

不單只是吊著這麼簡單：附生植物的生理生態學

Craig E. Martin◎撰文

徐嘉君、邱文良、董景生◎譯

譯者註：

Dr. Craig E. Martin. 為美國堪薩斯大學 (University of Kansas) 教授，主要的研究領域是「逆境中的植物生理生態學」，包含植物在形態、解剖及生理上對逆境的適應，尤其對一種在逆境中發展出的光合作用形式 (CAM) 有特別深入的研究。附生植物的生長面臨諸多逆境，其形態及生理上均發展出許多的適應機制，例如大部分附生鳳梨科植物即屬於CAM光合作用形式，這是Craig教授過去多年的研究重點之一；然而附生植物中的另一大類蕨類植物至今尚缺深入的研究，林試所福山分所試驗林有著十分豐富的附生植物，其中包含十分可觀的蕨類資源，因此Craig教授應邀來此客座研究有關附生蕨類生理生態方面的課題。本文為Craig教授來訪期間於2001年6月26日在林試所的一場演講，題目是附生植物的生理生態學：不單只是吊著這麼簡單 (Ecophysiology of Epiphyte: It is not easy just hanging around)。借鏡其在附生植物及植物生理生態方面豐富的研究經驗，希望能對福山的附生植物有更深入的了解。

我個人研究附生植物已有25年，但更令我興奮的是上週我在貴所福山試驗林，與邱博士的研究同仁們一起進行的實驗中，得到一些有趣的結果，雖然這些數據還未經過統計分析，但我想先與大家分享。因此，今天我除了利用我以往的研究所得，對附生植物做一般介紹外，也將參雜一些我們在福山所得的資料。

首先，什麼是「附生植物」？就是指某一群的植物，它們生長在其它支持它們的植物上，但並不直接從此「寄主¹」植物吸取養份；附生植物並不直接影響寄主，而寄主除了提供生長環境外，也不影響附生者，這就是附生植物的標準定義。

全世界有三大類主要的維管束附生植物。一為鳳梨科的植物，它們的分布以新世界熱帶為主，某些種類也有過深入的生理生態研究；第二類為蘭科植物，雖然這是泛世界性的分布植物，但卻鮮為人探討；第三類為蕨類植物，這也是泛世界性生長的植物，但亞、非、及中南美為主要的分布區。就蕨類而言，雖然已有很多科學家從事分類研究，但有關之生理與生態研究則不多。這也是我因而期待來台灣，特別是福

山的原因之一。

從哥斯達黎加一種生長茂密的鳳梨科植物，令人聯想到這麼多的附生植物生長其上，是否會對寄主造成負面的影響，同時也導至本文主題：懸吊不是一件容易的事。相較於地面上，樹灌層或許具備更充分的生長空間，相對地也必需面對一些環境逆壓的問題。附生植物彼此間的競爭即是一例，但在這方面尚未有深入的研究。光線也是問題之一，對於生長在林蔭下的附生植物，光量是否影響其生存，這是我過去的研究之一。

在墨西哥的巴哈(Baha)沙漠，有一種不尋常的附生鳳梨科植物，它們所面臨的問題是乾旱。這種植物沒有根，不接觸土壤，唯一的水份來源是雨水，組織的貯水功能也不佳。因此水份逆壓是這種植物的考驗，這也是許多附生植物需適應的問題。

很多附生植物為了適應乾旱條件便衍生出「CAM」的光合作用方式，地球上大部分的植物都以「C3」，也有些以「C4」的型式進行光合作用。其最大差別在於「CAM」型的植物在晚上才打開氣孔，而白天則完全關閉，這與其它形式光合作用的植物正好相反。大部

分的植物需要陽光將二氧化碳轉為醣類，所以它們的氣孔在白天有陽光時打開，吸收二氧化碳，並製造醣類。CAM型的植物白天緊閉氣孔，僅捕捉並貯存太陽能量，但不吸收二氧化碳，等到晚上氣孔才打開並進行二氧化碳的吸收。這是CAM型植物適應乾旱環境的方法之一，因為若在白天將氣孔打開，以吸取二氧化碳，同時也將喪失大量的水份；相反的，白天關閉氣孔，等到晚上才打開，則可以避免許多水份的流失。

CAM名稱的由來取自「景天酸新陳代謝」(Crassulacean² Acid Metabolism)的字母縮寫。這類植物普遍生長在乾旱地區，生長十分緩慢，因為它們最優先考量的是保存水份，而非快速生長。大部分地球上具充足水份地區的植物多為C3或C4型，而非CAM型。但令人驚訝的是大部份分布在熱帶與亞熱帶的附生植物(包括附生的鳳梨科植物)屬於CAM，這些地區的生育地雨量豐沛。然而，儘管經常下雨，但在兩場雨之間，由於樹幹上並無土壤，無法貯存水分，因此環境十分乾旱，也因此許多附生植物屬CAM型。許多附生的鳳梨科與蘭科植物都如此，但附生蕨類植物又如何？我對此所知並不多！

其中一個我在多年前研究的例子是生長在哥斯達黎加的一種石蕨*Pyrrosia longifolia*。它是屬於CAM型的附生蕨類，更正確地說，應該是它的孢子體屬於CAM型。大家都知道，一般我們所見的蕨類，其實是孢子體，它們會產生孢子，孢子成熟發散後發芽成配子體。配子體通常只有一層細胞厚，也沒有氣孔，它們會是CAM嗎？請記得CAM的定義是：氣孔晚上打開，白天關閉，以節省水份。但配子體並無氣孔！我們發現，配子體晚上並未吸收二氧化碳，所有的二氧化碳都在白天被吸收。這是一個很奇特的案例：CAM的孢子體，C3的配子體！它們在發育過程中如何轉換則尚未被研究。

讓我們看看福山的例子，一種在福山很普遍的附

生蕨類-石蕨*Pyrrosia lingua*，與哥斯達黎加的石蕨不同，我們發現它們屬於C3型。許多蕨類會有產生孢子的孢子葉及不產生孢子的營養葉之分化，這種孢子的生產對葉子有無任何的生理影響？從孢子葉的形態可發現在孢子囊群(sorus)當中並無任何空隙存在，在這種孢子葉與營養葉之間是否存在不同的生理生態？

有趣的是我們可以憶測兩個完全不同的結果，其一，孢子的生產將導至碳水化合物的需求，因此刺激葉片有較高的光合作用速率，有一例是在產生蘋果的枝條上，葉子的光合作用速率即較高。當然我們也可以從反面來思考：由於它們的任務是生產孢子，因此光合作用速率較低。

我們因此想問：光合作用速率在孢子葉上是否較低？我們對福山的石蕨分別測量其孢子葉與營養葉的二氧化碳交換，發現它們的營養葉有正常的光合作用，但孢子葉卻沒有任何光合作用現象。因此當一片葉子生產孢子時，就必需從其它的葉子輸入醣類。當我們量測其滲透壓潛能(osmotic potential, ψ)時，發現孢子葉的 ψ 值較高，這是可理解的，表示它們有較多的碳水化合物來供應生產孢子所需。

另一令人好奇的是，它們的氣孔如何分布，孢子葉上的孢子囊群分布極密，因此從表面上無法看到氣孔。事實上它們的氣孔是存在的，只是被濃密的孢子囊群覆蓋住，導至二氧化碳無法交換。

第二個研究主題是有關幼株與成熟株的生理差異問題。多年前我與我的第一個研究生研究一種附生鳳梨*Tillandsia deppeana*，我們做了一些實驗來測試此種附生鳳梨兩種形式的葉片生理上的差別，它的成熟葉在缺水2天後，晚間的二氧化碳流失量遠大於白天的吸收量；反觀其幼葉，在缺水8天後，白天的二氧化碳吸收量仍大於夜間的流失量。因此幼葉似乎對乾旱更具抗壓性。我們認為這是因為幼葉上面覆蓋的鱗片，或是因為較低密度的氣孔，降低或減緩了水份的喪

失。但某些德國學者持不同的意見，他們認為這種差異的造成，起因於植株的大小，而非成熟株與幼株葉子形態上的差異。

因此我們在福山利用一種附生蕨類—台灣山蘇花 (*Asplenium nidus*) 來檢測先前在附生鳳梨的結果。我們將同一林份的台灣山蘇花，根據展開直徑，由20-30公分至2公尺，分成5個等級，每個等級都有五重複。雖然還有許多資料尚待分析，但從已知的形態、滲透壓、葉綠素含量等數據看來，若不考慮統計(我還沒足夠時間完成統計)，它們似乎沒什麼差異。因此我想說，德國學者的結論並不適用於所有的附生植物。

第三個研究主題是有關滲透壓潛能的問題。有一種生長在乾旱沙漠的灌叢植物，它們具有極高的滲透壓負值，這是可以理解的。因為這類植物必須從土壤中強力拉取水份，滲透壓值可以代表從環境吸取水分的能力。即使是蕃茄這種不是非常乾生的植物，其滲透壓值是-20。現在我們將焦點轉向附生植物，有一種生長在墨西哥巴哈沙漠的附生鳳梨科植物，能忍受極度乾旱的環境，令人驚訝的是，它們的滲透壓值竟然只有-0.8，甚至比蕃茄還高上許多。

因此我們對福山的附生植物做檢測，在這之前並沒有人做過類似的研究，結果顯示我們所檢測的18種附生蕨類及8種附生蘭花的滲透壓，蕨類的平均值約為-0.8，蘭花約為-0.7。

第四個研究主題是：二氧化碳的利用率是否成為附生植物在CAM演化上的重要選擇因子？我們知道CAM型植物起源於對乾旱環境的適應，然而在如福山這等年雨量超過4000mm的潮溼環境中，水分並不構成一限制因子，因此有一假說是CAM也有可能起源於對二氧化碳更有效率的利用。因為夜間在濃密的森林內，樹木行呼吸作用而使空氣中的二氧化碳濃度變得很高，CAM植物因而能在夜間更有效率的利用二氧化碳。

為了檢測此一假說，我們採用在福山發現的CAM型附生植物—絨蘭(*Hoya carnosa*)作為實驗對象，然後在林內鬱閉處及林外開闊處各選了10株絨蘭的寄主，量測宿主旁白天及夜晚的二氧化碳的濃度，並採集宿主及絨蘭的葉片做碳同位素的測定 ($\delta^{13}C/^{12}C$ ratio)。

檢測結果二氧化碳濃度在白天約為370-380 ppm，夜晚則是 420-480 ppm。此外， $\delta^{13}C/^{12}C$ 的值能夠顯示什麼訊息？一般來說，大氣中的 $\delta^{13}C/^{12}C$ 值約為-8，而典型沙漠中的CAM型植物中的比率為-14，所以是大約比其所利用的空氣的值稍低；C3型的樹木此值約為-30，所以如果絨蘭利用宿主樹木所釋出的二氧化碳，其葉片中的 $\delta^{13}C/^{12}C$ 將會遠比利用大氣的CAM型植物為低，而由此值，我們並可以了解，絨蘭利用宿主所釋出二氧化碳的比率，但這一部份的結果我們尚未得知。

這邊我們並無法證明「CAM的發生是因為要在夜間利用二氧化碳」，但我們由本實驗了解到在夜晚的森林的確有更高可利用的二氧化碳濃度，此外如果附生CAM植物能夠充分利用它們，也提供一有趣的解釋數據，在如此潮溼的環境中CAM型植物形成的可能性。

最後我必需說，全世界有太多有趣的植物，它們都有如此令人著迷的現象。對於一些生長在不尋常環境的植物，我們需要特別去探討它們的生存之道。我們對附生植物所知甚少，毫無疑問的，它們也是在污染環境下最易死亡的一群，它們也許可做為重要的環境污染生物指標，我們有必要再加以深入的探討。

註1：本文所稱寄主，均指附生植物所依賴生長的植物。

註2：景天科植物為一種多肉植物，耐旱力強，常生長在乾旱的生育地。