

臺灣產蘆屬（莎草科）植物功能形質與土壤濕度梯度之間的關係：以鴛鴦湖為例

The relationship between functional traits of *Carex* (Cyperaceae) species and soil moisture gradient: a case study of Yuanyang Lake

劉冠廷^{1 2*}、陳子英²

Guan-Ting Liu^{1 2*}, Tze-Ying Chen²

¹ 行政院農業委員會林業試驗所植物園組 1006 臺北市南海路 53 號

² 國立宜蘭大學森林暨自然資源學系 260 宜蘭縣宜蘭市神農路一段 1 號

¹ Botanical Garden Division, Taiwan Forestry Research Institute, Taipei, Taiwan

² Department of Forestry and Natural Resources, National Ilan University.

* 通訊作者：carex1111@gmail.com

* Corresponding author: carex1111@gmail.com

摘要

物種與環境間具有交互的關係，物種為適應不同環境類型，衍生之功能形質與此有關，因此一般高歧異度之棲地具多樣性的種類與形態。故本研究以鴛鴦湖湖泊至森林下層之蘆屬植物作為研究對象，在鴛鴦湖地區以目標取樣法對蘆屬植物進行採樣，並量測環境因子，使用歸群分析及梯度分析對蘆屬植物的樣本進行

功能形質分群、環境與功能形質的關係探討。結果顯示鴛鴦湖地區的 6 種蘆薹屬植物各有不同的功能形質趨勢，適應鴛鴦湖多樣的棲地並形成土壤濕度梯度，且功能形質多樣性高，蘆薹屬植物的生長策略也隨濕度梯度變化形成功能形質梯度。另外，鴛鴦湖湖域周圍之單穗蘆，可能具有特殊的生長策略以適應鴛鴦湖的水位變化。

Abstract

There exists an interactive relationship between species and their environment in which different functional traits would evolve for species to adapt to different environments. This in turn results in a significant species and morphological diversity while an obvious environmental gradient exists. We investigated the relationship between functional traits of *Carex* (Cyperaceae) species and soil moisture gradient by conducting a case study at Yuanyang Lake. Target sampling method was used to collect understory samples of *Carex* species and environmental factors were measured at Yuanyang Lake. Cluster analysis of *Carex* species was conducted for grouping functional traits and gradient analysis was applied to explore the relationship between specific functional traits and environment variables. The result showed that six *Carex* taxa at Yuanyang Lake had different trends in functional trait and functional diversity. Each *Carex* taxon not only adapted to specific habitats by its functional traits and formed a soil moisture gradient, but also revealed an evident functional gradient along the soil moisture conditions. Furthermore, our research found *Carex capillacea* along the lakeshore had growth strategies to suit water level change.

關鍵詞：莎草、功能形質、土壤濕度梯度、分布序列分析、脈衝現象。

Key words: sedge, functional trait, soil moisture gradient, ordination analysis, flood plus

前言

蘆屬 (*Carex* L.) 為莎草科 (Cyperaceae) 植物，在被子植物中生育地多樣性最高，也是世界分布最廣泛屬之一，全世界超過 2,000 種 (廖 2014; Koyama *et al.* 2000)。臺灣目前紀錄蘆屬植物約 60 種，其中 12 種為特有種 (Endemic species)，僅 1 種為歸化種 (Koyama 1978; Koyama *et al.* 2000; 梁 2001; 許 2022; 許與鐘 2017)，在臺灣維管束植物中，也是種類最多的屬 (Hsieh 2002)。臺灣原生的蘆屬植物垂直分布廣泛，低海拔到高海拔皆可見，生育環境從海岸、岩屑地、山壁、森林底層、池沼濕地、至高山草生地 (Koyama *et al.* 2000)，擁有高度多樣的棲地。

物種與環境間的交互關係常反映在外部形態的形質上，因此高異質性的環境將有比較高的物種多樣性 (Linder 2005)，在植物社會尺度下，植物的功能群型組成在不同環境梯度下佔有不同的優勢度 (Siben *et al.* 2010)，依靠各自的功能形質去適應高異質性的棲地；同屬植物在異

質環境下可能擁有不同的功能形質，以適應環境梯度並有不同生態棲位 (Maurin *et al.* 2016)，其中蘆屬植物顯著受到生物與非生物因子的影響 (Naczi *et al.* 1998; Vellend *et al.* 2000b)，使種間對生育地偏好有明顯不同，隨著環境異質性的增加、環境梯度的改變，也同時會使蘆屬植物多樣性提升 (Vellend *et al.* 2000a)，而蘆屬植物分布多與濕度有關 (Uria-Diez *et al.* 2014)，大部分種類集中在濕度較高之區域，如湖泊濕地周邊 (郭 1975)。

經初步觀察與文獻參考，本研究提出鴛鴦湖蘆屬植物可能依靠不同功能形質，來適應濕度狀態之假說。因此我們將以蘆屬植物之功能形質去探討蘆屬植物分布與環境因子的關係，故本研究主要想探討：(1) 鴛鴦湖蘆屬植物之主要功能形質。(2) 蘆屬植物分布與鴛鴦湖微環境條件是否存在相關性。(3) 因應棲地環境差異，鴛鴦湖蘆屬植物如何以不同功能形質調節適應棲地條件。

材料與方法

一、研究樣區

研究樣區位鴛鴦湖自然保留區（圖 1），行政區屬新竹縣尖石鄉，同時是國有林大溪事業區第 89、90 與 91 林班，海拔高度約 1670 – 2450m，年均溫約為 13 °C，全年年雨量約 4,000mm，地形有濕地面積共 374ha，其中湖域 3.6ha，沼澤地 2.2ha，其餘面積則為山地，受到東北季風及颱風所帶來的雨水影響，全年水源充足，湖水自西南方缺口處流入塔克金溪，然後再匯入大漢溪。2022 年陳子英等人在鴛鴦湖的植群調查結果顯示，森林的植群型為臺灣扁柏（*Chamaecyparis obtusa* Siebold & Zucc. var. *formosana* (Hayata) Rehder）型、臺灣杜鵑（*Rhododendron formosanum* Hemsl.）—臺灣扁柏亞型、臺灣鐵杉（*Tsuga chinensis* (Franchet) Pritz. ex Diels var. *formosana* (Hayata) Li & Keng）—臺灣扁柏亞型、巒大杉（*Cunninghamia konishii* Hayata）—臺灣扁柏亞型與玉山箭竹（*Yushania niitakayamensis* (Hayata) Keng f.）—

臺灣扁柏亞型，主要為臺灣扁柏型植物社會，分布在中坡至稜線，伴生種有臺灣鐵杉、昆欄樹（*Trochodendron aralioides* Sieb. & Zucc.）、厚皮香（*Ternstroemia gymnanthera* (Wight & Arn.) Sprague）、白花八角（*Illicium anisatum* L.）、臺灣杜鵑、臺灣樹參（*Dendropanax dentiger* (Harms ex Diels) Merr.）、林下伴生種有深山野牡丹（*Barthea barthei* (Hance) Krass）、臺灣鵝掌柴（*Schefflera taiwaniana* (Nakai) Kanehira）、深紅茵芋（*Skimmia reevesiana* Fortune）等，在海拔 1700m 以上之稜線，則以臺灣鐵杉為優勢種，林下伴生優勢物種為玉山箭竹，物種組成單純；鴛鴦湖湖面狹長，東西向分布，湖域以高山芒（*Miscanthus sinensis* Andersson）型最為優勢種；另外有東亞黑三稜（*Sparganium fallax* Graebn.）、箭葉蓼（*Persicaria sagittata* (L.) H. Gross）、白穗刺子莞（*Rhynchospora alba* (L.) Vahl）、單穗薹（*Carex capillacea* Boott）等稀有植物。

二、研究方法

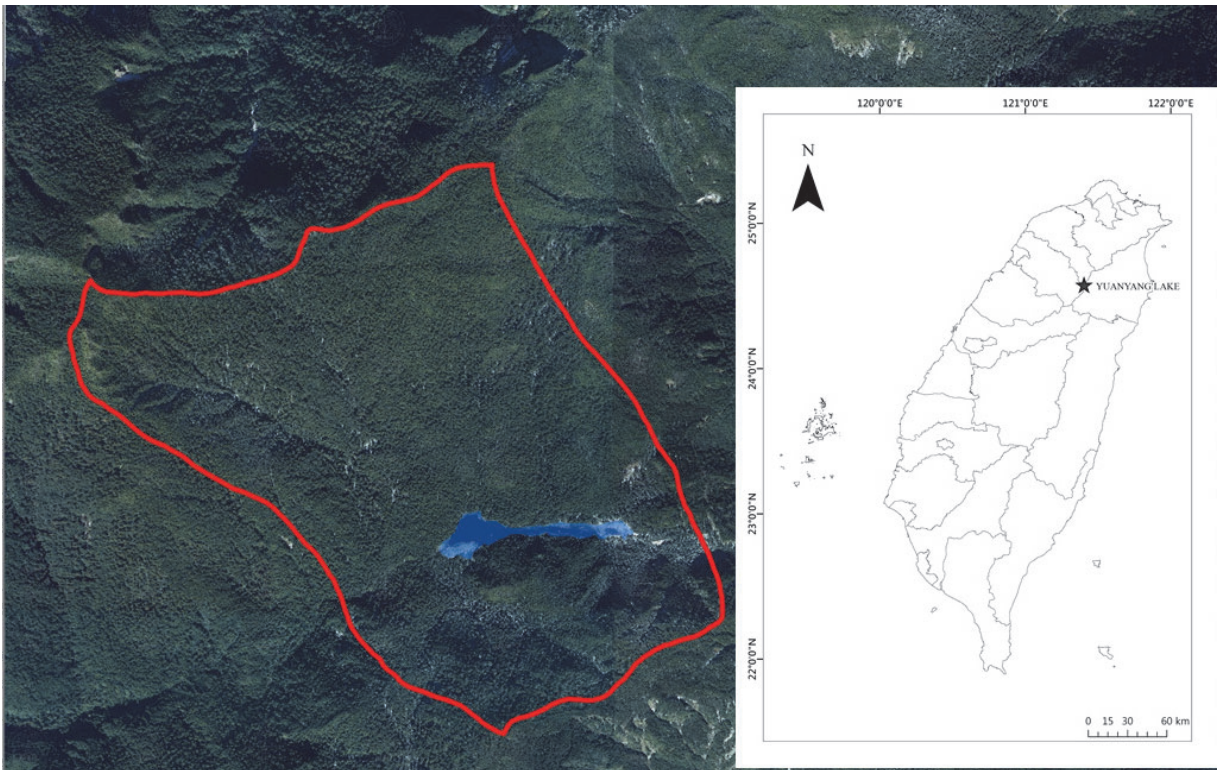


圖 1. 鴛鴦湖位置與範圍。

Fig 1. Location of study plot in Yuanyang Lake area.

本研究在鴛鴦湖地區對蕞屬植物進行目標取樣法，從湖泊至稜線進行採集，每個分類群至少五份個體，樣本個體參考數量分類學 (Numerical taxonomy) 原理 (徐 1994) 建立樣本編碼、性狀的選擇與性狀編碼，即每樣本代表一個運算分類單位 (Operation taxonomic unit, OTU)，依此建立物種與功能形質關係之表格。功能形質方面，每一樣本個體取 3 片葉片量測，並在樣區現場量測、紀錄每一樣本個體的生長環境因子。

環境因子量測 (參考 Vellend *et al.* 2000a; 蘇 1987; 蘇 1996)：(1) 海拔 (Elevation)：依據衛星定位取得海拔高程值。(2) 土壤濕度 (Soil moisture)：使用三合一土壤檢測儀對土壤濕度進行 1 – 10 級分級。(3) 樹冠開闊度 (Canopy openness)：使用單眼相機及魚眼鏡頭於離地面 1.3m 拍攝樹冠影像，使用 Gap Light Analyzer 軟體計算樹冠開闊度之百分比。(4) 岩石率 (Rock rate)：直接估測樣區內地表大於 30cm 以上之岩

石覆蓋百分比。(5) 含石率 (Stone rate)：直接估測樣區內地表小於 30cm 以上之岩石覆蓋百分比。

功能形質量測 (參考 Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013)：(1) 植物高度 (Plant height)：使用 30cm 直尺量測，從植物主要光合組織 (葉片) 頂端垂直地面之最短距離，以 m 作單位表示；一般依營養器官做量測，不包含花序等生殖器官；如生殖器官上有明顯的光合作用組織，可另外量測紀錄。(2) 葉片寬度 (Leaf width)：一個樣本挑選三片葉子，使用 HANLIN - 1052 游標卡尺進行量測後取其平均值，以 mm 作單位表示。(3) 葉片厚度 (Leaf thickness, Lth)：一個樣本挑選三片葉子，使用 TECLOCK SM - 112 厚度計進行量測後，計算出三片葉片共 12 個點位之平均值，以 mm 作單位表示。(4) 葉乾物質含量 (Leaf dry mass content, LDMC)：一個樣本挑選三片葉子，以電子秤測量新鮮重量，精確度最小至 0.0001g，得葉片新鮮重後，放入紙袋內並置於烘箱，溫度控制在 70°C 至少 72h，乾燥後放入電子

秤得葉片絕乾重，上述兩者相除得葉乾物質含量，並將三片葉子之數值平均；計算公式： $LDMC (mg g^{-1}) = \text{葉片絕乾重 (mg)} / \text{葉片新鮮重 (g)}$ 。

(5) 葉片面積 (Leaf area, LA)：一個樣本挑選三片葉子並去除葉鞘，使用掃描器掃描成 300dpi 相片，以 Image J 進行面積計算並平均得葉片面積 (mm^2)。(6) 比葉片面積 (Specific leaf area, SLA)：將第 5 項量測之葉片面積除第 4 項之葉片絕乾重，即可得比葉片面積；計算公式： $SLA (mm^2/mg) = \text{葉片面積 (mm}^2) / \text{葉片絕乾重 (mg)}$ 。(7) 生殖期 (Reproductive period)：植物之開花結果期，查詢標本與文獻統計具花、果之月份並總合月數。(8) 根莖 (Rhizome)：植株具根莖者，代表可以快速建立族群，並使族群規模增加；二態定性 (Two-state qualitative) 形質編碼紀錄 (0) 無 (1) 有。

三、分析方法

使用 Microsoft office excel 2019 進行資料彙整，建立功能形質與環境因子矩陣，移除明顯紀錄量測之錯誤資

料，轉存為 txt 檔案，使用 R x64 3.6.3 並根據 *vegan* 及 *cluster* 組件進行後續分析。

為了解各樣本可否依據功能形質分群，本研究使用歸群分析 (Cluster analysis) 對樣本進行分群，使用階層式 (Hierarchical) 的集結法 (Agglomerative method)，兩點間距離使用 Euclidean Distance) 計算完成矩陣，群集間距離使用彈性 β 法 (flexible-beta method) 進行分群，係數設定為 -0.25。

為了探討鴛鴦湖蘆屬各分類群與功能形質的關係和蘆屬植物之功能形質與環境的關係，本研究使用梯度分析 (Gradient analysis) 進行，蘆屬分類群與功能形質方面，以主成分分析 (Principal Component Analysis, PCA) (Legendre and Gallagher 2001) 進行，並將歸群分析之結果套疊至 PCA 結果上，比較蘆屬各分類群與功能形質的關係與樣本間是否有相似性；蘆屬功能形質與環境方面，以物種形質矩陣作為介量與環境資料矩陣進行冗餘分析 (Redundancy Analysis, RDA) (Legendre and Gallagher 2001)，環

境資料矩陣包含海拔、土壤濕度、樹冠開闊度、岩石率和含石率，再以前進選擇法 (Forward selection) 進行顯著環境因子篩選，最後將 PCA 與 RDA 結果皆繪製成雙序圖 (Bi-plot) 用於後續討論。

結果

一、鴛鴦湖地區蘆屬植物種類

本研究在鴛鴦湖地區蘆屬植物採集共 80 個樣本，分別量測 8 個功能形質與 5 個環境因子；經整理後，75 號樣本因人為記錄錯誤而移除，最後共有 79 個樣本，種類有紅鞘蘆 (*C. filicina* Nees)、抱鱗宿柱蘆 (*C. tristachya* Thunb. var. *pocilliformis* (Boott) Kük.)、鏡子蘆 (*C. phacota* Spreng.)、單穗蘆 (*C. capillacea* Boott)、川上氏蘆 (*C. alopecuroides* D.Don ex Tilloch & Taylor) 和束草 (*C. brunnea* Thunb.) 等六種蘆屬植物。經本研究觀察鴛鴦湖地區蘆屬植物分布現況，紅鞘蘆與抱鱗宿柱蘆生長在經干擾之森林或林緣，但在檜木林下亦有發現；鏡子蘆在湖邊、湖邊倒木、

泥沼、森林積水處皆有分布；單穗薑僅在湖邊可見；川上氏薑分布在經干擾之林緣，常大面積覆蓋生長；束草分布在多石礫的林下、山壁或有明顯干擾之步道邊，分布環境與其他種類相對較惡劣。

二、鴛鴦湖地區薑屬植物功能形質之關係

歸群分析結果（圖 2）顯示在相異性 7.5 的位置可將 6 種薑屬 79 個樣本分為 6 群。將歸群分析結果疊加至 PCA 結果（圖 3 左），薑屬植物樣本在 PCA 軸上可明顯分為 6 群，大部分樣本能依據不同功能形質分開，僅第

一群與第三群範圍有重疊，但兩群功能形質趨勢不同，第一群與葉片厚度、葉片面積、葉片寬度、植物高度有正相關，第三群與葉乾物質含量、生殖期有正相關；若根據薑屬種類（圖 3 右），薑屬植物各分類群也可依不同功能形質有所分群，僅第三群包含兩個薑屬物種，分別是抱鱗宿柱薑和束草，兩種薑屬植物在 PCA 軸上相當接近，顯示歸群分析結果與 PCA 結果相近，支持該兩種薑屬植物可能有相似的功能形質。

各群團關係中，第四群在 PCA 結果上與其他群距離最遠，與比葉片面

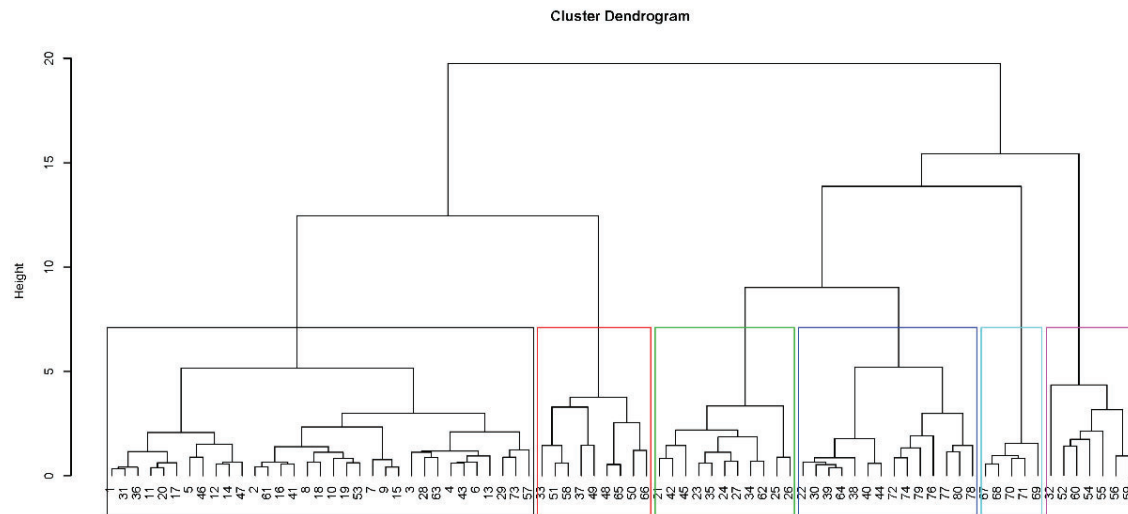


圖 2. 歸群分析結果。歸群分析結果顯示在歐基里德距離 7.5 的位置可將 6 種薑屬 79 個樣本分為 6 群。

Fig 2. Result of cluster analysis. Diagram shows 79 samples distinguished into six groups in ca. 7.5 Euclidean distances.

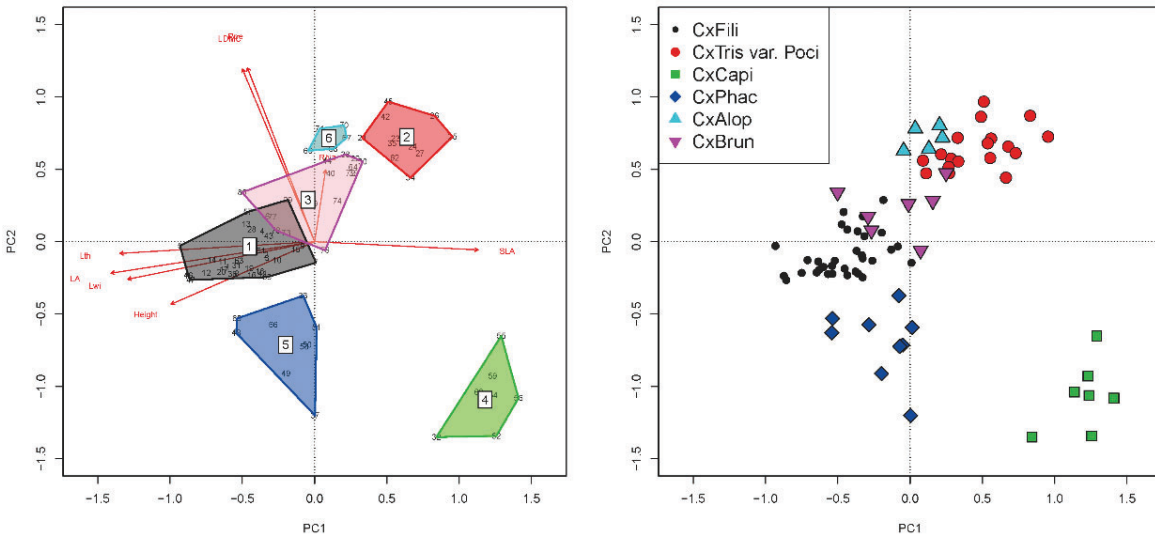


圖 3. 左圖是薹屬植物的功能形質進行主成分分析之結果，各群範圍依照歸群分析之結果劃分；右圖表示薹屬植物種類在軸上之位置。變量間的夾角指各個變量之間的相關性，其長度指變量對樣本的相對重要性與趨勢。第一、二軸解釋特徵變量有 63%。形質編碼縮寫解釋：植物高度 (Height)、葉片寬度 (Lwi)、葉片厚度 (Lth)、葉片乾燥物質含量 (LDMC)、葉片面積 (LA)、比葉片面積 (SLA)、生殖期 (Rpe)、走莖 (Rhiz)。物種名稱縮寫解釋：紅鞘薹 (CxFili)、抱鱗宿柱薹 (CxTris var. Poci)、單穗薹 (CxCapi)、鏡子薹 (CxPhac)、川上氏薹 (CxAlop)、束草 (CxBrun)。

Fig 3. Left bi-plot is a principal component analysis of functional traits of *Carex*, and each group was distinguished by cluster analysis. Right bi-plot is a principal component analysis showing position of *Carex* species at axes. The variables are indicated by vectors pointing in the direction of maximum variation. Long vectors indicate strong trends, and the angle between pairs of vectors approximates the correlation between the respective variables. First and second axes had 63% explained variation in total. Trait abbreviations: Height, Plant height; Lwi, Leaf width; Lth, Leaf thickness; LDMC, Leaf dry mass content; LA, Leaf area; SLA, Specific leaf area; Rpe, Reproductive period. Rhiz, rhizome. Species abbreviations: Cxfili, *Carex filicina*; CxTris var. Poci, *Carex tristachya* var. *pocilliformis*; CxCapi, *Carex capillacea*; Cxphac, *Carex phacota*; CxAlop, *Carex alopecuroides*; CxBrun, *Carex brunnea*.

積有明顯強烈趨勢，與生殖期、葉乾物質含量、葉片厚度、葉片面積、葉片寬度和植物高度皆為負趨勢，因此與其他群明顯不同；第二群雖然與比葉片面積和葉乾物質含量皆有相關，但歸群分析結果和 PCA 之樣本分布結果皆顯示本群與第三群、第六群較為相近；第一群與第五群都與葉片厚度、葉片面積、葉片寬度、植物高度有正相關，但第五群不似第一群有顯著之趨勢。

綜合上述，可大致將薑屬植物依據功能形質區分為三個功能群趨勢：

1. 比葉片面積，代表物種有單穗薑。
2. 葉乾物質含量和生殖期，代表物種有束草、川上氏薑與抱鱗宿柱薑。
3. 葉片厚度、葉片寬度、葉片面積與植物高度，代表物種有紅鞘薑與鏡子薑。

三、薑屬植物之功能形質與環境的關係

經前進選擇法篩選環境因子，僅剩土壤濕度 ($r^2 = 0.122$, $p = 0.001$)、海拔 ($r^2 = 0.167$, $p = 0.004$) 有非常顯著相關 (圖 4)。土壤濕度與比葉片面積有明顯正相關趨勢，與葉乾物質

含量、生殖期、走莖、葉片厚度等有負相關；海拔與葉片面積、葉片寬度、生殖期有正相關，僅植物高度有輕微的負相關，而本研究的海拔代表地形，即鴛鴦湖地區從湖邊至森林稜線，與海拔正相關表示物種生長環境多屬於在森林，與海拔負相關表示物種生長環境鄰近湖邊，故此處海拔並非真實海拔上的意義。

討論

第一群為紅鞘薑，功能形質方面，經觀察及採集的樣本葉片寬度、葉片厚度、葉面積與植物高度之平均顯示在鴛鴦湖薑屬植物中皆為最高者，PCA 結果與實際現況相符，另外本種與比葉片面積成負相關，但物種與環境分析結果方面，RDA 結果顯示本種主要功能形質是以葉片面積、葉寬為主，與比葉片面積沒有相關趨勢。紅鞘薑主要分布在鴛鴦湖湖邊至稜線的森林下層，在湖泊周邊及乾燥之區域僅有少量個體與 RDA 結果相符，但本研究之海拔趨勢僅能表示其分布可以遠離湖域生長，土壤濕度趨勢則

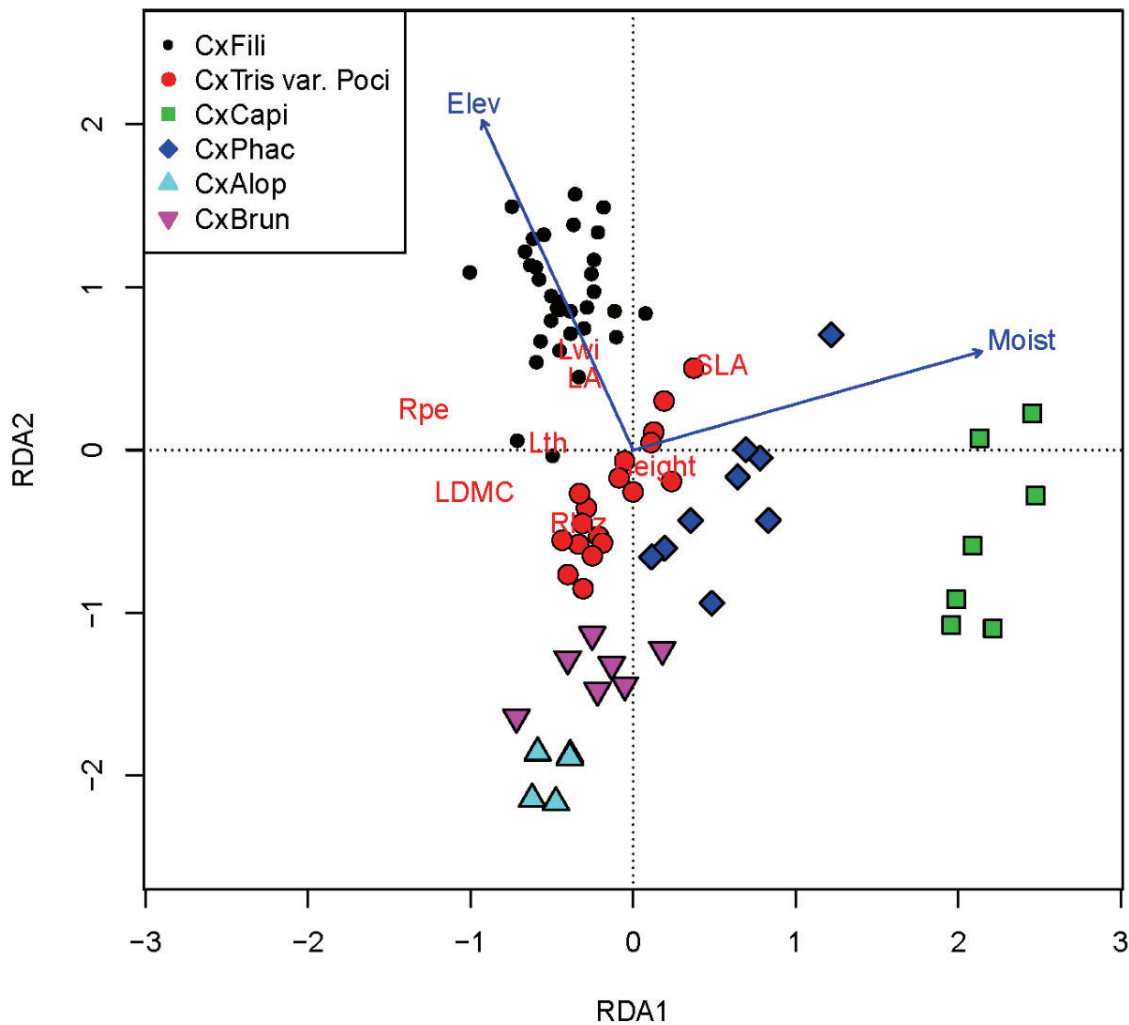


圖 4. 冗餘分析之結果，藍色為環境變量，紅色為功能形質。

形質編碼縮寫解釋：植物高度 (Height)、葉片寬度 (Lwi)、葉片厚度 (Lth)、葉片乾燥物質含量 (LDMC)、葉片面積 (LA)、比葉片面積 (SLA)、生殖期 (Rpe)、走莖 (Rhiz)。環境編碼縮寫解釋：海拔 (Elev)、土壤濕度 (Moist)、樹冠開闊度 (Open)、含石率 (Stone)、岩石率 (Rock)。物種名稱縮寫解釋：紅鞘薹 (CxFili)、抱鱗宿柱薹 (CxTris var. Poci)、單穗薹 (CxCapi)、鏡子薹 (CxPhac)、川上氏薹 (CxAlop)、束草 (CxBrun)。環境編碼縮寫解釋：海拔 (Elev)、土壤濕度 (Moist)。

Fig 4. Bi-plot of redundancy analysis, in which blue text is environmental variables and red text is functional traits. Trait abbreviations: Height, Plant height; Lwi, Leaf width; Lth, Leaf thickness; LDMC, Leaf dry mass cntect; LA, Leaf area; SLA, Specific leaf area; Rpe, Reproductive period. Rhiz, rhizome. Species abbreviations: Cxfili, *Carex filicina*; CxTris var. Poci, *Carex tristachya* var. *pocilliformis*; CxCapi, *Carex capillacea*; Cxphac, *Carex phacota*; CxAlop, *Carex alopecuroides*; CxBrun, *Carex brunnea*. Environmental abbreviations: Elev, elevation; Moist, soil moist.

顯示本種偏好之濕度梯度介於鴛鴦湖地區之薑屬種類的中間值，即潮濕的湖域周邊至森林乾燥地之間。根據 Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) 提出高的植物高度可避免遭其他草本掩蓋、葉片較厚的物種多具較高光合作用速率和葉片壽命、葉片寬度和葉片面積代表物種可生長環境溫度較低，但 RDA 結果顯示植物高度與環境沒有明顯相關趨勢，故推測紅鞘薑是利用厚的葉片增加光合作用效率使植株生長速度提高，也使葉片物理抗性增加減少能量消耗，加強在植物社會之競爭力，而葉片面積、葉片寬度正相關顯示本物種可生長海拔較其他種類高，有助於適存在不同類型的棲地。

第二群為抱鱗宿柱薑，根據觀察本種常與紅鞘薑在森林下層共域生長，但植株形態卻有明顯差異，PCA 結果也顯示兩種薑屬植物的功能形質趨勢明顯不同，本種植株低矮、葉片細小、且與葉片厚度呈負相關，功能形質皆與紅鞘薑不同；RDA 結果也顯示抱鱗宿柱薑偏好之環境些微與紅鞘薑不同。根據 Liu *et al.* (2009) 研究

紀錄抱鱗宿柱薑是火災後適存種，可在火災後 80 年仍然存在，吳等 (2014) 研究顯示薑屬植物會在火燒後使用土壤種子庫 (soil seed bank) 進行更新，根據以上文獻推論本種應屬演替前期物種，可再環境遭受破壞或干擾發生後，使用土壤種子庫之種實更新，而研究及標本記錄抱鱗宿柱薑有長達 8 個月的生殖期，此特性可能與利用土壤種子庫更新有關，表示有更長的時間可以產生較多種實，以利下次干擾後的更新；本種同時也與葉乾物質、比葉片面積成正相關，葉乾物質含量對物理危害抵抗性佳、延長葉片壽命已達到減少能量消耗，高的比葉片面積者則有較好的光合作用速率與植株生長率 (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013)。因此我們推測現存林下之抱鱗宿柱薑為殘留族群，在比葉片面積與葉乾物質含量間取得良好的平衡，使其能在森林遭到干擾後快速發芽生長並適應環境恢復之棲地，同時兼具植株生長速度、葉片強度與環境資源使用之調節，抱鱗宿柱薑的種子發芽之限制因子、環境因子需求與成熟植

株不同，也與文獻相符（*Uria-Diez et al. 2014*）；故本種的主要功能形質趨勢雖然與紅鞘蘆不同，但生態棲位卻十分相近。

第三群為束草，PCA 結果顯示本種與葉乾物質含量和生殖期有明顯正相關趨勢，與比葉片面積之相關性則無明顯趨勢，但在物種與環境分析結果方面，本種樣本多分布在 RDA 軸上之濕度梯度低點，表示在蘆屬植物中屬於偏好土壤濕度較乾燥的物種，並與比葉片面積呈現負相關，另外與葉乾物質含量有正相關與 PCA 結果相同。*Pérez-Harguindeguy et al. (2013)* 提出高的葉乾物質含量代表該物種葉片物理抗性高，即葉片會較為堅韌可以抵抗風、動物等侵害，束草的生長策略與 *Huang et al. (2018)* 相似，使用少部分資源來產生高質量的葉片，藉此在環境資源缺乏的情況下保存資源養分繼續生存，而根據 PCA 顯示束草與葉片寬度、葉片面積呈負相關趨勢，顯示同葉片面積下本種葉片較窄、較厚，這些特點也與 *Huang et al. (2018)* 的保守型資源利用植物的生

長策略相同，因此本種樣本在 PCA 軸上雖然很靠近紅鞘蘆，但仍可以被歸群分析結果依據功能形質明顯分開。

第四群為單穗蘆，根據觀察本種分布在鴛鴦湖邊坡、腐殖層堆積上、或乾季時生長在湖邊臺灣杜鵑貼近水面的側枝上，植株叢生狀，僅有一枚葉片存於基部，面積小且無氣孔，植株大部分看似葉片者為稈，外觀形態跟鴛鴦湖其他蘆屬植物差異甚大，功能形質較其它種類不同，PCA 結果也顯示鴛鴦湖地區的蘆屬植物中，僅本種與比葉片面積有強烈的顯著相關與其它葉部功能形質則皆呈負相關，RDA 結果方面顯示本種與土壤濕度有強烈趨勢，比葉片面積也與濕度梯度有正相關。鴛鴦湖具脈衝現象（*阮等 2008*），即短暫強降雨使水位快速高起又下降；由於湖面水位在短時間內快速地變化，使鄰近湖泊周圍邊坡植被受水位變化影響產生水伐，一般苗木難以適應這種巨大的擾動與環境快速的變化致更新或生長困難，因此地被植物間競爭力道相對薄弱。根據文獻紀錄單穗蘆生殖期集中 4、5 月（*廖*

2014)，在鴛鴦湖薑屬植物中有最短的生殖期，Boedeltje *et al.* (2004) 顯示脈衝現象區域的薑屬植物生殖月份也較其他物種早，根據過往研究鴛鴦湖水位在春天最低也最為穩定，六月進入夏季有颱風夾帶大量雨水、冬季有東北季風造成湖水擾動頻繁、變化大且平均水位較高，可以推測本種依高的比葉片面積在鴛鴦湖水位尚未劇烈變化前快速生長結實（Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013），並利用脈衝現象傳播種子或繁殖體（Boedeltje *et al.* 2004）和水位變化產生之水伐取得生長空間（Bill *et al.* 1999），而高的比葉片面積和低的葉乾物質含量的生長策略與快速生長的陽性樹種相同（Huang *et al.* 2018）。

第五群為鏡子薑，PCA 結果顯示本種功能形質上與紅鞘薑類似，與葉片面積、葉片寬度、植物高度、葉片厚度有正相關，與生殖期、葉乾物質含量呈負相關；環境與功能形質方面，RDA 結果卻顯示本種與葉片寬度、葉片面積呈負相關，而植物高度與海拔、土壤濕度無明顯相關趨勢。鏡子薑根

據過往紀錄及觀察，多生長在水陸交界帶，例如湖邊、森林濕地或季節性濕地，因此 RDA 結果會偏向土壤濕度較高的區域，但 RDA 的功能形質趨勢與 PCA 結果不同，推測可能受同為喜好潮濕土壤之單穗薑葉片形態影響，導致本種生長環境雖然與濕度有正相關，但 PCA 功能形質結果較偏向紅鞘薑，或介於紅鞘薑與單穗薑之間。綜合實際觀察、PCA 與 RDA 結果推測鏡子薑屬溼地至森林演替間過度的物種，有高葉片寬度、葉片面積可以適應低溫環境（Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013），與短的生殖期跟低的葉乾物質含量可以快速地達到成熟植株產生種實，以適應季節性濕地的不定期干擾（Huang *et al.* 2018；Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013），另外根據觀察，本種在水淹季節時，會提升植株高度避免葉片浸泡於水下，單歲薑則無此生長策略，因此 PCA 結果才會顯示本種與植株高度較有正相關。此外，本研究發現鴛鴦湖薑屬植物中，僅鏡子薑的葉片背面及果囊有較明顯的蓮花效應（Lotus effect），使葉片

具良好的疏水性，果囊則能藉此漂浮於水面上，Bill *et al.* (1999) 顯示種子在水面之浮力對森林溼地的植物傳播相當重要，而本種分布在湖邊、森林積水處及季節濕地與水位及水流有關 (Boedeltje *et al.* 2004)，依此適應濕地短暫的水位變化和達成種子傳播之目的。

第六群為川上氏蘆，在 PCA 結果上與第二、第三群相近，與葉乾物質含量、生殖期呈正相關，但本種是本研究蘆屬植物中唯一有走莖的類群，因此歸群分析結果可以明確區別，RDA 結果顯示本種樣本分布在土壤濕度低點，即偏好乾燥的環境，與生殖期、葉乾物質含量、葉片厚度、走莖有正相關，與比葉片面積呈負相關，RDA 結果與束草相似。分析結果皆顯示川上氏蘆的環境與生長策略都和束草類似，僅走莖異於束草，可推測本種除了依靠葉乾物質含量、葉片厚度等功能形質增加葉片強度 (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013)，也可依靠地下走莖無性繁殖，快速佔據空間，依此增加競爭力並適應多樣的棲地

(Chen *et al.* 2015)。但根據過往紀錄與筆者觀察，本種亦可生長在潮濕林緣，可能因本次研究採集樣本距離過於靠近導致環境棲地很相似，未來應再擴大取樣範圍以取得不同環境參數。

結論

綜合歸群分析、PCA 與 RDA 之結果，蘆屬植物對光環境需求沒有明顯差異，土壤濕度則有明顯梯度存在，不同蘆屬植物各自有不同葉片形態適應湖泊、林緣到森林形成之濕度梯度，分布在湖泊周圍濕度最高的蘆屬植物代表功能形質是比葉片面積和短的生殖期，較乾燥的林緣是葉乾物質含量和長的生殖期，森林則是葉片厚度、葉片寬度、葉片面積、先出葉和走莖，這些功能形質隨棲地反映不同種蘆屬植物的適應方式。此外，單穗蘆在臺灣已知僅分布鴛鴦湖湖泊區域周邊，本研究透過掃描式電子顯微鏡發現單穗蘆稈上方具氣孔、葉片則無，此特化現象也可能與其為適應環境的生長策略有關。

致謝

本研究感謝兩位委員的審查與建議；感謝國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所 David Zelený 助理教授與陳建帆學長在研究分析方面的協助與建議；感謝林奐宇與張智翔學長協助校稿。

參考文獻

- 吳博昕、蔡尚惠、邱清安、王偉、曾喜育、呂金誠。2014。惠蓀林場土壤種子庫組成。林業研究季刊 36 (2) : 85 – 100。
- 阮忠信、陳子英、毛俊傑、邱孟韋、陳廷綱。2008。南澳神秘湖自然保留區湖沼演替之脈衝穩定性理論探討。宜蘭大學生物資源學刊 4 (1) : 91 – 98。
- 徐克學。1994。數量分類學。科學出版社。中國北京。
- 梁慧舟。2001。台灣維管束植物簡誌第 5 卷。pp.68 – 81。行政院農業委員會。台北。
- 許天銓。2022。臺灣莎草植物誌六新增物種。台灣生物多樣性研究 24(2) : 17-37。
- 許天銓、鐘詩文。2017。龍氏薑（莎草科）：台灣第一種歸化之薑屬植物。台灣生物多樣性研究 19 (2) : 207 – 213。
- 郭長生。1975。台灣產薑屬植物（莎草科）之分佈。師大生物學報 10: 43 – 52。
- 廖俊奎。2014。台灣產薑屬（莎草科）植物之分類研究。國立中山大學生物科學系研究所博士論文。高雄市。
- 蘇鴻傑。1987。植群生態多變數分析法之研究 III 降趨對應分析及相關分布序列法。中華林學季刊 20 (3) : 45 – 68。
- 蘇鴻傑。1996。植群生態多變數分析法之研究 IV. 植群分類法及相關環境因子之分析。台灣省立博物館年刊 39: 249 – 268。
- Boedeltje, G., J. P. Bakker, A. T. Brinke, J. M. van Groenendael, M. Soesbergen. 2004. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation

- to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology* 92: 786 — 796.
- Bill, H C., P. Poschlod, and M. Reich. 1999. Experiments and observations on seed dispersal by running water in an Alpine floodplain. *Bulletin of the Geobotanical Institute* 65:13 — 28.
- Chen, X. S., Y. F. Li, Y. H. Xie, Z. M. Deng, X. Li, and Z. Y. Hou. 2015. Trade-off between allocation to reproductive ramets and rhizome buds in *Carex brevicuspis* populations along a small-scale elevational gradient. *Scientific Reports* 5: 12688.
- Hsieh C. F. 2002. Composition, Endemism and Phylogeographical Affinities of the Taiwan Flora. *Taiwania* 47(4): 298 — 310.
- Huang, Y., X. Zhang, R. Zang, S. Fu, X. Ai, L. Yao, Y. Ding, J. Huang, and X. Lu. 2018. Functional recovery of a subtropical evergreen-deciduous broadleaved mixed forest following clear cutting in central China. *Scientific Reports* 8: 16458.
- Koyama, T. 1978. *Carex* pp. 303 — 372. In: H. L. Li, T. S. Liu, T. C. Huang, T. Koyama, and C. E. DeVol (eds.). *Flora of Taiwan*, Vol. 5. Epoch Publishing, Taipei, Taiwan.
- Koyama, T., C. S. Kuoh, and W. C. Leong. 2000. *Carex*. pp. 194 — 237. In: Editorial Committee of *Flora of Taiwan* (eds.). *Flora of Taiwan* (2nd ed.) Vol. 5. Editorial Committee of the *Flora of Taiwan*, 2nd Edition, Taipei, Taiwan.
- Legendre, P. and E. D. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271 — 280.
- Linder, H. P. 2005. Evolution of diversity: the Cape flora. *Trends in Plant Science* 10(11): 536 — 541.
- Liu, B. F., G. J. Liu, and Z. C. Wang. 2009. Structure changes and succession dynamic of the natural second-

- ary forest after severe fire interference. *Journal of Forestry Research* 20(2) 123 – 130.
- Maurin, O., A. M. Muasya, P. Catalan, E. Z. Shongwe1, J. Viruel, P. Wilkin, and M. van der Bank. 2016. Diversification into novel habitats in the Africa clade of *Dioscorea* (Dioscoreaceae): erect habit and elephant’s foot tubers. *BMC Evolutionary Biology* 16: 238.
- Naczi, R., A. Reznicek, and B. Ford. 1998. Morphological, geographical, and ecological differentiation in the *Carex willdenowii* complex (Cyperaceae). *American Journal of Botany* 85(3): 434 – 447.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167 – 234.
- Siben, E. J. J., C. F. Morris, D. C. Kotze, and A. M. Muasya. 2010. Changes in plant form and function across altitudinal and wetness gradients in the wetlands of the Maloti-Drakensberg, South Africa. *Plant Ecology* 207(1): 107 – 119.
- Uria-Diez, J., A. Gazol, and R. Ibáñez. 2014. Drivers of a riparian forest specialist (*Carex remota*, Cyperaceae): It is not only a matter of soil moisture. *American Journal of Botany* 101 (8): 1286 – 1292.
- Vellend, M., M. J. Lechowicz, and M. J. Waterway. 2000a. Environmental

distribution of four *Carex* species (Cyperaceae) in an old-growth forest. *American Journal of Botany* 87(10): 1507 – 1516.

Vellend, M., M. J. Lechowicz, and M. J. Waterway. 2000b. Germination and establishment of forest sedges (*Carex*, Cyperaceae): tests for home-site advantage and effects of leaf litter. *American Journal of Botany* 87(10): 1517 – 152.