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

Institute of Ecology and Evolutionary Biology

College of Life Science

National Taiwan University

Master Thesis

台灣稀有食蟲植物-長葉茅膏菜生理生態特性之探討

An ecophysiological study of *Drosera indica*, a rare carnivorous plant in Taiwan

黃閎義

Hung-Yi Huang

指導教授：高文媛 博士

Advisor: Wen-Yuan Kao, Ph.D.

中華民國104年12月

December, 2015

誌謝

研究所時光比想像中的短，這段期間過得十分愉快，遇見了很多新鮮的人事物，在論文完成的同時，也獲得了很大的成就感。首先要感謝指導老師高文媛博士，在教學及研究繁忙之餘常撥空指點我，撰寫論文時也花了很多時間跟精力協助修改內容及語句，老師時常以身作則的教導我們做事情要一絲不苟，從小細節做起，令我非常尊敬及佩服。也感謝林登秋老師，在大學時引領我初窺學術研究的世界，同時大力推薦我來台大生演所求學，使我有機緣可以完成這份論文。感謝黃玲瓏老師、何傳愷老師及楊正澤老師協助修改論文。感謝廖宇賡老師、楊樹森老師傳承種植長葉茅膏菜的技術及經驗。感謝王立志老師、簡慶德老師出借場地及儀器讓實驗可以如期完成。感謝張光宇大哥、沈競辰大哥及荒野協會新竹分會員工的協助，讓我可以進入溼地觀察及做實驗。

在生演所念書的這段期間，很謝謝 1230 實驗室的學長姐、同學及學弟妹的照顧，實驗室每個人都各有所長，互相切磋，因此我學到了很多自己研究領域以外的知識，大家也都很包容我的胡言亂語及無厘頭行為，彼此之間總是互相幫助，讓我待在實驗室有回到家的感覺。謝謝林鑫余、黃敬浤及師大生科環境生態實驗室所有人，提供實驗上許多的幫助，常互相加油打氣，並且滿足我向他人訴說無聊笑話的慾望。謝謝師大生科籃球隊的所有隊友，讓我在研究所還能享有一周一天的歡樂打球時光。謝謝父母親、姊姊、宋伊婷、Mimi 狗、Mumu 兔、Miumiu 鼠及 Monmon 蜥總是無條件的支持、陪伴我，讓我可以專心的去做我想做的事情。

得之於人者太多，出之於己者太少，這一路上幫助過我的人實在太多太多，無法一一道謝，那就謝天吧。

摘要

長葉茅膏菜 (*Drosera indica*) 為一年生草本植物，全株具有會分泌黏液之腺體，可捕捉獵物。目前台灣本島僅剩竹北蓮花寺濕地有較穩定族群，但須透過人為管理才得以維持。本研究：(1) 透過觀察野外、農場種植族群及石蠟切片等方式，了解長葉茅膏菜生活史及內、外部構造。(2) 使用穩定性同位素技術探討生長於濕地之長葉茅膏菜是否有透過捕捉獵物補充氮源，並用模式計算蟲源氮之比例；在台大農場進行隔蟲處理實驗，以探討獵物對長葉茅膏菜生理及生長之影響。(3) 假設濕地伴生植物過度生長限制長葉茅膏菜之族群數量，因此在該濕地進行除草及除草加翻土處理以驗證；並在台大農場及生長箱內進行光度及溫度操控實驗，以了解伴生植物影響長葉茅膏菜族群數量之可能機制。

觀察發現，濕地長葉茅膏菜大約於 3 月萌芽，5 月開始開花，持續至 10 月左右結束生長季。植株高度變化很大 (15 ~ 50 cm)，與過去文獻紀錄有差異 (約 20 cm)。花柱開裂呈 Y 字形，交錯於雄蕊之間，且花朵有日週期性開閉運動，可能會使柱頭沾附自花花粉。葉片上具有長、短柄腺體，長柄腺體是數百個細胞組成的複合體，分成頭狀構造及柄狀構造；短柄腺體是由 8 個細胞所組成。分析結果顯示野外長葉茅膏菜之穩定性氮同位素比值顯著高於伴生植物，代表其有不同的氮來源，估算植株約 46 ~ 58 % 的氮是從獵物獲得。而從隔蟲實驗結果得知：捕捉獵物可增加植株的氮含量及種子產量。蓮花寺濕地經除草及除草加翻土處理之樣方，土壤所接受到的光度及土壤溫度變化趨勢與控制組樣方不同，且兩種處理都有助於增加長葉茅膏菜族群數量。種子萌芽及生長環境光度操控實驗結果顯示：長葉茅膏菜種子需照光才會萌芽，且在低溫會有休眠現象；生長於高光環境植株會有較高的生物量及種子產量；生長於中光環境植株徒長且生物量及種子產量較低；多數低光環境生長植株未開花、結果即死亡。

綜合野外操控及光度、溫度生長實驗證實，在蓮花寺濕地由於伴生植物過度生長，使得長葉茅膏菜種子及植株無法接收到足夠的光度以萌芽及生長，導致族

群數量下降，透過除草增加土表接受到的光照度可以有效提高族群數量，因此光度為限制野外長葉茅膏菜族群數量之重要環境因子，而土壤溫度是造成長葉茅膏菜有明顯生長季原因之一。

關鍵字:蓮花寺濕地、食蟲植物、長葉茅膏菜、環境因子、蟲源氮

Abstract

Drosera indica is an annual herb with many glandular trichromes, which could secrete mucus to help capturing small arthropods. Currently in Taiwan island, its populations are only found in the wetland of Lienhwa Temple and maintained by artificial disturbance. There are 3 aspects of this study. (1) To understand life cycle, morphology and anatomy of leaf and root of *D. indica*, I observed wild populations and made histological section. (2) To investigate whether *D. indica* uptakes nitrogen from captured prey and to estimate the nitrogen (N) sources, derived from root (N_r) and prey (N_p), I analysed stable nitrogen isotopes ratio ($\delta^{15}N$) of *D. indica*, accompanying plants and potential prey. I also grew *D. indica* in two environments, control and prey excluded, to examine if N_p has beneficial effect on *D. indica*'s growth and reproduction. (3) I hypothesized that the overgrowth of accompanying plants in the wetland inhibited the population of *D. indica.* To test the hypothesis, I conducted weeding and weeding then rooting treatments at the habitat then examined the effect of these treatments on the population of *D. indica* and microclimates. I also studied the effects of light and temperature on seed germination and growth of *D. indica* to evaluate the underlying mechanisms responsible for the inhibition effect of accompanying plants on the *D. indica* population.

In the wetland, *D. indica* started germinating in March, flowering in May and

continued blooming till October. The height of *D. indica* was about 15 ~ 50 cm, which was different from previous reports. Its flowers have 3 ~ 4 bifid styles, of similar height and entangling with stamens. Self-pollens might adhere on stigmata due to daily flower movement. There are many long and short stalked secretory glands on leaves. Long stalked secretory glands consist of stalked structure and head glandular. Short stalked secretory glands consist of eight cells. The $\delta^{15}N$ of *D. indica* was significantly higher than that of accompanying plants indicating acquiring N source from prey, which was estimated about 46 ~ 58 % of all N content. The capturing of prey increased leaf [N] and the production of seeds of *D. indica.*

Results from field experiments revealed that pattern of variety of photosynthetic photon flux density (PPFD) and soil temperature differed between control and treated plots, and treated plots grew significantly more *D. indica* plants. Growth chamber experiments showed that seeds of *D. indica* could not germinate in dark, and remained dormant at low temperature. *D. indica* grown in high light environment had highest biomass and produced more seeds; those in medium light elongated and produced less seeds; most of those in low light died before flowering. Consequently, these results suggest that *D. indica* in wetland might not receive enough light for germination and growth due to overgrowth of accompanying plants. In conclusion, light is an important factor limiting the population growth while soil temperature plays an important role in

starting the life cycle of *D. indica* in wetland.

Keywords: Lienhwa Temple Wetland, carnivorous plant, *D. indica*, microclimate, nitrogen derived from prey.

目錄

摘要 I

Abstract III

目錄 VI

圖目錄 VIII

表目錄 X

一、 前言 1

二、 材料與方法 7

(一) 野外實驗地點及土壤性質測量 7

1. 野外實驗地點 7

2. 土壤性質分析 8

(二) 蓮花寺濕地實驗 9

1. 長葉茅膏菜野外生長及生活史觀察 9

2. 長葉茅膏菜蟲源氮比例估算 9

3. 除草及翻土處理對長葉茅膏菜族群生長之影響 11

(三) 長葉茅膏菜內部構造觀察及生理和生長測量 13

1. 根及葉之內部構造 13

2. 光度及土壤溫度對種子萌芽之影響 13

3. 光度對長葉茅膏菜植株生理和生長之影響 14

4. 有、無捕捉獵物對於長葉茅膏菜生理和生長影響 18

三、 結果 21

(一) 土壤性質測量 21

(二) 蓮花寺濕地實驗 22

1. 長葉茅膏菜野外生長及生活史觀察 22

2. 長葉茅膏菜蟲源氮比例估算 25

3. 除草及翻土處理對長葉茅膏菜族群生長之影響 30
(三) 長葉茅膏菜之內部構造觀察及生理和生長測量 36
1. 根及葉之內部構造 36
2. 光度及土壤溫度對種子萌芽之影響 37
3. 光度對長葉茅膏菜植株生理和生長之影響 38
4. 有、無捕捉獵物對於長葉茅膏菜生理和生長影響 41
四、 討論 57
(一) 長葉茅膏菜外部形態及內部構造 57
1. 植株外部形態分析 57
2. 根及葉內部構造探討 58
(二) 長葉茅膏菜族群所使用之氮源及其影響 62
1. 蟲源氮及根源氮計算 62
2. 蟲源氮對長葉茅膏菜生理及生長表現之影響 62
(三) 限制濕地族群之因子探討 64
(四) 光度、溫度對長葉茅膏菜生理及生長表現之影響 66
1. 種子萌發 66
2. 植株生理及生長 66
五、 總結 70
六、 參考文獻 71
七、 附錄 84

圖目錄

圖1、蓮花寺濕地空照圖 7
圖2、蓮花寺濕地植被生長狀況 7
圖3、土壤取樣之樣線示意圖 8
圖4、栽種長葉茅膏菜所使用菜槽之照片 15
圖5、台大農場遮蔭棚之照片 15
圖6、長葉茅膏菜葉片漸進式凋亡照片 20
圖7、長葉茅膏菜各部位形態照片 23
圖8、圖示兩端點混合模式計算長葉茅膏菜氮來源比例 29
圖9、濕地實驗樣方之光合有效輻射照度總量 32
圖10、濕地實驗樣方之土壤日均溫度 32
圖11、濕地實驗樣方之空氣日均溫度 33
圖12、濕地實驗樣方之空氣日均濕度 33
圖13、濕地實驗樣方之長葉茅膏菜數量變化圖 34
圖14、長葉茅膏菜根橫切面 43
圖15、長葉茅膏菜葉橫切面 44
圖16、兩種形態腺體切片 45
圖17、長柄腺體頭狀構造之連續切片 45
圖18、生長箱空氣溫度及盆栽土壤溫度變化 46
圖19、照光處理下、不同溫度的生長箱中種子之萌芽率 46
圖20、三種光度環境下之光合有效輻射照度及空氣溫濕度監測 47
圖21、三種光度環境下生長植株葉片之葉綠素含量及 Chl a對chl b比值.....48
圖22、三種光度環境下生長植株之Max yield、Effective quantum yield及ETR....49
圖23、三種光度環境下生長植株所產生種子之萌芽率 51
圖24、有、無捕捉獵物植株葉片之葉綠素含量及 Chl a對chl b比值.....53

圖25、有、無捕捉獵物植株之Max yield、Effective quantum yield及ETR.....54

圖26、有、無捕捉獵物植株所產生種子之萌芽率 56

圖27、長葉茅膏菜不定根、不定芽照片 60

圖28、長葉茅膏菜花部構造照片 60

圖29、長柄腺體之頭狀構造內部結構對照圖 61

圖30、有捕捉獵物植株葉片之δ^{15}N與[N]關係圖 69

附圖1、濕地實驗樣方伴生植物生長狀況 84

附圖2、濕地實驗樣方之光合有效輻射照度及土壤溫度日變化 86

附圖3、濕地實驗樣方之空氣溫、濕度日變化 88

表目錄

表1、濕地有、無長葉茅膏菜生長區域之土壤性質比較 21

表2、長葉茅膏菜及伴生植物葉片碳、氮含量及穩定同位素分析 26

表3、長葉茅膏菜可能捕捉獵物之碳、氮含量及穩定同位素分析 27

表4、長葉茅膏菜可能捕捉獵物δ^{15}N加權校正.....28

表5、濕地處理樣方長出之長葉茅膏菜碳、氮含量及穩定同位素分析 35

表6、三種光度環境下生長植株之生物量及種子產量比較 50

表7、有、無捕捉獵物植株葉片之碳、氮含量及穩定同位素分析 52

表8、有、無捕捉獵物植株生物量及種子產量比較 55

一、前言

已知的維管束食蟲植物大約有 600 多種，分屬於 5 個目，8 ~ 9 個科，且除了南極洲以外皆有其分布 (Givinish, 1989; Juniper *et al*., 1989; Ellison and Gotelli, 2001; Heubl *et al*., 2006)。陸生食蟲植物主要生長在沼澤地，這種環境的土壤通常十分潮濕、呈酸性 (pH 值:3-6)、分解速率緩慢且養分含量很低 (Roberts and Oosting, 1958; Chandler and Anderson, 1976; Juniper *et al*., 1989; Adamec, 2011)。由於生長的土壤貧瘠且缺氧的緣故，大多數的食蟲植物根系都不發達，能夠從根部獲得的養分很缺乏 (Adamec, 1997 & 2011)，然而和生長在濕地的非食蟲植物相比，食蟲植物植株的養分含量 (如氮、磷、鉀) 並沒有比較低 (Dykyjová, 1979; Adamec, 1997; Ellison, 2006)，可能原因是食蟲植物具有捕蟲的能力，能從獵物獲得養分。在目前的研究中顯示捕蟲對植物至少具有兩點好處，從食物來源而言，因食蟲植物捕捉之獵物主要是體型小的昆蟲，如螞蟻、蒼蠅、蚊子等 (Karlsson *et al*., 1987; Harms, 1999)，這些昆蟲在食蟲植物生長的棲地數量很多，雖然在相同棲地內不同食蟲植物個體捕捉獵物的效率及種類有差異，但是絕大多數的個體都可以成功捕捉到獵物，因此這些昆蟲可以提供穩定的養分來源 (Karlsson *et al*., 1987; Thum, 1989a & 1989b, Adamec, 2011)；從營養鹽的角度而言，在貧瘠的沼澤地，土壤中的氮、磷、鉀含量低，是限制植物生長的重要因子，而跟土壤或植物體相比，動物體內具有較高的氮及磷含量，食蟲植物透過捕捉獵物可以相對有效的補充根部吸收不足的養分 (Dixon *et al*., 1980; Adamec, 2002)。食蟲植物的多樣性很高，不同類群具有不同的形態、功能及生理特性，因此「食蟲植物」在早期的研究並沒有明確的定義 (Juniper *et al*., 1989; Adamec, 1997)。Adamec 在 2011 年的回顧文獻中整理了前人相關的研究，提出三個要點：(1) 具有可捕捉獵物的構造，如:捕蟲袋或腺毛；(2) 可從捕捉到的獵物獲取養分；(3) 有將獲取到的養分使用在生長及發育上面 (Lloyd, 1942; Givinish, 1989; Juniper *et al*., 1989; Adamec, 1997)。滿足以上三項要點的植物

才可稱為食蟲植物。而依照其消化獵物的方式食蟲植物又分為兩種不同類型：能夠自行分泌消化酵素將捕捉到的獵物分解並且吸收稱之為 Holocarnivory，多數食蟲植物屬於此類型；另一種則是同樣能夠捕捉且吸收獵物的養分，但是不會自行分泌酵素，而是靠共生的微生物協助分解，此類稱之為 Hemicarnivory (Joel, 2002)。

研究食蟲植物從根部吸收氮及從獵物獲得氮之間的關係是探討其在演化上如何適應環境機制的重要一環。Darwin (1878) 曾做過食蟲植物的餵食實驗，透過人為操作的方式讓食蟲植物捕捉到獵物，以探討捕蟲對於食蟲植物之好處，之後也有許多在溫室或自然環境中進行的相關實驗 (Chandler and Anderson, 1976; Dixon *et al*., 1980; Aldenius *et al*., 1983; Thum, 1988 &1989b; Schulze and Schulze, 1990)，然而早期研究最大的限制在於從獵物獲得的氮含量難以估算。過去固氮植物的相關研究會利用氮穩定性同位素比值計算植株透過固氮及從根部吸收氮源的比例，此方法可應用在只有兩個主要的氮來源的系統上，且兩個不同氮源其氮穩定同位素比值 ($\delta^{15}N$) 需不一樣 (Shearer and Kohl, 1986)。在自然界生物體的氮穩定同位素比值會隨著營養階層 (trophic level) 提高而上升，此現象稱之為 trophic shift (DeNiro and Epstein, 198l; Minagawa and Wada, 1984)，trophic shift 的主因是消費者在代謝的過程中會有較多的 ^{15}N 被留在體內，^{14}N 則較易被排泄掉，因此消費者體內的 $\delta^{15}N$ 會比其食物還要高 (DeNiro and Epstein, 198l)，一般而言，食物網每提高一層營養階層，$\delta^{15}N$ 會提高約 3‰ (Post, 2002)，其上升幅度會受消費者的食性所影響 (McCutchan *et al.*, 2003)。因 trophic shift 現象，食蟲植物透過捕蟲獲得的氮其 $\delta^{15}N$ 會高於從土壤中吸收的氮 (Schulze *et al.*, 1991; Millett *et al.*, 2012)，故可用氮穩定性同位素比值推估食蟲植物從獵物獲得了多少氮營養鹽，進一步探討捕蟲對其適應環境及生理表現上之影響。Schulze *et al.* (1991) 首次將穩定同位素的技術應用在測量食蟲植物根源氮 (Nitrogen derived from root) 及蟲源氮氮 (Nitrogen derived from prey) 對植株所含總氮量的貢獻度；分析生長在同一棲地內的食蟲植物、其捕捉的獵物及只能從土壤獲得氮的植物 (reference plant) 的氮穩定

同位素比值 ($\delta^{15}N$)，再利用線性的方式計算出從土壤及獵物所獲得的氮含量比例。之後也有許多相關研究利用同樣的方法來探討食蟲植物透過根部或捕蟲吸收氮源之間的關係 (Moran *et al*., 2001; Millett *et al*., 2003 & 2012)。

有些研究指出，透過捕蟲獲得養分對食蟲植物有許多好處，例如提高生物量、光合作用效率及種子產量 (Darwin, 1875; Aldenius *et al*., 1983; Thum, 1988a; Thore´n and Karlsson, 1998; Adamec, 2002)，然而也有研究發現，有些植物會因投資能量在產生捕蟲的陷阱而導致光合作用效能降低 (Givnish *et al*., 1984; Knight, 1992; Mendez and Karlsson, 1999; Ellison and Farnsworth, 2005)，因此將能量投資在捕蟲對植物並非絕對有利。Givnish *et al.* (1984) 提出了 cost-benefit model，認為食蟲植物雖然同時可以從土壤及捕蟲獲得養分，但只有當捕蟲所帶來的邊際效應 (marginal benefit) 大於邊際成本 (marginal cost) 時，食蟲植物才會傾向透過捕蟲以獲得養分；根據 cost-benefit mode 食蟲植物生長於土壤養分缺乏且環境光線、水分都充足的情況下，捕蟲的效益才會大於其成本；當根部能夠獲得的養分含量增加或是環境中可獲得的光線及水分下降時會導致淨效益 (net marginal benefit) 下降。有許多研究都顯示當食蟲植物可從根部獲得的氮含量上升時，其捕捉獵物的構造 (trap) 數量會跟著下降 (Knight and Frost, 1991; Ellison and Gotelli, 2002; Thorén *et al*., 2003)。Ellison (2006) 利用meta-analysis分析26篇相關的研究，證實只有在根部能獲得的氮量很低時，捕蟲才能夠提高食蟲植物的適存度 (fitness)。Millett *et al.* (2012) 在瑞典的研究中選定三個只能靠大氣沉降獲得氮源的沼澤 (ombrotrophic bog)，且三個沼澤的大氣氮沉降量皆不同，比較氮沉降量跟 *Drosera rotundifolia* 的根源氮和蟲源之間的關係，結果發現當大氣氮沉降量上升時，根源氮的比例會跟著上升，*D. rotundifolia*也會從依賴蟲源氮轉變成依賴根源氮。此外也有研究透過以人工餵食獵物或營養液方式讓食蟲植物從葉部補充氮源，發現植株體內的N、P、K、Ca、Mg含量都比理論上能從獵物補充的含量高1.6 ~ 27倍，代表葉子吸收的營養鹽後會增進食蟲植物根部的吸收力，在過去25年內，於數十種

食蟲植物上多次證實了有此現象(e.g., Hanslin and Karlsson, 1996; Adamec, 1997 & 2002)。以上結果皆顯示食蟲植物傾向優先使用根部吸收養分，只有當土壤中的養分不足，根部無法吸收足夠氮時，才會靠捕捉獵物以補充不足的氮營養鹽，在 Aldenius *et al.* (1983) 的研究中指出野捕蟲堇 (*Pinguicula vulgaris*) 生活在養分充足的土壤中，只靠根部就可吸收足夠養分。

長葉茅膏菜 (*Drosera indica*) 屬於茅膏菜科 (Droseraceae)、茅膏菜屬 (*Drosera*)，為一年生的草本食蟲植物，葉子上具有消化腺體 (digestive gland) 可分泌黏液，藉此捕捉並消化獵物 (林，2002)，植株形態屬於直立式，根據野外觀察其植株高度具有很大的可塑性，從15 ~ 50 cm皆有。主要分布於熱帶地區，從非洲、東南亞到澳洲都有紀錄 (Huang, 1994)。長葉茅膏菜植株內含有 naphthoquinone 的衍生物 Plumbagin (白花丹素) (Zenk *et al*., 1969)，此化合物是一種細胞毒素，多數食蟲植物皆有，主要功用為防止草食性昆蟲啃食 (Tokunaga *et al*., 2004)。Plumbagin 在醫學上具有廣泛的藥性，例如治療支氣管炎、肺結核、哮喘、瘧疾、抑制癌細胞生長、抗菌…等等 (Finnie and Van Staden, 1993; Likhitwitayawuid *et al*., 1998; Curreli *et al*., 2001; Tokunaga *et al*., 2004; Jayaram and Prasad, 2007; Krolicka *et al*., 2008;)，過去長葉茅膏菜研究多集中於人工繁殖及萃取Plumbagin上，相較之下其生態及生理的研究很少。因其具有藥性，在亞洲的野外族群常遭受破壞性的採集 (Jayaram and Prasad, 2007)，且在歐洲國家許多*Drosera*屬植物因為瀕危已被立法保護，故改從亞洲進口長葉茅膏菜以當作藥用植物 (Didry *et al*., 1998)，再加上入侵種競爭、氣候變遷、都市化破壞棲地、農藥汙染及大雨沖刷，導致許多野外族群越來越小且破碎 (Jayaram and Prasad, 2006 & 2007)。在印度長葉茅膏菜已被IUCN列為vulnerable物種 (Ravikumar and Ved, 2000; Reddy *et al*., 2001)，有研究嘗試用組培技術在野外進行人工復育，但效果不彰 (Jayaram and Prasad, 2005)，因此Jayaram在其研究中曾提到長葉茅膏菜的保育是刻不容緩 (high priority) 的事情，否則此物種很快就會消失 (Jayaram and Prasad, 2006 & 2007)。

台灣有關長葉茅膏菜的調查最早可追溯到日據時代，根據黑澤英一 (1920) 的研究其主要分布於當時的新竹廳 (苗栗) 及桃園廳 (大樹林、草螺、霄裡庄及五汴頭；採集時間1905 ~ 1920)，而台灣植物誌 (Huang, 1994) 也記載桃園的南崁、大園及新屋有採集紀錄 (採集時間1914 ~ 1923)，可見早期長葉茅膏菜族群集中於桃園、新竹一帶。然而根據中央研究院及台大標本館近30年來的採集紀錄，發現其中2筆位於金門，其餘11筆皆位於新竹蓮花寺濕地及其周邊地區。且在竹北蓮花寺濕地食蟲植物棲地保育監測及維護計畫書中也提到 ”桃園台地周邊原先的食蟲植物棲地大多已被破壞，竹北蓮花寺濕地是桃園台地碩果僅存食蟲植物的棲地” (社團法人中華民國荒野保護協會，2011)。根據以上資料顯示，台灣本島很可能僅剩竹北蓮花寺濕地有長葉茅膏菜族群分布。而蓮花寺濕地的族群過去也曾一度近乎滅絕，經社團法人中華民國荒野保護協會新竹分會進駐後，以人為方式進行棲地維護，才使得長葉茅膏菜族群得以維持。荒野協會從民國87年開始進行濕地的生態調查及維護工作至今 (2015)。根據荒野協會濕地管理負責人張光宇先生口述 (personal communication)，蓮花寺濕地在民國87年時，長葉茅膏菜族群僅剩三、四十株，經過協會人員每年以人工除草或翻土的方式將伴生植物大規模移除，使長葉茅膏菜族群得以維持在數百至兩千株之間，但除草及翻土兩種處理方式對提高長葉茅膏菜族群數量的影響機制並不了解，且除草及翻土的成效不穩定，長葉茅膏菜族群數量在年間的波動很大，少的時候每年僅長出兩、三百株，多時可達兩千六百餘株。又個人於2013年到濕地考察時發現：長葉茅膏菜族群的空間分布不均勻，全數集中在濕地中段的南側。

本研究的主要目的希望能對長葉茅膏菜之生物學有較深入的了解，同時探討環境因子及氮營養鹽對植株生理和生長表現之影響，並找出限制蓮花寺濕地族群之環境因子，研究結果可應用於長葉茅膏菜之復育，並作為依據以擬定濕地未來經營管理之方向。為達上述目的，實驗分三部份進行探討：

1. 密集觀察蓮花寺濕地及台大農場種植的植株以了解長葉茅膏菜之生活史；

使用解剖顯微鏡觀察其腺體及外部形態，並用石蠟切片的方式，觀察內部構造。

2. 使用穩定性同位素技術探討生長於濕地之長葉茅膏菜是否有透過捕捉獵物獲得氮源?並用模式計算蟲源氮之比例。同時在台大農場設置有、無隔離獵物之生長環境，以探討長葉茅膏菜經由捕捉獵物獲得養分對植株生理及生長之影響。

3. 本研究假設生長在濕地之長葉茅膏菜，會因伴生植物過度生長，遮蔽光線，導致其萌芽及生長受到限制。於野外進行除草和除草加翻土處理以及於台大農場和生長箱進行光度和溫度操控實驗，探討生長環境光度及溫度對長葉茅膏菜生長及生理表現之影響，以驗證上述假設。

二、材料與方法

(一) 野外實驗地點及土壤性質測量

1. 野外實驗地點

蓮花寺濕地 (24° 52' 40" N, 120° 57' 42" E) 位於新竹縣竹北市，目前濕地被列為軍方管制區，因此進出皆須申請。濕地位於東南-西北走向的谷地，東南部地勢較高，下雨時水流會沿著谷地從往西北方流，加上濕地內地下水位接近土表，時常有水滲出，使濕地常保濕潤，土壤呈紅棕色，應含有豐富的鐵質。地下水 pH 值為 4.1 ~ 5.1，土壤 pH 值為 5.5 ~ 6.5 (社團法人中華民國荒野保護協會，2015)。谷地西側有一攔沙壩，壩前有大量泥土淤積。實驗期間 (2013 ~ 2015) 濕地內長葉茅膏菜主要分布於谷地中段南側 (圖 1) 。該地常見的伴生植物包括李氏禾 (*Leersia hexandra*) 及多種一年生莎草科 (Cyperaceae) 植物，夏季生長旺盛時植被高度可達一公尺 (圖 2)。除了長葉茅膏菜外、濕地的食蟲植物還有小毛氈苔 (*Drosera spatulata*)、寬葉毛氈苔 (*Drosera burmannii*) 及長距狸藻(*Utricularia caerulea*)。除此之外還有一些稀有植物包括矮水竹葉 (*Murdannia spirata*)、點頭飄浮草 (*Fimbristylis nutans*)及蔥草 (*Xyris pauciflora*) 等等。

圖 1、濕地 google 空照圖。濕地位於圖中凹陷之谷地，左上紅線為攔沙壩，紅框為長葉茅膏菜主要生長地點。

圖 2、6 月濕地植被生長狀況。谷地被禾本科 (Gramineae) 及莎草科 (Cyperaceae) 植物覆蓋。

2. 實驗地土壤電導度、土壤碳、氮含量及碳、氮穩定性同位素分析

2. 1. 取樣

蓮花寺濕地中段南側有大量長葉茅膏菜族群，北側則無，於濕地南北兩側各設一條長25 m 之樣線 (圖3)，每隔5 m 取一土樣，兩側各取五重複 (n = 5)，土樣以平面鐵鏟挖出直徑10 cm、深度15 cm 之土柱，去除大型枝葉、枯落物及根後，放入夾鏈袋紀錄編號帶回實驗室。將取回之土樣倒入塑膠盆自然陰乾後，以20 mesh (Standard test sieve, Mesh No. 20, Der Shuenn) 之篩網進行粗篩，將大型的根、石頭及非土壤雜物篩除，再用鑷子挑除細根，以60 mesh (Standard test sieve, Mesh No. 60, Der Shuenn) 之篩網過篩，無法過篩之土壤倒入研缽搗碎再次過篩，重複此動作至所有土樣都過篩為止。

圖3、土壤取樣樣線示意圖。紅色為有長葉茅膏菜族群之樣線。黃色為無長葉茅膏菜族群之樣線。

2. 2. 土壤電導度測量

取15 g 過篩後的土壤粉末倒入250 mL 錐形瓶，加入75 mL 的二次水 (1:5 土水法)，置於往覆式震盪機，以140 rpm 震盪兩小時。震盪後使用 No.1 濾紙將液體裡的土壤濾除，再使用 No.5 濾紙以抽氣過濾方式將液體內懸浮雜質濾除。使用 CON-510 電導度計 (Oakton, USA) 測量濾液之電導度。單位為 μS/cm。

2. 3. 土壤碳、氮含量及碳、氮穩定性同位素比值測量

取30 ~ 40 mg 的土壤粉末包入錫囊，使用元素分析儀 (FlashEA 1112 series element analyzer, Thermo Fisher Scientific, Italy) 和同位素比值質譜儀 (Delta V Advantage, Finnigan Mat, Germany)，分析土壤之碳 (C)、氮 (N) 含量及穩定性碳 ($\delta^{13}C$)、氮 ($\delta^{15}N$) 同位素比值。碳、氮含量為土樣中元素所佔的重量百分比 (%)，穩定性同位素比值以下列公式計算。

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

其中 X 為實驗測量之穩定同位素 (^{13}C 或 ^{15}N)。R_{sample} 為樣品中較重的同位素對較輕的同位素之比值，如 $^{13}C/^{12}C$ 或 $^{15}N/^{14}N$；而 $R_{standard}$ 則為標準品同位素比值：碳同位素的國際標準品為 PDB (Pee Dee Belemnite)；氮的同位素國際標準品則為大氣中的氮氣。

(二) 蓮花寺濕地實驗

1. 長葉茅膏菜野外之生長及生活史觀察

於 2015 年 1 月開始，每月進入濕地 2 次，紀錄長葉茅膏菜萌芽、開花及死亡之時間點，並觀察其植株高度、葉部形態、花部構造及果實，並將葉片及種子帶回實驗室使用解剖顯微鏡觀察。

2. 長葉茅膏菜植株蟲源氮比例估算

2. 1. 優勢伴生植物、長葉茅膏菜採樣

於 2014 年 9 月將與長葉茅膏菜共棲地之優勢伴生植物，整株採集回實驗室辨認種類，再剪取成熟之葉片 (完全展開且顏色轉為深綠，所有實驗之成熟葉片皆同此標準) 以二次水洗淨後，放入 60 ℃ 烘箱烘乾 72 小時後，以研缽磨碎。於野外選取成熟的長葉茅膏菜葉片剪下 (植株 n = 10)，帶回實驗室以二次水洗淨後，再

用鑷子將黏附在腺體上的昆蟲殘渣移除，放入 60 ℃ 烘箱烘乾 72 小時後，放入樣品瓶內以剪刀剪碎成粉末狀。

2. 2. 長葉茅膏菜可能捕捉之獵物取樣

使用蟲竿在長葉茅膏菜生長棲地的周圍以掃網法捕蟲，蟲網網框直徑 35 cm，網袋深度 75 cm，桿長 180 cm，掃網時會根據需求調整蟲竿長度。採集時間從 2014 年 8 月至 2014 年 10 月，每周採集一次，每次逢機選取 5 個樣點，每點來回掃網 20 網，將捕捉到的昆蟲及節肢動物裝進封口袋帶回實驗室冷凍保存。長葉茅膏菜對於捕捉的獵物是否有選擇性目前尚不清楚，本實驗採用 Millett (2012) 研究圓葉茅膏菜 (*D. rotundifolia*) 蟲源氮比例的做法，利用體型大小篩選可能的獵物，根據野外觀察經驗，長葉茅膏菜未必能捕捉及消化吸收體長大於 7 mm 的獵物，因此將之移除，留下體型小於 7 mm 之獵物。採集回來之獵物在解剖顯微鏡下分類至科，將無法鑑別科之物種挑出並送至國立台灣師範大學生命科學系徐堉峰老師實驗室，由林文傑研究生協助鑑定。分類完成之獵物放入樣品瓶，在 60 ℃ 烘箱烘乾 72 小時後，取出測量乾重，以周為單位做為重複數，若樣品重量不足則與下一周採集回來之同科樣品混合，至重量足夠進行碳、氮穩定性同位素分析。使用玻璃棒將獵物直接於樣品瓶內搗碎成粉末狀。

2. 3. 碳、氮穩定性同位素分析

植物樣品取2 mg、動物樣品取1 mg 的粉末包入錫囊，分析其碳 (C)、氮 (N) 含量及穩定性碳 ($\delta^{13}C$)、氮 ($\delta^{15}N$) 同位素比值。分析方法及計算公式同 (一) 之 2. 3。

2. 4. 蟲源氮及根源氮比例分析

計算兩個不同來源的氮輸入對消費者的貢獻時，常利用單一同位素二端點混

和模式 (one-isotope, two-source, end-member mixing model) 進行不同來源的氮貢獻量比例估算。食蟲植物除了會從根部吸收土壤中之氮，也會從獵物獲取氮。因此過去許多食蟲植物之研究也會用此模式來估算從根部及從獵物所獲的氮的比例 (Schulze *et al*., 1991; Moran *et al*., 2001; Millett *et al*., 2003 & 2012)。此模式是利用線段方式來計算，消費者的 $\delta^{15}N$ 值會介於兩個不同來源的氮的中間，貢獻度較大者，其 $\delta^{15}N$ 值會越接近消費者，因此貢獻度會與線段長度成反比。公式如下:

$$N_{dfp}\,\% = [(\delta^{15}N_{Drosera} - \delta^{15}N_{Reference\ plant}) / (\delta^{15}N_{Prey} - \delta^{15}N_{Reference\ plant})] \times 100$$

$$N_{dfr}\,\% = 100 - N_{dfp}\,\%$$

N_{dfp} % (percentage of N derived from prey) 為從獵物所獲得的氮占葉片總氮量的比例 (蟲源氮)； N_{dfr} % (percentage of N derived from root) 為從根部吸收的氮占葉片總氮量的比例 (根源氮)；$\delta^{15}N_{Drosera}$為長葉茅膏菜的$\delta^{15}N$值。$\delta^{15}N_{Prey}$ 是可能捕捉獵物的$\delta^{15}N$值。過去的研究多使用可能捕捉之獵物的平均值，然而在野外不同科的獵物其族群數量可能會不一樣，對於長葉茅膏菜氮含量的貢獻度也會不一樣，因此本實驗依照蓮花寺濕地各類獵物的族群數量 (張，2015) 做加權進行計算。$\delta^{15}N_{Reference\ plant}$為只能從根部獲得氮的植物的$\delta^{15}N$值，Millett 在2012 年的研究是使用優勢的伴生植物，因蓮花寺濕地伴生植物組成複雜，故使用採集回來的優勢伴生植物的$\delta^{15}N$值之最大值、平均值及最小值為 $\delta^{15}N_{Reference\ plant}$，分別計算$N_{dfp}$ %之平均值及最大、最小值範圍。

3. 除草及翻土處理對長葉茅膏菜族群生長之影響

3.1. 樣區劃設及處理方式

2015 年 1 月 11 日在長葉茅膏菜尚未長出之前，於蓮花寺濕地已知先前有長葉茅膏菜族群分布之棲地 (圖 1) ，使用木樁及麻布繩劃設九個 2 * 2 公尺之樣方，以

抽籤方式選定其中三個樣方為控制組 (C plot)、三個樣方進行除草處理 (W plot)、三個樣方進行除草加翻土處理 (W + R plot)。控制組維持原狀；除草處理使用割草機將地上部所有植物割除後移走；除草加翻土為除草後再使用中耕機將土表約 20 cm 的土壤進行攪動。

3. 2. 環境因子、長葉茅膏菜數量及伴生植物生長狀況監測

於控制組、除草處理及除草加翻土處理各選擇一個樣方，架設土壤溫度傳感器 (S-TMB-M002, Onset computer, USA)、空氣溫濕度傳感器 (S-THB-M008, Onset computer, USA) 及光度傳感器 (S-LIB-M003, Onset computer, USA)，使用 HOBO Microstation 及 U30 data logger (Onset computer, USA) 以每三分鐘偵測一次、半小時做一次平均方式記錄，並加裝太陽能版 (SOLAR-W6, Onset computer, USA) 於野外進行自動充電。所有傳感器皆使用鋼釘固定於距離土表 10 cm。從 2015 年 2 月開始，每月初觀察並計算每個樣方的長葉茅膏菜數量，同時拍照紀錄樣方內伴生植物生長之狀況。

3. 3. 不同處理對長葉茅膏菜碳、氮穩定性同位素影響

從控制組、除草處理及除草加翻土處理樣方中，分別採取長葉茅膏菜成熟葉片，以二次水洗淨後再用鑷子將卡在腺體上的昆蟲殘渣移除，放入 60 ℃ 烘箱烘乾 72 小時後，直接放入樣品瓶內以剪刀剪碎。除草處理及除草加翻土樣方植株 n = 9；控制組植株 n = 5。

取 2 mg 長葉茅膏菜的粉末包入錫囊，分析其碳 (C)、氮 (N) 含量及穩定性碳 ($\delta^{13}C$)、氮 ($\delta^{15}N$) 同位素比值。分析方法及計算同 (一) 之 2. 3。

(三) 長葉茅膏菜之內部構造觀察及生理和生長測量

1. 根及葉之內部構造

製作石蠟切片以觀察根及葉內部構造，於 2014 年 11 月自蓮花寺濕地採取長葉茅膏菜，將成熟葉片以及根之成熟部切成 4 ~ 5 mm 之小片段，n = 5，以二次水沖洗乾淨後，置入裝有 2.5 % Glutaraldehyde (in 0.067 M phosphate buffer) 的離心管帶回實驗室抽氣固定約 30 小時;樣品以 0.067 M phosphate buffer 清洗後用 TBA 溶液系列進行脫水、滲蠟及包埋。待蠟凝固後，將蠟塊修整並固定於檯木塊上，使用轉動式切片機 (rotary microtome HM320) 切出厚度 8 μm 之葉及根橫切面 (transverse section) 蠟帶。取乾淨玻片置於 40 ℃之加溫板上，滴上少許的展著劑 (Sta-on)，並將蠟帶沾附於展著劑上展平。待展著劑乾燥之後，使用二甲苯 (Xylen) 脫蠟，接著用 1 % Safranin O (in 50 % Ethanol) 和 1 % Fast green (in 95 % Ethanol) 分別染隔夜以及 3 分鐘，最後用 Assistant-Histokitt (Hecht Assistant Company, Germany) 封片 (蔡，1975)。在顯微鏡 (Leica DMRB) 下觀察切片並照相 (D3, Nikon, Japan)。

2. 光度及土壤溫度對種子萌芽之影響

2014年8月在蓮花寺濕地收集長葉茅膏菜之種子，種子從採集到開始實驗期間都保存於4 ℃冰箱，前測實驗結果這批種子萌芽率可達65 ± 14 %，代表未因放置時間過長使種子失去活性。將長葉茅膏菜種子播種於直徑11 cm、高9 cm 填有泥炭土 (Klasmann-Deilmann GmbH, Geeste, Germany) 的盆栽中，將盆栽放入長43 cm、寬33 cm、高11 cm 塑膠盆中，並在塑膠盆中加水至水深約6 cm，以腰水法方式栽植。每個盆栽皆播100粒種子，總共栽植32盆，分別放入四個控溫的生長箱。四個生長箱溫度設置為白天/夜晚 = 30/25、25/20、20/15、15/10 ℃ ，光暗週期為 12/12 小時。每個生長箱放置八個盆栽，分別接受照光 (n = 4) 和黑暗 (n = 4) 處理，黑暗處理用鋁箔紙將盆栽表面蓋住，使土表無法照射到光線。於生長箱內放置溫度

記錄器 (TM-947SD, Lutron)，監測空氣溫度及光、暗處理下的土壤溫度變化。實驗期間每隔2 ~ 3日使用噴霧器噴水保持土表濕度，並觀察記錄種子萌芽之情況。25/20 ℃及 15/10 ℃兩組溫度實驗使用林業試驗所之生長箱 (簡慶德博士提供)，實驗期間為2015年8月到2015年10月；30/25 ℃及 20/15 ℃兩組實驗使用台大生演所的生長箱，實驗期間為 2015 年10月到2015年12月。

3. 光度對長葉茅膏菜植株生理和生長影響

3. 1. 育苗、種植條件及光度處理

將 2014 年於蓮花寺濕地採集之長葉茅膏菜種子播種於含泥炭土 (Klasmann Deilmann mbH, Geeste, Germany) 之穴盤中，置於台大溫室發芽。待種子萌發後再將小苗移植到直徑11 cm、高 9 cm 的盆栽 (介質同發芽用之泥炭土)，並將盆栽放入菜槽 (外徑長63.5 cm、寬35.5 cm、高21 cm) 中。菜槽排水孔以矽膠塞 (直徑2.5 cm) 及矽利康膠封住，將菜槽加滿水並於距菜槽底部16 cm高處架設鐵架，將盆栽置於鐵架之上以腰水法種植；菜槽四個角落加裝1公尺的全牙螺桿，並罩上珍珠紗再使用長尾夾固定 (圖4A)，以隔絕昆蟲或無脊椎動物。為防止藻類過度生長，菜槽每周換水一次，並使用菜瓜布將槽壁和盆栽壁上的藻類刷除；每周用花寶二號 (Hyponex 2, N：P：K = 20 %：20 %：20 %, 2 gL^{-1}, Hyponex Corporation) 施肥一次，時間點配合換水時間。菜槽放置於臺灣大學農業試驗場人工設置的三種不同光度環境：高光環境沒有任何遮蔽物直接受自然光照射；中光環境使用一層70 % 遮陰網 (圖5A)；低光環境為兩層70 % 遮陰網 (圖5B)。三種光度環境分別放置一箱菜槽，每個菜槽有九個盆栽，每個盆栽有兩株長葉茅膏菜。三箱皆有罩珍珠紗隔蟲。使用空氣溫濕度傳感器 (S-THB-M008, Onset computer, USA) 及光度傳感器 (S-LIB-M003, Onset computer, USA) 接上 CR1000 data logger (CR1000, Campbell Sci. Inc., USA) 及 HOBO U30 data logger 監測各處理環境下的光合作用有效輻射照度 (Photosynthetic Photon Flux Density) 及空氣溫濕度。

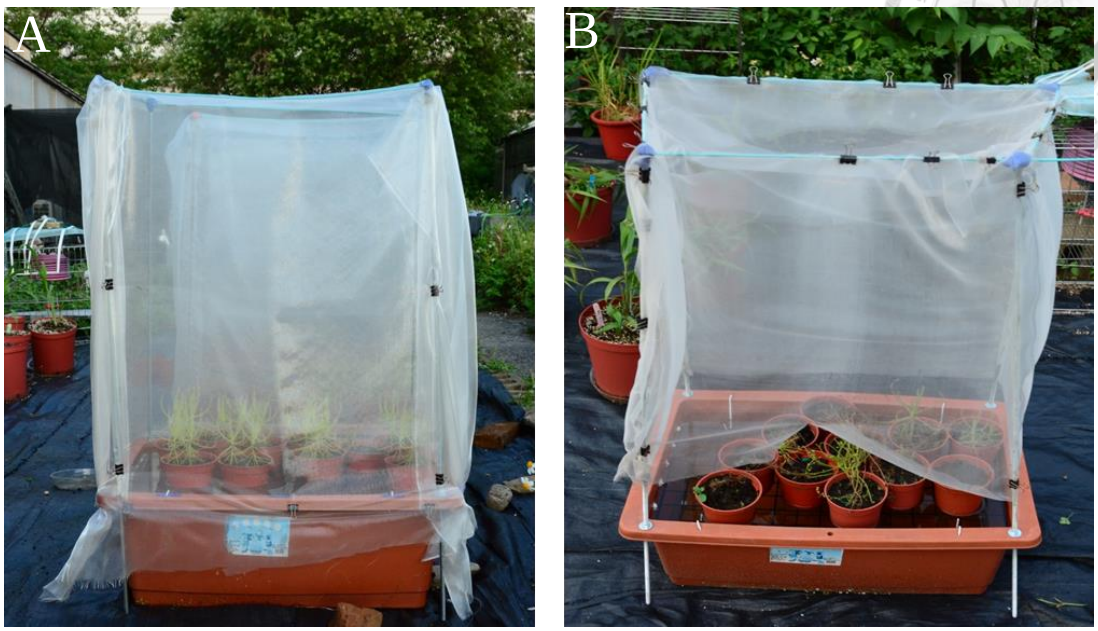


圖4、種植長葉茅膏菜之菜槽外觀。A圖為隔蟲菜槽，不同光度對長葉茅膏生理影響實驗的所有處理以及捕蟲對長葉茅膏菜植株影響的隔蟲處理使用此類型菜槽；B圖無隔蟲菜槽，捕蟲對長葉茅膏菜植株影響的抓蟲處理使用此類型菜槽。

圖5、A圖為一層遮蔭棚外觀；B圖為兩層遮蔭棚外觀。

3. 2. 葉綠素含量分析

剪下待測植株的 3 ~ 5 片成熟葉子，用清水洗淨擦乾之後放入已預冷之研缽，倒入液態氮，將葉片研磨至粉狀。把粉末倒入已秤量重量的 1.5 mL 離心管，加入 1 mL 之萃取液 (95 % 乙醇 + 飽和 $MgCO_3$)，搖晃震盪後放入 4 ℃冰箱暗處理 24 hr，長葉茅膏菜含有可做黃色染劑的白花丹素 (plumbagin)，故粉末轉為黃色代表葉綠素已溶出。將含有材料和萃取液之離心管放入離心機 (Eppendorf Centrifuge 5415C, Labequip, Canada) 以 7000 rmp 離心 15 分鐘後取出上層澄清液，以分光光度計 (Spectrophotometer, Heliosε, Thermo, USA) 測量波長於 665 nm (A_{665}) 以及 649 nm (A_{649}) 之吸收值，以下列公式計算葉綠素 a (Chl a)、葉綠素 b (Chl b)、葉綠素總量 (Chl) 及葉綠素 a 對葉綠素 b (Chl a:Chl b)的比值 (Wintermans and De Mots, 1965)，最後根據稀釋倍率計算萃取液中之葉綠素含量。

$$\text{Chl a } (\mu g\ mL^{-1}) = 13.70*A_{665} - 5.76*A_{649}$$

$$\text{Chl b } (\mu g\ mL^{-1}) = 25.80*A_{649} - 7.60*A_{665}$$

將含有粉末的離心管管蓋打開放入 60 ℃烘箱，烘乾後秤重，以計算萃取的葉片乾重。將葉綠素總量除以葉片乾重即可得單位乾重之葉綠素 a、葉綠素 b 及葉綠素總量，單位為 $\mu g\ g^{-1}$。高光、中光處理 n = 6；低光處理 n = 3

3. 3. 葉片葉綠素螢光測量

在日落至少兩小時之後，將葉綠素螢光測定儀 (MINI-PAM, Walz, Germany) 攜帶至農場測量長葉茅膏菜光合作用第二系統 (PSⅡ) 之最大光使用效率 (F_v/F_m)。又從上午七點開始每隔一小時測一次，至下午六點，測量不同光度照射下的有效光使用效率 (Φ_{PSII}) 及電子傳遞鍊速率 (ETR)，並同時使用攜帶式光度計 (Model Li-250, Li-cor, USA) 紀錄進行葉綠素螢光測量時之光度。各參數測量公式如下

(Maxwell and Johnson, 2000; Ritchie, 2006):

$$F_v / F_m = (F_m - F_0) / F_m$$

$$\Phi_{PSII} = (F_{m'} - F_t) / F_{m'}$$

$$ETR = PAR * \alpha * 0.5 * \Phi_{PSII}$$

α : absorption coefficient.

F_0 : minimal fluorescence yield of a dark-adapted sample.

F_m: maximal fluorescence yield of a dark-adapted sample,

F_v: variable fluorescence

$F_{m'}$: maximal fluorescence yield of an illuminated sample

F_t: measured fluorescence yield at any given time

長葉茅膏菜 α 測量不易，因此以一般植物之平均值0.84代入計算 ETR，此外 PAR 值是從 data logger 擷取與實際測量時間點往前最接近的一筆紀錄，為防止測量前後有雲層影響光度使 data logger 紀錄值有所誤差，因此會對比可攜帶光度計測量之光度，若 data logger 於測量時間點前後兩筆資料光度落差過大，則使用可攜帶光度計測量之光度代入。高光、中光處理 n = 6；低光處理 n = 3

3. 4. 花序、果實、種子及生物量測定

將長葉茅膏菜植株以清水洗淨後，使用解剖剪刀將根、莖、葉及花序剪下裝入信封袋，放入60 ℃烘箱烘乾72 hr 後，取出後分別秤量其乾重，其中葉的總重量須再加上測葉綠素含量及碳、氮穩定性同位素分析樣品之重量，地上部重量為莖+花序+葉的乾重，地下部重量為根部乾重，總生物量為地上部+地下部總乾重。n = 6。

以肉眼方式觀察計算待測植株之花序及果實數目，因較早成熟花序有部分果實會掉落，但花梗會留在花序軸上，故以計算花梗代替已掉落之果實。從所有處理的植株中隨機剪取已變黑但是尚未開裂之果實，帶回實驗室後在解剖顯微鏡下，

將果實打開倒出種子並計算數量，因會有部分種子殘留在胎座上，故須將每個心皮剝開以鑷子將殘留之種子刮下計算。計算完後將同樣處理 (高光或中光) 下植株所產生的種子裝成進封口袋保存。種子數量計算高光處理 n = 43、中光處理 n = 37。

3. 5. 種子活性檢測

將不同光度處理下長葉茅膏菜所結的種子播種於直徑11 cm、高9 cm的盆栽中(高光處理 n = 4；中光處理 n = 4)，培養土同上述實驗，將盆栽放入長43 cm、寬33 cm、高11 cm的塑膠盆中，並在塑膠盆中加水至水深約6 cm，以腰水法方式種植。每盆100顆種子，放於溫度25/20 ℃ (白天/夜晚)、光暗週期為12/12小時的生長箱，每隔2 ~ 3日使用噴霧器噴水保持土表濕度，並觀察記錄種子萌芽之情況。

4. 有、無捕捉獵物對於長葉茅膏菜生理和生長影響

4. 1. 育苗及種植條件

同 (三) 3. 1。

4. 2. 隔蟲處理

將種有長葉茅膏菜的的盆栽放入加深型菜槽以腰水法種植 (作法同生長箱及台大農場實驗2.1 項)，實驗組 (Prey excluded treatment) 的菜槽罩上珍珠紗以隔絕昆蟲及無脊椎動物；控制組 (Control) 同樣有罩珍珠紗，以排除珍珠紗造成的光度及空氣溫濕度差異，但在紗網與菜槽連接處留有15 ~ 20 cm左右高度的縫隙，使得獵物得以自由進出 (圖4B)。

4. 3. 成熟葉及老葉之碳、氮含量及碳、氮穩定同位素分析與氮回收率計算

長葉茅膏菜的葉子凋亡是分段漸進式的，會先從葉尖枯萎、掉落，再換葉片中段枯萎、掉落，最後才是葉子基部 (圖6)。故採樣的時候將葉片的凋亡分成兩種程度，其一是葉片完全乾縮 (full withered leaves) (圖6紅色箭頭)，另一種則是葉片已經變黃但尚未乾縮 (圖6藍色箭頭)，稱為半枯葉 (half withered leaves)。隨機挑選六株長葉茅膏，剪取成熟、半枯及完全乾縮之葉片以二次水洗淨後，放入 60 ℃烘箱烘乾72小時，並秤量乾重，放入樣品瓶內剪碎。分析方法及計算同野外實驗地點及土壤性質測量之 2. 3 項。

根據Adamec (2002) 的研究，陸生食蟲植物凋亡的葉子 (senescent leaves) 平均會減少29 % 乾重，在計算回收率時，凋亡葉片之氮含量需乘上 0.71 來校正。因此每片葉片氮回收率計算公式為:

$$\text{Reutilization (\%)} = [(N_{mature} - N_{senescence} * 0.71) / N_{mature}] \times 100$$

此公式參考 Adamec (2014) 探討水生及陸生狸藻 (*Utricularia* sp.)之養分回收率之研究。n = 6。

葉片葉綠素含量、葉綠素螢光、花、果實、種子量、生物量及種子活性檢測同生長光度對長葉茅膏菜之生理和生長影響，詳見材料與方法 (三) 3.2 至 3.5。

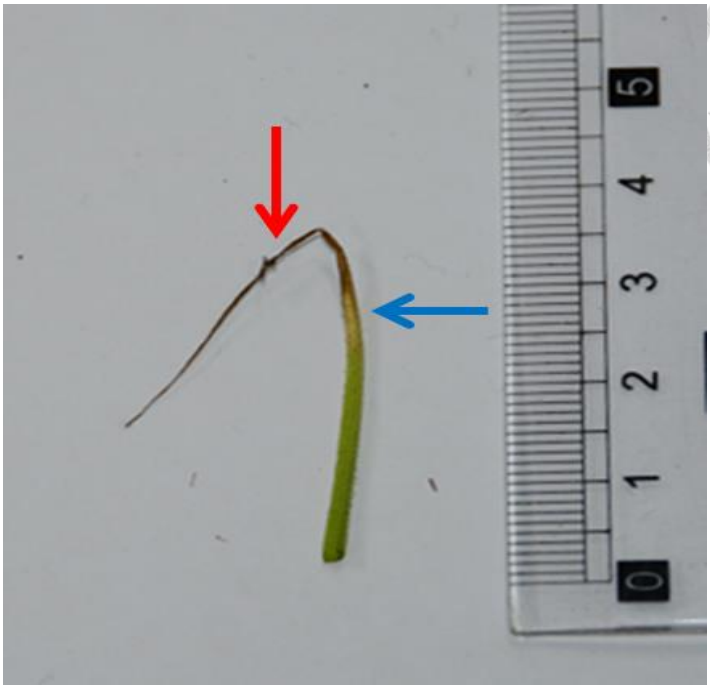


圖6、長葉茅膏菜漸進凋亡葉片。葉尖會先完全乾枯後且掉落，接著葉片中段才會乾枯掉落。紅色箭頭為完全凋亡；藍色箭頭為半枯狀態。

三、結果

(一) 棲地土壤性質測量

1. 土壤電導度、碳、氮含量及碳、氮穩定性同位素分析

比較蓮花寺濕地有長葉茅膏菜族群的區域 (D+, South side) 及沒有長葉茅膏菜族群的區域 (D-, North side)，兩邊土壤電導度沒有顯著差異，分別為 55.4 ± 14.9 μS/cm (D+) 及 55.9 ± 21.9 μS/cm (D-)。兩區土壤的碳、氮含量也沒有顯著差異 (表 1)，然而在碳 ($\delta^{13}C$) 和氮 ($\delta^{15}N$) 同位素比值上則有顯著差異，D+區域土壤 $\delta^{13}C$ 顯著高於 D-區域土壤，$\delta^{15}N$ 則相反，為 D-區域土壤高於 D+區域土壤。

表 1、蓮花寺濕地有 (D+)、無 (D-) 長葉茅膏菜生長區域之土壤碳 (C)、氮 (N) 含量及碳 ($\delta^{13}C$)、氮 ($\delta^{15}N$) 穩定性同位素比值分析 (mean ± S.D., n = 5, 不同字母表示兩區土壤之測值有顯著差異, t-test, $p < 0.05$ 為顯著差異) 。

	C content (%)	$\delta^{13}C$ (‰)	N content (%)	$\delta^{15}N$ (‰)
D+	0.47 ± 0.04	-20.28 ± 1.58[a]	0.05 ± 0.01	-0.39 ± 0.02[b]
D-	0.47 ± 0.07	-26.24 ± 0.56[b]	0.04 ± 0.01	0.71 ± 0.21[a]

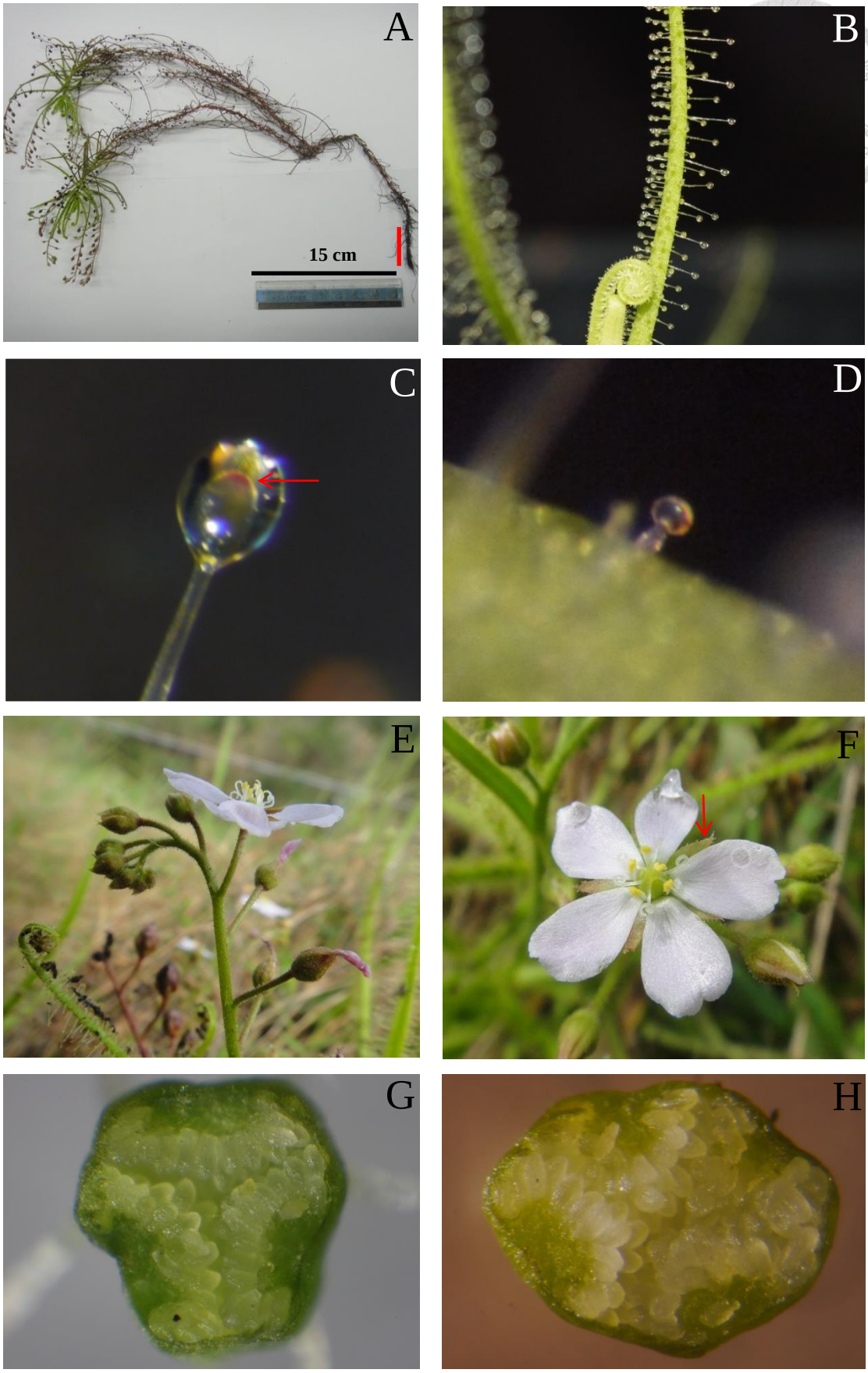
(二) 野外實驗實驗

1. 長葉茅膏菜生長及生活史觀察

在蓮花寺濕地，約 3 ~ 4 月開始觀察到長葉茅膏菜小苗，但數量不多，至 5 月份時濕地族群數量大幅上升，在 5 ~ 10 月植株陸續開花，單一植株花期可維持 2 ~ 3 個月，到 10 月時大部分植株死亡。故長葉茅膏菜為一年生植物，生長季大約 7 ~ 8 個月。野外植株高度大約 40 ~ 50 cm，但根系短淺僅 5 ~ 6 cm (圖 7A 紅線)。

長葉茅膏菜葉為單葉互生，葉寬 1 ~ 3 mm，長 4 ~ 12 cm，末端逐漸窄縮成絲狀，莖頂部向上生長新葉的同時底部老葉會慢慢枯萎，野外高度約 50 cm 的個體，大約只有莖最前端 10 cm 處的葉子為綠色 (圖 7A & B)，其餘的葉子都已枯黃或掉落。葉子上具有兩種不同形態的腺體：長柄腺體 (long stalked secretory gland) (圖 7C) 及短柄腺體 (short stalked secretory gland) (圖 7D)，兩種腺體大小及內部構造皆不同 (於石蠟切片探討)，但都能夠分泌黏液。於解剖顯微鏡下可發現長柄腺體頂部具有少量的紅色色素 (圖 7C)，肉眼不易觀察。短柄腺體除了分布在葉子上，花序軸、莖以及萼片上也有許多的短柄腺體 (圖 7K)，且都有分泌黏液。

長葉茅膏菜具總狀花序，花序高於葉子 (圖 7E)，花序基部的花朵會最早開放，花苞由花序基部依序向花序頂端開花，一個花序上同時只會有 2 ~ 3 朵花朵開花，花朵開閉具有日周期變化，早上 (7:00 ~ 8:00) 花瓣會展開，中午 (11:00 ~ 13:00) 左右會閉合。花朵構造由外到內分別為五枚綠色萼片；五枚花瓣，花瓣主要為白色，有少部分個體為淡紫色 (圖 7F)；雄蕊五枚，花藥呈黃色 (圖 7F)；雌蕊位於中心，子房具 3 ~ 4 心皮 (圖 7G & H)，花柱 3 ~ 4 分裂呈 Y 字形狀 (圖 7I)，最前端彎曲處為柱頭，此處具有乳突細胞 (stigmatic papillae) (圖 7J)。果實為蒴果具 3 ~ 4 心皮，成熟時會先轉變為黑色 (圖 7K)，再從頂部開裂，果實內種子數量變異很大，有時可能會完全沒有種子，而最多可達 100 多顆。種子為黑色橢圓形，短軸僅有 0.2 ~ 0.3 mm，表面具有紋路 (圖 7L)。



接續下圖

圖 7、長葉茅膏菜植株、葉片、腺體、花、子房及種子形態照片。A 圖為野外採集之長葉茅膏菜全株形態，紅線為根之長度；B 圖為葉片；C 圖為長柄線體，紅色箭頭為頭狀構造上之色素；D 圖為短柄線體，前端有泌黏液；E 圖為花序；F 圖為花部構造，紅色箭頭為花萼；G、H 圖為子房橫切面，分別為三心皮及四心皮；I 圖為具 Y 字形狀花柱之花朵；J 圖為花柱前端構造，柱頭具有乳突細胞 (stigmatic papillae)；K 圖花序軸與蒴果，藍色箭頭為短柄線體；L 圖為種子。(K、I 圖由沈競辰先生提供)

2. 長葉茅膏菜植株蟲源氮比例估算

共採集 9 種長葉茅膏菜伴生植物，分屬於禾本科 (Gramineae) 及莎草科 (Cyperaceae)，其中一種禾本科植物 (unknown species 1) 無法鑑定 (表 2)。這些植物葉片之 $\delta^{15}N$ 比值介於 -1.47 ~ -3.05 ‰，平均後得到 $\delta^{15}N_{Reference\ plant}$ 為 -2.33 ± 0.57 ‰，顯著低於長葉茅膏菜葉片之 $\delta^{15}N$ (1.14 ± 0.17 ‰) (表 2)。莎草科伴生植物的氮含量 (N) < 1 %，禾本科植物除了瘤鴨嘴草之 N 較低外其餘四種之葉片 N 皆介於 1 % ~ 2 %左右，而長葉茅膏菜的葉片 N 最高 (表 2)。矮水竹葉、蠅翼草、unknow species 1 及長葉茅膏菜之 $\delta^{13}C$ 介於 -27 ~ -33 ‰ 之間，代表這些植物進行 C_3 光合作用路徑，其他優勢伴生植物包含部分禾本科及所有莎草科植物的 $\delta^{13}C$ 介於 -10 ~ -13 ‰ 之間，表示這些植物使用 C_4 光合作用路徑 (表 2)。

長葉茅膏菜可能捕捉的獵物包含 8 個目之節肢動物，分別屬於昆蟲綱及蛛形綱 (表 3)。受獵物族群數量之影響，不同分類群獵物對於長葉茅膏菜的貢獻度可能不一樣，因此在計算 $\delta^{15}N_{Prey}$ 前先校正獵物之 $\delta^{15}N$。根據先前研究，蓮花寺濕地之昆蟲結構為：膜翅目佔 28 %；蜘蛛目佔 25 %；雙翅目及直翅目佔 8 %；半翅目佔 7 %；鞘翅目佔 4 %；鱗翅目佔 2 %，以上總共為 82 %，剩餘的 18%無法辨認 (張，2015)，上述 7 目獵物比例轉成 100 %為加權的比例。將獵物加權校正過後的 $\delta^{15}N$ 相加後得到獵物之 $\delta^{15}N$ ($\delta^{15}N_{Prey}$) 為 4.23 ‰ (表 4)。把 $\delta^{15}N_{Reference\ plant}$ 之平均值 (= -2.33‰)、$\delta^{15}N_{Prey}$ (= 4.23‰) 及 $\delta^{15}N_{Drosera}$ (= 1.14‰) 帶入 end-member mixing model，推算長葉茅膏菜約有 53 %的氮源來自於捕捉到的獵物，剩餘的 47 % 的氮源則是靠根部從土壤中吸收 (圖 8)。若使用 $\delta^{15}N_{Reference\ plant}$ 之最大值 (= -1.47) 及最小值 (= -3.05) 帶入 model，計算結果顯示長葉茅膏菜的蟲源氮最低約為 46 %，最高可達 58 %。

表 2、長葉茅膏菜及伴生植物之碳 (C)、氮 (N) 含量及碳 ($\delta^{13}C$)、氮 ($\delta^{15}N$) 穩定性同位素比值分析。Reference plant 為所有伴生植物之 $\delta^{15}N$ 值平均 (mean ± S.D., n = 5, 不同字母表示長葉茅膏菜與 Reference plant $\delta^{15}N$ 值有顯著差異, t-test, $p < 0.05$ 為顯著差異)。

	C content (%)	$\delta^{13}C$ (‰)	N content (%)	$\delta^{15}N$ (‰)
莎草科 (Cyperaceae)				
球穗扁莎 (*Cyperus globosus*)	42.64 ± 0.52	-11.12 ± 0.37	0.68 ± 0.04	-1.47 ± 0.19
竹子飄拂草 (*Fimbristylis dichotoma*)	37.11 ± 1.16	-10.97 ± 0.43	0.66 ± 0.05	-1.66 ± 0.39
點頭飄拂草 (*Fimbristylis nutans*)	39.50 ± 0.44	-11.44 ± 0.04	0.58 ± 0.05	-2.91 ± 0.04
水蔥 (*Fimbristylis tristachya* var. *subbispicata*)	41.11 ± 0.50	-11.11 ± 0.10	0.93 ± 0.06	-2.71 ± 0.28
禾本科 (Gramineae)				
瘤鴨嘴草 (*Ischaemum* sp.)	40.40 ± 0.20	-12.68 ± 0.05	0.82 ± 0.06	-2.4 ± 0.03
柳葉若 (*Isachne* sp.)	39.17 ± 0.77	-11.44 ± 0.04	1.30 ± 0.04	-3.05 ± 0.59
矮水竹葉 (*Murdannia spirata*)	36.26 ± 0.57	-32.63 ± 0.27	2.08 ± 0.58	-2.14 ± 0.15
稃藎 (*Sphaerocaryum malaccense*)	41.52 ± 0.72	-10.95 ± 0.04	1.42 ± 0.05	-2.74 ± 0.91
Unknown species 1	39.15 ± 1.47	-30.11 ± 0.26	1.79 ± 0.26	-1.91 ± 0.62
Reference plant				-2.33 ± 0.57[b]
長葉茅膏菜 (*Drosera indica*)	41.18 ± 0.34	-27.24 ± 0.14	2.50 ± 0.11	1.14 ± 0.17[a]

表 3、長葉茅膏菜可能捕捉獵物之碳 (C)、氮 (N) 含量及碳 ($\delta^{13}C$)、氮 ($\delta^{15}N$) 穩定性同位素比值分析 (mean ± S.D., 雙翅目、半翅目、鱗翅目及直翅目 n=7, 膜翅目及蜘蛛目 n=6, 鞘翅目及蜱蟎目 n = 3)。

		C content (%)	$\delta^{13}C$ (‰)	N content (%)	$\delta^{15}N$ (‰)
蛛形綱 (Arachnida)	蜘蛛目 (Araneae)	47.89 ± 3.18	-21.42 ± 1.70	12.52 ± 1.22	4.89 ± 0.70
昆蟲綱 (Insecta)	鞘翅目 (Coleoptera)	48.65 ± 0.69	-22.62 ± 5.13	11.07 ± 0.17	4.04 ± 0.95
	雙翅目 (Diptera)	48.21 ± 2.58	-23.42 ± 1.13	10.53 ± 0.86	6.52 ± 1.73
	半翅目 (Hemiptera)	51.25 ± 5.57	-19.47 ± 2.68	11.44 ± 1.03	2.21 ± 1.48
	膜翅目 (Hymnoptera)	48.35 ± 2.03	-23.21 ± 2.35	11.98 ± 1.01	4.46 ± 1.84
	鱗翅目 (Lepidoptera)	54.97 ± 6.12	-26.54 ± 6.98	9.31 ± 1.40	2.92 ± 0.73
	直翅目 (Orthoptera)	47.74 ± 2.42	-19.20 ± 2.71	11.86 ± 0.66	1.24 ± 0.85

表 4、長葉茅膏菜可能捕捉獵物之氮穩定性同位素比值 ($\delta^{15}N$) 加權校正，校正 $\delta^{15}N$ 相加後得到代表獵物之 $\delta^{15}N$ ($\delta^{15}N_{Prey}$)。

	$\delta^{15}N$ (‰)	Weighted %	Weighted $\delta^{15}N$ (‰)
蜘蛛目 (Araneae)	4.89	0.30	1.49
鞘翅目 (Coleoptera)	4.04	0.05	0.20
雙翅目 (Diptera)	6.52	0.10	0.64
半翅目 (Hemiptera)	2.21	0.09	0.19
膜翅目 (Hymenoptera)	4.46	0.34	1.52
鱗翅目 (Lepidoptera)	2.92	0.02	0.07
直翅目 (Orthoptera)	1.24	0.10	0.12
$\delta^{15}N_{Prey}$			4.23

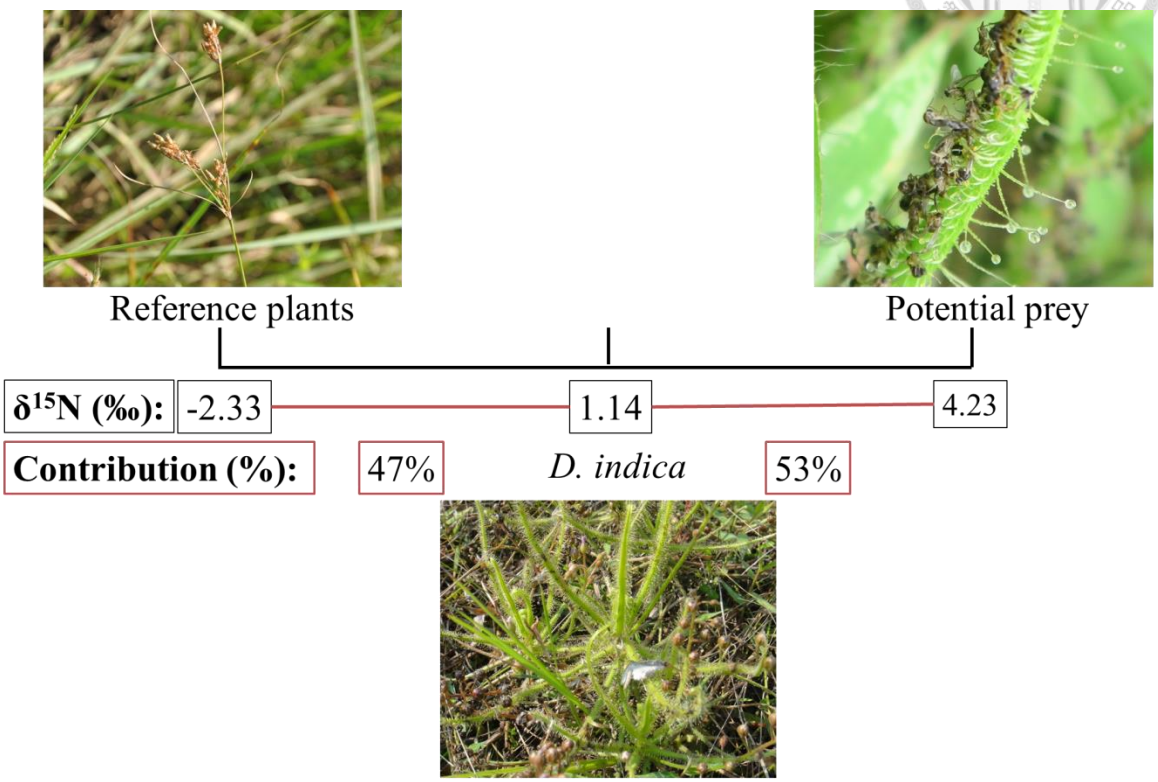


圖 8、圖示利用兩端點混合模式 (one-isotope, two-source, end-member mixing model) 計算長葉茅膏菜氮來源比例。將 $\delta^{15}N_{Reference\ plant}$、$\delta^{15}N_{Prey}$ 及 $\delta^{15}N_{Drosera}$ 帶入模式：$\delta^{15}N_{Drosera} = X\ \delta^{15}N_{Reference\ plant} + (1-X)\ \delta^{15}N_{Prey}$ 計算根源氮 (X) 及蟲源氮 (1-X) 之比例，貢獻度與線段程度成反比。此圖之 $\delta^{15}N_{Reference\ plant}$ 為優勢伴生植物 $\delta^{15}N$ 平均值。

3. 除草及除草加翻土處理對於長葉茅膏菜族群數量影響

3. 1. 環境因子、長葉茅膏菜數量及伴生植物生長狀況監測

2015 年 1 月控制組 (C plot) 因沒有除草，一年生伴生植物死亡後倒伏於土表，形成一層 15 ~ 20 cm 厚的枯落物，到 5、6 月伴生植物開始大量生長時，枯落物仍覆蓋於土表 (附圖 1)。除草組 (W plot) 及除草加翻土組 (W + R plot) 在 1 月處理完後，土壤表面完全裸露，有經過翻土處理的樣方，伴生植物回復較慢。7 月之後三種處理樣方皆長滿伴生植物，維持至生長季結束 (附圖 1)。

環境因子監測結果顯示，C 組土壤表面每月接受到的 PPFD 總量明顯低於 W 組及 W + R 組 (圖 9)。C 組土表接受到的最高月 PPFD 總量僅有 4.1 mol m^{-2} $month^{-1}$ (5 月)；7 月之後土表完全接收不到光線 (圖 9)。W 組及 W + R 組在 2 ~ 5 月土表接受到的月 PPFD 總量約為 500 ~ 800 mol m^{-2} $month^{-1}$； 6 月 W 組月 PPFD 總量下降至 319 mol m^{-2} $month^{-1}$，W + R 組則維持在 640 mol m^{-2} $month^{-1}$；7 月後兩組月 PPFD 總量皆大幅下降；9 月兩組月 PPFD 總量僅剩約 7.6 ~ 13.7 mol m^{-2} $month^{-1}$ (圖 9)。

土壤日均溫僅在 5、6 月時 W 組及 W + R 組略高於 C 組 (圖 10)，其他月份 3 組差異不大。但若從土壤溫度日變化來看，W 組及 W + R 組在 2 ~ 6 月間白天的土壤溫度都會明顯比夜晚之土壤溫度高 4 ~ 8 ℃，C 組土壤溫度日夜變化差異不大，僅 1 ~ 2 ℃ (附圖 2)。

空氣溫、濕度在三種處理樣方之間差異小。在一年內，2 月時空氣日均溫度最低，約 15℃；2 ~ 6 月日均溫逐月上升，至 7 月約 29 ℃為該年度最大值，之後開始逐月下降 (圖 11)。空氣日均濕度 2 ~ 9 月皆維持在 85 ~ 95 %之間 (圖 12)。

於 4 月觀察到處理的樣方開始長葉茅膏菜小苗，該月 W 組平均每個樣方長出 25 ± 20 株，W + R 組有 40 ± 12 株，C 組則為 0 株 (圖 13)；5 月長出大量的長葉茅膏菜，W 組平均每個樣方長出 128 ± 21 株，W + R 組高達 196 ± 59 株，以上兩種處理樣方族群累積的數量在本月份達本年度的最大值，且於 5 月底有植株開始開花，C 組的長葉茅膏菜植株集中於一個樣方的角落，可能是受風吹的影響，

此樣方的角落枯落物已不見，土表為裸露狀態，長葉茅膏菜總共長出 18 株(圖 13)；6 月 W 組長葉茅膏菜有 112 ± 22 株，W + R 組有 182 ± 55 株，C 組達到本年度最大族群數量，共 20 株 (圖 13)；7 ~ 8 月之間有大量的長葉茅膏菜開花且有部分果實已成熟，群數量則緩慢下降，至 8 月時 W 組有 82 ± 22 株，W + R 組有 139 ± 49 株，C 組仍然只有一個樣方的角落有長葉茅膏菜共 15 株 (圖 13)；9 月份族群數量大幅下降，W 組僅剩 25 ± 8 株，W + R 組 32 ± 15 株，C 組 5 株 (圖 13)；10 月份 C 組已完全無長葉茅膏菜，其餘兩種處理樣方僅剩下個位數植株 (圖 13)。

3. 2. 三種處理下生長之長葉茅膏菜[C]、[N]及 $\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 值

將長葉茅膏菜葉片進行碳、氮穩定性同位素分析後，結果顯示 C 組、W 組及 W + R 組生長之植株葉片之 $\delta^{13}C$ 及 $\delta^{15}N$ 無顯著差異，[C]、[N]則有顯著差異 (表 5)，其中 C 組長葉茅膏菜之[N]，顯著高於 W 組及 W + R 組植株[N]，後兩組無顯著差異 (表 5)；C 組植株碳含量[C]，顯著的低於 W 組及 W + R 組植株[C]，後兩組無顯著差異 (表 5)。

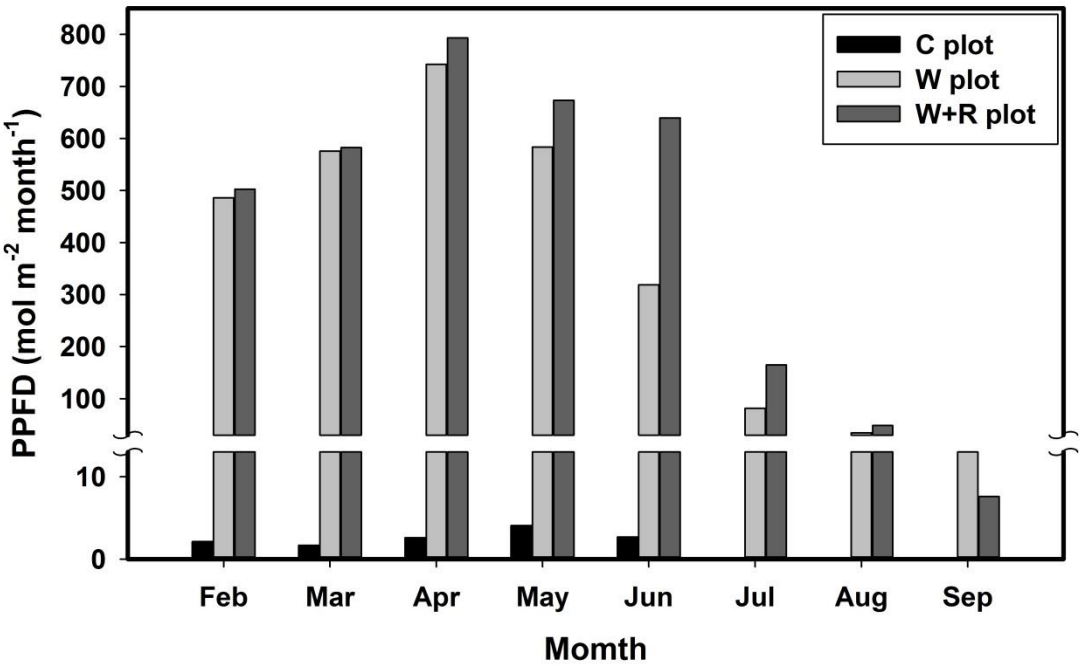


圖 9、蓮花寺濕地操控實驗中 2015 年 2 ~ 9 月控制組 (C plot)、除草組 (W plot) 及除草加翻土組 (W + R plot) 每月光合有效輻射照度 (PPFD) 總量。

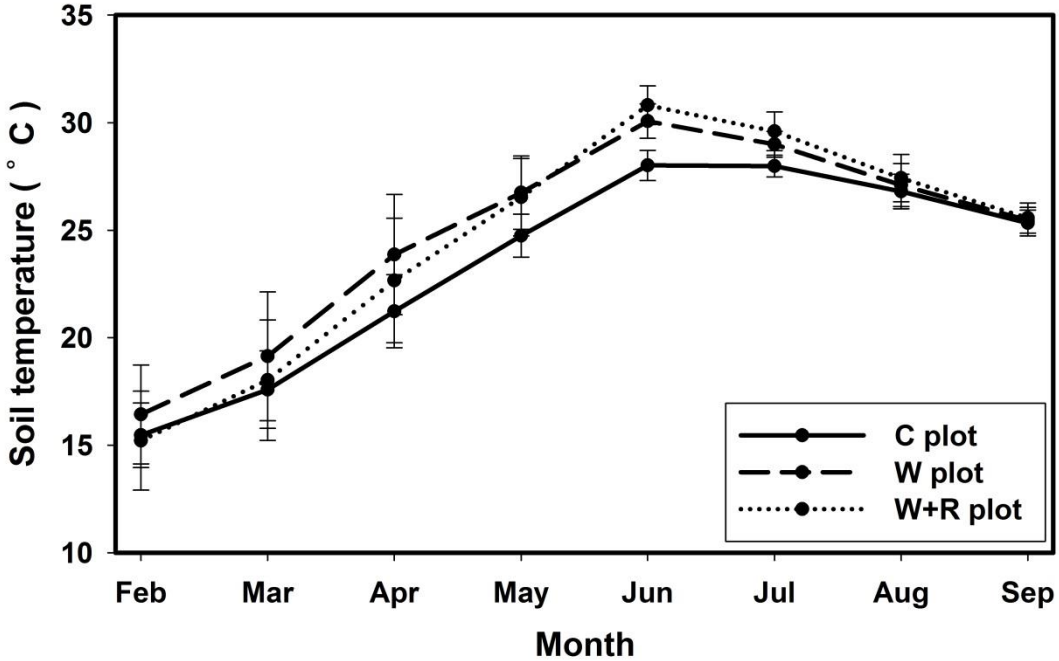


圖 10、蓮花寺濕地操控實驗中 2015 年 2 ~ 9 月控制組 (C plot)、除草組 (W plot) 及除草加翻土組 (W + R plot) 之日平均土壤溫度。

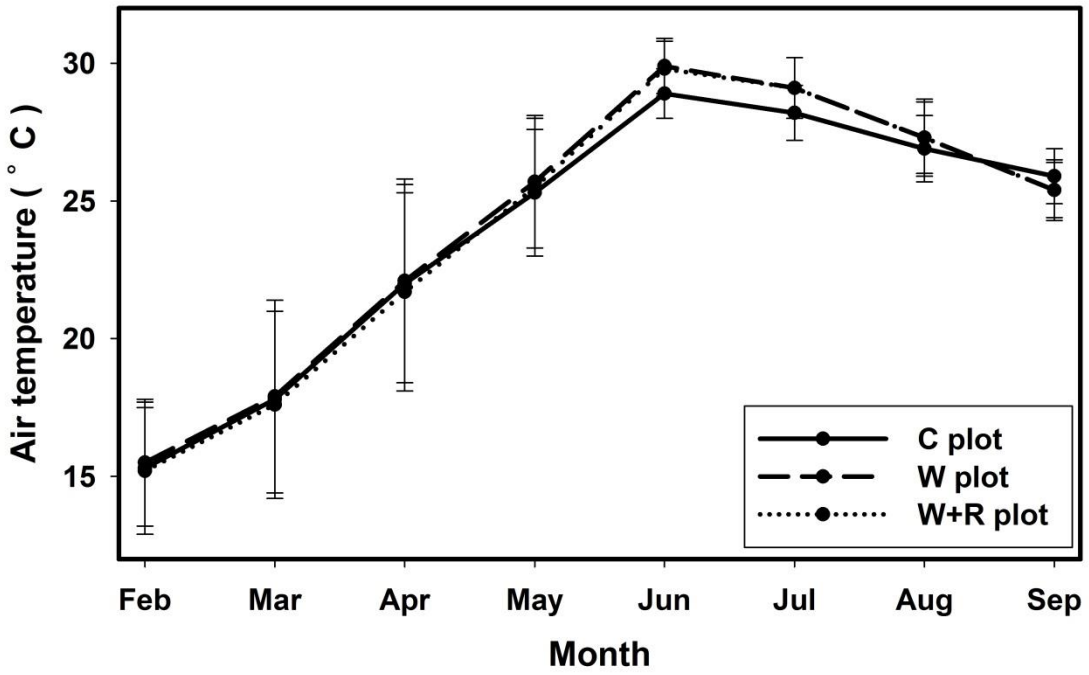


圖 11、蓮花寺濕地操控實驗中 2015 年 2 ~ 9 月控制組 (C plot)、除草組 (W plot) 及除草加翻土組 (W + R plot) 之日平均空氣溫度。

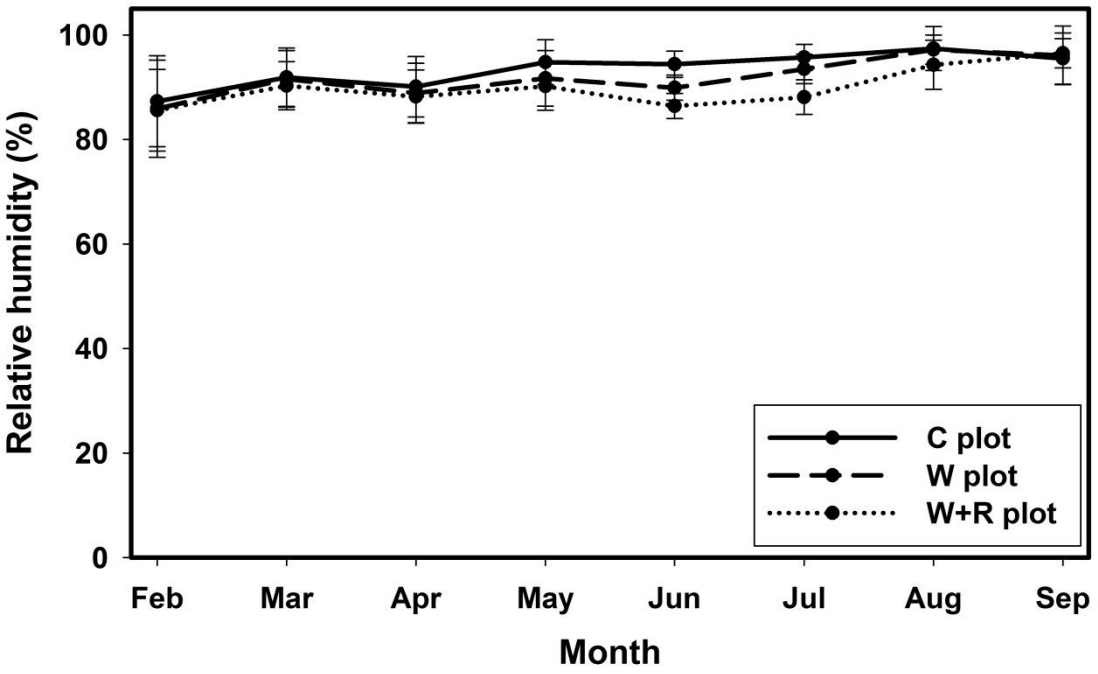


圖 12、蓮花寺濕地操控實驗中 2015 年 2 ~ 9 月控制組 (C plot)、除草組 (W plot) 及除草加翻土組 (W + R plot) 之日平均空氣濕度

。

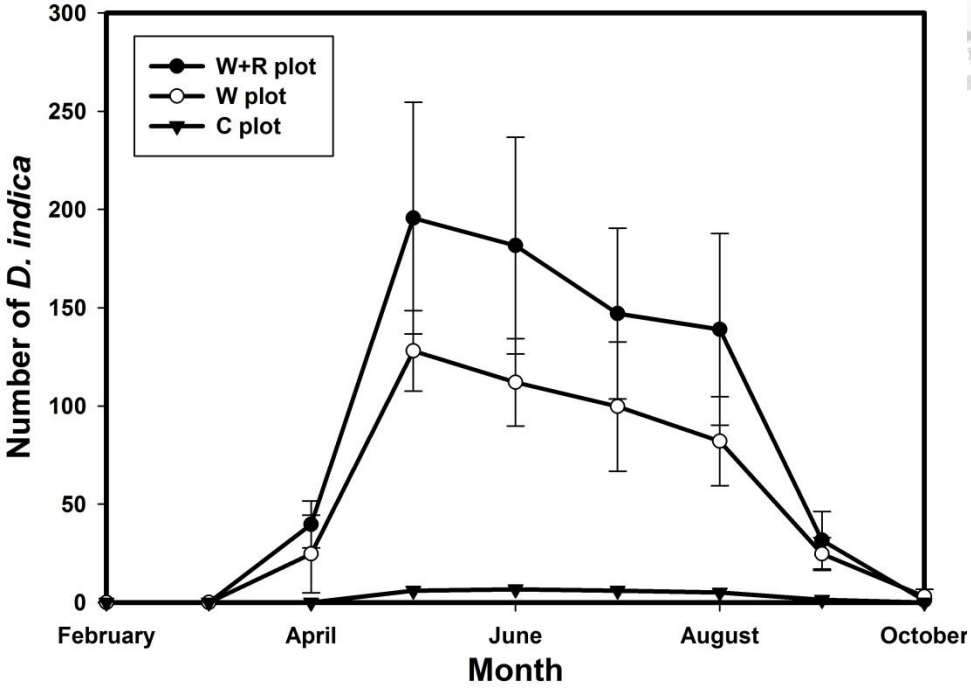


圖 13、蓮花寺濕地操控實驗中 2015 年 2 ~ 9 月控制組 (C plot)、除草組 (W plot) 及除草加翻土組 (W + R plot) 長葉茅膏菜數量變化圖 (error bar = S.D., n = 3)。

表 5、三種處理樣方長出之長葉茅膏菜其碳 (C)、氮 (N) 含量及碳 ($\delta^{13}C$)、氮 ($\delta^{15}N$) 穩定性同位素比值分析 (W plot and W + R plot, n=9; C plot, n = 5, mean ± S.D., 不同字母表示三種處理樣方之植株測值有顯著差異, One- way Anova, Bonferroni comparison of means, $p < 0.05$ 為顯著差異)

	C content (%)	$\delta^{13}C$ (‰)	N content (%)	$\delta^{15}N$ (‰)
C plot	42.69 ± 1.81[b]	-28.20 ± 0.33	3.05 ± 0.31[a]	3.19 ± 0.42
W plot	44.97 ± 1.24[a]	-27.89 ± 0.32	2.48 ± 0.41[b]	2.64 ± 0.37
W + R plot	44.84 ± 1.13[a]	-28.24 ± 0.45	2.55 ± 0.24[b]	2.76 ± 0.52

(三) 長葉茅膏菜之內部構造觀察及生理和生長測量

1. 根及葉之內部構造

長葉茅膏菜根的內部構造由外往內分別為根表皮細胞 (root epidermis)、皮層 (cortex)、具卡氏帶 (casparian strip) 之內皮層 (endodermis) 及中柱 (central cylinder) (圖 14A)。皮層數目從 3 ~ 7 層不等 (圖 14)。中柱內維管束組織排列方式近似原生中軸 (protostele)，早生木質部 (protoxylem) 相較於木質部 (xylem) 分布較外側，韌皮部 (phloem) 交錯於木質部之間，此外還有些大小較均一的細胞為薄壁組織 (parenchyma) (圖 14A)。根表皮上有根毛 (圖 14B)。

葉片橫切面呈半月狀 (圖 15A)，從維管束組織的排列判斷，凸起面為上表皮，凹陷面為下表皮，上下表皮皆有氣孔 (圖 15B & C)。葉肉組織沒有明顯的柵狀細胞和海綿細胞之分化，接近上表皮附近細胞小且鬆散，下表皮附近細胞則大且排列較緊密 (圖 15A)。葉表具有兩種不同形態腺體，其中短柄腺體 (short stalked secretory gland) 上下表皮皆有分布，為八個細胞組成，最下層兩個細胞為基座細胞 (basal cells) (圖 16B)，中間兩個細胞為柄狀細胞 (stalked cells)，最上方四個深色細胞為具生成黏液功能之分泌細胞 (secretory cells)；長柄腺體 (long stalked secretory gland) 主要分成兩部分；具支持及傳輸功能的柄狀構造 (stalk structure) 及可分泌黏液的頭狀構造 (glandular head)，柄狀構造最外 1 ~ 2 層為薄壁細胞 (parenchymatic cell)，內部有數個具傳輸功能的管胞 (tracheid) (圖 16A)；頭狀構造從連續切片結果顯示，最外圈有 2 ~ 3 層深色細胞，可分泌黏液 (secretory cells)，中間較大的細胞為管胞 (tracheid) (圖 17)，頭狀構造與柄狀構造連接處為 neck area。

2. 光度及土壤溫度對種子萌芽之影響

生長箱內溫度監測結果顯示，盆栽內土壤溫度的變化比空氣溫度變化慢，生長箱內空氣溫度在白天/夜晚間改變後，盆栽土壤溫度大約需 4 ~ 6 小時才會與空氣溫度達到平衡 (圖 18)。使用鋁箔紙遮光進行暗處理並沒有對土壤溫度造成影響。盆栽置於白天/夜晚溫度設為 30/25 ℃之生長箱內，其土壤溫度約低於空氣溫度 1 ~ 2 ℃，白天約 28.5 ℃，晚上約 23 ℃ (圖 18)；盆栽置於白天/夜晚溫度設為 25/20 ℃、20/15 ℃及 15/10 ℃之生長箱，土壤溫度變化大致符合生長箱設定之溫度 (圖 18)。

遮光之盆栽，在 4 種溫度處理下皆無種子萌芽。照光處理之長葉茅膏菜種子的累積種子萌芽率 (mean ± S.D, n = 4)，在白天/夜晚 25/20 ℃ 之環境 (64 ± 2 %) > 在 30/25 ℃ 環境 (53 ± 5 %) > 20/15 ℃ 環境 (35 ± 10 %) > 15/10 ℃ 環境 (0 %)。播種之環境溫度越高，種子越早萌芽，於 30/25 ℃ 之環境下長葉茅膏菜種子在第 16 天開始萌芽，在 25/20 ℃ 及 20/15 ℃環境下，分別於第 21 天及第 26 天開始萌芽。播種於 15/10 ℃環境下，在處理期間 (80 天) 內完全沒有種子萌發 (圖 19)。

3. 光度對長葉茅膏菜之生理和生長影響

7 月高光環境下中午時段之平均 PPFD 為 1150 μmol m^{-2} s^{-1}，與野外實驗中除草及除草加翻土處理樣方 5 月之前之 PPFD 相近；中光環境下中午時段之平均為 500 μmol m^{-2} s^{-1}；低光環境為 180 μmol m^{-2} s^{-1} (圖 20)，與 8、9 月野外實驗中除草及處草加翻土處裡樣方之 PPFD 相近，但高於控制組樣方全年之 PPFD；8 月高、中、低光環境下之中午時段平均之 PPFD 分別為 900 μmol m^{-2} s^{-1}、400 μmol m^{-2} s^{-1} 及 150 μmol m^{-2} s^{-1} (圖 20)。三種光度環境下空氣溫度變化趨勢相似，但低光環境下空氣溫度比其他 2 種處理低 1 ~ 2 度℃，7、8 月高光及中光環境下空氣溫度月平均於白天最高可達 34 ~ 37 ℃，夜晚最低溫約 26 ℃，低光環境下空氣溫度月平均於白天最高溫約 33 ~ 35 ℃，夜晚最低溫 25 ℃ (圖 20)。三種光度環境下空氣相對濕度差異不大，七月白天空氣相對濕度降至 50 %左右，晚上則超過 90 % (圖 20)；8 月白天空氣相對濕度約 60 %左右，晚上超過 90 % (圖 20)。

比較三種光處理下植株葉片之單位乾重葉綠素含量，發現中光環境生長植株其葉片有顯著較高的葉綠素含量，而高光及低光生長植株之間則無顯著差異 (圖 21A)。三種光度處理下，隨生長光度減少，葉片之葉綠素 a 對葉綠素 b 含量比值有跟著下降之趨勢 (圖 21B)，然而三種光度處理之間並無顯著差異。

PSⅡ最大光使用效率 (Fv/Fm) 結果為：中光生長植株顯著高於低光及高光生長植株，後兩者之 Fv/Fm 值無顯著差異 (圖 22A)。2015 年 8 月 31 日於台大農場測量三組植株葉片之有效光使用效率 (Φ_{PSII}, effective quantum yield)，結果顯示高光生長植株葉片在接近中午時段 Φ_{PSII} 僅有 0.35 明顯低於其他兩組 (0.6 ~ 0.7) (圖 22B)。將 Φ_{PSII} 帶入公式計算出電子傳遞鏈速率 (ETR)，生長植株其葉片在中午時之電子傳遞練速率 (ETR) 有顯著差異 (圖 22C)，中午時段高光環境植株 ETR 最大可達 230 μmol m^{-2} s^{-1}，中光環境生長植株約 140 μmol m^{-2} s^{-1}，而低光環境生長植株僅有 54 μmol m^{-2} s^{-1} (圖 22C)。

在不同光度環境下生長的長葉茅膏菜其植株高度有顯著差異，中光環境生長

植株之地上部長度顯著大於低光及高光生長植株之地上部長度，後兩者無顯著差異 (表 6)；而地下部長度中光生長植株顯著的大於低光生長植株，高光生長植株介於兩者之間分別與中光及低光生長植株皆無顯著差異 (表 6)。

三種生長光度環境下，僅有高光及中光環境下生長之長葉茅膏菜植株有開花、結果完成生活史，低光下生長植株中有 2/3 之植株 (12 株/18 株) 沒有開花就死亡，剩餘植株因重複數過少，全數用以測量生理及生長表現，因此沒有觀察這些植株是否能夠繼續生長、開花及結果。三種光度下生長之植株葉部乾重有顯著差異，其中高光環境生長之長葉茅膏菜葉部乾重最重，其次為中光環境生長植株葉部乾重，而低光環境生長植株葉部乾重最輕 (表 6)。高光環境生長植株莖部乾重與中光環境生長植株莖部乾重並無顯著差異，但顯著大於低光環境生長植株莖部乾重 (表 6)。三種光度下生長之植株根部乾重有顯著差異，其中高光生長植株 > 中光生長植株 > 低光生長之植株 (表 6)。高光生長植株之花序乾重大於中光生長植株之花序乾重，低光生長植株無數據(表 6)。將莖、葉及花序的乾重加總得到地上部乾重，三種處理之間有顯著差異：高光生長植株地上部乾重 > 中光生長植株地上部乾重 > 低光生長植株地上部乾重 (表 6)。將地上部乾重加上地下部 (根) 乾重後為全株植物乾重，結果為高光生長植株 > 中光生長植株 > 低光生長植株，三種處理之間有顯著差異 (表 6)。

將各部位乾重除以植株總乾重後，計算長葉茅膏菜之根、莖、葉及花序重量百分比，結果顯示三種處理下根部所佔的比例都是最低的，而葉部所佔的比例都是最高，高光、中光及低光環境生長之植株，其根部乾重占全株之比例約為 6 %，三組之間無顯著差異 (表 6)；三種光處理莖部重量百分比結果為：低光生長植株 > 中光生長植株 > 高光生長植株 (表 6)；葉部重量百分比結果為低光環境生長植株顯著高於高光及中光環境生長植株，後兩者無顯著差異 (表 6)；高光環境生長植株花序重量百分比顯著大於中光環境生長植株，低光環境生長植株無數據 (表 6)。

高光環境下生長之長葉茅膏菜每株植物的花序數目 (inflorescences per plant)

及果實數量 (fruits per plant) 顯著高於中光環境生長植株的每株植物花序數目及果實數量 (表 6)。然而種子數量計算結果顯示，高光生長植株結的果實內種子數量 (seeds per fruit) 與中光生長植株結的果實內種子數量並沒有顯著差異 (表 6)。計算後種子數量為: 高光生長植株每株植物所結的總種子數 (seeds per plant) 顯著大於中光生長植株每株植物所結的總種子數 (表 6)。

將不同光度環境生長之植株所產生的種子播種在盆栽，並置於白天/夜晚 25/20 ℃生長箱，以計算萌芽率和檢測種子活性，結果顯示 2 種光度處理下生長植株產生之種子皆於第 21 天開始萌芽，其後兩者萌芽率相似，高光生長植株產生之種子在第 70 天達到最大萌芽率 (60.5 ± 6.4 %) (圖 23)；中光生長植株產生之種子在第 65 天達到最大萌芽率 (62.3 ± 9.6 %)，兩者的最大萌芽率並無顯著差異(圖 23)。

4. 有、無捕捉獵物對於長葉茅膏菜生理和生長影響

長葉茅膏菜生長於高光環境，環境因子資料同結果(三) 3。實驗組 (Prey excluded plant, PE plant) 為了避免長葉茅膏菜捕捉獵物，因此利用珍珠紗完全罩住植株以隔蟲 (圖 4A)，因此有隔蟲環境生長之長葉茅膏菜無法補捉獵物；控制組 (Control plant, C plant) 用珍珠紗半遮住植株，下方留有縫隙，以利獵物進出 (圖 4B)，使無隔蟲環境生長之長葉茅膏菜可捕捉獵物。控制組之長葉茅膏菜植株成熟葉片之[N]和 $\delta^{15}N$ 值均顯著的高於實驗組之植株 (表 7)，此結果表示兩者氮源有所不同。實驗組和控制組植株葉片之[C]及 $\delta^{13}C$ 值皆無顯著差異 (表 7)。

使用 pair-test 比較控制組及實驗組植株的半枯葉 (half withered leaves) 與全枯葉 (full withered leaves)，結果顯示兩者之[N]及 $\delta^{15}N$ 值皆無顯著差異 (表 7)，因此將兩種葉片數據混合當作凋亡葉片 (senescent leaves) 之[N]值以計算養分回收率。葉片在凋亡過程中會減損部分乾重，因此使用[N]值來計算每片葉片回收率，需考慮凋亡乾重減少之影響。根據 Adamec (2002) 的研究，陸生食蟲植物凋亡的葉子 (senescent leaves) 平均會減少 29 %乾重，因此在計算回收率時，凋亡葉片之氮含量需乘上 0.71 來校正。結果顯示控制組及實驗組植株之凋亡之[N]葉片皆顯著低於成熟葉 (表 7)；有捕蟲植株之氮回收率為 54 ± 0.08 %，無捕蟲之氮回收率為 43 ± 0.04 % (表 7)。又控制組及實驗組之植株凋亡葉片的 $\delta^{15}N$ 值顯著低於成熟葉片之 $\delta^{15}N$ 值 (表 7)；

控制組之長葉茅膏菜其葉片單位乾重葉綠素含量 (2.23 ± 0.19 mg/g) 顯著高於實驗組之植株 (1.51 ± 0.13 mg/g) (圖 24A)。而葉片葉綠 a 對葉綠素 b 含量比值則是實驗組 (3.16 ± 0.21) 顯著高於控制組植株 (2.80 ± 0.22) (圖 24B)。兩組植株之 PSⅡ最大光使用效率 (0.750 ~ 0.752) (Fv/Fm) 無顯著差異 (圖 25A)。2015 年 8 月 31 日於台大農場測量兩組植株之葉片之有效光使用效率 (Φ_{PSII}, effective quantum yield)，並將此值帶入公式計算 ETR，結果顯示兩組之間 Φ_{PSII}及 ETR 皆無顯著差異 (圖 25B & C)，接近中午兩組 Yield 約 0.4、ETR 可達 200 ~ 210 μmol m^{-2} s^{-1} (圖

25B & C)。

控制組之長葉茅膏菜地上部高度顯著小於實驗組之長葉茅膏菜地上部高度(表 8)； 控制組及隔蟲實驗組之長葉茅膏菜植株其根部乾重、莖部乾重、葉部乾重、花序乾重地上部乾重及全株總乾重皆無顯著差異 (表 8)。將各部位乾重除以全株總乾重後得到各部位乾重佔全株總重百分比，其中根部重量百分比及莖部重量百分比在兩組之間無顯著差異，而實驗組植株之葉部重量百分比顯著高於控制組之植株 (表 8)；花序重量百分比則相反，控制組植株顯著高於實驗組之植株 (表 8)。

兩種處理植株之每株植物花序數目 (inflorescences per plant) 無顯著差異 (表 8)；控制組結的果實數目 (fruits per plant) 顯著高於實驗組植株結的果實數目(表 8)；將兩種處理長葉茅膏菜結的果實採集回實驗室計算種子數量，結果顯示控制組植株結的每個果實內種子數量 (seeds per fruit)，顯著高於實驗組植株結的果實之種子數量 (表 8)；計算後，控制組植株的每株植物的總種子量 (seeds per plant) 顯著高於實驗組植株的種子數量 (表 8)。

將控制組及實驗組之長葉茅膏菜植株產生的種子播種在盆栽，並置於白天/夜晚 25/20 ℃生長箱計算萌芽率以比較種子活性，結果顯示有、無捕捉獵物植株產生之種子皆於播種後第 21 天開始萌芽，之後有捕捉獵物植株產生之種子萌芽速率快速上升至第 56 天後開始趨緩 (圖 26)；無捕捉獵物植株產生之種子萌芽率上升速度稍慢於有捕捉獵物植株產生之種子，在第 63 天達也有捕捉獵物植株產生之種子達最大萌芽率 (86.5 ± 3.1 %) (圖 26)；無捕捉獵物植株產生之種子在第 70 天達到最大萌芽率 (86.8 ± 4.4 %)，兩者的最大萌芽率並無顯著差異 (圖 26)。

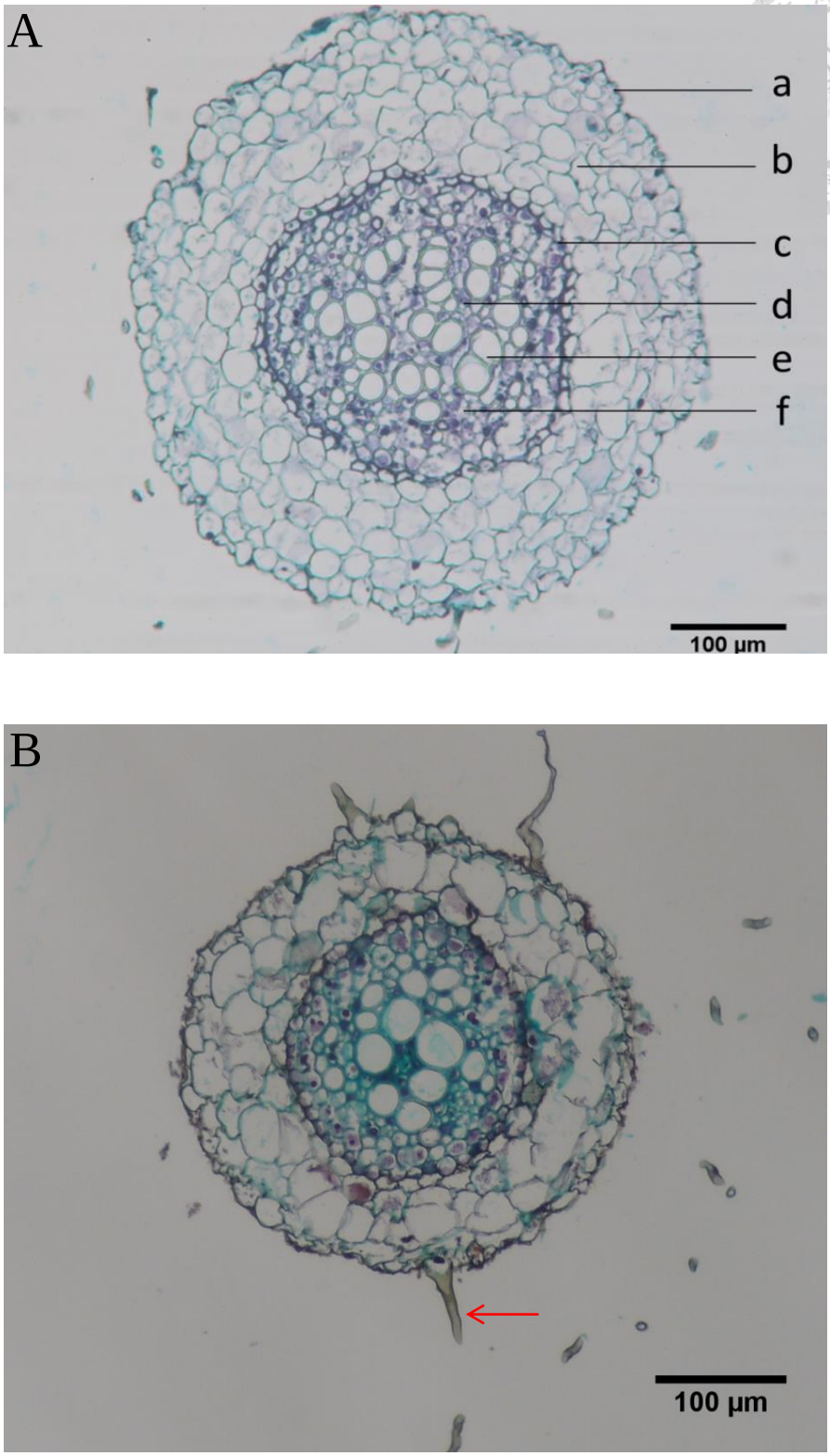


圖 14、長葉茅膏菜根橫切面。A 圖皮層約為 6 ~ 7 層，a: 根表皮細胞，b: 皮層，c: 內皮層，d: 韌皮部，e: 木質部，f: 薄壁組織。B 圖皮層約 2 ~ 3 層。紅色箭頭處為根毛。

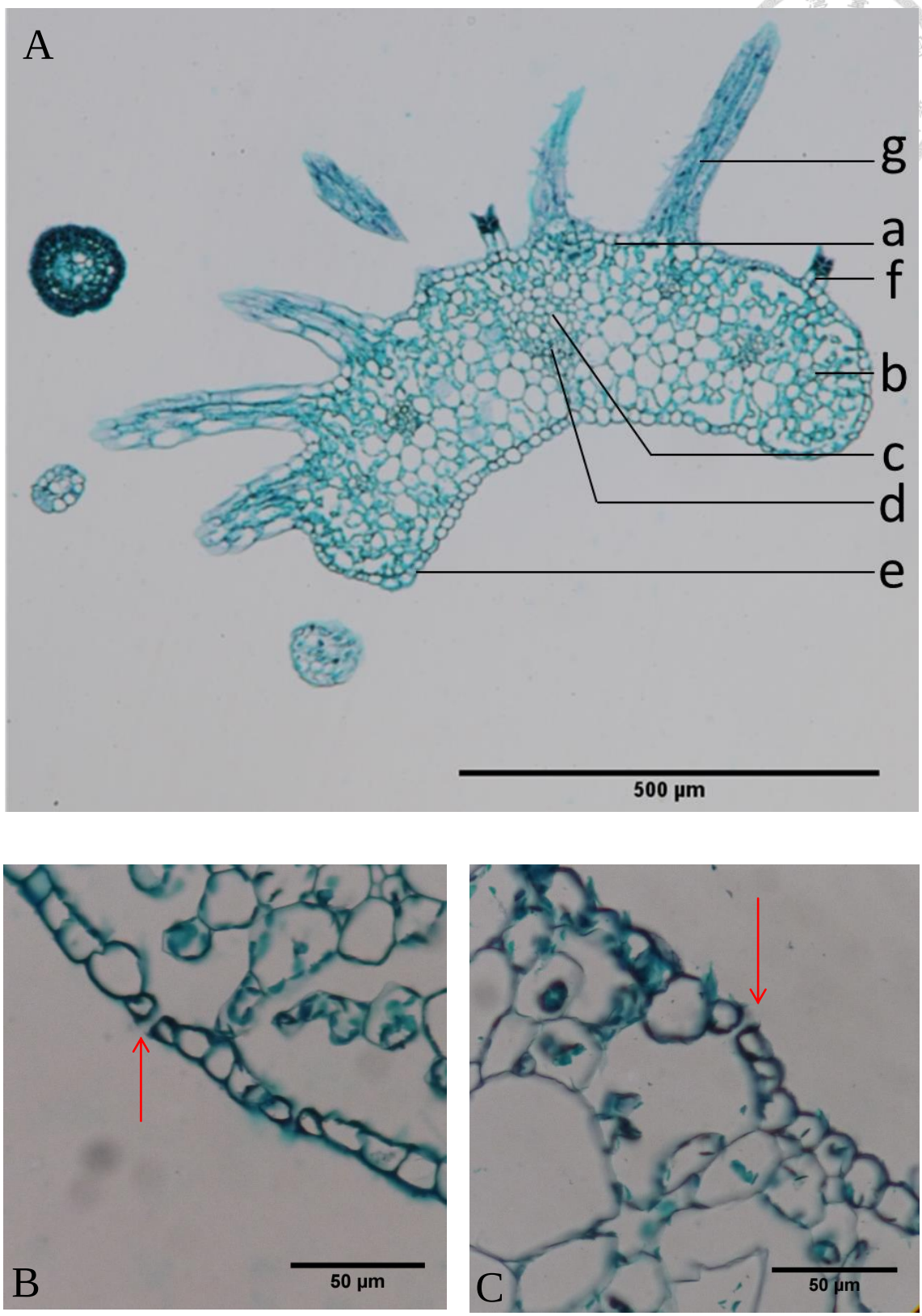


圖 15、長葉茅膏菜葉橫切面。A 圖長葉茅膏菜葉片呈半月形，a: 上表皮，b: 葉肉細胞，c: 木質部，d: 韌皮部，e: 下表皮，f: 短柄腺體，g: 長柄腺體。紅色箭頭處為氣孔。B 圖為上表皮之氣孔；C 圖為下表皮之氣孔。

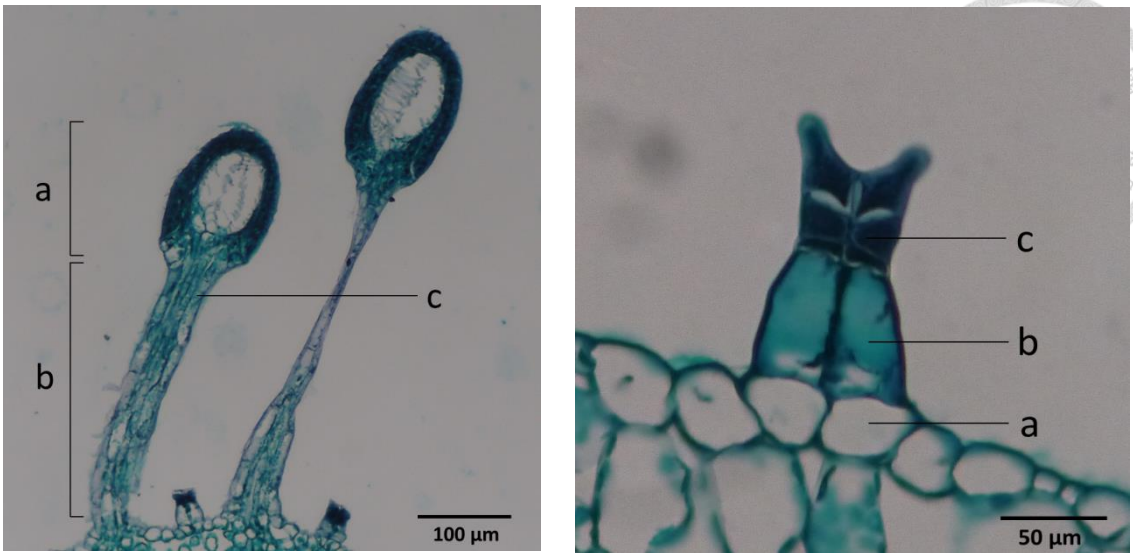


圖 16、兩種形態腺體切片。A 圖為長柄腺體，a: 頭狀構造，b: 柄狀構造，c: 薄壁細胞。B 圖為短柄線體，a: 基座細胞，b: 柄狀細胞，c: 分泌細胞。

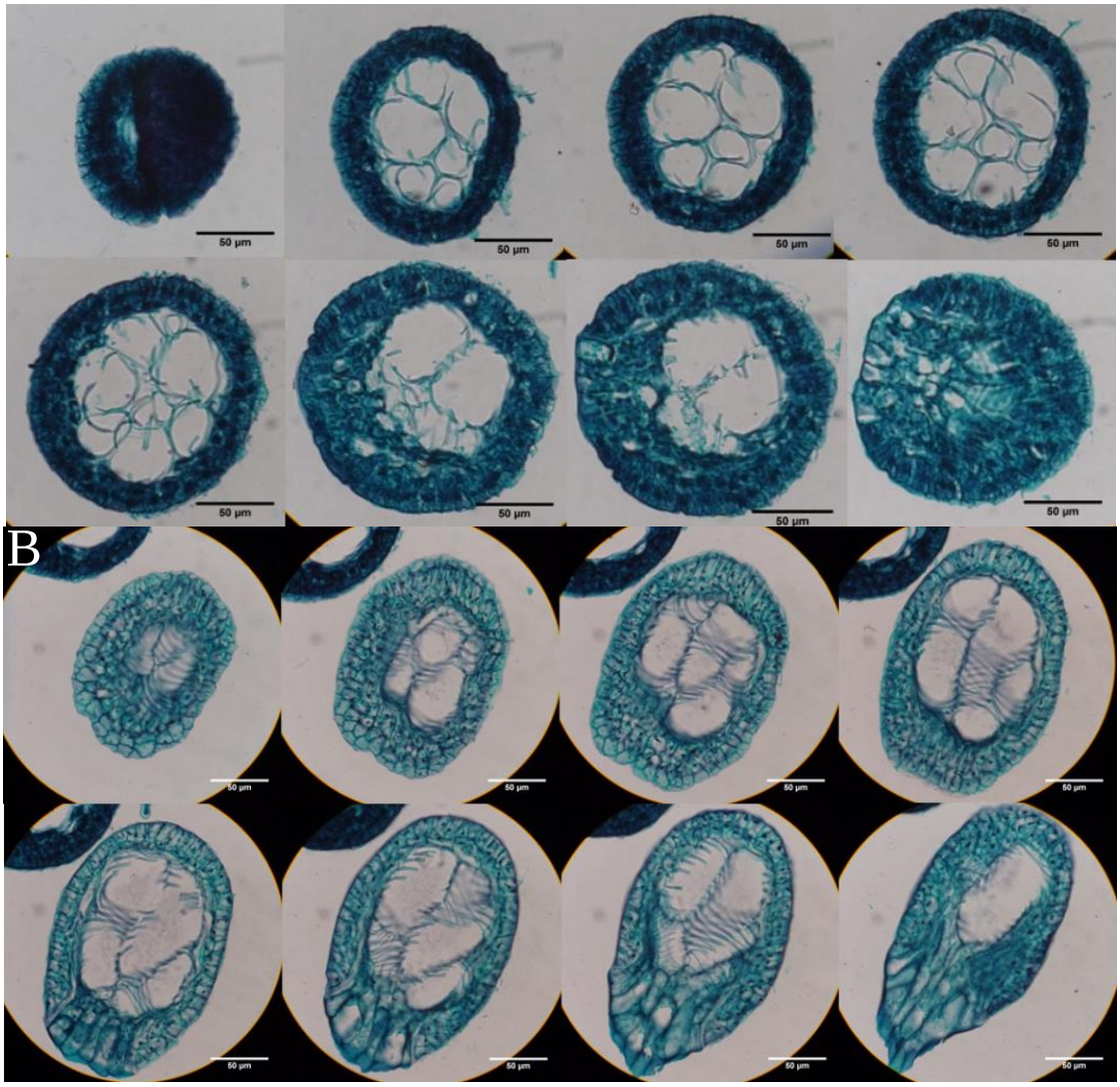


圖 17、長柄腺體之頭狀構造連續切片。A 圖為橫切面。B 圖為縱切面。兩張圖切片順序皆是第一排由左至右再換第二排由左至右。

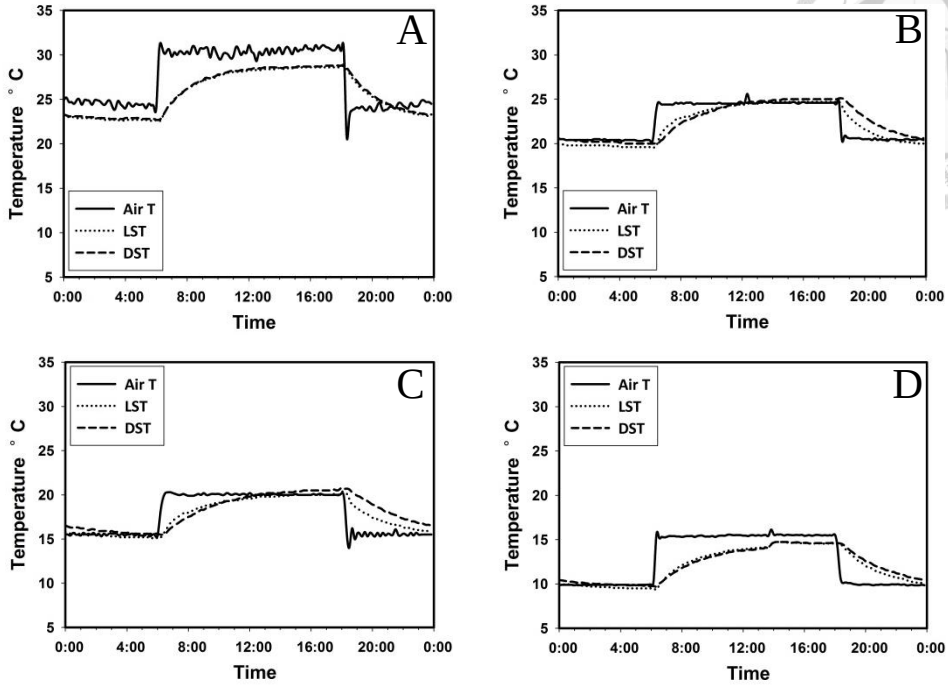


圖 18、種子萌發實驗所使用的生長箱，其空氣溫度及盆栽土壤溫度日變化。Air T 為空氣溫度；LST 為光處理盆栽土壤溫度；DST 為暗處理盆栽土壤溫度。A 圖為 30/25 ℃生長箱;B 圖為 25/20 ℃生長箱;C 圖為 20/15 ℃生長箱;D 圖為 15/10 ℃生長箱。

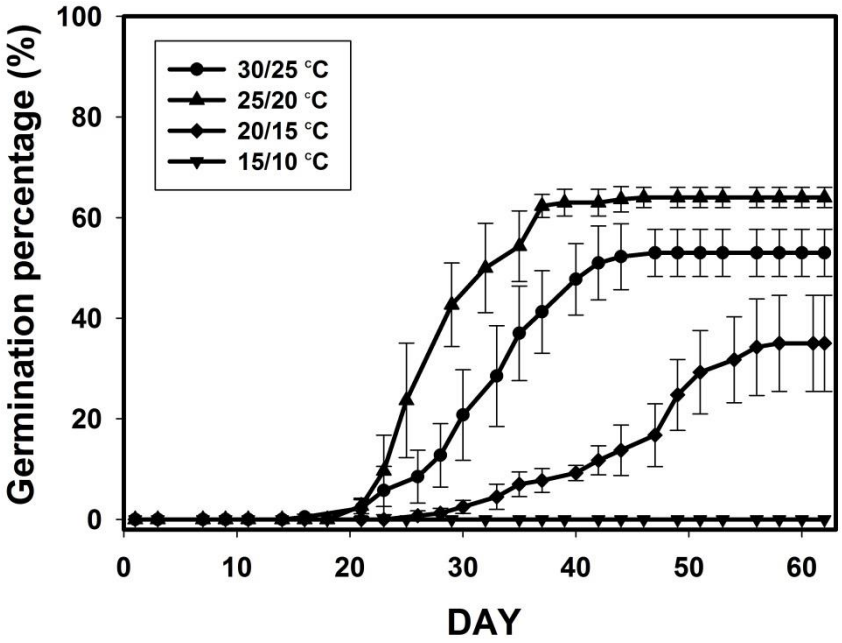


圖 19、照光處理下不同溫度的生長箱中長葉茅膏菜種子之萌芽率 (error bar = S.D., n=4)。

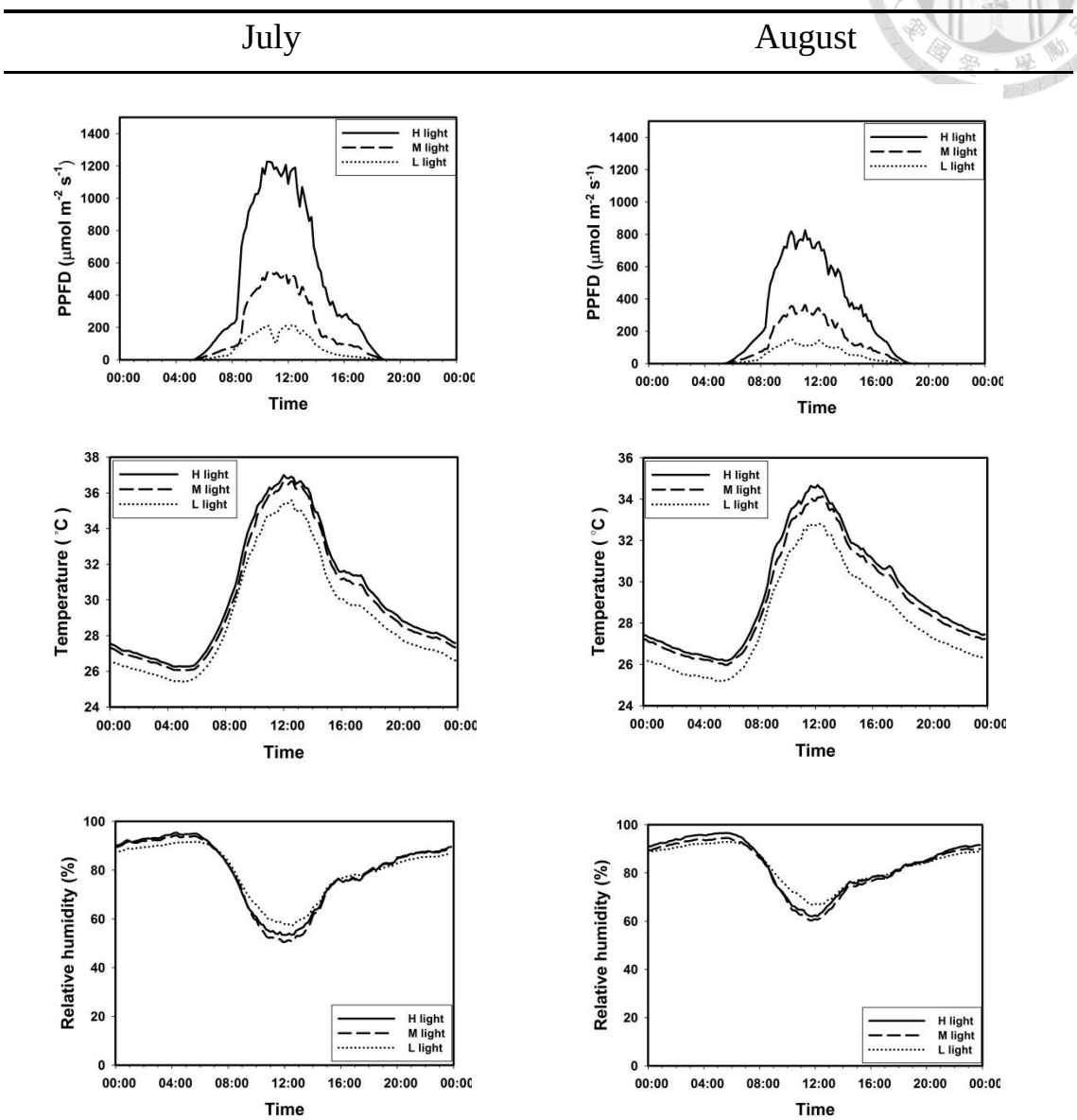


圖 20、台大農場光度操控實驗中 7 ~ 8 月份高光 (H light) 及中光 (M light) 及低光 (L light) 環境之光合作用有效輻射照度 (PPFD)、空氣溫度 (Temperature) 及空氣相對濕度 (Relative humidity)。

。

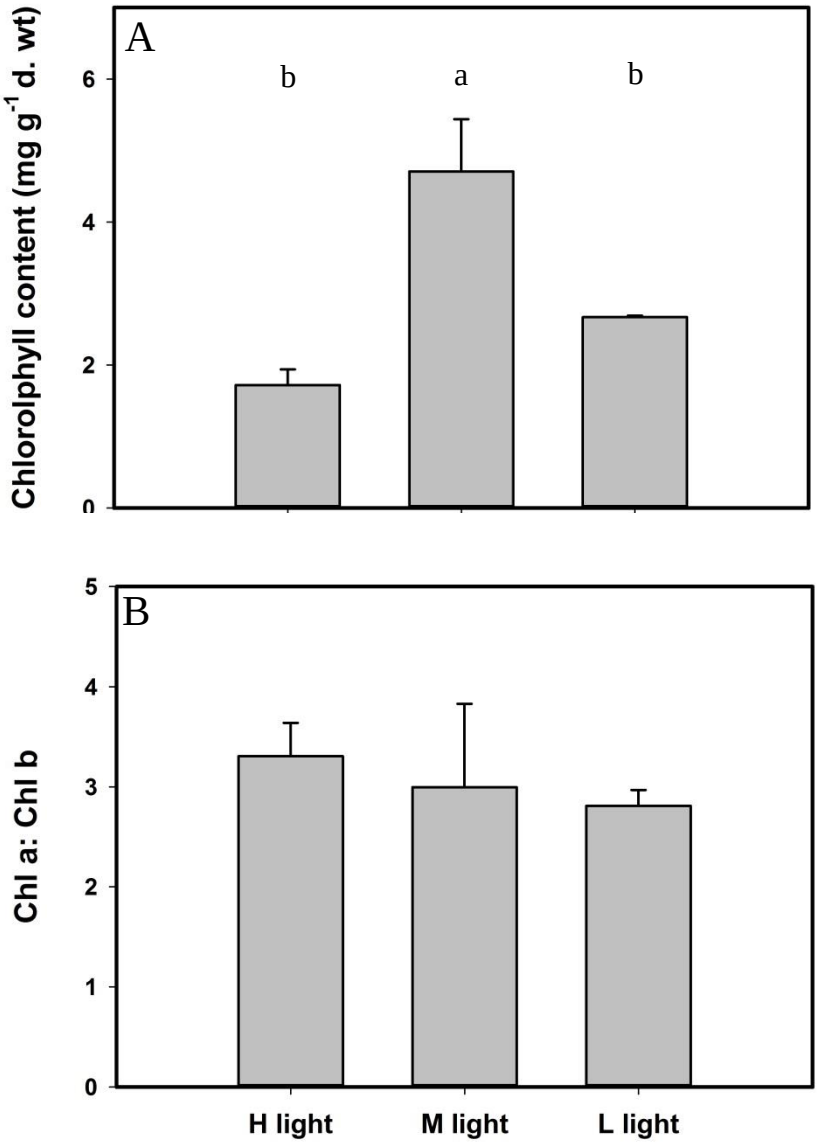


圖 21、高光 (H light) 及中光 (M light) 及低光 (L light) 環境生長之長葉茅膏菜葉片單位乾重葉綠素含量 (圖 A) 及葉綠素 a 對葉綠素 b 含量比值 (圖 B)。(高光、中光處理 n=6；低光處理 n=4, mean ± S.D., One- way Anova, Bonferroni comparison of means, $p < 0.05$ 為顯著差異)。

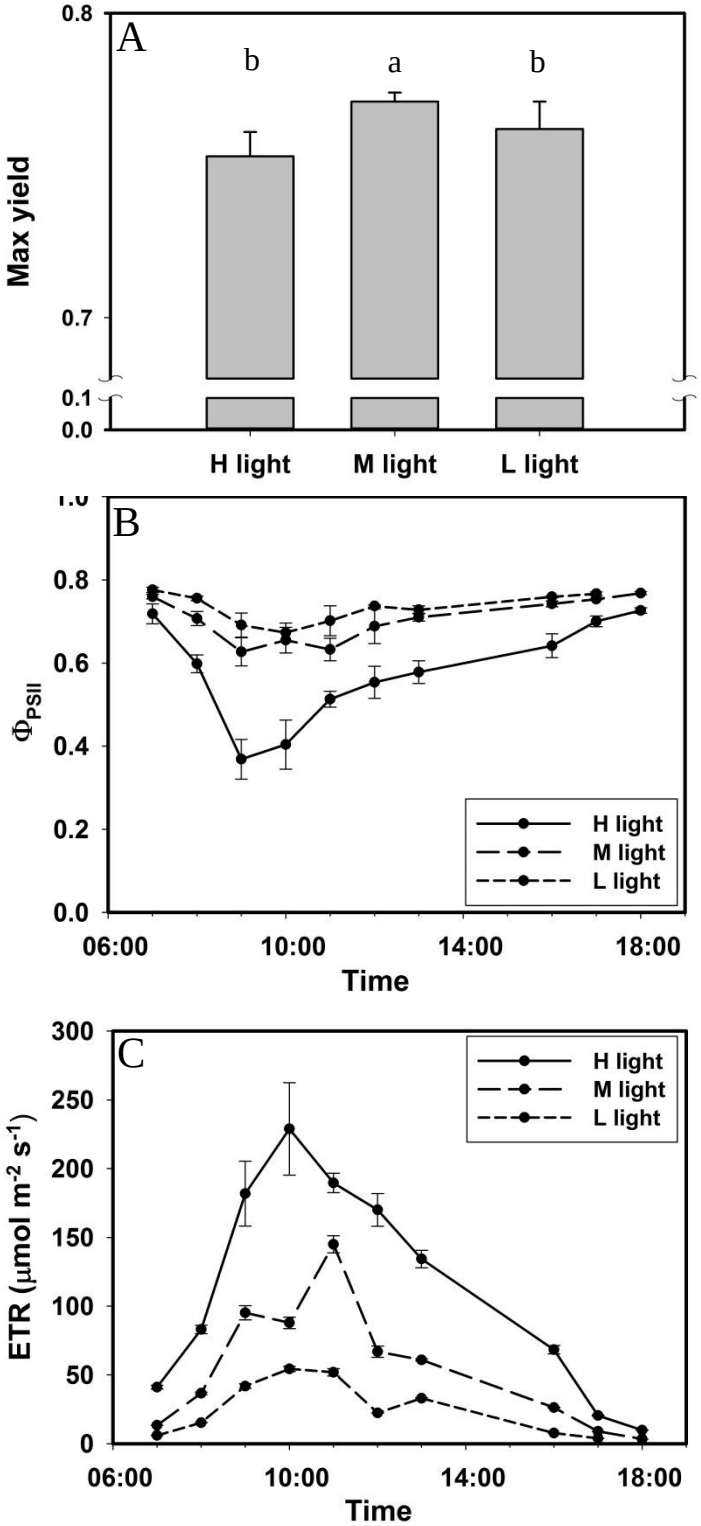


圖 22、高光 (H light) 及中光 (M light) 及低光 (L light) 環境生長之長葉茅膏菜葉片 PSⅡ 最大光使用效率 (Fv/Fm, Max yield)、有效光使用效率 (Φ_{PSII}, effective quantum yield) 及電子傳遞鍊速率 (ETR, μmol m^{-2} s^{-1}) 之日變化圖。A 圖三組之 Fv/Fm，B 圖為 2015 年 8 月 31 日測得之 Φ_{PSII} 日變化；C 圖為 2015 年 8 月 31 日測得之 ETR 日變化(高光、中光處理 n=6, 低光 n=4, One- way Anova, Bonferroni comparison of means, $p < 0.05$ 為顯著差異)。

表 6、三種光度環境生長之長葉茅膏菜之植株高度、生物量及花序、果實及種子產量測量。生物量測量包含根部、莖部、葉部、花序、地上部、地下部乾重、總生物量及根部、莖部、葉部及花序乾重佔全株植物乾重之重量百分比；植株高度包含地上部、地下部長度 (mean ± S.D., 高度及生物量：高光、中光處理 n=6；低光處理 n=4, 花序及果實量 n=18, 種子量 per fruit: 高光處理 n=42; 中光處理 n=37, One- way Anova, Bonferroni comparison of means,不同字母表三組之間數值有顯著差異, $p < 0.05$)。

	High light	Medium light	Low light
Length (cm):			
Above ground	20.27 ± 8.97[b]	48.77 ± 3.76[a]	30.98 ± 11.19[b]
Below ground	6.77 ± 0.52[ab]	7.92 ± 1.79[a]	5.12 ± 1.49[b]
Dry weight (mg):			
Above ground:	461.71 ± 40.07[a]	334.38 ± 39.44[b]	54.14 ± 26.60[c]
Leaf	237.03 ± 20.16[a]	160.86 ± 24.77[b]	30.12 ± 15.25[c]
Stem	105.75 ± 9.97[a]	121.63 ± 11.76[a]	24.02 ± 11.39[b]
Inflorescence	118.93 ± 21.86[a]	51.98 ± 15.68[b]	—
Below ground:			
Root	31.12 ± 4.43[a]	21.05 ± 3.85[b]	3.25 ± 1.54[c]
Total biomass (TB):	492.83 ± 43.20[a]	355.53 ± 42.54[b]	57.29 ± 28.00[c]
Ratio (%)			
Leaf / TB	48.15 ± 2.41[b]	45.17 ± 3.44[b]	52.16 ± 2.92[a]
Stem / TB	21.49 ± 1.42[c]	34.32 ± 2.05[b]	42.25 ± 1.96[a]
Root / TB	6.31 ± 0.60	5.90 ± 0.65	5.58 ± 1.10
Inflorescence / TB	24.05 ± 3.51[a]	14.60 ± 4.14[b]	—
No. of inflorescences (per plant)	7 ± 0[a]	5 ± 1[b]	—
No. of flowers (per inflorescences)	10 ± 2	8 ± 2	—
No. of fruits (per plant)	70 ± 11[a]	38 ± 6[b]	—
No. of seeds (per fruit)	87 ± 29	99 ± 28	—
Total seeds of plant (per plant)	6142 ± 953[a]	3737 ± 588[b]	—

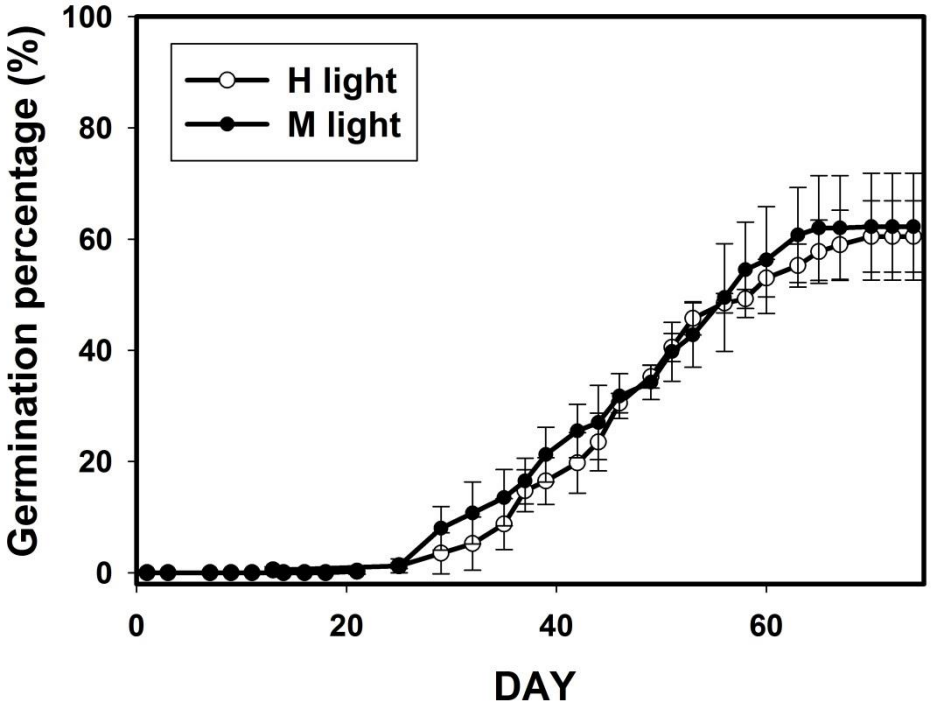
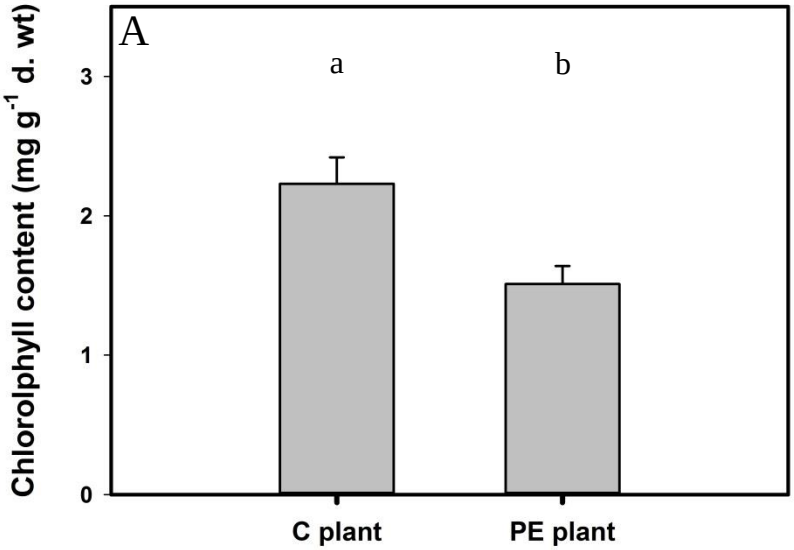


圖 23、高光 (H light) 及中光 (M light) 環境生長之長葉茅膏菜種子萌芽率。萌芽環境為白天/夜晚 25/20 ℃之生長箱。最大萌芽率無顯著差異 (n=4, One- way Anova)。

表 7、控制組 (C plant)、隔蟲實驗組 (PE plant) 之長葉茅膏菜植株成熟葉 (mature leaf)、半枯葉 (half withered leaf) 及全枯葉 (full withered leaf) 之[N]含量及穩定同位素比值分析。半枯葉與全枯葉之 [N]、$\delta^{15}N$ 值比較以及回收率 (Reutilization) 計算中老葉與成熟葉使用 pair t-test 比較，不同字母表示有顯著差異，$p < 0.05$ 為顯著差異。凋亡葉片為半枯葉與全枯葉平均，n=10。控制組與實驗組之間成熟葉與凋亡葉比較使用 t-test，mean ± S.D.，不同字母表示兩組之間數值有顯著差異，pair t-test，$p < 0.05$ 為顯著差異，n=5。

	C plant	PE plant
N content (%)		
Half withered leaf	1.25 ± 0.11	1.18 ± 0.06
Full withered leaf	1.42 ± 0.37	1.23 ± 0.07
$\delta^{15}N$ (‰)		
Half withered leaf	-0.36 ± 0.54[a]	-3.52 ± 1.17[b]
Full withered leaf	-0.53 ± 0.71[a]	-3.63 ± 1.17[b]
Mature leaf		
C content (%)	42.59 ± 0.50	41.92 ± 1.88
$\delta^{13}C$ (‰)	-28.84 ± 0.57	-29.37 ± 0.27
N content (%)	2.16 ± 0.20[a]	1.52 ± 0.09[b]
$\delta^{15}N$ (‰)	1.99 ± 0.56[a]	-0.14 ± 0.98[b]
Senescent leaf		
C content (%)	44.24 ± 1.91	43.93 ± 2.22
$\delta^{13}C$ (‰)	-29.98 ± 0.89[a]	-30.73 ± 0.10[b]
N content (%)	1.34 ± 0.28	1.20 ± 0.07
$\delta^{15}N$ (‰)	-0.44 ± 0.60[a]	-3.57 ± 1.10[a]
Reutilization (%)	54.2 ± 7.7[a]	42.7 ± 4.2[b]



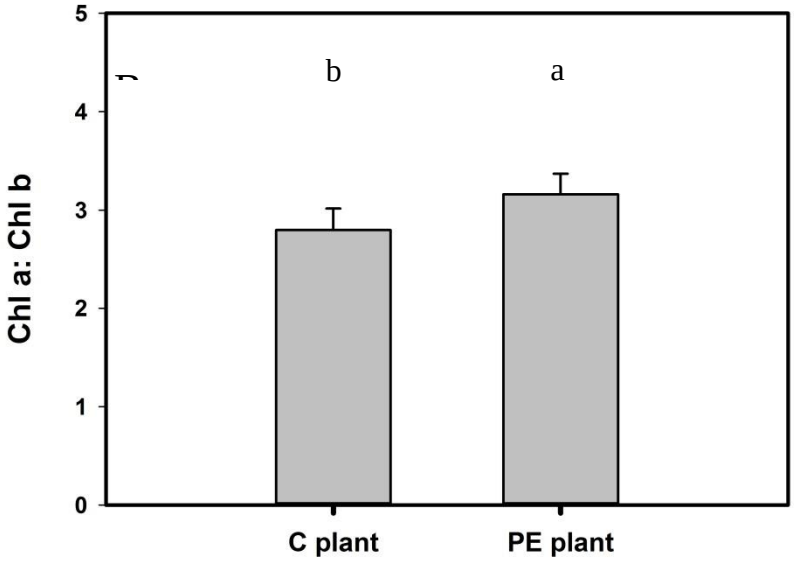


圖 24、控制組 (C plant)、隔蟲實驗組 (PE plant) 長葉茅膏菜植株葉片單位乾重葉綠素含量及葉綠素 a 對葉綠素 b 含量比值。A 圖為葉片單位乾重葉綠素含量。B 圖為葉綠素 a 對葉綠素 b 含量比值 (n = 6, One- way Anova, 不同字母表兩組之間數值有顯著差異, $p < 0.05$ 為顯著差異)。

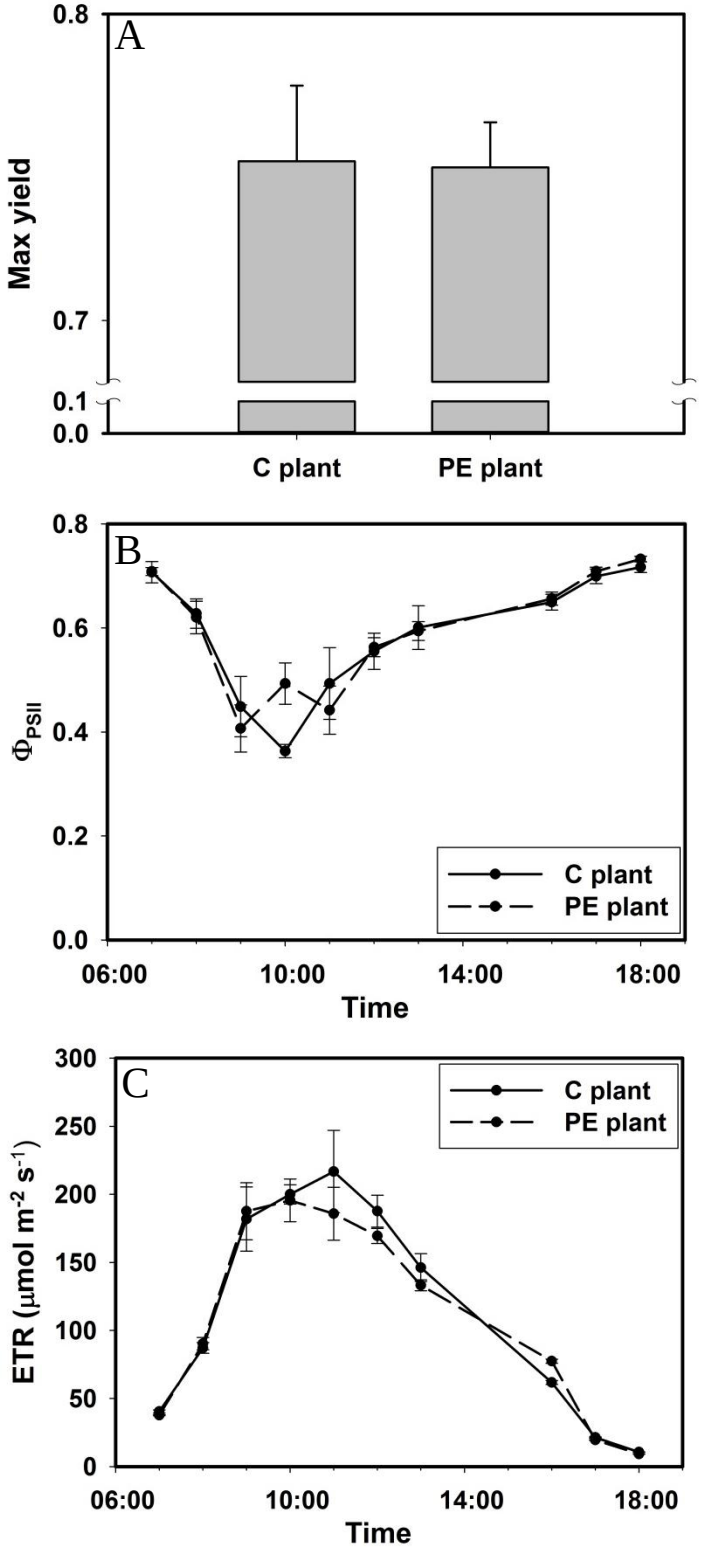


圖 25、控制組 (C plant)、隔蟲實驗組 (PE plant) 長葉茅膏菜葉片 PSⅡ 最大光使用效率 (Fv/Fm, Max yield)、有效光使用效率 (Φ_{PSII}, effective quantum yield) 及電子傳遞鍊速率 (ETR, μmol m^{-2} s^{-1}) 日變化。A 圖為控制組及實驗組之 Fv/Fm；B 圖為 2015 年 8 月 31 日測得之 Φ_{PSII} 日變化；C 圖為 2015 年 8 月 31 日測得之 ETR 日變化。(n=6, t-test, $p < 0.05$ 為顯著差異) 。

表 8、控制組 (C plant)、隔蟲實驗組 (PE plant) 之生長之長葉茅膏菜之植株高度、生物量及花序、果實及種子產量測量。生物量測量包含根部、莖部、葉部、花序、地上部、地下部乾重、總生物量及根部、莖部、葉部及花序乾重佔全株植物乾重之重量百分比；植株高度包含地上部、地下部長度。 (生物量 n = 6，花序及果實量 n=18，種子量 per fruit: 控制組 n=26; 實驗組 n=32, t-test, 不同字母表示兩組之間數值有顯著差異, $p < 0.05$)。

	C plant	PE plant
Length (cm):		
Above ground	15.28 ± 1.99[b]	22.27 ± 5.56[a]
Below ground	5.83 ± 1.70	6.37 ± 0.95
Dry weight (mg):		
Above ground:	304.80 ± 65.00	316.90 ± 86.29
Leaf	135.53 ± 36.89	175.57 ± 56.09
Stem	68.90 ± 11.26	73.63 ± 10.01
Inflorescence	100.37 ± 26.56	67.70 ± 36.27
Below ground:		
Root	17.30 ± 1.76	21.09 ± 7.40
Total biomass (TB):	322.10 ± 66.12	337.99 ± 91.98
Ratio (%)		
Leaf / TB	41.70 ± 5.20[b]	51.17 ± 7.99[a]
Stem / TB	21.66 ± 1.96	23.67 ± 10.11
Root / TB	5.54 ± 1.07	6.14 ± 1.66
Inflorescence / TB	31.10 ± 3.98[a]	19.01 ± 5.75[b]
No. of inflorescences (per plant)	6 ± 1	5 ± 2
No. of flowers (per inflorescences)	13 ± 2[a]	10 ± 1[b]
No. of fruits (per plant)	78 ± 16[a]	54 ± 18[b]
No. of seeds (per fruit)	110 ± 22[a]	81 ± 20[b]
Total seeds of plant (per plant)	8535 ± 1712[a]	4326 ± 1487[b]

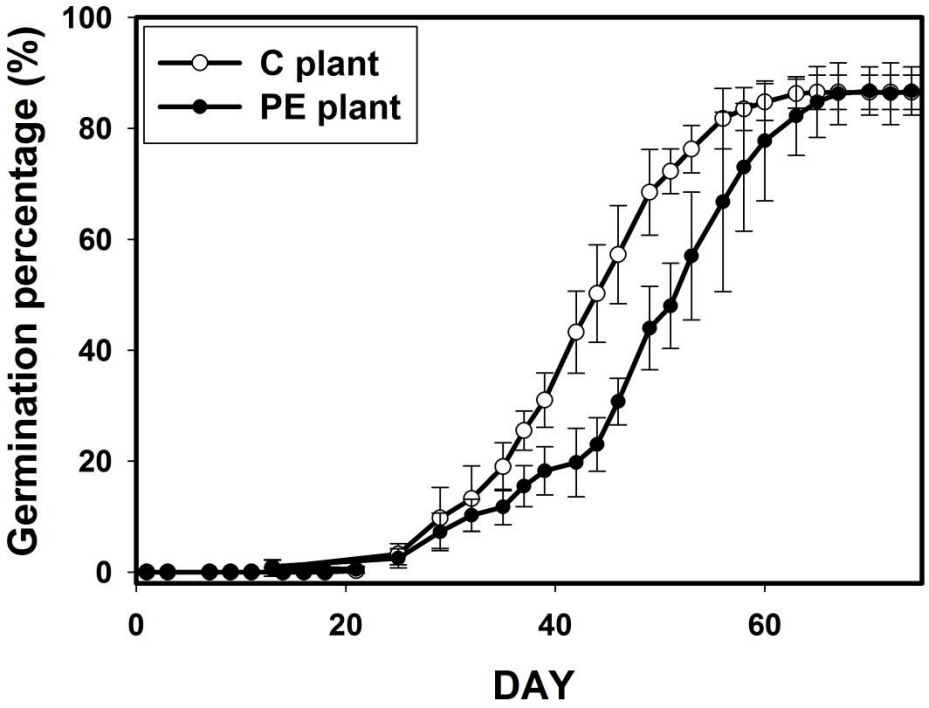


圖 26、控制組 (C plant)、隔蟲實驗組 (PE plant) 長葉茅膏菜種子萌芽率。萌芽環境為白天/夜晚 25/20 ℃之生長箱。最大萌芽率無顯著差異 (n = 4, One- way Anova)。

四、討論

（一）長葉茅膏菜外部形態及內部構造

1. 植株外部形態分析

國內外描述長葉茅膏菜形態特徵的文獻不多，將這些文獻互相比較發現其對於植株大小的記錄與實際觀察不同，黑澤英一 (1920) 描述台灣之長葉茅膏菜植株高度約 9 ~ 13 cm；台灣維管束植物誌 (Huang, 1994) 紀錄植株直立式生長，高度可達 15 cm；另一篇介紹茅膏菜科 (Droseraceae) 植物的文獻 (Van Steenis, 1948) 形容其植株高度為 5 ~ 30 cm。而觀察蓮花寺濕地之長葉茅膏菜發現多數植株高度可達 50 cm (圖 7A)，且呈藤蔓狀生長於伴生植物之間；栽種於台大農場之植株，於不同的生長環境下，從 10 ~ 20 cm 呈直立生長到 40 ~ 50 cm 呈藤蔓狀都有 (表 6 & 8)，顯示長葉茅膏菜具有很大的表型可塑性，其植株高度及生長形態 (直立或蔓生) 會受到環境因子影響而有所不同。

Adamec (2011) 的回顧文獻中提到，大多數陸生食蟲植物根系都不發達，但具有很好的再生能力。不論是生長於野外或是人工環境下栽種之長葉茅膏菜，根系都非常短淺，僅有地上部高度的 1/ 3 ~ 1 /7 左右 (圖 7；表 6 & 8)。觀察中也發現植株的莖在接近土表附近會長出不定根；台大農場部分藤蔓狀之植株因周圍無伴生植物而倒於盆栽土表，當莖接觸到土壤也會長出不定根 (圖 27A)；另外生長於中光環境部分植株尚未開花即枯萎，但之後又從枯萎的莖的節點長出不定芽 (圖 27B)，以上現象顯示長葉茅膏菜的根系不發達，符合文獻所述，且不管根或莖都有再生能力。

研究食蟲植物花部構造有助於了解其授粉機制，Takahashi (1988) 發現好望角毛氈苔 (*Drosera capensis*) 之花瓣萎縮後會把柱頭與雄蕊纏在一起，推測 *D. capensis*能進行自花授粉；Murza & Davis (2003) 的研究指出*D. anglica*, *D. linearis* 及*D. rotundifolia*的花粉對胚珠比例 (Pollen to ovule ratios) 很低，推測此三種植物主要行自花授粉；但也有些研究顯示部分食蟲植物需要靠昆蟲或風協助傳粉

(Zamora, 1999；Murza *et al.*, 2006)。Jayaram (2006) 認為長葉茅膏菜除了透過風媒傳粉之外也有可能會自花授粉。長葉茅膏菜的花柱深裂呈Y字形，柱頭近軸面向內彎曲，乳突細胞 (stigmatic papillae) 則位於遠軸面 (圖7J & 圖28)，此彎曲構造可能有利於柱頭接受花粉。長葉茅膏菜花朵具有日週期性花部運動，會於早上開花，中午左右閉合，由柱頭與雄蕊的相對位置判斷，花朵在展開或閉合時，都可能使乳突細胞碰到雄蕊上的花藥，而沾上自花之花粉 (圖28A & B)。在*D. anglica*的研究中發現四分體花粉 (Pollen tetrads) 會於柱頭上之乳突細胞萌發花粉管 (Murza & Davis, 2003)。根據本研究觀察結果，推測長葉茅膏菜有可能會行自花授粉，未來可進一步進行套袋實驗以證實。

2. 根及葉之內部構造探討

前人研究結果顯示不同種茅膏菜屬植物之根部維管束組織具有不同的排列方式，其可當作分類的依據 (Stănescu *et al.*, 2005)，石蠟切片結果顯示長葉茅膏根部中柱屬於原生中軸 (圖 14)。

茅膏菜屬植物之長柄腺體 (long stalked secretory gland) 構造在過去已被廣泛研究 (Ragetli *et al.*, 1972; Gilchrist and Juniper, 1974; Haberlandt, 1982; Outenreath and Dauwalder, 1982; Stãnescu and Toma, 2009)，雖然不同物種頭狀構造之形狀會有差異，但內部構造大致類同：最外 2 ~ 3 層為分泌細胞 (secretory cells)，中間為管胞 (tracheid)，在接近柄狀構造部分有傳輸細胞 (transfer cell)，腺體細胞與管胞之間有一層內皮細胞 (endodermal cells) (Outenreath and Dauwalder, 1982)。切片結果顯示長葉茅膏菜之長柄腺體與前人研究的同屬植物長柄腺體沒有太大差異 (圖 29)，雖然內皮細胞位置不明顯，但仍可從鄰近構造找出其大約之相對位置。短柄腺體 (short stalked secretory gland) 之結構研究相對少，因為形狀短小，過去多被稱為無柄腺體 (sessile gland) (Outenreath and Dauwalder, 1982；Stănescu and Toma *et al.*, 2009)，但根據本研究結果顯示，其具有柄狀之構造，因此應稱為短柄腺體。Stănescu

and Toma (2009) 研究結果發現茅膏菜屬植物之短柄腺體為 6 ~ 8 個細胞組成的構造，包含 2 個基座細胞 (basal cells)、2 個柄狀細胞 (stalked cells) 及 2 ~ 4 個分泌細胞 (secretory cells) 組成，本實驗發現長葉茅膏菜之短柄腺體全部都具有 4 個分泌細胞 (圖 16)，因此其固定由 8 個細胞所組成。早期的研究認為長柄腺體主要功能為捕捉及消化獵物，短柄腺體則負責吸收獵物被消化後的液體 (Juniper, 1986; Hartmeyer, 1998; Rivadavia *et al.*, 2003)，經由分析長柄腺體分泌之黏液發現其含有分解酵素(Amagase, 1972; Rost and Schauer, 1977; Dexheimer, 1978; Aldenius *et al.*, 1983; Matušíková *et al.*, 2005;)，證實長柄腺體具有消化獵物之功能，然而 Płachno *et al.* (2006) 藉由螢光標定技術發現有些食蟲植物之短柄腺體也會分泌磷酸酶 (Phosphatase)，且大多集中於短柄腺體的最頂端的細胞，甚至有部分物種的短柄腺體分泌之磷酸酶活性大於長柄腺體分泌之磷酸酶，代表短柄腺體可能也具有消化獵物之功能。本研究切片染色結果顯示短柄腺體頂端之分泌細胞與長柄腺體之分泌細胞層會染上相同顏色 (圖 16)，而且根據觀察短柄腺體頂端有黏液 (圖 7D)，顯示長葉茅膏菜的短柄腺體可能也具有分泌消化酵素之功能。

圖 27、長葉茅膏菜不定根、不定芽。A 圖紅色箭頭為莖上長出之不定根；B 圖紅色箭頭為長葉茅膏菜不定芽

圖 28、長葉茅膏菜花部構造。A 圖為長葉茅膏菜之柱頭及雄蕊，柱頭最前端彎曲處有乳突細胞 (stigmatic papillae)；B 圖為沾有花粉之柱頭。

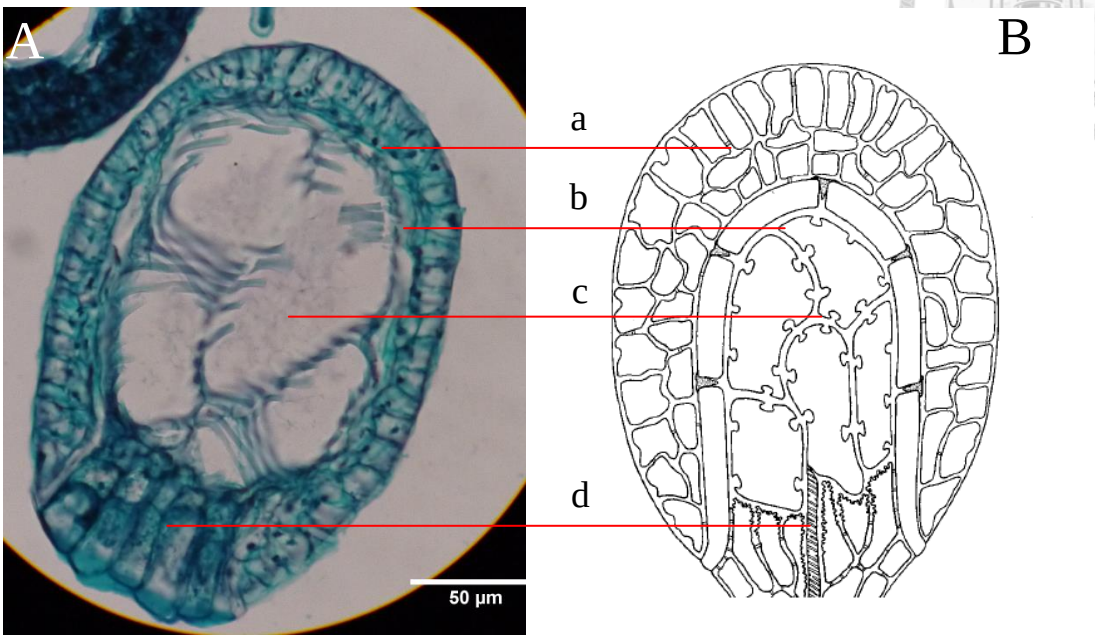


圖 29、長柄腺體之頭狀構造內部結構對照圖。A 圖為長柄腺體石蠟切片；B 圖為前人研究結果 (Gilchrist and Juniper, 1974)。 a: 分泌細胞 (secretory cells)、b: 內皮細胞 (endodermal cells)、c: 管胞 (tracheid)、d: 傳輸細胞 (transfer cell)。

(二) 長葉茅膏菜所使用之氮源及其影響

1. 蟲源氮及根源氮之計算

同種食蟲植物在不同環境下其獲得蟲源氮的比例會有所不同，Millett *et al* (2012) 指出 *D. rotundifolia* 在環境養分充足情況下會優先透過根部吸收養分 (蟲源氮 22 %)，在環境養分不足下才會依賴捕蟲來獲得養分 (蟲源氮 57 %)，因此透過估算蟲源氮的比例,可以大致了解對長葉茅膏菜植株而言濕地土壤缺氮的程度。兩端點模式計算結果顯示長葉茅膏菜有 46 % ~ 58 % 的氮源來自捕蟲，此數值與 Millett *et al.*上述研究相比算是高捕蟲率，代表生長於濕地之長葉茅膏菜對蟲源氮有蠻高程度的依賴。然而比較不同年間 (2014 和 2015) 生長之長葉茅膏菜發現其 $\delta^{15}N$ 值有顯著差異(表 2、表 5)，可能因蟲源氮的來源比例在年間有所不同，也可能因為所捕捉獵物之 $\delta^{15}N$ 會受到獵物種類在季節之間變化或年間變化的影響。

2. 蟲源氮對長葉茅膏菜生理及生長表現之影響

在台大農場的實驗結果發現控制組 (C plant) 長葉茅膏菜成熟葉之 $\delta^{15}N$ 顯著高於隔蟲實驗組 (Prey excluded plant) (表 7)，表示控制組植株有部分氮是經由捕捉獵物所獲得，將控制組葉片之 $\delta^{15}N$ 及[N]進行回歸分析，發現兩者之間有顯著正相關 (圖 30)，代表長葉茅膏菜獲得的蟲源氮越多，植株體內的[N]也會越高。在實驗期間，兩組都有定期施肥，然而分析結果發現控制組葉片之[N]顯著高於實驗組葉片 (表 7)，造成此現象有兩種可能原因，第一個是長葉茅膏菜的根部吸收力差，儘管有給予施肥但植株體內的[N]仍未達飽和，因此控制組藉由捕捉獵物而補充氮，故[N]較高；第二個原因是改變根部吸收力，過去許多研究都發現食蟲植物透過葉部補充氮源，會增進其根部的吸收力，使植株體內的[N]比理論上能從獵物補充的含量高 1.6 ~ 27 倍 (e.g., Hanslin and Karlsson, 1996; Adamec, 1997 & 2002)，可能長葉茅膏菜也具此生理反應，故控制組有較高的[N]。然而本實驗中 C 組之根乾重或根所佔的比例都和 PE 組沒有顯著差異，因此 C 組增加的氮源比較可能經由捕捉獵

物獲得。

控制組及試驗組的成熟葉 (Mature leaf) 之[N]，都顯著高於凋亡葉 (Senescent leaf) 之[N] (表 7)，顯示長葉茅膏菜會從凋亡的葉片回收養分。而 C 和 PE 組成熟葉之 $\delta^{15}N$ 值都顯著的高於凋亡葉之 $\delta^{15}N$ 值 (表 7)，代表植株會優先回收 ^{15}N，使得凋亡葉之 $\delta^{15}N$ 值下降。利用 [N] 計算後，控制組的氮回收率約為 54 %，實驗組約為 43 %，兩者之間有顯著差異 (表 7)。研究指出在養份貧脊的環境下，植物體會更有效率的回收養份 (e.g. Chapin and Kedrowski, 1983; Berendse and Jonasson 1992)，而實驗結果卻相反，無補充蟲源氮之實驗組氮回收率卻低於有補充蟲源氮的控制組。控制組及實驗組植株的凋亡葉[N]約為 1.2 ~ 1.3 %，兩者間沒有顯著差異，但在成熟葉的[N]卻有顯著差異 (表 7)，可能是因兩組植株的凋亡葉片大部分可再利用的氮已被回收，所以[N]無顯著差異，但控制組植株因補充蟲源氮，使葉片有較高的[N]，故計算後控制組會有較高的氮回收率。

雖然 C 組植株葉片有較高的[N]，但其 Max yield、ETR、各部位乾重及總生物量並沒有高於 PE 組，暗示 C 組從捕捉獵物獲得的額外[N]並沒有直接用在於生長相關之代謝上。有研究指出補充蟲源氮可以有效的提高花、果實及種子的數量 (Thum, 1988; Thore´n and Karlsson, 1998; Adamec, 2002)。本研究控制組除了花序重量百分比高於實驗組之外，植株結的果實數量、單一果實種子量及總種子量也都顯著高於實驗組 (表 8)，與前人研究相符，顯示從捕捉獵物額外獲得的[N] (或其他物質) 可以促進長葉茅膏菜有性繁殖之生物量。

(三) 限制濕地族群之因子探討

在蓮花寺濕地中段的南側有長葉茅膏菜生長，北側則無，經過土壤性質分析發現兩側的土壤電導度及氮含量沒有顯著差異 ，但是北側土壤的 $\delta^{15}N$ 值顯著高於南側土壤 (表 1)。土壤中的 $\delta^{15}N$ 值會受到土壤的年紀、擾動、植物及環境因子等影響 (Unkovich *et al.*, 2013)，其中土壤若長期受到水沖刷的影響，^{14}N 之 NO_3^- 及 NH_4^+ 會先流失、使 ^{15}N 的含量提高，土壤 $\delta^{15}N$ 值上升 (Yoneyama, 1995)。根據荒野協會濕地管理人張光宇之說法 (personal communication)，北側地勢稍微略低，下雨時容易形成小河道。Jayaram *et al.* (2007) 的研究也提到，在印度雨季帶來的大量雨水會將長葉茅膏菜的種子從原生棲地沖刷至植株不適合生長的地方，使得原生棲地族群數量越來越少。綜合以上結果，推測在蓮花寺濕地北側相較於南側更容易受到雨水沖刷，因此長葉茅膏菜難以生長。而兩側土壤的 $\delta^{13}C$ 值也有差異，北側的比值比南側低，此結果可能與生長之植物有關，北側優勢植物為李氏禾，其 $\delta^{13}C$ 值為 -30.25 ± 0.38 ‰，而南側的優勢植物有許多 C_4 植物，$\delta^{13}C$ 值大約介於 -11 ~ -12 ‰ (表 2)，植物體死亡後直接倒於土表分解，使得南側土壤的 $\delta^{13}C$ 值比北側高。

在野外操作處理實驗中，三種處理樣方皆有長出長葉茅膏菜，除草 (W) 及除草加翻土組 (W + R) 樣方所長出的植株數兩者沒有顯著差異 (128 ~ 196 株)，卻顯著的高於控制組 (C) 的 20 株，證明兩種處理的確都有助於增加長葉茅膏菜族群數量，然而 W 和 W + R 樣方間所長出的植株數沒有顯著差異，顯示未來在棲地進行復育時，應該進行除草處理即可達到增加族群數量的目的 (圖 13)。

光度及土壤溫度在 C 與 W、W + R 組之間有明顯的差異 (圖 9 & 10)。C 組的土表幾乎全年接受不到光線，主要是因伴生植物凋亡後形成的枯落物層會阻擋大部分陽光 (附圖 1)；W 及 W + R 組兩者光照度月總量在 5 月之後則開始下降，其中 W 組下降幅度比 W + R 組快，(圖 9)，此結果可能與伴生植物回復的速率有關，2 ~ 4 月之間伴生植物回復較慢，因此隨季節變化環境的光度提升，土表能接受的

光照度也提升，而後伴生植物開始大量生長、遮蔽光線，使得 4 月之後土表可接受光度開始下降，其中 W 組伴生植物覆蓋程度比 W + R 組更密集，因此 W 組土表接收之光度下降速度較快，到 8 月之後處理樣方長滿伴生植物，使得土表接收不到光線 (附圖 1)。C 組土壤溫度日夜溫差和其他兩組相比很小，且會隨著季節變化，進入夏季後，白天/夜晚溫度都明顯上升 (附圖 2)；在 W 與 W + R 組，夜晚土壤溫度會與 C 組相近，但是在白天時溫度會明顯上升，可能是因為此兩組樣方土表並沒有枯落物，白天陽光照射下使土壤溫度大幅上升，從 2 ~ 5 月白天溫度上升幅度隨著土表光照度提高，土壤溫度上升幅度也會增加，6 月之後土壤溫度日夜溫差開始變小，至 8 月份土壤溫度變化與 C 組相似 (附圖 2)，此結果同光度變化，可能也是受伴生植物影響。根據上述實驗結果推測，濕地伴生植物過度生長會遮蔽光線，而進行除草處理將伴生植物移除，可有效提高族群數量。又土壤溫度可能也是限制長葉茅膏菜萌芽的因子之一，在光度及溫度生長實驗 (見下列討論(四)) 中證實此一推測。

伴生植物過度生長也可能減少長葉茅膏菜生長所需之養分，導致其族群數量減少，然而從除草及除草加翻土處理實驗中發現處理組之植株其[N]並沒有低於控制組所長出的植株 (表 5)，因此伴生植物對於長葉茅膏菜族群數量的影響應該不是營養鹽的競爭。

(四) 光度、溫度對長葉茅膏菜生理及生長表現之影響

1. 種子萌發

種子萌發會受到環境因子及休眠機制等影響 (Conran *et al.*, 1997)，長葉茅膏菜種子在沒有照光的環境下種子發芽率為 0，顯示其種子萌發需要光照，生長箱內光度約 70 ~ 130 μmol m^{-2} s^{-1} 左右，代表在野外棲地或是人工環境下光照度只要達到 70 μmol m^{-2} s^{-1} 左右的低光照度，長葉茅膏菜種子就有可能會發芽，而在野外實驗中 C 組土壤表面所接收到的光度 < 30 μmol m^{-2} s^{-1}，本實驗結果說明為何 C 組只有很少的植株出現。在有光照的環境不同溫度種子萌芽率差異很大，最適合長葉茅膏菜種子萌發之溫度為白天/夜晚 25/20 ℃，萌芽率可達 65% (圖 19)；而在生長環境溫度為白天/夜晚 15/10 ℃ 下種子發芽率為 0，在白天/夜晚 20/15 ℃發芽率也低於 25/20 及 30/25 ℃兩組 (圖 19)，代表長葉茅膏菜種子在低溫環境下可能會休眠，過去之研究曾發現有部分同屬植物在溫度低的環境下種子會休眠 (Nakano *et al.*, 2004)；在生長環境溫度為白天/夜晚 30/25 ℃下，種子發芽率約略低於白天/夜晚 25/20 ℃環境萌發之種子，且發芽的速度也比較慢 (圖 19)，代表此溫度已超過種子適合萌發之溫度，Jayaram *et al.* (2006) 發現在印度的長葉茅膏菜會有夏季休眠的現象，與本實驗之結果相符。生長箱實驗結果與野外族群數量改變之結果相符，2 月份野外並無長葉茅膏菜 (白天土壤溫度僅 16 ℃)，野外族群在 3 ~ 4 月間開始出現 (白天土壤溫度從 18 上升至 28 ℃)， 至 5 月份族群數量達最大，6 月之後土壤溫度雖然仍適合種子萌發，但是族群數量並沒有再增加，可能是因伴生植物大量生長限制了長葉茅膏菜種子萌發。

2. 植株生理與生長

長葉茅膏菜葉片單位重量葉綠素含量約為2 ~ 5 mg g^{-1} (圖21) (Pavlovič *et al.*, 2014)，與其他植物相比數值偏低，例如颱風草 (*Setaria palmifolia*) 為15 ~ 19 mg g^{-1} (廖，2014)，但有研究指出同屬植物 *Drosera capensis* 單位重量葉綠素含量約為3 ~

4 mg g^{-1}，代表部分茅膏菜屬植物葉綠素含量本來就很低。有些植物在遮陰的環境下 (shade)，會投資較多的養分在葉綠素上，以增加對光吸收率及光使用效率，其單位葉面積葉綠素含量會比高光照環境生長植株還要高 (Osmond *et al.*, 1988; Dai *et al.*, 2009)。在中光環境生長之長葉茅膏菜其葉片單位乾重葉綠素含量顯著高於高光環境生長植株 (圖21A)，顯示其在遮陰環境下會調整生理反應；而低光環境生長植株葉片之單位乾重綠素含量卻顯著低於中光環境生長植株 (圖21A)，可能為環境光度過低，已超過長葉茅膏菜可耐受的光度範圍，使植株生長不佳，無法再調整其生理反應。在葉綠體中負責吸收光能的 light-harvesting complexⅡ (LHCⅡ) 多分布於堆疊的葉綠餅 (grana) 上，而LHCⅡ中葉綠素b的含量最高，能在遮蔭環境下生長之植物葉片會密集堆疊葉綠餅，以有效捕捉光能，故其葉片葉綠素a對葉綠素b比值會低於高光照環境生長植株 (Boardman, 1977; Evans *et al.*, 1991)。實驗結果顯示長葉茅膏菜葉片葉綠素a對葉綠素b含量比值會隨著生長環境光度下降，而有下降之趨勢 (圖21B)，代表長葉茅膏菜應具有此種調節機制。植株葉片ETR日變化的結果顯示高光 > 中光 > 低光 (圖22C)，代表在高光環境下植株可能有相對較高光合作用能力及二氧化碳同化速率，因此植株有最高的生物量，而隨著環境光度下降植物的光合作用能力及二氧化碳同化速率降低，植株生物量也跟減少 (表6)。

在高、中光環境生長之長葉茅膏菜植株高度有顯著差異，高光環境中，長葉茅膏菜植株呈直立式生長、高度大約20 cm (表6)；中光環境下長葉茅膏菜植株呈藤蔓狀、長度約50 cm，而從植株單位長度之乾重量結果發現中光環境下植株有明顯的徒長，地上部單位長度乾重結果: 高光生長植株 (19.66 ± 1.86 mg cm^{-1}) > 中光生長植株 (6.86 ± 0.59 mg cm^{-1}) > 低光生長植株 (1.67 ± 0.36 mg cm^{-1})，表示在光度不足時長葉茅膏菜會調整植株的高度，投資較多的生物量在莖部 (表6)，以有機會獲得較多的光照。本實驗結果也說明了在野外之長葉茅膏菜族群應該是受到伴生植物遮陰的影響，導致大多數植株高度為40 ~ 50 cm。

本實驗高光環境 (900 ~ 1150 μmol m^{-2} s^{-1}) 生長之長葉茅膏菜不論在地上部、地下部或是總生物量皆最高，而且也有較多的果實及種子產量，代表在高光環境下植株生長狀況最好 (表6)；中光環境 (400 ~ 500 μmol m^{-2} s^{-1}) 生長之長葉茅膏菜，植株仍可以完成生活史，但生物量及種子產量低於高光環境生長之植株，代表植株可以適應中光環境，只是生長狀況略差 (表6)；而生長在低光環境 (150 ~ 180 μmol m^{-2} s^{-1}) 下長葉茅膏菜植株生物量最小，而且尚未開花就已經死亡了，此結果說明環境中的光度是影響長葉茅膏菜生長和繁殖的重要因子。以上結果顯示長葉茅膏菜適合生長於高光 (900 ~ 1150 μmol m^{-2} s^{-1}) 的環境，在高光環境生長植株其葉片有最大之ETR值、累積生物量及種子產量；在中光環境 (400 ~ 500 μmol m^{-2} s^{-1}) 下，植株會調整其生理和生長反應，因此也可以維持生長和完成生活史，但種子產量會降低；在低光的環境下 (150 ~180 μmol m^{-2} s^{-1})，生物量最低且無法完成生活史。

綜合野外分析、操控實驗及台大農場、生長箱之生理和生長實驗結果推論：從棲地環境而言，雨水沖刷可能是限制長葉茅膏菜生長因子之一；從微環境氣候而言，長葉茅膏菜種子萌芽需要照光，植株也較適合生長於高光環境，伴生植物過度生長會遮蔽光線進而抑制其萌芽與生長，而土壤溫度是造成植株在濕地有明顯生長季的原因。

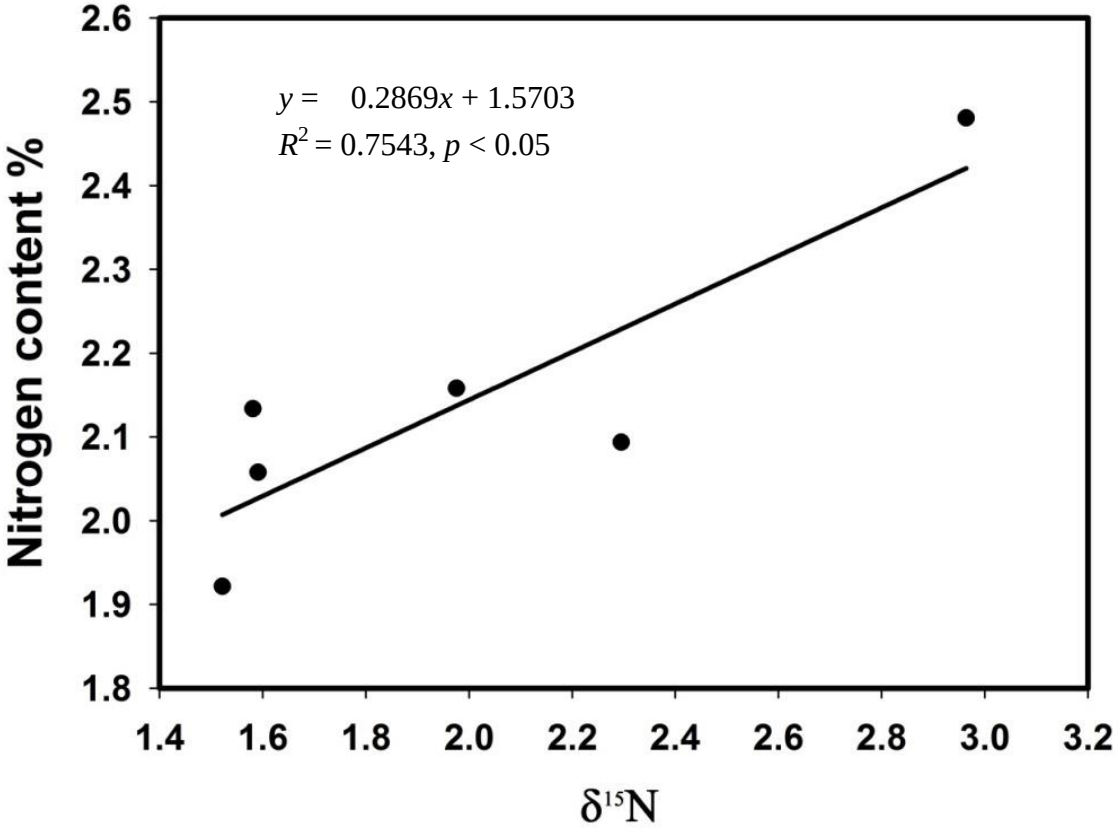


圖 30、控制組 (C plant) 植株葉片之氮穩定性同位素比值 ($\delta^{15}N$) 與氮含量[N] % 關係圖。

五、總結

(一) 長葉茅膏菜在台灣本島的族群可能只剩下蓮花寺濕地的族群，而國內外針對長葉茅膏菜的研究相當少。本研究探討長葉茅膏菜生活史、外部形態、花部構造、腺體、根及葉內部構造及生理和生長，結果可供後續研究及人工復育之應用參考。

(二) 本研究主要之發現有以下幾點:

1. 長葉茅膏菜種子萌芽需要照光；在低溫環境下 (白天/夜晚為 15/10 ℃) 種子會休眠，最適合萌芽之溫度為 25/20 ℃ (白天/夜晚)。土壤溫度變化是造成長葉茅膏菜在蓮花寺濕地有明顯生長季的原因。
2. 長葉茅膏菜適合生長於高光環境 (PPFD:1000 ~ 1100 μmol m^{-2} s^{-1})；若生長的環境光度不足時，植株會徒長及增加葉片葉綠素含量以適應環境，但生物量及種子產量會明顯減少；光度過低 (PPFD 約低於 200 μmol m^{-2} s^{-1}) 時，長葉茅膏菜無法完成生活史。
3. 在蓮花寺濕地，除了雨水所帶來的沖刷可能會限制長葉茅膏菜的生長外，濕地伴生植物過度生長會遮蔽光線，進而抑制長葉茅膏菜的萌芽及生長，故是限制長葉茅膏菜族群數量的因子之一；而除草可以有效增加其族群數量。
4. 生長於蓮花寺濕地之長葉茅膏菜，植株體內約 46 % ~ 58 %的氮是透過捕捉獵物而獲得。長葉茅膏菜透過捕捉獵物額外獲得氮 (或其他營養鹽)，可提高植株的果實及種子產量。
5. 本研究使用的栽種方式，可以讓長葉茅膏菜種子萌芽率高且穩定，植株所結的種子也能成功長出子代，可應用於人工復育上。

六、參考文獻

黒澤英一 (1920)，台灣於けろ食蟲植物マゥゴンケ屬の種類に就て，台灣博物學會會報，第十年，第四十九號: 157-176 頁。

蔡淑華 (1975)，植物組織切片技術綱要。茂昌圖書有限公司。

林春吉 (2002)，台灣水生植物 1，田野影像出版社。

社團法人中華民國荒野保護協會 (2011)，竹北蓮花寺濕地食蟲植物棲地保育監測及維護，內政部營建署。

社團法人中華民國荒野保護協會 (2015)，竹北蓮花寺濕地食蟲植物棲地保育監測及維護，內政部營建署。

廖顯淳 (2014)，颱風草葉片皺褶與葉子對光環境的反應，國立台灣大學生態學與演化生物學研究所 碩士論文。

張光宇 (2015)，竹北蓮花寺濕地食蟲植物生育地之昆蟲資源，國立中興大學生命科學院 碩士論文。

Adamec, L. (1997). Mineral nutrition of carnivorous plants: a review. *The Botanical Review*, 63, 273-299.

Adamec, L. (2002). Leaf absorption of mineral nutrients in carnivorous plants stimulates root nutrient uptake. *New Phytology*, 155, 89-100.

Adamec, L. (2011). Ecophysiological look at plant carnivory, pp. 455-489. In *All Flesh Is Grass*. Springer Netherlands.

Adamec, L. (2014). Different reutilization of mineral nutrients in senescent leaves of aquatic and terrestrial carnivorous *Utricularia* species. *Aquatic Botany*, 119, 1-6.

Aldenius, J., Carlsson, B., & Karlsson, S. (1983). Effects of insect trapping on growth

and nutrient content of *Pinguicula vulgaris* L. in relation to the nutrient content of the substrate. *New Phytologist*, 93, 53-59.

Amagase, S. (1972). Digestive enzymes in insectivorous plants. *The Journal of Biochemistry*, 72, 73-81.

Berendse, F, & S. Jonasson. (1992). Nutrient use and nutrient cycling in northern ecosystems, pp. 337-356. In *Arctic ecosystems in a changing climate: An ecophysiological perspective*, Academic Press, San Diego, California, USA.

Boardman, N. K. (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 28, 355-377.

Chandler, G. E., & Anderson, J. W. (1976). Studies on the nutrition and growth of *Drosera* species with reference to the carnivorous habit. *New Phytologist*, 76, 129-141.

Chapin III, F. S., & Kedrowski, R. A. (1983). Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology*, 64, 376-391.

Conran, J. G., Jaudzems, V. G., & Hallam, N. D. (1997). Droseraceae germination patterns and their taxonomic significance. *Botanical Journal of The Linnean Society*, 123, 211-223.

Curreli, N., Sollai, F., Massa, L., Comandini, O., Rufo, A., Sanjust, E., & Rinaldi, A. C.

(2001). Effects of plant derived naphthoquinones on the growth of Pleurotus sajor-caju and degradation of the compounds by fungal cultures. *Journal of Basic Microbiology*, 41, 253-260.

Dai, Y., Shen, Z., Liu, Y., Wang, L., Hannaway, D., & Lu, H. (2009). Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. *Environmental and Experimental Botany*, 65, 177-182.

Darwin, C. 1875. Insectivorous plants. London, UK.

Darwin, F. (1878). Experiments on the Nutrition of Drosera rotundifolia. *Journal of the Linnean Society of London-Botany*, 17, 17-31.

DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45, 341-351.

Dexheimer, J. (1978). Study of mucilage secretion by the cells of the digestive glands of *Drosera capensis* L. Using staining of the plasmalemma and mucilage by phosphotungstic acid. *Cytologia*, 43, 45-52.

Didry, N., Dubreuil, L., Trotin, F., & Pinkas, M. (1998). Antimicrobial activity of aerial parts of *Drosera peltata* Smith on oral bacteria. *Journal of Ethnopharmacology*, 60, 91-96.

Dixon, K. W., Pate, J. S. & Bailey, W. J. (1980). Nitrogen nutrition of the tuberous

sundew *Drosera erythrorhiza* L. with special reference to catch of arthropod fauna by its glandular leaves. *Australian Journal of Botany*, 28, 283-297.

Dykyjová, D. (1979). Selective uptake of mineral ions and their concentration factors in aquatic higher plants. *Folia Geobotanica*, 14, 267-325.

Ellison, A. M. (2006). Nutrient limitation and stoichiometry of carnivorous plants. *Plant Biology*, 8, 740-747.

Ellison, A. M., & Gotelli, N. J. (2001). Evolutionary ecology of carnivorous plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 623-629.

Ellison, A. M., & Gotelli, N. J. (2002). Nitrogen availability alters the expression of carnivory in the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *Proceedings of The National Academy of Sciences*, 99, 4409-4412.

Ellison, A. M., & Farnsworth, E. J. (2005). The cost of carnivory for *Darlingtonia californica* (Sarraceniaceae): evidence from relationships among leaf traits. *American Journal of Botany*, 92, 1085-1093.

Evans, J. R., Von Caemmerer, S., & Adams, W. W. (1991). Ecology of Photosynthesis in Sun and Shade. *Tree Physiology*, 8, 213-213.

Finnie, J. F., & Van Staden, J. (1993). Drosera spp.(Sundew): Micropropagation and the in vitro production of plumbagin, pp. 164-177. In *Medicinal and Aromatic Plants V*. Springer Berlin Heidelberg.

Gilchrist, A. J., & Juniper, B. E. (1974). An excitable membrane in the stalked glands of *Drosera capensis* L. *Planta*, 119, 143-147.

Givnish, T. J., Burkhardt, E. L., Happel, R. E., & Weintraub, J. D. (1984). Carnivory in the bromeliad Brocchinia reducta, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats. *American Naturalist*, 124, 479-497.

Givnish, T. J. (1989) Ecology and evolution of carnivorous plants, pp. 243-290. *In Plant–Animal Interaction*s (Abramson, W.G., ed.), McGraw-Hill.

Haberlandt, G. (1982). Insectivores: *Drosera* and *Drosophyllum.* (from Sinnesorgane im Pflanzenreich, Trans. By Carla R. Powell) *Carnivorius Plant Newsletter*, 11, 66-73.

Hartmeyer, S. (1998). Carnivory in Byblis revisited II: the phenomenon of symbiosis on insect trapping plants. *Carnivorous Plant Newsletter*, 27, 110-113.

Hanslin, H. M., & Karlsson, P. S. (1996). Nitrogen uptake from prey and substrate as affected by prey capture level and plant reproductive status in four carnivorous plant species. *Oecologia*, 106, 370-375.

Harms, S. (1999). Prey selection in three species of the carnivorous aquatic plant *Utricularia* (bladderwort). *Archiv für Hydrobiologie*, 146, 449-470.

Heubl, G., Bringmann, G., & Meimberg, H. (2006). Molecular phylogeny and character

evolution of carnivorous plant families in Caryophyllales－revisited. *Plant Biology*, 8, 821-830.

Huang, T.C. (Ed.), 1994. Flora of Taiwan, 2nd ed., vol. 2, pp. 715-716. Department of Botany. National Taiwan University, Taipei.

Jayaram, K., Prasad, M. N. V. (2005). Rapidly in vitro multiplied *Drosera* as reliable source for plumbagin bioprospection. *Current Science* 89, 447-448.

Jayaram, K., & Prasad, M. N. V. (2006). *Drosera indica* L. and *D. burmanii* Vahl. medicinally important insectivorous plants in Andhra Pradesh-regional threats and conservation. *Current Science*, 91, 943-947.

Jayaram, K., & Prasad, M. N. V. (2007). Rapid in vitro multiplication of *Drosera indica* L.: a vulnerable, medicinally important insectivorous plant. *Plant Biotechnology Reports*, 1, 79-84.

Joel, D. M. (2002). Carnivory and parasitism in plants. In Proceedings of the 4th International Carnivorous Plant Conference, Tokyo, Japan. Hiroshima University, Japan.

Juniper, B. E. (1986). The path to plant carnivory, pp. 195-318. In *Insects and the Plant Surface* (Juniper, BE and Southwood, R., eds.), London.

Juniper, B. E., Robins, R. J., & Joel, D. M. (1989). *The carnivorous plants*. London, UK.

Karlsson, P. S., Nordell, K. O., Eirefelt, S., & Svensson, A. N. D. A. (1987). Trapping efficiency of three carnivorous *Pinguicula* species. *Oecologia*, 73, 518-521.

Knight S. E. (1992). Costs of carnivory in the common bladderwort, *Utricularia macrorhiza*. *Oecologia*, 89, 348-355.

Knight, S. E., & Frost, T. M. (1991). Bladder control in *Utricularia macrorhiza*: lake-specific variation in plant investment in carnivory. *Ecology*, 72, 728-734.

Krolicka, A., Szpitter, A., Gilgenast, E., Romanik, G., Kaminski, M., & Lojkowska, E. (2008). Stimulation of antibacterial naphthoquinones and flavonoids accumulation in carnivorous plants grown in vitro by addition of elicitors. *Enzyme and Microbial Technology*, 42, 216-221.

Likhitwitayawuid, K., Kaewamatawong, R., Ruangrungsi, N., & Krungkrai, J. (1998). Antimalarial naphthoquinones from *Nepenthes thorelii*. *Planta Medica*, 64, 237-241.

Lloyd, F. E. (1942). *The carnivorous plants,* Chronica Botanica, Vol. 9. Waltham, USA.

Matušíková, I., Salaj, J., Moravčíková, J., Mlynárová, L., Nap, J. P., & Libantova, J. (2005). Tentacles of in vitro-grown round-leaf sundew (*Drosera rotundifolia* L.) show induction of chitinase activity upon mimicking the presence of prey. *Planta*, 222, 1020-1027.

Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence－a practical

guide. *Journal of Experimental botany*, 51, 659-668.

McCutchan, J. H., Lewis, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102, 378-390.

Mendez, M., & Karlsson, P. S. (1999). Costs and benefits of carnivory in plants: insights from the photosynthetic performance of four carnivorous plants in a subarctic environment. *Oikos*, 81, 105-112.

Millett, J., Jones, R. I., & Waldron, S. (2003). The contribution of insect prey to the total nitrogen content of sundews (*Drosera* spp.) determined in situ by stable isotope analysis. *New Phytologist*, 158, 527-534.

Millett, J., Svensson, B. M., Newton, J., & Rydin, H. (2012). Reliance on prey-derived nitrogen by the carnivorous plant *Drosera rotundifolia* decreases with increasing nitrogen deposition. *New Phytologist*, 195, 182-188.

Minagawa, M., & Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}N$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 1135-1140.

Moran, J. A., Merbach, M. A., Livingston, N. J., Clarke, C. M., & Booth, W. E. (2001). Termite prey specialization in the pitcher plant *Nepenthes albomarginata* — evidence from stable isotope analysis. *Annals of Botany*, 88, 307-311.

Murza, G. L., & Davis, A. R. (2003). Comparative flower structure of three species of sundew (*Drosera anglica*, *Drosera linearis*, and *Drosera rotundifolia*) in relation to breeding system. *Canadian Journal of Botany*, 81, 1129-1142.

Murza, G. L., Heaver, J. R., & Davis, A. R. (2006). Minor pollinator–prey conflict in the carnivorous plant, *Drosera anglica*. *Plant Ecology*, 184, 43-52.

Nakano, M., Kinoshita, E., & Ueda, K. (2004). Life history traits and coexistence of an amphidiploid, *Drosera tokaiensis*, and its parental species, *D. rotundifolia* and *D. spatulata* (Droseraceae). *Plant Species Biology*, 19, 59-72.

Osmond, C. B., & Chow, W. S. (1988). Ecology of photosynthesis in the sun and shade: summary and prognostications. *Functional Plant Biology*, 15, 1-9.

Outenreath, R., & Dauwalder, M. (1982). Ultrastructural and radioautographic studies of the digestive gland cells of *Drosera capensis*: I. Development and mucilage secretion. *Journal of Ultrastructure Research*, 80, 71-88.

Pavlovič, A., Krausko, M., Libiaková, M., & Adamec, L. (2014). Feeding on prey increases photosynthetic efficiency in the carnivorous sundew *Drosera capensis*. *Annals of Botany*, 113, 69-78.

Płachno, B. J., Adamec, L., Lichtscheidl, I. K., Peroutka, M., Adlassnig, W., & Vrba, J. (2006). Fluorescence labelling of phosphatase activity in digestive glands of carnivorous plants. *Plant Biology*, 8, 813-820.

Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83, 703-718.

Ragetli, H. W. J., Weintraub, M., & Lo, E. (1972). Characteristics of *Drosera tentacles*. I. Anatomical and cytological detail. *Canadian Journal of Botany*, 50, 159-168.

Ravikumar, K., Ved, D. K., Vijaya Sankar, R., & Udayan, P. S. (2000). *100 Red listed medicinal plants of conservation concern in Southern India*. 1st ed. Foundation for Revitalisation of Local Health Traditions, Bangalore.

Reddy, S., Reddy, K. N. & Jadhav, S. N. (2001). *Threatened (medicinal) plants of Andhra Predesh*. Medicinal Plants Conservation Centre, Hyderabad.

Ritchie, G. 2006. Chlorophyll fluorescence: What is it and what do the numbers mean? *USDA Forest Service Proceedings RMRSP-43*, 34-43.

Rivadavia, F., Kondo, K., Kato, M., & Hasebe, M. (2003). Phylogeny of the sundews, *Drosera* (Droseraceae), based on chloroplast rbcL and nuclear 18S ribosomal DNA sequences. *American Journal of Botany*, 90, 123-130.

Roberts, P. R., & Oosting, H. J. (1958). Responses of Venus fly trap (*Dionaea muscipula*) to factors involved in its endemism. *Ecological Monographs*, 28, 193-218.

Rost, K., & Schauer, R. (1977). Physical and chemical properties of the mucin secreted by *Drosera capensis*. *Phytochemistry*, 16, 1365-1368.

Schulze, W., & Schulze, E. D. (1990). Insect capture and growth of the insectivorous *Drosera rotundifolia* L. *Oecologia*, 82, 427-429.

Schulze, E. D., Gebauer, G., Schulze, W., & Pate, J. S. (1991). The utilization of nitrogen from insect capture by different growth forms of *Drosera* from Southwest Australia. *Oecologia*, 87, 240-246.

Shearer, G., & Kohl, D. H. (1986). N_2-fixation in field settings: estimations based on natural 15N abundance. *Functional Plant Biology*, 13, 699-756.

Stãnescu, I., Toma, I. & Toma, C., (2005). Adventive root structure considerations of some *Drosera* L. species. Analele ştiinţifice ale Universităţii "Al. I. Cuza" Ias¸i Tomul LV, fasc. 1, s.II a. *Biologie Vegetalã*, 51, 15-22.

Stãnescu, I. & Toma, C. (2009). *Drosera capensis* L.: histo-anatomy of the vegetative organs. Analele ştiinţifice ale Universităţii "Al. I. Cuza" Ias¸i Tomul LV, fasc. 1, s.II a. *Biologie Vegetalã*, 11-20.

Takahashi, H. (1988). Ontogenetic development of pollen tetrads of *Drosera capensis* L. *Botanical Gazette*, 149, 275-282.

Thum, M. (1988). The significance of carnivory for the fitness of *Drosera* in its natural habitat. *Oecologia*, 75, 472-480.

Thum, M. (1989a). The significance of opportunistic predators for the sympatric carnivorous plant species *Drosera intermedia* and *Drosera rotundifolia*.

Oecologia, 81, 397-400.

Thum, M. (1989b). The significance of carnivory for the fitness of *Drosera* in its natural habitat. 2. The amount of captured prey and its effect on *Drosera intermedia* and *Drosera rotundifolia. Oecologia*, 81, 401-411.

Thorén, L. M., & Karlsson, P. S. (1998). Effects of supplementary feeding on growth and reproduction of three carnivorous plant species in a subarctic environment. *Journal of Ecology*, 86, 501-510.

Thorén, L. M., Tuomi, J., Kämäräinen, T., & Laine, K. (2003). Resource availability affects investment in carnivory in *Drosera rotundifolia*. *New Phytologist*, 159, 507-511.

Tokunaga, T., Takada, N., & Ueda, M. (2004). Mechanism of antifeedant activity of plumbagin, a compound concerning the chemical defense in carnivorous plant. *Tetrahedron Letters*, 45, 7115-7119.

Unkovich, M. J., Pate, J. S., McNeill, A., & Gibbs, J. (Eds.). (2013). *Stable isotope techniques in the study of biological processes and functioning of ecosystems* (Vol. 40). Springer Science and Business Media.

Van Steenis, C. G. G. J. (1948). Droseraceae. *Flora Malesiana-Series 1, Spermatophyta*, 4, 377-381.

Wintermans, J. F. G. M., & De Mots, A. (1965). Spectrophotometric characteristics of

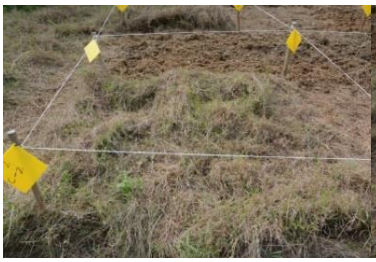
chlorophylls a and b and their phenophytins in ethanol.*Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biophysics including Photosynthesis*, 109, 448-453.

Yoneyama, T. (1995). Nitrogen metabolism and fractionation of nitrogen isotopes in plants, pp. 92-102. In *Stable isotopes in the biosphere.* Kyoto University Press, Kyoto.

Zamora, R. (1999). Conditional outcomes of interactions: the pollinator-prey conflict of an insectivorous plant. *Ecology*, 80, 786-795.

Zenk, M. H., Fürbringer, M., & Steglich, W. (1969). Occurrence and distribution of 7-methyljuglone and plumbagin in the Droseraceae. *Phytochemistry*, 8, 2199-2200.

七、附錄

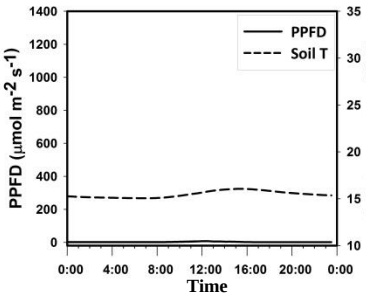
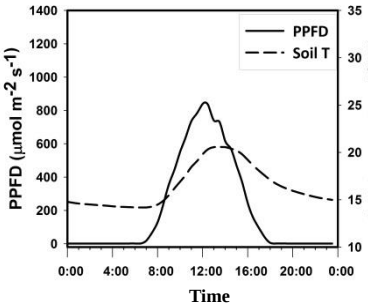
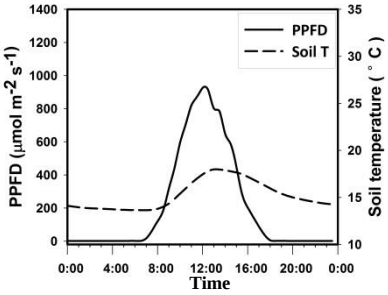
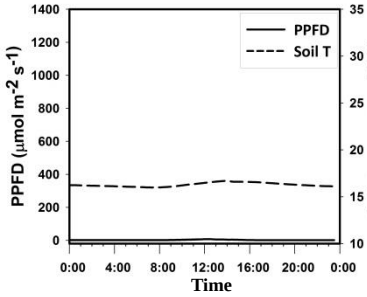
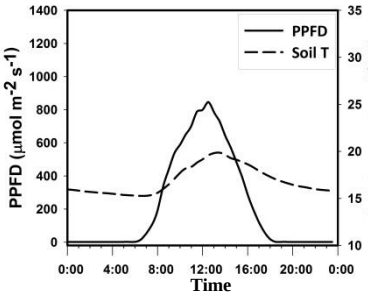
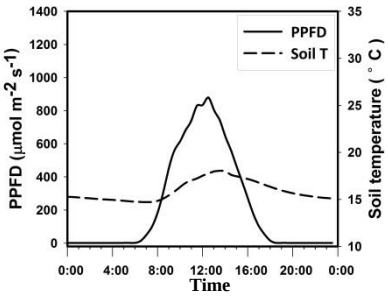
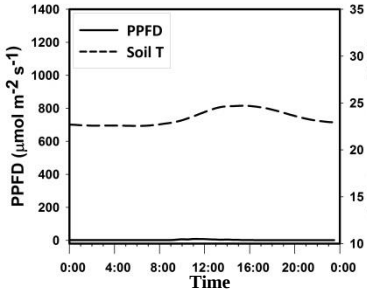
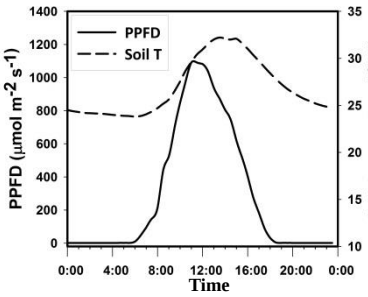
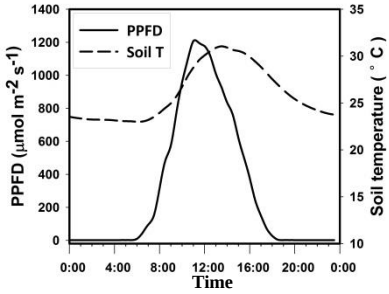
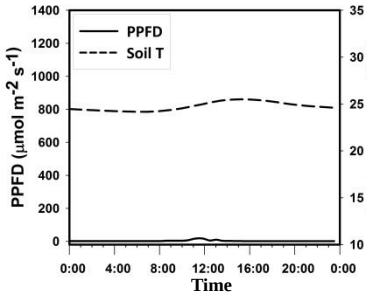
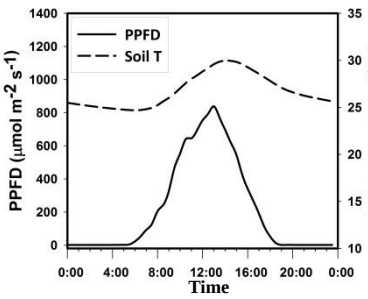
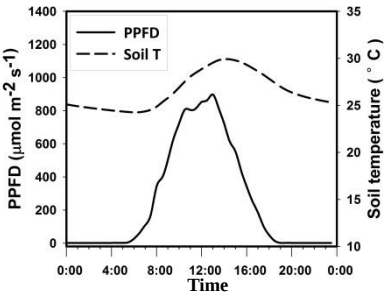
	C plot	W plot	W + R plot
Jan			
Feb			
Mar			
Apr			

接續下圖

接續上圖

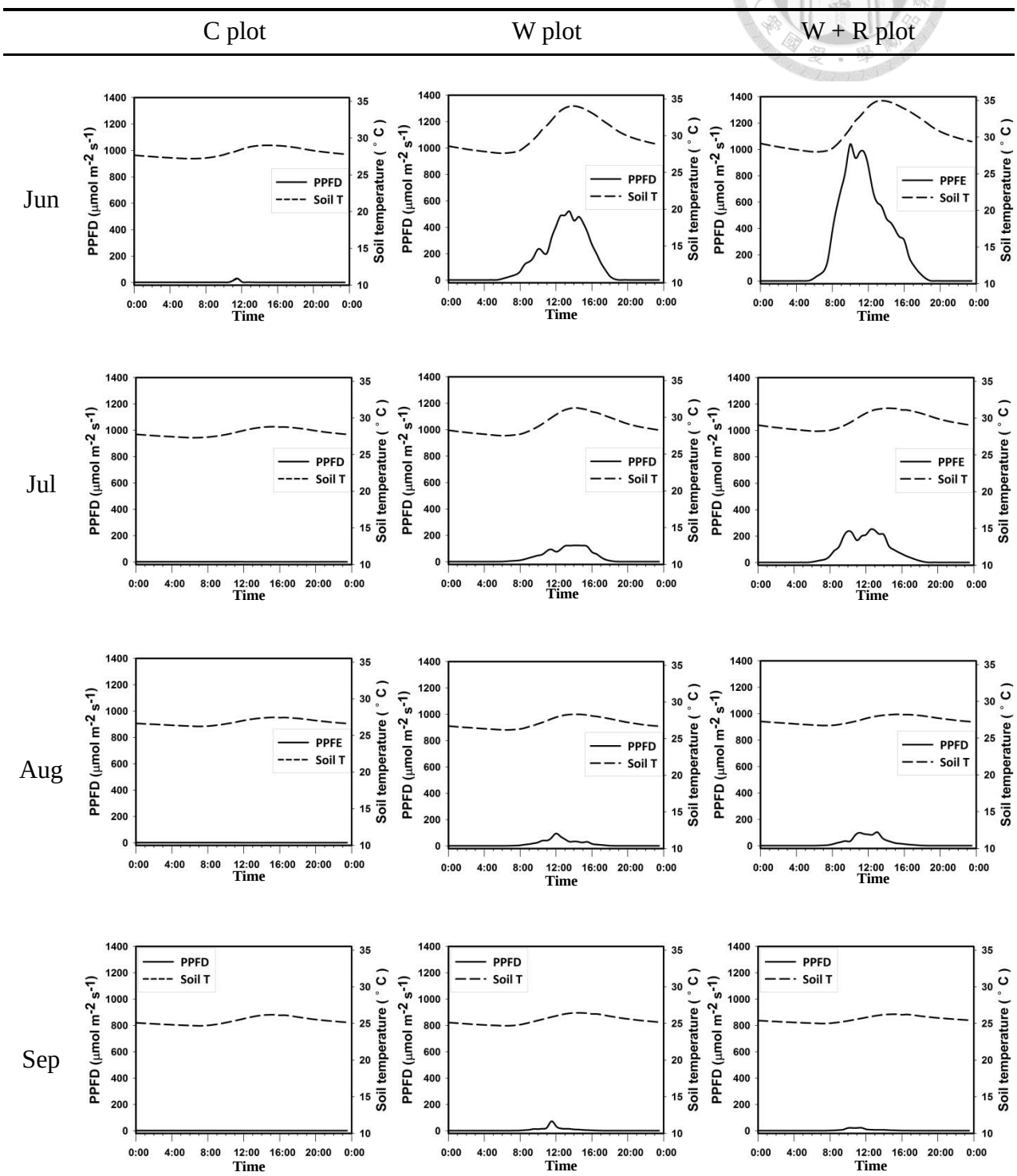
	C plot	W plot	W + R plot
May			
Jun			
Jul			
Aug			
Sep			

附圖 1、蓮花寺濕地操控實驗中 2015 年 1 ~ 9 月控制組 (C plot)、除草組 (W plot) 及除草加翻土組 (W + R plot)伴生植物生長狀況。

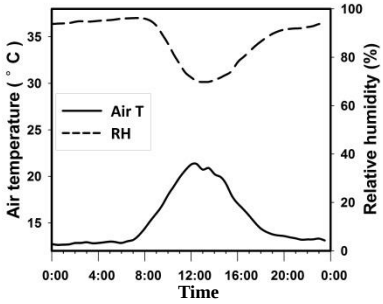
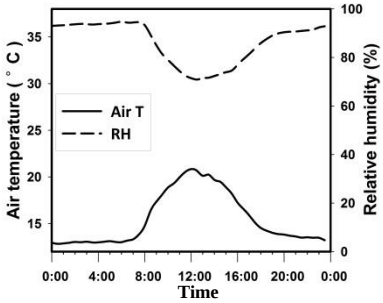
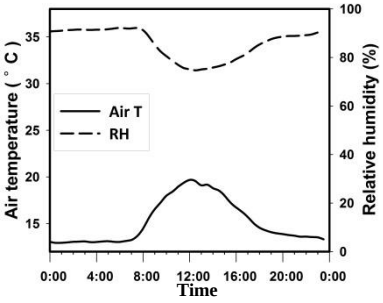
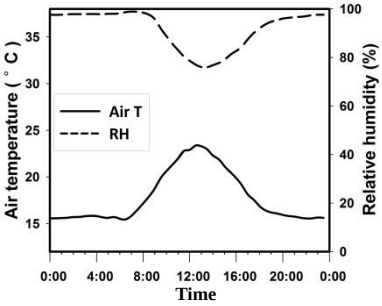
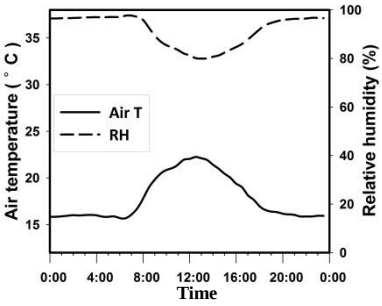
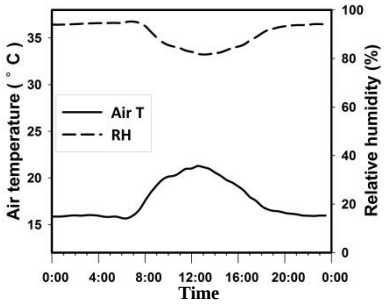
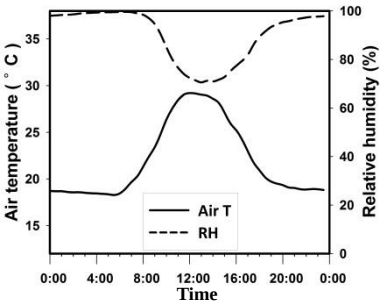
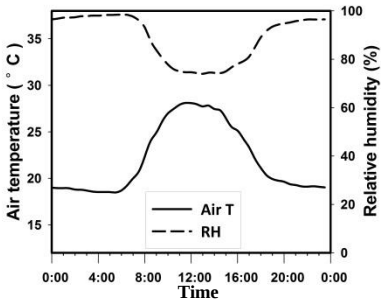
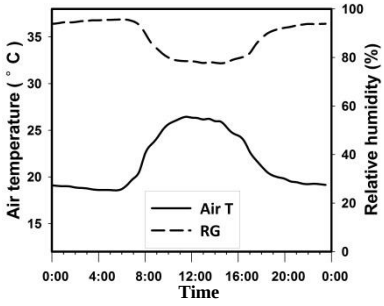
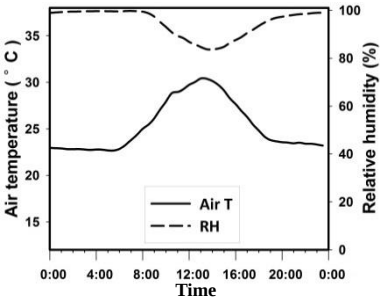
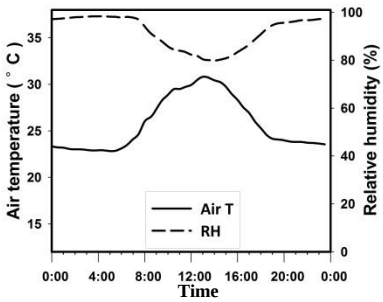
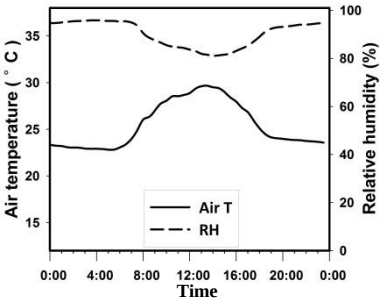
	C plot	W plot	W + R plot
Feb			
Mar			
Apr			
May			

接續下圖

接續上圖

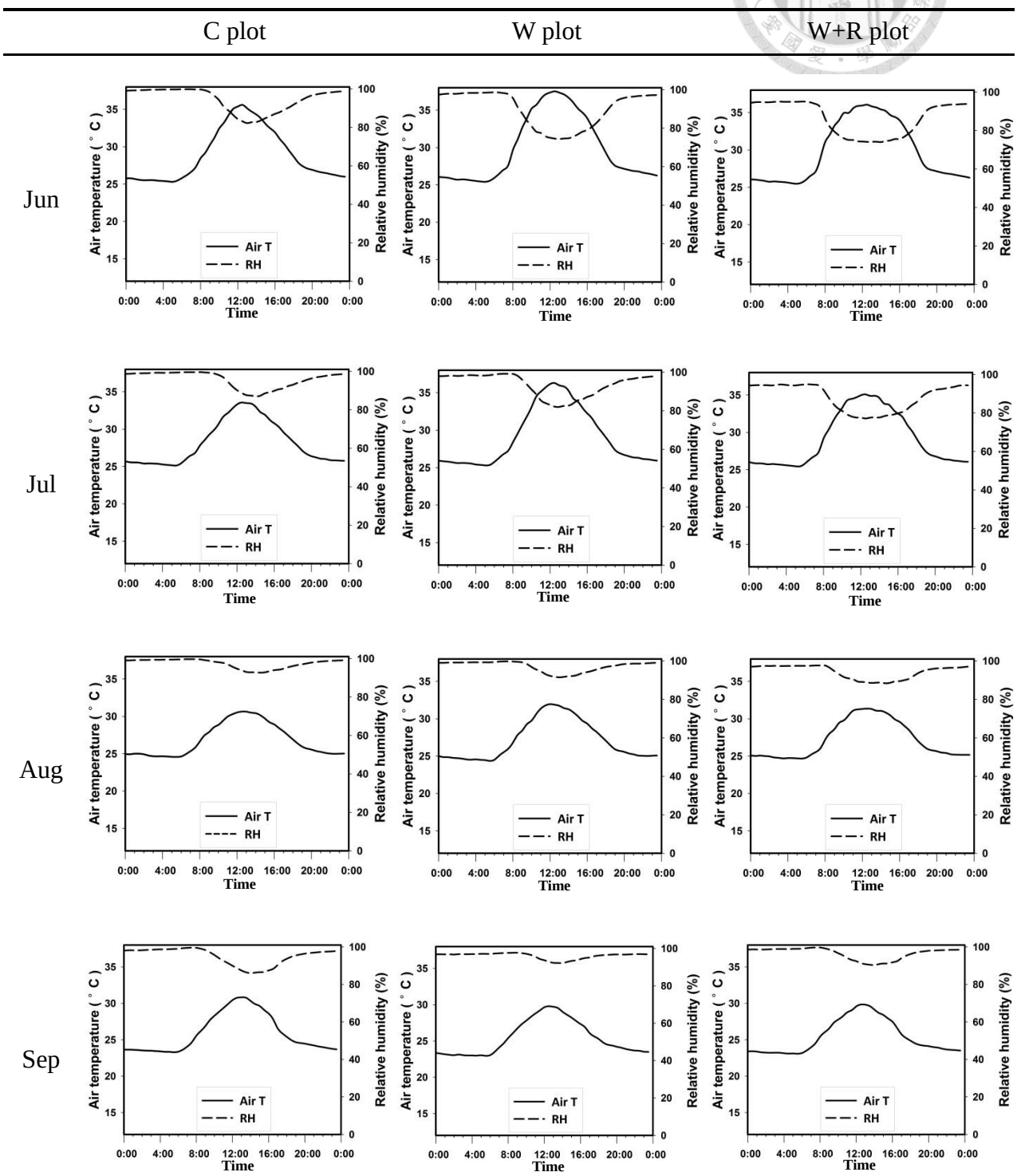


附圖 2、蓮花寺濕地操控實驗中 2015 年 2 ~ 9 月控制組 (C plot)、除草組 (W plot) 及除草加翻土組 (W + R plot) 光合有效輻射照度 (PPFD) 及土壤溫度監測。

	C plot	W plot	W + R plot
Feb			
Mar			
Apr			
May			

接續下圖

接續上圖



附圖 3、蓮花寺濕地操控實驗中 2015 年 2 ~ 9 月控制組 (C plot)、除草組 (W plot) 及除草加翻土組 (W + R plot) 空氣溫濕度監測。