpl32* 基因單型分布及網狀圖。將各基因單型 (haplotype) 以不同色系表示，並標上編號1~48，圖中可見各基因單型於地理上的分布以及網狀圖。在地圖上以圓餅圖標示不同基因單型於同一地理區所佔的比例，圓餅圖的大小對應該地的樣本數。在網狀圖中各基因單型的編號標示於圓圈內，括號中的數字為樣本數，圓圈的大小與樣本數成比例，圓圈越大表示擁有該基因單型的樣本越多，小於10的樣本數未標示。出現在臺灣的基因單型以虛線表示，方形則表示該基因單型為特有基因單型 (unique haplotype)，僅出現在特定地理區。太平洋地區紅圈內填黑色代表樣本樣本 (作者：鍾國芳，生物多樣性數位博物館提供 / cc by-nc-sa)

引進，收集來自各島嶼的構樹樣本。研究團隊在橫跨將近1萬公里的採集範圍中，總計包含了來自臺灣、中國、中南半島、日本、新幾內亞、斐濟、東加、美屬薩摩亞、夏威夷、復活節島等遠、近大洋洲各處共604個構樹樣本。

研究選擇以葉綠體基因組中 *ndhF-rpl32* 基因間隔區 (intergenic spacer) 作為分子標記，偵測到48個基因單型 (haplotype)，即同一段分子標記的不同DNA排列型式，以分子演化學的演算法比較各基因單型之間的關係並將其畫為網狀圖，就可以推論他們的演化歷史 (圖15)。在所有採樣區域中，臺灣、中國與中南半島擁有最高的基因單型多樣性，構樹遺傳多樣性中心，根據演化學的假說及推論，基因單型多樣性較高的區域，最接近族群散佈的起

點，顯示這些地區為構樹的原生地。而臺灣雖然面積狹小，分佈在臺灣的構樹卻有非常高的單型多樣性，而且構樹的族群在北部 (綠色系)、中南部 (紅色系) 與東部 (藍色系) 的基因單型屬於不同演化支序，顏色在圖15地圖上的呈現更可以看出明顯的分群；顯著的親緣地理結構暗示著，構樹雖然是常見植物，但其自然傳播力有一定的局限性，更遑論越洋傳播。

與原生地相比，太平洋上的基因多樣性則明顯較低，在蘇拉威西、新幾內亞及遠大洋洲島嶼上，絕大多數的構樹均攜帶紅色編號17的基因單型 (cp-17)，而除了大洋洲外，cp-17僅分布在臺灣南部。在演化上，cp-17隸屬於一個臺灣特有的基因單型支序的最末端，因此，表示這些遠大洋洲帶有cp-17的構樹最



圖 16 東加島上栽植用於製作樹皮布的構樹(李宜軒攝, 生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)

有可能是被帶出臺灣至當地的共生物種。此外, 構樹的生物學特性同樣也支持著此論點, 據文獻及在野外的觀察, 太平洋構樹全賴南島語族藉由根部萌櫟扦插無性繁殖(圖16), 而在經過可鑑識構樹性別的分子標記的分析後, 雌雄異株的構樹在太平洋幾乎皆為雌株。或許, 南島語族先祖攜帶構樹旅行時, 只帶了 cp-17 雌性植株, 之後藉由根部萌櫟無性繁殖的方式, 讓構樹生長、傳遍於一個又一個島嶼。種種證據皆顯示太平洋構樹的親緣地理與臺灣是南島語族原鄉的「出臺灣說」十分吻合。

構樹這種臺灣最常見植物的DNA, 意外保存了南島語族太平洋遷徙的遺傳印記, 記錄了構樹隨著南島語族「出南臺灣」的遠渡重洋, 也是首次從民族植物學切入, 以共生物種親緣地理學的證據支持「出臺灣說」, 再次見證了臺灣在南島研究上的重要性。

有「構」厲害

構樹, 串聯起植物系統分類學、生物地理學、生物人類學、考古人類學、語言學、人類遺傳學、民族學等學門知識, 由研究臺灣最常見的本土樹種, 鋪陳出南島語族起源與遷徙的研究。2015年底, 鍾國芳副研究員與團隊的階段性研究報告於《美國國家科學院院刊》(Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, PNAS)發表, 驚豔的成果博得多方關注,

湧起的熙攘終會退去,

而來自不同領域、不同國

家的學者仍在同一片海

洋及島嶼間奔走, 構樹

的研究依然繼續, 這段偉大的海上遷移尚在航行中。

十年的辰光、無數研究人員的投入及更多旁人無私的援手, 最終歸結於一篇論文的出版, 僅僅數頁的篇幅, 該說是濃縮抑或稀釋了。2018年, 我們與中研院數位文化中心合作, 建立生物多樣性數位博物館(<http://brmas.openmuseum.tw/>), 嘗試將科學研究以另一種方式呈現, 藉由創新的媒介與多元內容, 讓民眾得以從不同角度接觸艱深的研究主題, 在專業中尋得與生活、文化與歷史的連接, 了解研究之於學術以外的價值, 更希望能將生物多樣性研究的成果及意義真正落實於社會中。首期數位特展便是以「有『構』厲害」為主題(圖17), 透過「子曰: 必也正名乎。」、「打樹成衣」及「植物學家的人類學之旅」三個子單元, 從臺灣最常見的植物—構樹, 乃至南島文化這份臺灣給世界的禮物, 在科普知識的傳遞之餘, 讓深受漢文化影響的我們從而探求與思考臺灣為南島原鄉的意義。



圖 17 生物多樣性數位博物館有構厲害系列特展(生物多樣性數位博物館提供 /cc by-nc-sa)

參考文獻與附註

- Chang, CS, Liu, HL, Moncada, X, Seelenfreund, A, Seelenfreund, D, Chung, KF. 2015. A holistic picture of Austronesian migrations revealed by phylogeography of Pacific paper mulberry. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 112:13537-13542 (doi:10.1073/pnas.1503205112)
- Chung, K-F, Kuo, W-H, Hsu, Y-H, Li, Y-H, Rubite, RR, Xu, W-B. 2017. Molecular recircumscription of *Broussonetia*(Moraceae) and the identity and taxonomic status of *B. kaempferi* var. *australis*. Botanical Studies 58:e11 (doi:10.1186/s40529-017-0165-y)
- 張至善(2011)打樹成衣:南島語族的樹皮布及其文化. 國立臺灣史前文化博物館, 臺東市
- Peñailillo, J., Olivares, G., Moncada, X., Payacán, C., Chang, C.-S., Chung, K.-F., Matthews, P. J., Seelenfreund, A., Seelenfreund, D. 2016. Sex distribution of paper mulberry (*Broussonetia papyrifera*) in the Pacific. PLoS One 11:e0161148