

玉山國家公園杜鵑花科葉功能特徵  
先期調查計畫—以楠溪地區為例

**The preliminary survey of leaf functional  
traits in Ericaceae in Yushan National  
Park –the Nanshi area as an example**

受委託者：國立自然科學博物館

計畫主持人：邱少婷

專任助理：李婉靜

兼任助理：鄭暉、紀瑋婷、黃亞芃

內政部營建署玉山國家公園管理處委託研究報告

中華民國九十八年十二月

該研究報告非本處立場、僅供參考

## 致謝

感謝玉山國家公園管理處支持本計畫，給予機會建置形態-生理-物候相關的杜鵑花科葉功能特徵先期調查，更感謝玉山國家公園處長陳隆陞先生、副處長吳祥堅先生、秘書林文和先生、保育研究課課長蘇志峰先生、保育研究課人員、排雲管理站吳主任、塔塔加中心及審查委員謝長富教授、孫義方教授的指導與支持。研究期間承蒙塔塔加中心及排雲管理站在暴雨風災季節後的聯絡協調住宿的提供和通行的方便，以及自然科學博物館採集車的支持和植物形態志工們任勞任怨、熱誠盡心的鼓勵，本研究實不易在這麼短時間內完成，在此難以言宣感謝之忱，一併致上由衷謝意。

## 目次

表目次.....	III
圖目次.....	V
摘要.....	VII
<b>第一章 前言</b> .....	1
<b>第二章 環境概述</b> .....	3
<b>第三章 調查方法與步驟</b> .....	9
第一節 取樣規劃與野外記錄.....	9
第二節 測量流程.....	9
第三節 葉組織處理技術.....	10
第四節 資料分析.....	13
<b>第四章 結果與討論</b> .....	15
第一節 植物種類及分布.....	15
第二節 葉物理性特徵.....	18
第三節 葉構造與功能.....	36
<b>第五章 結論</b> .....	41
<b>參考文獻</b> .....	43
<b>附錄</b> .....	49
附錄一、透明法(clearing)初期觀察比較葉內組織歸類.....	49
附錄二、杜鵑花科分類群與鑑識相關問題探討.....	51
附錄三、期末報告審查意見答覆.....	55

玉山國家公園杜鵑花科葉功能特徵先期調查計畫—以楠溪地區為例

## 表次

表 1、楠溪地區杜鵑花科植物的葉密度 (LD = Leaf density).....	19
表 2、透明法中氫氧化鈉侵蝕葉內組織歸類.....	49

玉山國家公園杜鵑花科葉功能特徵先期調查計畫—以楠溪地區為例

## 圖次

圖 1、楠梓仙溪林道及 10 公頃森林永久樣區位置圖.....	4
圖 2、楠梓仙溪林道 0-7K 莫拉克颱風後災情.....	5
圖 3、楠梓仙溪林道 8.5K 至 12.3K 莫拉克颱風後災情.....	6
圖 4、楠溪森林動態樣區受莫拉克風災沖蝕樣區估計範圍.....	7
圖 5、楠溪地區杜鵑花科植物的葉功能特徵取樣分布圖.....	16
圖 6、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉功能特徵取樣分布圖.....	17
圖 7、楠溪地區杜鵑花屬植物的葉密度(LD)與生育地海拔高度的關係.....	20
圖 8、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉密度 (LD) 與生育地 海拔高度的關係.....	21
圖 9、楠溪地區杜鵑花屬植物的葉厚度與生育地海拔高度的關係.....	23
圖 10、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉厚度與生育地海拔高度 的關係.....	24
圖 11、楠溪地區杜鵑花屬植物的葉乾含量(LDMA)與葉面積的關係.....	25
圖 12、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉乾含量 (LDMA) 與 葉面積的關係.....	26
圖 13、楠溪地區杜鵑花屬植物的葉乾含量(LDMA)與葉厚度的關係.....	28
圖 14、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉乾含量 (LDMA) 與 葉厚度的關係.....	29
圖 15、楠溪地區杜鵑花屬植物的葉乾含量(LDMA)與生育地海拔高度的關係...	30
圖 16、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉乾含量 (LDMA) 與 生育地海拔高度的關係.....	31
圖 17、楠溪地區杜鵑花屬植物的比葉面積(SLA)與葉厚度的關係.....	32

圖 18、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的比葉面積 (SLA) 與 葉厚度的關係.....	33
圖 19、楠溪地區杜鵑花屬植物的比葉面積(SLA)與生育地海拔高度的關係.....	34
圖 20、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的比葉面積 (SLA) 與 生育地海拔高度的關係.....	35
圖 21、楠溪地區杜鵑花科植物的葉脈絡與構造 A) 森氏杜鵑、B) 西施花、 C) 紅毛杜鵑、D) 金毛杜鵑 E) 高山白珠樹、F) 台灣馬醉木、 G) 南燭、H) 巒大越橘.....	37
圖 22、親緣近但不同特性與不同生育地的的葉脈絡與構造.....	38
圖 23、透明法初期葉歸類。A) 氫氧化鈉侵蝕葉內組織使其透明； B) 已透明的帶染色的材料。.....	50
圖 24、玉山杜鵑和森氏杜鵑葉片的長寬關係.....	52
圖 25、玉山杜鵑及森氏杜鵑的蠟葉標本、葉片及中肋上的軟毛。A) 玉山 杜鵑蠟葉標本、B) 玉山杜鵑葉片下表面有披毛、C) 玉山杜鵑中肋 披白色軟毛及現狀毛參雜、D) 森氏杜鵑蠟葉標本、E) 森氏杜鵑葉 片無毛偶有披棕色軟毛、F) 森氏杜鵑葉下表面中肋披棕色軟毛。.....	53
圖 26、南燭與巒大越橘蠟葉標本及芽。.....	54

## 摘要

**關鍵詞：**葉功能特徵、葉維管束構造、葉結構、比葉面積、葉乾含量、玉山國家公園楠溪地區、長期生態監測

### 一、緣起及調查過程

利用生物適應環境變化的特性，建置形態-生理-物候相關的性狀，可作為生態鑑識基礎資料。玉山國家公園涵蓋台灣核心高海拔及中海拔地區罕見的多樣性物種集散地，又設立中海拔地區具有指標性代表之楠溪森林動態樣區，是最佳生物多樣性資源保育長期耕耘經營，進行各項生態保育調查累積長期監測資料的重要基地。為建置楠溪林道沿線及永久樣區內植物功能特徵的生態鑑識基礎資料，配合過去樣區的森林結構、棲地的變化等基礎資料，擴大比對園區內其他同種植物的功能特徵，作為不同生育地環境差異的鑑識基礎資料。

初步以杜鵑花科植物架構長期監測植物葉功能特徵調查標準流程，測量葉物理特性、製作葉組織玻片、觀察比較微細構造及比葉面積（SLA）、葉乾含量（LDMA）、葉密度（LD）、葉含水量等葉功能特徵的整合分析。

### 二、重要結果

本先期調查共採集取樣玉山國家公園楠溪地區及鄰近範圍的杜鵑花科（Ericaceae）5屬9種178株植物，242個枝條，計1210份樣本，海拔分布由1800至3900m，測出漸入高海拔區的葉密度，呈現較低或偏低的數值。大部分杜鵑花屬的葉乾含量值在0.3-0.5之間，僅高山白珠樹和巒大越橘葉片的葉乾含量值，隨著葉面積增加而增大。葉厚度與葉乾含量的關係顯示緩慢漸升的趨勢；除了南燭，大部分比葉面積與葉厚度呈現負成長關係。

葉脈絡構造中封閉式網格最小者為森氏杜鵑，最大者為紅毛杜鵑。森氏杜鵑的末脈普遍短粗，束鞘明顯，可能為C4光合作用型，而束鞘不明顯者首推紅毛杜鵑，次為台灣馬醉木。成果為首次呈現同種杜鵑不同生育環境、同株植物不同光照的陰陽葉、以及高海拔特殊植物適應的葉功能特徵。可備製未來長期生態調查的基礎，提供保育策略規劃應用，作為國家公園經營管理之參考。

### 三、主要建議事項

此調查顯示葉功能特徵比較的基礎資料建置，選擇探索玉山國家公園特殊高山生境的基礎生物資訊，不僅率先儲備高山島特殊的生育資料，可供後續相關指標性的生態保育研究參考，也是符合全球潮流的葉功能特徵、生長功能特徵等重要環境資訊累積蒐集，因此建議玉山國家公園管理處未來宜擴大調查範圍，支持相關的生態資料建置。

## Abstract

“Functional traits” capture fundamental tradeoffs that determine species’ ecological roles. Establishing morpho-physiophenological traits which impact fitness indirectly via their effects on growth, reproduction and survival, the three components of individual performance can become the foundation of ecological forensics. The Yushan National Park includes the central region of high and middle altitude, great biodiversity and highly representative one of broad-leaved forest dynamic plots in Taiwan. It is a very important area for the long-term conservation for biodiversity resources and the accumulation about ecological monitoring data. Prior to this project, the census on Nanhsi forest dynamic plot, the plant vegetation along the trail and certain habitats were investigated. This preliminary study will initiate leaf functional traits about Ericaceae in Nanhsi area. Carrying on the standard protocol of leaf functional traits can input, provide and accumulate long-term ecological forensics data and renewal conservation information for National Park’s management and long-term ecological research.

Sampling area from 1800m to 3900m above sea level in Nanhsi area, 1210 leaf samples were collected from 242 shoots for 178 individuals of 9 species and 5 genera in Ericaceae. Laminar density (LD) of the sampling rhododendrons was usually low toward the high altitude. Leaf dry matter content (LDMA) of most rhododendrons was between 0.3 and 0.5. Only those LDMA values of *Gaultheria itoana* Hayata and *Vaccinium randaiense* Hayata increased along their enlarging leaf areas. Leaf thickness inclined along the LDMA but declined in specific leaf area (SLA), except *Lyonia ovalifolia* (Wall.) Drude.

The smallest closed areoles in leaf vasculature occurred in *Rhododendron morii* Hayata and the largest ones occurred in *R. rubropilosum* Hayata. Short terminal veins with obvious bundle sheath of *R. morii* displayed probably the C4 photosynthetic pathway. On the contrary, the bundle sheath of *R. rubropilosum* was not dominant. Results are the first time to show the leaf functional traits applied to the same species rhododendrons in different habitats, sun- or shade- leaves of the same individuals and the adaptation to special montane ecosystem. It would carry on the important mission of long-term monitoring and also shows the efforts and contribution of Yushan National Park Headquarter in conservation.

**Keywords:** Leaf functional trait, Leaf vasculature, Leaf character, Specific leaf area, Leaf dry matter content, Nanhsi area at Yushan National Park, Long-term ecological monitoring.

玉山國家公園杜鵑花科葉功能特徵先期調查計畫—以楠溪地區為例

## 第一章 前言

隨著生態保育的經營越來越重視基礎生態資料庫的建立，加上近年國際上重視全球變遷的生態議題，對於生物適應環境變化的特性已從概念性的性狀調查，突破為強調功能性特徵的生態研究意義（Violle et al., 2007; Sack and Frolei, 2006; Cornelissen et al., 2003）；功能特性的定義是指形態-生理-物候相關的性狀，經由生物體的生長、繁殖和生存，間接影響個體的形塑。綜合眾多相關研究，目前已可提出一個整合的架構，說明這些特徵值的變化，可由環境的變化轉化為個體的功能性狀，因此越來越多調查研究針對森林動態樣區、監測保護區、珍稀子遺植物進行生態特性鑑識基礎資料的建置。

楠梓仙溪林道是連通玉山國家公園西北園區一般管制區和生態保護區重要的通道，也是通往臺灣中海拔地區具有指標代表性意義大型森林永久樣區必經之路，玉山國家公園管理處於此區長期耕耘經營，進行各項生態保育調查累積長期監測資料，是生物多樣性資源保育的重要基地。

目前森林動態樣區的植物生態研究趨向建立植物功能特徵的基礎資料，植物的形態不同會展現出不同的功能特徵，也顯示了植物依不同環境所表現的因應策略。過去僅墾丁國家公園南仁山亞熱帶雨林永久樣區的 52 種樹冠層植物的葉片結構及 5 種化學元素含量檢測過（蘇夢淮，1993），另針對 8 種植物在不同生育地與水分利用的關係，雖有初步生理生態的調查成果（王俊能，1995），但尚未有整合性的功能特性調查。直到近年在南仁山低地雨林中，依樹冠層次不同，隨森林高度上升，葉片壽命下降、葉片含水率下降、Specific Leaf Area (SLA) 下降、厚度增加，且葉片壽命與 SLA 成正相關，也就是說不同冠層高度之葉片呈現出不同功能表現，上層葉片的含水率及比葉面積比下層葉片為低、但厚度較大（陳振銘，2003）。另在巴拿馬低地雨林中的調查研究顯示：木本和藤本的葉特徵是較一致的（Santiago and Wright，2007）。近年楠溪地區植物族群落葉動態的調查研究顯示：葉特徵在生長型、落葉習性與垂直結構分布具指標性意義（翁其羽，

2009)，楠溪地區將是極佳建置葉功能特徵的資料區域。針對植物的形態不同會展現出不同的功能特徵，顯示了不同環境下因應的策略，因此急起直追全球植物生態調查逐步建置的植物功能特性，以瞭解植物形態-生理-物候的特徵間接影響個體的生長、繁殖和生存三個性能為基礎，儘早建立各物種的功能特徵資料，因此可以追溯或推測環境變遷的軌跡。

為建置楠溪林道沿線及永久樣區內植物功能特徵的生態鑑識基礎資料，配合過去樣區的森林結構、棲地的變化等基礎資料，擴大比對園區內其他同種植物的功能特徵，作為不同生育地環境差異的鑑識基礎資料。初步以杜鵑花科植物架構長期監測植物葉功能特徵調查標準流程及未來長期生態調查的基礎，提供保育策略規劃應用，作為國家公園經營管理之參考。

計畫期間因逢莫拉克風災，除了探勘原定楠溪林道沿線及永久樣區內植物的受損狀況，將此探勘評估資料作為取樣及後續監測基礎，也是森林動態樣區研究、國家公園保育及經營管理的重要資訊參考。

## 第二章 環境概述

楠梓仙溪林道沿線海拔由塔塔加鞍部 2610m，最低處楠溪橋 1720m，到梅蘭鞍部 2740m，在地理位置上包含由上東埔停車場往玉山登山口的林道，以及介於麟趾山與玉山前鋒南面稜脊間的山谷地，即塔塔加鞍部以降之區域，涵蓋高海拔下緣及中海拔區域的鐵雲杉林、檜木林、闊葉林。本計畫楠溪地區，包括楠梓仙溪林道沿線（至楠溪研究站）及楠溪森林動態樣區（圖 1），以及塔塔加鄰近地區有意義取樣比對範圍。

在楠梓仙溪林道約 3.2km 往東的岔路為往排雲山莊-玉山主峰登山口，由鐵杉和台灣二葉松更新的火災跡地，以杜鵑花科、楊柳科、茶科等灌叢芒草密生的植被，漸入鐵杉林，接著冷杉林，參雜因火災殘遺的白木林，在排雲山莊以上，由冷杉林漸轉為杜鵑花科、小蘗科、玉山圓柏等灌叢，進入碎石坡區及近主峰的高冷岩塊區，植被覆蓋更少，幾乎只有深根性的低矮覆地植物，在可利用水少、耐季節性低溫環境中演變特殊的生存之道。

楠溪 10 公頃森林永久樣區設置地位於玉山國家公園西面一般管制區內，緊鄰楠梓仙溪林道 9.5~10k 間，海拔介於 1,900 至 2,100m 間（圖 1）。10 公頃森林永久樣區規劃乃以 2003 年設立之 1 公頃 E 樣區為中心，往外圍擴展成 9 公頃（ $300 \times 300 \text{ m}^2$ ），另於 9 公頃東面鄰接區再劃設一凸邊形的 1 公頃 J 樣區，合計 10 公頃（圖 1，A-J 樣區）。樣區內有一楠梓仙溪支流由林道 8.8k 處北面穿越林道流入樣區，流經 D 樣區後進入 H 樣區 1 公頃區域，溪流穿越林道 11.4k 後匯入楠梓仙溪；另在 F 樣區有另一支流的發源處，溪流由東北往西南交會於 H 樣區內。樣區內主要是以殼斗科、樟科為主的闊葉林及林緣，往北連接高起坡面樣區，演替為台灣赤楊林、芒草為主的次生林。

今年 8 月 7-8 日莫拉克颱風侵襲，不僅瞬間風速可達 12 級以上，帶給南台灣大量的雨水且集中降下，以中央氣象局全球資訊網所發佈的莫拉克颱風資料（<http://rdc28.cwb.gov.tw/data.php>），嘉義縣阿里山鄉塔塔加-楠溪區域的降雨量 8 月 5 日累積雨量約 20 mm，6 日約 50mm、，7-9 日每天累積降雨均超過

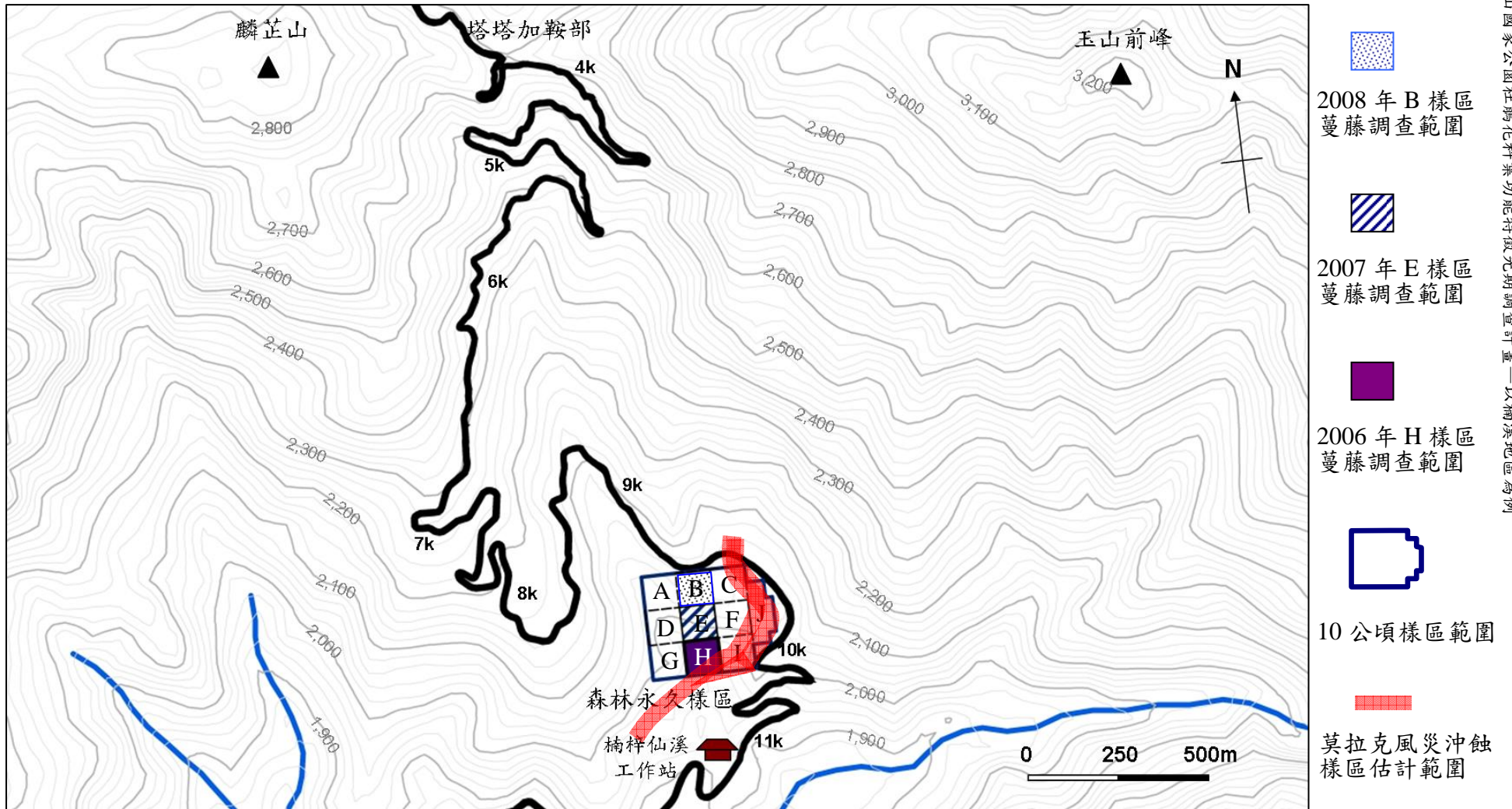


圖 1、楠梓仙溪林道及 10 公頃森林永久樣區位置



圖 2、楠梓仙溪林道 0-7K 莫拉克颱風後災情

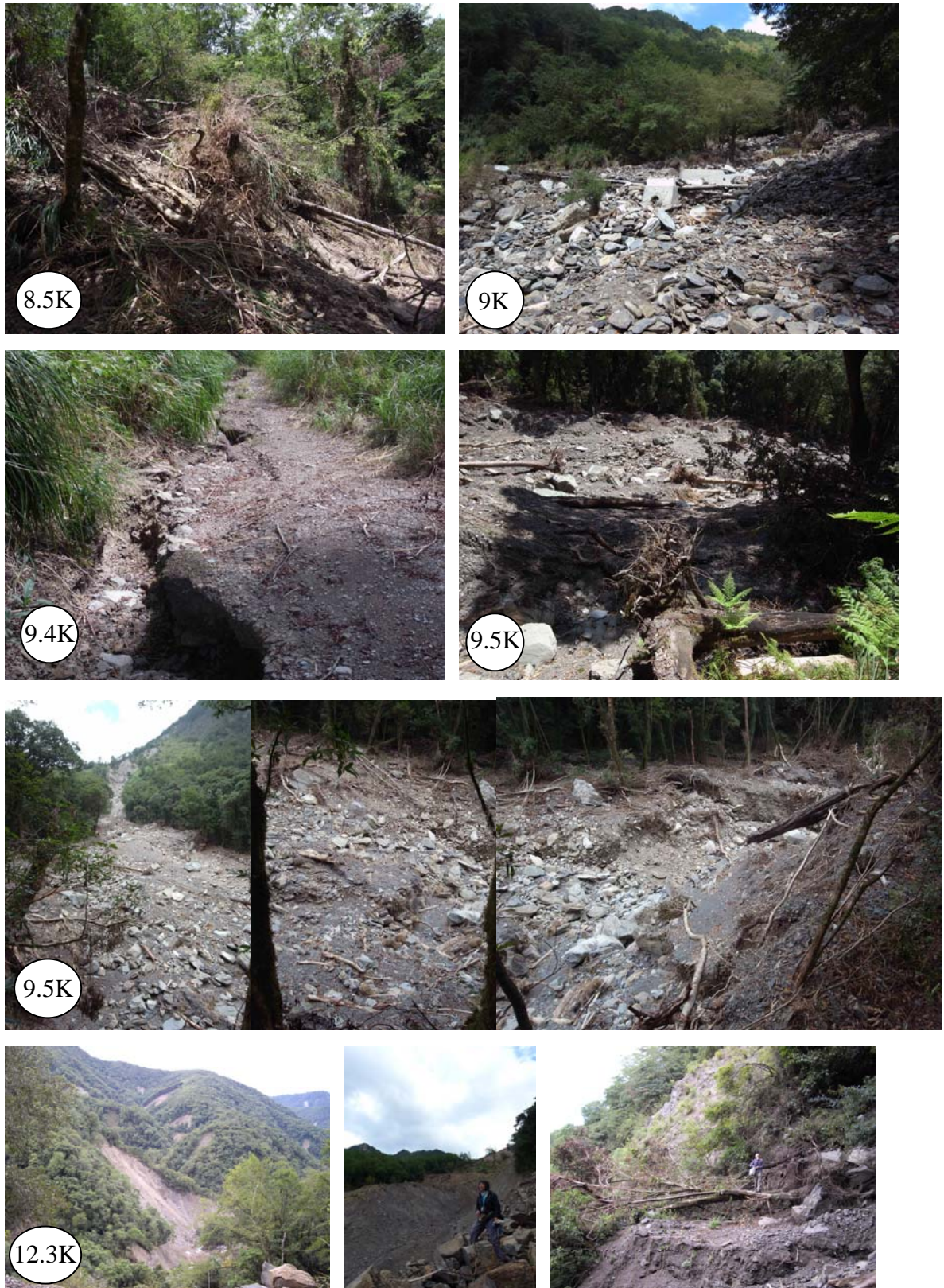


圖 3、楠梓仙溪林道 8.5K 至 12.3K 莫拉克颱風後災情

300 mm (約 500mm、900mm、800mm)，10 日約 150 mm，6 天累積降雨量估計超過 2300mm，因此造成楠梓仙溪林道起點坡面崩塌泥流，幾乎掩埋上東埔停車場，林道 3.6K-6.5K 多處坍方落石倒木，6.5K-8K 間的林內路基淘空形成多處橫裂，尚有斷層落差高達 1 公尺 (圖 2)，8.5K、9K 均有大量沖積石塊倒木等，最嚴重是 9.5K 由上坡坍滑土石流，將林道沖垮流失約 250m，也帶走了大片森林 (圖 3)，實際探勘土石流逼近楠溪樣區東邊自 (22,50) 斜切至 (25,39) 處，近直角轉彎逼近 H 樣區 (圖 1、圖 4)，由楠溪工作站北方水源地宣洩在林道 11.5K 處，最後衝斷 12K-12.3K 林道，造成深越 12m，寬達約 300m 的大峽谷。山洪改道、坍方土石與路基崩塌也造成楠溪林道柔腸寸斷，雖然救災及修路均非常快速，但針對長期監測的樣區不但嚴重影響通行，未來如何規劃維護楠溪林道的安全暢通與管制的合理性，使永久樣區的調查研究和生態教育可以發揮績效並達到保育研究目標，值得討論因應改善對策。

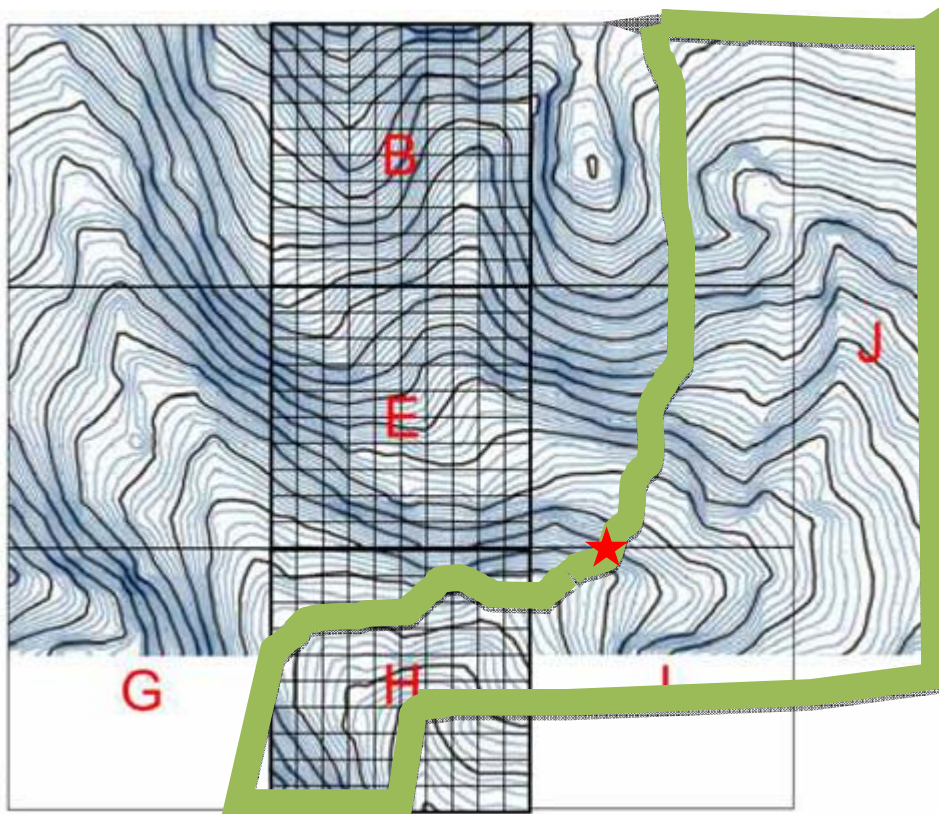


圖 4、楠溪森林動態樣區受莫拉克風災沖蝕樣區估計範圍 (  )

玉山國家公園杜鵑花科葉功能特徵先期調查計畫—以楠溪地區為例

## 第三章 調查方法與步驟

### 第一節 取樣規劃與野外記錄

本計畫參考國際森林動態樣區所提出針對葉功能特徵調查標準流程 (Clark and Clark, 1992; Cornelissen et al., 2003; Darvell et al., 1996; [http://www.ctfs.si.edu/data/documents/Leaf\\_traits\\_draft.pdf](http://www.ctfs.si.edu/data/documents/Leaf_traits_draft.pdf))，蒐集楠溪地區杜鵑花科植物的分布、生育地特性，進行葉功能特徵調查。

歷年玉山國家公園楠梓仙溪林道範圍的調查研究顯示包含西施花、南燭、巒大越橘、金毛杜鵑、紅毛杜鵑、臺灣馬醉木等多種杜鵑花科植物，塔塔加地區僅兩種杜鵑花科植物—高山白珠樹、森氏杜鵑以及主要分布排雲山莊以上高海拔的玉山杜鵑，未被涵蓋在楠溪地區植物名錄 (邱少婷等, 2005、2006、2007、2008；楊國禎等 2003、2004、2005、2006；)。

每個物種分別在沿線或樣區內不同生育地類型(林緣、林內、溪谷、灌叢草坡)做取樣，由於整個 10 公頃楠溪樣區東邊幾乎已被風災沖刷流失，取樣主要在 BEH 樣區，次為 ADG 樣區，樣區內每種 3 到 5 株，沿線再取 3 到 5 株。若該物種只分布在單一生育地類型，則在該生育地類型取 3 到 5 株，若該物種分布在不同生育地類型，則每類型生育地不只取 1 株。取樣後放入裝有濕衛生紙的夾鏈袋，再置入攜帶型冰箱下山，於 24 小時內完成濕重、葉厚度、葉面積等急迫影響實驗葉失水率的測量。採集時記錄 GPS 位置，用 ArcMap 軟體繪製分布圖。

為了讓調查更周全及對照比較更具指標性，楠溪地區區外的高山白珠樹、森氏杜鵑及玉山杜鵑也做初步的樣本蒐集，以供比對研究。

### 第二節 測量流程

取樣植株若有明顯的陽性和蔽蔭枝條，將分別各取 7 片葉子，分三部分處理：

1. 葉物理性測量 (濕重、厚度、面積、乾重)：取下三片葉子(不含葉柄)，擦拭乾淨後，測濕重、厚度、葉面積，再放入烘箱烘三天，三天後開始

測量每片的乾量，測完送烘箱，隔天再測，直到各部份的乾重不再改變為止(前後測量差值低於 0.5%)。

(1) 濕重：在保濕狀態下，擦去葉片表面水珠，在微量天平上秤重，精確值到小數點下第 3 位。單位：公克(g)。

(2) 厚度：以指示式厚度計測量葉片厚度。一片葉選擇中段四個測點，並將數值平均。測點挑選原則如下：盡量避開葉脈和病變處，於一片葉子最寬處，左右兩側各測兩個位置。單位：公分(cm)。

(3) 葉面積：利用掃描器(hp psc 750 型)，將影像處理輸入採 300 dpi 全彩掃瞄，掃瞄時同時附上比例尺。再利用 Image J 影像理處軟體計算葉面積。單位：平方公釐(mm<sup>2</sup>)

(4) 乾重：測完前 3 項，每片用白紙或報紙包摺，外寫材料種類編號，再放入烘箱烘三天，三天後開始測量每片的乾量，測完送烘箱，隔天再測，直到其乾重不再改變為止(前後測量差值低於 0.5%)，以最後的最輕乾重為此片葉子的乾重。在微量天平上秤重，精確值到小數點下第 3 位。單位：公克(g)。

2. 葉構造型觀察測量：取下兩片葉子(含葉柄)，擦拭乾淨後，浸泡固定液(FPA = Formalin-Propanic acid-Alchole) ，進而做切片、透明法等微細結構觀察。(Sack and Frolei, 2006；蔡淑華，1975)

3. 驗證標本及 DNA 條碼樣本儲藏：鑑定每株植物的種類，物種的學名主要以臺灣植物誌第二版所列之學名為主(Huang et al., 1993-2002)，除了有位置記錄或樣區編號，取樣植株也會留取驗證臘葉標本，貯放於國立自然科學博物館的植物標本館(TNM)。另針對未來 DNA 條碼調查，留下兩片葉子(不含葉柄)，擦乾淨後，置入乾燥劑(矽膠)內儲存，進而做 DNA 鑑定。

### 第三節 葉組織處理技術

取樣至少兩片葉子(含葉柄)，擦拭乾淨後，浸泡固定液 (FPA)，進而做透明法和切片觀察。

1. 透明法：裁切葉片中段材料(0.8\*0.8cm<sup>2</sup>)→置入含 95%酒精固定液中以隔水加熱法煮沸溶出葉綠素→置換 4%NaOH 放入 40°C 烘箱中 1~數天→直到材料變白近乎透明→水洗 3 次→儲存於 70%酒精中→染色→漸升濃度酒精脫水→封片→烘乾→修片→檢片→觀察拍照。
2. 切片觀察：裁切葉片中段材料(0.8\*0.8cm<sup>2</sup>)→置入固定液中並抽氣→洗滌脫水→滲臘→埋臘→修臘→轉動式切片與展片→脫水染色→封片→烘乾→修片→檢片→觀察拍照。
  - a. 裁切材料：以葉片中段為主，共取四塊約 0.5\*0.5cm<sup>2</sup> 大小的葉片，一片含主脈進行橫切，三片含側脈的進行水平切。
  - b. 置入固定液中並抽氣：將材料浸泡在固定液(F.P.A)中，快速滲透組織、保存、防腐功用，使活體細胞組織保存下來。用幫浦抽氣，使組織內空氣脫離(低壓真空 20 分鐘以上)，材料若未沉到瓶底，就表示組織內還有空氣，則繼續抽氣。
  - c. 洗滌脫水：利用 50% 酒精洗滌 3 次，每次 10 分鐘，洗去殘餘固定液 (F.P.A.)。再由低濃度 TBA 到高濃度 TBA 逐漸將水分排除，才不會因滲透壓過大造成材料細胞被破壞。

TBA1(1 小時 45 分鐘)：TBA10% +95% 酒精 40% +蒸餾水 50%

TBA2(1 小時 45 分鐘)：TBA20% +95% 酒精 50% +蒸餾水 30%

TBA3(1 小時 45 分鐘)：TBA35% +95% 酒精 50% +蒸餾水 15%

TBA4(1 小時 45 分鐘)：TBA55% +95% 酒精 45%

TBA5(1 小時 45 分鐘)：TBA75% +無水酒精 25%

純 TBA(放在烘箱上一晚)：TBA(第三丁醇)熔點是 25°C 需放置在烘箱上維持溫度。
  - d. 滲臘：先換一次少量的 TBA 並做記號，搭臘橋丟臘粒，臘橋以臘粒

緩慢滲入為原則，送烘箱(60~65°C)每次 1 小時 45 分鐘共分 5 次，第 5 次丟臘(臘液需超過記號的 1.25 倍)後，第六次時開蓋一晚，使 TBA 蒸發。

e. 埋臘與修臘：臘液要維持(60~65°C)、模型要夠冷、畫埋臘圖，凝固後將臘切程適當的方塊，越方正越容易形成臘帶，用碎臘將臘塊黏於木塊上。

f. 切片與展片：切片時要注意切片速度與溫度都會影響臘帶的形成。展片時利用蛋清與蒸餾水，用 40°C 熱板幫助展片，接著擦掉多餘水分，收入玻片盒最少七天(或 40°C 箱 3 天)才可以脫水染色。

g. 脫水染色(跑片)：臘帶用二甲苯溶解後才可脫水染色。

二甲苯(融臘)-----	30 分鐘
二甲苯：無水酒精(1：1)-----	1 分鐘
無水酒精-----	1 分鐘
95% 酒精-----	1 分鐘
85% 酒精-----	1 分鐘
75% 酒精-----	1 分鐘
50% 酒精-----	1 分鐘
1% Safranin O(深紅色)-----	1 小時
燒杯裝蒸餾水洗多餘染劑-----	約 1 分鐘
50% 酒精-----	1 分鐘
75% 酒精-----	1 分鐘
85% 酒精-----	1 分鐘
95% 酒精-----	1 分鐘
Fast Green0.5% 在 95% 酒精(綠色)-----	低於 10 秒(沾一下即可)
燒杯裝 95% 酒精洗多餘染劑 2 次-----	各 1 分鐘
無水酒精 2 次-----	各 1 分鐘

二甲苯：無水酒精(1：1)-----1 分鐘

二甲苯-----5 分鐘~4 小時

封片(蓋玻片、封片膠)

- h. 封片：用封片膠填充植物組織內部，使之能在無水狀況下長時間保存；封片膠若太稠可加些二甲苯稀釋。需特別注意氣泡：用封片膠與探針去除泡泡和雜質、若材料不平整再用特製的迴紋針夾片使蓋玻片與玻片緊密結合。
- i. 烘片、修片、檢片：烘片七天是要加速膠凝固、在泡 95% 酒精將外圍膠清乾淨修片、接著用 95% 酒精洗掉髒污(實驗室用蒸餾水洗)，利用空壓機將棉絮去除。

#### 第四節 資料分析

觀察檢測每物種的葉解剖構造特徵，並計算比葉面積 (Specific leaf area = SLA)、葉乾含量 (Leaf dry matter content = LDMA)、葉含水量等。初探中海拔地區植物的葉功能特徵的物種差異以及和生育地類型相關性。

A. 比葉面積 (Specific leaf area = SLA)

比葉面積 (SLA) = 葉面積 / 葉乾重

B. 葉乾含量 (Leaf dry matter content = LDMA = 組織比重 tissue density)

葉乾含量 (LDMA) = 葉乾重 / 葉濕重

C. 葉密度 (Laminar density)

葉密度 (LD) = 葉乾重 / 葉體積 = 葉乾重 / (葉面積 × 葉厚度)

D. 葉構造和脈結構 (Leaf structure and venation architecture)

利用鮮測的葉厚度及葉切面微細特徵建構葉片適應生態環境的水分能力，以葉片中段為主，測量葉片橫切面的厚度、中脈厚度、凹凸平均厚度、向軸面角質層厚度、下皮層細胞層數及厚度、柵狀組織厚度及海綿組織厚度，統計比較各種植物在不同生育環境的生態功能特徵。

以葉片中段為主，經過透明法處理的葉片，掃瞄取樣  $2\text{ cm}^2$  葉面積，利用 Image J 分析初級和次級葉脈長度，以及第三級和第四級的葉脈密度。分析葉水力結構的生態適應分配，深入探討各種植物脈結構的功能特徵。

## 第四章 初步結果與討論

### 第一節 植物種類及分布

本計畫於調查期間共採集取樣杜鵑花科 (Ericaceae) 5 屬 9 種 178 株植物，242 個枝條，計 1210 份葉樣本。簡列如下：

1. *Gaultheria itoana* Hayata 高山白珠樹 (計採 16 株)
2. *Lyonia ovalifolia* (Wall.) Drude 南燭 (計採 16 株)
3. *Pieris taiwanensis* Hayata 臺灣馬醉木 (計採 37 株)
4. *Rhododendron ellipticum* Maxim. 西施花 (計採 10 株)
5. *Rhododendron morii* Hayata 森氏杜鵑 (計採 45 株)
5. *Rhododendron pseudochrysanthum* Hayata 玉山杜鵑 (計採 11 株)
6. *Rhododendron oldhamii* Maxim. 金毛杜鵑 (計採 42 株) 開紫花者 (計採 3 株)
7. *Rhododendron rubropilosum* Hayata 紅毛杜鵑 (計採 53 株)
8. *Vaccinium randaiense* Hayata 巒大越橘 (計採 9 株)

依照工作規劃目前完成大部分楠溪地區杜鵑花科植物的葉功能特徵調查所需取樣，拓展除了楠溪地區的樣株調查之外，僅高海拔種類取樣特顯生育環境的差異，故規劃在鹿林山步道、舊玉山林道、東埔山步道或玉山主峰登山步道蒐集更多不同生育地的採樣。

取樣植物均利用衛星定位標定所在位置 (圖 5、圖 6)，楠梓仙溪林道 1K-10K 間大部分的 7 種杜鵑科植物均可採到 3 個重複以上，僅高山白珠樹及玉山杜鵑在林道尚未尋獲採集，因此在鹿林山步道、東埔山步道及玉山主峰登山步道取樣。物種的海拔分布初略由高海拔者而下，為玉山杜鵑、高山白珠樹、森氏杜鵑，中海拔為主者為西施花、金毛杜鵑、巒大越橘，餘者南燭、臺灣馬醉木、紅毛杜鵑為此區分布海拔範圍較廣者。

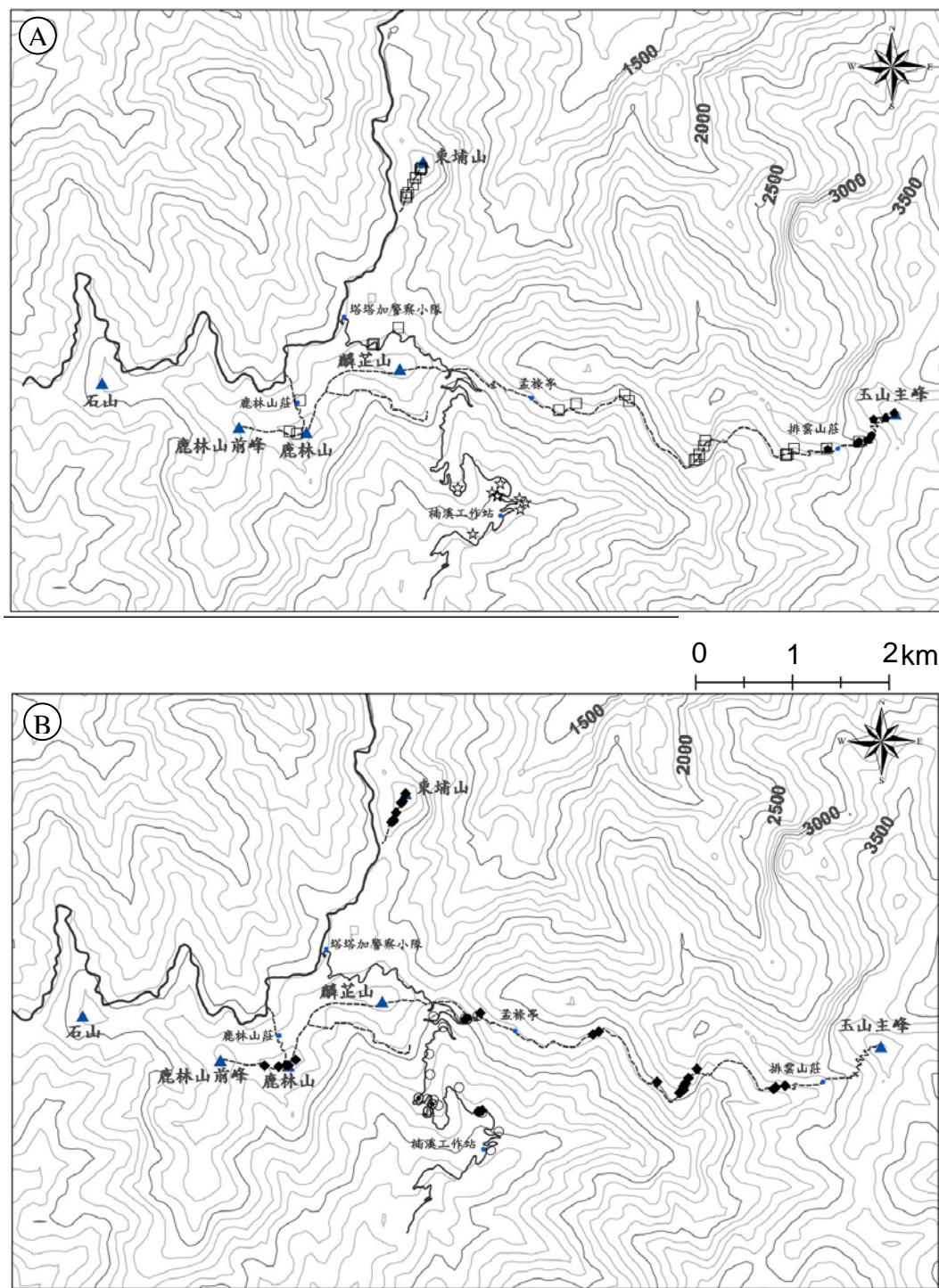
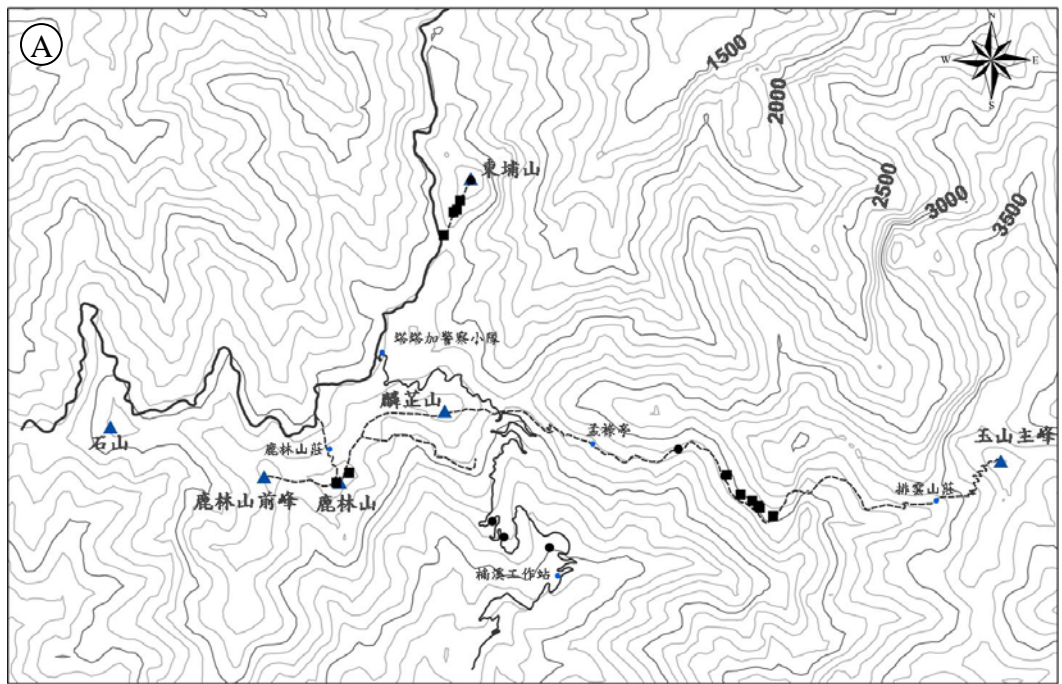


圖 5、楠溪地區杜鵑花屬 (*Rhododendron*) 植物的葉功能特徵取樣分布圖

A) ● 玉山杜鵑   □ 森氏杜鵑   ☆ 西施花   B) ◆ 紅毛杜鵑   ○ 金毛杜鵑  
 (⊙ 開紫花的金毛杜鵑, ●○◆□■☆★+●代表不同的物種)



0 1 2km

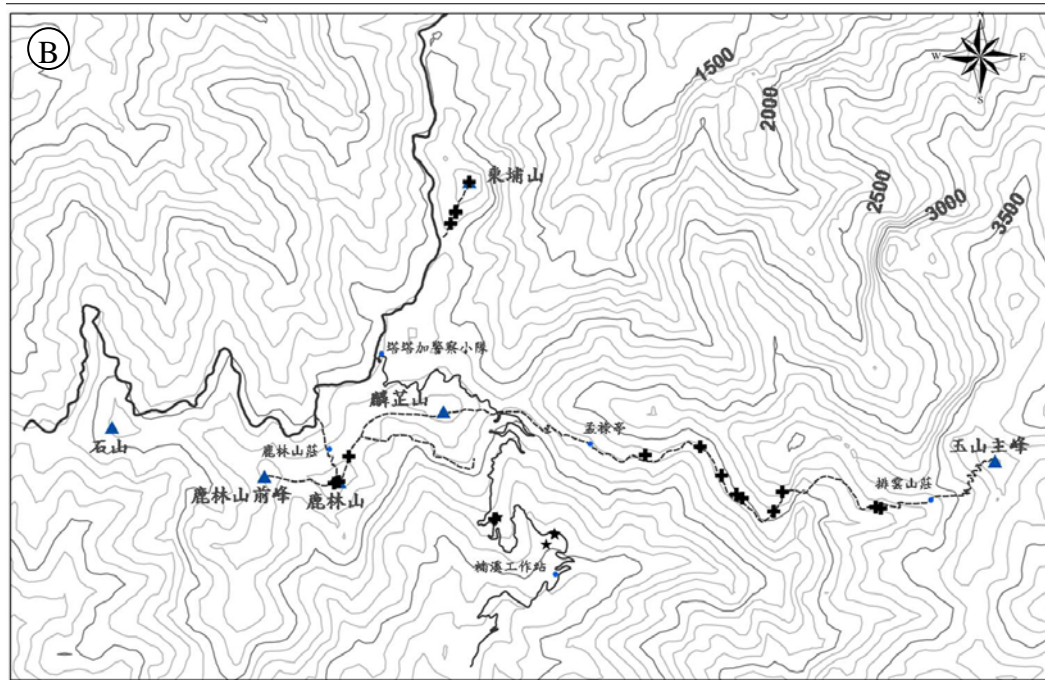


圖 6、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉功能特徵取樣分布圖

A) ■ 高山白珠樹    ● 南燭    B) ★ 巒大越橘    + 馬醉木  
 (●○◆□■☆★+●代表不同的物種)

## 第二節 葉物理性特徵

目前取樣的5屬9種242株725份葉樣本，已完成葉物理性測量的葉片濕重、乾重、厚度、面積可做初步分析，5屬9種杜鵑花科植物的葉密度平均值（mean LD）（表1），在楠溪樣區及楠溪林道中海拔地區，以森氏杜鵑、台灣馬醉木及西施花的數值較高，鹿林山、東埔山林道也是類似的結果。但在玉山登山步道道取樣海拔升至高海拔區域，南燭、台灣馬醉木、森氏杜鵑、玉山杜鵑及紅毛杜鵑的葉密度值都較高山白珠樹及金毛杜鵑高出許多，除了玉山杜鵑僅分布於高海拔區，其他四種杜鵑也較分布在其他地區的同種杜鵑花植物的數值為高（表1）。廣泛分布於園區的台灣馬醉木和紅毛杜鵑，在不同的海拔區域顯示葉密度值也會隨之變化，海拔越高葉密度相對越高（表1）。目前所測值中，最高者為分布在玉山登山步道的南燭（表1），11月採集時全株多數葉片已變紅，是否準備落葉的紅葉較綠色行光合作用的營養葉含水率低，乾重密度因此特別高？這是值得未來生長期再取樣比較，持續深入探討的現象，顯示葉功能特徵確實可以反應植物的生理生態特性。

葉密度平均值雖以南燭的  $0.780 \text{ mg/mm}^3$  最高、金毛杜鵑  $0.197 \text{ mg/mm}^3$  最低（表1），代表南燭葉片的蓄水量低，葉重的水分比例較低，可能為秋季準備落葉的葉生理變化，或適應耐陰低蒸散的葉特徵。反之，金毛杜鵑烘乾後非常輕、密度低，代表鮮葉含水率高，可能為適應不耐陰喜陽性高蒸散的葉特徵。

不過，在塔塔加地區，南燭、台灣馬醉木和森氏杜鵑的標準誤差也是相當大（表1），幾乎是其他種類或楠溪地區的3至20倍的落差，這是值得探討操作流程的問題，或是這三種植物真的因應環境變化而有多樣性的葉功能，並展現其特徵歧異度。

將葉密度與取樣點的海拔高度做相關性分析，大部分杜鵑花科植物的葉密度與生育地的海拔高度之間並無相關性（圖7、圖8），其中森氏杜鵑（圖7B）

表 1、楠溪地區杜鵑花科植物的葉密度 (LD = Leaf density)

物 種 學名 中文名		地 區														
		葉密度平均值(mg/ mm <sup>3</sup> ) ± 標準誤差														
		楠溪樣區			楠溪林道			玉山登山步道			鹿林山步道			東埔山步道		
		n	LD	±s.e.	n	LD	±s.e.	n	LD	±s.e.	n	LD	±s.e.	n	LD	±s.e.
<i>Gaultheria itoana</i>	高山白珠樹	0						18	0.199	0.022	12	0.204	0.009	18	0.214	0.007
<i>Lyonia ovalifolia</i>	南燭	3	0.256	0.014	9	0.220	0.048	9	0.391	0.013				27	0.223	0.019
<i>Pieris taiwanensis</i>	台灣馬醉木	3	0.347	0.012	9	0.379	0.019	39	0.596	0.009	30	0.316	0.019	30	0.301	0.011
<i>Rhododendron ellipticum</i>	西施花	12	0.343	0.018	18	0.321	0.020									
<i>Rhododendron morii</i>	森氏杜鵑	0			15	0.389	0.010	57	0.445	0.009	18	0.312	0.017	45	0.420	0.017
<i>Rhododendron pseudochrysanthum</i>	玉山杜鵑	0						33	0.447	0.007						
<i>Rhododendron rubropilosum</i>	紅毛杜鵑	6	0.228	0.010	18	0.297	0.021	63	0.383	0.011	27	0.232	0.009	45	0.319	0.013
<i>Rhododendron oldhamii</i>	金毛杜鵑	12	0.197	0.013	111	0.213	0.005	2	0.272	0.005						
	☆開紫色花 金毛杜鵑	0			9	0.343	0.022									
<i>Vaccinium randaiense</i>	巒大越橘	9	0.339	0.027	18	0.271	0.009									
總 計		45			207			221			87			165		

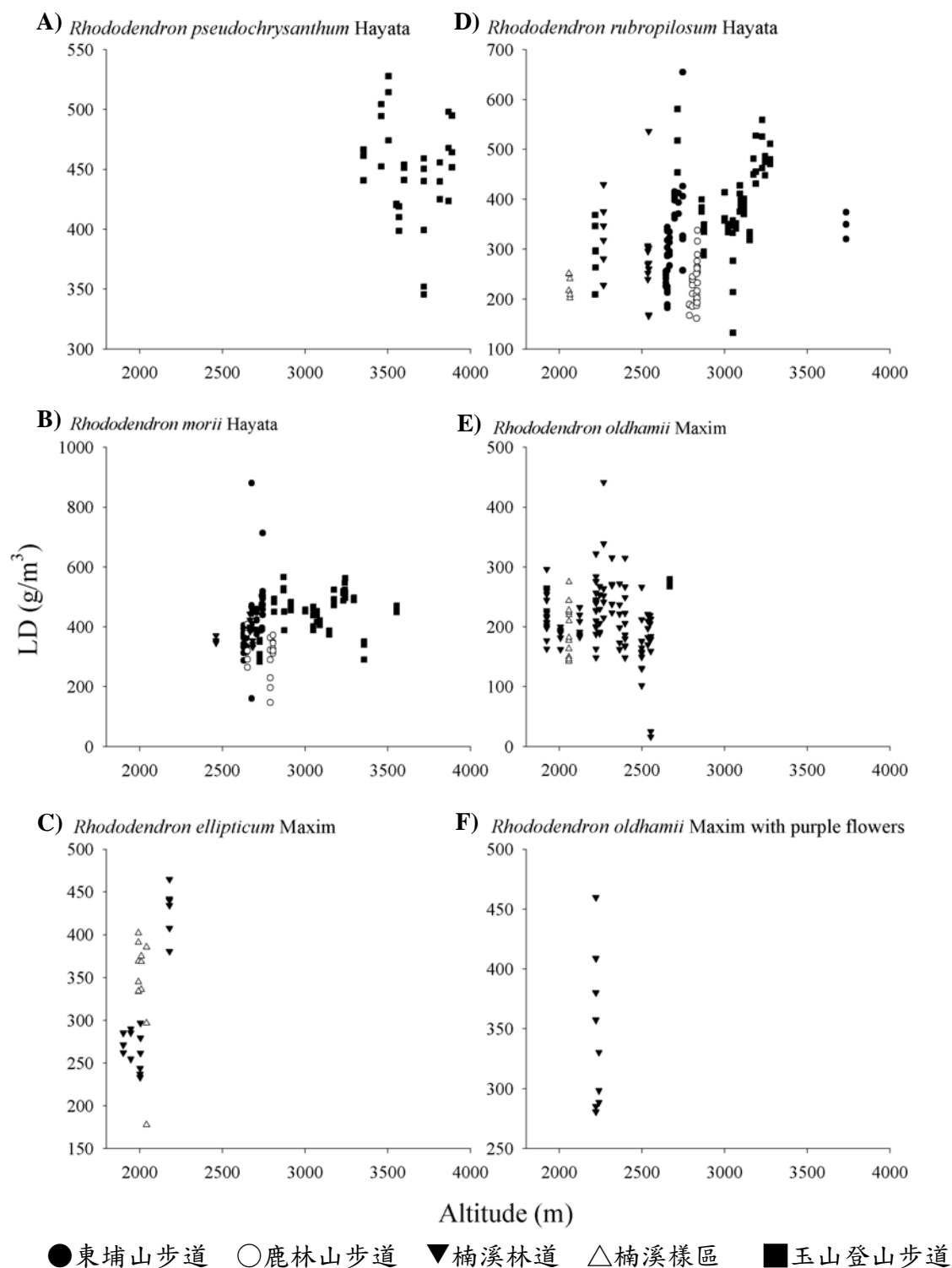


圖 7、楠溪地區杜鵑花屬植物的葉密度 (LD) 與生育地海拔高度的關係  
 A) 玉山杜鵑、B) 森氏杜鵑、C) 西施花、D) 紅毛杜鵑、E) 金毛杜鵑、  
 F) 開紫花的金毛杜鵑

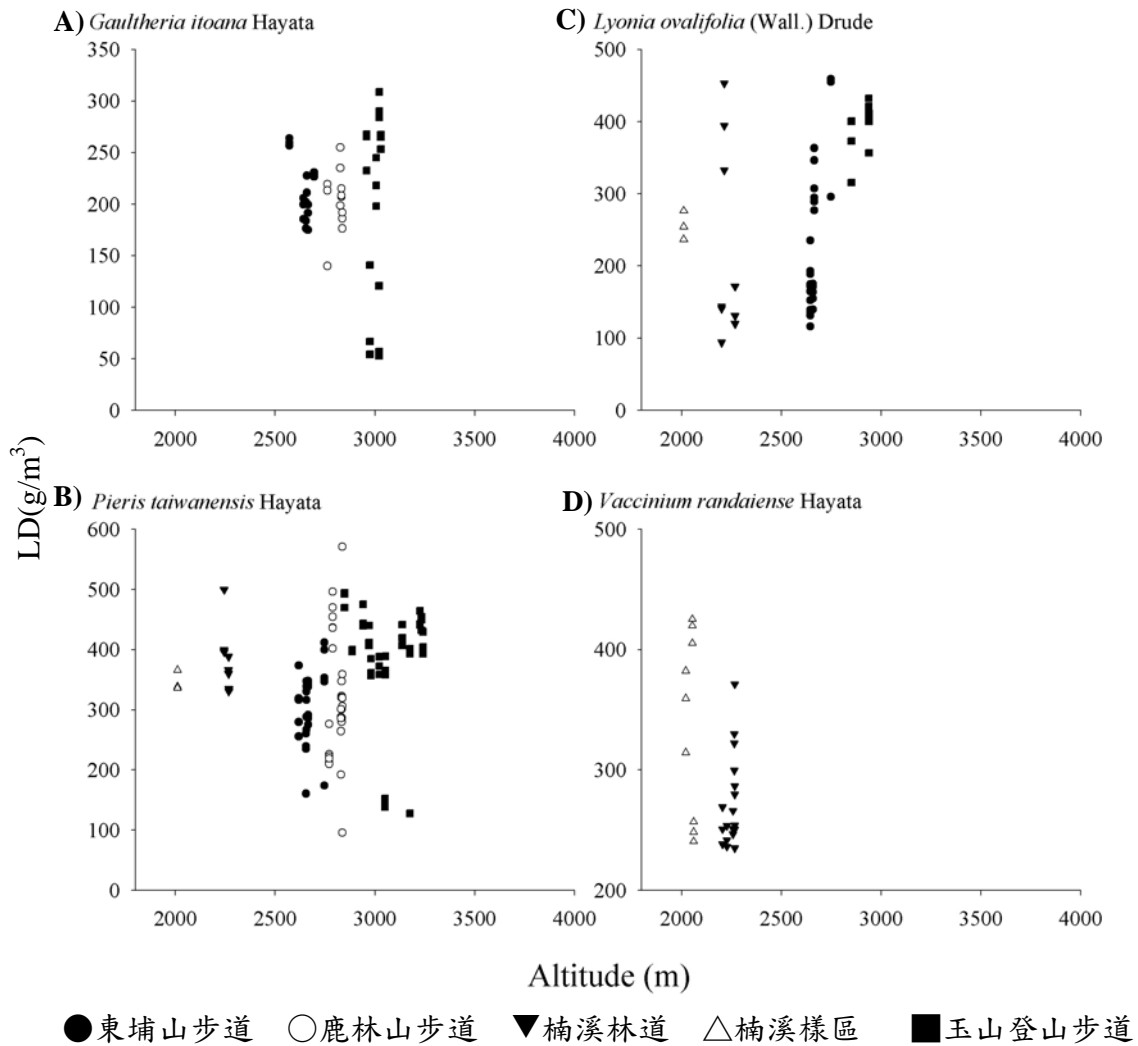


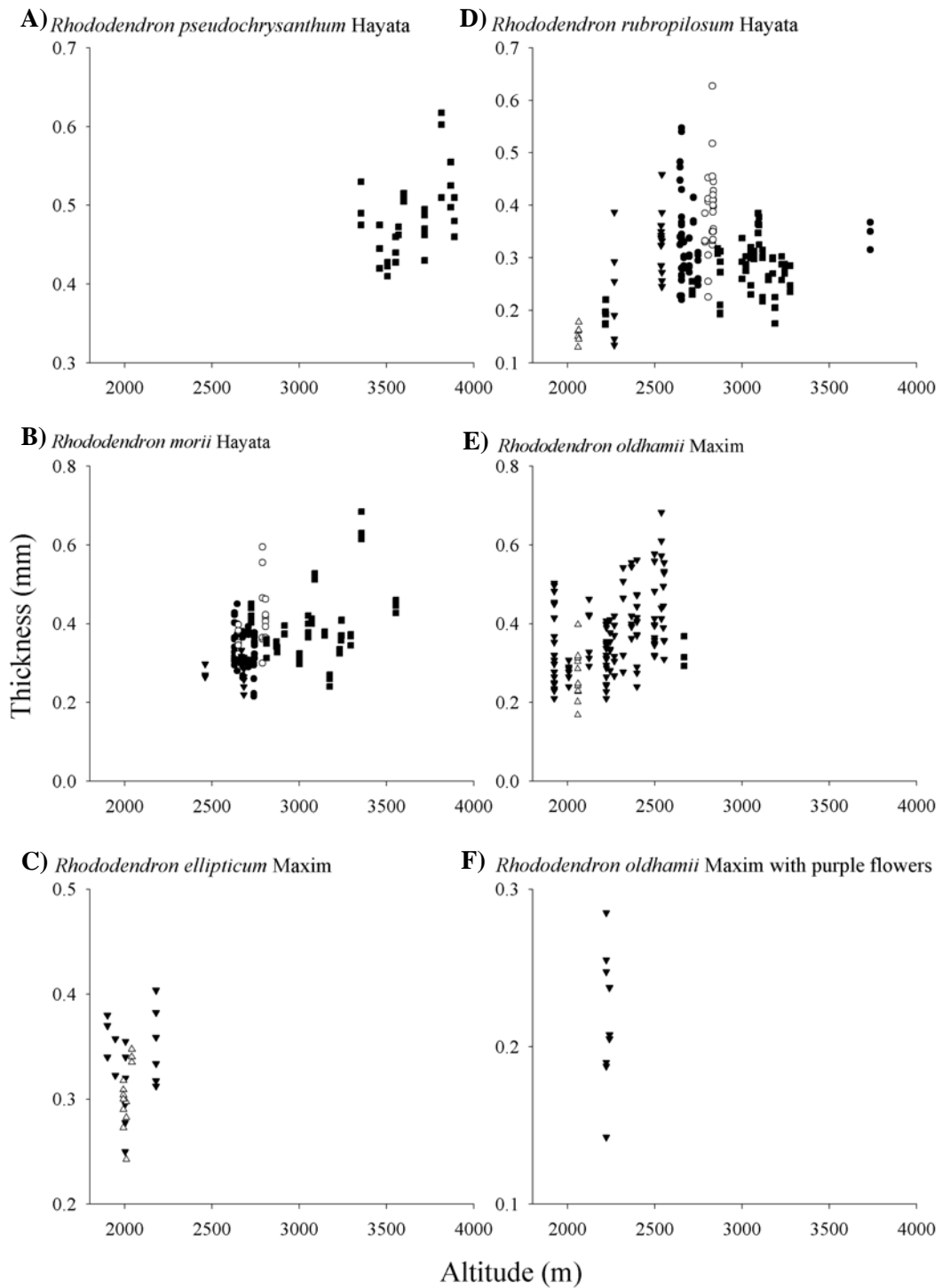
圖 8、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉密度 (LD) 與生育地海拔高度的關係。A) 高山白珠樹、B) 台灣馬醉木、C) 南燭、D) 巒大越橘

和台灣馬醉木(圖8B)的葉密度呈現隨著海拔高度變化，卻侷限在較小範圍的葉密度值，是否為物種特性或特定生育地的特性？需進一步針對這兩種杜鵑做多面向的探討。

台灣中高海拔植物隨著生育地海拔變化，是否也有適應上葉功能的轉變？將葉厚度與取樣點的海拔高度做相關性分析，發現分布越高海拔的杜鵑種類，其葉厚度均有增厚趨勢(圖9、圖10)，但並無統計上顯著差異或相關性。其中紅毛杜鵑(圖9D)和台灣馬醉木(圖10B)的葉厚度變化範圍相當大，植物形相隨著生育地從全日照的灌叢植被，到針闊葉林下的耐蔭生長，可能是葉功能變化大的原因。

**葉乾含量(LDMA)**的最大值以森氏杜鵑最高(圖11、圖12)，大部分杜鵑花屬的葉乾含量值在0.3-0.5之間(圖11)，似乎並不因不同葉面積大小、不同地區有明顯變化趨勢或區隔；除了高山白珠樹和巒大越橘葉片的LDMA值，可看出隨著葉面積增加，在東埔山步道、鹿林山步道和楠溪林道取樣的LDMA值有增大的趨勢(圖12A、D)。特別是高山白珠樹在不同的區域，葉片大小有區隔，鹿林山步道的葉片普遍較小，東埔山步道者次之，玉山登山步道取到的葉片幾乎均比鹿林山步道的，且有的大約近2、3倍(圖11A)；LDMA值較低者為東埔山步道，次低者取自鹿林山步道和玉山登山步道(圖12A)。隨著葉大，LDMA值增大者，巒大越橘長在楠溪林道者普遍較楠溪樣區內的LDMA值小(圖12D)。

乾重比濕重的LDMA平均值以玉山杜鵑的 $0.451 \pm 0.031$ 最高，依序而下為金毛杜鵑的 $0.449 \pm 0.046$ 、森氏杜鵑的 $0.444 \pm 0.040$ 、紅毛杜鵑的 $0.442 \pm 0.067$ 、開紫花金毛杜鵑的 $0.432 \pm 0.026$ 、台灣馬醉木的 $0.428 \pm 0.086$ 、西施花的 $0.404 \pm 0.029$ 、南燭的 $0.394 \pm 0.089$ ，以高山白珠樹的 $0.345 \pm 0.048$ 、巒大越橘的 $0.314 \pm 0.037$ 值較低，灌木型不耐陰喜陽性的杜鵑花屬(*Rhododendron*)植物其葉乾含量平均值較其他類群略高。



●東埔山步道 ○鹿林山步道 ▼楠溪林道 △楠溪樣區 ■玉山登山步道

圖 9、楠溪地區杜鵑花屬植物的葉厚度與生育地海拔高度的關係

A) 玉山杜鵑、B) 森氏杜鵑、C) 西施花、D) 紅毛杜鵑、E) 金毛杜鵑、  
 F) 開紫花的金毛杜鵑

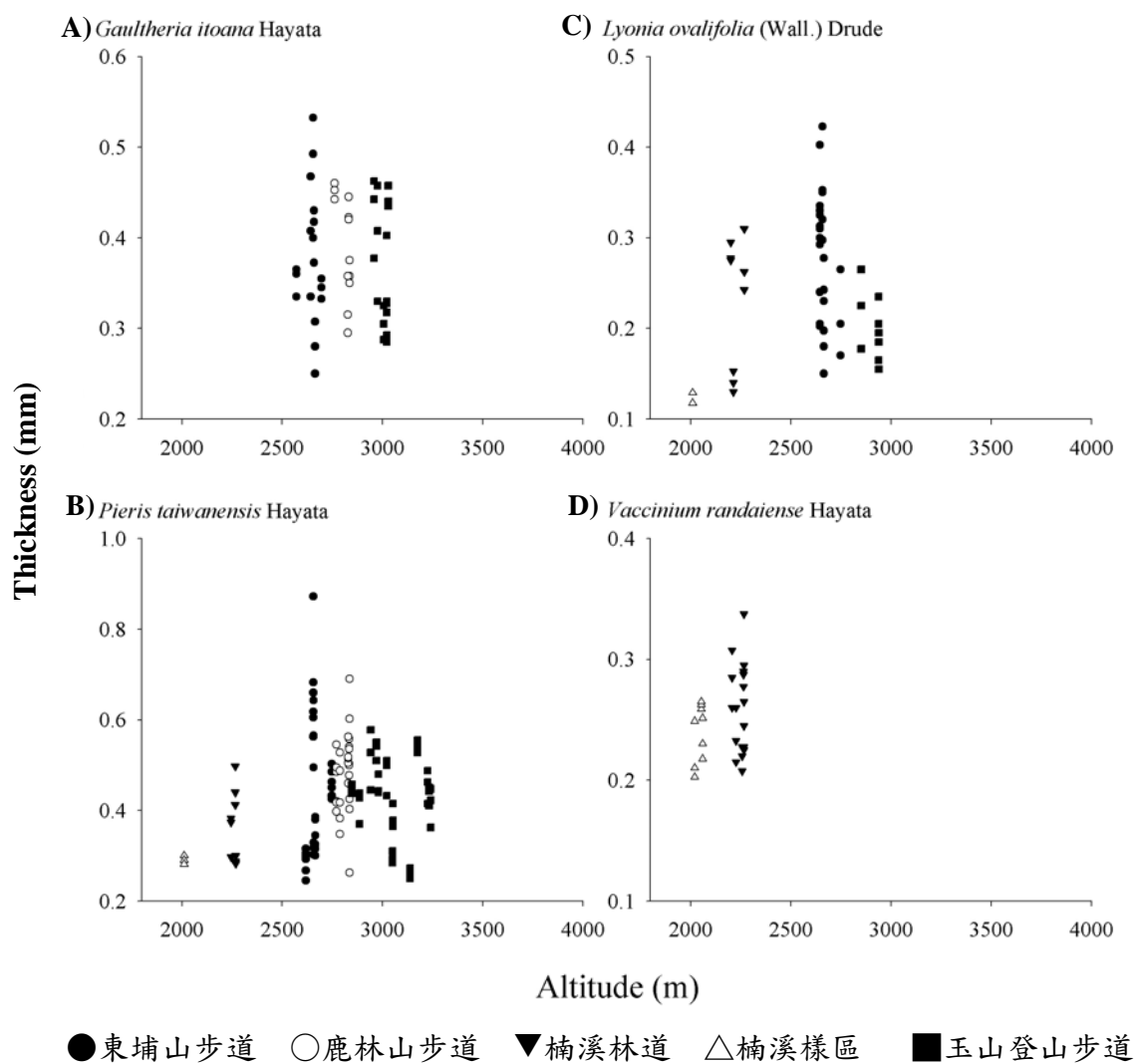


圖 10、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉厚度與生育地海拔高度的關係。A) 高山白珠樹、B) 台灣馬醉木、C) 南燭、D) 巒大越橘

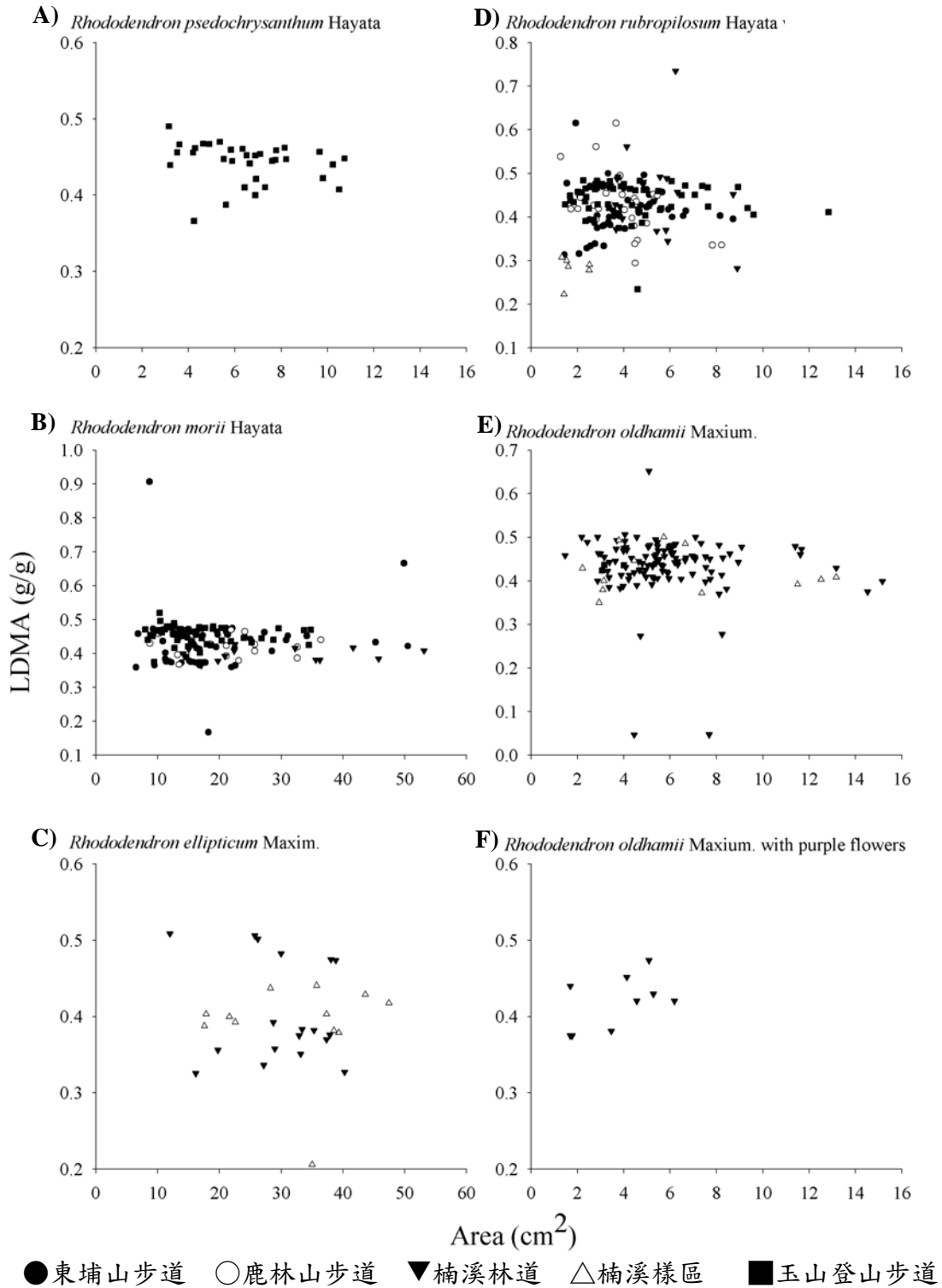
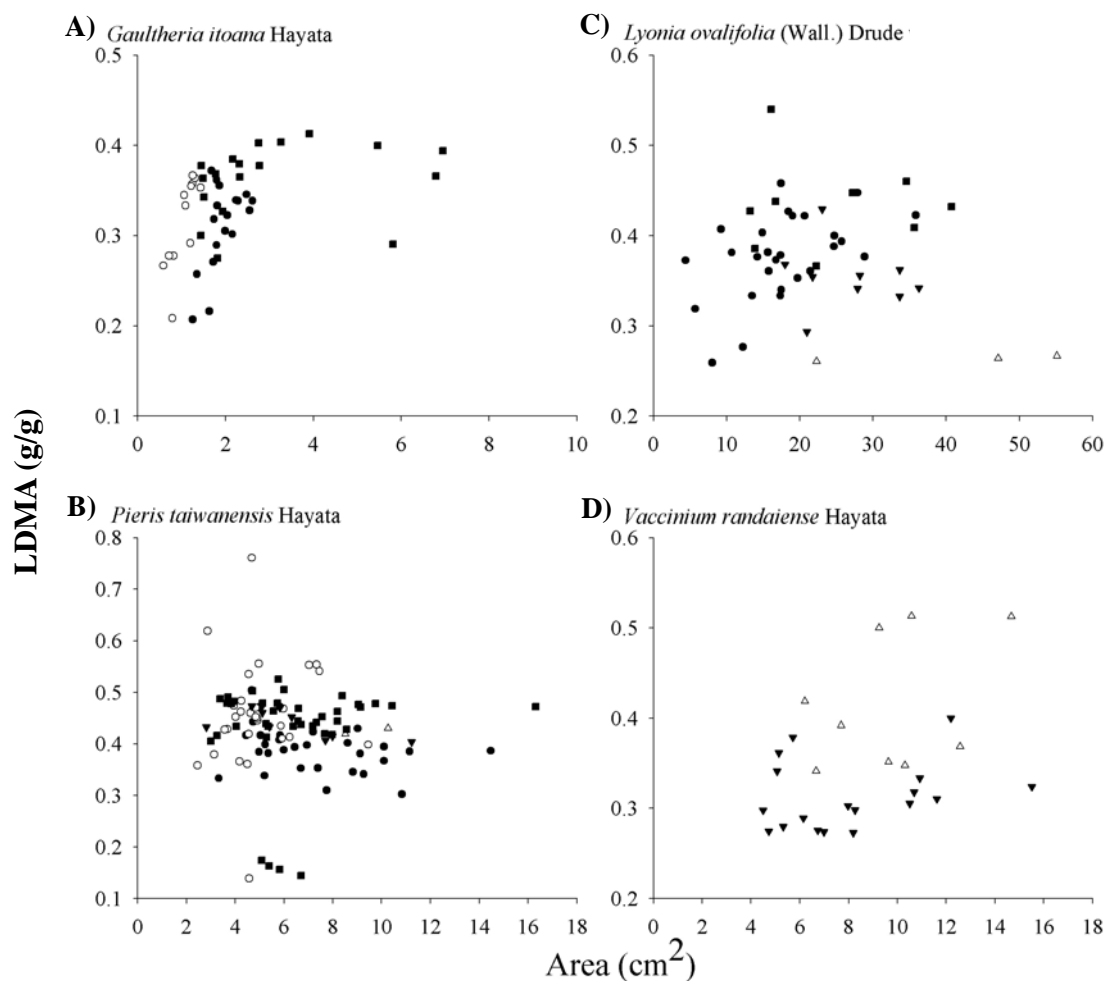


圖 11、楠溪地區杜鵑花屬植物的葉乾含量 (LDMA) 與葉面積的關係  
 A) 玉山杜鵑、B) 森氏杜鵑、C) 西施花、D) 紅毛杜鵑、E) 金毛杜鵑、  
 F) 開紫花的金毛杜鵑



●東埔山步道 ○鹿林山步道 ▼楠溪林道 △楠溪樣區 ■玉山登山步道

圖 12、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉乾含量 (LDMA) 與葉面積的關係。A) 高山白珠樹、B) 台灣馬醉木、C) 南燭、D) 巒大越橘

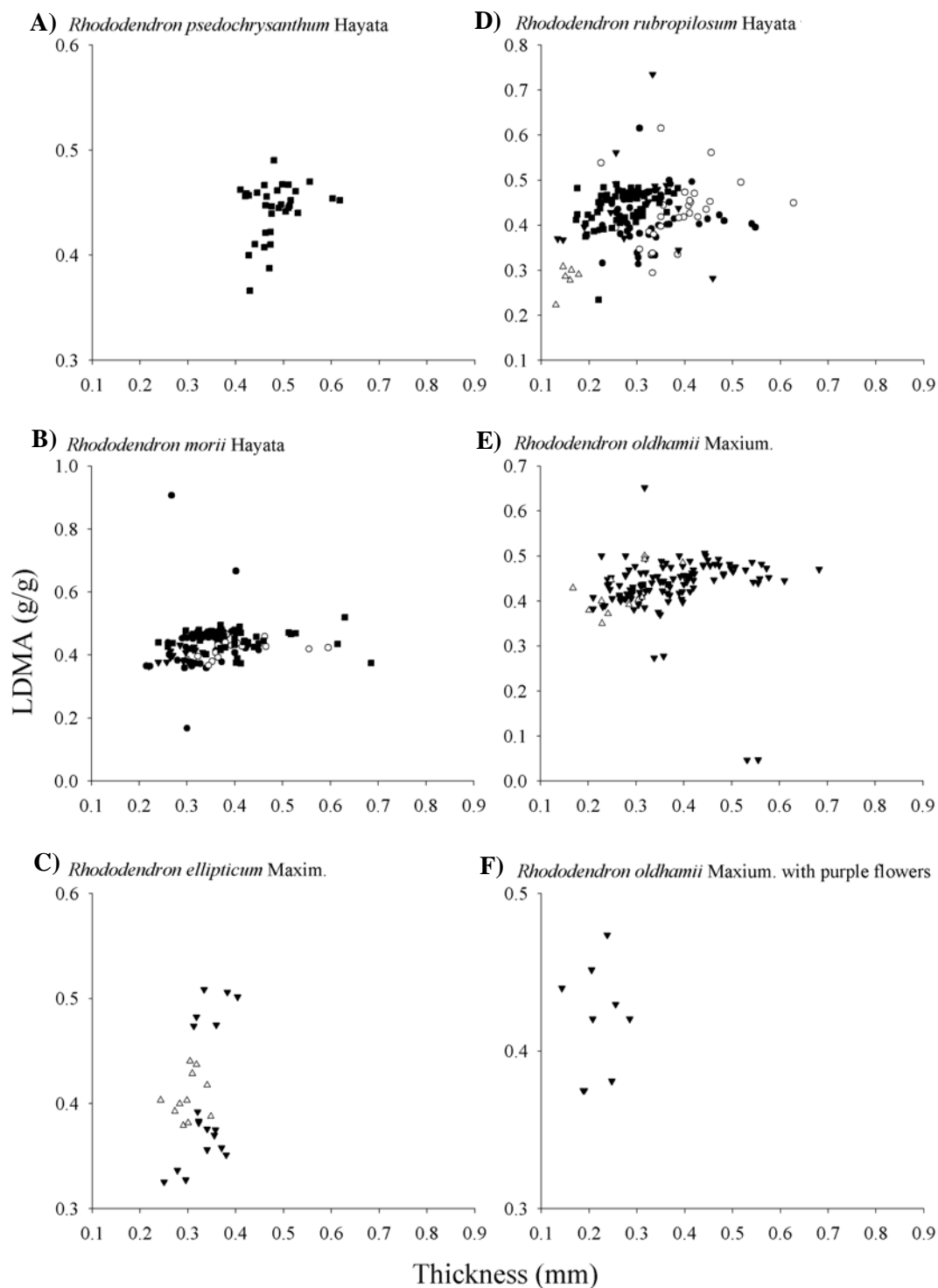
葉厚度含薄至厚者，葉乾含量（LDMA）與葉厚度的關係顯示緩慢漸升的趨勢（圖13、圖14），葉厚度差異較小或較薄者，其LDMA值變化差異較大，僅巒大越橘的楠溪樣區植物普遍比楠溪林道者的值大（圖14D），其他幾乎無法區隔。園區內杜鵑花科植物的葉厚度以玉山杜鵑屬厚型，西施花、南燭和巒大越橘屬薄型（圖13、圖14）。

關聯葉乾含量與取樣點的海拔高度做分析，大部分杜鵑花科植物的葉乾含量與生育地的海拔高度之間並無相關性（圖15、圖16），與葉密度相仿，其中森氏杜鵑（圖15B）和台灣馬醉木（圖16B）的葉密度呈現隨著海拔高度變化，卻侷限在較小範圍的葉密度值。雖然本計畫並無其他相關環境因子的測量與記錄，但依目前野外採集的經驗判斷，坡向、坡度似乎不是直接的影響因子，也不太可能是限制因子，所以在葉功能特徵中並無特殊意義。

**比葉面積（SLA）**除了南燭，大部分與葉厚度呈現負成長關係（圖17、圖18），以玉山杜鵑  $4645 \pm 662 \text{ mm}^2/\text{g}$  最低、臺灣馬醉木  $7974 \pm 3575 \text{ mm}^2/\text{g}$  次低、南燭  $15130 \pm 11170 \text{ mm}^2/\text{g}$  最高，代表臺灣馬醉木偏屬厚葉型特徵，反之，南燭屬相對薄葉型特徵。比葉面積與取樣點的海拔高度似乎完全沒有相關性（圖19、圖20）。

調查測量過程，相當注意每一步驟小心翼翼，避免量化過程可能產生的誤差，測重、測厚度都是直接人工操作所得的數據，熟練後均可達到標準化的精確要求；反而對於需經掃描、用Image J程式計算的面積，因不全然瞭解其設計與可調節修正部分，目前持續不斷檢驗測試，藉以達到數據的正確可信度。

葉面積差異較大者，包括森氏杜鵑和南燭，葉面積歧異度較高的區域以玉山登山步道最明顯。是否玉山登山步道的海拔上升效應，同時包含了氣溫、氣壓及光質等多項環境變因的綜合影響，因此葉功能特徵的調查、測量或分析必須加成或分別考慮這些因素的影響，可見楠溪地區及塔塔加範圍是相當重要的指標性調查區域，具提供多樣性生態研究的場域。



●東埔山步道 ○鹿林山步道 ▼楠溪林道 △楠溪樣區 ■玉山登山步道

圖 13、楠溪地區杜鵑花屬植物的葉乾含量 (LDMA) 與葉厚度的關係

A) 玉山杜鵑、B) 森氏杜鵑、C) 西施花、D) 紅毛杜鵑、E) 金毛杜鵑、  
F) 開紫花的金毛杜鵑

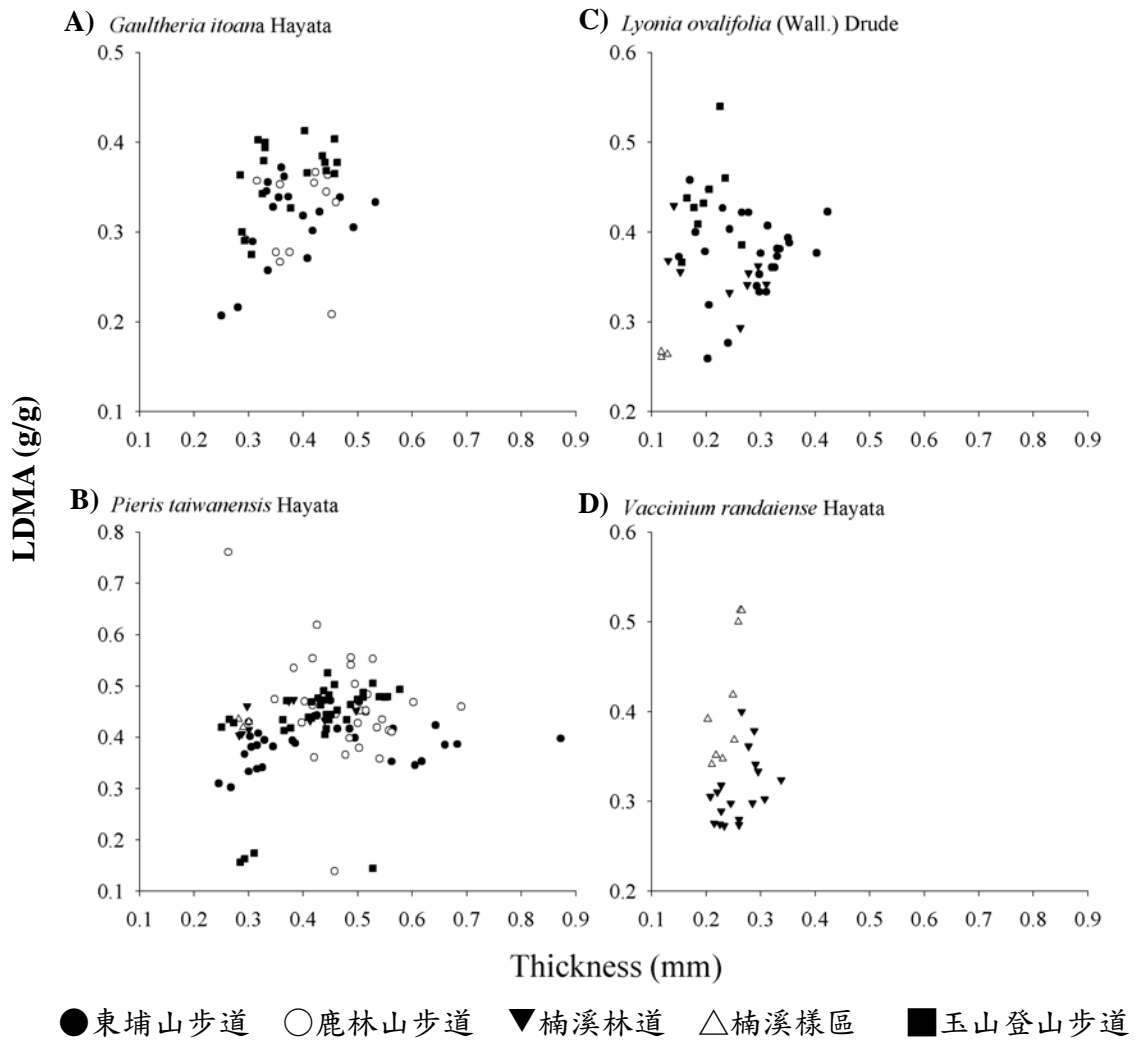
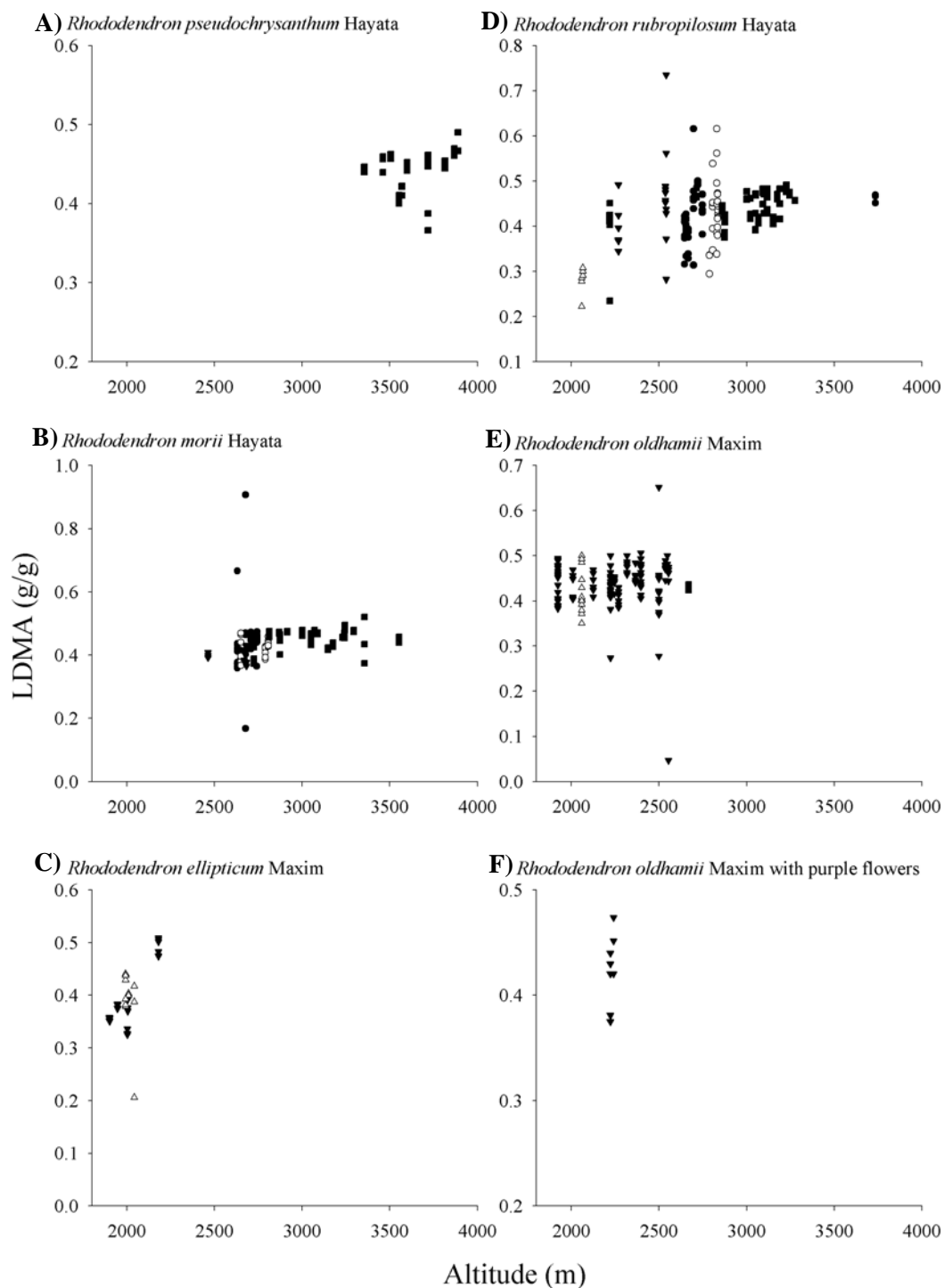


圖 14、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉乾含量 (LDMA) 與葉厚度的關係。A) 高山白珠樹、B) 台灣馬醉木、C) 南燭、D) 巒大越橘



●東埔山步道 ○鹿林山步道 ▼楠溪林道 △楠溪樣區 ■玉山登山步道

圖 15、楠溪地區杜鵑花屬植物的葉乾含量 (LDMA) 與生育地海拔高度的關係。A) 玉山杜鵑、B) 森氏杜鵑、C) 西施花、D) 紅毛杜鵑、E) 金毛杜鵑、F) 開紫花的金毛杜鵑

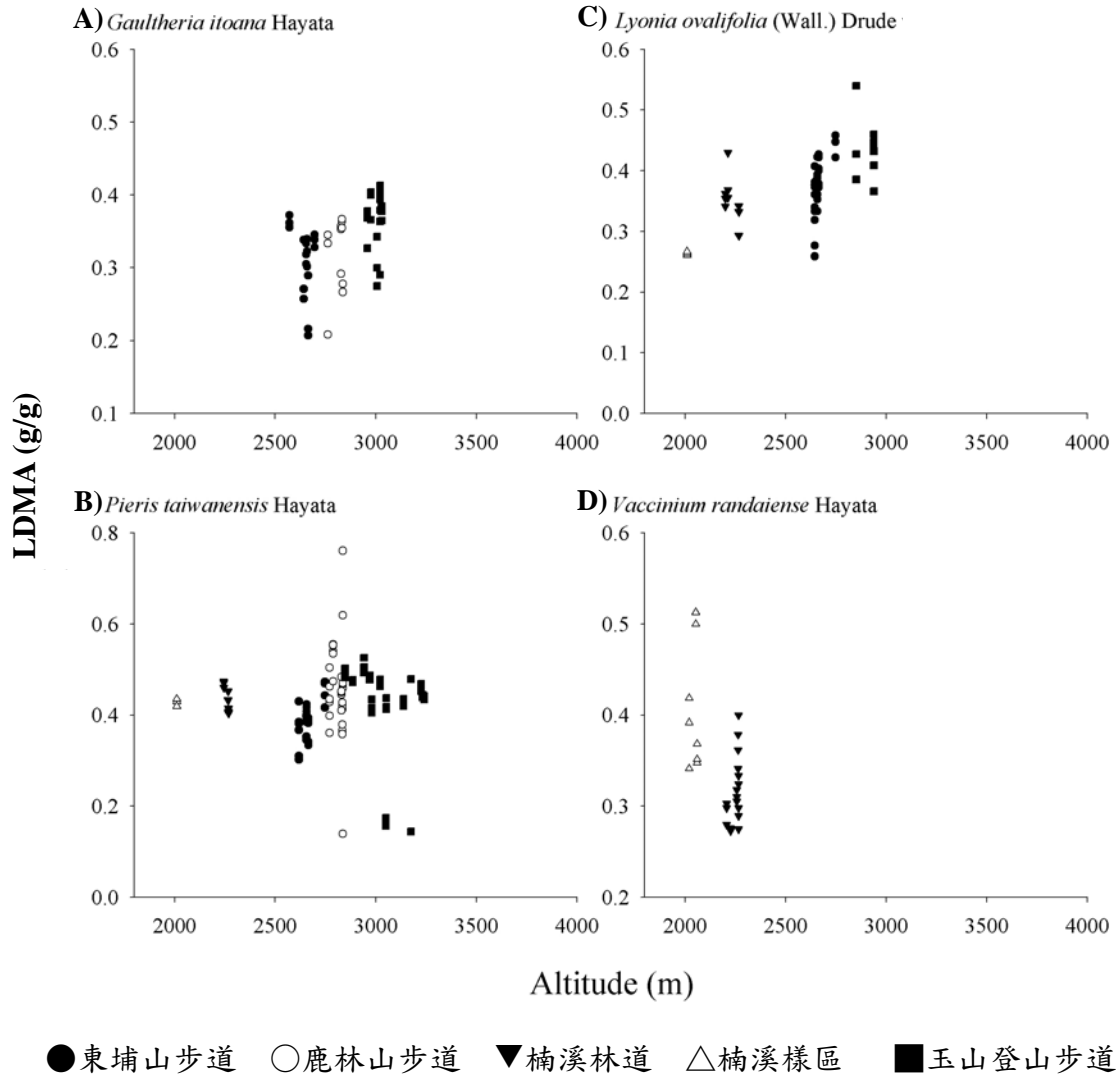


圖 16、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的葉乾含量 (LDMA) 與生育地海拔高度的關係。A) 高山白珠樹、B) 台灣馬醉木、C) 南燭、D) 巒大越橘

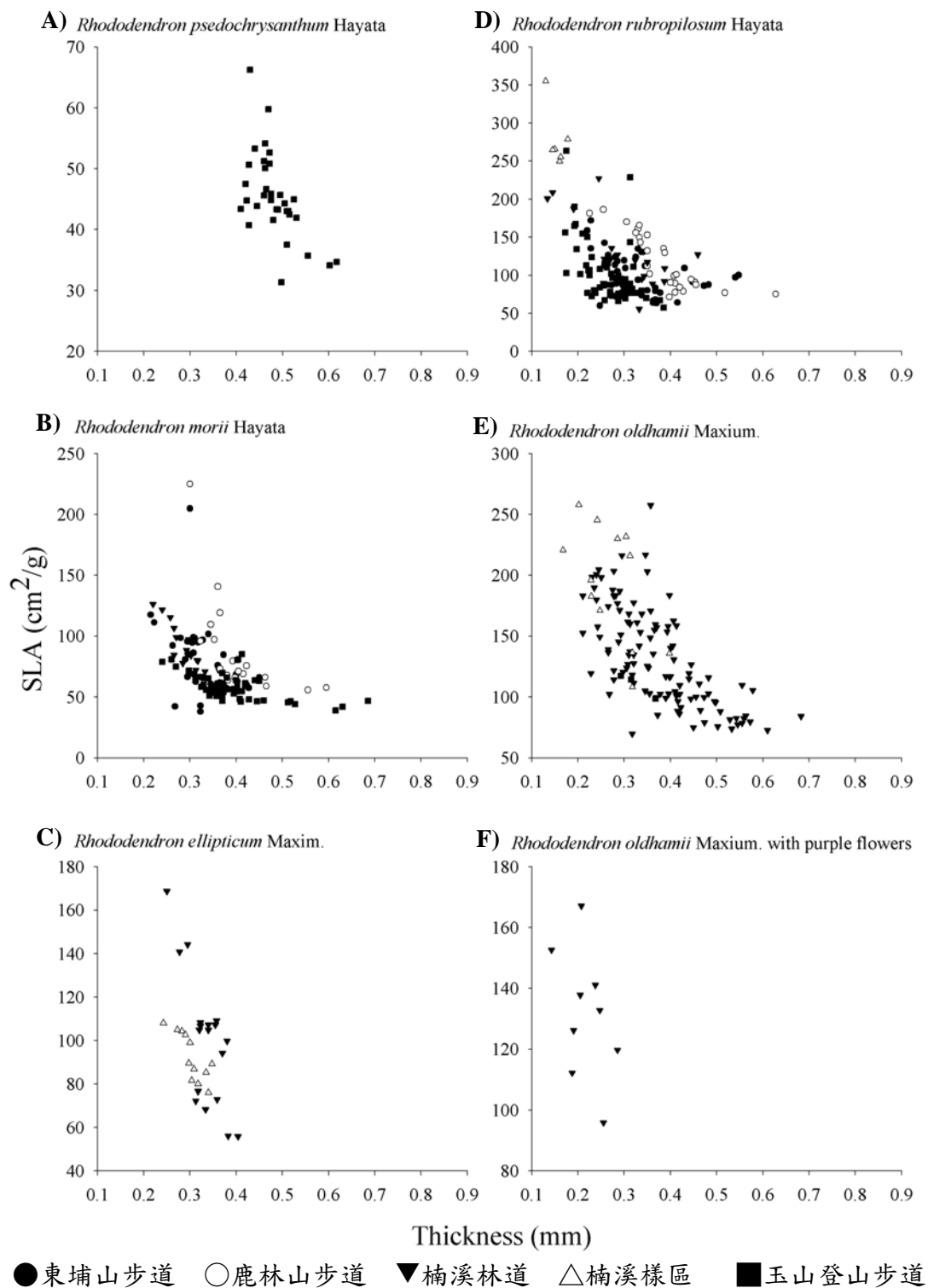
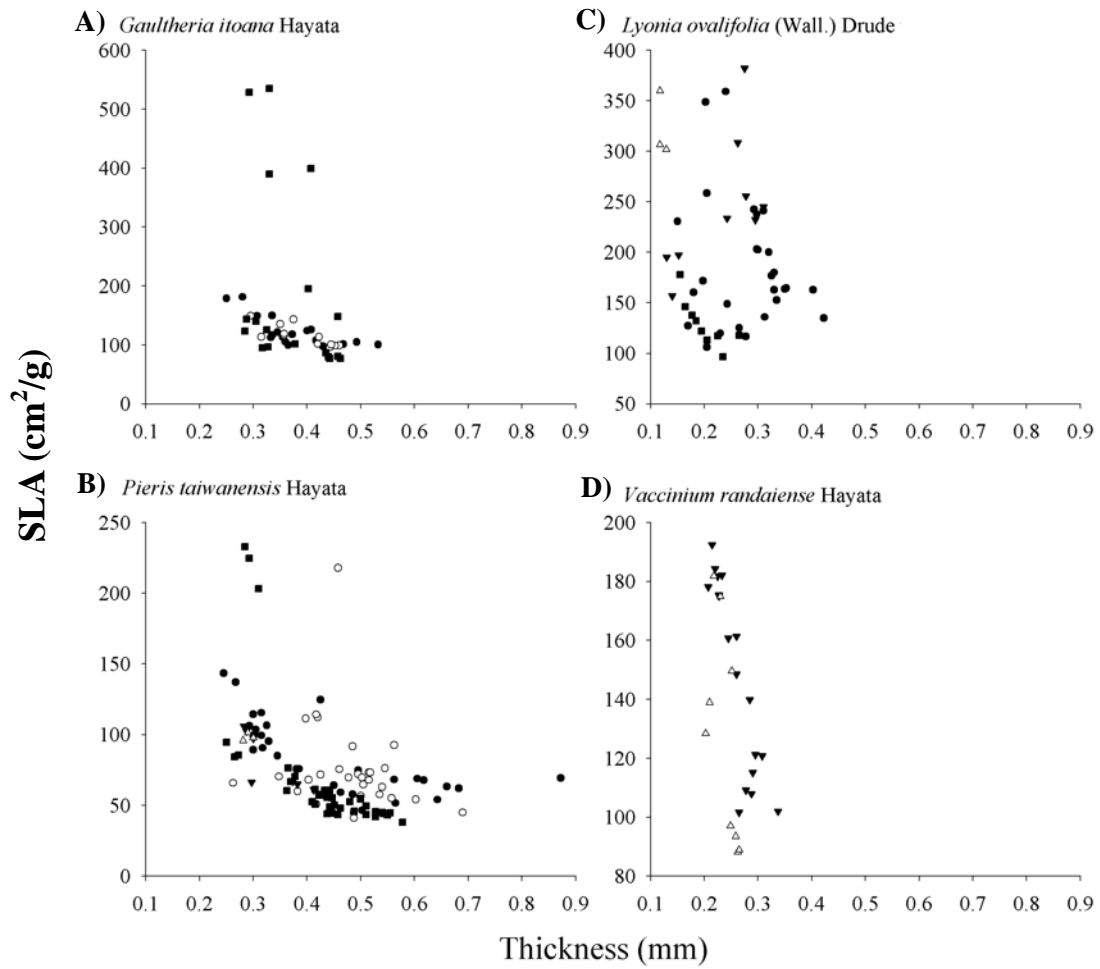


圖 17、楠溪地區杜鵑花屬植物的比葉面積 (SLA) 與葉厚度的關係  
 A) 玉山杜鵑、B) 森氏杜鵑、C) 西施花、D) 紅毛杜鵑、E) 金毛杜鵑、  
 F) 開紫花的金毛杜鵑



●東埔山步道 ○鹿林山步道 ▼楠溪林道 △楠溪樣區 ■玉山登山步道

圖 18、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的比葉面積 (SLA) 與葉厚度的關係。A) 高山白珠樹、B) 台灣馬醉木、C) 南燭、D) 巒大越橘

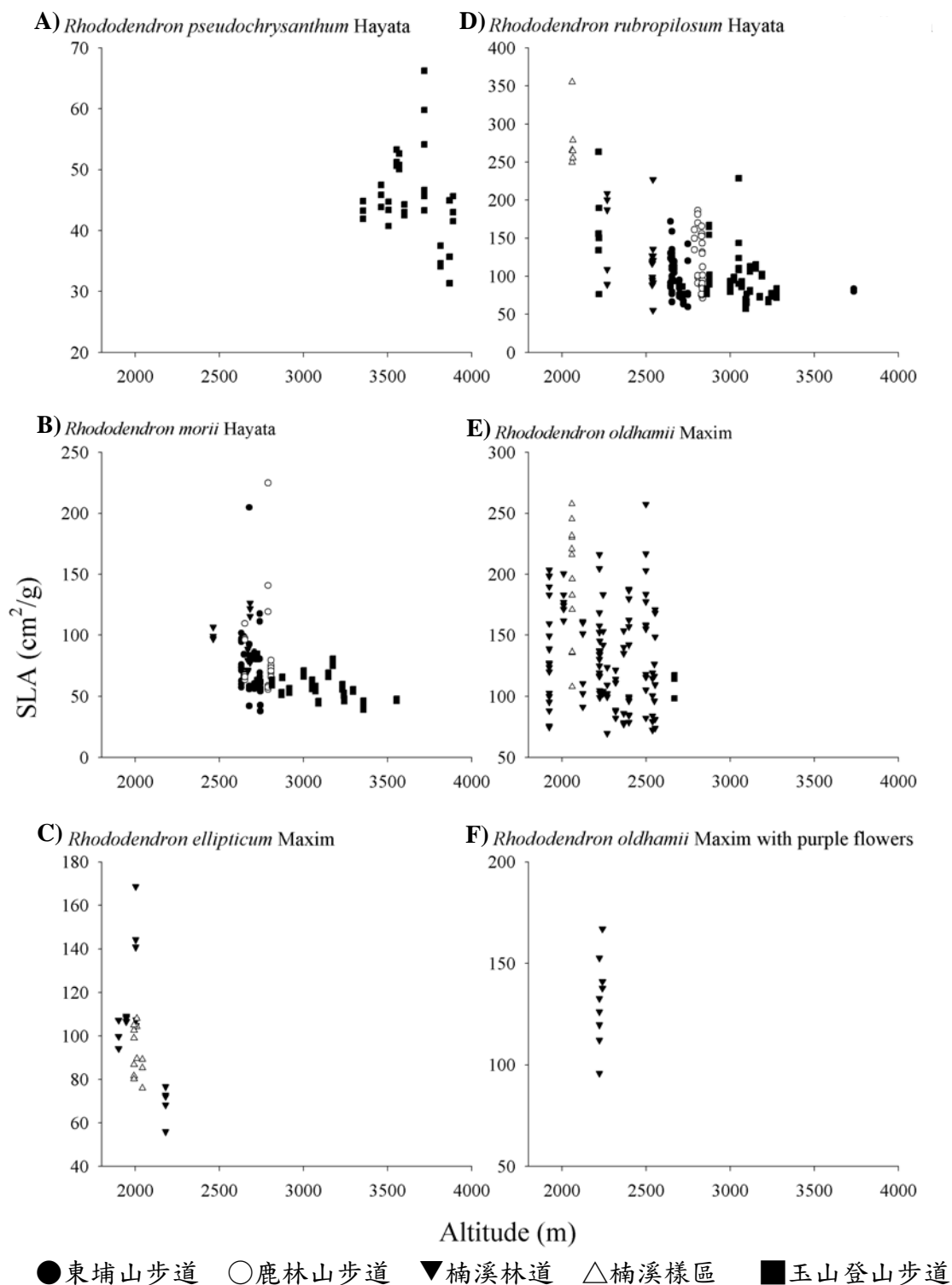


圖 19、楠溪地區杜鵑花屬植物的比葉面積 (SLA) 與生育地海拔高度的關係。A) 玉山杜鵑、B) 森氏杜鵑、C) 西施花、D) 紅毛杜鵑、E) 金毛杜鵑、F) 開紫花的金毛杜鵑

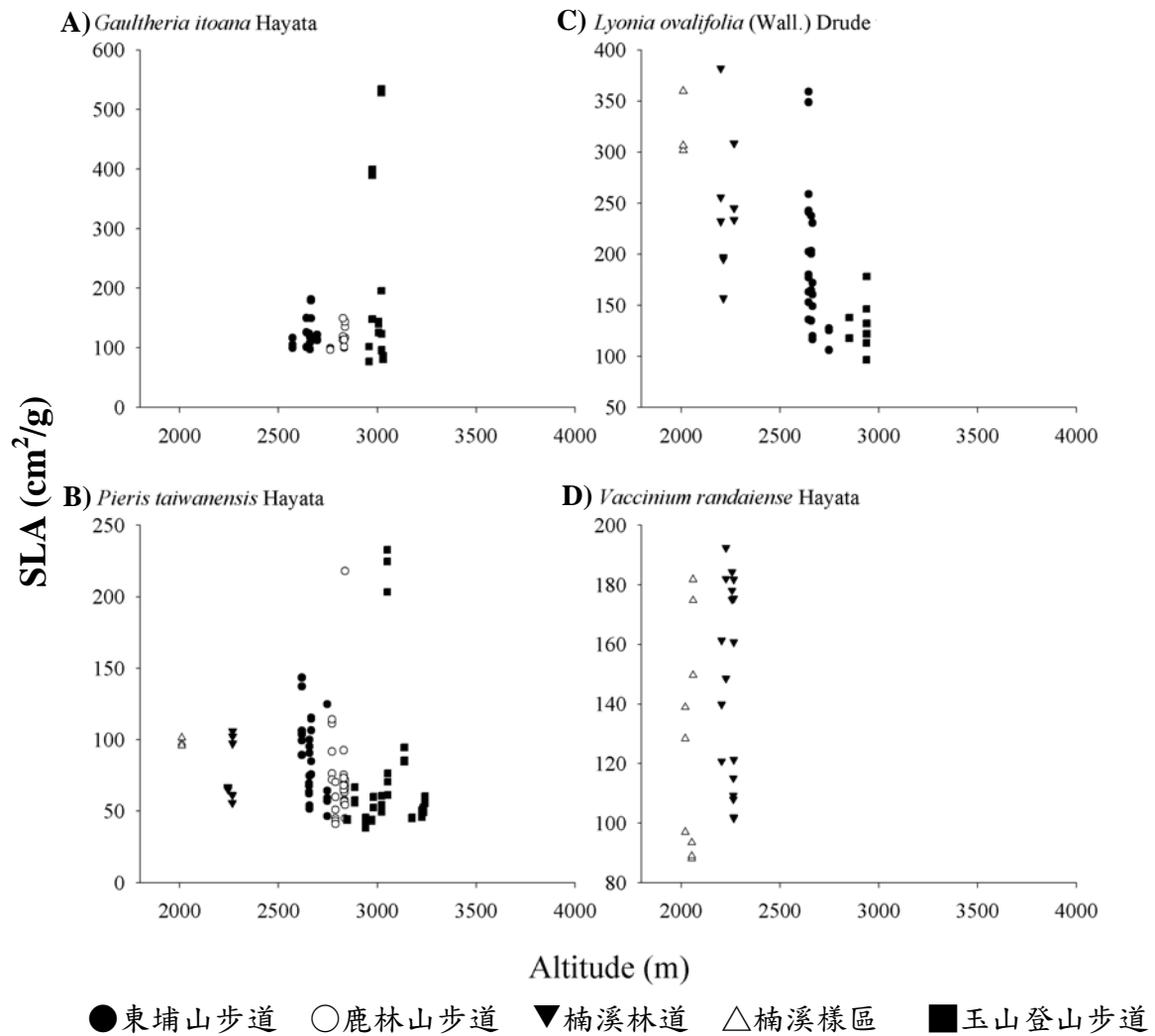


圖 20、楠溪地區非杜鵑花屬的杜鵑花科植物的比葉面積 (SLA) 與生育地海拔高度的關係。A) 高山白珠樹、B) 台灣馬醉木、C) 南燭、D) 巒大越橘

### 第三節 葉構造與功能

目前5屬9種242株葉樣本均已取樣置入固定液(FPA)，準備切片、透明法的材料大部分尚未完成製片流程，僅先呈現前8種杜鵑的透明法製片成果(圖21)，其中封閉式網格最小者為森氏杜鵑(圖21A)，最大者為紅毛杜鵑(圖21C)，森氏杜鵑的末脈普遍短粗，束鞘明顯，可能為C4光合作用型，束鞘明顯者尚含金毛杜鵑、高山白珠樹、台灣馬醉木等；束鞘不明顯者首推紅毛杜鵑，次為台灣馬醉木(圖21C、F)。

末脈尾端膨大最明顯者首推南燭(圖21G)，次為西施花(圖21B)，末脈尾端無膨大特化或縮尖者為森氏杜鵑和巒大越橘，末脈尾端非膨大而是分叉者，為南燭和高山白珠樹(圖21A、E、G、H)。末脈與上一級、上兩極脈的粗細差距比較，僅森氏杜鵑與眾不同，第四級脈或末脈幾乎類似，並未發現末脈特別細的現象，這些構造都與水分輸送有密切關係，需要更進一步的測試才能更精確的推估，不過由此可見簡易葉透明法是不錯的初步鑑定功能特徵的技術與工具。

比較金毛杜鵑全日照的陽葉與被遮蔭的陰葉其脈絡可發現陽葉的葉脈網眼稍小、開放式分叉微脈末端多、圈閉型微小網眼稍少、氣孔密度高、維管束鞘緊密與維管束組織結合(圖22)，顯示同一株植物光照仍影響不同部位的葉構造與功能特徵。

另一種形態特徵幾乎與金毛杜鵑一樣，除了開花為紫色非磚紅色，暫稱為紫花金毛杜鵑，其葉脈封閉式網格較大(圖22A)，第四級脈或以下脈較細，並與全日照的磚紅花金毛杜鵑葉片一樣，具明顯密度高的氣孔分布(圖22A、B)。相對地，被遮蔭的陰葉具有稍粗的第四級脈，稍小的封閉式網格，這些特徵背後所代表的功能適應是什麼？仍須繼續測量分析，應可以建置更有效的生態功能特徵基礎資料。

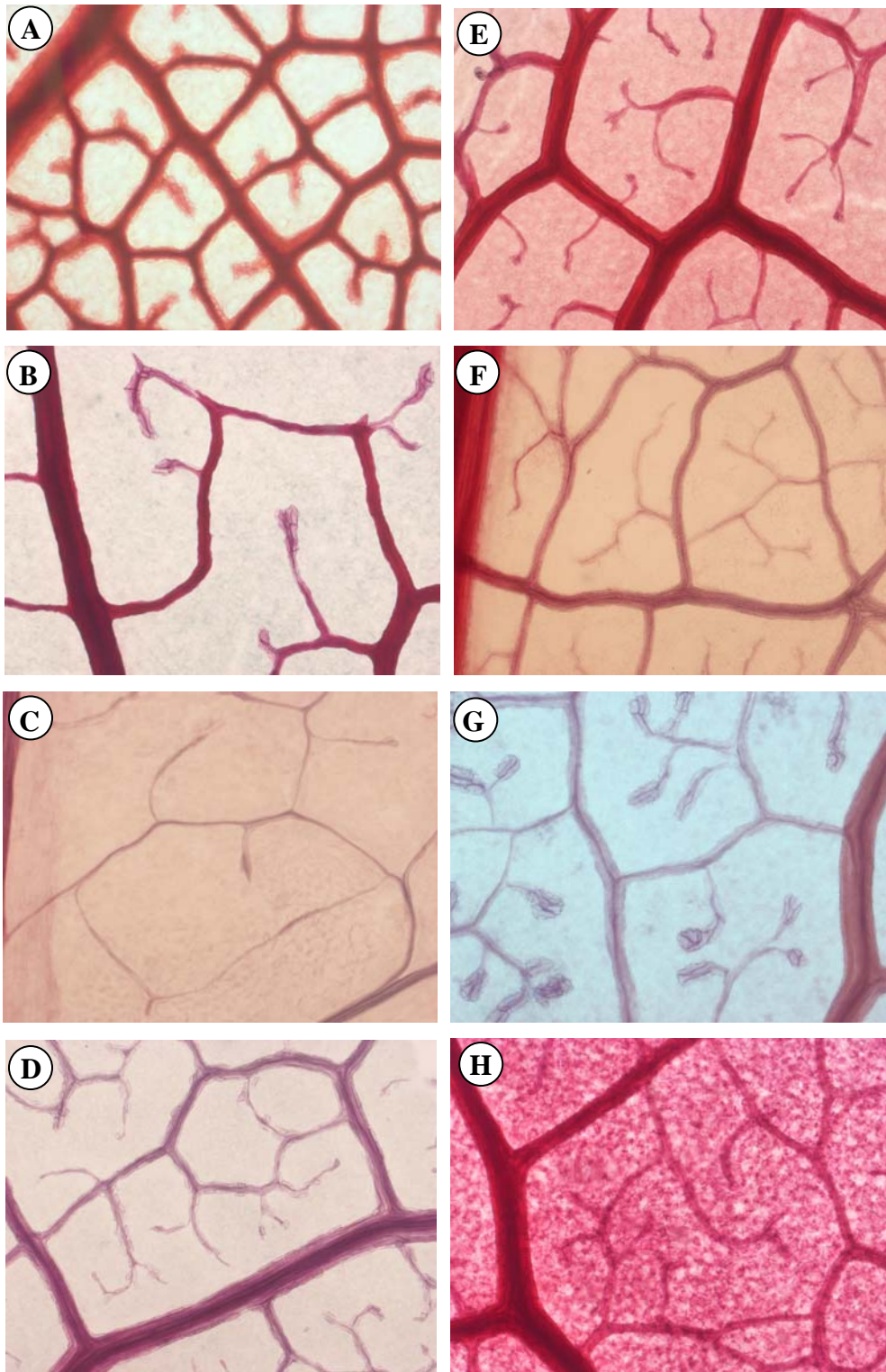
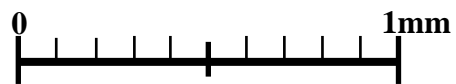


圖 21、楠溪地區杜鵑花科植物的葉脈絡與構造 A) 森氏杜鵑、B) 西施花、  
C) 紅毛杜鵑、D) 金毛杜鵑 E) 高山白珠樹、F) 台灣馬醉木、G) 南  
燭、H) 巒大越橘



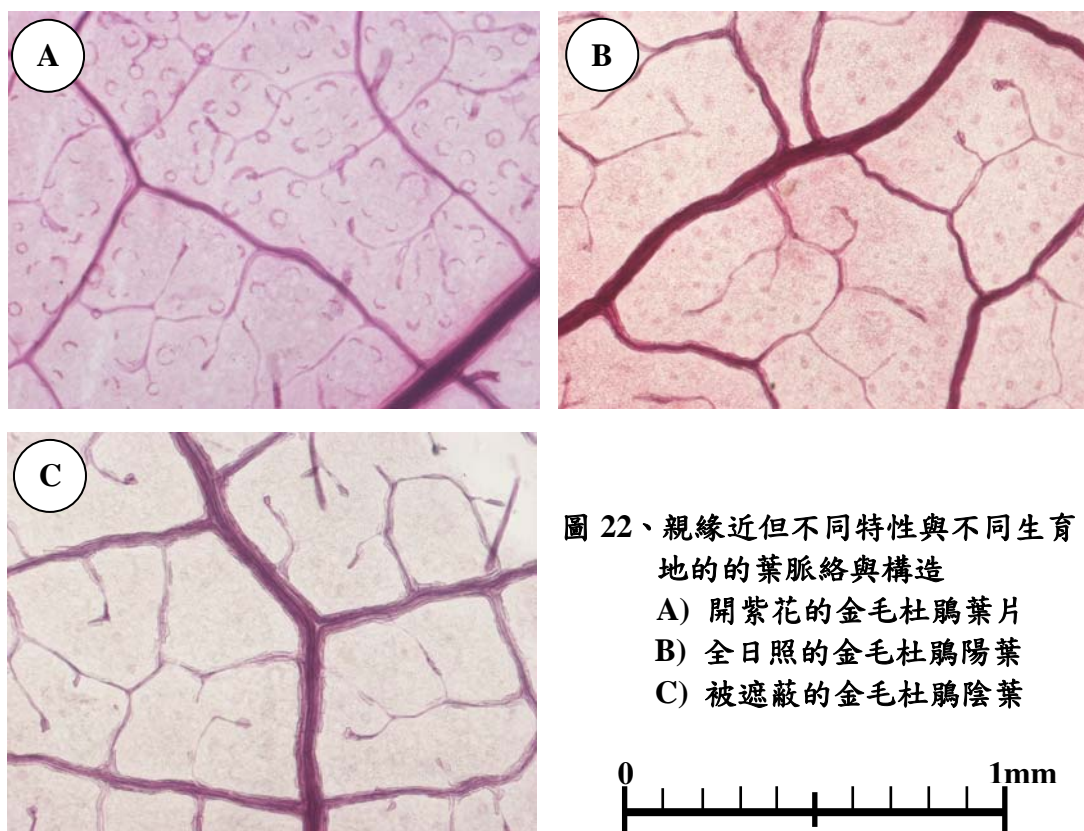


圖 22、親緣近但不同特性與不同生育地的的葉脈絡與構造

- A) 開紫花的金毛杜鵑葉片
- B) 全日照的金毛杜鵑陽葉
- C) 被遮蔽的金毛杜鵑陰葉

植物的形態不同會展現出不同的功能特徵，也顯示了植物依不同環境所表現的因應策略。針對各種植物在不同生育地與水分利用的關係，或依樹冠層次不同、森林高度不同、葉片壽命長短、葉片含水率差異、厚度增減、比葉面積Specific Leaf Area (SLA)計算...等，後續應擴大調查，參考選取不同種類、族群、植物型、枝條、部位，藉由取樣不同冠層高度之葉片，因照光強弱差異區分陰葉和陽葉，呈現出不同功能表現，且葉片壽命與比葉面積SLA可能呈現相關性，上層葉片的含水率及比葉面積可能會比下層葉片為低、但厚度較大...，顯示葉功能特徵比較的基礎資料建置，可供後續相關指標性的生態保育研究參考。

過去研究熱帶雨林中陰陽葉的水力結構的阻力差異，發現大多陽葉比陰

葉的阻力低 (Sacks and Frole, 2006)，雖然此次調查尚未可以深入做到主脈、木質部與縱行主脈木質部的阻力分析，但仍然可推測金毛杜鵑陰葉陽葉的功能特徵差異，主要原因可能是杜鵑花科的陽葉氣孔密度高、末脈尾端膨大，木質部圍繞的組織所造成的阻力低，為了適應不僅是乾冷的中高海拔氣候，可能還包括較強的紫外性照射。未來應持續整合葉物理性特徵、構造與功能，探索生物適應如何降低輸水的阻力，形成有利有效率的水分供給，因此提早建置葉功能特徵、生長功能特徵等特殊高山生態學的基礎生物資訊，不僅讓國家公園率先儲備高山島特殊的生育資料，也是符合全球潮流的重要環境資訊累積蒐集。



## 第五章 結論

1. 本調查共採集取樣杜鵑花科 (Ericaceae) 5屬9種242株植物，計1210份葉樣本，已包含玉山國家公園楠溪地區與塔塔加地區所有的杜鵑花科種類。海拔分布由1800至3900m，成果為首次呈現同種杜鵑不同生育環境、同株植物不同光照的陰陽葉、以及高海拔特殊植物適應的葉功能特徵。
2. 根據此次調查9種杜鵑的海拔分布與呈現的葉特性，楠溪地區和塔塔加地區的杜鵑花科植物的葉密度，相較於漸入高海拔區的玉山登山步道的取樣葉密度，呈現較低或偏低的數值。除了玉山杜鵑、高山白珠樹和金毛杜鵑之外，代表生長於高海拔區的杜鵑花科葉片呈現單位體積具較高的乾重，葉密度值約為其他地區的1.5~2倍。
3. 大部分杜鵑花屬的葉乾含量 (LDMA) 值在0.3-0.5之間，以森氏杜鵑的葉乾含量最高。僅高山白珠樹和巒大越橘葉片的LDMA值，隨著葉面積增加而增大。葉乾含量與葉厚度的關係顯示緩慢漸升的趨勢，其中園區內杜鵑花科植物的葉厚度以玉山杜鵑屬厚型，西施花、南燭和巒大越橘屬薄型。
4. 除了南燭，大部分比葉面積 (SLA) 與葉厚度呈現負成長關係。
5. 不論是葉密度、葉乾含量或比葉面積均不與生育地海拔高度有相關性，葉厚度雖隨著海拔高度有增厚趨勢，但未達明顯的統計上相關性。
6. 透明法製片呈現8種杜鵑中封閉式網格最小者為森氏杜鵑，最大者為紅毛杜鵑。森氏杜鵑的末脈普遍短粗，束鞘明顯，可能為C4光合作用型，束鞘明顯者尚含金毛杜鵑、高山白珠樹、台灣馬醉木等；束鞘不明顯者首推紅毛杜鵑，次為台灣馬醉木。
7. 比較第三、第四級脈及末脈的脈絡構造，末脈尾端膨大最明顯者首推南燭 (圖13G)，次為西施花 (圖13B)。也有末脈尾端無膨大特化或縮尖者例如森氏杜鵑和巒大越橘 (圖13A、H)，還有末脈尾端非膨大而是分叉者，例如南燭和高山白珠樹 (圖13E、G)。末脈構造都與水分輸導有密切關係，尚須進一步的微細構造測量，可檢測分析葉內脈絡的輸水阻力差

異，瞭解在適應不同生境時，葉功能調適所呈現的構造變化，並予以量化評估分析。

8. 此調查顯示葉功能特徵比較的基礎資料建置，選擇探索玉山國家公園特殊高山生境的基礎生物資訊，不僅率先儲備高山島特殊的生育資料，可供後續相關指標性的生態保育研究參考，也是符合全球潮流的葉功能特徵、生長功能特徵等重要環境資訊累積蒐集，因此建議玉山國家公園管理處未來宜擴大調查範圍，支持相關的生態資料建置。
9. 楠溪地區歷年受風災豪雨摧殘，楠梓仙溪林道極易受損，阻礙保育調查長期監測工作，建議玉山國家公園管理處或警察小隊，購置克服林道障礙的急難交通工具，可便捷急難救援或支援長期監測研究調查的永續工作。

## 參考文獻

1. 王相華、孫義方、簡慶德、潘富俊、郭紀凡、游孟雪、伍淑惠、古心蘭、鄭育斌、陳舜英、高瑞卿，2004。墾丁喀斯勒森林永久樣區之樹種組成及生育地類型。臺灣林業科學 19 (4): 323-335。
2. 王俊能，1995。南仁山亞熱帶雨林植物葉片水份狀態在不同生育地反應的研究 (The Leaf Water Status under Various Habitats of Nanjenshan Subtropical Rain Forest)。台灣大學植物學所碩士論文。
3. 全鴻德 (邦卡兒·海放南)，2007。塔塔加地區植物相調查與解說規劃。靜宜大學生態學系碩士論文。216 頁。
4. 宋國彰，1996。臺灣中部北東眼山溫帶常綠闊葉林樹種的組成及分布類型。國立臺灣大學植物學系碩士論文。72 頁。
5. 邱少婷，2000 蔓藤植物在森林生態系中之地位。「植物園資源及經營管理」(嚴新富編)，國立自然科學博物館印，pp.109-118。
6. 邱少婷、湯凱鈞，2005 玉山國家公園楠溪流域上游地區闊葉林永久樣區設置及調查計畫(二)，內政部營建署玉山國家公園管理處。99 頁。
7. 邱少婷、楊國禎、林笈克、許鈞雅，2005 楠梓仙溪流域中海拔地區常綠闊葉樹林與落葉林推移帶永久樣區設置及調查，行政院農委會林務局。94 頁。
8. 邱少婷、楊國禎、湯凱鈞、張又敏，2006 玉山國家公園楠溪流域上游永久樣區蔓藤生態之調查計畫，內政部營建署玉山國家公園管理處。76 頁。
9. 邱少婷、紀瑋婷、邱約翰，2007 玉山國家公園楠溪永久樣區植物生態調查計畫—闊葉林下之蔓藤植物社會，內政部營建署玉山國家公園管理處。52 頁。
10. 周盈杉，2004。南橫中之關暖溫帶闊葉林植群分析。國立台南師範學院自然科學教育學系碩士班碩士學位論文。99 頁。
11. 翁其羽，2009，臺灣中海拔楠梓仙溪上游森林動態樣區凋落葉動態與物候類型。靜宜大學生態所碩士論文。
12. 陳玉峰，1989。楠溪林道永久樣區植被調查報告(一)。內政部營建署玉

山國家公園管理處。

13. 陳玉峰，1995。臺灣植被誌（第一卷）：總論及植被帶概論。玉山社出版事業股份有限公司。
14. 陳振銘，2003。南臺灣南仁山低地雨林短期植物物候調查與樹冠葉片結構壽命和動態變化之研究。國立台灣大學植物學研究所碩士論文。
15. 楊國禎、陳玉峰、趙偉村、陳欣一、吳樂天、趙國容、呂政峰，2002。玉山國家公園楠梓仙溪流域植物資源調查研究。內政部營建署玉山國家公園管理處。
16. 楊國禎、陳欣一、吳樂天、黃江綸、王雅麗、張又敏，2003。玉山國家公園楠溪流域上游地區闊葉林永久樣區設置及調查計畫。內政部營建署玉山國家公園管理處。
17. 楊國禎、陳玉峰、鐘丁茂、陳欣一、林笈克、黃江綸、張又敏、蔡智豪、李根正、王豫煌，2004。玉山國家公園楠梓仙溪林道生態資源與經營管理之研究。內政部營建署玉山國家公園管理處。87 頁。
18. 楊國禎、謝長富、黃江綸、陳品潔，2005。楠溪流域中海拔地區常綠闊葉樹林與永久樣區設置及調查計畫。行政院農委會林務局嘉義林區管理處。
19. 楊國禎、林笈克、黃江綸、張又敏，2006。楠梓仙溪流域中海拔地區常綠闊葉樹林 8.37 公頃永久樣區設置及調查。行政院農委會林務局。174 頁。
20. 蔡淑華，1975。植物組織切片技術綱要。茂昌圖書有限公司。72 頁。
21. 劉崇瑞、蘇鴻傑，1983。森林植物生態學。臺灣商務印書館。
22. 劉靜榆、曾彥學，1999。玉山國家公園沙里仙溪集水區植群生態之研究。國家公園學報 9(1)：11-31。
23. 蘇夢淮，1993。南仁山亞熱帶雨林樹冠層葉片結構之研究（The Leaf Structure of the Canopy of Nanjenshan Subtropical Rain Forest）。台灣大學植物學所碩士論文。
24. 蘇鴻傑，1984。臺灣天然林氣候與植群型之研究（二）山地植群帶與溫度梯度之關係。中華林學季刊 17（4）：57-73。
25. 蘇鴻傑，1986。植群生態多變數分析法之研究 I.原始資料檔案之編製。中華林學季刊 19(4)：87-103。

26. 蘇鴻傑，1987。植群生態多變數分析法之研究 III.降趨對應分析法及相關分布序列法。中華林學季刊 20(3)：45-68。
27. 蘇鴻傑、曾彥學、劉靜榆，2000。玉山國家公園沙里仙溪集水區臺灣雲杉林之動態與族群結構。國家公園學報 10(1)：95-127。
28. 謝宗欣 2003. 玉山國家公園南橫中之關地區闊葉林永久樣區設置及調查計劃。內重部營建署玉山國家公園管理處。136 頁。
29. 謝宗欣 2004. 玉山國家公園南橫地區外來植物調查計劃。內重部營建署玉山國家公園管理處。55 頁。
30. 謝宗欣 2005. 玉山國家公園新中橫地區外來植物調查計劃。內重部營建署玉山國家公園管理處。43 頁。
31. 謝長富、蘇夢淮，1991。自然保育區生態基準資料庫之建立（五）。行政院農委會 79 年生態研究第 007 號。
32. Chiu, S. T., 1992. Water transport and xylem structure in *Lonicera*. Ph. D. dissertation, Michigan State University, East Lansing, Michigan.
33. Chiu, S. T. and Ewers, F. W., 1992. Xylem structure and water transport in a twiner, a scrambler and a shrub of *Lonicera* (Caprifoliaceae). *Trees (structure and function)* 6: 216-224.
34. Chiu, S. T. and Ewers, F. W., 1993. The effect of segment length on conductance measurement in *Lonicera frangrantissima*. *Journal of Experimental Botany* 44(258): 175-181.
35. Clark, D. A., and D. B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
36. Cornelissen, J.H.C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D.E. Gurvich, P.B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. Pausas, H. Poorter. 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380  
([http://www.igbp.kva.se/cgi-bin/php/sciencehistory.show.php?section\\_id=11&article\\_id=328](http://www.igbp.kva.se/cgi-bin/php/sciencehistory.show.php?section_id=11&article_id=328))

37. Darvell, B. W., P. K. D. Lee, T. D. B. Yuen, and P. W. Lucas. 1996. A portable fracture toughness tester for biological materials. *Measurement Science & Technology* 7:954-962.
38. Hill, M. O. 1979. DECORANA-AFORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ithaca, N. Y. Cornell University
39. Huang, T. C. (ed.) 1993. *Flora of Taiwan*, 2<sup>nd</sup>, Vol. 3. Editorial Committee of the Flora of Taiwan, Taiwan.
40. Huang, T. C. (ed.) 1996. *Flora of Taiwan*, 2<sup>nd</sup>, Vol. 2. Editorial Committee of the Flora of Taiwan, Taiwan.
41. Huang, T. C. (ed.) 1998. *Flora of Taiwan*, 2<sup>nd</sup>, Vol. 4. Editorial Committee of the Flora of Taiwan, Taiwan.
42. Huang, T. C. (ed.) 2000. *Flora of Taiwan*, 2<sup>nd</sup>, Vol. 5. Editorial Committee of the Flora of Taiwan, Taiwan.
43. Kraft, Nathan J. B., Renato Valencia, and David D. Ackerly. 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science* 322: 580-582
44. Lavorel, Sandra, Sandra Diaz, J. Hans C. Cornelissen, Eric Garnier, Sandy P. Harrison, Sue McIntyre, Juli G. Pausas Natalia Perez-Harguindeguy, Catherine Roumet, Carlos Urcelay. 2007. (Chapter 13) Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? *In: Canadell JG, Pataki D, Pitelka L (eds) (2007) Terrestrial Ecosystems in a Changing World. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. Pp.149-160.*
45. Louault, F., V.D. Pillar, J. Aufrere, E. Garnier and J.-F. Soussana, 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16: 151-160,
46. Sack, Lawren and Kristen Frolei. 2006. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology*, 87(2): 483–491
47. Santiago, L. S. and S. J. Wright. 2007. Leaf functional traits of tropical forest

- plants in relation to growth form. *Functional Ecology* 21 , 19–27
48. Violle, Cyrille, Marie-Laure Navas, Denis Vile, Elena Kazakou, Claire Fortunel, Irène Hummel and Eric Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
49. Yang, K. C., J. K. Lin, and Y. H. Wang. 2004. Permanent-plot study of the temperate evergreen broad-leaved forest in upstream region of Nantzushien Creek in central Taiwan. Pages 41 in symposium booklet of abstracts. Forests in flux: Findings from the forest dynamics plot network. Taiwan Forestry Research Institute, Taipei, Taiwan.

玉山國家公園杜鵑花科葉功能特徵先期調查計畫—以楠溪地區為例

## 附錄一、透明法(clearing)初期觀察比較葉內組織歸類

透明法初期觀察比較以各物種在氫氧化鈉侵蝕葉內組織分類為主，在處理玉山國家公園的杜鵑花科植物葉片前，已先做各種原生物種的先期準備測試，大致可分五型：極快型、一般型、極慢型、不透明型、易破碎型，如表 2。

表 2：透明法中氫氧化鈉侵蝕葉內組織歸類

類型	特性	色澤	代表物種(科別)
極快型	葉草質、薄紙質、嫩葉	極透明	小實女真、水麻
一般型	介於紙質和革質間	無特殊色澤	絕大多數皆為此類型
極慢型	硬革質、角質層厚	偏黃綠色	樟科、殼斗科
不透明型	肥厚	偏褐色	玉山紫金牛、大頭茶
易破碎型	葉草質、脈網格大	淺綠色	蓮草、海洲常山、華參

1. 極快型：此類型表氫氧化鈉侵蝕葉肉組織十分容易，歸類主要依據為浸泡氫氧化鈉 3-5 天內就完全透明的物種，推測其因為此類型物種葉草質或薄紙質，代表物種為：小實女真、尖葉楓嫩葉、水麻等。
2. 一般型：此類型表氫氧化鈉侵蝕葉肉組織介於極快型和極慢型中間，歸類主要依據為浸泡氫氧化鈉一週後到一個月透明的物種，絕大多數物種為此類型。
3. 極慢型：此類型表氫氧化鈉侵蝕葉肉組織十分困難，歸類主要依據為浸泡氫氧化鈉至少過了一個月葉肉組織還未侵蝕完全的物種，推測其因為此類型物種角質層較厚，氫氧化鈉難以侵蝕。另外此類型物種若表面有斑點，則侵蝕後大多仍具斑點，例如：瓊楠帶有黑色小斑點、大葉柯則是有綠色的較大斑點，代表物種為樟科、殼斗科植物。
4. 不透明型：歸類主要依據為浸泡氫氧化鈉一週後，葉片未透明但邊緣已經開始碎裂的物種，推測其因為此類型物種葉厚僅中脈明顯，二次代謝物殘留造成侵蝕葉肉組織後葉色澤呈現但紅褐色，代表物種為玉山紫金牛、大頭茶。
5. 易破碎型：此類型表氫氧化鈉侵蝕葉肉組織快慢差異大，歸類主要依據為 3-5 天內未透明就開始破碎的物種，推測其因為此類型物種葉為厚紙質、脈

網格大造成侵蝕速度快慢差異大，代表物種為通草、海州常山、華參。

所有樣本普遍從葉片邊緣往中心透明，同一個體，帶有主脈的葉片樣本透明速度也較帶有二、三、四級脈葉片慢；同種不同個體浸泡氫氧化鈉的時間也會有所差異。不同物種間因特性不同，而浸泡在氫氧化鈉時間長短不同。絕大多數物種為一般型，從葉片邊緣往中心透明，帶有主脈的葉片透明速度也較其它葉片慢，各物種透明程度的快慢不一，同種不同株也有時間上的差異。

楠溪或塔塔加地區的杜鵑花科植物，南燭、臺灣馬醉木、西施花、金毛杜鵑、紅毛杜鵑、巒大越橘等，在透明法中屬一般型，不同物種間，侵蝕葉肉細胞速度差異大，最快為紅毛杜鵑和金毛杜鵑約一週的時間，而西施花和巒大越橘需四週的時間。在鹼處理後紅毛杜鵑和西施花偏淡紅褐色，其餘偏淡綠色。而森氏杜鵑和玉山杜鵑等屬顏色暗褐，所需時間約或需超過四週。

藉由透明法技術操作過程，對經過鹼處理的材料所呈現的特性，可以輔助並加深對葉片的質地與功能特徵的鑑識，成為協助於葉內組織的歸類或功能特徵描述的重要準據。

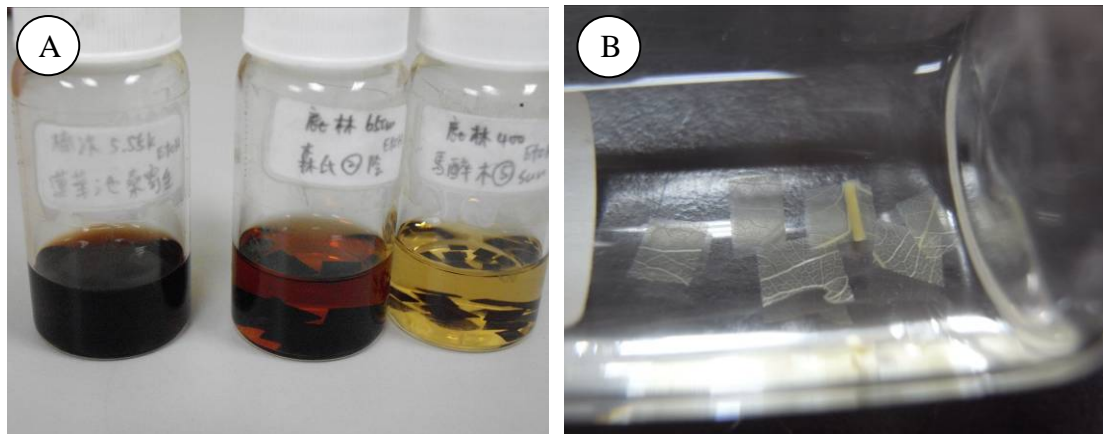


圖 23、透明法初期葉歸類。A) 氫氧化鈉侵蝕葉內組織使其透明； B) 已透明的帶染色的材料。

## 附錄二、杜鵑花科分類群與鑑識相關問題探討

### I. 玉山杜鵑與森氏杜鵑的差異如何？是否歸併？

玉山杜鵑與森氏杜鵑傳統的區分是依據葉片特徵，在台灣植物誌第一版中，依據葉片兩緣是否反捲，將反捲者鑑定為玉山杜鵑，而平展者為森氏杜鵑。但在台灣植物簡誌中，將森氏杜鵑歸併入玉山杜鵑，是否二種宜合併為一種？藉者調查玉山國家公園楠溪地區和塔塔加地區的葉功能特徵，特對所謂的平緩葉緣森氏杜鵑和反捲葉緣玉山杜鵑做進一步的葉特徵分析。

近年來雖有分子系統分類研究，但杜鵑花科的大部分類群仍尚未探索到適合的序列片段，可將所有種類做二分法的明顯區隔，因此傳統的形態區分仍是最佳的鑑定準則。除了葉片兩緣特徵，先將本計畫調查的葉特徵結果做統計分群，其中測量最大葉片的長寬關係（圖 24），顯示玉山杜鵑屬小葉類型為多，而森氏杜鵑屬較大葉片型（圖 25A、D）。

玉山杜鵑成熟葉上表面明顯披毛（圖 25B），為腺狀毛及白色軟毛參雜，葉背中肋披白色軟毛及腺狀毛（圖 25C），葉片革質，枝條葉片長度最大值範圍為 5.6~3.5 公分，葉柄多白色軟毛及腺狀毛。

森氏杜鵑成熟葉片上表面光滑無毛（圖 25E），幼葉偶有披棕色軟毛，葉背中肋披密棕色軟毛（圖 25F），葉片革質，枝條葉片長度最大值範圍為 6.2~10.3 公分，葉型呈長橢圓形，葉柄偶有披棕色軟毛。

總結：森氏杜鵑成熟葉上表皮無毛，葉背中肋無毛至有毛，軟毛呈紅棕色；玉山杜鵑成熟葉上表皮有毛，葉背中肋有毛，幾乎以濃密白色軟毛最多。雖然目前玉山杜鵑與森氏杜鵑的特徵大多屬於連續變化，分布區域重疊，但已有分歧式的區隔趨勢，本計畫的結果推測玉山杜鵑和森氏杜鵑應該是傾向中間型越趨減少，或是區分為兩個變種，可能較貼切其族群目前自然的演變。

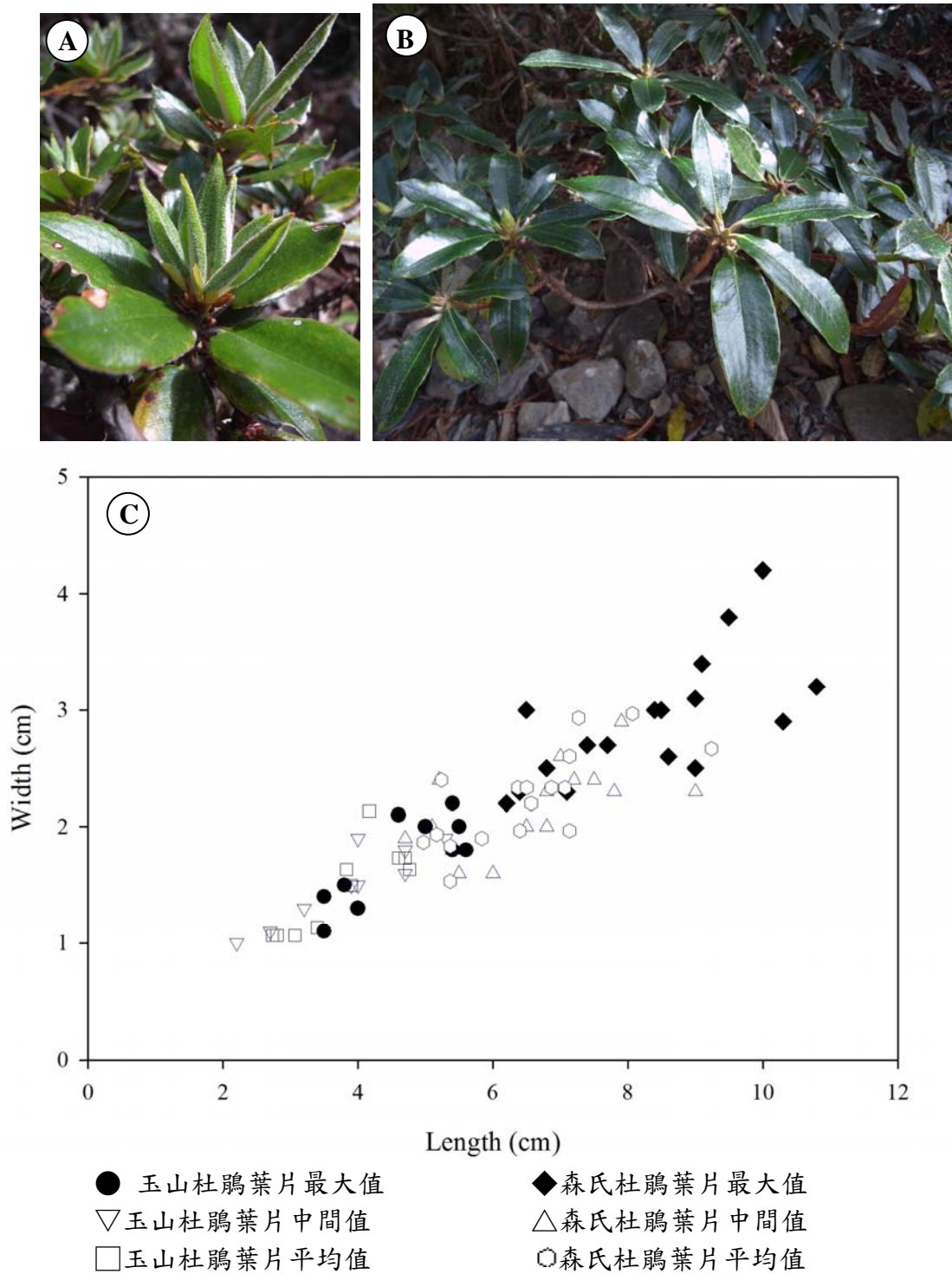


圖 24、玉山杜鵑(A)和森氏杜鵑(B)葉片的長寬關係(C)

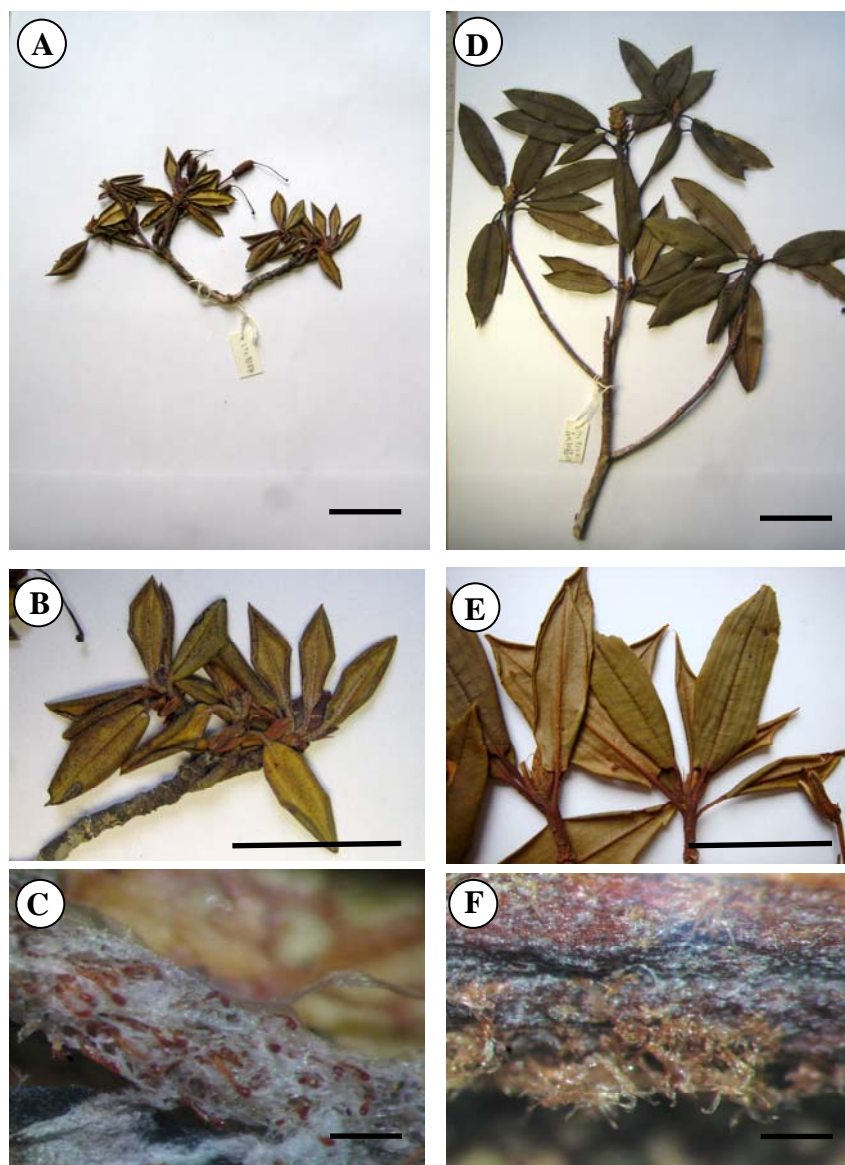


圖 25、玉山杜鵑及森氏杜鵑的蠟葉標本、葉片及中肋上的軟毛。A) 玉山杜鵑蠟葉標本、B) 玉山杜鵑葉片下表面有披毛、C) 玉山杜鵑中肋披白色軟毛及現狀毛參雜、D) 森氏杜鵑蠟葉標本、E) 森氏杜鵑葉片無毛偶有披棕色軟毛、F) 森氏杜鵑葉下表面中肋披棕色軟毛。比例尺=5cm (ABDE)、1mm(CF)

## II. 南燭與越橘屬的幼葉與幼芽的差異如何？

目前的調查範圍有紀錄到南燭與越橘屬的巒大越橘，以下針對此二物種的葉及芽進行觀察比較：南燭葉形呈卵型，基部圓、鈍或近心形（圖 26A），葉下表面脈上披毛；巒大越橘葉形呈披針至長橢圓披針形，先端漸尖至近尾狀，兩面光滑無毛（圖 26C），兩葉形相比較，南燭較大且寬圓，而巒大越橘則是屬狹長形。兩種類的芽，南燭芽大而明顯，長錐形，外層有亮滑、寬大的芽鱗包覆（圖 26B），多呈綠色，偶有呈紅色的芽，質地柔軟；巒大越橘的芽則很小，短胖錐形，有芽鱗片包覆，呈暗紅色（圖 26D），兩者容易區別。

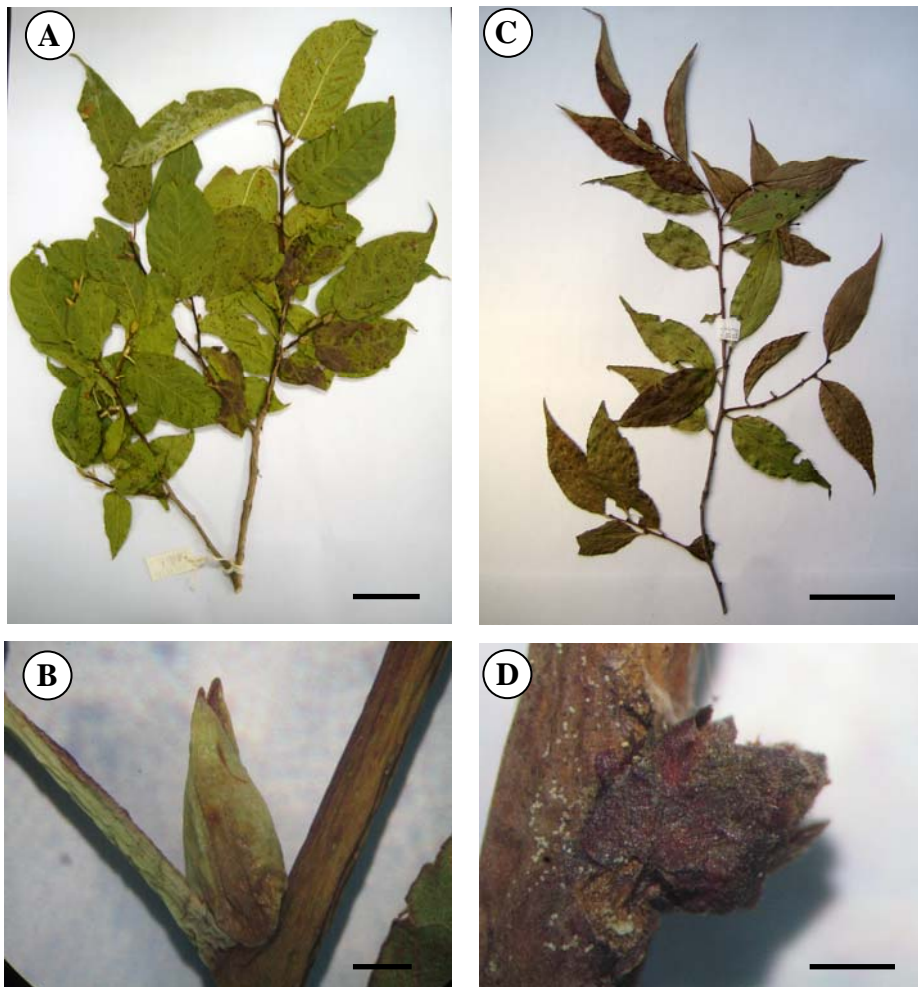


圖 26、南燭與巒大越橘蠟葉標本及芽。A) 南燭蠟葉標本、B) 南燭嫩芽、C) 巒大越橘蠟葉標本、D) 巒大越橘芽。比例尺=5cm (AC)、2mm(BD)

## 附錄三、期末報告審查意見答覆

期末報告審查意見	回覆
一、玉山杜鵑與森氏杜鵑傳統的區分是依據葉片特徵，本計畫的結果是否支持其區分；或是二種宜合併為一種，此與解說有關可詳加探討。	依審查意見辦理，增加附錄二加以探討。
二、南燭與越橘幼葉與幼芽的差異如何？	依審查意見辦理，增加附錄二加以探討。
三、在資料分析方面可加入海拔高度、生育地及生活型對葉片功能性狀之影響，如此可能可以看出不同環境條件對葉片功能性狀之影響。	依審查意見辦理。
四、本案調查範圍延伸至玉山主峰，請補充主峰的環境資料。	依審查意見辦理。
五、玉山杜鵑與森氏杜鵑的區別，建議管理處未來可再加強此題材的研究。	依審查意見辦理，會盡力爭取此題材的研究。
六、調查樣點是否有坡向資料？	調查樣點並無特別測量坡向，但因有衛星定位記錄，因此如有未來仍可重回原樣點測量。