

9304

雪山東峰玉山箭竹開花之研究（三）

研究主持人：呂金誠

雪霸國家公園管理處

雪山東峰玉山箭竹開花之研究(三)

內政部營建署雪霸國家公園管理處

委託研究報告

中華民國九十三年十二月

093-301020500G-004

雪山東峰玉山箭竹開花之研究（三）

受委託者：國立中興大學森林學系

研究主持人：呂金誠

協同主持人：歐辰雄

研究員：廖敏君

研究助理：黃立彥、朱恩良、江政人、李秋瑩、林鴻志
賴怡君、吳詩婷、蔡家銘、徐憲生、高貴珍
陳韋志

內政部營建署雪霸國家公園管理處

委託研究報告

中華民國九十三年十二月

目次

圖次.....	II
表次.....	II
摘要.....	III
第一章 前言.....	1
第二章 前人研究.....	3
第三章 材料與方法.....	11
第四章 結果.....	19
誌謝.....	29
引用文獻.....	29
附錄一 玉山箭竹各引子擴增之條帶電泳圖.....	36
附錄二 玉山箭竹樣本條帶記錄表.....	43

圖次

圖 1. 玉山箭竹屬(<i>Yushania</i>)世界分布圖.....	4
圖 2. 玉山箭竹花之構造.....	6
圖 3. 雪山東峰現場樣區照片.....	11
圖 4. ISSR 實驗流程圖.....	12
圖 5. 營養系取樣樣區之形狀.....	13
圖 6. 雪山東峰玉山箭竹營養系之位置圖.....	22
圖 7. 雪山東峰玉山箭竹營養系相似性指數之樹形圖.....	23
圖 8. 玉山箭竹地下莖之厚度剖面圖.....	24
圖 9. 地下莖的生長方向.....	24
圖 10. 地下莖交錯之情形.....	25
圖 11. 地下莖穿越另一個地下莖之情形.....	25

表次

表 1. 各引子序列與條帶紀錄.....	19
表 2. 玉山箭竹開花標本記錄表.....	27

摘要

雪霸國家公園為高山型國家公園，主要以雪山山脈橫貫其中，境內有雪山、大霸尖山等著名之臺灣百岳，自然景觀、生態資源相當豐富，而玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis* (Hay.) keng f.)廣泛地分布於國家公園境內，族群數量眾多，在不同的生育環境下皆可見其蹤影，為一重要之植物種類。雪山東峰於2001年2月18日發生火燒，玉山箭竹及其他高山植物遭受火燒之干擾，同年8月底發現，此地區玉山箭竹有開花現象，本研究針對玉山箭竹的物候、開花習性，加以深入研究。另一方面，一般認為玉山箭竹係以地下莖拓展其範圍，難以利用外部形態確定營養系大小、結構以及遺傳變異，本研究亦利用 ISSR 分子標記方法判定玉山箭竹營養系大小及分布情形。經由以上兩項研究，期能對玉山箭竹的繁殖特性有進一步瞭解。玉山箭竹物候觀察時間從2001年8月起至2003年10月止，共26個月。每年5~11月為開花期，成熟花序為紫紅色，果熟期從10月開始，至翌年1月；然2003年之開花未見結實。2002年發現部分的玉山箭竹從已開花之部位繼續長出花芽，但花序在未完全抽出之前即已開花，隨即乾枯。果實為穎果，一小花可結一果實，平均百粒重約0.74 g；開花、結實情形以2001年最好，逐年下降；於現場未發現種子苗。2002年5月調查發現有177個樣枝存活，其中開花樣枝有133個，直至2003年10月18日只剩11個樣枝存活，但已無開花。另外在2003年發現有假小穗(pseudospikelets)的構造，其內部不具有雄蕊及雌蕊等生殖器官，小穗形狀如同真正花序；於玉山箭竹地下莖亦發現有花序抽出。營養系判定實驗方面，在20 m × 20 m 矩形樣區中，以網格點採樣方式，每2 m 為一採樣點，共121個樣本，利用 ISSR 分子標記方式，判定其營養系的大小及組成情形。本實驗選用10個 ISSR 引子，共得到164個條帶，其中多型性條帶有126個(76.38%)，單型性條帶有38個(23.17%)。結果顯示，在所有樣本中產生出106個基因型(營養系)，有100個樣本皆為不同的營養系，其餘21個樣本分別組成6個具有連續性的營養系，最大營養系有8 m 之遠。

【關鍵字】玉山箭竹、禾本科、開花、遺傳變異、營養系判定

第一章 前言

雪霸國家公園為高山型國家公園，主要以雪山山脈橫貫其中，境內有雪山、大霸尖山等著名之臺灣百岳，地理景觀、生態資源相當豐富，而玉山箭竹廣泛地分布於國家公園境內，族群數量眾多，在不同的生育環境下皆可見其蹤影，為一重要之植物種類。玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis* (Hay.) Keng f.) 係屬禾本科(Poaceae)、竹亞科(Bambusoideae)、玉山箭竹屬(*Yushania*)。主要分布於臺灣、中國雲南以及菲律賓呂宋島之高地。在臺灣廣泛分布於海拔約 1,100~3,600 m 之山區，常為林下及空曠地的優勢植群。然而在不同環境之生育地下，玉山箭竹的體型有極大的差異，於高海拔地區稜線及空曠處，玉山箭竹的植株較為矮小，高度約為 20~60 cm 之間；位於森林下層的玉山箭竹，其體型高大，植株高度可達數公尺。由於玉山箭竹係以地下莖(rhizomes)繁殖，甚少開花，族群的演替大多以無性繁殖方式進行，因此有學者推測玉山箭竹各族群可能由單一或少數幾個營養系所組成。Hsiao & Lee(1999)利用 RAPD (Random Amplified Polymorphism DNA)的 DNA 指紋分析方式，探討玉山箭竹之族群遺傳結構，結果推測玉山箭竹於演化過程中曾有高頻率的有性繁殖，以適應廣泛的海拔高度和不同的生育環境；因此玉山箭竹在族群演替中仍有以開花結實的方式進行基因重組，產生變異，以適應不同的生態環境。

竹類的繁殖方式與一般開花植物(flowering plant)不同，主要係以地下莖繁殖拓展其範圍，較少利用有性繁殖之方式，一旦開花、結實後，開花母稈通常會死亡，少部分種類繼續存活。因此學者對於竹類的開花特性以及開花對於竹類本身的影響等問題均感興趣。然而竹類的開花週期不一定，甚至於有些竹類迄今仍未開花，這些特性使學者在研究竹類開花、分類學等問題時受到困難(McClure, 1966)。王子定與陳明義(1971)兩位學者指出玉山箭竹自 1918 年至 1969 年之間有 2 次開花記錄，但都只是零星分布；至今於臺灣各大標本館仍有採集到玉山箭竹開花之標本，顯示玉山箭竹應持續行有性繁殖，唯卻較少被人注意、研究。雪山東峰於 2001 年 2 月中旬，因遊客的疏失，致玉山箭竹及其他高山植物受到火燒之干擾。於該年 8 月調查發現，藉由地下莖萌蘖生長的玉山箭竹，已有開花情形發生。為瞭解玉山箭竹的開

花、結實情形，以及開花後是否會與其他竹類一樣死亡或繼續生長，因此針對玉山箭竹之開花物候做進一步的研究。另一方面，由於玉山箭竹係以地下莖拓展其範圍，在許多研究營養系植物過程中發現，以營養器官為繁殖方式的植物，其族群中的各分株可能來自同一營養系，或者係由眾多的營養系組成一個龐大的族群，這些問題很難由植物的外表型來確定其營養系大小、結構以及其遺傳變異(Ayres & Ryan, 1997)。隨著分子生物學的發展，許多學者將分子標記技術廣泛地應用於營養系植物族群的大小、分布、結構，進而至族群遺傳學等研究範疇，其中則以營養系大小、結構在整個族群生態學中為一重要之基礎研究(Ellstrand & Roose, 1987)，因此為進一步瞭解玉山箭竹營養系之大小、分布情形，乃擬加以深入研究，做為玉山箭竹基礎資料之建立，並提供雪霸國家公園保育研究相關資料。

第二章 前人研究

一、竹類開花結實特性之研究

竹類的生活史與其他植物最大不同點在於其生殖特性，大部分的竹類一生只開花一次，開花後即死亡；有些種類則不會枯死，但距離下次開花的時間卻無法預定，甚至達百年之久(McClure, 1966; Janzen, 1976)。在亞洲、非洲及美洲等地的竹類，有些族群會同步大量的開花(mass flowering)，結實後全部死亡，而死亡後的更新機制則是利用種子的萌發(Makita, 1992; Makita *et al.*, 1993)。陽明山國家公園區內包籜矢竹於 1999 年有小規模開花，隨後即呈斑塊狀枯死，2000 年持續開花，且大量枯死，但與前一年相反，僅少部分存活，呈斑塊狀的現象，於樣區內發現有種子苗產生。韓中梅及黃生(2000)為瞭解包籜矢竹之族群生態及遺傳變異情形，對於開花前的成體與種子苗進行遺傳變異之研究，認為包籜矢竹集體開花使得族群之遺傳物質有交流重組的機會。

杜凡等人(2000)針對雲南地區 23 屬、61 種的竹子開花現象進行為期 15 年的研究，指出竹子的開花結實現象可以分為全體成片開花、零星開花；開花至死、開花不死、開花至死與不死並存；開花後結實、開花後不結實等類型，並發現竹子的開花、結實類型與竹種是否為野生種或栽培種密切相關。在 1960~1980 年代，臺灣相關單位積極推動並輔導竹林經營，然而竹類開花之後隨即枯死，造成竹農收穫損失，因此許多學者開始進行相關研究；高清(1972)研究麻竹(*Dendrocalamus latiflorus*)開花之生理，推論麻竹開花與體內激勃素含量無關，開花後死亡為植物老化之故；亦有學者欲利用竹類的種子培育實生苗，加以造林，如呂錦明(1985)針對麻竹種子進行發芽試驗，自種子形態、大小，發芽處理以至種子苗培育的過程，隨時觀察並記錄其變化；陳明義(1986)介紹幾種竹類之開花與結實特性，並論及麻竹種子苗造林之可行性，以供竹類育林之參考。

二、玉山箭竹屬(*Yushania*)之世界分布

玉山箭竹屬(*Yushania*)之屬名是耿伯介於 1957 年所發表，根據臺灣所產之玉山箭竹(*Arundinaria niitakayamensis*)為其模式種。耿伯介(1957)指出此屬之模式種分類處理極為特殊，先後隸屬於青籬竹屬(*Arundinaria*)、赤竹屬(*Sasa*)、箬竹屬(*Indocalamus*)、苦竹屬(*Pleiolobus*)及箭竹屬(*Sinarundinaria*)等屬，但是由形態、生育地環境等因子來看，*Arundinaria niitakayamensis* 與上述各屬皆有不同的分類特徵，遂將此模式種另成立為一新屬，其屬名之發音源自於臺灣「玉山」的中文發音 Yu-Shan(耿伯介，1957)。目前全世界屬於此屬之種類有 84 種(Ohrnberger, 1999)，主要分布於臺灣(Taiwan)；中國(China)的：雲南、四川、貴州、湖南、湖北、安徽、浙江、福建、廣東、廣西、新疆；緬甸(Burma)；越南(Vietnam)；尼泊爾(Nepal)；不丹(Bhutan)；印度(India)：北部及東北部；斯里蘭卡(Sri Lanka)；馬來西亞(Malaysia)；婆羅洲(Borneo)；菲律賓(Philippines)的呂宋島(Luzon)；非洲(Africa)的衣索匹亞(Ethiopia)、蘇丹(Sudan)、薩伊(Zaire)、剛果(Congo)、尚比亞(Zambia)、肯亞(Kenya)、烏干達(Uganda)、盧安達(Rwanda)、蒲隆地(Burundi)、坦尚尼亞(Tanzania)、馬拉威(Malawi)、喀麥隆(Cameroon)、馬達加斯加(Madagascar)等地(圖 1)。在臺灣僅產玉山箭竹一種。

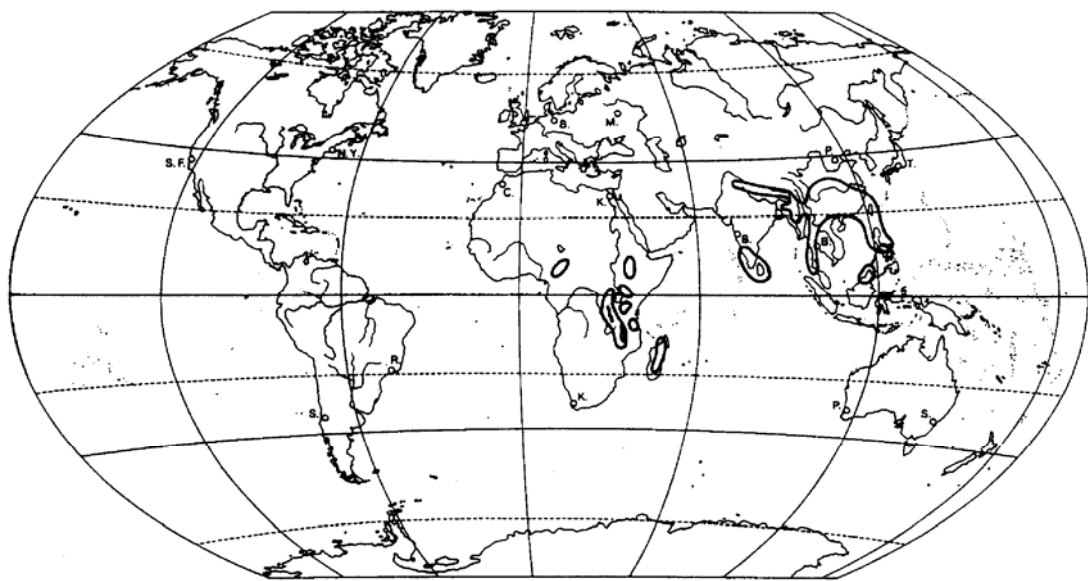


圖 1. 玉山箭竹屬(*Yushania*)世界分布圖。分布地區由粗黑線圈出(Ohrnberger, 1999)。

三、玉山箭竹形態描述

走出莖合稈叢生，稈高 1-4 m，徑 0.5-2.0 cm，節間長 10-30 cm，表面粗糙；節隆起顯著；枝多數叢生，稍部下垂。稈箨革質，粗糙，灰棕色，密佈黃色細毛，邊緣密生軟毛；箨耳細小，上端叢生棕色短剛毛；箨舌截狀；箨葉闊線形，先端尖銳，全緣。葉 3-10 一簇，狹披針形，長 4-18 cm，寬 0.5-1.3 cm，先端尖銳，基部楔形，側脈 3-4，細脈 7-9，格子狀；葉緣一邊密生刺狀毛，另一邊疏生；葉柄短，長 0.1-0.2 cm；葉耳不顯著，上端叢生剛毛；葉舌圓頭或截形；葉鞘長 2.5-5.0 cm，邊緣微毛。小穗長 2-4 cm，含有小花 2-7；護穎 2，長 4.0-5.5 cm，縱脈 3-7；外稈尖卵狀披針形，長 8-12 mm，縱脈 7-9；內稈長 8-9 mm，龍骨線縱脈 2，兩側各 2，龍骨線上密生細毛；子房瓶狀，長 2.5-4.5 mm，徑 1 mm，不具維管束；花柱 2，短；柱頭 2，罕有 3，羽狀毛；雄蕊 3；花絲細長；藥闊線形，長 8 mm；鱗被 3，倒卵形，長 1.2-1.8 mm，上端有毛(林維治，1976)(圖 2)。

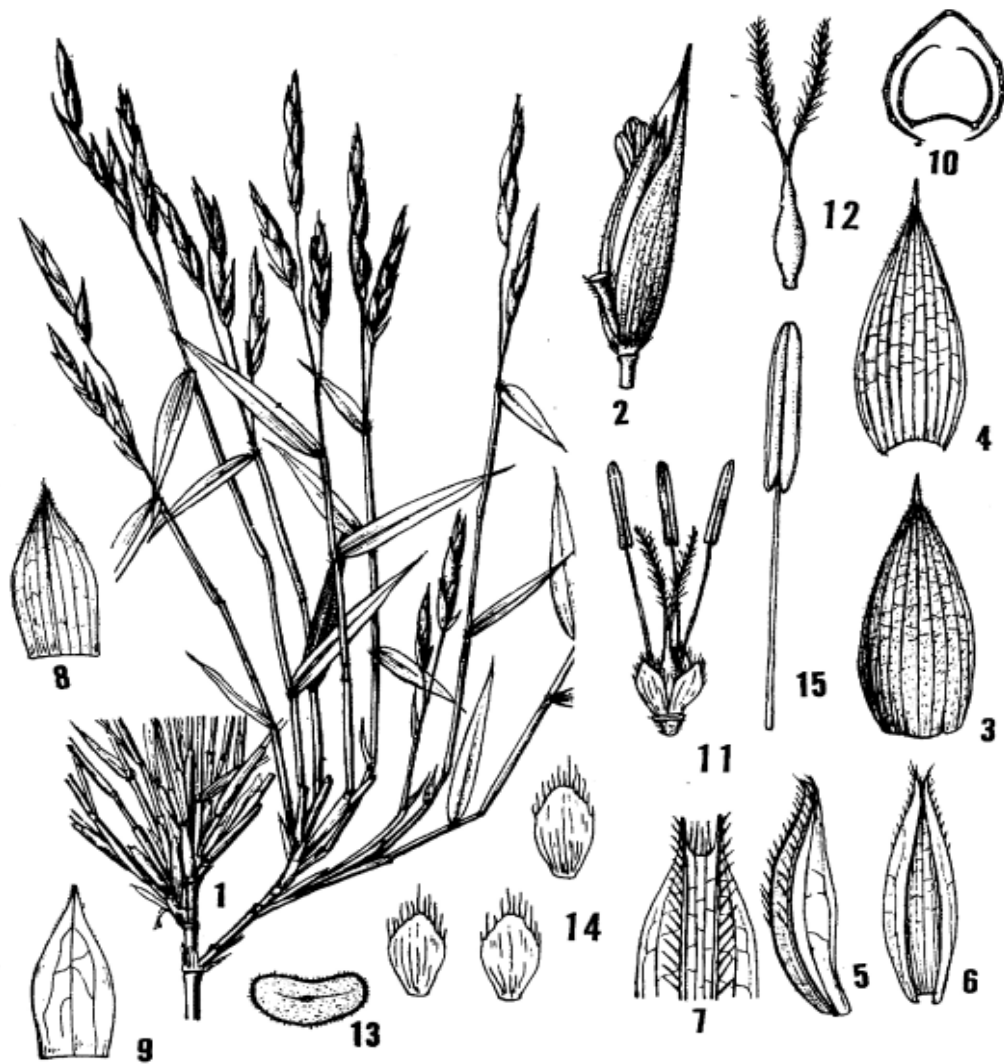


圖 2. 玉山箭竹花之構造(林維治, 1974)。

1. 花枝(flowering branch) $\times 0.8$
2. 小花(floret) $\times 6.0$
3. 外稃背面(dorsal view of lemma) $\times 4.5$
4. 外稃裡面(ventral view of lemma) $\times 4.5$
5. 內稃側面(lateral view of palea) $\times 5.0$
6. 內稃內面(ventral view of palea) $\times 5.0$
7. 內稃上部背面(dorsal view of upper part of palea) $\times 7.0$
8. 護穎(empty glumes) $\times 3.5$
9. 護穎(empty glumes) $\times 3.5$
10. 外稃及內稃之橫切面(transverse section of lemma and palea), 放大
11. 雌蕊, 雄蕊, 鱗片(gynoecium, stamens & lodicules), 放大
12. 雌蕊(gynoecium) $\times 5.0$
13. 子房橫切面(transverse section of ovary)
14. 鱗片(lodicules) $\times 10.0$
15. 雄蕊(stamen) $\times 10.0$

四、玉山箭竹相關研究

有關玉山箭竹方面的文獻，主要著重於生態上之探討，如柳楮(1963)研究小雪山高山草原生態時指出，小雪山的高山草原係由原始森林遭到火燒後所形成的，更因週期性火災的影響，使其演替停頓於現狀而成為火燒之前的極群社會。然高山草原的優勢植群主要為玉山箭竹、高山芒(*Miscanthus transmorrisonensis*)、玉山箭竹與高山芒的混合型(王忠魁，1974)。劉業經等人(1984)探討高山箭竹草生地之植物演進與競爭機制及臺灣冷杉入侵草生地之速率，認為臺灣高山箭竹草生地過渡群叢，如果長期不受干擾，將逐漸演替成臺灣冷杉單叢，而達到極盛相。生理方面之研究，如郭寶章及張明洵(1984)探討玉山箭竹於不同季節中之養分變化，並指出使用克林草(殺草劑)來控制玉山箭竹的適當時機。Tsai & Young(1993)針對麻竹開花及未開花的根圈土壤進行分析，結果顯示，在開花麻竹下方土壤中其相剋有毒物質(allelochemicals)的含量較未開花麻竹下方土壤的含量為多，根據此一結果，Tsai & Young 更進一步推測，土壤中的相剋有毒物質含量多寡與會影響竹類開花的情形。

另外，利用生化分類之方法，探討玉山箭竹於植物分類及生態上的地位，如 Hsiao & Rieseberg(1994)利用 RAPD 方法探討玉山箭竹營養系的組成及分布情形；以 50 m 線截法取樣，每隔 1 m 採集一單株，實驗結果可將玉山箭竹區分為 31 個營養系，其中分布距離最遠的營養系可達 10 m 之遠，此研究結果可以作為取樣上之依據。Hsiao 等人(1996)利用同功酵素研究合歡山地區玉山箭竹的遺傳變異，於省道台 14 線 35 K 至 36 K、克難關及鳶峰三個地點，在每個地點採集草原及林下兩種不同生育環境的玉山箭竹，經由歸群分析，草原生育環境之族群歸為一群，林下生育環境之族群可歸為另一群。Hsiao & Lee(1999)利用 RAPD 方法研究臺灣各地區間玉山箭竹的族群遺傳結構，發現地區間、地區內採樣點間、採樣點內個體間分別的遺傳變異佔總變異的 15.27%、4.8%、79.93%，這顯示出玉山箭竹個體間的遺傳變異度高，但族群之間的分化並不明顯。賴裕芳等人(2000)探討塔塔加地區玉山箭竹生長在不同環境下，其形態變異乃因適應環境所造成，抑或經環境的選擇壓力後，分化成不同的生態型，遂利用 RAPD 分析此地玉山箭竹的遺傳結

構，使用 20 個引子共產生 132 個 DNA 條帶，其中 73 個條帶具有多型性，占總條帶數的 55.3%；玉山箭竹族群間之平均遺傳相似度 0.845，顯示在不同地區之玉山箭竹間其遺傳同質性相當高。陳致仁(2002)利用葉綠體 DNA 之 *trnT-trnL*、*trnT-trnD* 基因區間段來檢測臺灣及中國大陸地區玉山箭竹的族群遺傳變異，並探討其親緣地理關係。結果發現由於地理隔離使福建戴雲山與臺灣族群的分化指數達 0.6944，武夷山與臺灣族群亦有 0.505，而臺灣不同山脈之玉山箭竹並沒有因河流谷地的隔離而產生分化，若以中央山脈的非南段族群為主體和雪山山脈及玉山山脈族群做比較，發現遺傳分化值分別為 0.00381 及 0.00887，甚至是雪山山脈及玉山遺傳分化值也只有 0.00703，北部的北插天山與南部的塔關山和其他族群之遺傳分化指數則達 0.5813、0.4897，最南部的大里力山更呈現出族群內無變異之僵化現象。親緣關係的分析探討了臺灣地區可能之族群擴張路徑，發現臺灣地區族群親緣樹有地理結構存在。

五、營養系判定及分子標記技術之應用

植物若長期利用地下莖、珠芽(bulbils)等營養器官做為繁殖體拓展其族群大小時，則稱之為營養系植物(clonal plants)(Cook, 1983)。營養系(clonality)在族群中遺傳變異的數量及分布具有兩項重要的意義：1.營養繁殖是無性的，沒有行減數分裂及配子融合；2.鄰近分株(ramet)具有相同的遺傳性質(McLellan *et al.*, 1997)。另外此類的植物大多有一重要特徵，即均具有發達的根系，如禾本科(Poaceae)、薔薇科懸鉤子屬(*Rubus*)；或地下莖，如禾本科之竹亞科(Bambusoideae)拓展其範圍。營養生長對於植物的好處在於：1.資源獲得容易；2.在新的環境中，子代能成功且快速的建立。相對地，藉由地下莖或根系易使疾病快速傳播、降低植物進行有性繁殖的資源等缺點產生(Klimeš *et al.*, 1997)。傳統上，營養系範圍的界定係利用植物的基本形態、航照判釋及地面測量等方式做為依據(Kemperman & Barnes, 1976)，但是研究者很難從植物的形態特徵中明確地辨識出其獨立的遺傳個體，對於定出其族群界限則受到阻礙(Ayres & Ryan, 1997)。因此有效地估計營養系內個體的大小、數目、單一營養系的範圍，為研究族群遺傳、族群結構、動態等學科中基礎資料(Hartl & Clark, 1989)；另外對於某些瀕臨稀少的營養系植物，亦可做為保育經營的指導方針(Xie *et al.*, 2001)。

隨著分子生物學的發展，許多學者將分子標記技術廣泛地應用於營養系植物族群的大小、分布、結構，進而至族群遺傳學等研究範疇，其中則以營養系大小、結構在整個族群生態學中為一重要之基礎研究(Ellstrand & Roose, 1987)。主要的分子標記技術有 Allozyme、AFLP(Amplified Fragment Length Polymorphism)、以 PCR 方法為基礎的 RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism)、RAPD(Random Amplified Polymorphic DNA)、ISSR(Inter-Simple Sequence Repeat)等方法(Weising *et al.*, 1995)。Ayres & Ryan(1997)利用 Allozyme 及 RAPD 兩種分析方法，研究美國一種菊科(Asteraceae)的稀有種 *Wyethia reticulata* 之營養系及族群遺傳結構，結果顯示在其族群內具有高度的變異成份約 75%~81%，並同時檢視此二種分析方法其結果之差異。Xie *et al.*(2001)針對已受到瀕危的野生稻(*Oryza rufipogon*)族群進行研究，於溼地(wetland)、沼澤(marsh)、河流(river)、大池塘(large pond)、高原(table land)等 5 種不同的生育環境，分別利用網格(grid pattern)及線截(transects)之取樣方法，共 130 個樣本進行分析。結果指出，推測在這 5 個不同的生育地中，有性繁殖與無性繁殖交互發生；當族群遇到不利於散播時，例如遇到季節性乾旱或生育地環境較差時，營養系便行有性生殖，以提高營養系的歧異度。

由於每一營養系植物拓殖方式的不同，在取樣的面積及樣本數目應有所不同。Suyama *et al.*(2000)研究日本矮竹(*Sasa senanensis*, dwarf bamboo)的營養系結構時發現到，濃密的矮竹族群是無法利用傳統的挖掘方式來瞭解其結構，於是利用 AFLP 方法，在預備試驗中選擇 3 個試驗地，共 21 個樣本，選擇 3 個限制酶、產生出 153 個片段；結果顯示出有 2 個營養系存在，兩地的距離間隔大約 200 m 之遠。根據此結果，Suyama *et al.*在試驗地中更進一步的研究營養系的大小，將取樣面積定為 200 m × 500 m (10ha)，於每 50 m 為間距劃分出 50 m × 50 m 的小區，每一間隔點上為取樣之位置，共有 51 個樣本，進行分析，結果可得 22 個營養系。大部分的營養系均沿著等高線而分布，在地勢平緩的生育地中，營養系分布範圍較廣；相反的，在陡峻的地勢中，每一營養系只由 1 或 2 個樣本來表示。Suyama *et al.*推測，在不同生育地環境之下，會影響到營養系分布的情形；成熟的土壤地中，日本矮竹的出現率比未成熟來的高(Yamamoto *et al.*, 1995)，然而在陡峭的坡面上，其表土層較薄，並有經常性的侵蝕作用(erosion)，這種的立地條件對於營養系

的分布有所限制，常會形成小型的區塊，以求生存。

ISSR 分子標記技術是由 Zietkiewicz *et al.* 於 1994 年所提出。在真核生物細胞核中遍佈許多微衛星序列(microsatellites, 或稱簡單重複序列 SSR), ISSR 是根據 SSR 所設計而成的。SSR 是由 2 至 5 個核苷酸(nucleotide)為單元(motif)所組成的，其演化速度快，因此可以提供相當多的多型性，但缺點是須事先知道兩側的 DNA 序列組成才能設計引子。而 ISSR 使用的引子是在 SSR 的 3' 或 5' 端加上由 1 至 4 個核苷酸序列所組成的錨(anchor)以進行聚合酶連鎖反應(PCR)放大 DNA 序列。由於 SSR 遍佈於真核生物細胞核中，由相同單元所組成的 SSR 可出現在親緣很近的分類群中，使得 ISSR 可以同時放大許多基因座，且可應用於不同分類群的研究上。與 RAPD 相比，同樣具有所需 DNA 量少、操作簡便及不需事前知道材料 DNA 的資訊等優點，但因 ISSR 引子序列較 RAPD 所用的長，因此條帶專一性與再現性較高，能得到更高可信度的遺傳多型性資料；而其基因座具中性演化的內涵，相較於 RAPD 有較快的演化速率，可提供較高的族群遺傳變異估計值(Zietkiewicz *et al.*, 1994; Esselman *et al.*, 1999)。目前以 PCR 為基礎的 ISSR 技術可應用於遺傳連鎖分析及建立遺傳圖譜(Casaoli *et al.*, 2001; Snakar & Moore, 2001; Tsumura *et al.*, 1996)，研究自然族群的雜交現象(Hollingsworth *et al.*, 1998)，物種族群遺傳變異(Li & Ge, 2001; Qian *et al.*, 2001)，區分種內亞種、品系或栽培種(Wolfe *et al.*, 1998)及等方面。

第三章、材料與方法

一、研究區概況

雪山東峰位處雪霸國家公園生態保護區內，行政區劃屬於臺中縣和平鄉，林政區則屬於林務局東勢林區管理處所轄之大甲溪事業區第 26、27、30 林班交界，海拔高度 3,201 m，植群主要為玉山箭竹組成之草生地地形相，周邊區域則為臺灣冷杉(*Abies kawakamii*)森林。研究區內之地質屬於中央山脈地質區之西部亞區中的雪山山脈帶，由第三紀的亞變質岩所組成，地質帶中以深灰色的硬頁岩和板岩為主(何春蓀，1986)。據陳正祥(1957)對臺灣氣候之分類，研究區屬於寒帶重溼氣候(AC')，溫度低而溼度高，冬季霧有雪。研究區於 2001 年 2 月 18 日發生火燒，同年 8 月發現萌蘖後之玉山箭竹有開花現象(林永發及邱清安，2002)，本研究即以雪山東峰火燒後局部開花的玉山箭竹族群為材料，主要觀察樣區位於雪山東峰之北面坡(圖 3)。

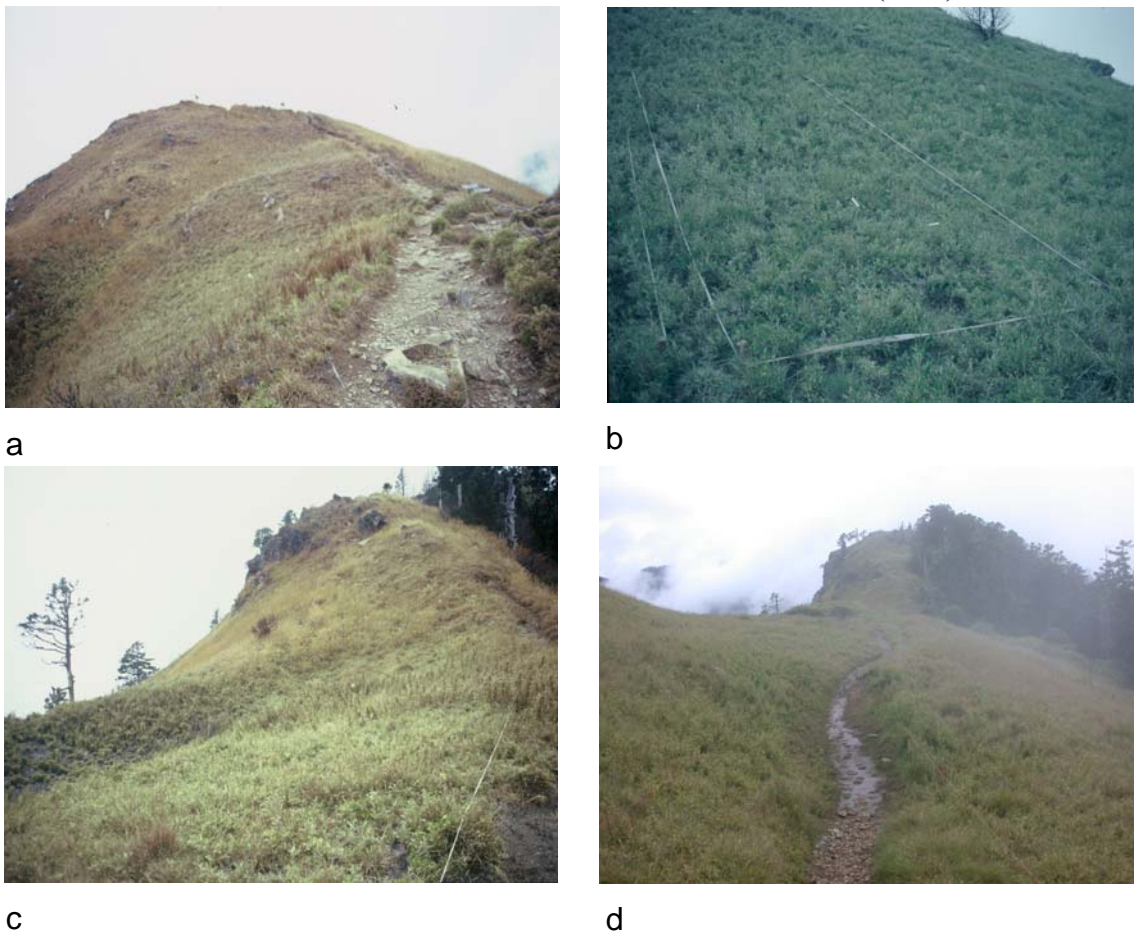


圖 3. 雪山東峰現場樣區照片；a. 雪山東峰；b. 樣區 1；c. 樣區 2；d. 步道左側是樣區 3，右側為樣區 4。

二、營養系判定之研究

於雪山東峰設置 20 m × 20 m 之大樣區，每 2m 為一取樣點，採集玉山箭竹之植株共 121 個樣本。以矽膠乾燥，帶回實驗室進行分析。本研究利用 ISSR 指紋分析方法進行，並於野外挖掘地下莖走向做一營養系之判釋。實驗流程如圖 4。

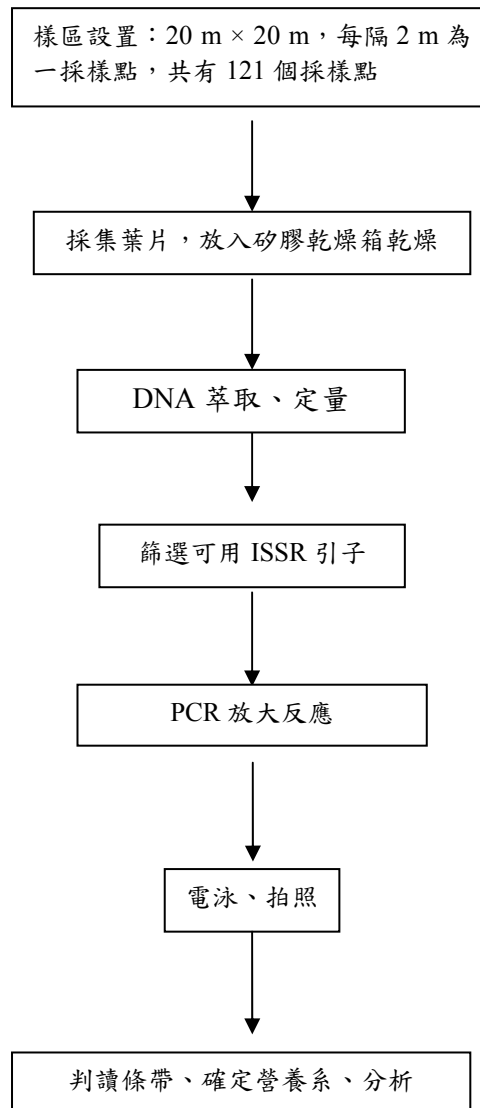


圖 4. ISSR 實驗流程圖

(一)樣本採集

於雪山東峰設置 20 m × 20 m 的正方形樣區，每 2 m 為一網格點(grid pattern)，採集點上玉山箭竹之葉片，並以矽膠乾燥保存於防潮箱，供萃取 DNA 之用，樣區形狀如圖 5。

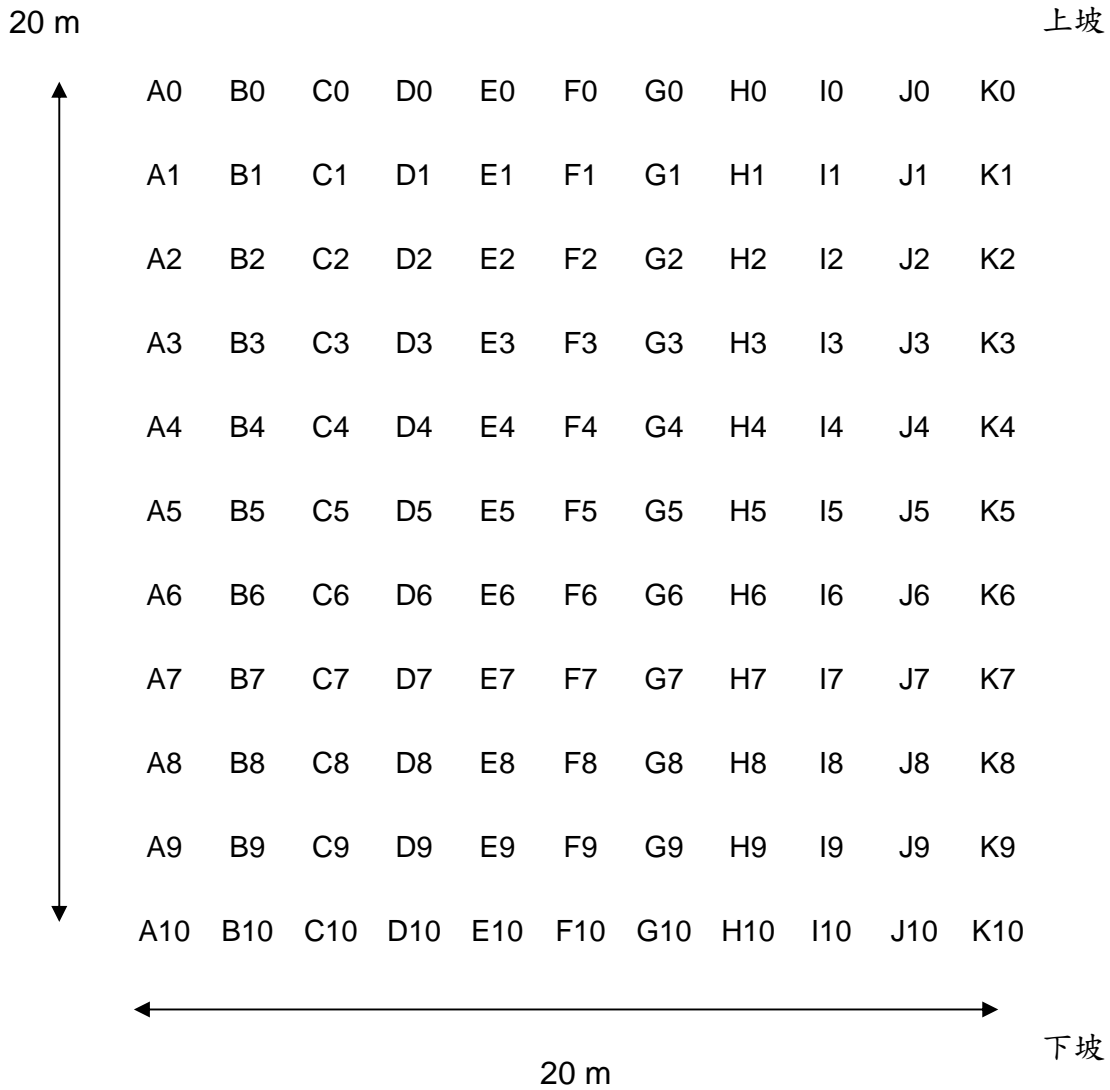


圖 5. 營養系取樣樣區之形狀

(二)DNA 萃取

採用 Kobayashi *et al.* (1998)之 CTAB 法稍微加以修改，萃取經矽膠乾燥後的樣本葉片其整個基因組 DNA。實驗步驟如下：

1. 秤取 30-40 mg 的乾燥葉片，放置於研鉢中，並加入少許滅菌海砂(sea sand)。
2. 在研鉢中倒入液態氮，研磨葉片至粉狀，再加入 1 ml 可去除多酚及多醣的 Buffer I 【Tris-HCl (pH=8.0) 100 mM, EDTA (pH=8.0) 20 mM, Sorbitol 350 mM, PEG 8000 10% (w/v), PVP-40 1% (w/v)，萃取使用前再加入 0.2% 2-mercaptoethanol (抗氧化劑)】，磨勻後倒入 1.5 ml 微量離心管。
3. 以 13,000 rpm 離心 5 min。
4. 去除上層液，若仍有許多雜質，可重複步驟 2-4，2 次。
5. 加入 0.7 ml 之 Buffer II 【Tris-HCl (pH=8.0) 100 mM, EDTA (pH=8.0) 20 mM, Sodium sarkosyl 1% (w/v), PVP-40T (polyvinylpyrrolidone 40T) 1% (w/v), NaCl 810 mM, CTAB 2%(w/v)，萃取使用前再加入 0.2% 2-mercaptoethanol】於離心管中，再將其與管內粉末攪拌混合。
6. 置入水浴槽內以 60°C 進行水浴約 30 min，並時常翻轉微量離心管。
7. 加入能清除多餘蛋白質的 Chloroform-isoamylalcohol (24 : 1)0.5 ml，並翻轉 30 min 使之乳化(emulsion)。
8. 以 13,000 rpm 離心 5 min，取上層液至新的 1.5 ml 微量離心管中。
9. 可重複步驟 7-8，使 DNA 更純淨。
10. 加入 2,000 Units/ml 煮沸過之 RNase (Worthington Biochemical Corporation, USA) 5 μ l，混勻後於 37°C 乾浴機中靜置 30 min，以去除 RNA。
11. 加入 0.8 ml -20°C Isopropanol，混勻後置於-20°C 中，至少 1 hr 以上或隔夜，使 DNA 沉澱。
12. 以 13,000 rpm 離心 10 min 後，倒除液體部分。
13. 加入 0.8 ml -20°C 的鹼性酒精，靜置 10 min，以去除多醣類雜質。
14. 以 13,000 rpm 離心 5 min 後，去除液體部分。
15. 加入 0.5 ml -20°C 之 70%酒精，靜置 10 min，以去除多餘的醋酸銨

(ammonium acetate)。

16. 以 13,000 rpm 離心 5 min，倒除液體部分，再將離心管倒置於試管架上，陰乾至 DNA 乾燥為止，或於 40°C 下烘乾 15 min。
17. 待 DNA 乾燥後，加入 0.1 ml 之 TE buffer 【Tris-HCl (pH=8.0) 10 mM, EDTA (pH=8.0) 1mM】，使 DNA 回溶，於 37°C 下乾浴 30 min，再放入 -20°C 冰箱中冷凍保存。

(三)DNA 定量

將 DNA 溶液裝入石英管中，再與裝有 TE buffer 的石英管一同放入分光光度計中進行測量。將分光光度計的波長設定在 260 nm 與 280 nm 處，測量 OD 值。260nm 處之 OD 值乘以 50，即為 DNA 溶液的濃度(ng / μ l)。取 DNA 溶液，稀釋成 10 ng / μ l，保存於 4 °C 中，待進行 PCR 反應之用。

(四)PCR 反應

反應液之總體積為 25 μ l，反應試劑與方法如下：

1. 反應試劑

Tris-HCl (pH=8.3)	10 mM
KCl	50 mM
MgCl ₂	1.0 mM
DNTPs	100 μ M
Primer	0.1 μ M
聚合酶	0.1 unit
模板 DNA	10 ng

2. 方法

將試劑加入進行 PCR 反應的離心管中，每管總體積為 25 μ l，於反應液上個別加入 20 μ l 的礦油(Mineral oil)，以避免 PCR 反應時高溫將反應液蒸發。將離心管置入熱循環機(Perkin Elmer Geneamp PCR System 9600)中進行擴增反應。熱循環機的溫度設定如下：

步驟 1：94°C 2 min (初始裂解 denature)

步驟 2：94°C 1 min (DNA 裂解)

步驟 3：50°C 1.5 min (鏈合 annealing)

步驟 4：72°C 2 min (延伸 extending)

(重複步驟 2 至步驟 4，共 40 個循環)

步驟 5：72°C 7 min (最後之延伸)

步驟 6：4°C 結束擴增反應。

反應結束後，保存於 4°C 或立即進行電泳(electrophoresis)。

(五)電泳(electrophoresis)

以 1× TBE Buffer 【0.0045 M Tris, 0.045 M boric acid, 0.001 M EDTA】，配製 1.5%瓊脂(SFR agarose, GIBCO BRL)膠片，以微波加熱使 agarose 完全溶解，攪拌，待其冷卻至 60°C 時倒入製膠盤中，插入齒梳(comb)，靜置使其冷卻凝固，約 1 hr 後拔出齒梳立即使用或保存於 4°C 中備用。

將各管 DNA 擴增後產物加入追蹤染劑 1.5 μl 【tracking dye(0.25% bromo-phenol blue, 0.25% xylene cyanol FF, 30% glycerol in water)】，混勻，取 20μl 載入(loading) 1.5%瓊脂膠片的齒梳孔內，另載入 Bio100 DNA Ladder (Protech Technology, Inc.)，於左右兩邊之齒梳孔內作為分子重標記，進行電泳。電泳液為 1× TBE Buffer 【0.0045 M Tris, 0.045 M boric acid, 0.001 M EDTA】，使用水平電泳槽於 240 V 電壓下進行 90 min。

(六)染色及照相

完成電泳的膠片以溴化乙錠(ethidium bromide)染色 1 min，再以水染退 10 min。在紫外燈箱上觀察，並以 Olympus 數位相機進行拍照保存，供作記錄之用。

(七)統計分析

1. 記錄多型性條帶

讀取亮度大、清晰且具多型性之條帶，利用二元性狀記錄，有出現條帶者記錄為 1，沒有出現條帶則記錄為 0。

2. 基因型判斷

將全部樣本的條帶記錄整理之後，找出條帶出現位置完全相同的樣本，此些樣本歸為同一基因型，即同一營養系。根據 Ellstrand & Roose(1987)所發表對於營養系植物基因型公式，計算營養系之間的歧異度。公式如下：

(1)平均營養系大小(the mean clone size, N_c)：

$$N_c = N/G$$

G：營養系數目

N：全部樣本數目

(2)可分辨比例(proportion distinguishable, PD)：

$$PD = G/N$$

(3)修飾後 Simpson diversity index

$$D = 1 - (\sum N_i(N_i - 1) / N(N - 1))$$

N_i ：第 i 個營養系其組成樣本數目

(4)營養系均勻度(genotypic evenness)

$$E = (D - D_{\min}) / (D_{\max} - D_{\min})$$

$$D_{\min} = (G - 1)(2N - G) / N(N - 1)$$

$$D_{\max} = (G - 1) N / G (N - 1)$$

3. 計算相似度(Similarity)

利用NTSYS-pc ver 2.0 套裝軟體(Rohlf, 1993)，以DICE公式計算兩兩營養系間之相似度(S_{AB})矩陣。各公式如下：

$$S_{AB} = 2N_{AB} / (2N_{AB} + N_A + N_B)$$

N_A ：樣本A出現但樣本B不出現的條帶數

N_B ：樣本B出現但樣本A不出現的條帶數

N_{AB} ：樣本A與樣本B皆出現的條帶數

4. 歸群分析(Cluster analysis)

將 NTSYS-pc ver 2.0 所計算出之樣本間 DICE 相似度矩陣，以 NTSYS-pc ver 2.0 的 SAHN(Sequential, Agglomerative, Hierarchical, and Nested Clustering Methods)程式進行各營養系的 UPGMA(Unweighted Pair-Group Method using Arithmetic average) 歸群分析建立樹狀圖(Dendrogram)。

三、館藏玉山箭竹標本之查閱

為瞭解玉山箭竹之開花紀錄，本研究查閱臺灣各大標本館之玉山箭竹標本，擇取有開花之標本記錄其時間、地點等資訊。

第四章 結果

一、引子及條帶記錄

共篩選 125 個引子，引子係選自於 University of British Columbia (Vancouver, British Columbia, Canada)所設計的引子。選取其中條帶清晰，多型性條帶數較多，放大效果較好，並且條帶具有重複性出現之引子進行實驗，最後選用 10 個引子。樣本數有 121 個，共得到 164 個條帶(band)，其中多型性條帶有 126 個(76.38%)，單型性條帶有 38 個(23.17%)。各引子中以 UBC807 獲得多型性條帶最多(16 個)，其次為 UBC842(15 個)、UBC836(13 個)、UBC888(13 個)、UBC808(12 個)、UBC815(12 個)、IS91(12 個)、IS93(12 個)、UBC826(11 個)、UBC827(10 個)；多型性條帶比例最高的為 UBC808(92.30%)，最低為 UBC827(52.63%)，如表 1。

表 1. 各引子序列與條帶記錄

引子代號	序列(5'-3')	總條帶數	多型性條帶		單型性條帶	
			條帶數	百分比 (%)	條帶數	百分比 (%)
UBC842	GAG AGA GAG AGA GAG AYG	20	15	75.00	5	25.00
UBC807	AGA GAG AGA GAG AGA GT	19	16	84.21	3	15.79
UBC826	ACA CAC ACA CAC ACA CC	16	11	68.75	5	31.25
UBC827	ACA CAC ACA CAC ACA CG	19	10	52.63	9	47.37
UBC808	AGA GAG AGA GAG AGA GC	13	12	92.30	1	7.70
UBC836	AGA GAG AGA GAG AGA GYA	16	13	81.25	3	18.75
UBC815	CTC TCT CTC TCT CTC TG	17	12	70.59	5	29.41
UBC888	BDB CAC ACA CAC ACA CA	15	13	86.67	2	1.33
IS91	BDB CAC ACA CAC ACA CAC	14	12	85.71	2	14.29
IS93	DBD ACA CAC ACA CAC ACA	15	12	80.00	3	20.00
總計		164	126		38	
平均		16.4	12.6	76.83	3.8	23.17

Y=C or T

B=C or G or T

D=A or G or T

二、營養系之判定

將全部樣本的條帶記錄整理之後，找出條帶出現位置完全相同的樣本，此些樣本即歸為同一基因型(表示為同一營養系)。於 121 個樣本中共有 106 個基因型(營養系)，其中樣本 C0、C1 為同一營養系；F1、F2、F3 為同一營養系；G1、G2 為同一營養系；I1、I2、I3、I4、I5 為同一營養系；J0、J1、J2、J3、J4 為同一營養系；K1、K2、K3、K4 為同一營養系；其餘 100 個樣本皆為不同的營養系(圖 6)。圖 7 為用 UPGMA 歸群分析結果之樹形圖。顯示出此處的玉山箭竹營養系範圍非常小，兩兩之間的營養系相距約不超過 2 m，其中有 6 個營養系超過 4 m，最長的營養系有 8 m 之遠，此結果與 Hsiao & Rieseberg(1994)的研究結果相同。Hsiao & Rieseberg 於合歡山地區，以 50 m 線截的方式，共採集 51 個玉山箭竹樣本，利用 RAPD 的方法判釋出有 31 個營養系在此線截上，其中最長之營養系有 8 m 之遠。由於 Hsiao & Rieseberg 是以一條線截為取樣方式，這取樣方法只有探討到線的層次，因此本研究根據其結果，設計出正方形之樣區，以期能進一步瞭解玉山箭竹營養系在一定面積內的分佈情形。結果顯示，最大的營養系分佈情形是位於線截的位置，如圖 6 中可見第 86 個營養系，其分佈方式是在上下坡線截上，而不是呈現出一定矩形或不規則面積，依目前的資料顯示，僅能推測可能與地下莖分布的情形有關。

營養系之間的歧異度：

(1)平均營養系大小(the mean clone size, N_c)：

$$N_c = N/G = 121/106 = 1.1415$$

G：營養系數目

N：全部樣本數目

(2)可分辨比例(proportion distinguishable, PD)：

$$PD = G/N = 0.876$$

(3)修飾後 Simpson diversity index

$$D = 1 - (\sum N_i(N_i - 1) / N(N - 1)) = 0.9957$$

N_i ：第 i 個營養系其組成樣本數目

(4)營養系均勻度(genotypic evenness)

$$E=(D-D_{\min})/(D_{\max}-D_{\min})=0.7974$$

$$D_{\min}=(G-1)(2N-G)/N(N-1)=0.9835$$

$$D_{\max}=(G-1)N/G(N-1)=0.9988$$

營養系植物其分布形式與生育地品質及營養系拓殖情形有關；在生育地良好的環境下，營養系植物會利用其繁殖體，如地下莖、根系拓展其營養系大小；若在土壤貧瘠、地勢陡峻的生育地，地下莖無法拓展出去，造成單一營養系面積較小(Suyama *et al.*, 2000; Xie *et al.*, 2001)。Suyama *et al.*(2000)研究日本矮竹(dwarf bamboo, *Sasa senanensis*)的營養系結構時發現到，取樣面積為 200 m × 500 m (10 ha)，於每 50 m 為間距劃分出 50 m × 50 m 的小區，每一間隔點上為取樣之位置，共有 51 個樣本，進行分析，結果可得 22 個營養系。大部分的營養系均沿著等高線而分布；在地勢平緩的生育地中，營養系分布範圍較廣，最大的分布距離超過 300 m；相反的，在陡峻的地勢中，每一營養系只由 1 或 2 個樣本來表示。Suyama *et al.*認為在不同生育地環境之下，會影響到營養系分布的情形；成熟的土壤地中，日本矮竹的出現率比未成熟來的高，然而在陡峭的坡面上，其表土層較薄，並有經常性的侵蝕作用(erosion)，這種立地條件對於營養系的分布有所限制，常會形成小型的區塊，以求生存。然而本研究的玉山箭竹其生育環境，可能屬於較惡劣的環境(海拔高 3,201 m，日夜溫差較大，冬季有雪)遂造成此研究結果；然而，本研究的採樣地點只有一個採樣位置，若依此結果即下推斷，可能較不理想，唯日後再進行其他不同環境之試驗地，以相同的方法進行實驗，以瞭解不同環境下玉山箭竹營養系之組成情形。

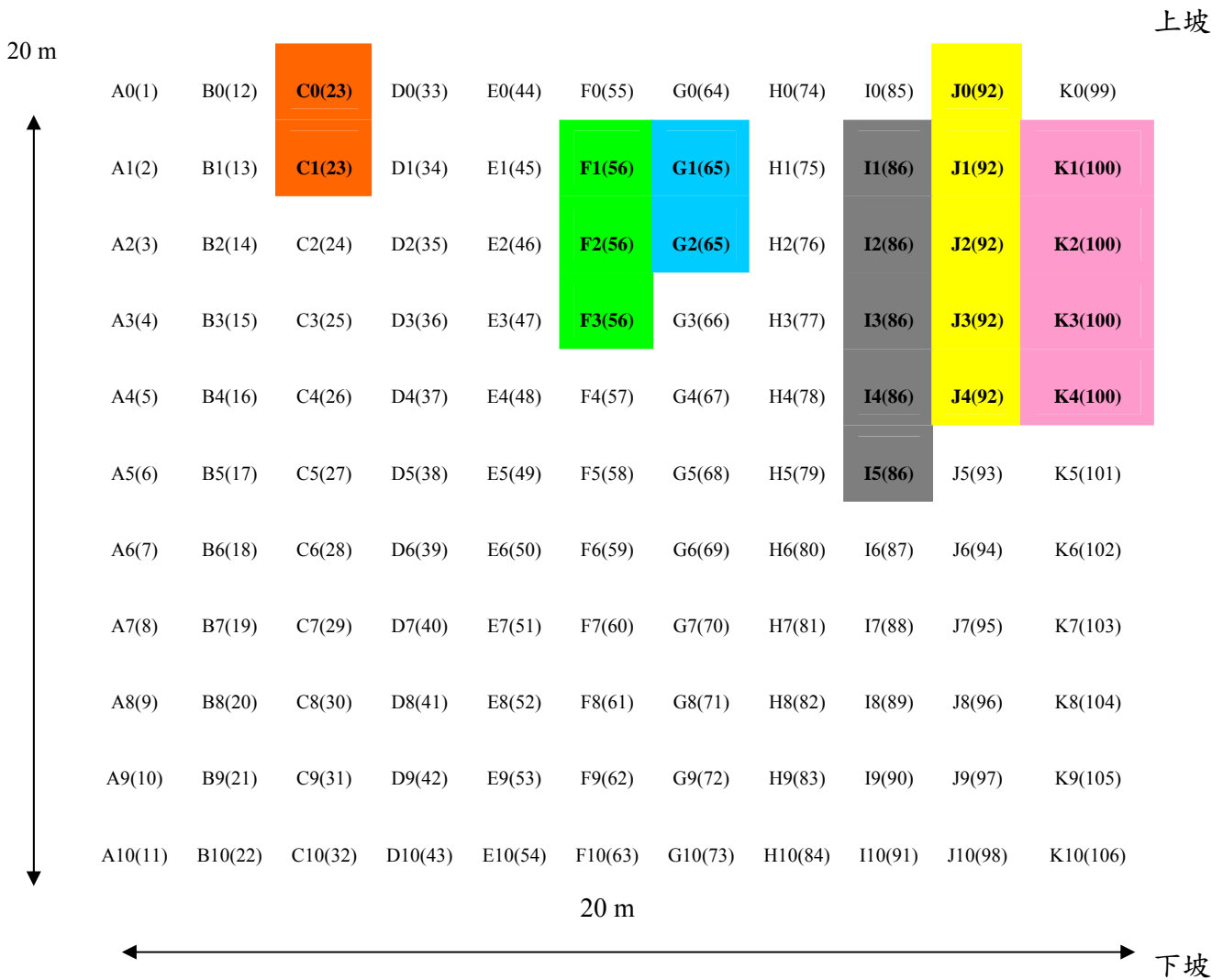


圖 6. 雪山東峰玉山箭竹營養系之位置圖。各樣本之位置，兩兩樣本的距離為 2 m，總面積為 20 m × 20 m，共 121 個樣本，網底相同之樣本表示為同一營養系。括號內之數字為營養系之編號，共有 106 個營養系。

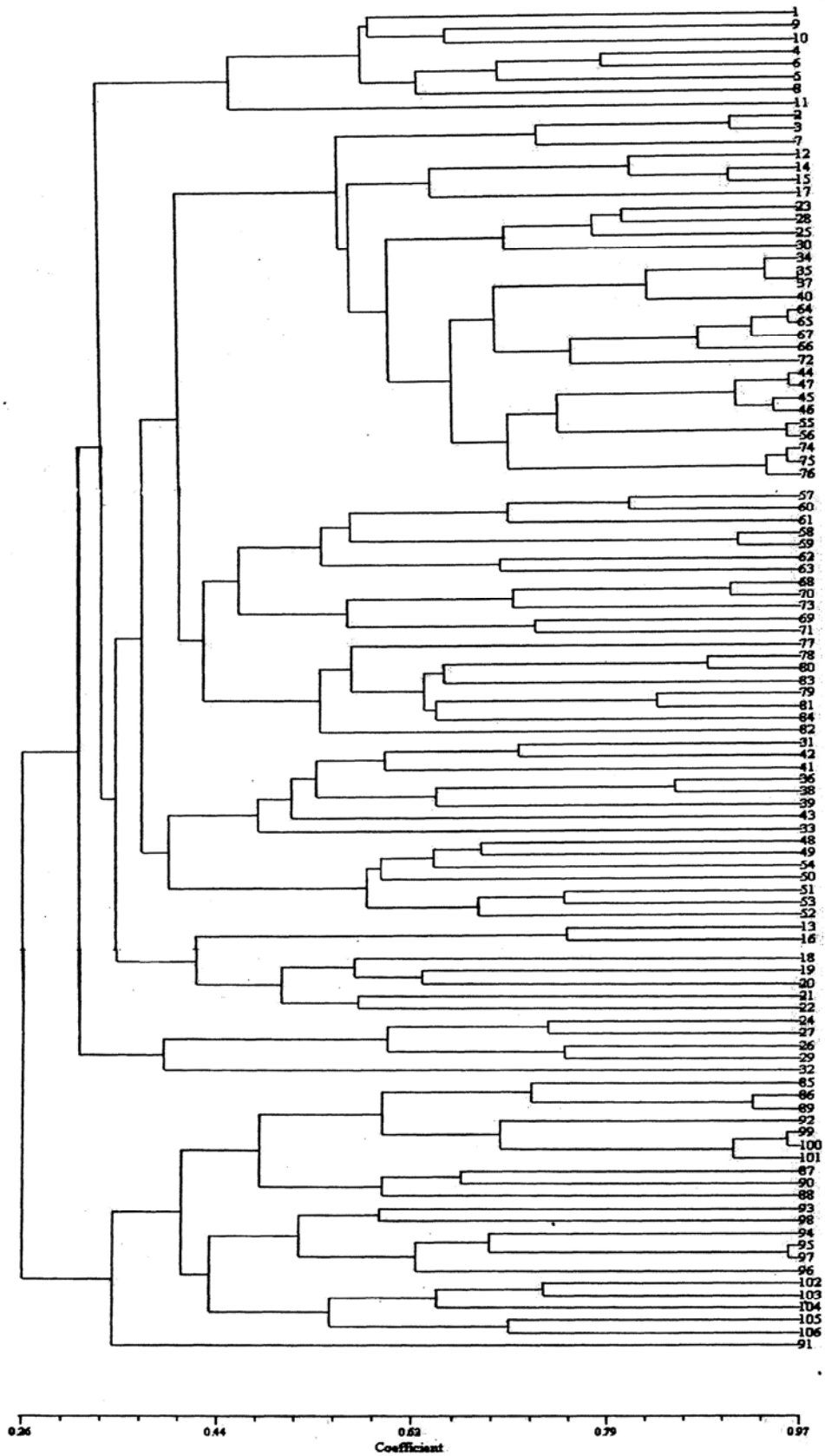


圖 7. 雪山東峰玉山箭竹營養系相似性指數之樹形圖。根據 UPGMA 群團分析結果，所繪製之樹形圖，每一個號碼代表一營養系。

另外，本研究亦於雪山東峰現場挖掘玉山箭竹地下莖，面積為 $1.5 \times 4.5 \text{ m}^2$ 觀察其走向及分布情形，發現玉山箭竹的地下莖主要位於土壤表面約 20 cm 處(圖 8)，地下莖分布情形錯綜複雜，單一地下莖長度最長可達 3.58 m，最短則為 0.32 m，在此面積中可分離出 104 個不同植株，地下莖的走向有自上坡往下坡生長的情形，可與本實驗之結果互相驗證。另一方面，本研究發現玉山箭竹的地下莖可將其他的地下莖穿越，繼續生長，顯示出玉山箭竹地下莖具有強而有力穿越之特性。



圖 8. 玉山箭竹地下莖之厚度



圖 9. 地下莖的生長方向



圖 10. 地下莖交錯之情形



圖 11. 地下莖穿越另一個地下莖之情形

三、館藏玉山箭竹開花標本之紀錄

臺灣的玉山箭竹最早開花紀錄，於 1906 年 10 月 18 日由川上龍瀾、森丑之助兩位日本學者於玉山採集得到(表 2)；另外於菲律賓呂宋島高地的玉山箭竹在 1918 年亦有開花紀錄(Brown & Fischer, 1918)。截至目前為止，臺灣各大植物標本館有 38 個玉山箭竹開花標本，從標本的採集時間及採集地點來看，由表 2 可以歸納出以下幾點：1. 開花期從 5~10 月；2. 採集地點之海拔高 1,700 m~3,600 m 均有分佈，然大多集中於中央山脈之高山，少數位於雪山山脈，其中 1985 年 6 月 15 日及 1996 年 7 月 15 日在雪山東峰有開花紀錄；3. 無法歸納出週期性開花的規律。

竹類依開花出現之頻率可分為定期開花及偶爾開花。依開花的數量可分為集體開花及零星開花(McClure, 1966; Dwivedi, 1988)。杜凡等人(2000)研究雲南地區竹子的開花現象時，發現大部分的野生竹類有全體成片開花的特性，目前在臺灣有竹類集體開花之相關研究，僅陽明山國家公園區內的包籜矢竹(*Arundinaria usawai*)，於 1999 年小規模的開花，隨後即呈斑塊狀枯死，2000 年持續開花，且大量枯死，與前一年相反僅少部分以斑塊狀存活，於園區內發現有種子苗產生，因而推測可望最快於 3~5 年內達到原族群外觀(韓中梅及黃生，2000)。由本研究結果來看，玉山箭竹是否屬於定期開花或偶爾開花仍無法從相關紀錄得知(表 2)，可能是由於玉山箭竹廣泛分布於臺灣中高海拔山區，到達生育地環境之可及性較差，由少數研究人員不定時、不定點採集，僅能獲取有限的資訊，而不足以歸納出其開花頻率。雖無法得知雪山東峰的玉山箭竹是否每年均會開花及其開花數量，仍可由表 2 推斷出此處之玉山箭竹，過去確實有開花現象，依照本研究的開花數量，第一年開花現象應屬集體開花，第二年的開花數量漸減，直至第三年則呈現零星開花；此集體開花可能是由玉山箭竹本身之開花習性，抑或是有火燒之因子加入，因而促進玉山箭竹集體開花，仍待進一步討論。

表 2. 玉山箭竹開花標本記錄表(本研究整理)

日期	地點	海拔高(m)	採集者	採集 編號	館藏 編號	館藏 地點 ¹
1906/10/18	新高山(九千尺)		川上龍彌、森丑之助	3171		TAIF
1908/8/9	巒大山		川上龍彌、森丑之助、 子田文治	3169	7057	TAIF
1925/8/7	能高山		松田英二	3176		TAIF
1930/7/15	Noko, alpine Medaow		Yamamoto Kudo <i>et. K. Mori</i>		17256	TAI
1931/7/12	Mt. niomoyama		T. Hozokawa	2284	245283	TAI
1935/7/13	花蓮港廣研海支北合歡山		I. Simozaua		130359	TAI
1936/7/29	Kwarenô-tyô	3,400	Suzuki-Tokio <i>et N.</i> Fukuyama		17238	TAI
1964/9/14	Chiai (kagi): en route from Hainusanso to Ton-pu	2,800-3,300	H. Koyama	23929	133894	TAI
1974/5/9	大雪山 49K		陳明義		56075	TAIF
1974/12/25	玉山	3,000	陳明義		56071	TAIF
1975/8/28	大雪山 57K		陳明義		56081	TAIF
1978/8/31	大雪山 57K		陳明義		56086	TAIF
1983/9/6	Hualien Co: Near Err-tze-shan	2,000-2,200	Ching-I, Peng	5845	19847	HAST
1984/9/23	Hualien Co: Shoufeng District Mt. Makashan Forest, Halun Station	2,000-2,100	Ching-I, Peng	7313	8230	HAST
1985/6/15	Taichung Co: En route from chika villa to sanliuchiu villa, along exposed mountain path	2,500-3,000	Ching-I, Peng	7898	8232	HAST
1988/7/12	Nanhutashan, Ilan County	3,600	Sheng-you Lu	23472	161037	TAIF
1988/7/19	Shenmaienshan, Taichung County	3,200	Sheng-you Lu	23385	112986	TAIF
1988/7/21	Nanhutashan, Ilan County	3,600	Sheng-you Lu	23449	161055	TAIF
1994/6/24	Taiwan Taichung, Nanhutashan	3,400-3,500	C. M. Wang	W00889	S147972	TNM
1994/6/27	Taichung Co. Shueshan	3,100	T. H. Hsieh	1410	229813	TAI
1996/7/15	雪山東峰	3,200	李聲銘			2
1996/7/20	北大武山	2,800	李聲銘			2
1997/7/10	北合歡山	3,400	李聲銘			2
1987/8/10	Nan Tou, paiyun shanchung	3,450	Tsung Y. Yang	3572	9379	TNM
1998/6/25	Taichung County, 810 Road	1,900	Ching-Kuoh Liou	993	94145	TAIF
1998/7/5	Yushan	3,650	Robert March		95047	TAIF
1998/7/21	Nanhutashan, Ilan County	3,500	Sheng-you Lu	23465	161044	TAIF
2000/7/6	Yushan	1,700	Pei-hsuan Lee	328	117743	TAIF
2001/10/1	雪山東峰	3,201	廖敏君			NCUF
2002/5/11	Ilan Hsien Tatung Hsiang en route from Chialohu to Chienchingshan	2,320	Chien-I Huang accompanied by 梁慧舟, 黃雅怡	829	90302	HAST
2002/5/16	Nantou Hshein Jenai Hsiang along trail from Tienluanchich (a pond)	3,280	Ya-Yi Huang 黃雅怡 accompanied by 黃建益, 劉建華	1119	90006	HAST
2002/8/1	雪山東峰	3,201	廖敏君			NCUF
2002/8/5	小雪山	2,997	廖敏君			NCUF
2002/8/21	大南山(雪山西稜)	3,400	廖敏君			NCUF
2003/5/8	雪山東峰	3,201	廖敏君			NCUF
2003/5/18	桃山	3,325	廖敏君			NCUF
2004/10/21	推論山	2,801	廖敏君、林鴻志			NCUF
2004/10/24	布伏奇寒山	3,299	廖敏君、吳增勇			NCUF

¹中央研究院植物研究所標本館(HAST)
行政院農業委員會林業試驗所植物標本館(TAIF)
國立中興大學森林學系標本館(NCUF=TCF)
國立台灣大學植物標本館(TAI)
國立自然科學博物館(TNM)

²國立中興大學生命科學系生化分類實驗室

四、火燒之影響

雪山東峰於 2001 年 2 月 18 日發生火燒，受到土壤保護的玉山箭竹根系及地下莖即開始萌蘖(林永發及邱清安，2002)，重新抽芽，長成竹稈，進而開花，本研究首次記錄了玉山箭竹集體性開花現象，雖然目前尚無法確定玉山箭竹集體性開花與火燒之關係，Anantachote(1990)、Benton & Weatherhead(1995)均提及火燒後竹類之開花現象，當強度較弱的火燒干擾發生時，玉山箭竹可快速的從地下莖或根系萌蘖取得較好的資源(陳明義等，1987)，由於火燒過後生育地受到改變(Christensen, 1985)，加上剩餘灰分會使得植物的微環境改變及土壤養分成分增減(Bond & Wilgen, 1996)，這些因子均可能促使植物開花。本研究於調查期間發現，上雪山東峰前的哭坡沿線、雪山登山步道 4.7 K 及 369 山莊上方，均可見玉山箭竹有零星開花現象，這些地點並未受到 2001 年 2 月火燒之影響，應是已到達開花的生理年齡進而開花(Campbell, 1986)。由於竹類的生長特性，被歸類於營養系植物(clonal plant)，Hsiao & Lee(1999)利用 RAPD 方法發現全臺灣玉山箭竹族群內個體間之遺傳變異非常大；而當營養系植物族群內具有高度的遺傳變異，大部分源於重複的實生苗建立或極少見的體細胞突變(somatic mutation)(Cook, 1983; Ellstrand & Roose, 1987; Suyama *et al.*, 2000)。Xie *et al.* (2001)針對已受到瀕危的野生稻(*Oryza rufipogon*)族群進行研究，推測於野生稻族群中有性繁殖與無性繁殖方式交互發生，遭遇季節性乾旱或環境逆境時，野生稻即行有性繁殖，以提高營養系的歧異度。而本研究的玉山箭竹受到火燒之後，開始萌蘖、生長、進而開花、結實，若依據前述 Christensen(1985)、Bond & Wilgen(1996)、Xie *et al.*(2001)的推論，火燒如同惡劣的環境且能促進植物開花，玉山箭竹受到火燒干擾後，雖有開花、結實現象，卻無種子苗產生，如何能造成本研究所做出之結果及 Hsiao & Lee(1999)所言之，玉山箭竹族群內個體間具有極大的遺傳變異程度，實有待更進一步的研究。

誌謝

本研究承蒙雪霸國家公園管理處經費支持，武陵管理站主任黃明通先生、廖林彥先生及眾多管理站人員於野外調查期間給予最大的協助與支持，並感謝雪霸國家公園高山保育志工陳素秋女士、吳增勇先生、徐新浩先生、范信昌先生、徐公華先生提供野外調查協助。感謝國立中興大學生命科學系生化分類實驗室蕭如英老師提供實驗設備，陳政道、陳硯茹同學於實驗上給予協助，謹致上十二萬分之謝意。

引用文獻

- 王子定、陳明義(1971)臺灣竹類開花之研究。臺大實驗林報告第 87 號。第 1-5 頁。
- 王忠魁(1974)臺灣高山草原之由來及其演進與亞極羣落之商榷。生物與環境專題研討會講稿集。中央研究院刊印，第 1-16 頁。
- 何春蓀(1986)臺灣地質概論。經濟部中央地質調查所。153 頁。
- 呂錦明(1985)麻竹種子發芽與種子苗之培育。臺灣省林業試驗所試驗簡報第 002 號。14 頁。
- 杜凡、薛嘉榕、楊宇明、輝朝茂、王涇(2000)15 年來雲南竹子的開花現象及其類型研究。林業科學 36(6)：57-68。
- 林永發、邱清安(2002)環山與雪山東峰火燒後植群之變化。內政部營建署雪霸國家公園管理處九十一年度自行研究案報告。38 頁。
- 林維治(1976)臺灣竹亞科植物之分類(續)。林業試驗所試驗報告第 271 號。75 頁。
- 柳楮(1963)小雪山高山草原生態之研究。林業試驗所報告第 92 號。13 頁。

- 耿伯介(1957)中國竹類植物之一新屬及二新種。植物分類學報 6(4):355-356。
- 高清(1972)麻竹開花之生理。臺灣農業 8(4):208-218。
- 郭寶章、張明洵(1984)玉山箭竹之生態及防除。中華林學季刊 17(1):33-51。
- 陳正祥(1957)氣候之分類與分區。林業叢刊第七號。國立臺灣大學農學院實驗林。174 頁。
- 陳明義(1986)竹類之開花。現代育林 2(1):67-76。
- 陳明義、呂金誠、林昭遠(1987)臺灣高山白木林之形成及其演替趨勢之探討。中華林學季刊 20(4):65-76。
- 陳致仁(2002)玉山箭竹親緣地理學探討。國立臺灣師範大學生物研究所碩士論文。57 頁。
- 賴裕芳、王亞男、張國楨(2000)塔塔加地區不同生育地玉山箭竹變異性之研究。中華林學季刊 33(4):457-467。
- 韓中梅、黃生(2000)陽明山地區矢竹族群生態及遺傳研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。25 頁。
- Anantachote, A. (1990) Flowering characteristics of some bamboos in Thailand. *In* Bamboos Current Research. Proceedings of the International Bamboo Workshop, Nov. 14-18. Edited by I. V. Ramanuja Rao, R. Gnanaharan, and C. B. Sastry. The Kerala Forest Research Indtitute, India. pp.66-75.
- Ayres, D. R. and F. J. Ryan (1997) The clonal and population structure of rare endemic plant, *Wyethia reticulata* (Asteraceae): Allozymes and RAPD analysis. *Molecular Ecology* 6: 761-772.
- Benton, A. J. and M. A. Weatherhead (1996) The flowering of three species of thorny bamboos in Hong Kong; 1993-95. *In* Bamboo, People and the Environment. Proceedings of the Vth International Bamboo Workshop and the IV International Bamboo Congress, Ubud, Bali, Indonesia. pp.75-89.

- Bond, W. J. and B. W. van Wilgen (1996) Fire and plants. Chapman & Hall press. UK. 263pp.
- Brown, W. H. and A. F. Fischer (1918) Philippine Bamboos. Bureau of Forestry of Philippines. 64pp.
- Campbell, J. J. N. (1986) Bamboo flowering patterns: a global view with special reference to East Asia. *J. Amer. Bamboo Soc.* 6(1): 17-30.
- Casaoli, M. C., C. Mattioni, M. Cherubini and F. Villani (2001) A genetic linkage map of European chestnut (*Castanes sativa* Mill) based in RAPD, ISSR and Isozyme markers. *Theoretical & Applied Genetics* 102(8): 1190-1199.
- Christensen, M. L. (1985) Shrubland fire regimes and their evolutionary consequences. *In Ecology of natural disturbance and patch dynamics. Edited by S. T. A. Pickett and P. S. White.* Academic Press, Inc., Orlando, FL. pp.85-100.
- Cook, R. E. (1983) Clonal plant populations. *American Scientifics* 71: 244-253.
- Dwivedi, A. P. (1988) Gregarious flowering of *Dendrocalamus strictus* in Shandol (Madhya Pradesh) - Some management considerations. *In Bamboos Current Research. Proceedings of the International Bamboo Workshop, Nov. 14-18. Edited by I. V. Ramanuja Rao, R. Gnanaharan, and C. B. Sastry.* The Kerala Forest Research Indtitute, India. pp.87-91.
- Ellstrand N. C. and M. L. Roose (1987) Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany* 74(1): 123-131.
- Esselman, E. J., L. Jianqiang, D. J. Crawford, J. L. Windus and A. D. Wolfe (1999) Clonal diversity in the rare *Calamagrostis porteri* ssp. *insperata* (Poaceae): comparative results for allozyme and random amplified polymorphic DNA (RAPD) and inter simple sequence repeat (ISSR)

- markers. *Molecular Ecology* 8: 443-451.
- Hartl, D. L. and A.G. Clark (1989) *Principles of Population Genetics*, 2nd ed. Sinauer, Sunderland, Mass. 682pp.
- Hollingsworth, M. L., P. M. Hollingsworth, G. I. Jenkins, J. P. Bailey and C. Ferris (1998) The use of molecular markers to study patterns of genotypic diversity in some invasive alien *Fallopia* spp. (Polygonaceae). *Molecular Ecology* 7(12): 1681-1691.
- Hsiao, J. Y. and L. H. Rieseberg. (1994) Population genetic structure of *Yushania niitakayamensis* (Bambusoideae, Poaceae) in Taiwan. *Molecular Ecology* 3: 201-208.
- Hsiao, J. Y. and S. M. Lee (1999) Genetic diversity and microgeographic differentiation of Yushan cane (*Yushania niitakayamensis*; Poaceae) in Taiwan. *Molecular Ecology* 8: 263-270.
- Hsiao, J. Y., B. H. Wang and L. H. Rieseberg (1996) Microgeographic allozyme variation in Yushan can (*Yushania niitakayamensis*, Poaceae). *Plant Species Biol.* 11: 207-212.
- Janzen, D. H. (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Ann. Rev. Eco. Syst.* 7: 347-391.
- Kemperman, J. A. and B.V. Barnes (1976) Clone size in American aspens. *Canadian Journal of Botany* 54: 2603-2607.
- Klimeš L., J. Klimešová, R. Hendrik and J. van Groenendael (1997) Clonal plant architecture: A comparative analysis of form and function. *In* *The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Edited by H. de Kroon and J. van Groenendael*, Edits. Backhuys Publishers, Leiden. pp.1-29.
- Kobayashi, N., T. Horikoshi, H. Katsuyama, T. Hanhanda and K. Takayanagi

- (1998) A simple and efficient DNA extraction DNA extraction method for plants, especially woody plants. *Plant tissue culture biotechnology* 4(2): 76-80.
- Li, A. and S. Ge (2001) Genetic variation and clonal diversity of *Psammochloa villosa* (Poaceae) detected by ISSR Markers. *Annals of Botany* 87(5): 585-590.
- Makita, A. (1992) Survivorship of a monocarpic bamboo grass, *Sasa kurilensis*, during the early regeneration process after mass flowering. *Ecological Research* 7: 245-254.
- Makita, A., Y. Konno, N. Fujita, K. Takada, and E. Hamabata (1993) Recovery of a *Sasa tsuboiana* population after mass flowering and death. *Ecological Research* 8: 215-224.
- McClure, F. A. (1966) *The Bamboos, A Fresh Perspective*. Harvard University Press. 347pp.
- McLellan, A. J., D. Prati, O. Kaltz and B. Schmid (1997) Structure and analysis of phenotypic and genetic variation in clonal plants. *In The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Edited by H. de Kroon and J. van Groenendael, Edits. Backhuys Publishers, Leiden. pp.185-210.*
- Ohrnberger, D. (1999) *The Bamboo of the world-annotated nomenclature and literature of the species and the higher and lower taxa*. Elsevier Science Press. pp.153-166.
- Qian, W., S. Ge and D. Y. Hong (2001) Genetic variation within and among populations of a wild rice *Oryza granulate* from China detected by RAPD and ISSR markers. *Theoretical & Applied Genetics*. 102: 440-449.
- Rohlf, F. J. (1993) *Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. Applied Biostatistics Inc., New York.

- Snakar, A. A. and G. A. Moore (2001) Evaluation of inter-simple sequence repeat analysis for mapping in Citrus and extension of the genetic linkage map. *Theoretical & Applied Genetics* 102(2): 206-214.
- Suyama, Y., K. Obayashi and I. Hayashi (2000) Clonal structure in dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) population inferred from amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprints. *Molecular Ecology* 9: 901-906.
- Tsai, C. S. and C. C. Young (1993) Allelochemicals in rhizosphere soils of flowering and nonflowering bamboo plants. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 34: 223-234.
- Tsumura, T., K. Ohba and S. H. Strauss (1996) Diversity and inheritance of inter-simple repeat polymorphisms in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and sugi (*Cryptomeria japonica*). *Theoretical & Applied Genetics* 92(1): 40-45.
- Weising, K., H. Nybom, K. Wolff and W. Meyer (1995) DNA Fingerprinting in Plants and Fungi. CRC Press. 322 pp.
- Wolfe, A. D., Q. Y. Xiang and S. R. Kephart (1998) Assessing hybridization in natural populations of *Penstemon* (Scrophulariaceae) using hypervariable intersimple sequence repeat (ISSR) bands. *Molecular Ecology* 7: 1107-1125.
- Xie, Z. W., Y. Q. Lu, S. Ge, D. Y. Hong and F. Z. Li (2001) Clonality in wild rice (*Oryza rufipogon*, Poaceae) and its implications for conservation management. *American Journal of Botany* 88(6): 1058-1064.
- Yamamoto S., N. Nishimura and K. Matsui (1995) Natural disturbance and tree species coexistence in an old-growth beech – dwarf bamboo forest, southwestern Japan. *Journal of Vegetation Science* 6: 875-886.
- Zietkiewicz, E., A. Rafalski and D. Labuda (1994) Genome fingerprinting by

simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. Genome 20: 176-183.

附錄一 玉山箭竹各引子擴增之條帶電泳圖

左右兩旁或中間的條帶為標示分子重的 Marker，由上到下的每一條帶分別代表 3,000、2,000、1,500、1,000、900、800、700、600、500、400、300、200、100 bp。

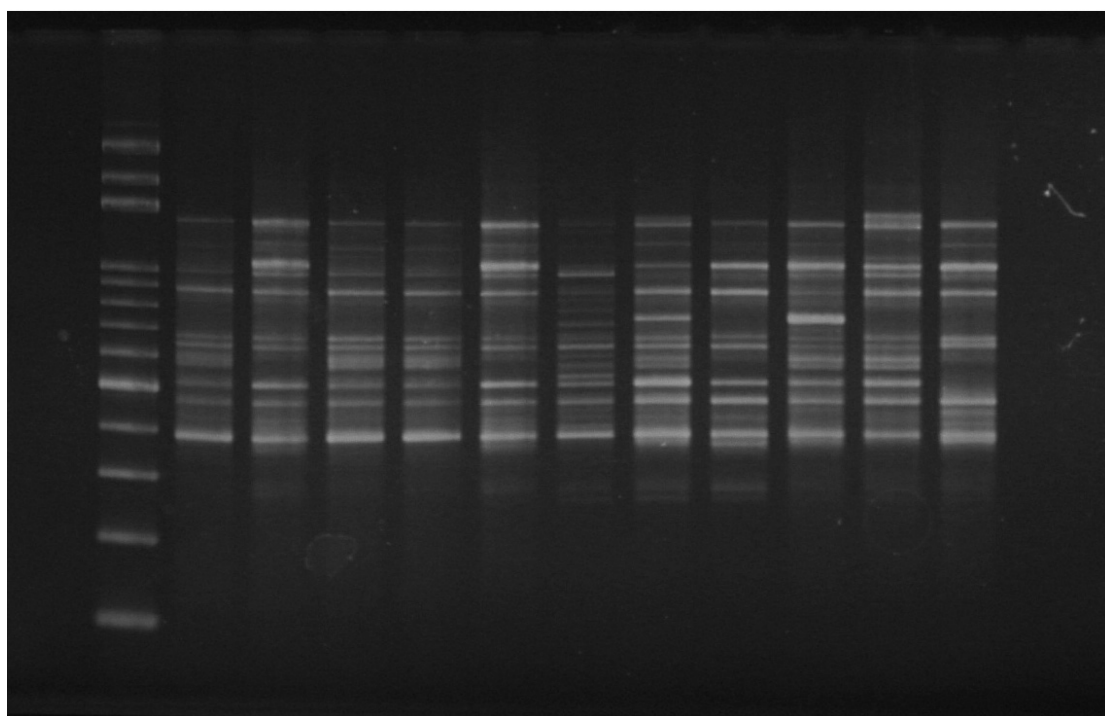


圖 1. 引子 UBC842 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 B0-B10。

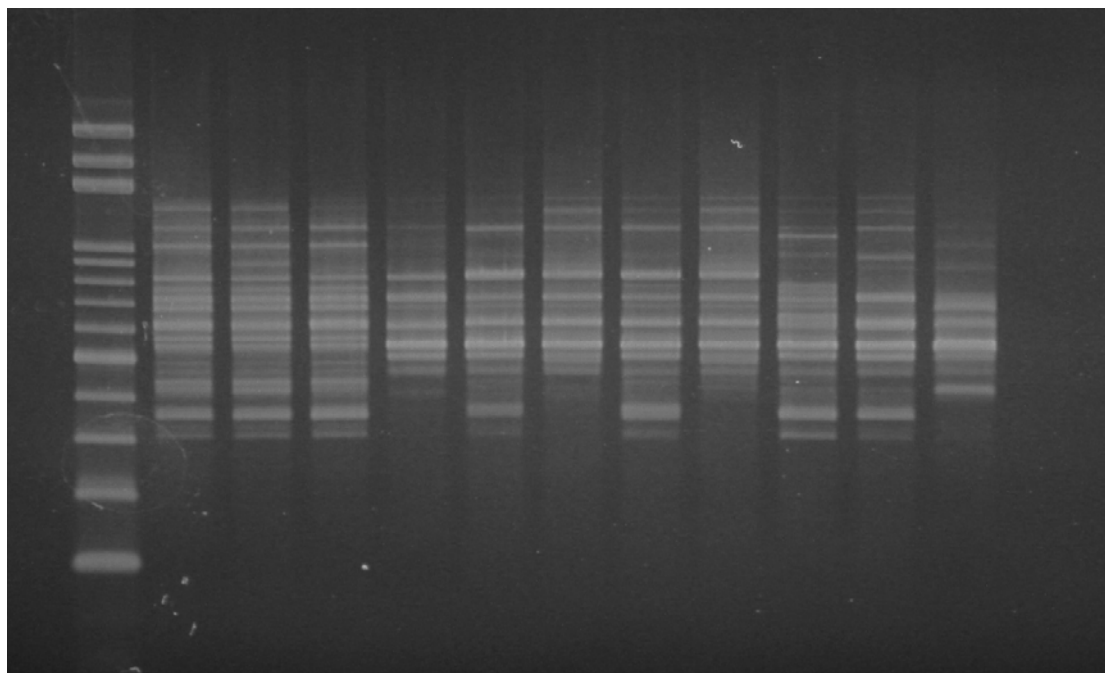


圖 2. 引子 UBC807 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 H0-H10。

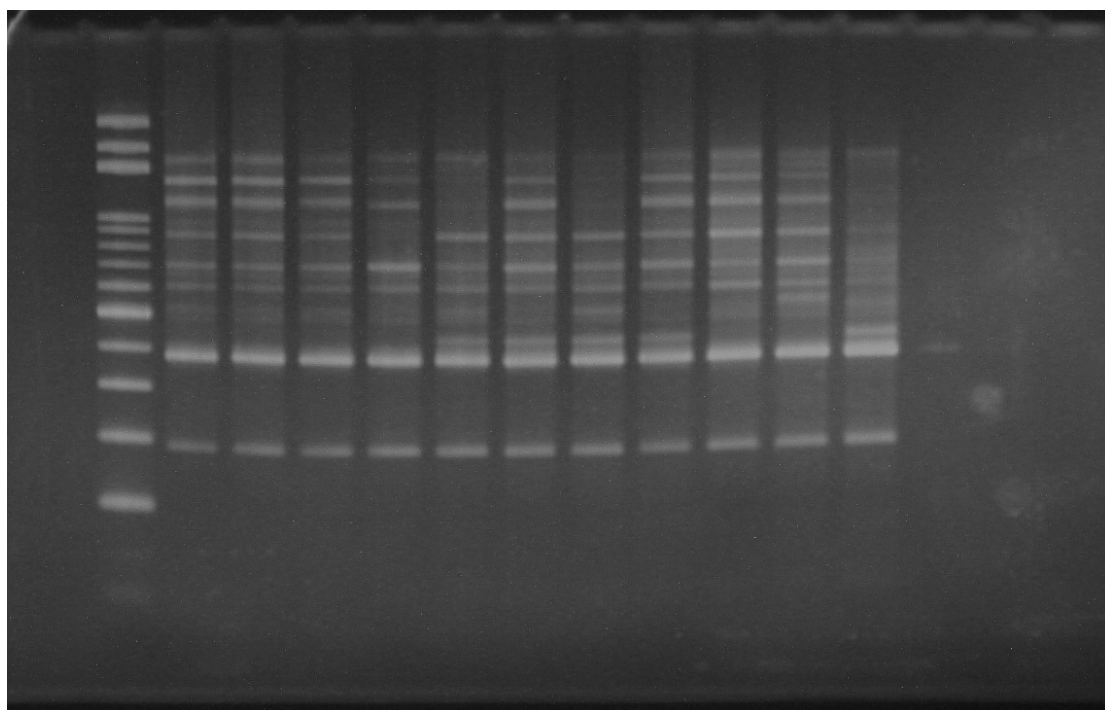


圖 3. 引子 UBC826 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 H0-H10。

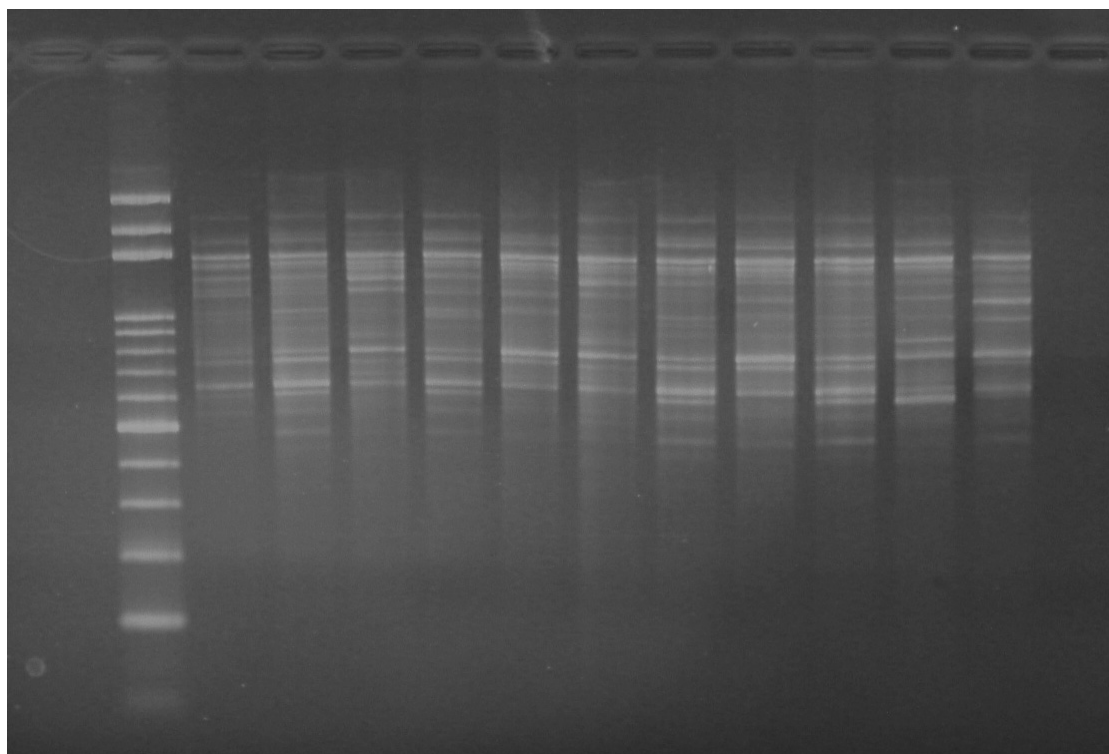


圖 4. 引子 UBC827 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 C0-C10。

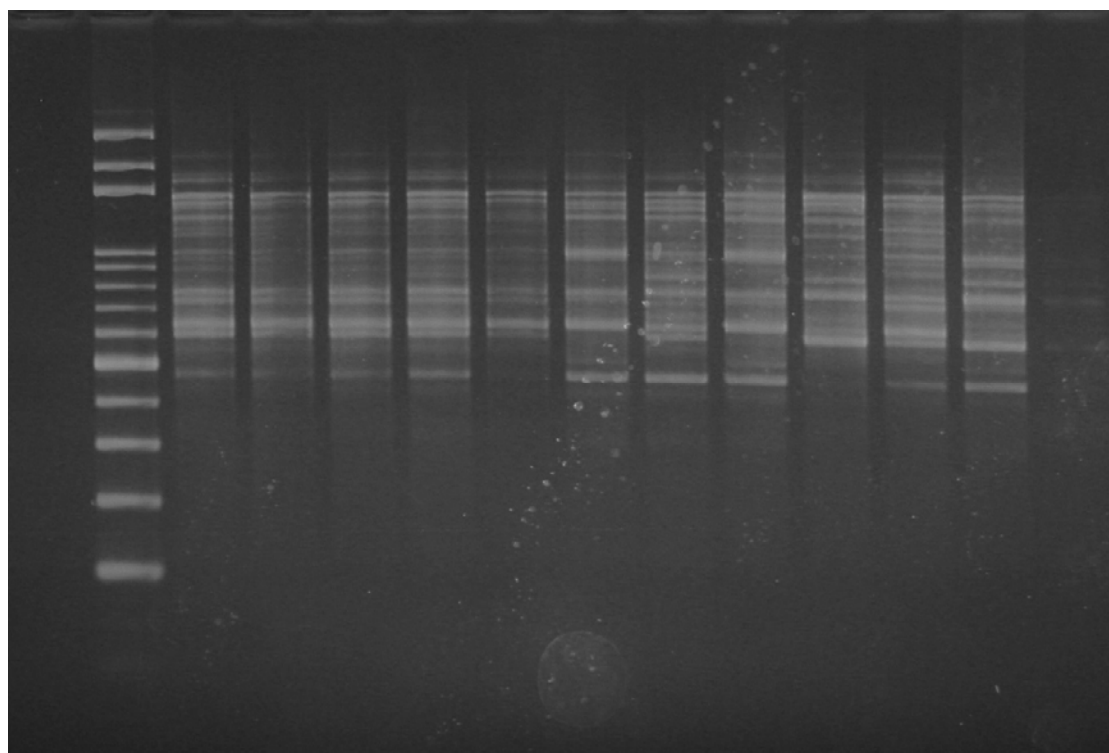


圖 5. 引子 UBC827 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 G0-G10。

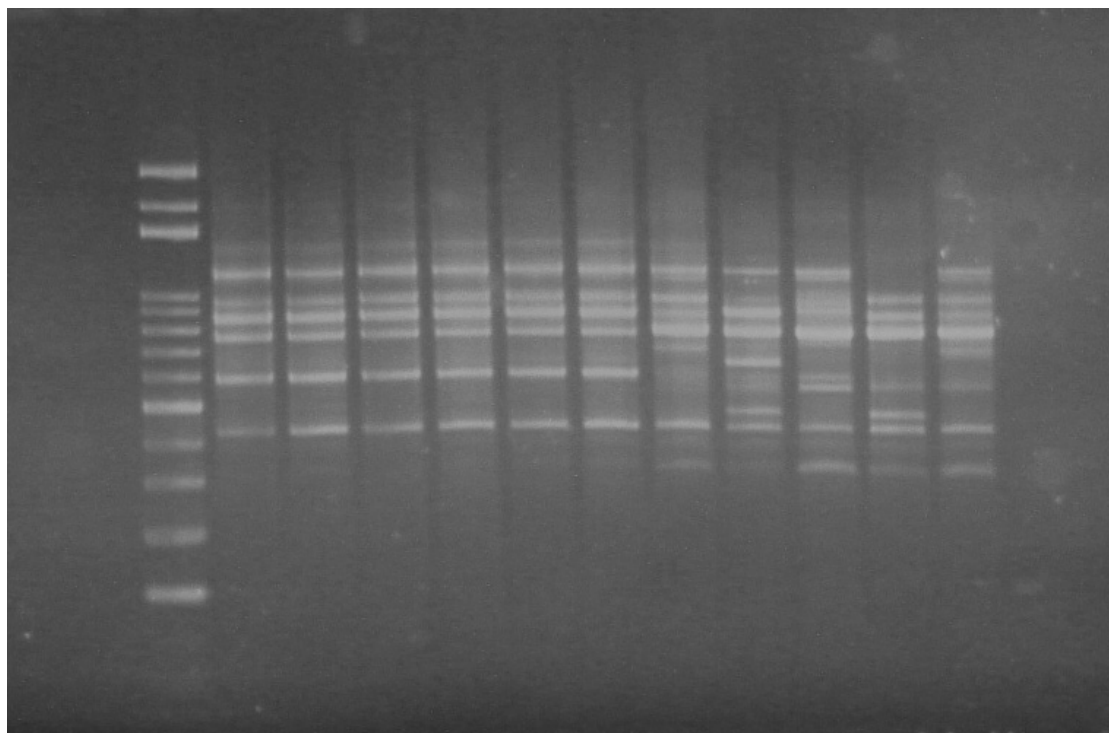


圖 6. 引子 UBC808 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 K0-K10。

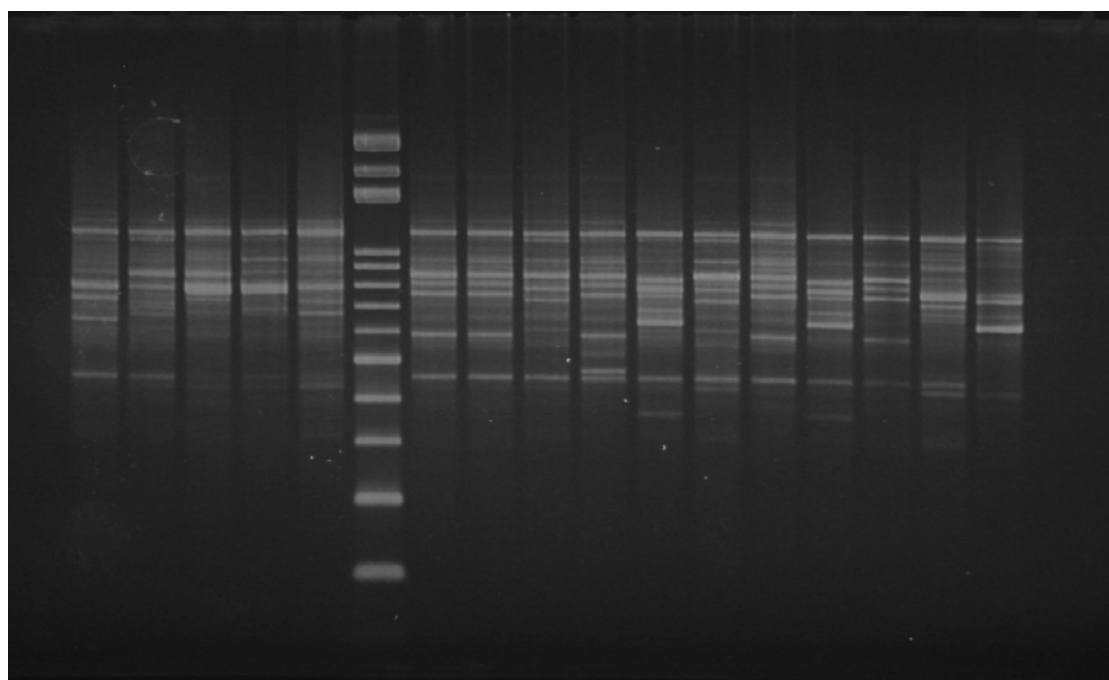


圖 7. 引子 UBC808 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 B6-B10、C0-C10。

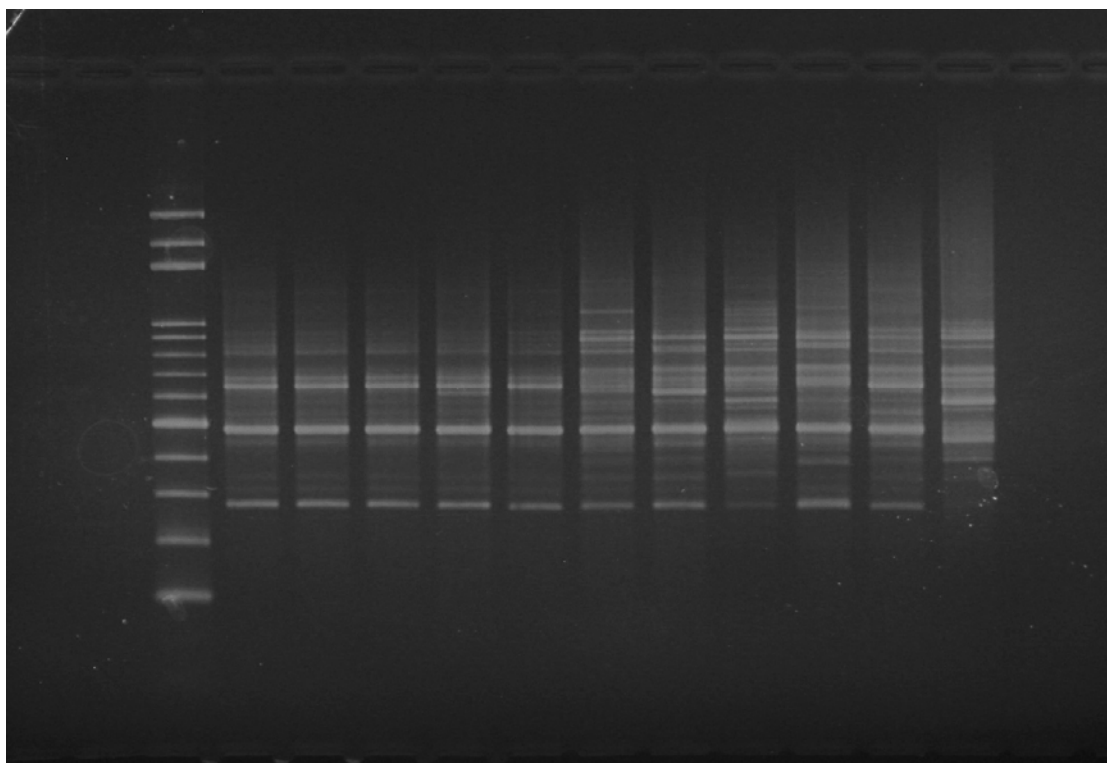


圖 8. 引子 UBC836 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 G0-G10。

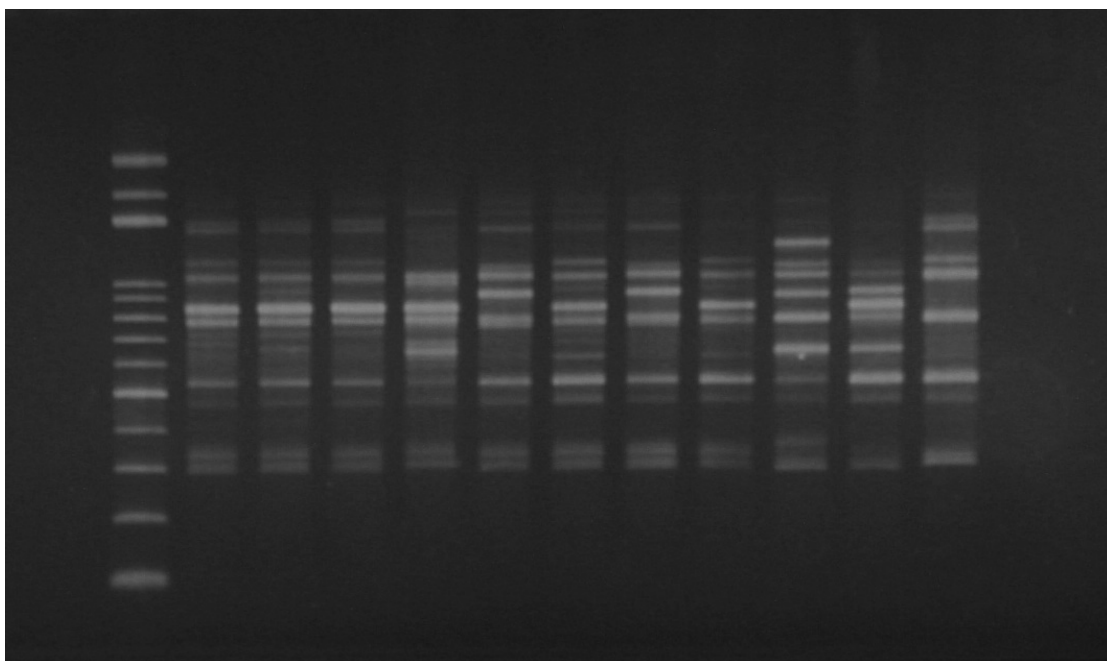


圖 9. 引子 UBC815 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 H0-H10。

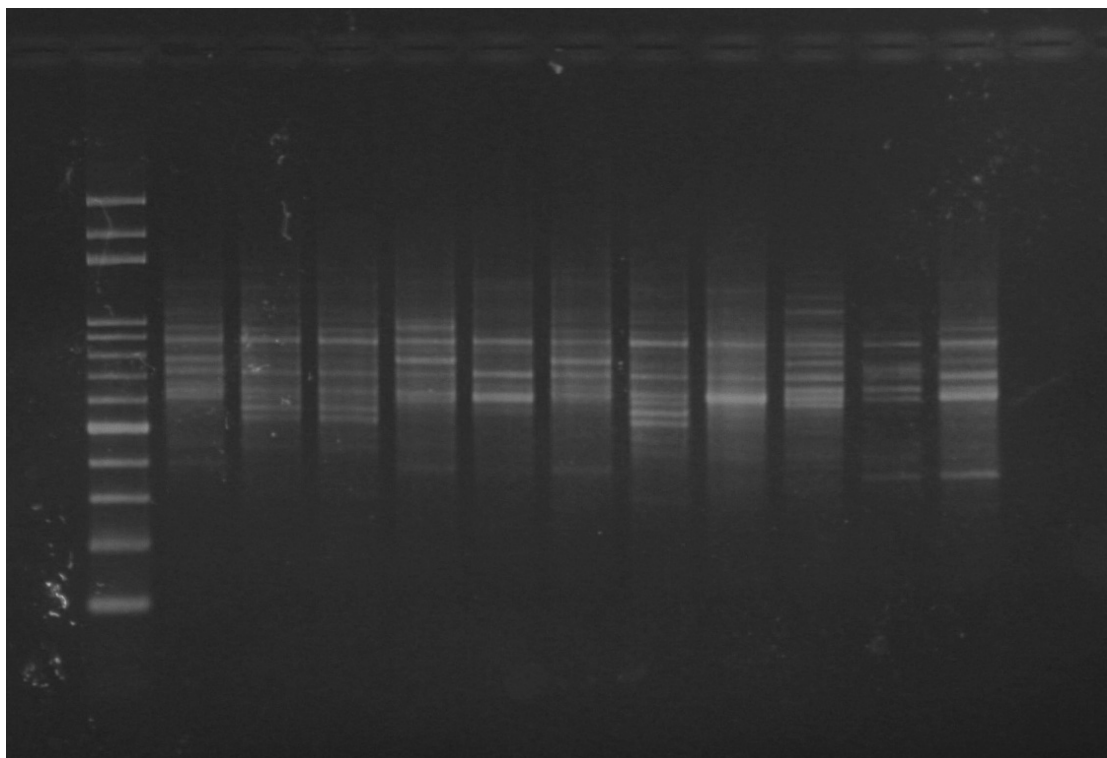


圖 10. 引子 UBC888 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 A0-A10。

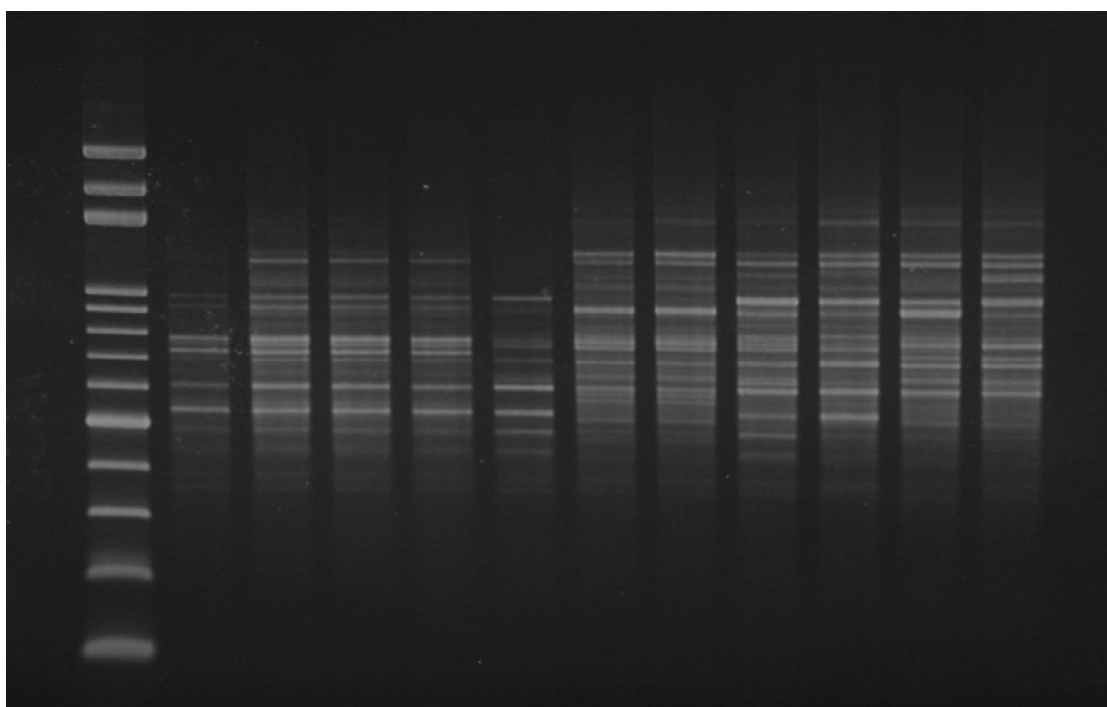


圖 11. 引子 IS91 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 F0-F10。

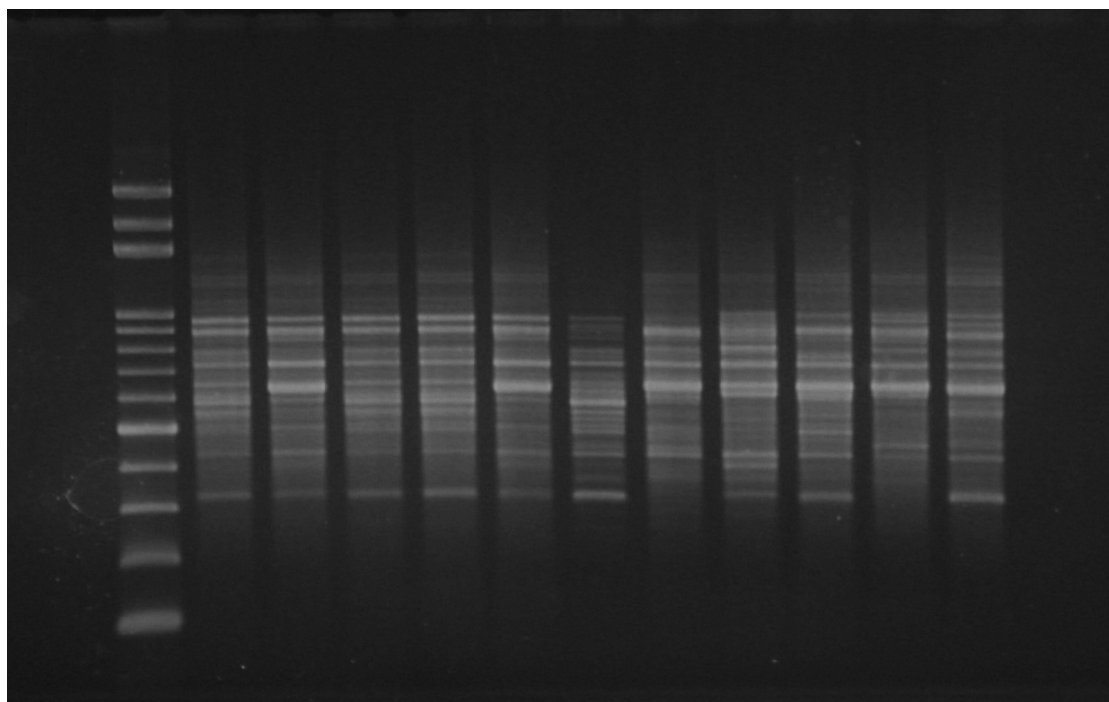


圖 12. 引子 IS93 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 B0-B10。

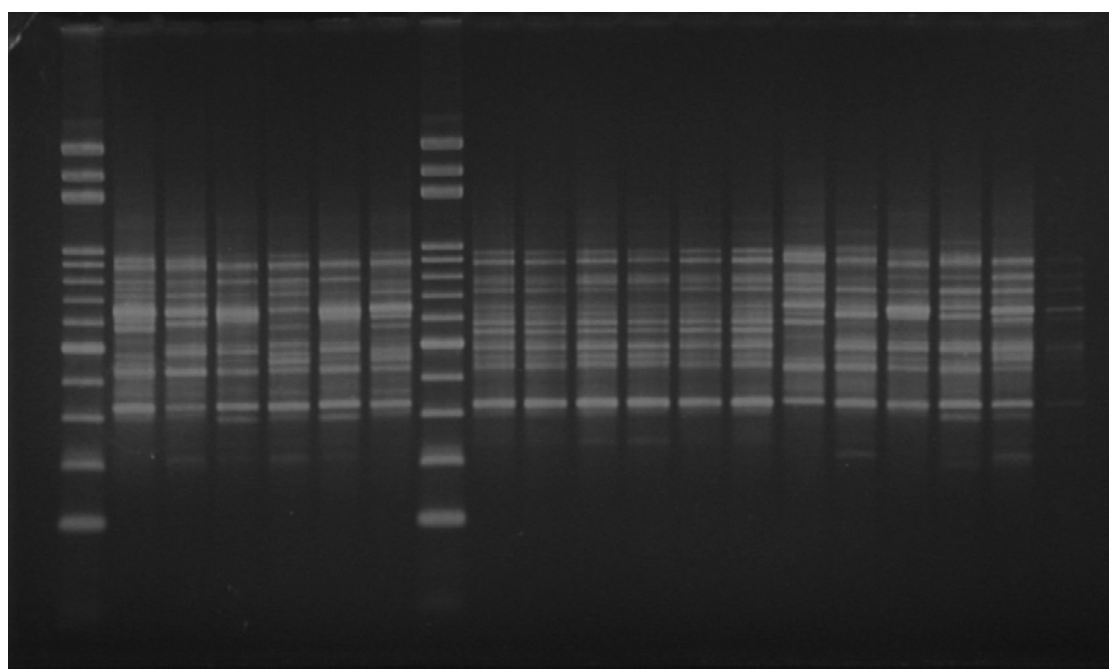


圖 13. 引子 IS93 所擴增之條帶圖，左到右的樣本為 I5-I10、J0-J10。