

知識天地

蘇鐵目植物之親緣關係與演化研究

趙淑妙（生物多樣性研究中心研究員）

蘇鐵目植物（學名：*Cycales*；英文普通名：*cycads*）約有 300 種，為灌木或喬木，稀為小型（50 公分以下）多年生叢生草本或附生植物；主要分佈在全球熱帶及亞熱帶乾燥、開闊、與向陽地區（圖 1A）。蘇鐵植物門（*Cycadophyta*）、銀杏植物門（*Ginkgophyta*）、買麻藤植物門（*Gnetophyta*）及松柏植物門（*Pinophyta*）合稱裸子植物。蘇鐵目植物被認為是現今裸子植物中最早演化出的譜系（*lineage*）；可靠的化石證據出現在距今約 3 億年前的二疊紀（*Permian Era*）末期，當時陸地遍布蕨類與石松，動物則以昆蟲與兩棲類為主。蘇鐵目因其羽狀複葉、有葉痕遺跡但缺乏腋芽的枝幹、有許多鞭毛的精子（圖 1B）、珊瑚狀的根系（圖 1C）等形態特性，因此普遍被認為是現今最接近蕨類植物的種子植物。

蘇鐵目化石的多樣性紀錄在三疊紀（*Triassic*；2.5 億年前）至第四紀（*Quaternary*；~0.2 億年前）的地層；當時的蘇鐵有 20 多屬現今已絕滅，而現存的蘇鐵目植物（如古巴的 *Microcycas* 屬和哥倫比亞的 *Chigua* 屬）也瀕臨滅絕。傳統分類學者將蘇鐵目分成 3 科：即蘇鐵科（*Cycadaceae*）、澤米科（*Zamiaceae*）、*Stangeriaceae*，11 屬（*Cycas*、*Encephalartos*、*Lepidozamia*、*Macrozamia*、*Bowenia*、*Stangeria*、*Dioon*、*Ceratozamia*、*Microcycas*、*Chigua*、*Zamia*）。由於各屬的形態差異很大、缺乏化石證據、及已滅絕的物種太多，難以推敲它們之間的關係，因此分類學上依然存在許多爭議。此外，各學者以 DNA 證據演算出的親緣演化樹（*phylogenetic tree*）結果不一。因此，在蘇鐵目植物尚未從地球消失之前，各屬間的親緣關係亟待探討、釐清。

蘇鐵目植物與其他現生裸子植物之關係

在裸子植物單源群（*monophyletic group*）的前提下，蘇鐵目植物被認為是銀杏目的姊妹群（*Goremykin et al. 1996*；*Chaw et al. 1997*）或是最原始的裸子植物（*Locote and Steveson 1990*）。然而，若在裸子植物為多源群（*polyphyletic group*）的假設下，即 *Gnetales-basal hypothesis*（買麻藤目為最原始的種子植物，裸子植物非單源群；*Doyle and Donoghue 1986*），則蘇鐵目的分類地位又有所不同。由上述的爭議可見，釐清蘇鐵目與其他種子植物的親緣關係有待更多遺傳或基因的證據，特別是基因序列和基因體的分析方面。

過去對蘇鐵目植物各屬間之親緣關係看法

最初，蘇鐵目植物被認為只有單科，即蘇鐵科，隨後 *Johnson (1959)* 從中獨立出 *Stangeriaceae* 及 *Zamiaceae* 兩科。之後由於發現 *Bowenia* 屬，*Stevenson (1981)* 將 *Bowenia* 獨立成一科，稱為 *Boweniaceae*。後來，因發現新特徵，*Stevenson et al.* 於 1992 年又將 *Boweniaceae* 併入 *Stangeriaceae*，故蘇鐵目仍維持三科。此為普遍、被學者們所接受的傳統分類系統。

由蘇鐵目植物的分類歷史可知，隨新蘇鐵目植物間斷地在非洲、中國大陸南部、泰國、和中南美洲地被發現，傳統的分類層級仍有可能被改變，且分子證據的分類與傳統分類的看法差異很大，如 *Rai et al. (2003)* 認為 *Stangeria*

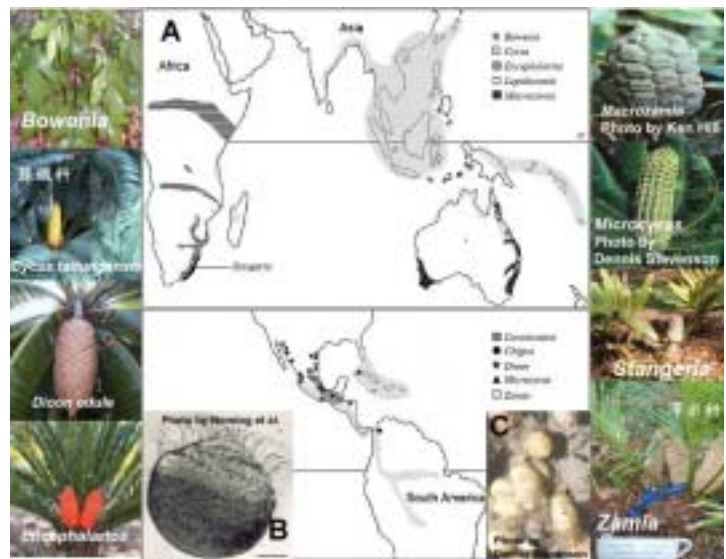


圖 1、蘇鐵目植物各屬的地理分佈與其代表物種。

與 *Zamia* 相近，而非 *Bowenia*。Hill *et al.* (2003) 則將 *Bowenia*、*Macrozamia*、*Lepidozamia* 及 *Encephalartos* 併為一單源群，使 *Bowenia* 移出 *Stangeriaceae* 科，迥異於傳統分類的看法。總之，在傳統分類與分子分類的比較上，除蘇鐵科一致被認為是蘇鐵目內最原始的一群外，其他科或屬間的親緣關係意見紛歧，需有新的證據方能判定。

新的分子證據與新的看法

有鑑於此，本研究藉由三組的分子證據，結合過去已發表的形態與染色體數的特徵，客觀地探索蘇鐵目植物各屬間的親緣關係與演化，以鑑察各方爭議。現今分子技術發展日益成熟，且各種親緣關係的演算法，如鄰近連接法 (neighbor joining) 及最大似然法 (maximum-likelihood) 等，已被廣泛地運用在核酸序列的分析上。本研究利用葉綠體的 *matK* 基因、*trnK* 基因內的內含子 (intron)，以及細胞核內的轉錄區隔間 (ITS: internal transcribed spacer) 等三種序列為分子標記 (molecular maker)，以鄰近連接法演算蘇鐵目內各屬的親緣關係。葉綠體的演化速率低於細胞核，以此兩種不同演化速率的 DNA 序列為分子標記，可有效地減少單一基因，或單一來源基因所造成的取樣偏差，使演算出的親緣關係樹更可靠。

本研究取樣了所有現生的 11 屬，因此蘇鐵目內的屬間親緣關係更加明確的呈現。由圖 2 的演化樹推知蘇鐵目僅分成兩科 (分別是蘇鐵科及澤米科) 較合理。異於 Stevenson (1992) 的結論，我們對蘇鐵目的演化有新看法：1. 不支持 *Bowenia* 和 *Stangeria* 組成 *Stangeriaceae*；2. *Encephalartos* 和 *Lepidozamia* 較接近，而 *Macrozamia* 是它們的外群；3. *Dioon* 屬是澤米科內最先分歧出來屬；4. 有必要重新界定澤米科 *Stangeriaceae*，亞科 *Encephalartoideae* 和亞族 *Macrozamiinae*。我們的結論與 Rai *et al.* (2003) 所發表的親緣關係樹吻合，但是與 Hill *et al.* (2003) 的結果有相當不同，特別是攸關 *Dioon*、*Bowenia* 及 *Stangeria* 的演化地位。Hill *et al.* 認為：*Stangeria* 在演化地位上僅次於 *Cycas*，而 *Dioon* 位於較高等的分枝且與 *Zamioideae* 為姐妹群，*Bowenia* 與 *Encephalartea* 為姐妹群。

比較我們的親緣演化樹與染色體數目的相關性

圖 2 顯示蘇鐵科的染色體數截然不同於其他屬 (Moretti, 1990 a, b; Moretti *et al.* 1993a; Captuto *et al.* 1996)。染色體數似乎與每一單源譜系的多樣化平行。值得注意的是，澤米亞族 (含 *Microcycas*、*Zamia*) 有不尋常的多樣化與複雜的染色體數，此一特性與它們具有較快的演化速率呈相關性。是什麼環境因子 (壓力) [地殼變動或地理性分布 (由於地殼運動生成山脈、海洋等天然障礙,而使同種生物彼此分離的地理性分布)] 或其他生物間的交互作用 (如某些甲殼目昆蟲曾被報導是澤米屬的有效傳粉媒) 導致染色體數的歧異值得進一步調查與澄清。此外，圖 2 亦表明位於演化樹末梢的屬，如 *Ceratozamia*、*Stangeria*、*Microcycas*、*Zamia*，它們的基因長度最短，僅 1500 核苷酸。*matK* 基因長度的減少似乎與蘇鐵植物各屬的分歧演化過程平行。

特徵的性狀演化與分子親緣的關聯性

形態的證據也支持 *Dioon* 在演化上是相對原始的一屬 (表 1; 圖 2)，如孢子囊缺乏氣孔、雌毬果的位置位於頂端及大孢子葉零散排列，這樣的形態特徵與較原始的 *Cycas* 是相同的。*Bowenia* 與 *Cycas* 及 *Dioon* 共有雌毬果位於枝幹頂端的特徵，支持它應比

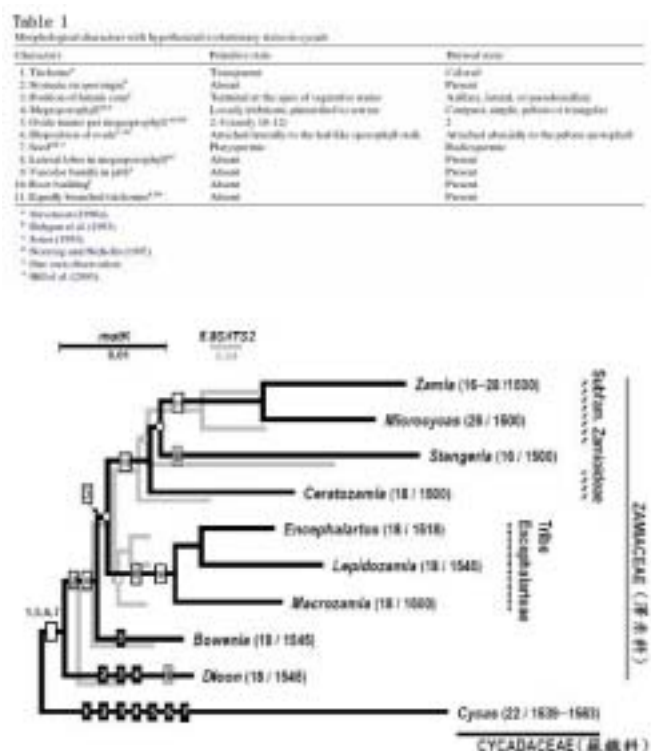


圖 2、蘇鐵目各屬之親緣關係樹。注意兩種分子標記的演化速率不同。染色體數 (斜線前) 和 *matK* 各基因的長度都標於各屬名之後。各形態特徵的性狀 (state) 和其分佈 (見表 1) 都繪於各對應的譜系。枝條上的黑格表示一個較原始的性狀，空格表示可能是較進化的性狀。灰格表示介於中間的性狀。

較接近後兩者而非 *Encephalarteae* (族) 或澤米亞科的姐妹群。地下走根能長芽 (特徵 10) 的特徵是支持 *Stangeria* 和澤米亞科的一獨特性狀。此外, 等分叉或不等分叉的細毛僅共存於 *Microcycas-Zamia* 枝系, 這點亦支持二者近緣的看法。

總之, 我們回應 Schutzman 和 Dehgan (1993, p. 234) 的評論: 「...我們正在處理一古老的植物類群, 但對它們的過去背景僅有不足的知識。」 (We are dealing with an ancient group of plants with but meager knowledge of their connecting links.) 因為我們的結果與前人的看法差異頗大, 因此, 需要更深入的特徵演化研究及更多的分子與細胞學數據以驗證我們上述提出的看法。此外, 徹底的解決蘇鐵目植物彼此間的親緣關係, 將對此目過去至現今的地理分佈有所澄清。