

研究報告

臺灣二葉松針葉構造之海拔變異

許秋容¹⁾ 楊遠波¹⁾ 黃玲瓏^{2,3)}

摘要

臺灣二葉松 (*Pinus taiwanensis* Hayata) 廣泛分佈於臺灣中、南部低至高海拔山區。本研究由其分佈的最低海拔 (700 m) 至其分佈的最高海拔 (3100 m)，分五個海拔高度取樣，觀察、比較並分析不同海拔生育地之針葉的外部形態、內部解剖等特徵，以期瞭解二葉松葉部構造是否具有適應海拔變異之特殊變化，並探討各特徵變異可能隱涵之意義。本研究結果顯示所分析的二十八項特徵均達顯著差異，並且多項特徵與海拔高度的變化呈明顯的相關性，其中葉表氣孔密度、葉寬和厚度、葉面積和非維管束面積、維管束至近軸葉表距離、葉肉細胞間隙、維管束寬/高比、轉輸組織、厚壁細胞和射線篩胞的面積、轉輸薄壁細胞個數、“A”區轉輸組織（環繞於維管束外側，由轉輸薄壁細胞和具重紋壁孔的轉輸管胞所組成）以及遠軸面厚壁細胞等，均隨海拔升高而明顯遞增。至於針葉長度、副細胞數目、維管束跡、維管束內松脂管與“B”區轉輸組織（位於維管束跡和近軸面厚壁細胞之間，僅由不具重紋壁孔的轉輸管胞組成）等，則依海拔升高而明顯遞減。再者，松脂管數目、近軸面兩松脂管腔面積及松脂管與維管束面積等特徵，則以中海拔處的值較大，因此生長在不同海拔高度之臺灣二葉松的針葉結構，有其獨特的調整與適應方式。

關鍵詞：臺灣二葉松、針葉、典型判別分析、形態、解剖、海拔變異。

許秋容、楊遠波、黃玲瓏。2000。臺灣二葉松針葉構造之海拔變異。台灣林業科學 15(3):337-49。

Research paper

Structural Variation of the Needles of *Pinus taiwanensis* Hay.
along an Elevational GradientChiou-Rong Sheue,¹⁾ Yuen-Po Yang,¹⁾ Ling-Long Kuo-Huang^{2,3)}

[Summary]

Twenty-eight morphological and anatomical characters of mature needles of *Pinus taiwanensis* Hay. collected from different elevations (700, 1100, 1500, 2500, and 3100 m) were analyzed using canonical discriminate analysis. Most of the characters were related to elevation changes. All of the following characters increased in accordance with increasing elevation: the density of stomata, needle thickness and width, the area of needle transection and nonvascular tissue, the distance between the vascular bundle and adaxial leaf surface, the intercellular space of mesophyll, the ratio of width over height of the vascular bundle, transfusion tissue, sclereids, Strasburger cells, cell number of transfu-

¹⁾ 國立中山大學生物科學系，高雄市 804 蓮海路 70 號 Department of Biological Sciences, National Sun Yat-sen University, 70 Lienhai Rd., Kaohsiung 804, Taiwan.

²⁾ 國立臺灣大學植物學系，台北市 106 羅斯福路四段 1 號 Department of Botany, National Taiwan University, 1 Roosevelt Rd. Sec. 4, Taipei 106, Taiwan.

³⁾ 通訊作者 Corresponding author, Email: linglong@ccms.ntu.edu.tw

1999 年 9 月送審 2000 年 3 月通過 Received September 1999, Accepted March 2000.

sion parenchyma, the "A" zone of transfusion tissue (surrounding the abaxial side of vascular traces and consisting of transfusion parenchyma and transfusion tracheids having bordered pits), and abaxial sclereids inside the vascular bundle. However, length of needles, cell number of subsidiary cells, vascular trace, resin duct inside the vascular tissue, and the "B" zone of transfusion tissue (located between the vascular traces and adaxial sclereids and consisting of only transfusion tracheids without bordered pits) decreased with increasing elevation. There were several characters with a maximum at middle elevations, such as the number of resin ducts and their area, the lumen area of 2 major adaxial resin ducts, and the area of the vascular bundle. This obviously shows that the structures of needles of *P. taiwanensis* have peculiar, modified variations to adapt to environments at different elevations.

Key words: *Pinus taiwanensis*, needles, canonical discriminate analysis, morphology, anatomy, altitude variation.

Sheue C-R, Yang Y-P, Kuo-Huang L-L. 2000. Structural variation of the needles of *Pinus taiwanensis* Hay. along an elevational gradient. *Taiwan J For Sci* 15(3):337-49.

緒言

臺灣二葉松 (*Pinus taiwanensis* Hayata) 為台灣原生的四種松樹之一，分佈甚廣，自海拔 700-3100 m 的中央山脈及其支脈均有分布，尤以大甲溪沿岸，常成純林。臺灣二葉松的材質佳、心材美觀，木材多用於建築、造紙，亦有作為採松脂者，因此，林業試驗所於民國 43 年起實施之松類造林試驗中，其即為中、高海拔裸地或荒山之主要造林樹種。本樹種除了具林業之經濟價值外，對於中高海拔地區的水土保持，更是扮演了極重要的角色。

以往學者對於臺灣二葉松的研究多與造林有關，包括試驗松類生長與海拔及氣候因子之關係 (Lin 1965)、不同海拔高度林分之生長情形 (Hwang 1969)、種源後裔試驗 (Chiang 1970) 和幼苗變異與種源關係等 (Li 1976)，大致上均顯示海拔 1000 至 2000 m 處之臺灣二葉松，其生長及存活最為理想。此外，Liu 和 Su (1978) 研究大甲溪上游二葉松天然林群落組成及相關環境因子之關係，即提出臺灣二葉松之十種植物社會及其演替的過程，並認為氣溫應是影響二葉松林分佈的限制因子，此種臨界溫度之影響，其他學者亦有類似的討論 (Lin 1965, Hwang 1969)。Zhang (1990, 1991) 研究中國大陸浙江省的臺灣二葉松 (即黃山松) 的植群年齡結構、分佈格局、密度與生物量動態，指出黃山松為該地森林演替的先鋒植群之

一，然在裸岩陡坡或山脊處，本樹種可維持長期穩定之狀況。至於有關臺灣二葉松葉部解剖構造之研究，正宗和鈴木二氏、謝氏的研究均以徒手切片為主，完整性欠缺，部份結果亦存疑 (Sheue 1994)。Liu (1990) 比較臺灣產九種松科植物之葉部形態，對於臺灣二葉松葉部的形態與解剖，有較清楚的描述。

生長在不同生育地的植物，其形態特徵和解剖的構造往往會表現出不同程度的變異，以配合該植物的生長環境，俾利於生存。若干文章已探討生長在不同海拔高度之植物的變異，其中有研究種內 (Parker and Maze 1984, Parker et al. 1983, Pan 1988, Maley and Parker 1993) 或相近種間 (Parker et al. 1981) 之形態與解剖變異者；或以同功異構酵素 (isozyme)、基因多型性分析不同海拔梯度與種內之遺傳分化 (Meinzer et al. 1985, Gurevitch 1988, Oyama et al. 1993)。

本文以臺灣中部大甲溪流域的臺灣二葉松為材料，針對葉部的外部形態與內部解剖特徵，比較不同海拔生育地的葉部結構，以期瞭解在海拔落差約 2500 m 的分佈範圍下，臺灣二葉松葉部的各構造是否有其相對之變異，並探討各項特徵變異和海拔梯度的關係及可能隱涵之意義。

材料與方法

自臺灣中部大甲流域的中橫公路沿線，分五個海拔高度採集臺灣二葉松 (*Pinus taiwanensis* Hay.) 成熟之針葉，採樣時間為 1992 年八月、九月和 1993 年七月，共計三次 (Table 1)。海拔 2000 m 處，因梨山地區皆已開墾為溫帶果園，而無法取樣。

由健康之採樣植株高 2-5 m 處，分四個位向隨機摘取一年生的成熟針葉和若干枝條，置封口袋攜回實驗室。第二次採集時，並就以下的特定方式取樣，供前試驗之測量分析，即(1)以海拔 1100 m 處的五植株，比較同一海拔高度，不同植株間之針葉構造(2)以海拔 2500 m 處的三植株，比較採自不同株高 (2, 5 m) 之針葉構造(3)以海拔 3100 m 處的五植株，比較採自不同位向 (東、西、南、北) 之針葉構造。部分枝條則製成蠟葉標本，存於臺大植物系標本館(TAI)。

以直尺測量針葉長 (由葉鞘基部至其頂端)，各海拔各測 80 個值。葉緣毛茸與葉表氣孔的總排數 (SL) (Table 2)，以 Wild M3B 型解剖顯微鏡觀察和記錄，其他的氣孔複合體 (stomatal complex) 特徵則以解離法處理後的材料於光學顯微鏡下觀察與記錄，各海拔各測 25 個值。解離法處理為切取針葉中間部位 3-5 mm，置材料於絕對酒精和丙酮等比例溶液中數天，再以等比例 10% 硝酸和 10% 鉻酸於 60

°C 下處理 6-8 天 (Liu 1990)。洗淨、脫水後，染 1% safranin O，封片。另各海拔各取 30 束松針，切取材料長約 2 mm，以 2.5% 戊二醛 (glutar-aldehyde) (配於 0.1 M 磷酸緩衝液) 做前固定，以 1% 鐵酸 (OsO_4) (配於 0.1 M 磷酸緩衝液內) 做後固定，各 2 小時。經丙酮序列脫水，以 Spurr's resin 滲膠、包埋，聚化 12 小時 (70 °C)。修整後，以玻璃刀於 Ultracut 切片機上切取厚約 0.9 μm 的切片，染以 0.1% toluidine blue-O，於顯微鏡下觀察、記錄。部分材料，以 FAA 固定、酒精序列脫水，經臨界點乾燥，黏貼於鋁台，鍍金後，以 Hitachi S-520 掃描式電子顯微鏡觀察。

將製備完成所欲分析之玻片，置於 Leitz Diaplan 型顯微鏡，連接電腦影像分析軟體 PC-meter，計量下述的一至三項特徵。

一、氣孔複合體特徵：氣孔密度 (SD)、弗羅林環 (Florin ring) 旁的副細胞 (subsidiary cell) 數目 (NSs) 和氣孔深度 (D)。

二、橫切面內部解剖特徵 (Fig. 1a-c)：松針寬 (W)、厚度 (T)、橫切面面積 (AC)、角質層厚度 (Cu)、非維管束組織的面積 (Anonv)、葉肉組織中松脂管的數目 (NRD)、橫截面積及近軸面兩側松脂管的管腔面積 (RD)、維管束寬 (Wv) 及高度 (Tv)、維管束的面積 (AV)、內皮層的面積 (En)、維管束至近軸面葉表

Table 1. Collection sites of *Pinus taiwanensis*

Collection site	Elev. (m)	n	DBH (cm)	Environmental description
Kukuan (谷關)	700	5	25.5, 28.7, 25.9, 25.9, 27.5	<i>P. taiwanensis</i> sparsely scattered in broadleaf forests
Chingshan (青山)	1100	8	44.3, 44.3, 39.3, 37.5, 35.1, 33.3, 24.3, 30.1	Forest almost completely consisting of <i>P. taiwanensis</i>
Techi (德基)	1500	7	29.5, 22.6, 20.3, 31.0, 29.8, 25.2, 25.4	<i>P. taiwanensis</i> appeared in broadleaf forests
Chiayang (佳陽)	2500	9	28.6, 27.7, 32.9, 30.1, 29.5, 28.9, 26.0, 27.1, 29.3	Plant community composed of <i>P. taiwanensis</i> , <i>Miscanthus</i> sp., and short shrubs
Konankaun (克難關)	3100	10	25.4, 24.7, 23.0, 30.6, 28.1, 28.9, 17.5, 19.8, 18.7, 20.8	<i>P. taiwanensis</i> and <i>Yushania</i> comprising the main members of the plant community

Table 2. Comparison of characters of needles of *Pinus taiwanensis* at different elevations. (AAt: "A" zone of transfusion tissue, ABAs: abaxial sclereid, AC: area of transection, ADAs: adaxial sclereid, ANonv: area of nonvascular tissue, ARD: area of resin duct, As: sclereid, At: transfusion tissue, AV: area of vascular bundle, BAT: "B" zone of transfusion tissue, Cu: cuticular layer, D: depth of stomata, Dv: distance of vascular bundle to adaxial surface, En: area of endodermis, IS: intercellular space, Me: mesophyll, NL: needle length, NRD: number of resin ducts, NRDv: number of resin ducts inside vascular bundle, NSs: number of subsidiary cells, NTP: number of transfusion parenchyma, RL: area of resin duct lumen, SC: Strasburger cell, SD: stomatal density, SL: lines of stomata, T: thickness of needle, Tv: thickness of vascular bundle, Vt: vascular trace, W: width of needle, Wv: width of vascular bundle.)

Item	Character	n	Elevation (m)					Pr > F
			700	1100	1500	2500	3100	
NL	NL (cm)	80	18.14±2.45a ¹⁾	16.77± 2.10b	14.37±2.21c	13.61± 1.50c	8.72±0.88d	0.0001**
IS	IS/Me (%)	20	20.96±1.82a	22.31± 3.11a	24.41±3.99ab	24.07± 3.91bc	27.30±3.59c	0.0001**
Stomatal complex	SL (line)	25	10.6 ± 1.4	15.2 ± 1.1	14.7 ± 1.7	18.8 ± 1.7	18.4 ± 1.8	0.0001**
	SD (n/mm ²)	25	53.9 ± 10.2	75.1 ± 14.9	72.2 ± 9.1	97.1 ± 15.9	93.4 ± 19.2	0.0001**
	NSs	25	5.8 ± 1.4	5.0 ± 0.8	4.8 ± 0.6	4.3 ± 0.6	4.2 ± 0.8	0.0001**
	D (μm)	25	25.72±2.94	23.12± 1.86	19.88±1.64	15.78± 1.86	14.91± 1.56	0.0001**
	W (mm)	30	0.89±0.11	0.95± 0.10	0.99±0.04	1.00± 0.12	1.01± 0.10	0.0001**
Anatomy of needle	T (mm)	30	0.59±0.05	0.63± 0.07	0.66±0.05	0.66± 0.07	0.66± 0.05	0.002**
	AC (mm ²)	30	0.43±0.09	0.50± 0.10	0.54±0.05	0.54± 0.13	0.54± 0.08	0.0004**
	ANonv (mm ²)	30	0.31±0.06	0.35± 0.07	0.37±0.07	0.39± 0.09	0.40± 0.06	0.0005**
	ANov/AC (%)	30	71.45±2.19	71.06± 2.63	70.63±1.46	73.18± 2.18	73.76± 2.11	0.0114*
	Dv (μm)	30	16.10±2.78	17.55± 2.86	19.85±2.27	20.61± 2.21	21.03± 4.42	0.0001**
	NRD	30	3.6 ± 1.0	5.5 ± 1.1	5.7 ± 0.9	5.7 ± 1.7	4.9 ± 1.3	0.0001**
	RL (mm ²)	30	2068±967	3023±1585	1633±726	2074± 869	2221± 817	0.0003**
	ARD/AC (%)	30	3.18±0.73	4.20± 1.31	3.16±0.61	3.03± 0.69	2.84± 0.61	0.0001**
	AV (mm ²)	30	0.12±0.03	0.14± 0.03	0.17±0.05	0.15± 0.04	0.14± 0.03	0.0032**
	AV/AC (%)	30	28.55±2.19	28.63± 2.72	29.37±1.46	26.84± 2.15	26.25± 2.11	0.0001**
	Wv/Tv	30	1.36±0.14	1.45± 0.14	1.56±0.16	1.54± 0.14	1.58± 0.18	0.0001**
	En/AV (%)	30	20.65±1.85	20.09± 1.90	19.03±1.75	20.35± 3.20	18.91± 1.92	0.0053**
	At/AV (%)	30	45.49±3.28	49.01± 4.75	52.28±3.14	48.41± 3.35	52.45± 3.45	0.0001**
	As/AV (%)	28	5.88±1.06	6.97± 2.20	6.95±1.98	5.80± 0.74	8.44± 1.29 ⁻²⁾	
	Vt/AV (%)	30	26.23±3.12	23.43± 2.39	23.22±1.96	23.99± 2.66	22.66± 2.36	0.0001**
	SC/AV (%)	30	5.64±1.26	5.41± 1.78	5.51±1.30	7.97± 2.10	10.30± 1.56	0.0001**
	NRDv	30	0.86±0.58	0.77± 0.72	0.73±0.69	0.43± 0.56	0.00± 0.00	0.0001**
Trans-fusion tissue	NTP	10	22.5 ± 6.2	30.2 ± 11.2	27.2 ± 8.0	31.00±10.0	43.8 ± 6.6	0.0004**
	AAt/AV (%)	10	9.63±3.13	41.47± 5.41	43.01±3.84	41.40± 3.31	48.78± 3.18	0.0001**
	BAt/AV (%)	10	35.06±3.72	7.68± 1.96	9.27±2.46	6.89± 1.35	3.68± 0.91	0.0001**
	ABAs/AV (%)	10	3.90±0.52	4.25± 0.83	4.38±0.95	4.22± 0.64	5.55± 0.59	0.0001**
	ADAs/AV (%)	10	1.98±0.90	2.68± 1.47	2.57±1.71	1.59± 0.56	2.90± 0.84	0.0257*
Cuticle	Cu max (μm)	60	5.96±1.54	13.86± 1.24	11.54±1.59	11.10± 0.86	11.73± 3.99	N ³⁾
	Cu min (μm)	60	2.16±0.64	2.85± 0.08	3.02±0.37	3.54± 0.73	2.28± 0.24	N

¹⁾ Each data point is the mean ± s.d., and different letters represent different groups.

²⁾ The dash (-) refers to missing data because of failed analysis.

³⁾ N means quantitative data only without analysis.

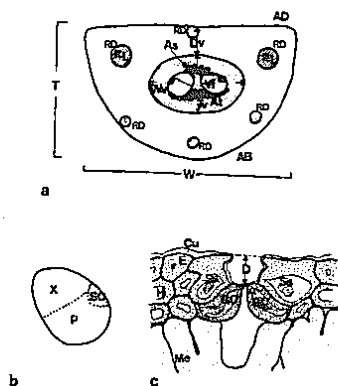


Fig. 1. Anatomical characters of needles of *Pinus taiwanensis*. a: transection of needle, b: vascular trace, c: stomatal complex. AB: abaxial surface, AD: adaxial surface, As: sclereid, At: transfusion tissue, Cu: cuticular layer, D: depth of stomata, Dv: distance of vascular bundle to adaxial surface, E: epidermis, GC: guard cell, H: hypodermis, Me: mesophyll, P: phloem, RD: resin duct, RL: area of resin duct lumen, SC: Strasburger cell, Ss: subsidiary cell, T: thickness of needle, Tv: thickness of vascular bundle, Vt: vascular bundle trace, W: width of needle, Wv: width of vascular bundle, X: xylem.

的距離 (Dv)、轉輸組織 (transfusion tissue) 面積 (At)、維管束跡 (vascular trace) 面積 (Vt)、射線篩胞 (Strasburger cells, albuminous cell) 面積 (SC)、厚壁細胞面積 (As)、維管束內的松脂管個數 (NRDv)。

三、平行長軸切面之解剖特徵：各海拔取5個切片為樣品，各切面於顯微鏡40X的物鏡下，量取葉肉組織之細胞間隙 (IS) 值5個。

上述所得的各項資料構成資料矩陣後，用 SAS 統計軟體 6.04 版做典型判別分析 (canonical discriminate analysis) 和一般線性模型分析。

結果

臺灣二葉松之針葉為二針 (偶為三針) 一束，螺旋排列，叢生於短枝。氣孔成列而與葉長軸平行，分布於遠軸和近軸面的葉表，葉緣並具刺狀的毛茸 (Fig. 2a-d)。氣孔屬下陷型，由4-6個方形或卵圓形的副細胞圍繞成弗羅林環 (Fig. 2e-f)，表皮細胞為長方形且具明顯波浪線。

針葉橫切面呈半圓形 (Fig. 3a, c, e)，遠

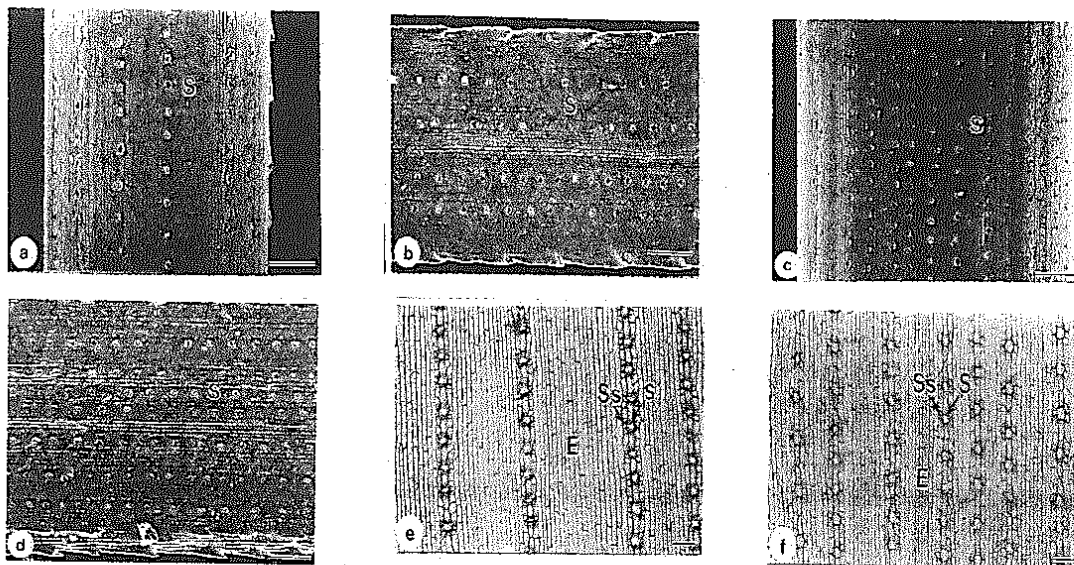


Fig. 2. Stomata (S) distribution on the needles of *Pinus taiwanensis* at different elevations. a-d: SEM photomicrographs of needle surfaces, a: abaxial of 700 m, b: adaxial of 700 m, c: abaxial of 3100 m, d: adaxial of 3100 m, e, f: epidermis peel made by maceration showing stomata (S), subsidiary cells (Ss), and epidermal cells (E), e: 700 m, f: 3100 m elev. (Bar = 100 μ m).

軸面葉表為弧形。表皮細胞具厚的細胞壁，其下為一至二層的下皮層 (hypodermis)，除在氣孔部位外，呈連續分佈 (Fig. 3a)。下皮層與內皮層間為葉肉組織，本組織中具二至十個松脂管，邊生型 (marginal) 松脂管緊鄰下皮細胞，中生型 (medial) 者則位組織中 (Fig. 3a, c)。內皮層以內為維管束組織，包括轉輸組織和二束維管束跡 (Fig. 3b, d, f)。轉輸組織依細胞類別可區分為兩種細胞，一為具內含單寧大型液胞的轉輸薄壁細胞，其橫切面近似圓形；另一為轉輸管胞 (transfusion tracheid)，橫切面呈不規則狀。維管束跡內含木質部和韌皮部，其次生韌皮部外圍有一群具大型核、含豐富細胞質的射線篩胞。

本研究前試驗的結果顯示同株的位向、採樣高度 (2, 5 m) 和相同海拔不同植株間之針葉構造的變異均不顯著，故以相同海拔高度所採的針葉為同質樣品，進行各特徵之分析與比較。

一、外部形態特徵的比較

測量結果顯示，針葉長度 (NL) 依海拔的升高有明顯的遞減。海拔 700 m 處的針葉長度達 18.14 ± 2.45 cm (mean \pm s. d., 以下相同) 為最長；而 3100 m 的針葉最短，為 8.72 ± 0.88 cm (Table 2)。其中海拔 1500 及 2500 m 的針葉長度較接近，由鄧肯分群 (Duncan's multiple comparison) 結果亦顯示，此二個海拔同為一群，其餘海拔則各為獨立之群。

葉表氣孔的排數 (SL) 與密度 (SD) 大致隨海拔的升高而增加，但在 1100、1500、2500 和 3100 m 之間的差異則不明顯。最低海拔 (700 m) 處的針葉，氣孔排數為 10.6 ± 1.4 排，氣孔密度為 53.86 ± 10.20 個/mm² (Table 2)；而最高海拔 3100 m 處的氣孔為 18.4 ± 1.8 排，氣孔密度為 93.36 ± 19.20 個/mm²。弗羅林環副細胞的個數 (NSs) 與氣孔開口的深度 (D) 則依海拔的增加而遞減，即 700 m 處最多，具 5-7 個副細胞 (Fig. 2e)，且此處的氣孔

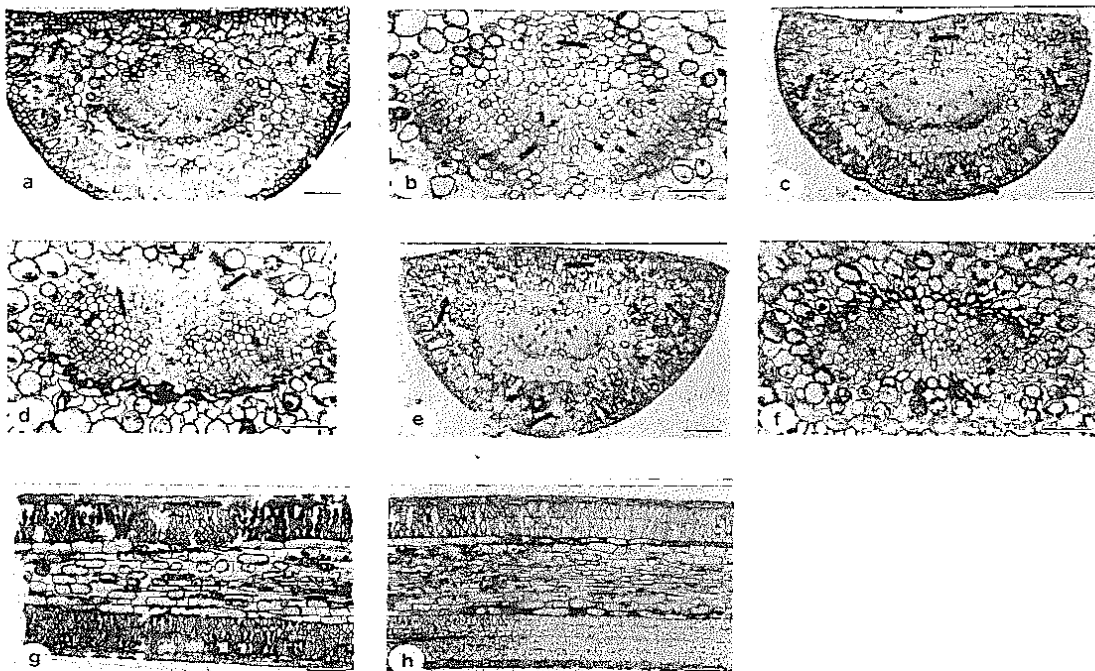


Fig. 3. a-f: Transection of needles of *Pinus taiwanensis* at different elevations. Resin ducts are indicated by arrows. a, b: 700 m, c, d: 1500 m, e, f: 3100 m, g, h: para-veined sections of needles, g: 700 m, h: 3100 m elev. (Bar = 100 μ m).

開口深度最大；而海拔 3100 m 處的副細胞則多為 4 個 (Fig. 2f)。綜合氣孔複合體的特徵做判別分析，顯示不同海拔的氣孔排數、氣孔密度、弗羅林環副細胞的數目及氣孔開口深度，均達 0.01 的顯著差異 (Table 2)。根據典型判別分析結構圖 (Fig. 4)，可明顯分為三群，海拔 700 m (E) 為獨立的一群，位圖左；1100 和 1500 m 位於圖中之上和下；3100 m (A) 和 2500 m (B) 位於最右，兩者不易區分開。

二、內部解剖特徵的比較

由切片的形態測量結果顯示，針葉橫切面的寬度 (W)、厚度 (T) 和面積 (AC) 在低海拔處均較小。非維管束組織部分，包括表皮、下皮與葉肉組織，測量結果顯示在愈高海拔處，松針內的非維管束組織面積 (ANonv) 愈大，但若以其所占葉橫切面的百分比值 (Anonv/AC) 做比較，則在海拔 1500 m 處的值為最小 ($70.63 \pm 1.46\%$)，海拔 2500 和 3100 m 處的值最大 ($73.18 \pm 2.18\%$ 和 $73.76 \pm 2.11\%$) (Table 2)。維管束至近軸面葉表的距離 (Dv)，由低至高海拔觀察到遞增現象，即由此特徵，可知較低海拔的針葉其維管束較靠近近軸

面的葉表 (Fig. 3a, c, e)。至於松針葉表角質層的厚度，厚薄不均，變異頗大，故以各針葉切面的最大值 (Cu max) 或最小值 (Cu min) 比較。各海拔間的角質層厚度最小值大約相等，角質層厚度的最大值則約可分為二群，以海拔 700 m 處的為最小，不及各海拔的二分之一，其他海拔間則約略相等 (Table 2)。葉肉組織的細胞間隙 (Is/Me)，測量結果顯示細胞間隙由低海拔至高海拔呈遞增現象 (Fig. 3g, h)，依鄧肯分群法可分為三群，700 和 1100 m 的針葉細胞間隙最小，屬同一群；1500 和 2500 m 的值較相近，亦同為一群；3100 m 處的細胞間隙則最大而為另一群。

針葉中松脂管的數目 (Table 2)，海拔 2500 和 1500 m 的針葉具有較多的松脂管數 (NRD) (約 5.7 個)，海拔 1100 m 的松脂管數又次之 (5.4 ± 1.1 個)，而最低海拔 700 m 處的松脂管數目最少 (3.6 ± 1.0 個)。但有趣的是具松脂管數目最多者，其松脂管面積並非最大，而是以松脂管數目位居第三多的針葉 (1100 m)，具有最大的松脂管面積 (ARD/AC)。即海拔 1100 m 處的針葉之松脂管面積最大 ($4.20 \pm 1.31\%$)，海拔 700 m 處的松脂管面積次之 ($3.18 \pm 0.73\%$)。又由切片的觀察中得知，針葉近軸面兩側之兩中生型松脂管必恆定出現 (Fig. 3a, c, e)，而針葉的其他位置，松脂管的存在與否和型式則較不定。比較這種近軸面兩松脂管管腔面積 (RL)，顯示在海拔 1100 m 處的值最大，海拔 1500 m 處者最小。

由橫切片面觀 (Fig. 3b, d, f)，針葉的維管束組織位內皮層內，大致呈橢圓形。為便於影像分析，亦將內皮層歸入維管束中，以計量其面積。結果顯示中海拔 1500 m 處的維管束面積 (AV) 及百分比值 (AV/AC) 均最大 (Table 2)。就維管束的形狀而言，高海拔處 (3100 m) 針葉的維管束高度較小，或謂橢圓形的短軸較短，故具較大的寬—高比值 (Wv/Tv) (1.58 ± 0.18)，次之為 1500 和 2500 m，最小的為低海拔 700 m 處 (1.36 ± 0.14)。內皮層面積的百分比值 (En/AV)，以海拔 700 m 為最大 ($20.65 \pm 1.85\%$)，3100 m 處最小

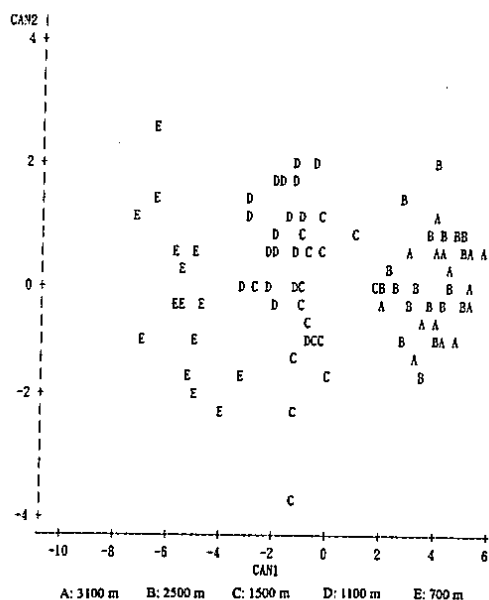


Fig. 4. Canonical plot made by the characters of stomatal complex. A: 3100 m, B: 2500 m, C: 1500 m, D: 1100 m, E: 700 m elev.

($18.91 \pm 1.92\%$)。

轉輸組織位內皮層和維管束跡之間，影像分析結果顯示海拔 3100 m 處的針葉，轉輸組織的面積 (At/AV) 為各海拔之冠，且大致依海拔而遞減 (Table 2)。依照細胞類別和分佈位置，本研究將臺灣二葉松的轉輸組織分為 A，B 兩區。A 區轉輸組織由轉輸薄壁細胞和具重紋壁孔的轉輸管胞所組成，環繞於維管束跡外側；B 區轉輸組織僅具另一種長形，且壁孔僅分佈於末端的轉輸管胞，位於兩維管束跡和近軸面厚壁細胞之間。由觀察結果明顯可知，海拔 700 m 處針葉的 A 區轉輸組織面積 (AA_t/AV) 最小 ($9.63 \pm 3.13\%$)、轉輸薄壁細胞數目 (NTP) (22.5 ± 6.2 個) 也最少，但其 B 區的轉輸組織面積 (BA_t/AV) 卻最大 ($35.06 \pm 3.72\%$) (Table 2)。而其餘各海拔的 A 區轉輸組織占維管束面積皆在 41% 以上，此特徵與轉輸薄壁細胞數目均依海拔遞增，而 B 區轉輸組織則呈遞減。即愈高海拔處的針葉具有較多的轉輸組織和轉輸薄壁細胞數。若以分佈而言，高海拔針葉的轉輸組織多環繞於維管束跡之外 (即 A 區轉輸組織)，少分佈於兩維管束跡和近軸面厚壁細胞之間 (即 B 區轉輸組織)；低海拔者則反之。

在維管束跡的遠軸面和近軸面各有一群厚壁細胞。一般言之，近軸面的厚壁細胞 (ADAs/AV) 比遠軸面的厚壁細胞 (ABAs/AV) 少，且各海拔間的差異較小。整體而言，以最高海拔 3100 m 處的針葉具最多的厚壁細胞。而針葉的維管束跡內除了含木質部、韌皮部之外，在次生韌皮部的外圍，另有一群射線篩胞，約 4 至 12 個細胞，此仍屬於韌皮部之組織。在本觀察中，海拔 3100 m 的射線篩胞 (SC) 數目較穩定 (10-12 個) 且較多 (10.30 ± 1.56)，並依海拔下降而遞減。而整個維管束跡的面積 (t/AV) 則以海拔 700 m 的為最大 ($26.23 \pm 3.12\%$)，3100 m 的最小 ($22.66 \pm 2.36\%$)，其他三者相近 (Table 2)。

根據各海拔針葉的轉輸組織、厚壁細胞和射線篩胞之特徵，做判別分析結構圖，可區分為三群 (Fig. 5)。海拔 700 m (E) 獨立地位圖

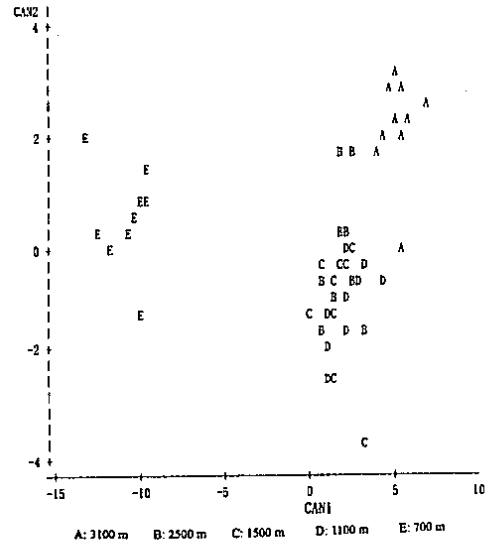


Fig. 5. Canonical plot made by the characters of transfusion tissue, sclereids, and Strasburger cells. A: 3100 m, B: 2500 m, C: 1500 m, D: 1100 m, E: 700 m elev.

之最左側，3100 m (A) 和中間的三個海拔則較接近，位圖右，雖與之稍有交疊，但最高海拔者 (A) 偏圖最右之上方，與中間三者稍可區分。

在本實驗的觀察中，發現有少數針葉的維管束內具有一至三個松脂管 (Fig. 3b, d)，此種松脂管較葉肉組織中者小，且不具外圍的鞘細胞 (sheath cell)，僅由 4-5 個上皮細胞圍繞成一空腔。其最常出現於 B 區轉輸組織之中，偶爾也出現在早成木質部附近。在所有觀察的樣品中，僅最高海拔 3100 m 的針葉內均未曾觀察到此種維管束內松脂管 (NRDv)，並以愈低海拔的針葉內，維管束內松脂管出現率與個數均愈大 (Table 2)。

討論

綜合本研究比較之臺灣二葉松針葉的各項特徵，不同海拔之間大多具顯著差異，並且生長在不同海拔高度的臺灣二葉松，其針葉在外部形態與內部解剖上，由於須適應不同的生育環境，各組織或特徵均顯現出其特有的變化。

針葉的長度，依海拔升高而明顯遞減，而

橫切面的葉片寬度及面積，則依海拔升高而遞增，然而葉片厚度的變化較不明顯。前人的研究中，對臺灣二葉松針葉長度的描述多為 8-11 cm 或 5-13 cm (Liu 1990, Li and Keng 1994)，相較於本研究則為 8-18cm，因此針葉長度描述之上限值實應增加。生長在高海拔的臺灣二葉松其針葉的長度較短，此現象在臺灣二葉松的幼苗也可觀察到 (Li 1976)，而許多海拔、緯度分佈較廣的植物，亦具此現象 (Ying 1976, Paker et al. 1981, Paker and Maze 1984, Pan 1988, Maley and Paker 1993)。雖然針葉長度隨海拔而遞減，但其針葉厚度和寬度則略有增加，而就其體積而言，高海拔者仍比低海拔者小，此可能是高海拔地區生長季較短所致。

許多高山植物較生長於低海拔的同種植物具有更多的毛茸，以防止水分蒸散 (Ying 1976, Pan 1988)，然而本研究中，臺灣二葉松針葉的葉緣之刺狀毛茸、表皮細胞和下皮細胞，在不同海拔間無明顯的變化，顯示此三項特徵受環境影響較小。其葉表的刺狀毛茸不依海拔升高而增加，可能是此刺狀毛茸與防止水分蒸散無關，且葉表已具厚角質層之緣故。至於葉表角質層的厚度變異頗大，與海拔高度間的關係並不明顯，此可能與影響角質層的因子相當複雜有關。目前已知會影響角質層的因子包括樹齡 (Hallam 1970, Reicosky and Hanover 1976)、物理環境效應 (Hull et al. 1975)、土壤組成 (Chiu et al. 1992) 和空氣污染 (Munting 1989, Turunen and Huttunen 1991) 等。由切片得知最低海拔 (670 m) 處針葉的最大角質層厚度為最小，不及其他各海拔的二分之一，而海拔 1100 m 處的厚度則最大；而各海拔的最小角質層厚度約略相近，此可能即是各生育地上，如前所述之多項因子作用之結果。

Beerling 與 Chaloner (1993b) 以埃及木乃伊中齊墩果 (*Olea europaea*) 為材料，研究該植物自 1327 BC 至 1991 AD 之間，葉表氣孔密度的變化和期間大氣中二氧化碳濃度改變的情形，指出隨著近代二氧化碳的增加，該植物葉表的氣孔密度有明顯的下降現象。可知葉表之氣

孔密度或指數的變化，可做為大氣中二氧化碳變化之指標 (Radoglou and Jarvis 1990a, b, Beerling and Chaloner 1993a, b)。現今二氧化碳在大氣中的濃度約 0.033%，隨著海拔高度的增加，其相對濃度仍為常數，但其相對分壓 (partial pressure) 卻有明顯下降，此二氧化碳分壓的改變，就是影響植物葉表氣孔密度或指數的因子 (Woodward and Bazzaz 1988)。而溫度變化的效應又大於二氧化碳季節性微幅改變 (≤ 10 ppmV) 和輻射強度變化的效應 (Beerling and Chaloner 1993a)。由本實驗觀察得知臺灣二葉松針葉的氣孔密度，隨海拔的增加而有遞增的趨勢，不過在 1500 和 3100 m 則稍有下降，此種現象主要應是受二氧化碳分壓和溫度所影響 (Woodward and Bazzaz 1988)。生長於海拔 3100 m 的臺灣二葉松氣孔密度較 2500 m 者少，是否因克難關地區鄰近合歡山、奇萊主峰和太魯閣大山此一多雨中心 (年雨量超過 5000 mm) (Chi 1969)，雨量較為豐沛，而導致該地區二氧化碳含量增加 (Wilson 1948)，氣孔密度因而下降，宜進一步求證。而佳陽地區 (海拔 1500 m) 的年雨量為 2000 mm，較其他海拔為少，且該處具逆溫層之存在 (Su 1984a, b)，可能與此處針葉氣孔密度較少有關係。臺灣二葉松的氣孔為下陷型，其氣孔開口深度在低海拔者較深，此可能係因應低海拔的氣溫較高，植物的蒸散作用較強的一種機制。保衛細胞旁構成弗羅林環的副細胞數目，隨海拔升高而有遞減的趨勢，或許是副細胞的起源和分裂、受溫度所影響。

葉部非維管束組織的面積由表皮與下皮組織和葉肉組織所構成，以較高海拔者，其值較大，由於各海拔的表皮與下皮組織並無明顯差異，可知較高海拔者之葉肉組織面積較大。此外，轉輸組織、射線篩胞和轉輸薄壁細胞的個數，均以較高海拔者較大。轉輸組織為松柏植物葉部特有之構造，其功能已有學者探討 (Strasburger 1891)。Canny (1993) 以螢光劑研究轉輸組織，指出其主要功能為濃縮來自蒸散流的溶質，並將之由射線篩胞送回韌皮部，或經由內皮層到達葉肉組織。而射線篩胞屬韌

皮部之一部分，其功能相當於被子植物之伴細胞 (companion cell) (Alfieri and Evert 1968, Sauter et al. 1976, Canny 1993)。林木之生長與分佈，受氣溫和降水影響最鉅。然在本區域內，年雨量達 2000-4000 mm，故降水並不構成限制因子，而氣溫才是影響二葉松生長與分佈的限制因子 (Liu and Su 1978)。在探討溫度對林木生長之影響時，一般以溫量指數 (warmth index) 來衡量。根據臺灣地區溫量指數之迴歸方程式 $Y = 210.3666 - 0.0543X$ (Y = 溫量指數; X = 海拔高度, m) (Kuo 1978)，本研究之五個海拔高度，由低海拔至高海拔的溫量指數依序為 172.36、150.63、128.97、74.62 和 42.04，可知各海拔之間，林木生長的溫量條件差異頗大，如最低海拔 (700 m) 的溫量指數為最高海拔 (3100 m) 的 4 倍。臺灣二葉松的葉肉組織、轉輸組織和射線篩胞在愈高海拔其值愈大，可能即是為了在較短的生長季內，爭取較高之光合作用、營養傳送效率，以彌補該地區溫量指數較低，不利生長之故。

臺灣二葉松的轉輸組織依細胞形態和組成，可分為二區；且愈高海拔的針葉內，含轉輸薄壁細胞的 A 區組織愈大，而 B 區則愈小。雖有學者對轉輸組織提出此類似之分區結果 (Esau 1977, Gambles and Dengler 1982a, b)，但本樹種卻不似 *P. resinosa* 可分為四區。於本研究中，與轉輸組織的海拔變異呈現相關性的特徵，包括維管束至近軸葉表的距離、維管束的寬-高比和維管束內松脂管的出現率。可知在愈低海拔處，B 區轉輸組織占的比例愈大，因此造成維管束高度的增加，亦使維管束至葉表近軸面的距離因而變短。

維管束內在近軸面和遠軸面各具有一群厚壁細胞，其中遠軸面的厚壁細胞在愈高海拔處數量愈多；而位近軸面的厚壁細胞，其變化則較不規則，不過仍以最高海拔 (3100 m) 的針葉具最多的厚壁細胞。此可能與合歡山區冬季時易受北方大陸冷氣團沿蘭陽溪谷長驅直入，帶來降雪或常有強風有關，生長於此處的二葉松在維管束內即形成較多的厚壁細胞，以增加對外力的抗性和支持力。至於厚壁細胞的數量是

否與樹齡或其他因子有關，則需進一步探討。

臺灣二葉松的葉肉組織中具 2-10 個大小不一的松脂管，以生長在中海拔 (1100-2500 m) 的針葉內，松脂管的平均個數最多。一般而言，每個針葉近軸面的兩松脂管均為最大，即近軸面的兩個松脂管之值愈大，則該針葉的松脂管面積即會愈大。如青山地區 (1100 m) 針葉內的松脂管數目雖為五個海拔中之第三高者，但其近軸面的兩個松脂管最大，即使得本處的松脂管面積為各海拔之冠。目前已知影響松脂管發育的因子有多項，Helmers (1943) 指出樹齡大的 *P. ponderosa* 有較多的松脂管；Harlow (1931) 提出同株樹向陽面生長較快的枝條上，其針葉內具較多的松脂管；又樹冠上層的針葉亦具較多的松脂管 (White and Beals 1963)。另外，低溫也會影響松脂管的發育 (Fahn and Benayoun 1976)。本研究中，針葉均採自樹高 2-5 m 處的四個位向，而坡面多為西向或南向坡，故樹冠高度和坡向的影響應該不大，而樹齡則可能為影響因子之一。就溫度而言，臺灣二葉松的松脂管在中海拔環境下，松脂管的數目最多，發育情況似乎也較好，是否意指除了低溫會抑制松脂管發育外，低海拔的高溫也有類似的抑制效果，則待實驗證明。出現在維管束內 B 區轉輸組織中的松脂管，在愈低海拔處有愈高的出現率，但海拔 3100 m 處的針葉內則均未觀察到。Liu (1990) 在松科植物葉片形態之比較中，並未觀察到臺灣二葉松有維管束內的松脂管，可能因其採樣地點亦為合歡山，此結果則與本研究相符。此種維管束內的松脂管外圍並無韌細胞，其起源及其與葉肉組織的松脂管之關係為何，又為何在最高海拔處不會出現，實值得做進一步研究。

本研究中，海拔 1100、1500 和 2500 m 間的若干項特徵，較不具梯度變化的關係，且由判別分析分群的結果，亦常有交疊現象產生。Su (1984a,b) 提出在大甲溪溪谷 1400 和 2300 m 之間，存在數個逆溫層，且此範圍亦為本溪谷盛行雲霧帶之所在，致原本溫度隨海拔升高而降低的線性關係呈現不規則，且每至午後，本區即為雲霧籠罩。在此區域內的臺灣

二葉松之若干特徵變化往往較不規則，應與此區的逆溫層和盛行雲霧帶有關，諸如溫度、二氧化碳分壓、輻射強度和土壤性質等，可能均會受之影響。

Chiang 和 Chou (1984) 比較不同海拔高度臺灣二葉松苗木的毬果大小、重量及種子的數量、大小和重量，僅有毬果大小於不同海拔間達顯著差異。而本研究則著重於營養器官葉部的觀察，因一般而言植物營養器官適應環境的塑性比繁殖器官大，因此此種變化是受環境或受本身遺傳因子之影響，亦可以交互轉植試驗檢驗。

臺灣二葉松與馬尾松的核型資料十分相近 (Li and Qian 1993)，且產於臺灣之兩者外部形態和內部解剖特徵極為相似 (Liu 1990, Kim et al. 1999)。此兩種分佈於中國大陸者有天然雜交的發生 (Chiang 1970)。若比較本研究結果和 Liu 所研究火炎山地區馬尾松的葉部特徵，本研究最低海拔的臺灣二葉松與馬尾松葉部解剖特徵之結果不可區分，又據大陸學者的描述中國大陸之馬尾松松脂管均為邊生型 (Fus et al. 1999)，此與臺灣火炎山區馬尾松之中邊生混生型松脂管存有甚大差異。因而，火炎山區之馬尾松是否真為馬尾松抑或為臺灣二葉松，其分類仍極待釐清。

謝誌

本研究承台灣大學植物學系謝長富教授提供統計分析之電腦軟體，劉嘉卿、牟善傑和黃盈龍先生等協助部分採集，台灣大學理學院電顯室林錦燕小姐協助顯微攝影，謹此一併致上由衷謝意。

引用文獻

- Alfieri FJ, Evert RF. 1968. Observations on albuminous cells in *Pinus*. *Planta* (Berl.) 78: 93-7.
- Beerling DJ, Chaloner WG. 1993a. The impact of atmospheric CO₂ and temperature change on stomatal density: Observations from *Quercus robur* Lammas leaves. *Ann Bot* 71: 231-5.
- Beerling DJ, Chaloner WG. 1993b. Stomatal density responses of Egyptian *Olea europaea* L. leaves to CO₂ change since 1327 BC. *Ann Bot* 71:431-5.
- Canny MJ. 1993. Transfusion tissue of pine needles as a site of retrieval of solutes from the transpiration stream. *New Phytol* 123:227-32.
- Chi CH. 1969. Mountain climate of Taiwan. *Quart J Taiwan Bank* 20(4):155-207. [in Chinese].
- Chiang CH. 1970. Progeny-provenance test of *Pinus Taiwanensis* Hay. *Bull Exp For Natl Taiwan Univ* 120:1-12. [in Chinese with English summary].
- Chiang CH, Chou SH. 1984. A study on the early growth of Taiwan red pine (*Pinus Taiwanensis* Hayata) from various altitudes. *Bull Exp For Natl Taiwan Univ* 120:1-22.
- Chiu S-T, Anton LH, Ewers FW, Hammer-schmidt R, Pregitzer KS. 1992. Effects of fertilization on epicuticular wax morphology of needle leaves of Douglas fir, *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae). *Am J Bot* 79:149-54.
- Esau K. 1977. *Anatomy of seed plants*. New York: J Wiley. p 368-71.
- Fahn A, Benayoun J. 1976. Ultrastructure of resin ducts in *Pinus halepensis* development, possible sites of resin synthesis, and mode of its elimination from the protoplast. *Ann Bot* 40:857-63.
- Fu L, Li N, Mill RR. 1999. Pinaceae. In: Wu ZY, Raven PH, editors. *Flora of China*. vol 4. Cycadaceae through Fagaceae. Beijing: Science Press. p 11-52.
- Gambles RL, Dengler RE. 1982a. The anatomy of the leaf of red pine, *Pinus resinosa*. I. Nonvascular tissues. *Can J Bot* 60:2788-803.
- Gambles RL, Dengler RE. 1982b. The

- anatomy of the leaf of red pine, *Pinus resinosa*. II. Vascular tissues. *Can J Bot* 60:2804-24.
- Gurevitch J. 1988.** Variation in leaf dissection and leaf energy budgets among populations of *Achillea* from an altitudinal gradient. *Am J Bot* 75:1298-306.
- Hallam ND. 1970.** Growth and regeneration of waxes on the leaves of *Eucalyptus*. *Planta* 93: 257-68.
- Harlow WM. 1931.** The identification of the pines of the United States, native and introduced, by needles structure. New York State College of Forestry Tech. Pub. 32.
- Helmers AE. 1943.** Ecological anatomy of ponderosa pine needles. *Am Midl Nat* 29:55-71.
- Hull HM, Morton HL, Wharrie JR. 1975.** Environmental influence on cuticle development and resultant foliar penetration. *Bot Rev* 41:421-52.
- Hwang KK. 1969.** Studies on the growth of Taiwan red pine stand of various habitats. *Bull Taiwan For Res Inst* 177:1-36.
- Kim K, Whang SS, Hill RS. 1999.** Cuticle micromorphology of leaves of *Pinus* (Pinaceae) in East and South-east Asia. *Bot J Linn Soc* 129:55-74.
- Kuo PC. 1978.** The distribution of forest and trees as related to warmth index in Taiwan. *Proc Joint Conf Agric Assoc Rep China*. p 105-13.
- Li H-L, Keng H. 1994.** Pinaceae. In: Huang TC et al., editors. *Flora of Taiwan*. ed. 2. vol. I. Taipei: Editorial Committee of the Flora of Taiwan 2nd ed. p 567-81.
- Li L-C, Qian J. 1993.** A contribution to the karyotypes of two endemic species of *Pinus* in China with a discussion on the systematic position of the genus. *Acta Botan Yunnanica* 15: 47-56.
- Li SJ. 1976.** Seedling variation of *Pinus taiwanensis* Hayata as related to geographic seed origins. *Taiwania* 21:138-49.
- Lin W-C. 1965.** Study on the growth of various species of pine in relation to elevations and climatic factors. *Bull Taiwan For Res Inst* 119:1-30.
- Liu CC. 1990.** Leaf comparative morphology of Pinaceae. [MSc thesis]. Taipei: Graduate Institute of Botany. National Taiwan University. 113 p. [in Chinese with English summary].
- Liu TS, Su HJ. 1978.** Studies on the community composition and the environmental factors of the natural forest of Taiwan red pine in the upper Ta-Chia valley. *Bull Exp For Natl Taiwan Univ* 121:207-37.
- Maley ML, Parker WH. 1993.** Phenotypic variation in cone and needle characters of *Pinus banksiana* (jack pine) in northwestern Ontario. *Can J Bot* 71:43-51.
- Meinzer FC, Goldstein GH, Rundel PW. 1985.** Morphological changes along an altitudinal gradient and their consequences for an Andean giant rosette plant. *Oecologia* 65:278-83.
- Munting AJ. 1989.** Effects of pollution on needles of Douglas fir *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. *Phytomorphology* 39:335-42.
- Oyama K, Ito M, Yahara T, Ono M. 1993.** Low genetic differentiation among populations of *Arabis serrata* (Brassicaceae) along an altitudinal gradient. *J Plant Res* 106:143-8.
- Pan FJ. 1988.** Altitudinal variation of *Rhododendron pseudochrysanthum* and *R. morrii*. *Quart J Chin For* 21:99-102.
- Parker WH, Knowles P, Bennett F, Gray A, Krickl T. 1983.** Habitat-dependent morphological and chemical variation in *Picea mariana* from northwestern Ontario. *Can J Bot* 61:1573-9.
- Parker WH, Maze J. 1984.** Intraspecific variation in *Abies lasiocarpa* from British

- Columbia and Washington. *Am J Bot* 71:1051-9.
- Parker WH, Maze J, Bradfield GE. 1981.** Implications of morphological and anatomical variation in *Abies balsamea* and *Abies lasiocarpa* (Pinaceae) from western Canada. *Am J Bot* 68:843-54.
- Radoglou KM, Jarvis PG. 1990a.** Effects of CO₂ enrichment on four poplar clones. I. Growth and leaf anatomy. *Ann Bot* 65:617-26.
- Radoglou KM, Jarvis PG. 1990b.** Effects of CO₂ enrichment on four poplar clones. II. Leaf surface properties. *Ann Bot* 65:627-32.
- Reicosky DA, Hanover JW. 1976.** Seasonal changes in leaf surface waxes of *Picea pungens*. *Am J Bot* 63:449-56.
- Sauter JJ, Dorr I, Kollmann R. 1976.** The ultrastructure of Strasburger cells (= albuminous cells) in the secondary phloem of *Pinus nigra* var. *austriaca* (Hoess) Badoux. *Protoplasma* 88:31-49.
- Sheue CR. 1994.** Structural variation of *Pinus taiwanensis* Hay. needles along an altitudinal gradient [MSc thesis]. Taipei: Graduate Institute of Botany. National Taiwan University. 140 p. [in Chinese with English summary].
- Strasburger E. 1891.** Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. *Histologische Beiträge*, Heft 3. Jena: Gustav-Fischer.
- Su HJ. 1984a.** Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (I) Analysis of the variations in climatic factors. *Quart J Chin For* 17:1-4.
- Su HJ. 1984b.** Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (II) Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. *Quart J Chin For* 17:57-73.
- Turunen M, Huttunen S. 1991.** Effect of simulated acid rain on the epicuticular wax of Scots pine needles under northerly conditions. *Can J Bot* 69:412-9.
- White JB, Beals HO. 1963.** Variation in number of resin canals per needle in pond pine. *Bot Gaz* 124:251-3.
- Wilson CC. 1948.** Fog and atmosphere carbon dioxide as related to apparent photosynthetic rate of some broadleaf evergreen. *Ecology* 29: 507-8.
- Woodward FI, Bazzaz FA. 1988.** The responses of stomatal density to CO₂ partial pressure. *J Exp Bot* 39:1771-81.
- Ying S-S. 1976.** Morphological study on alpine plants of Taiwan. *Quart J Chin For* 9:59-71.
- Zhang LQ. 1990.** The age structure and spatial pattern of population of *Pinus taiwanensis* in Sougyang County, Zhejiang Province. *Acta Phytoecol Geobot Sinica* 14:328-35.
- Zhang LQ. 1991.** Density and biomass dynamics of *Pinus taiwanensis* at Sougyang County, Zhejiang Province. *Acta Phytoecol Geobot Sinica* 15:216-22.

