

龍膽的來龍去脈

文·圖—陳志雄

龍膽科植物約有80屬，900多種，這類群主要產於世界各地的溫帶地區，其中龍膽屬 (*Gentiana*) 植物成員最多，約有400種(也有學者看法大約360種)，大多分佈於溫帶地區或是生長在低緯度地區的高山上，自古以來世界各處都曾經拿來栽培當作藥用的植物(圖1)。歧異度最高的地方在中國，包括雲南、西藏等海拔山區，這個地區有幾類植物都是世界上種類最多、最密集的，木本代表是杜鵑，草本植物包括龍膽，而報春花和馬先蒿在該地也是種類多樣性極高的種類。

臺灣的原生龍膽科有7個屬，大多只有零星數量的屬，但龍膽屬則有14個分類群，且幾乎都是分布在高海拔山區的物種，各據山頭而種類不同，是典型的高山物種(alpine species)。早先的研究，用核基因ITS和葉綠體植物DNA的小片段分析，已經大致知道這些臺灣特有物種是在分支的演化末節(圖2)，以地理來說也不意外，因為依照親緣關係圖來看，近緣種是在西側，那在太平洋西側邊緣的臺灣是會有這種演化末端分布類型，比較令人想知道的進一步問題，一是起源何來?二是路徑怎么走?

針對臺灣的物種，曾經以中國和日本等鄰近地區的物種，一起分析臺灣特有高山物種的親緣關係類群，即使使用的分子序列工具較現今單薄，但證據說明了一些故事，因為形態差異和分子親緣的差異結果不成比例，這事情還滿困擾而且會認為是不是DNA資料找錯關鍵位置?舉個極端



圖1 龍膽屬很早就被栽種，是常用的藥草。

的例子，阿里山龍膽和黑斑龍膽，是高山上很常見的共域分布物種，阿里山龍膽是多年生種類，花是藍色到紫色，斜生開一朵花，而黑斑龍膽則是一年生物種，花是黃色，節間多分支開花的花序，在形態上差異相當大，早期因為這麼大的外表差異，被各自歸群在不同支系(圖3)，後來的實驗驗證，其實一開始是對的，後續的研究細節故事，等資料更詳細且公開後再來說。

系統分類猶如滾雪球般，提出的假說經過驗證後越來越接近答案，要解決這個問題，必須有足夠多的種類來分析，然而這些草本的樣品收集並不容易，很多種類少見稀有，而且生活史短，在抽取這些標本館的樣品時，由於小草本的DNA不易操作，而且在經驗上，操作並不穩定。於是跨國合作的提議就成形了，由德國萊比錫大學(Leipzig University)的Adrien Favre主導，聯合臺灣(本文作者)、加拿大、中國、瑞士和美國等國學者，整合提供材料和基因序列。我們把目標放在重建空間，以及龍膽屬和龍膽亞科的時間演化這兩個問題上。

團隊收集到了目前最完整的龍膽亞科樣本(約有現存物種60%以上)，主軸物種的龍膽屬，則有202種，約超過全世界已知種類的一半。主要還是以ITS、*atpB-rbcL*和*trnL-trnF*的序列分析。基本上要找出各種類間的關聯，就是把DNA相近的歸類在一起，然後依照DNA序列的差異劃分彼此關係的遠近，重建親緣關係。然而要建立親緣關係分支的模型是用最大似然估計(maximum likelihood)的方法，簡單的說就是建立關係樹的最大可能機率，然後以貝葉斯推斷(Bayesian inference)來架構出這個分支和歸群事件的可信程

度。建立演化關係樹之後，就可以根據這些分支物種在現今的分布點，轉換成生物地理分布和地理上的演化及傳播的假說。即使目前沒有發現龍膽屬的化石，但是約3300萬年前龍膽科的洋桔梗群植物 *Lisianthus* 的花粉化石，則提供了分子定年的重要參考。

先來說臺灣的特有龍膽群演化遷移路線的分析結果，顯示是龍膽屬和龍膽亞科的共同祖先生活在青藏高原(後續該地區圖示以QTP代替)，然後從青藏高原的周圍分散開來，跟臺灣特有類群相關的小龍膽組，則有5個發散方向(圖4)。除了往西到歐洲的支線外，其餘類群往東側演進，往臺灣的路線是末支，符合先前的研究，也就是到此為止的意思。有趣的是臺灣有兩個演化傳播路線，一條是西側到臺灣，另一條則是由北藉由琉球群島而來，這個分支在早期以為是從日本而來，目前看來則是另有來源，而這條分支就是到達臺灣東部的臺東龍膽，這個物種被限制在臺灣東部，沒有跨過中央山脈到西部。

另一個結論是，青藏高原地區大約在34(25-45)百萬(Ma)年前(圖5)，從該地區周圍開始，龍膽的祖先群分散開來，最後轉往華東而至臺灣。而歐洲的部分則較晚，約1500萬年至今。從北方溫帶涼冷地區，傳至北美洲甚至南美洲，則是大約700萬年前底定的故事。令我們驚奇的是，只有小龍膽組的演化傳播方向南到最遠的澳大利亞和新幾內亞，甚至到熱帶和亞熱帶山脈(例如安第斯山脈)，我認為這群一年生種類演化適應的能力強，一年一個世代的草本演化，耐熱的生理適應演化也會比多年生的溫帶種類快。

稍微瞭解來龍和去脈之後，後續的故事要問，臺灣特有龍膽群基因序列變化小，小至什麼程度?在形態與基因序列不成比例的差異下，目前新世代的基因序列機器能大量獲得DNA序列資料來比對，但是否已經可以回答這個問題?有待進一步的研究。

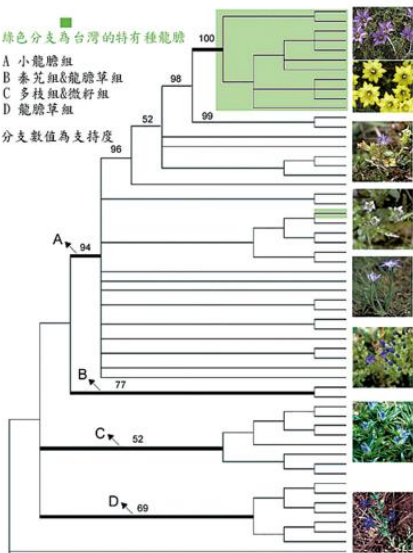


圖2 臺灣的特有龍膽，基因序列相似度高，被歸於一大群。



圖3 雖基因序列變異很小，形態差異卻很大(左，阿里山龍膽;右，黑斑龍膽)。

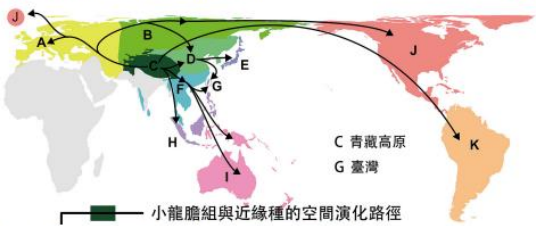


圖4 小龍膽組植物，在演化時空上的走向，源頭起於青藏高原。

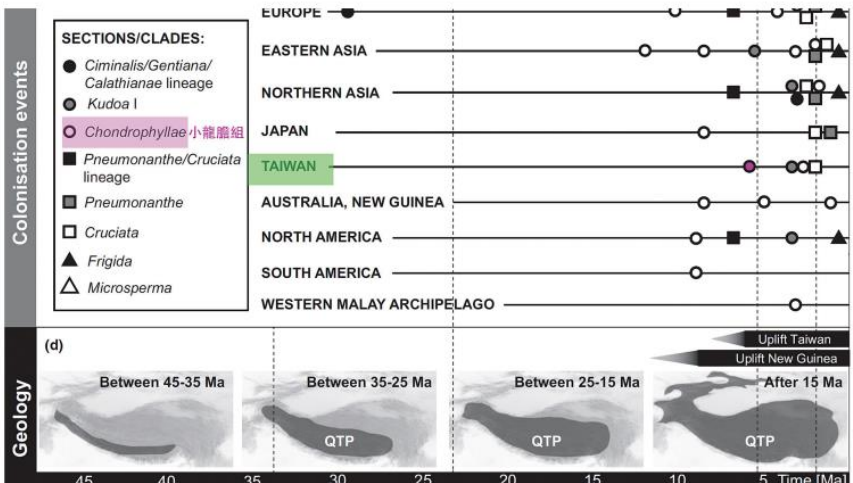


圖5 臺灣特有龍膽的擴散群主要大約在500萬年前開始，圖下方指的是青藏高原的擴散假說的時間單位。