

國立臺灣大學生命科學院生態學與演化生物學研究所

碩士論文

Graduate Institute of Ecology and Evolutionary Biology

College of Life Science

National Taiwan University

Master Thesis

大黍為何能在火燒後成功入侵大肚山地區？

What make *Panicum maximum* Jacq. successfully invade
the Dadu mountain area after fire?



Chen-Ying Ho

指導教授：高文媛 博士

Advisor: Wen-Yuan Kao, Ph.D.

中華民國 98 年 7 月

July, 2009

誌謝

兩年很快就過去了，回想起來真是一段艱辛的過程，終於到了可以寫這段誌謝的時候。首先很感謝高文媛老師願意收留我這個大學念的科系跟生態演化所八竿子打不著的學生，沒有這個開始就沒有這篇論文，感謝老師總是不厭其煩的指導我這個愚笨又效率很差的學生，有耐心到常常讓我覺得很慚愧，總覺得一定要做的更好才能對得起老師。也很感謝老師的鼓勵，說我進步很多，其實我覺得很多都只是照著老師給的方向去改，我比較佩服老師總是能一針見血的看出我的盲點，給了我許多很有用的建議。感謝郭長生老師、張英峯老師、陳建德老師在論文上不吝指教，尤其是郭老師給予這篇論文题目的方向，並在成大修輔系時給予我許多植物相關的知識；而張英峯老師與陳建德老師提供在溫室與台大農場實驗地方面的協助，使得我可以順利進行實驗。很感謝 1230 實驗室夥伴們的許多指導與協助，特別是佳娟，沒有你的陪伴與互相鼓勵這兩年一定會更難熬，還有雅倫學姊（當然還有承恩學長和可愛的萱萱與芸芸）、孟穎學姊、涵靈學姐、泰中學長、玄勳學長與巧芬，感謝你們的幫忙與祝福；另外在實驗上也感謝很多人的幫助，包括志遠學長與巧芬在野外植群調查的協助，還有豪廷學長在後續 GIS 作圖方面的幫忙；另外要特別感謝大學同學怡珊和他們一家人：陳爸爸、馮媽媽、怡萍和怡萱，沒有你們提供在台中的住宿與照顧我真的很難能在大肚山上做實驗。最後要感謝我的家人，明明已經沒有什麼經濟來源，還能容許我這個長子不趕快賺錢養家，並提供一個舒適的家讓我無後顧之憂，真的很感謝你們。若我忘記提到誰，請原諒我，我一直都是個記性不好的人，因為在這段時間真的有好多好多回憶，讓我這兩年能夠豐富的滿載而歸。

目錄

目錄	I
圖表目錄	V
中文摘要	VII
英文摘要	IX
一、前言	1
二、材料與方法	7
(一) 野外調查實驗	7
1. 實驗地氣候、植群和環境因子分析	7
1.1 大肚山地區氣候	7
1.2 樣區植群調查	7
1.3 火燒後環境因子之改變	9
2. 野外植株測量	10
2.1 植株葉部比較	10
2.2 葉片光合作用氣體交換、含水量、碳氮含量及碳氮同位素比較	12
2.3 植株經火燒或人工刈除後的再萌蘖能力比較	13
2.4 生活史、種子重及發芽率比較	13
(二) 溫室與田地種植之植株測量	13
1. 溫室大黍與芒草植株測量比較	14
1.1 小苗成長速率比較	14
1.2 葉片形態及生長比較	14
2. 環境因子操作實驗	15
2.1 水分處理實驗	15
2.2 光度處理實驗	16

(三) 統計分析	17
三、結果	18
(一) 野外調查實驗	18
1. 實驗地氣候、植群和環境因子分析	18
1.1 大肚山地區氣候	18
1.2 樣區植群調查	18
1.3 火燒後環境因子之改變	25
2. 野外植株測量	28
2.1 植株葉部比較	28
2.2 葉片光合作用氣體交換、含水量、碳氮含量及碳氮同位素比較	28
2.3 植群經火燒或人工刈除後的再萌蘖能力比較	29
2.4 生活史、種子重及發芽率比較	29
(二) 溫室與田地種植之植株測量	37
1. 溫室大黍與芒草植株測量比較	37
1.1 小苗成長速率比較	37
1.2 成株葉片形態及植株生長比較	37
2. 環境因子操作實驗	45
2.1 水分處理實驗	45
2.2 光度處理實驗	53
四、討論	61
(一) 野外調查實驗	61
1. 實驗地氣候、植群和環境因子的關係探討	61
2. 野外植株比較	63
2.1 植株葉片構造、形態和光合作用生理表現	63
2.2 植群經火燒或人工刈除後的再萌蘖能力比較	66

2.3 生活史及發芽率比較.....	67
(二) 溫室與田地種植之植株測量.....	67
1. 溫室大黍與芒草植株測量比較.....	67
2. 環境因子操作實驗.....	68
2.1 水分處理實驗.....	68
2.2 光度處理實驗.....	69
(三) 綜合討論.....	70
(四) 未來研究方向.....	71
五、結論.....	73
六、參考文獻.....	75
七、附錄.....	84





圖表目錄

表一、望高寮樣區之植群介量	21
表二、野外大黍與芒草葉片之氣孔特徵	31
表三、望高寮樣區大黍與芒草葉片之光合作用生理特徵	33
表四、望高寮樣區大黍與芒草葉片之碳氮含量及碳氮同位素比值	33
表五、溫室種植之大黍與芒草成熟植株葉片特徵	42
表六、溫室種植的大黍與芒草植株生長及生物量	44
表七、大黍與芒草不同水分處理下之植株葉片特徵	49
表八、大黍與芒草植株不同水分處理下之生長及生物量	52
表九、大黍與芒草在不同光照處理下的比葉面積、葉綠素含量和葉綠素 a/b 比值	56
表十、大黍與芒草在不同光度處理下之生長及生物量	58
圖一、野外實驗樣區位置示意圖	8
圖二、大肚山地區在 1999 年到 2008 年期間的生態氣候圖	19
圖三、野外調查測量期間大肚山地區之氣候變化	20
圖四、望高寮樣區之植群分佈示意圖	24
圖五、火燒與非火燒地區無植群覆蓋的樣點其環境和土壤因子差異	26
圖六、在無植群覆蓋的火燒與非火燒地區樣點及有植群覆蓋的非火燒地區樣點其 空氣及土壤溫度差異	27
圖七、無植群覆蓋或有大黍和芒草植群覆蓋的土壤表面光度及植株上下方的光照 比例差異	27
圖八、不同日期在望高寮地區採集之大黍與芒草葉片之比葉面積差異	30
圖九、大黍與芒草的葉片表面氣孔分布情形	31
圖十、望高寮樣區的大黍與芒草之葉部橫切構造	32

圖十一、火燒或刈除後大黍與芒草再萌蘖之生長特徵.....	34
圖十二、火燒或刈除後大黍與芒草再萌蘖之生長特徵與植株圓周長的關係.....	35
圖十三、大黍與芒草在 2008 年期間植株有花和果實出現的月份.....	36
圖十四、大黍與芒草種子在有或去除稃片與穎片的情況下種子發芽率隨著培養天數的變化情形.....	36
圖十五、小苗生長實驗期間之環境因子全天變化.....	38
圖十六、大黍與芒草在種子發芽後第 14 天與第 28 天植株的生長量變化.....	39
圖十七、大黍與芒草在種子發芽後第 14 天與第 28 天植株的生物量變化.....	40
圖十八、成株形態、生長比較實驗期間之環境因子全天變化.....	41
圖十九、溫室種植的大黍與芒草植株其主莖高、葉片數和分蘖枝數隨著種植天數增加的變化.....	43
圖二十、植株在不同水分處理期間之環境因子全天變化.....	47
圖二十一、大黍與芒草在不同水分處理下之土壤體積含水量與葉片水勢能比較..	48
圖二十二、大黍與芒草植株在不同水分處理下的主莖高、葉片數和分蘖枝數隨著種植天數增加的變化.....	50
圖二十三、大黍與芒草在不同水分處理下其總生物量、葉片總面積與葉片水勢能之間的關係.....	51
圖二十四、植株在不同光度處理實驗期間之環境因子全天變化.....	55
圖二十五、大黍與芒草在不同光度處理下之分蘖枝數、未開花之最長的分蘖枝長與葉片數隨著種植天數增加之變化.....	57
圖二十六、大黍與芒草在刈除地上部後置放在不同光環境下再萌蘖實驗期間之環境因子全天變化.....	59
圖二十七、大黍與芒草地上部被刈除後再被放置於不同光照處理下之再分蘖枝數、平均再分蘖枝長和新生葉片數.....	60
圖二十八、大黍入侵優勢示意圖.....	74

摘要

大黍 (*Panicum maximum*) 是一種禾本科多年生的草本植物，近年來被列為台灣危害力最高的二十種入侵植物之一。早期的研究指出：在大肚山與鐵砧山區的本地植物芒草 (*Miscanthus sinensis*) 為當地相思樹林反覆火燒後的最優勢種；但近年來同一地區的研究顯示：大黍已取代芒草的角色，而且發現大黍在火燒後植群覆蓋度顯著的增加，但芒草卻沒有相同的現象；反覆火燒使得大肚山地區的相思樹林逐漸轉變成以大黍為主的草生地。本研究藉由野外調查與溫室實驗，比較大黍與芒草在形態、光合作用、生長和生活史等特徵，目的在了解造成大黍成功入侵大肚山地區之因素。

野外植株測量發現：大黍比葉面積 (SLA, cm^2/g) 和最大淨光合作用速率均顯著高於芒草，而光合作用氣體交換與穩定性同位素分析則顯示，兩者均為 C_4 植物，且芒草有較高的水分使用效率。調查火燒與刈除後，經由地下根莖再萌蘖植株發現：在乾季時芒草比大黍有較好的恢復能力；但在濕季，大黍生長速率顯著增加。在生活史特徵方面，大黍有較重的種子和較長的花期與果期，而且大黍的果期主要在濕季，而芒草的果期主要在乾季，且有較高的發芽率。

溫室內生物分析實驗結果顯示，在高水分處理下，相較於芒草，大黍有顯著較高的生長速率和生物量的累積；兩者在低水分處理下生物量均顯著減少，且大黍減少的量顯著高於芒草；芒草在低水處理下會改變生物量的分配比例，大黍則無此現象。這些結果顯示芒草比大黍耐旱。栽植在不同的光照下，大黍都比芒草有更多分蘖枝和總生物量，有助於大黍有更高的覆蓋度與更多的花序生成。大黍刈除後在全光照環境下再萌蘖枝的生長比芒草顯著較優，遮蔭處理下再萌蘖植株生長也有較長的分蘖枝長，此有利於競爭光線。不管在水分或光度處理實驗都發現大黍比芒草有顯著較多的枯枝落葉，而且更容易受到乾旱壓力的影響而枯葉。

綜合以上結果顯示，由於在形態和光合作用等特徵上的優勢，再加上大肚山地區的濕季較長，大黍在濕季可以比芒草有更快速的萌蘖和生長，在與芒草競爭

資源時佔優勢，使其能快速的增加覆蓋度；又大黍在濕季有很長的果期也有助於其建立更大的種子庫和更多小苗的生長；芒草雖然有適應乾旱的優勢，但因為大肚山乾季短，該優勢無法表現出來。由於大黍生物量累積顯著大於芒草，又比芒草容易受到乾旱的影響，因此在乾季時會產生較多的枯葉，而累積較多的可燃物而易於引發火災，火災的發生又會產生新的空間讓生長快速的大黍可以入侵與擴張族群覆蓋度，並導致下一個乾季有更多的易燃物且易燃物分佈的更廣。而在這樣反覆的火燒干擾下，大黍因此能逐漸取代芒草成為大肚山地區在火燒後的最優勢種。



Abstract

Previous studies showed that *Miscanthus sinensis*, a native plant, was the dominant species of *Acacia confuse* forest after recurrent of burning in Dadu and Tiehchen mountain area. But recent survey reported that *Panicum maximum*, a perennial grass in the family of Poaceae and listed as one of the twenty most noxious invasive plants in Taiwan has replaced the role of *M. sinensis* in those areas. As a result of recurrent burning, *A. confuse* forest has been gradually replaced by the grassland of *P. maximum*. In this study, I compared morphological, photosynthetic, growth and life history characters of field growing *P. maximum* and *M. sinensis* and conducted greenhouse experiments to understand the mechanisms contributing to the invasion of *P. maximum* after burning.

Field growing *P. maximum* had significant higher specific leaf area (cm^2/g) and net photosynthetic rates but lower water use efficiency than *M. sinensis*. In comparison of the two species, after burning or been pruned, I found that *M. sinensis* had better recovery ability in drought season, but *P. maximum* grew faster in wet season. The fruiting period of *P. maximum* was mainly in wet season, but *M. sinensis* mainly in dry season. In comparison to *M. sinensis*, *P. maximum* had significantly longer flowering and fruiting period and heavier seeds, but lower germination percentage.

Greenhouse experiments revealed that under high water or high light availability *P.*

maximum grew much faster, accumulated significantly more biomass, and produced more litters than *M. sinensis*. It indicates that *P. maximum* could have more coverage and inflorescence than *M. sinensis* in favorable conditions. However, under low water condition, *P. maximum* was more susceptible to drought than *M. sinensis*. *P. maximum* grew much better than *M. sinensis* in full light condition and much taller in shading environment after pruning.

These results suggest that with the advantage of the morphological and photosynthetic traits in combination with longer wet season in Dadu mountain area, *P. maximum* can resprout and grow faster than *M. sinensis* in wet season which may help the species in competition for resource uptake after fire. In addition, a longer fruiting period of *P. maximum* might contribute to a larger seed bank which might enable the species to have more seedlings germinated than *M. sinensis*. Though *M. sinensis* is drought tolerant, the advantages of drought tolerance ability can not expressed in the area due to a short dry season. Due to its higher growth rate, *P. maximum* produces more litters than *M. sinensis* which would help inducing fire during dry season. The burning events create new space that *P. maximum* can easily invade again. The invasion of *P. maximum* makes the area prone to fire in dry season. As a result of recurrent burning, *P. maximum* replaces *M. sinensis* becoming the most dominant species in Dadu mountain area.

一、前言

外來植物入侵所造成的影響是一個不可忽視的全球問題，其造成的許多影響中包括減少原生物種的多樣性和破壞生態系結構與功能 (Cronk et al., 1995; Richardson et al., 2000; Radosевич et al. 2007)。入侵植物可以直接與原生物種競爭資源，也可以透過改變環境、增加或減少干擾 (disturbance) 等方式間接的影響原生物種，例如改變土壤性質、增加或減少土壤侵蝕、佔據開闊地、影響枯枝落葉與土壤養分的累積和促進或減少火災的發生等 (Vitousek, 1990; Cronk et al., 1995; Levine et al., 2003)。當外來植物影響干擾的程度，遠大於原生物種所能適應的變異範圍，會造成整個群落結構和生態系統機能 (ecosystem processes) 的轉變 (Vitousek, 1990; Mack and D'Antonio, 1998)。

火燒對生態系而言是一種干擾現象，其對植物的生長有直接和間接的影響：除了直接對植物造成傷害減少其生物量外，火燒也會改變環境因子，包括土壤性質、土壤和空氣溫度、空氣濕度和環境光度等，進而影響種子萌發、小苗生長和植株萌蘖等的表現。土壤性質包括土壤的孔隙度的下降以及枯枝落葉層的燒除，使得火燒後的土壤含水率下降，逕流量與沖蝕量顯著增加，而土壤的 pH 值及有效性養分含量均會上升。另外光度的增加及林地吸熱性質的改變，也會導致林地土壤和空氣溫度上升，濕度下降，而且日夜溫差比起非火燒地也會顯著提高，這會影響植物種子發芽、植物的生長與開花結實 (呂, 1990; 曲, 1998; 賴, 2003)。

適合生長在火燒地區的植物有許多形態或生理策略以適應火燒的環境，例如：

- (1) 有的植物會加厚樹皮或增加地下部的儲藏以增加火燒後的存活率；
- (2) 有較好的乾旱適應力、較高的生長速率或較短的葉片壽命 (life-span) 以適應火燒地區的環境變化；
- (3) 保留未成熟的種子直到火燒後才開裂下種或靠著溫度和煙以刺激種子萌發，如此可以延緩小苗的產生，直到合適其生長的环境產生。除了直接面對火燒和火燒後的環境改變以外，有的物種會藉由未經火燒影響的植株，產生大量

種子或走莖以佔領火燒區域 (Sarmiento, 1992; Buhk et al., 2007)。一般而言，C₄ 植物比 C₃ 植物更能夠適應高溫、高光和缺水的環境 (Lambers et al., 1998)，故 C₄ 植物是較有利於適應火燒後劇烈變化的環境。有一些入侵的非洲禾草，比入侵地原生物種在火燒後呈現比較有利的反應，像是較高的生長速率和較好的光合作用特徵表現，或是有更快的再生長或更多的種子發芽，以致有更多的植株和小苗產生 (Sumrall et al., 1991; Baruch and Bilbao, 1999; Williams and Baruch, 2000)。

由於農耕、放牧和居住等需求，人類砍伐樹林和引進外來植物，並用火做為工具，這些人為活動導致很多林地逐漸轉變為草地，也使得外來植物更加容易入侵。很多研究指出外來植物入侵是造成許多地區火燒型態 (fire regime) 改變的重要因子，外來植物中又以禾草 (grass) 與火燒之間的關係最為密切 (Vitousek, 1990; Levine et al., 2003)。禾草本身有易燃和火燒過後能快速恢復生長能力等特性，所以外來禾草入侵後會改變入侵地供燃燒物質的性質，例如其易燃性、數量及分佈的連續性等，進而改變火燒頻率、強度、範圍或季節性；由於原生植物的恢復能力比外來禾草慢，相對於原生植物外來禾草的數量與分佈會因為火燒逐漸增大；再加上人類的活動增加火燒發生的可能性，使得禾草-火燒的正向回饋循環 (grass-fire positive feedback cycle) 的情形持續發生 (D'Antonio and Vitousek, 1992; Brooks et al., 2004)。例如：澳洲於 1931 年引入須姜草 (*Andropogon gayanus*) 作為牧草，該植物現已廣泛分佈於澳洲北部的熱帶莽原 (tropical savannas)。須姜草產生的燃料量是原生物種的 3~7 倍，導致其入侵地火燒強度是原生物種生長地區的 8 倍，而須姜草在火燒過後可以透過萌蘖的方式快速恢復其植群，並入侵更多的地方。比起一般原生植群生長地區的火燒情況，澳洲政府更難控制須姜草入侵地的火燒情況，因而造成更多生命的威脅 (Rossiter et al., 2003; Douglas and Setterfield, 2005; Setterfield et al., 2005)。

台灣的森林火災發生的次數頻繁，在 1963 年到 2004 年間國有林平均每年發生 34.62 次火燒，大多數的火燒發生是由於人為開墾、煙蒂或縱火等因素造成，而在森林地區草生地的存在更助長火燒頻率 (黃和林, 2005)。火燒後會改變植群演替，

許多研究皆指出芒屬植物（包含在高海拔的高山芒 (*Miscanthus sinensis* var. *transmorrisonensis*) 到低海拔的五節芒 (*M. floridulus*) 為火燒後演替初期草本層的優勢物種（呂, 1990; 劉, 1991; 李, 1996, 陳和施, 1998）。大肚山地區火燒頻繁，陳等（1989）研究台中鐵砧山區與大肚山的相思樹林火燒區域，發現相思樹林火燒後會出現五節芒、馬纓丹 (*Lantana camara* L.) 和許多一年生的過渡性草本等，若是在同一地區多次火燒的情況下，五節芒為絕對優勢物種。但近年來在同一地區的研究卻有不一樣的結果，陳（1997）的研究發現大黍 (*Panicum maximum* Jacq.) 在火燒後植群覆蓋度顯著增加，但是五節芒的覆蓋度則沒有明顯改變；在不斷反覆的火燒干擾下，大黍逐漸成為大肚山地區草生地的最優勢種。在大肚山和鐵砧山的植群調查研究也顯示大黍為當地草生地最普遍的優勢物種，芒草則多零星分佈其中，僅少數區塊有較大規模的族群（陳, 2004; 蔡, 2005）。章和陳（1995）在中山高速公路沿線調查野火對沿線綠帶的影響，也發現大黍為高速公路火燒樣點之優勢物種，並認為大黍為火燒適存植物 (fire-dependent plant) (Mutch, 1970)，容易再次地誘發火燒，可做火燒易發生地區的指標植物。根據以上研究與觀察，許多學者認為大黍逐漸取代芒草的生態棲位 (niche)，成為中部地區草原的最優勢物種（李, 1995, 陳, 1997, 陳, 2004）。相對於芒草為什麼大黍能在火燒後擴展得如此迅速，並成功入侵芒草棲地，而成為中部地區草原的優勢種？這是本研究擬回答的問題。

芒草 (*M. sinensis*) 為禾本科芒屬多年生的草本植物，根莖發達，桿長 1.5 m；葉片常覆被白粉與柔毛，長可達 40 cm，寬達 1 cm；圓錐花序可長達 35 cm，主軸常有毛，花序扇形，分支直壯，長可達 25 cm；小穗柄一長一短；小穗對生，同型同大，披針形，長約 4.5 mm，基盤具略等長於小穗之絲毛；上位外稃具兩深裂齒，伸出一曲折長芒，芒長約 10 mm；芒草可以透過種子和根莖萌蘖的方式繁殖 (Hsu et al., 2000)。芒草為台灣原生種，常被栽植做為牧草與水土保持之用，台灣許多民生用品也是用芒草編織而成。台灣的芒可以分成中國芒複合群 (*M. sinensis* Anders.) 和五節芒 (*M. floridulus* (Labill.) Warb.) 兩大類，其中中國芒複合群更可以細分成

四種變種，包括白背芒 (*M. sinensis* var. *glaber*)、台灣芒 (*M. sinensis* var. *formosana*)、高山芒 (*M. sinensis* var. *transmorrissonensis*) 和八丈芒 (*M. sinensis* var. *condensatus*) (李, 1995; 周等, 1999; 周等, 2006)。而其中中國芒複合群 (或稱芒草) 與五節芒分類差異主要為：五節芒葉片兩面皆呈翠綠色，而芒草葉片下表皮呈白色粉狀；五節芒葉片下表面沒有乳凸狀突起，而芒草下表面有；五節芒小穗長 2.8-3.2 mm，芒草則大於 3.5 mm；五節芒圓錐花序主軸長於側枝的總狀花序，而芒草花序主軸短於側枝；五節芒的花期主要在春、夏季，芒草的花季主要在秋、冬季 (李, 1995; Hsu et al., 2000)。根據以上分類特徵，在大肚台地的芒應為芒草 (*M. sinensis*) 這一類。

大黍又名天竺草，為禾本科稷屬多年生的草本植物，稈直立，根莖粗短，各節密生短毛；葉片線形，長 30-75 cm，寬最多到 35 mm，邊緣粗糙，葉面無毛或正面毛茸疏生；葉鞘被疣狀短毛或無毛；花序為疏鬆的圓錐花序開展，長 20-35 cm，基部分枝輪生；小穗長 3-3.5 mm，鈍形，多帶紫紅色或紫斑；外穎長約為小穗之 1/3，1-3 脈或無脈；下位外稃 5-7 脈，通常含有雄性花，少數是空的；上位外稃具明顯橫皺紋，革質且麥稈色的；主要是靠種子與根莖萌蘖繁殖 (Hsu et al., 2000)。大黍原產於熱帶非洲，在 17-18 世紀就由非洲引進到西印度群島 (Parsons, 1972)，然後逐漸引進或擴散到世界各地的熱帶或亞熱帶地區等。臺灣在 1908 年自菲律賓引入大黍 (許, 1975)，目前已經歸化並廣泛分佈在台灣低海拔地區，尤以中部地區最多 (陳, 1997)。大黍栽培出來的品種或品系甚多 (McCosker and Teitzel, 1975; 許, 1975; 蕭等, 1996)，在台灣各地歸化的主要為大黍和綠天竺草 (*Panicum maximum* var. *trichoglume*) 兩種，兩物種農藝與分子性狀差異皆大，同物種不管在族群內或族群間的變異也很大，顯示其基因庫豐富度高，有助於適應環境 (陳, 2007)。大黍最早引入台灣是為了作為牧草，因此俗稱為「馬草」，但後來也被栽植以保持水土 (張和鄭, 1974; 林等, 2006)。大黍被引入後逐漸在野外建立族群，近年來被列為台灣危害力最高的二十種入侵植物之一 (蔣等, 2003)。有不少研究探討其在畜牧或農藝方面的運用，像是生產量跟品質 (McCosker and Teitzel, 1975; Aganga and Tshwenyane, 2004)、大黍種子的休眠性 (洪等, 2006; Usberti and Martins, 2007) 或

無融合生殖 (Warmke, 1954; 方, 2003; Kaushal et al., 2008) 等。有些生態學方面的研究, 探討大黍入侵優勢的性狀表現或分佈 (Parsons, 1972; D'Antonio and Vitousek, 1992; Lawes et al., 2006), 及易於誘發火燒或火燒後擴張其植群等特性 (Nepstad et al., 1991; Low, 1997; Matos et al., 2002; Groen et al., 2008), 極少研究比較大黍與原生物種生理生態特徵, 以瞭解其入侵性與可能產生的影響 (Williams and Baruch, 2000; 陳等, 2001)。因此本研究比較原生種的芒草和外來的大黍其在生理生態上的特徵, 目的在瞭解為什麼大黍能在火燒後擴展得如此迅速並成功入侵芒草棲地, 而成為中部地區草原的優勢種。

大肚山地區火燒頻繁, 發生火災的原因主要是引燃雜草跟垃圾不慎造成的火燒事件, 另外大肚山地區的墓地甚多, 在 3-4 月掃墓燃燒紙錢等造成的火燒也是很重要的因素之一。在 1997-2005 年期間台中市協和消防隊轄區就發生 519 次草地火燒事件, 且多發生在 10 月到隔年 4 月期間, 因該地區 10 月到隔年 1 月為乾季, 降雨量和相對濕度的明顯減少與火燒發生機率增加有顯著的相關性, 又植被以草生地為主, 相對於林木等重質燃料, 草本植物為輕質燃料易於燃燒, 而且在乾季時大量草本植物枯黃的現象更增加火燒的可能性。其中大黍不但為草地最優勢的物種, 其乾枯的現象更是顯著, 佔了燃料很大的部分 (張, 2004; 曾, 2004; 林等, 2005; 蔡, 2005); 而大黍在火燒後會透過萌蘖和種子萌發的方式快速恢復其植群, 尤其是在雨量較多的時期會恢復的更快 (章和陳, 1995; 陳, 1997)。這些現象顯示大黍可能比芒草不耐旱, 因此在乾季時會大量枯死, 而在降雨量充足時其生長表現比芒草好, 因此本研究將比較兩物種在不同水份供應量下, 其生長表現。

本研究藉由野外調查與溫室實驗, 比較大黍與芒草在形態、光合作用、生長和生活史等特徵, 檢驗以下假設以了解大黍為何能在火燒後成功入侵大肚山芒草棲地。

1. 大肚山地區因為時常有火燒的發生, 火燒後提供新的棲地, 使大黍有機會入侵; 在光量增加, 有充足水份供應時, 大黍因為比芒草在形態、光合作用、生長及生活史方面有較好的優勢, 使得大黍比芒草更快佔據火

燒區域，以及快速增加其族群覆蓋度。

2. 大黍比芒草不耐旱，因此在乾季時會大量枯死，產生很多可燃物，因此大黍入侵後更有助於火燒的引燃跟延燒現象。在反覆火燒干擾下，大黍逐漸取代芒草，成為大肚山地區草生地的最優勢種。



二、材料與方法

(一) 野外調查實驗

本研究野外實驗地點位於台中大肚台地西南側望高寮 (東經 120°34' 51", 北緯 24°08' 38", 海拔高度約 252 公尺) 與南寮 (東經 120°33' 58", 北緯 24°10' 58", 海拔高度約 181 公尺) 地區 (圖一)。

1. 實驗地氣候、植群和環境因子分析

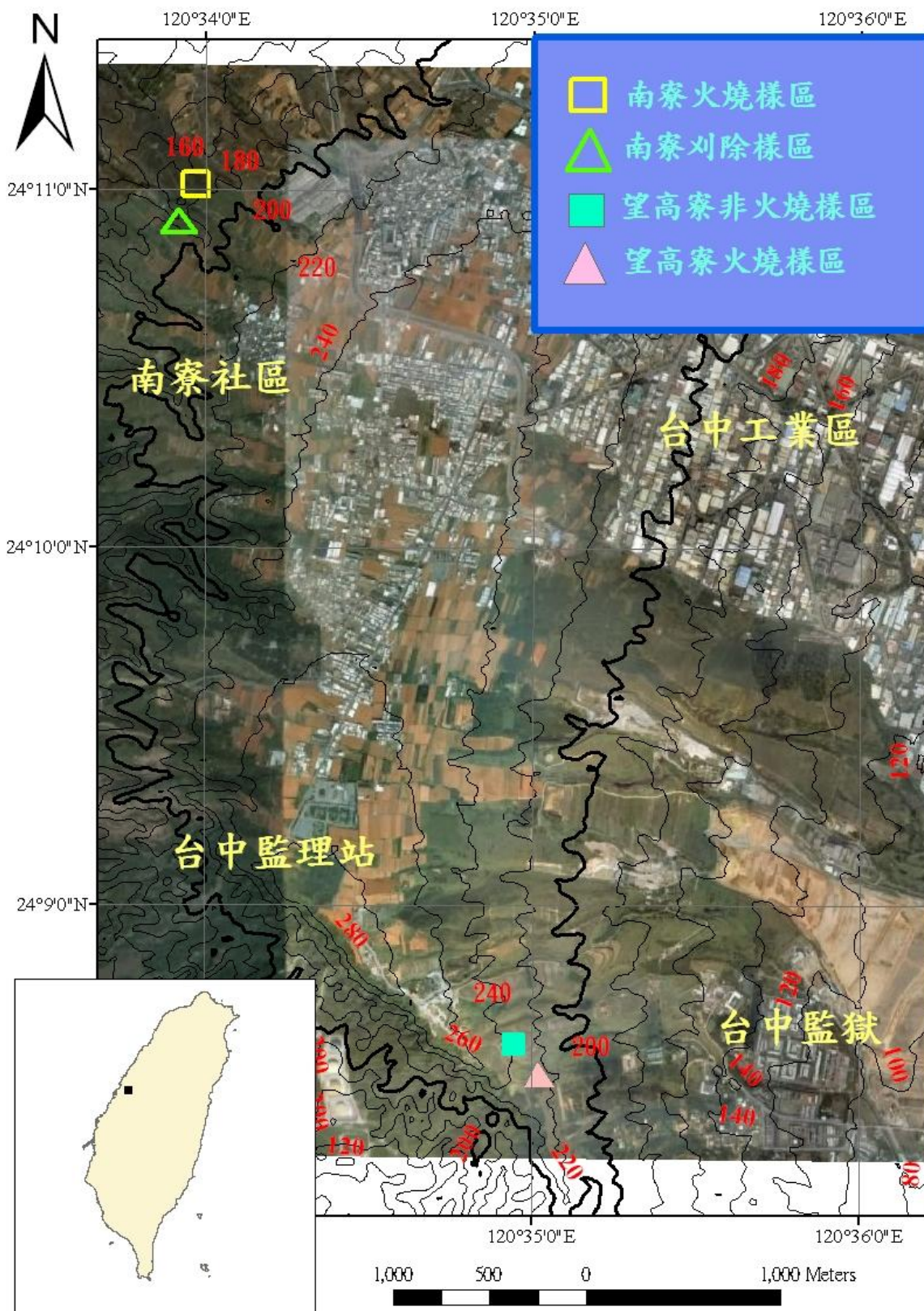
1.1 大肚山地區氣候

分別使用中央氣象局 (Central Weather Bureau, CWB) 梧棲氣象站 (東經 120°30' 54", 北緯 24°15' 31", 海拔高度 31.7 公尺) 與大肚雨量站 (東經 120°33' 52", 北緯 24°09' 17", 海拔高度 348 公尺) 從 1999 年到 2008 年所測得的氣溫和雨量資料, 以繪製大肚山地區的生態氣候圖。以月份為 X 軸, 左側 Y 軸為氣溫, 右側 Y 軸為降雨量, 將兩邊 Y 軸的刻度定為 $10^{\circ}\text{C}=20\text{ mm}$, 比較氣溫變化曲線和降雨量變化曲線, 可以判定該地區可利用水量多寡。降雨量曲線大於 100 mm 之期間為特濕期 (perhumid season), 溫度曲線高於降雨量曲線之期間為相對乾早期 (period of relative drought), 而降雨量曲線小於 100 mm 且高於溫度曲線之期間為相對潮濕期 (period of relative humid) (Walter, 1985)。

另外使用梧棲氣象站與大肚雨量站從 2008 年 1 月 1 日到 2009 年 5 月 31 日所測得的每日氣溫和雨量資料, 代表野外實驗地區在本研究期間的環境因子變化。

1.2 樣區植群調查

於 2008 年 11 月 15 日調查望高寮地區一芒草與大黍植群相鄰之樣地, 先建立三條平行的穿越線, 然後在這三條穿越線上每隔 5~10 公尺取一塊 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的樣區, 總共取得 50 個樣區。調查樣區中所有出現的植物種類、頻度及覆蓋度並定位每個樣區之地理經緯度座標和海拔高度。各介量之計算公式如下:



圖一、野外實驗樣區位置示意圖。

頻度(%) = (某種植物出現之樣區數/所調查之總樣區數) × 100%

覆蓋度(%) = (某種植物所佔之面積/所調查樣區之總面積) × 100%

相對頻度(%) = (某種植物之頻度/各種植物頻度總和) × 100%

相對覆蓋度(%) = (某種植物之覆蓋度/各種植物覆蓋度總和) × 100%

重要值 = 相對頻度 + 相對覆蓋度

1.3 火燒後環境因子之改變

望高寮樣地於 2007 年 12 月 19 日及 2008 年 3 月 3 日發生過兩次規模較大的火災，藉由兩次火災事件比較火燒後樣點與鄰近未火燒地區之環境因子差異，以瞭解火燒後的環境因子變化。

於 2008 年 3 月 1 日在火燒（發生於 2007 年 12 月 19 日）與鄰近非火燒地區，挑選無植株覆蓋的區域且各選取六個樣點，使用溫濕度計 (thermo-hygrometer E-510, Noni enterprise Co., Taiwan) 與攜帶式土壤水分測量儀 (HydroSense CS620, 12cm probe, Campbell Scientific, Australia) 測量空氣濕度與土壤體積含水量 (volumetric water content)。

另於 2008 年 3 月 15 日在火燒（發生於 2008 年 3 月 3 日）與鄰近非火燒地區，選取火燒後無植株覆蓋、未火燒且無植株覆蓋、未火燒被大黍植群覆蓋與未火燒被芒草植群覆蓋四個區域，各挑選六個樣點進行下列因子調查：使用溫濕度計及筆型溫度計 (thermometer E-3630, Noni enterprise Co., Taiwan) 測量空氣與土壤的溫度；使用光度計 (Model Li-250, Li-cor, USA) 測量無植株覆蓋地區和植株覆蓋地區植株上與植株下的光度，後者的測量依序為植株上方、植株下方土表處、植株上方之光度 (PAR, photosynthetically active radiation)，再以下列算式計算有植株覆蓋處光度與全光照光度間的比例關係。

光照比例 = 植株下方土表處光度測值 / 兩次植株上方光度測值的平均值
算式中使用植株上方光度測值的平均值，目的為減少測量期間外界光度變化所造成的誤差。

同時在火燒後無植株覆蓋和未火燒且無植株覆蓋樣點採集 0~10 公分深的混合土壤 (包含灰燼全部都取回)，帶回實驗室用 Kalra and Maynard (1991) 之分析方法測量土壤含水率、pH 值、電導度和總固體溶解量 (TDS, total dissolved solids)。

- a. 土壤含水率：先秤玻璃培養皿重 (W_1)，再連同培養皿秤取約 5 克的土樣 (W_2)，將土樣及培養皿放進 60°C 的烘箱裡烘 48 小時以上，再拿出冷卻至室溫後秤取烘乾土樣及培養皿 (W_3)，再依照下列算式求得土壤含水率：

$$\text{土壤含水率} = (W_2 - W_3) / (W_3 - W_1) \times 100\%$$

- b. 土壤 pH 值：取 10 克風乾的土樣與 40 毫升的氯化鈣溶液混合，先攪拌 30 分鐘，然後在室溫下靜置 30 分鐘後，再使用酸鹼度計 (TS-2, Suntex, Taiwan) 測量其 pH 值。

- c. 土壤電導度與總固體溶解量：取 15 克風乾的土樣與 75 毫升的二次水混合一小時均勻後，使用布氏漏斗和 Whatman 42 號定量濾紙抽氣過濾，所得之濾液以桌上型電導度計 (CyberScan Con510, Eutech Instruments, Singapore)，測量其電導度和總固體溶解量。

2. 野外植株測量

2.1 植株葉部比較

分別在不同日期採集野外植株葉片，以比較芒草和大黍其比葉面積、葉部構造和氣孔分佈。

在 2008 年 2 月 17 日、2008 年 10 月 11 日與 2009 年 2 月 22 日於望高寮同一地區，選取大黍及芒草各 6~10 株，挑選植株最頂端完全展開且沒有損傷和遮蔭的葉片，將葉片剪下放入透明封口袋，置於攜帶型冰箱中帶回實驗室分析。回實驗室後先切除葉片中肋，以葉面積儀 (Li-3100, Li-cor, USA) 測量葉面積，接著放入 60 °C 烘箱中烘乾 48 小時以上，以微量天秤 (model AB104, Mettler Toledo Inc., Switzerland) 秤得乾重，計算比葉面積 (SLA, specific leaf area = 葉

面積/葉片乾重)。

為了比較葉部構造，將 2009 年 2 月 22 日所採集的部分葉子切取葉身中間 1/3 段的葉子，切取成約 0.5×0.5 cm 大小後，立即放入 FGA (formalin-propionic acid-glycerol-alcohol) 中固定並抽氣，直至葉片皆沈於固定瓶底，再經由 TBA (tertiary-butyl alcohol) 系列脫水後進行滲蠟包埋。將蠟塊修整後固定於木塊上，以轉動式切片機 (precision rotary microtome, Erma Inc., Japan) 切出厚度約 10 μm~12 μm 之蠟帶。蠟帶黏附於載玻片上，展蠟後進行脫蠟染色。經二甲苯 (xylene) 脫蠟後，用 1% Safranin O (溶於 50% ethanol) 和 0.5% Fast-green (溶於 95% ethanol) 染色完成，最後使用 Assistent-Histokitt (Hecht Assistent Company, Germany) 封片 (蔡, 1975)。將切片照相後，使用影像處理軟體 photoshop (Photoshop CS3 Extended, Adobe Systems Incorporated, USA) 將每一圈的束鞘細胞擷取下來並計算面積，大黍與芒草各取四個計算平均。另外在切片照片的葉肉部分隨意框出一個 20×20 μm 的方框，計數方框裡的葉肉細胞數，只要框到細胞面積的一半以上就算一個，大黍與芒草各隨意取六個地方。

在 2009 年 5 月 17 日於南寮未被火燒的樣區隨機採集大黍及芒草植株 (各 6 株) 的頂端完全展開葉，帶回實驗室後，以透明指甲油分別塗抹在葉片的上下表皮，待指甲油乾後，撕下指甲油膜置於載玻片上，用光學顯微鏡 (Model CHK2-F3-100, Olympus optical co., Taiwan) 觀察並測量表皮上氣孔的分布狀況。每一葉片的上下表皮各隨意選取六個視野，計數視野下的氣孔數，再將六個測量值平均作為一個重複的值，將視野下所計得的氣孔數和除以視野面積即為氣孔密度。計算葉片總氣孔密度 (Total stomatal density = 上表皮氣孔密度 + 下表皮氣孔密度，單位為氣孔數 mm^{-2}) 和上下表皮氣孔比例 (The ratio adaxial/abaxial stomatal density = 上表皮氣孔密度/下表皮氣孔密度)。在 2009 年 8 月 14 日利用在溫室種植的大黍與芒草植株葉片，徒手刮取其上下表皮並拍照，以顯示大黍與芒草上下表皮的分布情形。

2.2 葉片光合作用氣體交換、含水量、碳氮含量及碳氮同位素比較

分別在 2009 年 3 月 21 日及 2009 年 4 月 11 日中午十二點到下午三點之間，使用攜帶式光合作用系統 (Li-6400, Li-cor, USA) 於望高寮樣區測量大黍與芒草植株葉片之淨光合作用速率 (A)、氣孔導度 (g_s)、蒸散作用速率 (E) 和水分使用效率 ($WUE=A/E$)。測量時選取植株最頂端的完全展開葉，將葉片夾在系統葉室內，控制系統葉室內二氧化碳濃度為 380 ppm，其他環境因子如 PAR、vpd (vapor pressure deficit) 及葉溫皆不控制。

另外測量大黍與芒草在乾季時的葉片水分含量。在 2009 年 2 月 22 日於望高寮樣區選取大黍及芒草植株 (各 10 株) 的頂端完全展開葉，帶回實驗室去除中肋後秤取鮮重 (W_1)，接著將葉片完全浸泡在水裡 24 小時後秤取膨潤重 (W_2)，最後放入 60°C 的烘箱裡烘 48 小時以上，取出後量取乾重 (W_3)；依照下列公式計算葉片相對含水率：

$$\text{葉片相對含水率} = (W_1 - W_3) / (W_2 - W_3) \times 100\%$$

將大黍與芒草葉片 (2008 年 5 月 9 日於望高寮樣區採集) 去除中肋後，放入 60°C 的烘箱裡烘 48 小時以上，然後將烘乾的葉片磨碎後，取部分粉末裝入錫杯，使用同位素比值質譜儀 (DeltaV Advantage, Finnigan Mat, Germany) 和元素分析儀 (FlashEA 1112 series element analyzer, Thermo Fisher Scientific, Italy) 同時分析樣品的碳 (%C)、氮 (%N) 含量和穩定性碳 ($\delta^{13}\text{C}$)、氮 ($\delta^{15}\text{N}$) 同位素比值。

穩定同位素的值是測量樣品中重同位素與輕同位素的比值後，再與標準品比較後所得到的值，公式如下：

$$\delta X (\text{‰}) = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

δX 是樣品相對於標準品的穩定同位素 δ 值，單位為 ‰，X 在本實驗為 ^{13}C 或 ^{15}N 。R 為 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 的比值，碳同位素的國際標準品為 PDB (PeeDee belemnite)，氮同位素的國際標準品則為大氣中的氮氣。

2.3 植株經火燒或人工刈除後的再萌蘖能力比較

南寮地區於 2008 年 12 月 6 日發生火災，為了比較大黍和芒草植株在火燒後根莖再萌蘖能力，在 2008 年 12 月 24 日於火燒樣區標記被火燒後的大黍與芒草各 8 株，測量每棵植株再萌蘖的分蘖枝數 (tiller number)、分蘖枝長和葉片數；之後定期每兩個星期調查一次，直到 2009 年 5 月 17 日。

另外在火燒樣區附近選一塊同時有大黍與芒草的樣區，於 2008 年 12 月 27 日標記大黍與芒草各 8 株後，將離地面 5 cm 以上的生物量刈除，並從 2009 年 1 月 10 日開始記錄植株再萌蘖的分蘖枝數、分蘖枝長和葉片數，同樣每兩個星期調查一次，直到 2009 年 5 月 17 日；同時在 2009 年 5 月 17 日記錄植株的周徑，以代表地下根莖可能的大小。

2.4 生活史、種子重及發芽率比較

於 2008 年期間每個月皆前往望高寮樣區觀察大黍與芒草族群的開花與結果情形，記錄大黍與芒草的花期與果期。

為了比較大黍和芒草種子大小，選取採自望高寮樣區大黍與芒草的種子，去除種子外面的稃片與穎片後，選取 50 顆種子 (每種各四個重複) 秤其重量。

又選取去除稃片與穎片的大黍或芒草 50 顆種子 (大黍保留堅硬的上位稃片)，排放在含有濾紙的培養皿上，加入 6 ml 的蒸餾水 (每一個物種有六個重複)，將培養皿放置於生長箱中，生長箱環境溫度為光/暗溫度= 25/20 °C，生長箱的光/暗週期為 12/12 小時，溼度為 75 %，光度在 100~150 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。每天觀察並記錄發芽種子數，當種子的胚根生長大於 2 mm 時即認定種子已發芽；任一培養皿若連續七天沒有種子發芽則終止記錄；最後計算種子每天的發芽率。實驗期間為 2008 年 9 月 10 日到 2008 年 10 月 23 日。

(二) 溫室與田地種植之植株測量

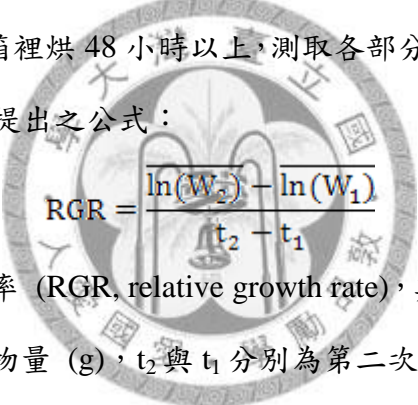
將採自望高寮樣區採集的大黍與芒草種子栽植以比較其生長，栽植方式如下：將大黍與芒草種子以培養皿發芽後再種於直徑 4 cm 且高 4 cm 的穴盤中 (泥碳土：

蛭石：珍珠石=2：1：1)。待植株長成小苗後（約有三至四片初生葉展開），移入直徑約 18 cm，高 19.5 cm 的盆中（栽種介質同上），直到生長穩定後開始進行處理或測量。栽植所使用的種子分別採集於多棵植株，而單一實驗使用同一日期採集之種子做為材料。

1. 溫室大黍與芒草植株測量比較

1.1 小苗成長速率比較

大黍與芒草各種植 16 盆，移盆後各植株每週施以花寶二號肥料 (Hyponex 2, N : P : K = 20% : 20% : 20%, 1g/1L, Hyponex Corporation) 250 mL。分別於發芽後第 14 天與第 28 天測量及採收兩物種各八盆。測量項目包括主莖高度、葉片數、總葉面積及分蘗枝數；測量後將植株分成葉身、莖與葉鞘及根部三個部分後，置入 60°C 的烘箱裡烘 48 小時以上，測取各部分乾重。然後使用 Hoffmann and Poorter (2002) 所提出之公式：


$$RGR = \frac{\ln(W_2) - \ln(W_1)}{t_2 - t_1}$$

計算小苗相對生長速率 (RGR, relative growth rate)，其中 W_2 與 W_1 分別為第二次與第一次採收的生物量 (g)， t_2 與 t_1 分別為第二次與第一次採收的發芽後天數。實驗在台大園藝系精密溫室進行，時間為 2009 年 4 月 20 日到 5 月 23 日，實驗期間以資料記錄器 (CR10, Campbell Sci. Inc., USA) 記錄環境光度、溫度及濕度資料。

1.2 葉片形態及生長比較

種植大黍 6 株及芒草 10 株於台大園藝系精密溫室，移盆後植株以隨機排列，且每週變換位置，同時每隔四天就記錄一次各株主莖高度、葉片數及分蘗枝數。每週施以花寶二號肥料 200 mL。

在種植後第 82 天和第 83 天剪下大黍與芒草植株最頂端的完全展開葉，以葉面積儀測量葉面積，並計算比葉面積 (SLA, 測量方法同(一) 2.1)

分別在種植後第 84 天和第 85 天測量葉片總氣孔密度和上下表皮氣孔比例

(測量方法同(一) 2.1) 以及測量植株各部位乾重 (測量方法同(二) 1.1)，並計算葉身、莖與葉鞘及根部在總生物量上所佔的比例，根與地上部比例 (root: shoot ratio) 和葉面積對總生物量之比例 (LAR, leaf area ratio=總葉面積/總生物量)。

實驗期間 (2008 年 7 月 2 日到 9 月 27 日) 以資料記錄器記錄環境光度、溫度及濕度資料。

2. 環境因子操作實驗

2.1 水分處理實驗

種植大黍 12 株和芒草 16 株於台大園藝系精密溫室，移盆後每隔四天記錄一次各植株主莖高度、葉片數及分蘖枝數。進行水分處理前每週施以花寶二號肥料 200 mL。移盆後 21 天開始進行水分處理：低水分處理組 (LW, n = 6 or 8) 為當植株出現缺水現象 (葉片捲曲) 時再澆予少量水分，高水分處理組 (HW, n = 6 or 8) 則是保持土壤水分充足 (澆水至水分滲出盆外)，處理期間每週施以花寶二號肥料 50 mL。

處理後第 68 天跟 69 天選取植株最頂端的完全展開葉，將葉片剪下後去除中肋，僅使用其中一側的葉身以 pressure chamber (PMS model 1000, PMS Instrument Co., USA) 測量葉片水勢能 (Turner and Long, 1980)，接著測量葉面積和比葉面積 (測量方法同(一) 2.1)。此外，同時使用攜帶式土壤水分測量儀測量土壤體積水含量。

處理後第 70 天及第 73 天分別測量葉片總氣孔密度和上下表皮氣孔比例 (測量方法同(一) 2.1) 及採收植株，測量總葉面積及植株葉身、莖與葉鞘、根部及繁殖部的乾重 (測量方法同(二) 1.1)，並計算各部位乾重在總生物量上所佔的比例，根與地上部比例和葉面積對總生物量之比例 (LAR)。

使用低水分處理組每四天記錄的葉片數量，根據下列公式計算落葉比例，並記錄從水分處理後開始顯著落葉所經過的天數 (以下一次記錄減少三片葉

子代表開始顯著落葉，顯示植株受到乾旱處理影響)。

落葉比例 = (處理後最多葉片數 - 處理後最少葉片數) / 處理後最多葉片數

實驗期間 (2008 年 7 月 18 日到 11 月 12 日) 以資料記錄器記錄環境光度、溫度及濕度資料。

2.2 光度處理實驗

大黍與芒草各種植 16 株，由於在水分處理實驗已知大黍與芒草的生長速率差異極大，為了避免處理時植株的大小差異使得其受到光度處理的影響程度也有所不同，故讓芒草比大黍提早一個月種植，使得處理時兩物種的植株大小差不多；種植期間每週施以花寶二號肥料 250 mL。

實驗於台大農場的田地進行 (2008 年 11 月 7 日開始)，將大黍與芒草各選取 8 盆置於黑色遮蔭網下，做為遮蔭組 (Sh)，另外 8 盆則在自然光下，做為全光照組 (S)，處理期間以資料記錄器記錄兩處理環境之光度、溫度及濕度資料。並於 2008 年 11 月 1 日、12 月 12 日及 2009 年 3 月 29 日記錄最高的分蘗枝長 (未開花時)、分蘗枝數目及葉片數。

處理後第 92 天到 95 天間剪下大黍與芒草植株最頂端的完全展開葉，以葉面積儀測量葉面積，並計算比葉面積 (SLA, 測量方法同(一) 2.1)。

處理後第 107 天挑選頂端完全展開葉剪下，拭淨後去除中肋，切取面積約 0.3 cm^2 之葉，以解剖刀切碎後置入含 5 ml 100 % 乙醇的離心管中，用石蠟膜 (paraffin) 封口並稍微震蕩後放在黑暗處，24 小時後，葉片已轉為白色表示萃取完全，用離心機 (Himac CT 4D, Hitachi, Japan) 以轉速 3000 rpm 離心十分鐘後，取上層液，用分光光度計 (spectrophotometer, Helios ϵ , Thermo, USA) 測量波長在 665 nm (A665) 和 649 nm (A649) 的吸收值。以下列公式計算葉綠素 a (chl a)、葉綠素 b (chl b) 及葉綠素總量 (Wintermans and de Mots, 1965)：單位為 $\mu\text{g/ml}$

$$\text{chl a} = (13.7 \times A665 - 5.76 \times A649)$$

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

$$\text{chl}_{\text{Total}} = (\text{chl a} + \text{chl b}) \times 5 \text{ ml}$$

萃取完後的殘液在 60 °C 下烘乾，秤其乾重；將萃取所得的葉綠素 a、葉綠素 b 及葉綠素總含量除以葉乾重即求得單位乾重的葉綠素 a、葉綠素 b 及葉綠素總量，除以葉面積則求得單位面積的葉綠素 a、葉綠素 b 及葉綠素總量，同時計算葉綠素 a 和 b 的比值（葉綠素 a：葉綠素 b）。

於處理後第 149 天切取土壤表面 5 cm 以上的地上部生物量，測量總葉面積及植株葉身、莖與葉鞘、繁殖部及枯葉的乾重（測量方法同(二) 1.1），計算各部位乾重所佔的比例。

為了比較刈除地上部後的植株根莖在不同光照環境下的再萌蘖能力，將上述切除地上部生物量的大黍 (P) 或芒草 (M) 的全光照組 (S) 或遮蔭組 (Sh) 植株各分成四盆一組，共兩組，一組放入遮蔭處 (Sh)，一組放入全光照處 (S)。最後總共可以分成八組，分別是 P-S-S、P-S-Sh、M-S-S、M-S-Sh、P-Sh-S、P-Sh-Sh、M-Sh-S、M-Sh-Sh (種別-生長光環境-刈除後再生長光環境)。每隔兩週記錄植株再萌蘖的分蘖枝數、分蘖枝長和葉片數。

(三) 統計分析

若試驗為兩處理之間的比較，則以非成對 t 值檢測法 (unpaired t-test) 作差異性檢定 (Sigmaplot 10.0, systat software Inc., USA)。而處理組合為兩項以上時，以變方分析 (ANOVA, analysis of variance) 作差異性檢定，再以 Duncan's new multiple range test 做兩兩處理間的檢定 (SAS learning edition 4.1, SAS Institute Inc., USA)。若為兩種因子以上的複因子試驗，則以 SAS 軟體的一般線性模式 (GLM, general linear model)，取用第 3 型平方和 (type sums of square III) 檢驗各特徵在處理間是否有顯著差異，以及物種和處理間是否有交感效應，再以最小平方均值法 (LSMEAN, least squares mean) 檢驗兩兩之平均數差異。各項檢定皆以 $\alpha = 0.05$ ，雙尾，來判定是否有顯著差異。

三、結果

(一) 野外調查實驗

1. 實驗地氣候、植群和環境因子分析

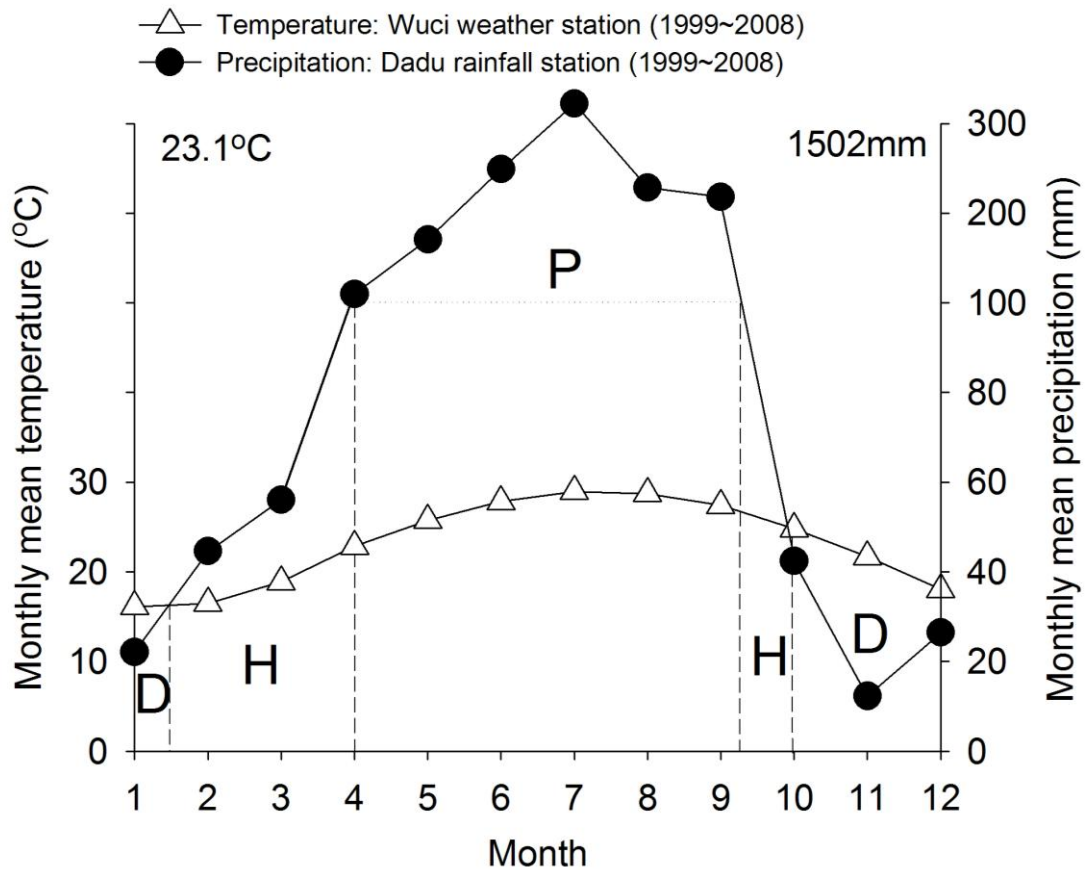
1.1 大肚山地區氣候

大肚山地區從 1999 年~2008 年的年均溫為 23.1 °C (範圍在 16~29 °C 之間)；而年均降雨量為 1502 mm。其中 2 月到 3 月及 9 月到 10 月為相對潮濕期，月平均降雨量約在 44~56 mm；4 月至 9 月的夏季時期雨量最多，為特濕期，降雨量在 108~322 mm 之間。時序進入秋季之後，雨量迅速減少而進入相對乾燥期，10 月到隔年 1 月的平均降雨量約在 12~42 mm。大肚山地區的乾濕季分明，其中濕季約佔一年中約三分之二的時間 (圖二)。

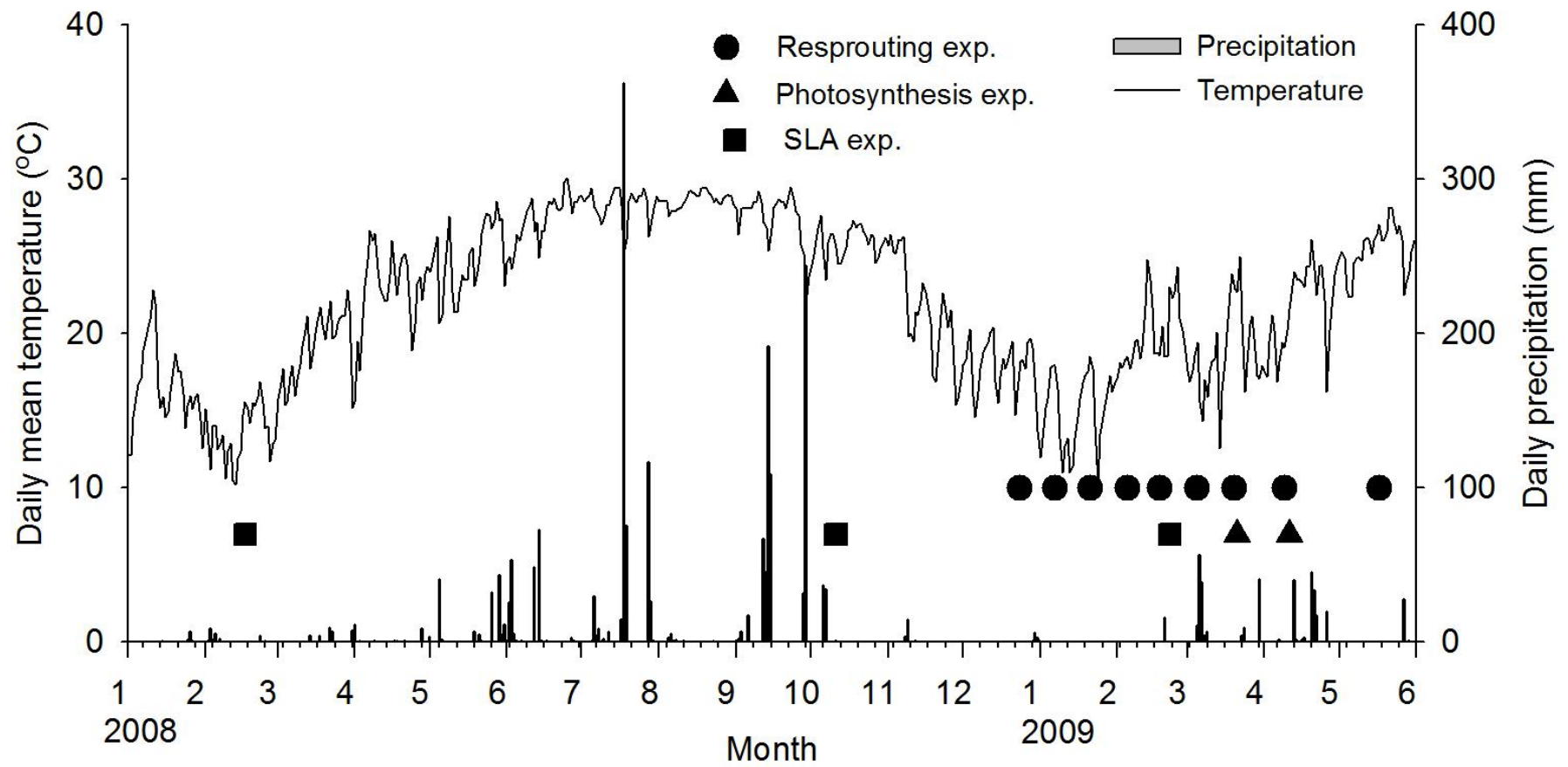
野外測量調查期間 (2008 年 1 月 1 日~2009 年 5 月 31 日) 日均溫與日降雨量的變化如圖三。其變化大致與 1999~2008 年平均氣候變化吻合，但 2008 年 2、3 月及 2009 年 1、5 月降雨量比 1999~2008 年同時期平均值低，而 2009 年 2 月平均溫度比 1999~2008 年同時期平均值高。

1.2 樣區植群調查

望高寮樣區的景象類似莽原-以草生地為主間雜了一些喬、灌木。而草生地以大黍與芒草的覆蓋度最高，分別為 37.78 % 及 19.3 %，兩者佔據樣區面積一半以上 (表一)。而喬、灌木則以菝葜 (*Smilax china* L.)、相思樹 (*Acacia confusa* Merr.) 和羅氏鹽膚木 (*Rhus javanica* L. var. *roxburghiana* (DC.) Rehd. & Willson) 為主，覆蓋度分別為 2.8 %、2.2 % 和 1.48 %。另外大黍主要分佈在整個樣區的東側，而芒草主要分佈在西側，中間有明顯的交界過渡帶 (如 A13、B9、B10、C8 樣點)，顯示出如受到干擾而進行演替，大黍與芒草族群可能就會擴張、入侵到彼此的領地 (圖四)。



圖二、1999 年到 2008 年大肚山地區的生態氣候圖，根據氣溫和降雨量曲線的相對位置，可將此地區水分供應期分成特濕期 (P)、相對潮濕期 (H) 與相對乾燥期 (D)。



圖三、大肚山地區在本研究進行野外調查測量期間 (2008.1.1~2009.5.31) 日均溫與日降雨量的變化

表一、望高寮樣區植群的頻率(%)、相對頻率(%)、覆蓋度(%)、相對覆蓋度(%)與重要值。

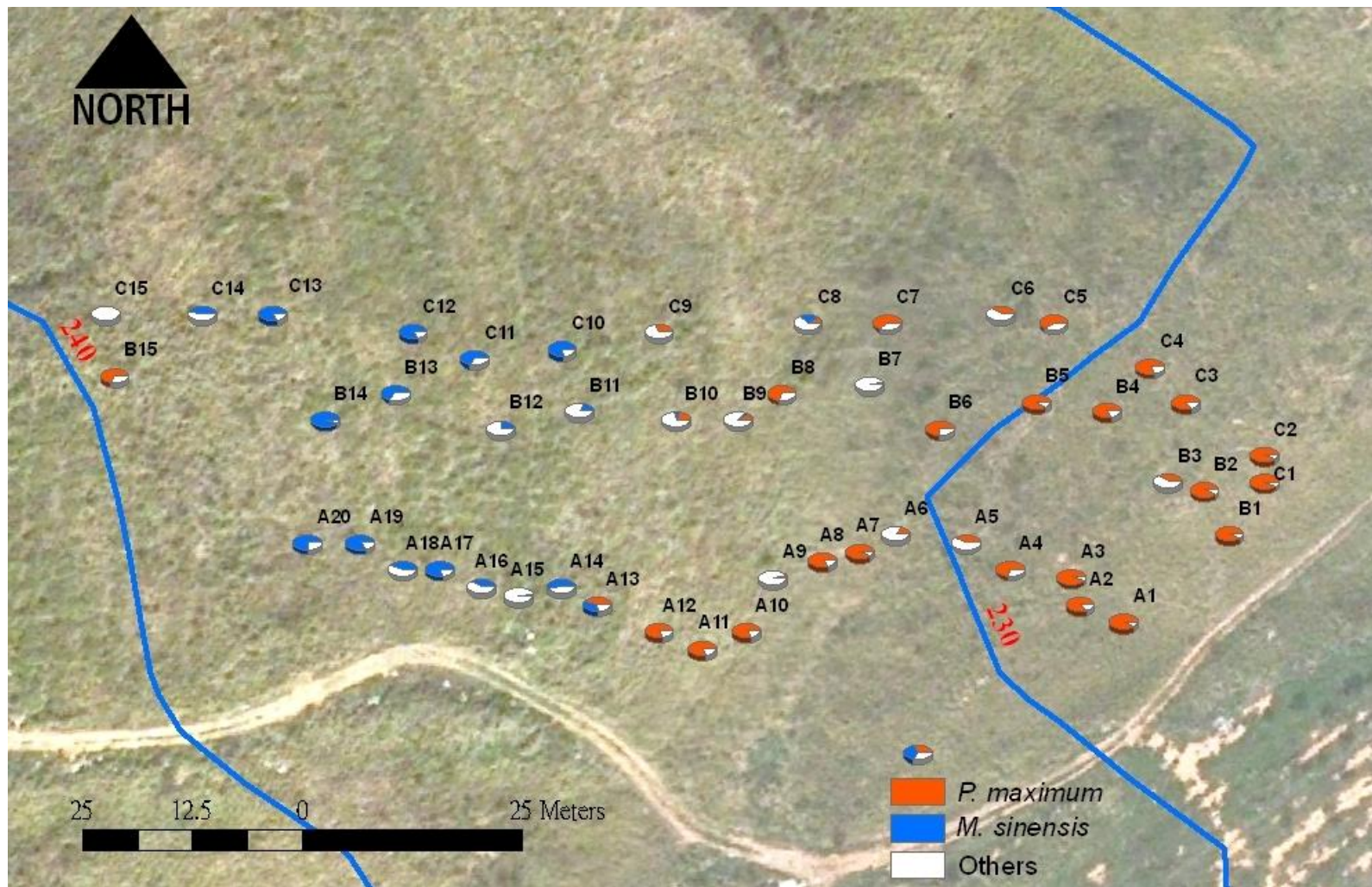
物種	頻率	相對頻率	覆蓋度	相對覆蓋度	重要值
大黍 (<i>Panicum maximum</i>)	76	12.22	37.78	43.22	55.44
芒草 (<i>Miscanthus sinensis</i>)	40	6.43	19.3	22.08	28.51
貓腥草 (<i>Praxelis clematidea</i>)	78	12.54	4.06	4.64	17.18
闊葉鴨舌癩舅 (<i>Spermacoce latifolia</i>)	50	8.04	1.88	2.15	10.19
大花咸豐草 (<i>Bidnes pilosa var. radiata</i>)	34	5.47	3.4	3.89	9.36
地膽草 (<i>Elephantopus mollis</i>)	36	5.79	1.79	2.05	7.84
台灣澤蘭 (<i>Eupatorium formosanum</i>)	28	4.50	1.88	2.15	6.65
菝葜 (<i>Smilax china</i>)	20	3.22	2.8	3.20	6.42
羅氏鹽膚木 (<i>Rhus chinensis var. roxburghiana</i>)	26	4.18	1.48	1.69	5.87
四脈金茅 (<i>Eulalia quadrinervis</i>)	14	2.25	1.98	2.27	4.52
雞屎藤 (<i>Paederia scandens</i>)	20	3.22	0.44	0.50	3.72
相思樹 (<i>Acacia confusa</i>)	6	0.96	2.2	2.52	3.48
紅梅消 (<i>Rubus parvifolius</i>)	18	2.89	0.28	0.32	3.21
野棉花 (<i>Urena lobata</i>)	16	2.57	0.5	0.57	3.14
武靴藤 (<i>Gymnema sylvestre</i>)	16	2.57	0.4	0.46	3.03
三尖蘭 (<i>Masdevallia spp.</i>)	12	1.93	0.32	0.37	2.30

表一、望高寮樣區植群的頻率(%)、相對頻率(%)、覆蓋度(%)、相對覆蓋度(%)與重要值(續)。

物種	頻率	相對頻率	覆蓋度	相對覆蓋度	重要值
紫背草 (<i>Emilia sonchifolia</i>)	12	1.93	0.12	0.14	2.07
白匏子 (<i>Mallotus paniculatus</i>)	10	1.61	0.3	0.34	1.95
紫花藿香薊 (<i>Ageratum houstonianum</i>)	10	1.61	0.26	0.30	1.91
野牡丹 (<i>Melastoma candidum</i>)	6	0.96	0.82	0.94	1.90
紅珠仔 (<i>Breynia officinalis</i>)	10	1.61	0.2	0.23	1.84
土密樹 (<i>Bridelia tomentosa</i>)	4	0.64	0.96	1.10	1.74
水柳 (<i>Salix warburgii</i>)	6	0.96	0.56	0.64	1.61
三角葉西蕃蓮 (<i>Passiflora suberosa</i>)	4	0.64	0.54	0.62	1.26
烏白 (<i>Sapium sebiferum</i>)	2	0.32	0.8	0.92	1.24
南嶺堯花 (<i>Wikstroemia indica</i>)	6	0.96	0.08	0.09	1.06
武竹 (<i>Asparagus densiflorus</i>)	6	0.96	0.06	0.07	1.03
美洲含羞草 (<i>Mimosa diplotricha</i>)	6	0.96	0.06	0.07	1.03
玉葉金花 (<i>Mussaenda parviflora</i>)	4	0.64	0.34	0.39	1.03
漢氏山葡萄 (<i>Ampelopsis brevipedunculata var. hancei</i>)	2	0.32	0.5	0.57	0.89
熱帶葛藤 (<i>Pueraria phaseoloides</i>)	4	0.64	0.2	0.23	0.87

表一、望高寮樣區植群的頻率(%)、相對頻率(%)、覆蓋度(%)、相對覆蓋度(%)與重要值(續)。

物種	頻率	相對頻率	覆蓋度	相對覆蓋度	重要值
馬櫻丹 (<i>Lantana camara</i>)	4	0.64	0.18	0.21	0.85
細葉饅頭果 (<i>Glochidion rubrum</i>)	4	0.64	0.1	0.11	0.76
大青 (<i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>)	4	0.64	0.08	0.09	0.73
芒穗鴨嘴草 (<i>Ischaemum aristatum</i> var. <i>aristatum</i>)	4	0.64	0.06	0.07	0.71
毛木藍 (<i>Indigofera hirsuta</i>)	2	0.32	0.18	0.21	0.53
茅瓜 (<i>Solena amplexicaulis</i>)	2	0.32	0.16	0.18	0.50
灰木 (<i>Symplocos chinensis</i>)	2	0.32	0.1	0.11	0.44
海金沙 (<i>Lygodium japonicum</i>)	2	0.32	0.1	0.11	0.44
台灣欒樹 (<i>Koelreuteria formosana</i>)	2	0.32	0.02	0.02	0.34
酢醬草 (<i>Oxalis</i> spp.)	2	0.32	0.02	0.02	0.34
千金藤 (<i>Stephania japonica</i>)	2	0.32	0.02	0.02	0.34
短角苦瓜 (<i>Momordica charantia</i>)	2	0.32	0.02	0.02	0.34
紅毛草 (<i>Rhynchelytrum repens</i>)	2	0.32	0.02	0.02	0.34
雙面刺 (<i>Zanthoxylum nitidum</i>)	2	0.32	0.02	0.02	0.34
疣果葉下珠 (<i>Phyllanthus hookeri</i>)	2	0.32	0.02	0.02	0.34
葛藤 (<i>Pueraria lobata</i>)	2	0.32	0.02	0.02	0.34



圖四、望高寮樣區三條穿越線 (A、B、C) 上的小樣區分佈圖。每個圓餅圖的位置代表小樣區分佈位置，而圓餅圖的比例則代表大黍 (橘色)、芒草 (藍色) 或其他物種 (白色) 的覆蓋度比例。

1.3 火燒後環境因子之改變

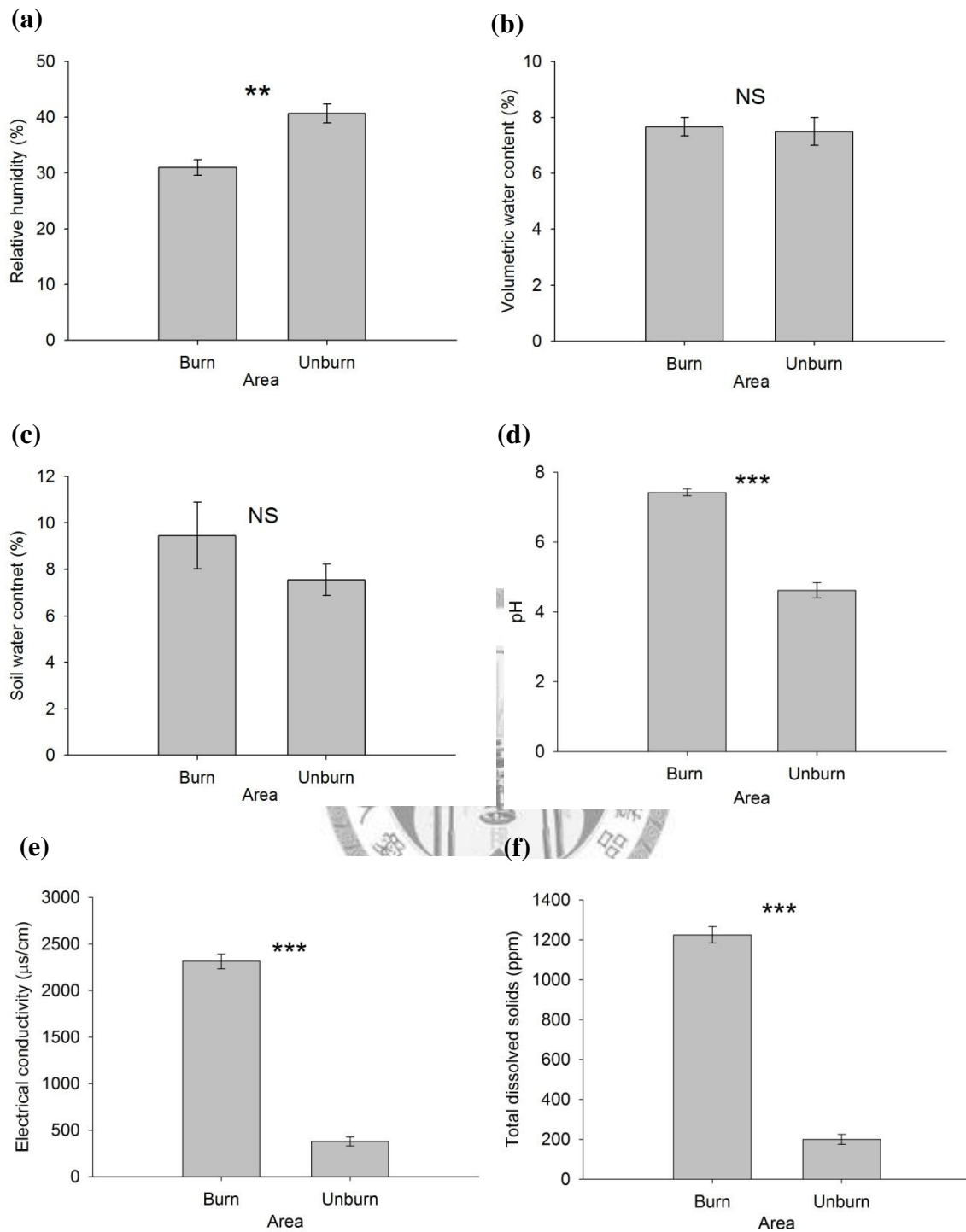
比較望高寮樣區的火燒區塊與未經火燒區塊的環境因子，發現未火燒地區的空气濕度顯著高於火燒地區（圖五(a)），而土壤體積含水量及土壤含水率兩地區則無顯著差異（圖五(b)(c)）。

火燒地區の土壤 pH 值、土壤電導度與總固體溶解量皆顯著高於非火燒地區（圖五(d)(e)(f)）。

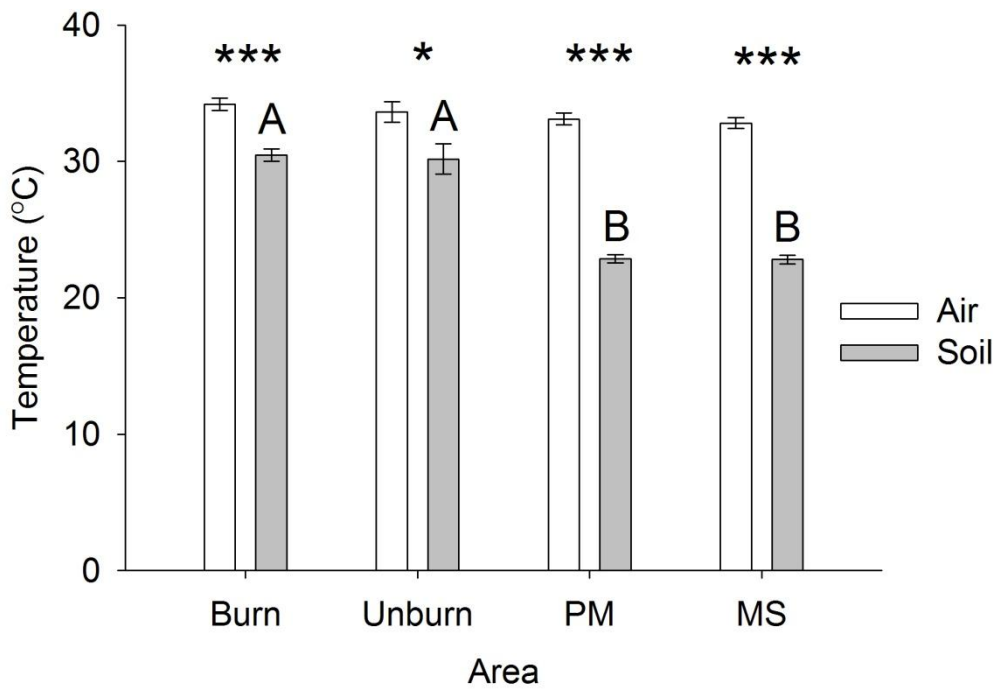
在溫度方面，空氣溫度均顯著高於土壤溫度（圖六），而在空氣溫度差不多的情況下，無植群覆蓋的土壤溫度顯著高於有植群覆蓋的土壤溫度；至於無植群覆蓋的火燒與非火燒地區之間及有植群覆蓋の大黍與芒草覆蓋區域之間則皆無顯著差異。

在光度方面，無植群覆蓋的土表光度顯著高於有植群覆蓋的地區（圖七(a)），而在大黍植群下的土表光度則略高於芒草植群，但未達到顯著差異 ($P=0.07$)，大黍植群下的光照比例也略高於芒草植群，但未達到顯著差異（圖七(b)）。

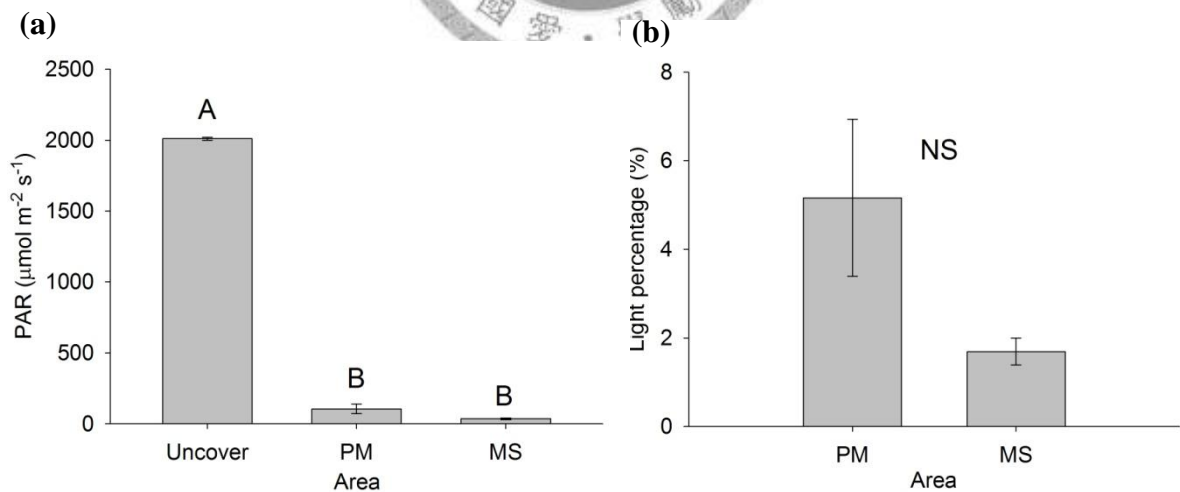




圖五、在火燒 (Burn) 與非火燒 (Unburn) 地區無植群覆蓋的樣點其空氣相對濕度 (a)、土壤體積水含量 (b)、土壤含水率 (c)、pH 值 (d)、電導度 (e) 及總固體溶解量 (f) 的差異，空氣相對濕度與土壤體積水分含量為第一次火燒 72 天後所測，其他為第二次火燒 12 天後所測。平均值 \pm s.e. (n=6)，**代表達到 1% 的顯著差異水準 (t-test, $P < 0.01$)，***代表達到 0.1% 的顯著差異水準 (t-test, $P < 0.001$)，NS 代表無顯著差異。



圖六、在火燒與非火燒地區無植群覆蓋的樣點及非火燒地區有大黍 (PM) 和芒草 (MS) 植群覆蓋的樣點其空氣 (air) 及土壤 (soil) 溫度差異。平均值 \pm s.e. (n=6)，*代表該項在兩地區間達到 5% 的顯著差異水準 (t-test, $P < 0.05$)，***代表該項在兩地區間達到 0.1% 的顯著差異水準 (t-test, $P < 0.001$)。不同的字母表示有顯著差異 (ANOVA, $P < 0.05$)。



圖七、無植群覆蓋 (Uncover) 或有大黍 (PM) 和芒草 (MS) 植群覆蓋的土表面光度(a)及植株上下方的光照比例(b)。平均值 \pm s.e. (n=6)，不同的字母表示有顯著差異 (ANOVA, $P < 0.05$)，NS 代表無顯著差異。

2. 野外植株測量

2.1 植株葉部比較

比較野外採集的大黍與芒草的成熟葉片，發現大黍葉片的比葉面積 (SLA) 顯著高於芒草 (圖八)，其中大黍 SLA 的值約為 209~241 cm^2/g ，而芒草的 SLA 約為 108~161 cm^2/g 。

大黍與芒草的總氣孔密度沒有顯著差異，每平方公釐約有 453~460 個氣孔 (表二)。不過兩者上下表皮的氣孔分佈比例則有顯著差異，大黍的上下表皮的氣孔分佈數目差不多，芒草的氣孔則主要分佈在下表皮 (表二、圖九)。

大黍與芒草的葉部橫切顯示皆有明顯的花環結構 (Kranz structure)，代表大黍與芒草可能為 C_4 植物 (圖十)。此外，在 $20 \times 20 \mu\text{m}$ 的方框裡大黍平均有 3.8 個綠色薄壁細胞，而芒草則為 4.3 個，在觀察上也可以發現大黍葉片的綠色薄壁細胞相對於芒草比較大而疏散。大黍的每一圈束鞘細胞也相對的比芒草大，平均面積為 $3079 \mu\text{m}^2$ ，而芒草每一圈的束鞘細胞平均面積則為 $1857.5 \mu\text{m}^2$ ，大黍也有較多而緊密排列的葉綠體。

2.2 葉片光合作用氣體交換、含水量、碳氮含量及碳氮同位素比較

大黍的淨光合作用速率 (A)、氣孔導度 (g_s) 和蒸散速率 (E) 皆顯著的高於芒草 (表三)，而 2009 年 3 月 21 日的測量顯示，大黍與芒草的水分使用效率 (WUE) 沒有顯著差異，但在 2009 年 4 月 11 日的測量則顯示芒草的 WUE 顯著的高於大黍。2009 年 3 月 21 日測量當時的溫度約在 $35 \sim 37^\circ\text{C}$ ，相對濕度約為 65~80%，光度約在 $1100 \sim 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，而 2009 年 4 月 11 日測量當時的溫度約在 $30 \sim 37^\circ\text{C}$ ，相對濕度約為 56~78%，光度約在 $1400 \sim 1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。另外大黍葉片在乾季的相對含水率與芒草無顯著差異，分別為 $88.6 \pm 2.8\%$ 和 $92.3 \pm 1.2\%$ (平均值 \pm 標準誤， $n=10$)。

分析植株葉片發現，芒草的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值為 -13.29% ，而大黍為 -14.03% ，前者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值顯著大於後者。芒草的碳含量 (C) 顯著高於大黍，而兩者的穩定性氮同位素比值 ($\delta^{15}\text{N}$)、氮含量 (N) 和碳氮含量比 (C/N) 則無顯著差異 (表四)。

2.3 植群經火燒或人工刈除後的再萌蘖能力比較

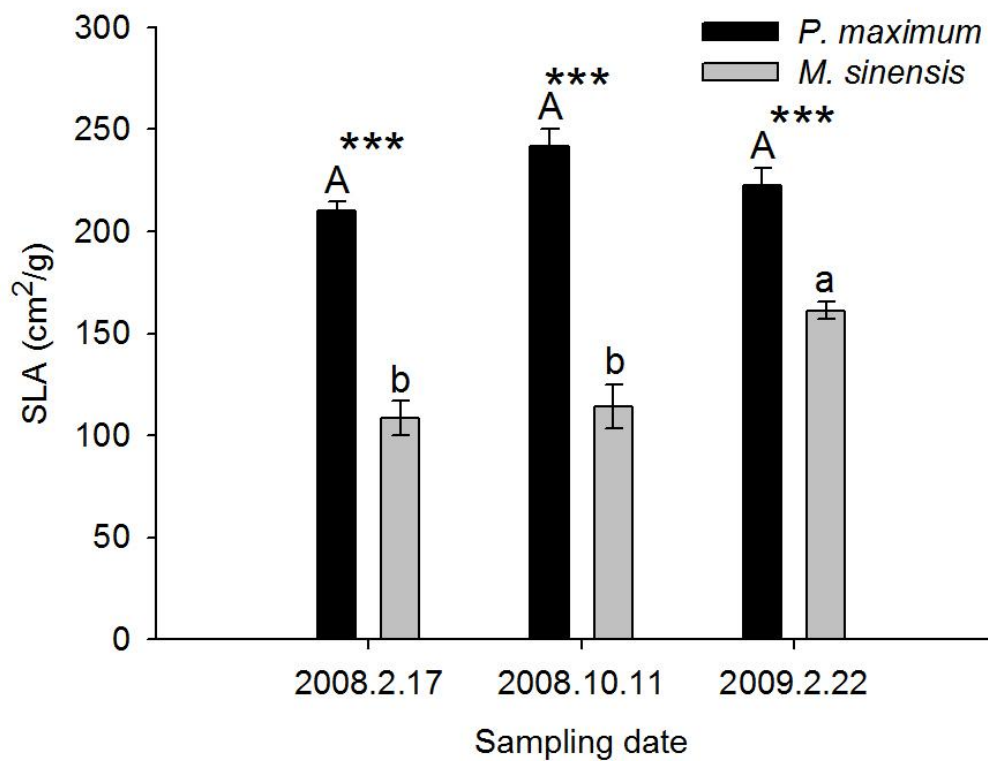
在火燒地區芒草再萌蘖的平均分蘖枝長顯著大於大黍，而分蘖枝數與葉片數大黍與芒草之間則沒有顯著差異（圖十一(a)(c)(e)）。刈除處理後再萌蘖的平均分蘖枝長大黍與芒草之間原本沒有顯著差異，不過在降雨後大黍的分蘖枝長開始顯著大於芒草，至於刈除再萌蘖後的分蘖枝數與葉片數大黍與芒草之間則沒有顯著差異（圖十一(b)(d)(f)）。大黍在降雨後的生長速率顯著的增加，在分蘖枝數的增加上尤其明顯。

在火燒地區選取的芒草相對於挑選於火燒地區的大黍或刈除處理的大黍與芒草，芒草植株的平均大小比較大（圖十二）。而大黍不管是火燒或刈除後的再萌蘖植株，其植株圓周長都與分蘖枝數與葉片數呈直線相關，而芒草則只在火燒樣區的調查達到顯著相關，通常植株的圓周長越長，其分蘖枝數與葉片數也就越多。至於植株圓周長與平均分蘖枝長之間則沒有類似的關係。

2.4 生活史、種子重及發芽率比較

大黍的花期在 4~11 月間，果期在 4~12 月間；而芒草花期主要在 10~12 月間，果期則在 12~1 月間（圖十三）。因此大黍相對於芒草有明顯較長的花期與果期，且大黍的花期和果期主要在濕季（圖二、圖十三），而芒草的花期與果期較短，則主要在乾季。

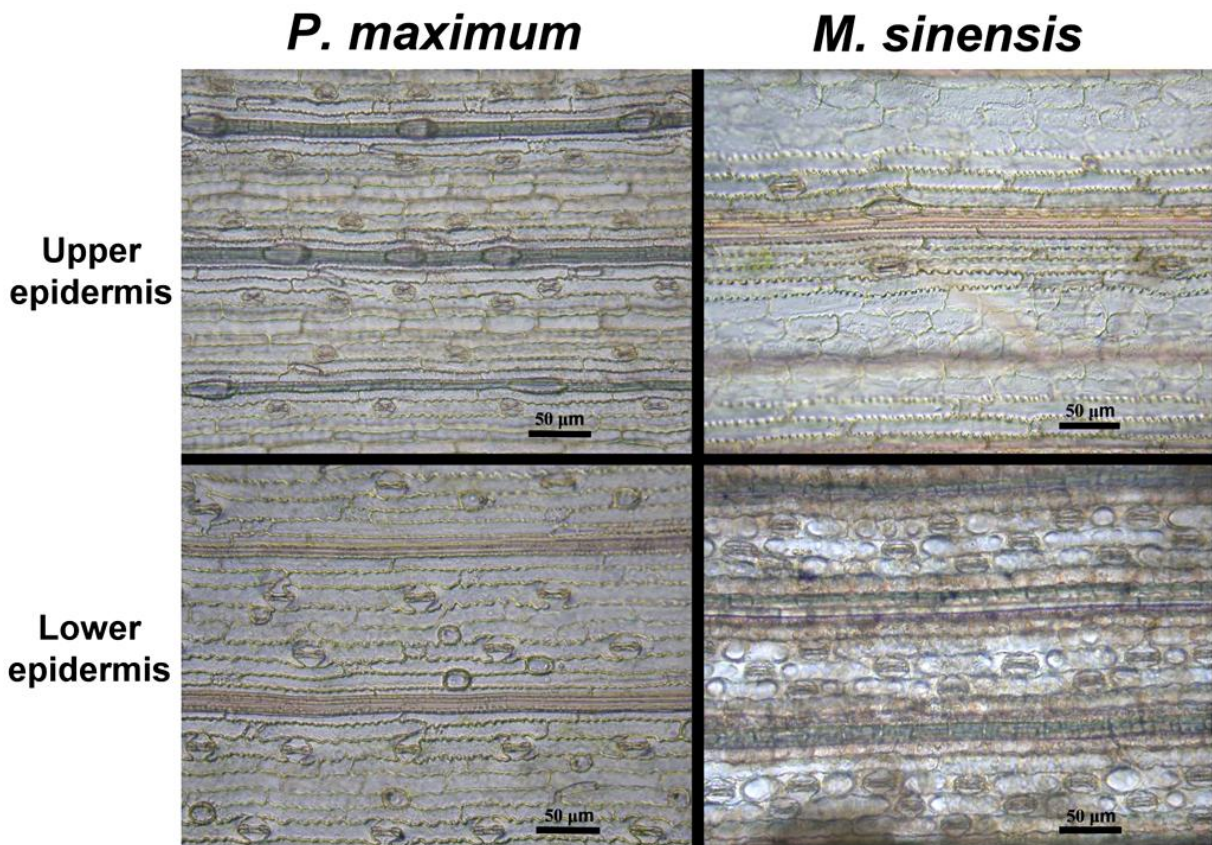
大黍和芒草平均 50 粒種子重則分別為 28.15 ± 0.43 mg 和 21.75 ± 0.38 mg (平均值 \pm 標準差, $n=4$)，大黍的種子顯著重於芒草的種子 ($P<0.001$)。但是大黍的發芽率與發芽速率均顯著低於芒草（圖十四）。大黍的種子不管有或沒有去除穎片和下位稃片，其發芽率沒有顯著差異，不過芒草在去除稃片和穎片後，發芽率和發芽速率均顯著提升。



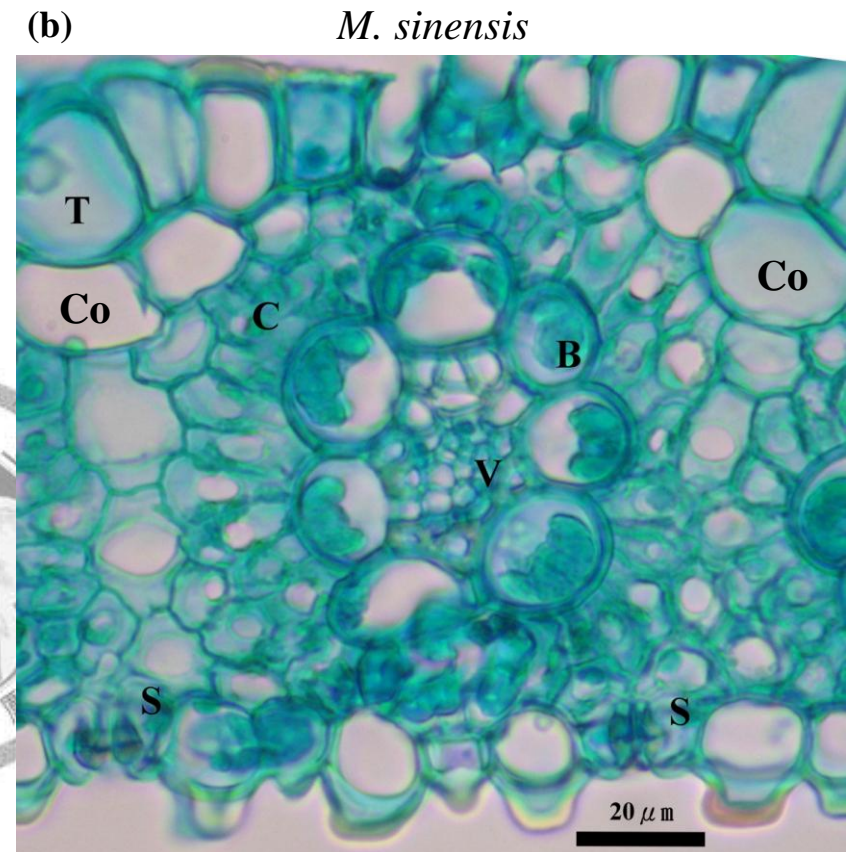
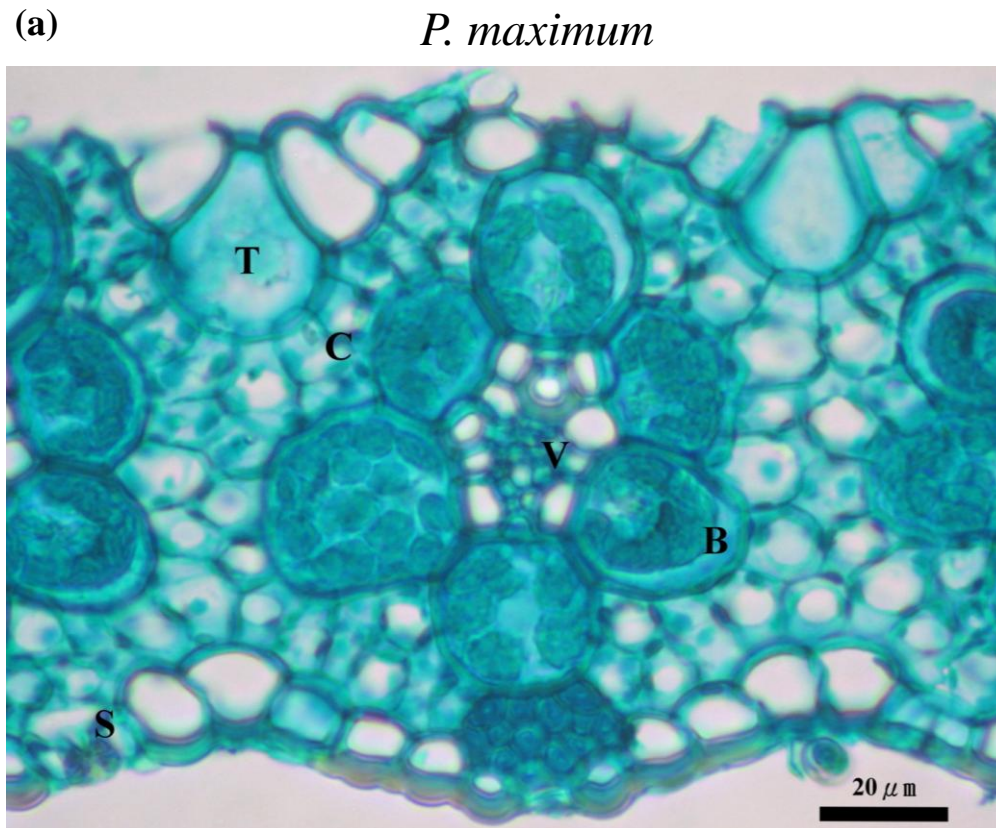
圖八、在望高寮地區於不同日期採集之大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 葉片之比葉面積 (SLA, cm²/g) 差異。平均值 ± s.e. (n=6~10)，***代表兩物種間達到 0.1% 的顯著差異水準 (P<0.001)，不同的字母表示同物種不同採集時間點之間有顯著差異 (ANOVA, P<0.05)。

表二、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 的葉片總氣孔密度 (Total stomatal density, 氣孔數/mm²) 和上下表皮氣孔比例 (The ratio adaxial/abaxial stomatal density)。平均值 ± s.e. (n=6)，不同字母代表該特徵在兩物種間有顯著差異 (t-test, P<0.05)。

	<i>P. maximum</i>	<i>M. sinensis</i>
Total stomatal density	460.88 ± 26.36 ^a	453.27 ± 10.45 ^a
The ratio adaxial/abaxial stomatal density	0.98 ± 0.03 ^a	0.04 ± 0.01 ^b



圖九、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 的葉片氣孔分佈情形，左側兩圖為大黍，右側為芒草，上方兩圖為上表皮，下面是下表皮。



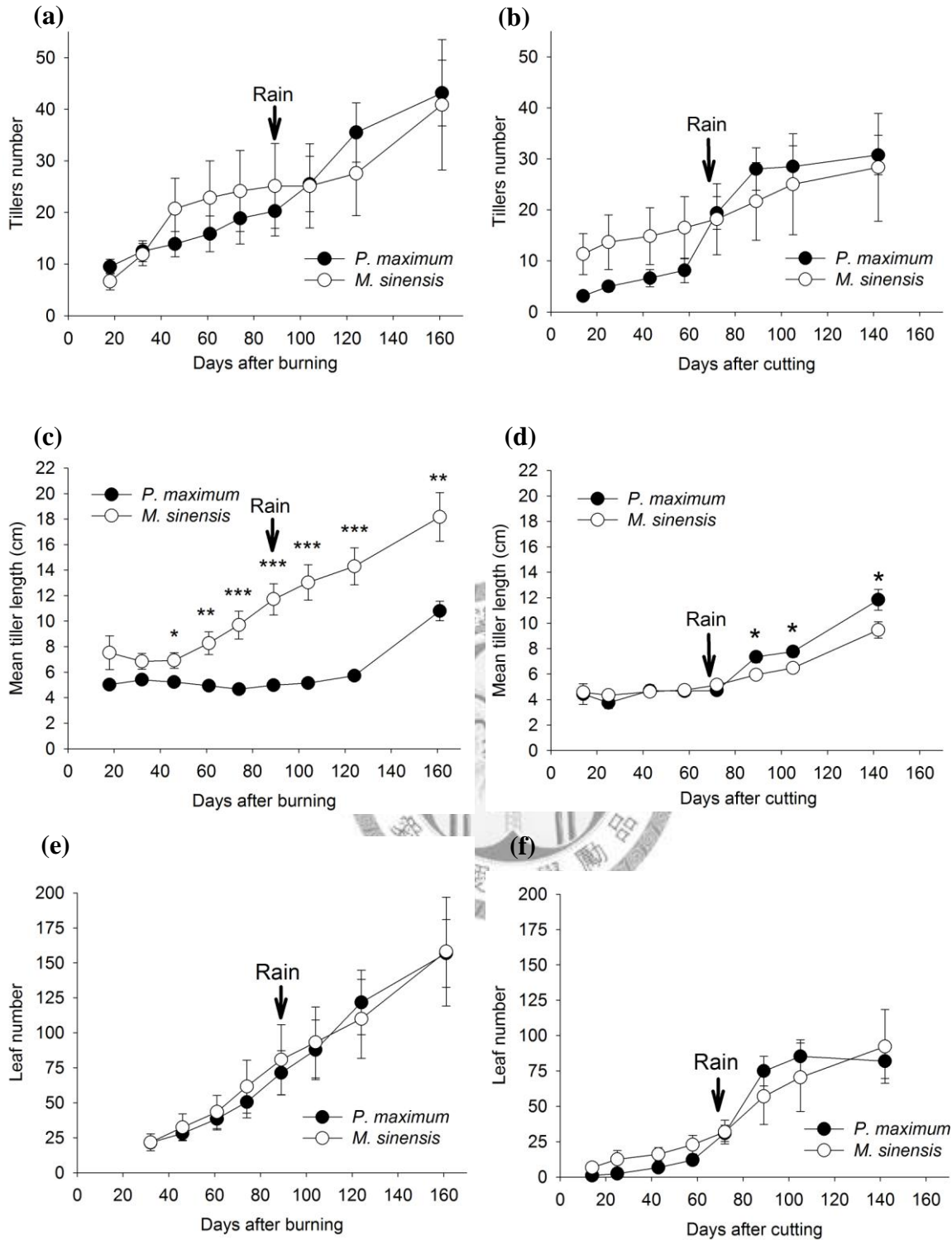
圖十、望高寮樣區的大黍(a)與芒草(b)之葉部橫切。B：束鞘細胞 (Bundle sheath cell), C：綠色薄壁細胞 (Chlorenchyma cell), Co：無色細胞 (Colorless cell), S：氣孔(Stoma), T：泡狀細胞 (Bulliform cell), V：維管束(Vascular bundle)。

表三、望高寮地區的大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 植株在不同測量日期其完全展開葉的淨光合作用速率 (A, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、氣孔導度 (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、蒸散作用速率 (E, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 及水分使用效率 (WUE, $\text{mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$)。平均值 \pm s.e., 不同字母代表該特徵在兩物種間有顯著差異 (t-test, $P < 0.05$)。

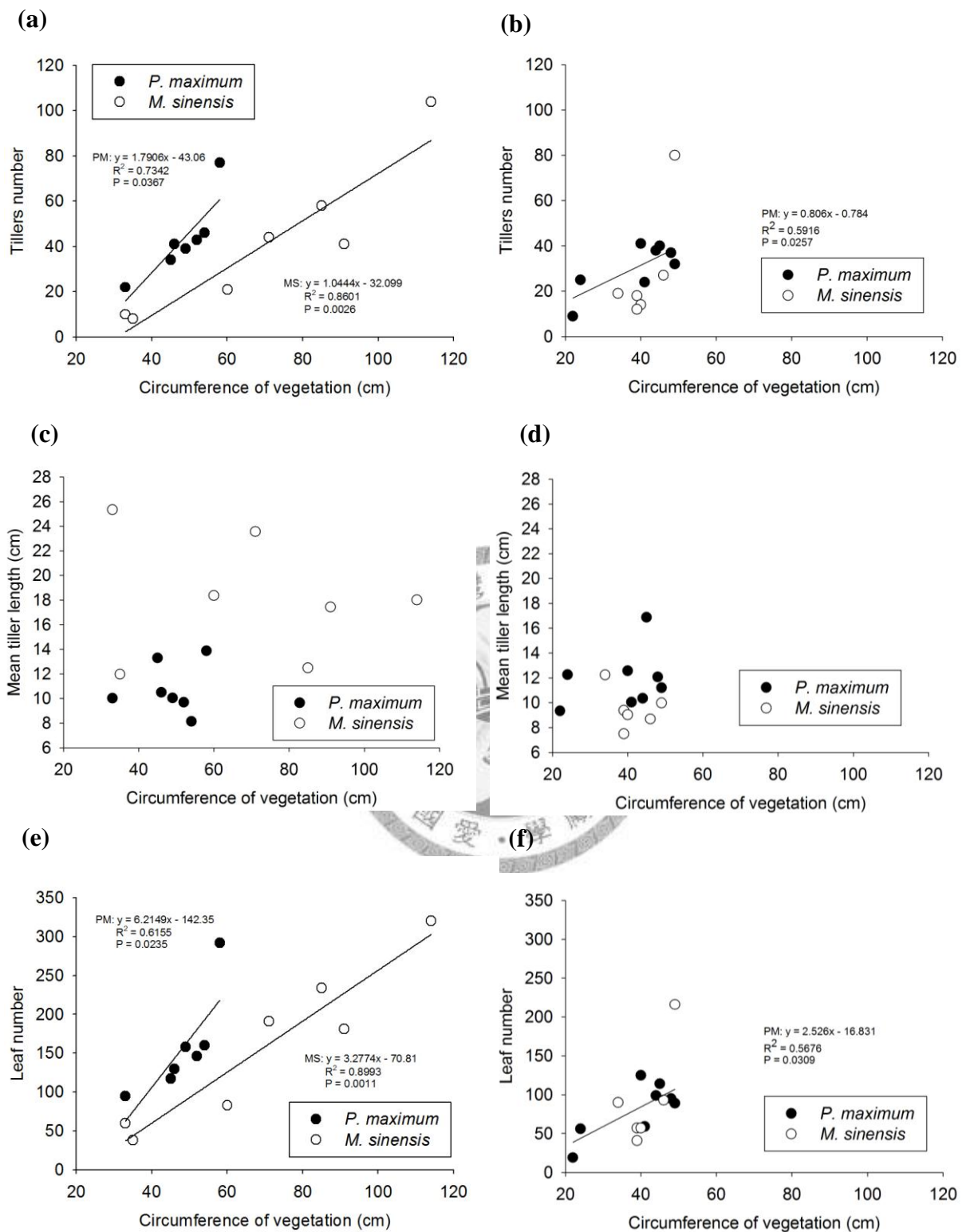
	2009.3.21		2009.4.11	
	<i>P. maximum</i> (n=4)	<i>M. sinensis</i> (n=5)	<i>P. maximum</i> (n=3)	<i>M. sinensis</i> (n=4)
A	29.95 \pm 2.41 ^a	22.06 \pm 1.41 ^b	24.44 \pm 2.33 ^a	15.06 \pm 0.99 ^b
g_s	0.39 \pm 0.05 ^a	0.25 \pm 0.02 ^b	0.26 \pm 0.03 ^a	0.11 \pm 0.00 ^b
E	5.63 \pm 0.40 ^a	4.40 \pm 0.31 ^b	5.41 \pm 0.86 ^a	1.75 \pm 0.10 ^b
WUE	5.41 \pm 0.61 ^a	5.06 \pm 0.33 ^a	4.61 \pm 0.35 ^b	8.62 \pm 0.52 ^a

表四、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 葉片的穩定性碳 ($\delta^{13}\text{C}$)、氮 ($\delta^{15}\text{N}$) 同位素比值、碳 (C)、氮 (N) 含量及碳氮含量比 (C/N)。平均值 \pm s.e. (n=6), 不同字母代表該特徵在兩物種間有顯著差異 (t-test, $P < 0.05$)。

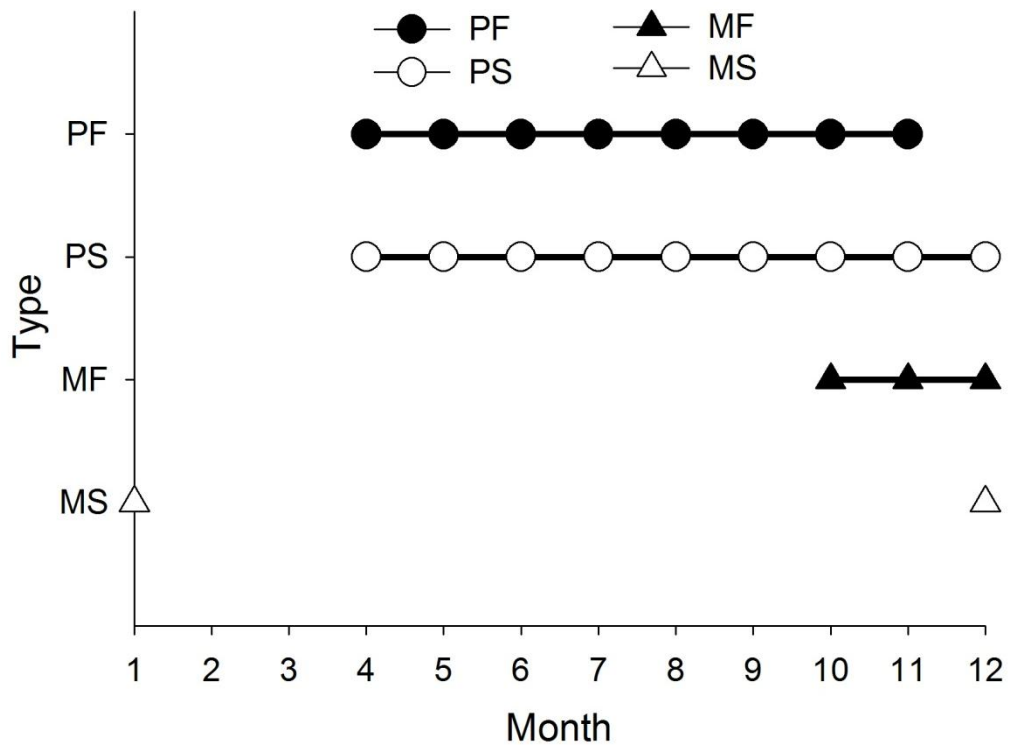
	<i>P. maximum</i> (n=5)	<i>M. sinensis</i> (n=6)
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-14.03 \pm 0.08 ^b	-13.29 \pm 0.22 ^a
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	-3.42 \pm 0.18 ^a	-4.09 \pm 0.62 ^a
C (%)	43.39 \pm 0.40 ^b	45.30 \pm 0.17 ^a
N (%)	1.68 \pm 0.15 ^a	1.50 \pm 0.08 ^a
C/N	26.67 \pm 2.19 ^a	30.54 \pm 1.61 ^a



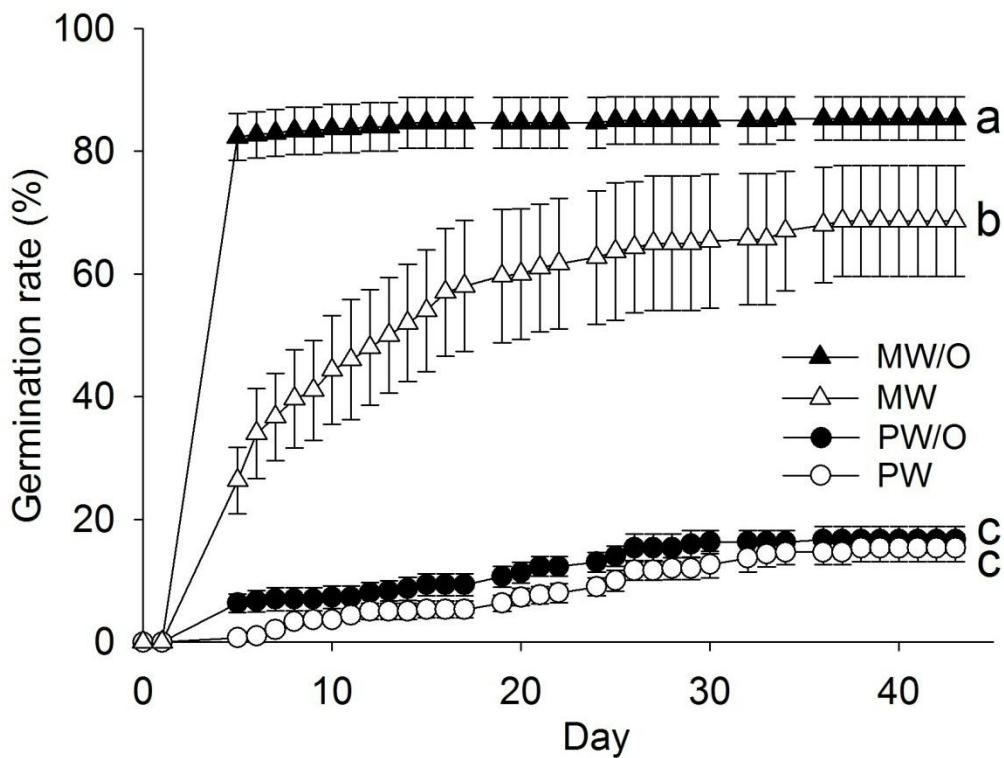
圖十一、火燒 (a、c、e) 或刈除 (b、d、f) 後大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 再萌蘖的分蘗枝數 (Tillers number)、平均分蘗枝長 (Mean tiller length) 和葉片數 (Leaf number) 的比較，箭頭表示開始下雨的日子。平均值 \pm s.e. (n=6~8)，*代表該項特徵在兩物種間達到 5% 的顯著差異水準 (t-test, $P < 0.05$)，**代表該項特徵在兩物種間達到 1% 的顯著差異水準，***代表該項特徵在兩物種間達到 0.1% 的顯著差異水準 (t-test, $P < 0.001$)。



圖十二、火燒 (a、c、e) 或刈除 (b、d、f) 後大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 再萌蘖的分蘗枝數 (Tillers number)、平均分蘗枝長 (Mean tiller length) 和葉片數 (leaf number) 與植株的圓周長的關係。



圖十三、大黍(P)與芒草(M)在 2008 年期間的植株有花(F)和果實(S)出現的月份。



圖十四、大黍(P)與芒草(M)種子在有(W)或去除(W/O)稃片與穎片的情況下(大黍保留堅硬的上位稃片)，種子發芽率隨著培養天數的變化情形。平均值 \pm s.e. (n=6)。在圖右側不同的小寫字母代表該特徵在物種或處理間有顯著差異 (LSMEAN, $P < 0.05$)。

(二) 溫室與田地種植之植株測量

1. 溫室大黍與芒草植株測量比較

1.1 小苗成長速率比較

處理期間植株生長環境的光度、溫度與濕度之全天變化如圖十五。

不論在主莖長、分蘗枝數、葉片數和總葉面積 (圖十六)，或是在葉乾重、莖與葉鞘乾重、根乾重與總生物量 (圖十七)，在種子發芽後第 14 天與第 28 天之間的差異除了分蘗枝數在第 14 天未達到顯著差異外，大黍在其他特徵與生物量上均顯著大於芒草，而且在第 28 天增加的幅度更大，顯示大黍有較快的小苗生長速率。

大黍於種子發芽後第 14 天與第 28 天之間的小苗相對成長速率 (RGR) 高於芒草。大黍為 $0.32 \text{ g g}^{-1}\text{day}^{-1}$ ，而芒草為 $0.23 \text{ g g}^{-1}\text{day}^{-1}$ 。

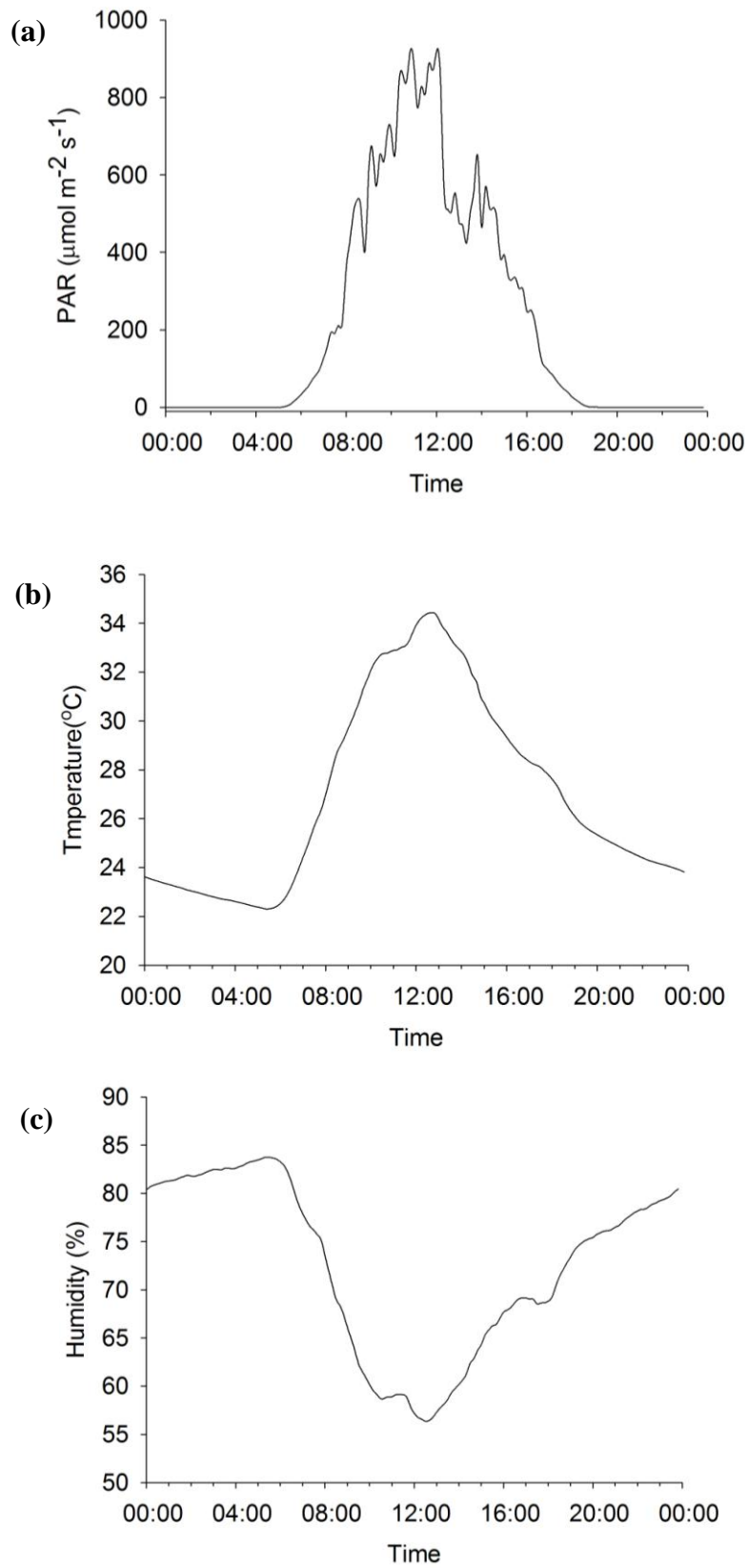
1.2 成株葉片形態及植株生長比較

將大黍和芒草在溫室種植約三個月後，比較其成熟葉片形態及植株生長。處理期間植株生長環境的光度、溫度與濕度之全天變化如圖十八。

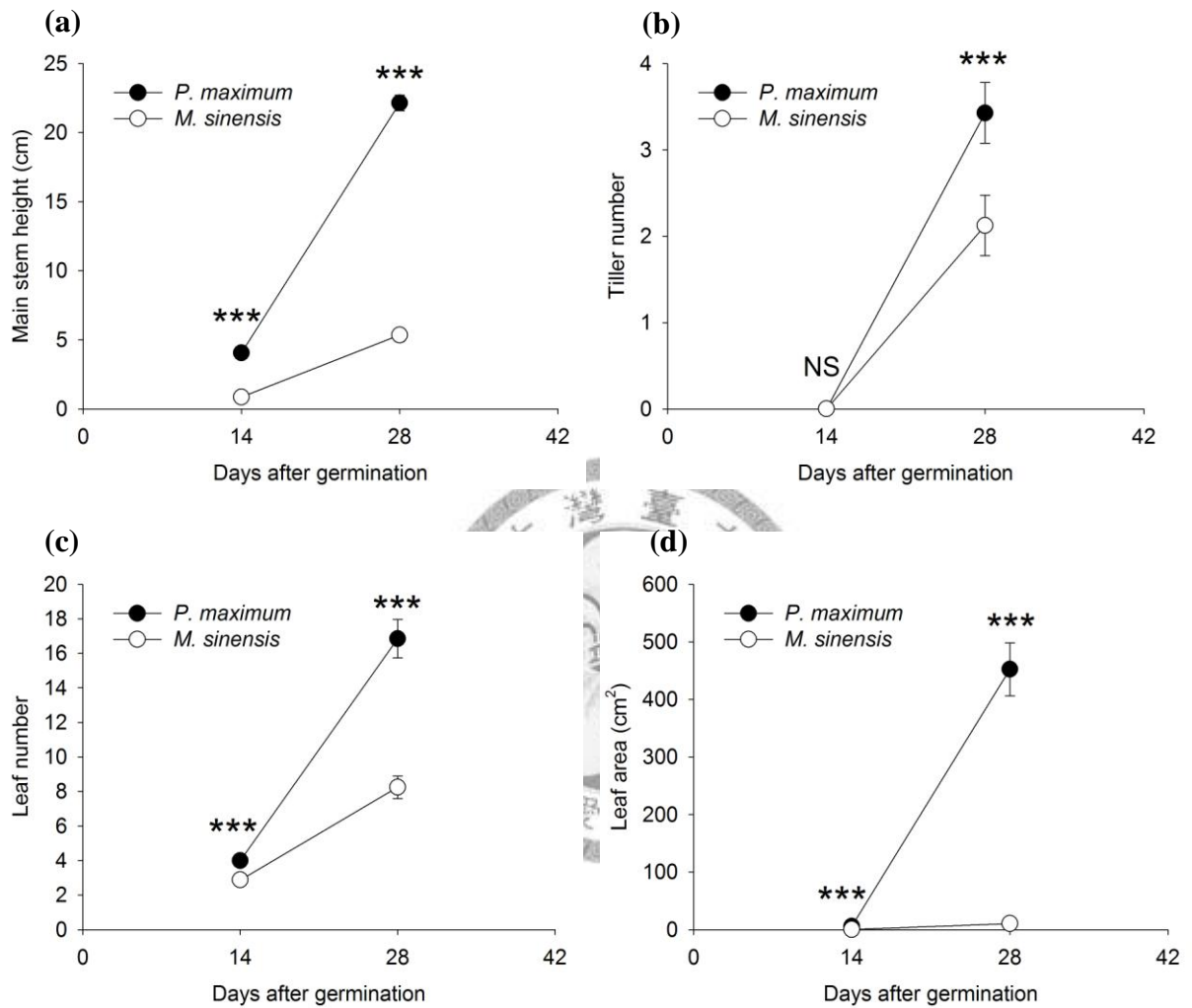
大黍與芒草成熟葉的比葉面積與葉片總氣孔密度沒有顯著差異 (表五)，但是上下表皮氣孔比例大黍顯著的高於芒草，顯示大黍上下表皮的氣孔分佈數目差不多，芒草則多分佈於下表皮。

大黍在種植後第 81 天其主莖高度和葉片數均顯著大於芒草 (圖十九)，而分蘗枝數在移盆後剛開始大黍也顯著的多於芒草，但到了種植後第 81 天兩者有類似的分蘗枝數。

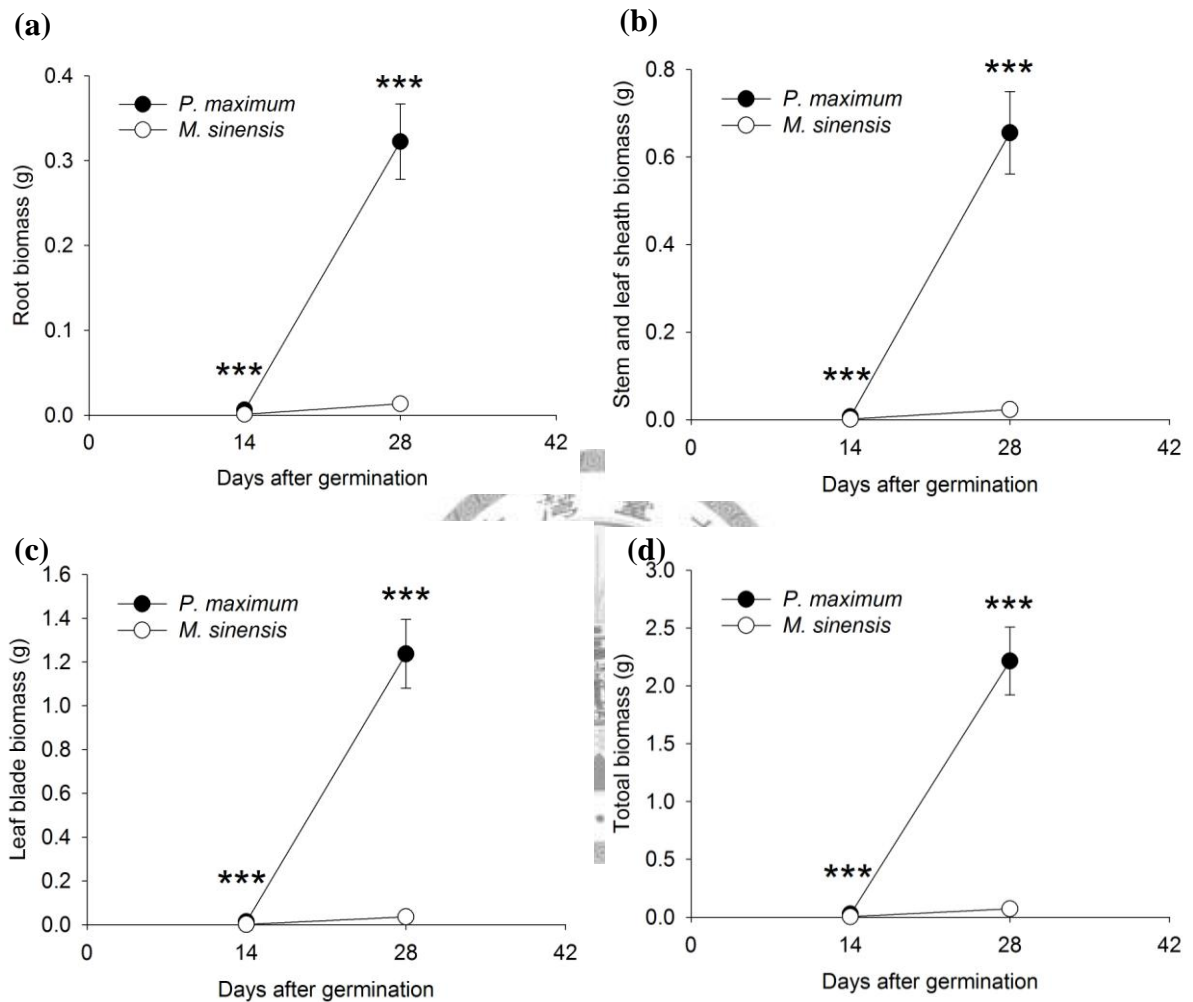
種植 85 天後大黍的總葉面積和各部分的生物量皆大於芒草，導致其總生物量顯著高於芒草 (表六)。而在生物量的分配比例上，大黍分配較多的生物量於莖與葉鞘的部分 (表六)，而芒草生物量較多分配於葉身的部分，兩者在根的生物量分配和根對地上部比例則沒有顯著差異。芒草有顯著較高的葉片對總生物量比例(LAR)。



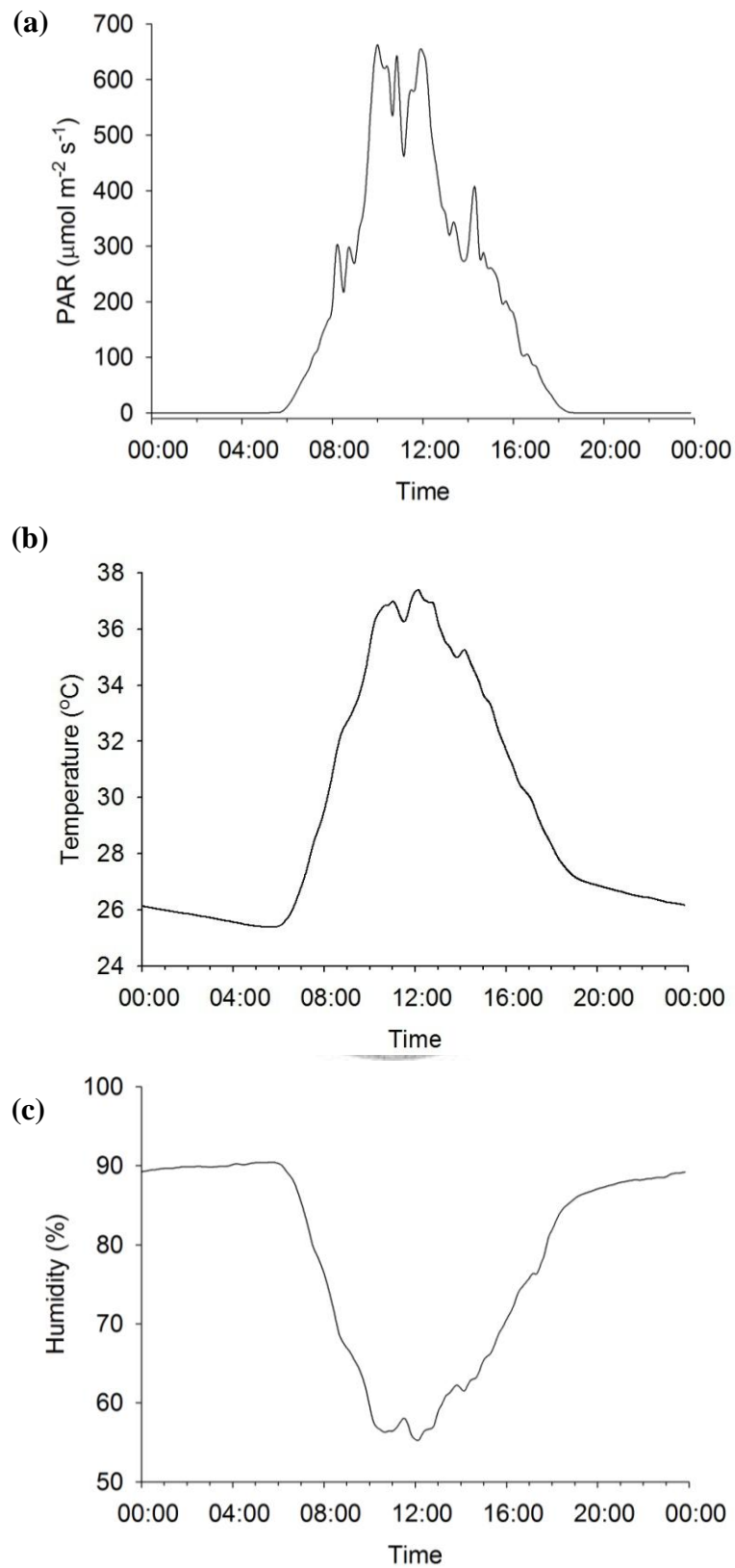
圖十五、比較大黍與芒草其小苗成長速率，實驗期間（2009年4月23日到5月23日）環境中的光度（a）、溫度（b）和濕度（c）之每日全天變化平均值。



圖十六、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 在種子發芽後第 14 天與第 28 天小苗之主莖高度 (a)、分蘗枝數 (b)、葉片數 (c) 和總葉面積 (d)。平均值 \pm s.e. (n=7~8)，*** 代表該項特徵在兩物種間達到 0.1% 的顯著差異水準 (t-test, $P < 0.001$)，NS 代表無顯著差異。



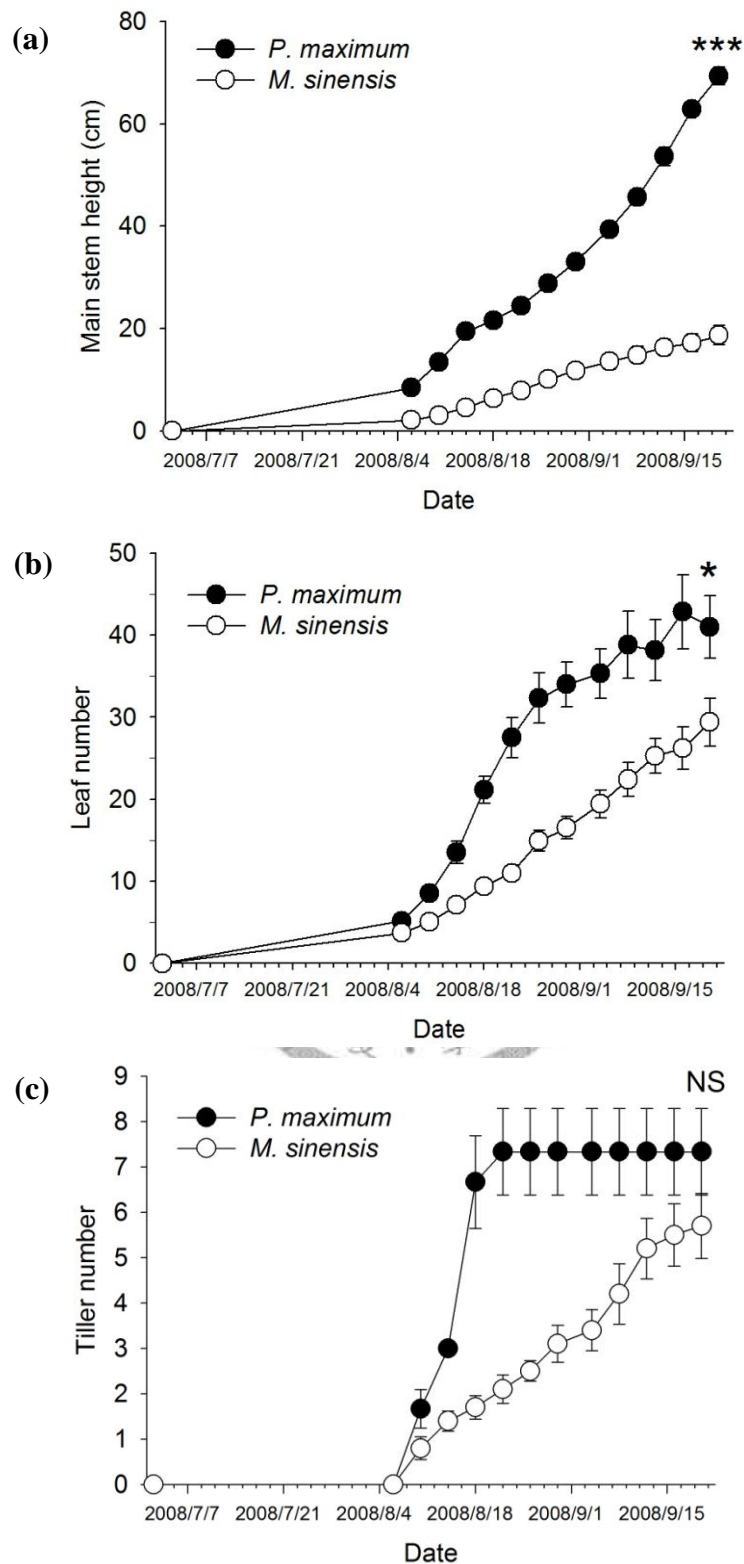
圖十七、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 在種子發芽後第 14 天與第 28 天小苗之葉乾重 (a)、莖與葉鞘乾重 (b)、根乾重 (c) 與總生物量 (d)。平均值 \pm s.e. (n=7~8)，***代表該項特徵在兩物種間達到 0.1% 的顯著差異水準 (t-test, $P < 0.001$)



圖十八、大黍與芒草在溫室生長期間（2008年8月21日到9月12日）環境中的光度（a）、溫度（b）和濕度（c）之全天變化平均值。

表五、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 成熟植株葉片的比葉面積 (SLA, cm²/g)、葉片總氣孔密度 (Total stomatal density, 氣孔數/mm²) 和上下表皮氣孔比例 (The ratio adaxial/abaxial stomatal density)。平均值 ± s.e. (n=6~10)，不同字母代表該特徵在兩物種間有顯著差異 (t-test, P<0.05)。

	<i>P. maximum</i>	<i>M. sinensis</i>
SLA	264.76 ± 7.20 ^a	280.44 ± 11.94 ^a
Total stomatal density	406.88 ± 22.86 ^a	398.88 ± 40.31 ^a
The ratio adaxial/abaxial stomatal density	0.99 ± 0.03 ^a	0.07 ± 0.02 ^b



圖十九、溫室種植的大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 植株其主莖高 (a)、葉片數 (b)、分蘗枝數 (c) 隨著種植天數的變化曲線。平均值 \pm s.e. (n=6~10)。*代表該項特徵在兩物種間達到 5% 的顯著差異水準 (t-test, $P < 0.05$)，***代表該項特徵在兩物種間達到 0.1% 的顯著差異水準 (t-test, $P < 0.001$)，NS 代表無顯著差異。

表六、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 總生物量 (g)、根、莖和葉鞘、葉身乾重 (g) 和佔總生物量的百分比 (%)、根對地上部比例 (Root: shoot ratio)、總葉面積 (cm²) 及葉片面積與總生物量比例 (LAR, cm²/g)。平均值 ± s.e. (n=6~8)，不同字母代表該特徵物種間有顯著差異 (t-test, P<0.05)。

	<i>P. maximum</i>	<i>M. sinensis</i>
Total biomass	46.42 ± 2.42 ^a	3.10 ± 0.67 ^b
Root biomass	6.13 ± 0.53 ^a (13 ± 1 % ^A)	0.37 ± 0.08 ^b (12 ± 1 % ^A)
Stem and leaf sheath biomass	26.27 ± 1.37 ^a (57 ± 1 % ^A)	1.03 ± 0.23 ^b (33 ± 1 % ^B)
Leaf blade biomass	14.01 ± 0.85 ^a (30 ± 1 % ^B)	1.70 ± 0.38 ^b (54 ± 3 % ^A)
Root: shoot ratio	0.151 ± 0.008 ^a	0.140 ± 0.012 ^a
Total leaf area	2479.85 ± 238.57 ^a	396.2271 ± 77.59 ^b
LAR	53.42 ± 4.32 ^b	115.43 ± 5.74 ^a

2. 環境因子操作實驗

2.1 水分處理實驗

處理期間植株生長環境的光度、溫度與濕度之全天變化如圖二十。

在處理後的第 68 天，高水分處理組的土壤體積含水量和葉片水勢能皆顯著高於低水分處理組（圖二十一），顯示處理有成功表現。在高水處理組，大黍的葉片水勢能顯著高於芒草，但是栽植的土壤體積含水量顯著低於芒草，而在低水處理下兩者則沒有顯著差異。

大黍不管是在高水分或低水分處理下，其比葉面積 (SLA) 皆顯著高於芒草（表七）；而兩者比葉面積在不同水分處理之間則沒有顯著差異。大黍與芒草不管是在水分處理間或物種之間的葉片總氣孔密度皆沒有顯著差異，但是大黍的上下表皮氣孔比例不管是在高水分或低水分處理皆顯著高於芒草，代表大黍相對於芒草有更多的氣孔分佈在上表皮。而大黍在高水分處理時的上下表皮氣孔比例顯著高於低水分處理，在芒草的水分處理間則沒有顯著差異。

比較不同水分處理下的植株，發現大黍與芒草在高水分處理下植株主莖長、葉片數目和分蘗枝數皆顯著大於低水分處理組（圖二十二）。比較兩物種間，則發現大黍不管是在高水分或低水分處理其主莖長顯著大於芒草，而大黍與芒草在相同水分處理下，葉片數在兩物種之間沒有顯著差異，而在高水分處理下，大黍與芒草的分蘗枝數沒有顯著差異，不過在低水分處理下，芒草的分蘗枝數顯著大於大黍。

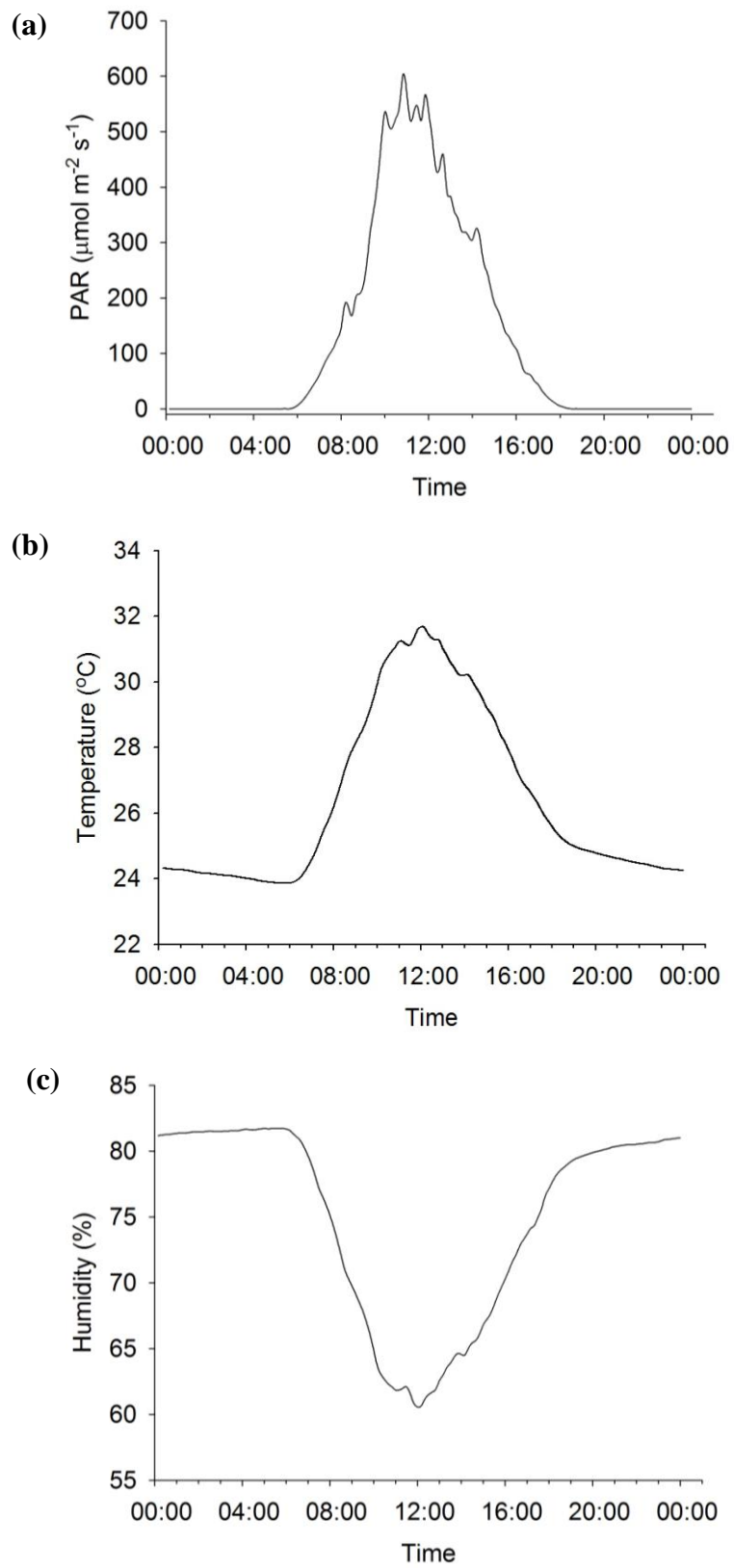
大黍與芒草的總生物量和葉片總面積皆隨著葉片水勢能的上升而增加（芒草的總生物量與葉片水勢能未達到顯著相關），而大黍增加的比例明顯的大於芒草（圖二十三），顯示大黍比起芒草更容易受到水分的影響而改變其生物量和葉片總面積。

大黍在低水分處理下落葉的比例 ($45 \pm 3\%$) 顯著高於芒草 ($31 \pm 5\%$) (平均值 \pm 標準差, $n = 6\sim 8$)，而且大黍平均在低水處理後 6 天開始有顯著落葉現象，芒草則平均在低水處理 43 天後才開始有該現象，這代表大黍比芒草更快受到缺水的影響。

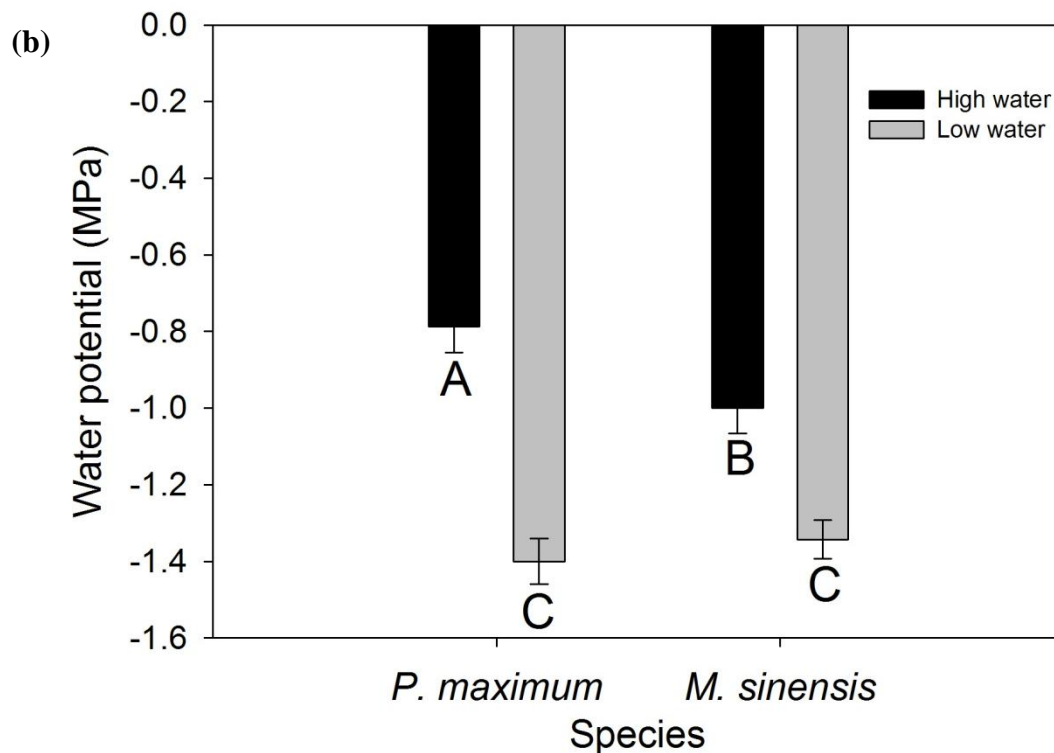
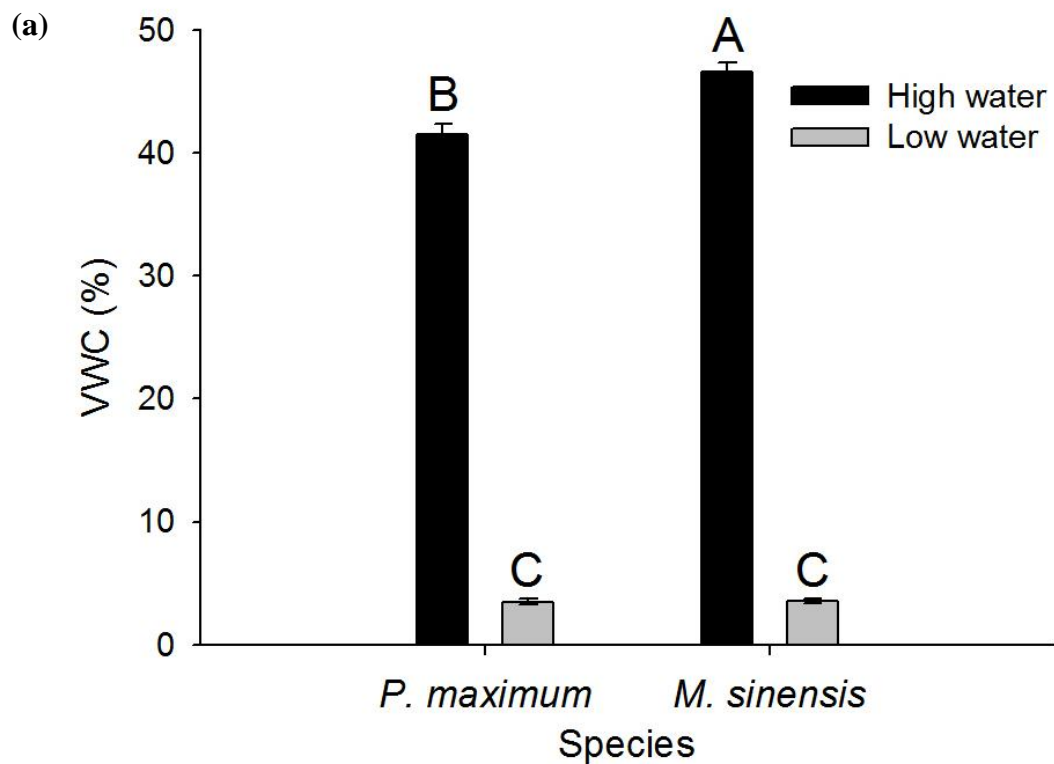
植株培植 92 天，在不同水分處理下 73 天後，採收植株烘乾、秤重後，發現大黍

或芒草的總生物量在高水分處理下均顯著大於低水處理 (表八)，在高水分處理下大黍的根、莖與葉鞘或葉身乾重也都顯著高於低水分處理組，而在高水分處理下的芒草在根與葉身乾重顯著高於低水分處理，兩處理間芒草的莖與葉鞘的乾重則沒有顯著差異。此外，大黍有長出生殖構造而芒草則無，大黍生殖部分的乾重在高水分處理下顯著大於低水分處理。比較兩物種間的差異發現，不管是在高水分或是低水分處理下大黍的總生物量皆顯著大於芒草，而大黍的根、莖與葉鞘或葉身乾重不管是在高水分或是低水分處理下也都顯著大於芒草。

在生物量分配比例上，大黍在高水分處理下相對於低水分處理也有顯著較高的莖與葉鞘和繁殖構造的生物量比例 (表八)，在根部、葉片生物量比例以及根對地上部比例則沒有顯著差異。芒草在低水分處理組相對於高水分處理有顯著較高的根部生物量比例以及根對地上部比例，但較低的葉部生物量比例，在莖與葉鞘的生物量比例則沒有顯著差異。比較兩物種間的差異，發現不管是在高水處理或是低水處理，大黍相對於芒草有顯著較高的莖與葉鞘、繁殖構造的生物量比例及總葉面積，而有顯著較低的根部與葉身生物量比例、根對地上部比例和葉片總面積對總生物量比例 (LAR)。



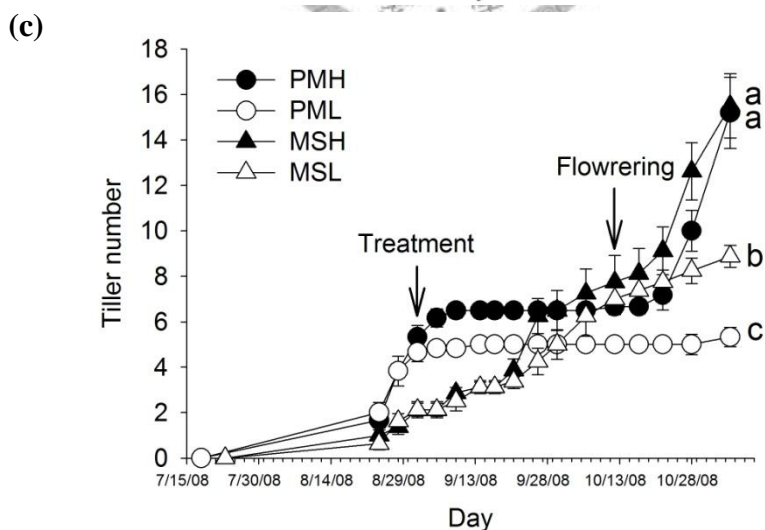
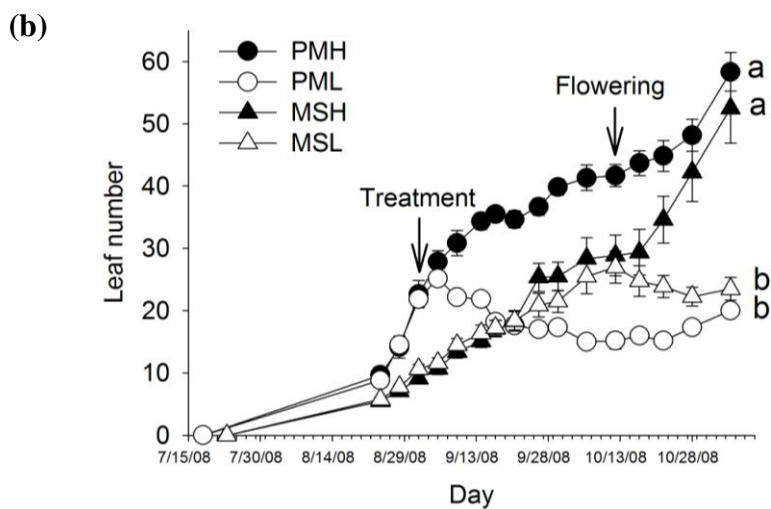
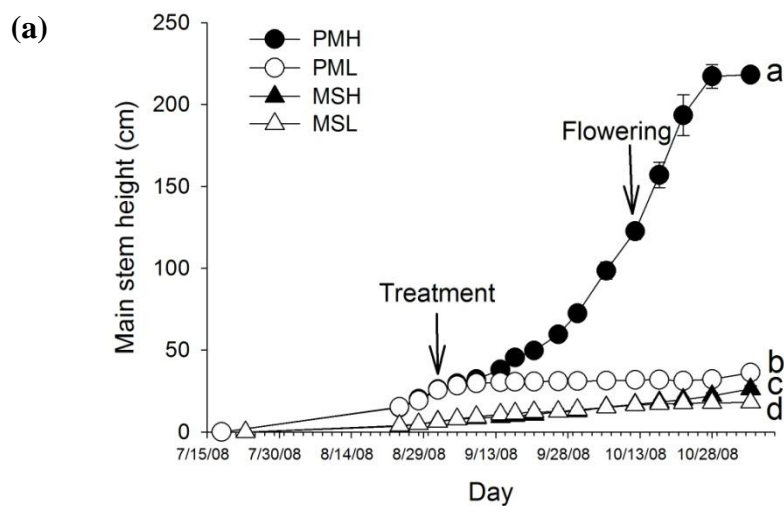
圖二十、大黍與芒草在水分處理期間（2008年8月21日到11月11日）環境中的光度（a）、溫度（b）和濕度（c）之全天變化平均值。



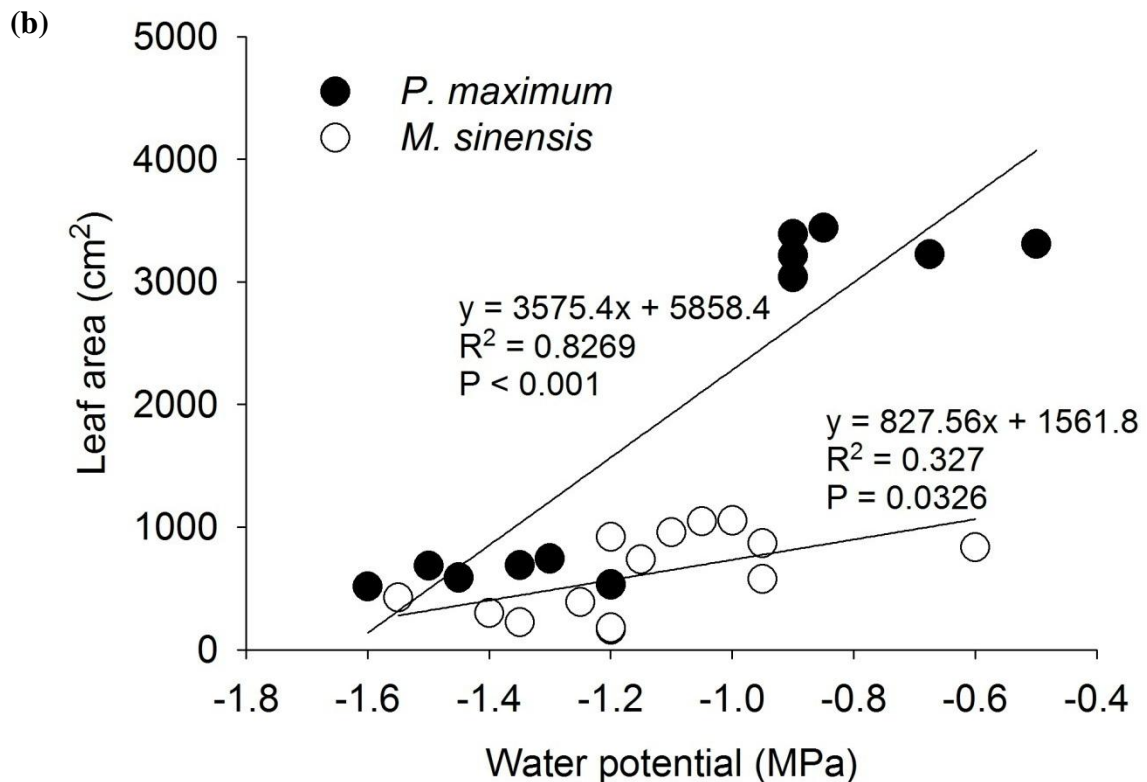
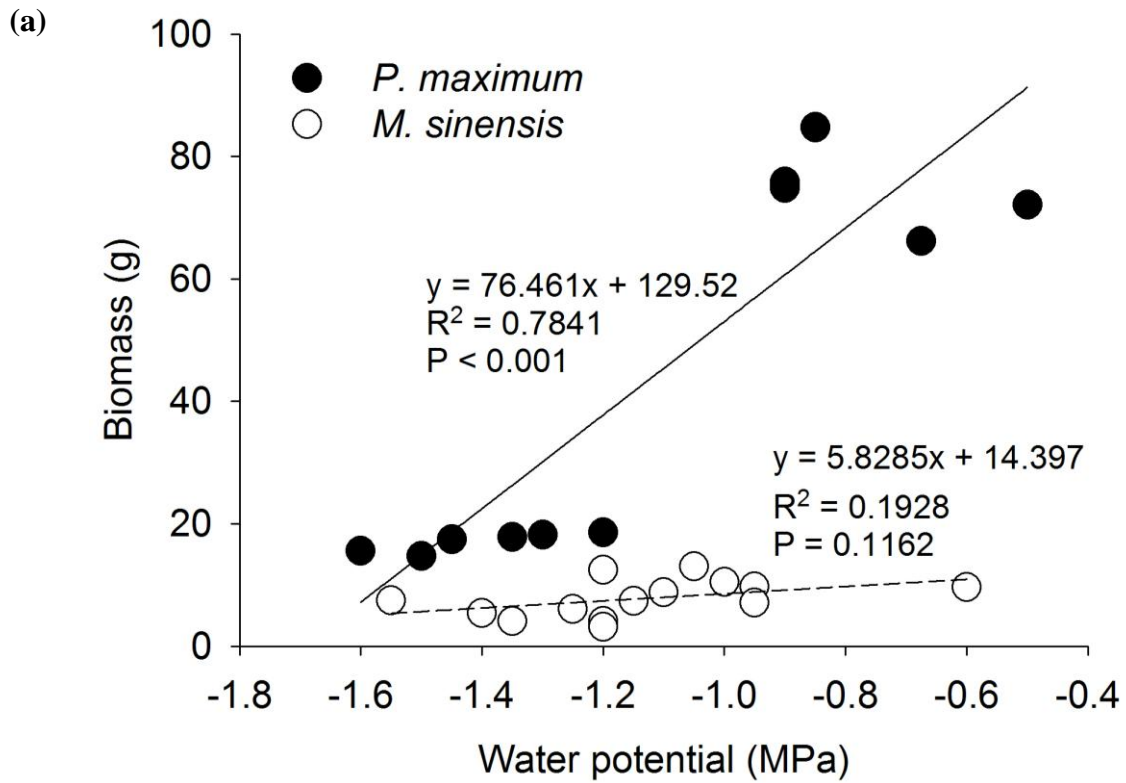
圖二十一、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 在高水分(High water) 和低水分 (Low water) 處理下的土壤體積含水量 (a) 與葉片水勢能 (b) 的表現。平均值 \pm s.e. (n=6~8)。不同字母代表該特徵在物種或處理間有顯著差異 (LSMEAN, $P < 0.05$)。

表七、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 在高水分 (HW) 和低水分 (LW) 處理下的比葉面積 (SLA, cm²/g)、葉片總氣孔密度 (Total stomatal density, 氣孔數/mm²) 和上下表皮氣孔比例 (The ratio adaxial/abaxial stomatal density)。平均值 ± s.e. (n=6~10)，不同字母代表該特徵物種或處理間有顯著差異 (LSMEAN, P<0.05)。

		Water treatment	
		HW	LW
SLA	<i>P. maximum</i>	334.25 ± 13.19 ^a	301.13 ± 10.78 ^a
	<i>M. sinensis</i>	206.58 ± 16.50 ^b	233.90 ± 5.80 ^b
Total stomatal density	<i>P. maximum</i>	492.84 ± 48.09 ^a	450.95 ± 30.67 ^a
	<i>M. sinensis</i>	422.90 ± 28.20 ^a	409.09 ± 22.34 ^a
The ratio adaxial/abaxial stomatal density	<i>P. maximum</i>	1.15 ± 0.05 ^a	0.96 ± 0.01 ^b
	<i>M. sinensis</i>	0.03 ± 0.01 ^c	0.07 ± 0.02 ^c



圖二十二、大黍 (PM) 與芒草 (MS) 在高水分(H)和低水分(L)處理下的主莖長(a)、葉片數(c)、分蘗枝數(b)隨著培養天數增加的改變量。平均值 \pm s.e. (n=6~8)。不同字母代表該特徵在物種或處理間有顯著差異 (LSMEAN, $P < 0.05$)。



圖二十三、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 在不同水分處理下其總生物量(a)、葉片總面積(b)與葉片水勢能之間的關係。直線代表回歸曲線，實線代表有顯著，虛線代表未達到顯著。

表八、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 在高水分 (HW) 和低水分 (LW) 處理下的總生物量、根、莖與葉鞘和葉身乾重 (g)、和佔總生物量的百分比 (%)、根對地上部比例 (Root: shoot ratio)、總葉面積及葉片對總生物量比例 (LAR, cm²/g)。平均值 ± s.e. (n=6~8)，不同字母代表該特徵在物種或處理間有顯著差異 (LSMEAN, P<0.05)。

		Water treatment	
		HW	LW
Total biomass	<i>P. maximum</i>	74.76 ± 2.47 ^a	17.02 ± 0.63 ^b
	<i>M. sinensis</i>	9.80 ± 0.76 ^c	5.11 ± 0.49 ^d
Root biomass	<i>P. maximum</i>	9.38 ± 0.26 ^a (13 ± 0 % ^C)	3.05 ± 0.15 ^b (18 ± 1 % ^C)
	<i>M. sinensis</i>	2.95 ± 0.35 ^b (30 ± 2 % ^B)	1.95 ± 0.21 ^c (39 ± 3 % ^A)
Stem and leaf sheath biomass	<i>P. maximum</i>	49.96 ± 1.86 ^a (67 ± 0 % ^A)	10.64 ± 0.52 ^b (62 ± 1 % ^B)
	<i>M. sinensis</i>	2.96 ± 0.23 ^c (30 ± 1 % ^C)	1.54 ± 0.17 ^c (30 ± 2 % ^C)
Leaf blade biomass	<i>P. maximum</i>	13.98 ± 0.4 ^a (19 ± 0 % ^C)	3.19 ± 0.21 ^b (19 ± 1 % ^C)
	<i>M. sinensis</i>	3.88 ± 0.23 ^b (40 ± 1 % ^A)	1.62 ± 0.2 ^c (31 ± 1 % ^B)
Reproduction	<i>P. maximum</i>	1.44 ± 0.2 ^a (2 ± 0 % ^A)	0.13 ± 0.09 ^b (1 ± 1 % ^B)
	<i>M. sinensis</i>	0.00 ± 0.00 ^b (0 ± 0 % ^C)	0.00 ± 0.00 ^b (0 ± 0 % ^C)
Root: shoot ratio	<i>P. maximum</i>	0.14 ± 0.00 ^c	0.22 ± 0.02 ^c
	<i>M. sinensis</i>	0.43 ± 0.03 ^b	0.66 ± 0.08 ^a
Total leaf area	<i>P. maximum</i>	3270.5 ± 58.9 ^a	625.0 ± 38.1 ^b
	<i>M. sinensis</i>	874.25 ± 56.7 ^c	280.5 ± 36.9 ^d
LAR	<i>P. maximum</i>	43.93 ± 1.36 ^c	36.97 ± 2.59 ^c
	<i>M. sinensis</i>	90.34 ± 4.23 ^a	53.90 ± 3.08 ^b

2.2 光度處理實驗

光度處理期間植株生長環境的光度、溫度與濕度之全天變化如圖二十四。

在遮蔭處理下，大黍與芒草的比葉面積 (SLA) 皆增加 (表九)，但是芒草有顯著的增加，而大黍有增加但沒有達到顯著差異 ($P=0.0539$)。在全光照處理下，大黍的比葉面積顯著的大於芒草，但在遮蔭處理下無此現象。

在遮蔭處理下，芒草的單位面積葉綠素含量 (chl , $\mu\text{g}/\text{cm}^2$) 和單位乾重葉綠素含量 (chl , $\mu\text{g}/\text{g}$) 皆顯著增加 (表九)，而大黍雖有增加，但未達到顯著差異。大黍與芒草的葉綠素 a/b 在遮蔭處理下皆顯著降低，而大黍不管是在全光照處理或遮蔭處理，其葉綠素 a/b 皆顯著低於芒草。

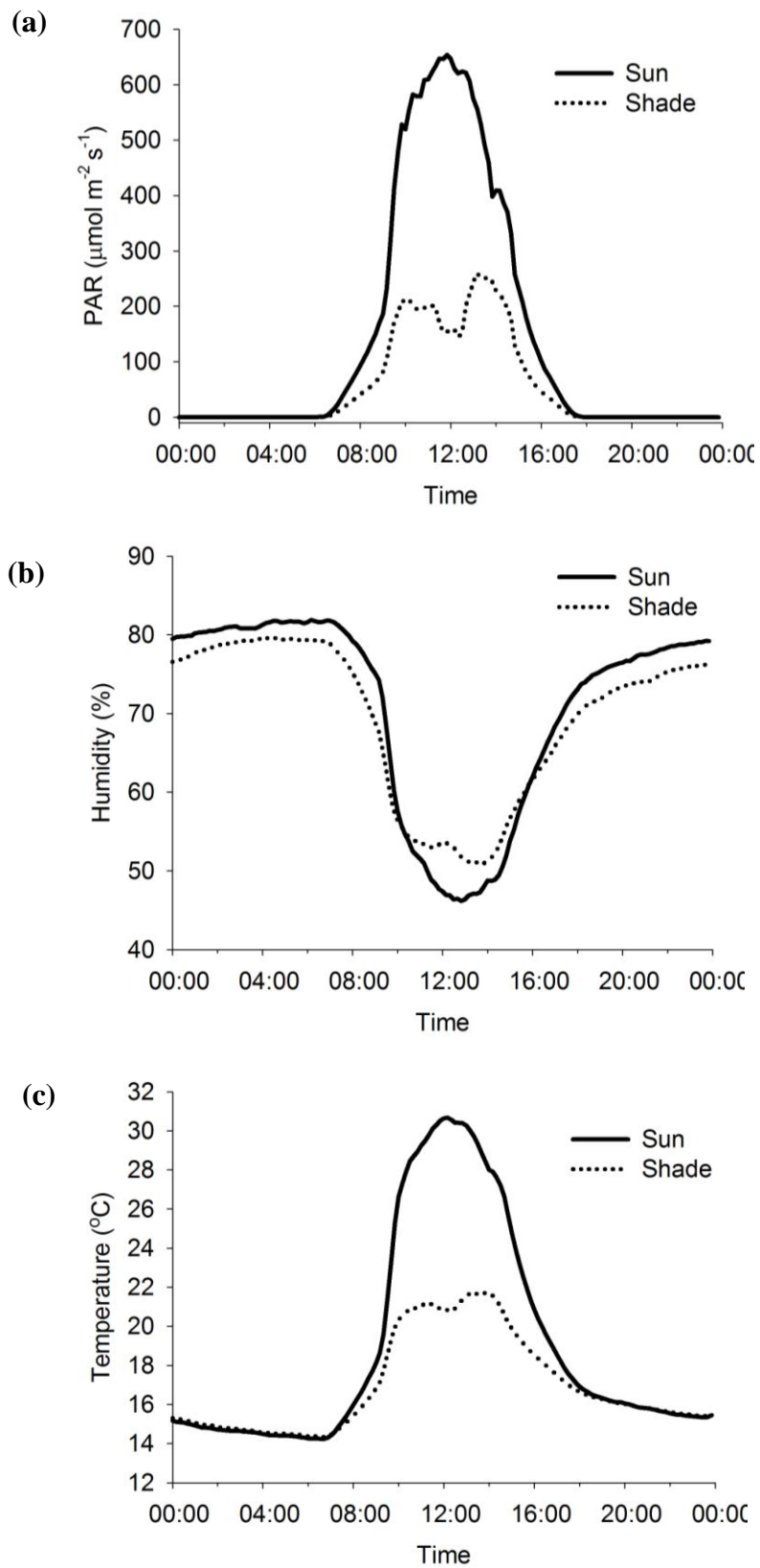
比較不同的光度處理，不管是大黍或是芒草全光照處理下皆有顯著較高的分蘗枝數 (圖二十五(a))，而在遮蔭處理下的平均分蘗枝長皆顯著的高於全光照處理 (圖二十五(b))，在遮蔭處理下大黍與芒草的葉片數會減少，但皆無顯著差異 (圖二十五(c))。大黍的分蘗枝數不管是在全光照或遮蔭處理下皆顯著的大於芒草，而平均分蘗枝長與葉片數在相同光處理的不同物種之間則皆沒有顯著差異。

比較同物種但在不同光處理下生長的植株發現：培養 5~6 個月後，在遮蔭處理下生長的大黍 (培養五個月) 比起生長於全光照處理下的植株，有顯著較重的離地五公分以上的莖與葉鞘及生殖構造生物量，和顯著較輕的枯枝落葉生物量，而芒草 (培養六個月) 在兩種光度處理之間沒有顯著差異 (表十)；大黍與芒草的總生物量及葉片生物量在不同光度之間則沒有顯著差異。而不管是在光照或遮蔭處理，大黍地上部的總生物量、生殖構造與枯枝落葉生物量皆顯著大於芒草植株；在遮蔭處理下，大黍相對於芒草有顯著較高地上部莖與葉鞘的生物量，在全光照處理間則無顯著差異；在全光照處理下，芒草相對於大黍有較高的葉片生物量，而在遮蔭處理下則無顯著差異。

相較於生長在全光照環境下，大黍與芒草在遮蔭環境下顯著增加其莖與葉鞘的生物量分配比例和總葉面積（表十）；大黍在遮蔭環境其葉片與生殖部分的生物量分配比例也顯著高於在全光照環境下的植株，芒草則無此現象；在全光照下，兩物種的枯葉比例均顯著大於在遮蔭環境下的植株。比較兩物種之間的差異，發現在兩種光環境下，芒草比大黍有較多的葉片保留，較少的落葉產生；而大黍有長出生殖構造，芒草則無，故在兩種光環境下大黍皆有顯著較高的生殖構造比例；大黍在遮蔭處理下的總葉面積顯著大於芒草，在光照處理下則無此差異。在相同處理下，大黍與芒草地上部莖與葉鞘的生物量分配比例相似。

將上述刈除地上部的植株，再置放於不同光環境下以檢視光度對兩者再萌蘖的影響，實驗期間植株生長環境的光度、溫度與濕度之全天變化如圖二十六。

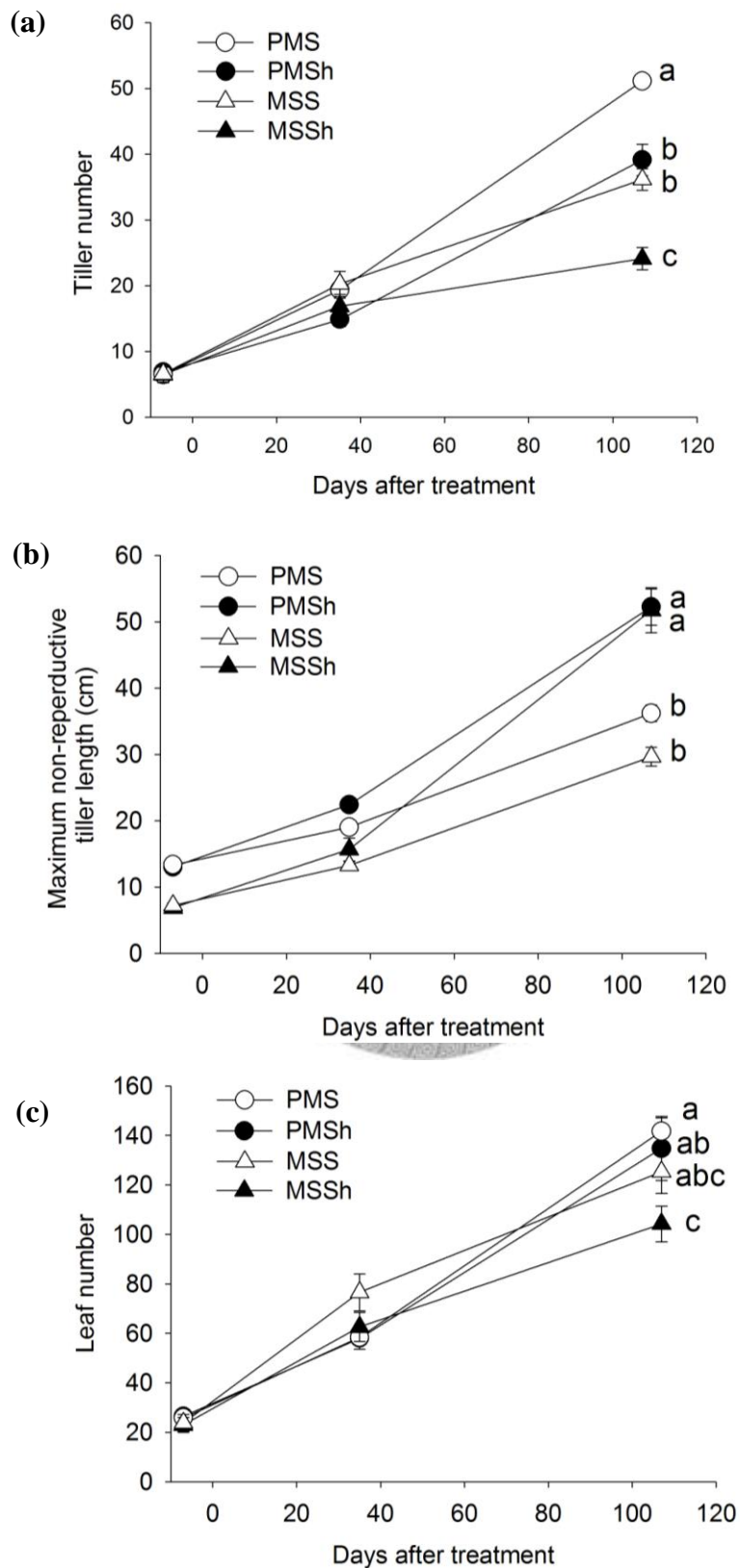
大黍刈除地上部再置於較高的光照環境下會有較多的分蘖枝數與新生葉片數，而芒草雖有增加但無顯著差異（圖二十七(a)(c)），大黍原本在全光照環境下生長，刈除後置於遮蔭環境下再長出分蘖枝的長度顯著長於全光照下長出的分蘖枝長（P-S-Sh > P-S-S），但大黍原本在遮蔭環境生長，刈除後置於遮蔭環境下再長出的分蘖枝長度雖長於全光照下長出的分蘖枝長，但未達到顯著差異（P-Sh-Sh \approx P-Sh-S），而芒草刈除後置於遮蔭環境下再長出的分蘖枝長跟全光照環境下再長出的分蘖枝長則沒有顯著差異（圖二十七(b)）。大黍相對於芒草在相同處理下幾乎都有顯著較高的分蘖枝數、分蘖枝長與葉片數，僅原本生長於遮蔭環境，刈除後亦置於遮蔭環境的大黍在葉片數未顯著多於芒草；原本生長於遮蔭環境，刈除後置於光照環境的大黍在分蘖枝長未顯著大於芒草。整體而言，大黍再萌蘖後的生長表現比芒草好。



圖二十四、大黍與芒草培養在不同光環境下，實驗期間（2008年11月14日到2009年2月4日）環境中的光度（a）、溫度（b）和濕度（c）之全天變化平均值。

表九、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 在光照 (Sun) 和遮蔭 (Shade) 處理下的比葉面積 (SLA, cm²/g)、單位面積葉綠素含量(chl, µg/cm²)、單位乾重葉綠素含量 (chl, µg/g) 和葉綠素 a/b 比值 (Chl a/b)。平均值 ± s.e. (n=6~8)，不同字母代表該特徵在物種或處理間有顯著差異 (LSMEAN, P<0.05)。

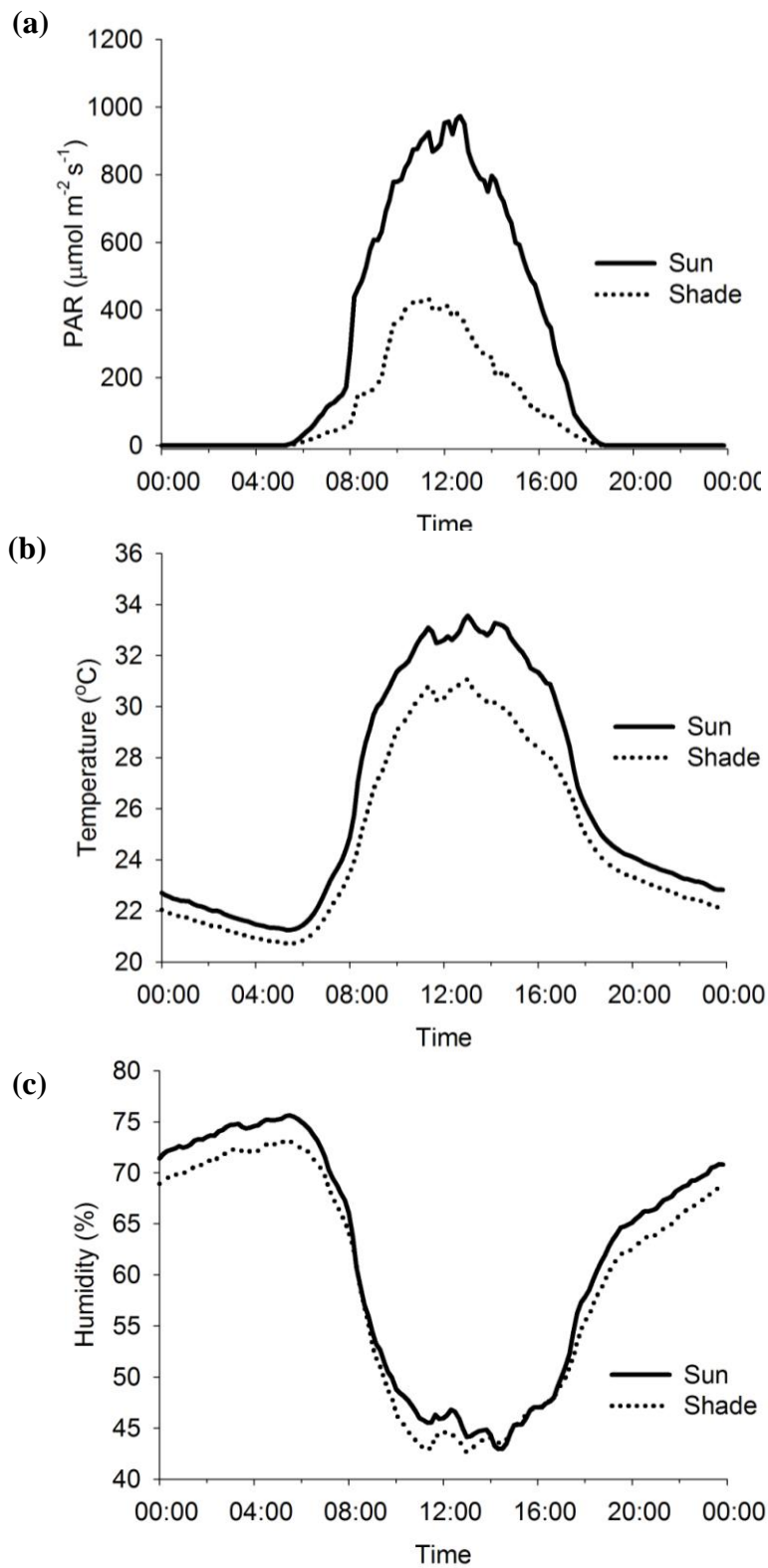
		Light treatment	
		Sun	Shade
SLA (cm ² /g)	<i>P. maximum</i>	285.17 ± 9.53 ^b	322.63 ± 13.64 ^{ab}
	<i>M. sinensis</i>	219.68 ± 5.03 ^c	324.81 ± 21.20 ^a
Chl (µg/cm ²)	<i>P. maximum</i>	25.95 ± 1.83 ^c	27.36 ± 0.96 ^{bc}
	<i>M. sinensis</i>	31.92 ± 2.14 ^b	39.30 ± 1.29 ^a
Chl (µg/g)	<i>P. maximum</i>	7041.88 ± 588.77 ^b	7525.51 ± 455.06 ^b
	<i>M. sinensis</i>	6582.70 ± 534.48 ^b	10823.06 ± 872.39 ^a
Chl a/b	<i>P. maximum</i>	2.97 ± 0.04 ^c	2.784 ± 0.03 ^d
	<i>M. sinensis</i>	3.24 ± 0.06 ^a	3.09 ± 0.03 ^b



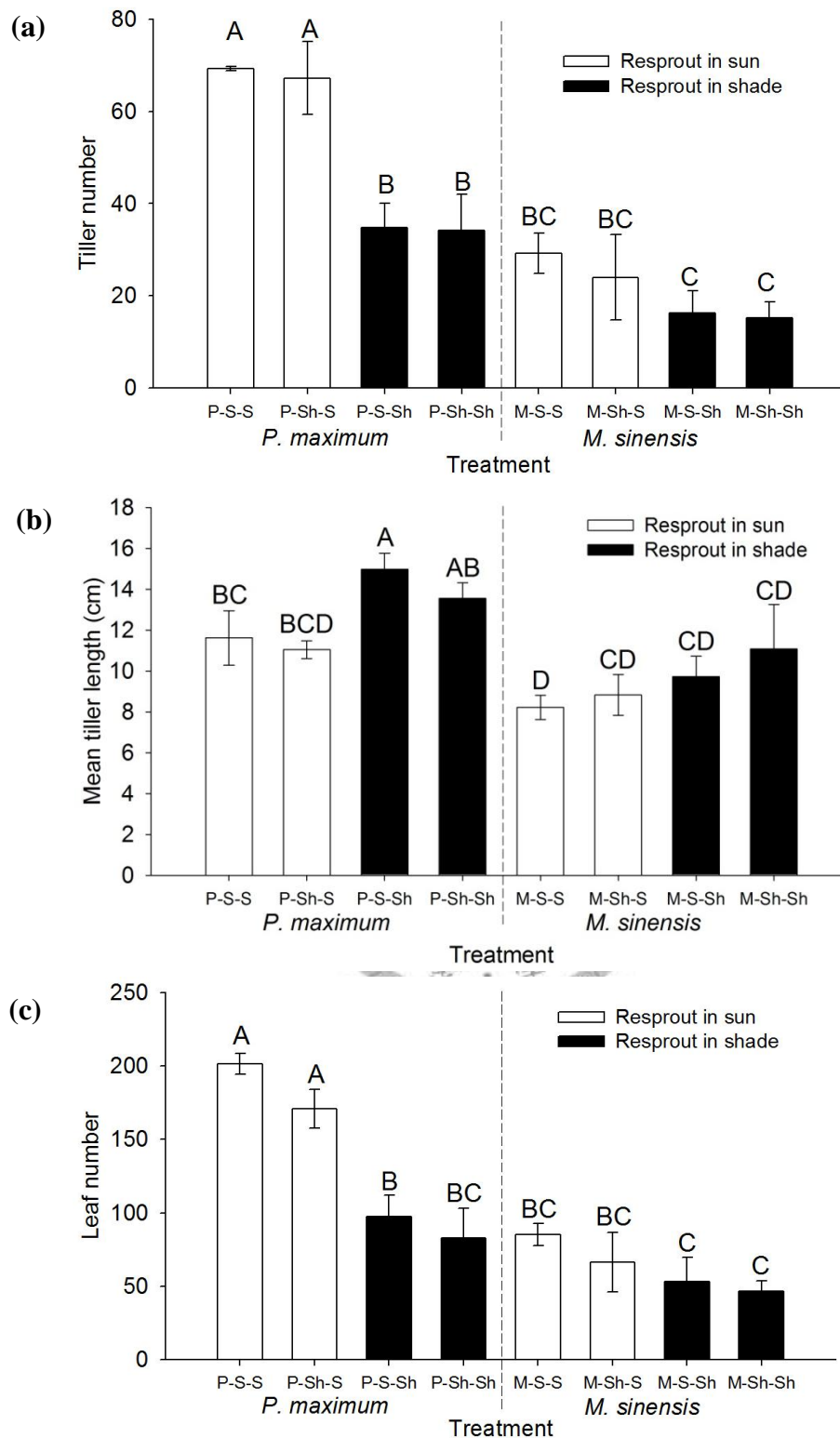
圖二十五、大黍 (PM) 與芒草 (MS) 在全光照 (S) 和遮蔭 (Sh) 處理下的分蘗枝數(a)、未開花之最長的分蘗枝長(b)和葉片數(c)。平均值 \pm s.e. (n=6~8)。不同字母代表該特徵在物種或處理間有顯著差異 (LSMEAN, $P < 0.05$)。

表十、大黍 (*P. maximum*) 與芒草 (*M. sinensis*) 在全光照 (Sun) 和遮蔭 (Shade) 處理下的地上部總生物量、地上部莖與葉鞘、葉身、生殖構造、枯枝落葉乾重 (g) 和佔總生物量的百分比 (%)。平均值 \pm s.e. (n=6)。不同字母代表該特徵在物種或處理間有顯著差異 (LSMEAN, $P < 0.05$)。

		Light treatment	
		Sun	Shade
Above ground biomass	<i>P. maximum</i>	59.63 \pm 1.35 ^a	60.06 \pm 5.82 ^a
	<i>M. sinensis</i>	45.20 \pm 2.64 ^b	43.48 \pm 2.14 ^b
Above ground Stem and leaf sheath biomass	<i>P. maximum</i>	19.52 \pm 1.28 ^b (33 \pm 2 % ^B)	25.12 \pm 3.11 ^a (41 \pm 2 % ^B)
	<i>M. sinensis</i>	15.54 \pm 0.97 ^b (34 \pm 1 % ^A)	17.32 \pm 1.41 ^b (40 \pm 2 % ^A)
Leaf blade biomass	<i>P. maximum</i>	16.24 \pm 1.19 ^c (27 \pm 2 % ^C)	19.05 \pm 1.61 ^{bc} (32 \pm 1 % ^B)
	<i>M. sinensis</i>	23.29 \pm 1.28 ^a (52 \pm 1 % ^A)	22.95 \pm 1.27 ^{ab} (53 \pm 1 % ^A)
Reproduction	<i>P. maximum</i>	0.25 \pm 0.24 ^b (0 \pm 0 % ^B)	0.63 \pm 0.18 ^a (1 \pm 0 % ^A)
	<i>M. sinensis</i>	0.00 \pm 0.00 ^b (0 \pm 0 % ^C)	0.00 \pm 0.00 ^b (0 \pm 0 % ^C)
Litter biomass	<i>P. maximum</i>	23.61 \pm 1.14 ^a (40 \pm 3 % ^A)	15.27 \pm 1.53 ^b (26 \pm 2 % ^B)
	<i>M. sinensis</i>	6.38 \pm 0.80 ^c (14 \pm 1 % ^C)	3.21 \pm 1.00 ^c (8 \pm 2 % ^D)
Total leaf area	<i>P. maximum</i>	3834.7 \pm 234.0 ^{bc}	5311.6 \pm 302.3 ^a
	<i>M. sinensis</i>	3498.4 \pm 157.9 ^c	4517.7 \pm 285.9 ^b



圖二十六、大黍與芒草在刈除地上部後置放在不同光環境下再萌蘖，實驗期間（2008年4月8日到2009年5月14日）環境中的光度（a）、溫度（b）和濕度（c）之全天變化平均值。



圖二十七、在光照(S)和遮蔭(Sh)處理後大黍(P)與芒草(M)地上部被刈除後，再被放置於不同光照環境38天後，再分蘗枝數(a)、平均再分蘗枝長(b)和新生葉片數(c)。(處理標示為：物種-生長光處理-刈除後再生長的光處理)。平均值 \pm s.e. (n=3~4)。不同字母代表該特徵物種或處理間有顯著差異 (LSMEAN, $P < 0.05$)。

四、討論

大肚山地區草生地目前雖然以芒草和大黍為主要優勢種 (圖四、表一)，但根據野外的植株測量與溫室操作實驗的結果，發現大黍與芒草在形態、光合作用和生活史等特徵上有顯著差異，這些差異加上大肚山地區的氣候因子變化，有利於大黍在火燒後比芒草更快速擴展其植群。

(一) 野外調查實驗

1. 實驗地氣候、植群和環境因子的關係探討

大肚山地區一年間約有四個月的乾季，在乾季的時候植物大量枯黃落葉，增加誘發火燒的燃料。比較蔡 (2005) 整理梧棲氣象站 1976~2000 年的溫度資料與大肚雨量站 1992~2002 的雨量資料 (附圖一)，發現近十年來 (1999~2008 年) 該地區在年平均溫度與雨量雖然皆增加，但是乾濕季變得更加分明 (圖二)，例如 2、3 月雨量在 1992-2002 年累計到達 80-90 mm，但 1999~2008 年的 2、3 月雨量減少為 40-50 mm，推測這種氣候改變有助於燃料的累積與火燒發生的頻率。又本研究樣區望高寮地區位於台中市、台中縣大肚鄉與烏日鄉的交界帶，該區除了保安林外，多為農地與草生地，常常有非法倒棄廢土、垃圾的情形，又因其視野遼闊，人為活動頻繁，因此常有荒草地火燒的情況發生，在本研究期間的 2007 年 12 月和 2008 年 3 月就發生過兩次比較大規模的火燒。

許多研究報導指出火燒會直接或間接影響生物棲地的物理和化學因子。例如火燒會燒毀植株與地上枯枝落葉，導致地表光度增加；一般而言，隨著地表的光度增加，土壤的溫度也會上升；又隨著地表溫度的增加，以及因為地上植群減少，在風的直接吹徐下，更多的水氣會被吹走，導致火燒地區空氣濕度會降低；火燒後產生的灰分常常含有大量鹽基離子 (K、Na、Ca、Mg) (林, 1991)，故土壤的 pH 值、電導度與總固體溶解量皆會增加。本研究比較望高寮樣區火燒地區跟非火燒地區的環境因子符合上述現象 (圖五、圖六、圖七)。呂 (1990) 發現火燒後土壤表面累積許多深色灰燼，有助於吸熱能力，會

使得土壤溫度更高，不過本研究並沒有發現此現象，可能是因為累積的深色灰燼量不夠多；由於火燒地區的土壤遭陽光直接曝曬，又沒有植株覆蓋或枯枝落葉層，使得空氣流動率高，增強蒸發作用的表現，而土壤在火燒後孔隙率下降，更會產生一層嫌水土層 (water-repellent soil layer)，使得水分難以下滲，以上因素往往會造成火燒地區土壤水分含量的下降 (林, 1991)，但根據本研究調查結果，望高寮樣區火燒地區跟非火燒地區的土壤水含量類似 (圖五)，推測土壤水分含量是否會受火燒影響可能跟土壤的性質以及土壤含水量有關，另外可能也跟季節有關，必須做連續監測，才能確定。總而言之，望高寮樣區火燒地區跟非火燒地區的環境因子的確有差異，可能會影響植物的分佈種類和其生長。

調查望高寮樣區發現該樣區雖然物種種類很多，但絕大多數都是大黍與芒草兩種物種，而其他物種主要分佈在大黍與芒草的交界地帶，樣區東邊主要為大黍植群，常間雜一些相思樹，西邊以芒草為主，間雜有羅氏鹽敷木 (圖四)。相思樹，原產於台灣南部、中國南方及東南亞一帶，是台灣早期最重要的薪炭材，日本人在統治台灣時期廣泛種植至全台各地，因此推測本地區的相思樹林可能是由原住民栽植或是日本人在日治台灣時期栽植後遺留下來。因為相思樹林是很好的燃料，一旦有火苗，應該很容易引起森林火燒，而森林一旦發生火燒干擾，植物便容易入侵火燒區域。羅氏鹽敷木則是森林火災或墾植破壞後首先出現的樹種之一 (黃, 2005)。經由葉片構造 (圖十) 和穩定性同位素分析確定大黍與芒草是 C_4 植物，其比 C_3 植物更適合生長在高光高溫和缺水環境 (Lamber, 1998)；且兩者有埋在土壤的根莖，地上部死亡後，根莖可以再進行萌蘖，為多年生植物；因此大黍與芒草除了在演替初期有競爭優勢外，因為繁殖構造在地下，所以火燒後的死亡率低，可以用萌蘖恢復其植群 (陳等, 1989; 陳, 1997)，相較於其它植物，有利於在循環性火燒干擾地區生存。除此之外，大黍與芒草皆有相剋作用 (allelopathy) 的能力 (Chou and Chung, 1974; Chou and Young, 1975; Chou and Lee, 1991; Fujii, 2001)，該特徵很有可能也是造成其在本區佔優勢的因素之一。

因此推測望高寮樣區在日治時期可能主要是相思樹林，人為干擾與火燒後，讓羅氏

鹽敷木與芒草有機會生長，而芒草又比羅氏鹽敷木適合生長在此區，因此相思樹林棲地逐漸被芒草佔據，隨著大黍的引入以及更多人為干擾與火燒後，相思樹林逐漸瓦解，其棲地逐漸被芒草和大黍所入侵、佔據。而大黍所入侵、佔據棲地有些原先可能是被芒草先佔據，隨著大黍的引入和快速生長，大黍又取代芒草。

在樣區觀察也發現大黍和芒草在乾季時有不同的生長表現，大黍在濕季時生長勢強有很多鮮綠葉片，在乾季時葉片會大量枯黃，僅有頂端的一兩片葉片尚保持鮮綠；至於芒草在乾季時大部分的葉片仍保持鮮綠，枯萎的葉片大多數都是開過花的分蘖枝上的葉子，這代表芒草可能比較耐旱、有其它保水或獲得水源的機制，使得其生長比較不受乾濕季影響。溫室操控水分實驗結果 (圖二十三) 證實大黍在有充分水分供應時，其生長比芒草快速，而芒草的生長比較不受缺水的影響。

2. 野外植株比較

2.1 植株葉片構造、形態和光合作用生理表現

比較野外大黍和芒草植株，發現兩物種在葉片構造、形態和光合作用生理表現，有顯著差異存在，可以解釋為何其在乾濕季時兩者有不同的生長表現。

大黍比芒草有顯著較高的淨光合作用速率 (表三)，表示其比芒草有更高的生長潛能，可能使得其在濕季時生長比芒草快。文獻指出有入侵性的非洲禾草在水分充足的情況下，會有較高的最大淨光合作用速率以製造較多的生物量 (Williams and Baruch, 2000)；例如在委內瑞拉的莽原有兩種入侵 C₄ 禾草 *Hyparrhenia rufa* 和 *Melinis minutiflora*，其原生於非洲，兩者比委內瑞拉原生 C₄ 禾草 *Trachypogon plumosus* 有較高的光合作用速率、氣孔導度和蒸散作用速率，因此能在單位時間內有更多的生物量累積。

在兩次野外植株的光合作用測量中，第一次 (3 月 21 日) 測量發現大黍與芒草的水分使用效率沒有顯著差異，但在第二次 (4 月 11 日) 測量發現芒草的水分使用效率顯著高於大黍 (表三)，這可能是 3 月 21 日當天由於早上有一層很濃的霾，直到中午

霾散去後才有比較強的光入射和變得比較熱，再加上3月5日到9日下過累積有116 mm的大雨（圖三、附圖二），故當天的乾旱壓力應該是比較小的，因此兩者的差異不顯著，但在4月11日當天從早上陽光就很強，再加上之前降雨量少很多，推測第二次測量期間植物受乾旱壓力應該是比較大的，芒草因此調節其葉片以增加其水分使用效率。顯示芒草的水份使用效率大於（乾旱時）或等於（水份充足時）大黍的水份使用效率。

雖然大黍與芒草其葉片總氣孔密度沒有顯著差異（表二），但兩物種氣孔在上下表皮分佈比例有顯著的不同（表二、圖九），芒草氣孔大多分佈在下表皮（屬於 *hypostomatous leaf*），而大黍上下表皮皆有氣孔分佈（屬於 *amphistomatous leaf*），而且上下表皮單位面積氣孔的數量差不多。對於葉片較厚或密度較高的陽葉（*sun leaf*），上下表皮都有氣孔助於增加二氧化碳在葉肉細胞內的傳導速率，有利於氣體交換，比起僅有下表皮可以做氣體交換的物種，*amphistomatous* 的物種可以更有效地利用光能來固定二氧化碳。這對於在有充分光照光合作用速率又很高的物種比較有利，因此多數有 *amphistomatous leaf* 的植物是生活在高光開闊的環境，尤其是一些草原或者是開闊地的先鋒族群等，這可能是大黍比芒草有較高光合作用速率（表三）的原因之一。但上下表皮都有氣孔所付出的代價是其水分的喪失也會比 *hypostomatous leaf* 的物種還要多，其水分使用效率可能會降低，這可能是大黍的水分使用效率比芒草低（表三）的原因之一。又在缺水時 *amphistomatous leaf* 比 *hypostomatous leaf* 更易面臨乾旱的壓力，這可能也是導致大黍生長較易受缺水影響（圖二十二、圖二十三、表八）的原因之一。但在水份供應充足時，因為蒸散作用速率快，具 *amphistomatous leaf* 的植株也更有能力競爭水資源（Mott et al., 1982; Smith et al., 1997）。因此在雨季時，大黍葉片上下表皮都有氣孔有助於其光合作用的表現和水資源的競爭。

大黍在三次採集時都比芒草有較高的比葉面積（SLA）（圖八）。SLA反應出植物投資每克單位生物量可以產生多少葉面積，而單位克重的葉面積越大就能擷取更多的光能，有利於植物生長；相較於芒草，大黍有較高的光合作用率（表三），且較多葉

面積，可能因此使得大黍可以生長得更快。前人研究也顯示 SLA 較高的植物，其光合作用速率和葉片氮含量通常也都比較高，具有較快的生長速率，然而葉片的壽命會比較短 (Reich et al., 1997; Reich et al., 1999)。Baruch and Goldstein (1999)發現入侵植物比共域的原生植物具有較高的 SLA，能更有效的捕捉光能而具有優勢。芒草的 SLA 在不同的採集時間會有差異，而大黍則沒有顯著差異 (圖八)；有表型可塑性 (phenotypic plasticity or acclimation) 的植物，為了適應環境變化，通常在光照比較弱或水分比較多的時候所生成的葉子其 SLA 較高 (Lambers et al., 1998; Carmo-Silva et al., 2009)。溫室實驗發現芒草在遮陰時其葉片之 SLA 顯著增加，而大黍則沒有顯著差異 (表九)；又芒草和大黍在不同水份處理下，其 SLA 沒有顯著變化 (表七)；因此芒草的 SLA 在不同的採集時間會有差異，應該是生長光照不同的結果。

SLA 比較低的植物通常代表他們葉片比較厚或者是密度比較高，切片結果顯示大黍與芒草葉片的厚度差異不大 (圖十)，表示芒草的葉片組織密度可能比大黍高，從葉橫切面的觀察與計算可發現芒草葉肉組織內綠色薄壁細胞的部分相對比大黍濃密。葉片厚度和密度的增加會增加二氧化碳從細胞間隙擴散到葉綠體內羧化反應 (carboxylation) 作用處的阻力，這也可能是導致芒草的光合作用率比大黍低 (表三) 的原因之一。從葉片橫切面束鞘細胞的面積計算也可以發現大黍的束鞘細胞比較大，而且充滿了葉綠體 (圖十)，這顯示大黍的羧化作用能力可能比較強，而能有更高的光合作用速率。又從葉片的橫切面也可以發現芒草葉肉細胞的無色細胞比大黍多，而且橫跨整片葉片成拱形 (圖十)，禾草無色細胞被認為有儲水的功能，通常處在易缺水環境的族群，無色細胞的數量也會增加，無色細胞跟泡狀細胞在嚴重乾旱的時候會缺水皺縮，使葉片對折或捲曲以減少水分的喪失和光線的吸收，使得光傷害降到最低 (郭, 1985; Carmo-Silva et al., 2009)，這樣的構造可能是造成芒草比大黍耐旱 (圖二十三) 的原因之一。

C_3 與 C_4 植物由於在結構與光合生理上的差異，其穩定性碳同位素比值 ($\delta^{13}C$) 有很明顯的差異， C_3 植物的 $\delta^{13}C$ 大約在 -20~-35 ‰ 之間，而 C_4 植物大約在 -11~-15 ‰

之間 (Dawson et al., 2002)，由於大黍與芒草的 $\delta^{13}\text{C}$ 在 -13~-14 ‰ 左右，故大黍與芒草皆為 C_4 植物。 C_4 植物之 $\delta^{13}\text{C}$ 不同是受到葉內和葉外二氧化碳分壓的比值 (p_i/p_a) 不同，及二氧化碳從束鞘細胞洩漏 (leakiness) 回葉肉細胞的程度不同所導致，兩項因子又以束鞘細胞洩漏的程度為主要因子 (Farquhar et al., 1989; Fravolini et al., 2002)。前人的研究顯示在三種不同光合作用路徑 (NADP-ME, NAD-ME, PCK 型) 的 C_4 植物中，以 NADP-ME 型洩漏的最少，光合作用效能最高，而 NAD-ME 型洩漏的最多，光合作用效能最低，而 PCK 型則介於中間 (Ehleringer and Pearcy, 1983; Farquhar, 1983; Brown and Byrd, 1993)，因此 NADP-ME 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值會較正 (more positive)，而 NAD-ME 型則較負 (more negative)，而 PCK 型介於中間 (Hattersley, 1982; Schulze et al., 1996)。已知大黍為 PCK 型 (Schulze et al., 1996)，而芒草為 NADP-ME 型 (Anten and Hirose, 2003)，這可能是造成本研究中芒草的 $\delta^{13}\text{C}$ 值顯著大於大黍的主要因素。

2.2 植群經火燒或人工刈除後的再萌蘖能力比較

在野外火燒與刈除的處理時間都在乾季期，處理剛開始芒草的生長表現比大黍好，不過在明顯降雨過後，大黍的生長速率顯著提升，平均值大於芒草 (圖十一)，但由於四月底到五月中快一個月沒有下雨 (圖三)，因此在這期間大黍的生長速率跟葉片數量都有降低的趨勢，但是芒草的生長表現幾乎不受影響。以上結果顯示大黍的生長比較容易受到雨量影響而改變，而且改變的幅度是比芒草還要大的，與溫室水分處理的結果相同 (圖二十三)，這可能是因為大黍在有充足水分供應時，其光合作用速率比芒草高所導致 (表三)。而芒草在乾旱的時候能比較有效的利用水資源，故可以維持其生長。

大黍與芒草的再萌蘖能力跟根莖大小有顯著相關，根莖越大會有更多的分蘖枝與葉片生長，而且在相似的根莖大小下大黍比芒草有更多的分蘖枝數與葉片數 (圖十二)，顯示大黍比起芒草有更高的生長潛能。由於圓周長只是平面的表現，無法真正代表根莖的大小，而分蘖枝數與葉片數也無法完全代表地上部的生物量，故將來可以

進一步探討根莖生物量與地上部生物量的關係，可以更瞭解根莖大小對再萌蘖生物量的影響。

2.3 生活史及發芽率比較

雖然大黍種子發芽率顯著低於芒草 (圖十四)，且其休眠程度不一 (McCosker and Teitzel, 1975; 許, 1986; Martinez et al., 1992; 陳, 2007)，但由於大黍比芒草早開花，其果期也比芒草還要長 6-7 個月 (圖十三)，據此推斷大黍可能有較大的種子庫，可以有較多的小苗生長，而且大黍果期主要在濕季，有助於提升發芽後小苗的存活率，因此有利於大黍在濕季時擴張其族群數量。而芒草種子發芽率雖然比較高，接近 100%，而且幾乎沒有休眠的情形 (許, 1985)，但其果期短且主要是在乾季，不利於種子萌發與小苗生長，李 (1995) 即指出芒草萌芽後乾旱缺水是其小苗死亡率極高的主要因素之一，又乾季容易發生火災，而火燒通常會消耗土壤的種子庫 (蔡, 1996; Esposito et al., 2006)，這會使得芒草的種子庫變得更小。另外，雖然芒草的發芽率高，但往往小苗的生長狀況不佳，像是生長速度緩慢或容易枯黃等，而大黍一旦發芽很快就會成長茁壯，長成成熟的植株。大黍發芽率也會受到採收的時間跟保存的時間不同而有很大的差異 (陳等, 2001)，而且由於大黍的果實很容易一成熟就脫落，而本實驗採收的種子，往往是殘存在花序上的果實，是否因此影響發芽率的表現還需要更多實驗來證明。綜合以上結果，生活史上的不同，應可以使得大黍比起芒草能夠更快速的利用種子在火燒後恢復和擴張植群數量。

(二) 溫室與田地種植之植株測量

1. 溫室大黍與芒草植株測量比較

一般而言，較重的種子其小苗的生長速率也會比較快 (Jakobsson and Eriksson, 2000)，本研究顯示大黍的種子重量顯著大於芒草，結果其小苗相對生長速率與各部分的生物量累積也均顯著大於芒草 (圖十六、圖十七)，這有利於大黍在火燒後比芒草能更快速建立

植株，進而更有能力競爭資源。

小苗植株在發芽後 14 天與第 28 天，大黍主莖高度、總葉面積和葉子數量均顯著多於芒草 (圖十六)，種植 81 天後大黍的總葉面積約是芒草七倍之多 (表六)，而且主莖高度和生物量極顯著大於芒草 (圖十九、表六)，顯示大黍小苗的光合成和對營養鹽的吸收可能比芒草好，可以快速增加主莖高度和生長葉子，使得其生物量的累積等生長表現都比顯著的比芒草好 (表六)。而快速的生長速率使得大黍比芒草在單位時間內可以有更多的分蘗枝與種子生成，能讓大黍在火燒後更快速的增加其植群覆蓋度。

有些報導指出入侵植物比原生植物生長快速是因為入侵植物比原生植物投資較多的生物量於葉部，增加其吸收光與固定二氧化碳的葉面積 (Williams and Baruch, 2000)。例如入侵委內瑞拉的非洲禾草 *H. rufa* 在生長季時比委內瑞拉原生禾草 *T. plumosus* 分配較多的生物量比例在葉片上，而能有較高的生長速率和生物量的累積 (Barch and Bilbao, 1999)。本研究中溫室實驗顯示大黍的總葉面積雖然比芒草多，但整體而言其葉片佔總生物量的比率並沒有比芒草多，反而是芒草投資較多的生物量於葉片並有較高的單位總生物量的葉面積 (LAR)，相對地大黍則是投資較多的生物量於莖的部分 (表六)，這顯示大黍的生長策略是快速增高以獲取較多的光能，同時能合成較多有機物，進而生成更多的葉子。在有其它樹種遮陰時，或同時有其它物種小苗發芽時 (例如火燒後)，相較於主莖生長較慢的芒草小苗，大黍小苗對競爭光資源會有較好的優勢。

2. 環境因子操作實驗

2.1 水分處理實驗

芒草不同水份處理下，其 SLA、氣孔密度和氣孔分佈都沒有顯著差別，但大黍在低水分處理下顯著減少其上表皮氣孔的分佈比例 (表七)，因此低水分處理下雖然兩者的水勢能都顯著下降，但芒草沒有藉由減少 SLA 和氣孔密度，或改變氣孔分佈以減少水分喪失，而大黍則會改變氣孔分佈來減少水分的喪失。

大黍的總葉面積會隨著水勢能下降而快速降低，且有枯黃、落葉現象，減少葉面

積可以減少水分喪失，因此這可能是大黍適應缺水的一種策略。這跟野外觀察結果相符，野外的大黍在乾季比芒草更快速落葉，落葉量也比較多，而大量落葉累積易於引發火災。同樣的現象也發生在委內瑞拉 (Williams and Baruch, 2000)。

大黍在低水份處理下，其莖、葉鞘及繁殖構造生物量的分配的減少對於乾旱適應的幫助有限 (表八)，而芒草在低水分處理時會增加其根部的生物量比例，並分配較少生物量比例於葉部 (表八)，這有利於芒草在乾旱的時候能增加水分的吸收並減少水分的蒸散，因此這可能是芒草適應缺水的一種生長策略。兩者雖然都有適應缺水的策略，但兩者生物量受缺水影響卻有顯著差異 (表八)：大黍的生物量隨著水勢能減少而快速降低，而芒草隨著水勢能的降低其生物量的下降程度較少 (圖二十三)，顯示芒草比較耐旱或其芒草適應缺水的機制比大黍有效。

大黍在高水處理的時候其生物量增加並投資較多的生物量於莖 (包含根莖) 和生殖器官上 (表八)，這有助於大黍能夠更快速的增加其覆蓋度，使得族群越來越大。這也代表著大黍有潛力在濕季時生產更多的生物量，導致其在乾季時枯萎量也相當可觀。



2.2 光度處理實驗

芒草在低光環境下 SLA 會顯著增加 (表九)，表示其為了適應低光環境會增加其投資單位克重生物量所能產生的葉面積，以吸收更多的光能 (Meziane and Shipley, 1999)，大黍在低光環境下 SLA 也會增加，但比較不顯著 ($P=0.0539$)，顯示芒草比較容易受到光度的影響而改變其 SLA，因此野外芒草 SLA 的變化 (圖八)，很有可能是因為生長光度不同所造成。在低光環境下，芒草會顯著的增加其單位面積與單位乾重的葉綠素含量，葉綠素 a:b 也會顯著下降，而大黍則只有葉綠素 a:b 顯著下降，葉綠素含量雖有上升但未達到顯著，這顯示芒草比大黍能更有效能的調節其葉綠素含量以適應低光環境。

在生長方面，兩者也有適應低光量的機制：大黍與芒草在低光環境下其主莖高度、

總葉面積都比在全光處理下高和多 (圖二十五、表十)，這有助於兩者在低光環境下獲取較多的光能。而在遮蔭下大黍比芒草顯著增加更多的總葉面積和再萌蘗的分蘗枝長 (圖二十七、表十)，顯示大黍能更有效的競爭光源。

大黍與芒草在全光照處理下皆有較高的分蘗枝數，而同樣的環境下大黍分蘗枝的數量比芒草多 (圖二十五、圖二十七)，這樣的結果顯示全光照環境有助於大黍與芒草往「橫向發展」，透過根莖萌蘗更多的分蘗枝以增加其覆蓋度，而這樣的生長方式也能幫助大黍與芒草更有效的吸收光能，分蘗枝數的增加也能夠增加其有效 (繁殖) 分蘗枝的數目，而能夠開更多的花與結更多的果實，進而使得植物可以擴散其族群。由於大黍在高照的環境下的分蘗枝數量又顯著高於芒草，據此推測在火燒後林下光度增加，對大黍有利的影響程度大於芒草，使大黍比芒草能更快速的生長與繁殖，更迅速的增加其覆蓋度。

相較於在低光環境下，大黍與芒草在全光照環境下都會增加其枯葉的生物量 (表十)，這有可能是因為光照環境下乾旱壓力也比較大 (圖二十四)，或是因為光照下葉片生長活性較高，使得葉片的 Life-span 較短。在光照下大黍枯葉的平均生物量是芒草的四倍，在遮蔭下為芒草的五倍，這顯示在野外乾季時大黍會產生遠大於芒草的枯葉量，此情況有助於火燒的發生。

(三) 綜合討論

大黍在形態、光合作用和生活史等特徵有助於其在高光、高水的環境比芒草有更快速的生長以增加其覆蓋度，但往往會消耗較多的水分而容易受到乾旱的影響，而芒草主要的優勢在於其比較耐旱，有較高的水分使用效率和調節水分使用策略。由於大肚山的環境有長達八個月的濕季，大部分時間大黍能夠不受到乾旱的影響而能夠迅速的生長，芒草雖較耐旱，但因大肚山地區乾旱季節短，且乾季常有火災發生，因此芒草在適應乾旱方面的優勢在該地區無法顯現出來。

由於大黍生長快速加上又比較不耐旱，乾季時產生大量枯落物和燃料累積，容易發

生火災，而火燒後濕季到來，大黍又可以在這個時候擴展其族群與覆蓋度，直到下一次乾季的到來。隨著像這樣禾草-火燒的正向回饋循環不斷發生與乾濕季的交替，大黍逐漸取代大肚山上的芒草族群，成為當地草生地的最優勢種。

國內外有不少的研究探討防制、管理大黍入侵的方式，研究建議可經過幾個方面著手，因為大黍生長快速，在雨季時產生大量生物量，這些植體在乾季時又可以當做燃料，因此防制、管理大黍入侵首先是減少大黍的生物量，包括使用刈除、火燒、藥劑防除和牲畜來減少大黍的族群與生物量(Couto et al., 1994; 李和陳, 1995; 陳秋正, 1997; Williams and Baruch, 2000)，而國外的研究顯示使用牲畜防制，除了可以減少大黍等禾草生物量外，牲畜也可以幫助木本植物的種子傳播，並避免原生木本植物的傷害。又其次是使用防火樹減少火燒的嚴重程度，而最重要的是對民眾的教育，由於大肚山火燒的原因大部分都是人為的，故從根本減少火燒發生的可能性，也許是避免大肚山上火燒造成的財產與生命威脅與大黍入侵最重要的部分。既然大黍生長快速，在雨季時可以產生大量生物量；學者或者也可以研究利用大黍當作生質燃料的可能性，這既可以減少大黍在野外的生物量，又可以充分利用該生物量以生產能源。

(四) 未來研究方向

本研究由於時間上的限制，有許多有關於大黍與芒草的生長與形態等表現尚未測量，例如兩者的花序數目、穗上的種子數與野外的植株生物量與分配比例等都需要量化。也由於大肚山上地區有乾濕季，進一步瞭解大黍與芒草在乾濕季或整年的形態、生理和生長上的改變也有助於我們更瞭解大黍在野外入侵優勢的表現。

火燒會改變環境進而影響植物在形態、生理和生長上的表現 (Clemente et al., 2005; Huang et al., 2007)，故瞭解容易火燒區域植物的形態、功能表現能幫助我們瞭解植物對抗甚至利用火燒來幫助其擴張或更新族群的策略。在本研究顯示大肚山上的火燒會改變環境的光度、溫度與濕度，也會增加土壤的許多鹽基離子與 pH 值，並初步使用光度處理以探討大黍與芒草的反應，故未來還可以再進一步探討其他環境因子的變化對火燒後

植株再萌蘖、生長和種子萌發的影響。

火燒會消耗土壤的種子庫，而短期的高溫、灰碳和煙的刺激有可能會刺激或抑制種子的萌發，故研究火燒頻繁發生區域其種子如何受火燒影響有其必要性，這類研究有助於我們對土壤種子庫動態變動的瞭解 (Bossuyt and Honnay, 2008; Tsuyuzaki and Miyoshi, 2009)。由於大黍的種子有很強的休眠性，而其休眠性變化可能主要是受到穎果外面包覆的稃片殼的影響，故瞭解高溫刺激對大黍發芽的表現是很重要的，目前只發現一篇報導關於大黍種子受到火燒的影響 (Zacharias et al., 1988)，該報導指出火燒對大黍的發芽率沒有影響，火燒與控制處理的發芽率皆為 80% 左右，但由於大黍的種類繁多，進一步瞭解火燒後高溫與煙是否會影響在臺灣生長的大黍與芒草，亦有助於我們瞭解大黍可能的入侵優勢。

前人的研究顯示，大黍在非生長季刈除或火燒後會有更多的分蘖枝生成 (陳, 1997)，而刈除會刺激大黍使其相對於控制組有更快的光合作用速率，並透過增加葉部生物量和葉面積的方式以快速恢復其生物量 (Sarmiento, 1992)，本研究雖然有進行刈除或火燒後生長測量，但未對其生理反應進行測量，未來也可以進一步探討刈除和火燒對大黍與芒草生理的影響。

五、結論

比較入侵的大黍與其生態棲位相近的原生種芒草，可以發現大黍在形態與葉部結構上的特徵是：有較高的 SLA 可以擷取較多的光能，葉片上下表皮都有氣孔幫助其葉內的二氧化碳濃度增加，而比較大的束鞘細胞與比較多的束鞘細胞葉綠體有助於其光合作用速率的增加；在光合生理上：有比較高的光合作用速率，能在單位時間內生成更多的生物量；在生長上：只要有充足的光線與水分，大黍能產生遠遠較多的生物量有助於養分與水分資源的競爭，並能快速的萌蘖與產生種子，而能更快的擴散其族群；在生活史上，大黍有較長的果期與較重的種子，使得大黍在濕季能有更多小苗得建立。而芒草，在葉部形態、結構上的特徵是：僅單面有氣孔可以減少氣孔導度而有更少水分喪失，而且有較多的無色細胞可以調節、儲藏水分；在光合生理上：比較高的水分使用效率比較能適應乾旱的情形；在生長上：在乾旱時能因應水分的缺乏改變其生物量的比例，而能繼續生長；生活史上：有比較高的發芽率，而種子比較輕代表一個穗裡可能有更多種子產生（圖二十八）。以上這些差異加上大肚山地區的氣候因子變化，有利於大黍在火燒後比芒草更快速擴展其植群。

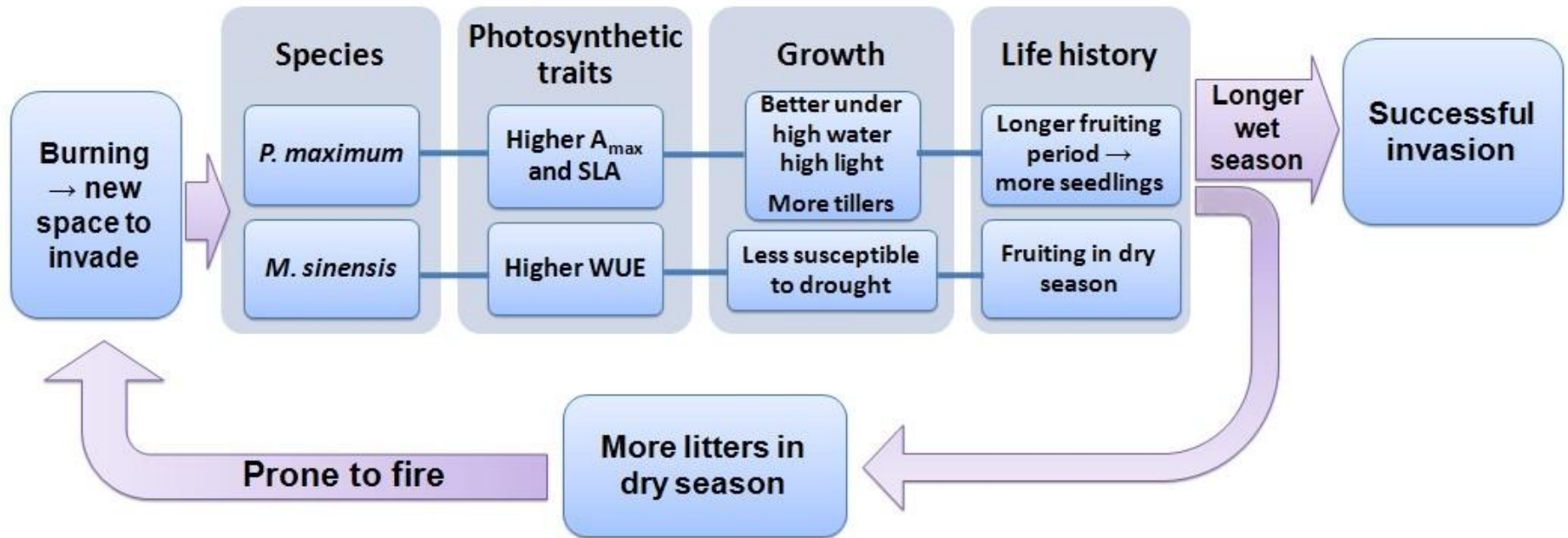
大黍比芒草不耐旱，而且會產生更多的枯枝落葉生物量，這有助於火燒發生的可能性。而火災一旦發生，又提供新的空間讓生長比芒草迅速的大黍可以拓展其覆蓋度。

這顯示大肚山地區目前大黍所入侵、佔據棲地有些原先可能是被芒草先佔據，隨著大黍的引入，大黍又取代芒草，因此如果不積極進行防制與管理，預測未來大黍會取代芒草，成為受干擾的台灣低海拔地區草生地的主要優勢種，而其可能造成的影響除了改變生態系機能外，更會增加該地區火燒頻率和嚴重性。

Habitat

Plant

Climate



圖二十八、大黍入侵優勢示意圖

六、參考文獻

- 方莞婷。2003。黍族（禾本科）植物無融合生殖之篩選方法，國立成功大學生物學研究所碩士論文。
- 曲敬平。1998。野火對大肚山臺地土壤營養鹽影響之研究，逢甲大學土木及水利工程研究所碩士論文。
- 呂金誠。1990。野火對臺灣主要森林生態系影響之研究，國立中興大學植物學研究所博士論文。
- 李海瑞。1996。瑞芳地區火燒對植群影響之研究，國立中興大學植物學研究所碩士論文。
- 李貽華、陳明義。1995。殺草劑對大黍族群之影響。中華民國雜草學會會刊 16:34-54。
- 李瑞宗。1995。臺灣芒屬植物之研究，台灣大學植物學研究所博士論文。
- 周昌弘、黃生、陳淑華、郭長生、蔣鎮宇、江友中。1999。臺灣芒屬植物生態與演化，科學發展 27:1158-1169。
- 周昌弘、黃生、蔣鎮宇、許再文、江友中。2006。我們眼中的草，別人心中的寶-台灣的芒草。載於于宏燦、黃生（主編），基因生萬物（117-126頁）。行政院農業委員會林務局，台北市。
- 林信輝、鄭梨櫻、林妍琇。2006。坡地植生草類與綠肥植物，行政院農業委員會水土保持局，南投市。
- 林昭遠。1991。野火影響森林土壤性質之研究，國立中興大學植物學研究所博士論文。
- 林朝欽、邱祈榮、陳明義、蕭其文、曾仁鍵。2005。大肚山地區林火危險預測模式之推導。中華林學季刊 38:12。
- 洪彩香、白昌軍、張如蓮。2006。堅尼草種子休眠期的研究。草業科學 23:49-53。
- 張又滿、鄭慶生。1974。果園敷蓋與覆蓋作物之研究第二報：坡地柑橘園覆蓋作物與敷蓋之水土保持效益。中華水土保持學報 5:82-95。
- 張集豪。2003。大肚山防火植栽帶建立之研究，東海大學景觀學系碩士論文。

- 許建昌。1975。臺灣的禾草。臺灣省教育會，臺北市。
- 許福星。1985。溫度對菅草種子發芽之影響。畜產研究 18:143-157。
- 許福星。1986。台灣牧草及野草種子發芽能力之研究。畜產研究 19:87-97。
- 郭長生。1985。台灣產禾草葉部比較解剖，國立台灣大學植物學研究所博士論文。
- 陳玉峰。2004。台中縣大甲鎮植被調查報告。台灣人文生態研究 6:87-172。
- 陳明義、呂金誠、劉思謙。1989。相思樹林火燒後植群演替之探討。台灣省林業試驗所「生態原則下的森林經營」研討會論文集，111-125。
- 陳明義、施纓煜。1998。野火影響環山地區植群之研究。國家公園學報 8:155-165。
- 陳秋正。1997。天竺草族群生態之研究，國立中興大學植物學研究所碩士論文。
- 陳美如。2007。利用 ISSR 及 RAPD 探討台灣地區綠天竺草和天竺草之遺傳歧異度，國立嘉義大學農學研究所碩士論文。
- 陳章和、李小芳、黃茂雅、周先葉。2001。外來植物豎尼草生態學研究。生態科學 20:37-40。
- 章錦瑜、陳明義。1995。野火對中山高速公路沿線綠帶之影響。中華林學季刊 28:69-79。
- 曾仁鍵。2004。衛星影像於大肚山地區植被光譜變遷之監測，台灣大學森林環境暨資源學研究所碩士論文。
- 黃文博。2005。南瀛植物探索，臺南縣政府，台南縣新營市。
- 黃清吟、林朝欽。2005。臺灣地區國有林森林火之特性分析。中華林學季刊 38:449-464。
- 劉逸斌。1991。八通關地區草生地之植群變動與火災適存植群之研究，國立台灣大學植物學研究所碩士論文。
- 蔣慕琰、徐玲明、袁秋英、陳永富、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。
- 蔡長宏。1996。關刀溪森林生態系干擾地更新之研究，國立中興大學植物學研究所碩士論文。
- 蔡淑華。1975。植物組織切片技術綱要，初版，茂昌圖書有限公司。

蔡智豪。2005。台中大肚山竹坑北坑樣帶四年內植群分布與環境因子相關性之研究，靜宜大學生態學系碩士論文。

蕭素碧、羅國棟、許福星。1996。台灣牧草種原之保存與利用。畜產研究 29:187-200。

賴靖融。2003。環山火燒跡地植群變化之研究，國立中興大學森林學研究所碩士論文。

Aganga, A. and S. Tshwenyane. 2004. Potentials of guinea grass (*Panicum maximum*) as forage crop in livestock production. Pakistan Journal of Nutrition 3:1-4.

Anten, N. and T. Hirose. 2003. Shoot structure, leaf physiology, and daily carbon gain of plant species in a tallgrass meadow. Ecology 84:955-968.

Baruch, Z. and B. Bilbao. 1999. Effects of fire and defoliation on the life history of native and invader C₄ grasses in a Neotropical savanna. Oecologia 119:510-520.

Baruch, Z. and G. Goldstein. 1999. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. Oecologia 121:183-192.

Bossuyt, B. and O. Honnay. 2008. Heat shock increases the reliability of a temperate calcareous grassland seed bank study. Plant Ecology 199:1-7.

Brooks, M. L., C. M. D'Antonio, D. M. Richardson, J. B. Grace, J. E. Keeley, J. M. DiTomaso, R. J. Hobbs, M. Pellant, and D. Pyke. 2004. Effects of invasive alien plants on fire regimes. Bioscience-Washington- 54:677-688.

Brown, R. H. and G. T. Byrd. 1993. Estimation of bundle sheath cell conductance in C₄ species and O₂ insensitivity of photosynthesis. Plant Physiology 103: 1183-1188.

Buhk, C., A. Meyn, and A. Jentsch. 2007. The challenge of plant regeneration after fire in the Mediterranean Basin: scientific gaps in our knowledge on plant strategies and evolution of traits. Plant Ecology 192:1-19.

Carmo-Silva, A., A. Francisco, S. Powers, A. Keys, L. Ascensao, M. Parry, and M. Arrabaca. 2009. Grasses of different C₄ subtypes reveal leaf traits related to drought tolerance in

- their natural habitats: Changes in structure, water potential, and amino acid content. *American Journal of Botany* 96:1222-1235.
- Chou, C. and Y. Chung. 1974. The allelopathic potential of *Miscanthus floridulus*. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 15:14-27.
- Chou, C. and Y. Lee. 1991. Allelopathic dominance of *Miscanthus transmorrisonensis* in an alpine grassland community in Taiwan. *Journal of Chemical Ecology* 17:2267-2281.
- Chou, C. and C. Young. 1975. Phytotoxic substances in twelve subtropical grasses. *Journal of Chemical Ecology* 1:183-193.
- Clemente, A., F. Rego, and O. Correia. 2005. Growth, water relations and photosynthesis of seedlings and resprouts after fire. *Acta Oecologica* 27:233-243.
- Couto, L., R. Roath, D. Betters, R. Garcia, and J. Almeida. 1994. Cattle and sheep in eucalypt plantations: a silvopastoral alternative in Minas Gerais, Brazil. *Agroforestry Systems* 28:173-185.
- Cronk, Q. C. B. 1995. *Plant invaders: the threat to natural ecosystems*. Chapman & Hall, New York
- D'Antonio, C. M. and P. M. Vitousek. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:63-87.
- Dawson, T., S. Mambelli, A. Plamboeck, P. Templer, and K. Tu. 2002. Stable isotope in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:507-559.
- Douglas, M. and S. Setterfield. 2005. Impacts of exotic tropical grasses: lessons from gamba grass in the northern territory. Pages 69-73 in W. Vogler, editors. *Proceedings of the Eighth Queensland Weed Symposium*. Tropical Savannas CRC, Brisbane, Queensland, Australia.
- Ehleringer, J. and R. Pearcy. 1983. Variation in quantum yield for CO₂ uptake among C₃ and

- C₄ plants. *Plant Physiology* 73:555-559.
- Esposito, A., S. Strumia, S. Caporaso, and S. Mazzoleni. 2006. The effect of fire intensity on soil seed bank in Mediterranean macchia. *Forest Ecology and Management* 234:S207-S207.
- Farquhar, G. 1983. On the nature of carbon isotope discrimination in C₄ species. *Australian Journal of Plant Physiology* 10:205-226.
- Farquhar, G., J. Ehleringer, and K. Hubick. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology* 40:503-537.
- Fravolini, A., D. Williams, and T. Thompson. 2002. Carbon isotope discrimination and bundle sheath leakiness in three C₄ subtypes grown under variable nitrogen, water and atmospheric CO₂ supply. *Journal of Experimental Botany* 53:2261-2269.
- Fujii, Y. 2001. Screening and future exploitation of allelopathic plants as alternative herbicides with special reference to hairy vetch. *Journal of Crop Production* 4:257-275.
- Groen, T., F. Van Langevelde, C. Van De Vijver, N. Govender, and H. Prins. 2008. Soil clay content and fire frequency affect clustering in trees in South African savannas. *Journal of Tropical Ecology* 24:269-279.
- Guillermo Sarmiento. 1992. Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science* 3:325-336.
- Hattersley, P. 1982. $\delta^{13}\text{C}$ values of C₄ types in grasses. *Australian Journal of Plant Physiology* 9:139-154.
- Hoffmann, W. A. and H. Poorter. 2002. Avoiding bias in calculations of relative growth rate. *Annals of Botany*. 90:37-42.
- Huang, J., R. Boerner, and J. Rebeck. 2007. Ecophysiological responses of two herbaceous species to prescribed burning, alone or in combination with overstory thinning.

- American Journal of Botany 94:755.
- Hsu, C.-C., Lin W.-C., Kuoh C.-S., Chen C.-H., and Liu H.-Y. 2000. Gramineae (Poaceae). Pages 318–654 in Huang, T.-C. and Editorial Committee of the Flora of Taiwan, editors. Flora of Taiwan Vol. 5. 2nd ed. Editorial Committee of the Flora of Taiwan, Department of Botany, National Taiwan University, Taipei, Taiwan.
- Jakobsson, A. and O. Eriksson. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88:494-502.
- Kalra, Y. P. and D. G. Maynard. 1991. Methods manual for forest soil and plant analysis. Forestry Canada, Northwest Region, Northern Forestry Centre, Edmonton, Alberta.
- Kaushal, P., D. Malaviya, A. Roy, S. Pathak, A. Agrawal, A. Khare, and S. Siddiqui. 2008. Reproductive pathways of seed development in apomictic guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.) reveal uncoupling of apomixis components. *Euphytica* 164:81-92.
- Lambers, H., F. S. Chapin, and T. L. Pons. 1998. Plant physiological ecology. Springer, New York.
- Lawes, R., H. Murphy, and A. Grice. 2006. Comparing agglomerative clustering and three weed classification frameworks to assess the invasiveness of alien species across spatial scales. *Diversity & Distributions* 12:633-644.
- Levine, J. M., M. Vilà, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis, and S. Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 270:775-781.
- Low, T. 1997. Tropical pasture plants as weeds. *Tropical Grasslands* 31:337-343.
- Mack, M. C. and C. M. D'Antonio. 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology & Evolution* 13:195-198.
- Martinez, M., T. Valverde, and P. Moreno-Casasola. 1992. Germination response to temperature, salinity, light and depth of sowing of ten tropical dune species. *Oecologia*

92:343-353.

- Matos, D., C. Santos, and D. Chevalier. 2002. Fire and restoration of the largest urban forest of the world in Rio de Janeiro City, Brazil. *Urban Ecosystems* 6:151-161.
- McCosker, T. and J. Teitzel. 1975. A review of guinea grass (*Panicum maximum*) for the wet tropics of Australia. *Tropical Grasslands* 9:177-190.
- Meziane, D. and B. Shipley. 1999. Interacting Components of Interspecific Relative Growth Rate: Constancy and Change under Differing Conditions of Light and Nutrient Supply. *Functional Ecology* 13:611-622.
- Mott, K., A. Gibson, and J. O'Leary. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant, Cell and Environment* 5:455-460.
- Mutch, R. W. 1970. Wildland fires and ecosystems--A hypothesis. *Ecology* 51:1046-1051.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, and E. A. S. Serrão. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20:248-255.
- Parsons, J. J. 1972. Spread of african pasture grasses to the american tropics. *Journal of Range Management* 25:12-17.
- Radosevich, S. R., J. S. Holt, and C. Ghera. 2007. *Ecology of weeds and invasive plants: relationship to agriculture and natural resource management*. Wiley-Interscience, Hoboken, N.J.
- Reich, P., D. Ellsworth, M. Walters, J. Vose, C. Gresham, J. Volin, and W. Bowman. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969.
- 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* 94:13730-13734.
- Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity &*

Distribution 6:93-108.

Rossiter, N. A., S. A. Setterfield, M. M. Douglas, and L. B. Hutley. 2003. Testing the grass-fire cycle: alien grass invasion in the tropical savannas of northern Australia.

Diversity & Distribution 9:169-176.

Sarmiento, G. 1992. Adaptive Strategies of Perennial Grasses in South American Savannas.

Journal of Vegetation Science 3:325-336.

Setterfield, S. A., M. M. Douglas, L. B. Hutley, and M. A. Welch. 2005. Effects of canopy cover and ground disturbance on establishment of an invasive grass in an Australia savanna.

Biotropica 37:25-31.

Schulze, E., R. Ellis, W. Schulze, P. Trimborn, and H. Ziegler. 1996. Diversity, metabolic

types and $\delta^{13}\text{C}$ carbon isotope ratios in the grass flora of Namibia in relation to growth form, precipitation and habitat conditions. *Oecologia* 106:352-369.

Smith, W. K., T. C. Vogelmann, E. H. Delucia, D. T. Bell, and K. A. Shepherd. 1997. Leaf form and photosynthesis. *BioScience* 47:785-793.

Sumrall, L., B. Roundy, J. Cox, and V. Winkel. 1991. Influence of canopy removal by burning or clipping on emergence of *Eragrostis lehmanniana* seedlings. *International Journal of Wildland Fire* 1:35-40.

Tsuyuzaki, S. and C. Miyoshi. 2009. Effects of smoke, heat, darkness and cold stratification on seed germination of 40 species in a cool temperate zone in northern Japan. *Plant Biology* 11:369-378.

Turner, N. and M. Long. 1980. Errors arising from rapid water loss in the measurement of leaf water potential by the pressure chamber technique. *Australian Journal of Plant Physiology* 7:527-537.

Usberti, R. and L. Martins. 2007. Sulphuric acid scarification effects on *Brachiaria brizantha*, *B. humidicola* and *Panicum maximum* seed dormancy release. *Revista Brasileira de*

Sementes 29:143-147.

Vitousek, P. M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57:7-13.

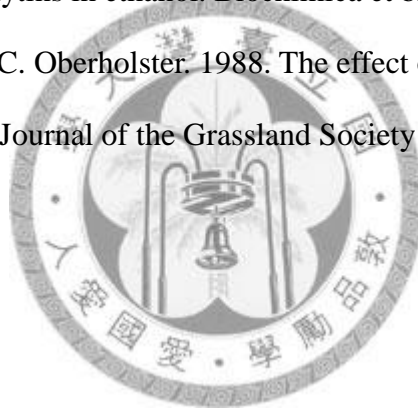
Walter, H. 1985. *Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere*. Third, revised and enlarged edition. Springer, Berlin.

Warmke, H. E. 1954. Apomixis in *Panicum maximum*. *American Journal of Botany* 41:5-11.

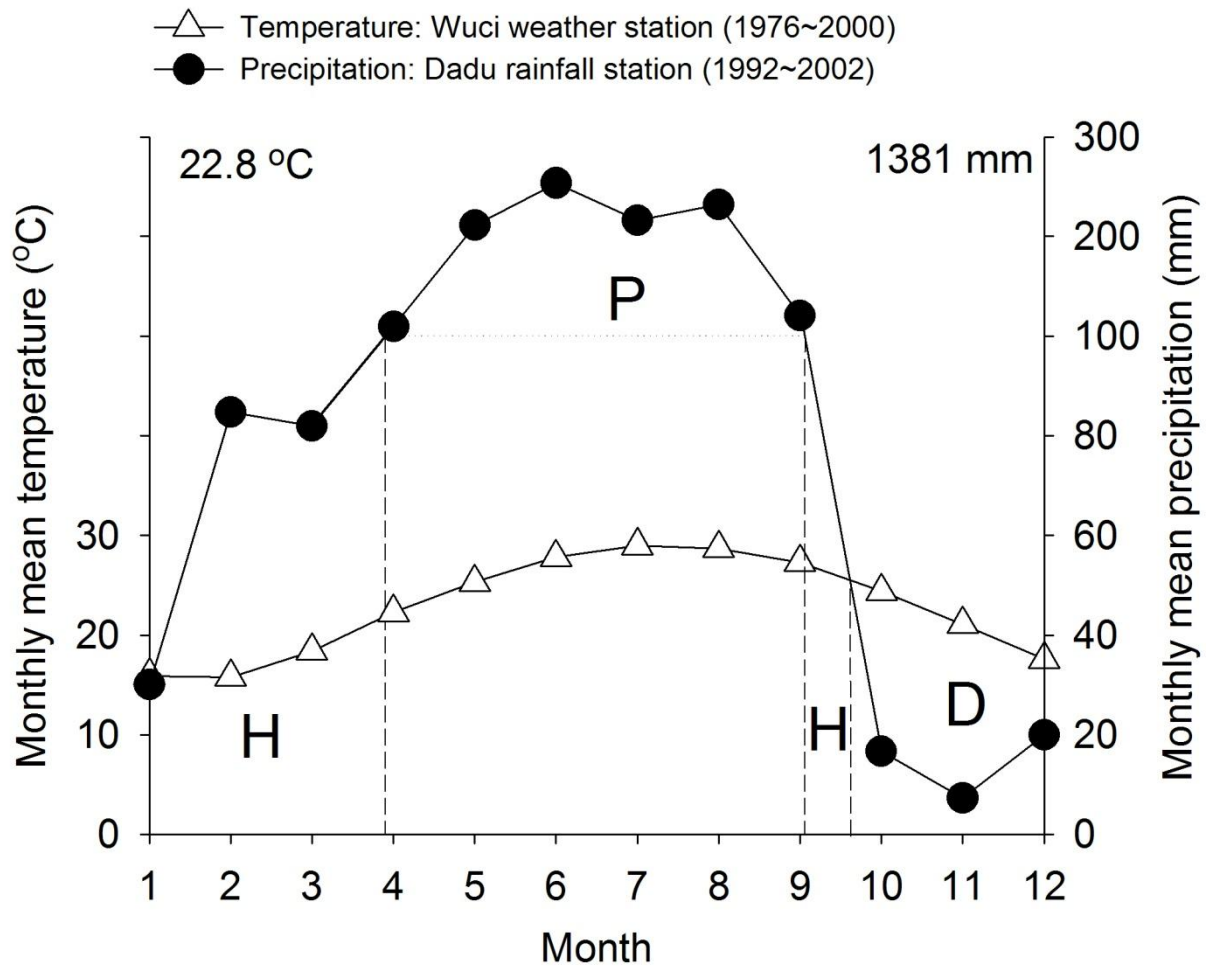
Williams, D. and Z. Baruch. 2000. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions* 2:123-140.

Wintermans, J. F. and A. de Mots. 1965. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochimica et biophysica acta* 109:448-453.

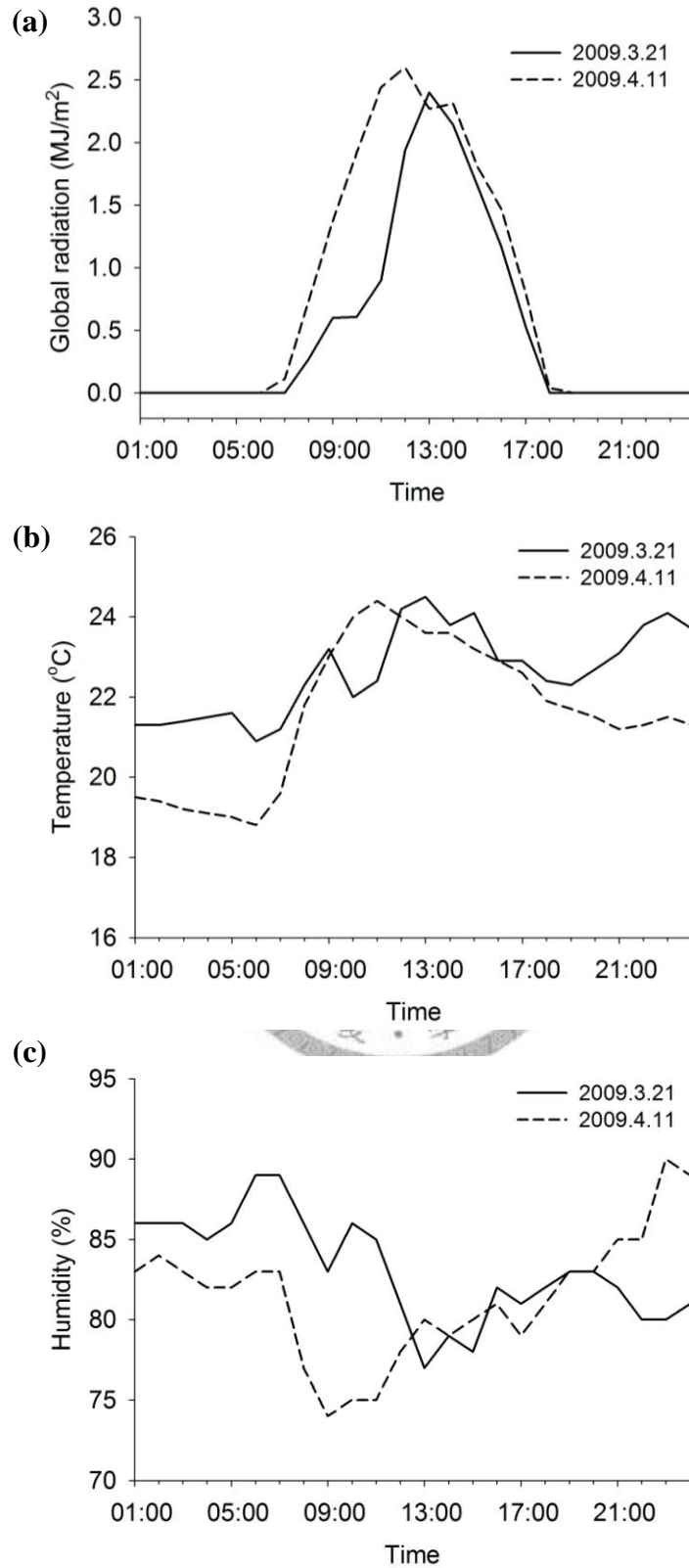
Zacharias, P., N. Tainton, and C. Oberholster. 1988. The effect of fire on germination in five common veld grasses. *Journal of the Grassland Society of Southern Africa* 5:229-230.



七、附錄



附圖一、大肚山地區的生態氣候圖（1976~2000年梧棲氣象站的溫度資料及1992~2002年大肚雨量站的雨量資料。修改自蔡（2005））。



附圖二、野外光合作用測量期間（2008年3月21日與2009年4月11日）環境中的全天空輻射量（a）、溫度（b）和濕度（c）之全天變化。