

國立臺灣大學生命科學院生態學與演化生物學研究所

碩士論文

Institute of Ecology and Evolutionary Biology

College of Life Science

National Taiwan University

Master Thesis



蛇菰屬三藥蛇菰亞屬植物之系統分類研究

Systematics of *Balanophora* subgenus *Balania*  
(Balanophoraceae)

鄭憲燦

Shian-Tsan Geng

指導教授：胡哲明 博士

Advisor: Jer-Ming Hu, Ph.D.

中華民國 105 年 8 月

August 2016



國立臺灣大學碩士學位論文  
口試委員會審定書

蛇菰屬三藥蛇菰亞屬植物之系統分類研究

Systematics of *Balanophora*

subgenus *Balania* (Balanophoraceae)

本論文係鄭憲燦君（學號R02B44010）在國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所完成之碩士學位論文，於民國105年7月27日承下列考試委員審查通過及口試及格，特此證明

口試委員：

國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所 胡哲明 博士

胡哲明

國立臺灣師範大學生命科學系

王震哲 博士

王震哲

國立自然科學博物館生物學組

楊宗愈 博士

楊宗愈

臺北市立大學地球環境暨生物資源學系

蘇慧君 博士

蘇慧君

所長

鄭文媛

中華民國105年7月27日





## 致謝

這本碩士論文研究首先要感謝胡哲明老師的指導才得以完成，可以研究蛇菰這麼有趣的植物真的是非常幸運，每當我和別人說我在研究這種植物的時候總是投以驚訝而且疑問的眼光，讓我能和對方好好介紹這美麗又稀少的植物，真的很感謝老師包容在我研究所期間擔任所學會長這麼的繁重職務，也讓我參與臺大兒童博物館的解說志工以及植物標本館運作，希望這本論文的完成老師會滿意；第二要感謝王震哲老師，憲燦有幸在大學期間加入老師實驗室踏上植物分類的研究，認識很棒的學長姐，也學到無比多的事務與知識，在未來的路上給我堅強的後盾，論文修改期間老師給予很多建議與指正讓本研究更臻至完整；楊宗愈老師在野外採集時總是非常幽默風趣，也不忘提點佛法的奧妙，在論文指導上也點出我的盲點讓我能加以改進；蘇慧君學姐在研究期間給予我的鼓勵與支持，並在論文修改都給我莫大的幫助。

由於蛇菰分布廣泛，植物採集與樣本處理方面必須要感謝各位老師、學長姊的幫助才得以完成，中國科學院昆明植物所方偉先生、劉振穩先生、劉恩德老師在雲南採集給予的幫助；福建師範大學生命科學院陳炳華老師甚至是親自開車帶我們採集；林業試驗所植物標本館的鐘詩文老師提供本研究大量的 DNA 樣本，昆蟲標本館蔡明諭先生在植物冷凍真空乾燥標本製作的幫助；中國科學院華南植物園的張奠湘老師在廣州時給予的安排與協助；香港大學生命科學院的鄧展翔學長在香港採集的幫忙；臺大生命科學院科技共同空間的陳香君老師、楊亞臻學姐及吳佩穎學姐於 SEM 使用的協助。

接著要感謝就學期間的給予幫助的大家，臺大植物系統分類及演化研究室的成員：徐馨怡學姐、張世白學長、黃俊溢學長、曾好馨學姐、林奐宇學長、楊承瑞學長、鄭怡如學姐、曾安妮學姐、于仁勇學長、韋志凌學長、謝傳愷學長、謝昀臻學長、王錦堯、加藤詩邦、黃偉傑、林彥伯；臺大植物標本館：鄭淑芬老師、高美芳學姐、王貴美阿姨、楊綉玉阿姨；師大植物系統分類研究室：梁珣碩學長、楊智凱學長、呂長澤學長、鄭杏倩學姐、蔡思怡學姐、張元馨學姐、施福隆學長、莊貴竣學長、邱妙楓學姐；臺大植物生理生態研究室：高文媛老師、蔡孟穎學姐、吳泰中學長、洪麗智、張漢晨、王譯泯、何哲玲、李鳳鳴老師、吳聖傑助教、楊富米助教、王芳緯助教、楊珺嵐助教、黃雅倫學姐在普植教學期間的指導；還有生態演化所學會的夥伴，沒想到一起完成了這麼多的活動！最後是我的家人，雖然對於我常出野外感到很莫名但還是很支持，甚至是陪伴我出外尋找這怪奇的植物。原本我以為研究生的生活就只是單純研究而已，沒想到卻是我這輩子最精采的生活，謝謝大家！



# 目次



目次.....	i
摘要.....	ii
Abstract .....	iv
附圖目次.....	vi
附表目次.....	viii
第壹章、前言.....	1
第貳章、材料與方法.....	14
第參章、形態特徵.....	22
第肆章、物候資料及採樣之地理分布.....	51
第伍章、分子譜系關係.....	64
第陸章、寄主鑑定.....	70
第柒章、分類處理.....	75
第捌章、結論.....	90
第玖章、參考文獻.....	91
附錄一、杯莖蛇菰 ( <i>Balanophora subcupularis</i> )雄花被片數統計.....	97
附錄二、蛇菰上拜訪昆蟲 (花粉及果實傳播).....	98

## 摘要

蛇菰科蛇菰屬 (*Balanophora*)植物為無葉綠素的根寄生植物，蛇菰藉由吸器汲取寄主養分及水分，花序在花期時才會從吸器抽長出來。蛇菰的花部器官十分退化，雄花僅具一輪花被片以及不具花絲的聚藥雄蕊，雌花更是只剩雌蕊一個器官著生在花序軸或是附屬物基部。蛇菰屬其下可分為蛇菰亞屬 (subgenus *Balanophora*)及三藥蛇菰亞屬 (subgenus *Balanina*)。

根據先前研究所建構蛇菰屬內的分子譜系樹，確認過去被歸入三藥蛇菰亞屬中具無配生殖的日本蛇菰 (*Balanophora japonica*)是蛇菰亞屬疏花蛇菰 (*B. laxiflora*)的近緣種，也確認三藥蛇菰亞屬是一具高支持度的單源類群，但使用此亞屬分析的材料僅包含臺灣產之海桐生蛇菰 (*B. tobiracola*)與紅冬蛇菰族群 (*B. harlandii*)，而大陸地區所產的紅冬蛇菰族群、筒鞘蛇菰 (*B. involucrata*)、川藏蛇菰 (*B. fargesii*)及杯莖蛇菰 (*B. subcupularis*)並未納入探討。

為了釐清本亞屬類群的分子譜系關係並比較其細部分類特徵，本研究針對三藥蛇菰亞屬植物之雌花序及花粉形態，利用掃描式電子顯微鏡(SEM)觀察，並以部分 18S rRNA 與 ITS 序列建構譜系樹進行系統分類的探討，亦抽取寄主根部 DNA 分子資料以鑑定寄主。*B. harlandii* 其分類歷史有許多同物異名被發表，不同族群之間亦存在種內變異；分子證據結果顯示原 *B. harlandii* 為多系群，我們重新對各分支定名，分別是模式標本產自香港的紅冬蛇菰 (*B. harlandii*)、臺灣產的筆頭蛇菰 (*B. mutinoides*)以及一未定名蛇菰 (*B. sp.*)，而該種需要更多模式標本檢視以及雄花形態才能予以定名。川藏蛇菰及筒鞘蛇菰都是苞片基部相連成鞘狀的類群，在分類歷史上有數次整併或分離，兩者之差別在於性別表現不同，根據其花粉及附屬物等細微構造，發現兩者並無太大差異，分子證據則支持兩者為非常相近但不同分支的姊妹群，本研究暫時將此二名保留，但不另外處理這兩種的學名位階。海桐生蛇菰學名一直以來有兩個拉丁名混用的情形，根據發表文獻我們認為 *B. wrightii* 是裸名，應該使用 *B. tobiracola*。而以往曾被分類至三藥蛇菰亞屬的杯莖蛇菰 (*B. subcupularis*)，依據花被片多為 4 數、花粉具孔的蛇菰亞屬特徵以及分子證據，支持杯莖蛇菰歸入蛇菰亞屬中。

根據本論文研究，雌花著生位置不能單獨作為區分亞屬的特徵，因此我們限縮亞屬的定義：蛇菰亞屬花被片 4 數以上、有花粉孔、三藥蛇菰亞屬花被片 3 數、無花粉孔，然而對於無配生殖的蛇菰尚無界定亞屬的特徵。

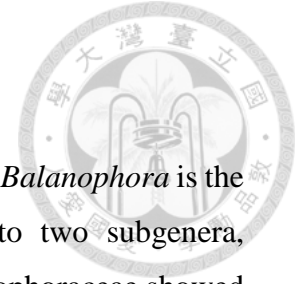
寄主的分子鑑定結果顯示筆頭蛇菰之寄主為五列木科紅淡比屬植物；紅冬蛇菰之寄主為豆科之雞血藤屬植物；未定名蛇菰之寄主為八仙花科之繡球花屬植物；川藏蛇菰為無患子科之楓屬、小蘗科之小蘗屬、楊柳科之柳屬、杜鵑花科之杜鵑

花屬、五味子科之五味子屬植物；海桐生蛇菰之寄主為木犀科植物；筒鞘蛇菰之寄主為薔薇科李屬植物、杯莖蛇菰之寄主為衛矛科南蛇藤屬和無患子科之楓屬植物。

關鍵字：蛇菰屬、三藥蛇菰亞屬、系統分類、ITS 片段、SEM、DNA 條碼



## Abstract



Balanophoraceae is a root parasitic plant without chlorophylls. *Balanophora* is the largest genus in Balanophoraceae, which had been divided into two subgenera, *Balanophora* and *Balania*. The first phylogenetic analysis of Balanophoraceae showed that, the agamospermic *B. japonica* is confirmed to be allied to *B. laxiflora*, which was treated under subgenus *Balania* taxa. In addition, the subgenus *Balania* species formed a monophyletic clade with a high support. However, only two *Balanophora* subgenus *Balania* taxa *B. tobiracola* and *B. harlandii* from Taiwan in previous study were sampled, and others members such as like *B. fargesii*, *B. involucrata*, *B. subcupularis* and population of *B. harlandii* in China were not included.

The aims of this research are to study the phylogenetic relationships of subgenus *Balania* with more complete sampling, and also to examine their micro-morphological (spadicle top surface and female flower adhering area) and palynological characters.

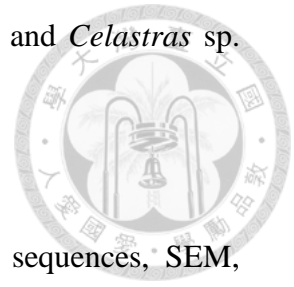
The results from phylogenetic analysis and different micro-morphological characters, phenology and altitudinal distribution showed that *B. harlandii* samples is polyphyletic. According to their morphology and phylogeny, the separate bracts and diecious *Balanophora harlandii* should be treated as *B. harlandii*, *B. mutinoides* and a unknown species *B. sp.* *B. fargesii* and *B. involucrata* are bracts sheath-like taxa formed a highly supported clade, and micro-morphological characters also showed high similarity, but due to their different sexual expression, we treated its as different taxa. *Balanophora subcupularis* is obviously different from all other subgenus *Balania* taxa by its micro-morphological characters, and the result of phylogenetic tree showed that *B. fungosa* it is sistered. Hence, *B. subcupularis* should be restated and treated under the subgenus *Balanophora*. In this study, we redefine the characters of two subgenus. Male flower 3-merous, pollen inaperture in subgenus *Balania*, male flower 4-merous above, pollen aperture in subgenus *Balanophora*.

In addition, we applied DNA barcoding technique to identify the host of *Balanophora*. According to the result, the confirmed hosts of *B. mutinoides* is *Cleyera* sp. (Pentaphragaceae), the host of *B. harlandii* is *Callerya* sp. (Fabaceae), the host of *B. sp.* is *Hydrangea* sp. (Hydrangeaceae), the hosts of *B. fargesii* include *Acer* sp. (Sapindaceae), *Berberis* sp. (Berberidaceae), *Rhododendron* sp. (Ericaceae), *Salix* sp. (Salicaceae), *Schisandra* sp. (Schisandraceae), the host of *B. involucrata* belongs to

Oleaceae, the host of *B. subcupularis* are *Acer* sp. (Sapindaceae) and *Celastrus* sp. (Celastraceae).

Key word :

*Balanophora*, *Balanophora* subgenus *Balania*, Systematics, ITS sequences, SEM, DNA barcoding.



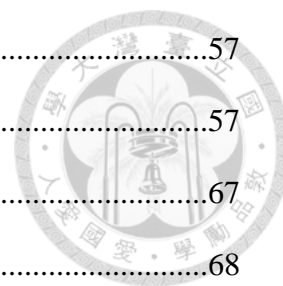
## 附圖目次



圖 1. Hansen (1972)所建構蛇菰屬的形態譜系樹.....	7
圖 2. 根據 18S rRNA 與 nrITS 序列所建構的蛇菰屬譜系樹.....	8
圖 3. 本研究採樣地點概圖.....	17
圖 4. <i>Balanophora fargesii</i> 植株照片.....	24
圖 5. <i>Balanophora harlandii</i> 雌株照片.....	25
圖 6. <i>Balanophora harlandii</i> 雄株照片.....	26
圖 7. <i>Balanophora involucrata</i> 雌株照片.....	27
圖 8. <i>Balanophora involucrata</i> 雄株照片.....	28
圖 9. <i>Balanophora mutinoides</i> 雌株照片.....	29
圖 10. <i>Balanophora mutinoides</i> 雄株照片.....	30
圖 11. <i>Balanophora subcupularis</i> 植株照片.....	31
圖 12. <i>Balanophora tobiracola</i> 植株照片.....	32
圖 13. <i>Balanophora</i> sp. 植株照片.....	33
圖 14. 本研究分類群吸器形態.....	35
圖 15. 本研究分類群苞片表面.....	38
圖 16. 本研究分類群雌花序剖面.....	42
圖 17. 本研究分類群雌花序俯視.....	43
圖 18. 本研究分類群棍棒狀附屬物頂端表面紋飾.....	45
圖 19. 本研究分類群花粉形態-全花粉粒.....	48
圖 20. 本研究分類群花粉形態-局部放大.....	49
圖 21. 本研究於臺灣採樣地點詳圖.....	54
圖 22. 本研究於福建採樣地點詳圖.....	55
圖 23. 本研究於香港採樣地點詳圖.....	55
圖 24. 本研究於雲南採樣地點詳圖.....	56



圖 25. 本研究於貴州採樣地點詳圖.....	57
圖 26. 本研究於廣西採樣地點詳圖.....	57
圖 27. 蛇菰屬分子譜系樹.....	67
圖 28. 蛇菰屬蛇菰亞屬分子譜系樹.....	68
圖 29. 蛇菰屬三藥蛇菰亞屬分子譜系樹.....	69



## 附表目次

表一、蛇菰屬三藥蛇菰亞屬植物學名沿革表.....	11
表二、本研究聚合酶鏈鎖反應 (PCR)所使用之引子序列.....	21
表三、本研究蛇菰屬植物學名及中文名對照表.....	23
表四、本研究分類群棒形附屬物形質測量.....	44
表五、本研究分類群花粉形質測量.....	50
表六、本研究分類群標本紀錄之花期及海拔分布.....	53
表七、本研究分子序列樣本之證據標本資訊.....	58
表八、本研究花期紀錄之證據標本資訊.....	61
表九、本研究以 ITS 或 <i>matK</i> 片段經由 BLAST 後所鑑定的蛇菰寄主列表....	72
表十、文獻紀錄之蛇菰可能寄主與本研究經分子鑑定結果比較.....	73



## 第壹章、前言

蛇菰科 (Balanophoraceae)植物為一至多年生肉質不具葉綠素的全寄生植物，其形態高度特化不具一般根、莖、葉的構造且不具氣孔，而是寄生在根上以吸器吸取寄主養分，(Kuijt, 1969)。過去蛇菰科被處理為蛇菰目 (Kuijt, 1969；Hansen, 1972；Takhtajan, 1997)，而 APG III (2009)與 APG IV (2016)分類系統依據分子譜系關係置入檀香目，而根據 Su *et al.* (2015) 研究指出本科不為單系群，而需要更多分子證據分析屬間關係。目前本科全世界約有 16 個屬 45 種，分布在熱帶非洲、中南美洲、北起亞熱帶亞洲南部至澳洲北部及紐西蘭北部地區。蛇菰屬為本科中最多種之分類群，屬內約 15-19 種 (Hansen, 1972；Huang & Jin, 2003)，分布於中非、馬達加斯加、印度、大陸南方、台灣、日本、東南亞、大洋洲但集中於東亞、東南亞地區 (Hansen, 1972)。

### 一、形態簡介

蛇菰屬屬名來自於希臘文 Balano- (橡實)和-phora (著生的)組成，意指如橡實般著生的雌花序，而蛇菰的中文俗名由來則是「如蛇頭的菇類」，而菇為菰之異體字，大眾也常誤認蛇菰為真菌。蛇菰的構造簡單，植株可分為兩個構造，分別是花序以及吸器 (haustoria)，吸器是蛇菰與寄主根系維管束所組成的構造，幫助蛇菰吸取宿主之水分及養分。吸器可由一或多個合生，有時呈分支狀，常含有黏質，表面常有疣或星狀皮孔，其表面由兩種細胞組成：針刺細胞 (armature cell) 及星狀突起細胞 (stellate wart cells) (Kuijt & Dong, 1990)，當蛇菰進入花期，吸器會在靠近表面處的組織會瓦解並形成一離生腔 (Schizogenous cavity)，下表皮細胞轉形成分生組織發育為花序始原組織，最後花序突破吸器表面在基部形成稱為托鞘(volva)的環形空腔 (Hansen, 1972；Heide-Jorgensen, 2008)。蛇菰花序為肉穗花序，花序軸分為兩區：著生花朵的花序區 (floriferous region)與苞片區 (bracteate region)。苞片肉質無柄成鱗片狀，對生、互生、旋生或癒合成鞘狀包覆著花序軸

基部，而在過往文獻則有時被稱為葉 (leaf; Hansen, 1972、Huang & Murata, 2003) 或鱗苞片(bract; Tam, 1988)。

雌花序及部分雄花序軸於花序區時會膨大成卵形至披針形或近圓形、圓柱形，顏色則可從黃色、橘、紅、深紅到紫紅色，花序軸於花序區會在結果期時抽長、膨大。蛇菰屬植物為單性花，其性別表現為雌雄同株或雌雄異株，而雌雄同株之雄花著生的位置有多種變化，多數種類位於雌花區下方，而 *Balanophora tobiracola* 中雄花散生於雌花區中間，*B. wildri* 則雄花位在整個花序頂端，於雌花區之上 (Kuijt, 1969; Hansen, 1972; Takhtajan, 1996)。

蛇菰的花部器官十分退化，雄花僅具一輪花被片以及不具花絲的聚藥雄蕊 (synandrium)，雌花更是只剩一枚一個子房的雌蕊，部分蛇菰雌花會著生在棒形附屬物 (spadicle or claviform body; Hansen, 1972) 或是在花序軸上(axis)，當雌花期時柱頭會突出棒形附屬物用以授粉，而在 Hansen (1972) 與 Murata (1990) 提出雌花著生位置與棒形附屬物形狀、頂端表面紋飾可作為分類依據。染色體基數主要為  $n=16, 18$  (Hansen, 1972)。

## 二、花粉與果實傳播

在早期蛇菰屬植物的授粉與果實傳播機制並不清楚 (Kuijt, 1969; Hansen, 1972)，Govindappa and Shivamurthy (1975) 觀察到蜜蜂 (*Apis florea*) 以及無螫蜂 (*Meliphona* sp.) 取食 *Balanophora abbreviata* 花序的蜜滴以及花粉，並且腳上的花粉籃有其花粉，認為蛇菰為蟲媒花。2002 年 Kawakita and Kato 研究日本產 *B. kuroiwai* (= *B. fungosa* ssp. *fungosa*) 以及 *B. tobiracola* 的授粉生物學，此研究乃首次對於蛇菰屬植物授粉進行詳細的紀錄觀察。根據結果，*B. kuroiwai* 的傳粉者為螟蛾 (*Assara* sp., *Nacoleia* sp.)、大蚊 (*Limonia* sp.)、蠅類 (*Homoneura* sp., *Drosophila* sp.)、姬蜚蠊 (*Onychostyus notulatus*)、寄生蜂 (*Phanerotoma* sp.) 與螞蟻 (*Leptothorax* sp.)；*B. tobiracola* 為土蠊 (*Margattea satsumana*)、日本蜚蠊 (*Periplaneta japonica*)、蚊子 (*Aedes* sp.)、螞蟻 (*Aphaenogaster* sp., *Paratrechina* sp.)

及金小蜂 (*Pteromalidae* sp.)。

Kawakita and Kato (2002)認為螞蟻和蜚蠊是蛇菰同株異花的傳粉者，另外也發現到螟蛾會在蛇菰花序軸產卵，此外 Goto *et al.* (2012)發現蒼蠅會產卵在蓮花菰 (*Thonningia sanguinea*)的雄花序，儘管螟蛾與蛇菰並沒有非常高的專一性，但這種以取食植株作為孵育傳粉者幼蟲的方式與榕樹與榕果小蜂 (Janzen, 1979)、饅頭果與細蛾(Kato *et al.*, 2003)、絲蘭與絲蘭蛾(Pellmyr, 2003)的共生關係相似。數篇文獻紀錄到的傳粉者包含 Heide-Jorgensen (2008)報導的蒼蠅；2012年 Hsieh 觀察到螞蟻、蜜蜂、食芽蠅及胡蜂拜訪 *B. laxiflora*；2014年 Wong 記錄到蜜蜂 (*Apis* sp.)、胡蜂 (*Vespa velutina*)、蠅類 (*Chrysomya* sp., *Drosophila* sp.)為其傳粉者，另外 Wong 也分析了 *B. harlandii* 的氣味組成，包含乙酸乙酯 (ethyl acetate) 可吸引麗蠅 (Casana-Giner *et al.*, 1999)；十九烷 (nonadecane)、二十二烷 (docosane)為蜜蜂(*Apis mellifera*)的費洛蒙；二十二烷為多數果蠅 (*Drosophila* sp.)的費洛蒙 (Howard *et al.*, 2003；Mas and Jallon, 2005)；萘 (naphthalene)為蜜蜂 (*Apis dorsata*)的費洛蒙 (Blum *et al.*, 2000)。因此蛇菰為了吸引傳粉者除了以蜜滴以及花粉做為回饋以外，散發出的氣味也是因素之一。

蛇菰的果實非常小被認為可能是世界上最小的種子 (Hansen, 1972)，推測其傳播媒介可能為風媒、水媒或動物傳播，然而沒有研究證實。目前觀察到蛇菰最簡單的傳播方式是果實成熟後直接從花序表面剝落，而關於蛇菰果實的傳播方式的研究非常缺乏僅兩篇研究提及。一是 2012年 Conran and Li 報導雲南西雙版納之 *B. harlandii* 花序被取食，推論是小型齧齒類動物所為，認為有可能是傳播果實的媒介，然而根據該圖片筆者認為不似 *B. harlandii*，而可能為 *B. japonica* 或 *B. laxiphora* 之誤認，然而大陸地區是否有產日本蛇菰尚未有文獻紀錄。二是 2014年 Wong 拍攝到赤腹松鼠 (*Callosciurus erythraeus*) 取食香港產 *B. harlandii* 花序的影像，然而動物消化排出後的種子尚無研究是否仍能萌發。

### 三、蛇菰屬三藥蛇菰亞屬分類群分類歷史

蛇菰屬是 J. R. & G. Forster 於 1776 年所提出，模式種為粗穗蛇菰 (*Balanophora fungosa* J. R. & G. Forst.)，直到 1856 年 Hooker 針對蛇菰族 (*Balanophoreae*) 進行整理，同時發表 *Balanophora involucrata* Hook. f. 及其四個變種 var. *rubra*、var. *flava*、var. *gracilis*、var. *cathcartii*，然而在 20 世紀初期不同學者對於本屬有不同看法或是從蛇菰屬中拆分成立不同屬，1935 年 Harms 針對蛇菰科進行整理確立蛇菰屬的位階及種類，Hansen 於 1972 年發表蛇菰屬專論，依據花被片 3 或 4 數以上、花粉孔有無、花藥是否橫裂以及雌花是否僅著生在花序軸作為亞屬界定特徵，三藥蛇菰亞屬所包含的分類群，指出本類群分布在華南、圖博、日本、臺灣及中南半島北部地區，本研究以此為依歸進行研究，其學名沿革表請見表一。

1859 年 Hook. f. 發表香港產之蛇菰，命名為 *Balanophora harlandii* Hook. f.。1894 年 Hemsley 發表湖北產之 *Balanophora henryi* Hemsley 和 *B. minor* Hemsley。1896 年 Tieghem 依據 *Balanophora polyandra* 建立 *Polyplethia* 屬、*Balanophora involucrata* 建立 *Balania* 屬，成立新組合 *Balania involucrata* (Hook. f.) Tieghem。1902 年 Makino 發表日本產 *Balanophora japonica* Makino 及 *B. kuroiwai* Makino。

1906 年 Leveille 發表貴州產 *Balanophora esquirolii* Leveille 其形態描述簡單，僅提及該種與 *B. indica* 形態不同。1907 年 Tieghem 針對蛇菰科進行分類研究並發表一個產自四川城口 (現屬重慶) 的新種 *Balanophora ceracea*，描述兩個族 *Balanophoreae*、*Bivolveae*，*Balanophoreae* 族下有 *Balanophora*、*Polyplethia*、*Balaniella*、*Balania* 屬。Tieghem 依據 *Balanophora harlandii* 建立 *Balania* 屬但為一不合法屬名，因為 Tieghem 已於 1896 年用 *B. involucrata* 成立 *Balania* 屬，Tieghem 將 *Balanophora henryi*、*B. japonica* 移入該屬並發表 *Balania ceracea* Tieghem；*Bivolveae* 族下有 *Bivolva* 屬，依據 *Balanophora involucrata* 建立 *Bivolva* 屬也為一不合法屬名，因為 Tieghem 已於 1896 年用 *B. involucrata* 成立 *Balania* 屬，並將其下三個雌雄異株的變種 *B. involucrata* var. *flava*、var. *gracilis*、var. *cathcartii* 提升至種的位階，而雌雄同株的 *B. involucrata* var. *rubra*，併入新組合

名 *Bivalva fargesii* Tieghem。

1909 年 Makino 發表日本產 *B. nipponica* Makino。1910 年 Makino 發表日本產 *B. tobiracola* Makino 及 *B. wrightii* Makino。1913 年 Valenton 發表臺灣產 *Balanophora kawakamii* Valenton 並將 *Balania ceracea* 轉移至 *Balanophora*，同年 Hayata 發表臺灣產 *B. mutinoides* Hayata。1931 年 Yamamoto 發表臺灣產 *Balanophora kudoii* Yamamoto。

1932 年 Setchell 以 Tieghem 的分類架構處理香港及鄰近地區的 *Balanophora harlandii* 以及其近似類群，Setchell 提及 Tieghem 以 *B. involucrata* 的所建立的 *Bivalva* 屬是一不合法名，因此將 *Bivalva* 屬全部轉移至 *Balania* 屬並且依據吸器表面是否有星狀凸起 (pustulate) 以及苞片形態進行種的歸併，包含將有吸器有星狀凸起且苞片合生的 *Bivalva involucrata*、*B. flava*、*B. gracilis* 併入 *Balania involucrata* (Hook. f.) Setchell；吸器無星狀凸起且苞片合生的 *Bivalva cathcartii*、*B. fargesii* 組合為 *Balania cathcartii* Setchell。吸器無星狀凸起且苞片分離之的 *Balania harlandii*、*B. henryi*、*B. ceracea*、*B. kawakamii*、*Balanophora mutinoides* 組合為 *Balania harlandii* (Hook. f.) Setchell；另將雄花散生雌花區間的 *Balania tobiracola* 及 *B. wrightii* 成立 *Balaneikon* 屬並轉移至該屬。

1932 年 Yamamoto 將臺灣產的 *Balanophora kudoii* 轉移至 *Balania* 屬。1933 年 Masamune 將臺灣產的 *B. kawakamii*、*B. mutinoides* 及日本產 *B. nipponica* 轉移至 *Balania* 屬，1933 年 Diels 發表植株形態較 *B. harlandii* 大，產自廣東的 *Balanophora valida* Diels。

1935 年 Harms 對蛇菰科進行整理，將 Tieghem 所訂的 *Balania*、*Polyplethia*、*Balania* 屬降至 *Balanophora* 亞屬位階，原是 *Balanophora* 屬的類群成立 *Balanophorotypus* 亞屬，而三藥蛇菰亞屬包含原 Setchell (1932) 的 *Balania* 屬及 *Balaneikon* 屬類群，並重新將 Setchell (1932) 併入 *Balanophora harlandii* 的異名再分離出來。1965 年 Ohwi 發表日本產 *Balanophora kiusiana* Ohwi 並將 *B. nipponica* 降為 *B. japonica* 之變種。

1972 年 Hansen 年針對本屬進行整理 (詳見圖 1) , 並依據花被片、花粉孔有無以及雌花是否著生於花序軸的特徵分出屬下 2 個亞屬: 蛇菰亞屬 (Subgenus *Balanophora*) 與三藥蛇菰亞屬 (Subgenus *Balania*) , 其中蛇菰亞屬內有 4 個節及 17 個分類群, 三藥蛇菰亞屬內有 2 個節及 4 個分類群。Hansen 認為三藥蛇菰亞屬相較於蛇菰亞屬應為演化較早的類群, 包含輻射對稱的 3 數花被片, 數量較少的花藥以及雌花僅著生於花序軸的特徵, Hansen 根據這些特徵將 *Balanophora harlandii*、*B. wrightii* (= *B. tobiracola*)、*B. involucrata* (含 *B. fargesii*) 以及 *B. japonica* 歸入三藥蛇菰亞屬當中。同時對於具苞片分離、花被片 3 數、聚藥雄蕊扁平及雌雄異株的蛇菰類群全部歸併至 *Balanophora harlandii* 下。*Balanophora fargesii* 及 *B. involucrata* 為苞片形成鞘狀的類群, 其性狀相似, 主要差別在於其性別表現為雌雄同、異株, 因此 Hansen 在專論中將 *B. fargesii* 併入 *B. involucrata* 的異名, 並將 *B. involucrata* 兩個變種 *var. flava*、*var. cathcartii* 併回該名, 其中 *var. gracilis* 則併為 *B. fungosa* ssp. *indica* 的異名。此外 *Balanophora tobiracola* 與 *B. wrightii* 非常相似, 故併入後者名。*B. japonica* 雖為孤雌生殖類群, 但 Hansen 認為其附屬物為圓錐狀且雌花僅著生在花序軸, 因此將之歸入三藥蛇菰亞屬中。

1976 年 Liu & Lai 於臺灣植物誌第一版處理蛇菰科, 將模式產於臺灣的 *Balanophora kawakamii*、*B. kudoii*、*B. mutinoides* 併入 *B. harlandii*, 而將 *B. wrightii* 併入 *B. tobiracola*。

1982 年 Akuzawa 依據附屬物形狀及顏色將被併入 *Balanophora japonica* 的 *B. nipponica* 獨立出來。1982 年 Tam 發表雲南產之 *Balanophora subcupularis* Tam, 其花被片雖多為 4 片但沒有明確數據證實, 其雄蕊聚藥且扁平橫裂, 此特徵屬三藥蛇菰亞屬。1985 年 Tam 另外發表一廣東產苞片旋生之新變種 *Balanophora harlandii* Hook. f. *var. spiralis* Tam (旋生蛇菰)。

1988 年 Tam 撰寫中國植物誌蛇菰科部分並做以下的處理: 因性別表現不同將 *B. fargesii* 從 *B. involucrata* 再次獨立出來; 因吸器及苞片形態不同將 *B. henryi*



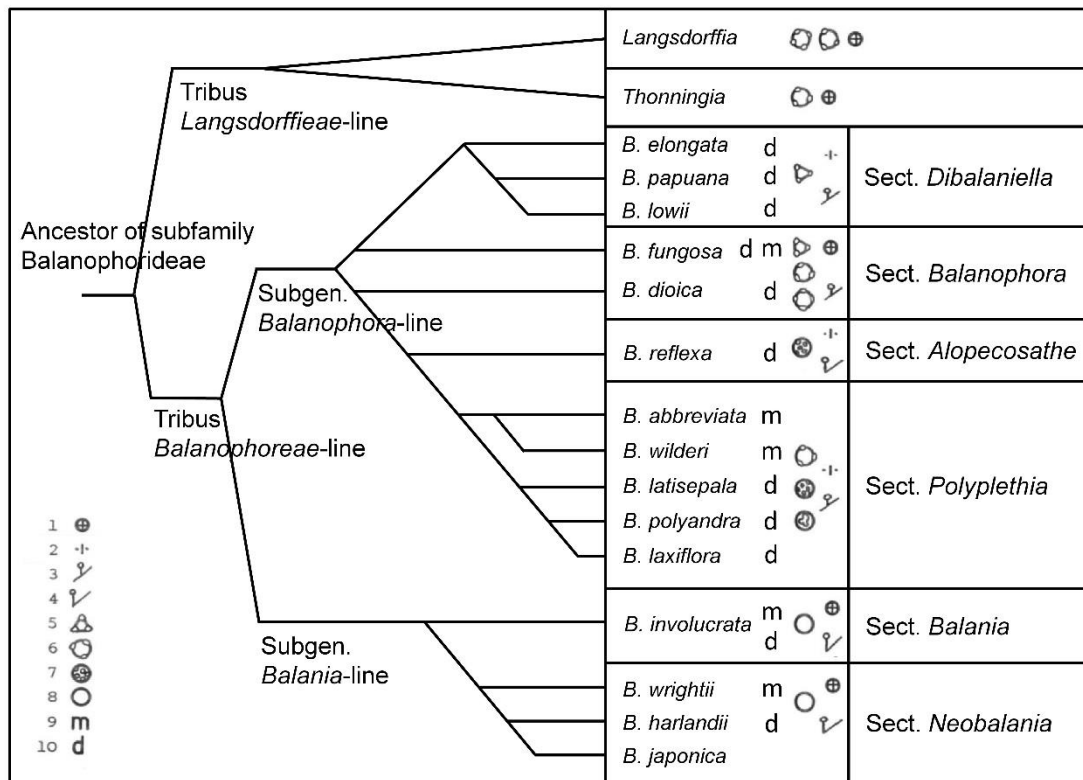


圖 1、Hansen (1972)所建構蛇菰屬的形態譜系樹 (修改自 Hansen, 1972)。

- 1.雄花輻射對稱、2.雄花兩側對稱、3.雌花著生於附屬物及花序軸、4.雌花僅著生花序軸、5.花粉三孔成三角形、6.花粉三孔成圓形、7.花粉多孔、8.花粉無孔、9.雌雄同株同花序、10.雌雄異株

與 *B. mutinoides* 從 *B. harlandii* 獨立出來；認為 *B. wrightii* 為裸名採用 *B. tobiracola*。

1992 年 Xing and Li 對於中國產之蛇菰屬進行修訂，將雄花散佈在雌花序的 *B. harlandii* var. *spiralis* 併入 *B. tobiracola*；因為 *B. abbreviata* 的形態變異較大且分布廣泛將 *B. subcupularis* 併為其異名；將 *B. henryi* 併為 *B. harlandii* 的同物異名；而 Xing and Li 認為 *B. mutinoides* 的花序和吸器形態和 *B. harlandii* 不同，認為其形態是 *B. harlandii* 中的穩定變異類型，而降為其變種 *Balanophora harlandii* Hook. f. var. *mutinoides* (Hayata) Xing。

1996 年 Qian 發表一雲南瀾滄產蛇菰 *Balanophora langcangensis* Qian，認為其形態與花序不易與吸器分離的特徵和 *B. mutinoides* 不同。1996 年臺灣植物誌第貳版發表，Hsiao & Huang (1996)在 *B. harlandii* 與 *B. wrightii* 處理方式同 Hansen (1972)，並提及 *B. wrightii* 雖然在中國植物誌 (1988) 被認為是裸名，但根據發表

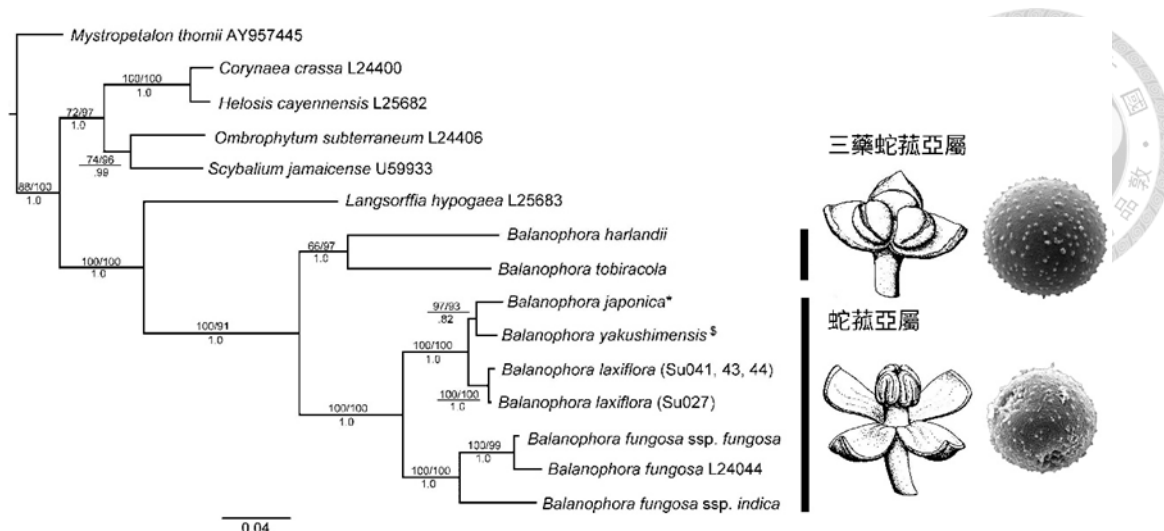


圖 2、根據 18S rRNA 與 nrITS 序列所建構的蛇菰屬譜系樹。(改自 Su *et al*, 2012。支持度為 MP/ML 底線下為 BI，雄花圖片來自 Kuijt, 1969)

時有指名的發表文獻，在命名法規是為有效名，因此使用 *B. wrightii*。

1999 年 Hansen 整併主要於日本和中國從 1971 至 1998 年所發表的蛇菰，包含將 *B. subcupularis* 併入 *B. harlandii*，認為 4 數花被片為 *B. harlandii* 的變異範圍；將 *B. harlandii* 的兩個變種 *var. mutinoides*、*var. spiralis* 併回 *B. harlandii*；此外也將 *B. langcangensis* 併入 *B. harlandii*。

2003 年 Huang & Murata 撰寫中國植物誌英文修訂版對本亞屬處理如下：*B. involucrata*、*B. fargesii*、*B. tobiracola*、*B. subcupularis* 延續 Tam (1988) 於中國植物誌的處理；*B. harlandii* 則依照 Hansen (1972, 1999)、Huang & Murata (2003) 處理方式，*B. harlandii var. spiralis* 與 *B. wrightii* 併入 *B. tobiracola*。

2012 年 Su *et al.* 首次以 18S rRNA 與 ITS 片段建構蛇菰屬植物分子譜系樹，確立 *Balanophora wrightii* (= *B. tobiracola*) 及 *B. harlandii* 為一高支持度分支(圖 2)，而被 Hansen 歸入至三藥蛇菰亞屬之 *B. japonica* 則與 *B. yakushimensis* 互為姊妹群且為 *B. laxiflora* 之近緣種，因此 *B. japonica* 應歸入蛇菰亞屬。就此結果，雌花是否僅著生花序軸用來區分亞屬的特徵不再，應該重新界定分亞屬之特徵。

在 Hansen (1972, 1999) 的處理之下 *B. harlandii* 有十數個同物異名，Hansen (1999) 提及在可行的方法下盡量減少物種的數目，三藥蛇菰亞屬之 *B. harlandii*

在 Su *et al.* (2012) 的分子譜系樹中僅有臺灣的族群，而不同 *B. harlandii* 族群在形態與花期確實有差異，然系統性的研究觀察本類群卻付之闕如，因此本研究擴大採樣的地點，並以掃描式電子顯微鏡觀察不同形態的族群其細微形態是否存有差異，以分子譜系樹探討是否有隱蔽種的可能。

*Balanophora fargesii* 與 *B. involucrata* 在分類歷史上有數次整併或分離，除性別表現不同以外作為分類依據，本研究增加觀察其花粉及附屬物等細微構造以及分子證據釐清其分類地位。

*Balanophora subcupularis* 其聚藥扁平且為橫裂，屬於三藥蛇菰亞屬特徵，而其花被片大多為 4 數。1999 年 Hansen 將之整併到 *B. harlandii* 中，認為 4 數花被片只是族群變異不足以獨立處理為種的分類階層，然筆者認為其除了雌雄同異株差別外，其外部形態及生育海拔相差非常大，而且其花粉及附屬物構造並未報導過，因此增加樣本觀察與分子譜系等證據可以較客觀的處理本類群分類地位。

為了解決 *Balanophora tobiracola* 與 *B. wrightii* 學名一直懸而未決的情形，經過筆者詳查，Makino 僅在 *B. tobiracola* 發表文獻 (1910) 指出 Ito (1887) 為 *B. wrightii* 之原始發表文獻，然檢視該文獻並無特徵描述，此時就需要查閱過往文獻學名使用以確定其學名。

綜觀本亞屬植物分類處理看法歧異問題，筆者推估其原因為：

本屬植物形態退化，辨識特徵少且不易觀察，以往觀察苞片著生方式以及與吸器著生、形態的差異作為鑑別特徵，但也有部分學者認為這些特徵皆屬變異範圍，尤以 *Balanophora harlandii* 不同學者處理差異最大。Murata (1990) 與 Su *et al.* (2012) 經過觀察，認為附屬物形狀、雌花著生情形以及附屬物頂端紋飾可作為穩定且可信的分類依據，然而過往許多研究在學名發表時僅描述巨觀形態，而未對上述重要鑑別特徵進行觀察，特徵形態的多樣性導致分類學者無法掌握分類特徵，然而 Hansen (1972, 1999) 歸併方式是否過於人為而沒有譜系上的支持都還需要進一步研究。

觀察標本是植物分類學者最重要的研究依據，蛇菰經過烘乾及擠壓上述細微特徵幾乎消失，因此也僅能以巨觀形態作為分類特徵，此外吸器形態可作為分類依據之一，然筆者檢視腊葉標本大多不具吸器，其原因是吸器與寄主相連的吸器隨著蛇菰成長也會變大，與宿主連接會更緊密變得難以拔出，因此常可以看到有較大花序的蛇菰標本沒有吸器。目前所觀察之蛇菰花期僅約 15 天 (Wong, 2014)，數量稀少僅生長在原始林中，植株從土壤冒出易被其他植物所遮蔽，加上原始林砍伐環境破壞嚴重造成採集者以至於難以採集，而且蛇菰在採集過後容易腐敗也是標本稀少的原因。

根據臺灣維管束植物紅皮書指出臺灣產海桐生蛇菰為易危物種(VU)，而隨著原始林砍伐加上蛇菰可做為中藥使用面臨強大採集壓力，不同種蛇菰也有不同的化學物質與藥性 (陳等, 2010 : Wang *et al.* 2012)。以往分類學者對於本亞屬植物分類觀念的歧異甚巨，本論文希冀藉分子譜系證據確立三藥蛇菰亞屬植物的分類特徵，以及整理基礎生態資料，對於未來醫藥使用與保育十分重要。

另外我們好奇蛇菰寄主為何且是否具有寄主專一性，因此抽取寄主根部的 DNA 分子資料以 DNA barcoding 的方式鑑定寄主，比較過往的文獻所報導的寄主是否有差異。





表一(續)、蛇菰屬三藥蛇菰亞屬植物學名沿革表

1984	1988	1992	1996	1996	1996	1999	2003	2007	2012	2016
Tam & Fang	Tam	Xing & Li	Qian	Hsiao & Huang	Hansen	Huang & Murata	Iwatsuki <i>et al.</i>	Su & Hu	Present Study	
	<i>B. involucreata</i>					<i>B. involucreata</i>				<i>B. involucreata</i>
	<i>B. fargesii</i>					<i>B. fargesii</i>				<i>B. fargesii</i>
<i>B. harlandii</i> var. <i>harlandii</i>	<i>B. harlandii</i> var. <i>harlandii</i>	<i>B. harlandii</i>		<i>B. harlandii</i>	<i>B. harlandii</i>	<i>B. harlandii</i>				<i>B. harlandii</i>
	<i>B. hernyi</i>									<i>B. sp.</i>
	<i>B. mutinooides</i>	<i>B. harlandii</i> var. <i>mutinooides</i>								<i>B. mutinooides</i>
<i>B. harlandii</i> var. <i>spiralis</i> *	<i>B. harlandii</i> var. <i>spiralis</i>									
	<i>B. subcupularis</i>						<i>B. subcupularis</i>			<i>B. subcupularis</i> #
<i>B. tobracola</i>	<i>B. tobracola</i>	<i>B. tobracola</i>					<i>B. tobracola</i>	<i>B. tobracola</i>		<i>B. tobracola</i>
	<i>B. wrightii</i> nom. nud.									<i>B. wrightii</i> nom. nud.
	<i>B. japonica</i>							<i>B. japonica</i>		<i>B. japonica</i> #
										<i>B. nipponica</i> #
										<i>B. kiutschiana</i> #
		<i>B. abbreviata</i>								



## 第貳章、材料與方法



### 壹、研究材料

由於本屬植物外觀十分相似，必須透過觀察雌花序的附屬物以及雌花著生的位置作為分類依據，只是標本經過烘乾擠壓便難以觀察。因此我們在野外拍照和紀錄生育地類型、地理位置等，並採集成熟的花序以 70% 酒精固定以供雌花序形態、花粉形態研究之用，在採集的過程中將將蛇菰之吸器以及宿主之根系完整留下以作為寄主鑑定之材料；並將部分植株攜回實驗室觀察以矽膠乾燥製作臘葉標本、置入 70% 酒精固定作為浸液標本以及掃描式電子顯微鏡觀察樣本製備使用，部分標本委託林業試驗所昆蟲標本館蔡明諭博士製作冷凍真空乾燥標本，存放在國立臺灣大學植物標本館(TAI)。

除採集新鮮標本以外，亦檢視國內外各大標本館藏之腊葉標本及國外模式標本照片，檢視或取樣之標本館代號如下：

- 英國愛丁堡皇家植物園 (E)
- 福建師範大學 (FNU)
- 哈佛大學植物標本館 (GH)
- 中央研究院生物多樣性研究中心植物標本館 (HAST)
- 香港植物標本室 (HK)
- 中國科學院廣西植物所 (IBK)
- 中國科學院華南植物園 (ISBC)
- 英國邱皇家植物園 (K)
- 中國科學院昆明植物研究所 (KUN)
- 首都大學東京 牧野植物標本館 (MAK)
- 法國國立自然史博物館 (P)
- 國立臺灣大學生命科學院植物標本館 (TAI)
- 林業試驗所植物標本館(TAIF)





## 貳、研究方法：

### 一、外部形態觀察：

觀察及記錄新鮮材料和蠟葉標本為之外部形態特徵、採集地點及生育環境，雌花序以解剖顯微鏡觀察並拍照紀錄之，惟蛇菰乾燥過後較難觀察，因此以新鮮標本和浸液標本以掃描式電子顯微鏡觀察為主。

### 二、花粉形態(以掃描式電子顯微鏡觀察之材料處理)：

由於先前研究已提及三藥蛇菰屬植物之花粉若以醋酸分解法處理會被分解 (Hansen 1972)，因此我們僅以序列脫水方式進行處理，處理過程如下：

- A. 置入 1.5ml 離心管 70%酒精 (30 分鐘)、85%酒精 (30 分鐘)、90% 酒精 (30 分鐘)、95%酒精 (30 分鐘)、100%酒精 (30 分鐘)、100%丙酮 (30 分鐘)、100%丙酮 (10 分鐘)，置換時以離心機離心 5 秒避免花粉流失。
- B. 將序列脫水後的花粉滴上濾紙以碳膠帶黏上鋁臺 (Stub)以臨界點乾燥法 (Critical point drying)處理。
- C. 將材料鍍金(Coating)後以掃描式電子顯微鏡觀察後拍照記錄。

### 三、雌花序剖面形態(以掃描式電子顯微鏡觀察之材料處理)觀察：

- A. 將雌花序切為 5 x 5 x5 mm 之大小 4 塊，樣本過大過多會影響脫水及二氧化碳置換效果；樣本過小花序軸易萎縮造成雌花及附屬物脫落。
- B. 置入 1.5 ml 離心管 70%酒精 (30 分鐘)、85%酒精 (30 分鐘)、90%酒精 (30 分鐘)、95%酒精 (30 分鐘)、100%酒精 (30 分鐘)、100%丙酮 (30 分鐘)、100%丙酮(10 分鐘)
- C. 雌花序以碳膠帶黏上鋁臺以臨界點乾燥法(Critical point drying)處理
- D. 將材料鍍金後以掃描式電子顯微鏡觀察後拍照記錄。

### 四、果實傳播、物候資料及採樣之地理分布：

在野外採集時記錄本屬植物之分布和海拔高度等地理資訊以及蛇菰被取食的跡象和排遺。標本因為蛇菰乾燥後不易辨識，因此我們僅以有分子材料樣本建構亞屬內之蛇菰製作概圖 (圖 3)。



## 五、分子材料及樣本處理：

### 1. 蛇菰花序及寄主根部材料：

DNA 萃取：以 CTAB DNA extraction protocol (Doyle and Doyle, 1987) 萃取去氧核糖核酸(DNA)，萃取方式如下。

- A. 取苞片或花序/乾淨的根系 0.5~1g 作為材料，以液態氮研磨後倒入已在 65°C 預熱好之 10 ml 2X CTAB + 30  $\mu$ l  $\beta$ -mercaptoethanol 中
- B. 加入 CIAA (Chloroform : Isoamyl alcohol = 24 : 1) 15 ml，輕輕左右上下搖晃翻轉確保溶液均勻混合後，置入離心機以 9000 rpm 離心 10 分鐘。
- C. 離心後取上清液置入新的離心管再次加入 CIAA 10ml，輕輕左右搖晃確保容液均勻混合後，置入離心機以 9000 rpm 離心 10 分鐘。
- D. 離心後取上清液置入新的離心管，加入體積三分之二的 isopropanol 後置入 -20°C 冰箱放置 30 分鐘。
- E. 將離心管置入離心機以 10000 rpm 離心 10 分鐘後倒掉上清液，以冷凍 75% 酒精 10mL 清洗沉澱物 5 分鐘。
- F. 將離心管置入離心機以 9000 rpm 離心 5 分鐘後倒掉上清液，置入真空乾燥機抽真空 5 分鐘。
- G. 加入 2 ml TE 溶液以及 1  $\mu$ l RNase 去除材料中的 RNA，置入 37°C 烘箱 30 分鐘。
- H. 取出離心管加入 7.5 ml 100% 酒精及 1 ml 7.5 M 醋酸胺溶液放入 -20°C 冰箱 0.5~1 小時或隔夜。
- I. 冰凍完成後將離心管置入離心機以 10000 rpm 離心 15 分鐘後倒掉上清

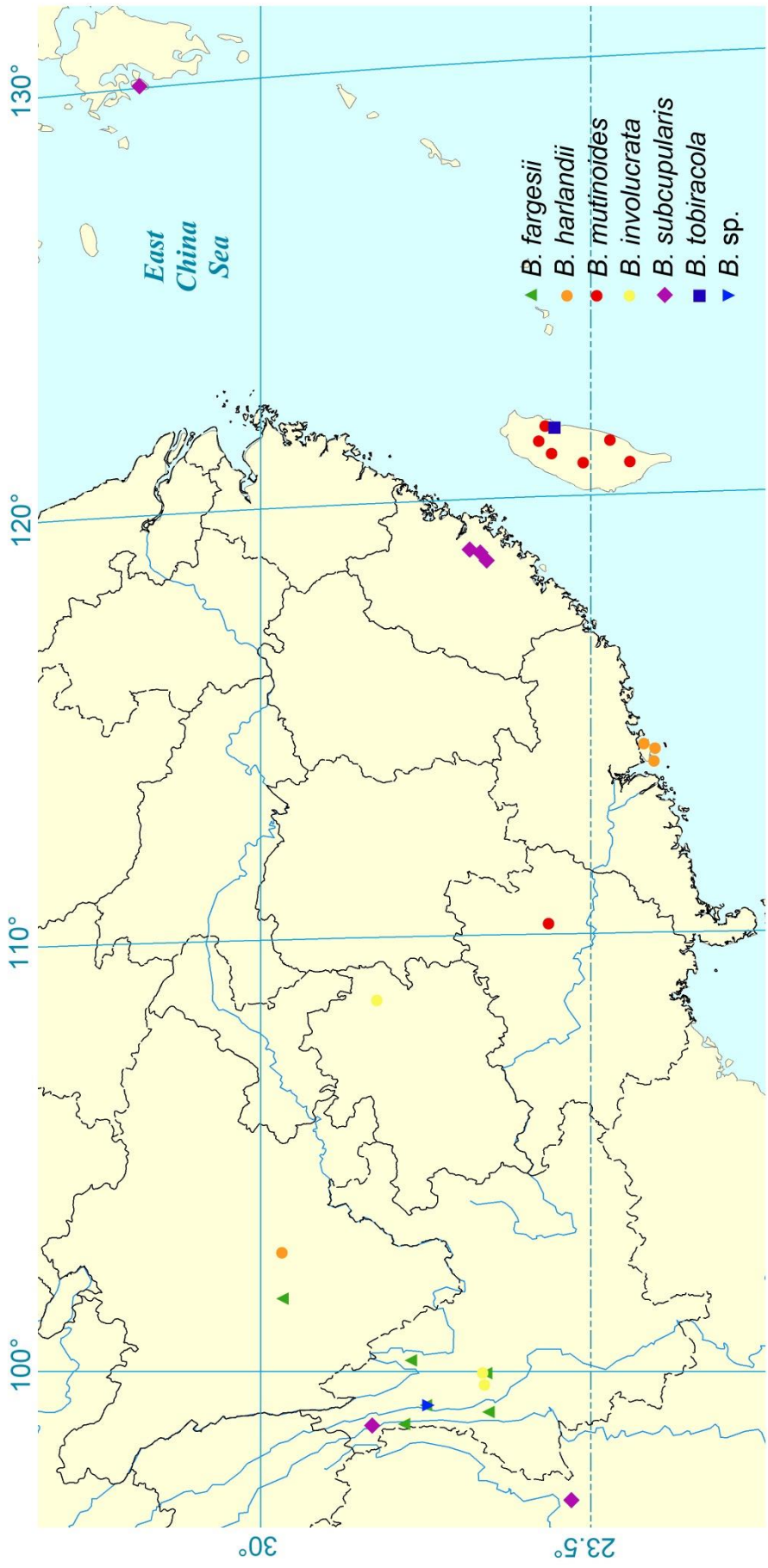


圖 3、本研究採樣地點概圖



液，加入 5 ml 70% 酒精清洗 5 分鐘。

J. 將離心管置入離心機以 9000 rpm 離心 5 分鐘後倒掉上清液，置入真空乾燥機抽真空 5 分鐘。

K. 以 100  $\mu$ l TE 溶液回溶後存放於 -20°C 冰箱。

## 2. DNA 純化：

由於蛇菰花序和根系蓄積大量次級代謝物易影響後續聚合酶連鎖反應，因此使用 Genomic DNA Mini Kit (Plant) (Geneaid Biotech Ltd., New Taipei City, Taiwan) 或 EasyPure PCR/Gel Extraction Kit (Bioman Scientific Co., Ltd., New Taipei City, Taiwan) 進行 DNA 的再純化。

## 3. 聚合酶連鎖反應(Polymerase Chain Reaction, PCR)、定序、序列排列(Sequence alignment)與 indel 處理：

### A. 蛇菰花序材料

使用 PCR 擴增一個核基因片段，由部分 18S rRNA 到 internal transcribed spacer 4 片段(簡稱 ITS 片段)，使用的引子 (primer) 如表三所示。

PCR 反應混合溶液成分如下：39.5  $\mu$ l ddH<sub>2</sub>O、5  $\mu$ l 10x *Taq* PCR 溶液 (containing 15 mM MgCl<sub>2</sub>) (MDBio, Taipei, Taiwan)、2  $\mu$ l 2 mM dNTPs 溶液、各 1  $\mu$ l 18S rRNA 1050f 與 18S RNA 1769r / 18S rRNA 1660f 與 ITS4 引子、0.5U *Taq* DNA polymerase (MDBio, Taipei, Taiwan)。

部分 18S rRNA 到 ITS4 片段反應如下：先以 94°C 處理 5 分鐘；再以 94°C 變性處理 (denaturation) 30 秒，56°C 合成處理 (annealing) 45 秒，72°C 展延處理 (extension) 45 秒，以此循環進行 40 次擴增處理，最後以 72°C 展延處理 2 分鐘後再 4°C 下停止反應。最後以 5  $\mu$ l PCR 反應產物加入 1  $\mu$ l DNA 染劑，混和後以 1.2% 洋菜膠 (含有 0.066% HealthView Nucleic Acid Stain, Genomics, Taipei, Taiwan) 於 0.5 x TBE 溶液電泳槽中，電泳後以紫外光照膠觀察。

將 PCR 擴增過後的樣本先以 Viogene PCR Clean Up system kit (Viogene,

New Taipei City, Taiwan) 或 Bioman 純化後送至國立臺灣大學生物技術研究中心 (Center of Biotechnology, National Taiwan University) 以 ABI PRISM3730 DNA Analyzer (Applied Biosystems, California, USA) 進行定序作業，所得序列資料由 Sequencer 4.7 (Gene Codes Corporation, Missouri, USA) 軟體進行人工判讀。以 MEGA7 軟體內的 clustal X 進行序列排序，再以手動調整和處理 indel。

#### B. 寄主根系材料：

所有的寄主根材料均以 nrITS 片段進行擴增，但由於 ITS 片段引子有機會擴增到真菌 nrITS 片段，因此部分擴增到真菌的樣本以具有高解析力的 *matK* 片段作為寄主分子鑑定之片段 (CBOL, 2009; Yu, *et al.*, 2011)，使用的引子 (primer) 如表二所示。

ITS5 到 ITS4 片段反應如下：先以 94 °C 處理 5 分鐘；再以 94 °C 變性處理 (denaturation) 30 秒，56 °C 合成處理 (annealing) 30 秒，72 °C 展延處理 (extension) 45 秒以此循環進行 40 次擴增處理，最後以 72 °C 展延處理 2 分鐘後再 4 °C 下停止反應。最後以 5 µl PCR 反應產物加入 1 µl DNA 染劑，混和後以 1.2% 洋菜膠 (含有 0.066% Health View Nucleic Acid Stain, Genomics, Taipei, Taiwan) 於 0.5x TBE 溶液電泳槽中進行電泳觀察，確定反應產物大小。

*matK*472F 到 *matK*1248R 片段反應同 Yu, *et al.* (2011) 其反應如下：先以 94 °C 處理 3 分鐘；再以 94 °C 變性處理 (denaturation) 30 秒，48 °C 合成處理 (annealing) 40 秒，72 °C 展延處理 (extension) 60 秒以此循環進行 40 次擴增處理，最後以 72 °C 展延處理 10 分鐘後再 4 °C 下停止反應。最後以 5 µl PCR 反應產物加入 1 µl DNA 染劑，混和後以 1.2% 洋菜膠 (含有 0.066% HealthView Nucleic Acid Stain, Genomics, Taipei, Taiwan) 於 0.5 x TBE 溶液電泳槽中，電泳後以紫外光照膠觀察。

#### 六、資料分析及分子譜系樹建立：



## 1. 分子譜系樹

### A. 最大似然性分析 (Maximum Likelihood, ML)

使用 MEGA7 軟體 (Kumar et al., 2016), 以最大似然性分析建構譜系樹, 核酸替代模型 (nucleotide substitution model) 經 MEGA 計算後蛇菰屬分子譜系樹選擇以 GTR+I+G 模型使用; 蛇菰亞屬分子譜系樹選擇以 HKY+G 模型使用; 三藥蛇菰亞屬分子譜系樹選擇以 HKY+I+G 模型使用, 搜尋方式 (search method) 使用樹枝切斷-連結法 (tree bisection-reconnection, TBR), 引導式再取樣分析 (bootstrap analysis) 以 1000 次特徵重複取樣進行評估。

### B. 最大簡約性分析 (Maximum Parsimony, MP)

蛇菰屬、蛇菰亞屬、三藥蛇菰亞屬分子譜系樹皆使用 MEGA7 軟體 (Kumar et al., 2016), 以最大簡約性分析建構譜系樹, 搜尋方式 (search method) 使用樹枝切斷-連結法, 引導式再取樣分析以 1000 次特徵重複取樣進行評估。

### C. 貝葉氏導出式分析 (Bayesian Inference analysis, BI)

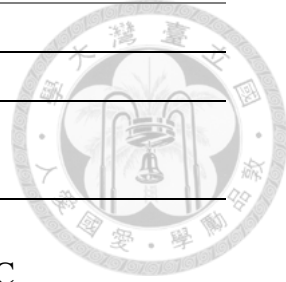
蛇菰屬、蛇菰亞屬、三藥蛇菰亞屬分子譜系樹皆使用 MrBayes v3.2.6 軟體 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001), 核酸替代模型 (nucleotide substitution model) 以 GTR+I+G 模型使用, 估算世代 (generation) 為 20,000,000, 採樣頻率 (sample frequency) 為 200,000。建構譜系關係樹時將計算節點可能性值 (node probability) 初期的 25% 遺棄。

## 2. 寄主之分子鑑定：

同蛇菰花序材料之定序作業, 所得序列資料由 Sequencer 4.7 (Gene Codes Corporation, Missouri, USA) 軟體進行人工判讀並輸出雙股反向確定之一致性序列後, 將序列上傳至 NCBI 網站的 BLAST: Basic Local Alignment Search Tool 進行序列比對。

表二、本研究聚合酶鏈鎖反應(PCR)所使用之引子序列

片段	引子	引子序列 5'端至 3'端
18S rRNA	SSU1050F	GGT CGC AAG GCT GAA ACT
	SSU1769R	CAC CTA CGG AAA CCT TGT T
18S rRNA + ITS	SSU1660F	GAT TGA ATG GTC CGG TGA A
	ITS4	TCC TTC CGC TTA TTG ATA TGC
<i>matK</i>	<i>matK472F</i>	CCC RTY CAT CTG GAA ATC TTG GTT C
	<i>matK1248R</i>	GCT RTR ATA ATG AGA AAG ATT TCT GC



## 第參章、形態特徵

本亞屬植物為肉質草本，吸器分枝或不分枝，表面具星芒狀皮孔。苞片無柄，肉質、近先端時膜質，互生、旋生、交互對生、近對生或近二列著生，部分種類基部癒合成鞘狀。肉穗花序，單性花或雌雄同株或異株，花序軸直立，通常圓柱狀；花小，具花梗或極短花梗；花序外形卵圓形、球形、穗狀或圓柱狀，乳黃、淡紅、紅、深紅色，雌雄花同花序時，雄花多位於花序區的基部或散生於雌花之中；雄花較大，下部常有短截形的苞片；僅一輪花被片，多為3數，偶見2或4數，卵形至披針形或近圓形，在花苞時呈鑷合狀排列，花期開展或外折，花粉釋出後下彎；雄蕊常與花被裂片同數並彼此對生，幾無花絲，花藥聚生成聚藥雄蕊，花藥與花被片同數，花藥橫裂，花粉球形，上有短刺狀突起；雌花密集於花序軸上，無花被，子房橢圓形或紡錘形，1室，兩端漸狹，基部有時具短柄，胚珠倒生，花柱細長，雌花花柱於雌花期會延伸至棍棒狀附屬物外，宿存；棍棒狀附屬物遠比子房大，棍棒狀、倒卵狀、倒圓錐狀、腳杯狀，頂端截形，與雌花混生或基部與子房柄貼生。瘦果。

本研究結果根據形態特徵及分子證據將三藥蛇菰亞屬處理為六個分類群以及將一種轉移至蛇菰亞屬，使用之學名與中文名對照表請見表三。以下就習性、吸器、花序軸苞片區、花序軸花序區（雌花、附屬物、雄花）及花粉特徵加以描述。

### 壹、習性

蛇菰為多年生植物，多生長在陰濕原始林下(圖 4-12A)。過往文獻認為蛇菰具有一年生或多年生習性,乃因蛇菰不易觀察，當花序枯萎吸器會潛伏在土壤，期間吸器會繼續吸取寄主養分生長，而前一年的花序托鞘會宿存在吸器表面，新生花序等待次年花期再從吸器表面的別處破土而出，因此筆者認為蛇菰皆為多年生植物，依筆者觀察蛇菰會沿著寄主根系生長，此乃蛇菰種子掉落時所寄生，可能是造成蛇菰被觀察是一年生的緣故。



表三、本研究蛇菰屬植物學名及中文名對照表。

學名	主要中文名 (別名)
<i>B. abbreviata</i> Blume	短穗蛇菰
<i>B. elongata</i> Blume	長枝蛇菰
<i>B. fargesii</i> (Tieghem) Harms	川藏蛇菰
<i>B. fungosa</i> J. R. & G. Forst ssp. <i>fungosa</i>	粗穗蛇菰
<i>B. fungosa</i> J. R. & G. Forst ssp. <i>indica</i> (Arn.) B. Hansen	印度蛇菰
<i>B. harlandii</i> Hook. f.	紅冬蛇菰 (葛菌)
<i>B. kiusiana</i> Makino	九州蛇菰
<i>B. japonica</i> Makino	日本蛇菰
<i>B. laxiflora</i> Hemsley	疏花蛇菰 (穗花蛇菰)
<i>B. mutinoides</i> Hayata	筆頭蛇菰 (紅燭蛇菰)
<i>B. nipponica</i> Makino	土烏蘗
<i>B. subcupularis</i> Tam	杯莖蛇菰
<i>B. tobiracola</i> Makino	海桐生蛇菰 (烏蘗蛇菰)
<i>B. involucrata</i> Hook. f.	筒鞘蛇菰
<i>B. yakushimensis</i> Hatus. & Masam.	屋久島蛇菰
<i>B. sp.</i>	未定名蛇菰



圖 4、*Balanophora fargesii* 植株照片 (Shiyueliang, Yunnan)

A：全株、B：雌花序與雄花序俯視、C：雌花序剖面 (70%酒精固定後)。



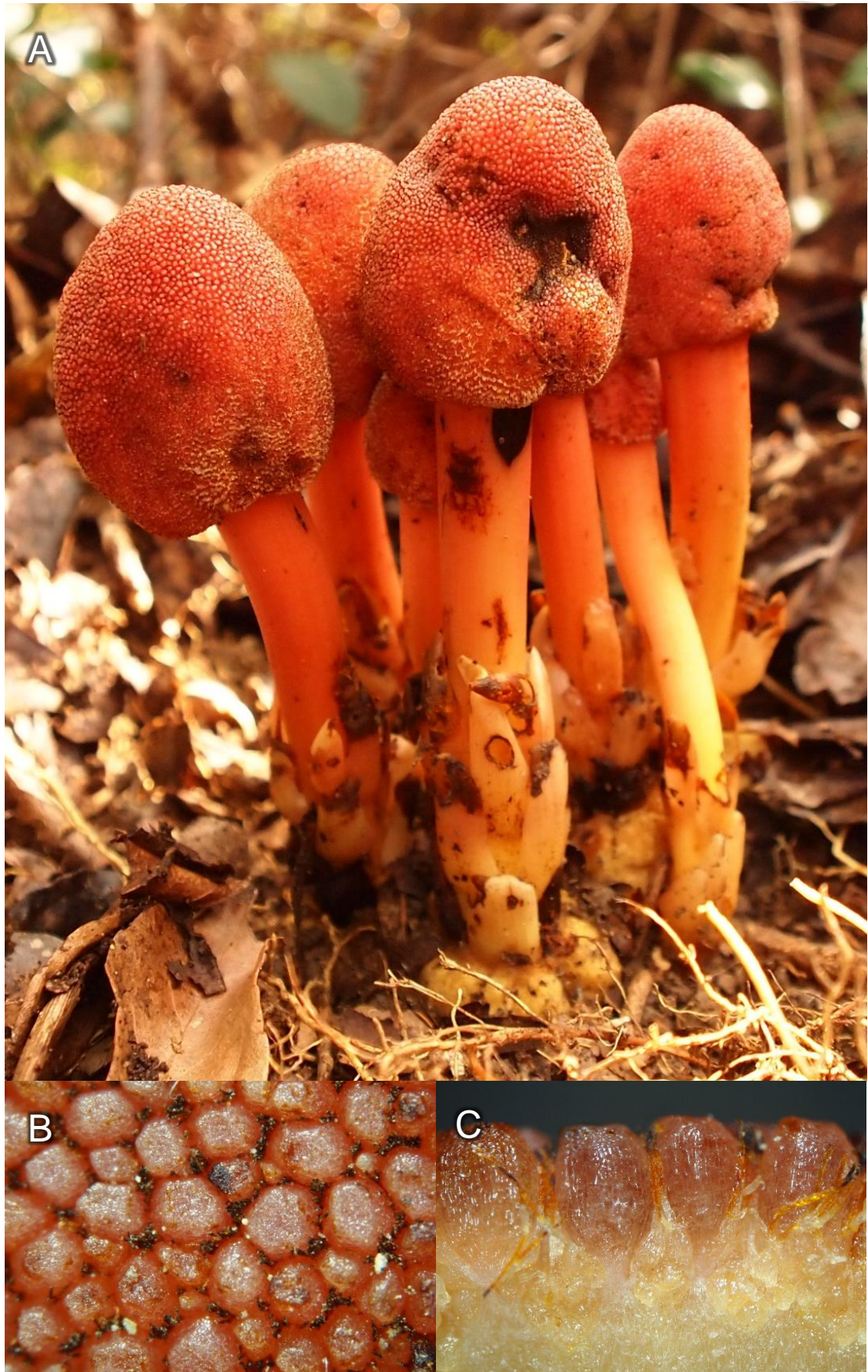


圖 5、*Balanophora harlandii* 雌株照片 (Mt. Kaulunghang, Hongkong)  
A：全株、B：雌花序俯視、C：雌花序剖面。





圖 6、*Balanophora harlandii* 雄株照片 (Pokfulum, Hong Kong)  
A：全株、B：3 數花被片雄花、C：偶見 4 數花被片雄花



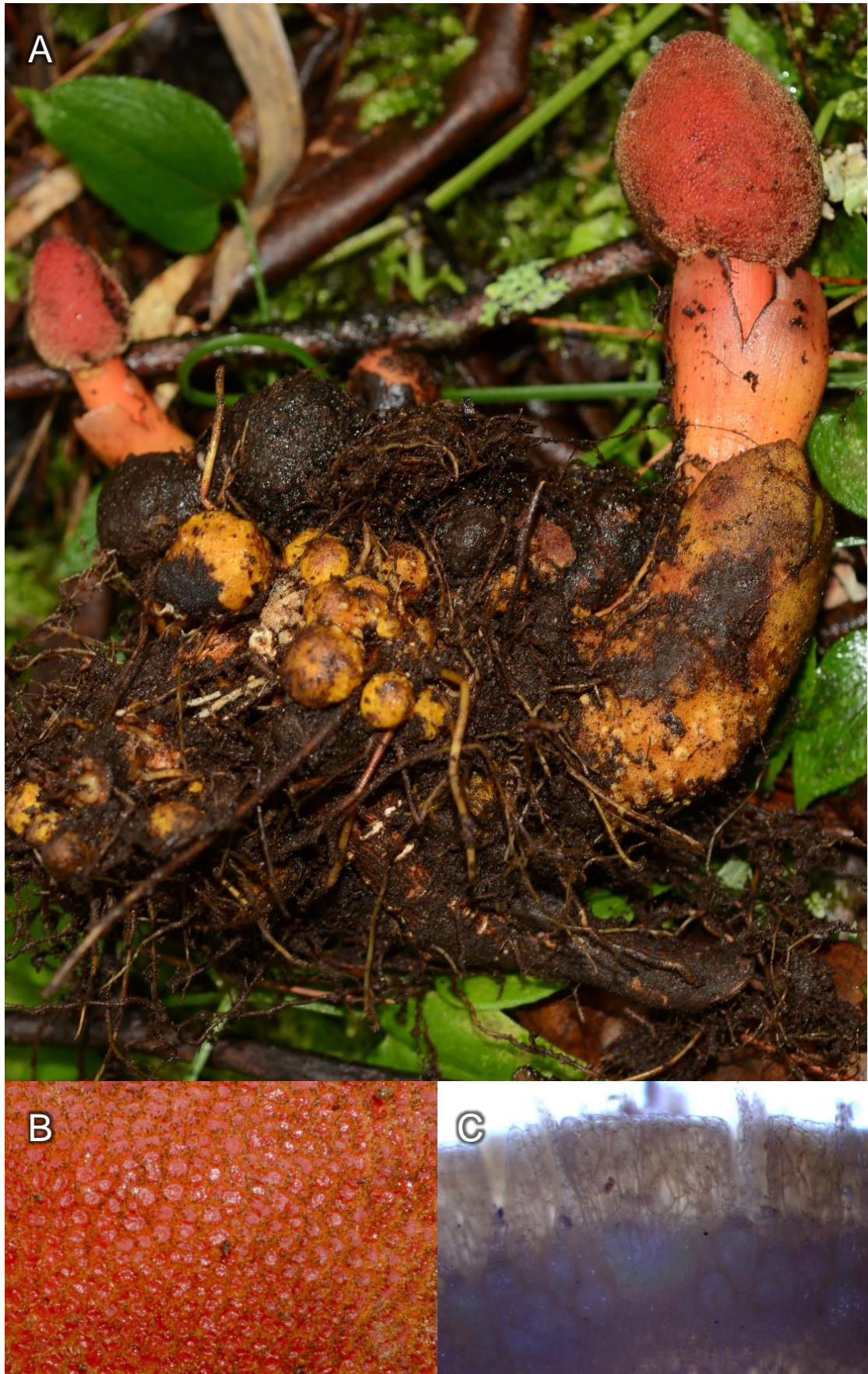


圖 7、*Balanophora involucrata* 雌株照片 (Lajing, Yunnan)  
A：全株、B：雌花序俯視、C：雌花序剖面 (70% 酒精固定後)。





圖 8、*Balanophora involucrata* 雄株照片 (Lajing, Yunnan)  
A：全株、B：3 數花被片雄花、C：偶見 4 數花被片雄花。





圖 9、*Balanophora mutinoides* 雌株照片 (Sunlinsi, Taiwan)  
A：全株、B：雌花序俯視、C：雌花序剖面。



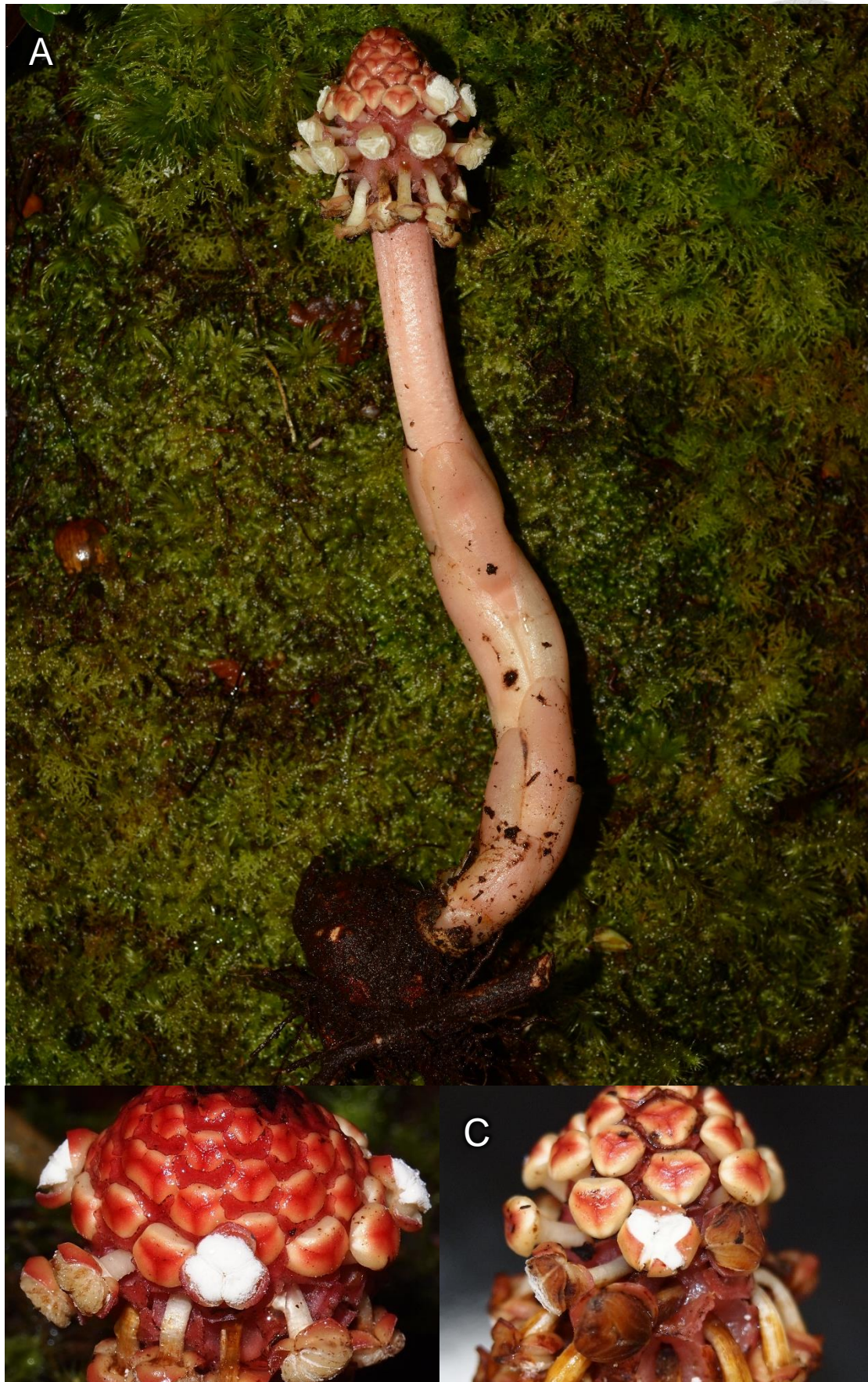


圖 10、*Balanophora mutinoides* 雄株照片 (Mt. Chingshui, Taiwan)  
A：全株、B：3 數花被片雄花、C：偶見 4 數花被片雄花。





圖 11、*Balanophora subcupularis* 植株照片 (Lefong Chibi, Fujian)

A：全株、B：雌花序與雄花序俯視、C：雌花序剖面。





圖 12、*Balanophora tobiracola* 植株照片 (Zhuilu Trail, Taiwan)

A：全株、B：花序俯視、C：花序剖面。





圖 13、*Balanophora* sp. 植株照片 (Mt. Cang, Yunnan)  
A：雌株與雄株、B：雌花序俯視、C：雌花序剖面

## 貳、吸器

吸器 (haustoria ; Kujit, 1965)或被稱作塊莖 (tuber ; Heide-Jorgensen, 2008)、根莖 (rhizome ; Huang & Murata, 2003) 是蛇菰吸收宿主養分的器官，其內主要由薄壁組織、蛇菰本身維管束、蛇菰與寄主細胞混生的維管束所組成的複合維管束 (composite bundle 或稱 composite conducting strand )構成 (Shivamurthy *et al.*, 1981; Gedalovich-Shedletzky and Kujit, 1990; Hsiao *et al.*, 1995)。不同分類學家在吸器形態是否能作為分類依據一直有很大的歧異，尤其是 *B. harlandii* 其吸器形態多變，例如 Hansen (1972)認為吸器形態在分類的價值很低僅是變異範圍，而將雄花被片 3 數、雌雄異株、苞片分離的蛇菰併為 *B. harlandii* 之異名；而 Tam (1988)則認為吸器形態仍可作為分類依據，而將 Hansen (1972)所處理的 *B. harlandii* 再拆分為 *B. harlandii* var. *harlandii*、*B. mutinoides* 與 *B. henryi*。目前吸器細微表面的報導僅見於 Kujit and Dong (1990)以 SEM 觀察 *B. fungosa*、*B. elongata*、*B. hansenii* 吸器表面細胞，該學者認為針刺細胞 (armature cell)可作為分類依據，星狀突起細胞 (stellate wart cells)則不具差異。根據本研究結果筆者認為吸器分支情況可以作為分類之參考，而分支指的是吸器在花序著生的部分會呈現明顯延長的情形。

### 1. 吸器少分支狀：

*B. mutinoides* 吸器在花序突破吸器表面後通常會明顯隘縮成杯狀托鞘包覆住花序軸基部 (圖 14D 箭頭處)，導致花序容易從吸器斷裂脫離而造成標本多僅具有花序而沒有吸器，這樣的特徵易與其他類群區分；吸器深褐色成圓球狀少分支，表面較為平滑星狀皮孔也較少，其吸器通常寄生在土壤中較深層的粗壯根系，最大可長到 20 cm 左右。

*B. harlandii* 吸器與 *B. mutinoides* 最大差異在托鞘不隘縮，花序軸不易與吸器分離(圖 14B)；吸器黃色多短分支且明顯腦狀皺褶多星狀皮孔，其吸器寄生在土壤淺層的根系，吸器最大約 10 cm 左右。





圖 14、本研究分類群吸器形態

A : *B. fargesii* (Yunnan)

B : *B. harlandii* (Hong Kong)

C : *B. involucrata* (Yunnan)

D : *B. mutinoides* (Taiwan)

E : *B. subcupularis* (Fujian)

F : *B. toboracola* (Taiwan)

G : *B. sp.* (Yunnan)

*B. tobiracola* 吸器黃色表面皺褶少星狀皮孔 (圖 14F, 未去除表面土壤), 具有非常豐富的黏液, 吸器寄生在土壤淺層根系, 大小約 5 cm。

## 2. 吸器分支狀：

*B. fargesii*、*B. involucrata* 與 *B. sp.* 為近緣種 (圖 29), 其三者吸器相似, 托鞘包覆在花序軸基部不隘縮 (圖 14A, 14C, 14G), 不易與吸器斷裂; 吸器黃色、橙黃色至深紅色多分支且皺褶多星狀皮孔, *B. fargesii*、*B. involucrata* 吸器寄生在土壤中深層根系, 大小約 10 和 15 cm; *B. sp.* 所觀察到的族群點較少, 目前觀察其吸器寄生在土壤淺層根系, 最大約 5 cm。

*B. subcupularis* 吸器為本研究中最小的約 3 cm 大小, 吸器淺褐色表面皺褶多星狀皮孔 (圖 14E), 吸器寄生在土壤淺層根系。

## 參、花序軸苞片區

### 一、顏色

蛇菰屬植物為全寄生植物不具葉綠素, 三藥蛇菰亞屬植物其植株顏色為乳黃色至紅色, 顏色多有變異性, 僅在 *B. tobiracola* 全株為穩定的乳黃色 (圖 12A), *B. mutinoides* (圖 9A, 10A) 花序軸顏色從白色至深紅、褐紅色, 其中雌株顏色通常會更為深紅; *B. harlandii* (圖 5A, 6A) 花序顏色有黃色、橙色至紅色; *B. fargesii* (圖 4A) 與 *B. involucrata* (圖 7A, 8A)、*B. sp.* (圖 13A) 為橙黃色至深紅色 (圖 11A)。

### 二、苞片著生情形

過往有部分學者稱呼苞片為葉片, 因此過去苞片著生情形則被稱為葉序 (phyllotaxy), 而在此筆者認為應稱之苞片。離生苞片著生情形很多種, 包含互生、旋生、交互對生、近對生疊合呈覆瓦狀, 苞片著生花序軸的位置在不同分類群也有所不同。

#### 1. 苞片著生於基部到前半部：



*B. harlandii* (圖 5A, 6A)的苞片著生於基部到上半部成叢生狀，明顯與其他類群不同。

## 2. 苞片著生於上半部

苞片合生的 *B. fargesii* (圖 4A)與 *B. involucrata* (圖 7A, 8A)苞片著生在花序軸上半部而部份苞片上緣可超過花序區。

## 3. 苞片著生於上半部到全部

*B. mutinoides* (圖 9A, 10A)與 *B. sp.* (圖 13A)苞片著生部位可從花序軸上半部到全部，而 *B. sp.* 的苞片基部稍癒延伸向下延伸，但整體是分離的苞片；*B. tobiracola* (圖 12A)可見到苞片疊合呈覆瓦狀成對生或互生，苞片著生情形從上半部到全部。

## 4. 苞片著生於全部的花序軸

*B. subcupularis* (圖 11A) 苞片著生情形從對生到近對生皆有，並且在苞片著生的地方會造成花序軸曲折的情形，苞片著生則穩定的著生於全部的花序軸上。

## 三、苞片形態

蛇菰屬植物苞片皆為全緣，苞片可分為離生與合生的形態。

### 1. 苞片離生：

*B. mutinoides* 的苞片較為偏平寬闊，寬約 2 cm，先端呈鈍圓形服貼花序軸，部分苞片會隨著生長裂開成微凹至凹狀 (圖 9A, 10A)；*B. harlandii* 苞片較厚且窄，寬約 1 cm，先端漸尖至銳形不貼合花序軸 (圖 5A, 6A)；*B. sp.* 的苞片先端銳形，寬約 2 cm，不服貼花序軸 (圖 7A)；*B. tobiracola* 苞片先端銳形至鈍圓形，寬約 1 cm，貼服花序軸 (圖 12A)；*B. subcupularis* 苞片先端本為鈍狀，隨著生長會裂開成微凹至凹狀，寬約 1 cm，貼服花序軸 (圖 11A)。

### 2. 苞片合生：

*B. fargesii* (圖 4A)與 *B. involucrata* (圖 7A, 8A)苞片基部癒合成一輪鞘狀與其他類群非常不同，苞片先端呈截型、圓鈍狀並且會裂開。



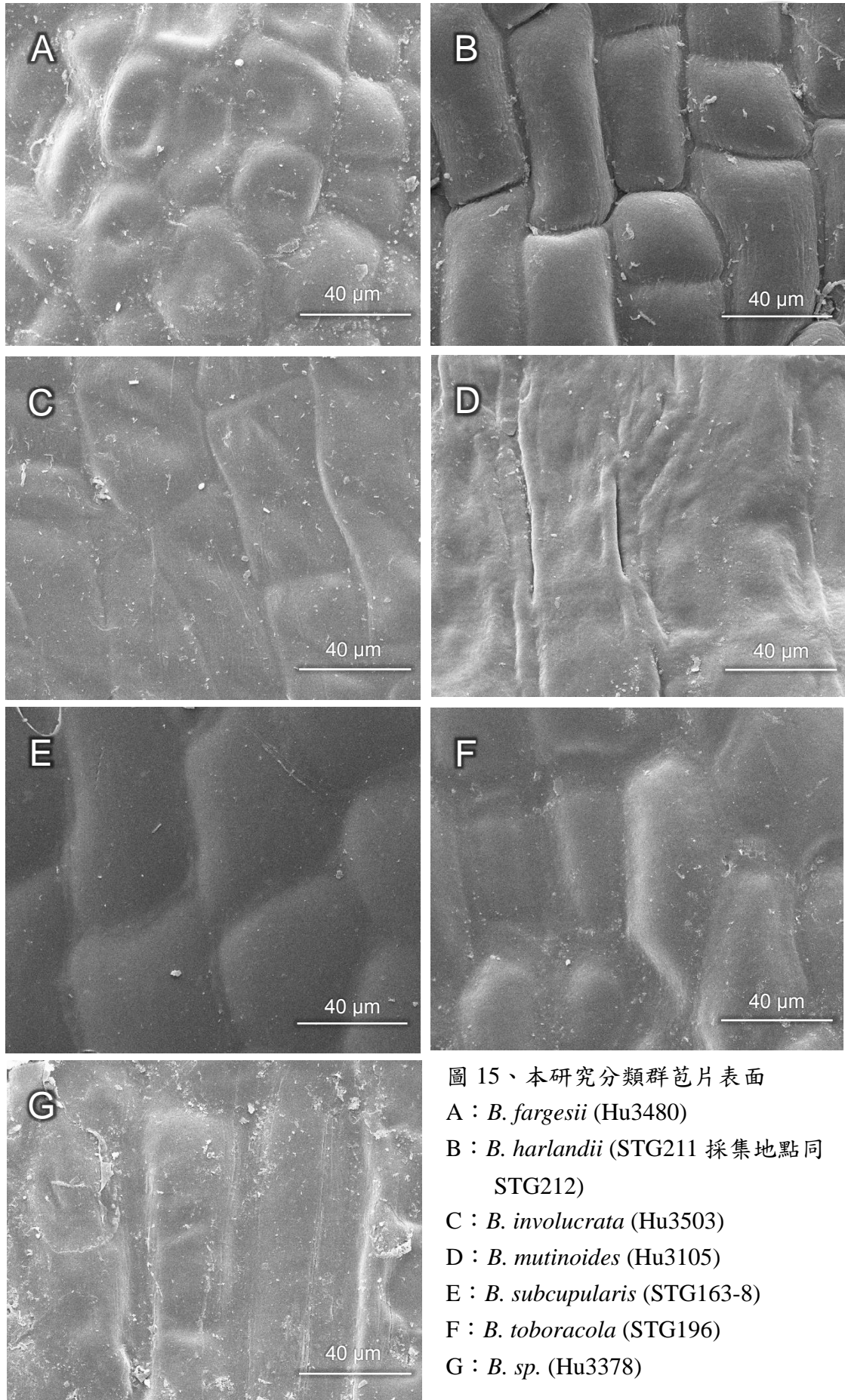


圖 15、本研究分類群苞片表面

A : *B. fargesii* (Hu3480)

B : *B. harlandii* (STG211 採集地點同  
STG212)

C : *B. involucrata* (Hu3503)

D : *B. mutinoides* (Hu3105)

E : *B. subcupularis* (STG163-8)

F : *B. toboracola* (STG196)

G : *B. sp.* (Hu3378)



#### 四、苞片表面紋飾

根據 Kujit and Dong (1990)使用 SEM 觀察蛇菰科苞片表面發現不具氣孔，認為苞片表面紋飾可作為分類依據，但該研究的蛇菰樣本僅有 *B. elongata*、*B. fungosa*。根據本研究 SEM 觀察結果 (圖 15)，本研究分類群苞片表面光滑，僅 *B. harlandii* 在細胞間有較明顯的凹痕 (圖 16B)，因此苞片表面紋飾不適合做為本研究分類群的特徵。

#### 肆、花序軸花序區

本屬植物為單性花，肉穗花序，花序軸花序區會膨大呈圓形、卵圓形到長卵圓形，其中 *B. harlandii* 雌株明顯的呈較大的圓形到卵圓形 (圖 5A、6A)。性別表現系統為雌雄同株或異株，雌雄同株類群雄花先熟；雌雄異株類群為雄花期較雌花期早。以下就雌花、果實、棒形附屬物、雄花以進行討論。

##### 一、雌花

蛇菰的雌花非常退化，僅具單一心皮的雌蕊 (Kuijt, 1969)，而在 Cronquist (1981)則認為雌蕊是由 2 或 3 個心皮合生而成，形似藏卵器 (archegonium-like；Kuijt, 1969)，Hansen 於 1972 界定之三藥蛇菰亞屬時，將雌花僅著生花序軸的特徵作為三藥蛇菰亞屬的分類特徵之一，因此也納入了孤雌生殖、雌花僅著生花序軸的 *B. japonica*。然而根據 2012 年 Su *et al.*以及本研究所建構的分子譜系樹均確認 *B. japonica* 屬於蛇菰亞屬的類群，而過去被認為屬於三藥蛇菰亞屬的杯莖蛇菰，經過觀察雌花著生位置包含了花序軸以及棒形附屬物基部，因此雌花著生的位置已經不能作為區分亞屬的特徵，以下針對本研究分類群區分為兩種雌花著生情形。

##### 1. 雌花僅著生於花序軸：

此著生情形為三藥蛇菰亞屬植物的主要特徵，包含 *B. fargesii* (圖 16A)、*B. involucrata* (圖 16C)、*B. mutinoides* (圖 16D)、*B. tobiracola* (圖 16F)、*B. sp.* (圖 16G)。

##### 2. 雌花著生於花序軸與棒形附屬物基部：

*B. harlandii* (圖 16B)為三藥蛇菰亞屬植物僅有此著生情形的類群，而 *B. subcupularis* (圖 16E)則根據本研究轉移至蛇菰亞屬。

## 二、果實 (圖 16)

蛇菰屬植物果實類型均為瘦果 (achene)，但由於蛇菰的果實非常微小，常常被誤稱為種子。本亞屬植物果實其形態呈橢圓形並無明顯差異，各分類群的果實長度與寬度均約為 200  $\mu\text{m}$   $\times$  150  $\mu\text{m}$ ，果實表面紋飾均為平滑狀。

## 三、棍形附屬物 (spadicle)

棍形附屬物又稱為 claviform body (Eberwein, 2009; Hansen, 1972)緊密的著生在花序區表面，常常被誤認為是雌花，其來源被認為是退化的苞片 (Hansen, 1972); Kuijt (1969)則認為是小穗狀花序 (spikelet)的枝條退化而成，提供雌花保護以及著生做為第二種花序的功能。此外，根據 Govindappa and Shivamurthy (1975)提及 *B. abbreviata* 的棒形附屬物具有分泌蜜滴吸引授粉者的功能。然而筆者不認同蜜滴由如此細小的棒形附屬物所分泌，應是由花序軸間隙所滲出，且雄株花序軸也有蜜滴泌出的情形。就筆者觀察 *B. subcupularis* 以及 *B. harlandii* 於花序表面會泌出蜜滴，其他三藥蛇菰亞屬類群則沒有報導在花序表面有發現到蜜滴。

Hansen (1972)使用 SEM 觀察蛇菰棒形附屬物頂端表面紋飾，發現不同類群有不同的角質形態，Akuzawa (1982)依據附屬物形態及雌花著生位置區分無配生殖的 *B. japonica*、*B. nipponica*、*B. yakushimensis*，Su et al. (2012) 研究也證實這些特徵可作為分類依據，儘管 Murata (1990)針對日本產上述蛇菰以及 *B. harlandii*、*B. tobiracola* 以及 *B. involucrata* (= *B. fargesii*)雌花序剖面及棒形附屬物頂端表面紋飾再度進行觀察，然據該文獻其觀察的 *B. harlandii* 影正標本採自臺灣，應是臺灣產的 *B. mutinoides* 而非 *B. harlandii*，另外 Murata 觀察的 *B. involucrata* 不確定是否包含了雌雄同、異株的個體，加上 *B. subcupularis* 一直以來沒有 SEM 的觀察紀錄，因此本研究增加缺乏之樣本並

將其形態進行量測 (表四)，以下就各類群之棒形附屬物形質及附屬物表面紋飾進行討論。



#### A. 棒形附屬物形態 (圖 15, 16)

本亞屬棒形附屬物形態為棍棒形、腳杯形，長寬測量方式以最長與最寬之處進行測量。

*B. subcupularis* 棒形附屬物形態與三藥蛇菰亞屬形態迥異，呈基部漸狹的圓柱形而頂端略大呈截形如棒棒糖狀 (圖 16E, 17E)；*B. harlandii* 之棒形附屬物最大，長約 1300  $\mu\text{m}$ 、寬約 425  $\mu\text{m}$ ，呈高腳杯狀頂端截形 (圖 16B, 17B)；*B. mutinoides* 其次，附屬物長約 870  $\mu\text{m}$ 、寬約 380  $\mu\text{m}$  呈高腳杯狀頂端截形或稍微內凹 (圖 16D, 17D)；*B. sp.*之棍形附屬物最小，附屬物長約 460  $\mu\text{m}$ 、寬約 180  $\mu\text{m}$  呈倒卵形頂端皺折 (圖 16G, 17G)。*B. fargesii* (圖 16A, 17A)與 *B. involucrata* (圖 16C, 17C)幾乎完全相似其他長度分別為 640  $\mu\text{m}$  及 310  $\mu\text{m}$  左右皆為變異範圍，且呈低腳杯狀頂端截形。*B. tobiracola* 棍棒狀附屬物長約 790  $\mu\text{m}$ ，其形態多變可從棍棒形、倒圓錐狀至低腳杯形，也導致測量寬度有較大的標準差  $337.29 \pm 153.41 \mu\text{m}$  (圖 15F, 16F)。

#### B. 棒形頂端表面紋飾 (圖 18)

蛇菰屬植物棒形附屬物頂端表面紋飾由角質 (cuticle)構成，三藥蛇菰亞屬植物的棒形附屬物頂端表面紋飾形態可分為平滑狀 (smooth)與迷宮皺褶狀 (labyrinth-like ridges)兩種。

##### 1. 棒形附屬物頂端表面紋飾平滑狀

*B. harlandii* (圖 18B)、*B. mutinoides* (圖 18D)及 *B. tobiracola* (18F)

##### 2. 棒形附屬物頂端表面迷宮皺褶狀

*B. fargesii* (圖 18A)、*B. involucrata* (圖 18C)、*B. sp.* (圖 18G)屬此形態，也反映了這三個分類群在分子譜系關係為相近的姊妹群(圖 32)。

杯莖蛇菰其棒形附屬物頂端的各個細胞有一顆粒狀突起，突起周圍呈迷宮皺褶狀，與其他三藥蛇菰亞屬植物形態差異甚巨。



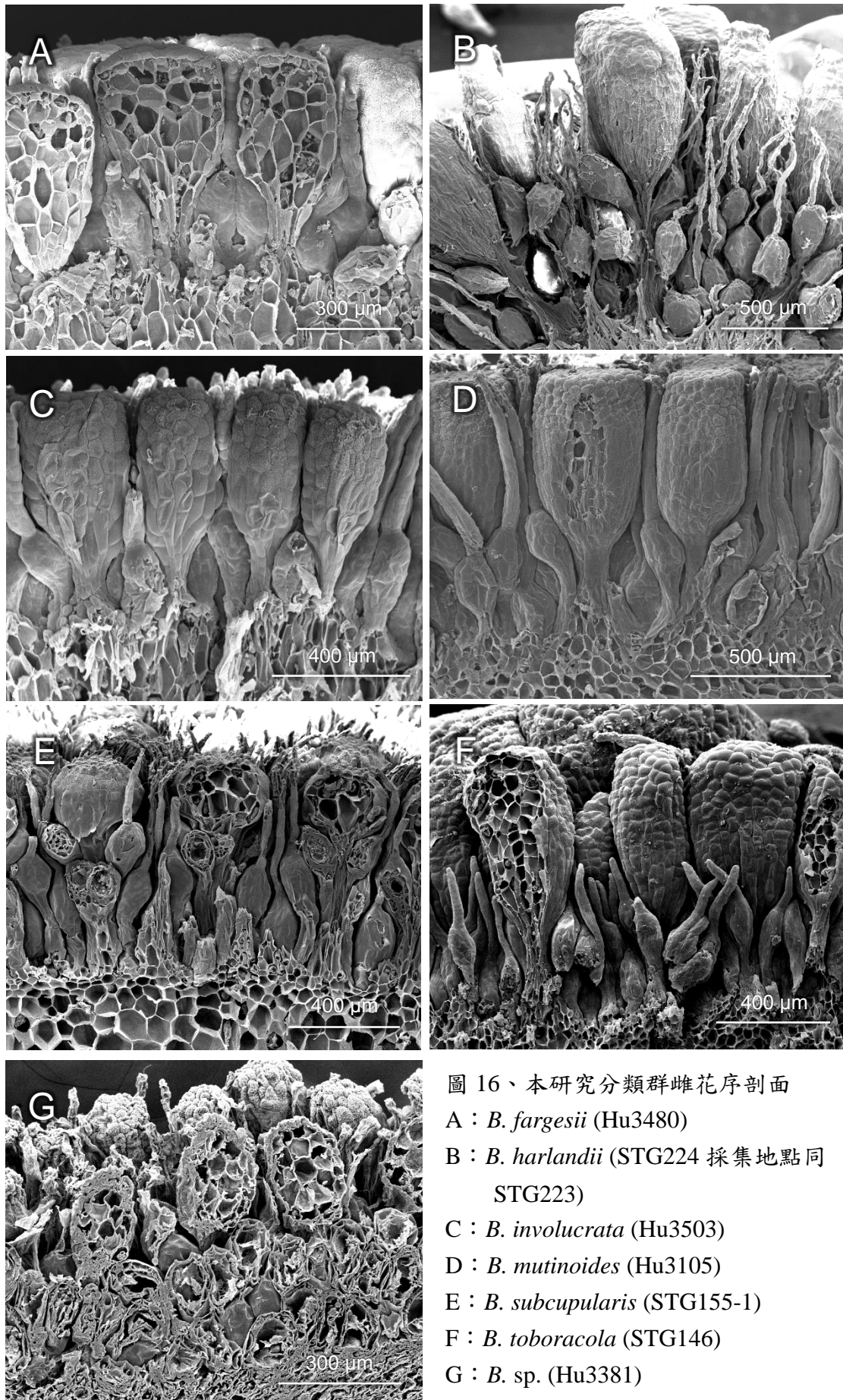


圖 16、本研究分類群雌花序剖面

A : *B. fargesii* (Hu3480)

B : *B. harlandii* (STG224 採集地點同  
STG223)

C : *B. involucrata* (Hu3503)

D : *B. mutinoides* (Hu3105)

E : *B. subcupularis* (STG155-1)

F : *B. toboracola* (STG146)

G : *B. sp.* (Hu3381)



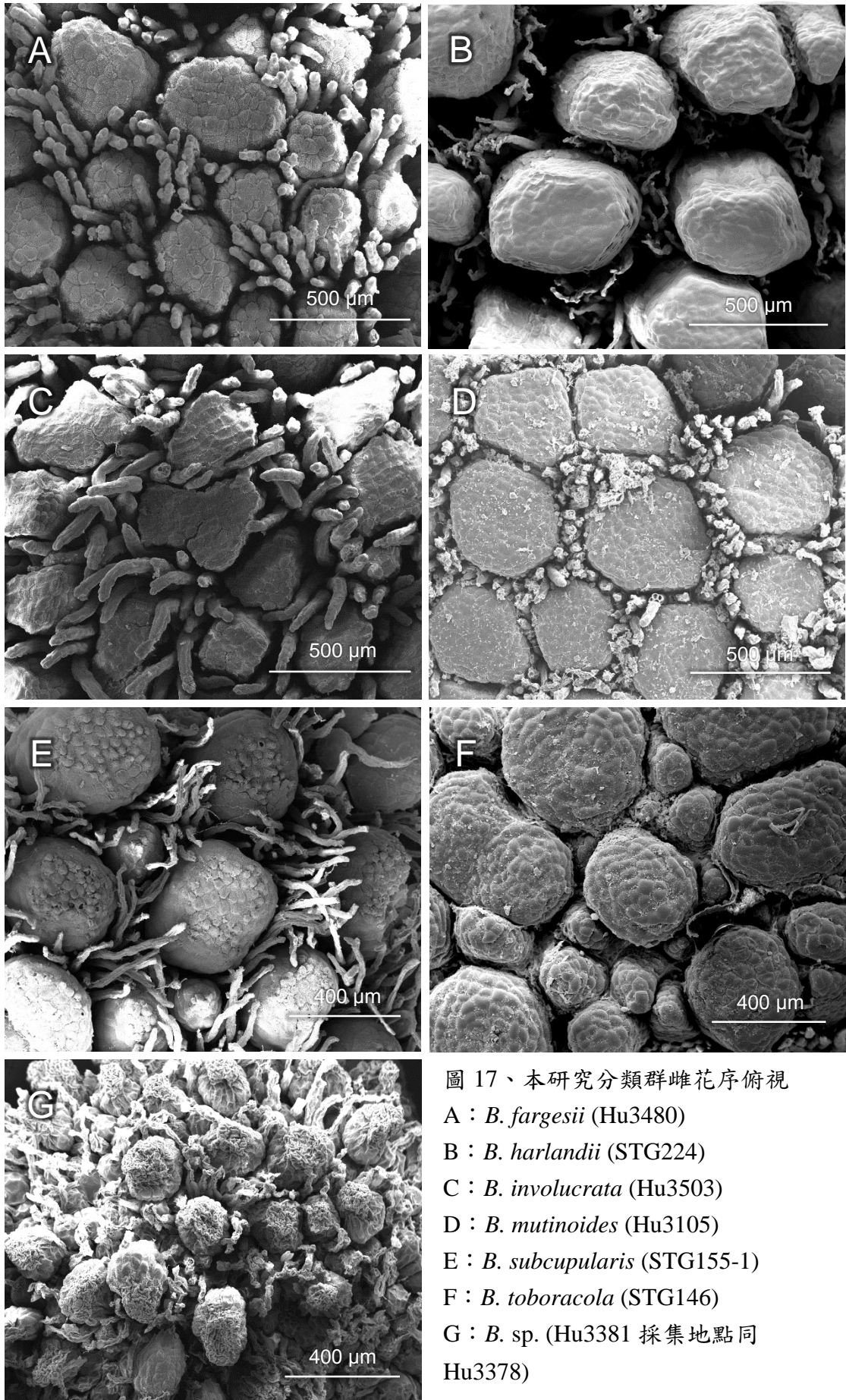


圖 17、本研究分類群雌花序俯視

A : *B. fargesii* (Hu3480)

B : *B. harlandii* (STG224)

C : *B. involucrata* (Hu3503)

D : *B. mutinoides* (Hu3105)

E : *B. subcupularis* (STG155-1)

F : *B. toboracola* (STG146)

G : *B. sp.* (Hu3381 採集地點同 Hu3378)

表四、本研究分類群棒形附屬物形質測量

分類群	長度 (μm)	寬度 (μm)	證據標本	採集地點
<i>B. fargesii</i>	641.69±71.71	308.61±51.81	Hu3480	Shiyueliang, Gugong county, Yunnan
<i>B. harlandii</i>	1318.05±119.74	425.52±57.68	STG212	Pokfulam, Hongkong island, Hongkong
<i>B. involucrata</i>	649.92±94.86	329.98±51.85	Hu3505	Lajing, Laping county, Yunnan
<i>B. mutinoides</i>	872.75±27.96	382.76±39.6	Hu3105	Mt. Chingshui, Hualien county, Taiwan
<i>B. subcupularis</i>	693.36±38.02	364.86±73.05	STG163-1	Suoluosheng, Yongtai County, Fujian
<i>B. tobiracola</i>	795.18±67.66	337.29±153.41	STG145	Lushui Trail, Hualien county, Taiwan
<i>B. sp.</i>	467.03±46.29	181.18±30.36	Hu3378	Mt. Cang, Dali City, Yunnan

數值為平均±標準差、小數點二位以後四捨五入。





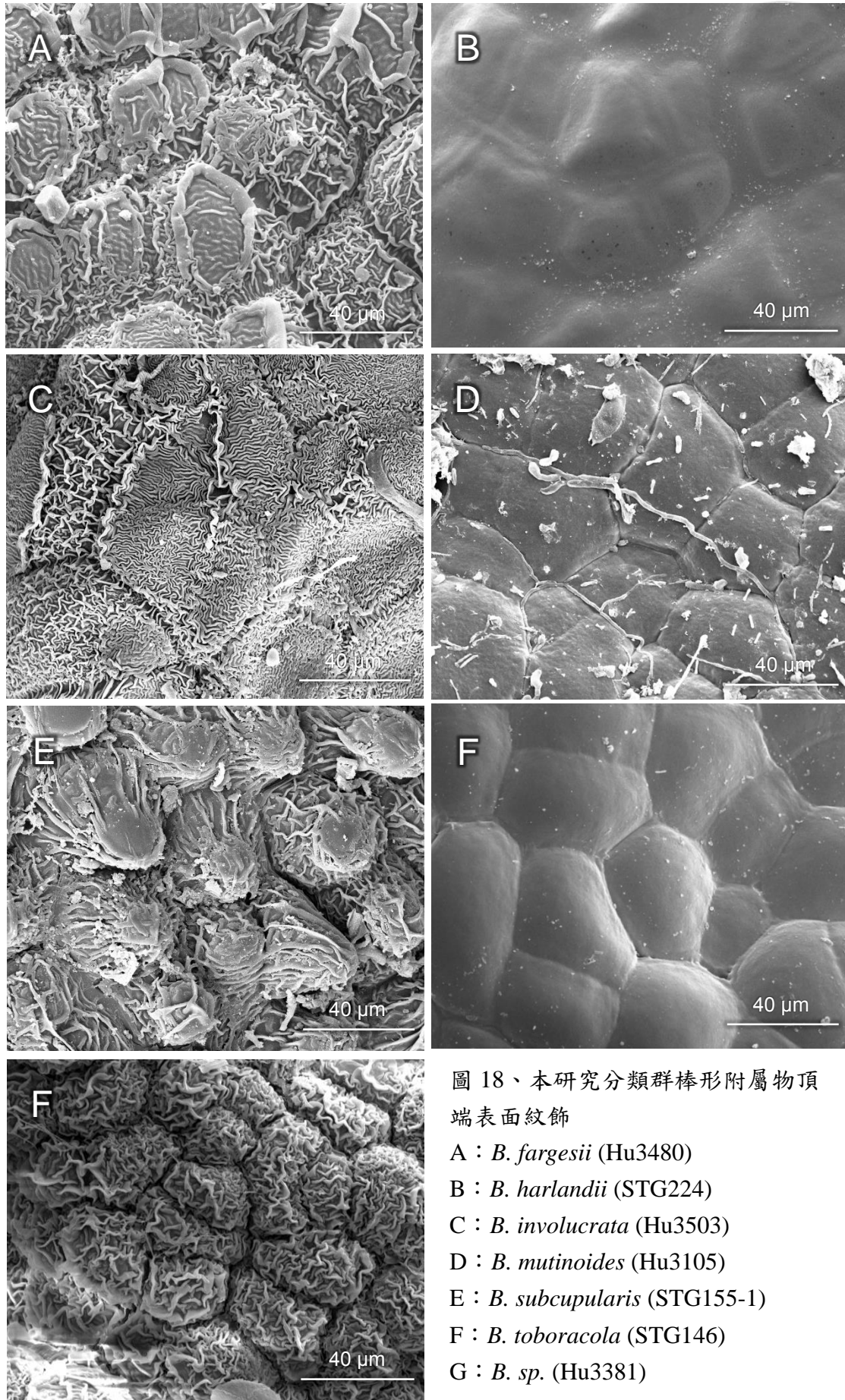


圖 18、本研究分類群棒形附屬物頂端表面紋飾

A : *B. fargesii* (Hu3480)

B : *B. harlandii* (STG224)

C : *B. involucrata* (Hu3503)

D : *B. mutinoides* (Hu3105)

E : *B. subcupularis* (STG155-1)

F : *B. toboracola* (STG146)

G : *B. sp.* (Hu3381)



#### 四、雄花

蛇菰雄花退化僅一輪花被片，外輪一圍苞片包圍，具花梗或短花梗，花梗在雌雄異株的類群特別長，當花粉釋放完畢即向下彎曲；花梗在雌雄同株的類群則為短花梗近無花梗。

##### A. 雄花分布情形

本研究分類群在雌雄同株的雄花分布可分為兩種，一是 *B. tobiracola* 的雄花散佈在雌花序中，此乃蛇菰屬中獨有的特徵 (圖 12)，*B. fargesii* 及 *B. subcupularis* 其雄花位在花序軸基部 (圖 4, 11)。

##### B. 花被、雄蕊數目

花被與雄蕊對生且數目相同，三藥蛇菰亞屬花被數目主要為 3 枚，偶見為 2 或 4 枚，然本研究缺乏 *B. sp* 雄花之清楚圖片，以下本研究分類群依據花被片數量大致可分為三種：

##### 1. 花被片主要 3 數偶見 2 數：

*B. tobiracola* 的雄花靠近花序軸花序區頂端多出現 2 枚花被片的雄花，基部則常為 3 枚花被片偶見 2 枚花被片 (圖 12A, B)。

##### 2. 花被片主要 3 數偶見 4 數：*B. fargesii* (圖 4)、*B. harlandii* (圖 6)、*B. involucrata* (圖 8)、*B. mutinoides* (圖 10)、*B. sp.* (圖 13A)。

##### 3. 花被片主要 4 數偶見 3 數：過往研究皆提及 *B. subcupularis* 花被其花被片多為 4 數 (圖 11)，筆者計算其雄花花被片數目，在計算 21 個花序共 306 朵雄花後得出 4 枚花被片佔 52%、3 枚花被片佔 36% 證實 *B. subcupularis* 花被片以 4 數為主(詳見附錄一)。

#### 伍、花粉特徵

本亞屬蛇菰花粉最早的研究是 1955 年 Ikuse 對於日本產 *B. tobiracola* 觀察，其為無花粉孔，測量數值為  $16-19 \mu\text{m} \times 16-19 \mu\text{m}$  或  $16-19 \mu\text{m} \times 20-23 \mu\text{m}$ 。1972 年 Hansen 於對蛇菰屬植物花粉進行量測，並提及三藥蛇菰亞屬類群的花粉壁薄，



因為皆從標本上取下直接觀察，因此有表面塌陷的情形。2001年Chen針對臺灣產 *B. harlandii* (應為 *B. mutinoides*)與 *B. wrightii* (= *B. tobiracola*) 花序與花粉以SEM進行觀察，但沒有花粉形質測量，2014年Wong針對香港產 *B. harlandii* 花序與花粉以SEM進行觀察，也未有花粉形質測量。因此本研究對於本亞屬植物花粉進行系統性形質觀察，探討花粉特徵是否可作為分類依據，而本研究目前尚未取得 *B. sp.*樣本。

#### 一、花粉特徵 (圖 19, 20)

三藥蛇菰亞屬植物之花粉皆無花粉孔，呈球形，表面有短刺狀突起 (echinus) 以下簡稱刺，且花粉外壁佈滿不規則的細網紋狀 (microreticulate)。在本研究類群可以發現 *B. subcupularis* 具有三個萌發孔 (tricolpate) (圖 19E, 20E)，很明顯的符合蛇菰亞屬的特徵，依照本研究建構的分子譜系樹 (圖 28) 證實 *B. fungosa* 係其姊妹群，花粉亦符合Hansen (1972)所界定的蛇菰節 (Sect. *Balanophora*)特徵 (圖 1)。由於三藥蛇菰亞屬植物花粉細小，過度放大会造成解析力不佳，因此對於花粉紋飾討論較為困難。

#### 二、花粉形質 (表六)

本研究發現各類群花粉形質差異反映了各類群在譜系關係上遠近 (圖 27)，首先 *B. subcupularis* 其直徑最小且刺也最短小，明顯與三藥蛇菰亞屬的種類不同；*B. mutinoides* 與 *B. harlandii* 其花粉、刺大小相近，最明顯的差異在於其刺的密度，前者為在  $25 \mu\text{m}^2$  刺的密度為 8 個刺，後者為 13 個刺；*B. tobiracola*、*B. fargesii* 與 *B. involucrata* 為近緣種，兩者更是相近姊妹群，三者花粉、刺大小以及密度十分相近屬變異範圍內。

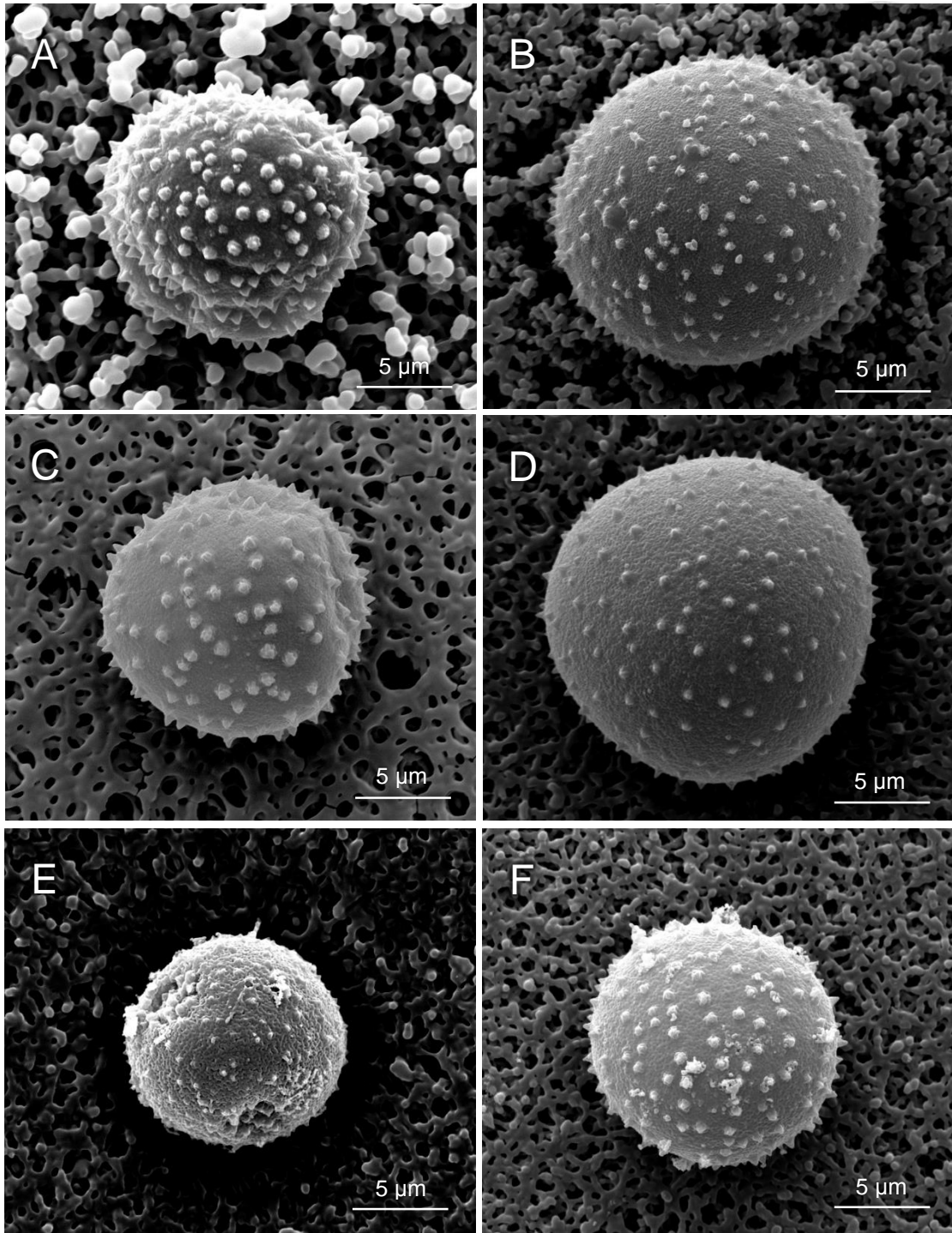


圖 19、本研究分類群花粉形態-全花粉粒

A : *B. fargesii* (Hu3480)

B : *B. harlandii* (STG212)

C : *B. involucrata* (Hu3503)

D : *B. mutinoides* (STG203)

E : *B. subcupularis* (STG163)

F : *B. tobiracola* (STG145)

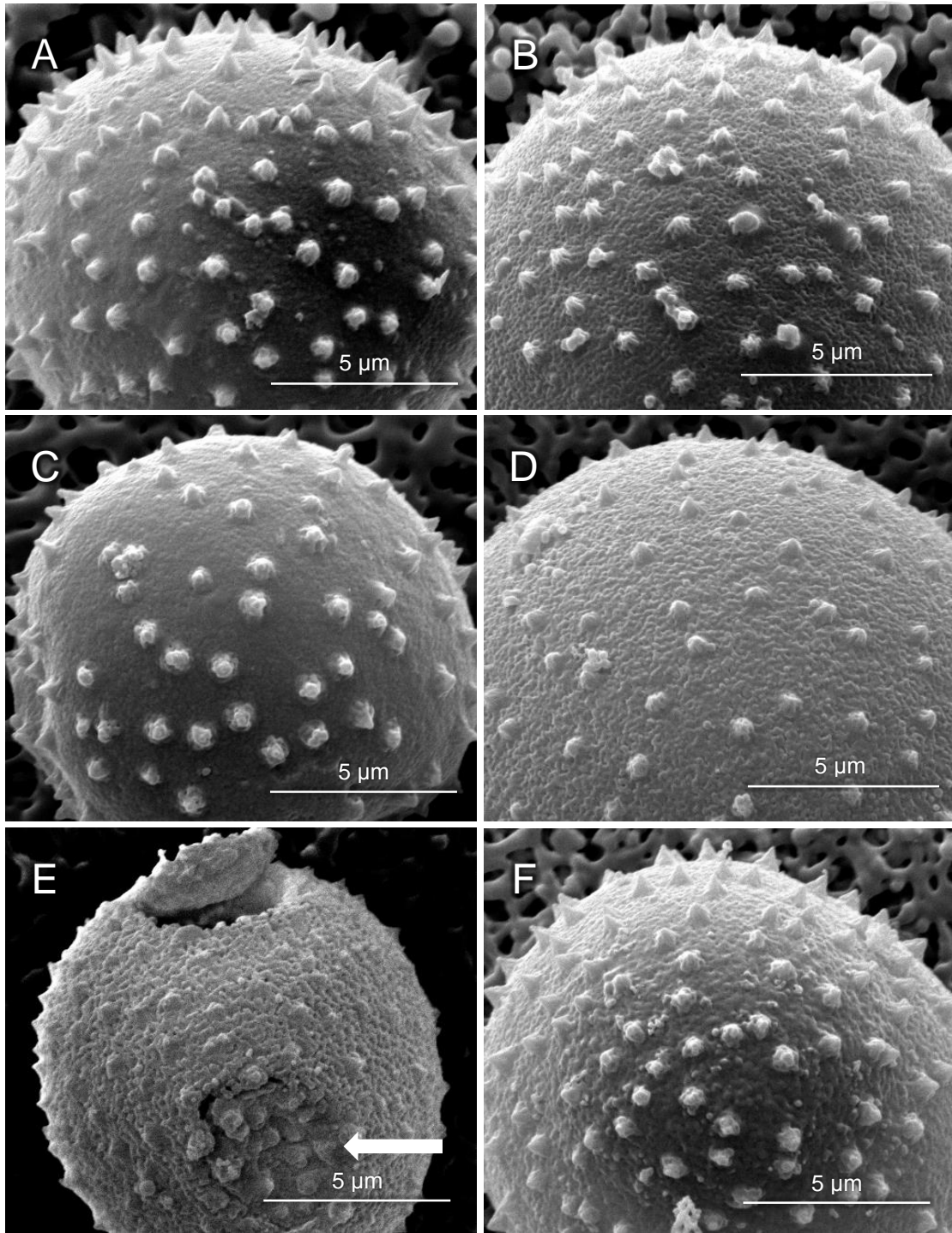


圖 20、本研究分類群花粉形態-局部放大

- A : *B. fargesii* (Hu3480)
- B : *B. harlandii* (STG212)
- C : *B. involucrata* (Hu3503)
- D : *B. mutinoides* (STG203)
- E : *B. subcupularis* (STG163)
- F : *B. tobiracola* (STG145)

表五、本研究分類群花粉形質測量

分類群	長度(μm)	刺長度(μm)	刺寬度(μm)	25 μm <sup>2</sup> 刺密度	證據標本	採集地點
<i>B. fargesii</i>	14.24±0.81	0.49±0.06	0.60±0.05	13.6±1.65	Hu3480	Shiyueliang, Gugong county, Yunnan
<i>B. harlandii</i>	16.45±0.52	0.46±0.03	0.56±0.04	13.4±1.26	STG212	Pokfulam, Hongkong is., Hongkong
<i>B. involucrata</i>	12.47±0.73	0.44±0.06	0.61±0.08	13.8±2.01	Hu3505	Lajing, Lanping county, Yunnan
<i>B. mutinoides</i>	17.93±0.90	0.34±0.02	0.47±0.04	8.1±0.99	STG203	Mt. Yuanzui Taichung city, Taiwan
<i>B. subcupularis</i>	11.77±1.17	0.18±0.04	0.41±0.07	24.8±5.01	STG163-1	Suoluosheng, Yongtai County, Fujian
<i>B. tobiracola</i>	13.22±0.48	0.38±0.06	0.56±0.04	14.9±2.69	STG145	Lushui Trail, Hualien county, Taiwan

數值為平均±標準差、小數點二位以後四捨五入。



## 第肆章、物候資料及採樣之地理分布

蛇菰僅生長在原始林下，過往文獻紀錄不同類群偏好生長的植被類型，例如：*B. fargesii* 及 *B. involucrata* 生長在針闊葉混淆林下 (Huang and Murata, 2003)；*B. harlandii* 生長在杜鵑林、闊葉林下 (Chen, 2001)；*B. tobiracola* 生長在近海岸之灌木林下 (Hansen, 1972)。由於本屬植物果實傳播能力不強，因此可在生育地發現到群集且大量的族群。

蛇菰從開花至凋萎一直沒有文獻記載，一般被子植物的花期與果期區分容易，雄花很容易可以觀察是否開花，但雌花細小實難以區分，尤其是壓製成標本便無法分別，筆者認為僅能藉新鮮樣本觀察其柱頭是否枯萎作為分別。直到 2014 年 Wong 對於香港產 *B. harlandii* 進行觀察才記錄到雄株花期可達  $16.7 \pm 1.2$  天；雌株達  $10.5 \pm 1.5$  天。在本研究的花期紀錄以較為寬鬆的定義界分花期，從花序出土露出直到花序區始作紀錄，花期紀錄參考蛇菰專論 (Hansen, 1972)、中國植物誌 (Tam, 1988；Huang and Murata, 2003)、臺灣植物誌 (Hsiao and Huang, 1996)、印度產 *B. involucrata* 紀錄文獻 Sharma (2015) 所紀錄之花期，以及本研究的分子證據標本 (表七) 佐以標本館檢閱之標本 (表八) 進行整理，另外 *B. subcupularis* 於 11 月底筆者採到新鮮開花樣本，一併紀錄下個月為花期，花期圖表詳見 (表六)。

### 一、花期

本研究類群盛花期分為夏季與秋冬季開花，夏季開花分別是 *B. fargesii*、*B. involucrata*、*B. sp.*，三者皆是分子譜系關係相近的類群；秋冬季開花分別是 *B. harlandii*、*B. tobiracola* 與 *B. subcupularis*；*B. mutinoides* 則可從 10 月開花到 6 月，其盛花期主要是春冬季。

根據蛇菰專論指出 (Hansen, 1972)，*B. harlandii* 依族群可區分成兩個花期，一是大陸地區花期為 10-11 月；臺灣地區為 2-4 月，筆者認為其記載的花期時間符合 *B. harlandii* 以及 *B. mutinoides* 之盛花期；*B. involucrata* (= *B. fargesii*) 花期為 6-10 月，符合本研究之標本紀錄；海桐生蛇菰花期可能為全年皆有，而 Hansen

檢閱的標本紀錄為 10-3 月乃符合本研究所紀錄之花期，Hansen 卻不明確指出確切花期，筆者認為跟 Hansen 檢閱標本的數量較少有關。另外中國植物誌 (2003) 所紀錄之花期如下：*B. harlandii* 花期為 9-11 月；*B. involucrata* 與 *B. fargesii* 為 7-8 月；*B. tobiracola* 為 8-12 月；*B. subcupularis* 為 9-11 月。

綜觀前人紀錄與本研究紀錄之花期，筆者所統整的花期如下：*B. fargesii* 為 6-10 月、*B. harlandii* 為 8-3 月、*B. involucrata* 為 6-10 月、*B. mutinoides* 為 10-6 月、*B. subcupularis* 為 9-12 月、*B. tobiracola* 為 10-2 月、*B. sp.* 為 7-9 月。

## 二、海拔分布

根據標本各類群海拔分布紀錄如下：*B. fargesii* 分布於 2500-3300 公尺、*B. harlandii* 分布於 150-450 公尺、*B. involucrata* 分布於 2000-3000 公尺、*B. mutinoides* 分布於 760-2800 公尺、*B. subcupularis* 分布於 150-1550 公尺、*B. tobiracola* 分布於 320-750 公尺、*B. sp.* 分布於 750-3300 公尺。

相對來說低海拔分布的蛇菰於冬天開花，而中海拔分布的蛇菰以夏季開花為主，*B. mutinoides* 海拔分布較廣，其生長在較低海拔時會再晚冬開花，在較高海拔時會於晚春開花。

## 三、地理分布

三藥蛇菰亞屬植物分布主要分布在華南地區，西至喜馬拉雅山脈印度克什米爾，南至中南半島北部地區，東至日本九州。由於本研究於大陸地區採集未竟完全，所以僅能以筆者辨認確定之樣本作為分布紀錄，因此本研究僅以分子資料確認之標本繪出地理分布圖並進行討論 (圖 20-26)。

*B. fargesii* 與 *B. involucrata* 分布在雲南橫斷山脈地區以及四川峨嵋山；*B. mutinoides* 分布在華南地區與臺灣地區中海拔的原始林地；*B. harlandii* 確切的分布地區在香港與四川梵淨山；台灣產的 *B. tobiracola* 僅生長在花蓮太魯閣地區，標本紀錄包含了廣東以及琉球到九州地區；*B. sp.* 確切的分布地區在四川貢嘎山與雲南蒼山；蛇菰亞屬之 *B. subcupularis* 從泰國北部、華南地區一直到日本九州的低海拔山區分布，而九州分布的杯莖蛇菰是日本未發表的新紀錄種。

表六、本研究分類群標本紀錄之花期及海拔分布

分類群	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	海拔分布 (m)
<i>B. fargesii</i>						●	●	●	●				2500-3500
<i>B. harlandii</i>	●	●	●					●	●	●	●	●	150-450
<i>B. involucrata</i>						●	●	●	●				2000-3000
<i>B. mutinoides</i>	●	●	●	●	●	●			●	●	●	●	760-2800
<i>B. subcupularis</i>									●	●	●	●	150-1550
<i>B. tobiracola</i>	●	●								●	●	●	320-750
<i>B. sp.</i>						●	●	●	●				750-3300





圖 21、本研究於臺灣採樣地點詳圖



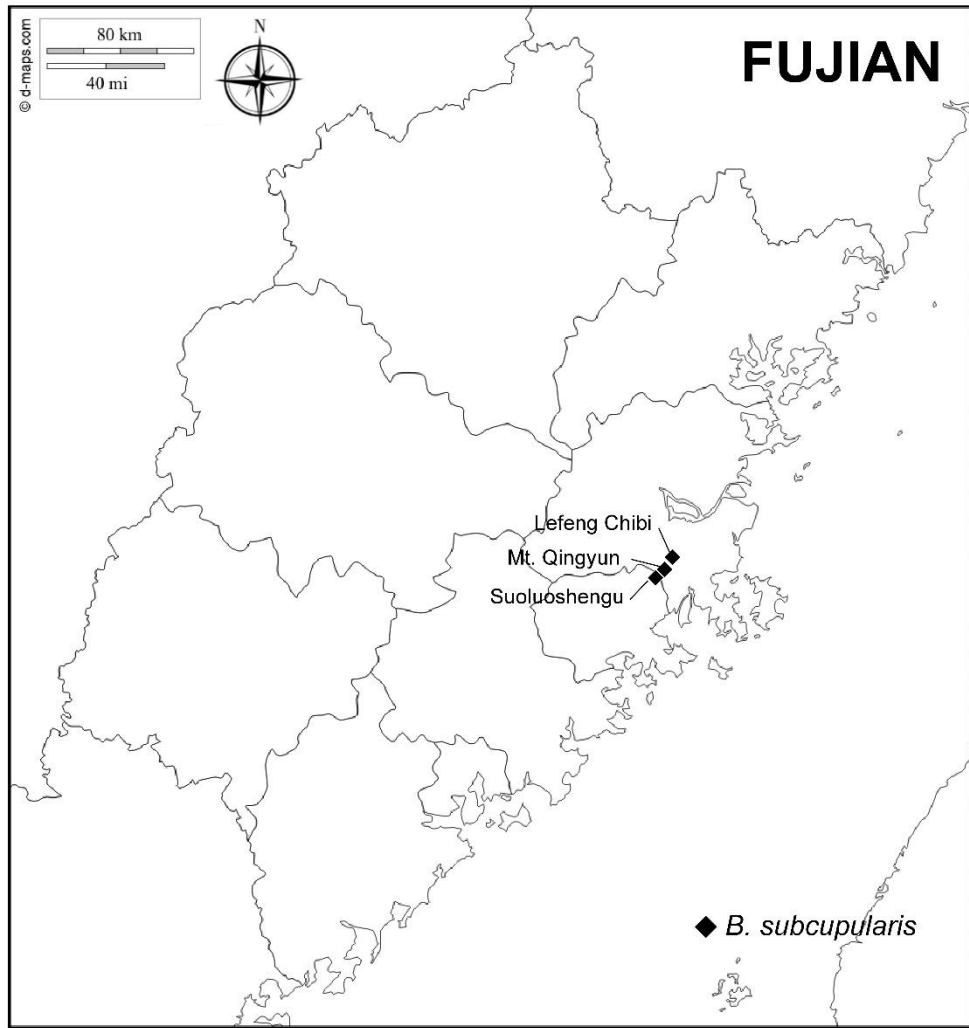


圖 22、本研究於福建採樣地點詳圖

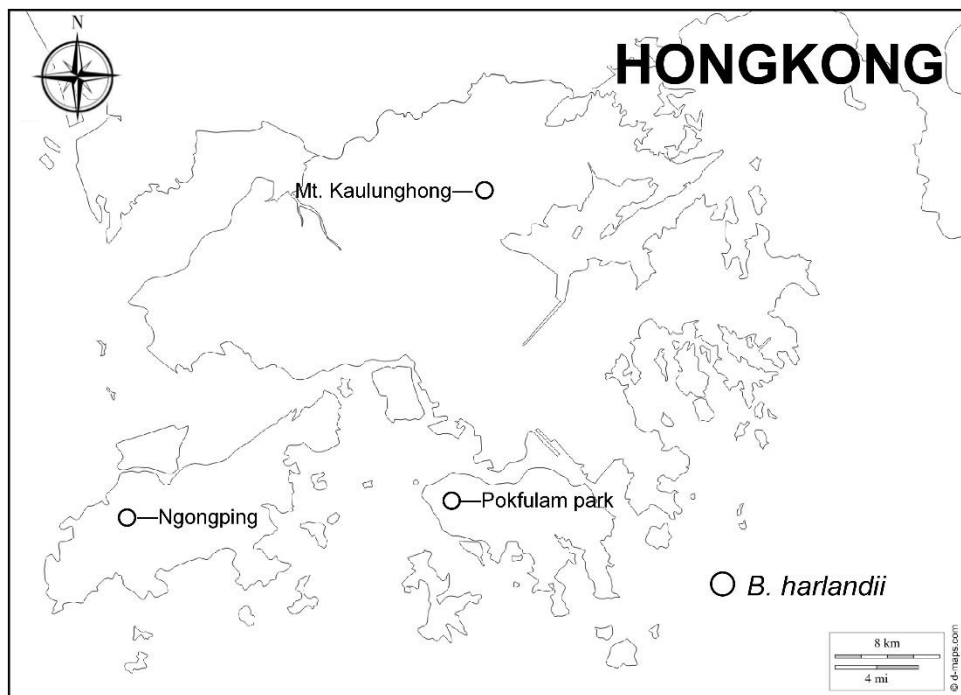


圖 23、本研究於香港採樣地點詳圖

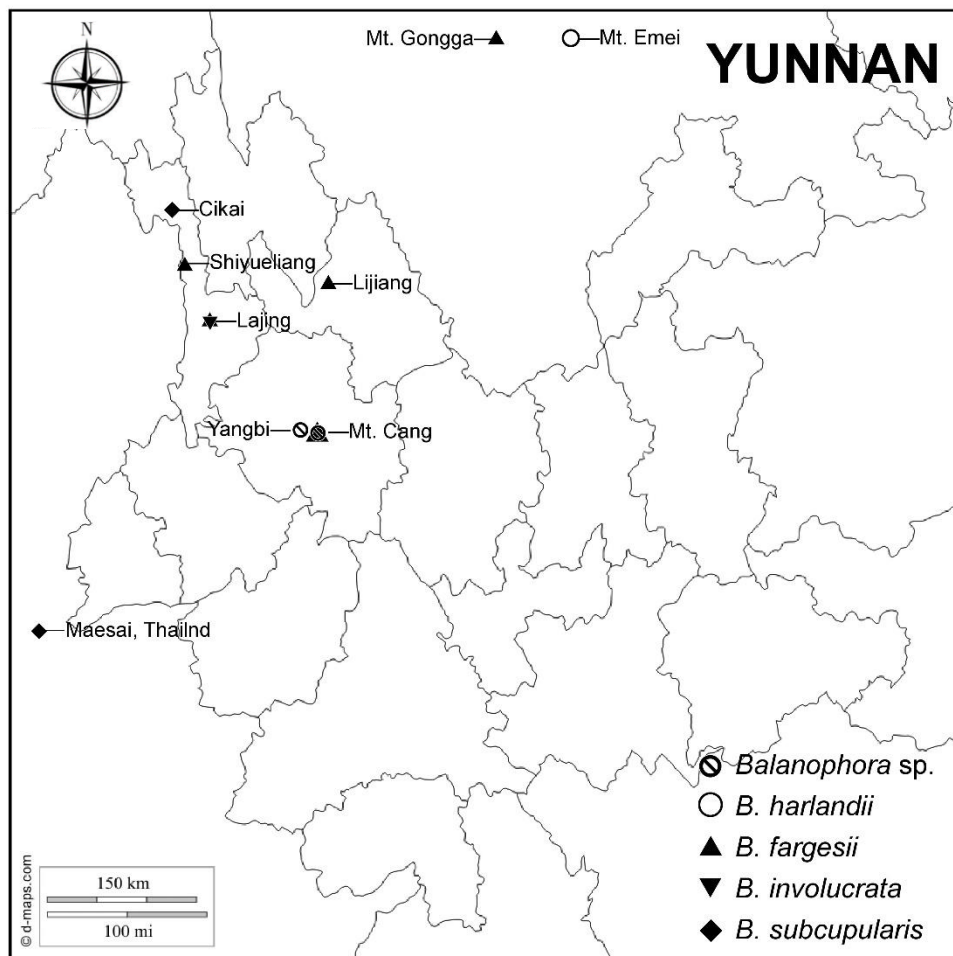


圖 24、本研究於雲南採樣地點詳圖



圖 25、本研究於貴州採樣地點詳圖

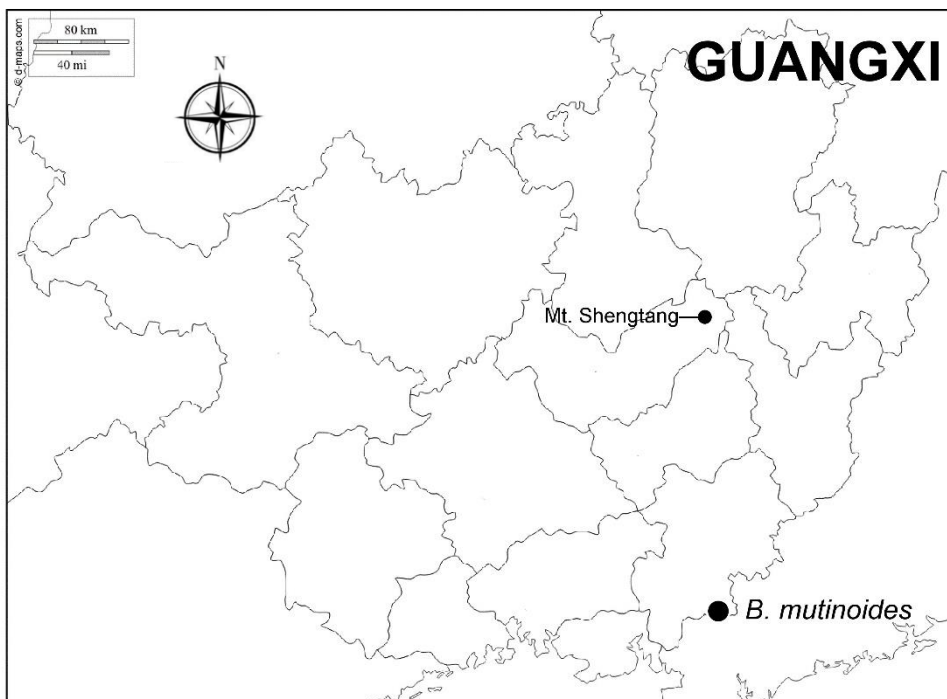


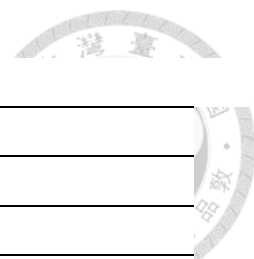
圖 26、本研究於廣西採樣地點詳圖

表七、本研究分子序列樣本之證據標本資訊

分類群	標本編號	採樣地點(存放標本館)	海拔(m)	採集日期
<i>B. fargesii</i>	Jer-Ming Hu, 1832	Mt. Gongga, Luding county, Sichung (GH)	-	Aug. 15, 1997
	Jer-Ming Hu, 3370, 3371	Mt. Cang, Dali city, Yunnan (TAI)	3330	Jul. 27, 2014
	Jer-Ming Hu, 3402	Mt. Ziben, Dali city, Yunnan (TAI)	2459	Jul. 27, 2014
	Jer-Ming Hu, 3477	Shiyueliang, Gugong county, Yunnan (TAI)	2775	Jul. 29, 2014
	Jer-Ming Hu, 3720	Lajing, Lanping county, Yunnan (TAI)	3230	Jul. 25, 2014
<i>B. harlandii</i>	Ya-Bin Yang, 123	Mt. Emei, Emeishan City, Sichuan (ISBC)	-	Aug, 1973
	Jer-Ming Hu, 2457, 2458	Ngongping, Lantau island, Hongkong (TAI)	456	Dec. 11, 2012
	Shain-Tsan Geng, 208	Pokfulam, Hongkong island, Hongkong (TAI)	146	Dec. 10, 2015
	Shain-Tsan Geng, 218	Mt. Kaulunghang, Taipo district, Hongkong (TAI)	291	Dec. 11, 2015
<i>B. involucrata</i>	Jer-Ming Hu, 3503, 3504, 3505, 3507	Lajing, Lanping county, Yunnan (TAI)	3014	Jul. 31, 2014
<i>B. mutinoides</i>	Jer-Ming Hu, 2356	Mt. Shengtang, Laibin city, Guangxi (TAI)	1300	Dec. 31, 1232
	Jer-Ming Hu, 3090	Dali Datong Trail, Hualien county, Taiwan (TAI)	990	Mar. 31, 2014
	Jer-Ming Hu, 3105, 3141, 3145	Mt. Chingshui, Hualien county, Taiwan (TAI)	1852	Apr. 02, 2014
	Shain-Tsan Geng, 204, 205	Mt. Yuanzui, Taichung city, Taiwan (TAI)	1960	Apr. 09, 2015
	Shian-Tsan Geng, 235	Shanlisi, Nantou county, Taiwan (TAI)	1805	Apr. 25, 2016
	Huei-Jiun Su, 023	Mt. Luchu, Nantou county, Taiwan (TAI)	2000	Apr. 8, 2007
	Ching-Kuoh Liou, 1484	Mt. North Dawu, Pingtung county, Taiwan (TAIF)	2190	Feb. 18, 2011

表七 (續)、本研究分子序列樣本之證據標本資訊

分類群	標本編號	採樣地點(存放標本館)	海拔(m)	採集日期
<i>B. mutinoides</i>	Shih-Wen Chung, 7621	Mt. Hsinkang, Hualien county, Taiwan (TAIF)	1200- 1400	Apr. 08, 2005
	Pi-Fong Lu, 7639	Mt. Hakanni, Miaoli county, Taiwan (TAIF)	1500- 2000	Mar. 24, 2004
	Shih-Wen Chung, 10425	Mt. Chienliyen, Hualien county, Taiwan (TAIF)	1500- 1600	Mar. 27, 2011
	Pi-Fong Lu, 18146	Chinsibu, Hsinchu county, Taiwan (TAIF)	1800- 2000	Apr. 12, 2009
	Shian-Tsan Geng, 155-1, 155-2	LefengChibi, Yongtai county, Fujian (TAI)	167	Nov. 29, 2014
<i>B. subcupularis</i>	Shian-Tsan Geng, 163-3, 163-6	Suoluoshengu, Yongtai county, Fujian (TAI)	454	Nov. 29, 2014
	Shian-Tsan Geng, 165	Mt. Qingyun, Yongtai county, Fujian (TAI)	548	Nov. 30, 2014
	Ching-I Peng, 20657	MaeSai, Chiang Rai city, Thailand (HAST)	1290	Oct. 29, 2005
	Jer-Ming Hu, 3624	Amakusa, Kumamoto prefecture, Japan (TAI)	-	2014
	Heng Li, 16574	Cikai, Gongshan county, Yunnan (TAI)	1550	Sep. 25, 2002
<i>B. tobiracola</i>	Shain-Tsan Geng, 144	Zhuilu Trail, Hualien county, Taiwan (TAI)	500	Oct. 27, 2014
	Shain-Tsan Geng, 146,147	Lushui Trail, Hualien county, Taiwan (TAI)	506	Nov. 11, 2014
	Shain-Tsan Geng, 172	Zhuilu Trail, Hualien county, Taiwan (TAI)	500	Dec. 16, 2015
	Shian-Tsan Geng, 195, 199	Buluowan, Hualien county, Taiwan (TAI)	328	Jan. 22, 2015
	Pi-Fong Lu, 19182	Yanzhikou, Hualien county, Taiwan (TAIF)	500-750	Nov. 21, 2009
<i>B. sp.</i>	Jer-Ming Hu, 1841	Yangbi, Dali city, Yunnan (GH) 562	-	Jun. 26, 1984
	Jer-Ming Hu, 2365	Mt. Fanjing, Jiangkou county Guizhou (GH)	750-1000	Sep. 11, 1986
	Jer-Ming Hu, 3377, 3378, 3379	Mt Cang, Dali city, Yunnan (TAI)	3341	Jul. 27, 2014



表七 (續)、本研究分子序列樣本之證據標本資訊

分類群	標本編號	採樣地點 (存放標本館)
<i>B. abbreviata</i>	Jer-Ming Hu, 1840	Thailand (TAI)
<i>B. fungosa</i> ssp. <i>fungosa</i>	Huang s.n.	Mt. Guan, Pingtung county
<i>B. fungosa</i> ssp. <i>indica</i>	Ching-I Peng, 18661	Hekou, Yunnan (HAST)
	Jer-Ming Hu, 2117	Vietnam (TAI)
<i>B. japonica</i>	Huei-Jiun Su, 031	Taipei city, Taiwan (TAI)
<i>B. kiusiana</i>	Jer-Ming Hu, 4373	Miyazaki, Japan (TAI)
<i>B. latisejala</i>	Jer-Ming Hu, 1848	Thailand (TAI)
<i>B. laxiflora</i>	Huei-Jiun Su, 027	Taipei city, Taiwan (TAI)
	Huei-Jiun Su, 041	Nantou county, Taiwan (TAI)
	Jer-Ming Hu, 3724	Mt. Cenwanglao, Baise city, Guangxi (TAI)
<i>B. nipponica</i>	Jin Murata, JM130927001	Japan (TI)
<i>B. papuana</i>	Jer-Ming Hu, 2358	Philippine (TAI)
<i>B. yakushimensis</i>	Huei-Jiun Su, 068	Nantou county, Taiwan (TAI)

表八、本研究花期紀錄之證據標本資訊

分類群	標本編號	採集地點(存放標本館)	海拔(m)	採集日期
<i>B. fargesii</i>	Su-Gong Wu, 2628	Mili County, Sichuan (KUN)	3500	Sep. 13, 1959
	Cheng-Zhong, Wang, 0849	Baokang County, Hubei (ISBC)	2050	Aug. 8, 1988
	Zong-Han Yang, 84011	Lijing, Lanping county, Yunnan (ISBC)	3300	Aug. 14, 1984
	L. H. Li & K. M. Lau, s.n.	Mt. Emei, Emeishan City, Sichuan (ISBC)	-	Jul. 26, 2007
	Guang-Hui Yang, 56655	Mt. Emei, Emeishan City, Sichuan (ISBC)	2300	Aug. 14, 1957
<i>B. involucrata</i>	L. H. Li, K. M. Lau, s.n.	Mt. Emei, Emeishan City, Sichuan (ISBC)	-	Jul. 26, 2007
	J. Esquirol, 238 (=B. <i>esquirolii</i> , TYPE)	La-long, Kweichou (=Guizhou) (E)	-	Oct. 1904
<i>B. harlandii</i>	H. C. Tang, 1884	Mt. Victoria, Hong Kong (HK)	-	Oct. 30, 1953
	Y. S. Lau, 1220	Mt. Tai Mo, Hong Kong (HK)	-	Oct. 22, 1964
	W. J. Tutcher s.n.	Mt. Nicholson, Hong Kong (HK)	-	Nov. 27, 1917
	Fu-Wu Xing, Yong- Xia Zhang, 12153	Longgang, Shenzhen City, Guangdong (ISBC)	-	Dec. 10, 1999
	A. Henry, 7191 (=B. <i>henryi</i> , TYPE)	Hupeh (=Hubei) (K)	-	Mar. 1889.
	A. Henry, s.n. (=B. <i>minor</i> , TYPE)	Hupeh (=Hubei) (K)	-	-
	R. P. Farges, 1389 (=B. <i>ceracea</i> , TYPE)	District Tchen-kéou-tin, Su-tchuen oriental (=Sichuan)	-	-
<i>B. mutinoides</i>	Wai-Chao Liang, 1371	Yuanfeng, Nantou County Taiwan (HAST)	ca. 2800	Aug. 9, 1999
	Chien-I Huang, 973	Mt. North Dawu, Pingtung county, Taiwan. (HAST)	ca. 2600	Jun. 13, 2002
	Yui-Ching Kuo, 361	Nanao, Ilan county, Taiwan (HAST)	ca. 760	Mar. 23, 1998

表八 (續)、本研究花期紀錄之證據標本資訊

分類群	標本編號	採集地點(存放標本館)	海拔(m)	採集日期
<i>B. mutinoides</i>	S.-P. Ko, 50390 (= <i>B. valida</i> , TYPE)	Qixiandun, Lianping County, Guangdong (ISBC)	-	Apr. 15, 1930
	Yi-Yong Qian, 3176 (= <i>B. lancangensis</i> , TYPE)	Langcang, Yunnan. (ISBC)	2000	Nov. 25, 1993
	Zhi Huang, 43161	Jiudong, Leye County, Guangxi (ISBC)	-	Apr. 20, 1957
	Zhi Huang, 44870	Conghua, Guangdong City, Guandong (ISBC)	700	Apr. 9, 1959
	Guo-Liang Shi, 12916	Mt. Jilong, Jieyang city, Guangdong (ISBC)	-	May 25, 1977
	Chien-Fan Chen, 5210	Yuanfeng, Nantou County Taiwan (TAIF)	-	Jun. 22, 2014
	T. Kawakami, U. Mori, 2226	Mt. Niitaka (=Mt. Jade), Taiwan (TAIF)	1800	Oct. 15, 1906-
	S. Sasaki, 8729 (= <i>B.</i> <i>mutinoides</i> , TYPE)	Mt. Ali, Taiwan (TAIF)	-	Mar. 18, 1911
	Y. Yamamoto, 570 (= <i>B. kudoii</i> , TYPE)	Mt. Chiraga, Taitung, Taiwan (TAI)	-	Mar. 9, 1930
<i>B. subcupularis</i>	M.-K. Li, 592 (TYPE)	Yunnan (ISBC)	1450	Oct. 15, 1939
	Jun-San Yue, 2437	Guangchang County, Jiangxi (ISBC)	500	Oct. 12, 1962
	Mao-Guang Huang, 112720	Mt. Mang, Chenzhou City, Hunan (ISBC)	660	Sep. 23, 1964
	Bing-Gui Li, Shai- Bin Wan, 5308	Helukuo, Jianghua County, Hunan (ISBC)	900	Nov. 4, 1975
	Jiu-Bing Zhang <i>et</i> <i>al.</i> , 0910005 (Det. as <i>B. abbreviata</i> )	Zhangjiajie Nat. Forest Park, Zhangjiajie City, Hunan (TAIF)	322	Sep. 10, 2009
	<i>B. tobiracola</i>	Shao-Qing Chen, 5315	Yizhang County, Hunan (ISBC)	-
S.-P. Ko, 50973 (= <i>B. haralandii</i> var. <i>spiralis</i> , TYPE)		Lianzhou city (= Lian County), Guangdong (ISBC)	-	Nov. 21, 1930



表八 (續)、本研究花期紀錄之證據標本資訊

分類群	標本編號	採集地點(存放標本館)	海拔(m)	採集日期
<i>B. tobiracola</i>	Li Zhang, 003	Lianzhou city (= Lian Co.), Guangdong (ISBC)	-	Oct. 28, 1990
	Guangdong medical co., 仁 74	Renhua County, Guangdong (ISBC)	150	Jan, 1974
	Seigo Yamaguchi s.n. (TYPE)	Kagoshima city, Japan (MAK)	480	Nov. 10 or 28, 1910
	Murata, Nakajima, 21466	Chinen, Shimajirigun, Okinawa, Japan (TI)	-	Feb. 18, 1986
	Sasaki, 9491	Tanegashima, Kyusyu Japan (TI)	-	Feb. 18, 1965
	Dai Zhao, 740654	Gutian County, Fujian (FNU)	250	Sep. 2, 1974

## 第五章、分子譜系關係

蛇菰屬內分子譜系關係最早是由 Su *et al.* 於 2012 年以 18S rRNA 與 nrITS 片段建構蛇菰屬植物分子譜系樹 (圖 2)，但該研究乃針對 *B. laxiflora* 以及其近緣種之 *B. yakushimensis* 及 *B. japonica* 為主。本研究藉分子資料建立三藥蛇菰亞屬植物內分子譜系關係，以期解決 *B. harlandii* 族群變異過大是否有隱藏種的問題，以及探討過往杯莖蛇菰、川藏蛇菰及筒鞘蛇菰分類處理是否合宜。本研究分別建構蛇菰屬、蛇菰屬蛇菰亞屬以及蛇菰屬三藥蛇菰亞屬類群之分子譜系樹。筆者於序列排序時，若於蛇菰屬譜系分析加入蛇菰亞屬之 *B. abbreviata*、*B. latisepala*、*B. papuana* 的分子資料會導致序列難以整理，筆者認為蛇菰屬之譜系關係在未來可更進一步探討。另外由於兩亞屬之序列差異頗大同樣造成序列整理困難，因此另外建構三藥蛇菰亞屬分子譜系樹，分子序列樣本證據標本資訊如表八。

### 一、蛇菰屬分子譜系樹 (圖 27)

經過定序後所得的序列長度約 1300 個鹼基對，少部分樣本在 1050-1796 片段擴增失敗仍以一起分析，另外加上本研究室部分類群有全長的 18S 與 nrITS 的片段一併分析，經過 clustal X 進行序列排序，再以手動調整和處理 indel，調整後的長度有 2415 個鹼基對，共有 697 個變異位點，包含 575 個具有簡約資訊 (parsimony-informative) 的位點；總共分析了 59 個樣本。

從分析結果可發現蛇菰亞屬與三藥蛇菰亞屬為兩大高支持度的分支，大致符合 Hansen (1972) 的亞屬區分處理，原先被歸屬於三藥蛇菰亞屬的 *B. subcupularis* 與 *B. japonica* 在蛇菰亞屬的分支當中。Hansen (1999) 認為特徵為苞片分離、花藥橫裂的類群所歸併之 *B. harlandii* 為多系群，分別由本研究所處理的 *B. subcupularis*、*B. harlandii* 與 *B. mutinoides* 所組成。苞片分離、雌雄異株被 Huang & Murata (2003) 歸併的 *B. harlandii* 為 *B. harlandii* 與 *B. mutinoides* 兩個低支持度的分支組成 (BI : MP : ML = 1 : 27 : 55)。

### 二、蛇菰屬蛇菰亞屬分子譜系樹 (圖 28)

經過定序後所得的序列長度約 1300 個鹼基對，少部分樣本在 1050-1796 片段擴增失敗仍以一起分析，經過 clustal X 進行序列排序，再以手動調整和處理 indel，調整後的長度有 1276 個鹼基對，共有 513 個變異位點，包含 351 個具有簡約資訊(parsimony-informative)的位點；總共分析了 21 個樣本。

蛇菰亞屬的分子譜系樹顯示 *Balanophora subcupularis* 的姊妹群為 *B. fungosa* ssp. *fungosa*，但是其支持度極低 (BI:MP:ML=-:-:36)。而在蛇菰屬分子譜系樹(圖 31)則顯示與 *Balanophora fungosa* ssp. *indica* 為中支持度的姊妹群 (BI:MP:ML=0.81:54:84)。*Balanophora fungosa* ssp. *fungosa* 與 *B. fungosa* ssp. *indica* 兩亞種在於其性別表現，分別為雌雄同株與雌雄異株，目前我們能確定 *B. fungosa* 為 *B. subcupularis* 之姊妹群，然而該類群的分類研究還待未來處理。

*B. subcupularis* 在過往曾被 Xing (1992)併入 *B. abbreviata*，Hansen (1999)則入 *B. harlandii*，本研究之分子譜系分析顯示 *B. subcupularis* 與 *B. harlandii* 各分屬不同亞屬，*B. subcupularis* 與蛇菰亞屬的 *B. abbreviata* 處於不同分支。本研究採樣包含泰國、雲南、福建、九州之 *B. subcupularis*，其相距甚遠的族群 ITS 序列並沒有變異，這種情形也發生在孤雌生殖的 *B. japonica* 與 *B. yakushimensis*，然而 *B. subcupularis* 是否有可能是孤雌生殖仍需更進一步研究。

從 *B. laxiflora* 與其近緣種的分支中可以發現到行孤雌生殖的 *B. nipponica* 位於該分支的基群，由分子譜系樹可見 *B. nipponica*、*B. kuisiana* 處同一分支，在過去 *B. nipponica* 與 *B. kuisiana* 曾被 Hansen (1972)併入 *B. japonica*，Iwatsuki et al.(2006)將 *B. kuisiana* 併入 *B. nipponica*，在分子譜系上是支持這樣的歸併，目前本研究不處理蛇菰亞屬的分類問題，而其演化機制可做為日後探討的課題。

### 三、蛇菰屬三藥蛇菰亞屬分子譜系樹 (圖 29)

經過定序後所得的序列長度約 1300 個鹼基對，少部分樣本在 1050-1796 片段擴增失敗仍以一起分析其 ITS 片段，經過 clustal X 進行序列排序，再以手動調整和處理 indel，調整後的長度有 1281 個鹼基對，共有 473 個變異位點，包含 391 個具有簡約資訊 (parsimony-informative)的位點；以 *B. fungosa* ssp. *fungosa* 作為

外群，總共分析了 42 個樣本。

首先 Huang & Murata (2003) 所處理之 *B. harlandii* 乃由兩個分支所組成，為維持物種是單源系群，本研究依據其苞片、吸器、細微形態以及其物候與分佈將之處理為 *B. harlandii* 及 *B. mutinoides*。三藥蛇菰亞屬植物的基群為 *B. harlandii*，樣本包含其模式產地香港以及四川峨嵋山；*B. mutinoides* 於本研究採樣多自於臺灣，另有一個樣本來自廣西聖堂山，依據標本紀錄也確認在廣東、雲南也有其分佈；*B. tobiracola* 僅有臺灣太魯閣之樣本，很可惜的採自華南植物園之 *B. tobiracola* 樣本擴增 ITS 片段皆失敗，但是筆者認為雄花散佈於雌花之間是穩定的特徵，與其他類群很容易區分，以上分類群的共有特徵是其棒形附屬物頂端的細胞紋飾皆為平滑狀。而 *B. sp* 其苞片形態與 *B. mutinoides* 相似屬於離生苞片，筆者當初觀察到時以為是 *B. harlandii*，但其頂端附屬物表面紋飾卻與 *B. fargesii*、*B. involucrata* 皆為迷宮網紋狀，其分子譜系分析也為其姊妹群，從而認定為未定名之蛇菰，然而該種還需要更多的形態觀察以及模式標本檢視才能予以定名。

*B. fargesii*、*B. involucrata* 在不同學者處理之下曾有數次整併或獨立的處理，根據分子譜系分析確認兩者為十分相近的姊妹群。過去 Hansen (1972) 對於形態相似，但性別表現不同之 *B. fungosa* 與 *B. indica*，其分類處理是以亞種位階進行變動 (*B. fungosa* ssp. *fungosa*、*B. fungosa* ssp. *indica*)，但目前本研究將此二名保留不予以變動，有待未來進行蛇菰屬的分類修訂再進行處理。

回顧 Hansen 在 1972 年的三藥蛇菰亞屬下分的位階，包含兩個節：苞片合生的 *B. involucrata* 組成之 *Balania* section，苞片離生之 *B. wrightii* (= *B. tobiracola*)、*B. harlandii* 與 *B. japonica* 所組成的 *Neobalania* section (圖 1)。Hansen 認為 *B. involucrata* 是三藥蛇菰亞屬之基群，而本研究顯示 *B. involucrata* 則是演化較為後期的植物。因為本亞屬植物只有六個分類群，形態特徵僅在棒形附屬物頂端細胞紋飾，以及苞片離生、合生可反應各類群的譜系關係，而其性別表現以及棒形附屬物、花粉形態皆不能反應譜系關係，因此筆者對於亞屬下是否再細分出節的位階持保留態度。

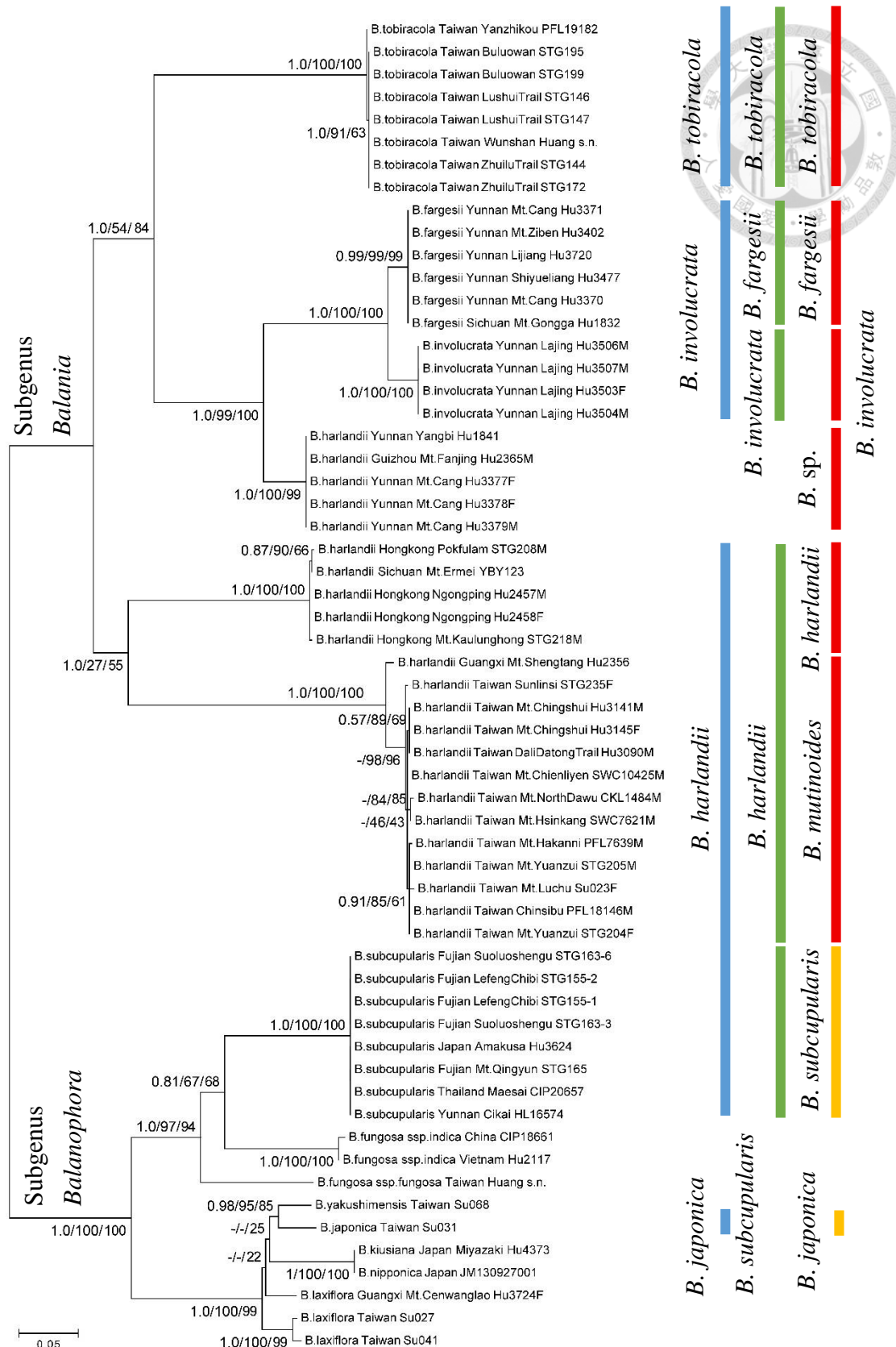


圖 27、全長/部分 18S 與 nrITS 片段以 Maximum Likelihood 方式建構的蛇菰屬分子譜系樹，各分支前數值為 BI/MP/ML 支持度，藍色標線為 Hansen (1972, 1999) 所定義的三藥蛇菰亞屬類群；綠色標線為中國植物誌英文修訂版 (Huang & Murata, 2003) 定義之三藥蛇菰亞屬類群；紅色標線為本研究定義之三藥蛇菰亞屬類群；黃色標線為本研究從三藥蛇菰亞屬轉移至蛇菰亞屬的類群。

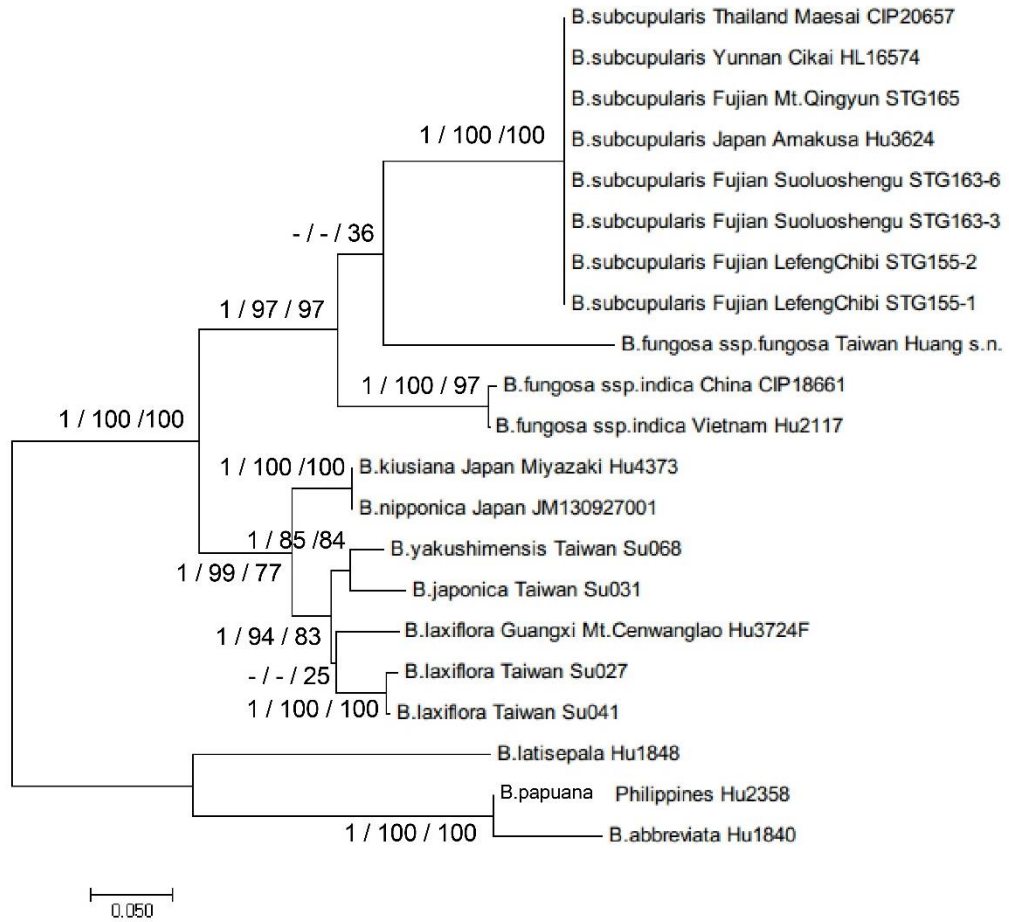


圖 28、部分 18S 與 nrITS 片段以 Maximum Likelihood 方式建構的蛇菰屬蛇菰亞屬分子譜系樹，各分支前數值為 BI/MP/ML 支持度。

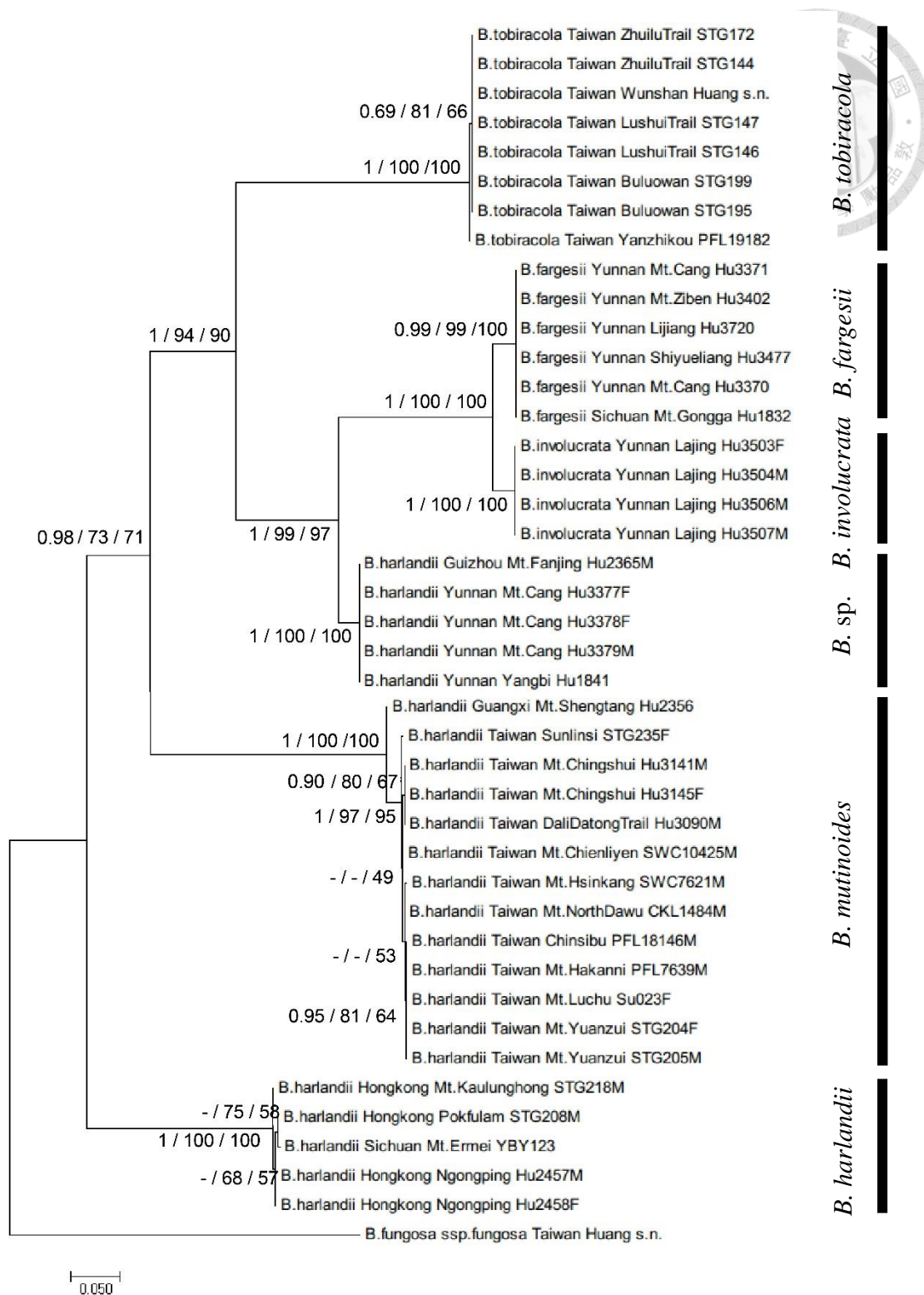


圖 29、部分 18S 與 nrITS 片段以 Maximum Likelihood 方式建構的蛇菰屬三藥蛇菰亞屬分子譜系樹，各分支前數值為 BI/MP/ML 支持度，黑色標線為本研究使用之學名。

## 第陸章、寄主鑑定

以往辨識寄主方式是以追尋寄生之根部為主，但因為森林土壤中根系錯綜複雜難以確定寄主，目前僅在重慶縉雲山產 *B. harlandii* 報導以根系追蹤到寄主為四川灰木 (Li, 2010)。然而筆者認為該文獻圖片其形態不似 *B. harlandii*，可能是 *B. japonica* 或 *B. laxiflora* 誤認。根據 Su *et al.* (2012) 以及 Hsieh (2013) 報導，日本與臺灣所取樣的 *B. japonica* 其寄主皆為灰木科植物，因此筆者推論該蛇菰可能是 *B. japonica*。

現在 DNA 條碼技術 (DNA Barcode) 發展，使得我們可以利用 DNA 片段辨識植物種類 (Hebert *et al.*, 2003)，本研究以 ITS 和 *matK* 片段對於本研究分類群進行寄主鑑定，我們增加樣本數量來檢視各類群是否有寄主專一性，未來可以根據具有高度寄主專一性的蛇菰來推估其的種類為何。

### (一) 分子鑑定

經寄主分子鑑定至屬的層級，結果如表九：*B. mutinoides* 為五列木科紅淡比屬植物 (*Cleyera*)；*B. harlandii* 為豆科之雞血藤屬植物 (*Callerya*)；*B. sp.* 為八仙花科之繡球花屬植物 (*Hydrangea*)；*B. fargesii* 為無患子科之楓屬 (*Acer*)、小蘗科之小蘗屬 (*Berberis*)、楊柳科之柳屬 (*Salix*)、杜鵑花科之杜鵑花屬 (*Rhododendron*)、五味子科之五味子屬植物 (*Schisandra*)；*B. tobiracola* 為木犀科植物 (*Oleaceae*)；*B. involucrata* 為薔薇科李屬植物 (*Prunus*)、*B. subcupularis* 為衛矛科南蛇藤屬 (*Celastrus*)、無患子科之楓屬植物 (*Acer*)。

從分子鑑定結果可以看出不同類群寄主相當不同，*B. fargesii* 的寄主多樣性較高，其他類群寄主種類較為專一，筆者推論可能與取樣偏差有關，乃因標本館植物材料保存不佳或受真菌汙染，導致本研究的樣本僅能以新鮮樣本成功將其片段增幅所致，而且缺乏華南地區其他族群的樣本。因此本研究要討論寄主是否具有專一性，筆者在此處保留態度，未來勢必要對華南地區以及中南半島的三藥蛇菰亞屬植物族群進行較完備的採樣才能於以討論。



## (二)文獻紀錄

從過往文獻紀錄與本研究比較 (表十)，綜觀前人紀錄的寄主多樣性高，而有部分類群符合分子鑑定，以下針對不同類群蛇菰寄主進行討論：以往臺灣產的 *B. harlandii* (應為 *B. mutinoides*) 寄主因為生長在杜鵑純林下被認為是臺灣杜鵑 (Chen, 2001)，但本研究分子鑑定的寄主皆為紅淡比屬植物；香港產的 *B. harlandii* 寄主為雞血藤屬植物，過往文獻記錄筆頭蛇菰寄主為崖豆屬 (*Millettia*) 植物，依據 Schot (1994) 將部分崖豆屬植物歸入雞血藤屬中，然而文獻紀錄之崖豆屬植物不為被移至雞血藤屬植物種類；*B. sp.* 的寄主為繡球花屬植物是首次報導；*B. fargesii* 與 *B. involucrata* 過往文獻都將這兩種處理為同一種，本研究經分子鑑定的楓屬、小蘗屬、杜鵑屬植物皆符合前人紀錄，而柳屬與五味子屬植物為新報導；*B. involucrata* 寄主為薔薇科的李屬植物是新報導，文獻紀錄為同科的懸鉤子屬植物；由於樣本受到真菌汙染，筆者增幅 *B. tobiracola* 的 *matK* 片段，不巧地該片段在木犀科的屬間解析力較差，其寄主僅能鑑定到是木犀科植物，但仍符合文獻記載木犀科的日本女貞，未來應使用其他片段進行寄主鑑定以求鑑定至屬的位階；*B. subcupularis* 寄主紀錄僅在張與宋 (1998) 所發表的蛇菰屬藥用植物資源，該文獻中將 *Balanophora kainantensis* 與 *B. subcupularis* 的寄主一起討論，而該文獻與本研究鑑定的楓屬與南蛇藤屬植物不相符。

表九、本研究以 ITS 或 *matK* 片段經由 BLAST 後所鑑定的蛇菰寄主列表

分類群	標本編號	採集地點	寄主
<i>B. fargesii</i>	Hu3370	Mt. Cang, Dali city, Yunnan	<i>Salix</i> sp.
	Hu3371	Mt. Cang, Dali city, Yunnan	<i>Berberis</i> sp.
	Hu3372	Mt. Cang, Dali city, Yunnan	<i>Salix</i> sp.
	Hu3477	Shiyueliang, Gugong county, Yunnan	<i>Acer</i> sp.
	Hu3481	Shiyueliang, Gugong county, Yunnan	<i>Schisandra</i> sp.
	Hu3500	Lajing, Lanping county, Yunnan	<i>Rhododendron</i> sp.
<i>B. mutinoides</i>	Hu3090	Dali Datong Trail, Hualien county, Taiwan	<i>Cleyera</i> sp.
	Hu3105	Mt. Chingshui, Hualien county, Taiwan	<i>Cleyera</i> sp.
	Hu3141	Mt. Chingshui, Hualien county, Taiwan	<i>Cleyera</i> sp.
	Hu3143	Mt. Chingshui, Hualien county, Taiwan	<i>Cleyera</i> sp.
	STG185	Mt. Yuanzui, Taichung city, Taiwan	<i>Cleyera</i> sp.
	STG201	Mt. Yuanzui, Taichung city, Taiwan	<i>Cleyera</i> sp.
<i>B. harlandii</i>	Hu2449	Ngongping, Lantau island, Hongkong	<i>Callerya</i> sp.
	Hu2457	Ngongping, Lantau island, Hongkong	<i>Callerya</i> sp.
	STG208	Pokfulam, Hongkong island, Hongkong	<i>Callerya</i> sp.
	STG217	Pokfulam, Hongkong island, Hongkong	<i>Callerya</i> sp.
	STG220	Mt. Kaulunghang, Taipo district, Hongkong	<i>Callerya</i> sp.
	STG223	Mt. Kaulunghang, Taipo district, Hongkong	<i>Callerya</i> sp.
<i>B. involucrata</i>	Hu3502	Lajing, Lanping county, Yunnan	<i>Prunus</i> sp.
	Hu3503	Lajing, Lanping county, Yunnan	<i>Prunus</i> sp.
	Hu3504	Lajing, Lanping county, Yunnan	<i>Prunus</i> sp.
<i>B. subcupularis</i>	STG155-1	LefengChibi, Yongtai County, Fujian	<i>Celastrus</i> sp.
	STG155-2	LefengChibi, Yongtai County, Fujian	<i>Celastrus</i> sp.
	STG163-3*	LefengChibi, Yongtai County, Fujian	<i>Celastrus</i> sp.
	STG163-6	Suoluosheng, Yongtai County, Fujian	<i>Celastrus</i> sp.
	STG165	Mt. Qingyun, Yongtai County, Fujian	<i>Acer</i> sp.
<i>B. tobiracola</i>	STG172*	Zhuilu Trail, Hualien county, Taiwan	Oleaceae
	STG175*	Zhuilu Trail, Hualien county, Taiwan	Oleaceae
	STG190*	Lushui Trail, Hualien county, Taiwan	Oleaceae
	PFL19182*	Yanzhikou, Hualien county, Taiwan	Oleaceae
<i>B. sp.</i>	Hu3377	Mt. Cang, Dali city, Yunnan	<i>Hydrangea</i> sp.
	Hu3379	Mt. Cang, Dali city, Yunnan	<i>Hydrangea</i> sp.

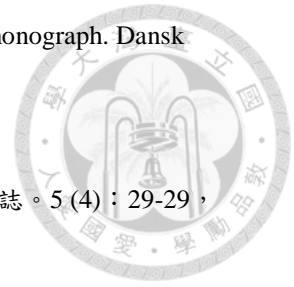
\*：以 *matK* 片段作為分子鑑定

表十、文獻紀錄之蛇菰可能寄主與本研究經分子鑑定結果比較

	文獻紀錄之可能寄主	本研究結果
<i>B. harlandii</i>	<i>Ficus</i> sp. (Moraceae) <sup>a</sup>	<i>B. mutinoides</i>
	<i>Cannabis</i> sp. (Cannabaceae) <sup>b</sup>	<i>Cleyera</i> sp. (Pentaphragaceae)
	<i>Pueraria</i> sp. (Fabaceae) <sup>b</sup>	
	<i>Cassia siamea</i> (Fabaceae) <sup>c</sup>	<i>B. harlandii</i>
	<i>Millettia pachyloba</i> (Fabaceae) <sup>c</sup>	<i>Callerya</i> sp. (Fabaceae)
	<i>Millettia pulchra</i> (Fabaceae) <sup>c</sup>	
	<i>Millettia pulchra</i> var. <i>tunanensis</i> (Fabaceae) <sup>c</sup>	<i>B. sp.</i>
	<i>Spatholobus suberectus</i> (Fabaceae) <sup>c</sup>	<i>Hydrangea</i> sp. (Hydrangeaceae)
	<i>Ficus simplicissima</i> var. <i>hirta</i> (Moraceae) <sup>c</sup>	
	<i>Pilea</i> sp. (Urticaceae) <sup>c</sup>	
	<i>Pouzolzia sanguinea</i> (Urticaceae) <sup>c</sup>	
	<i>Debregeasia edulis</i> (Urticaceae) <sup>c</sup>	
	<i>Garuga pinnata</i> (Bursereaceae) <sup>c</sup>	
* <i>Symplocos setchuensis</i> (Symplocaceae) <sup>d</sup>		
<i>B. involucrata</i> = <i>B. fargesii</i>	<i>Acer</i> sp. (Sapindaceae) <sup>a</sup> ,	<i>B. involucrata</i>
	<i>Araliac</i> sp. (Araliaceae) <sup>a</sup> ,	<i>Prunus</i> sp. (Rosaceae)
	<i>Berberis</i> sp. (Berberidaceae) <sup>a</sup> ,	
	<i>Cerasus</i> sp. (Rosaceae) <sup>a</sup>	<i>B. fargesii</i>
	<i>Pinus</i> sp. (Pinaceae) <sup>a</sup> ,	<i>Acer</i> sp. (Sapindaceae)
	<i>Quercus</i> sp. (Fagaceae) <sup>a, c</sup> ,	<i>Berberis</i> sp. (Berberidaceae)
	<i>Rubus</i> sp. (Rosaceae) <sup>a</sup>	<i>Rhododendron</i> sp. (Ericaceae)
	<i>Rhododendron arboretum</i> (Ericaceae) <sup>a</sup> ,	<i>Salix</i> sp. (Salicaceae)
<i>Rhododendron</i> sp. (Ericaceae) <sup>c</sup>	<i>Schisandra</i> sp. (Schisandraceae)	
<i>Celastrus hypoleucus</i> (Celastraceae) <sup>e</sup>		
<i>B. subcupularis</i> = <i>B. kainantensis</i>	<i>Boechmeria</i> sp. (Urticaceae) <sup>c</sup>	<i>Acer</i> sp. (Sapindaceae)
	<i>Ficus beecheyana</i> (Moraceae) <sup>c</sup>	<i>Celastrus</i> sp. (Celastraceae)
	<i>Paederia scandens</i> (Rubiaceae) <sup>c</sup>	
	<i>Paederia omeiensis</i> (Rubiaceae) <sup>c</sup>	
	<i>Rhus chinensis</i> (Anacardiaceae) <sup>c</sup>	
	<i>Salix subfragilis</i> (Salicaceae) <sup>c</sup>	
	<i>Toxicodendron acuminatum</i> (Anacardiaceae) <sup>c</sup>	
<i>B. tobiracola</i>	<i>Ligustrum japonicum</i> (Oleaceae) <sup>a</sup>	Oleaceae
	<i>Pittosporum tobira</i> (Pittosporaceae) <sup>a</sup>	
	<i>Raphiolepis umbellate</i> (Rosaceae) <sup>a</sup>	

\*: 直接觀察到之寄主

- a: Hansen, B. 1972. The genus *Balanophora* J. R. & G. Forster a taxonomic monograph. Dansk Botanisk. Arkiv: 1-188.
- b: Huang S.-M. and J. Murata. 2003. Flora of China 5 : 272-276.
- c: 張紹云、宋昆生。1998。蛇菰屬的藥用植物資源。中國中醫藥信息雜誌。5 (4) : 29-29 , 31。
- d: 馮李。縉雲山紅冬蛇菰考察報告。2010。現代農業科技。13 : 228, 230。
- e: 米長忠、周衛華、彭英福、袁帶秀、何浩波。2011。湘西產筒鞘蛇菰生態環境及寄主植物初探。湖南中醫藥大學學報。31 (11) : 38-39。(Mi C.-Z., W.-H. Zhou, Y.-F. Peng, D.-X. Yuan and H.-B. He 2011. Study on ecological environment and parasitic plant of *Balanophora involucrata* originating from Western Hunan. Journal of Traditional Chinese Medicine University of Hunan 11: 38-39.)



## 第柒章、分類處理

### Keys to taxa of *Balanophora* subgenus *Balania*



1. Plant monoecious
  2. Male flowers scattered between spadicles and female flowers.....5. *B. tobiracola*
  2. Male flowers clustered basally on inflorescence.....1. *B. fargesii*
2. Plant dioecious
  3. Bracts connect into a single sheath-like whorl.....3. *B. involucrata*
  3. Bracts separate
    4. Female flowers on axis and lower part of spadicle.....2. *B. harlandii*
    4. Female flowers on axis
      5. Spadicle ca. 0.8 mm, top surface of spadicle smooth.....4. *B. mutinoides*
      5. Spadicle ca. 0.5 mm, top surface of spadicle labyrinth-like.....6. *B. sp.*

- 
1. Bracts connect into a single sheath-like whorl
    2. Monoecious.....1. *B. fargesii*
    2. Dioecious.....3. *B. involucrata*
  1. Bracts separate
    3. Monoecious.....5. *B. tobiracola*
    3. Dioecious
      4. Female flowers on axis and lower part of spadicle.....2. *B. harlandii*
      4. Female flowers on axis.
        6. Spadicle ca. 0.8 mm, top surface of spadicle smooth.....4. *B. mutinoides*
        6. Spadicle ca. 0.5 mm, top surface of spadicle labyrinth-like.....6. *B. sp.*

***Balanophora*** J. R. Forster & G. Forster, Char. Gen. Pl. 50. 1775.

*Balania* Tieghem; *Polyplethia* (Griffith) Tieghem.

Plants monoecious or dioecious. Haustoria branched or unbranched, containing sticky wax, smooth or rugose with small scaly warts and/or stellate lenticels. Bracts opposite, alternate and distichous or spiral, or whorled, sessile, fleshy or scale-like.

Inflorescences spadix-like, cylindric, ellipsoid, ovoid-globose, or globose, enlarged after anthesis. Flowers minute, unisexual. Male flowers: pedicellate or sessile, subtended by U-shaped or variously reduced bracts. Perianth 3-6-lobed; lobes ovate, lanceolate, or orbicular, concave, isomorphic or heteromorphic, valvate, reflexed at anthesis. Stamens in a hemispheric or  $\pm$  elongated synandrium; anthers bilocular usually as numerous as perianth lobes, straight or sometimes U-shaped with a bend near apex of synandrium, occasionally variously fused or interrupted into locelli, transversely or longitudinally dehiscent; pollen white, subconical or globose, smooth or bullate. Spadicles minute, subclavate to clavate, very numerous, congested on female inflorescence. Female flowers: composed of a pistil, congested on main axis or also on basal stipe of spadicles. Ovary ellipsoid to fusiform, 1-loculed, attenuate toward both ends; ovules anatropous, shortly stiped. Style elongated, persistent. Fruit achenes with copious oily endosperm.

About 19 species: mainly in tropical Africa and Australia, temperate to tropical Asia, and the Pacific Islands.

### Subgenus ***Balania***

Male flowers normally 3-merous. Pollen inaperture, granular all over.

### Subgenus ***Balanophora***

Male flowers normally 4-6-merous. Pollen 3-porate or polyantoporate.

1. *Balanophora fargesii* (Tieghem) Harms in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 16b. 332. 1935; Tam, Fl. Reipubl. Popularis Sin. 24: 250-268. 1988; Huang & Murata, Fl. China 5: 272-276. 2003; *Balanophora involucrata* Hook. f. var. *rubra* Hook f., in Trans. Linn. Soc. London 22: 30, 44. t. 4-7. 1856. *Bivolva fargesii* Tieghem, in Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 9, 6: 206. 1907. TYPE: Su-tchuen oriental. District de Tchen-Keou-Tin, P. G. Farges, 507 (lectotype: P, photo! )

川藏蛇菰

Plants monoecious. Haustoria yellowish with reddish color, branched or unbranched, surface with granular warts and yellow stellate lenticels; branches urceolate, 2-3 cm. Axis yellow to orange, 7-12 cm, base subtended by a distinct haustoria sheath. Bracts connate into a single sheath-like whorl, surrounding middle of axis. Inflorescences ovoid to subglobose, 1-3 cm in diam. Male flowers: clustered basally on inflorescence below female flowers, ca. 3 mm, pedicellate, subtended by rudimentary bracts. Perianth lobes 3(-4), broadly deltoid, 1.5-2.5 mm,  $\pm$  spreading. Synandria subdiscoid; anthers 3, transversely dehiscent. Spadicles obconic, shortly stiped, apically truncate, spadicle length/width ca.: 640/310  $\mu\text{m}$ ; top surface of spadicle have labyrinth-like ridges. Female flowers: only on main axis of inflorescences.

Phenology: Flowering time from June to October.

Distribution: 2500-3500 m. Pinus mix Rhododendron forest; Yunnan, Sichuan, Guizhou, Bhutan, Tibet, Kashmir and Sikkim (India), Nepal.

標本檢視詳見表九、十

Note :

川藏蛇菰與筒鞘蛇菰在於其苞片會形成單輪的鞘狀苞片，經本研究觀察及分子譜系分析，本種與筒鞘蛇菰極為相似且為十分相近之姊妹群，差別在於性別表



現不同以及本種通常植株較小，而筒鞘蛇菰植株較大，依據譜系分析推論可能是晚近所分化的類群。在 Hansen (1972, 1999) 的觀點認為蛇菰的性別表現不是分種的依據，而在 Harms (1935)、Tam (1988) 與 Huang & Murata (2003) 均將性別表現不同的 *B. fargeii* 和 *B. involucrata* 處理為不同分類群，目前筆者觀察該兩者類群之性別表現穩定，仍可作為種間區分特徵因此保留此名。

2. *Balanophora mutinoides* Hayata, in Ic. Pl. Form. 3: 168 1913; Harms, Nat. Pflanzenf. ed. 2. 16b: 332. 1935; *Balania mutinoides* (Hayata) Masam., Trans. Nat. His. Soc. Taiwan. 23: 204. 1933; *Balanophora harlandii* var. *mutinoides* (Hayata) F. W. Xing, Bull. Bot. Res. Harbin. 12 (4): 381. 1992.; Liu & Lai Fl. Taiwan 2: 255. 1976; Hsiao & Huang, Fl. Taiwan 2<sup>nd</sup> ed. 2: 288. 1996. TYPE: Mt. Ali, Taiwan, Mar. 18, 1911, Syunichi Sasaki, s. n. (Holotype: TAI!)

Heterotypic synonym:

*Balanophora kawakamii* Val., in Ic. Bog. 4: 169. 1913; Harms, Nat. Pflanzenf. ed. 2. 16b: 332. 1935; *Balania kawakamii* (Valeton) Masam., Trans. Nat. His. Soc. Taiwan. 23: 204. 1933 (TYPE: not seen)

*Balanophora kudoii* Yamam., Ann. Rep. Taihoku Bot. Gard. 1: 95. 1931; *Balania kudoii* (Yamam.) Yamam., Contr. Herb. Taihoku Imp. Univ. 34: 354. 1932; Yamam., J. Soc. Trop. Agric. 5: 354. 1933. TYPE: Mt. Chiraga, Taitung County, Taiwan, Mar. 9, 1930, Y. Yamamoto, 570. (Holotype: TAI!)

*Balanophora lancangensis* Y. Y. Qian *syn. nov.*, J. Trop. Subtrop. Bot. 4(2): 12-13. 1996. TYPE: Langcang, Yunnan, alt. 2000m, Nov. 25, 1993, Yi-Yong Qian, 3176. (Holotype: ISBC!)

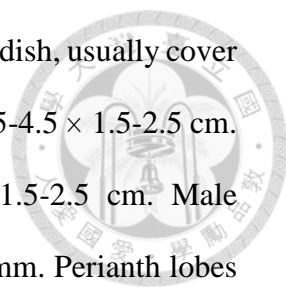
*Balanophora valida* Diels *syn. nov.*, in Sunyatsenia 1: 123. 1930; Harms, Nat. Pflanzenf. ed. 2. 16b: 332. 1935. TYPE: Qixiandun, Lianping County, Guangdong, Apr. 15, 1930, S.-P Ko, 50390. (Holotype: ISBC!)

筆頭蛇菰

Misapplied name:

*Balanophora harlandii* *auct. non.* Hook. f.: Hansen, Dansk Botanisk. Arkiv: 157. 1972

Plants dioecious. Haustoria brownish, unbranched, surface with little granular warts and white stellate lenticels; branches flat spheroid or subglobose, 2.5-15 cm.



Axis red (especially in females), 5-20 cm. Bracts 6-12, yellow to reddish, usually cover on axis, decussate, subopposite, or spiraled, scaly, oblong-ovate, 2.5-4.5 × 1.5-2.5 cm. Male inflorescences subspheroid to ovoid-ellipsoid, 1.8-2.5 × 1.5-2.5 cm. Male flowers: pedicellate, inserted basally in alveolus, 3-merous, 1.5-3 mm. Perianth lobes broadly deltoid. Synandria subdiscoid; anthers 3, transversely dehiscent. Female inflorescence ovoid to ellipsoid. Spadicles obovoid, shortly stiped, spadicle length/width ca.: 870/380 μm; top surface of spadicle smooth. Female flowers: only on main axis of inflorescences.

Phenology: Flowering time from October to June.

Distribution: 700-2800 m. Forests on shady moist mountain slopes; Taiwan and South China.

標本檢視詳見表九、十

Note :

*B. mutinoides* 模式標本產自臺灣，本研究觀察臺灣的採集樣本以及植物館標本後認為臺灣僅產 *B. mutinoides* 而不產 *B. harlandii* (sensu 香港產之個體)，其花序軸花序區較小為筆頭狀，且苞片扁平狀較貼伏於花序軸，另外其吸器有杯狀的托鞘不分支，然而杯狀托鞘在部分大陸的族群並不是十分明顯，因此筆者同意 Tam (1988) 將發表模式標本採集自臺灣的 *B. kawakamii*、*B. kudoii*，以及模式產自廣東的 *B. valida* 依據其花序及吸器形態併為 *B. mutinoides* 的同物異名，*B. lancangensis* 經筆者檢視其模式形態以及花期併入 *B. mutinoides* 的同物異名。

3. *Balanophora harlandii* Hook. f., in Hooker, J. D. Trans. Linn. Soc. London 22: 426. 1859 ; Tieghem, Ann. Sci. Nat., Bot., Sér. 9, 6: 206. 1907; Stech., Hong Kong Naturalist, Suppl. 1: 11-12. 1932; Harms, Nat. Pflanzenf. ed. 2. 16b: 332. 1935; Hansen, Dansk Botanisk. Arkiv: 157. 1972; Liu & Lai, Fl. Taiwan, 2: 255, 1976; Tam, Fl. Reipubl. Popularis Sin. 24 : 265. 1988; Xing, Bull. Bot. Res. Harbin. 12 (4): 380, 1992; Hsiao & Huang, Fl. Taiwan 2<sup>nd</sup> ed. 2: 288; Huang & Murata, Fl. China 5: 276. 2003. TYPE: Mt. Gough, Hongkong, C. Wilford 352, 1859. (Syntype: K not seen); Hong Kong, Harland 269 (Lectotype: K not seen)

Heterotypic synonym:

*Balanophora ceracea* Tiegh., in Ann. Sci. Nat., Bot., Sér. 9(6): 206. 1907; *Balanophora ceracea* (Tieghem) Valetton in Ic. Bog. 4: 170. 1913. TYPE: Su-tchuen oriental, R. F. Farges, 1939 (Holotype: P, photo!)

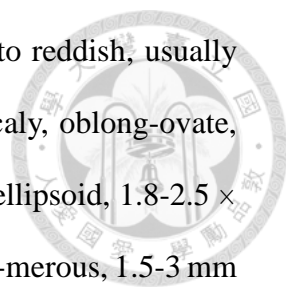
*Balanophora esquirolii* Lév., in Repert. Spec. Nov. Regni. Veg. 2: 115. 1906. TYPE: La-long, Kweichou, Oct. 1904. J. Esquirolii, 238. (Holotype: E, photo!)

*Balanophora henryi* Hemsl., in Forbe & Hemsley, Jour. Linn. Soc. Bot. 26: 410. 1894; Tieghem, Ann. Sci. Nat., Bot., Sér. 9, 6: 206. 1907; Valetton, Ic. Bog. 4 : 170. 1913; Harms, Nat. Pflanzenf. ed. 2. 16b: 332. 1935; *Balanophora henryi* (Hemsl.) Tiegh., Ann. Sci. Nat., Bot., Sér. 9, 6: 206. 1907. TYPE: Hupeh, Mar. 1889. A. Henry, 7191 (Holotype: K, photo!)

*Balanophora minor* Hemsl., in Forbe & Hemsley, Jour. Linn. Soc. Bot. 26: 410. 1894; Valetton, Ic. Bog. 4: 170. 1913; Harms, Nat. Pflanzenf. ed. 2. 16b: 332. 1935. TYPE: Hupeh, A. Henry, s.n. (Holotype: K, photo!)

紅冬蛇菰

Plants dioecious. Haustoria yellowish, branched, surface with granular warts and white stellate lenticels; branches flat spheroid or subglobose, 2.5-5 cm. Axis red



(especially in females) to yellow, 5-15 cm. Bracts 6-12, yellow to reddish, usually clustered on base of axis, decussate, subopposite, or spiraled, scaly, oblong-ovate, 2.5-4.5 × 1.5-2.5 cm. Male inflorescences subspheroid to ovoid-ellipsoid, 1.8-2.5 × 1.5-2 cm. Male flowers: pedicellate, inserted basally in alveolus, 3-merous, 1.5-3 mm in diam. Perianth lobes broadly deltoid. Synandria subdiscoid; anthers 3, transversely dehiscent. Female inflorescence ovoid to ellipsoid. Spadicles obovoid, stiped, spadicle length/width ca.: 1320/430 μm; top surface of spadicle smooth. Female flowers: on axis and lower part of spadicle.

Phenology: Flowering time from August to March.

Distribution: 150-450 m, Forests on shady mountain slopes; South China and Hong Kong.

標本檢視詳見表九、十

Note :

本種未見其模式標本，但依據其發表文獻清楚繪出該種圖片，其模式產自香港，而圖片與筆者於香港採集的形態相同，苞片較細長且與花序軸不貼合，叢生狀於花序軸基部，吸器有腦狀皺褶多星狀皮孔，花序軸花序區較為圓形且吸器與花序軸基部不形成碗狀托鞘。在 Hansen (1972, 1999) 的處理當中，將所有苞片分離、花藥橫裂的蛇菰都歸併為此名，然而據分子譜系分析，在 Hansen (1972) 以及 Huang & Murata (2003) 的分類方式下會導致本種不為單系群，因此將之處理為兩個分類群，分別是 *B. harlandii* 及 *B. mutinoides*。另外筆者檢視模式標本照片，同意 Huang & Murata (2003) 形態將 *B. esquirolii*、*B. hernyi*、*B. minor* 併入 *B. harlandii* 的同物異名。

4. *Balanophora involucrata* Hook. f., Trans. Linn. Soc. London 22: 30, 44. t. 4-7. 1856; Harms in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 16b. 332. 1935; Hansen, Dansk Botanisk. Arkiv: 1-188. 1972; Tam, Fl. Reipubl. Popularis Sin. 24 : 250-268. 1988; Huang & Murata, Fl. China 5: 272-276. 2003; *Balanania involucrata* (Hook. f.) Tiegh., Bull. Soc. Bot. France 43: 297. 1896; Setch., Hong Kong Naturalist, Suppl. 1: 11. 1932; *Bivolva involucrata nom. illeg.* Tiegh. Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 9. 6: 205 1907. TYPE: Sikkim, Hooker, J. D. s.n. (Lectotype: K, photo!)

Heterotypic synonym:

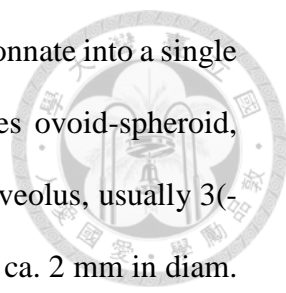
*Balanophora involucrata* Hook. f. var. *carthcartii* Hook. f. Trans. Linn. Soc. London 22: 30, 44. t. 4-7. 1856; *Bivolva carthcartii* (Hook. f) Tiegh. Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 9. 6: 205. 1907; Tiegh. Repert. Spec. Nov. Regni. Veg. 7: 272. 1909; *Balanania carthcartii* (Hook. f.) Setch., Hong Kong Naturalist, Suppl. 1: 11. 1932. TYPE: K not seen

*Balanophora involucrata* Hook. f. var. *flava* Hook. f. Trans. Linn. Soc. London 22 : 30, 44. t. 4-7. 1856; *Bivolva flava* (Hook. f) Tiegh. Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 9. 6: 205. 1907; Tiegh. Repert. Spec. Nov. Regni. Veg. 7: 272.1909. TYPE: Sikkim, Hooker, J. D. s.n. (Lectotype: K, photo!)

*Balanophora involucrata* Hook. f. var. *gracilis* Hook. f. Trans. Linn. Soc. London 22 : 30, 44. t. 4-7. 1856; *Bivolva gracilis* (Hook. f) Tiegh. Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 9. 6: 205. 1907; Repert. Spec. Nov. Regni. Veg. 7: 272.1909. TYPE: K not seen

筒鞘蛇菰

Plants dioecious. Haustoria yellowish with reddish brown, branched or unbranched, surface densely covered with granular warts and yellowish stellate lenticels; branches urceolate, 2.5-5.5 × 1.5-2 cm. Floriferous region yellow to orange,



3.10 × 0.6.1 cm, base subtended by distinct rhizome sheath. Bracts connate into a single sheath-like whorl, surrounding middle of axis. Male inflorescences ovoid-spheroid, 1.4-2.4 × 1.2-2 cm. Male flowers: pedicellate, inserted basally in alveolus, usually 3(-4)-merous, ca. 4 mm. Perianth lobes 3(-4), ovate to broadly deltoid, ca. 2 mm in diam. Synandria sessile, depressed discoid; anthers transversely dehiscent. Female inflorescence ovoid to ellipsoid. Spadicles obovate, shortly stiped, apically truncate, spadicle length/width ca.: 650/330 μm; top surface of spadicle have labyrinth-like ridges. Female flowers: only on main axis of inflorescences.

Phenology: Flowering time from June to October.

Distribution: 2000-3000 m. *Pinus* mix *Rhododendron* forest; Yunnan, Sichuan, Guizhou, Bhutan, Tibet, Kashmir and Sikkim (India), Nepal.

標本檢視詳見表九、十

Note :

本種有過去包含四個變種，然而各模式標本均已遺失而不可考，目前皆為 Hansen 所指定的選模，依據文獻 Hooker (1856) *Balanophora involucrata* var. *rubra* 為雌雄同株之變種因而歸併至 *B. fargesii*，其他變種目前均歸併為 *B. involucrata* 的同物異名。

經本研究觀察及分子譜系分析，本種與川藏蛇菰極為相似且為十分相近之姊妹群，差別在於性別表現不同以及本種通常植株較大。同樣依據兩者類群之性別表現，仍可作為種間區分特徵因此保留此名。





5. *Balanophora tobiracola* Makino, in Bot. Mag. (Tokyo) 24: 290. 1910; Makino & Nemoto, Fl. Jap.; 1054, 1925; Harms, Nat. Pflanzenf. ed. 2. 16b: 332. 1935; Ohwi, Fl. Jap. 402. 1965; Liu & Lai Fl. Taiwan I, 22: 258. 1976; Akuzawa, Wild Flowers of Japan II 13, 1982; Tam, Fl. Reipubl. Popularis Sin. 24: 1988; Xing & Li, Bull. Bot. Res. Harbin. 12 (4): 380. 1992; Huang & Murata, Fl. China 5: 276. 2003; Iwatsuki *et al.* Flora of Japan Vol. Ila: 121, 2007; *Balaneikon tobiracola* (Mak.) Stech., Hong Kong Naturalist, Suppl. 1: 11-12. 1932. TYPE: Kagoshima city, Japan, Nov. 10 or 28, 1910, alt. 480 m, Seigo Yamaguchi s.n. (Lectotype: MAK, photo!)

Heterotypic synonym:

*Balanophora harlandii* Hook. f. var. *spiralis* P. C. Tam, in Bull. Bot. Res. Harbin 4 (2): 115. 1984. TYPE: Lianzhou City, Guangdong, Nov. 21, 1930, S.-P. Ko, 50973. (Holotype: ISBC!)

海桐生蛇菰

*Balanophora wrightii* nom. nud. Makino, in Bot. Mag. (Tokyo) 24: 292, 1910; *ibid.* 25(2): 33. 1911; Makino & Nemoto, Fl. Jap.; 1054, 1925; Yamam., Annual Rep. Taihoku Bot. Gard. 1: 97. 1931; Harms, Nat. Pflanzenf. ed. 2. 16b: 332. 1935. Hansen, Dansk Botanisk. Arkiv: 155. 1972; Hsiao & Huang, Fl. Taiwan 2<sup>nd</sup> 2: 291. 1996; *Balaneikon wrightii* (Makino) Stech., Hong Kong Naturalist, Suppl. 1: 11-12. 1932. (TYPE: K, photo!)

*Balanophora dioica* auct. non. R. Br. ex. Royle: T. Ito, J. Linn. Soc. Bot. 24: 196. 1887.

Plants monoecious. Haustoria creamy yellow, branched, surface scabrous, densely covered with speckles and stellate lenticels; branches subspheroid to flat-spheroid, 1.5-

2.2 cm wide. Bracts 5-10, scattered on axis, oblong-lanceolate, oblong ovate, or broadly ovate, 8-14 × 5-8 mm, scale-like. Floriferous region creamy, 1-5.5 × 0.4-0.8 cm. Inflorescences androgynous, conic, ovoid-ellipsoid, or ovoid, 1.8-4 × 1-2 cm. Male flowers: scattered between spadicles and female flowers, shortly pedicellate, 2-3 mm. Perianth lobes (2-)3, spreading, ovate to subrounded. Synandria subdiscoid; anthers 3, transversely dehiscent. Spadicles claviform or diamond-like, shortly stiped spadicle length/width ca.: 800/340 μm; top surface of spadicle smooth. Female flowers : only on main axis of inflorescences.

Phenology: Flowering time from August to December.

Distribution: 230-750 m. Forests, moist mountain slopes; Guangdong, Taroko national park (Taiwan), Ryukyu Island to Kyusyu (Japan).

標本檢視詳見表九、十

Note :

本種雄花散佈在雌花區之間，易與他種區分，然而其學名使用一直處於混亂狀態，問題在於 Makino 於 1910 年發表 *Balanophora tobiracola* (p.290)時在內文的第三頁(p.292)以 Ito (1887)所發表的未定名蛇菰 (*B. dioica* ?)作為發表依據，然而筆者詳讀該文獻，其實並無針對該蛇菰進行特徵描述，而 Makino (1910)也無形態描述，隔一年 Makino (1911)對於此種以日文簡單描述並無數值測量，所以 Yamamoto (1913)、Tam (1998)均認為 *B. wrightii* 為裸名；在 Ohwi (1965)所編撰之日本植物誌只提及 *Balaneikon tobiracola* 為 *B. tobiracola* 之異名；在 Liu & Lai (1976) 臺灣植物誌第一版以及 Iwatsuki *et al.* (2006)編撰的日本植物誌均使用 *B. tobiracola*，將 *B. wrightii* 視為 *B. tobiracola* 異名。而 Hsiao and Huang (1996)於臺灣植物誌第二版指出 *B. wrightii* 名因為清楚繪出圖片，且依據植物命名法規應為正當發表而使用 *B. wrightii*。在本研究則同意 Yamamoto 與 Tam 處理方式認為 *B. wrightii* 為裸名。

## 6. *Balanophora* sp.



Plants dioecious. Haustoria yellowish, branched, surface scabrous; branches flat spheroid or subglobose, 2.5-5 cm in diam. Axis red, 10 cm. Bracts 6-12, reddish, usually cover on axis, decussate, subopposite, or spiraled, scaly, oblong-ovate, 2.5-4.5 × 1.5-2.5 cm. Male flowers: pedicellate, inserted basally in alveolus, 3-merous. Perianth lobes broadly deltoid. Synandria subdiscoid; anthers 3, transversely dehiscent. Female inflorescence ovoid to ellipsoid. Spadicles obovoid, shortly stiped, spadicle length/width ca.: 470/180 μm; top surface of spadicle have labyrinth-like ridges. Female flowers: only on axis of inflorescences.

Phenology: Flowering time from June to September.

Distribution: 750-3300 m. Forests on shady moist mountain slopes; South China  
標本檢視詳見表九

### Note :

本未定名新種外觀與 *B. mutinoides* 極為相似，除了苞片較為扁平貼伏於花序軸上，花序軸花序區較小成筆頭狀。但是本種的棒形附屬物頂端表面細胞紋飾為迷宮網紋狀以及吸器形態與 *B. fargesii*、*B. involucrata* 相同，而和 *B. mutinoides*、*B. harlandii* 棒形附屬物的頂端表面細胞紋飾為平滑狀不同，目前我們對於本種的樣本取樣不足，不同族群之雌花序形態以及雄花的形態掌握仍非常有限，因此暫未定名。

## 蛇菰亞屬 *Subgenus Balanophora*

*Balanophora subcupularis* Tam, in Fl. Fujian. 1: 602. 1982. TYPE: Yunnan, M.-K.

Li, 592. Oct. 15, 1939. (TYPE: ISBC!)



Misapplied name:

*Balanophora abbreviata* auct. non. Bl.: Xing and Li, Bull. Bot. Res. Harbin. 12(4): 379-381. 1992.

*Balanophora harlandii* auct. non. Hook. f.: Hansen, Nordic Journal of Botany 19(6): 641-642. 1999.

Plants monoecious. Haustoria yellowish brown, unbranched or in a small mass, subglobose, depressed, ca.  $1.5 \times 2.0$  cm, surface with granular warts and scattered yellow stellate lenticels. Floriferous region reddish,  $2-6 \times 0.3-0.5$  cm at anthesis. Bracts 5-8, spirally arranged or rather opposite, broadly ovate,  $0.6-1.2 \times 0.8-1.0$  cm, apex obtuse. Inflorescences ellipsoid,  $0.8-2 \times 0.5-0.8$  cm. Male flowers: basally on androgynous inflorescences, nearly actinomorphic, subtended by variously shaped bract(s). Pedicel ca. 0.8 mm. Perianth lobes (3-)4, elliptic to widely ovate, apex acute or truncate. Synandria subglobose, subsessile ; anthers usually (3-)4. Spadicles subclavate, lollipop-like, apical  $1/2$  ellipsoid, spadicle length/width ca.:  $700/360 \mu\text{m}$  ; top surface of spadicle papillary with labyrinth-like ridges. Female flowers: on axis and lower part of spadicle.

Phenology: Flowering time from September to December.

Distribution: 150-1550 m. Under dense broad-leaved forest. North Thailand, South China, Kyushu (Japan).

標本檢視詳見表九、十.

Note :

本種是較為晚近發表的種類，1992 年曾被 Xing and Li 併為 *B. abbreviata* 之異名，Xing 認為其與 *B. abbreviata* 差別在於 *B. subcupularis* 的花瓣較小並沒有明顯分別，加上 *B. abbreviata* 的分布廣泛，雄花花被片變異很大從 3 到 8 片皆有，據文獻記載 Xing & Li 僅檢視標本並無觀察新鮮樣本，*B. abbreviata* 與本種最關鍵的差別在於其花被片為兩大兩小之兩側對稱花瓣以及花藥縱裂，這些特徵與杯莖蛇菰的輻射對稱花瓣與相同大小的花瓣明顯不同，而 Xing and Li (1992) 不察。1999 年 Hansen 針對東亞地區蛇菰進行整併，*B. subcupularis* 因為雄花多具有 4 數花被片被視為是 *B. harlandii* 的非常態族群而將之歸併。然而此兩種形態差異甚巨，*B. subcupularis* 性別表現為雌雄同株；*B. harlandii* 為雌雄異株。從分子譜系關係來看 (圖 28)，*B. subcupularis* 之近緣種為 *B. fungosa*，而與 *B. abbreviata* 和 *B. harlandii* 的譜系關係相距遠，本種就形態與其他類群可明顯的區分。

## 第捌章、結論

由於蛇菰的形態非常退化，以往研究僅能以巨觀形態作為區分依據，因此本研究藉由觀察細微構造以及分子譜系分析，嘗試以較為客觀的方式處理三藥蛇菰亞屬植物分類問題。首先我們在建構蛇菰屬分子譜系樹時發現，屬於蛇菰亞屬之 *B. abbreviata*、*B. latisepala*、*B. papuana* 與該亞屬之序列差異頗大，若納入三藥蛇菰亞屬一起分析會導致序列無法排序，而蛇菰亞屬分子譜系分析有待後進研究。

*Balanophora harlandii* 的形態在不同族群形態略有差異，經分子譜系分析顯示過往學者所定義之 *B. harlandii* 均為多系群，顯示儘管外觀相似但不同的細微構造以及吸器形態確實能作為種間區分的特徵，本研究目前對於雌雄異株、花被片三數的類群處理為 *B. harlandii* 及 *B. mutinoides* 以及一與 *B. fargesii*、*B. involucrata* 相近的新分類群，然而因為缺乏雄花形態以及更多族群樣本而暫無法定名。

另外 *Balanophora fargesii* 與 *B. involucrata* 在過往有數次的歸併與分離，經過細微形態的形質測量以及分子譜系分析，證實兩分類群確實為十分相近的姊妹群，然而本研究認為性別表現不同仍可作為種間區分特徵，但不進行位階的變動。

經由分子譜系樹以及形態觀察，過去 Hansen 認為雌花僅著生在花序軸屬於三藥蛇菰亞屬的特徵，因 *B. japonica* 於分子譜系樹歸入蛇菰亞屬而該特徵不再為區分亞屬依據，目前本研究僅能以雄花花被數以及花粉孔有無作為區分亞屬的特徵，對於孤雌生殖的類群 (*B. japonica*、*B. nipponica*、*B. yakushimensis*) 尚無法找出其區分亞屬的特徵。

本研究之採樣已包含部分華南地區族群，然而筆者檢視網路分享標註為筆頭蛇菰的圖片，其形態變化非常大，儘管本研究已有初步結果，但不同族群以及寄主樣本仍顯不足，未來我們需更多不同地區族群的樣本進行觀察以及寄主鑑定。

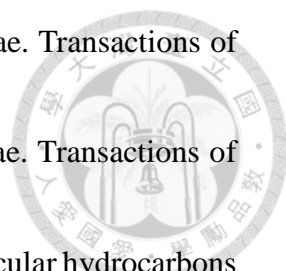
## 玖、參考文獻

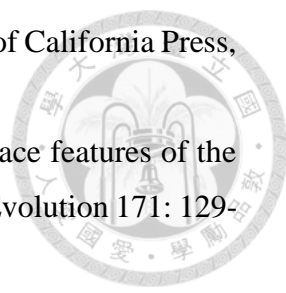


- 張紹云、宋昆生。1998。蛇菰屬的藥用植物資源。中國中醫藥信息雜誌。5(4): 29-29, 31。
- 馮李。2010。縉雲山紅冬蛇菰考察報告。現代農業科技。13: 228, 230。
- 陳吉炎、李聰、王雪芹、趙祖興。2010。蛇菰屬藥用植物的種類與研究進展。時珍國醫國藥。21(8): 2032-2034。
- 米長忠、周衛華、彭英福、袁帶秀、何浩波。2011。湘西產筒鞘蛇菰生態環境及寄主植物初探。湖南中醫藥大學學報。31(11): 38-39。
- Akuzawa, E. 1982. Wild Flowers of Japan II. Edited by Y. Satake, J. Ohwi, S. Kitamura, S. Watari, T. Tominara. 12-13. Henbonsha Ltd., Publishers. Tokyo.
- APG III 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Botanical Journal of the Linnean Society 161: 105–121.
- APG IV 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society 181: 1-20.
- Casana-Giner, V. Gandia-Balaguer, A. and E. Primo-Yufero 1999. Field trial of attractant mixture for dipterous, including the pest *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Dipt., Tephritidae), in Valencia, Spain. Journal of Applied Entomology 123: 47-48.
- Chen, C.-M. 2001. Development of inflorescences of *Balanophora* in Taiwan (Balanophoraceae). Department of Botany, National Chung Hsing University. Master thesis.
- Claridge, A.W. and T. W. May 1994. Mycophagy among Australian mammals. Australian Journal of Ecology 19(3): 251-275
- Conran J. G. and J. Li 2012. A preliminary report of small mammal frugivory on *Balanophora harlandii* (Balanophoraceae). Plant Diversity and Resources 34(5): 466-470.
- Cronquist, A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia University Press 694-695.
- Diels, L. 1933. Two new species of Kwangtung plants. Sunyatsenia 1: 123.
- Doyle, J. J. and J. L. Doyle 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. Phytochemical Bulltin 19(1): 11-15.



- Eberwein, R., D. L. Nickrent and A. Webber 2009. Development and morphology of flowers and inflorescences in *Balanophora papuana* and *B. elongata* (Balanophoraceae). *American Journal of Botany* 96(6): 1055-1067.
- Forster, J. R. & G., 1776. *Characteres generum plantarum*: 1-153, London.
- Gedalovich-Shedletzky, E and J. Kuijt 1990. An Ultrastructural-study of the Tuber strands of *Balanophora* (Balanophoraceae). *Canada Journal of Botany* 68: 1271-1279.
- Goto, R., G. Yamakoshi and T. Matsuzawa 2012. A novel brood-site pollination mutualism?: the root parasite *Thonningia sanguinea* (Balanophoraceae) and an inflorescence-feeding fly in the tropical rainforest of West Africa. *Plant Species Biology* 27: 164-169.
- Govindappa, D. A. and G. R. Shivamurthy 1975. The pollination mechanism in *Balanophora abbreviata* Blume. *Annals of Botany* 39: 977-978.
- Hansen, B. 1972. The genus *Balanophora* J. R. & G. Forster a taxonomic monograph. *Dansk Botanisk. Arkiv*: 1-188.
- Hansen, B. 1999. *Balanophora* species published 1971-1998, mostly from China and Japan. *Nordic Journal of Botany* 19(6): 641-642.
- Harms, H. 1935. Balanophoraceae. *Nat. Pflanzenf. (Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet)* ed. 2 16b: 296-339.
- Hayata, B. 1913. Contribution to the Flora of Formosa. I. *Icones Plantarum Formosanarum* 3: 168-169 pl. 31.
- Hayata, B. 1915. Contribution to the Flora of Formosa. III. *Icones Plantarum Formosanarum* 5: 198.
- Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball and J. R. deWaard 2003. Biological identification through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society, Biological Science Series B*. 270: 313-321.
- Heide-Jorgensen, H. S. *Parasitic flowering plants*. Leiden, Brill.
- Hemsley, W. B. 1894. An enumeration of all the plant known from China proper, Formosa, Hainan, Corea, the Luchu Archipelago, and the island of Hong Kong, together with their distribution and synonymy. *Journal of the Linnean Society, Botany*. 26: 410 411

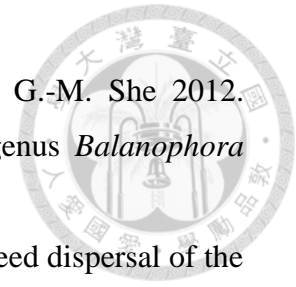
- 
- Hooker, J. D. 1856. On the structure and affinities of Balanophoreae. Transactions of the Linnean Society of London 22: 1-68.
- Hooker, J. D. 1859. On the structure and affinities of Balanophoreae. Transactions of the Linnean Society of London 22: 415-427.
- Howard, R. W., L. L. Jackson, H. Banse and M. W. Blows 2003. Cuticular hydrocarbons of *Drosophila birchii* and *D. serrata* : identification and role in mate choice in *D. serrata*. Journal of Chemical Ecology 29: 961-976.
- Hsiao, S.-C., J. D. Mauseth and C.-I. Peng 1995. Composite bundles, the host-parasite interface in the holoparasitic angiosperms *Langsdorffia* and *Balanophora* (Balanophoraceae). American Journal of Botany 82: 81-91
- Hsiao, S.-F., and T.-C. Huang 1996 Balanophoraceae. In: Huang, T.-C. et al. (eds.), Flora of Taiwan, 2nd ed. 2: 287-293. Editorial Committee, Dept. Bot., NTU, Taipei,
- Hsieh, Y.-C. 2013. Phylogenetic relationships and associated hosts of *Balanophora laxiflora* (Balanophoraceae) and allied taxa. Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Taiwan University. Master thesis.
- Huang, S.-M. and J. Murata 2003. Flora of China 5: 272-276.
- Huelsenbeck, J. P. and F. Ronquist 2001. MRBAYES : Bayesian inference of phylogeny. Bioinformatics 17: 754-755.
- Ikuse, M. 1995. General list of pollen grains in Japan. The Journal of Japanese Botany 30: 45-55.
- Ito, T. 1887. On a species of *Balanophora* new to the Japanese flora. Journal of the Linnean Society, Botany 24: 193-197.
- Iwatsuki, K., D. E. Boufford, H. Ohba 2006. Flora of Japan Vol. Ila. Kodansha Ltd., Tokyo.
- Janzen, D. H. 1979. How to be a fig. Annual review of ecology and systematics 10: 13-51
- Kato, M., A. Takimura and A. Kawakita 2003. An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). Proceedings of the National Academy of Sciences 100(9): 5264-5267.
- Kawakita, A. and M. Kato 2002. Floral biology and unique pollination system of root holoparasites *Balanophora kuroiwai* and *B. tobiracola* (Balanophoraceae). America Journal of Botany 89: 1164-1170.

- 
- Kuijt, J. 1969. *The Biology of Parasitic Flowering Plant*. University of California Press, Berkeley, California.
- Kuijt, J. and W.-X. Dong 1990. The systematic significance of surface features of the *Balanophora* tuber (Balanophoraceae). *Plant Systematics and Evolution* 171: 129-134.
- Kumar, S., G. Stecher and K. Tamura 2015. MEGA7 : Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33 (7): 1870-1874.
- Leveille, H. 1906. *Novitates sinenses. Repertorium novarum specierum regni vegetabilis* 2: 113-115.
- Liu, T.-S. and M.-J. Lai 1976. Balanophoraceae. In: Li, W.-L. et al. (eds.), *Flora of Taiwan*, 1st ed. 2: 254-258. Editorial Committee, Dept. Bot., NTU, Taipei, Taiwan.
- Mas, F. and J.-M. Jallon 2005. Sexual isolation and cuticular hydrocarbon differences between *Drosophila santomea* and *Drosophila yakuba*. *Journal of Chemical Ecology*. 31: 2747-2752.
- Masamune, G. 1933. Beitrage zur Kenntnis der Flore von Sudjapan. *Transactions of the Natural History Society of Formosa* 23 : 204-210.
- Makino, T. 1902. *Observations on the Flora of Japan*. The Botanical Magazine, Tokyo. 16: 210-128.
- Makino, T. 1909. *Observations on the Flora of Japan (cont.)*. The Botanical Magazine, Tokyo. 23: 59-75.
- Makino, T. 1910. *Observations on the Flora of Japan (cont.)*. The Botanical Magazine, Tokyo 24: 290-292.
- Makino, T. 1911. さいれつちとにもち(新稱). The Botanical Magazine, Tokyo 25: 33.
- Makino, T. and K. Nemoto 1925. *Nippon-Shokubutsu-Soran (Flora of Japan) with Descriptions of Every Plant Phanerograms and Higher Cryptogams Indigenous to, Introduced into and Cultivated in the Empire of Japan Kabafuto, Hokkaido, Honshu, Shikoku, Kiushiu, Riukiu and Taiwan*. Tokyo, 1<sup>st</sup> ed. 1054.
- Murata J. 1990. Agamic species of *Balanophora* in Japan. *Memoirs of the National Science Museum*. 23: 43-50.
- Ohwi, J. 1965. *Flora of Japan*. Revised edition 1-1560. Tokyo.

- Pellmyr, O. 2003. Yuccas, yucca moths, and coevolution: a review. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90: 35-55.
- Qing, Y.-Y. 1996. A new species of *Balanophora* from Yunnan. *Journal of Tropical and subtropical Botany* 4(2): 12-13
- Schot, A. M. 1994. A revision of *Callerya* Endl. (including *Padbruggea* and *Whitfordiodendron*) (Papilionaceae: Millettieae). *Blumea* 39: 1-40.
- Stechell, W. A. 1932. *Balanophora harlandii* (Hook. f.) van Tiegh. of the Hong Kong region and its relatives. *Hong Kong Naturalist. Suppl.* 1: 1-14.
- Sharma, N. 2015. A restricted distribution of rare and endangered *Balanophora involucrata* Hook. f. and Thompson in Jammu and Kashmir, India. *Indian Forester*, 141(5): 583-584.
- Su, H.-J., J. Murata, and J.-M. Hu 2012. Morphology and phylogenetics of two holoparasitic plants, *Balanophora japonica* and *Balanophora yakushimensis* (Balanophoraceae), and their hosts in Taiwan and Japan. *Journal of Plant Research* 125: 317–326.
- Su, H.-J., J.-M. Hu, F. E. Anderson, P. D. Joshua and D. L. Nickrent 2015. Phylogenetic relationships of Santalales with insights into the origins of holoparasitic Balanophoraceae. *Taxon* 64(3): 491–506
- Valeton, T. *Balanophora Kawakamii* Val. 1913. *Icones Bogoriense* 4(3): 169-170.
- Takhtadjan, A. L. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Tam, P.-C. 1988. Balanophoraceae. H.-S. Kiu, & Y.-R. Ling, eds., *Flora Republicae Popularis Sinicae* 24: 250-268.
- Tam, P.-C. and D. Fang 1984. New material of Chinese *Balanophora*. *Bulletin of Botanical Research* 4(2): 112-115.
- Tieghem, P. V. 1896. Sur l'organisation florale des Balanophoracees et sur la place de cette famille dans la sous-classe des Dicotyledones Involees ou Loranthinees. *Bulletin de la Société botanique de France (=Bull. Soc. Bot. France)* 43: 295-310.
- Tieghem, P. V. 1907. Sur les Involees. *Annales des sciences naturelles. Botanique* 9. 6: 125-260.
- Tieghem, P. V. 1909. Balanophoraceae novae vel generice a Ph. Van Tieghem commutatae. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis. Centralblatt für Sammlung und Veröffentlichung von Einzeldiagnosen neuer Pflanzen*. Berlin

(=Repert. Spec. Nov. Regni. Veg.) 9. 6: 125-260.

- Wang, X.-H. Z.-Z. Liu, W.-L. Qiao, R.-Y. Cheng, B. Liu and G.-M. She 2012. Phytochemicals and biological studies of plants from the genus *Balanophora* Chemistry Central Journal 6: 79-87.
- Wong, L.-Y. Edgar 2014. Floral biology, pollination ecology and seed dispersal of the root holoparasite, *Balanophora harlandii*. The school of Biological Sciences, The University of Hong Kong, Bachelor Thesis.
- Yamamoto, Y. 1931. Synopsis Specierum Generis Balanophorae in Japonia et Formosa Sponte Crescentium. Annual report of the Taihoku botanic garden, Faculty of Science and Agriculture, Taihoku Imperial Univeristy, Formosa, Japan 1: 94-95.
- Yamamoto, Y. 1932. Synopsis Specierum Generis Balanophorae in Japonia et Formosa Sponte Crescentium. Annual report of the Taihoku botanic garden, Faculty of Science and Agriculture, Taihoku Imperial Univeristy, Formosa, Japan 2: 48.
- Yamamoto, Y. 1933. Observationses ad floram formsanam. Journal of the Society of Tropical Agriculture Formosa 5(3): 346-356.
- Yu, J., J.-H. Xue, S.-L. Zhou 2011. New universal *matK* primers for DNA barcoding angiosperms. Journal of Systematics and Evolution 49(3): 176–181.
- Xing, F.-W. and Ze-X. Li 1992. A revision of the *Balanophora* (Balanophoraceae) from China. Bulletin of Botanical Research 12(4): 379-381.



附錄一、杯莖蛇菰 (*Balanophora subcupularis*)雄花被片數統計

證據標本	花序	花被片數				雄花數量
		2	3	4	5	
STG154	1	0	7	8	0	15
	2	0	11	8	0	19
	3	1	6	7	0	14
	4	3	8	16	0	27
	5	0	5	9	0	14
	6	1	1	12	2	16
	7	0	6	5	0	11
	8	2	5	7	0	14
	9	2	3	6	1	12
	10	0	4	4	1	9
STG155-7	1	1	5	4	0	10
	2	0	1	8	1	10
STG163-7	1	1	5	7	0	13
	2	2	4	11	2	19
	3	2	6	11	1	20
STG168-8	1	2	7	4	1	14
	2	1	7	8	2	18
	3	0	5	4	1	10
	4	1	4	8	0	13
	5	5	6	7	0	18
	6	0	3	6	1	10
共計	21	24	109	160	13	306
比例		8%	36%	52%	4%	
平均±標準差						14.57±4.3



## 附錄二、蛇菰上拜訪昆蟲 (花粉及果實傳播)

本研究在採集過程曾看見熊蜂拜訪臺灣產 *B. mutinoides*，但很可惜未影像記錄到。我們在 2014 年 12 月 15 日觀察到花蓮太魯閣 *B. tobiracola* 族群上爬滿了螞蟻 (附錄二、圖 1)，同 Kawakita and Kato (2012) 之紀錄。

2014 年 7 月 27 日至雲南大理蒼山進行採集，發現到類似 *B. harlandii* 但經本研究為一未定名蛇菰花序被啃食的痕跡 (附錄二、圖 2)，推測可能是小型齧齒類動物所為。同年 12 月 15 日發現臺灣花蓮產 *B. tobiracola* 花序被啃食 (附錄二、圖 3)，並且在一旁發現動物的排遺 (附錄二、圖 4)，經鑑定為臺灣野山羊 (*Naemorhedus swinhoei*)，這是首次報導中型哺乳類取食蛇菰的情形。蛇菰的果實十分細小，有可能會沾附動物臉部藉以傳播，另外蛇菰的花序與菇類相似，被認為可以吸引取食真菌的齧齒類動物，而這些真菌的孢子可由其糞便散佈 (Claridge and May, 1994)，就上述紀錄蛇菰有可能藉此傳播果實，但蛇菰的果實經過消化後是否還能萌芽還待未來研究。



圖 1、臺灣花蓮太魯閣 *B. tobiracola* 的花序上佈滿螞蟻。



圖 2、未定名蛇菰 (*Balanophora* sp.)在雲南大理蒼山被啃食的情形。





圖 3、*B. tobiracola* 在臺灣花蓮太魯閣被啃食的情形。



圖 4、臺灣花蓮太魯閣產 *B. tobiracola* 附近的臺灣野山羊排遺。