

# 小隱於林—臺灣的赤箭屬植物

The Genus *Gastrodia* in Taiwan

許天銓 國立清華大學分子與細胞生物學研究所

Hsu, Tian-Chuan Institute of Molecular and Cellular Biology, National Tsing Hua University

## 序言

提起「蘭科植物」的印象，大多數人想起的也許是嘉德麗雅蘭的豔麗丰采，國蘭的雅致幽香，或各種石斛蘭、蝴蝶蘭與萬代蘭的熱情奔放；不過，對許多愛好者與研究人員來說，這樣一個包含數萬原生及交配物種的龐大家族並不僅只以美麗著稱，其變化萬千的形態特徵與多樣的生存環境，或許才是真正令人著迷之處。許多類群儘管其貌不揚，但若仔細探察它們獨特的植物體及花朵構形，總能讓人驚歎自然演化之奇妙，而本文介紹的赤箭屬植物，就是這樣一個很少引人注目，卻擁有獨特外貌的蘭花家族。

赤箭屬(*Gastrodia*)由19世紀之傑出英國植物學家 Robert Brown 建立，屬名之字根由兩希臘文 *gaster* 以及 *-odes* 組合而成，意指「狀似胃袋」，源自其花被基部生成囊袋狀的形態特徵。所有赤箭屬的物種皆為真菌異營植物(myco-heterophyte)，亦即以往所稱的「腐生植物」，外觀大多為白色、黃色或褐色系，不見直立莖與綠色葉片，不像典型的開花植物，反而常常被誤認為某種蕈類，這是由於它們的植物體不存在正常功能的葉綠體，營養器官也幾乎完全退化，生長所需的養分完全得自於植物體周圍的共生真菌，而不靠光合作用自行合成。值得注意的是，近年的相關研究仍未確認蘭花與真菌有雙向性的養分或物質交流，因此真菌異營的蘭花實際上很有可能是「寄生」於周邊的菌種，或是透過真菌的連結而寄生於周

邊的自營植物，而非真正的「共生」關係。在生活史中多數時刻，赤箭屬植物僅具地下根莖，於花期前抽出單一的總狀花序而突出地表，至果實成熟開裂後地上部隨之枯萎消失。

也因為這樣特殊的生活史，赤箭也成為植物調查中最容易忽略的類群。由於植物體極度簡化，花部構造成為赤箭屬物種間唯一的鑑定與分類依據，但它們的花期往往相當短暫，加上許多物種花序矮小，色澤又近似地表落葉，若非特地搜尋，實在難以發現。因此，有別於多數維管束植物的類群在日治時期便已確立研究基礎，在1980年以前臺灣僅紀錄3種赤箭，其後直到2000年出版的第二版臺灣植物誌方增為10種，但多數類群仍僅有單一或極少的採集紀錄過；直到2005年筆者就讀碩士班時開始進行更有系統性的野外調查與形態考察後，赤箭屬的分類研究方開始有突破性的發展。目前臺灣已確認的赤箭屬物種已有21種左右，其中過半為特有種，且到現在仍持續有新發現等待正式發表。

是何因素讓臺灣的赤箭屬物種擁有如此高度的多樣性？目前的研究顯示傳粉媒介與機制的分化可能是影響其種化的重要因子。我們發現生長於不同環境下的物種，能提供相異的物質回饋予以該地主要的訪花昆蟲；部分類群並且藉由封閉的花朵形態與唇瓣運動限制訪花者在花朵內移動的方向，以提升異花授粉的機率，維持遺傳因子的變異；另一些物

種則放棄蟲媒，衍生出多種特異的自花授粉機制，使它們的族群得以在傳粉者缺乏的環境下發展。這些初步研究使我們推測：赤箭屬植物因環境限制而逐步特化的傳粉機制，使族群間產生生殖隔離，而加快了種化的腳步。



爪哇赤箭

在分類上，赤箭屬依花被基部合生成花筒，柱頭靠近蕊柱基部且表面無毛，以及花粉塊二枚等特徵作為與近緣屬區辨的依據。依據筆者2008年之論文研究，赤箭屬植物依外部形態可區分為三大群且各有特色：「赤箭亞屬」通常擁有高大植物體，根莖光滑，根部完全退化，唇瓣基部肉突表面密布顆粒狀之假花粉(pseudopollen)，先端無稜脊；「珊瑚赤箭亞屬」植物體亦相當高大，但根莖上散布珊瑚狀分枝之短根，唇瓣基部肉突具蜜腺，先端則具一對倒V形排列之短稜脊；「小赤箭亞屬」植物體多半較低矮，根莖被毛，且末端常有數條細根，唇瓣基部肉突表面具蜜腺，先端常有一對平行排列之短稜脊，結果時果梗顯著伸展。有鑒於部分細微特徵不易觀察，本文僅就植物體尺寸、果梗相對長度與色澤等特徵簡易分群介紹臺灣已知的赤箭屬物種。



夏赤箭

### 植物體高大，果梗不顯著伸展的類群

高赤箭(*Gastrodia elata*)即為名貴中藥「天麻」，因其經濟價值，也成為目前唯一能以人工培育大量繁殖的真菌異營植物。其花期約在6月前後，花序可高達1公尺以上，

花冠筒壺狀，呈淡褐色至近白色，唇瓣先端具流蘇狀邊飾。高赤箭普遍分布於東亞及東北亞之溫帶或高山區域，臺灣則紀錄於北部、中部及東部2,000~3,000公尺山區林下，分布廣泛但數量零星。

爪哇赤箭(*Gastrodia javanica*)以鮮黃色花朵，及側萼片接近完全分離為其特色；另一有趣特性為花朵通常轉位90度，因此唇瓣朝向側面。爪哇赤箭為典型的馬來西亞熱帶區系物種，臺灣為分布之北界，目前僅紀錄於蘭嶼、綠島及恆春半島，生長於低海拔山區濕潤的季風雨林內，在5~7月間開花。

夏赤箭(*Gastrodia flavilabiata*)根莖上的珊瑚狀短根、唇瓣基部有柄的肉突及先端倒V形排列的短稜脊均為其獨有之特徵；外觀上由高大色深之花序，以及筒狀，末端不甚開展，淺黃綠色之花冠筒亦能與臺灣其他物種輕易區辨。溪頭森林遊樂區為本種知名生

育地，同時也是已知最大的族群，此外零星地紀錄於南部及東部中海拔山區，花期為6~8月。

### 植物體中等，果梗顯著伸展但短於花序的類群

細赤箭(*Gastrodia gracilis*)花序高約15~50公分，花冠筒淡黃褐色，呈酒罈狀，唇瓣藏於內部，為鮮豔的橙紅色。由於細赤箭植物體較顯眼且族群頗豐，成為臺灣野地最易「撞見」的赤箭物種之一，自臺北陽明山區至高雄南橫一帶皆有紀錄，花期在5~6月間。

北插天赤箭(*Gastrodia peichiatiensis*)因最早發現於北插天山山區而得名；另一別稱為秋赤箭，顧名思義其花期約在秋高氣爽的9~10月間。其花序高10~40公分，花朵近白色，花冠筒不甚開展，先端裂片邊緣具波浪狀摺皺。目前紀錄顯示北插天赤箭在

北部山區有相當龐大的族群，中部呈局部普遍之分布，南部及東部則僅有相當零星的紀錄。

### 植物體低矮，果梗顯著伸展且明顯長於花序的類群(I)：白色至淡紅褐色系

白赤箭(*Gastrodia albida*)與短柱赤箭(*G. theana*)為一組外觀相當接近的物種，花冠筒均為倒卵狀，些許扭轉，表面有明顯的瘤狀突起，且在側萼片間有一裂隙。其中白赤箭花冠筒外側溝紋不明顯，花瓣內部具黃色之肉突，唇瓣略窄，分布於北部山區，花期6~7月；而短柱赤箭花冠筒外側有許多縱向溝紋，花瓣內部無肉突，唇瓣略寬，花期4~5月，分布於中、南部山區。

緋赤箭(*Gastrodia callosa*)與蘇氏赤箭(*G. sui*)為另一組形態接近的物種，其花冠筒均為橢球狀，極為肥厚，開口甚小，且

內側有鮮紅色之大型斑塊。兩種主要區別點為緋赤箭僅有兩枚紅斑分布於側萼片內側，而蘇氏赤箭則共有五枚紅斑分別位於上萼片、側萼片及花瓣內側；而花冠筒及唇瓣形態亦有細微



細赤箭



北插天赤箭



短柱赤箭



白赤箭



緋赤箭



烏來赤箭



春赤箭

差異。緋赤箭在臺灣目前僅發現於蘭嶼，族群量大但多隱於落葉之間，不易發現；而蘇氏赤箭分布於恆春半島山區，已知族群量極小，有滅絕之可能。兩種花期均在6~7月間。

### 植物體低矮，果梗顯著伸展且明顯長於花序的赤箭屬類群(II)：黃褐至黑褐色系

烏來赤箭 (*Gastrodia uraiensis*)、春赤箭 (*G. fontinalis*)、日本赤箭 (*G. nipponica*) 均為2~3月間開花的近緣物種，花冠筒尺寸及唇瓣形態為彼此間區分的重要依據。烏來赤箭花朵最小，花冠筒長9~13公厘，先端裂片些許外展，唇瓣中央有4條不甚顯著之縱脊，分布則以臺北盆地南側的烏來山區為主。春赤箭花冠筒長15~18公厘，先端裂片明顯外翻，唇瓣中央有6~8條縱脊，目前紀錄於新北、南投及宜蘭山區，大多發現於竹林下。日本赤箭花冠筒長達18~24 mm，為赤箭屬中花朵最長的類群，唇瓣表面則有4~6條縱脊，目前紀錄於苗栗以北之山區，多發現於闊葉林內。

摺柱赤箭 (*Gastrodia flexistyla*) 外觀與花季均和日本赤箭相當接近，但其蕊柱三裂，中裂片向內反折



日本赤箭



摺柱赤箭

的構造十分獨特，目前由臺大王俊能老師領導的團隊正對其傳粉機制進行深入的研究。本種目前僅發現於臺北的陽明山區，族群量小，須嚴密保護。

閉花赤箭(*Gastrodia clausa*)為另一形態極為特殊的物種，最初發現時以為是烏來赤箭或春赤箭尚未開花的個體，但解剖後才發現內部構造完全不同，且持續觀察後確認其花冠筒自開始發育至結果而脫落時均呈閉合狀態。本種在臺北近郊擁有相當龐大的族群，近年也相繼恆春半島、蘭嶼及琉球群島發現。



閉花赤箭

冬赤箭(*Gastrodia pubilabiata*)與清水氏赤箭(*G. shimizuana*)擁有開展之花冠筒，唇瓣表面被毛，及寬闊的蕊柱等共同特徵。雖然形態上頗為接近，藉由花色與花期卻能輕易分辨：冬赤箭花朵為暗褐色，花期為12月前後；清水氏赤箭花朵為淺黃色，花期為2~3月。地理分布上，兩種均為臺灣與日本之共通物種，冬赤箭紀錄於日本南部及臺灣本島各地；清水氏赤箭則間斷分布於琉球群島，臺灣北部及恆春半島低海拔山區。

柳氏赤箭(*Gastrodia leoui*)、擬八代赤箭(*G. confusoides*)、臺東赤箭



冬赤箭



清水氏赤箭



柳氏赤箭



擬八代赤箭

(*G. taitungensis*)、無蕊喙赤箭(*G. appendiculata*)及南投赤箭(*G. nantouensis*)形態上皆與產於日本的八代赤箭(*G. confusa*)相當接近,故筆者習慣統稱為「八代赤箭種群」。這些物種大致於9~10月開花,花冠筒為鐘形,長10~15公厘,蕊柱呈寬短的棍棒狀,近緣種間主要在唇瓣及蕊柱構造有所差異。柳氏赤箭、擬八代赤箭及臺東赤箭唇瓣均為三角狀卵形,先端舌狀,近先端則有一對短稜脊。柳氏赤箭花冠筒內部有許多不規則突起,側萼片寬於上萼片,唇瓣橙色,蕊柱先端具發育良好之蕊喙,柱頭則位於中部。擬八代赤箭側萼片與上萼片近等寬,唇瓣淡黃色,蕊喙退化,柱頭貼近蕊柱先端之藥床。臺東赤箭與擬八代赤箭相當接近但花冠筒略窄,唇瓣基部肉突較小且表面無蜜腺,蕊柱亦略為狹長。無蕊喙赤箭與南投赤箭的唇瓣均較小,基部與花冠筒合生,先端圓鈍,表面光滑無稜脊。其中無蕊喙赤箭唇瓣基部肉突退化但尚存些微突起,且蕊柱腹側有一舌狀之大型附屬物;而南投赤箭唇瓣基部肉突完全退化消失,蕊柱無腹側附屬物。依據現有觀察紀錄,擬八代赤箭與南投赤箭散見於中、北部山區,柳氏赤箭分布集中於南投至嘉義一帶,無蕊喙赤箭與臺東赤箭分別僅在南投與臺東發現極少量的族群。

## 結語

自早田文藏於1916年於宜蘭採得臺灣第一份赤箭屬植物標本,如今即將屆滿百年;但直到近十年間,我們才逐步揭開這群植物的神秘面紗,對於它們生態與演化的深入研究,也正逐步開展。受限篇幅,本文僅粗略介紹臺灣已知物種的重要鑑識特徵,期望讀者在野地與之邂逅時,能給予更多的欣賞與關注。 ■

學名	中文名
<i>Gastrodia albida</i> T.C.Hsu & C.M.Kuo	白赤箭
<i>Gastrodia appendiculata</i> C.S.Leou & N.J.Chung	無蕊喙赤箭
<i>Gastrodia callosa</i> J.J.Sm.	緋赤箭
<i>Gastrodia clausa</i> T.C.Hsu et al.	閉花赤箭
<i>Gastrodia confusoides</i> T.C.Hsu et al.	擬八代赤箭
<i>Gastrodia elata</i> Blume	高赤箭
<i>Gastrodia flavilabella</i> S.S.Ying	夏赤箭
<i>Gastrodia flexistyla</i> T.C.Hsu & C.M.Kuo	摺柱赤箭
<i>Gastrodia fontinalis</i> T.P.Lin	春赤箭
<i>Gastrodia gracilis</i> Blume	細赤箭
<i>Gastrodia javanica</i> Endl.	爪哇赤箭
<i>Gastrodia leoui</i> T.C.Hsu & C.M.Kuo	柳氏赤箭
<i>Gastrodia nantouensis</i> T.C.Hsu & C.M.Kuo	南投赤箭
<i>Gastrodia nipponica</i> (Honda) Tuyama	日本赤箭
<i>Gastrodia peichiatieniana</i> S.S.Ying	北插天赤箭
<i>Gastrodia pubilabiata</i> Y.Sawa	冬赤箭
<i>Gastrodia shimizuana</i> Tuyama	清水氏赤箭
<i>Gastrodia sui</i> C.S.Leou et al.	蘇氏赤箭
<i>Gastrodia taitungensis</i> T.C.Hsu & C.M.Kuo	臺東赤箭
<i>Gastrodia theana</i> Aver.	短柱赤箭
<i>Gastrodia uraiensis</i> T.C.Hsu & C.M.Kuo	烏來赤箭



臺東赤箭



無蕊喙赤箭



南投赤箭