

# 著生植物靠什麼維生？ ——福山亞熱帶雨林中台灣山蘇花的氮源

◎林試所育林組·王巧萍 (cpwang@tfri.gov.tw)

◎臺灣大學昆研所·顏睦歆

◎臺灣大學昆蟲系·吳文哲

## 清除著生植物救老樹？

過去十多年來，台灣民眾日益關切生活週遭裡樹木的健康與存活。在樹醫研究尚未普及的狀況下，每當有大樹移植或老樹病枯，總是看見民眾最急切處理的第一步，就是把長在樹上的所有著生植物先行刮除，甚至以強力水注沖洗樹皮。這樣的處理方式，除了是為了進行腐朽部位的防腐作業需求外，主要原因常常是懷疑著生植物可能是病源的溫床，而大的原因是分不清著生(或稱附生)與寄生的差別。因為長期以來，著生植物被普遍的誤認為是以吸取宿主樹木的營養為生，會導致宿主衰亡。

然而，終年潮濕的熱帶及亞熱帶雨林或溫帶的雲霧森林，最引人注目的就是樹上著生著各式各樣的蕨類與苔蘚植物。這些長在樹冠層的著生植物，不僅沒有造成樹木的衰病，反而對森林的生物多樣性有很大的貢獻，更對森林生態系的養分循環有著重要的影響。這是因為離地而生的著生植物，根系沒有接觸到土壤，所以無法從土壤裡取得營養與水分。為了在逆壓環境之下生存繁衍，著生植物多特化出能有效從空氣與降水中取得養分與水分的外觀形態、解剖構造及生理機制。但我們要怎麼證明著生植物不是吸取樹幹的營養為生的呢？穩定同位素  $^{15}\text{N}$  天然含量的分析，也許可以回答這個問題。

## 喝空氣和吃泥巴的差別

化學元素中的「同位素」是指質子數相

同但中子數不同的原子，有些具有放射性、有些則否，而不具放射性的同位素就是「穩定同位素」。同位素具有相同的化學性質，但重量不一樣，生物在利用這些元素的各種生化過程中，會對比較重的穩定同位素有歧化作用，因此生物體內的穩定同位素含量扣除天然背景值以所得的  $\delta^{15}\text{N}$ ，會隨著生物的營養來源而不同。例如，植物根系在吸收氮素時，會優先利用比較輕的氮( $^{14}\text{N}$ )，而“歧視”(discriminate)比較重的氮( $^{15}\text{N}$ )；同樣的，土壤微生物在分解落葉的時候也是如此，久而久之，就造成了土壤中的  $^{15}\text{N}$  天然含量遠大於植物體，也就是土壤的  $\delta^{15}\text{N}$  比植物體為高的現象。

一般來說，直接由空氣中固氮的植物， $\delta^{15}\text{N}$  大約趨近於0；而非固氮性的植物  $\delta^{15}\text{N}$  則會因它們所使用的氮源而不同。Stewart等學者研究四個熱帶及兩個亞熱帶雨林著生植物與宿主植物葉片的  $\delta^{15}\text{N}$  發現，著生植物的  $\delta^{15}\text{N}$  (-2.7‰~0.0‰) 明顯比宿主植物(0.7‰~3.5‰)為低，進而推測著生植物主要以來自  $^{15}\text{N}$  較為缺乏的大氣為氮源。Hietz等人的研究則發現，著生在樹冠外側粗枝條上的植物葉中  $\delta^{15}\text{N}$  明顯低於內側細枝上著生植物的葉片，顯示冠層外側細枝條上的著生植物，多依賴大氣沉降所輸入之氮，而生存在冠層內側的則以堆積在粗枝幹上的冠層腐植質為主要氮源。

穩定同位素歧化作用當然也發生在動物身上，例如大魚吃小魚、小魚吃小蝦、小蝦吃小藻，這些生物的天然  $^{15}\text{N}$  含量就隨著食性階層的向上而累積。一般來說，每一食性階

層間  $\delta^{15}\text{N}$  相差約 3.4 ‰ (千分比)。因此在過去二十年， $\delta^{15}\text{N}$  值的測定被廣泛應用在不同生物間的食性位階以及特定物種不同食物源的相關研究上。為了瞭解著生植物到底是靠什麼維生，我們決定以福山的台灣山蘇花作為材料，用穩定同位素  $^{15}\text{N}$  來研究長在樹冠上的山蘇花主要的營養來源。

## 台灣山蘇花=空中的微生態系

台灣山蘇花 (*Asplenium nidus* L.) 為台灣產大型著生性巢蕨之一，具有攔截與收集腐植質能力的聚物籃型著生植物，在維管束著生植物的分類上是屬於完全著生型。台灣山蘇花生長過程中蓮坐排列的放射狀叢生葉片，可輕易的承接鄰近樹冠所掉下來來的枯枝與落葉，並且隨著植株增長而累積腐植質，而在基部形成厚實根系與腐植質的結構。森林冠層中巢蕨類植物基部所積聚的有機質特稱為「高位土壤」(perched soil)，在這裡我們稱之為基質。

早在十多年前中興大學的楊正澤老師就



研究人員從冠層採下台灣山蘇花後，需立即於野外將植株的葉片與基質分開，同時將肉眼可見的大型土壤無脊椎動物分別收集起來，以便於運回實驗室進一步分析 (王巧萍 攝)



台灣山蘇花隨著年齡越大，葉片更長，累積的基質就越多。在葉片長達 100 公分以上的樣株基質裡，甚至發現珍貴的三叉黑艷甲的成蟲與幼蟲 (王巧萍 攝)

發現，台灣山蘇花的基質中住著種類非常豐富的無脊椎動物，它們的組成結構與土壤無脊椎動物相非常的相似。我們在福山長期生態研究的森林樣區取樣了 13 棵大小不同的台灣山蘇花，就一共捉到 41322 隻分屬 2 門 7 綱 21 目的無脊椎動物。由於樹冠層中的基質與地面的土壤並不相連，因此便形成了獨特的微生態系 (microecosystem)。也就是說，著生植物提供空間給冠層居民棲息，冠層居民則可能影響著這個微生態系養分循環中有關分解 (分解者功能群之動物體)、養分輸入 (動物排泄物或屍體) 與輸出 (冠層居民的離開)。

## 台灣山蘇花 $\delta^{15}\text{N}$ 值代表什麼？

在森林環境中，氮常常為植物生長的限制因子，特別是對生長在冠層的著生植物而言尤其重要，也因此測定植物葉片的  $\delta^{15}\text{N}$  值或許有助於初步瞭解植物對 N 的利用情形。一般相信，類似於台灣山蘇花的巢蕨類 (*Asplenium* spp.) 著生植物，除了直接利用霧水和雨水等大氣沈降物外，也可以利用樹冠截

留降水時淋溶出的養分在幹流水與穿流水中的養分，以及自己收集到的枯落物所分解出來的礦質養分來維持生長。如果台灣山蘇花本身有固氮能力，那麼它葉片中的  $\delta^{15}\text{N}$  測值應該會接近0；而如果是靠降水中的N為生，勢必會有低於雨水  $\delta^{15}\text{N}$  的負值，且遠低於靠土壤為生的宿主植物。而如果台灣山蘇花是以吸取宿主植物樹幹的營養維生，理論上來說，也就是間接靠土壤養分長大，那麼山蘇葉片的  $\delta^{15}\text{N}$  值應該會只略低於宿主樹木，且和宿主  $\delta^{15}\text{N}$  的差異應該會在一個穩定的範圍內。

不過，既然巢蕨類植物都已經發展出聚物籃狀的構造，我們推測隨著台灣山蘇花越長越大，從基質中不斷循環再利用的養分也會越來越重要，如此一來，不止葉片的  $\delta^{15}\text{N}$  值應該會低於基部的腐植質，且  $\delta^{15}\text{N}$  測值可能會隨山蘇大小的增加而上升。而更複雜有趣的是，一般認為動物體含氮量較高且分解速度較植物的枯落物為快，而植食性昆蟲糞便中的氮，更是可快速釋放而被植物重新吸收利用，如果台灣山蘇花基質中所進住的大量無脊椎動物可以提供山蘇花生長所需的氮，那麼很可能山蘇葉片的  $\delta^{15}\text{N}$  測值就會反過來高於基部的腐植質。

## 從喝空氣到吃動物

我們從福山長期生態研究樣區的同一棵宿主上採取了15棵大小不同的台灣山蘇花的葉片，從葉片的分析結果發現， $\delta^{15}\text{N}$  值會隨著山蘇植株越大、葉片越長而增加，不過基質中的腐植質  $\delta^{15}\text{N}$  則沒有明顯的變化。據此可知，台灣山蘇花的幼株偏向利用大氣氮源，隨著植株長大基質增多逐漸趨向利用枯落物的養分。



巢蕨類植物蓮坐排列的放射狀叢生葉片，有利於承接鄰近樹冠所掉落下來的枯枝落葉，累積腐植質特稱為「高位土壤」。圖為崖薑蕨(王巧萍 攝)

為了知道有沒有動物性氮源，我們又另外採了13棵樣本作進一步分析。結果發現，無脊椎動物的個體數及生物量大致上是隨著台灣山蘇花生物量的增加而增多；而平均葉長30 cm以下及80 cm以上的小型及大型台灣山蘇花，基質中無脊椎動物生物量百分比(0-0.6%)明顯比中型山蘇來得低(1.3-2.2%)。不過由於這13棵大小不同有進行無脊椎動物分析的台灣山蘇花，是個別來自13棵分屬8個不同種的宿主樹木，因此在受宿主植物不同的影響下，無法看出山蘇花葉片大小與基質間  $\delta^{15}\text{N}$  的明顯關係。但非常值得注意的是，其中有4株屬於中型的台灣山蘇花(平均葉長40-70 cm)葉片  $\delta^{15}\text{N}$  值，有異常的高於基質的  $\delta^{15}\text{N}$ 。而這些葉片  $\delta^{15}\text{N}$  值比基質高的台灣山蘇花，每單位基質所含的動物體生物量百分比，比大型山蘇花(平均葉長80-110 cm)更高。綜合分析的結果我們認為，中型山蘇花植體確實有吸收到動物性的氮源，而隨著山蘇花成長至大型時，因為更大量得收集累積宿主的枯落物，因而稀釋了動物性的氮源的訊號。⊗