

## 雪山東峰玉山箭竹開花物候之探討

廖敏君<sup>1,3</sup>、邱清安<sup>1,2</sup>、歐辰雄<sup>1</sup>、呂金誠<sup>1</sup>

(收稿日期：2004年12月6日；接受日期：2005年1月20日)

### 摘 要

玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis* (Hay.) Keng f.)為臺灣高海拔草生地主要組成，然其開花物候之研究尚付之如缺，適逢雪山東峰玉山箭竹火燒後有開花情形，本研究針對其進行物候調查及更新機制加以探討。物候觀測時間自2001年8月起至2003年10月止，共26個月，標定200個開花稈為樣枝觀察。結果顯示，5~11月為開花期，授粉方式有小花打開及小花不打開二種。2002年5月觀察，部分樣枝可從去年已開花之部位繼續長出花芽，然而在花序尚未完全抽出之前即已開花，但小花子房尚未授精，隨即乾枯。果熟期自10月開始，至翌年1月止。去除內、外稃之穎果平均百粒重約0.74g。開花、結實情形以2001年最好，並逐年下降，直至2003年已無結實，僅11個樣株存活。另外，於2003年發現玉山箭竹具有假小穗(pseudospikelets)的構造，內部不具有雄蕊及雌蕊等生殖器官，小穗外觀如同真正花序；玉山箭竹地下莖亦發現有花序抽出。但本研究至今尚未發現種子苗建立，未來仍須針對玉山箭竹營養系方面進一步探討，以期瞭解玉山箭竹繁殖及更新方式。

**關鍵詞：**玉山箭竹，開花，物候，雪山東峰

### 一、前 言

玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis* (Hayata) Keng f.)是禾本科(Poaceae)、竹亞科(Bambusoideae)、玉山箭竹屬(*Yushania*)，主要分布於中國雲南、菲律賓呂宋島之高地及臺灣海拔1,100~3,600 m之山區，為高海拔草生地生態系最重要的組成(耿伯介，1957)。以往玉山箭竹之研究，大多著重於植物分類學(林維治，1974、1976；柳樞，1986；劉業經等，1986)、族群生態學(柳樞，1963；王忠魁，1974；劉業經等，1984)、族群遺傳學(Hsiao & Rieseberg, 1994；

---

1. 國立中興大學森林學系。  
2. 雪霸國家公園管理處。  
3. 通訊作者。E-mail: seedfolk@yahoo.com.tw

Hsiao *et al.*, 1996; Hsiao & Lee, 1999; 賴裕芳等, 2000; 陳致仁, 2002)及植物生理生態學(郭寶章及張明洵, 1984)等方面研究, 對玉山箭竹之物候與更新至今尚無完整之觀察研究。

物候學係探討植物之發芽、開花、結果、落葉的變化, 及其隨外在環境因子之週期性變化, 尤其是氣候因子的季節變化(劉崇瑞及蘇鴻傑, 1983; 曾麗蓉, 1999), 物候學為林木生長習性之基本資料, 可預測林木的豐欠年、種實成熟之判斷, 做為育苗、引種、移植、造林等育林工作之參考, 並且提供解說教育、經營管理的基礎(林國銓等, 1997; 呂理昌, 1990), 與動物覓食、繁殖、遷移也息息相關。目前對於玉山箭竹之物候研究, 僅楊金昌等(1998)略述及塔塔加之玉山箭竹於1998年4月有一叢開花, 並可觀察到種子發育。迄今對玉山箭竹的更新則尚無研究報導。竹類的生活史與其他多年生植物最大不同點在於其生殖特性(王子定及陳明義, 1971), 有些竹類會同步大量的開花(mass flowering), 結實後全部死亡, 而死亡後的更新機制則是利用種子的萌發(Makita, 1992; Makita *et al.*, 1993), 但有些竹類則開花後並不枯死, 也無法確定下次開花的時間, 有可能長達百年之久(McClure, 1966; Janzen, 1976)。

雪霸國家公園園區內之雪山東峰屬臺灣高海拔之玉山箭竹生態系, 2001年2月18日發生火燒後同年8月發現火燒只將玉山箭竹之地上部燒毀, 地下莖及根系仍由土壤完整的保護, 未受到影響, 並且有開花現象(林永發及邱清安, 2002), 本研究即以雪山東峰火燒後局部集體開花的玉山箭竹族群為材料, 觀察其物候、結實情形及更新狀況, 以期建立玉山箭竹的基本生物學資料, 並做為科學研究與經營管理之參考。

## 二、方 法

### (一)研究區概況

雪山東峰位處雪霸國家公園生態保護區內, 行政區劃屬於臺中縣和平鄉, 林政區則屬於林務局東勢林區管理處所轄之大甲溪事業區第26、27、30林班交界, 海拔高度3,201 m, 植群主要為玉山箭竹組成之草生地地形相, 周邊區域則為臺灣冷杉(*Abies kawakamii*)森林。研究區內之地質屬於中央山脈地質區之西部亞區中的雪山山脈帶, 由第三紀的亞變質岩所組成, 地質帶中以深灰色的硬頁岩和板岩為主(何春蓀, 1986)。據陳正祥(1957)對臺灣氣候之分類, 研究區屬於寒帶重溼氣候(AC'), 溫度低而溼度高, 冬季霧有雪。研究區於2001年2月18日發生火燒, 同年8月發現萌蘖後之玉山箭竹有開花現象(林永發及邱清安, 2002), 本研究即以雪山東峰火燒後局部開花的玉山箭竹族群為材料, 主要觀察樣區位於雪山東峰之北面坡。

### (二)物候調查

於觀察樣區內隨機選取200枝玉山箭竹開花竹稈標定為樣枝, 樣枝間距依Hsiao & Rieseberg(1994)之結論進行實驗設計, 每一樣枝間距均超過1 m以上。本研究自2001年8月至2003年10月, 開花時期每二週調查一次, 非開花期則每月調查一次, 記錄其物候及樣株生長狀況。本文之物候觀察參考呂理昌(1990)、竺可楨及宛敏渭(1999)稍做修改, 分成6個時期, 並以樣株半數(含)以上達各時期, 定為此時期之物候現象, 其中發筍期並非以200個樣枝為觀察

對象，而是以於樣區中出現之新筍。各時期定義如下：

1. **發筍期**：地下莖之芽苞膨大露出地面，直至展出第一個葉片為止。
2. **抽芽期**：新芽苞抽出至芽全部開放的期間。
3. **展葉期**：芽苞中皺褶幼葉出現至葉片完全展開。
4. **開花期**：當花芽抽出，形成穗狀花序且由綠色轉為紫紅色，小花打開，花藥外露，至花藥萎縮，花序變為枯黃色為止。
5. **果熟期**：花藥已萎縮，從子房開始充漿，直至果實成熟掉落時。
6. **枯黃期**：植株之地上部呈現枯黃之狀態。

### (三)花器形態之觀察

以解剖顯微鏡觀察玉山箭竹小花之形態構造及掃描式電子顯微鏡(scanning electronic microscope, SEM)觀察玉山箭竹各花器發育之情形。

### (四)館藏玉山箭竹標本之查閱

為瞭解玉山箭竹之開花紀錄，本研究查閱臺灣各大標本館之玉山箭竹標本，擇取有開花之標本記錄其時間、地點等資訊。

## 三、結果與討論

本研究共進行 31 次物候調查，依 2001 年 8 月至 2003 年 10 月之觀察，建立玉山箭竹之物候如表一，其大致的規律呈 4~6 月為發筍期，4~7 月為抽芽期，5 月~10 月為展葉期，開花期 5~11 月，果熟期 10~12 月，枯黃期 11 月至翌年 3 月。以下即依葉候(發筍期、抽芽期、展葉期、枯黃期)、花候(開花期)、果候(果熟期)分別說明。

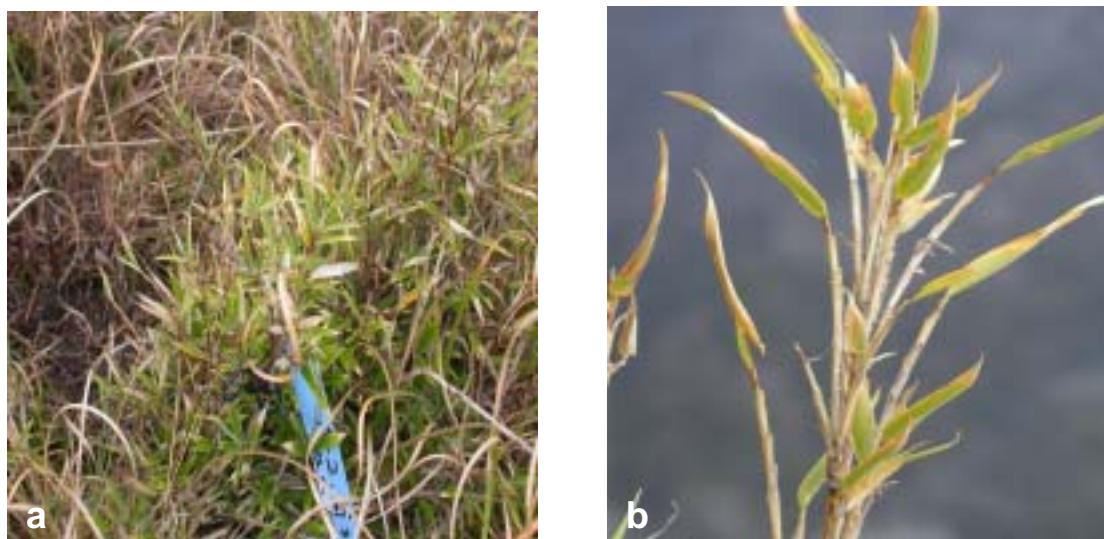
### (一)葉候調查

2001 年 8 月至 2003 年 10 月觀察期間，發現火燒後玉山箭竹之發筍期集中於 2002 年 6 月及 2003 年 4~5 月(表一)，但呈數量不多之零星發生。玉山箭竹於 2001 年 8 月至 11 月中旬為展葉期，葉片顏色為鮮綠色，11 月中旬葉片先端開始變黃，同一竹稈中的葉片並非同時變黃，係由樣枝頂部的葉片開始往下逐漸枯黃；至 12 月中旬起到翌年 3 月竹稈上之葉片幾乎全部枯黃，掉落至地表或宿存於竹稈上，但在此期間亦有零星樣株抽芽、展葉。

表一. 雪山東峰火燒後玉山箭竹之物候觀察紀錄

年	2001					2002												2003										
月	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
發筍																												
抽芽																												
展葉																												
開花																												
果熟																												
枯葉																												

2002年4月開始抽芽，葉芽為綠色、5月展葉，但展葉並不同步，部分樣枝葉片於此時開始乾枯，可在樣枝上觀察到新鮮葉片、正在枯黃葉片及已完全枯黃之葉片(圖一)；6月至10月中旬為展葉期，楊金昌等(1998)則認為玉山箭竹的抽芽及展葉時期並不明顯，每月均可看到零星展葉。2002年11月至2003年3月為枯葉期，於草生地外觀上可明顯看出展葉期及枯葉期之差異，楊金昌等(1998)卻認為塔塔加地區玉山箭竹草生地在外觀上，各月份間極難看出其差異，2003年4月開始進入抽芽期及發筍期，5月進入展葉期。由本研究二年多的物候觀察，可確定玉山箭竹之發筍期為4~6月，抽芽期為4~7月，展葉期為5~10月，枯黃期11月~翌年3月，與呂理昌(1990)觀察塔塔加地區玉山箭竹之物候紀錄相同。



圖一. 玉山箭竹葉片之形態。a. 展葉期；b. 葉片從先端漸漸變色。

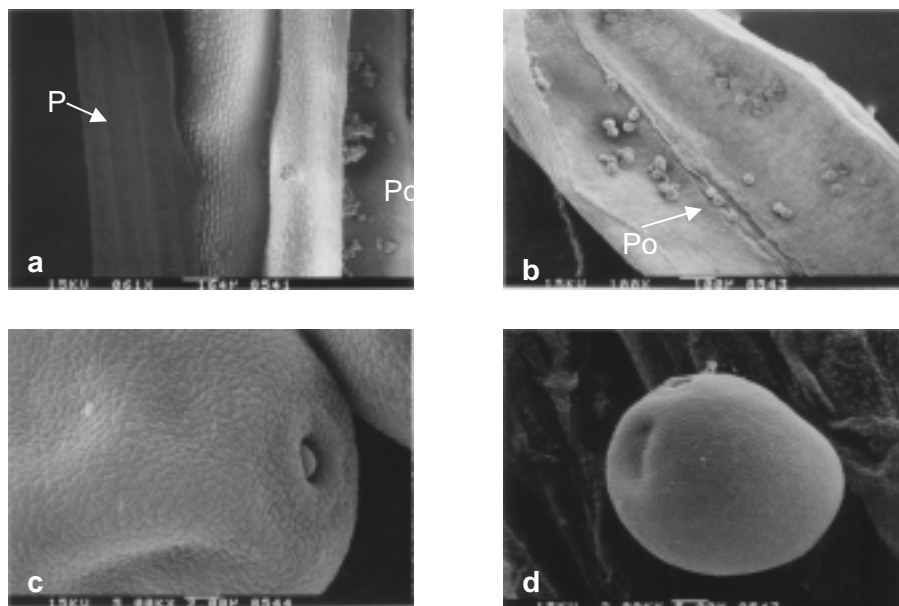
## (二) 花器形態之觀察與花候調查

### 1. 花器形態之觀察

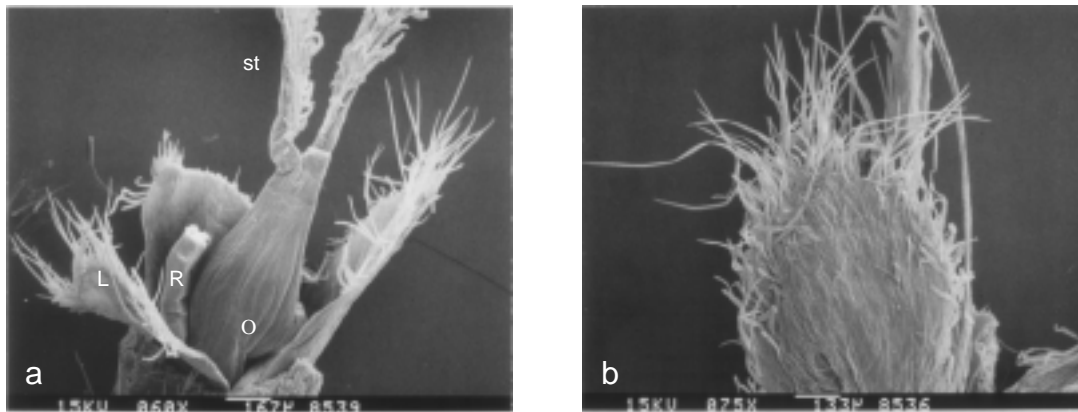
依本研究之觀察，玉山箭竹初生花序為綠色，成熟之花序為紫紅色。一小穗上具有 5~7 個小花，每一小花均由外稃(lemma)、內稃(palea)包被，內有花藥 3 枚，黃色，闊線形(圖二)。每一花藥具 2 個花粉囊，表面網格狀，縱向開裂。花絲細長、白色。花粉粒黃色，圓球形，粒徑 32-40  $\mu\text{m}$ ，外膜雕紋網狀(< 1  $\mu\text{m}$ )，具一發芽孔，口蓋徑(4-5  $\mu\text{m}$ )(圖三)。柱頭 2 叉、白色羽毛狀，子房為瓶狀(圖四-a)，周圍被有 3 個倒卵形鱗被(lodicule)，長 1.2-1.8 mm，上端有毛(圖四-b)。由於花器無任何蜜腺，難以利用蟲媒的進行授粉(王仁禮，1970；Meredith，2002)，因此風媒為主要授粉方式。



圖二. 玉山箭竹花序之形態。a. 小花打開，露出 3 枚黃色雄蕊及白色柱頭；b. 2002 年花序之近照，此時花序尚未抽長，即已露出 3 枚黃色雄蕊，箭頭為 2001 年殘存之果序。



圖三. 玉山箭竹雄蕊各部位之形態。a. b. 花藥縱裂，花粉粒著生於花藥上之情形；c. 發芽孔，5,000 $\times$ ；d. 花粉粒之形態，2,000 $\times$ ；P：內稃；Po：花粉粒。



圖四. a. 玉山箭竹雌蕊形態；b. 玉山箭竹之鱗被。O：子房；St：柱頭；L：鱗被；R：小花軸。

## 2. 假小穗之發現

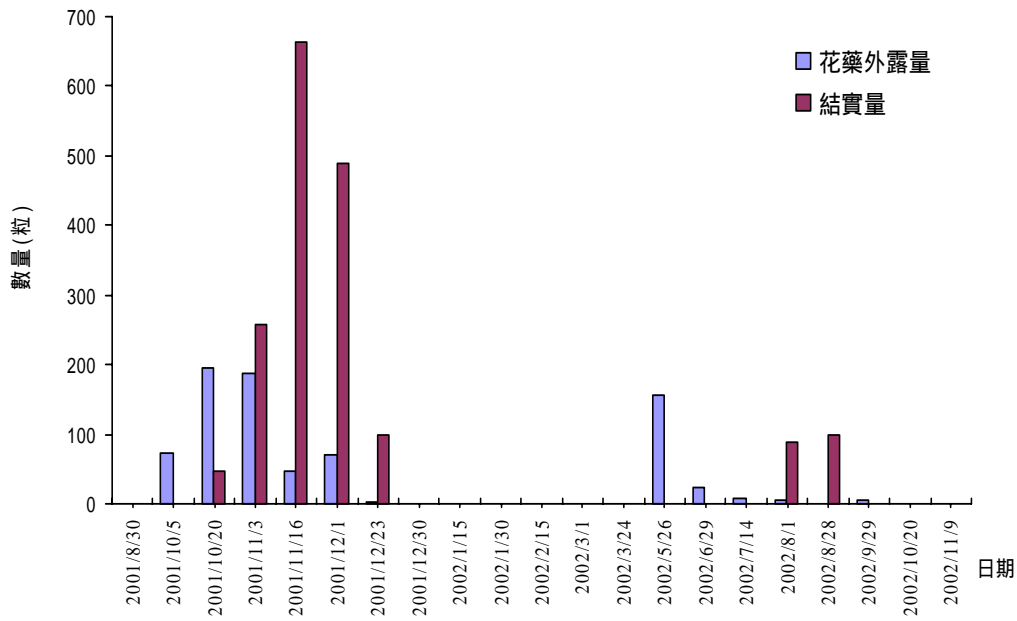
於 2003 年發現部分玉山箭竹之花序具有假小穗(pseudospikelets) (圖五)，此為一退化性小穗，內部不具有任何雄蕊及雌蕊等生殖器官，但小穗外觀形態如同真正花序(McClure, 1966; Ramanayake & Yakandawala, 1998)。



圖五. 玉山箭竹假小穗

## 3. 花候紀錄

自 2001 年 8 月開始記錄開花現象。玉山箭竹小花有 2 種開花情形：一為外稃及內稃明顯打開，花藥外露、下垂，可明顯看見柱頭；另一則內、外稃均未打開，僅花藥露出，無法看到柱頭，針對此現象目前僅張文燕等(1992)研究五月季竹(*Phyllostachys bambusoides*)開花結實發現有相似現象，五月季竹的內、外稃並不明顯張開，只將柱頭伸出稃外，進行授粉。由圖六為 2001 年、2002 年玉山箭竹樣枝花藥外露的數量，可知 2001 年 10 月為最多花藥外露的時期，顯示小花在此期間最易授粉。



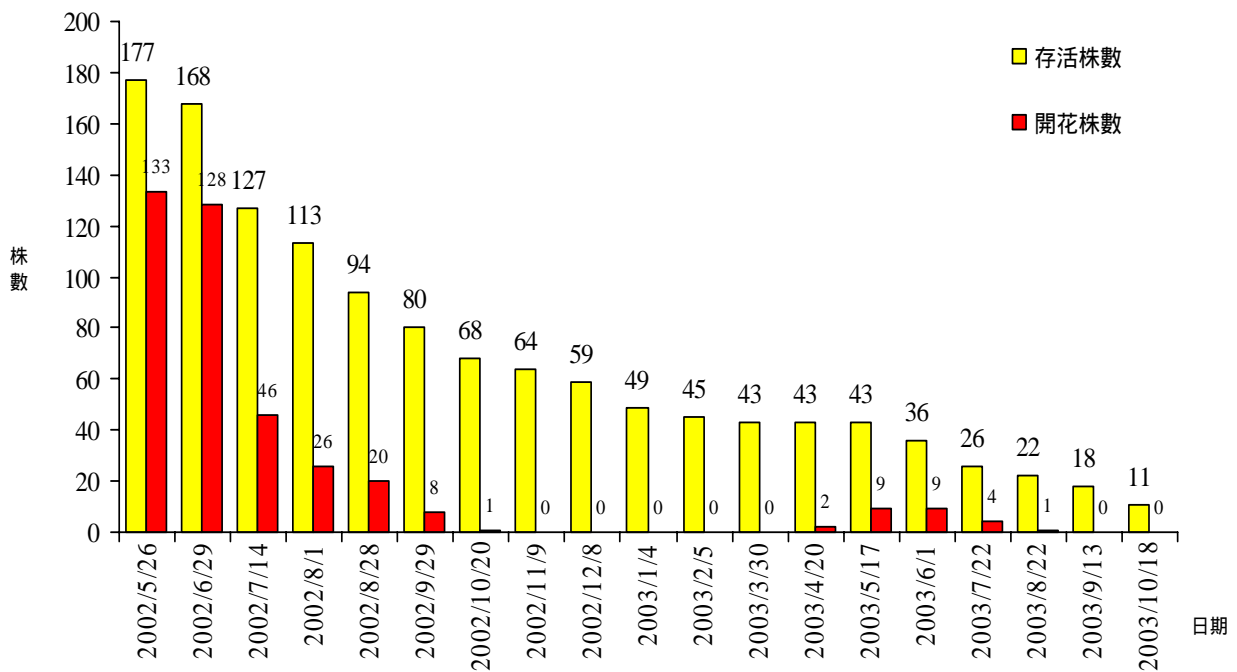
圖六. 200 個樣枝花藥外露量及結實量

2001 年 10 月底發現子房充漿、開始結實，內、外稃的顏色由小穗下方往上變色，直至整個小穗完全呈現乾枯狀為止。12 月中旬，大部分葉片均已呈枯黃，將乾枯葉片連同葉箨自竹稈上分離，可見竹稈內部為鮮綠色，顯示此開花稈仍存活，因而不能只憑葉片變色即認定植株是否存活，需至下一生長季才能做進一步的判定。2002 年 5 月初玉山箭竹繼續抽出花序，為此年度最多花藥外露的時期(圖六)，發現部分新花序是從去年開花的竹稈繼續開花，可在同一開花竹稈上觀察去年宿存的果穗及新抽出的花序(圖二)。然而，部分玉山箭竹的花序尚未完全抽出前，小花即已稍稍打開，露出花藥，直至 8 月中旬花序仍未完全抽出，即已變為枯黃色。11 月中旬，仍有少數植株開花。同年亦發現有一叢玉山箭竹其花序係由地下莖直接抽出(圖七)，將小花之內、外稃剝開可見雌、雄蕊在內，顯示玉山箭竹的花序並非一定從竹稈才抽出花序，亦可從地下莖直接抽出花序，但最終未見此花序有結實情形。

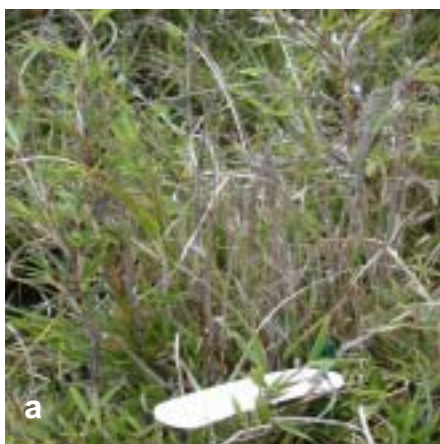


圖七. 玉山箭竹從地下莖抽出之花序。a. 花序位於土壤表面之狀況；b. 土壤撥開後之情形。

由上述可知，雪山東峰之玉山箭竹開花期可歷時三年，2001 年開花量最大，並逐年減少，於 2002 年調查發現，開花後大部分的樣株未死亡，而從原有的開花稈繼續長出花序、開花，但此時花序卻在尚未完全抽出前即已呈現乾枯，與 Benton & Weatherhead(1996)研究結果相似，Benton & Weatherhead(1996)指出部份竹類開花後，如未整叢乾枯，待下一個生長季節會繼續開花，然大部分的竹類在第二次開花後會立即死亡，因此玉山箭竹亦屬此類型的開花特性。截至 2003 年 10 月 18 日為止，200 個樣枝僅剩 11 個存活，其餘皆已乾枯(圖八)，乾枯情形有 2 種方式(圖九)，一為單一開花稈花序掉光，無任何葉片殘存，竹稈變為灰白色，附近之竹稈則繼續抽芽及展葉，在最後已乾枯 189 個樣枝中，有 129 個(68.25%)屬於此類型，佔。另一 60 個樣枝(31.75%)及附近之竹稈皆呈灰白色乾枯，花序及葉片均掉光。



圖八. 200 個樣株存活暨開花紀錄(2002/5/26~2003/10/18)



圖九. 玉山箭竹開花後乾枯之情形。a. 僅開花稈乾枯；b. 整叢乾枯。



#### 4. 開花週期

臺灣的玉山箭竹最早開花紀錄，於 1906 年 10 月 18 日由川上龍瀨、森丑之助兩位日本學者於玉山採到(表二)；另外於菲律賓呂宋島高地的玉山箭竹在 1918 年亦有開花紀錄(Brown & Fischer, 1918)。截至目前為止，臺灣各大植物標本館有 36 個玉山箭竹開花標本，從標本的採集時間及採集地點來看，由表二可以歸納出以下兩點：(1)開花期從 5~10 月；(2)採集地點之海拔高 1,700 m~3,600 m 均有分佈，然大多集中於中央山脈之高山，少數位於雪山山脈，其中 1985 年 6 月 15 日及 1996 年 7 月 15 日在雪山東峰有開花紀錄。

竹類依開花出現之頻率可分為定期開花及偶爾開花。依開花的數量可分為集體開花及零星開花(McClure, 1966; Dwivedi, 1988)。杜凡等(2000)研究雲南地區竹子的開花現象時，發現大部分的野生竹類有全體成片開花的特性，目前在臺灣有竹類集體開花之相關研究，僅陽明山國家公園區內的包籜矢竹(*Arundinaria usawai*)，於 1999 年小規模的開花，隨後即呈斑塊狀枯死，2000 年持續開花，且大量枯死，與前一年相反僅少部分以斑塊狀存活，於園區內發現有種子苗產生，因而推測可望最快於 3~5 年內達到原族群外觀(韓中梅及黃生，2000)。由本研究結果來看，玉山箭竹是否屬於定期開花或偶爾開花仍無法從相關記錄得知(表二)，可能是由於玉山箭竹廣泛分布於臺灣中高海拔山區，到達生育地環境之可及性較差，由少數研究人員不定時、不定點採集，僅能獲取有限的資訊，而不足以歸納出其開花頻率。雖無法得知雪山東峰的玉山箭竹是否每年均會開花及其開花數量，仍可由表二推斷出此處之玉山箭竹，過去確實有開花現象，依照本研究的開花數量，第一年開花現象應屬集體開花，第二年的開花數量漸減，直至第三年則呈現零星開花；此集體開花可能是由玉山箭竹本身之開花習性，抑或是有火燒之因子加入，因而促進玉山箭竹集體開花，仍待進一步討論。

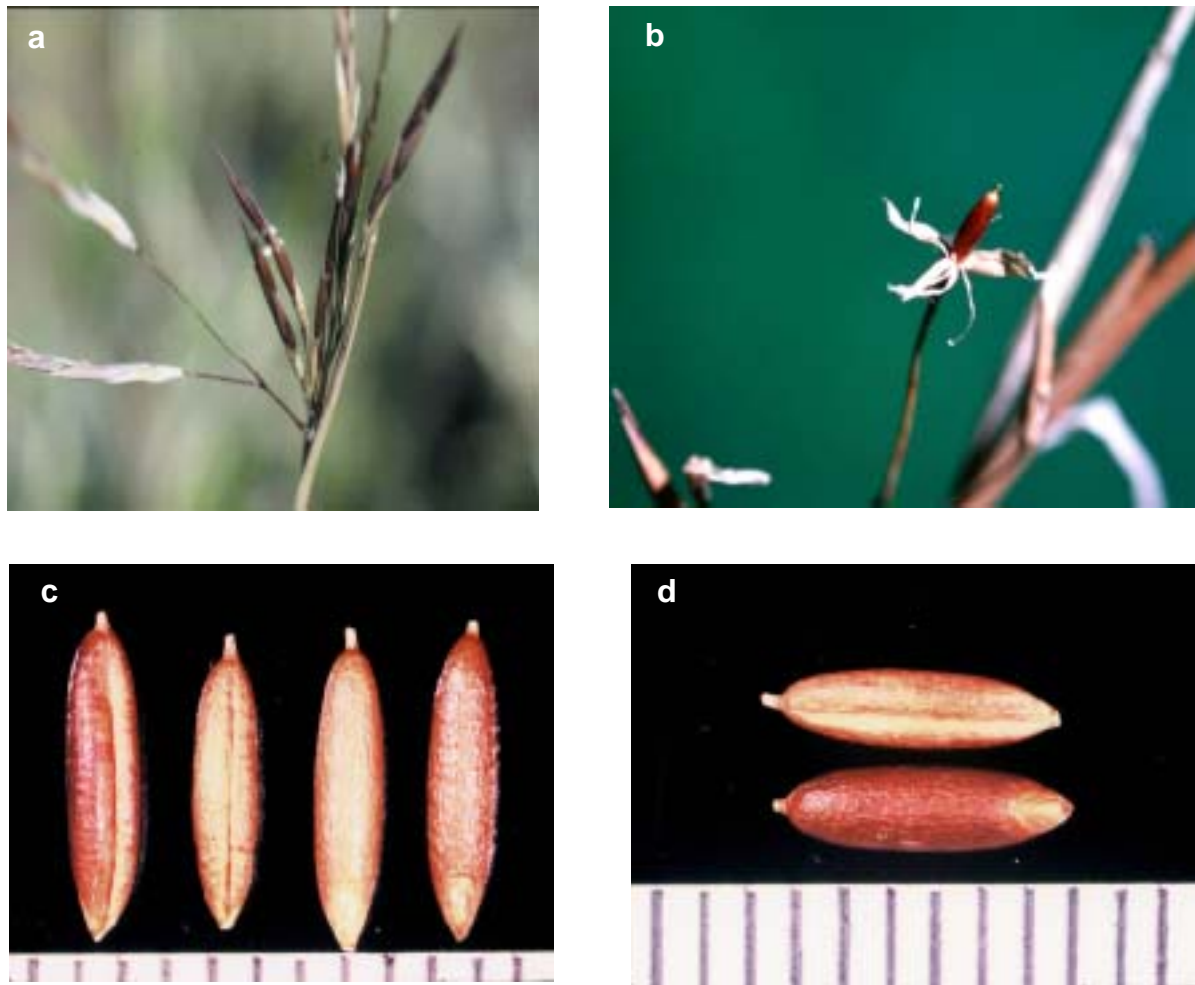
#### (三)果候調查

玉山箭竹果實為穎果(caryopsis)如圖十，通常從果穗下方的小花依序向上結實。穎果之平均長度為 0.55 cm，平均寬度 0.14 cm，百粒平均重為 0.74 g。2001 年 10 月底開始充漿，11 月初已結實的果穗膨大，可用手指摸出。結實量以 2001 年 11 月 16 日最多，共有 663 粒穎果成熟(圖六)。當穎果成熟，果穗開始漸漸掉落，開花釋最後剩下外穎(lower glume)及內穎(upper glume)等苞片構造。

表二. 玉山箭竹開花標本記錄表(本研究整理)

日期	地點	海拔高(m)	採集者	採集編號	館藏編號	館藏地點 <sup>1</sup>
1906/10/18	新高山(九千尺)		川上龍瀾、森丑之助	3171		TAIF
1908/8/9	巒大山		川上龍瀾、森丑之助、子田文治	3169	7057	TAIF
1925/8/7	能高山		松田英二	3176		TAIF
1930/7/15	Noko, alpine Medaow		Yamamoto Kudo et. K. Mori		17256	TAI
1931/7/12	Mt. Niomoyama		T. Hozokawa	2284	245283	TAI
1935/7/13	花蓮港廣研海支北合歡山		I. Simozaua		130359	TAI
1936/7/29	Kwarentô-tyô	3400	Suzuki-Tokio et N. Fukuyama		17238	TAI
1964/9/14	Chiai (kagi): en route from Hainusanso to Ton-pu	2800-3300	H. Koyama	23929	133894	TAI
1974/5/9	大雪山 49K		陳明義		56075	TAIF
1974/12/25	玉山	3000	陳明義		56071	TAIF
1975/8/28	大雪山 57K		陳明義		56081	TAIF
1978/8/31	大雪山 57K		陳明義		56086	TAIF
1983/9/6	Hualien Co: Near Err-tze-shan	2000-2200	Ching-I, Peng	5845	19847	HAST
1984/9/23	Hualien Co: Shoufeng District Mt. Makashan Forest, Halun Station	2000-2100	Ching-I, Peng	7313	8230	HAST
1985/6/15	Taichung Co: En route from Chika villa to Sanliuchiu villa, along exposed mountain path	2500-3000	Ching-I, Peng	7898	8232	HAST
1988/7/12	Nanhutashan, Ilan County	3600	Sheng-you Lu	23472	161037	TAIF
1988/7/19	Shenmaienshan, Taichung County	3200	Sheng-you Lu	23385	112986	TAIF
1988/7/21	Nanhutashan, Ilan County	3600	Sheng-you Lu	23449	161055	TAIF
1994/6/24	Taiwan Taichung, Nanhutashan	3400-3500	C. M. Wang	W00889	S147972	TNM
1994/6/27	Taichung Co, Shueshan	3100	T. H. Hsieh	1410	229813	TAI
1996/7/15	雪山東峰	3200	李聲銘			<sup>2</sup>
1996/7/20	北大武山	2800	李聲銘			<sup>2</sup>
1997/7/10	北合歡山	3400	李聲銘			<sup>2</sup>
1987/8/10	Nan Tou, Paiyun Shanchung	3450	Tsung Y. Yang	3572	9379	TNM
1998/6/25	Taichung County, 810 Road	1900	Ching-Kuoh Liou	993	94145	TAIF
1998/7/5	Yushan	3650	Robert March		95047	TAIF
1998/7/21	Nanhutashan, Ilan County	3500	Sheng-you Lu	23465	161044	TAIF
2000/7/6	Yushan	1700	Pei-hsuan Lee	328	117743	TAIF
2001/10/1	雪山東峰	3201	廖敏君			NCUF
2002/5/11	Ilan Hsien Tatung Hsiang en route from Chialohu to Chienchingshan	2320	Chien-I Huang accompanied by 梁慧舟, 黃雅怡	829	90302	HAST
2002/5/16	Nantou Hshein Jenai Hsiang along trail from Tienluanchich (a pond)	3280	Ya-Yi Huang 黃雅怡 accompanied by 黃建益, 劉建華	1119	90006	HAST
2002/8/1	雪山東峰	3201	廖敏君			NCUF
2002/8/5	小雪山	2997	廖敏君			NCUF
2002/8/21	大南山 (雪山西稜)	3400	廖敏君			NCUF
2003/5/8	雪山東峰	3201	廖敏君			NCUF
2003/5/18	桃山	3325	廖敏君			NCUF

<sup>1</sup>HAST: 中央研究院植物研究所標本館  
 TAIF: 行政院農業委員會林業試驗所植物標本館  
 NCUF: 國立中興大學森林學系標本館  
 TAI: 國立台灣大學植物標本館  
 TNM: 國立自然科學博物館  
<sup>2</sup>國立中興大學生命科學系生化分類實驗室



圖十. 玉山箭竹穎果之近照。a. 果序；b. 將外稃及內稃去除後，穎果之照片；c、d：穎果之近照。

#### (四)更新探討

由研究區之樣枝觀察，發現玉山箭竹之結實率逐年下降，2001 年之結實率為 36.00%，2002 年 5.05%，2003 年 0.00%。研究期間曾發現有穎果掉落，但未見其種子苗萌發，另將研究區收集到的穎果分別進行野外播種及室內生長箱之發芽試驗，均未見有種子發芽，此與冷箭竹 (*Sinarundinaria fangiana*)、糙花箭竹 (*Fargesia scabrida*)、包籜矢竹開花後顯著地利用種子更新之方式不同 (Taylor & Zisheng, 1988；黃華梨, 1993；韓中梅及黃生, 2000)，推測玉山箭竹之更新並非以立即性種子更新方式，種子可能需經休眠，待適當之時機長成種子苗。研究區之玉山箭竹雖然未發現種子更新現象，但開花之植株仍可由地下莖進行萌蘖更新，維持原有之族群，Makoto *et al.* (1974) 亦指出剛竹 (*Phyllostachys sulphurea*) 在開花稈死亡後，其他非開花之竹稈及地下莖仍可進行萌蘖更新，約 7-8 年的時間族群可恢復至原有的景觀。

由玉山箭竹開花結實習性來看，玉山箭竹的結實量並不多，植株於開花結實後未立即死亡，仍可由地下莖萌蘖更新，維持原有族群，此與 Makita *et al.* (1993) 觀察 *Sasa tsuboiana* 之單次結果

(monocarpic)類型有所不同，*Sasa tsuboiana* 在同步、大量的開花及結實之後，開花植株隨即死亡，大量的種子會引起嚙齒類動物取食頻度增加，等到嚙齒類動物已飽食不再取食時，剩下的種子便會發芽長成種子苗，即所謂的「捕食者飽食效應」(predator satiation)(Janzen, 1976)，開花後種子苗更新的密度極低，整個族群從種子苗恢復其原來的植株大小，需費時 7~16 年的時間。

### (五)火燒之影響

雪山東峰於 2001 年 2 月 18 日發生火燒，受到土壤保護的玉山箭竹根系及地下莖即開始萌蘖(林永發&邱清安, 2002)，重新抽芽，長成竹稈，進而開花，本研究首次記錄了玉山箭竹集體性開花現象，雖然目前尚無法確定玉山箭竹集體性開花與火燒之關係，但 Anantachote(1990)與 Benton & Weatherhead(1995)均曾提及竹類受到火燒干擾之後，有開花現象。當強度較弱的火燒干擾發生時，玉山箭竹可快速的從地下莖或根系萌蘖取得較好的資源(陳明義等, 1987)，由於火燒過後生育地受到改變(Christensen, 1985)，加上剩餘灰分會使得植物的微環境改變及土壤養分成分增減(Bond & Wilgen, 1996)，這些因子均可能促使植物開花。

本研究於調查期間發現，上雪山東峰前的哭坡沿線、雪山登山步道 4.7 K 及 369 山莊上方，均可見玉山箭竹有零星開花現象，這些地點並未受到 2001 年 2 月火燒之影響，應是已到達開花的生理年齡進而開花(Campbell, 1986)。由於竹類的生長特性，被歸類於營養系植物(clonal plant)，Hsiao & Lee(1999)利用 RAPD 方法發現全臺灣玉山箭竹族群內個體間之遺傳變異非常大；而當營養系植物族群內具有高度的遺傳變異程度時，大部分源於重複的實生苗建立或極少見的體細胞突變(somatic mutation)(Cook, 1983; Ellstrand & Roose, 1987; Suyama *et al.*, 2000)。Xie *et al.* (2001)針對已受到瀕危的野生稻(*Oryza rufipogon*)族群進行研究，推測於野生稻族群中有性繁殖與無性繁殖方式交互發生，遭遇季節性乾旱或環境逆境時，野生稻即行有性繁殖，以提高營養系的歧異度。而本研究的玉山箭竹受到火燒之後，開始萌蘖、生長、進而開花、結實，若依據前述 Christensen(1985)、Bond & Wilgen(1996)、Xie *et al.*(2001)的推論，火燒如同惡劣的環境且能促進植物開花，玉山箭竹受到火燒干擾後，雖有開花、結實現象，卻無種子苗產生，如何能造成 Hsiao & Lee(1999)所言之，玉山箭竹族群內個體間具有極大的遺傳變異程度，實有待更進一步的研究。

## 四、結 論

- (一)玉山箭竹為臺灣高海拔草生地之主要組成，本研究針對雪山東峰玉山箭竹進行長期觀察，雪山東峰火燒後玉山箭竹之發筍及抽芽期在 4~7 月，展葉期 5~10 月枯黃期 11 月至翌年 3 月。
- (二)本研究發現玉山箭竹的開花結實期可歷時三年，開花期為 5~11 月，授粉方式有小花打開及小花不打開二種。部分樣枝可從去年已開花之部位繼續長出花芽，然而在花序尚未完全抽出之前即已開花，但小花子房尚未授精，隨即乾枯。另外發現玉山箭竹具有假小穗(pseudospikelets)構造，其內部不具有雄蕊及雌蕊等構造，外觀形態如同真正花序。玉山箭竹花序亦可自地下莖抽出。

(三)雪山東峰玉山箭竹果熟期自 10 月開始，至翌年 1 月止。穎果成熟，果穗開始掉落，開花稈最後會剩下外穎(lower glume)及內穎(upper glume)苞片構造。去除內、外稈之穎果平均長度為 0.55 cm，平均寬度為 0.14 cm，平均百粒重約 0.74 g。結實量由第一年 36.00% 降至第二年 5.05%，第三年則為 0.00%，同時樣區未見有種子苗產生顯示玉山箭竹開花後，並非立即以種子方式更新，而是利用地下莖萌蘖新稈，以維持原有族群數量。Hsiao & Lee(1999) 卻指出玉山箭竹族群內個體間變異極大，可確定其演化生活史中曾有高頻度的有性繁殖，但本研究自開花至今尚未發現種子苗建立，因此仍有待未來對玉山箭竹之營養系大小、面積、分佈情形作進一步的探討，以其瞭解玉山箭竹的繁殖及更新方式。

## 五、誌 謝

本研究承蒙雪霸國家公園管理處經費支持，感謝林永發處長、陳裕良課長提供諸多意見，武陵管理站黃明通主任、廖林彥先生、吳增勇先生於野外調查期間給予最大的協助及支援，謹致謝忱。同時感謝曾喜育、林志銓、黃立彥、朱恩良、傅國銘、江政人、李秋瑩、賴靖融、林鴻志、賴怡君、蔡家銘、吳詩婷、楊智凱、林雅慧、陳韋志等諸位同學不辭辛勞協助野外調查工作，謹致謝意。

## 六、引用文獻

- 王子定、陳明義，1971。臺灣竹類開花之研究，臺大實驗林報告第 87 號，共 5 頁。
- 王仁禮，1970。臺灣竹族植物之花粉粒形態研究，林業試驗所報告第 192 號，共 20 頁。
- 王忠魁，1974。臺灣高山草原之由來及其演進與亞極羣落之商榷，生物與環境專題研討會講稿集，中央研究院刊印，共 16 頁。
- 何春蓀，1986。臺灣地質概論，經濟部中央地質調查所，共 153 頁。
- 呂理昌，1990。玉山國家公園植物開花物候週期之研究(塔塔加~玉山主峰)，內政部營建署玉山國家公園管理處，共 88 頁。
- 杜凡、薛嘉榕、楊宇明、輝朝茂、王涇，2000。15 年來雲南竹子的開花現象及其類型研究。林業科學，36(6): 57-68。
- 林永發、邱清安，2002。環山與雪山東峰火燒後植群之變化，內政部營建署雪霸國家公園管理處九十一年度自行研究案報告，共 38 頁。
- 林國銓、黃吳清標、劉哲政，1997。福山試驗林天然闊葉樹之物候現象。臺灣林業科學，12(3): 347-353。
- 林維治，1974。竹花形態之研究，林業試驗所報告第 248 號，第 16-17 頁。
- 林維治，1976。臺灣竹亞科植物之分類(續)，林業試驗所試驗報告第 271 號，共 75 頁。
- 竺可楨、宛敏渭，1999。物候學，湖南教育出版社，共 173 頁。
- 柳楮，1963。小雪山高山草原生態之研究，林業試驗所報告第 92 號，共 13 頁。
- 柳楮，1986。竹類之形態與竹類群落之特性。現代育林，2(1): 20-26。

- 耿伯介, 1957。中國竹類植物之一新屬及二新種。植物分類學報, 6(4): 355-356。
- 張文燕、馬乃訓、吳玲玲、黃樹田、張靜文, 1992。五月季竹開花結實的研究。竹子研究匯刊, 11(2): 15-25。
- 郭寶章、張明洵, 1984。玉山箭竹之生態及防除。中華林學季刊, 17(1): 33-51。
- 陳正祥, 1957。氣候之分類與分區, 林業叢刊第七號, 國立臺灣大學農學院實驗林, 共 174 頁。
- 陳明義、呂金誠、林昭遠, 1987。臺灣高山白木林之形成及其演替趨勢之探討。中華林學季刊, 20(4): 65-76。
- 陳致仁, 2002。玉山箭竹親緣地理學探討, 國立臺灣師範大學生物研究所碩士論文, 共 57 頁。
- 曾麗蓉, 1999。惠蓀林場臺灣榕開花物候與授粉生態之研究, 國立中興大學森林學系碩士論文, 共 86 頁。
- 黃華梨, 1993。白水江自然保護區糙花箭竹天然林生物量與生產力的初步研究。植物生態學與地植物學學報, 17(4): 371-377。
- 楊金昌、王亞男、姜家華、賴裕芳, 1998。塔塔加地區臺灣雲杉、臺灣鐵杉及玉山箭竹物候學之初步研究。中華林學季刊, 31(3): 251-263。
- 劉崇瑞、蘇鴻傑, 1983。森林植物生態學, 臺灣商務印書館, 共 462 頁。
- 劉業經、呂福原、歐辰雄、賴國祥, 1984。臺灣高山箭竹草生地之植物演替與競爭機制。中華林學季刊, 17(1): 1-32。
- 劉業經、歐辰雄、呂金誠, 1986。臺灣之竹類及分布。現代育林, 2(1): 3-19。
- 賴裕芳、王亞男、張國楨, 2000。塔塔加地區不同生育地玉山箭竹變異性之研究。中華林學季刊, 33(4): 457-467。
- 韓中梅、黃生, 2000。陽明山地區矢竹族群生態及遺傳研究, 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 共 25 頁。
- Anantachote, A. 1990. Flowering characteristics of some bamboos in Thailand. In: I. V. Ramanuja Rao, R. Gnanaharan, and C. B. Sastry. (eds.) Bamboos Current Research. Proceedings of the International Bamboo Workshok, pp. 66-75. The Kerala Forest Research Indtitute, India.
- Benton, A. J. and M. A. Weatherhead. 1996. The flowering of three species of thorny bamboos in Hong Kong 1993-95. In: Bamboo, People and the Environment. Proceedings of the Vth International Bamboo Workshop and the IV International Bamboo Congress, pp. 75-89. Ubud, Bali, Indonesia.
- Bond, W. J. and B. W. van Wilgen. 1996. Fire and plants. Chapman & Hall Press, UK, 263 pp.
- Brown, W. H. and A. F. Fischer. 1918. Philippine bamboos. Bureau of Forestry of Philippines, 64 pp.
- Campbell, J. J. N. 1986. Bamboo flowering patterns: a global view with special reference to East Asia. J. Amer. Bamboo Soc. 6(1): 17-30.
- Christensen, M. L. 1985. Shrubland fire regimes and their evolutionary consequences. In S. T. A. Pickett and P. S. White. (eds.) Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. pp.85-100. Academic Press, Inc., Orlando, F. L.

- Cook, R. E. 1983. Clonal plant populations. *American Scientist* 71: 244-253.
- Dwivedi, A. P. 1988. Gregarious flowering of *Dendrocalamus strictus* in Shandol (Madhya Pradesh) - Some management considerations. In: I. V. Ramanuja Rao, R. Gnanaharan, and C. B. Sastry. (eds.) *Bamboos Current Research. Proceedings of the International Bamboo Workshop*, Nov. 14-18. pp.87-91. The Kerala Forest Research Institute, India.
- Ellstrand N. C. and M. L. Roose. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany* 74(1): 123-131.
- Hsiao, J. Y. and L. H. Rieseberg. 1994. Population genetic structure of *Yushania niitakayamensis* (Bambusoideae, Poaceae) in Taiwan. *Molecular Ecology* 3: 201-208.
- Hsiao, J. Y. and S. M. Lee. 1999. Genetic diversity and microgeographic differentiation of Yushan cane (*Yushania niitakayamensis*; Poaceae) in Taiwan. *Molecular Ecology* 8: 263-270.
- Hsiao, J. Y., B. H. Wang and L. H. Rieseberg. 1996. Microgeographic allozyme variation in Yushan cane (*Yushania niitakayamensis*, Poaceae). *Plant Species Biol.* 11: 207-212.
- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Ann. Rev. Eco. Syst.* 7: 347-391.
- Makita, A. 1992. Survivorship of a monocarpic bamboo grass, *Sasa kurilensis*, during the early regeneration process after mass flowering. *Ecological Research* 7: 245-254.
- Makita, A., Y. Konno, N. Fujita, K. Takada, and E. Hamabata. 1993. Recovery of a *Sasa tsuboiana* population after mass flowering and death. *Ecological Research* 8: 215-224.
- Makoto, N., I. Isao and O. Nobunori. 1974. Ecological aspects of bamboo flowering. *Ecological studies of bamboo forests in Japan, XIII. Bot. Maq. Tokyo.* 87: 271-284.
- McClure, F. A. 1966. *The Bamboos, A Fresh Perspective*. Harvard University Press. 347 pp.
- Meredith, T. J. 2002. *Bamboo for Garden*. Timber Press, U.S.A., pp.50-60.
- Ramanayake, S. M. and S. D., K. Yakandawala. 1998. Incidence of flowering, death and phenology of development in the giant bamboo (*Dendrocalamus giganteus* Wall. ex Munro). *Annals of Botany* 82: 779-785.
- Suyama, Y., K. Obayashi and I. Hayashi. 2000. Clonal structure in dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) population inferred from amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprints. *Molecular Ecology* 9: 901-906.
- Taylor, A. H. and Q. Zisheng. 1988. Regeneration from seed of *Sinarundinaria fangiana*, a bamboo, in the Wolong Giant Panda Reserve, Sichuan, China. *American Journal of Botany* 75(5): 1065-1073.
- Xie, Z. W., Y. Q. Lu, S. Ge, D. Y. Hong and F. Z. Li. 2001. Clonality in wild rice (*Oryza rufipogon*, Poaceae) and its implications for conservation management. *American Journal of Botany* 88(6): 1058-1064.

**Study on the flowering and the phenology of *Yushania  
niitakayamensis* (Hay.) Keng f. at the east peak of Mt. Syue**

Min-Chun Liao<sup>1,3</sup>, Ching-An Chiou<sup>1,2</sup>, Chern-Hsiung Ou<sup>1</sup>, and King-Cherng Lu<sup>1</sup>

( Manuscript received 6 December 2004 ; accepted 20 January 2005 )

**ABSTRACT :** *Yushania niitakayamensis* (Hay.) Keng f. is the main component of the grassland at high mountain region in Taiwan. However, the flowering research has not been made. Observations were made on *Y. niitakayamensis* flowering phenomenon after fire at the East Peak of Mt. Syue. The study investigated the phenology and regeneration mechanism of the 200 flowering culms. The period of observation was from August 2001 to October 2003. The phase of flowering was from May to November. Seed production occurred from October to January. In 2003, we didn't observe any seed production. We discovered some of individuals continued to flower at the same buds, but the inflorescences would dry soon. A floret can be resulted in one seed. Mean of one hundred seeds weight about 0.74 g. The amount of flowering and seed production were the best in 2001 and decreasing year by year. No seedlings were founded. In October 2003, only 11 samples were still live. Some of them had pseudospikelets which looked like the inflorescences. We observed that one of the inflorescences came from a rhizome. Until now we didn't discover any seedling established. The regeneration was by rhizomes. It should be do more research about the clonal diversity to realize the reproductive biology of *Y. niitakayamensis*.

**KEYWORDS :** *Yushania niitakayamensis*, flowering, phenology, the east peak of Mt. Syue

---

1. Department of Forestry, National Chung Hsing University.  
2. Syue-Pa National Park.  
3. Corresponding author. E-mail: seedfolk@yahoo.com.tw