

探討不同海拔梯度之植物葉片的同位素變化趨勢與型態適應上之關係

研究生：王培欣

指導老師：袁孝維、高文媛、張原謀

太魯閣國家公園管理處研究生研究報告

中 華 民 國 99 年 12 月

目次

表次	IV
圖次	V
中文摘要	VI
英文摘要	VIII
壹、前言	1
貳、前人研究	2
一、廣布種的定義	2
二、植物光合作用與葉片生理、形態特徵的關係	3
三、不同海拔高度之植物，其葉片生理、形態之變異	3
四、穩定同位素與植物生理、形態之關係	4
五、試驗材料之生態分布與習性	6
參、研究之重要性	7
肆、預期結果與假說驗證	7
伍、研究方法	8
(一) 比較各植物在不同海拔樣點之穩定碳、氮同位素與碳、氮含量	8
1.樣本採集時間與方法	8
2.研究樣點	8
3.測量項目與方法	9
(二) 比較冬、夏季與不同海拔高度的五節芒與車前草的生理形態	9
1.研究樣點	9
2.樣本採集時間與方法	10
3.測量項目與方法	10
3.1 單位葉片面積之克乾重(Leaf mass per area, LMA)	10
3.2 穩定碳同位素比值、單位面積氮含量、碳氮比值	10

3.3 葉片氣孔密度 (Stomatal Density, SD)	10
(三) 有毛型與無毛型的車前草在地理分布及生理形態上之差異	11
1.研究樣點	11
2.樣本採集時間與方法	11
3.測量項目與方法	11
3.1 各樣點上兩種葉型之車前草族群所佔之比例	11
3.2 有毛型葉片之表皮毛密度 (Trichome Density)	11
3.3 每單位葉片面積之克重(Leaf mass per area, LMA)	11
3.4 葉片氣孔密度(Stomata Density)	12
3.5 葉片的穩定碳同位素比值、單位面積氮含量、碳氮比值	12
3.6 葉綠素含量 (Chlorophyll content, Chl.)	12
陸、 結果	13
(一) 比較四種植物在不同海拔樣點之穩定碳、氮同位素與碳、氮含量	13
(二) 比較不同月份及海拔高度的車前草與五節芒族群測值.....	16
(A) 車前草.....	16
1. 單位面積之葉片克重(Leaf mass per area, LMA)	16
2. 葉片氣孔密度 (Stomata Density, SD)	16
3. 單位葉面積之氮、碳含量.....	16
4. 穩定碳同位素比值.....	16
5. 各生理型態因子間之關聯性	20
(B) 五節芒.....	22
1. 單位面積之葉片克重(Leaf mass per area, LMA)	22
2. 葉片氣孔密度 (Stomata Density, SD)	22
3. 單位葉面積之氮、碳含量.....	22
4. 穩定碳同位素比值.....	22
5. 各生理形態因子間之關聯.....	23

(三) 有毛型與無毛型的車前草在地理分布及生理形態上之差異	27
1. 不同海高度樣點上各葉型之車前草族群所佔之比例	27
2. 有毛型葉片之表皮毛密度(Trichome Density)	27
3. 比較有毛型及無毛型車前草之各項生理形態參數	27
4. 葉片的穩定碳位素比值、單位面積碳、氮含量	27
柒、 討論	32
一、 實驗地之地形、氣候、環境因子之關係探討	32
二、 實驗結果之分析與討論	32
(一) 比較四種植物在不同海拔樣點之穩定碳同位素與碳、氮含量	32
(二) 比較不同季節、不同海拔高度的五節芒與車前草的生理形態	33
(三) 有毛型與無毛型的車前草在地理分布及生理形態上之差異	36
1. 不同海高度樣點上各葉型之車前草族群所佔之比例	36
2. 有毛型葉片之車前草表皮毛密度	37
3. 比較有毛型及無毛型車前草之各項生理形態參數	37
捌、 結論與建議	38
玖、 附錄	39
壹拾、 參考文獻	43

表次

表一、四種植物的穩定碳、氮同位素比值及碳、氮含量百分比.....	13
表二、四種植物的西部族群之穩定碳、氮同位素比值及碳、氮百分比與海拔高度作直線迴歸分析所得之 R^2 及 P 值.....	16
表三、四種植物的東部族群之穩定碳、氮同位素比值及碳、氮百分比與海拔高度作直線迴歸分析所得之 R^2 及 P 值.....	16
表四、不同月份採得之車前草族群其兩兩測值間做線性迴歸分析後所得之相關係數 R^2 及 P 值.....	20
表五、不同月份採得之五節芒族群其兩兩測值間做線性迴歸分析後所得之相關係數 R^2 及 P 值.....	23
表六、有毛型及無毛型車前草葉片之穩定碳位素比值、單位面積碳、氮含量(C_{area} 、 N_{area})	31

圖次

圖一、各植物在西部及東部族群的氮含量百分比.....	14
圖二、各植物在西部及東部族群的碳含量百分比.....	14
圖三、各植物在西部及東部族群的穩定氮同位素比值.....	15
圖四、各植物在西部及東部族群的穩定碳同位素比值.....	15
圖五、西部及東部車前草族群在 2009 年 11 月及 2010 年 7 月之單位面積葉乾重、氣孔 總密度、上下表皮的氣孔密度.....	18
圖六、西部及東部車前草族群 2009 年 11 月及 2010 年 7 月之穩定碳同位素值、單位面 積之碳、氮含量.....	19
圖七、比較車前草族群在 2009 年 11 月及 2010 年 7 月時的單位面積葉乾重、單位面積 氮含量、穩定氮同位素及總氣孔密度之關係.....	21
圖八、西部及東部五節芒族群在 2009 年 11 月及 2010 年 7 月之單位面積葉乾重、氣孔 總密度、上下表皮的氣孔密度.....	24
圖九、西部及東部五節芒族群 2009 年 11 月及 2010 年 7 月之單位面積之碳、氮含 量.....	25
圖十、西部及東部五節芒族群在 2009 年 11 月及 2010 年 7 月穩定碳同位素比值...	26
圖十一、不同海拔高度樣點的小樣區內無毛型、邊緣有毛型跟有毛型葉片車前草之比 例.....	28
圖十二、西部及東部生長在不同海拔高度車前草族群葉片之表皮毛密度.....	27
圖十三、葉綠素計值與葉綠素實際含量之直線迴歸圖.....	29
圖十四、有毛型葉片及無毛型葉片之上下表皮氣孔密度比值.....	29
圖十五、有毛型葉片及無毛型葉片在各形態特徵上之差異.....	30

摘要

台灣擁有許多廣布種植物，這些植物對環境的適應能力極佳，從低海拔到高海拔地區均有分布，從潮濕到乾旱環境皆能生長繁殖。然而，為了適應不同的環境變化，這些廣布種植物之外觀形態與生理反應是否會有所改變？而這些改變是否有助於其適應不同的環境？此為本研究探討之重點。

本研究藉由野外調查，將不同環境之原生廣布種植物的健康葉片帶回實驗室分析。試驗物種為臺灣二葉松(*Pinus taiwanensis*)、台灣赤楊(*Alnus japonica*)、五節芒(*Miscanthus floridulus*)、車前草(*Plantago asiatica*)。樣點設置於臺灣的中部橫貫公路（台八線、台十四甲線），樣點間之海拔高度差約 300-500 公尺，由於台灣受季風影響使東西部氣候不同，因此分成西部與東部與不同月份來探討。本研究之實驗分為三項：(1) 比較四種試驗植物在不同海拔樣點之穩定碳、氮同位素與碳、氮含量；(2) 比較冬、夏季與不同海拔高度的五節芒與車前草的生理、形態；(3) 比較有毛型與無毛型的車前草在地理分布及生理、形態上之差異。

第一部份的實驗結果顯示：四種植物中，以車前草的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低，推測可能是由於植株低矮、靠近地面，受到土壤呼吸作用所排放之 CO_2 及道路交通工具所使用之石化燃料之干擾所致。台灣二葉松與台灣赤楊的碳含量百分比均為最高，顯示木本植物之葉片結構可能最為強健。

在第二部份的實驗中，西部地區的五節芒在十一月時，其 LMA 值顯著大於七月，推測可能是因為十一月溫濕度均較低，為減少葉片熱量及水分的散失，五節芒葉片變得較厚，然東部地區冬季並未有明顯乾季，故東部地區之趨勢較不顯著。車前草的 LMA 值則是七月大於十一月，若與穩定碳同位素值及碳、氮含量與碳氮比值一起探討，可看出車前草葉片在七月時的 $\delta^{13}\text{C}$ 值與碳含量在七月時較高，氮含量則無。由此推測車前草的光合作用能力在七月時應該比十一月好，然而此光合作用能力之增強並非由於光合作用酵素含量之增加，而可能是由於七月份之光度、溫度及溼度都適於生長的緣故。再看到碳含量的部份，七月大於十一月，因此推測七月所採集之葉片在結構上較十一月

強健，因此七月之車前草葉片的密度較高，若將此結果反映在 LMA 值上，則可推知七月車前草葉片之 LMA 值應高於十一月。

第三部份的結果顯示，各海拔樣區，均有有毛型和無毛型的車前草個體，但在不同小樣區之間，其比例差異懸殊。比較兩種葉型的車前草，其在葉綠素值、LMA 值、SD 值、穩定碳同位素與單位面積之碳、氮含量均無明顯的差異。因此推測表皮毛對反射光線或降低水分蒸散並無顯著的功能，可能只是基因多樣性的一種表現。若將有毛型植株之葉片獨立出來觀察，發現其表皮毛密度有隨海拔高度升高而增加之趨勢，推測可能是受到海拔高度越高，白天太陽輻射量越高、日夜溫差越大、且溫度、濕度越低等環境因子所影響。此外，樣點白柵鐵的車前草族群全部皆為有毛型，且其葉片表皮毛密度、LMA、SD、 $\delta^{13}\text{C}$ 值均明顯高於其他樣點之車前草，推測可能是由於生長環境較差所導致，推測可能已分化出不同的生態型，或是生長於此環境中就必須具備這些特徵。

Abstract

Varies widely-distributed plant species grow in Taiwan, they can adapt to wide range of altitudes and different environments. The purpose of this research was to find out whether the morphological and physiological characteristics of these plants change with the environments and seasons, and what are the significance of these changes to the plants?

In the research, I collected healthy leaves of several native widely-distributed plants populations in different habitats along an altitudinal gradient on the eastern side and western side of Central Taiwan. The species were: *Pinus taiwanensis*、*Alnus japonica*、*Miscanthus floridulus*、*Plantago asiatica*. The elevation intervals between adjacent sample sites were around 300-500 meters. I collected the leaves in Nov. 2009, and Jul. 2010. There were three parts of this research: (1) To compare $\delta^{13}\text{C}$ (stable carbon isotope ratio), N content and C content per leaf area of the four species in different altitudes. (2) To compare physiological and morphological characteristics between *M. floridulus* and *P. asiatica* along altitudinal gradient in different seasons. (3) To compare the geographical distribution, physiological and morphological traits between glabrous and pubescent leaf form of *P. asiatica*.

The results of the first part showed *P. asiatica* has the lowest $\delta^{13}\text{C}$ value among four species, I speculate the reason was the height of the plant, because *P. asiatica* is short, small and close to the ground, it might be easily affected by CO₂ emission from soil respiration and the use of fossil fuels by traffic vehicles. *P. taiwanensis* and *A. japonica* both had the highest C content among four species, it inferred that their leaf structure might be the sturdiest.

In second part of the research, LMA of *M. floridulus* at western side in November was significantly higher than in July. I speculated the reason was the lower moisture and lower temperature in November which made the plants reduce the loss of water and keep warm by increasing the thickness of lamina. However, the plants of eastern side didn't have such significant trend, it might be due to the less of dry season in winter. On the other hand, LMA

of *P. asiatica* was higher in July than in November. The cause could be discussed with its $\delta^{13}\text{C}$, N content and C content. The $\delta^{13}\text{C}$ and C content of *P. asiatica* were both higher in July while N content wasn't. It implied that the water use efficiency should be better in July than in November, however, the increase of water use efficiency might be a result of the more suitable weather, instead of the leaf itself's photosynthetic capacity. Higher C content in July implied the higher strength and mesophyll densities of leaves, so caused the higher LMA in July.

The results of the third part of the research showed that in each sample site, there were individuals with glabrous and pubescent leaves, however, the disparity of the proportion was huge. Comparing the two types of *P. asiatica* leaves, there were no significant differences between them in chlorophyll content, LMA and SD. It inferred that the appearance of trichomes may have no significant functions in reflecting light or in reducing water loss. It may be just a manifestation of genetic polymorphism. However, the trichome density of pubescent leaves showed significant increasing trends with altitude. The increase might be contributed to the changes of environmental factors such as the higher amount of solar irradiation, the greater temperature difference between day and night, and the lower mean temperature and humidity with increasing altitudes. Besides, *P. asiatica* collected from site White iron gate showed significantly higher trichome densities, LMA, SD and $\delta^{13}\text{C}$ values than other sites. This phenomenon may be due to the aridity of the habitat. Furthermore, the *P. asiatica* populations at this site are all pubescent form. It implies that the population is a different ecotype, or only plants with such characteristics are able to grow in this environment.

壹、前言

植物是生態系中之生產者，提供消費者食物來源與庇護場所。生態系中的植物種類越豐富，賴已生存之消費者種類與微棲地也越多元，生態系統也更加完整堅固(Gross, Ebenhoh et al. 2004)。

為適應不同的氣候條件與環境狀況，植物演化出不同的形態構造與生理機能。這些變異在山區環境特別明顯，因為山區代表在短短的水平距離內，擁有很大的海拔落差，使環境條件產生改變。例如：隨著海拔高度的增加，溫度、溼度、二氧化碳與氧氣分壓會漸漸降低；陽光輻射量則會增強；此外，坡度、坡向、土壤、風向、風速等因子也因山區地形位置不同而差異甚大。因此在不同海拔高度生長的植物，即使是同一種類，也會因分布的海拔高度不同，而產生生理及形態上之變異(Morecroft and Woodward 1990; Kao and Chang 2001)。

植物與動物之間常存有共同演化之現象。當環境因子改變時，植物的生理、形態可能會跟著改變，如此也有可能影響到依賴該植物生存之其他生物。若再加上長期的地理隔離，則有機會造成物種的分化。因此我們可以從氣候及地形環境對植物生理、形態的影響來推測物種的演化方向(Geritz 1998)。

台灣擁有非常豐富的山地地形，海拔高度超過 3000 m 的高山超過 200 座，山高谷深，水流湍急；東西部地形不盡相同；氣候方面，夏季吹暖溼之西南季風，冬季吹乾冷之東北季風，因此在不同的海拔高度及氣候作用下，台灣的生態系統多元而豐富。除了擁有許多特有種之外，也有許多廣泛分布的植物種類，例如：車前草、五節芒、火炭母草、臺灣赤楊。這些廣布種 (wide-distributed species)，適應環境能力強，能生存於許多不同的氣候環境，且廣泛分布在臺灣不同生態系中。這些植物種類中，有些已演化出不同的生態品種(Ecotype)，有些則是僅在生理形態上做調整與變動(Ishikawa, Onoda et al. 2007)。

葉片是植物行使光合作用的主要部位，也是許多動物、昆蟲的重要食物來源。廣布種為了適應不同地區的氣候條件及環境變化，其葉片形態會有所調整以達到最好的光合作用效率。(Wang 2007; Dunbar-Co, Sporck et al. 2009)。

近三十年來，穩定同位素技術普遍運用在植物生理生態學等相關研究上，例如：利用葉片的穩定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)來區別植物行何種光合作用方式，並推斷其光合作用效率(Farquhar, Ehleringer et al. 1989)。

綜合以上所述，本研究主旨是探討台灣山區的廣布種植物在沿著海拔梯度分布的同時，其在葉片形態及碳同位素、碳氮元素等所產生的變異，以讓我們從葉片的角度來了解植物如何去適應環境的變化。

貳、前人研究

六、廣布種的定義

根據 Rabinowitz (1981)對評估物種稀有程度所用的三個參數：(1)局部地區的族群個體數量多寡；(2)對於棲地環境的容忍程度；(3)物種的地理分布範圍，可以將物種的稀有程度分成八個等級。當此三個參數的狀態分別為多、大、廣時，即為本文所講的「廣布種」，又稱做為「普遍種」(Rabinowitz and Rapp 1981)。以能量金字塔的角度來看，位於食物鏈最底層的生產者，族群個體數量最為龐大，而位於其上之消費者的個體數量則以 1:10 的比例銳減，因此，一般而言，生產者最容易成為廣布種(Hairston 1993)。而絕大部分的生物都不屬於廣布種。

本文所指的廣布種植物，特別專指從低海拔地區到高海拔地區均有分布之植物，在上述之參數中，屬於「對棲地環境的容忍程度」大者。

在臺灣的植物中，屬於沿海拔梯度分布的廣泛種（垂直海拔跨距至少超過 2000 m）的有：(1)木本植物：裸子植物的台灣二葉松、台灣五葉松；被子植物的紅花八角、昆蘭樹、台灣馬桑、藤胡頹子、大葉溲疏、台灣溲疏、玉山灰木、台灣赤楊、三斗石櫟、台灣杜鵑、埔里杜鵑、金毛杜鵑、小葉樹杞、深山野牡丹...等；(2)草本植物：咬人貓、倒地蜈蚣、台灣澤蘭、山油點草、蔓黃菀、咸豐草、大馬蹄草、車前草、火炭母草、毛茛、台灣百合、鼠麴草、昭和草、耳挖草、風輪菜、刀傷草、白花苜蓿、燈心草、普刺特草、五節芒...等（劉業經等，1994）。

七、植物光合作用與葉片生理、形態特徵的關係

植物進行光合作用的主要位置在葉片。光合作用分成光反應和暗反應兩個部份，光反應是指葉綠體吸收太陽光輻射能後，將水分子(H_2O)進行水解作用，放出氧氣(O_2)、產生氫離子及電子，電子再經過電子傳遞鍊後製造出 ATP 和 NADPH 的整個過程。隨後進入暗反應：當二氧化碳(CO_2)從空氣中擴散進入葉肉細胞再到葉綠體， CO_2 會先被光合作用受質(RuBP, Ribulose-1,5- bisphosphate)固定下來，進行固碳作用使 CO_2 還原成碳水化合物，而光反應所產生的 ATP 和 NADPH 則為此過程提供必須的能量(Taiz and Zeiger 2002)。

我們用許多參數來表示與光合作用有關的葉片生理狀態，例如： CO_2 固定速率($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 O_2 排出速率($\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)，一般而言，草本植物葉片的 CO_2 固定速率可達 $30\sim 40\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，而木本植物約為 $5\sim 10\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ；另外還有水分使用效率(Water Use Efficiency, WUE)，WUE 是指當氣孔打開時， CO_2 的固定速率與水分蒸散速率之比(A/E ， A ： CO_2 同化速率， E ：水分蒸散速率)。另外，單位面積之氮含量(N_{area})也能夠當作光合作用的指標參數，因為氮元素(N)是構成暗反應之光合作用酵素的最重要元素，其量之多寡常與光合作用之良窳有關(Taiz and Zeiger 2002; Santiago, Kitajima et al. 2004; Springer, DeLucia et al. 2005)。

有些葉片特徵會影響光合作用速率(Dunbar-Co, Sporck et al. 2009)。例如：葉片大小與厚度、密集的表皮毛、氣孔的大小與數量、葉片角質層厚薄...等。這些特徵可以用：單位面積葉片之乾重(Leaf Mass per Area, LMA)、氣孔密度(Stomata Density, SD)、表皮毛密度(Trichome Density)...等來量化。

八、不同海拔高度之植物，其葉片生理、形態之變異

植物生理的部份，前人研究指出：隨著海拔高度增加，植物為了適應低溼度的環境且避免浪費水分，水分蒸散量會減少，造成 WUE 增加(Marshall and Zhang 1994)。而高海拔地區陽光輻射量高且 CO_2 濃度較低，植物為了有效利用陽光及 CO_2 ，葉片的 N_{area} 及 RuBP 固定 CO_2 的能力均會比低海拔環境高；夏季氣候較溫暖溼潤，此時葉片之光合

作用能力大幅提昇，造成生長量快速增加(Woodward 1986; Koerner and Diemer 1987; Korner and Diemer 1987)

植物形態的部份，根據前人研究：同一株植物上，太陽直接照射之陽性葉片的面積小於在陰影處的陰性葉片面積、且厚度較厚(Kappel and Flore 1983)；為抵擋高山寒風及減少紫外線輻射的危害面積，草本植物的植株個體高度、葉片面積會有減小之趨勢(Woodward 1986)。為適應高海拔地區低溼度之環境，葉片密度會增加以防水分散失、葉脈密集程度會增加以維持葉片含水量 (Dunbar-Co, Sporck et al. 2009)；在低氣壓環境下，為使 CO₂ 順利擴散至葉片內部進行光合作用，葉片之氣孔數量(SD)有隨海拔高度升高而增加之趨勢(Woodward 1986; Cabrera, Rada et al. 1998; Kao and Chang 2001; Kofidis, Bosabalidis et al. 2007)；某些類型的植物其保衛細胞體積(Kao and Chang 2001)和葉綠體的體積會隨海拔高度增加而逐漸減小的現象，推測也是為減少強烈陽光輻射對葉綠體之危害(Kofidis, Bosabalidis et al. 2007)；在氣候乾燥且陽光旺盛的地方，葉片較厚較小、角質層較厚，且葉片的角度會有垂直於地面之傾向，以防葉溫過高(Meinzer, Goldstein et al. 1985; Abrams, Kubiske et al. 1990)；在氣溫變動大、常常出現低溫的地區，葉片的表皮毛比較多且密、葉片邊界層(leaf boundary layer)較厚，以維持固定的葉溫。

九、穩定同位素與植物生理、形態之關係

在植物生理生態學的研究中，以穩定碳同位素(¹³C)的應用最為廣泛。我們通常用 $\delta^{13}\text{C}$ 值來表示某物體中 ¹³C/¹²C 組成的多寡，它是一個相對值。一般而言，植物體內的 $\delta^{13}\text{C}$ 值較空氣低，這是因為 CO₂ 在進入葉肉細胞到被葉綠體使用的過中，會經過兩次分化作用。第一次分化作用是在 CO₂ 穿過氣孔進入葉肉細胞時，由於 ¹³C 比 ¹²C 多了一個中子，質量較重，故在光合作用過程中，由 ¹²C 組成的 CO₂ 比以 ¹³C 的 CO₂ 易穿過氣孔，這是屬於物理分化作用。接著在葉綠體內進行固碳作用時，RuBP lase 較易與 ¹²C 結合，而不易催化 ¹³CO₂ 與 RuBP 結合反應，因而導致植物體內的 ¹³C 含量降低，低於空氣中的 CO₂ 的 ¹³C 含量，此為化學分化作用。然而，這個分化作用的強弱會隨著植物種類、環境變化、植物生理反應而改變(Oleary 1981; Farquhar, Ehleringer et al. 1989)。

依照其光合作用，我們可以將植物分成三大類型：C3 植物、C4 植物、CAM 植物，由於 CO₂ 進入葉綠體後，進行羧化作用時所使用的酵素不同（對 ¹³C 的排斥程度不一樣），而造成這三類植物體內的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的不同。C3 植物所使用的光合作用酵素為 RuBP 羧化酶(carboxylase)，此酵素會強烈排斥 ¹³C，因此 $\delta^{13}\text{C}$ 值較低，平均為 -27 ‰；C4 和 CAM 植物使用 PEP 羧化酶，前人研究顯示 PEP 羧化酶不會排斥 ¹³C 的 CO₂，甚至還偏好使用 ¹³C，然而，由於 PEP 所產生的四碳化合物有一部分會進入鞘細胞層（bundle sheath layer），並在鞘細胞層內被代謝分解成三碳化合物與 CO₂，而此 CO₂ 又會被鞘細胞層內的 RuBP 固定下來，所以 C4 植物體內 $\delta^{13}\text{C}$ 值會比原本預期的來的低，平均約為 -14 ‰ (Farquhar, Ehleringer et al. 1989)。CAM 植物的光合作用受質也是 PEP 和 RuBP 羧化酶並用，但使用時間可區分成白天和晚上，白天為避免水分散失，氣孔關閉，晚上才打開，所以 CO₂ 晚上才進入葉肉細胞，一開始先與 PEP 反應，成為四個碳的羧酸類，並被儲存在液胞內，到了白天太陽出來時，這四碳的羧酸就會釋放出碳，然後和 RuBP 反應；因此 CAM 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值跟 C4 植物較為相近，傳統上可用解剖的方法來區分兩者(Oleary 1988; Mooney, Bullock et al. 1989; Kluge, Brulfert et al. 1991; Black and Osmond 2003)。

影響葉片 $\delta^{13}\text{C}$ 值變動的最重要的因素是葉片內、外部的 CO₂ 分壓差(C_i/C_a)，任何會影響到 CO₂ 分壓的因子都可能會造成葉片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的改變(Farquhar, Oleary et al. 1982)。例如：高海拔地區的 CO₂ 濃度較低，造成葉片外部的 CO₂ 分較低，使植物對於 CO₂ 的來源選擇較少，所以植物使用 ¹³C 的比例就會較高，造成葉片 $\delta^{13}\text{C}$ 在高海拔地區較高 (Koerner and Diemer 1987; Korner, Farquhar et al. 1988; Farquhar, Ehleringer et al. 1989; Marshall and Zhang 1994)。

另外，光合作用效率的變動也會造成葉片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的改變，因為光合作用較強時，葉片內部會消耗較多的 CO₂，使葉片內 CO₂ 分壓降低，因此促使葉片使用較多的 ¹³C，造成 $\delta^{13}\text{C}$ 值增加(Hultine and Marshall 2000)。氮素是構成 RuBP 羧化酶的最主要元素之一，葉片單位面積之氮含量(N_{area})與最大光合作用速率(A_{max})成正比關係，因此 $\delta^{13}\text{C}$ 值與葉片 N_{area} 通常呈現顯著正相關(Evans 1989)；光輻射量及氣溫在特定有限的範圍內，

光合作用強度會隨這兩因子的上升而提高，因此也跟 $\delta^{13}\text{C}$ 值成正比(Panek and Waring 1995)； C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和其 WUE 有正相關，WUE 值越高， $\delta^{13}\text{C}$ 值越高(Farquhar, Ehleringer et al. 1989)。WUE 與年降水量、生長季降水量關係密切，通常降水量越低，植物的 WUE 越好，以防水分之浪費，所以乾旱地區的植物，通常葉片 $\delta^{13}\text{C}$ 值較高(Mooney, Bullock et al. 1989; Saurer, Siegwolf et al. 2004)。

一〇、試驗材料之生態分布與習性

本研究之試驗材料在實驗前期時有四種，分別為：台灣二葉松(*Pinus taiwanensis*)、台灣赤楊(*Alnus japonica*)、車前草(*Plantago asiatica*)、五節芒(*Miscanthus floridulus*)，在實驗後期則著重於車前草與五節芒。其生態習性分別介紹如下：

(1) 台灣二葉松(*Pinus taiwanensis*)為常綠針葉大喬木，生長於華南及臺灣約海拔 700 到 3000 公尺之山區，為火災後適存樹種。常形成小塊純林，4~5 月開花。生長環境通常為日照充足、通風及排水均良好之地區。

(2) 台灣赤楊(*Alnus japonica*)為落葉大喬木，生長於臺灣平地至海拔 3000 公尺之山區，為崩塌地或開墾跡地之陽性先驅樹種，生長迅速，常形成小塊純林。根系發達，有根瘤菌，可生長於貧瘠之地。

(3) 車前草(*Plantago asiatica*) 為多年生雙子葉草本植物，分布廣泛，適應力強，產於平地至高海拔山區，耐貧脊。葉根生、有長柄、簇生狀、沒有莖的構造，葉片平展，卵狀或橢圓形，長 2~10 公分，具 5~7 縱脈，常具有波狀緣。雌雄同株，穗狀花序數條且花序長。果實為蒴果(蓋裂)具 4~6 粒種子。前人研究指出，本屬植物之葉表皮氣孔密、LAM 度會與海拔高度呈顯著正相關(Ishikawa, Onoda et al. 2007; Dunbar-Co, Sporck et al. 2009)。

(4) 五節芒(*Miscanthus floridulus*)為多年生單子葉草本植物，分布廣泛，適應力強，產於平地至高海拔地區，為崩壞地之先驅植物。叢生，全株有毛，地下莖發達。每年約 9~10 月開花，大型圓錐狀花序長 10 至 20 公分，花序主軸較總狀花序長，花穗呈白色。根據前人研究，本屬植物的 LMA、葉寬、氣孔密度與海拔高度有正相關，而保衛細胞的大

小與海拔高度呈現負相關(Kao, Tsai et al. 1998; Kao and Chang 2001)。

此外，從分類學的角度來看，本研究所採集車前草與五節芒樣本在分類上均有爭議之處，車前草常與大車前草混淆、五節芒則常與高山芒混淆。本研究採用 Flora of Taiwan 所列條目為分類依據，所得之分類結果顯示本研究實驗從平地至高海拔各樣點，所採集之五節芒種類均為五節芒 (*Miscanthus floridulus*)，而車前草種類則均為普通車前草 (*Plantago asiatica*)。

參、研究之重要性

本研究重點在於了解植物如何調整其生理、形態以適應不同海拔高度的環境變化，並運用穩定同位素分析技術來佐證。在國外，將穩定同位素用於植物生理生態的研究已有三十年的歷史，然而在台灣這方面的研究還很有限。

此外，台灣擁有豐富的山地地形，海拔落差達三千公尺以上，並擁有許多的沿海拔之廣泛分布種，故台灣山區是探討廣布種植物如何去適應不同海拔高度及氣候環境的絕佳研究場所。

本研究之預期結果，除了比較台灣山區植物在不同海拔梯度上的生理形態差、穩定同位素值之變化趨勢，也希望能夠對山區生態系統結構的假說與研究有所貢獻，以做為未來相關研究單位在探討台灣山區生態系統多樣性之重要參考資訊。

肆、預期結果與假說驗證

1. 在第一部份的實驗中，五節芒屬於C₄植物，故 $\delta^{13}\text{C}$ 值應比另外三種C₃植物高；且各植物之 $\delta^{13}\text{C}$ 值有隨海拔梯度而增加之趨勢。
2. 由於木本植物之葉片的結構較堅固，因此其碳氮比值應較草本植物之葉片高。
3. 在第二部份的實驗中，預期結果為：夏季所採集的葉片樣本，由於光合作用旺盛且生長速度較快，因此該 $\delta^{13}\text{C}$ 值與N_{area}應較冬季高。
4. 在海拔梯度上，LMA與SD值應呈現隨著海拔梯度上升而增加之趨勢。
5. 在第三部份的實驗中，假若表皮毛對植物有特定作用，有毛型及無毛型族群的數量及

比例應會隨海拔及環境不同而有特定趨勢；且不同形態的葉片，其LMA、SD、 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 N_{area} 與葉綠素值應該會有所差異。

伍、研究方法

本研究之主要實驗方法是在不同季節，採集不同海拔高度樣點的野外原生植物族群之健康葉片，並帶回實驗室分析。實驗可分為三個部份：(1) 比較台灣二葉松、台灣赤楊、車前草、五節芒之葉片形態、穩定同位素值、葉片含氮量、碳氮比值。(2) 比較冬季與夏季，東、西部五節芒與車前草的生理形態。(3) 有毛型與無毛型的車前草在地理分布及生理形態上之差異。各分述如下：

(四) 比較各植物在不同海拔樣點之穩定碳、氮同位素與碳、氮含量

4. 研究樣點

本實驗之採集樣點分布於整條中部橫貫公路（台 14 線、台 14 甲線、台 8 線）。東至花蓮太魯閣，西到南投埔里，並以武嶺做為分界點，將樣點分為東、西部。

西部最高海拔樣點為昆陽(3080m)，最低海拔為地理中心碑(450m)；東部最高海拔樣點為合歡山莊(3150m)，最低海拔為太魯閣國家公園管理處(100m)。採集樣點之高度、經緯度、環境及採集物種由西到東分述如附表一：

5. 樣本採集時間與方法

樣本採集時間為 2009 年 11 月。台灣二葉松與台灣赤楊部分，每個樣點均選取個三棵完整健康成熟的目標物種大樹（若無目標物種，則略過）。採集部位為枝梢末端無遮蔭之陽性葉片。每棵台灣二葉松均採集健康之末梢新生枝條一份，每棵台灣赤楊約採集 8 到 10 片健康無蟲害侵蝕葉子

五節芒：海拔高度每間隔 300-500 公尺，設一採集樣點。選取原則為四周無遮蔭之道路兩側，隨機選六株健康成熟的五節芒個體、尚未抽出花穗、無病害蟲害侵蝕、

生長於當季且已完全開展之葉片。

車前草：海拔高度每間隔 300-500 公尺，設一採集樣點。每個樣點隨機選取六個車前草小族群，每小族群約採 6 到 8 片健康成熟完整之葉片。

6. 測量項目與方法

主要測量的項目為：葉片的穩定碳位素比值($\delta^{13}\text{C}$)、單位面積氮含量(N_{area})、碳氮比值(C/N)

台灣赤楊及二葉松以單棵樹所採集而得的健康葉片為一樣本，五節芒以兩株之葉片合為一樣本，車前草以兩個小族群之健康葉片合為一樣本；至此，每種植物在該樣點上均有三個重複樣本。將各樣本分別裝入信封袋並置於 60°C 烘箱內連續烘 72 小時以上，待葉片全乾後，以磨粉機磨成粉末並裝入樣本瓶。將每一樣本瓶內之粉末取 2-2.5 mg 包裹於錫囊中(tin capsules)。再放入元素分析儀和同位素比質譜儀 (Model) 連線之裝置，測量 $\delta^{13}\text{C}$ 、N%、C%。隨後將 N%、C% 乘上相對應的單位面積之葉片乾重(LMA)，即可得到 N_{area} 、 C_{area} 值。

(二) 比較冬、夏季與不同海拔高度的五節芒與車前草的生理形態

4. 研究樣點

五節芒及車前草部份，海拔高度每隔約 300 到 500 公尺設一樣點。2009 年 11 月及 2010 年 2 月之採集樣點由西到東為：香亭(500m)、五柱(1000m)、天祥茶行(1430m)、翠峰(2200m)、22.5K(2640m)、昆陽(3080m)、小風口(2990m)、大禹嶺(一)(2550m)、碧綠(2200m)、新白楊(1644m)、楊洛中(1330m)、西寶(880m)、天祥(450m)、太管處(100m)；由於部份樣點於 2010 年中遭受人為開發破壞或該樣點環境不佳，因此 2010 年 7 月又在相近海拔高度上重新設置樣點，2010 年 7 月之採集樣點由西到東分別為：地理中心碑(450m)、板下站(900m)、天祥茶行(1430m)、白柵鐵門(2000m)、鳶峰(2670m)、昆陽(3080m)、合歡山莊(3150m)、大禹嶺(二)(2640m)、碧綠(2200m)、新白楊(1644m)、楊洛中(1330m)、西寶(880m)、天祥(450m)、太管處(100m)。各樣點之環境請參見表一。

5. 樣本採集時間與方法

樣本採集時間為 2009 年 11 月、2010 年 2 月及 2010 年 7 月，採集方法同前所述。

6. 測量項目與方法

3.1 單位葉片面積之克乾重(Leaf mass per area, LMA)

將新鮮葉片採回後，以葉面積儀(Li-3100)測量葉面積。車前草以每小族群為單位，每小族群選數片健康葉子為一個樣本，先去除葉梗及葉基後一起測量；五節芒以株為單位，每株選取一片當年生展開成熟之葉片為一個樣本，去除葉片中肋及頭尾各三分之一葉身，僅留中段三分之一之葉身測葉面積。測完後葉面積後，將各樣本分別裝入信封袋並置於 60°C 烘箱內連續烘 72 小時以上，待葉片全乾後秤乾重。將葉片乾重除以葉面積即為 LMA。

3.2 葉片氣孔密度 (Stomatal Density, SD)

每樣點選取六枚健康葉片，將透明指甲油塗於葉片之上表皮與下表皮，待其乾後撕下，以光學顯微鏡計算其視野底下之氣孔數量，每個塗膜均隨機選取六個不同視野，再將所得之六個值平均起來，除以視野面積即為氣孔密度。採用參數為總氣孔密度 (Total stomatal density = 同一片葉子之上表皮氣孔密度+下表皮氣孔密度，單位為氣孔數 mm^{-2}) 和上下表皮氣孔比例 (The ratio of adaxial/abaxial stomatal density = 上表皮氣孔密度/下表皮氣孔密度)。

3.3 穩定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)、單位面積氮含量(N_{area})、碳氮比值(C/N)

待 LMA 值測量結束後，將每信封袋內之乾燥葉片以磨粉機磨成粉末，並分別裝入樣本瓶。將每一樣本瓶內之粉末取 2-2.5 mg 包裹於錫囊中(tin capsules)。再放入元素分析儀和同位素比質譜儀測量 $\delta^{13}\text{C}$ 、N%、C%。將 N%、C%相除即可得到 C/N，隨後將 N%、C%乘上相對應的 LMA 值，即可得到 N_{area} 、 C_{area} 值。

(三) 有毛型與無毛型的車前草在地理分布及生理形態上之差異

4. 研究樣點

西部族群共設置五處，分別為：地理中心碑(450m)、板下站(900m)、白柵鐵門(2000m)、鳶峰(2670m)、昆陽(3080m)；東部則設置三個樣點，分別為：西寶(880m)、碧慈(2000m)、合歡山莊(3150m)。

5. 樣本採集時間與方法

樣本採集於 2010 年 8 月。根據觀察，大部分樣點均有無毛型及有毛型之車前草個體。因此，每樣點均各採集健康、完整、無病蟲害之完全有毛型葉及無毛型葉各 10 片。若無該型個體或足夠數量可供採集，則略過。

6. 測量項目與方法

3.7 各樣點上兩種葉型之車前草族群所佔之比例

在這個實驗中，將葉型分成無毛光滑型 (glabrous form)、邊緣有毛型 (marginal hair form)、有毛型 (pubescent form)，邊緣有毛型指的是該葉片的表皮毛只長在靠近邊緣的地方，有毛型則葉片整面都有表皮毛生長。

於各樣點車前草生長較旺盛之處，選取三個 2m × 2m 之小樣區，小樣區之間隔距離至少 2 公尺。各小樣區內隨機選取健康、無病蟲害之葉片各三十枚，計算其各型葉片個體之數量，隨後換算成百分比。

3.8 每單位葉片面積之克重 (Leaf mass per area, LMA)

方法如 (二) 3.1。

3.9 有毛型葉片之表皮毛密度 (Trichome Density)

每樣點選取已測完 LMA 之有毛型葉片六片，以解剖顯微鏡計算其視野底下之表皮毛數量。每片葉子均選取四個視野，此四個視野分別位於車前草葉片之前三分之一處、各主要葉脈之間。再將所得之四個值平均起來，除以視野面積即為氣孔密度。

3.10 葉片氣孔密度(Stomata Density)

將測完 LMA 與表皮毛密度之有毛型葉片及無毛型葉片各取六片，分別量測其氣孔密度，方法如（二）3.2。

3.11 葉片的穩定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)、單位面積氮含量(N_{area})、碳氮比值(C/N)

選取樣點昆陽（3080 m）及板下站（900 m）之有毛型葉片及無毛型葉片各 5 片。待 LMA 值及表皮毛密度測量結束後，分析其 $\delta^{13}\text{C}$ 、N%、C%，方法如（二）3.3。

3.12 葉綠素含量 (Chlorophyll content, Chl.)

使用葉綠素測量儀(SPAD-502, Minolta Corp., Japan)測量並紀錄小樣區內所選取之葉片的葉綠素讀值，接著選取讀值最小與最大值及介於中間值者採集帶回研究室（加起來共 40 片）做葉綠素實際含量之測定。隨後，將每片葉子的葉綠素計讀值與相對應的葉綠素實際含量建立簡單直線迴歸 (simple linear regression)並求得迴歸公式及決定係數(R^2 , coefficient of determination)。葉綠素實際含量之測定方法如下：

將葉片採下拭淨後，取葉片前半部約 1 cm^2 葉面積之葉片，以解剖刀切碎後置入含 5 ml 95%乙醇的離心管中，用石蠟膜(paraffin)封口並稍微震盪後放在完全黑暗處，經過 36 小時後，葉片的葉綠素已完全溶於乙醇中，此時用離心機(Himac CT 4D, Hitachi, Japan)以 4000rpm 的轉速離心十分鐘後，取上層液以分光光度計(spectrophotometer, Helios ϵ , Thermo, USA)測量波長在 665 nm (A_{665})和 649 nm (A_{649})的吸收值。以下列公式計算葉綠素 a (chl a)、葉綠素 b (chl b)及葉綠素總含量(chl_{Total})：（單位為 μg ）

$$\text{chl a} = (13.7 \times A_{665} - 5.76 \times A_{649})$$

$$\text{chl b} = (25.8 \times A_{649} - 7.60 \times A_{665})$$

$$\text{chl}_{\text{Total}} = \text{chl a} + \text{chl b}$$

將每個樣本萃取所得的葉綠素 a、葉綠素 b 及葉綠素總含量除以葉面積即可求得該樣本之單位面積之葉綠素 a、葉綠素 b 及葉綠素總含量。本研究所建立的簡單直線迴歸關係使用的參數是單位面積之葉綠素總含量。

陸、結果

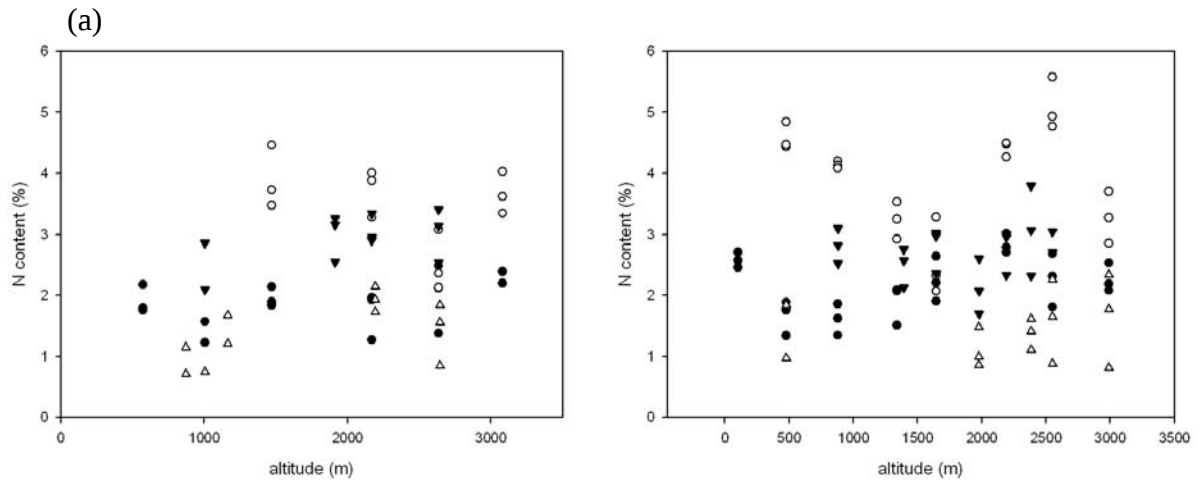
(四) 比較四種植物在不同海拔樣點之穩定碳、氮同位素與碳、氮含量

本實驗之四種植物樣本的採集時間為 2009 年 11 月，儀器分析結果如表一。氮含量百分比以車前草 (*Plantago asiatica*) 最高 (圖一(a)(b))，約為 4 %；接下來二葉松 (*Pinus taiwanensis*)，介於 2 到 3 %；再來是五節芒 (*Miscanthus floridulus*)，約為 2 %；台灣赤楊 (*Alnus japonica*) 最低，約為 1 到 2 %。碳含量百分比部份 (圖二(a)(b))，台灣赤楊和二葉松最高，介於 48 到 52 %，再來是五節芒，約介於 42 到 48 %，車前草最低，約在 38 到 42 % 之間。穩定碳同位素比值 ($\delta^{13}\text{C}$) 的部份 (圖三(a)(b))，五節芒的 $\delta^{13}\text{C}$ 明顯高於其三者，介於 -11 到 -14‰，車前草最低，介於 -30 到 -34‰，台灣赤楊與台灣二葉松均介於 -25 到 -30‰ 之間。穩定氮同位素比值 ($\delta^{15}\text{N}$) 的部份 (圖四(a)(b))，四種植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值都在 0‰ 附近，但以平均值來看，只有台灣赤楊是負值，另外三者均為正值。整體而言，只有西部族群之五節芒的 $\delta^{13}\text{C}$ 值與海拔高度呈現顯著相關 ($R^2=0.4788$, $P=0.0021$)，其餘物種無論在東部及西部均未與海拔高度均呈現關聯性。

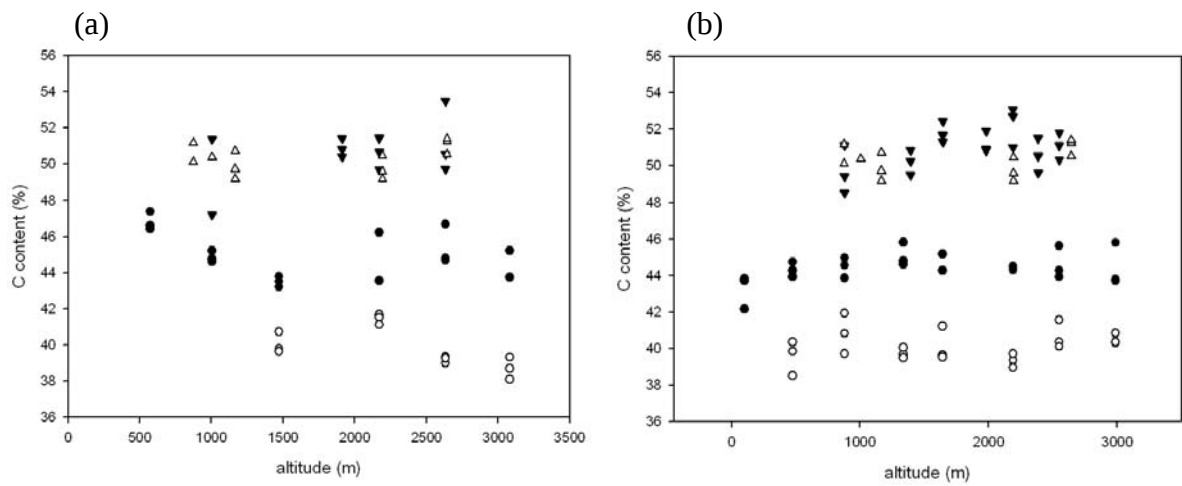
由於台灣赤楊與台灣二葉松所得之各值與海拔幾乎無顯著關聯，且影響這些木本植物生理形態的因子較不易預測，因此接下來的實驗主要以車前草及五節芒為主。

表一、四種植物的穩定碳、氮位素比值 ($\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$)、單位乾重之碳、氮含量百分比。

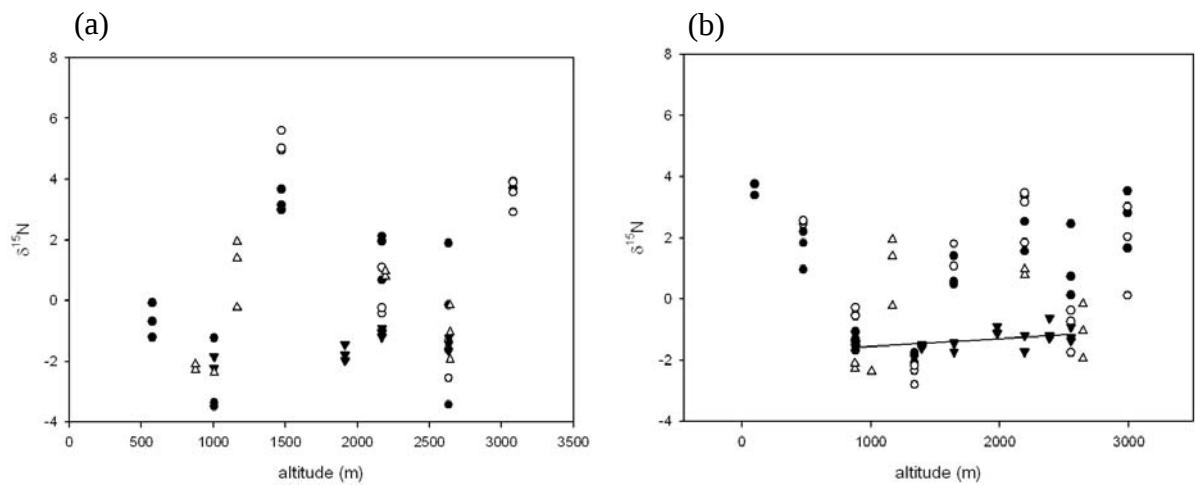
	<i>M. floridulus</i>	<i>P. asiatica</i>	<i>A. japonica</i>	<i>Pinus taiwanensis</i>
N content (mg cm ⁻²)	2.01±0.51 ^{ab}	3.74±0.85 ^c	2.77±0.44 ^b	1.33±0.57 ^a
C content (mg cm ⁻²)	44.71±1.11 ^b	40.02±0.95 ^a	50.85±1.27 ^c	50.59±0.67 ^c
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-11.76±0.84 ^a	-34.74±0.92 ^c	-27.38±0.95 ^b	-27.08±1.10 ^b
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	0.92±0.51 ^{bc}	1.05±0.85 ^c	-1.40±0.44 ^a	0.31±0.57 ^b



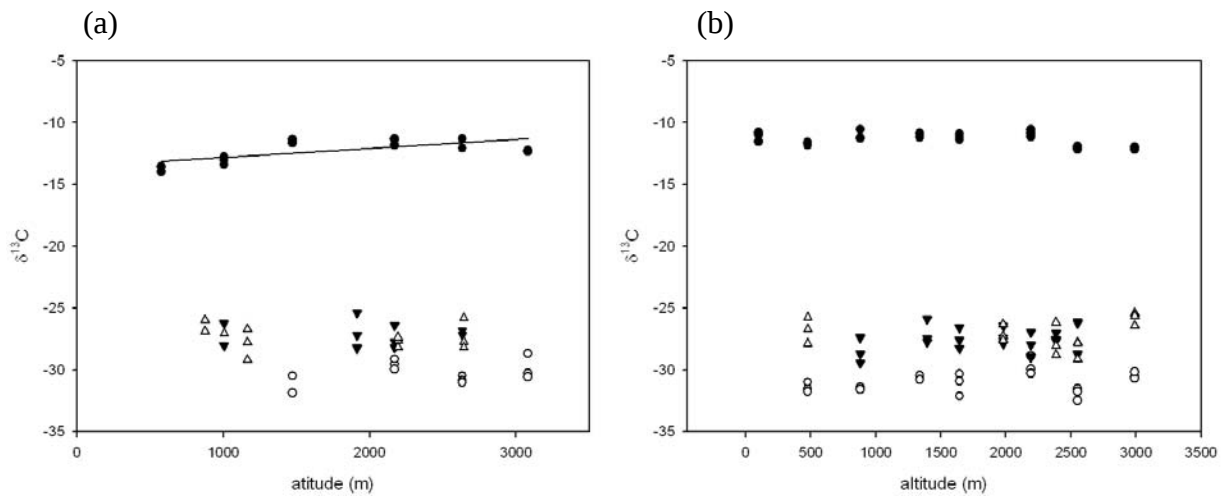
圖一、各植物的單位葉面積之氮含量：(a)西部 (b)東部。(黑色圓點：五節芒，白色圓點：車前草，黑色三角形：台灣赤楊，白色三角形：台灣二葉松)



圖二、各植物的單位葉面積之碳含量：(a)西部 (b)東部。(黑色圓點：五節芒，白色圓點：車前草，黑色三角形：台灣赤楊，白色三角形：台灣二葉松)



圖三、各植物之 $\delta^{15}\text{N}$ 值：(a)西部 (b)東部。(黑色圓點：五節芒，白色圓點：車前草，黑色三角形：台灣赤楊，白色三角形：台灣二葉松)



圖四、各植物之 $\delta^{13}\text{C}$ 值：(a)西部 (b)東部。(黑色圓點：五節芒，白色圓點：車前草，黑色三角形：台灣赤楊，白色三角形：台灣二葉松)

表二、四種植物的西部族群之 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 、氮含量比值及碳含量比值與海拔高度做直線回歸分析所得之 R^2 及 P 值。*：P < 0.05，斜率顯著；**：P < 0.01，斜率很顯著。

West side	<i>Miscanthus floridulus</i>		<i>Plantago asiatica</i>		<i>Alnus japonica</i>		<i>Pinus taiwanensis</i>	
	R^2	P	R^2	P	R^2	P	R^2	P
N content	0.1227	0.1836	0.1217	0.2665	0.2459	0.1209	0.2779	0.0957
C content	0.0625	0.3227	0.3241	0.0534	0.1826	0.1899	0.0474	0.4967
$\delta^{13}\text{C}$	0.4788	0.0021**	0.2106	0.1335	0.0003	0.9626	0.0187	0.6721
$\delta^{15}\text{N}$	0.1997	0.0721	0.1406	0.2297	0.3862	0.0412*	0.0265	0.6135

表三、四種植物的東部族群之 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 、氮含量比值及碳含量比值與海拔高度做直線回歸分析所得之 R^2 及 P 值。*：P < 0.05，斜率顯著；**：P < 0.01，斜率很顯著。

East side	<i>Miscanthus floridulus</i>		<i>Plantago asiatica</i>		<i>Alnus japonica</i>		<i>Pinus taiwanensis</i>	
	R^2	P	R^2	P	R^2	P	R^2	P
N content	0.0889	0.1569	0.0024	0.8317	0.0137	0.6134	0.0310	0.5472
C content	0.0987	0.1348	0.0294	0.4574	0.1717	0.0618	0.0015	0.8908
$\delta^{13}\text{C}$	0.1830	0.0571	0.0776	0.2215	0.0804	0.2130	0.0004	0.9442
$\delta^{15}\text{N}$	0.0061	0.7173	0.0048	0.7645	0.2382	0.0248*	0.0562	0.3951

(五) 比較不同月份、不同海拔高度的五節芒與車前草的生理形態

(A) 車前草 (*Plantago asiatica*)

6. 單位面積之葉片克乾重(Leaf mass per area, LMA)

車前草的 LMA 值 (圖五(a)(b)) 約為每平方公分 2 到 5 毫克，與海拔高度的關係只有 11 月西部車前草的 LMA 值與海拔高度具有明顯正相關，其他皆無顯著相關。比較不同月份之間，則可發現西部各樣點 2010 年 7 月之 LMA 值顯著高於 2009 年 11 月。東部此現象則不如西部明顯。

7. 葉片氣孔密度 (Stomata Density, SD)

車前草的總氣孔密度 (圖五(c)(d)) 約每平方公釐 150 到 700 個，2010 年 7 月的西部族群及 2009 年 11 月東部族群均與海拔高度呈現顯著負相關。將不同月份做比較，7 月份西部海拔超過 1400 公尺的樣點、及東部海拔超過 2000 公尺的樣點，其總氣孔密度均顯著高於 11 月，低海拔地區則未有此月份間之差異。此外，車前草的上下表皮氣孔密度比值均介於 0.6 到 0.8 之間 (圖五(e)(f))，與海拔高度及季節無顯著關聯。

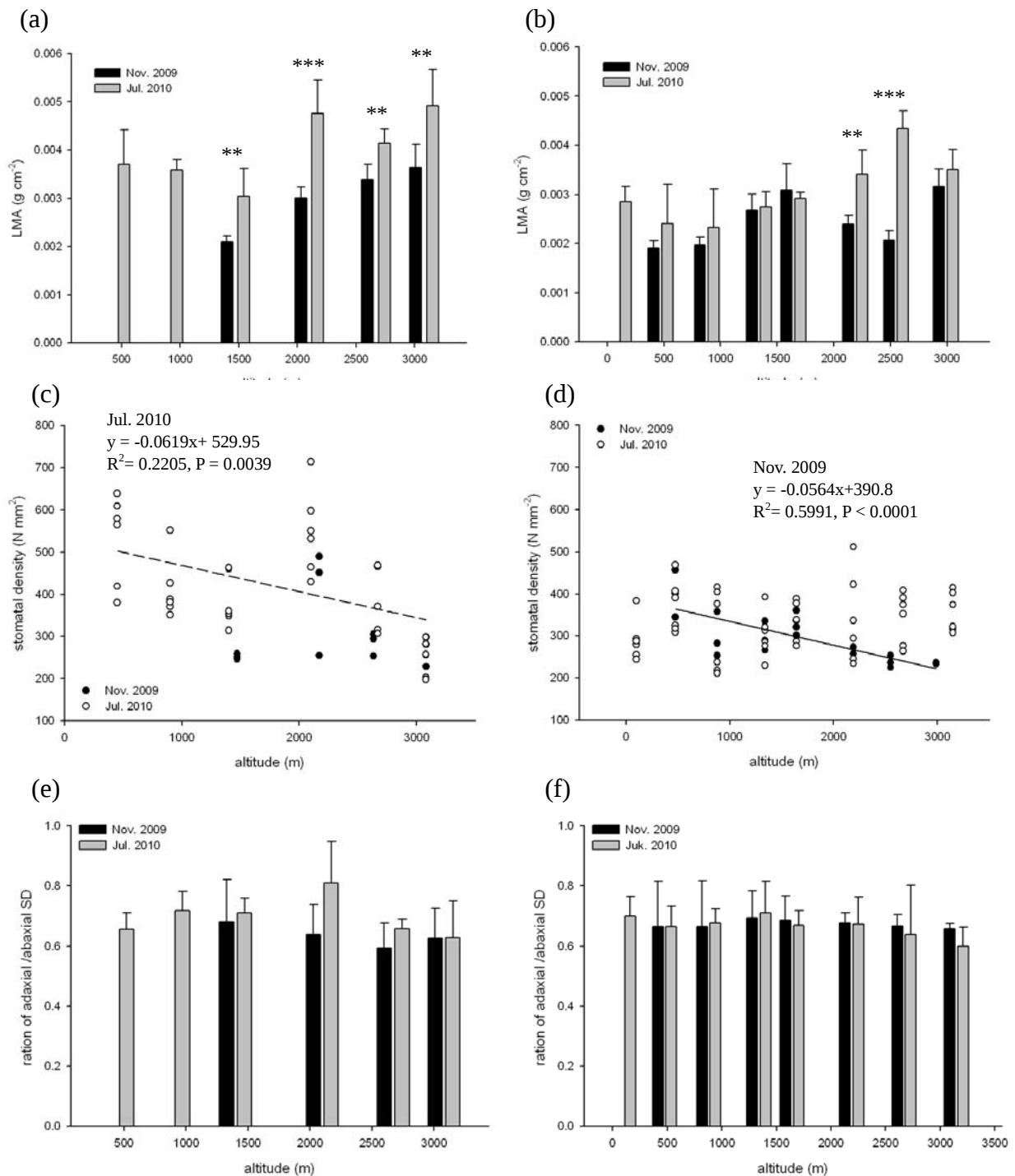
8. 單位面積之氮含量及碳含量 (N_{area} 、 C_{area})

車前草的 N_{area} 值約為每平方公分 0.06~0.14 毫克， C_{area} 值則為每平方公分 0.6~2.2 毫克。將該值與海拔高度做直線迴歸分析，發現東部地區之 N_{area} 值及 C_{area} 值，在 7 月及 11 月均與海拔高度呈現顯著之正相關 (圖六(a)(b))；西部地區只有 C_{area} 值在 7 月及 11 月與海拔高度呈現正相關，而 N_{area} 值則只有 11 月與海拔呈現顯著正相關，7 月則無。(圖六(c)(d))。

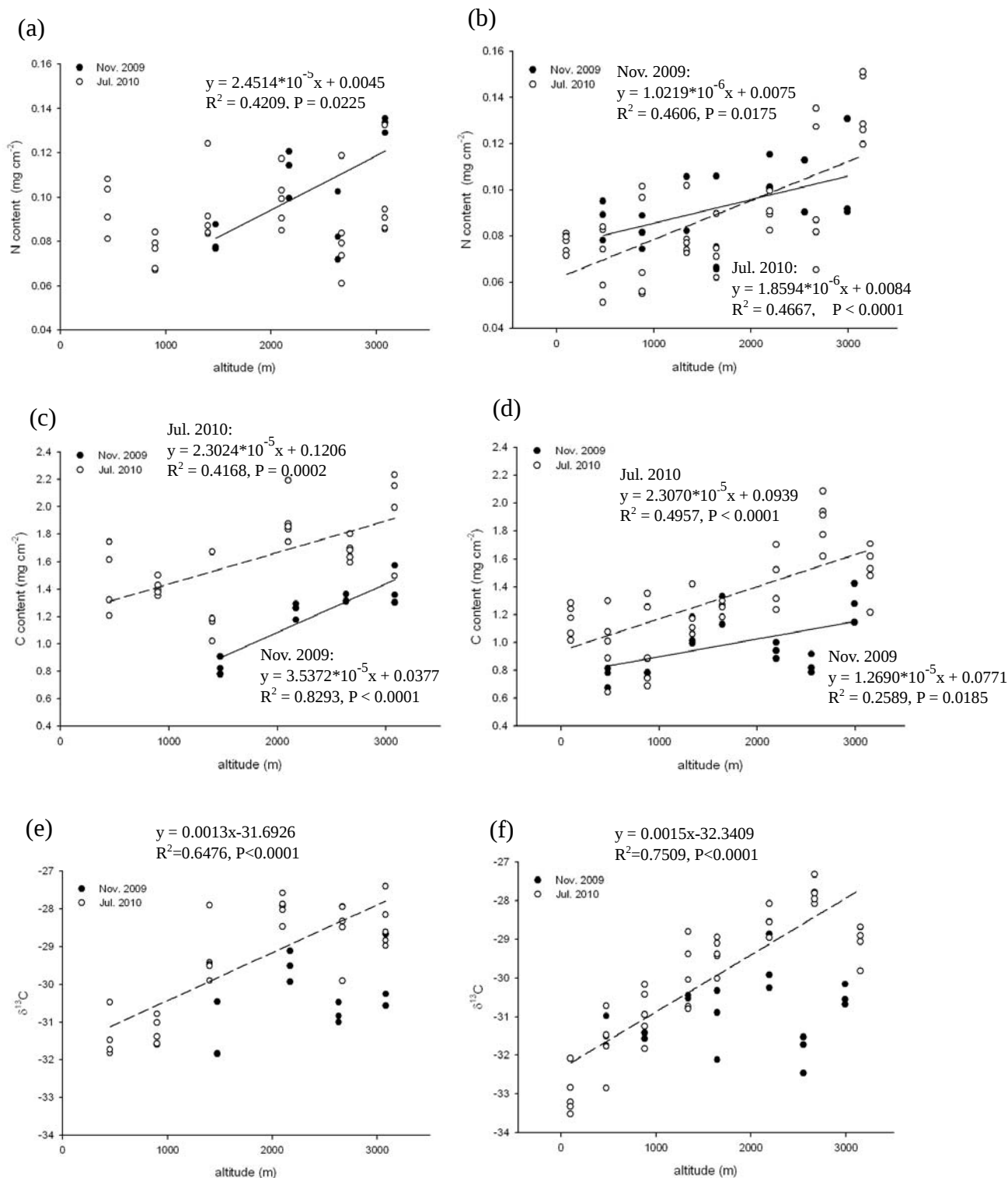
9. 穩定碳同位素比值($\delta^{13}C$)、

車前草的 $\delta^{13}C$ 值介於-27~-34‰。無論東部或西部，其 $\delta^{13}C$ 值在 7 月份均與海

拔呈現顯著的正相關（圖六(e)(f)），11月則無。比較不同月份之間，可發現7月東西部車前草的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均顯著高於11月。



圖五、2009年11月及2010年7月車前草葉片之(a)西部及(b)東部的LMA；(c)西部及(d)東部的氣孔總密度(stomatal density)；(e)西部及(f)東部的上下表皮的氣孔密度(ratio of adaxial/abaxial SD)。**代表該項特徵在不同月份間達到1%的顯著差異水準(t-test, $P < 0.01$)，***代表該項特徵在兩物種間達到0.1%的顯著差異水準(t-test, $P < 0.001$)。



圖六、2009 年 11 月及 2010 年 7 月車前草葉片之(a)西部及(b)東部單位面積氮含量(N content)；(c)西部及(d)東部單位面積碳含量(C content)；(e)西部及(d)東部穩定碳同位素比值。(黑色實心圓圈、白色圓圈分別代表 2009 年 11 月及 2010 年 7 月之車前草樣本。實線、虛線分別代表 2009 年 11 月及 2010 年 7 之車前草樣本)

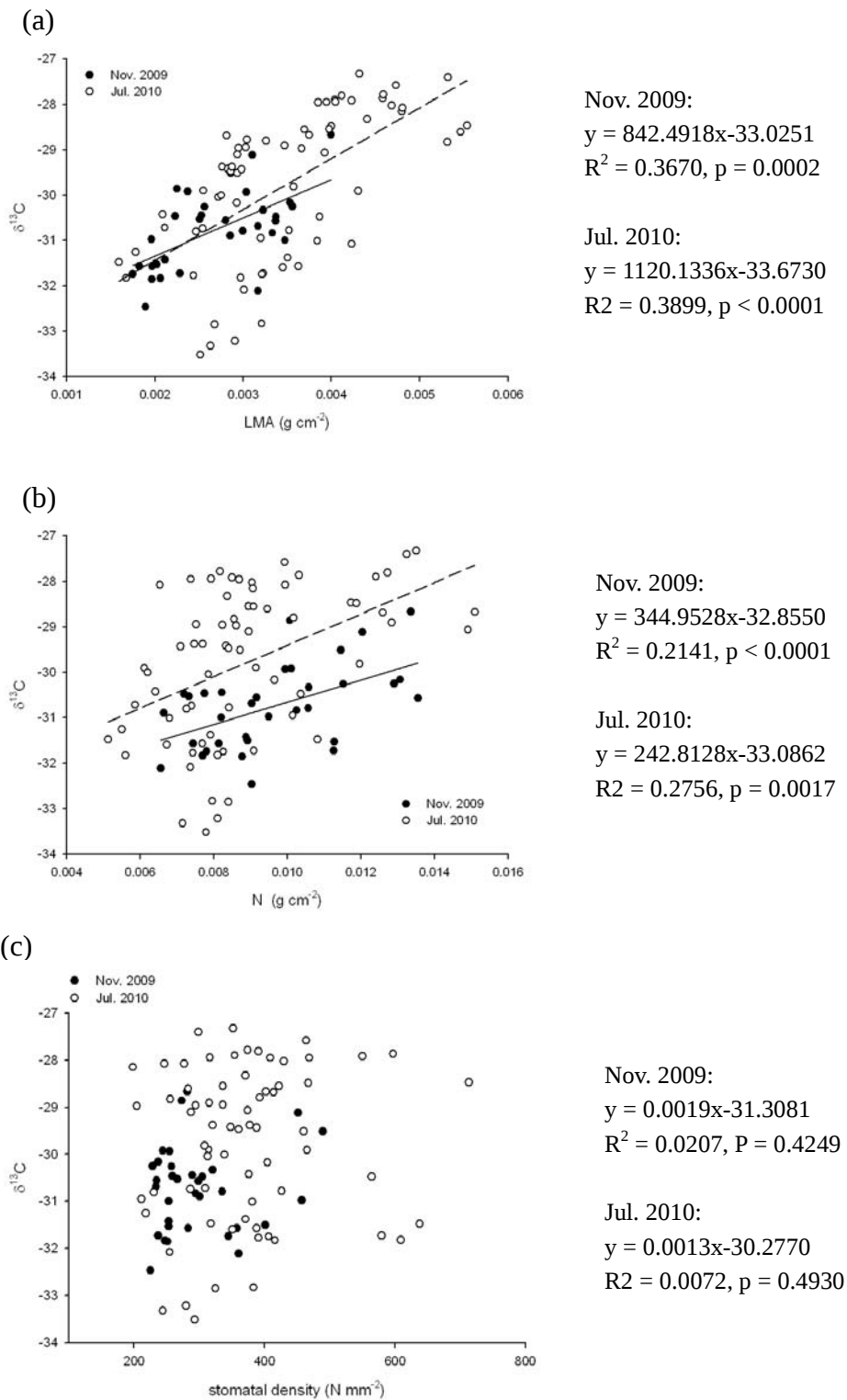
10. 各生理形態因子間之關聯性

將東西部族群所得結果合併之後，比較不同月份時期各生理型態參數間之相關性，總共做了五種相關性，分別為：LMA 值與 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 N_{area} 值與 $\delta^{13}\text{C}$ 值、LMA 值與 N_{area} 值、總氣孔密度(stomatal density)與 $\delta^{13}\text{C}$ 值、上下表皮氣孔密度比值 (SD u/d) 與 $\delta^{13}\text{C}$ 值。車前草的結果如表四所示，LMA 與 $\delta^{13}\text{C}$ 之間 (圖七(a))、 N_{area} 值與 $\delta^{13}\text{C}$ 之間 (圖七(b)) 均呈現顯著正相關。而總氣孔密度(stomatal density)與 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (圖七(c)) 上下表皮氣孔密度比值與 $\delta^{13}\text{C}$ 之間均無顯著相關。

表四、將不同月份之車前草欲驗證假說之各因子做回歸分析所得之關聯性。

：P < 0.01，斜率很顯著，*：P < 0.001，斜率非常顯著。

	<i>Plantago asiatica</i>			
	Nov. 2009		Jul. 2010	
	R ²	Sig.	R ²	Sig.
LMA vs. $\delta^{13}\text{C}$	0.3670	0.0002***	0.3899	<0.0001***
N vs. $\delta^{13}\text{C}$	0.2141	<0.0001***	0.2765	0.0017**
LMA vs. N	0.2037	0.0084**	0.2212	<0.0001***
SD total vs. $\delta^{13}\text{C}$	0.0207	0.4249	0.0072	0.4930
SD u/d vs. $\delta^{13}\text{C}$	0.0347	0.2992	0.0186	0.2674



圖七、比較 2009 年 11 月及 2010 年 7 月車前草葉片各形態參數之間的關係：(a)LMA 值與 $\delta^{13}\text{C}$ 之直線歸迴關係圖 (b) $\delta^{13}\text{C}$ 與單位葉面積之氮含量之直線歸迴關係圖 (c) $\delta^{13}\text{C}$ 與總氣孔密度之關係圖。

(B) 五節芒 (*Miscanthus floridulus*)

1. 單位面積之葉片克乾重(Leaf mass per area, LMA)

五節芒的 LMA 值 (圖八(a)(b)) 約為每平方公分 5 到 8 毫克，整體而言並未與海拔高度呈現顯著相關性。比較不同月份之間，西部各樣點的 LMA 值在 11 月時普遍顯著高於 7 月，東部則差異不明顯。

2. 葉片氣孔密度 (Stomata density)

結果顯示五節芒的總氣孔密度 (圖八(c)(d)) 約為每平方公釐 300 到 700 個，與海拔高度之間的關係只有東部族群在 11 月份時有顯著正相關；比較不同月份之差異，則無論東、西部之 LMA 值在不同月份均無顯著差異。

上下表皮氣孔密度比值 (Ratio of adaxial/abaxial SD) 從 0.02 到 0.2 之間不等，將東、西部分開探討，東部各樣點之上下表皮氣孔密度分布較西部族群穩定。此外，11 月份的低海拔樣點的上下表皮氣孔密度比值顯著高於高海拔，西部尤其明顯，但由於總氣孔密度在各海拔間沒有差異，因此高海拔地區之氣孔應較集中於葉片下表皮 (圖八(e)(f))。

3. 單位面積之氮含量及碳含量(N_{area} 、 C_{area})

五節芒的 N_{area} 值約為每平方公分 0.06~0.20 毫克 (圖九(a)(b))， C_{area} 值約為每平方公分 2.0~4.0 毫克 (圖九(c)(d))。探討此二值與海拔高度的關聯性，發現 N_{area} 值在東部無論是 7 月或 11 月均與海拔呈現顯著正相關，西部則只有 7 月有顯著相關； C_{area} 值只有東部 11 月時有正相關，其餘則無。比較此二值在不同月份間的差異， N_{area} 值無論是東西部，在不同月份之間並無差異；然 C_{area} 值在西部族群則有 11 月顯著高於 7 月之現象，東部則無。

4. 穩定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)

五節芒的 $\delta^{13}\text{C}$ 值約介於-10~14‰之間。探討此值與海拔高度的關聯性，只有西部族群的 $\delta^{13}\text{C}$ 與海拔有顯著的直線相關(圖十(a)(b))，然由於海拔超過 2000 公尺後， $\delta^{13}\text{C}$ 值漸隨海拔高度下降，因此又另外將 $\delta^{13}\text{C}$ 值與海拔高度做二次曲線迴歸(圖十(c)(d))，二次曲線所得之結果顯示無論在東、西部及不同月份間， $\delta^{13}\text{C}$ 值均與海拔高度有二次曲線之相關性。比較不同月份間之差異，則東部族群，11 月的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均顯著高於 7 月。

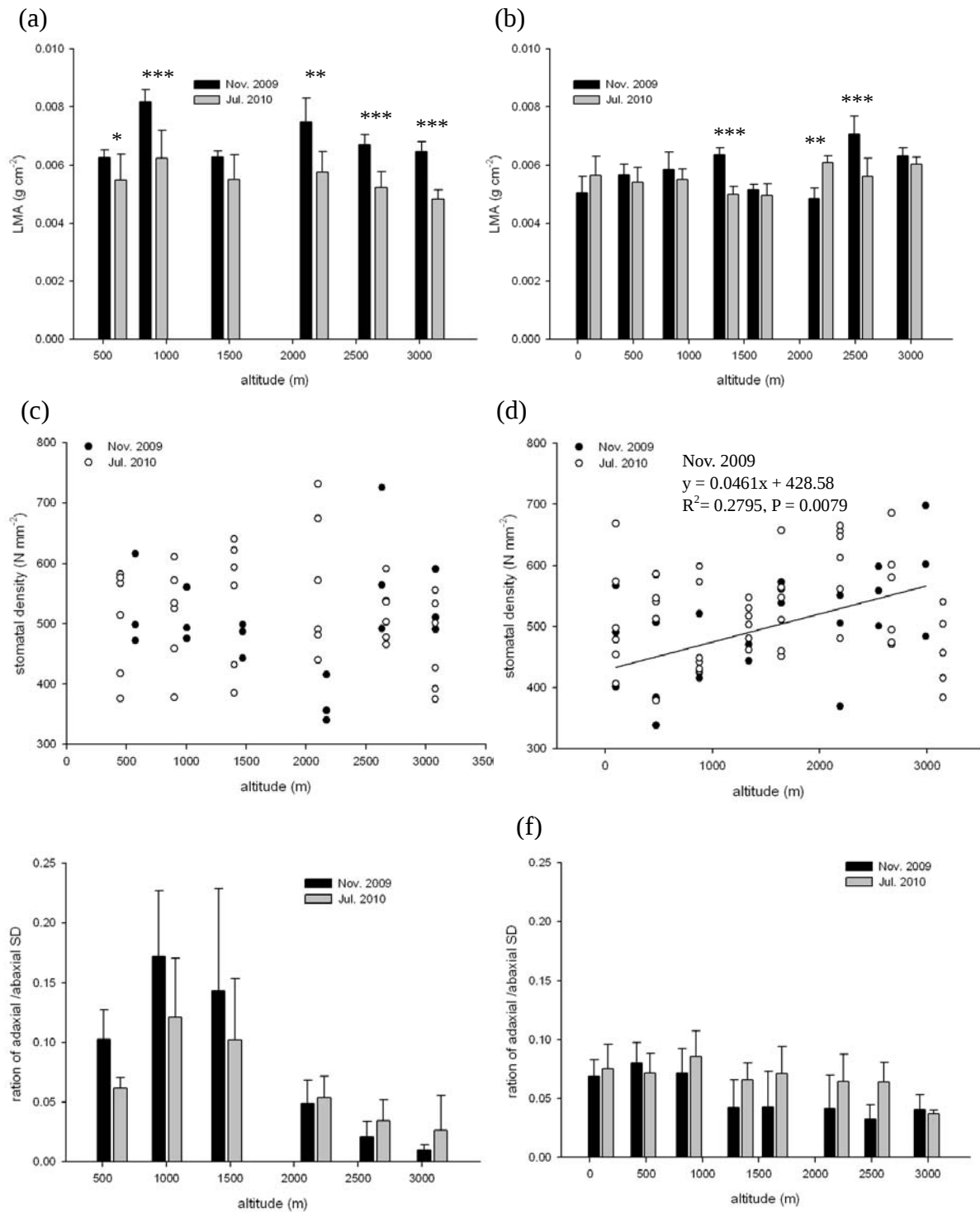
5. 各生理形態因子間之關聯性

將五節芒的各生理型態因子做兩兩迴歸分析，結果如表五所示，只有 LMA 值與 $\delta^{13}\text{C}$ 呈現顯著正相關，其餘各因子間皆無顯著關聯性

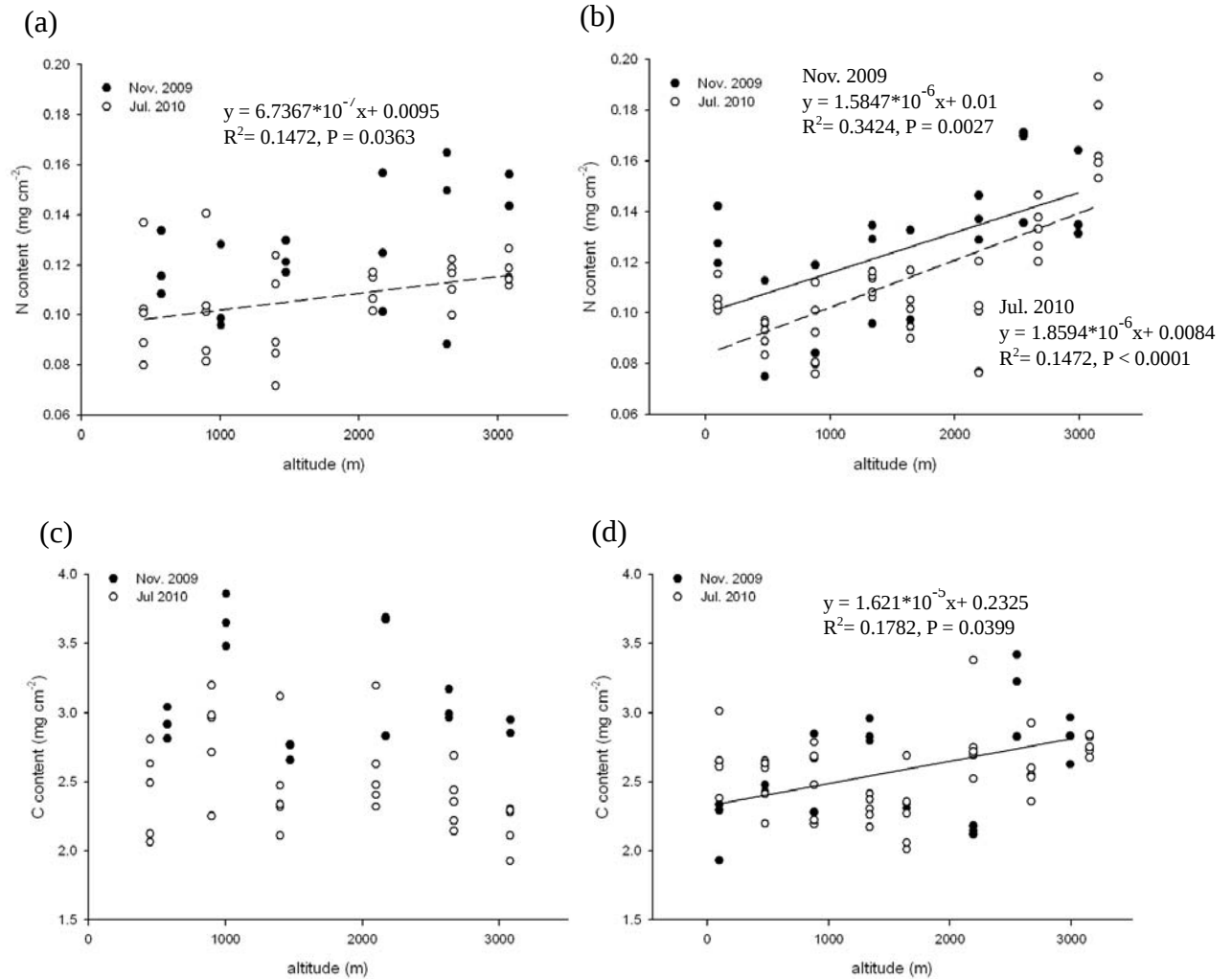
表五、將不同月份之五節芒欲驗證假說之各因子做迴歸分析所得之關聯性。

***：P < 0.001，斜率非常顯著

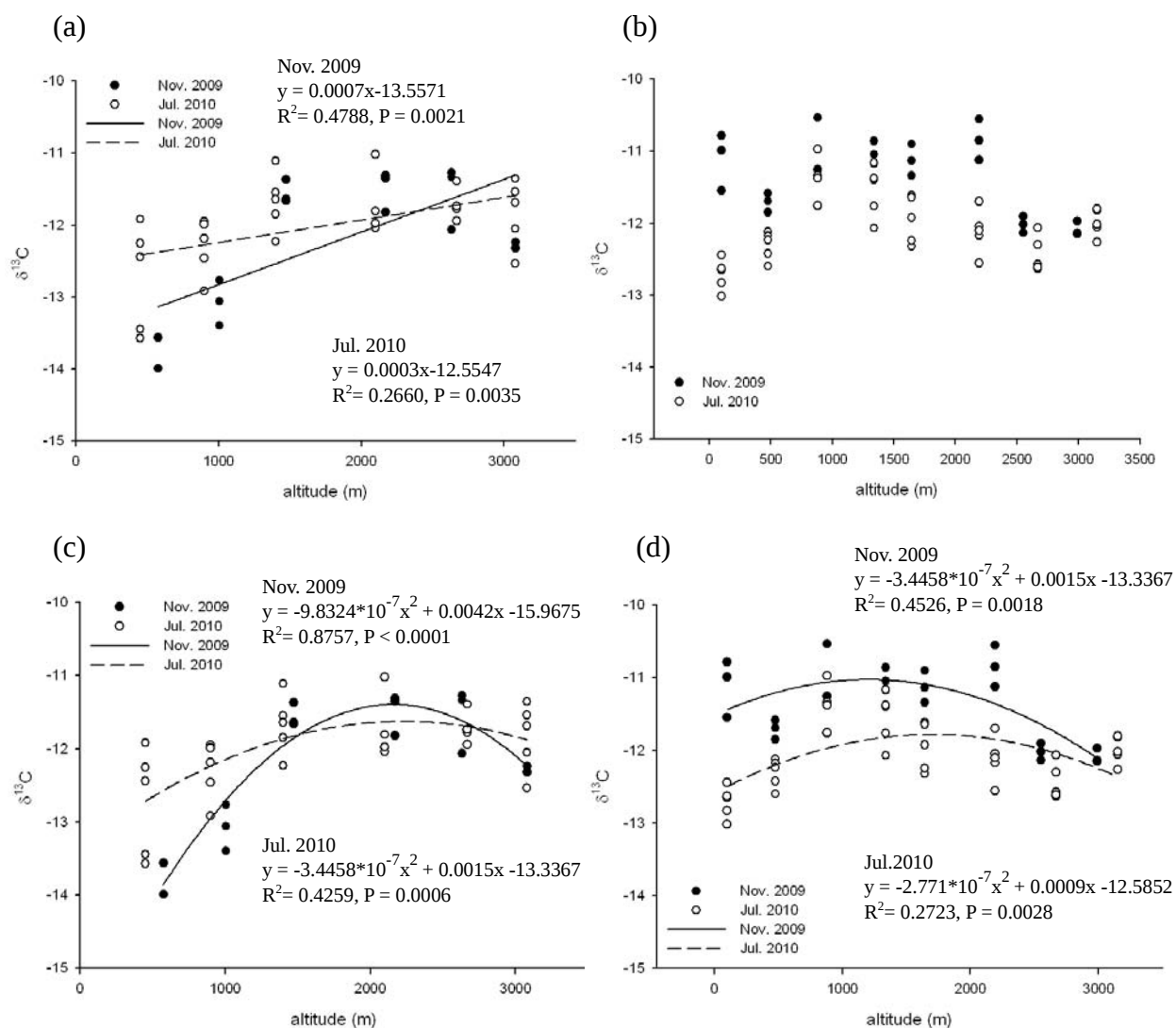
	Nov. 2009		Jul. 2010	
	R ²	Sig.	R ²	Sig.
LMA vs. $\delta^{13}\text{C}$	0.2752	0.0004***	0.0740	0.0227*
N vs. $\delta^{13}\text{C}$	0.0002	0.9300	<0.0001	0.9394
LMA vs. N	0.1266	0.4304	0.0316	0.1409
SD total vs. $\delta^{13}\text{C}$	0.0605	0.1210	0.0004	0.8653
SD u/d vs. $\delta^{13}\text{C}$	0.0129	0.4798	0.0083	0.4569



圖八、2009 年 11 月及 2010 年 7 月五節芒葉片之(a)西部及(b)東部的 LMA；(c)西部及(d)東部的氣孔總密度(stomatal density)；(e)西部及(f)東部的上下表皮的氣孔密度(ratio of adaxial/abaxial SD)。*代表該項特徵在不同月份間達到 5%的顯著差異水準(t-test, $P < 0.05$)，**代表該項特徵在不同月份間達到 1%的顯著差異水準(t-test, $P < 0.01$)，***代表該項特徵在兩物種間達到 0.1%的顯著差異水準(t-test, $P < 0.001$)。



圖九、2009 年 11 月及 2010 年 7 月五節芒葉片之(a)西部及(b)東部單位面積氮含量(N content)；(c)西部及(d)東部單位面積碳含量(C content)。(黑色實心圓圈、白色圓圈分別代表 2009 年 11 月及 2010 年 7 月之車前草樣本。實線、虛線分別代表 2009 年 11 月及 2010 年 7 月之車前草樣本)



圖十、2009 年 11 月及 2010 年 7 月芒草葉片在(a)西部及(b)東部之穩定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$ ，單位為‰)與海拔高度之簡單直線迴歸；(c)西部及(d)東部之 $\delta^{13}\text{C}$ 與海拔高度之二次曲線迴歸。(黑色實心圓圈、白色圓圈分別代表 2009 年 11 月及 2010 年 7 月之車前草樣本。實線、虛線分別代表 2009 年 11 月及 2010 年 7 月之車前草樣本)

(六) 有毛型與無毛型的車前草在地理分布及生理形態上之差異

5. 不同海高度樣點上各葉型之車前草族群所佔之比例

本研究中，每樣點均選取 3 個 2 m×2 m 的小樣區，各小樣區內則隨機選取 30 株成熟的車前草個體來計算有毛、邊緣有毛及無毛型所佔比例，然而樣點白柵鐵門的車前草數量較少，因此採取株數約為 16~20 株(每 2 m×2 m)。調查所得結果如圖十一：幾乎所有樣點均具有三種葉型之車前草；且同個樣點不同小樣區之各型比例差異懸殊，其分布比例與海拔高度應無關聯。此外，白柵鐵門樣點全部皆為有毛型之車前草。

6. 有毛型葉片之表皮毛密度(Trichome Density)

整體而言，車前草的表皮毛密度約每平方公分 50 到 200 之間，而白柵鐵門樣點之車前草的表皮毛密度顯著高於其他樣點(圖十二(a)(b))，約為每平方公分 150 到 350 之間。探討表皮毛密度與海拔高度之間的關係，東部族群車前草，其表皮毛密度與海拔高度呈現顯正相關，然而西部地區，由於白柵鐵門樣點的表皮毛顯著較高，因此使得整個西部族群的表皮毛密度與海拔高度之關聯性降低，然而若將白柵鐵門樣點排除，則可發現整體趨勢仍與海拔高度有顯著正相關 ($y = 0.014x - 63.673$, $R^2 = 0.222$, $p = 0.02$)。

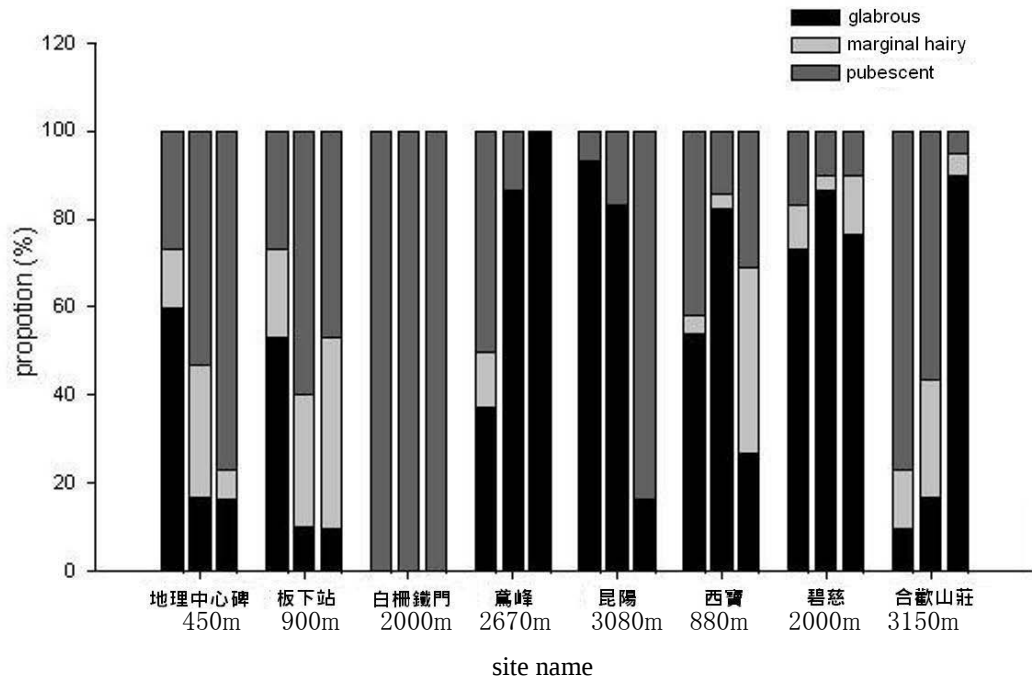
7. 比較有毛型及無毛型車前草之各項生理形態參數

比較相同海拔高度樣點的有毛型及無毛型之車前草族群，無論是 LMA (圖十五(a)(b))、氣孔密度 (圖十五(c)(d))、上下表皮氣孔密度比值 (圖十四)、葉綠素計讀值 (圖十五(e)(f))，均無顯著差異。

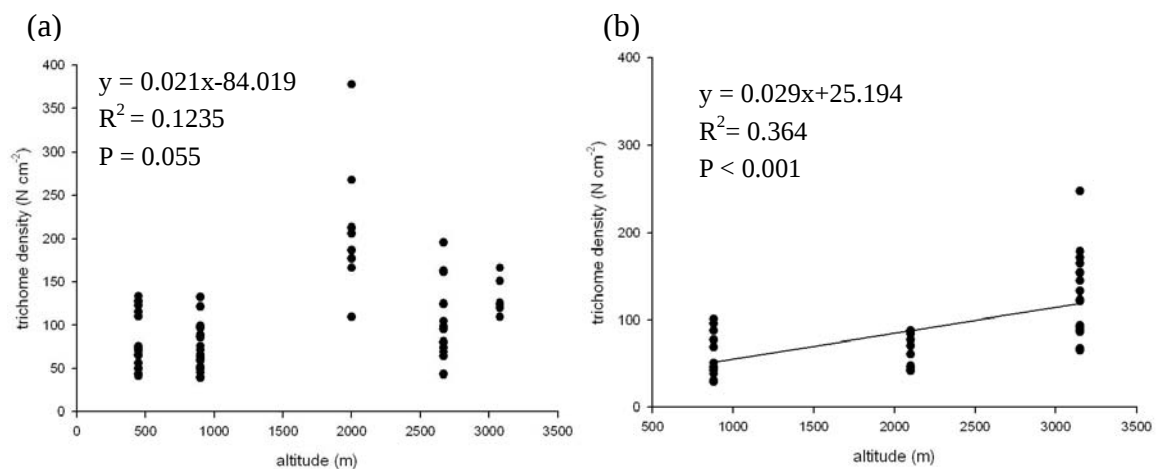
另外，將實際葉綠素萃取含量與葉綠素計所測得之讀值做迴歸分析，結果如圖十三所示，樣本數為 38，所得之迴歸方程式為 $y = 1.0246 x - 6.0794$ ， R^2 為 0.7939。

8. 葉片的穩定碳位素比值($\delta^{13}\text{C}$)、單位面積碳、氮含量(C_{area} 、 N_{area})

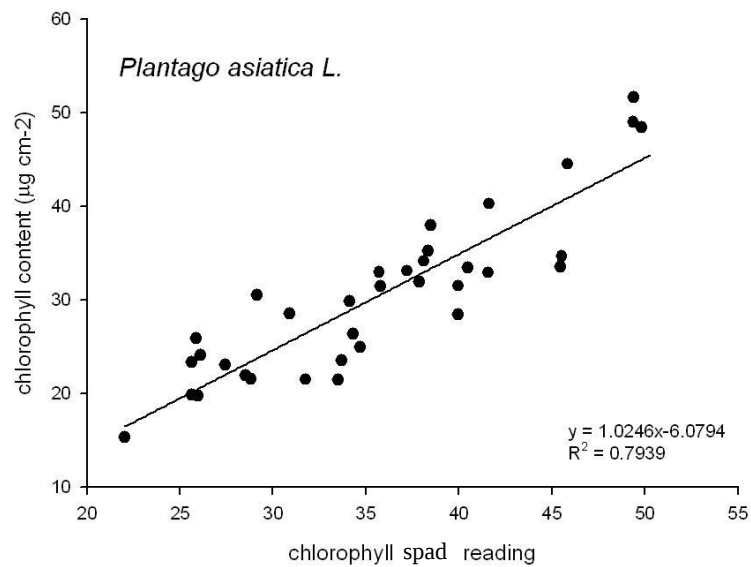
實驗結果如表六。將兩個樣點分開探討。發現各樣點內有毛型與無毛型車前草葉片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 C_{area} 、 N_{area} 、 C/N ratio 均無顯著差異。然而若比較兩個樣點間之各值差異，則可發現在昆陽站的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 C_{area} 、 N_{area} 值均顯著較板下站高。



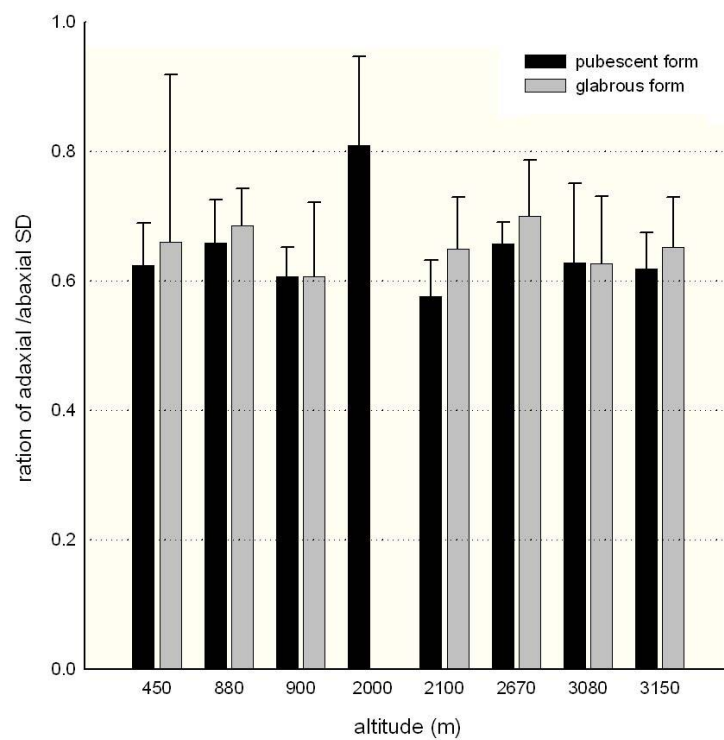
圖十一、各樣點之小樣區內無毛光滑型(glabrous)、邊緣有毛型(marginal hairy)跟有毛型(pubescent)葉片車前草之比例。地理中心碑到昆陽為西部族群，西寶到合歡山莊則為東部族群。



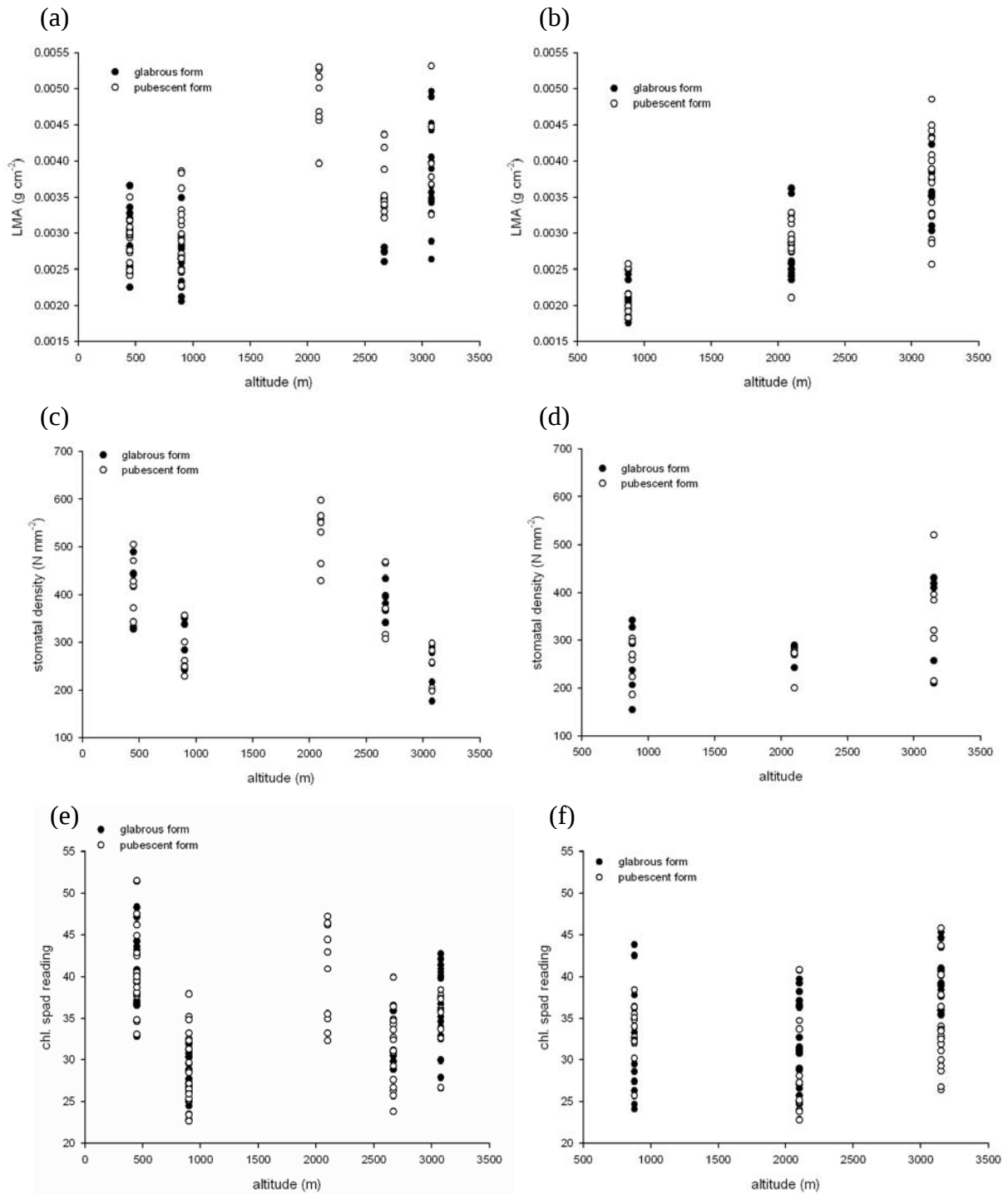
圖十二、不同海拔高度樣點之表皮毛密度：(a)西部，(b)東部。



圖十三、葉綠素計讀值(Chlorophyll spad reading)與葉綠素實際含量(Chlorophyll content)之迴歸線。



圖十四、比較有毛型葉片(glabrous form)及無毛型葉片(pubescent form)之上下表皮氣孔密度比值。



圖十五、比較車前草有毛型葉片(glabrous form)及無毛型葉片(pubescent form)在相同海拔環境之 LMA 值((a)西部, (b)東部)、SD 值((c)西部, (d)東部)、葉綠素計讀值(Chl.spad reading) ((e)西部, (f)東部)。(黑色實心圓圈為有毛型葉片, 白色圓圈為無毛型葉片)

表六、有毛型及無毛型車前草之穩定碳位素比值($\delta^{13}\text{C}$)、單位面積碳、氮含量(C_{area} 、 N_{area})、碳氮比值(C/N)的比較。

	<i>Plantago asiatica</i>			
	昆陽站 (3080 m)		板下站 (900 m)	
	有毛型	無毛型.	有毛型	無毛型
LMA (mg cm^{-2})	4.07±0.72 ^a	3.48±0.39 ^a	2.78±0.28 ^b	2.60±0.43 ^b
N content (mg cm^{-2})	0.12±0.02 ^a	0.11±0.02 ^a	0.05±0.01 ^b	0.06±0.01 ^b
C content (mg cm^{-2})	1.67±0.28 ^a	1.43±0.17 ^a	1.08±0.12 ^b	1.04±0.17 ^b
$\delta^{13}\text{C}$	-29.07±0.52 ^a	-29.82±1.01 ^a	-32.69±0.52 ^c	-31.96±0.57 ^b

柒、討論

一、實驗地之地形、氣候、環境因子之關係探討

本實驗地點為整段中部橫貫公路，起至埔里之台十四線，而後到霧社接台十四甲線到武嶺（中央山脈以西），隨後接台八線一直到太魯閣（中央山脈以東）。地形部份，台十四線及十四甲線在翠峰樣點以西地區，道路寬敞、平坦腹地較多，然霧社至清境一帶人為開發嚴重，在翠峰以東到武嶺，道路均腰繞陡坡開發，道路狹窄、無腹地可言。在東部地區，台八線雖然較少人為干擾，但山頭多、地勢曲折陡峭，道路狹窄，平坦腹地小，因此在選取樣點上有先天之限制。

氣候方面，臺灣中央山脈以西之地區，受西南季風影響，夏季雨量是東部的兩倍以上，而冬季時，東部直接受東北季風吹襲，所帶來的雨量卻未明顯高於西部，整體而言，西部之生長環境較東部溫暖且潮濕。因此，本實驗除了以不同海拔高度來探討植物形態適應，也分東、西部來探討。

二、實驗結果之分析與討論

(四) 比較四種植物在不同海拔樣點之穩定碳同位素與碳、氮含量

首先討論氮、碳含量百分比，由結果可知車前草葉片的氮含量百分比是四種植物中最高者，第二是赤楊、再來是五節芒，二葉松則最低（圖一(a)(b)）。而碳含量百分比部分，台灣二葉松及台灣赤楊則是四種植物中最高者，車前草最低（圖二(a)(b)）。

車前草氮含量最高、碳含量最低的可能原因為：車前草為低矮草本植物，不需累積大量的碳水化合物（如：纖維素、木質素）以使葉片或植株更具韌性或堅硬，因此，碳元素在車前草葉片中所佔的百分比較低，相對的，氮含量百分比便明顯偏高；相較之下，台灣二葉松與台灣赤楊皆為木本植物，葉片必須製造出更多碳水化合物以支撐整棵樹的生長，且二葉松之葉片為長針狀，必須有足夠的碳水化合物以為維持強韌的葉形與葉片結構，因此推測此為碳百分比較高之原因。

此外，雖然台灣赤楊與台灣二葉松之碳含量百分比均為最高，但台灣赤楊之氮含量

百分比明顯高於二葉松。將此兩樹種之生長習性做比較，台灣赤楊為落葉喬木，且根部有根瘤菌與之共生；台灣二葉松為常綠針葉樹；一般而言，針葉樹的壽命較闊葉樹長且生長速度較慢、光合作用效率通常較低，因此可能為氮含量百分比較低的原因。另外，台灣赤楊擁有較高的氮含量的可能原因是有根瘤菌協助固氮，從台灣赤楊的 $\delta^{15}\text{N}$ 值為負值可以看出台灣赤楊的氮養分確實受到的根瘤菌的影響。然而，本研究並未實際測量這些植物的光合作用速率，因此將來可以針對光合作用的部分做更進一步的驗證。

C_3 與 C_4 植物因光合作用途徑不同，所累積的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也大相逕庭，大致而言， C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值大約介於-20 到-35‰之間，而 C_4 植物則大約在-11~-15‰之間(Dawson, Mambelli et al. 2002)。在本實驗中，五節芒屬於 C_4 植物，另外三者則為 C_3 植物，比較這些植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值， C_4 植物的五節芒如預期介於-11~-14‰，其次是台灣赤楊與台灣二葉松，車前草則最低。前人研究指出，土壤細菌行使呼吸作用時所分解的植物腐植質之 $\delta^{13}\text{C}$ 值原本就較低，因此靠近森林地表的大氣中受到土壤呼吸影響會，其 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值通常比樹冠層低；此外，石油和煤的 $\delta^{13}\text{C}$ 顯著低於大氣 CO_2 ，受到車輛大量使用石化燃料的影響，都市及馬路旁的大氣 CO_2 的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值明顯低於森林(Marino and McElroy 1991; Beerling 1999)。由上可知，造成車前草的 $\delta^{13}\text{C}$ 值顯著低於赤楊與二葉松的可能原因有二：車前草的植株高度矮小，通常不超過 10 公分(不含花穗)，故周圍大氣之 CO_2 之 $\delta^{13}\text{C}$ 值因土壤呼吸作用而較低，造成此環境下生長的草本植物之 $\delta^{13}\text{C}$ 值較喬木低；其次，本實驗所用之車前草樣本均採集於公路兩側旁，受到石化燃料所排放的影響，公路兩側的大氣中 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值有可能顯著低於森林或喬木之樹冠層，因此造成車前草的 $\delta^{13}\text{C}$ 值較低。

(五) 比較不同季節、不同海拔高度的五節芒與車前草的生理形態

首先探討車前草葉片與海拔高度之關係，結果顯示車前草的 LMA 值僅有 11 月份的西部族群與海拔高度呈正相關（圖五(a)）； N_{area} 與 C_{area} 大致上均與海拔高度呈現顯著之正相關（圖六(a)(b)(c)(d)）。 $\delta^{13}\text{C}$ 值則只有 7 月呈現隨海拔高度上升之趨勢（圖六(e)(f)）。造成 LMA 值只有在 11 月份的西部族群與海拔高度呈顯著正相關的可能原因是：在 11

月時所採集的樣點數不足或採集樣點之環境條件沒有控制好的緣故，因為本研究中所採集之植物，部份樣點由於不可抗之因素，7 月與 11 月並非採集自相同樣區（參考附表一）。例如：車前草的部份，西部在海拔 2100 公尺的樣點，由於原樣點道路施工，因此 2010 年 7 月必須重新選取樣點，原樣點（翠峰）原本設在道路旁，上方半側有幾棵赤楊遮陰，底下土壤落葉豐厚，環境較潮濕，而 7 月新選之樣點（白柵鐵門）則為完全不一樣的環境，為毫無遮蔽之停車場，且土壤層極淺，幾乎皆為碎石與泥沙。此外，11 月海拔低於 1400 公尺以下並無設置車前草樣點，因此於 2010 年 7 月重新選擇低海拔地區之車前草樣點，包含海拔 900 公尺之板下站與 450 公尺之埔里站。東部海拔 2550 公尺及 3000 公尺的樣點，由於 2009 年 11 月所選之樣點與以二葉松和台灣赤楊為主，沒有考慮到該樣點上空之遮蔭過密，導致實驗所得到的 LMA 值、 $\delta^{13}\text{C}$ 值均過低，與原先之假設相差甚遠，因此 2010 年 7 月重新選擇相近海拔之其他空曠地區設置樣點。這些新樣點所採集之樣本，其 LMA 值、 $\delta^{13}\text{C}$ 值的確與原樣點有顯著之差異，且符合預期之結果，由此推論光照度對於車前草葉片之 LMA 值的改變影響很大。

若比較不同月份的各項生理形態，車前草的 LMA 值在 7 月顯著高於 11 月（圖五(a)）。LMA 值代表每單位面積所產生的葉片乾重，值高者代表葉片厚度較厚或葉片密度較高。欲解釋車前草 LMA 值在不同月份間的差異，可與穩定碳同位素值及碳、氮含量的結果一併探討。車前草的氮含量在不同月份間沒有顯著差異（圖六(a)）、而碳含量及 $\delta^{13}\text{C}$ 值則是 7 月顯著高於 11 月（圖六(c)(e)），且 $\delta^{13}\text{C}$ 值只有在 7 月與海拔高度呈現顯著正相關，11 月則無。推測此趨勢之產生可能是因為 7 月正值植物生長季，由於氣溫及太陽輻射量均高，使光合作用效率較好，因此才能充分反映海拔環境因子對植物造成的影響。根據前人研究，植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值與水分使用效率（WUE）呈顯著正相關，WUE 為單位水分蒸散量下的光合作用速率，因此， $\delta^{13}\text{C}$ 值越高，代表從氣孔蒸散出一定量的水分出去的同時，進入到葉肉細胞中的 CO_2 之固碳作用速率越高，也就是光合作用效率越高(Smith, Herath et al. 1973)；如前所述，碳元素是構成植物纖維素及各支撐結構最重要的元素，碳含量越高通常葉片結構越強健；而氮元素是構成光合作用暗反應中羧化酵素的主要元素，間接反映光合作用效率之高低。因此，重新檢視車前草 7 月與 11 月的 $\delta^{13}\text{C}$

值及碳、氮含量，可推測：車前草葉片在 7 月時的光合作用能力大於 11 月，此外，雖然羧化酵素含量卻無顯著差異，但 7 月所採得之葉片的結構明顯較 11 月強健，因此可預期 7 月之車前草葉片的密度較高，若將此結果反推回 LMA 值，則可推知 7 月車前草葉片之 LMA 值應高於 11 月(Smith, Vogelmann et al. 1997)。

此外，圖五(c)顯示西部車前草的總氣孔密度在 7 月時顯著高於 11 月，此可推測 7 月時在車前草葉片氣孔全開的狀態下，進入葉片的 CO₂ 總量也較多，若羧化作用尚未達到飽和，則 7 月車前草的固碳作用能力應會較 11 月高，此現象或許可以解釋為何車前草在羧化酵素含量未提高的狀態下，仍能夠固定較多的 CO₂。

最後，參照表四及圖七，我們可推測影響車前草 $\delta^{13}\text{C}$ 值的因子主要還是以 LMA 及單位葉片面積之氮含量為主，與氣孔密度應無關聯。

五節芒的部分，無論是東、西部，其 LMA 值均未與海拔高度呈現任何顯著相關。然比較不同月份之間，西部地區 11 月的五節芒樣本，其 LMA 值顯著高於 7 月(圖八(a))，東部地區在不同月份間的差異則不顯著(圖八(b))。推測可能原因是 11 月溫度、濕度均較低，為減少葉片熱量及水分的散失，使五節芒葉片變得較厚，然東部地區冬季並未有明顯乾季，故推測此為東部趨勢較不顯著之原因。

五節芒的氣孔密度除了東部 11 月所採的車前草族群外，大致上與海拔高度皆未有顯著趨勢(圖八(c)(d))然而計算其上下表皮氣孔密度比值(Ratio of adaxial/abaxial SD)，可發現西部高海拔樣點所得之比值顯著低於低海拔(圖八(e))，東部族群之比值在 11 月時也有高海拔低於低海拔之現象(圖八(f))，顯示出當海拔高度越高時，上表皮氣孔密度漸趨減少、而下表皮氣孔密度漸趨增加。前人研究指出氣孔密度均勻分布於上下表皮時，有助於提昇 CO₂ 在葉肉細胞間的擴散速率，可使葉肉細胞更有效率固定二氧化碳，提高光合作用效率；然而由於葉片上表皮直接曝曬於陽光底下，水分散失的速率較下表皮高，因此在相同的總氣孔密度下，上下表皮氣孔密度比值較高之葉片其水分蒸散速度較快(Mott, Gibson et al. 1982)。由此推測五節芒調整上下表皮氣孔分布使該比值在高海拔地區較低的可能原因是為了要適應高海拔地區溼度較低且陽光輻射量強的環境。若將之與車前草比較，可發現車前草不論在東西部、各海拔高度或不同月分，其上下表皮氣

孔密度比值均介於 0.6 到 0.8 之間，顯示車前草應該並非藉由改變此比值來適應環境變化，但是車前草仍必須適應高海拔低濕度之環境，因此推測車前草的 LMA 值隨海拔高度而上升之現象，可能即為車前草對抗水分之散失的策略之一。

五節芒的 $\delta^{13}\text{C}$ 值、單位面積之碳、氮含量及碳氮比值的分析結果顯示，西部地區的五節芒的碳含量及氮含量在 11 月時均顯著高於 7 月（東部地區則無此差異）。然而不同月份間的 $\delta^{13}\text{C}$ 值並無顯著差異，因此推測五節芒的 LMA 在 11 月明顯增加可能是因為碳含量及氮含量同時增加之關係，亦即葉片密度變大，但此改變對於五節芒的 WUE 可能沒有顯著影響。

(六) 有毛型與無毛型的車前草在地理分布及生理形態上之差異

4. 不同海高度樣點上各葉型之車前草族群所佔之比例

圖十一之結果顯示，除了白柵鐵門樣點外，其他各海拔高度之樣點均有三種葉型之車前草；且不同小樣區之間所佔之比例差異懸殊。根據前人研究指出，當一個物種的同一族群中存在有許多不同的表現型，則表示該物種在該特徵上有較高的基因多樣性

（Genetic Polymorphism），基因多樣性會遺傳，且經由天擇後保留下來，當某物種族群的基因多樣性越高，則越有機會在不同的環境條件下生存下來，換言之，適應環境變化的能力越高(Smith 1970)。本實驗在西部選取五個海拔高度的樣點，在東部則選取三個，由圖十二顯示之結果推測，海拔高度及東西部氣候差異並非影響三種葉型分布之主要因子。此外，同一樣點之三個小樣區，其微環境差異不大，且同一小樣區內之車前草大部分為同一種葉型。因此，推測車前草的三種葉型可能只是基因多樣性的一種表現，至於特定葉型是否具特殊功能則待進一步驗證。

樣點白柵鐵門較其他樣點特殊，該樣點的海拔高度約 2000 公尺，生長環境條件差，土壤層深度僅約一到三公分，以下全是碎石，且土壤表面均為沙土，沒有禾本科或其他草類覆蓋，周圍上方毫無遮蔭，陽光輻射量大，因此生長環境極乾燥，日夜溫差大。在此生長之車前草全部皆為有毛型之個體，推測可能是為了適應乾燥且日夜溫差大之環境而產生的結果。這些車前草有可能已分化出不同的生態型，或僅是為了生長於此環境者

而必須具備這些特徵。

5. 有毛型葉片之車前草表皮毛密度(Trichome Density)

如結果所示（圖十二），若將白柵鐵門樣點之車前草暫時排除，則有毛型葉片之車前草的表皮毛密度在東西部均有顯著隨海拔高度上升之趨勢。根據前人研究，植物葉片之表皮毛的功能有：(1)增加葉片對昆蟲的抵抗能力，減少葉片蟲食的情況。(2)減少太陽光紫外線對葉肉細胞的直接曝曬及傷害。(3)增加耐旱能力、(4)增加抗寒能力(Dalin, Agren et al. 2008)。在本研究中，車前草葉片蟲食狀況較少見，高海拔地區昆蟲之活動性也較低，且白柵鐵門樣點之葉片幾乎沒有蟲食之危害，因此表皮毛隨海拔高度增加之趨勢應該不是為了抵禦昆蟲啃食。然而由於海拔高度越高，白天太陽輻射量越高、日夜溫差越大、且環境溫、濕度越低，因此推測影響車前草表皮毛密度多寡的因子應該是這些隨海拔高度上升而變化的環境因子。白柵鐵門樣點的生長環境如前所述，土壤淺薄且幾無植被覆蓋，因此該環境比起其他環境更為乾燥且日夜溫差更大。此可能是造成該樣點之車前草表皮毛密度顯著高於其他樣點之原因。

6. 比較有毛型及無毛型車前草之各項生理形態參數

根據實驗結果，比較有毛型及無毛型的車前草，兩者無論在 LMA 值、SD 及葉綠素值方面，均無顯著差異（表六、圖十五），顯示表皮毛之有無對於車前草的其他外部形態特徵應無顯著影響。

再來比較兩種葉型之 $\delta^{13}\text{C}$ 、 C_{area} 、 N_{area} ，此實驗所選之兩樣點，昆陽屬高海拔地區（3080 m）、板下站則在低海拔低區（900 m），將兩個樣點做比較，發現昆陽站的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 C_{area} 、 N_{area} 值均顯著較板下站高，C/N ratio 則為板下站高於昆陽。然而，若比較相同樣點內不同型葉片，則均無顯著差異（表四）。從此結果可推知海拔高度是影響這些值大小的重要因子，而表皮毛之有無對於 $\delta^{13}\text{C}$ 等各值並無顯著影響。

綜合上述之比較結果，推測表皮毛特徵之有無對於車前草之生存應無關聯，可能只是表現型的不同而已。因此，表皮毛之有無可能只是車前草基因多樣性的一種表現。

捌、結論與建議

本研究結果發現車前草及芒草的 LMA 值、 $\delta^{13}\text{C}$ 值及碳、氮含量，在東部地區較能夠預測，西部地區則呈現較不規則的變化。推測可能是因為西部地區人為開發嚴重導致環境較不均質。因此，廣泛分布種植物的形態特徵之變化或許可以當作環境開發及破壞的指標。另外，本研究在形態特徵方面的實驗主要以草本植物為主，對於木本植物則較少涉及，或許之後的研究可以加入木本植物之形態觀測，以求更完整對於環境變化如何影響森林生態系之研究。

玖、附錄

附表一、東西部族群之海拔高度、經緯度、環境概述及採集狀況

	海拔(m)	經緯度	採集物種、環境及採集月份
地理中心碑	450	N23°58'29.9 E120°58'53.4	位於南投縣埔里鎮。為 2010 年 7 月新設置之樣點，採集物種為車前草與五節芒。車前草採於地理中心碑公園內之草坪，草坪上有種植大樹，屬於半遮蔭環境。五節芒採於埔里高工旁的步道，為半遮蔭之環境。
香亭	570	N23°59'39 E121° 2'5.2	位於台 14 線 6.3K 的道路旁擋土牆之上方空曠處。採集物種為五節芒，採集時間為 2009 年 11 月及 2010 年 2 月。
五柱下	870	N24° 0'29.2 E121° 6'40.3	位於埔里往霧社之台 14 線省道旁之斜坡上。採集物種為台灣二葉松。採集月份為 2009 年 11 月及 2010 年 2 月。
板下站	900	N24° 1'1.0 E 121° 7'29.3	位於埔里往霧社之台 14 線之省道上，為豐原客運中橫線所停靠之板下站。為 2010 年 7 月新設置之樣點，採集物種為車前草與五節芒。採集環境之上方無遮蔭。
五柱	1000	N24° 0'52.3 E121° 7'20.6	位於埔里往霧社之台 14 線之省道上。該樣點處有五根圓柱為顯著地標，故名。採集物種為五節芒、台灣赤楊一棵、台灣二葉松一棵，採集時間為 2009 年 11 月及 2010 年 2 月
霧社	1160	N24° 1'12.8 E121° 7'57.0	從霧社抗日紀念公園到霧社派出所。採集物種為台灣二葉松，且均為超過二十公尺之大樹，採集時間為 2009 年 11 月及 2010 年 2 月。
天祥茶行	1430	N24° 2'11.9 E121° 8'43.0	位於台 14 甲線 4K 處，採集物種為車前草及五節芒，車前草採集地點為景觀民宿前之花圃內，為半遮蔭環境；五節芒則在附近道路旁。為無遮蔭之環境。

清境	1910	N24° 3'32.1 E121° 9'50.9	位於清境農場旁之道路，採集物種為台灣赤楊。此處之省道路寬狹窄，車流量大。
白柵鐵門	2100	N24° 5'44.6 E121°10'42.4	位於梅峰農場附近。為一臨時停車場，停車場入口為白色柵門，故名。為 2010 年 7 月新設置之樣點，採集車前草及五節芒。為完全無遮蔭之環境。車前草採於停車場內，土壤狀況不佳，除了似一般停車場被緊壓密實外，土壤層極淺，深約 3 到 5 公分，底下均為碎石。五節芒採於停車場周圍之路旁，土壤較鬆軟。
翠峰	2170	N24° 5'51.4 E121°10'52.2	位於台 14 甲線 17.5K 處。採集物種為台灣二葉松、台灣赤楊、車前草、五節芒，採集時間為 2009 年 11 月及 2010 年 2 月。為半遮蔭之環境、土壤層鬆厚、較潮濕。由於 2010 年 5 月左右，此樣點被改建為停車場。故另設置白柵鐵門樣點以替代翠峰，然翠峰之環境與白柵鐵門相差甚大，如前所述。
22.5K	2630	N24° 6'51.8 E121°13'18.0	海拔約 2630 公尺，位於台 14 甲線 22.5K 處。採集物種為台灣二葉松、台灣赤楊、車前草、五節芒，採集時間為 2009 年 11 月及 2010 年 2 月。此處道路狹窄，不易停車，台灣赤楊與台灣二葉松均位於山壁斜坡處，五節芒及車前草則長於路邊。此樣點於 2010 年 5 月左右，因道路全面整修而消失，故另設置鳶峰以代替之。
鳶峰	2670	N24° 7'6.7 E121°14'16.9	為台 14 甲線之著名景點。採集物種為車前草與五節芒，採集時間為 2010 年 7 月。為無遮蔭之環境，五節芒採於路旁，車前草則採於路旁及停車場內。
昆陽	3100	N24° 7'22.4 E121°16'20.9	為台 14 甲線昆陽派出所附近之空地，有許多攤販與木桌椅之設置。採集物種為車前草與五節芒，採集時間為 2009 年 11 月、2010 年 2 月、2010 年 7 月。此處之車前草有部份族群採自攤販後方之草坪，為半遮蔭之環境，五節芒則採於無遮蔽之環境，此處五節芒均十分矮小。

合歡山莊	3150	N24° 8'32.2 E121°17'4.6	位於台 14 甲線 33K 處，為著名之觀光景點，採集樣點為車前草與五節芒，採集時間為 2010 年 7 月。車前草採於停車場之空地，五節芒則採集於路旁。
小風口	3000	N24° 9'42.1 E121°17'12.8	位於台 14 甲線 38K 處，地標為特生高海拔試驗站。採集物種為台灣二葉松、車前草、五節芒。採集時間為 2009 年 11 月及 2010 年 2 月。車前草採於試驗站後方之草坪，為遮蔭之環境，故於 2010 年 7 月改採於合歡山莊。五節芒則採於道路兩側，均為矮小之個體。台灣二葉松則長於路旁斜坡上。
大 禹 嶺 (二)	2640	N24°10'40.3 E121°18'7.7	位於台 8 線與台 14 甲線之交會處附近空地。採集物種為車前草與五節芒。採集時間為 2010 年 7 月，為後來新設置之樣點。因為原樣點（大禹嶺(一)）車前草上方之遮蔭過密，與其他樣點之環境相差甚大，故為減低不同樣點之間的光照因子差異，另設置此樣點。
大 禹 嶺 (一)	2550	N24°10'46.9 E121°18'49.6	位於台 8 線 100K 處。採集物種為台灣二葉松、台灣赤楊、車前草、五節芒，採集時間為 2009 年 11 月、2010 年 2 月。五節芒採於路邊，車前草則採於台灣二葉松林之陰影處，台灣赤楊則採於斜坡上方無遮蔽之空地。
觀雲	2350	N24°11'15.7 E121°20'23.1	位於台 8 線 117K 處。採集物種為台灣二葉松、台灣赤楊，採集時間為 2009 年 11 月及 2010 年 2 月。台灣二葉松採於觀雲山莊前之排水溝邊的斜坡處，台灣赤楊採於台 8 線路旁，均有嚴重蟲蝕之現象。
碧綠	2190	N24°10'43.8 E121°24'14.8	位於台 8 線 128.5K 處。採集物種為台灣赤楊、車前草、五節芒。採集食艱危 2009 年 11 月、2010 年 2 月、2010 年 7 月(車前草、五節芒)。此處均為半遮蔭之潮濕環境。
慈恩	1980	N24°11'26.6 E121°23'19.9	位於台 8 線 132.8K 處。採集物種為台灣赤楊、台灣二葉松。採集時間為 2009 年 11 月及 2010 年 2

			月，均為無遮蔭之環境。此處之台灣赤楊均有非常大量桑寄生之寄生情形，但葉片生長狀況仍健康。
新白楊	1644	N24°11'55.2 E121°25'59.2	位於台 8 線 142.7K 處。採集物種為台灣二葉松、五節芒、車前草。採集時間為 2009 年 11 月、2010 年 2 月及 2010 年 7 月(車前草及五節芒)。此地之車前草生長環境並不理想，生長於大石塊間隔之土壤，且常遭受蟲蝕。但由於地形作用，此地午後常有陣雨，故為鄰近地區雨水最多之地區。另外，新白楊屬於無遮蔭之環境。
楊洛中	1330	N24°12'16.8 E121°25'45.2	位於台 8 線約 147K 處。由於位於新白楊與洛韶之間，故名。採集物種為車前草及五節芒。採集時間為 2009 年 11 月、2010 年 2 月及 2010 年 7 月。為半遮蔭之環境。
洛韶	1100	N24°12'10.4 E121°27'7.6	位於台 8 線 154K 處。採集物種為台灣赤楊。採集時間為 2009 年 11 月及 2010 年 2 月。為無遮蔭之空曠空地。
西寶	880	N24°12'1.6 E121°29'13.4	位於台 8 線 162K 處。採集物種為台灣赤楊、車前草、五節芒。採集於 2009 年 11 月、2010 年 2 月及 2010 年 7 月。五節芒採於從台 8 線轉進西寶國小之道路旁，此處之五節芒個體較粗壯；車前草採於學校內之草坪；台灣赤楊則採於台 8 線旁之無遮蔭空曠空地。
天祥	450	N24°10'54.6 E121°29'36.8	為著名觀光景點。採集物種為台灣二葉松、車前草、五節芒。採集時間為 2009 年 11 月、2010 年 2 月及 2010 年 7 月。台灣二葉松採於天祥教堂後方之人工栽植台灣二葉松；車前草及五節芒則採於天祥教堂外之停車場路旁，為半遮蔭之空地。
太管處	100	N24° 8'58.7 E121°38'31.8	為太魯閣國家公園管理處。採集物種為車前草及五節芒，採集時間為 2009 年 11 月、2010 年 2 月及 2010 年 7 月。五節芒採集於台 8 線之道路兩側，車前草採於太管處園區之草坪。均為半遮蔭之環境。

壹拾、參考文獻

- 劉業經、呂福原、歐辰雄 (1994). 台灣樹木誌(增訂版)。國立中興大學農學院出版委員會。972 頁。
- Abrams, M. D., M. E. Kubiske, et al. (1990). "Drought adaptations and responses in five genotypes of *Fraxinus pennsylvanica* Marsh.: photosynthesis, water relations and leaf morphology." Tree Physiology **6**(3): 305-315.
- Beerling, D. J. (1999). "Long-term responses of boreal vegetation to global change: an experimental and modelling investigation." Global Change Biology **5**(1): 55-74.
- Black, C. C. and C. B. Osmond (2003). "Crassulacean acid metabolism photosynthesis: 'working the night shift'." Photosynthesis Research **76**(1-3): 329-341.
- Cabrera, H. M., F. Rada, et al. (1998). "Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes." Oecologia **114**(2): 145-152.
- Dalin, P., J. Agren, et al. (2008). "Leaf trichome formation and plant resistance to herbivory." Induced Plant Resistance to Herbivory: 89-105.
- Dawson, T. E., S. Mambelli, et al. (2002). "Stable isotopes in plant ecology." Annual Review of Ecology and Systematics **33**: 507-559.
- Dunbar-Co, S., M. J. Sporck, et al. (2009). "Leaf Trait Diversification and Design in Seven Rare Taxa of the Hawaiian Plantago Radiation." International Journal of Plant Sciences **170**(1): 61-75.
- Evans, J. R. (1989). "PHOTOSYNTHESIS AND NITROGEN RELATIONSHIPS IN LEAVES OF C-3 PLANTS." Oecologia **78**(1): 9-19.
- Farquhar, G. D., J. R. Ehleringer, et al. (1989). "CARBON ISOTOPE DISCRIMINATION AND PHOTOSYNTHESIS." Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **40**: 503-537.
- Farquhar, G. D., M. H. O'Leary, et al. (1982). "On the Relationship Between Carbon isotope discrimination and the Inter-cellular CO₂ Concentration in Leaves." Australian Journal of Plant Physiology **9**(2): 121-137.
- Geritz, S. A. H. (1998). "Co-evolution of seed size and seed predation." Evolutionary Ecology **12**(8): 891-911.
- Gross, T., W. Ebenhoh, et al. (2004). "Enrichment and foodchain stability: the impact of different forms of predator-prey interaction." Journal of Theoretical Biology **227**(3): 349-358.
- Hairton, N. G. (1993). "Cause-Effect Relationships in Energy Flow, Trophic Structure, and Interspecific Interactions " American Naturalist **142**(3): 379-411.
- Hultine, K. R. and J. D. Marshall (2000). "Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition." Oecologia **123**(1): 32-40.
- Ishikawa, K., Y. Onoda, et al. (2007). "Intraspecific variation in temperature dependence of

- gas exchange characteristics among *Plantago asiatica* ecotypes from different temperature regimes." New Phytologist **176**: 356-364.
- Kao, W. Y. and K. W. Chang (2001). "Altitudinal trends in photosynthetic rate and leaf characteristics of *Miscanthus* populations from central Taiwan." Australian Journal of Botany **49**(4): 509-514.
- Kao, W. Y., T. T. Tsai, et al. (1998). "A comparative study of *Miscanthus floridulus* (Labill) Warb and *M. transmorrisonensis* Hayata: Photosynthetic gas exchange, leaf characteristics and growth in controlled environments." Annals of Botany **81**(2): 295-299.
- Kappel, F. and J. A. Flore (1983). "Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight, leaf chlorophyll content, and morphology of young peach trees." Journal of the American Society for Horticultural Science **108**(4): 541-544.
- Kluge, M., J. Brulfert, et al. (1991). "CRASSULACEAN ACID METABOLISM IN KALANCHOE SPECIES COLLECTED IN VARIOUS CLIMATIC ZONES OF MADAGASCAR - A SURVEY BY DELTA-C-13 ANALYSIS." Oecologia **88**(3): 407-414.
- Koerner, C. and M. Diemer (1987). "IN SITU PHOTOSYNTHETIC RESPONSES TO LIGHT TEMPERATURE AND CARBON DIOXIDE IN HERBACEOUS PLANTS FROM LOW AND HIGH ALTITUDE." Functional Ecology **1**(3): 179-194.
- Kofidis, G., A. M. Bosabalidis, et al. (2007). "Combined effects of altitude and season on leaf characteristics of *Clinopodium vulgare* L. (Labiatae)." Environmental and Experimental Botany **60**(1): 69-76.
- Korner, C. and M. Diemer (1987). "In situ photosynthetic response to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude." Functional Ecology **1**: 179-194.
- Korner, C., G. D. Farquhar, et al. (1988). "A Global Survey of Carbon Isotope Discrimination in Plants from High-Altitude." Oecologia **74**(4): 623-632.
- Marino, B. D. and M. B. McElroy (1991). "Isotopic Composition of Atmospheric CO₂ Inferred from Carbon in C₄ Plant Cellulose." Nature **349**(6305): 127-131.
- Marshall, J. D. and J. W. Zhang (1994). "Carbon Isotope Discrimination and Water Use Efficiency in Native Plants of the North Central Rockies." Ecology **75**(7): 1887-1895.
- Meinzer, F. C., G. H. Goldstein, et al. (1985). "Morphological Changes Along an Altitude Gradient and Their Consequences for an Andean Giant Rosette Plant." Oecologia **65**(2): 278-283.
- Mooney, H. A., S. H. Bullock, et al. (1989). "CARBON ISOTOPE RATIOS OF PLANTS OF A TROPICAL DRY FOREST IN MEXICO." Functional Ecology **3**(2): 137-142.
- Morecroft, M. D. and F. I. Woodward (1990). "EXPERIMENTAL INVESTIGATIONS ON THE ENVIRONMENTAL DETERMINATION OF DELTA-C-13 AT DIFFERENT ALTITUDES." Journal of Experimental Botany **41**(231): 1303-1308.

- Mott, K. A., A. C. Gibson, et al. (1982). "The Adaptive Significance of Amphistomatic Leaves." Plant Cell and Environment **5**(6): 455-460.
- Oleary, M. H. (1981). "CARBON ISOTOPE FRACTIONATION IN PLANTS." Phytochemistry **20**(4): 553-567.
- Oleary, M. H. (1988). "CARBON ISOTOPES IN PHOTOSYNTHESIS." Bioscience **38**(5): 328-336.
- Panek, J. A. and R. H. Waring (1995). "CARBON-ISOTOPE VARIATION IN DOUGLAS-FIR FOLIAGE - IMPROVING THE DELTA-C-13-CLIMATE RELATIONSHIP." Tree Physiology **15**(10): 657-663.
- Rabinowitz, D. and J. K. Rapp (1981). "DISPERSAL ABILITIES OF 7 SPARSE AND COMMON GRASSES FROM A MISSOURI PRAIRIE." American Journal of Botany **68**(5): 616-624.
- Santiago, L. S., K. Kitajima, et al. (2004). "Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest." Oecologia **139**(4): 495-502.
- Saurer, M., R. T. W. Siegwolf, et al. (2004). "Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years." Global Change Biology **10**(12): 2109-2120.
- Smith, B. N., H. M. W. Herath, et al. (1973). "Effect of Growth Temperature on Carbon Isotopic Ratios in Barley, Pea and Rape." Plant and Cell Physiology **14**(1): 177-181.
- Smith, J. M. (1970). "Genetic Polymorphism in a Varied Environment." American Naturalist **104**(939): 487-&.
- Smith, W. K., T. C. Vogelmann, et al. (1997). "Leaf form and photosynthesis." Bioscience **47**(11): 785-793.
- Springer, C. J., E. H. DeLucia, et al. (2005). "Relationships between net photosynthesis and foliar nitrogen concentrations in a loblolly pine forest ecosystem grown in elevated atmospheric carbon dioxide." Tree Physiology **25**(4): 385-394.
- Taiz, L. and E. Zeiger (2002). Unit III: Biochemistry and Metabolism. Sunderland, MA U.S.A, Sinauer Associates, Inc.
- Wang, G. H. (2007). "Leaf trait co-variation, response and effect in a chronosequence." Journal of Vegetation Science **18**(4): 563-570.
- Woodward, F. I. (1986). "ECOPHYSIOLOGICAL STUDIES ON THE SHRUB VACCINIUM-MYRTILLUS L TAKEN FROM A WIDE ALTITUDINAL RANGE." Oecologia **70**(4): 580-586.