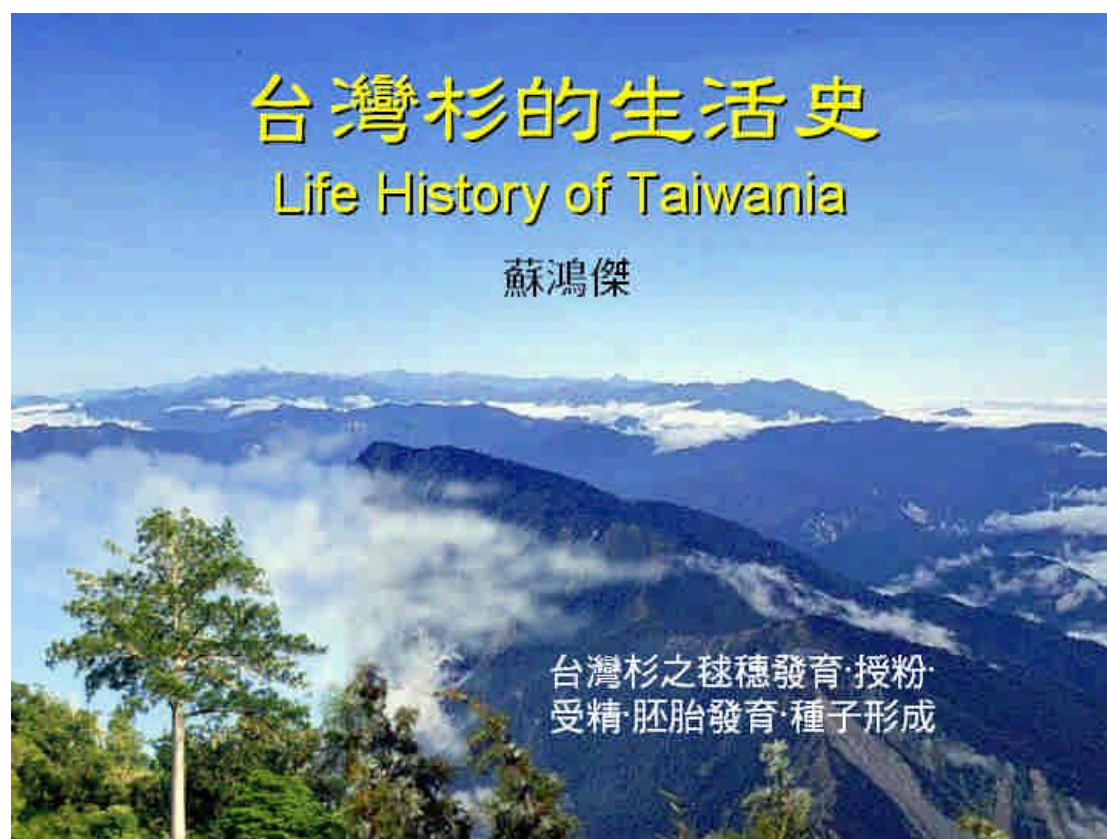


台灣杉的生活史(作者:台灣大學森林系 蘇鴻傑教授)



生物學上所謂的生活史 (life history)，一般指的是某種生物的生命歷程，但因這一名詞在各種科學領域都用到，且有不同意義，故生物學通常將其定義局限為繁殖周期 (reproductive cycle)，又稱為生命週期 (life cycle)，意指生物繁衍後代的循環過程與週期，例如兩性器官之發育、精子 (sperm) 與卵子 (egg) 之產生、受精 (fertilization) 與胚胎發育等事件。有關動物的生活史研究報告很多，因動物的兩性分化甚為明顯，在繁殖期有交配行為，有些動物 (昆蟲) 之一生還有不同之形態變化，這些過程為瞭解動物之基本資訊，不可不知。植物與動物相比，在各方面均有很大的差異，其生活史則比較少受到一般人的注意，植物雖有雌雄同株或異株之差別，但異株植物體外形上不易區別，植物沒有兩性交配之外在行為，精子與卵子的形成是在授粉 (pollination) 之後，由授粉到受精之間有一段相當長的發育過程，但因係在子房 (ovary) 內之胚珠 (ovule) 中進行，外形上看不出明顯之變化，所以一般人只看到授粉的現象而已，後續的發育就是子房的膨大與果實的成熟。然而植物的兩性器官發育、受精與胚胎之形成也有一定的過程，本文將以台灣山林中最高的樹木—台灣杉 (*Taiwania cryptomerioides*) 為例，說明其繁殖周期。

台灣山區的中海拔雲霧帶內，有檜木林的存在，組成的針葉樹除紅檜與台灣扁柏以外，還有香杉、台灣杉等樹木。台灣杉數量不多，卻被喻為針葉樹的帝王，其樹高常超過七十公尺，直徑達一兩公尺的巨木很多，雖然論樹幹肥壯難與紅檜神

木相比，但台灣杉與北美洲的世界爺、澳洲之桉樹，在全球最高之樹木中名列前茅。台灣杉在上世紀初才被植物學者發現，以 Taiwan 的拉丁語轉化為屬名（另見台灣杉的前世今生一文），其形態特徵在植物分類與演化上具有重要的地位。所謂「合抱之木，生於毫末」，台灣杉巨木亦發自一粒小小的種子，而這種子內的胚胎則源自精子與卵之結合，其詳細過程以溪頭營林區庭園所栽植之成熟樹木為材料，進行野外形態與植物組織切片之觀察（Liu & Su, 1983；蘇鴻傑，1986，2007），茲選其重要階段，配合月份時間週期予以簡化繪圖如下（請點選放大圖），後文加以簡述，並附註圖中之小圖編號於括號中。

台灣杉生活史圖解，A-E 字母及數字代碼配合文中之解說



(一) 營養生長及生殖習性

台灣杉之一生中，葉形有三種變化，其種子通常於春季發芽（A1），子葉及幼苗之葉均為扁平之帶狀（A2），四個月後側枝開始生出鑿形葉，此後的稚樹到性成熟木下方之無性帶均為此種葉形（A3-4），成熟期樹冠上部之葉轉為肥厚之鱗片狀（A5）。天然林中，成熟木下方之枝葉大都脫落，整株樹形與稚樹大不相同，樹冠留存之葉殆全屬鱗片葉（A7）。

合抱之木，生於毫末，台灣杉巨木源自一粒微薄的種子



台灣杉為裸子植物 (gymnosperm)，其繁殖器官不像被子植物 (angiosperm) 之花，即不具有花萼 (sepal)、花瓣 (petal) 與雄蕊 (stamen) 或子房之類似器官，相當的繁殖構造稱為毬穗 (strobilus) 或毬花，有雌、雄兩種單性毬穗之分化，為雌雄同株之植物。一般天然林中，台灣杉之性成熟期可能要在百年以上，庭園木生長空間較大，約 30 年生即有雄毬發生，雌毬較落後，約 45 年以上之大樹才可見到。成熟木之樹冠有不同之性別帶，即毬穗之發生部位有分化現象 (A6)，樹頂部位均為營養芽，不生毬穗，其下方約 2m 之樹冠可生雌毬，再下方才是雄毬帶，而樹冠下半全分化為營養芽，是為無性帶。隨著年歲之增長，整個分化之性別帶逐年向樹冠上部推移。

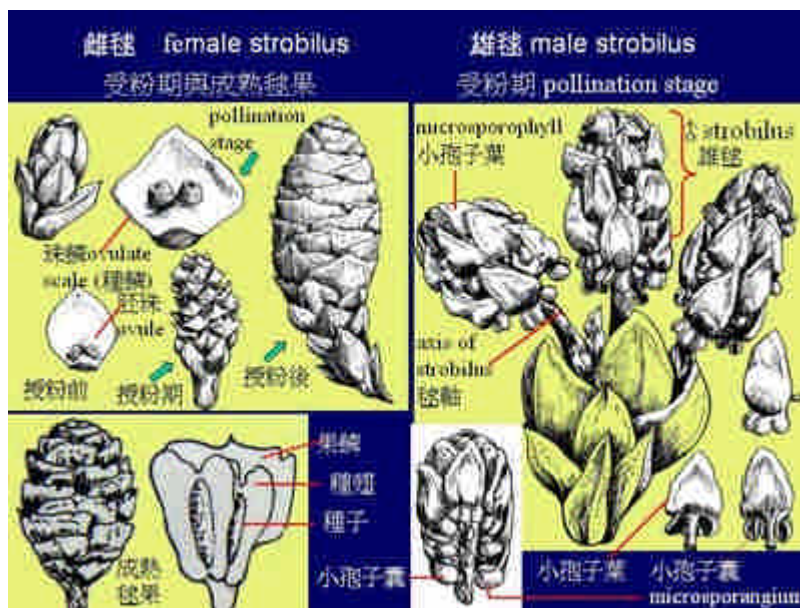
台灣杉的雌毬及雄毬產生在接近樹頂的兩個樹冠帶



(二) 雄毬小孢子及雄配子體之發育

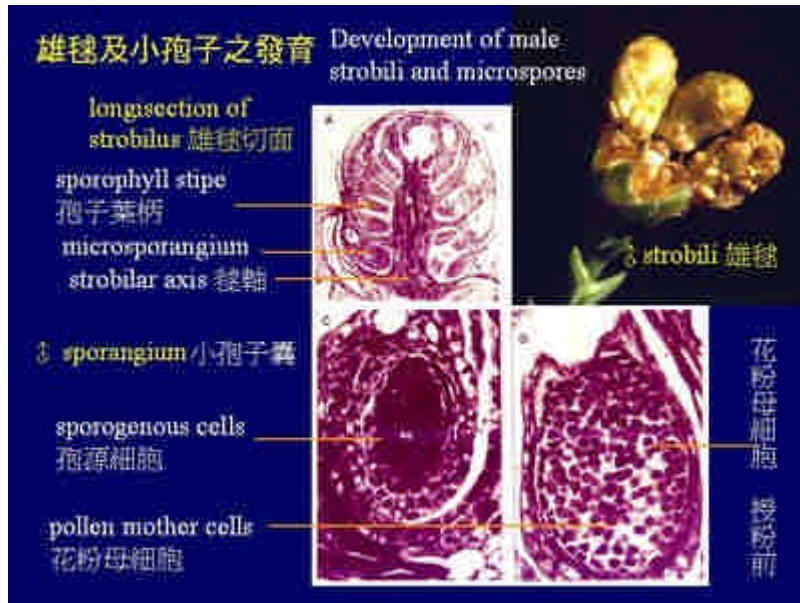
台灣杉之雄毬集團在八月初見於小枝頂，呈球形芽體 (C1-2)，外被 3-6 芽鱗，內含 3-6 個雄毬 (male strobilus)，呈頭狀排列，每一雄毬外有一苞片，內有二小苞圍繞 (C3)，中央軸上則有無數小孢子葉作螺旋狀排列。雄毬團逐漸膨大，生長一直持續，僅一月初有短暫休眠，一月底芽鱗展開，露出數個毬穗 (C6)，二月初孢子葉基部之小孢子囊 (microsporangium) 充分發育 (C4-5)，二月底毬軸及小孢子囊柄急速伸長，雄毬展露於苞鱗之上 (C7)，接著孢子囊縱裂 (C8)，進入授粉期。

台灣杉雌毬及雄毬的形態與各部構造名稱



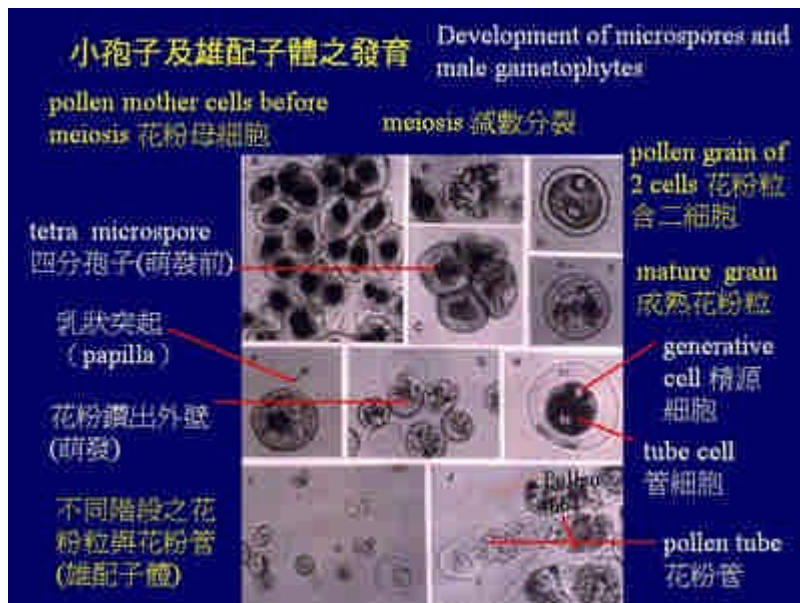
小孢子囊發源於孢子葉底部之分生組織 (C9-10)，由一外表皮及皮下之孢源細胞 (archesporial cells) 組成 (C11)，外皮分裂形成三層壁，最內層為營養層 (tapetum)，包圍孢源細胞 (C12)，隨著孢子囊之增長，中間孢子囊壁層逐漸分解 (C13-14)，十二月底營養層與表皮脫離，花粉粒成熟後，營養層亦告分解。在此之前，孢源細胞不斷分裂，一月初最後一次分裂則形成小孢子母細胞 (microsporocytes)，經短暫休眠後，二月初雄毬伸展，小孢子母細胞分離，中旬開始減數分裂 (C15-18)，連續兩次分裂形成四分孢子體 (C16)，後來小孢子分離，並立即作一次分裂，形成管細胞 (tube cell) 與精源細胞 (generative cell) (C18)，故在授粉時花粉粒 (pollen grain) 係由兩個細胞組成，授粉發生於二月底至三月中旬，花粉粒被風傳送至雌毬 (female strobilus) 之胚珠 (ovule)，由珠孔進入，到達珠心。

台灣杉雄毬形態與發育階段之內部解剖構造



雄配子體 (male gametophyte) 之發育始於花粉粒之發芽，係在胚珠之珠心表面進行。花粉外表有一乳狀突起 (papilla)，當發芽之際，花粉外壁之內有一透明層 (transparent layer) 開始增厚，並帶動花粉由乳狀突起處穿出外壁，透明層先鑽出 (C19)，然後花粉粒隨著通過乳狀突起，進入等待於外側之透明層，此時花粉粒膨大 (C20)，約十天後，其中之管細胞開始膨脹，並穿過透明層，伸長為花粉管 (pollen tube) (C21-22)，即相當於雄配子體。

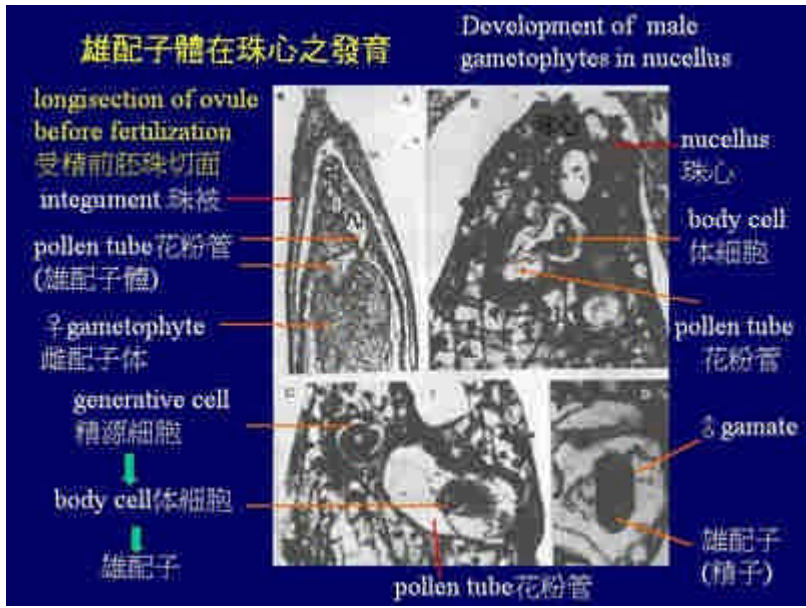
台灣杉的小孢子及雄配子體 (花粉管) 的發育



花粉管起初附於珠心外部，不久管核附近之珠心組織逐漸分解，花粉管即以管核所在之一端滲入珠心，朝雌配子體 (female gametophyte) 前進，四月中旬

珠心內可見到許多花粉管，精源細胞在四月底分裂成體細胞 (body cell) 及柄細胞 (stalk cell) (C23)，兩者向下移動至管核附近，此時柄細胞僅有一核，而無獨立之細胞質，柄核移至管核旁與之並列，而位於體細胞前方 (C24)。花粉管之下滲很慢，六月初才到達藏卵器室 (archegonial chamber) (C25)，此時體細胞增大，分裂為兩個同等大小的雄配子 (male gamete) (精子) (C26)，準備與卵結合，受精約在六月底至七月初進行。

台灣杉雄配子體於受精前在珠心之發育過程



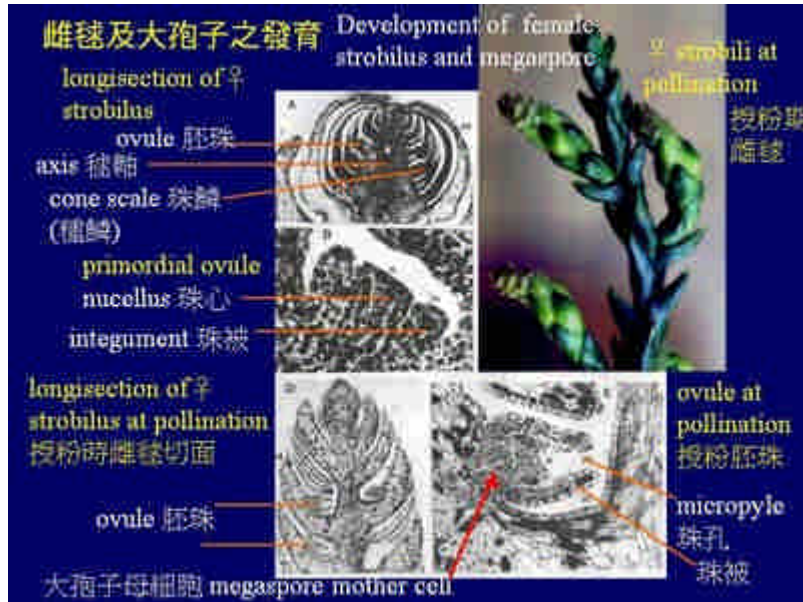
(三) 雌毬大孢子及雌配子體之發育

雌毬分化起源於七月至八月，其雌毬芽與營養芽不易區別 (D1-2)。十月中旬雌毬芽稍膨大，外被 6-9 枚芽鱗，內有無數孕性鱗片，一般稱為珠鱗 (ovulate scale) 或種鱗 (seed scale)，螺旋狀排列於主軸上。由化石形態與現今植物解剖細節推測，此鱗片並非由簡單的孕性大孢子葉 (fertile megasporophyll) 與胚珠或種子組成，其構造相當於一片苞鱗之腋處生出一孕性短枝 (dwarf fertile shoot)，上面帶有大孢子葉與胚珠，另帶有若干無性鱗葉 (sterile scale) 或附屬物，此一短枝之各器官經長期之演化，產生癒合、變形與退化，而形成今日之珠鱗或果鱗，故此構造宜稱為種鱗複合體 (seed scale complex)，或苞種鱗複合體 (bract-seed scale complex)，為簡便起見，下文仍以珠鱗及種鱗稱之。

珠鱗於十月至一月中旬為休眠期 (D3)，二月上旬恢復生長，毬穗迅速伸長，突出芽鱗之上 (D4)，授粉期間胚珠立於展開之珠鱗底部內側，珠孔肉眼可見 (D5-7)，授粉後珠鱗內捲，上下相疊，整個毬穗呈閉合狀 (D8)，此後胚珠內之雌配子體開始發育，毬穗迅速膨大，至三月底已長達 8mm。胚珠發源於珠鱗向軸側基部 (D9-10)，九月間已可看到突起之胚珠原 (D11)，十月中旬珠心

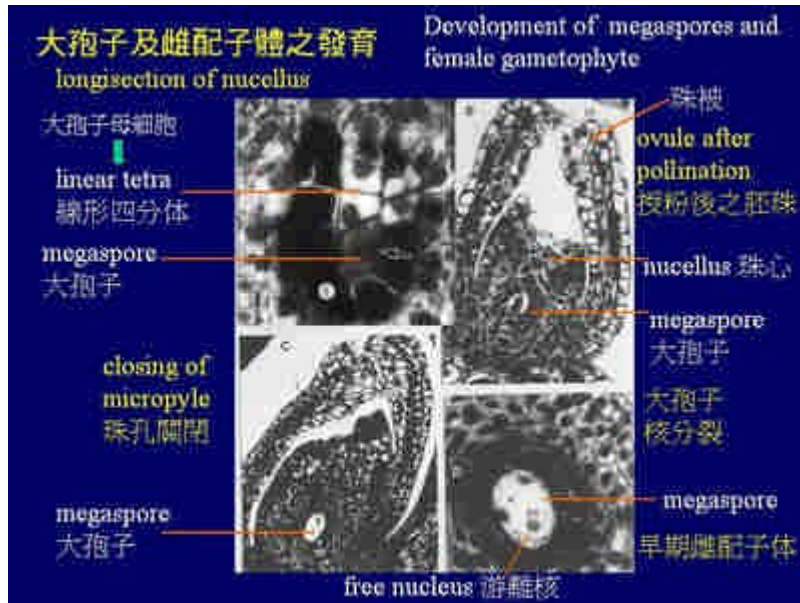
(nucellus) 及珠被 (integument) 開始分化 (D12)，此後進入休眠 (D13)，至一月底恢復生長，珠被超過珠心長度 (D14)，故授粉時肉眼可見珠孔 (micropyle) (D15)，授粉後珠孔閉合。

台灣杉雌球形態及發育過程之內部解剖構造



此後珠被側面組織沿球穗之切面方向分裂生長，最後形成種子之翅 (seed wing) (E8, E11-12)。在授粉之前，珠心下方之細胞分化為孢源細胞，具有濃密細胞質及明顯之核，且有位於孢源中心之一細胞增大，即大孢子母細胞 (megaspore mother cell)，授粉即於此時發生。至三月中旬母細胞進行減數分裂 (D16-17)，形成線狀排列之四分子體，上方三細胞隨即退化萎縮，下方一個膨大為大孢子 (megaspore) (D18)。

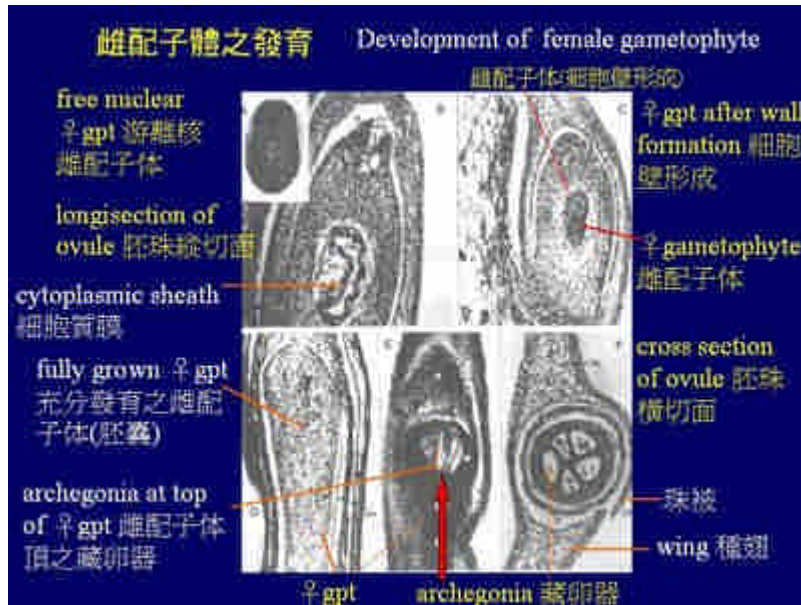
台灣杉的大孢子與雌配子體在胚珠內之發育過程



位於珠心底部之大孢子於授粉後不久，開始雌配子體之發育，起初進行核分裂（D19），為游離核階段，隨著配子體之增大，無數核附著於周圍，中央產生一大液泡（D20-21），在四月底及五月初配子體增大，形如一橢圓形之囊，游離核約有 400 個，隨後細胞壁開始出現（D22），並進行細胞分裂，填充中央之液泡空間。至五月底配子體已變成實心之多細胞組織，外圍之珠心亦分解消失，同時珠孔下方之數個細胞開始分化為藏卵器（archegonia）（D23）。接著由於受精後胚胎之發育，位於配子體中央之組織會逐漸分解，其餘之配子體組織則繼續發育，形成種子之胚乳（endosperm），胚乳細胞之染色體仍為半套，因裸子植物沒有雙重受精（double fertilization）之現象。

台灣杉之雌配子體具有 1-6 個藏卵器，在配子體上方形成藏卵器群（archegonial complex）（D24），藏卵器之始源細胞經分裂，產生排成一列的四個頸細胞（neck cell）及下方的一個中央細胞（central cell），中央細胞之核接著分裂一次，上方一核為腹溝細胞核（ventral canal nucleus），不久退化，下方之核即為卵核（egg nucleus），位於細胞中央（D24），出現於六月中旬，此時雄配子體（花粉管）已到達藏卵器室，準備進行受精。

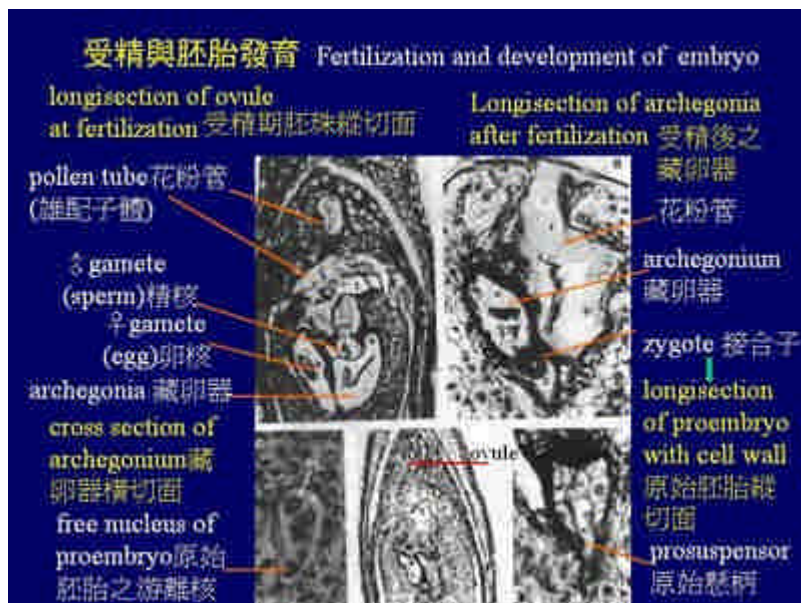
台灣杉的雌配子體（胚囊）發育過程與藏卵器的形成



(四) 授粉受精及胚胎發育與種子形成

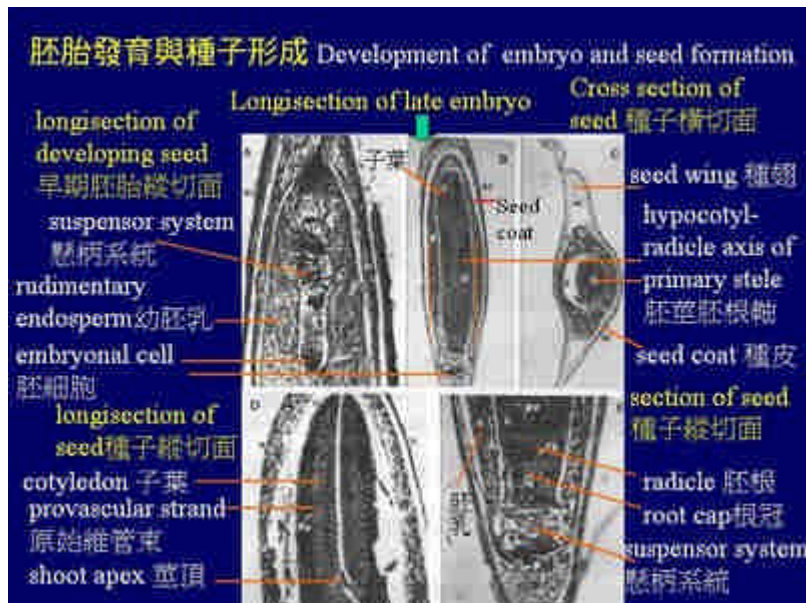
當二月底至三月初授粉之際，雄毬之小孢子囊裂開，大量花粉飄浮於樹冠頂部，如一陣黃煙流動，此時雌毬內之胚珠孔展開，朝向毬軸，並未開向外側以直接吸收花粉，但胚珠會分泌授粉液滴 (pollination drop)，充滿胚珠外部珠鱗之間，花粉落於液滴內，待液滴蒸乾並縮入珠孔之內，花粉即被吸入珠心，此時雌毬之珠鱗疊合呈密閉狀 (D8)。受精發生於授粉之後四個月，花粉管係在分解的珠心組織中向雌配子體移動，七月初到達藏卵器室，其先端突破藏卵器之頸細胞，本身亦告破裂，以釋出精核，並進入卵細胞與卵核結合 (E1)，完成受精，兩核之融合發生在卵細胞中部，結合後之接合子 (zygote) 則迅速下降至底部，不久開始分裂，啟動胚胎之發育。

台灣杉的受精階段與胚胎發育初期解剖形態



胚胎發育可區分原始胚 (proembryo)、早胚 (early embryo) 與晚胚 (late embryo) 三階段。接合子首先進行核分裂，形成 8 個游離核 (E2)，位於接合子底部，隨後細胞壁出現，構成兩層細胞，下層含 2-3 個細胞，上層則由 5-6 個長方形細胞組成，上層再次分裂，致使原始胚具有三層細胞 (E3)，最上面開放層與藏卵器互通，中間長細胞為原始懸柄 (prosuspensor)，最下層之胚細胞進行若干次分裂，構成胚細胞團 (E4)，同時原始懸柄伸長，將胚團推入雌配子體之組織 (胚囊)。早胚發育之最大特徵為懸柄之延長及胚團之急速增殖 (E5-6)，懸柄上部常扭轉成圈，下方則保持筆直，將胚團埋入胚囊，胚團附近之胚囊組織會逐漸分解，騰出一腐蝕腔，提供胚之生長空間。多個藏卵器之卵可能同時受精，或者胚細胞裂解成數個胚團，致一胚囊中有多胚現象 (polyembryony) (E6)，但最後僅有一胚成活。晚胚之發育包括胚細胞之不斷分裂及器官之分化，在八月底左右，莖頂 (shoot apex)、子葉 (cotyledon)、胚莖 (hypocotyle)、胚根 (radicle) 及根冠 (root cap) 已大致分化完成，其內部構造與成熟之休眠胚 (種子) 已無多大區別 (E9)，胚之發育來自主軸之節間生長 (intercalary growth)，莖頂生長點在胚中尚無作用。

台灣杉的胚胎發育後期及種子形成解剖構造



由於珠鱗基部在授粉後有增生現象，導致胚珠之接點上移，胚珠由直立轉趨倒立 (E7-8)，故成熟種子係倒立於種鱗上 (E11)，兩粒種子可佔滿種鱗內表面，原來胚珠之珠被左右兩側延伸成種翅 (seed wing)，珠被之背腹兩面則形成種皮 (seed coat)，並與翅相連，胚珠之珠孔及接點常留有缺刻。台灣杉之毬果與種子於九月底成熟，毬果於十月至十二月間開裂 (E10)，種子亦可能於此時散落 (E12)，然毬果可留存於母樹上若干時日。散落之種子於翌年春季可在適當

環境中萌發 (A1)，如此周而復始，繼續台灣杉的生命循環歷程。

台灣杉的雌球及雄球（左上）及成熟之球果



(五) 引用文獻

Liu, T. S. and H. J. Su. (1983) Biosystematic studies on Taiwan and numerical evaluations of the systematics of Taxodiaceae. Taiwan Museum Spec. Pub. Series No. 2.

蘇鴻傑 (1986) 台灣杉生活史之研究。現代育林 1(2): 13-32。

蘇鴻傑 (2007) 台灣杉之前世今生：植群變遷與生活史 台灣杉命名滿一百週年國際學術研討會論文集 pp.99-117 台大實驗林管理處 96年12月8-10日。