



僅供參考

# 胎苗漂啊漂 基因流啊流

撰文／廖培鈞·黃生

攝影／廖培鈞

# 1993

年的電影《侏羅紀公園》裡的一句名言：“Life will find a way”（生命自會找到出路）替生命的延續下了一個很好的註解。因為空間、食物、飲水等維持生命的資源受到限制，或者只是無來由的一時興起，而離開出生地到外界闖蕩江湖，成了「生命找到出路」的一個重要的緣由。

植物雖然不像動物一樣會動，但也可以藉由花粉或種子的散播，達到與動物遷徙相同的目的。藉由授粉的過程，花粉將二分之一的親代基因傳遞下去，以基因傳播的方式達到遷移的目的；而種子傳遞基因的方式就更直接了，種子同時攜帶著父母親各半的基因，在哪兒萌發就把基因帶到了哪兒。無論是建立新族群、或是融入另一個不一樣的族群，這顆種子都已經將基因有效地傳遞了出去。如此一來，藉由花粉及種子的遷移、散播，基因得以到外界闖蕩江湖，這就叫做基因交流（gene flow）。

左，河口的紅樹林（攝於馬來西亞巴生港）；  
右，生長在海岸，漲潮時被海水淹沒的紅樹林  
（攝於馬來西亞BAKO國家公園）

因為葉綠體DNA是母系遺傳的特性，所以花粉的散播（只攜帶父系的遺傳物質）不會表現在葉綠體DNA上。因此，葉綠體DNA成為追蹤紅樹林胎生苗傳播的一個有效標幟物。又由於葉綠體DNA是單系的遺傳物質，不像核DNA一樣會有重組（recombination）的問題，因此常常被用做研究族群遺傳學或親緣地理學的工具。藉由研究各族群的葉綠體DNA基因型分布的頻率，便可推測族群之間的分化程度，以及推算種子散播所貢獻的基因交流的方向。

## 紅樹林的基因交流

紅樹林植物是一類很特殊的植物，生活在淡、鹹水交會的河口。根據Tomlinson在1986年的統計，全世界的「真紅樹」約有5科9屬34種，所謂「真紅樹」，必須有胎生現象、特殊的呼吸根，並且能夠適應淡、鹹水交會的環境。至於到底有多少種類，則因為分類學家的觀點不同，而或多或少有所差異。真紅樹的花朵在授粉過後，胚胎直接在母株上發育，接受來自母親的養分，就和胎生現象一樣，稱為胎生苗。當胎生苗成熟之



## BOX 1 紅樹林植物的地理分布

**紅**樹林植物主要分布在熱帶及亞熱帶的海岸，台灣的紅樹林已經接近分布範圍的北界，現在僅存四種，分別是紅樹科的水筆仔 (*Kandelia obovata*) 和五梨跤 (*Rhizophora stylosa*)、海欖科的海茄苳 (*Avicennia marina*)，以及使君子科的欖李 (*Lumnitzera racemosa*)。另外因為高雄港的擴建，使得細蕊紅樹 (*Ceriops tagal*) 及紅茄苳 (*Bruguiera gymnorrhiza*) 在台灣的版圖上消失。只是，在台灣這兩個物種的消失並不令人意外，除了人為的因素外 (高雄港的擴建)，台灣的冬天太冷，也是使這些物種無法藉由胎生苗散播建立新族群的主要原因。



紅樹林的分布



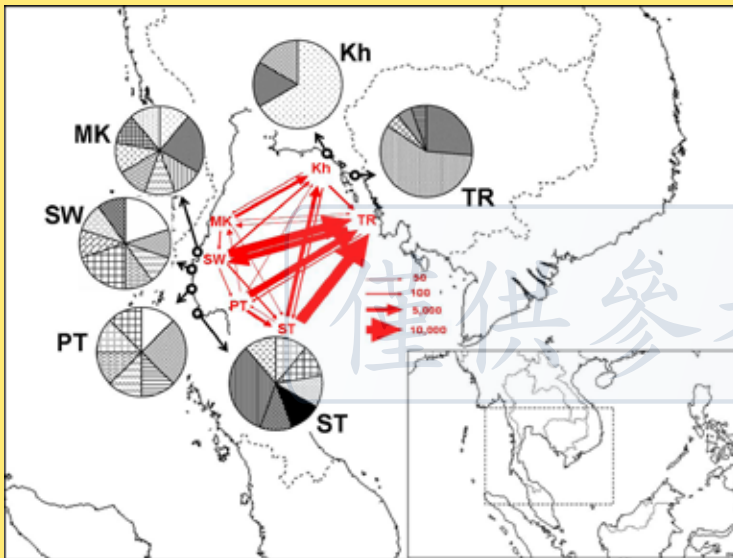
消失的紅樹林植物——細蕊紅樹  
(左：植株；右上：胎生苗；右下：花)

消失的紅樹林植物——紅茄苳  
(左：植株；右上：胎生苗；右下：花)

## BOX 2 紅樹林植物的地理分布

**計**算基因的交流，通常是利用 Sewall Wright 在 1969 年提出來的公式： $F_{ST} = 1/(4Nm+1)$  來估計，其中  $F_{ST}$  是族群分化指數，可以由族群的基因頻率分布估算出來， $N$  是族群大小， $m$  是每一代的遷移率，所以  $Nm$  就代表每個族群中遷移到其他地方的個體數，稱之為基因交流值。但這個指數無法估計遷移的方向，因此便可另外用  $M = m_i/\mu$  來計算， $m_i$  是遷入率， $\mu$  是突變率，故  $M$  代表著遷移的事件帶給該族群的遺傳變異的比例，而此指數便具有方向性了。

**以**暹羅灣的細蕊紅樹為例，若將暹羅灣當成一個大池塘，胎生苗便可在於此池塘內漂來漂去，但這些胎生苗中，有些可能還來不及遇到陸地就死亡了；有些到了不合適的環境，勉強生了根發了芽，卻來不及長大便夭折了；僅有少數能夠找到合適的棲地活下去，並且成功的繁衍出下一代。這些少數成功活下去的個體，對基因交流才有貢獻。藉由葉綠體 DNA 的追蹤，我們得知 TR 族群與 SW 族群之間有「有效且順暢」的基因交流。此外根據  $M$  的估算，TR 的遺傳變異多由 SW、PT、ST 及 Kh 等族群貢獻，意即 TR 族群成功的接受來自許多不同族群的胎生苗，而這些外來的胎生苗對 TR 族群貢獻了不少的遺傳變異，因此 TR 族群可視為匯集族群（sink population）。



暹羅灣像個大池塘，細蕊紅樹的胎生苗在這個池塘裡漂來漂去，也順暢地將基因送到了其他族群。圓餅圖表示各族群的基因型頻率，箭頭表示基因交流的方向及大小。

後，便脫離母體，有些筆直地插在河口的泥地上，生根、發芽，維持當地的族群；有些則隨著潮水漂呀漂，順著洋流或沿岸流漂到合適的地方，建立新族群。由此可知，紅樹林植物的散播與海流有著密不可分的關係。

### 地理隔離—海洋

阻撓紅樹林基因交流的障礙也很多，主

要是長距離的海洋隔離以及陸地的阻隔。海洋會造成基因交流的隔離，主要是因為種子（胎生苗）長時間浸泡在海水中會導致生理上的損傷、甚至死亡。其實早在西元 1859 年，達爾文就在《物種原始》中提到海水對種子的損害作用：根據他自己所做的實驗，87 種種子中，浸泡海水四週後還能發芽的有 64 種，但浸泡過 137 天後只有少數還能發

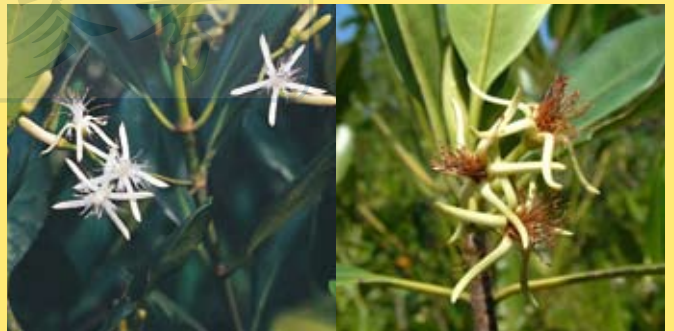
### BOX 3

**白**水筆仔 (*Kandelia candel*) 被發現以來，一直被認為這個屬只有一個種，經過粒線體DNA及葉綠體DNA的研究、分析，發現因為洋流的流動，分布在東海及南中國海北部沿岸（琉球、台灣、大陸東南沿海等地）的水筆仔族群的基因同質化；這樣的情形也同時在南中國海南部沿海（泰國、婆羅洲）的族群中被發現。但是東海和南中國海北部的的水筆仔與南中國海南部的的水筆仔之間，卻有很明顯的遺傳分化，這樣的結果很可能是因為不同的獨立洋流系統，使得南、北的水筆仔無法進行基因交流。直至2003年許秋容博士等人根據這些遺傳資訊，以及染色體數目、生理適應能力、葉的解剖構造以及地理分布，才發現南、北的水筆仔分屬於不同的種類。根據命名法規，南中國海以南、以西的水筆仔延用舊有的學名 (*Kandelia candel*)，南中國海以北的水筆仔則重新命名為 *Kandelia obovata* Sheue, Liu & Yong。

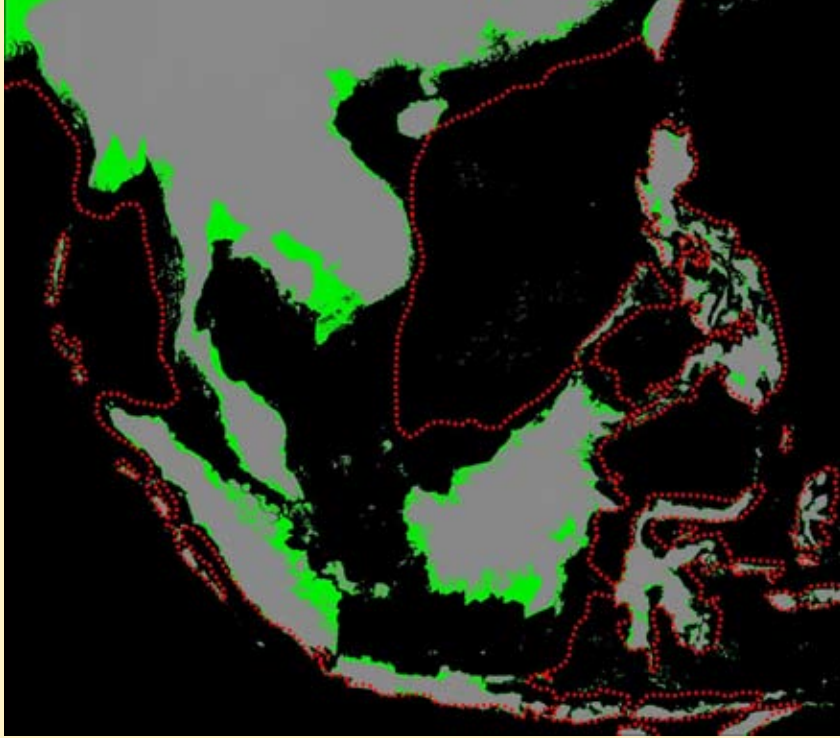
	<i>Kandelia obovata</i> (北部種)	<i>Kandelia candel</i> (南部種)
葉	倒卵形至倒卵狀橢圓形，少數呈倒卵狀長圓形，長6-12公分，寬2.5-5公分	橢圓狀長圓形至長圓狀披針形，長6-16公分，寬3-6公分
側脈	多為5至8對	多為8至11（或13）對
下胚軸	長15-20（或23）公分，最寬處0.9-1.4厘米：先端漸尖	長20-40公分，最寬處為0.7-0.9公分：先端鈍
萼片	白色，長1.5-1.9公分，寬2.5-3.0公釐	淺綠色，長1.4-1.6公分，寬1.9-2.1公釐
樹高	約3公尺	約7公尺
染色體數目	2n = 36	2n = 38



兩種水筆仔的分布界線。



兩種水筆仔的外部形態比較  
左為 *Kandelia obovata*  
右為 *Kandelia candel*



東南亞的海岸線，綠色部分是現在的陸地，灰色是海平面上升20公尺時的陸地，紅色虛線代表海面以下120公尺深的等高線，紅色虛線所圍起來的部分便是海平面下降時露出水面的巽他大陸。

芽；他又做了另一個實驗，將94種成熟的果實乾燥後，其中只有18個能漂浮超過四週；另一位科學家馬頓（M. Martens）選擇了一些海邊的植物，取下種子（不乾燥）放在盒子上使它們漂浮在海上，使這些種子有時候暴露在空氣中，有時候被海水浸溼，比較符合自然的情況，在98種種子中，只有18種在漂浮了六週後還能發芽。當然了，這些十九世紀的實驗似乎不是很嚴謹，但也呈現出漂洋過海尋覓新大陸的困難。那麼靠著海水散播的紅樹林植物又是怎麼一回事呢？

到了廿世紀末及廿一世紀初，生物學的實驗更嚴謹了。克拉克（P. J. Clark）與他的同事們針對14種紅樹林植物做了類似的研究。在他們的實驗中，有5種無法在淡水浮起來，其中4種也無法在海水中漂浮（紅茄苳 *Bruguiera gymnorhiza* 可在海中漂浮，在淡水中會沉入水底）；此外，這14種紅樹林植物在4~23天就發根發芽了，發芽後的胎生苗更無法忍耐海水長時間的浸泡，有四分之一的物種在海水浸泡下，會出現新芽萎縮

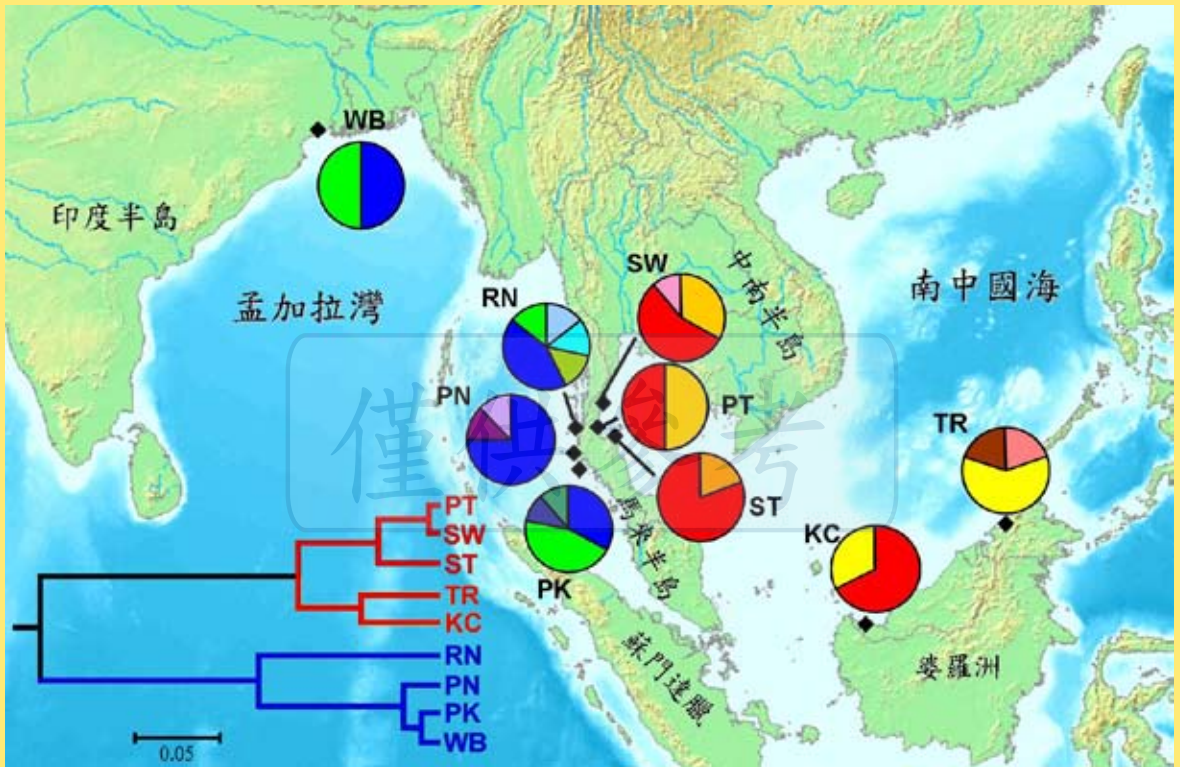
的現象。K. A. McGuinness則針對澳洲的細蕊紅樹（*Cerriops tagal*）做研究，發現91%的胎生苗遷移的距離小於3公尺，甚至有76%的胎生苗只在母株旁1公尺內。此外，在成熟掉落100天後，高達60%~80%的胎生苗會因為蟲害、螃蟹啃食等原因而死亡，成功萌芽長大的比例只有0.7%。因此我們知道，紅樹林植物要藉由洋流進行長距離的散布，困難度是很高的。

## 地理隔離—陸地

另一個障礙是陸地。陸地的阻隔和地理的歷史事件有關：冰河期的時候，海平面下降，原本是淺海的地方有機會露出海平面成為陸地，阻隔海水；在間冰期的時候，海面再度上升，淹沒地勢較低的地方，有些海洋便有機會再度交流。近五十萬年來，海平面起起伏伏，最低的時候，海平面大約在現今海面以下140公尺處，這時候的台灣與大陸相連、馬來半島也與婆羅洲合併在一起，整個東南亞的淺海都露出了海面，形成一塊

## BOX 4 地理隔離—馬來半島

除了長距離的海洋之外，突出海面的陸地、半島，對胎生苗的流傳也會形成阻礙，而有所影響。馬來半島自中南半島南端伸出，由泰國及馬來西亞（西馬）組成，最南端是島國新加坡，西邊隔著麻六甲海峽與印尼的蘇門達臘島相鄰。根據葉綠體DNA的研究，細蕊紅樹（*Ceriops tagal*）在馬來半島東西兩岸擁有截然不同的基因型，而根據基因型的分布頻率計算族群的遺傳距離，發現地理距離較遠的婆羅洲與馬來半島東岸的細蕊紅樹有較近的遺傳距離，而僅隔著數十至百餘公里寬的馬來半島東西兩岸的族群則有較遠的遺傳距離。這個結果顯示馬來半島對細蕊紅樹的胎生苗傳播形成很明顯的阻礙，使兩岸的基因無法交流，導致南中國海及孟加拉灣的細蕊紅樹造成遺傳上的分化。



大陸，稱之為巽他大陸（Sundaland），這塊大陸將北太平洋與印度洋完全隔開了。而當海面最高的時候，約位於現在海拔20公尺處，若目前的海平面再上升20公尺，那麼東南亞大多數人口密集的海岸都會在海面下，包括台灣的嘉南平原、泰國曼谷等地，巽他大陸也消失至剩下窄窄的馬來半島；但若海平面繼續上升50公尺以上，馬來半島將會出

現漏洞，南中國海及安達曼灣的紅樹林胎生苗將有機會藉由海水互相交流，不過根據已知的地質紀錄，這種情形還不曾發生過。

### 人類促成紅樹林的基因交流

影響紅樹林的基因交流的因素不只限於自然因素，人類的活動也是很重要的因子。

以往紅樹林被不肖商人大量砍伐，圍土



牆、築魚塭，開始養蝦養蟹養魚，紅樹林的面積漸漸地減少，泰國的紅樹林面積自1960年以來已經減少了一半、菲律賓的紅樹林面積自1920年的448,000公頃至1990年只剩下110,000公頃，全世界的紅樹林估計有50%被砍伐，興建成魚塭。

但近年來人類對大自然的保育觀念漸漸提昇，開始保護紅樹林生態系，在棲地的維護之外，開始設法拯救早期被大量砍伐的紅

遭受破壞的紅樹林

左：大面積砍伐的紅樹林（馬來西亞Kg Nelayan）；  
右上：魚塭取代了紅樹林（印尼）；  
右下：大批的紅樹林遭到砍伐（馬來西亞Kg Telaga Air）

樹林植物。於是便如火如荼地種植、栽培各種不同的紅樹林植物，將生根發芽的幼苗以大貨車一車一車運送到各個河口，大量種植，以「復育」紅樹林。不經幾年，小苗長成大樹，產生新的胎苗，成熟落地又隨著沿岸流漂到附近的野生族群，加快了基因交

流的速度，這樣的「復育」計劃，使得紅樹林的基因不需靠海水的力量就可長距離散播，哪兒的道路愈發達，基因交流就愈順暢。但是這樣人為的基因交流不見得是件好事。外來的基因太多，表面上看起來是增加了該族群的基因多樣性，但外來基因很有可能會稀釋



人為的復育造成了紅樹林的基因混雜。左上：人工栽種的紅樹林小苗；右上及左下：貨車運送紅樹林小苗至各地河口、海岸栽種；右下：人工栽種的紅樹林排列整齊且樹徑一致。



掉當地故有的基因、甚至失去它，若這個故有基因是很特別的，那麼損失就大了！因不經周延考慮的人為隨意栽植，而導致基因的混亂，我們稱之為基因混雜（gene mixing）。基因混雜的結果反而可能使整個物種的遺傳多樣性降低，這樣的基因交流並沒有益處。因此在復育紅樹林時，大量栽植紅樹林植物可能是不對的，而是應該好好維護它們生長的环境，盡量避免棲地遭受破壞，紅樹林就能自然更新，恢復原來的面貌。就如同那句名言“Life will find a way”一樣，紅樹林自然會找到一條屬於它自己的路。



在沒有人為干擾的環境下，紅樹林的小苗就可以自然的更新。

## 延伸閱讀

葉篤莊、周建人、方宗熙(譯) 1998 《物種起源》第十二章：地理分布。台灣商務印書館。(原著：Darwin, Charles. 1859. The Origin of Species-the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.)

Chiang TY, Chiang YC, Chen YJ, Chou CH, Havanond S, Hong TN, Huang S (2001) Phylogeography of *Kandelia candel* in East Asiatic mangroves based on nucleotide variation of chloroplast and mitochondrial DNAs. *Molecular Ecology* 10:2697-2710

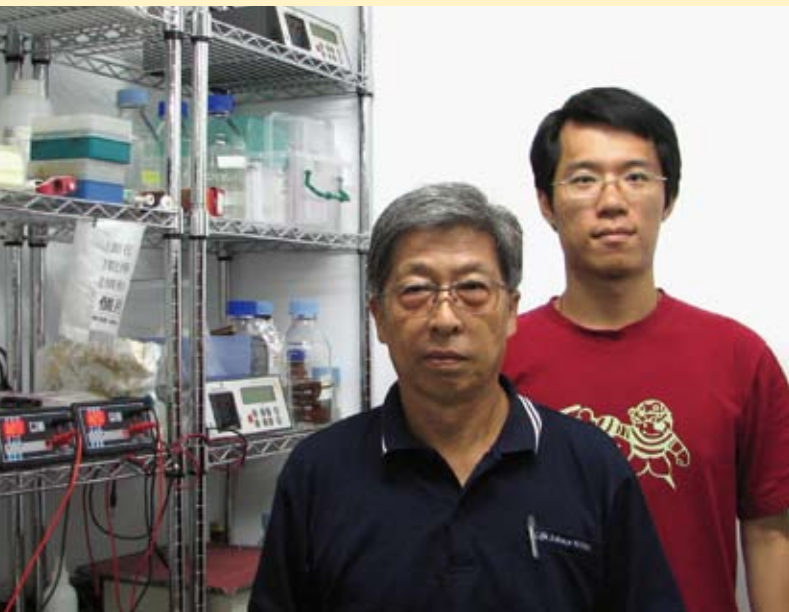
Liao P-C, Havanond S, Huang S (in press)

Phylogeography of *Ceriops tagal* (Rhizophoraceae) in Southeast Asia: the land barrier of the Malay Peninsula has caused population differentiation between the Indian Ocean and South China Sea. *Conservation Genetics*

Clark PJ, Kerrigan RA, Westphal CJ (2001) Dispersal potential and early growth in 14 tropical mangroves: do early life history traits correlate with patterns of adult distribution? *Journal of Ecology* 89: 648-659

McGuinness KA (1997) Dispersal, establishment and survival of *Ceriops tagal* propagules in a north Australian mangrove forest. *Oecologia* 109: 80-87

Sheue C-R, Liu H-Y, Young JWH (2003) *Kandelia obovata* (Rhizophoraceae), a new mangrove species from Eastern Asia. *Taxon* 52: 287-294.



## 黃生

國立台灣師範大學生命科學系

黃教授曾擔任生命科學系系主任，也曾兼任師大教務長、師大代理校長。

他是這本文集的主編，也是「台灣野生生物基因多樣性」研究團隊的召集人。他曾戲稱，凡經他碰觸過的事務，大多會落入「暮色蒼茫」的場景中。例如八〇年代時，他曾採用類黃素成分研究化學分類，之後這領域就黯淡了；九〇年代他改用同功酶探討族群結構，而同功酶方法也很快由更好的方法所取代，他又得從頭學起，他又怕等新技術學會了，是不是又見黃昏。

他的研究主題是紅樹林的基因遺傳，雖然他也接觸了台灣的紅樹林，但他希望，哪怕是千帆落盡，台灣的紅樹林也不要沒入黃昏。他更希望編完這本「基因生萬物」之後，基因多樣性的保育工作也不會轉進「落日金黃」的譜帶裡去。

## 廖培鈞

國立台灣師範大學生命科學系博士班

大學畢業後決心深入學術領域探究未知和未來。因研究紅樹林而有機會四海為家，跑遍了南中國海週邊有紅樹林生長的每一個窮鄉僻壤，抽絲剝繭，終於理出了茫無頭緒、逐浪漂移的紅樹林基因流傳。

不同於指導教授——黃生老師的地方是：凡經廖培鈞研究過的題材，都將有更美好的將來，紅樹林的研究明天必然大好。