

紫芋蘭生育地干擾因子與生理特性之研究

Study of physiological characteristics and habitat disturbance of *Eulophia dentate*

賴佑翔¹、張麗慧²、李權裕²、劉瓊霏¹、廖天賜¹、陳忠義^{3*}、王經文^{2*}

Yu-Hsiang Lai¹, Li-Hui Chang², Chiu-an-Yu Li², Chiung-Pin Liu³, Tien-Szu Liao³, Chung-I Chen⁴, Ching-Wen Wang^{2*}

1 國立中興大學森林學系 402 台中市南區國光路 250 號

2 行政院農業委員特有生物研究保育中心 552 南投縣集集鎮民生東路 1 號

3 國立屏東科技大學 912 屏東縣內埔鄉老埤村學府路 1 號

1 Department of Forestry, National Chung Hsing University.No.145, Xingda Rd.,South Dist.,Taichung City 40227, Taiwan.

2 Endemic Species Research Institute. No.1, Minsheng E. Rd., Jiji Township, Nantou County 55244, Taiwan.

3 Department of Forestry, National Pingtung University of Science and Technology, Pingtung 912, Taiwan

*Corresponding author e-mail: rk.aee@msa.hinet.net; kilorsoul@gmail.com

* 通訊作者 e-mail: rk.aee@msa.hinet.net; kilorsoul@gmail.com

摘要

紫芋蘭 (*Eulophia dentate* Ames) 為臺灣特有種植物，僅分布於 3-4 個分布地，族群數量約 50-250 株，對其物候、生長環境及生態生理特性均不甚了解，其重要生育地苗栗縣卓蘭地區大峽谷因火燒及淹水等原因遭到破壞，導致族群銳減，列為嚴重瀕臨絕滅植物，亟需保育及研究。本研究調查紫芋蘭生育地植群結構，可知外來入侵種銀合歡 (*Leucaena leucocephala*) 及大花咸豐草 (*Bidens alba*) 的生長強勢，能覆蓋生育地，取代原生之紫芋蘭、臺灣白及 (*Bletilla formosana*) 和甜根子草 (*Saccharum spontaneum*)，可能會成為改變植群結構之重要因子。透過非破壞性之葉綠素螢光及氣體交換之量測，可知紫芋蘭為自營性生物，適合光度範圍為 1,200-1,500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，屬於偏陽性植物，對生育地環境的需求為適宜的開闊度，易受生長勢強之入侵植物遮蔽覆蓋而消失，且遇淹水逆境其假球莖及根系易腐爛，顯示紫芋蘭的脆弱性，研究之結果可供紫芋蘭復育工作之參考。

關鍵詞：生物氣候調查、葉綠素螢光、光保護、光抑制

Abstract

Eulophia dentata Ames is a native plant endemic to Taiwan. It is only found in three to four areas in the past 80 years, each with a population of 50-250 plants. The phenology, growth environment, and ecological and physiological characteristics of *E. dentata* are not well documented. The habitat in Grand Canyon in the Zhuolan area of Miaoli County was destroyed by fire and flood, resulting in a sharp decline in the ethnic groups. Conservation and research are urgently needed. In this study, we investigated the vegetation structure of *E. dentata* habitat. The invasive species *Leucaena leucocephala* and *Bidens alba* have been growing rampantly and showing superiority in the habitat. They are replacing the native *E. dentata*, *Bletilla formosana*, and *Saccharum spontaneum*, which might lead to change in the vegetation structure. Through the mea-

surement of non-destructive chlorophyll fluorescence and gas exchange, we found that *E. dentata* is a self-supporting organism, and its suitable luminosity range is 1,200-1,500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Therefore, it is prone to be covered by invasive plants with strong growth potential, and its pseudobulb and root system can easily rot under flooding, showing its fragility. The results of this study can be used for restoration of *E. dentata* in the future.

Key words: phenology investigation, chlorophyll fluorescence, photoprotection, photoinhibition

前言

蘭科 (Orchidaceae) 植物具有特殊的生物學特性，其生命週期劃分為五大部分，授粉、果實形成、種子傳播、發芽、植株成長階段 (Phillips et al., 2020)，對授粉者具有高度專一性，通常以擬交配 (pseudocopulation) 及使用化學性物質吸引單一授粉者 (Swarts & Dixon, 2009)、種子經長期演化，僅由胚細胞外之單層細胞所構成的種皮包覆，無胚乳、胚根及胚芽之分化，其生命週期早期皆須仰賴真菌行共生發芽 (symbiotic germination)，甚至於成株階段仍部分或完全依賴菌根菌提供養分 (Arditti & Ghani, 2000; Rasmussen, 2002; Smith & Read, 2010)。多樣

的特化，使蘭科植物廣泛分布於世界各大洲及不同棲地 (Djordjević & Tsiftsis, 2022)，自營性蘭科植物依其生長位置可分成地生蘭 (terrestrial orchids) 以及附生蘭 (epiphytic orchids)，包括岩生蘭 (lithophytic orchid) 兩大類，成為世界上物種多樣性最高的被子植物家族之一，目前被命名的蘭花已高達 870 屬，共 26,000 種 (WCSP, 2019)。

紫芋蘭為蘭科芋蘭屬植物，根據臺灣維管束植物誌第五卷 (2001) 敘述，為臺灣特有種，臺灣維管束植物紅皮書初評名錄 (2017) 所調查結果顯示，於台東及宜蘭一帶曾有發現紀錄，然而近 80 年來僅於宜蘭縣南澳地區和苗栗縣沙岸調查到族群，多生長

於河床開闊地區之草生地，屬全日照環境，砂質壤土，族群數量僅存 50-250 株，屬嚴重瀕臨絕滅 (Critically Endangered) 等級。雖經臺灣植物紅皮書編輯委員會因於臺灣宜蘭河口、苗栗縣大安溪及彰化河濱砂岸一帶曾發現紫芋蘭族群，進而於 2017 年更正為無危 (Least Concerned)。參考同為臺灣芋蘭屬的禾草芋蘭 (*E. graminea*)，兩者分布生育地相似，均位於臺灣低海拔草地或沙灘灌叢區域，禾草芋蘭為臺灣原生種，屬於接近受脅 (Near Threatened)，目前已成功建立瓶內無菌播種系統 (Chang et al., 2010)。反之，紫芋蘭重要生育地之一苗栗卓蘭大峽谷一帶因火災而導致族群大量減少，於 2021、2022 年進行野外調查時，全臺灣僅於苗栗縣卓蘭大峽谷發現零星個體宿存，且因該生育地逐漸淹水，至 2022 年 3 月止已無發現紫芋蘭植株，故極具保育必要性。

Harper (1981) 分析稀有物種的分布空間、時間與族群關聯性，其具有高度的空間依存性，於分布地區具有極高的豐富度，但僅狹隘的生存於部

分棲位，可能與其具備高度特化或是隔離有關，這些物種更容易受到滅絕危機，此情形與紫芋蘭相似，紫芋蘭狹隘分布於臺灣零星地帶，於族群逐漸減少情況下，了解其生育地情形則十分重要。為了解紫芋蘭生長特性，因此，一併加入紫芋蘭其生育地優勢種植物甜根子草 (*Saccharum spontaneum*)，及同為蘭科並廣泛分布全臺各海拔之臺灣白及 (*Bletilla formosana*) 進行探討，並假設紫芋蘭需要依托較大型的甜根子草來遮蔽光源。且紫芋蘭生育地鄰近人為開發頻繁地區，需加以長期監測或重視，倘否則有消失危機 (鐘詩文, 2008)。而 Phillips 等 (2020) 亦指出地生蘭的休眠特性導致族群估算不易，應進行長期監測掌握族群動向。

本團隊於植群 (Vegetation) 調查時發現該紫芋蘭重要生育地，有外來種入侵植物逐漸侵入，意即對當地經濟、環境及自然生態造成破壞的外來植物，如銀合歡 (*Leucaena leucocephala*) 及大花咸豐草 (*Bidens alba* var. *radiata*)，二者均被列為臺灣二十大危害

力最高的入侵植物之一 (蔣, 2003), 銀合歡早年係為了作為紙漿、飼料薪炭材使用, 自薩爾瓦多引進種植於恆春, 然而因其受到木蝨蟲害, 導致生產不佳, 而荒廢經營, 並且因為無妥善移除, 而快速入侵蔓延至臺灣全島各地 (呂 & 陳, 2002)。銀合歡造成當地原生樹種危害甚鉅的主因, 在於其生物特性造成強大的競爭壓力, 生長快速, 植株不足 1m 即可成熟繁殖, 結實量高, 以胸徑 8 cm 植株為例, 可在一季內生產達 1.8 萬顆種子, 可形成大面積純林, 亦可藉由萌蘖大量無性繁殖成林, 具固氮能力可耐貧瘠, 種皮具有休眠能力, 可以於土壤中形成大量種子庫, 全株具有含羞草素 (Mimosine), 藉由直接或間接方式將其釋放於土壤中, 會對於其它植物種子之發芽與幼苗生長有強烈的毒害作用, 以影響原生物種生長取得生長優勢 (Chou & Kou, 1986; Xuan et al., 2006)。其對植群帶來的危害包括影響本土植物社會的組成及結構、生物多樣性下降、生態系劣化、林地生產力的下降與養分水分循環的改變等 (Ra-

bitsch et al., 2016)。大花咸豐草, 為菊科鬼針草屬, 與許多外來入侵種一樣, 具有高速繁殖能力, 並且可藉由大量繁殖的瘦果, 瘦果具有倒鉤, 值得容易藉由動物快速傳播, 並且可藉由倒伏於地上快速形成不定根, 以無性繁殖方式擴張族群, 其迅速生長, 導致對於較低矮物種受到光、水和養分之競爭, 進而造成當地族群結構之改變 (蔣慕琰等, 2003)。

由植群調查及物候 (phenology) 調查, 掌握該物種的分布空間、時間與族群關聯性 (Harper, 1981), 進行蘭花保育時, 首重即是了解該區蘭花種群與鄰近生態因子關聯性, 包括該棲息地各項生育地特徵、授粉者及真菌等 (Ramsay & Dixon, 2003)。而光為植物生長的重要因子, 有助於植株生物量之累積及成長, 並且影響植物生長、存活、分布之重要生育地因子, 但當光度不足或太強時則會成為限制型因子 (Schreiber, 1997), 在現地植物日益稀少的情況下, 以葉綠素螢光 (chlorophyll fluorescence) 及光合作用測定, 二者均屬於非破壞性量測方式, 可於

不破壞植株及不干擾植株生長的前提下，快速測得植物體內葉綠素螢光反應，並反應葉綠素分子特性及植物所處的環境，可做為評估 PSII 電子傳遞鏈受損程度、光合系統效率指標之工具 (Hall & Rao, 1999)，用以了解植物對逆境、季節或日變化的反應，為一植物生態生理常使用的技術 (Verhoeven et al., 1999; Close et al., 2001; Bailey et al., 2004; Weng et al., 2005)。本研究希望藉生育地族群結構分析與生理量測，了解紫芋蘭生育的干擾因子與生態習性，為紫芋蘭未來的復育工作提供基礎資訊，以找出合適的對策。

材料與方法

(一) 試驗材料

紫芋蘭為蘭科芋蘭屬植物，為臺灣特有種；花葉不同時存在，葉線形 2 至 4 片，銳尖至漸尖，葉長 15-25 cm，葉寬 3-5 mm，並且呈現類似禾本科植物併攏向上生長方式；花莖細長且呈現直立生長，自假球莖上節間抽出，約 20-40 cm 高，屬於總狀花

序長度約 10-15 cm，花 10-20 朵，花鞘為紫色，具有披針型苞片，長 5-10 mm，花梗與子房長為 7-11 mm，花下垂生長並且帶有紫色花紋，萼片線狀且橢圓形，花瓣長 8-13 mm，花瓣寬 1.5-2.5 mm；果為蒴果，約 15-30 mm，幼果時綠色，成熟時逐漸膨大轉為褐色開裂，種子為白色；假球莖卵形，直徑約 2.5 cm，高 3 cm，4-5 節 (楊，2001)。

臺灣白及為蘭科白及屬，為多年生草本植物，為臺灣原生種，廣泛分布於中國西南部、日本琉球一帶，臺灣全島各海拔均有分布，喜好向陽山坡地，頁岩上或溪旁礫石；葉廣線型至帶形，寬 0.7-3 cm，長度可達 10-45 cm，葉片平展生長；全株高 20-60 cm，冬天莖葉枯萎；花序頂生，花莖纖細而細長，長 15-80 cm 長，花序軸呈之字型，總狀花序，花 2-6 朵，花冠粉白色至粉紅色，花苞片 1-1.3 cm 長，花期 6-8 月；蒴果，約 20-25 mm，外部具 6 條縱稜脊，為長橢圓形，果期 8-11 月。假球莖陀螺狀具環帶，常附生數個角錐狀小芽球 (楊，

2001)。

甜根子草為禾本科甘蔗屬，為多年生草本植物，為臺灣原生種，於全球熱帶、亞熱帶至暖溫帶，中國、印度、歐洲、緬甸、越南、馬來西亞、日本、澳洲等地均有分布，分布於臺灣各地及蘭嶼，多生長於低海拔溪畔砂石地或乾旱河床地；具發達地下莖，莖直立，稈高約 100~150 公分，披白粉，節上多密生白毛，鬚根。葉細線形，葉寬 0.4-0.8 cm，葉長 40-60 cm，葉緣鋸齒狀、鋒利，葉舌披毛；花序為圓錐花序，長 25 cm，花銀白或黃色，花期 7-11 月為穎果，長約 15 mm，褐色帶白色，果成熟後，被白毛傳播，果熟期於 8-11 月 (楊，2001)。

(二) 試驗樣區概述

物候調查及光合特性試驗地位於苗栗縣卓蘭地區大安溪大峽谷 (於民國 88 年 921 大地震所隆起河段) (24°17'32.2"N 120°49'57.7"E) (圖 1)，其近 10 年 (2012-2021) 的平均溫度為 22.45°C，年平均降雨量為 2,099 mm，年平均濕度為 85% (圖 2)。

(三) 試驗項目及方法

1. 紫芋蘭物候與植群調查

自 2020 年 1 月起至 2021 年固定前往苗栗縣卓蘭地區大安溪大峽谷一帶觀察成熟個體，以蘭花牌編號，加以記錄紫芋蘭之抽葉、花苞、開花、結果之週期變化。考量紫芋蘭稀有性及現地主要為草本之地被植物，於不影響現地植株生長情形之前提下採非破壞性調查，具可重複實施調查，利於長期監測之優點，於 2020 年 3 月間，至現場畫設 1×1 m 樣區 2 個，分別為生育地未淹水樣區 1 (6 重複)、生育地淹水樣區 2 (4 重複) 採定量進行植群調查，現場調查木本植物僅銀合歡，且胸徑 3-5 mm，因此不計算其株數密度，僅以草本方式計算重要值，即是以一種植物個體之地上部與地面垂直投影面積比例之百分比，並記錄物種之種類，因為現地為草本植物 (地被層)，因此計算各物種之相對優勢度 (relative dominance) 及相對頻度 (relative frequency)，加總成為重要值 (importance value, IV) (吳等，2013)。

相對優勢度 = (某種植物優勢度 /

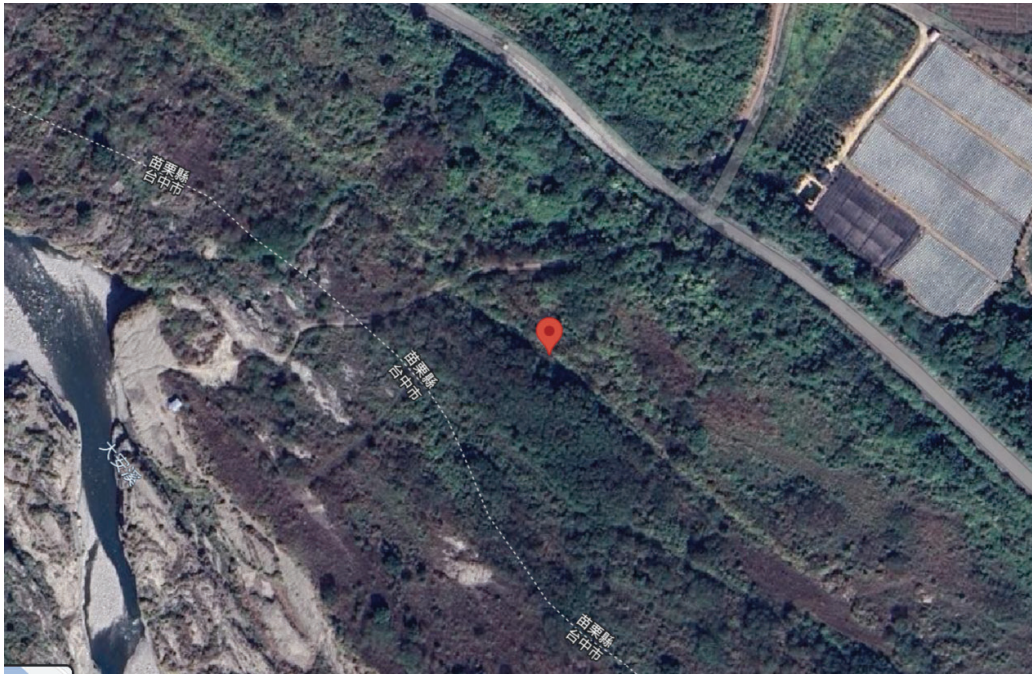


圖 1. 紫芋蘭 (*Eulophia dentata*) 於卓蘭重要生育地樣區位置圖 (國土測繪圖資服務雲, 2020)。
Fig. 1. The location map of an important habitat for *Eulophia dentata* in Zhuolan area. Scale bar = 50 m.

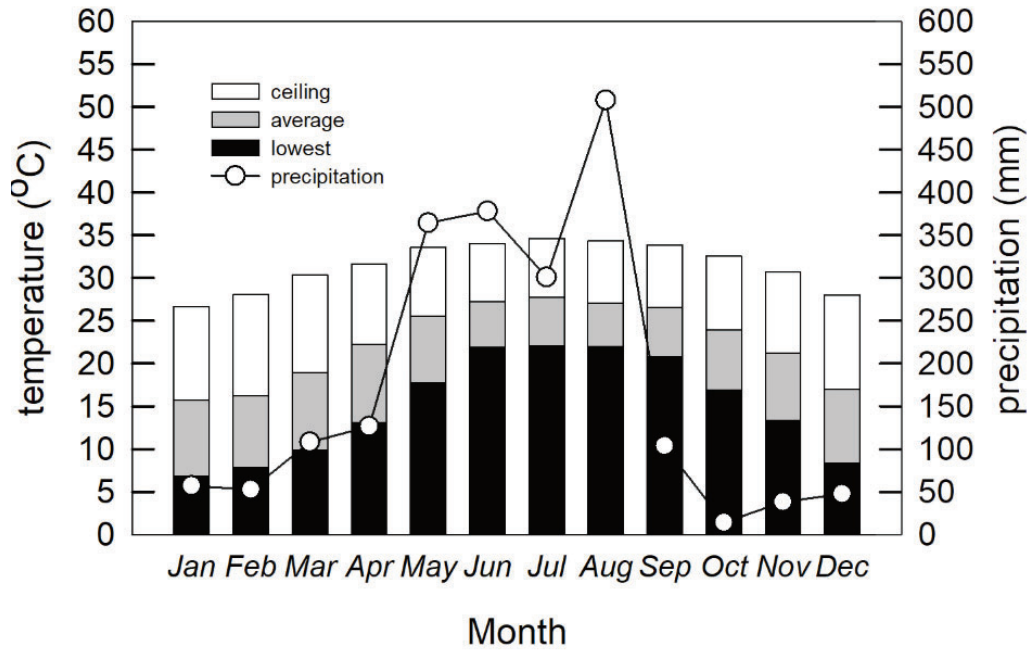


圖 2. 2012-2021 年苗栗縣卓蘭鎮平均氣溫 (average)、最高溫 (ceiling)、最低溫 (lowest)、及雨量 (precipitation) 圖。

Fig. 2. The average temperature (average), the highest temperature (ceiling), the lowest temperature (lowest), and the rainfall (precipitation) in Zhuolan Town, Miaoli County, from 2012 to 2021.

所有植物優勢度總和) $\times 100\%$

相對頻度 = (某種植物頻度 / 所有植物頻度總和) $\times 100\%$

IV = 相對頻度 + 相對優勢度 = 200

2. 光合特性試驗

本研究葉綠素螢光測定採用可攜式螢光分析儀 (MINI-PAM-II; Walz, Effeltrich, Germany)，藉由照射不同強度及時間光度，可快速且非破壞性的測量植物之各葉綠素螢光參數進行萃減分析，得到相關螢光參數，常應用於野外研究環境因子 (光、營養、溫度、棲地等) 對植株抗逆境或生理之影響，廣泛應用於許多生態生理領域 (Johnson & Ruban, 2011)。

於 2021 年 9 月間擇無雲晴天於苗栗縣卓蘭地區大安溪生育地，測定紫芋蘭、臺灣白及和甜根子草之健康植株，每種植物隨機選擇 8 株為 8 重複，進行測量，先將植物葉片以錫箔紙包住暗適應 30 min，由 0、35、90、120、175、260、400、600、900、1,200、1,700、2,100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 等共 12 種光度變化進行照射，每 5min 記

錄其 F_o 、 F_m 、 F_s 、 F_m' 及 F_o' 之螢光值，並計算下列葉綠素螢光參數 (王經文等，2020；Demmig-Adams et al., 1996; Johnson and Ruban, 2011)：

(1) PSII 最大光化學潛能 $F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m$

(2) 非光化學消散 $NPQ = (F_m/F_m') - 1$

(3) PSII 光量子效率 $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m$

(4) 電子傳遞速率 $ETR = \Phi_{PSII} \times 0.5 \times 0.84 \times PPFD$

(5) 光化學消散占所吸收光能比例 $P = (F_m' - F_s) / F_m'$

(6) 熱消散占所吸收光能比例 $D = 1 - F_v'/F_m' = (F_m' - F_o') / F_m'$

(7) 過剩能量占所吸收光能比例 $E = 1 - P - D$

(8) 光照下 PSII 實際之光化學效能 $F_v'/F_m' = (F_m' - F_o') / F_m'$

3. 光合作用參數之測定 (光合作用光反應曲線)

使用攜帶型光合作用測量系統 (LI-6400, LI-COR, USA)，搭配 6400-02B 葉室 (leaf chamber) 及人工紅藍

LED 光源，於野外測定植株蒸散率、淨光合作用速率、相對濕度與葉片氣孔導度等項目。

於 2021 年 10 月間擇無雲晴天於苗栗縣卓蘭地區大安溪現地測定紫芋蘭、臺灣白及和甜根子草之光合特性。先將儀器於測定前置於環境中穩定 20min，為不影響 CO₂ 濃度，進風管置放於離人約 5-8 m 空曠無風位置，儀器空氣流量設定為 500 μmol s⁻¹，葉片溫度及 CO₂ 濃度與周遭環境相同無需設定。各種類選擇 5 株進行測量為 5 重複，紫芋蘭及甜根子草於測定前以透氣膠帶黏貼 2-3 片，並記錄其於葉箱內面積，測得數據會較穩定。先將植物以光度 400 μmol photon m⁻² s⁻¹ 照射植株，待確定植株行光合作用後，光度由低自高，0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 μmol photon m⁻² s⁻¹ 共 15 種光度依序變化，各光度間隔時間約 7.5 min，於該光度之光合速率穩定後即換下一光度。單株苗木測定期間內所獲得光合速率最大值，定為最大光合作用速率 (A_{max})；光度

0-50 μmol photon m⁻² s⁻¹ 所測得之光合速率對光反應曲線做迴歸分析，迴歸式計算出光度於 0 μmol photon m⁻² s⁻¹ 的 CO₂ 釋出速率、光合速率為 0 μmol m⁻² s⁻¹ 的對應光度及直線斜率，分別為暗呼吸率 (R_d)、光補償點 (LCP) 及光量子效率 (Qy) (郭 & 賴，2007)。

4. 統計分析

以套裝軟體 PASW Statistics 18 與 SigmaPlot 10.0 進行線性及二次迴歸分析與繪圖。光量、氣體交換與葉綠素參數間以線性和 Tukey's HSD 進行相關性分析。

結果

(一) 紫芋蘭物候觀察及植群調查結果

1. 紫芋蘭物候觀察

於 2020 年 3 月至 2022 年 3 月進行物候觀察，結果如 (表 1)，紫芋蘭為多年生地生蘭，於 2 月初陸續從假球莖抽出花軸 (表 1)，花軸呈紫色 (圖 3A)，花軸抽高至 20-50 cm，多會向外生長至不受甜根子草之遮蔭高度，花數量多為 4-13 朵，為總

表 1. 苗栗縣卓蘭鎮大峽谷地區 2020-2021 年紫芋蘭 (*Eulophia dentata*) 物候調查
 Table 1. Phenological survey of *Eulophia dentata* in the Grand Canyon area of
 Zhuolan Town, Miaoli County, in 2020-2021

Month	Vegetative Growth			Flower		Pod set		
	New shoot initiation	Developing/ Full leaves	Senescence initiation /Yellowing leaves	Initiation	Full blooming	Pod initiation	Pod maturation	Seed dispersal
Jan								
Feb				V	V	V		
Mar				V	V	V	V	
Apr					V	V	V	V
May							V	V
Jun	V*	V						
July		V						
Aug		V						
Sep		V						
Oct			V					
Nov			V					
Dec			V					

* V 代表紫芋蘭在不同時期出現的情況。

* V stands for the appearances of *E. dentata* in various time periods.

狀花序，由下向上開放 (圖 3C)，花於 2-4 月均生長成成花 (表 1)，完全開放，約授粉 2 周後，逐漸形成蒴果 (圖 4A)，每株蒴果數量介於 4-10 個，蒴果發育期約 2-4 個月，授粉後的蒴果幼果為綠色，於 2 周內逐漸膨大 (圖 4B)，並逐漸轉為褐色後開裂 (圖 4C)，種子為白色。蒴果成熟開裂後，花莖逐漸乾枯萎縮倒伏，並由假球莖抽出新葉 (表 1，圖 5A、B)，於 5

月雨季開始後，6 月逐漸抽出幼葉，幼葉如筍狀，逐漸抽高，並展開葉為成株，葉片光滑，數量約 2-3 片為多 (圖 5C)。假球莖多自節間抽出新葉或花柱 (圖 6A)，其假球莖會自行分裂行無性繁殖 (圖 6B)，而受到長期淹水時，不僅土壤呈現厭氧發酵，紫芋蘭根莖亦有爛掉的情形 (圖 6C)，並於不久後假球莖腐爛整株死亡 (圖 6D)，對比該區氣候圖 2，可以發現



圖 3. 紫芋蘭 (*Eulophia dentata*) 物候調查。A. 紫芋蘭花芽、B. 紫芋蘭幼花及 C. 花。

Fig. 3. Phenological survey of *Eulophia dentata*. Flower bud (A), young flower, (B) and flower (C).



圖 4. 紫芋蘭 (*Eulophia dentata*) 物候調查。A. 幼果、B. 未成熟蒴果可採收及 C. 熟果。
Fig. 4. The phenological survey of *Eulophia dentata*. Young fruit (A), immature capsule for harvesting (B), and ripe fruit (C).

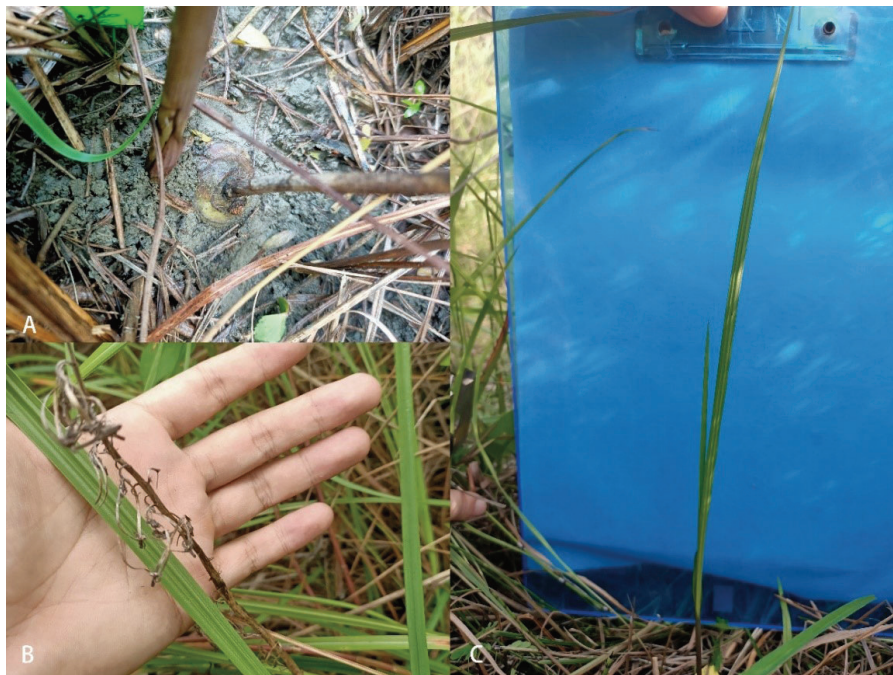


圖 5. 紫芋蘭 (*Eulophia dentata*) 物候調查。A. 紫芋蘭花柱及葉自假球莖節間生長、B. 乾枯花柱及 C. 葉。
Fig. 5. The phenological survey of *Eulophia dentata*. Style and leaves (A), dry style (B), and leaves (C).



圖6. 紫芋蘭(*Eulophia dentata*)假球莖。A. 健康假球莖、B. 假球莖分裂、C. 受淹水根部受損及D. 死亡。
Fig. 6. Pseudobulbs of *Eulophia dentata*. Healthy state (A), pseudobulbs split (B), waterlogged root damage (C), and death (D).

紫芋蘭約於4、5月降雨開始後逐漸抽出新葉，並於9月降雨結束後，10月底逐漸乾枯死亡，僅留假球莖宿存(表1)，淹水期間約為梅雨季節4月至9月間。

2. 植群調查及現地觀察

各樣區植物重要值如表2，表中可見於樣區1和2一共調查到11種植物，紫芋蘭僅出現於未淹水樣區，樣區1內主要優勢植物之重要值，為甜根子草(57.27)、臺灣白及(26.03)、銀合歡(25.58)、大花咸豐草(23.97)，紫

芋蘭僅占15.76，於淹水的樣區2內，優勢種植物為甜根子草(46.30)、銀合歡(30.42)、白背芒(25.64)、大花咸豐草(20.87)、臺灣白及(19.75)，樣區2內無紫芋蘭，兩個樣區中都可以發現入侵種植物銀合歡和大花咸豐草出現。

(二) 光合特性試驗

1. 變動光源之葉綠素螢光

以不同光度依序照射三種植物，其ETR變化如圖7A，三者植物之

表 2.各樣區植物重要值 (IV=200)

Table 2. Plant importance value of the species in each plot (IV=200).

plot species	1-1	1-2	1-3	1-4	1-5	1-6	2-1	2-2	2-3	2-4
紫芋蘭 (<i>Eulophia dentate</i>)	15.2 6	16.0 8	15.8 2	16.1 6	16.1 3	15.1 1	X*	X	X	X
甜根子草 (<i>Saccharum spontaneum</i>)	53.2 5	59.2 6	55.2 1	50.8 2	69.5 0	55.6 1	56.9 3	40.4 7	38.1 7	49.6 5
臺灣白及 (<i>Bletilla formosana</i>)	28.9 0	24.7 8	27.0 7	26.8 1	21.9 5	26.6 8	24.6 7	13.0 4	23.4 3	17.8 8
銀合歡 (<i>Leucaena leucocephala</i>)	31.3 9	17.1 5	22.1 3	36.9 6	11.9 0	33.9 4	13.0 4	47.6 6	22.1 3	38.8 5
大花咸豐草 (<i>Bidens alba</i>)	31.3 9	20.9 0	24.6 9	26.5 2	11.9 0	28.4 3	13.0 4	18.8 1	20.8 4	30.7 9
雞屎藤 (<i>Paederia foetida</i>)	17.5 3	21.7 8	25.7 9	23.6 8	21.9 5	17.0 4	11.0 2	10.6 2	8.70	8.70
牽牛花 (<i>Ipomoea nil</i>)	8.01	4.76	4.76	4.76	4.76	8.89	6.67	4.35	4.35	4.35
白背芒 (<i>Miscanthus sinensis</i>)	4.76	7.76	4.76	4.76	17.0 3	4.76	8.70	37.5 4	47.6 6	8.70
克菲亞草 (<i>Cuphea carthagenensis</i>)	2.38	8.38	2.38	2.38	2.38	2.38	8.70	14.4 6	8.70	28.0 5
木賊 (<i>Equisetum hyemale</i>)	7.14	19.1 4	17.3 7	7.14	22.4 8	7.14	15.6 7	8.70	21.6 8	8.70
鱗蓋鳳尾蕨 (<i>Pteris vittata</i>)	X	X	X	X	X	X	41.5 6	4.35	4.35	4.35
總和	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200

* X 代表樣區內未出現植株的情況。

* X represents the situation where no plants appear in the plot.

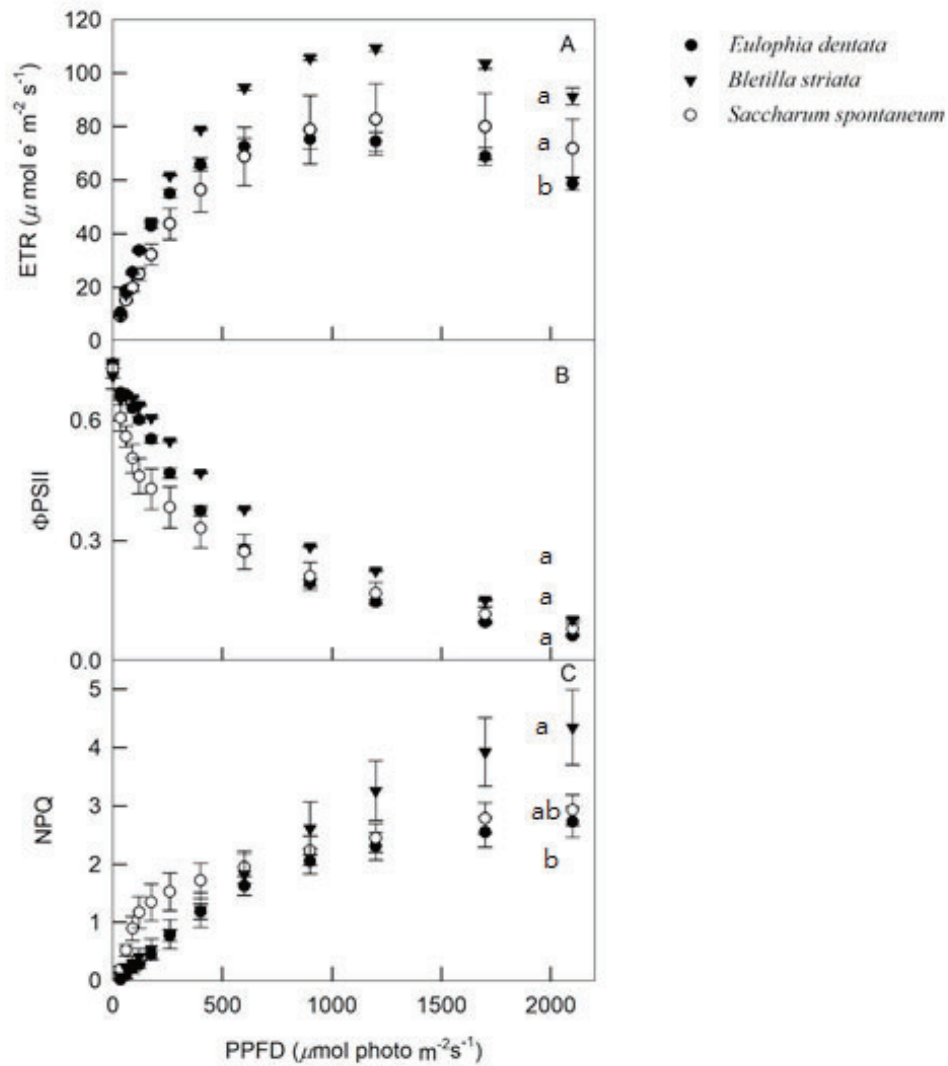
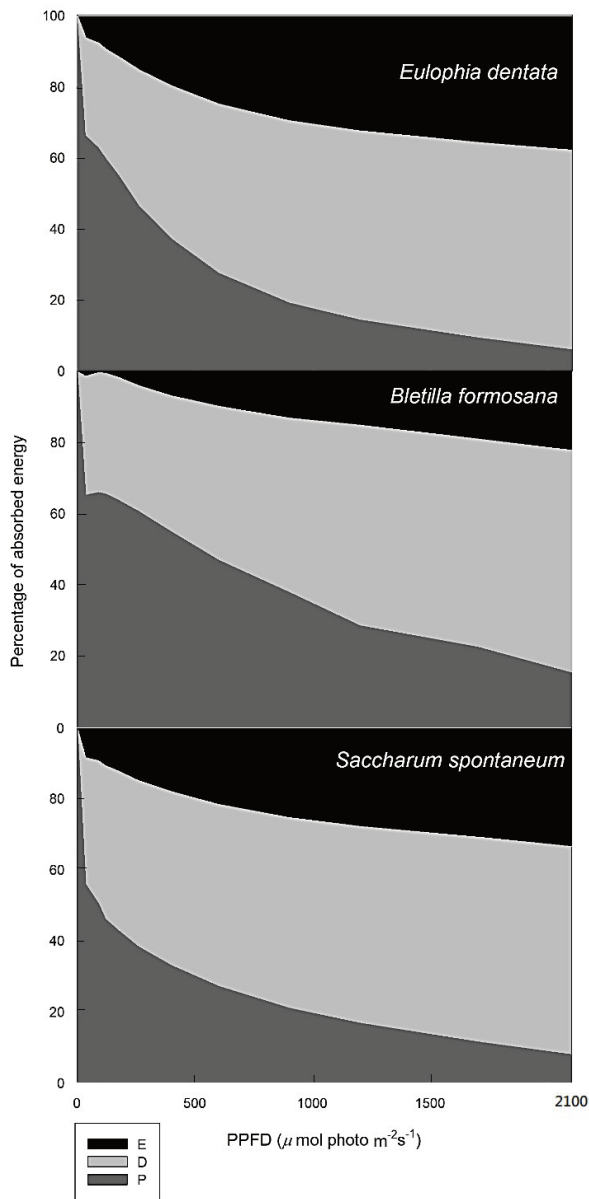


圖 7. 紫芋蘭 (*Eulophia dentata*)、臺灣白及 (*Bletilla formosana*) 及甜根子草 (*Saccharum spontaneum*) 於 0、35、90、120、175、260、400、600、900、1,200、1,700 及 2,100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光度下，電子傳遞速率 (ETR)、實際 PSII 效率 (ΦPSII) 及非光化學消散 (NPQ) 之變化。I=SE; n=8。

Fig. 7. The electron transport rate (ETR) (panel A), stomatal conductance (G_s), panel (B), and non-photochemical quenching (NPQ) (panel C) of *Eulophia dentata*, *Bletilla formosana*, and *Saccharum spontaneum* plants were measured under 0, 35, 90, 120, 175, 260, 400, 600, 900, 1,200, 1,700, and 2,100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Different letters indicate significant differences in Tukey's HSD analyses at 12 illuminations (P < 0.05). Error bar = standard error, n = 8.



ETR 均會隨光度增加而快速上升，紫芋蘭於光度 $900 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時達到最高 $75.31 \mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，隨後逐漸降低，光度 $2,100 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時降至最低 $58.71 \mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ；臺灣白及和甜根子草的 ETR 均於光度 $1,200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時達到最高，分別為 $109.34 \mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 及 $82.78 \mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，其後隨著光度逐漸上升，ETR 亦同時下降。

ΦPSII 代表實際光能轉換效率，不同光度下三種植物的 ΦPSII 變化如圖 7B，於光度 $0 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，三者植物的 F_v/F_m ，分別為紫芋蘭 0.74、臺灣白及 0.71 和甜根子草 0.73，隨著照射光度逐漸提高， ΦPSII 會隨之下降，於光度 $2,100 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，三種植物其 ΦPSII 均降至最低，分別為紫芋蘭 0.06、臺灣白及 0.10 和

圖 8. 紫芋蘭 (*Eulophia dentata*)、臺灣白及 (*Bletilla formosana*) 及甜根子草 (*Saccharum spontaneum*) 於 0、35、90、120、175、260、400、600、900、1,200、1700 及 2,100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光度下，光化學消散占吸收能量的比例 (P%)、熱消散占吸收能量之比例 (D%) 與過剩能量占吸收能量之比例 (E%) 之變化。n = 8。

Fig. 8. The level of P (photochemical quenching), D (thermal quenching accounted for the proportion of absorbed energy), and E (excessive energy) of *Eulophia dentata*, *Bletilla formosana*, and *Saccharum spontaneum* that were measured under 0, 35, 90, 120, 175, 260, 400, 600, 900, 1,200, 1,700, and 2,100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. n = 8.

甜根子草 0.08。

NPQ 代表的是植物之非光化學消散能力，不同光度下三种植物的 NPQ 變化如圖 7C，隨著光度上升，三种植物之 NPQ 也隨之上升，並且於光度 2,100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時達到最高，分別為紫芋蘭 2.72、臺灣白及 4.34 及甜根子草 2.92，高光下紫芋蘭 NPQ 表現最差；光度 600 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$

以下時，甜根子草較其餘兩者有較高的 NPQ，光度 900 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上時，臺灣白及具有較高之 NPQ。

變動光源下三种植物能量分配情形如圖 8，隨著光度上升，在低光 (0-200 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 時，紫芋蘭、臺灣白及及甜根子草的 P 比例維持在 40-60%，隨著光量持續提升，三種的 D 比例均會逐漸升高，為高光時能

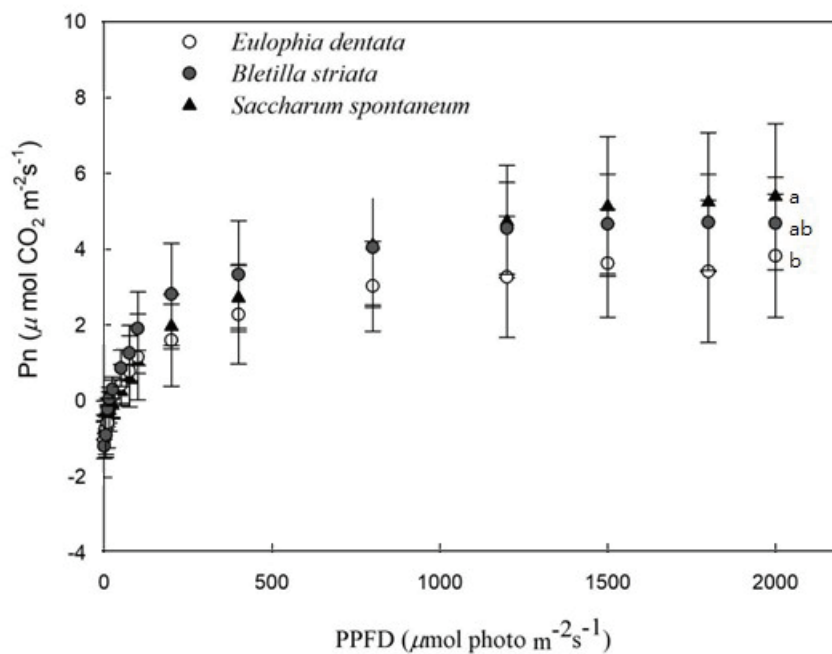


圖 9. 紫芋蘭 (*Eulophia dentata*)、臺灣白及 (*Bletilla formosana*) 及甜根子草 (*Saccharum spontaneum*) 於 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光度變化下之淨光合作用速率 (Pn)。I = SE; n = 5。

Fig. 9. The net photosynthesis rate of *Eulophia dentata*, *Bletilla formosana*, and *Saccharum spontaneum* that were measured under 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 800, 1,200, 1,500, 1,800, and 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Different letters indicate significant differences in Tukey's HSD analyses at 12 illuminations ($P < 0.05$). Error bar= standard error, n = 5.

量的主要流向，於高光時，分別上升至紫芋蘭 55.94%、臺灣白及 67.54% 及甜根子草 58.54%。同時隨著光量上升 P 下降、D 升高而 E 也逐漸上升，於光度 2,100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時 E 分別為紫芋蘭 37.74%、臺灣白及 22.12% 及甜根子草 33.38%。

2. 變動光源光合作用特性

如圖 9 所示，可知三種植物之淨光合作用速率與光量變化成正比，紫芋蘭在光量 1,200-1,500 $\mu\text{mol photon}$

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時達到光飽和點 (LSP)， A_{max} 為 $3.63 \pm 1.42 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、臺灣白及在光量 1,200-1,800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時達到光飽和， A_{max} 為 $4.71 \pm 1.26 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 及甜根子草在光量 1,500-2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時達到光飽和， A_{max} 為 $5.39 \pm 1.92 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

以 0-100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光量的淨光合作用速率做線性分析 (表 3)，三種中暗呼吸速率以紫芋蘭最低為 $-1.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。紫芋蘭具最

表 3. 紫芋蘭 (*Eulophia dentata*)、臺灣白及 (*Bletilla formosana*) 及甜根子草 (*Saccharum spontaneum*) 之暗呼吸速率 (Rd)、光量子收率 (Qy)、光補償點 (LCP)、最大淨光合作用速率 (A_{max})
Table 3. Dark respiration rate (Rd), light quantum yield (Qy), light compensation point (LCP), and maximum photosynthesis rate (A_{max}) of *Eulophia dentata*, *Bletilla formosana*, and *Saccharum spontaneum*.

Photosynthetic parameters	<i>Eulophia dentata</i>	<i>Bletilla formosana</i>	<i>Saccharum spontaneum</i>
Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	-1.500 ± 0.242^a	-0.871 ± 0.384^a	-0.712 ± 0.137^a
Qy (CO ₂ /PPFD)	0.064 ± 0.012^a	0.028 ± 0.015^a	0.017 ± 0.002^a
LCP ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	22.757 ± 1.709^b	32.851 ± 2.713^{ab}	42.595 ± 9.563^a
A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	3.628 ± 1.421^a	4.663 ± 1.317^a	5.386 ± 1.926^a

n = 5. Data are mean \pm SE. Different letters indicate significant differences in the Tukey analyses for three species ($P < 0.05$).

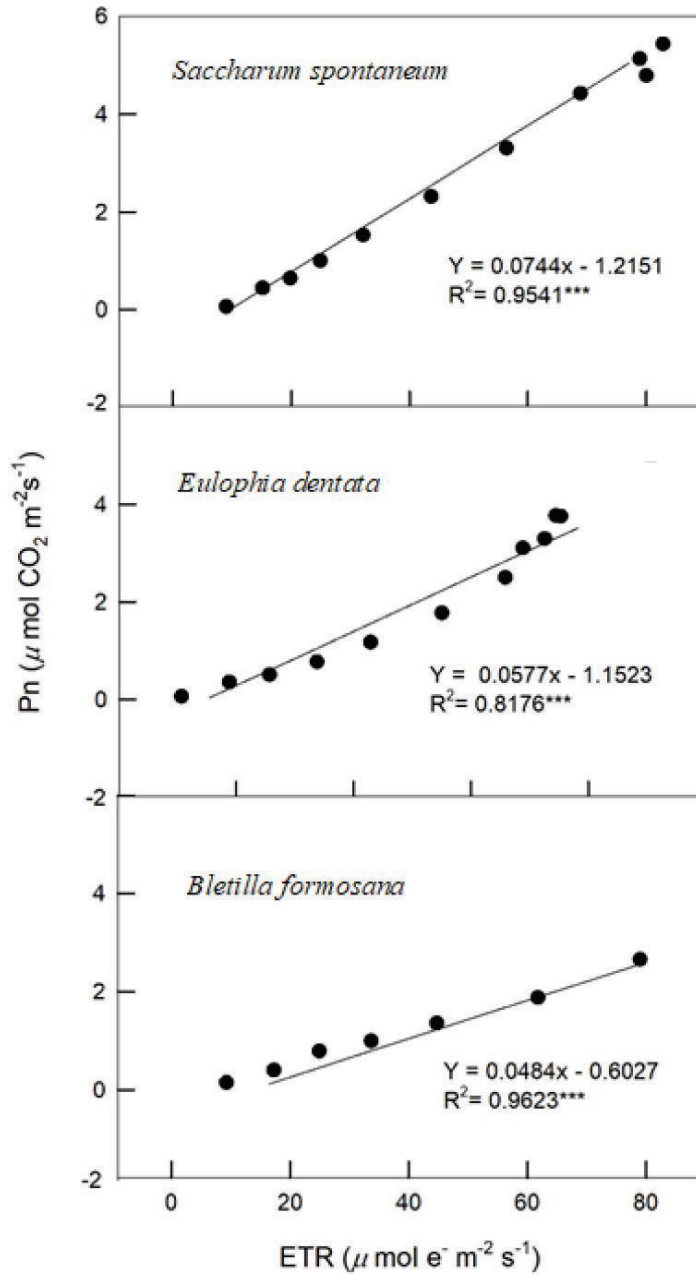


圖 10. 甜根子草 (*Saccharum spontaneum*)、紫芋蘭 (*Eulophia dentata*) 及臺灣白及 (*Bletilla formosana*) 於 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu mol photon m^{-2} s^{-1}$ 光量變化下淨光合作用速率與電子傳遞速率 (ETR) 之線性關係。I = SE。*** 表示 $P < 0.0001$; $n = 7$ 。

Fig.10. The relationship between ETR and Pn of *Eulophia dentata*, *Bletilla formosana*, and *Saccharum spontaneum* under 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 800, 1,200, 1,500, 1,800, and 2,000 $\mu mol photon m^{-2} s^{-1}$. Error bar= standard error, $n = 7$. The determination coefficient (R^2) and significance of the regression are shown (** $P < 0.001$).

高的光量子效率 0.064 ± 0.012 ，光量子效率代表的是單位光子下固定之碳量，代表三種植物中，其在低光下具備較為良好之固碳能力。紫芋蘭之 LCP 為 $21.871 \pm 1.709 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 為三種植物最低者。

更進一步探討 ETR 與淨光合速率之關係，由圖 10 可知 ETR-Pn 為線性迴歸的關係，均達到顯著 ($P < 0.001$)，顯示 ETR 的表現對於三種植物的 Pn 佔有相當大的影響。

討論

(一) 紫芋蘭物候觀察及植群調查試驗

1. 紫芋蘭物候

Fenner (1998) 指出物候係指植物生活週期因環境或生物學因子變化而形成的結果，其中又以開花物候為最廣為影響的物候方法，物候調查有助於建立植株生活週期之基礎資料，並有利於物種資源保育。根據臺灣維管束植物誌第五卷 (楊等, 2001) 及林 (2022) 於臺灣蘭科植物圖譜，僅記錄其花季介於 2-4 月，並可展延至 6 月，對於其結果、展葉時間均未有詳細資

料，Parthibhan 等 (2015) 進行蘭科植物 *Dendrobium aqueum* 復育研究時指出物候學對於再引入 (reintroduction) 的重要性，在於將植株於生長季時再引入回適合生育地，有助於提升其成功機率，因此瞭解紫芋蘭物候並長期監測生育地環境以獲得基礎資料實屬必要。

紫芋蘭與臺灣白及花葉不同時存在 (表 1B)，對比氣候圖 (圖 2)，紫芋蘭於 1 月冬季結束，2 月底 3 月初即逐漸抽出紫色花柱 (圖 3)，並且於 3、4 月春季完全開花，此時授粉後的花，會逐漸膨大形成果實，果期介於 3-5 月，會逐漸膨大並由綠色轉為褐色，約授粉 2-3 週後開裂，蒴果膨大逐漸轉褐色後即隨時有開裂的可能，並四散白色種子 (圖 4)。

隨著夏季初 (5 月) 雨量逐漸增強，花柱和果會逐漸乾枯死亡 (圖 5B)，與臺灣維管束植物誌第五卷 (2001) 記載花葉不會同時宿存相同，葉於溫度逐漸升高、雨量逐漸上升時自假球莖抽出葉芽 (圖 5)，因此建議尚需再引入，應於展葉時間進行，以

利植株葉得以健康行光合作用，並持續生長至 10 月，隨著夏季結束，雨量減少，溫度下降轉涼，紫芋蘭葉部也逐漸乾枯死亡僅留下假球莖宿存過冬 (圖 6)。

另外現地調查時發現紫芋蘭假球莖會有分裂的情形 (圖 6 B)，並觀察發現會分裂形成獨立植株，這現象與芋蘭屬植物 *Eulophia nuda* 相同，會藉由假球莖分裂作為主要繁殖方式，並且成功以假球莖作為培植體進行無性繁殖出栽成功，紫芋蘭於野外可能也是以相同方式進行繁殖，該結果代表當紫芋蘭種子進行無菌播種有困難時，考慮以假球莖作為培植體進行無性繁殖增加個體數可能為一可行之對策 (Panwar et al., 2012)。

2. 植群調查

Harper (1981) 指出，稀有物種的分布可能與其具備高度特化或是隔離有關，因而有較高之空間依存性，呈現狹隘分布，紫芋蘭侷限分布於臺灣少數地區，於近年更僅餘卓蘭大峽谷一帶有植株調查記錄，因此，藉由植

群調查來加以分析紫芋蘭出現之族群環境有利於未來尋找及復育作業。

紫芋蘭僅分布於生育地無淹水的區域，調查中發現紫芋蘭假球莖並不耐水淹，於梅雨季節來臨時，大雨造成生育地產生淹水之情形，使得土壤厭氧發酵，造成根系腐爛，進而感染假球莖使植株死亡 (圖 6C、D)，假球莖於地生蘭生活史當中扮演重要角色，具有儲存養分過冬、提供花柱和幼葉生長養分及分裂行無性繁殖等 (Swarts & Dixon, 2009)，因此，淹水可能為造成該地紫芋蘭族群減少的重要因子之一。

植群調查顯示本區主要優勢種為甜根子草，同為蘭科的臺灣白及於當地亦生長良好，而在外來入侵種部份，可以發現樣區 1 和樣區 2 銀合歡及大花咸豐草重要值均位居前五，銀合歡危害包括影響本土植物社會的組成及結構、生態系劣化、生物多樣性下降、林地生產力的下降與養分水分循環的改變等 (Rabitsch et al., 2016)，而銀合歡與大花咸豐草最主要的影響可能為造成植群結構改變，於生育地調查

時發現，紫芋蘭多生長於甜根子草或臺灣白及與空地的交界處，不被完全遮蔭之光環境，許多地生蘭會因為植群結構改變，造成環境鬱閉時，使植株滅絕，如 *Dactylorhizamajalis* 原生長於半天然草生地，當農夫不再除草時，農田殘留的肥料會造成野草大量生長，使得地生蘭棲地減少 (Wotavová et al., 2004)、地生蘭 *Himantoglossum*-spp. 也因為傳統土地利用方式改變，導致半天然草原面積嚴重下降，使得族群銳減並遷移定期除草之公路旁，然而道路旁會造成授粉者降低，使得族群仍持續下降 (Fekete et al., 2017)，Coates 等 (2006) 研究澳洲草生地的地生蘭，指出野草的生長會造成瀕危地生蘭 *Prasophyllumcorrectum* 的族群數量減少，因此需要人為方式進行管理，以減少野草的競爭能力。

調查結果從 2020 年 3 月調查紫芋蘭 20 餘株，至 2022 年調查生育地已無調查植株，Swarts 和 Dixon (2009) 指出地生蘭對生育地擾動的高敏感度可能造成其容易滅絕的主因，紫芋蘭易受環境劣化擾動之特性，可能受淹

水及光競爭而造成滅絕危機，而有保育研究之必要。

(二) 光合生理特性

紫芋蘭多分布於甜根子草和臺灣白及和空地交界處，稍受遮蔭之環境，依光合特性紫芋蘭可能依托甜根子草，利用其線型葉片形成部分遮蔭環境來滿足生長所需。而當銀合歡及大花咸豐草大量繁殖生長，將形成一鬱閉環境，此時光將成為限制因子，可能造成原有的優勢種甜根子草、次優勢種臺灣白及和本就對環境干擾敏感度高的紫芋蘭族群減少，Parthibhana 等 (2015) 指出蘭科再引入，應掌握其適宜生育地之環境，Swarts 和 Dixon (2009) 同樣提及生態系環境因子的穩定性，為影響地生蘭族群存續與否的關鍵，因此本研究就 3 種植物光合特性進行探討，分析其適宜光環境，有利於爾後進行再引入生育地的篩選和小苗培育及馴化。

1. 變動光源之葉綠素螢光

3 種植物之葉綠素螢光參數於低

光度 $900 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 下，ETR (圖 7A) 均快速提升。ETR 與光合作用速率相關並有一固定比率，可做為評估植物光合作用能力之指標 (Longstaff et al., 2002; Lesser et al., 2010)，代表其光合系統需在一定光度下，方可以啟動光合作用，其中紫芋蘭和臺灣白及斜率較高，顯示二者植物相較於甜根子草能夠於更低的光源下更快速啟動光合系統，Serafini 等 (2007) 研究指出位於同一生育地的蘭花，位於林下者大多能較快速啟動光合系統，利用斑光等短暫光線，本試驗以變動光源每 5 min 變動，能觀察植物於短時間光度變化之反應。3 種植物於低光下逐漸啟動光合作用之能力，代表其對低光源即具有利用能力，紫芋蘭於現地生育地中，多生長於甜根子草和臺灣白及附近，稍受到遮蔭，因此能夠更快速利用短暫出現之光線。而隨著光度逐漸提高，紫芋蘭相較於另外兩者更快達到飽和，甜根子草和臺灣白及約在 $1,200-1,700 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 達到飽和，臺灣白及和甜根子草較適應高光環境。

3 種植物的初始 Fv/Fm 分別為紫芋蘭 0.74、臺灣白及 0.71 和甜根子草 0.73；於一般健康植物下，Fv/Fm 多為 0.75-0.85 (Quiles, 2005)，並會隨著植物環境逆境壓力如乾旱、缺水、高低溫或淹水等原因下降，三者植物相較於正常標準稍低，可能為 PSII 系統受到傷害，等 (2020)，以倒卵葉水筆仔與紅海欖苗木淹水處理者，相較於對照組會降低 Fv/Fm 相符，該生育地於近年有淹水導致土壤厭氧發酵之情形，可能是造成 Fv/Fm 相較正常值來的低之原因。3 種植物均會隨著光度提升而有 ΦPSII 逐漸下降之情形，並於最大光度 $2,100 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 降至最低，分別為紫芋蘭 0.06、臺灣白及 0.10 和甜根子草 0.08，顯示光合系統受到光傷害，導致 PSII 實際光能轉換效率下降 (Castro-diez, 2006; Yin et al., 2006)。

隨著光度的提升，植物對於吸收光能將逐漸由光化學消散途徑轉為熱消散 (NPQ)，啟動光保護機制 (Demmig-Adams et al., 1996)，3 種植物 NPQ 均會隨著光度提升而逐漸升高

(圖 7C)，這與陳和廖 (2007) 研究構樹 (*Broussonetiapapyrifera*) 光度反應變化類似。高光下臺灣白及 NPQ 顯著高於紫芋蘭，顯示其相較於紫芋蘭對高光具有較佳之忍受能力。3 種植物在光能量分配趨勢相似 (圖 8) 隨著光度上升，P 減少，D 會逐漸提升，高光下 3 種植物 D 分別為紫芋蘭 55.94%、臺灣白及 67.54% 及甜根子草 58.54%；過剩能量 (E) 也逐漸上升，光度 2,100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時分別為紫芋蘭 37.74%、臺灣白及 22.12% 及甜根子草 33.38%。顯示隨著過剩光能增加，植物會藉由提升熱消散能量之比例，以保護光合系統 (Guo & Trotter, 2004)。因此，可以得知變動光源之短暫光度變化下，臺灣白及相較於另外兩者具有較快速反應之熱消散能力以適應快速變動之光環境。

2. 變動光源光合作用特性

紫芋蘭及臺灣白及為 C_3 型植物，於蘭科植物中包含了 C_3 和 CAM 型，地生蘭絕大部分屬於 C_3 型植物，而附生蘭則多為 CAM 型植物 (Silvera

et al., 2009)，而甜根子草為甘蔗屬植物，屬 C_4 型光合作用 (Chandel et al., 2011)。3 種植物之淨光合作用速率均與光度變化成正比 (圖 9)，紫芋蘭在光度 1,200-1,500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時達到 LSP、臺灣白及和甜根子草在光度 1,500-2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時達到 LSP。且 A_{max} 部分甜根子草也較紫芋蘭及臺灣白及高，顯示其更以運用於較高光度的光資源，這與廖和翁 (2000)，研究臺灣常見數種作物、野草及林木之光合作用特性具有相同特性， C_4 型植物相較於 C_3 型植物具有更高的高光飽和點和高光光度下合成能力之特性。此外，Grassi 和 Magnani (2005) 指出，大部分蘭科植物受限於氣孔導度、葉肉導度和生化因素，蘭科中相對較低的氣孔導度會使得其葉綠體中 CO_2 濃度下降，從而限制其同化能力，反之， C_4 植物的甜根子草藉由將 CO_2 轉化為四碳的化合物，以磷酸烯醇丙酮酸羧化酵素將 CO_2 固定於葉肉細胞，並將其運送到維管束鞘細胞進行光合作用，使得 CO_2 利用更有效率，使得光合能力高於紫芋蘭及臺

灣白及 (Chandel et al., 2011)。

在 A_{max} 部分，Pandey 等 (2020) 試驗指出甜根子草 A_{max} 可達 $29.29 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，且極高之用水效率可適應不同惡劣環境，這也反映甜根子草廣泛分布全臺各地，多出現在低海拔乾旱河床或砂石地 (鄭，2001)，而本試驗 3 種物種 A_{max} 較低可能與其生長逆境有關，這與王等 (2020) 研究倒卵葉水筆仔與紅海欖苗木於高鹽度和淹水處理下光合作用時，淹水處理會降低植物之光合作用能力情形可能有關係，現場生育地不論有無淹水，土壤均有厭氧發酵之情形。

植物 LCP 為暗呼吸率與光量子效率綜合表現結果，以暗呼吸的影響力較大，較低的 LCP，意味於較低的光量下即可獲得淨碳同化 (Lambers et al., 1998)，可視為評估植物耐陰能力指標之一，大部分陰性植物之光補償點介於 $1-5 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，而陽性植物之光補償點介於 $10-20 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，本試驗中 3 種植物之光補償點如表 3，均屬於陽性植物特徵，其中又以甜根子草顯著高於紫芋蘭，更能

適應高光環境。郭和賴 (2007) 研究南仁山森林不同耐陰性樹苗光合作用性狀及其對光量的可塑性發現生長於強光空曠環境植物會具有較低暗呼吸率 (Rd)，代表其釋出較多 CO_2 ，較耐陰性之植物則有較高之 Rd (高於 -0.55)，本試驗中 3 種植物均有較低的 Rd，與生育地生長於較為空曠的位置符合。

在植物光合系統未受光抑制時，ETR 或 ΦPSII 與光合作用速率會呈現一固定比例關係 (Guchou et al., 2007)，因此 ETR 之表現可做為評估植物光合作用能力之指標 (Longstaff et al., 2002; Sun et al., 2007; Lesser et al., 2010)，由圖 7 ETR 曲線與圖 9 P_n 曲線進一步將其 ETR- P_n 進行回歸分析結果如圖 10，為線性迴歸的關係，均達到顯著相關 ($P < 0.001$)。顯示 ETR 的表現對於 3 種植物的 P_n 佔有相當大的影響， P_n 與 ETR 皆可做為評估植物光合作用之依據；差異在於，ETR 著重於光反應中的原初反應與電子傳遞，光合作用則是整體光合反應 (Schreiber, 1997)。

從上述光合特性整體來看，3 種

植物均屬於較為陽性特徵之植物，其適合光度為紫芋蘭 1,200-1,500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、臺灣白及和甜根子草約在光度 1,500-1,800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，高光下均可藉由調節 NPQ 之 qE 和 qI 調節過剩能量 (Lai et al., 2022)，該結果與生育地生長情形一致，甜根子草為優勢種，多生長於全光環境下，紫芋蘭則生長於甜根子草和臺灣白及與空地交界處的空白鑲嵌體。結合 3 種植物的葉部型態，葉面傾角為影響光截取之主要因子，較陡的葉面傾角會較低光的截取量，而角度趨於水平之葉面傾角，會擁有較高之光截取量 (Niinemets, 1998)，紫芋蘭及甜根子草具有較為相似之葉形，呈現細長線狀，和具有較陡之葉面傾角，反之，臺灣白及則葉面傾角接近水平，並且具有較大之葉面積。其於高光下之生長策略，紫芋蘭可藉由較陡之葉面傾角減少強光造成之光抑制，並且生長於甜根子草周遭，利用甜根子草獲得部分遮蔭避免受全光照射；甜根子草則以本身 C₄ 型植物耐乾旱和高光，可將較多能量應用於光化學消散，並以細長

型葉型降低受強光照射；臺灣白及則可藉由 NPQ 系統中的 qZ+qT 來進行光保護 (Lai et al., 2022)。

然而根據植群調查，該生育地逐漸遭到銀合歡及大花咸豐草入侵，Edelkraut 和 Güsewell (2006) 以光度影響濕地草生植群組成試驗發現，遮蔭 20% 第 3 年，草本植物薑草屬 (*Carex*) 物種全數消失並且該群落生物量和多樣性大幅減少。Dormann 等 (2020) 研究溫帶林物種豐富度與可用光的關聯性時發現，上層林分鬱閉度越高，物種豐富度會越少，反之林分鬱閉度越低，物種豐富度則會較高。許多研究顯示，地生蘭如 *Dactylorhiza majalis*、*Himantoglossum* spp. 及 *Prasophyllum-correctum* 難以與雜草競爭，當雜草逐漸生長，會造成地生蘭棲地及族群的減少 (Wotavová et al., 2004; Coates et al., 2006; Fekete et al., 2017)，從光合作用結果來看，生育地優勢種植物甜根子草、次優勢種臺灣白及和紫芋蘭，均偏好高光環境，當該生育地逐漸受到遮蔭，可能會因可用光的減少而消失，因此，需仰賴異地復育的方

式培養具有基因多樣性的個體，並尋找適宜生育地環境再引入 (Reiter et al., 2016)。

結論

紫芋蘭生活史為先花果後長葉，花季為 2-4 月份，結果期為 3-5 月，蒴果成熟開裂，裂後果穗凋萎，於 6 月初展葉，至 10 月中為植株生長季，之後地上部枯萎以地下假球莖過冬，地下假球莖具分殖能力，其生殖生長與營養生長不共存。生育地主要優勢種為甜根子草、次優勢種為臺灣白及，紫芋蘭為稀有種，易受其他伴生植物之影響，而入侵之銀合歡和大花咸豐草，逐漸鬱閉而侵佔現存物種之生長空間，危及紫芋蘭的生存；此外，高灘生育地的水患造成紫芋蘭其根系及假球莖腐爛死亡。紫芋蘭、臺灣白及和甜根子草均屬於偏陽性之植物，紫芋蘭適合光度為 1,200-1,500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。紫芋蘭的生活史是以假球莖渡冬，於春季 2-4 月間開花，3-5 月結果，蒴果成熟凋萎之後，接著新葉生長開展，直至 10 月份葉片枯萎進入

休眠期，此外，對生育地環境的需求為適宜的開闊度，易受生長勢強之入侵植物遮蔽覆蓋而消失，這些結果可供後續紫芋蘭復育計畫之參考。

參考文獻

- 王經文、廖天賜、陳忠義、翁韶良、陳明男、黃士元。2020。倒卵葉水筆仔與紅海欖苗木於高鹽度和淹水處理下光合作用之探討。臺灣生物多樣性研究，22(4) : 328-349。
- 呂福原、陳民安。2002。墾丁國家公園外來種植物對原生植物之影響 - 以銀合歡為例。內政部營建署墾管處研究報告第 112 號。
- 吳建宏、謝明廷、林信輝。2013。崩塌地噴植處理植生演替機制調查研究 - 以南投縣埔里鎮卓社林道為例。水土保持學報 45(1) : 481-496。
- 林讚標。2022。臺灣蘭科植物圖譜：探索野生蘭的演化、歷史與種類鑑定。國立臺灣大學，446 頁。

- 楊遠波、劉和義、林讚標。2001。臺灣維管束植物簡誌第五卷。行政院農業委員會，378 頁。
- 廖天賜、翁仁憲。2000。臺灣常見樹種作物、野草及林木之光合作用特性。林業研究季刊，22(2)：15-26。
- 郭耀綸、賴幸榆。2007。南仁山森林不同耐陰性樹苗光合作用性狀及其對光量的可塑性。國家公園學報 18(1)：11-21。
- 臺灣植物皮書編輯委員會。2017。臺灣維管束植物紅皮書名錄。行政院農業委員會特有生物研究保育中心、行政院農業委員會林務局、臺灣植物分類學會，187 頁。
- 鄭武燦。2001。臺灣植物圖鑑下冊。國立編譯館，1-1275。
- 蔣慕琰、徐玲明、袁秋英、陳富永、蔣永正。2003。台灣外來植物之危害與生態。小花蔓澤蘭危害與管理研討會專刊，97-109 頁。
- Arditti, J., and Ghani, A. K. A. 2000. Tansley Review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *The New Phytologist*, 145(3), 367-421.
- Bailey, S., Horton, P. and Walters, R. G. 2004. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the relationship between photosynthetic function and chloroplast composition. *Planta*, 218(5), 793-802.
- Castro-Díez, P., Navarro, J., Pintado, A., Sancho, L. G. and Maestro, M. 2006. Interactive effects of shade and irrigation on the performance of seedlings of three Mediterranean *Quercus* species. *Tree physiology*, 26(3), 389-400.
- Chandel, A. K., Singh, O. V., Rao, L. V., Chandrasekhar, G. and Narasu, M. L. 2011. Bioconversion of novel substrate *Saccharum spontaneum*, a weedy material, into ethanol by *Pichia stipitis*

- NCIM3498. *Bioresource Technology*, 102(2), 1709-1714.
- Chang, C., Hu, W. H., Chen, Y. C., Su, Y. L. and Chiu, Y. T. 2010. *In vitro* flowering and mating system of *Eulophia graminea* Lindl. *Botanical Studies*, 51, 357-362.
- Chou, C. H. and Kuo, Y. L. 1986. Allelopathic research of subtropical vegetation in Taiwan. *Journal of Chemical Ecology*, 12(6), 1431-1448.
- Close, D. C., Beadle, C. L. and Hovenden, M. J. 2001. Cold-induced photoinhibition and foliar pigment dynamics of *Eucalyptus nitens* seedlings during establishment. *Functional Plant Biology*, 28(11), 1133-1141.
- Coates, F., Lunt, I. D. and Tremblay, R. L. 2006. Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasophyllum correctum* DL Jones and implications for grassland management in south-eastern Australia. *Biological Conservation*, 129(1), 59-69.
- Demmig-Adams, B., Adams III, W. W., Barker, D. H., Logan, B. A., Bowling, D. R. and Verhoeven, A. S. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 98(2), 253-264.
- Djordjević, V. and Tsiftsis, S. 2022. The role of ecological factors in distribution and abundance of terrestrial orchids. In *Orchids Phytochemistry, Biology and Horticulture* (pp. 3-72). Springer.
- Dormann, C. F., Bagnara, M., Boch, S., Hinderling, J., Janeiro-Otero, A., Schäfer, D., Schall, P. and Hartig, F. 2020. Plant species richness increases with light availability, but not variability, in temperate forests understorey. *BMC ecology*

- gy, 20(1), 1-9.
- Edelkraut, K. A. and Güsewell, S. 2006. Progressive effects of shading on experimental wetland communities over three years. *Plant Ecology*, 183(2), 315-327.
- Fekete, R., Nagy, T., Bódis, J., Biró, É., Löki, V., Süveges, K., Takács, A., Tökölyi, J. and Molnár, A. 2017. Roadside verges as habitats for endangered lizard-orchids (*Himantoglossum* spp.): Ecological traps or refuges? *Science of the Total Environment*, 607, 1001-1008.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(1), 78-91.
- Guchou, S., Xiaoping, Z., Xiaojing, L. and Ping, Z. 2007. Effects of moderate high-temperature stress on photosynthesis in three saplings of the constructive tree species of subtropical forest. *Acta Ecologica Sinica*, 27(4), 1283-1290.
- Guo, J. and Trotter, C. M. 2004. Estimating photosynthetic light-use efficiency using the photochemical reflectance index: variations among species. *Functional Plant Biology*, 31(3), 255-265.
- Grassi, G. and Magnani, F. 2005. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell & Environment*, 28(7), 834-849.
- Hall, D. O. and Rao, K. 1999. *Photosynthesis*. Cambridge University Press.
- Harper, J. L. 1981. The meaning of rarity. In: Synge H, ed. The biological aspects of rare plant conservation. New York: J. Wiley and Sons Ltd, 189-203.
- Johnson, M. P. and Ruban A.V. 2011.

- Restoration of rapidly reversible photoprotective energy dissipation in the absence of PsbS protein by enhanced Δ pH. *J. Biol. Chem.* 286: 19973–19981.
- Lambers, H., Chapin III, F. S. and Pons, T. L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York.
- Lai, Y. H., Lin, K. H., Liu, C. P., Liao, T. S., Huang, M. Y., Wang, C. W. and Chen, C. I. 2022. Photosynthetic responses of *Eulophia dentata*, *Bletilla formosana*, and *Saccharum spontaneum* under various photosynthetic photon flux density conditions. *Photosynthetica* In submission.
- Lesser, M. P., Slattery, M., Stat, M., Ojimi, M., Gates, R. D. and Grotto, A. 2010. Photoacclimatization by the coral *Montastraea cavernosa* in the mesophotic zone: light, food, and genetics. *Ecology*, 91(4), 990-1003.
- Longstaff, B. J., Kildea, T., Runcie, J. W., Cheshire, A., Dennison, W. C., Hurd, C., Kana, T., Raven, J. A. and Larkum, A. W. 2002. An in situ study of photosynthetic oxygen exchange and electron transport rate in the marine macroalga *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Photosynthesis Research*, 74(3), 281-293.
- Niinemets, Ü. 1998. Adjustment of foliage structure and function to a canopy light gradient in two co-existing deciduous trees. Variability in leaf inclination angles in relation to petiole morphology. *Trees*, 12(7), 446-451.
- Quiles, M. J. 2005. Photoinhibition of photosystems I and II using chlorophyll fluorescence measurements. *Journal of Biological Education*, 39(3), 136-138.
- Pandey, V. C., Sahu, N. and Singh, D. 2020. Physiological profiling of invasive plant species for ecological restoration of fly ash de-

- posits. *Urban Forestry & Urban Greening*, 54, 126773.
- Panwar, D., Ram, K. and Shekhawat, N. 2012. In vitro propagation of *Eulophia nuda* Lindl., an endangered orchid. *Scientia Horticulturae*, 139, 46-52.
- Parthibhan, S., Kumar, T. S. and Rao, M. V. 2015. Phenology and re-introduction strategies for *Dendrobium aqueum* Lindley—An endemic, near threatened orchid. *Journal for Nature Conservation*, 24, 68-71.
- Phillips, R. D., Reiter, N. and Peakall, R. 2020. Orchid conservation: from theory to practice. *Annals of Botany*, 126(3), 345-362.
- Rabitsch, W., Genovesi, P., Scalera, R., Biała, K., Josefsson, M. and Essl, F. (2016). Developing and testing alien species indicators for Europe. *Journal for Nature Conservation*, 29, 89-96.
- Ramsay, M. M. and Dixon, K. W. 2003. Propagation science, recovery and translocation of terrestrial orchids. *Orchid conservation*, 259-288.
- Rasmussen, H. N. 2002. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Plant and soil*, 244(1), 149-163.
- Reiter, N., Whitfield, J., Pollard, G., Bedggood, W., Argall, M., Dixon, K., Davis, B. and Swarts, N. 2016. Orchid re-introductions: an evaluation of success and ecological considerations using key comparative studies from Australia. *Plant Ecology*, 217(1), 81-95.
- Schreiber, U. 1997. Chlorophyll fluorescence and photosynthetic energy conversion: Simple introductory experiments with the TEACHING-PAM Chlorophyll Fluorometer. *Heinz Walz GmbH, Effeltrich*, 73.
- Serafini, D., Brillì, F., Pinelli, P., Delfino, S. and Loreto, F. 2007. Photo-

- synthetic properties of an orchid community in central Italy. *Journal of Plant Interactions*, 2(4), 253-261.
- Silvera, K., Santiago, L. S., Cushman, J. C. and Winter, K. 2009. Crasulacean acid metabolism and epiphytism linked to adaptive radiations in the Orchidaceae. *Plant Physiology*, 149(4), 1838-1847.
- Smith, S. E. 1966. Physiology and ecology of orchid mycorrhizal fungi with reference to seedling nutrition. *New Phytologist*, 65(4), 488-499.
- Smith, S. E. and Read, D. J. 2010. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press.
- Sun, G., X. P. Zeng, X. J. Liu and P. Zhao. 2007. Effects of moderate high-temperature stress on photosynthesis in three saplings of the constructive tree species of subtropical forest. *Acta Ecologica Sinica* 27(4): 2393-1290.
- Swarts, N. D. and Dixon, K. W. 2009. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*, 104(3), 543-556.
- Verhoeven, A., Adams Iii, W. and Demmig-Adams, B. 1999. The xanthophyll cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter stress. *Oecologia*, 118(3), 277-287.
- WCSP. 2019. World Checklist of Selected Plant Families. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew.
- Weng, J.-H., Liao, T.-S., Sun, K.-H., Chung, J.-C., Lin, C.-P. and Chu, C.-H. 2005. Seasonal variations in photosynthesis of *Picea morrissonicola* growing in the subalpine region of subtropical Taiwan. *Tree physiology*, 25(8), 973-979.
- Wotavová, K., Balounová, Z. and Kindlmann, P. 2004. Factors affecting persistence of terrestrial orchids in wet meadows and implications for their conservation in a

changing agricultural landscape.
Biological Conservation, 118(3),
271-279.

Xuan, T. D., Elzaawely, A. A., Deba, F.,
Fukuta, M. and Tawata, S. 2006.
Mimosine in *Leucaena* as a po-
tent bio-herbicide. *Agronomy for*
Sustainable Development, 26(2),
89-97.

Yin, C., Berninger, F. and Li, C. 2006.
Photosynthetic responses of
Populus przewalski subjected to
drought stress. *Photosynthetica*,
44(1), 62-68.