

台灣芒屬植物 生態與演化

周昌弘*、黃生***、陳淑華**、
郭長生****、蔣鎮宇****、江友中*

* 中央研究院植物研究所

** 台灣大學植物學系

*** 台灣師範大學生物學系

**** 成功大學生物學系

一、前言

台灣高山峻嶺占全島面積三分之二，山地的植物歧異度大，且擁有不同的植物社會。其中，草原植物遍布全省及離島地區，從平原到高山，從濱海到內陸，從農耕地到土壤貧瘠地，從一般的土壤到重金屬含量高者，可以說，芒草無處不生，無處不在。如此強有力的適應能力孕育出許多不同的生態型，甚至演化出不同的種。早期植物分類學家將台灣的芒草分為數種和數變種，即：中國芒 (*Miscanthus sinensis*)、台灣芒 (*M. sinensis* var. *formosanus*)、五節芒 (*M. floridulus*)、白背芒 (*M. sinensis* var. *glaber*)、黃金芒 (*M. flavidus*)、八丈芒 (*M. condensatus*) 及高山芒 (*M. transmorrissonensis*) (許建昌, 1975)。其中，前六者分布在低於二千四百公尺地區，高山芒則分布在高於三千公尺山區。芒草是台灣的固有植物，其高的繁殖力及適應力對台灣的水土保持及畜牧生產(水牛喜吃芒草)有相當大的貢獻。而高山芒草原亦形成特殊的

自然景觀。

台灣芒草的族群分布既然相當廣，必有其存在的基本價值與意義。昔日，芒草有極高的經濟價值，不但可做為柴火，茅草房子，掃把，及纖維材料。今日，芒屬植物在日本及德國被用來做為纖維造紙及畜牧的飼料作物，台灣許多農戶則善用芒草為防風林或做為牧草之來源 (Lee, 1995)。未來，芒草將更為重要，因為它具抗旱、抗寒、耐高鹽分及重金屬之能力 (許福星, 1985, 1986, 1988, 1989; Hsu and Chou, 1992)。有朝一日，台灣西部嘉南平原或因水資源不足，且因超抽地下水的結果而造成鹽水滲入地下水層時，嘉南平原的稻作或蔬菜便要以高鹽分的地下水來灌溉了。是時，抗鹽分的作物基因 (Breckle, 1991; Levitt, 1972; Paliouris and Hutchinson, 1991; Symeonides *et al.*, 1985; Wu *et al.*, 1996) 恐怕要從芒屬植物去找。將來，若能將抗鹽分、抗旱、抗寒、耐重金屬 (Wu *et al.*, 1975) 的基因轉殖到栽培作物，則台灣農作物之生產才會有曙光。此基礎研究的結果必能提供未來作物改良品種的依據。而研究芒草的親緣關係、種化機制及演化路徑正是提供未來學術及應用的基本資料。其重要性不待贅言。為達此學術應用的目的，芒草的基礎研究刻不容緩。

台灣的芒屬植物在本島不論在生態演替 (Chou, 1989; Chou and Chang, 1988; Chou and Lee, 1991) 及物種演化上 (Chou and Chang, 1990; Chou and Ueng, 1991) 都扮演著重要的角色，其多型性的外部形態造成了傳統分類上的研究困難，根據最近的分類處理

(Lee, 1995)，台灣產的芒屬植物至少包括三個物種 (species)，亦即五節芒 (*M. flridulus*)、八丈芒 (*M. condensatus*) 及中國芒 (*M. sinensis*)，其中尤以中國芒的歧異度最為繁複，其涵蓋分布於台灣中部以北近郊的白背芒 (*M. sinensis var. glaber*)、中海拔山地的台灣芒 (*M. sinensis var. formosanum*) 及高山地區海拔二千六百公尺以上的高山芒 (*M. sinensis var. transmorrisonensis*)。這些變種複合體 (variety complex) 構成了台灣生態體系中最優勢的草原物種；因此，為適應不同的生態環境，適應機制當然不同，經演化的過程，芒草已由可能的一原種分化成多種而形成目前複雜的族群。其基因的流傳，遺傳的異質度，外部形態的變化，花粉的形態，乃至遺傳物質核酸序列的改變，在在顯示，芒草物種親緣關係及種化機制未明。近年來，以異構酵素對台灣芒草植物進行親緣研究 (Chou and Ueng, 1991)，提出芒草親緣關係及進化的假設路徑，但進一步深入研究時，卻發現台灣芒草之變異及種化現象至為複雜，而必須從各種不同層面及方法來探究始能釐清。因此，必須從外部形態、花粉形態、植物解剖、遺傳物質 DNA 序列變化，以及基因流傳等觀點及綜合各方面所提供的資料加以整合，才能完全了解芒草植物之進化或親緣關係。簡言之，由於芒屬植物複雜的演化歷史及多型變化的外部形態，重建種間及變種間親緣為最基本及首要工作。

二、國內外研究情況

過去，歐美日學者從事牧草或雜

草生態學研究者不乏其人，最著名學者如英國 Bradshaw 教授，美國 Billings 及 Mooney (1968) 等，他們對高山植被及生理生態均有詳盡研究。日人 Matumura 等 (1983)、Mauseth (1988)、Numata 及 Ueki 等教授對芒草 (中國芒) 及野生雜草素有研究。近年來，歐美植物學家對亞洲特有之植物漸重視，並看重芒草之經濟潛力。譬如德國一生技公司 (Tinplant) 已開始從芒草的選種及育種研究，並大量栽培繁殖以期為將來供應紙漿纖維的來源，該公司已完成對巨型芒草之細胞及形態分類研究 (Greef *et al.*, 1997)，以及對芒草變種同功酵素之鑑定，並從事育種之工作。最近出現於 WWW 網路上，由 Wim Huismon 教授所領導的研究群，丹麥移入此一起源於亞洲的 C4 禾草—巨型芒草 (*M. giganteus*)，利用無性繁殖及生物技術大量種植此一多用途的物種，開發為建材、燃料、紙張及包裝材料等商業用途。Bullard (1996) 更提及芒屬植物在未來農藝上作為穀物之用途。

然而，國內從事牧草的基礎研究學者不多，過去只有王啟柱教授及台灣省畜產試驗所的同仁。渠等研究著重於栽培及管理，但對於生理生態的研究闕如。自一九八二年後開始漸有系統的研究。前十年的研究計畫著重於栽培牧草及自生長於低海拔牧草 (五節芒) 之生理生化研究，並有很大的成果 (Chou and Chung, 1974; Chou *et al.*, 1987, Chou and Chang, 1988; Chou and Chang, 1990; Chou *et al.*, 1991; Chou and Lee, 1991)。譬如，翁仁憲教授研究環境因子對五節芒 (*M. flridulus*) 光

合作用的影響，了解芒屬植物在20℃以下，其光合成能低於其他C4型牧草；許福星教授針對環境因子對本省幾種野生牧草種子之發芽及種子生理而發現芒屬植物對溫度之適應相當廣，對光則較為敏感。王永琴教授針對牧草光合成之物質累積深入探討而有相當重要的發現。周昌弘近十年來著重於野生牧草的分布，及其生態種形成機制之探討；在全省的一百多個芒草族群中，發現芒草的遺傳異質度高，其形成的生態種多，在不同的生長棲地如不同海拔高度，污染或鹽分地等均構成不同之群叢，研究結果中發現芒草在海拔一千至二千五百公尺中有三個顯著的生態型，在海拔二千四百公尺以上芒草族群則為高山芒 (*M. transmorrisonensis*) (Chou, 1989; Chou and Chang, 1988)。

高山芒為本省高山草原中的優勢種，其優勢機制已漸被了解 (Chou and Lee, 1991)，但高山芒在高山草原生態系所扮演的角色並不清楚。高山草原的歧異度 (diversity)、穩定性 (stability)、均質度 (homogeneity)、生產力 (productivity)，及抗拒外來種入侵的能力 (resistance to the invasion of foreign species) 等機制均逐步了解中。王忠魁教授雖指出台灣高山草原已可視為亞極峰植物 (subclimax vegetation)，但實際上，王氏尚缺有力證據予以證明。為此，周昌弘依生化生態學的研究方法進行相關研究，以了解高山草原植物的歧異度、均質度、穩定性，及抗拒外來種入侵的能力 (Chou, 1993 未發表)。

由過去的研究中發現台灣芒屬植

物之遺傳變異太大。前人的鑑定可能有差錯，根據李瑞宗 (1995) 博士論文指出，過去台灣標本館所收藏的標本五節芒可能有誤，若依花期來鑑別，則北部的五節芒可能是中國芒或白背芒。因此，運用分子地理親緣、分類、遺傳、形態及解剖學將芒草分類單位間的相互位階進行釐清為迫切必須完成的工作，以使接續進行的生理、生化、作物改良以至於基因工程的研究得以順利進行。

三、計畫概要

台灣芒屬植物之分布相當廣泛，種間歧異度甚大，其歧異度形成之機制仍未完全清楚，尤其演化的機制更為複雜。本研究延攬不同學門領域同仁加入，以深入探討。第一期三年計畫 (自八十七年度迄八十九年度) 共五子計畫，分別為分類、遺傳、形態、分子親緣及解剖學等不同的角度進行探討。茲分述各子計畫主題及內容：

1. 台灣芒屬植物之分子生態與演化 (周昌弘)

利用細胞核 (nuclear) DNA 及葉綠體 DNA 之基因分子序列為證據，針對台灣產之芒屬植物 (*Miscanthus*) 物種重建其親緣歷史；自台灣本島及蘭嶼、綠島所採之芒屬植物新鮮材料，分離出細胞核 DNA 及葉綠體 DNA (Doyle and Doyle, 1988)，以聚合酵素反應 (PCR) 產生之分子片斷進行分子序列以及其他分子技術，利用親緣重建軟體 (PAUP, MEGA 等) 及生物統計技術提出最可信賴之親緣假說，提供其他族群及形態發生演化研究之基礎，配合另一子題之地質及地下孢粉

證據，探討芒屬植物在台灣種化與地質歷史事件(如冰河撤退)之相關，並從生態的角度進一步了解芒屬植物入侵之適應機制，結合形態發生(另一子題)之解剖證據，提出C3、C4植物生理適應在物種演化上扮演之角色。

2. 台灣芒屬植物花粉之研究(陳淑華)

芒屬為禾本科植物，多為風媒花，其花粉大量飄浮於空中，而能沉積於地表進而形成地下花粉。在地下花粉鑑定中，對於芒屬花粉與其他禾本科栽植種類或野生禾草不易區分，在國內尚未有具體之研究成果。本子題擬研究本國芒屬之花粉，以穿透式及掃描式電子顯微鏡觀察其內外部構造，並加以和其他禾本科植物花粉區別，以做為研究地下花粉中芒屬植物在台灣草原擴展趨勢之先驅資料。此外，並擬以等電聚焦電泳法(isoelectric focusing, IEF)和高效能液相層析法(high performance liquid chromatography, HPLC)分離花粉蛋白質(Chen, 1991)，比較其異同。

3. 台灣芒屬植物之族群遺傳與演化(黃生)

物種之族群遺傳結構將構成演化之內在重要的因子之一(Futuyma, 1986; Hartl, 1981)，加上外在之天擇壓力，將決定物種演化的方向；利用同功酵素(isozyme)及隨機擴增多型DNA(random amplified polymorphic DNA, RAPD)指紋技術研究台灣產之芒屬植物族群內及族群間之遺傳變異，了解其遺傳結構以及族群間之基因流轉(gene flow)，並測試地理隔離(isolation by distance)之假說，如分布

於台灣高山草原之高山芒(*M. sinensis* var. *transmorrisonensis*)，其生態島嶼(即每一獨立之山頭)所造成之隔離效應。

4. 台灣芒屬植物之形態發育與種化(郭長生)

台灣芒屬植物根據Chou *et al.*, (1996)之分子系統研究，多數物種正處於種化階段，提供了形態發生在種化研究上極佳之素材。本研究將針對各複合族群內及族群間之特徵，包含與生殖有關花之發育及結構，及營養構造，如毛(trichome)，葉背突起(papillae)等，藉由光學及電子顯微鏡研究其形態發生序列，並比較各物種之異時性，提供對本島物種形態演化上之了解。

5. 台灣芒屬植物之種化與分子演化(蔣鎮宇)

根據最近的分子系統研究(Chou *et al.*, 1996)，台灣芒屬植物，尤其是中國芒複合群(*M. sinensis* complex)的起源可溯及最後一次的冰河撤退，中國芒(*M. sinensis* var. *sinensis*)在本島分別向高海拔及中低海拔地區的輻射適應；根據已知的分子證據，高山芒(*M. sinensis* var. *transmorrisonensis*)與其他的近緣變種已具有較顯著的隔離歷史，而中海拔的台灣芒(*M. sinensis* var. *formosana*)及低海拔的白背芒(*M. sinensis* var. *glaber*)則仍有時而發生的基因流轉(gene flow)。形態分類上，上述三分類群仍被置於同一種的範圍，然而分子證據顯示三者可能因為天擇壓力的不同處於不同的種化階段，此一複合群因此提供了物種在本島近代演化的模式，更進一步的分子

證據將有助於物種種化機制的了解 (Otte and Endler, 1989)。利用不同的分子標記 (Avice, 1994) 針對不同海拔梯度之中國芒複合種的族群進行遺傳結構研究，分析不同變種間及變種內之基因流轉，亦即對生殖隔離程度的了解。

上述計畫為期三年，其涵蓋地區包括台灣本島、離島、中國大陸、韓國、日本、東南亞以及太平洋邊緣地區之台灣芒屬植物，以比較其種間及族群之生態及進化之關係。在完全了解其遺傳及演化後，進而能提供種源以為將來做為具高經濟價值的作物。

四、研究成果

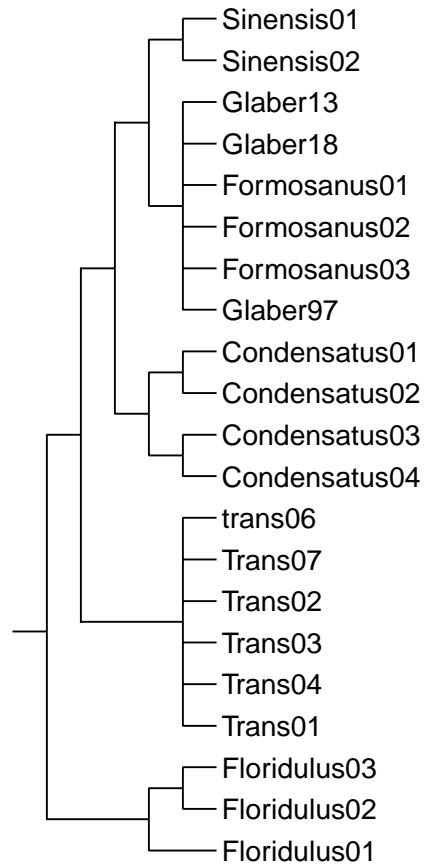
以下摘要簡述本研究二年來的研究成果，詳細結果請參考發表的論文或子計畫主持人的個別研究報告。

1. 台灣芒屬植物之分子生態與演化

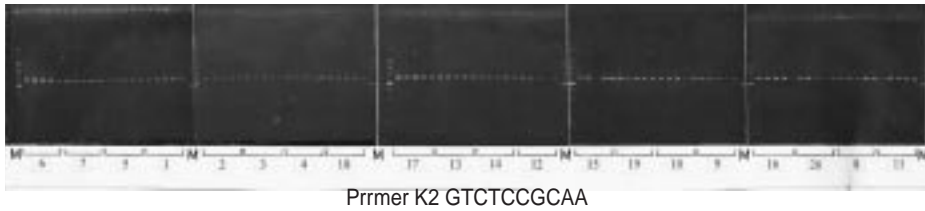
本子題利用分子序列技術序列出細胞核核糖體 DNA 的轉錄間係空隔 (internal transcribed spacer region)，以分歧分類學的原理重建臺灣芒屬植物的物種親緣 (Chou *et al.*, 1996)，結果顯示台灣地區的中國芒的複合種群呈現為單系群的親緣樹 (圖一)，由分歧分類學的 Bootstrap 方法分析之結果百分之百支持上述單系群理論，在由其親緣樹內的分析，顯示中國芒的複合種群在本島的演化歷史中至少有兩次以上的入侵，其中尤以高山芒的種化與最後一次冰河撤退有密切關係；另外，台灣芒與白背芒雖有海拔上不同分布之趨勢，由所得的分子證據了解二變種彼此間仍有基因流轉，演化命運上尚未獨立，種化未成功 (Chou *et*

al., 1998)；五節芒在親緣樹分析上，與中國芒的複合種群為分離的外群。

八丈芒為分布於太平洋島弧之島嶼分布種，台灣的綠島、蘭嶼與台東知本以南為此種的分布南界，本子題利用隨機擴增多型 DNA 的技術應用於蘭嶼與綠島的八丈芒族群研究，結果顯示這兩個幾近本種南限分布的族群，在所選取的一百個樣本間，無論在族群內或族群間，經過四十個引子的 RAPD 檢測，無任何變異發生 (圖二)，此一不尋常的現象推論此二島嶼族群緣自共同祖先，並藉由無性之孤雌生殖擴大族群個體數，因此使用此



圖一 台灣六種芒屬植物依據細胞核核糖體 DNA 的轉錄間係空隔之 DNA 序列分析，使用 PAUP 電腦軟體內之 Bootstrap 方法進行分析，所得之親緣演化樹狀圖



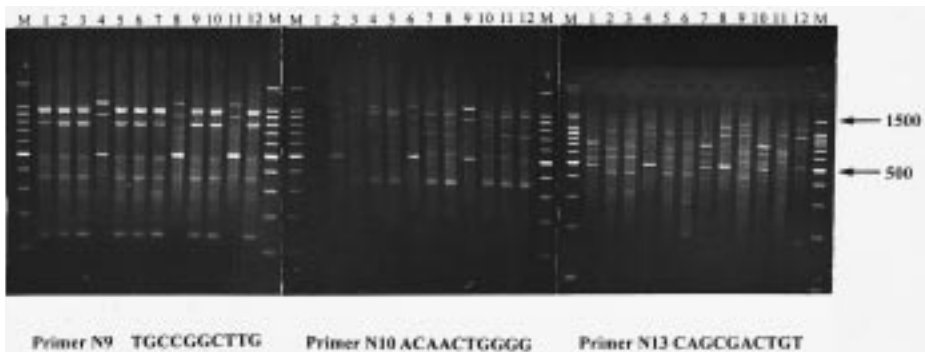
圖二 八丈芒一百個體樣本使用引子K2之隨機多型性DNA片段圖譜。

最靈敏的分子族群親緣技術皆無法將此建構出其中的差異(Chou *et al.*, 1999)；為了比對，我們再次利用聚合酶連鎖反應為基礎的隨機擴增多型性DNA分子指紋技術，對生長於台灣嘉義二十號公路觸口附近的白背芒族群十二個個體進行分析，結果發現相當高歧異度之遺傳差異(圖三)；根據過往細胞學的證據，專性的無配繁殖推測為造成族群間無遺傳變異的原因；相對地，其近緣變種白背芒則屬向外的彼此雜交，根據其變異之分布，推論以花粉遺傳之效應為造成族群內多起源的主要原因。

2. 台灣芒屬植物花粉之研究

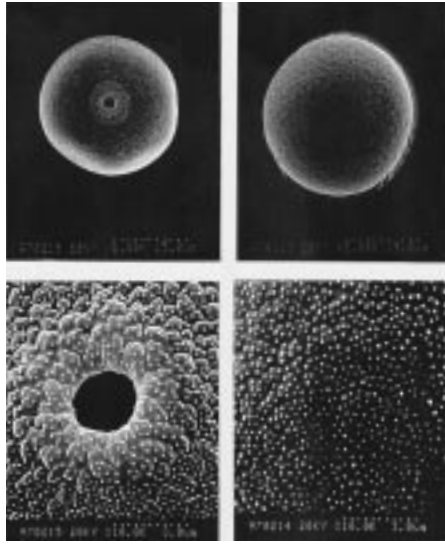
本子題計畫以花粉為材料，對台灣芒屬植物的親緣關係和演化路徑進行研究。第一年採集台灣已知芒屬植物現生花粉，以光學顯微鏡和掃描式電子顯微鏡觀察花粉的形態、大小、花粉壁和萌芽口的構造，並以高效能

液相層析法區別不同種花粉內之蛋白質，發現種間確實在蛋白質特性上有顯著差異，證實種間可以用蛋白質予以區分。所採集芒屬植物現生花粉，研究不同種類和不同族群花粉的存活力，並以光學顯微鏡、掃描式和穿透式電子顯微鏡觀察花粉的形態、大小、花粉壁和萌芽口的構造等特徵，加以和其他優勢禾本科植物的花粉區別，以作為未來用地下化石花粉來分析台灣草原群落消長之先驅資料。由掃描式電子顯微鏡所觀察的花粉外壁細微構造發現，八丈芒和白背芒的花粉外壁皆有具著生小刺狀突起的島形構造，而高山芒的花粉外壁則僅為分散的小刺狀突起，而無島形構造(圖四)。另一方面，由光學顯微鏡下所測量的芒屬花粉的大小，可分為兩群，八丈芒和白背芒皆介於30和50 μm 之間，而高山芒則介於40和90 μm 之間(圖五)。

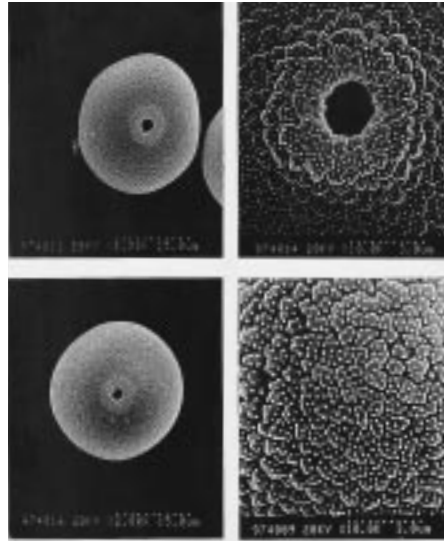


圖三 白背芒隨機多型性DNA片段圖譜。

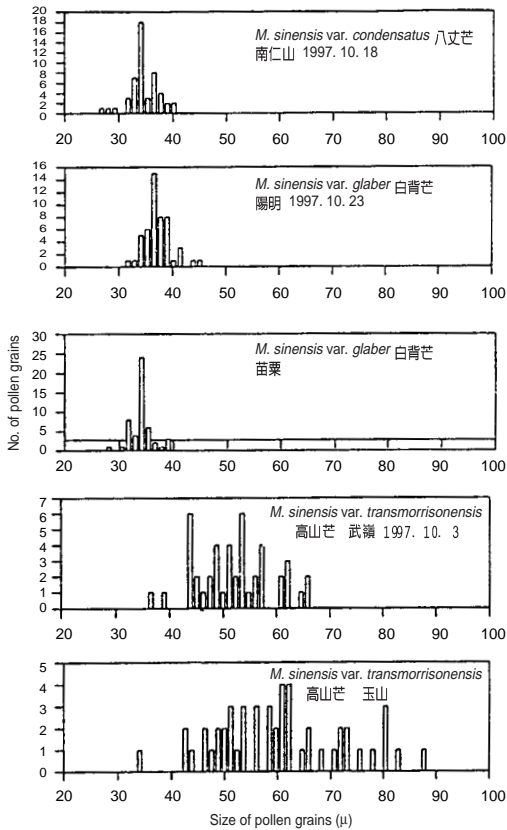
Miscanthus sinensis var. *transmorrisonensis* 高山芒
武嶺, 1997. 10. 3



Miscanthus sinensis var. *condensatus* 八丈芒
南仁山, 1997. 10. 18

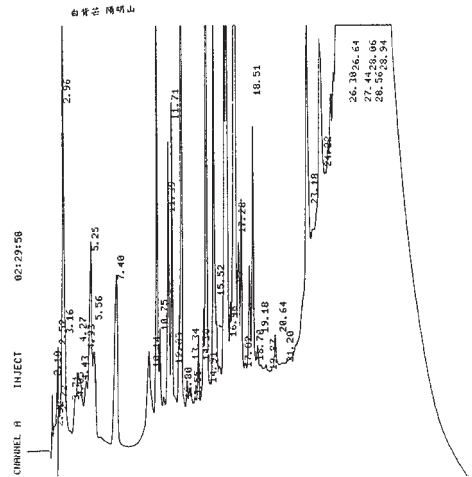


圖四 芒屬花粉的微細構造。左圖為高山芒，右圖為八丈芒。



圖五 芒屬花粉大小之變異。

由HPLC分離芒草花粉的蛋白質，至少有三十個可鑑別的高峰（圖



圖六 芒屬花粉蛋白質使用高效能液相層析儀所得到的分析圖譜。

六)，且每一種類的花粉蛋白質在質和量上亦有區別。將來等所有的種類採集齊全，將分析每一種類的蛋白質組成，求其相似度，並探討它們的親緣關係。

3. 台灣芒屬植物之族群遺傳與演化

本子題第一年針對高山芒 (*M. sinensis* var. *transmorrisonensis*) 進行族

群遺傳與演化之探討，高山芒是台灣的特有物種，分布在台灣中高海拔三千公尺以上的山區，為高山草原的主要組成之一。一般認為它是靠風力傳播的物種，但該物種的遺傳變異及族群分化至今尚未明瞭；利用同功酵素方法檢測高山芒的族群變異度及其遺傳結構。族群樣本共得自合歡山、雪山、大雪山、南湖大山、玉山、關山、關山嶺、塔關山等八個族群。總共分析九種同功酵素，判讀十六個基因座，其中具多型性的基因座有十二個。各族群的平均多型性基因座百分比為五十六·三，各基因座上的平均對偶基因數接近二個，各族群的異合度 (H_E) 平均值為0.21，而異合度觀察值 (H_o) 平均為0.17，這些數值顯示高山芒的族群遺傳變異度豐富。此外，計算遺傳變異的分布情形，可發現高山芒的遺傳變異度僅有百分之十是存在於族群間 ($G_{st} = 0.10$)，百分之九十存在於族群內，基因流傳尚屬通暢，另外，高山芒各族群之間遺傳相似度平均值為0·九七，這表示高山芒的族群間略有遺傳分化。整體而言，高山芒所表現的遺傳結構符合一般風媒物種的特性。

第二年進行白背芒族群遺傳變異度分析，在族群的異質結合度上(表一)，各族群樣本之異合度期望值 (H_E) 平均為0.1459，其中草嶺最高 ($H_E=0.298$)，南橫最低 ($H_E=0.097$)。各族群之異合度觀察值平均為0.0999，草嶺最高 ($H_o=0.157$)，南橫最低 ($H_o=0.045$)。多型性基因座的百分比在各族群的平均值為百分之五十，其中以草嶺、臥龍街最高 ($P=73.3\%$)，

東眼山最低 ($P=33.3\%$)。各基因座上的平均對偶基因個數 (A) 為1.96，各基因座上之平均有效對偶基因個數 (A_E) 平均為1.214，整體而言，白背芒族群中遺傳變異度以草嶺最高；在異合度觀察值偏離哈溫理論值的評估上，十個族群的 F_{is} (近親交配係數) 平均值為0.4133 (表二)，表示整體而言，白背芒各個族群內的異合度觀察值較哈溫理論值低。而代表整個大族群異合度觀察值偏離哈溫理論值的程度之 F_{it} 值的平均為0.5059，明顯較 F_{is} 值高，顯示將所有族群合起來視為一個大族群運算時，有同型合子比例上升的現象，亦即白背芒的族群遺傳結構可能受到華倫得效應 (Wahlund effect) 的影響，故推測台灣地區白背芒族群彼此的異質性高。在各族群多型性基因座的異合度觀察值與哈溫理論值的八十五組卡方分析測試中，共四十八組 (56%) 與理論值有顯著差異 ($p < 0.05$)，顯示白背芒的族群內可能受了不同因素 (突變、天擇、基因流傳、基因漂變或非逢機配對等) 的影響而偏離理論值。

4. 台灣芒屬植物之形態發育與種化

台灣芒屬植物現正處於種化階段，本子題第一年擬根據台灣芒屬植物植株外觀、葉部微細特徵包括：葉橫切面型 (TS)、表面型 (ET)、乳狀突特性 (Pa)、副細胞型 (SC)、二細胞微毛長 (BC)、葉墊狀毛長 (C)、穎之脈數 (GN)、芒之有無 (Aw)、葉寬 (LW) 及花序主軸長 (Inf) 等，以及花部形態，測量 (使用 NIH Image 電腦影像分析軟體量測) 及觀察各部位之定性及定量資料，所得之數據擬用 PAUP，Delta

表一 白背芒各族群內遺傳變異度之評估

族群	N	A	A _E	P*	Mean heterozygosity	
					H _o	H _e **
南崁-林口	35.7 (1.6)	2.1 (.3)	1.267	53.3	.142 (.053)	.211 (.063)
暗山	38.9 (1.5)	1.9 (.2)	1.161	46.7	.088 (.041)	.139 (.044)
臥龍街	43.3 (1.7)	2.6 (.3)	1.264	73.3	.113 (.032)	.209 (.051)
大埔	40.4 (1.3)	1.9 (.3)	1.172	46.7	.085 (.026)	.147 (.052)
草嶺	35.5 (.9)	2.6 (.3)	1.426	73.3	.157 (.041)	.298 (.060)
硫磺谷	38.1 (1.3)	1.8 (.3)	1.196	40.0	.096 (.036)	.164 (.061)
觀霧	23.5 (.3)	1.7 (.2)	1.170	40.0	.104 (.033)	.146 (.050)
東眼山	37.7 (1.5)	1.5 (.2)	1.168	33.3	.070 (.037)	.144 (.056)
南橫	26.5 (.8)	1.6 (.2)	1.107	46.7	.045 (.018)	.097 (.037)
北大武	39.1 (.5)	1.9 (.3)	1.209	46.7	.099 (.035)	.173 (.059)
平均值 標準差	35.87	1.96	1.214	50	0.0999	0.1459

註：各數值是計算十五個基因座遺傳變異度之平均值，括號內為標準差

N：各基因座平均樣本數

A：各基因座平均對偶基因數

A_E：各基因座平均有效對偶基因數

P：多型性基因座百分比

H_o：異質結合度的觀察值

H_e：異質結合度的期望值

*：多型性基因座是指基因座內最普遍的對偶基因出現頻率不超過0.95

**：非加權性計算 (Unbiased estimate, Nei, 1978)

和主群組分析 (PCA)，並配合其他子計畫分析台灣芒屬植物之組成及種化現況。

至目前由觀察暨分析的結果，發現芒屬植物小穗構成的花序，最下位的第一級分枝變異較大，無一定規律性，若去除最下位分枝點所形成的第一級分枝，可將花序分枝區分為：(1) 僅具有第一級分枝型及具有第二分枝型。(2) 具有第一級分枝型及具有第二分枝型，但第二分枝的分枝點極靠近主軸。(3) 僅具第一級分枝型。由上述

結果，對於花序分枝型提出一新的觀點，即排除主花序最下位的分枝點，只觀察以上的分枝形式，可依花序分枝的型式將台灣芒屬區分為兩大群，一為五節芒複合群，一為高山芒複合群，此結果與分子系統親緣的結果相左，可能為低海拔地區的中國芒複合群與五節芒在此特徵上因趨同演化或是其他因素造成，仍待進一步深入的研究以探討其所形成的原因。

5. 台灣芒屬植物之種化與分子演化
本子題初期，在野外之白背芒族

表二 白背芒之族群遺傳結構評估：各基因座之F-統計值及基因流傳值(Nm)

基因座 X ²	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}	N _m
PER-2	.6213	.7004	.2089	0.946
PER-4	.5941	.6594	.1607	1.305
DIA-1	.6488	.6753	.0754	3.065
DIA-2	.1363	.1752	.0451	5.293
EST	.2485	.3651	.1552	1.360
LAP-1	.7087	.7501	.1420	1.510
LAP-2	-.0078	.0009	.0086	28.800
SOD-1	-.1106	-.0551	.0500	4.750
SOD-2	.0000	.0000	.0000	.000
ME-1	.2717	.3819	.1512	1.403
ME-2	1.0000	1.0000	.0674	3.459
MNR-1	.2020	.2453	.0542	4.362
MNR-2	.3519	.3741	.0342	7.059
PGI-1	.8054	.8289	.1208	7.278
PGM	.4663	.6575	.3582	0.4479
Mean	.4133	.5059	.1578	1.334

* p < 0.001

X² : 卡方分析值

群中排選出南港、台中大度山、瑞芳、關仔嶺、台南、高雄左鎮等五個族群標本，進行RAPD之實驗，所得到的結果無法進行分析統計的工作。換言之，其白背芒族群的遺傳變異度頗高，但仍有相當程度上的基因交流的現象，族群間的隔離不明顯。

白背芒位於核醣體DNA (rDNA) 基因家族內的基因間隔片段 (intergenic spacer, IGS) (Chiang *et al.*, 1999; Chou *et al.*, 1998, 1999) 有變異性存在，在長度上，因為次重複片段A、B的數目不同造成了17S至25S核醣體DNA基因間的基因間隔片段長度上有變異性出現。總長度由1782鹽基至2212鹽基；在基因間隔片段上的重複片段位於聚合酵素I (polymerase I) 啟動子位置的上游區域，此區域稱為非轉錄區域 (NTS, nontranscribed spacer)；此長度上的變異被發現存在於白背

芒的個體內，利用群聚分析 (cladistic analyses) 方法分析此重複單元，分析結果顯示，造成此長度變異性的原因為多重互換 (crossing over) 或換位 (conversion) 所造成，經由序列比對和親緣重建得知，此白背芒個體內的異質性來源為天然雜交及非對等的互換所形成。

五、結語

若以芒屬植物為風媒物種而言，其花粉因受風力 (季風及颱風) 的傳送，族群間的低歧異度 (heterogeneity) 及較低的演化速率為一般接受的假說，然而高的特有物種率 (60% 以上; Lee, 1995) 及極高的族群遺傳變異 (Chou, *et al.*, 1986)，卻指出種子傳播的有限距離 (Chou and Lee, 1991) 以及天擇的壓力可能在演化的過程中扮演著比孢粉傳播更為優勢的效應，短距離的種子傳播更造成族群間遺傳的差異及隔離。芒草為台灣的固有植物，高的繁殖力及適應力，對台灣的水土保持、畜牧生產 (水牛喜吃芒草) 及纖維材料有相當大的貢獻。芒草的親緣關係種化機制及演化路徑正是提供未來學術及應用的基本資料。近代對偶酵素技術、分子生物技術和電子顯微技術的快速發展，始能對於台灣芒屬植物的親緣關係、種化機制及演化路徑進行一系列相關的探討，進而得到更完整及清晰的資料以釐清芒屬植物間之關係。

本研究群開始進行至今為第二年計畫，本文所描述的一些實驗仍在進行中，在國際科學期刊發表之學術論文已接受共三篇，審查中共二篇，尚

有數篇正在撰寫中，本研究結果已在國際上領先同儕研究群（歐美的研究者），而此基礎的研究結果必能提供未來作物改良品種的依據，與台灣未來在生物技術、作物改良等科技發展上，也會形成相輔相成的效應。

誌謝

特別感謝行政院國家科學委員會多年來對本計畫之支持。

參考文獻

- 許建昌 (1975) 臺灣的禾草 (下冊), 頁739-740。台北市: 台灣省教育會。
- 許福星 (1985) 溫度對菅草種子發芽之影響, 畜產研究, **18**: 143-157。
- 許福星 (1986) 臺灣牧草及野草種子發芽能力之研究, 畜產研究, **19**: 87-97。
- 許福星 (1988) 水份逆境對芒草種子發芽及幼苗生長之影響, 畜產研究, **21**: 37-52。
- 許福星 (1989) 光質與光照時間對芒草種子發芽之影響(1), 畜產研究, **22**: 21-37。
- Avise, J. C. (1994). *Molecular markers, natural history, and evolution*. New York, NY: Chapman & Hall.
- Billings, W. D. and Mooney, H. A. (1968) "The ecology of arctic and alpine plants." *Biol. Rev.* **43**: 481-529.
- Breckle, S. W. (1991) "Growth under stress: heavy metals. In: Y. Waisel, U. Kafkafi & A. Eshel (Eds.)" *Plant Roots - The Hidden Half*, (Chap. 17, pp. 351-372). New York, NY: Marcel Dekker Inc.
- Bullard, M. J. (1996) The agronomy of *Miscanthus* Landwards. 12-15p.
- Chen, S. H. (1991) "Comparative study of pollen proteins of rice by isoelectric focusing and high-performance liquid chromatography." *Cereal Chem.* **68**: 91-94.
- Chiang, Y. C., Chou, C. H. and Chiang, T. Y. (1999) "rDNA IGS of *Miscanthus trans-* morrisonensis." *Plant Mol. Biol.* **39**: 189-191
- Chou, C. H. (1989) "Molecular plant ecology: a population study of *Miscanthus floridulus*." In: Proc. of Symposium on Molecular Plant Biology, *Academia Sinica Monograph Series*. **8**:103-113. Taipei, Taiwan, Institute of Botany.
- Chou, C. H. and Chang, F. C. (1988) "Population study of *Miscanthus* II. Ecotypic variation of *M. floridulus* and *M. trans-morrisonensis* as affected by altitude in Nantou, Taiwan." *Bot. Bull. Academia Sinica*. **29**: 301-314.
- Chou, C. H. and Chang, F. C. (1990) "Population study of *Miscanthus floridulus* III. Population variation of *M. floridulus* in Green and Orchid islets of Taiwan." *Bot. Bull. Academia Sinica*. **31**: 223-233.
- Chou, C. H. and Chung, Y. T. (1974) "The allelopathic potential of *Miscanthus floridulus*." *Bot. Bull. Academia Sinica*. **15**: 14-27.
- Chou, C. H. and Lee, S. C. (1991) *An ecological study on *Miscanthus* in Yangmingshan National Park*. Taipei, Taiwan: Yangmingshan National Park.
- Chou, C. H. and Ueng, J. J. (1991) "Phylogenetic relationship among species of *Miscanthus* populations in Taiwan." *Bot. Bull. Academia Sinica*. **33**: 63-73.
- Chou, C. H., Chiang, Y. C. and Chiang, T. Y. (1998) "Sequence Announcement: rDNA IGS of *Miscanthus sinensis* var. *glaber*." *Plant Mol. Biol.* (in press)
- Chou, C. H., Chiang, Y. C. and Chiang, T. Y. (1999) "Intraspecific and within-individual length heterogeneity of the rDNA-IGS in *Miscanthus sinensis* var. *glaber* (Poaceae): sequence comparison and phylogenetic analysis indicate natural hybridization." *Genome*. (in press)
- Chou, C. H., Chiang, Y. C. and Chiang, T. Y. (1999) "A hypothesis of obligatory

- apomixis in *Miscanthus sinensis* var. *condensatus* indicated by RAPD fingerprinting." *Molecular Ecology*. (submit)
- Chou, C. H., Hwang, S. Y. and Chang, F. C. (1987) "Population study of *Miscanthus floridulus* (Labill) Warb. I. Variation of peroxidase and esterase in 27 populations in Taiwan." *Bot. Bull. Academia Sinica* **28**: 247-281.
- Chou, C. H., Lee, Y. F., Chiu, C. Y., Wang, Y. C. and Hsu, F. H. (1991) "Population study of *Miscanthus* IV. Growth performance of *M. floridulus* and *M. transmorrisonensis* and their acclimation to temperatures and water stresses." *Bot. Bull. Academia Sinica* **32**: 57-96.
- Chou, C. H., Lee, P. S., Chiang, Y. C. and Chiang, T. Y. (1996) "Molecular systematics and evolution of *Miscanthus sinensis* complex in Taiwan based on sequences of rDNA ITS region." (unpublished)
- Chou, C. H., Ueng, J. J., Chiang, Y. C. and Chiang, T. Y. (1998) "Evolutionary trend of *Miscanthus* taxa in Taiwan." In: C. H. Chou (ed.) Proc. of the Symposium on Biodiversity in Western Pacific and Asia. Taipei, Taiwan (in press)
- Doyle, J. J. and Doyle, J. L. (1988) A "rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue." *Phytochem. Bull.* **19**: 11-15.
- Futuyma, D. J. (1986) *Evolutionary Biology*. Sinauer, Sunderland.
- Hartl, D. L. (1981) *A Primer of Population Genetics*. Sinauer, Sunderland.
- Hsu, F. H. and Chou, C. H. (1992) Inhibition effects of heavy metals on seed germination and seedling growth of *Miscanthus* species. *Bot. Bull. Academia Sinica* **33**, 335-342.
- Greef, J. M., Deuter, M., Jung, C. and Schondelmaier, J. (1997) "Genetic diversity of European *Miscanthus* species revealed by AFLP fingerprinting." *Genet. Resour. Crop Evol.* **44**: 185-195
- Lee, S. C. (1995) *Taxonomy of Miscanthus (Poaceae) in Taiwan*. Taipei, Taiwan. Ph.D. Dissertation, Department of Biology, Taiwan University.
- Levitt, J. (1972) *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press. M. Y. and London.
- Matumura, M., Yukimura, T. and Shinoda, S. (1983) "Fundamental studies on artificial propagation by seeding useful wild grasses in Japan. IX. Seed fertility and germinability of the intraspecific two types of chigaya (*alang-alang*), *Imperata cylindrica* var. *koenigii*." *J. of Jap. Soc. of Grassland Sci.* **28**: 395-404.
- Mauseth, J. D. (1988) *Plant Anatomy*. Benjamin/Cummings, Menlo Park.
- Naiola, B. P. 1981. Growth variation of some Indonesia *alang-alang* clones. Processings of the Eighth Asian-Pacific Weed Science Society Conference. Indonesia. 291-294.
- Otte, O. and Endler, J. A. (eds.) (1989) *Speciation and Its Consequences*. Sinauer.
- Paliouris, G. and Hutchinson, T. S. (1991) "Arsenic, cobalt and nickel tolerances in two population of *Silene vulgaris* (Moench) Garcke from Ontario, Canada." *New Phytol.* **117**: 449-459.
- Symenonides, L. T., McNeilly, T. and Brandshaw, A. D. (1985) "A differential tolerance of three cultivars of *Agrostis capillaria* L. to cadmium, copper, lead, nickel and zinc." *New Phytol.* **101**: 309-315.
- Wu, L., Brashaw, A. D. and Thurman, D. T. (1975) "The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants III." *Heredity.* **34**: 65-187.
- Wu, S. J., Ding, L. and Zhu, J. K. (1996) "SOS1, a genetic locus essential for salt tolerance and potassium acquisition." *The Plant Cell.* **8**: 617-627.