

無性勝有性—— 臺灣目賊芋的繁殖策略

黃啓東¹ 洪信介² 王俊能³

一、前言

產生子代是植物延續生命的重要過程。植物親代產生的有性配子精卵，經受精結合後形成子代稱為有性生殖。由於有性生殖配子形成及受精作用過程都有遺傳重組，使得子代遺傳特性及外表性狀都和親代有所差異。無性生殖則是植物沒有經過配子結合，以營養繁殖或孤雌生殖產生子代，其遺傳特性及外表性狀與親代完全一致。有性生殖雖可產生許多遺傳變異子代供天擇篩選出更適應環境的個體，然而原有適應良好的基因型也可能因為遺傳重組而喪失於子代中；相反地，無性生殖卻能保留最適應環境的基因型。

許多植物都可兼行有性生殖及無性生殖，那麼它們如何調節其產生有性生殖、無性生殖的子代比例及策略，讓生命更能適應環境呢？在高等植物中有一群分布在溫帶及寒帶地區的植物，為適應環境短暫的生殖季節，可以在不利於有性生殖條件下，在有性生殖花序上長出無性營養繁殖芽的方式，這類植物通稱為珠芽植物。

二、珠芽植物概述

珠芽植物並不侷限於特定科或屬，而是獨立演化在各科與屬下，這暗示著不同植物間可能演化出相似的珠芽 (bulbil) 發育機制，同時兼具無性生殖與有性生殖方式的植物，對於嚴苛生存的條件更是衍生優勢的生殖策略。分布於溫帶及寒帶地區不少的開花植物演化出許多特化的無性生殖芽，例如根莖、塊莖和珠芽，其中珠芽可以大量繁殖，非常適合族群在惡劣環境中拓殖，並推測珠芽植物在過去第四紀冰河退卻後快速占領北溫帶大陸，如珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*)。熱帶珠芽植物的起源與溫帶珠芽植物起源的生存方式不同，由於熱帶地區並無嚴寒生長季限制的環境壓力，珠芽產生可能是因為在棲地中無法與其他植物競爭而產生的生存策略。以臺灣為例，苦苣苔科、百合科、天南星科及蘭科等植物，皆有不少種類兼具有性生殖及珠芽之無性生殖繁衍機制。

臺灣維管束植物中有 1 種名為臺灣目賊芋 (*Remusatia vivipara*) 的植物，其珠芽並非由有性生殖花芽轉化而來，而是由花季末了的春天所形成的特定珠芽枝條產生。臺灣目賊芋為天南星科 (Araceae) 目賊芋屬的植物，本屬植物世界上有 4 種，這 4 種皆為罕見的熱帶及亞熱帶地區珠芽植物，其中以臺灣目賊芋分布最為廣泛，於南亞、東南亞、非洲、印尼、泰國、尼泊爾、越南、中國、喀麥隆、

^{1,3} 國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所博士生、助理教授

² 介美麗花卉進出口有限公司負責人



馬達加斯加、澳洲、臺灣等熱帶及亞熱帶地區皆具。筆者等在標本館觀察過去的標本採集紀錄中，鮮少見到具花或果的標本，但所見標本幾乎都具有無性生殖的珠芽。

三、獨特的珠芽發生

珠芽發生的類型可簡單區分為3類，第1類珠芽發生 (bulbil morphogenesis) 是由花原基 (floral meristem) 逆轉發育而成。之前研究證實此現象和花原組織基因的調控有關，世界上屬此珠芽發生類型的植物種類也占最多，以臺灣為例，雙子葉植物的俄氏草 (*Titanotrichum oldhamii*) 接近花季末期時，其 *LEAFY* 基因^註 的表現減少，促使原在花序的花原組織反轉成無性生殖芽。另一類珠芽發生於葉片與葉柄的交接處，如珠芽

1. 花季末期的俄氏草花序，其上小點為珠芽。(黃秉宏攝)

2. 珠芽魔芋的珠芽長在葉片與葉柄交接處。(呂碧鳳攝)

魔芋 (*Amorphophallus bulbifer*)。在葉片與葉柄交接處產生無性生殖芽的構造，其珠芽大小與葉子成熟度相關，在發育成熟的葉子上可長出 5cm 大小的球狀珠芽，成熟脫落的珠芽掉落附近地面後，可以發育成新的植物個體。第3類的珠芽發生於特定的珠芽枝條上，如臺灣目賊芋，這些褐色珠芽枝條是從地下塊莖的上方發育出來，如山芋 (*Colocasia konishii*) 的地下莖。

珠芽植物的珠芽形態有其獨特性，例如俄氏草的珠芽呈現 V 字形，這些珠芽細小輕盈，能快速拓殖到新的生育地；珠芽魔芋的球狀珠芽雖大，但只能掉落拓殖在母株附近；



臺灣目賊芋珠芽外層有倒鈎狀鱗片包覆，可利於粘附在動物或鳥身上，隨動物拓殖到更遠的新生地，這也許就是臺灣目賊芋可以分布於全世界之熱帶及亞熱帶地區的原因。

四、臺灣目賊芋的形態性狀與生育地

臺灣目賊芋為多年生具休眠特性的草本植物，休眠過後的臺灣目賊芋先開花後長葉，為黃色的佛焰花序，盾狀卵形的葉子，葉背綠色具紅色斑塊，葉寬可達 60cm，葉柄長也可達 50cm，而扁球形紅色的塊莖像柿餅，大小約 8cm，長約 30cm 的珠芽枝條便是由此塊莖上部長出，再由枝條上的節點發育出具有倒鈎鱗片的無性繁殖珠芽。在生育地分布上，臺灣目賊芋除了少數族群分布在梅山與

1. 臺灣目賊芋的珠芽生在特定的珠芽枝條上。(黃啓東攝)

2. 臺灣目賊芋珠芽上的倒鈎鱗片。(黃啓東攝)

北大武山區的潮濕岩壁上外，在集集大山、溪頭、竹山與雙龍部落所見的臺灣目賊芋皆生長在大樹上，依附生存的大樹並沒有特定的樹種，惟其依附的樹幹上皆可見豐富的腐植層、蕨類植物與苔蘚植物，間接顯示臺灣目賊芋對環境溼度的要求偏高。

五、結語

在呂勝由等人 (2001) 編著的「臺灣稀有及瀕危植物之分級 彩色圖鑑 VI」中，根據 1994 年 IUCN 物種保育等級之評估，將臺灣目賊芋之臺灣族群量列為嚴重瀕臨絕滅之保

護等級。造成植物稀有的原因諸如自生生殖的缺失、環境適應不良、侷限的生育地環境、人爲干擾與生育地破壞等。依此論文而言，臺灣目賊芋每年可以產生上百個珠芽，具無性生殖芽大量繁殖之優勢，同時臺灣目賊芋塊莖亦不像芋頭具經濟效益，或有遭濫採之危機，但反觀臺灣目賊芋生育地環境，大都只剩低海拔整片竹林的人爲活動地區，像是集集及竹山等地，人爲定期採竹子的行爲，鋸斷傾倒的竹子可能波及鄰近僅存的大樹，使原本生長在大樹上的臺灣目賊芋掉落地上，再受到地被優勢植物姑婆芋及闊葉樓梯草競爭抑制，甚至死亡，致使在此區域生長的臺灣目賊芋數量日趨減少，故臺灣目賊芋的稀有應非自身生殖缺失或人爲食用採集所造成，而是未保護生育地所致。日後如何避免稀有的臺灣目賊芋消失，不單只是列在書本上讓人知道這是嚴重瀕臨絕滅的植物，而是需要積極投入更多的心力與研究，實質保護分布在不同地區的臺灣目賊芋族群與生育地。

註：*LEAFY* 基因爲花部分生組織決定基因之一，調控植物花原基發育成花部結構與逆轉變成營養芽（珠芽）或營養葉的發育，例如花季盛開時 *LEAFY* 表現量下降，俄氏草的花芽發育轉變成珠芽發育，而鳳仙花的花瓣發育轉變成葉狀花瓣的發育。

3. 臺灣目賊芋附生於大樹枝幹上，可看到由地下塊莖長出的珠芽枝條。（黃啓東 攝）
4. 臺灣目賊芋的黃色佛焰花。（黃啓東 攝）
5. 南投縣信義鄉雙龍地區的臺灣目賊芋生育地。（洪信介 攝）

