

玉山箭竹開花之探討

文、圖 ■ 廖敏君 ■ 中興大學森林學系碩士（通訊作者）

曾喜育 ■ 林業試驗所恆春研究中心助理研究員

歐辰雄 ■ 中興大學森林學系教授

呂金誠 ■ 中興大學森林學系教授

一、前言

臺灣位處東南亞季風氣候區，竹類由平地至玉山等高山地帶幾乎到處可見；竹類也是臺灣重要的森林資源，具有特殊的經濟、生態及社會價值。在臺灣地區，有許多地名以「竹」為名，如新竹（竹塹）、竹山、竹圍等，顯示著竹類與人民生活的密切。由於竹類永續的經營方式及多樣的使用價值，從葉至地下莖幾乎全株可用；伴隨著人類文明的發展，竹類用途廣泛應用在建築、生活器具、食用、文化乃至陶冶性情。在亞洲地區，竹類的使用與人類的歷史緊密的交錯，以至稱之為「竹文化」；隨著科技的進步，竹類更展現出其可貴的利用性。目前臺灣固有、引進的竹類約70餘種，栽植面積約近15萬公頃；由於竹類生長特性及其交錯縱橫的地下莖，深具水土保持功能，為國土保安立下汗馬功勞。

竹類與人類歷史源遠流長，對於竹類的繁殖方式多採用分蘖、竹桿扦插或埋地下莖等方式栽植。一般人認為竹類的繁殖方式與其他開花植物略有不同：以地下莖繁殖為主，並藉此拓展其範圍，較少利用有性繁殖之方式。另一方面，竹類的花多不明顯，開花模式不明確且較少見，往往是偶然發現竹

類抽出花序後才得知開花。在一般人的認知中，竹類一旦開花、結實後，整叢竹子即枯死，此現象造成人們對於竹類開花抱持著不祥之感。然而，開花、結實對於竹類而言，是一個族群進行有性繁殖的自然演替過程，是竹類自我更新的方式。實際上，竹類為何開花，其開花機制為何，至今尚未能全然了解。

本文為筆者在雪霸國家公園之雪山地區針對玉山箭竹開花、族群生態及遺傳變異進行為期近三年的觀察研究（2001年8月～2004年3月）之成果。首先針對竹類的開花特性及玉山箭竹的分類特徵作一說明，對於玉山箭竹開花習性詳加介紹，並以分子生物學資料佐證，以期能揭開玉山箭竹繁殖的面貌，提供森林經營管理者決策的基礎資料。

二、竹類開花結實特性

竹類為多年生植物，有些種類在整個生活史中只開花一次，有些種類則需百年以上才開花，且開花時間無從預知。就竹類的開花模式而言，大致可區分成3類：（1）一年一度開花或幾乎一年一度開花；（2）定期集體開花；（3）無規律性開花。然而，開花對某些竹類而言，是生命的結束，亦是另一生



命的開始；這些種類一生只開花一次，開花後即死亡，留下種子持續族群的繁衍，例如包籜矢竹 (*Pseudosasa usawai*)、麻竹 (*Dendrocalamus latiflorus*) 等。但一些觀察研究發現，竹類開花後，並不見得會死亡，有些種類在開花、結實後仍可存活繼續生長，或是地上部的竹稈枯死，地下莖仍保持存活狀態，並利用地下莖持續發筍、生長。對這些種類而言，開花只是其眾多竹稈中，具開花的竹稈枯死而已，其他竹稈並未有連帶的死亡效應，但距離下次開花的時間卻無法預定，可能長達百年之久。

杜凡等人在中國雲南地區進行長達15年的觀察發現，在23屬、61種的竹子開花、結實現象中，將竹類開花、結實歸整成(1)全體成片開花、零星開花；(2)開花至死、開花不死、開花至死與不死並存；(3)開花後結實、開花後不結實等3大類型。杜凡等人發現竹子的開花、結實類型與竹種是否為野生種或栽培種密切相關，顯示了一些竹類的生活史受到人類活動的介入，繁殖系統受到影響而改變；另一方面，這些觀察結果亦展現了竹類開花、結果及其生活史的多樣性，而不同的竹類，即使是相同生活型，或是親緣關係相近的同屬種類，其開花、結果、生活史模式不盡然相同。

陽明山國家公園區內的包籜矢竹於1999~2000年大面積同步開花、結實，並陸續大量枯死，其種子落地後無需休眠逕行發芽，更新狀況良好。韓中梅與黃生由成株與種子苗間的遺傳變異研究得知，包籜矢竹集體開花使得族群內的遺傳物質有交流重組的機會，增加遺傳基因的變異。大面積開花、結

實隨即枯死的竹類，其大量結實的結果，常會引起嚙齒類動物取食頻度的增加；等到嚙齒類動物已飽食不再取食時，剩下的種實便會有機會發芽長成種子苗。這種演化關係稱為「捕食者飽食效應」(Predator satiation)。然而，對於竹類相依性極高的動物，例如熊貓，其可食性竹類大面積開花時，則可能會影響熊貓的族群繁衍。

儘管目前觀察資料持續累積，但竹類開花仍是個謎。有關竹類開花大致以「週期說」、「營養說」、「病理說」等學說探討之。「週期說」是指竹類開花循一定之週期發生，因不同種類而異，如短枝沙勒竹 (*Schizostachium brachycladum*) 幾乎每年皆會開花，剛竹屬 (*Phyllostachys*) 開花週期約需50~60年，小梨竹 (*Melocanna humilis*) 的開花週期約120年。「營養說」是由於竹體內的營養失去均衡，尤其是碳/氮比失調使竹類開花。「病理說」是指竹類受到其他生物如真菌、線蟲、或寄生蟲的為害後，引起開花。然而，由於竹類開花的因子非常複雜，這些學說並不能全然地對所有竹類的開花作出合理的解釋。

三、玉山箭竹生物學特性

玉山箭竹 (*Yushania niitakayamensis* (Hay.) Keng f.) 為禾本科 (Poaceae)、竹亞科 (Bambusoideae)、玉山箭竹屬 (*Yushania*)；最早由早田文藏於1907年發表 (*Arundinaria niitakayamensis* Hay.)，並先後處理隸屬於青籜竹屬 (*Arundinaria*)、赤竹屬 (*Sasa*)、箬竹屬 (*Indocalamus*)、苦竹屬 (*Pleioblastus*) 及箭竹屬

(*Sinarundinaria*) 等屬；由於形態、生育地環境等因子，與上述各屬之特徵明顯不同。耿伯介於1957年根據臺灣產之玉山箭竹為模式種另成立為一新屬，其屬名源自於臺灣「玉山」的中文發音“Yu - Shan”。本屬全世界約有84種，臺灣僅產玉山箭竹一種。

玉山箭竹為走出莖合稈叢生，稈高0.4~4 m，徑0.5~2.0 cm，節間長10~30 cm。枝多數叢生；稈籜革質；籜耳細小；籜舌截狀；籜葉闊線形。葉一簇3~10枚，長4~18 cm，寬0.5~1.3 cm，側脈3~4對；葉耳不顯著；葉舌圓頭或截形；葉鞘長2.5~5.0 cm。小穗長2~4 cm，小花2~7朵；護穎2枚，長4.0~5.5 cm，縱脈3~7；外稃尖卵狀披針形，長8~12 mm，縱脈7~9；內稃長8~9 mm，龍骨線縱脈2；子房瓶狀，長2.5~4.5 mm，徑1 mm；花柱短；柱頭2，羽狀毛；雄蕊3；花絲細長；藥闊線形，長8 mm；鱗被3，倒卵形，長1.2~1.8 mm；花粉黃色，球形，單口；穎果平均長為5.5 mm，平均寬度1.5 mm，百粒平均重為0.74 g（去殼）。

本種主要分布於中國雲南、菲律賓呂宋島之高地及臺灣海拔1,100~3,600 m之山區，為開闊地及森林下層的優勢地被。在臺灣高海拔地區的稜線、空曠處，玉山箭竹的植株較矮小，高度約為20~60 cm之間，常形成草原景觀；然而，位於森林下層的玉山箭竹，植株高度可達4 m高。此外，當火燒發生時，玉山箭竹的地上部遭火燒而死亡，但埋藏在地下的地下莖於適時的環境下萌發新稈；因此，玉山箭竹為火燒適存種之一，而其所構成的優勢草原植相為火燒適存植相。在高山地區，玉山箭竹構成的草原與冷杉等

林木構成的森林景象形成明顯的對比，彼此間因火燒、毒他等作用下相互競爭生育地。

由於竹類強勢的地下莖及少見的開花紀錄，被大部分的學者歸類於營養系植物（clonal plant）。由分子生物學方法檢測結果，無論是RAPD及葉綠體DNA研究資料顯示，玉山箭竹在不同族群間的遺傳物質同質性甚高，族群間分化不明顯。然而，由RAPD分析結果顯示，玉山箭竹族群內個體間之遺傳變異非常大，大部分可能源自於重複的實生苗建立或極少見的體細胞突變（somatic mutation）所致。Hsiao *et al.* 利用RAPD探討玉山箭竹的營養系大小時，於50 m線截上，每隔1 m為一採樣點，發現共有31個營養系，其中最長有10 m之遠。本研究亦利用ISSR方法於20×20 m²上，每2 m為一間隔，分析出共有106個營養系，最長的營養系可達8 m之遠，顯示出玉山箭竹的營養系面積範圍小，應是有性生殖的繁殖方式所造成。

四、玉山箭竹開花物候觀察

本研究針對雪山東峰、哭坡、369山莊等地區的玉山箭竹，進行為期近三年的開花物候觀察（2001年8月~2004年3月），物候記錄表如表1。其中，雪山東峰於2001年2月18日發生火燒事件，致使該區之玉山箭竹及其他高山植物之植被遭受干擾；於同年8月發現該地區之玉山箭竹有開花現象。

玉山箭竹花序為頂生花序，初生花序顏色為鮮綠色，成熟時則變為紫紅色（圖1、圖2）。5~10月為開花期，果熟期從10月~翌年1月。研究發現，雪山東峰之玉山箭竹開花、結實期約可歷時三年，部份開花竹稈可



維持2年才乾枯。此現象與一些散生型竹類如桂竹 (*Phyllostachys makinoi*)、石竹 (*Phyllostachys lithophila*)、孟宗竹 (*Phyllostachys heterocycla*) 等種類的開花模式相同，直至母稈乾枯之前，仍會繼續開花歷時1~2年。在結實之後，果序隨即漸漸

乾枯，此時葉片亦漸枯黃。一小花可結一顆果，通常在下方的小花最先結實。當穎果成熟，果穗開始漸漸掉落，開花稈最後剩下外穎及內穎等苞片構造。於2001年12月中旬，大部分葉片均已呈枯黃，將乾枯葉片連同葉籜自竹稈上分離時，可見竹稈內部為鮮綠

表1 雪山東峰地區玉山箭竹物候記錄

年	2001					2002												2003									
月	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
發筍																											
抽芽																											
展葉																											
開花																											
果熟																											
枯葉																											



圖1 位於開闊地玉山箭竹開花植株



圖2 森林下層的玉山箭竹開花植株

色，顯示此開花稈仍有活力，因而不能只憑葉片變色即認定植株是否存活，需至下一生長季才能做進一步的判定。

2002年的觀察發現，部分玉山箭竹的新花序為前年開花的竹稈繼續開花，因此可在同一開花稈上觀察出去年宿存的果穗及新抽出的花序（圖3），但花序多在未完全抽出之前即已開花，隨即乾枯。同年亦發現有一花序由地下莖直接抽出（圖4），顯示玉山箭竹的花序並非一定從竹稈才抽出花序，亦可從地下莖直接抽出花序，但最終仍未見此花序有結實情形。2003年的玉山箭竹在開花後隨即乾枯。比較不同年度開花、結實狀況發現，玉山箭竹的結實率逐年減少的情形，2001年、2002年結實率依次為36%（663粒）、5.5%（150粒），2003年則不見有結實情形。

由玉山箭竹開花結實習性來看，玉山箭竹的結實量並不多，植株於開花結實後多為單一開花稈乾枯，其他非開花稈與地下莖並未受到影響，仍可由地下莖萌發新筍，維持原有族群，此現象與包攆矢竹、*Sasa tsuboiana*等同步、大量開花及結實的單次結果（monocarpic）類型有所不同。觀察期間，玉山箭竹開花、結實的植株下並未發現有種子苗的萌發；在實驗室模擬生育地環境的生長箱內的種子亦未發芽。這些結果可能顯示著，玉山箭竹種子可能需經休眠後方能發芽，而不像包攆矢竹在適宜的環境下可以不經休眠逕自發芽。另一方面，由玉山箭竹營養系大小可能反應出：短時間內，玉山箭竹利用無性繁殖（地下莖）的方式穩固其族群大小，長期來看，玉山箭竹的演替更新仍是

圖3 可見新舊花序



圖4 由地下莖長出花序

依靠種子苗。然而，對於玉山箭竹種子繁殖生物學的研究仍需加強，方能對於玉山箭竹的天然更新演替有所了解。

五、館藏玉山箭竹標本之查閱

由臺灣各大標本館之館藏標本得知，玉山箭竹在臺灣最早的開花紀錄為川上龍瀾及森丑之助兩位日籍學者，於1906年10月18日在玉山所採集（表2）。直至2003年為止，臺灣各大植物標本館陸續採集到36個玉山箭竹的開花標本。從標本的採集時間及採集地點來看，大致可歸納出以下幾點：

1. 玉山箭竹的花期大致由5~10月，歷時長達5個月。
2. 由臺灣各大標本館的採集紀錄得知，玉山



表2 玉山箭竹開花標本記錄表(2003年止)

日期	地點	海拔高 (m)	採集者	採集編號	館藏編號	館藏地點 ¹
1906/10/18	新高山(九千尺)		川上龍彌、森丑之助	3171		TAIF
1908/8/9	巒大山		川上龍彌、森丑之助、子田文治	3169	7057	TAIF
1925/8/7	能高山		松田英二	3176		TAIF
1930/7/15	Noko, alpine Medaow		Yamamoto Kudo et. K. Mor		17256	TAI
1931/7/12	Mt. Niomoyama		T. Hozokawa	2284	245283	TAI
1935/7/13	花蓮港廣研海支北合歡山		I. Simozaua		130359	TAI
1936/7/29	Kwarenkô-tyô	3400	Suzuki-Tokio et. N. Fukuyama		17238	TAI
1964/9/14	Chiai (kagi): en route from Hainusanso to Ton-pu	2800-3300	H. Koyama	23929	133894	TAI
1974/5/9	大雪山 49K		陳明義		56075	TAIF
1974/12/25	玉山	3000	陳明義		56071	TAIF
1975/8/28	大雪山57K		陳明義		56081	TAIF
1978/8/31	大雪山57K		陳明義		56086	TAIF
1983/9/6	Hualien Co: Near Err-tze-shan	2000-2200	Ching-I, Peng	5845	19847	HAST
1984/9/23	Hualien Co: Shoufeng District Mt. Makashan Forest, Halun Station	2000-2100	Ching-I, Peng	7313	8230	HAST
1985/6/15	Taichung Co: En route from chika villa to sanliuchiu villa, along exposed mountain path	2500-3000	Ching-I, Peng	7898	8232	HAST
1988/7/12	Nanhutashan, Ilan County	3600	Sheng-you Lu	23472	161037	TAIF
1988/7/19	Shenmaishan, Taichung County	3200	Sheng-you Lu	23385	112986	TAIF
1988/7/21	Nanhutashan, Ilan County	3600	Sheng-you Lu	23449	161055	TAIF
1994/6/24	Taiwan Taichung, Nanhutashan	3400-3500	C. M. Wang	W00889	S147972	TNM
1994/6/27	Taichung Co. Shueshan	3100	T. H. Hsieh	1410	229813	TAI
1996/7/15	雪山東峰	3200	李聲銘			²
1996/7/20	北大武山	2800	李聲銘			²
1997/7/10	北合歡山	3400	李聲銘			²
1997/8/10	Nan Tou, paiyun shanchung	3450	Tsung Y. Yang	3572	9379	TNM
1998/6/25	Taichung County, 810 Road	1900	Ching-Kuoh Liou	993	94145	TAIF
1998/7/5	Yushan	3650	Robert March		95047	TAIF
1998/7/21	Nanhutashan, Ilan County	3500	Sheng-you Lu	23465	161044	TAIF
2000/7/6	Yushan	1700	Pei-hsuan Lee	328	117743	TAIF
2001/10/1	雪山東峰	3201	廖敬君			NCUF
2002/5/11	Ilan Hsien Tatung Hsiang en route from Chialohu to Chi-enchingshan	2320	Chien-I Huang accompanied by 梁慧舟, 黃雅怡	829	90302	HAST
2002/5/16	Nantou Hsien Jenai Hsiang along trail from Tienluanchich (a pond)	3280	Ya-Yi Huang 黃雅怡 accompanied by 黃建益, 劉建華	1119	90006	HAST
2002/8/1	雪山東峰	3201	廖敬君			NCUF
2002/8/5	小雪山	2997	廖敬君			NCUF
2002/8/21	大南山(雪山西稜)	3400	廖敬君			NCUF
2003/5/8	雪山東峰	3201	廖敬君			NCUF
2003/5/18	桃山	3325	廖敬君			NCUF

註：¹ 中央研究院植物研究所標本館(HAST)、行政院農業委員會林業試驗所植物標本館(TAIF)、國立中興大學森林學系標本館(NCUF=TCF)、國立臺灣大學植物標本館(TAI)。

² 國立自然科學博物館(TNM)、國立中興大學生命科學系生化分類實驗室。

箭竹的開花標本陸續為臺灣分類、生態學者所採集。

- 玉山箭竹標本的採集地點海拔高由1,700~3,600 m均有分佈，但大多集中於中央山脈之高山，少數位於雪山山脈。

是什麼因素引起玉山箭竹開花？一場雪山東峰的火燒引起該地區小面積玉山箭竹的開花；然而，在近幾年未發生火燒紀錄的哭坡及369山莊等地區，玉山箭竹零星的開花了。2004~2005年的阿里山地區在未發生火燒的情況下，玉山箭竹亦發生開花現象。雖然由標本館的採集紀錄無法得知玉山箭竹是否屬於定期開花或偶爾開花，亦無法明確得知導致玉山箭竹開花的因素是什麼？然而，可以確知的是，在玉山箭竹發表近百年至今，在臺灣至少紀錄了近40次開花（有標本紀錄者）。火燒可能是促使玉山箭竹開花的因子之一（營養說），但在未發生火燒地區的山箭竹開花則可能因其他因子（週期說、病理說等）所導致；因此，並未有任何一個學說可以完全印證、解釋玉山箭竹的開花現象。雖然玉山箭竹廣泛分佈於臺灣中高海拔山區，但開花不甚明顯，且少數研究人員不定時、不定點採集，僅能獲取有限的資訊，尚不足以歸納出其開花頻率。

六、結語

玉山箭竹在臺灣中高海拔山區構築成優勢的族群，強韌的地下莖及少見的開花紀錄，再加上一一般人對於竹類開花的固有觀念，當玉山箭竹開花現象被人發現時，即會引起熱烈的報導。然而，本文認為玉山箭竹開花現象屬自然的生理反應，為其生態自我



圖5 中央研究院植物標本館玉山箭竹開花標本

更新的方式，是生命演替的必然現象。在開花稈尚未乾枯之前，應可持續開花、結實2~3年；在開花期間，地下莖及未開花稈仍可存活。根據玉山箭竹的開花紀錄及營養系判定的結果，推測玉山箭竹應該是一直利用有性繁殖方式進行更新、增加遺傳變異，而地下莖拓展的範圍應屬有限，如此才會形成小的營養系面積。另一方面，玉山箭竹之花序較不明顯，可能有其他地區的玉山箭竹正值開花期，但未被發現、加以研究，因此造成目前玉山箭竹生物學相關資料的缺乏。本研究雖進行3年的野外觀察及室內實驗，但有關玉山箭竹的基礎研究仍需加以建立及探討，以期進一步瞭解玉山箭竹在生態上所扮演的角色，並提供林業在中高海拔地區的森林經營管理中一項參考。 🌱

參考文獻（請逕洽作者）