

二型葉蕨類假紫萁營養葉與孕性葉之物候差異

Phenological differences between sterile and fertile fronds in a dimorphic fern, *Osmundastrum cinnamomeum* (L.) C.Presl (Osmundaceae)

邱子芸¹ 邱文良² 黃曜謀^{3,*}

Tzu-Yun Chiu¹, Wen-Liang Chiou² and Yao-Moan Huang^{3,*}

¹國立臺灣大學森林環境暨資源學系 10617 臺北市羅斯福路四段一號

²林業試驗所植物園組 10066 臺北市南海路 53 號

³林業試驗所育林組 10066 臺北市南海路 53 號

¹Department of Forestry and Resource Conservation, National Taiwan University, Taipei, Taiwan.

²Division of Botanical Garden, Taiwan Forestry Research Institute, Taipei, Taiwan.

³Division of Silviculture, Taiwan Forestry Research Institute, Taipei, Taiwan.

*通訊作者：huangym@tfri.gov.tw

*Corresponding author: huangym@tfri.gov.tw

摘 要

假紫萁為二型葉蕨類，其營養葉與孕性葉外觀形態差異大，本研究選擇台灣東北部草埔濕地假紫萁進行為期一年之物候調查(2009年2月-2010年1月)，比較兩種葉子物候差異。在所調查的80個樣株，所有孕性葉集中在3月抽芽，營養葉抽芽期從4月至9月；孕性葉抽芽月份之月均溫、白天長度及日輻射能均比營養葉抽芽月份來得低。孕性葉葉片壽命僅一個月左右，營養葉則具有較長的壽命，平均 6.3 ± 1.5 個月，另外，營養葉壽命長短與抽芽時間有關，愈接近生長季初期抽芽之葉片壽命愈長，反之，愈接近末期抽芽之葉片壽命愈短。

Abstract

Osmundastrum cinnamomeum (L.) C.Presl (Osmundaceae) is a dimorphic fern with distinct morphology in its sterile and fertile fronds. This study investigated phenology of *O. cinnamomeum* at Cao-Pi wetland in northeastern Taiwan from February 2009 to January 2010, comparing the phenological difference between sterile and fertile fronds. Among the 80 sampled plants, all fertile fronds emerged in March, whereas sterile fronds emerged from April to September. The mean monthly temperature, day length and daily solar radiation during the period of the emergence of fertile fronds were both lower and shorter than those of the sterile fronds. The life span of fertile fronds was ca. 1 month, much shorter than that of sterile fronds (ca. 6.3 ± 1.5 months). Additionally, those sterile fronds emerging early in the growing season usually had longer life span than those emerging later.

關鍵詞：孕性葉、假紫萁、物候學、蕨類植物、營養葉

Key words : fertile frond, *Osmundastrum cinnamomeum*, phenology, Pteridophytes, sterile frond

收件日期：2012年11月28日

接受日期：2013年11月08日

Received: November 28, 2012

Accepted: November 08, 2013

緒 言

物候學是一門研究週期性生物現象與氣候關係的科學 (van Schaik *et al.* 1993; Mehltreter 2008)。種子植物系統性物候調查已近3個世紀 (Sparks and Carey 1995)，蕨類物候調查則至近20餘年來始較為發展，且多以熱帶及亞熱帶地區的物種為調查對象 (Tanner 1983; Sharpe and Jernstedt 1990; Bittner and Breckle 1995; Ying and Huang 1995; Sharpe 1997; Chiou *et al.* 2001; Schmitt and Windisch 2006; Lee *et al.* 2009a,b)，溫帶地區的蕨類物候研究則相較偏少 (Sato 1982, 1985; Bauer *et al.* 1991; Odland 1995)。

蕨類物候研究以葉片形態發育為主要調

查項目，概分為抽芽、展葉、成熟、枯萎死亡等不同發育階段，若為孕性葉，則再把孢子成熟期及釋放期列入考量 (Lee *et al.* 2009a)。氣候因子以降水量及氣溫最為普遍 (Odland 1995; Sharpe 1997)，季節性氣候強烈表現的地區，蕨類葉片會在乾季末期和雨季時大量抽葉 (Seiler 1981; Tanner 1983; Mehltreter 2006)，而乾濕季不明顯的地區，蕨類抽芽和氣溫因子之相關性較為顯著 (Sato and Sakai 1980; Odland 1995; Chiou *et al.* 2001; Lee *et al.* 2009a)。孢子成熟與釋放時間亦隨氣候區之不同而有所差異；溫帶地區，孢子成熟與釋放的期間較亞熱帶與熱帶地區來得短 (Johnson-Groh and Lee 2002; Lee *et al.* 2008)。同樣地，氣候區也影響

到葉片壽命，溫帶蕨類的葉片壽命較許多熱帶蕨類短(Sharpe 1997)，其它被認為影響蕨類物候的環境因子還包括土溫、白天長度(光週期)及日輻射(Strandberg 2003; Mehltreter and García-Franco 2008; Ellwood 2012)。

蕨類物候現象的差異，除了受到氣候區的影響，同一物種之孕性葉與營養葉也有差異，二型葉蕨類之孕性葉的壽命均比營養葉來得短(Wagner and Wagner 1977; Sharpe and Jernstedt 1990; Mehltreter and Palacios-Rios 2003; Lee *et al.* 2008; Lee *et al.* 2009a)，而單型葉蕨類孕性葉與營養葉片壽命之長短，則因種而異(Chiou *et al.* 2001; Lee *et al.* 2009a)。

假紫萁於 1753 年由瑞典生物學家林奈(Carl von Linné, Carl Linnaeus) 正式命名為 *Osmunda cinnamomea* L.，廣泛分布於亞洲及美洲地區。在臺灣，DeVol (1975)將本種處理為 *Osmunda cinnamomea* L. var. *fokiensis* Copel.，Shieh (1994) 則接受 *Osmunda cinnamomea* L. 廣義種處理。Metzgar *et al.* (2008) 根據分子證據發現假紫萁与其它現生紫萁屬物種為並系群關係(paraphyly)，為符合單系群分類概念，因此，將假紫萁另移至 *Osmundastrum* 屬下單位，學名更改為 *Osmundastrum cinnamomeum*

(L.) C.Presl，本文亦採此一學名。

根據文獻記載及標本採集證據顯示，臺灣僅在東北部的少數地區曾有假紫萁的出現紀錄(楊等 2001)，各地族群皆面臨族群小且面積狹隘之困境，如草埤濕地為分株假紫萁的最大族群生育地，其成熟植株僅200餘棵，且集中在面積40 m² 的小區塊內(高等 2010a)，目前已被評估列為易受害物種(王等 2012)，由實驗室的培養證實，假紫萁可透過孢子進行有性繁殖，獲得大量健康子代，達到區外保育之目的(Huang *et al.* 2004)。

假紫萁孕性葉寬度僅約營養葉寬度的 1/4，且孕性葉肉組織幾乎完全退化，喪失光合作用功能，不論外觀形態或功能方面，兩種葉片之間均有明顯差別，屬二型性葉片之蕨類(高等 2010b)，當進行物候調查時，理應注意到孕性葉及營養葉之物候表現差別。然而，二型葉蕨類除了少數幾篇研究報告述及葉片壽命外(表1)(Sharpe and Jernstedt 1990; Lee *et al.* 2009a)，其他如孕性葉與營養葉抽芽時間差異及環境調控因子，幾乎未有相關報導。因此，本研究針對草埤地區假紫萁族群進行物候調查，比較孕性葉與營養葉之間物候表現之差異，及其與環境因子之相關性。

表 1. 蕨類植物葉片平均壽命之比較 (單位：月)

Table 1. The average life span of fronds in different ferns (unit: month)

Species	Fertile fronds	Sterile fronds	Fertile fronds / Sterile fronds
Dimorphic			
<i>Danaea wendlandii</i> ²	4.0	39.6	0.10
<i>Osmundastrum cinnamomeum</i> ¹	1.0	6.3	0.16
<i>Plagiogyria adnata</i> ⁶	4.7	30.3	0.16
<i>Plagiogyria dunnii</i> ⁶	4.4	22.1	0.20

Monomorphic

<i>Acrorumohra hasseltii</i> ⁶	23.7	22.7	1.04
<i>Blechnum orientale</i> ⁶	25.9	27.5	0.94
<i>Cyathea hancockii</i> ⁷	15.9	15.0	1.06
<i>Cyathea metteniana</i> ⁷	19.5	21.2	0.92
<i>Cyathea podophylla</i> ⁶	26.1	25.8	1.01
<i>Cyathea podophylla</i> ⁷	26.6	28.3	0.94
<i>Cyathea spinulosa</i> ⁶	6.6	8.0	0.83
<i>Dictyocline griffithii</i> var. <i>wilfordii</i> ⁶	15.1	15.0	1.01
<i>Diplazium dilatatum</i> ⁶	18.3	19.8	0.92
<i>Diplazium doederleinii</i> ⁶	14.2	15.8	0.90
<i>Diplazium petri</i> ⁶	17.5	20.1	0.87
<i>Diplazium pullingeri</i> ⁶	16.8	16.7	1.01
<i>Histiopteris incisae</i> ⁶	7.7	6.9	1.12
<i>Pleocnemia rufinervis</i> ⁶	17.2	18.1	0.95
<i>Pteris wallichiana</i> ⁶	6.1	5.1	1.20
<i>Sphaerostephanos taiwanensis</i> ⁶	13.1	12.3	1.07
<i>Thelypteris angustifolia</i> ⁴	9.6	11.0	0.87

Hemidimorphic

<i>Acrostichum danaeifoltum</i> ³	4.1	7.7	0.53
<i>Osmunda claytoniana</i> ⁵	4.7	4.8	1.05

¹ This study. ² Sharpe and Jernstedt 1990. ³ Mehlreter and Palacios, 2003. ⁴ Sharpe, 1997. ⁵ Lee *et al.*, 2008. ⁶ Lee *et al.*, 2009a. ⁷ Lee *et al.*, 2009b.

材料與方法

本研究在臺灣東北部宜蘭縣員山鄉草埤濕地隨機選取80棵植株進行為期一年物候調查(圖1)，時間從2009年2月至2010年1月止，每個月調查一次。每一葉片在抽芽後均以塑膠牌標示，每個月測量其物候狀態，分為抽芽、展葉、枯萎死亡、孢子成熟與釋放等不同階段。本研究以Spearman Rank Correlation計算葉片抽芽數與各月份之平均(氣)溫度、平均日降水量、平均白天長度(日出至日落)、平均日輻射能的相關性係數；溫度、降水量、日輻射量

等氣候資料引用距離本調查區最近之林業試驗所福山研究中心測候站氣象資料(研究區西南方1.7km)(圖1)，由於該測候站無白天長度資料，因此引用中央氣象局宜蘭地區白天時數(日沒-日出時間)資料(圖2)。另外，以單因子變異數分析(One-way ANOVA)與Scheffe事後比較檢定來證明不同時期抽芽之營養葉片平均壽命是否存在差異性。

結果

在觀測的80個植株中，共記錄了878片

葉，其中包含123片孕性葉與755片營養葉。植株間葉片數差異極大，最多20片，最少僅3片，中位數11。

所有的孕性葉集中在3月抽芽。營養葉抽芽時間較孕性葉晚，發生在4至9月，4、5月為

主要高峰期(78.8%, 595 / 755)。所有觀測植株之抽芽數從4月的391片逐月遞減至6月的73片，隨後的7、8月抽芽數量驟降至3-8片/月，到了9月抽芽數又增至76片(表2)。

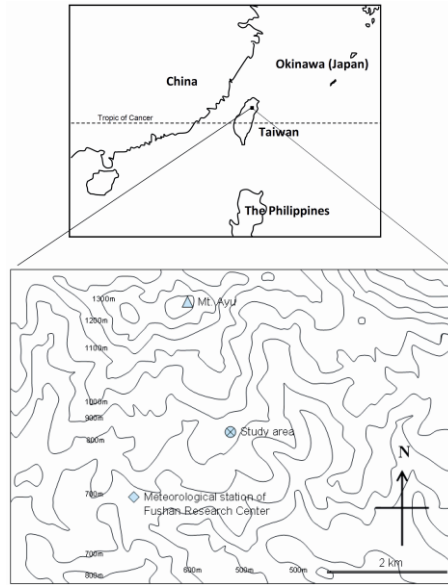


圖 1. 研究區地理位置(修改自 <http://maps.google.com>)。

Fig. 1. Location of the studied area. Map was modified from <http://maps.google.com>.

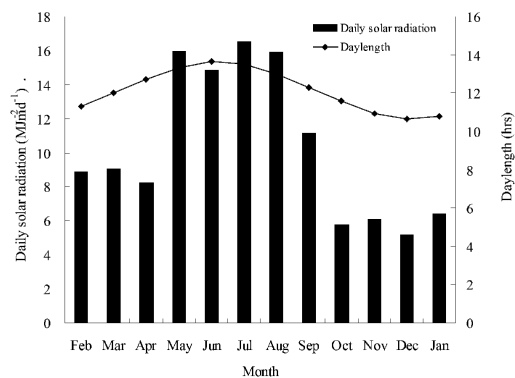


圖2. 研究地區之日輻射能及白天長度(日輻射能及白天長度資料分別來自福山研究中心測候站及中央氣象局；2009年2月至2010年1月)。

Fig. 2. Daily solar radiation and day length of the studied area. (Daily solar radiation and day length are provided by Fushan Research Center and Central Weather Bureau, respectively, from February 2009 to January 2010).

表 2. 假紫萁孕性葉與營養葉不同月份抽芽之平均壽命(月)

Table 2. The life span (mo.) of the fertile and sterile fronds of *Osmundastrum cinnamomeum* emerged in different months in this study

Time	Life span (mean±SD)(no. of fronds)	
	Fertile fronds	Sterile fronds
March	1.0 (123) ^a	
April		7.0±0.9 (391) ^b
May		6.4±0.8 (204) ^{bc}
June		5.6±0.7 (73) ^c
July		4.3±1.2 (3) ^d
August		3.8±0.5 (8) ^{de}
September		2.9±0.6 (76) ^e
Average	1.0 (123)	6.3±1.5 (755)

^{a-e} The same letters indicate the mean life spans of fronds are not significantly different according to One –way ANOVA and Scheffe post-hoc test ($p < 0.05$).

假紫萁孕性葉抽芽的 3 月月均溫(19.4°C)明顯低於營養葉抽芽時的 4-9 月月均溫(21.0°C-28.9°C) (圖 3)。以 2009 年 2 月-2010 年 1 月一整年氣象資料，分析各月營養葉抽芽數與月均溫、白天長度及平均日輻射能之關係，呈顯著或極顯著正相關($r_s = 0.58-0.76$)，但

與月降水量之間則無顯著的相關性存在(表 3)；當進一步以營養葉抽芽期間(4-9 月)之氣象資料做分析時，營養葉抽芽數則除了與月降水量仍維持著無顯著相關性以外，反而與月均溫、白天長度及平均日輻射量呈顯著或極顯著負相關($r_s = -0.60-0.94$) (表 3)。

表 3. 假紫萁營養葉抽芽數與氣候因子之相關性。ns: 不顯著，*: 0.01 < p < 0.05; **: p < 0.01

Table 3. The Spearman rank correlation coefficient (r_s) between the emergence number of sterile fronds of *Osmundastrum cinnamomeum* and climatic factors at different intervals. ns: not significant; *: 0.01 < p < 0.05; **: p < 0.01

Period	Feb,2009-Jan,2010	Apr-Sep, 2009
Mean month temperature (°C)	0.58*	-0.94**
Month precipitation (mm)	-0.15ns	-0.26ns
Mean day length (hrs)	0.76**	-0.60*
Mean daily radiation (MJ/m ²)	0.62*	-0.66**

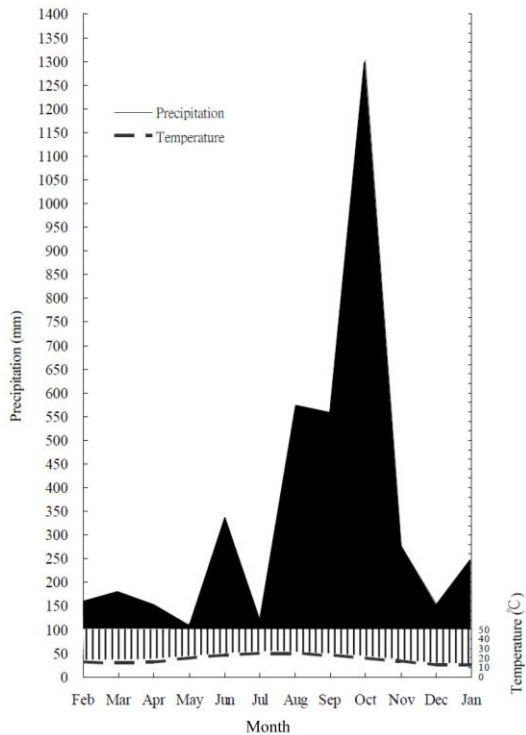


圖 3. 研究地區之生態氣候圖(資料來源：福山研究中心；2009年2月至2010年1月)。

Fig. 3. Climate diagram of the studied area. Data provided by Fushan Research Center from February 2009 to January 2010.

孕性葉抽芽後即進入展葉、孢子群成熟、孢子囊開裂釋放孢子階段，整個過程在一個月內完成，孢子囊群屬於漸熟型，靠葉身基部羽片著生之孢子囊先行成熟並開裂釋出孢子，而愈靠近葉身末端羽片之孢子囊則較晚成熟，4月時所有孕性葉枯萎死亡，孕性葉壽命僅有1個月時間(表1)。

營養葉從抽芽至完全展開過程約需1個月。6月後營養葉開始出現枯萎死亡，所有觀測植株6-9月期間，死亡葉片數介於1-7片/月之間，在這4個月裡，死亡的葉片數僅佔全部營養葉片數的2% (13 / 755)，10-12月為營養葉死

亡高峰期，10-12月死亡葉片數依序分別為121、259及347片，佔全部營養葉片數的96% (727 / 755)，隔年1月植株所有葉片均告枯萎死亡。全部植株營養葉平均壽命為 6.3 ± 1.5 個月(表2)。不同營養葉片間壽命長短變異大，與抽芽的季節有關，抽芽時間愈接近生長季初期(4月)之葉片，具有最較長之葉片壽命，愈近生長季末期(9月)抽芽之葉片，其壽命則愈短，例如：4月抽芽葉片平均壽命 7.0 ± 0.9 個月，9月抽芽之葉片平均壽命僅 2.9 ± 0.6 個月，兩者相差約4個月(表2)。

討 論

抽芽期

本研究結果顯示草埤濕地假紫萁孕性葉及營養葉分別在3月及4至9月抽芽，但Sato (1982)在日本北海道地區進行蕨類物候調查，發現該地區假紫萁孕性葉及營養葉分別從5月中旬及下旬開始抽芽；雖然日本北海道地區假紫萁不論是孕性葉或營養葉均較本研究地區族群晚抽葉芽，但兩地假紫萁孕性葉抽芽都早於營養葉；Cousens (1988)指出假紫萁孕性葉係利用前一生長季所儲存的養份所構成，其中蔗糖被證實為誘發孢子形成的關鍵養份(Harvey and Caponetti 1972, 1973)。這種孕性葉較營養葉提早抽芽，也在臺灣中部高海拔地區的絨假紫萁(*Osmunda claytoniana* L.)出現，其孕性葉集中在5月份抽芽，營養葉則分散在5-6月份抽芽(Lee *et al.* 2008)。

許多研究顯示植物的物候受到氣溫及植物光合作用影響，距赤道較近地區的植物，其生長季(本研究係指假紫萁葉片存活生長的季節)較早到臨(Keeling *et al.* 1996; Randerson *et al.* 1999)；由於日本北海道緯度(北緯42-46度)

高於本研究區(北緯24度)，植物生長季節相對較晚到來，應是造成兩地假紫萁物候表現差異之原因。另外，根據Ellwood (2012)在美國麻薩諸塞州波士頓區氣候實驗地(Boston Area Climate Experiment, BACE, 北緯42度)進行假紫萁生長觀察也發現該地區天然環境下的假紫萁抽葉芽(該篇報告作者未指出孕性葉或營養葉)季節出現在5月初，顯示分布在愈相近緯度的假紫萁植株(日本北海道/美國波士頓)，抽芽時期愈為相似。

有報告指出蕨類植物的抽芽可能受到土溫影響(Odland 1995; Strandberg 2003); Ellwood (2012)在美國麻薩諸塞州波士頓區氣候實驗地，把假紫萁盆栽置放在不同的加溫條件下，檢視其生殖物候差異，證實相較於未加熱或微加熱(0.86°C)的盆栽，強度及中度加熱盆栽情況下(+3.36, +2.60°C)有效促進提早抽芽(Ellwood 2012)，支持原有蕨類抽芽受土溫所控的推論。本研究假紫萁根莖位處狹葉泥炭苔腐植質<10cm深度，鬆散的腐植質結構，大幅增加與外界空氣接觸面積，土溫(腐植質)與氣溫應為相似，因此，本研究中以氣溫當作土溫的相對指標，發現當月均溫高過14.2°C才開始出現抽芽現象。

鄰近本研究區的福山試驗林(Lee *et al.* 2009a)與其它溫帶地區的蕨類物候調查(Sato and Sakai 1980; Bauer *et al.* 1991; Odland 1995, 1998; Johnson-Groh and Lee 2002)顯示，以全年度的月均溫為分析基準，氣溫的上升明顯有利葉片(孕性葉+營養葉)抽芽，本研究之假紫萁營養葉抽芽數與全年(2009年2月-2010年1月)月均溫具有相同的趨勢，若僅限將營養葉出現的季節(4-9月份)之月均溫作為分析基準時，則呈現極顯著負相關，顯示最適營養葉抽芽的溫度，集中在某一特定範圍內，低於或超過此一

範圍，反而不利於抽芽，4-5月份為營養葉抽芽高峰期，月均溫範圍介於15.5-18.9°C之間。除了氣溫以外，白天長度及日輻射量亦具有相同的趨勢，4-5月份氣象資料顯示此季節之白天長度為12.7-13.3hrs，日輻射量為8.2-16.0MJ/m²。Mehlreter and García-Franco (2008)曾提到白天長度的增加可能是誘發在墨西哥的樹蕨*Alsophila firma*抽葉芽的環境因子。但Strandberg (2003)曾分析革葉蕨(*Rumohra adiantiformis*)葉片季節性變化，發現葉片抽芽與日輻射及白天長度無關，和本研究結果有所不同，推測不同蕨類對某些環境因子(如：日輻射及白天長度)，有著不同程度的反應。

孢子成熟與釋分期

部份蕨類植物的孢子具葉綠素，呈現綠色外觀，稱之綠色孢子，此種綠色孢子的成熟與釋出依據發生時間差異可分成兩種類型：(1)孕性葉在生長季末期產生，孢子自前一年秋天持續儲存在孕性葉片上度過冬天，至次年春天再釋放，如莢果蕨屬(*Matteuccia*)、木賊屬(*Equisetum*) (Lovett-Doust and Lovett-Doust 1988)；(2)孕性葉在生長季時大量抽芽，隨即成熟並釋放孢子。本研究中假紫萁孢子在孕性葉3月份抽芽後一個月內迅速成熟與釋放，即屬於第二類型。在自然環境中綠色孢子活力期極短，且不具休眠性，一旦成熟脫離孢子囊有立即發芽的能力(Lovett-Doust and Lovett-Doust 1988)；假紫萁之綠色孢子在生長季初期成熟釋放，將擁有較長的生長期，有利於配子體及幼孢子體的生長。

葉片壽命

蕨類依據孕性葉與營養葉形態之差異，可概分為三類，(1)同型葉(monomorphic

frond)，兩者外觀輪廓相似，通常具有相似的葉片面積；(2)二型葉(dimorphic frond)，孕性葉外觀輪廓明顯不同於營養葉，且葉片面積通常較小；(3)不完全二型葉(hemidimorphic frond)，孕性葉部份區域(生長孢子囊群位置)面積明顯縮小(Wagner and Wagner 1977)。許多研究顯示具二型葉物種之孕性葉壽命比營養葉來的短，而其它兩種類型物種之孕性葉與營養葉壽命長短則因種而異(Sharpe and Jernstedt 1990; Sharpe 1997; Mehlreter and Palacios-Rios 2003; Lee *et al.* 2008, 2009a) (表1)。本研究之假紫萁歸屬二型葉蕨類，其孕性葉之壽命明顯短於營養葉，兩者之平均壽命比為0.16，與其它同屬二型葉之蕨類相似(0.10-0.20)，而明顯低於單型葉及不完全二型葉蕨類(0.53-1.20) (表1)；不完全二型葉蕨類如絨假紫萁，雖然孕性葉與營養葉壽命相似，但其孕性葉之孕性羽片壽命長度卻約為非孕性羽片的一半(Lee *et al.* 2008)。

在木本與草本開花植物已被證實，不同物種之間，葉片單位重量(mg/g) 碳/氮比愈高其壽命有愈長之趨勢(Reich *et al.* 1991, 1999; Craine *et al.* 2002; Matsuki and Koike 2006)，類似的情況也出現在蕨類植物(Karst and Lechowicz 2007)。蕨類植物不論是二型葉的孕性葉或不完全二型葉的孕性羽片，可行光合作用之葉肉組織均有相對減少的情況，推測可能造成假紫萁孕性葉吸收CO₂能力受限，造成碳/氮比值偏低，因此導致孕性葉片或羽片壽命較短。

相較於演替晚期物種，演替初期物種通常具有較短的葉片壽命及較高的光合作用速率(Kikuzawa 1986; Reich *et al.* 1997; Matsuli and Koike 2006)，這種通則也適用在演替初期的假紫萁，如假紫萁的營養葉壽命較其他多數蕨類

為短(表1)，但是否同樣具高度光合作用速率則還有待證實。

Oikawa *et al.* (2004)曾研究冬枯型草本的蕨類蕨(*Pteridium aquilinum*) 其營養葉片壽命與生態生理學特性之關係，發現在生長季初期抽芽之葉片較後期抽芽者具有較長之壽命，葉片壽命與單位面積內質量呈正相關，換言之，投資較多能量(質量)的葉片可透過較長的光合作用，獲得較高的能量報酬，吻合高等(2010a)推測本研究之假紫萁營養葉壽命長短與葉片的能量投資報酬率有關的論點。

物候學為充分瞭解蕨類植物生活史、生殖與生長季節等資訊的最基本科學方法，可適當掌握孢子成熟與發散季節，採收到繁殖所需的孢子，並提供區外(*ex situ*)繁殖與保育的材料。另外，長期與連續性的物候調查監測，可應用在全球氣候變遷研究，藉以觀察全球暖化與長期氣候變化對於地區性物種物候之影響(Walther *et al.* 2002)。然而，草甸濕地植群生態極為脆弱，過於密集的物候調查將影響其生長與生育地生態，因此本研究先進行一年調查，瞭解其基本物候現象，做為爾後調查之基礎資料。未來可藉由低人為干擾之儀器監測，獲取更為長期且精細的物候資料，再與氣候資料比對分析，以探討氣候變化對其物候之影響。

引用文獻

- 王震哲、邱文良、張和明。2012。臺灣維管束植物紅皮書初評名錄。特有生物保育中心及臺灣植物分類學會。
- 高瑞卿、邱子芸、朱珉寬、黃曜謀。2010a。活化石蕨類假紫萁。臺灣博物季刊 29: 40-43。

- 高瑞卿、邱子芸、朱珉寬、邱文良、黃曜謀。2010b。草埤地區假紫萁孕性之研究。國立臺灣博物館學刊 63 (4): 15-25。
- 楊遠波、顏聖紘、林仲剛。2001。臺灣水生植物圖誌(修訂版)。行政院農業委員會。
- Bauer, H., C. Gallmetzer and T. Sato. 1991. Phenology and photosynthetic activity in sterile and fertile sporophytes of *Dryopteris filix-max*. *Oecologia* 86: 159-162.
- Bittner, J. and S. W. Breckle. 1995. The growth rate and age of tree fern trunks in relation to habitats. *American Fern Journal* 85: 37-42.
- Chiou, W. L., J. C. Lin and J. Y. Wang. 2001. The phenology of *Cibotium taiwanense* (Dicksoniaceae). *Taiwan Journal of Forestry Science* 16: 209-215.
- Cousens, M. I. 1988. Reproductive strategies of Pteridophytes. pp. 307-328. *In*: J. L. Doust and L. L. Doust (eds.). *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, New York, USA.
- Craine, J. M., D. Tilman, D. Wedin, P. Reich, M. Tjoelker and J. Knops. 2002. Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* 16: 563-574.
- DeVol, C. E. 1975. Osmundaceae. pp. 79-83. *In*: Editorial Committee of the flora of Taiwan (eds.). *Flora of Taiwan I*. Epoch Publishing Co., Ltd., Taipei, Taiwan.
- Ellwood, E. R. 2012. Climate change and species phenology at three trophic levels. Boston University, Graduate School of Arts and Sciences. Doctor Dissertation.
- Harvey, W. H. and J. D. Caponetti. 1972. In vitro studies on the induction of sporogenous tissue on leaves of cinnamon fern. I. Environmental factors. *Canadian Journal of Botany* 50: 2673-2682.
- Harvey, W. H. and J. D. Caponetti. 1973. In vitro studies on the induction of sporogenous tissue on leaves of cinnamon fern. II. Some aspects of carbohydrate metabolism. *Canadian Journal of Botany* 51: 341-349.
- Huang Y. M. and H. M. Chiou. 2004. Density affects gametophytic growth and sex expression of *Osmunda cinnamomea* (Osmundaceae: Pteridophyta). *Annals of Botany* 94: 229-232.
- Johnson-Groh, C. L. and J. M. Lee. 2002. Phenology and demography of two species of *Botrychium* (Ophioglossaceae). *American Journal of Botany* 89: 1624-1633.
- Karst, A. L. and M. J. Lechowicz. 2007. Are correlations among foliar traits in ferns consist with those in the seed plants? *New Phytologist* 173: 306-312.
- Keeling, C. D., J. F. S. Chin and T. P. Whorf. 1996. Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature* 382: 146-149.
- Kikuzawa, K. 1986. Leaf survival strategy of forest trees. *Japanese Journal of Ecology* 36: 131-136.
- Lee, P. H., Y. M. Huang, and W. L. Chiou. 2008. The phenology of *Osmunda claytoniana* L. in the Tataka area, central Taiwan. *Taiwan Journal of Forestry Science* 23: 71-79.
- Lee, P. H., T. T. Lin and W. L. Chiou. 2009a. Phenology of 16 species of ferns in a

- subtropical forest of northeastern Taiwan. *Journal of Plant Research* 122: 61-67.
- Lee, P. H., W. L. Chiou and Y. M. Huang. 2009b. Phenology of three *Cyathea* (Cyatheaceae) ferns in northern Taiwan. *Taiwan Journal of Forestry Science* 24: 233-242.
- Lovett-Doust, J. and L. Lovett-Doust. 1988. Reproductive strategies of Pteridophytes. pp 319-324. *In*: J. Lovett-Doust and L. Lovett-Doust (eds.). *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Matsuki, S. and T. Koike. 2006. Comparison of leaf life span, photosynthesis and defensive traits across seven species of deciduous broad-leaf tree seedlings. *Annals of Botany* 97: 813-817.
- Mehltreter, K. 2006. Leaf phenology of the climbing fern *Lygodium venustum* in a semi-deciduous lowland forest on the Gulf of Mexico. *American Fern Journal* 96: 21-30.
- Mehltreter, K. 2008. Phenology and habitat specificity of tropical ferns. pp. 201-222. *In*: T. A. Ranker and C. H. Haufler (eds.). *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Mehltreter, K. and J. G. García-Franco. 2008. Leaf phenology and trunk growth of the deciduous tree fern *Alsophila firma* (Baker) D. S. Conant in a lower montane Mexican forest. *American Fern Journal* 98: 1-13.
- Mehltreter, K. and M. Palacios-Rios. 2003. Phenological studies of *Acrostichum danaeifolium* (Pteridaceae, Pteridophyta) at a mangrove site on the Gulf of Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 19: 155-162.
- Odland, A. 1995. Frond development and phenology of *Thelypteris limbosperma*, *Athyrium distentifolium*, and *Matteuccia struthiopteris* in Western Norway. *Nordic Journal of Botany* 15: 225-236.
- Odland, A. 1998. Size of reproduction of *Thelypteris limbosperma* and *Athyrium distentifolium* along environmental gradients in Western Norway. *Nordic Journal Botany* 18: 311-321.
- Oikawa, S., K. Hikosaka, T. Hirose, M. Shiyomi, S. Takahashi and Y. Hri. 2004. Cost-benefit relationships in fronds emerging at different times in a deciduous fern, *Pteridium aquilinum*. *Canadian Journal of Botany* 82: 521-527.
- Randerson, J. T., C.B. Field, I. Y. Fung and P. P. Tans. 1999. Increases in early season ecosystem uptake explain recent changes in the seasonal cycle of atmospheric CO₂ at high northern latitudes. *Geophysical Research Letters* 26: 2765-2768.
- Reich, P. B., C. Uhl, M. B. Walters and D. S. Ellsworth. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 tree species in Amazonian forest communities. *Oecologia* 86: 16-24.
- Reich, P. B., M. B. Walters and D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 94: 13730-13734.

- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin and W. D. Bowman. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- Sato, T. 1982. Phenology and wintering capacity of sporophytes and gametophytes of ferns native to Northern Japan. *Oecologia* 55: 53-61.
- Sato, T. 1985. Comparative life history of aspidiaceae ferns in northern Japan with reference to fertility during sporophyte development in relation to habitats. *Botanical Magazine of Tokyo* 98: 371-381.
- Sato, T. and A. Sakai. 1980. Phenological study of the leaf of Pterophyta in Hokkaido. *Japanese Journal of Ecology* 30: 369-375. [in Japanese with English summary].
- Schmitt, J. L. and P. G. Windisch. 2006. Phenological aspects of frond production in *Alsophila setosa* in southern Brazil. *Fern Gazette* 17: 263-270.
- Seiler, R. L. 1981. Leaf turnover rates and natural history of the Central American tree fern *Alsophila salvinii*. *American Fern Journal* 71: 75-81.
- Sharpe, J. M. 1997. Leaf growth and demography of the rheophytic fern *Thelypteris angustifolia* (Willdenow) Proctor in a Puerto Rican rainforest. *Plant Ecology* 130: 203-212.
- Sharpe, J. M. and J. A. Jernstedt. 1990. Leaf growth and phenology of the dimorphic herbaceous layer fern *Danaea wendlandii* (Marattiaceae) in a Costa Rican rain forest. *American Journal of Botany* 77: 1040-1049.
- Shieh W. C. 1994. Osmundaceae. pp. 80-83. In: Editorial Committee of the flora of Taiwan (eds.). *Flora of Taiwan I* (2nd edition). Taipei, Taiwan.
- Sparks, T. H. and P. D. Carey. 1995. The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marsham phenological record, 1736-1947. *Journal of Ecology* 83: 321-329.
- Strandberg, J. O. 2003. Seasonal variations in production and development of leatherleaf fern leaves. *Annals of Applied Biology* 143: 235-243.
- Tanner, E. V. J. 1983. Leaf demography and growth of the tree-fern *Cyathea pubescens* Mett. ex Kuhn in Jamaica. *Botanical Journal of Linnean Society* 87: 213-227.
- van Schaik, C. P., J. W. Terborgh and S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Wagner, W. H. and F. S. Wagner. 1977. Fertile-Sterile Leaf Dimorphism in Ferns. *Gardens' Bulletin, Singapore* 30: 251-267.
- Walther, G. R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Ying, S. S. and Y. M. Huang. 1995. Phenological study on *Sphaeropteris lepifera* at Su-Ao area. *Memoirs of the College of Agriculture, National Taiwan University* 35: 451-464.