

研究報告

雪山雪東線步道玉山杜鵑葉片結構特徵
沿海拔梯度的變化張晏禎¹ 曾彥學¹ 王偉¹ 曾喜育^{1*} 潘振彰²

【摘要】葉片結構特徵具相對穩定性，能反應植物對環境的適應對策。本研究以雪山雪東線步道沿線的玉山杜鵑為材料，以葉面積和葉解剖構造等性狀探討葉結構特徵沿海拔梯度的變化趨勢，同時比較玉山杜鵑營養枝與繁殖枝的葉結構特徵差異，以及探討玉山杜鵑種複合群葉結構特徵的分化。結果顯示玉山杜鵑葉片各性狀沿雪山雪東線海拔梯度呈顯著差異。葉面積、比葉面積與葉乾重明顯隨海拔上升而遞減；葉片厚度、柵狀組織厚度、柵狀組織細胞長度、柵狀組織層數、海綿組織厚度、上表皮厚度，以及上表皮細胞層數、氣孔密度等則大致沿海拔升高呈遞增的趨勢。玉山杜鵑葉結構特徵隨海拔的變化，反應在對環境適應上的表現，其中葉面積變小，葉厚度、上表皮、柵狀與海綿組織的增厚，以及氣孔密度增加等性狀之改變，皆有助於對高山低溫、強輻射、乾旱以及較低CO₂濃度的適應。營養枝與繁殖枝的葉片性狀在柵狀組織厚度、葉上表皮厚度、柵狀組織與葉片厚度比、氣孔長度等性狀呈顯著差異。研究區玉山杜鵑的葉結構特徵約可分成3群，與海拔和生育地環境(位於林內或開闊地)有關，大致反映其與種複合群—森氏杜鵑之關係，反映出玉山杜鵑在雪東線步道沿線分布環境的歧異性。玉山杜鵑種複合群的葉片性狀研究有待蒐集更多樣本，例如南湖杜鵑與紅星杜鵑等進行分析及探討。

【關鍵詞】玉山杜鵑、葉結構特徵、比葉面積、氣孔密度、種複合群。

Research paper

Variation of leaf traits of *Rhododendron pseudochrysanthum* along an altitudinal gradient at the East Xue Trail of the Xue MountainYen-Chen Chang¹ Yen-Hsueh Tseng¹ Wen Wang¹ Hsy-Yu Tzeng^{1*} Chen-Chang Pan²

¹) 國立中興大學森林學系 Department of Forestry, National Chung Hsing University

²) 雪霸國家公園管理處 Shei-Pa National Park Headquarters

*通訊作者。40227台中市南區興大路145號

Corresponding author. 145 Xingda Rd., South Dist., Taichung City 40227, Taiwan

E-mail: erecta@dragon.nchu.edu.tw

【Abstract】 Leaf structural traits are relative stable, it often reflect the strategies of plants adapting to the environment. In this study, we analyzed the variation of leaf structure traits of *Rhododendron pseudochrysanthum* Hayata along an altitudinal gradient on the East Xue Trail of Xue Mountain, and compared the differences of the leaf characteristics between reproductive- and vegetative-branch, as well as the differentiation of the leaf structure among different species-complex group. The results showed significant differences in leaf traits of *R. pseudochrysanthum* along the altitude gradient. Leaf area, dry weight and specific leaf area significantly decreased with increasing altitude; whereas, the thickness of leaf, palisade tissue, sponge tissue, epidermis, layers of palisade tissue and upper epidermal cell, palisade tissue cell length, and stomatal density generally increased along the elevation of the altitude. These differences correlated with the elevation suggested that the leaf traits in *R. pseudochrysanthum* changed to adapt to the environment. Among the changes of the leaf traits, decreased leaf area, increased leaf thickness, epidermis, palisade and spongy tissue, and stomatal density benefit the adaptation to harsh environment such as strong radiation, drought and low CO₂ concentration in the higher elevation. Stomata length, thicknesses of palisade tissue and leaf epidermis, thickness ratio between palisade tissue and leaf showed significant differences between reproductive- and vegetative-branch, whereas the difference of leaf area and specific leaf area were not significant. The leaf structural traits of *R. pseudochrysanthum* can be broadly divided into three groups, indicated that leaf traits could change with the altitude and habitats (under forest and open place), reflecting the environmental diversity of *R. pseudochrysanthum* and one of its species complexes- *R. morii* Hayata distributed along the East Xue Trail. Further studies of leaf traits in *R. nankotaisanense* Hayata and *R. hyperythrum* Hayata that form species complex with *R. pseudochrysanthum* are necessary.

【Key words】 *Rhododendron pseudochrysanthum*; leaf structural traits; specific leaf area; stomatal density; species-complex

一、前言

植物爲了適應環境所表現出的內在(生理生化)和外在(形態構造)性狀表現稱爲植物性狀(plant traits)(Cornelissen et al. 2003)；其中，葉片性狀(leaf traits)與植株的生物量和植物對環境資源的獲取、利用以及利用效率的關係最爲密切，是探討植物適應環境所衍生的生存策略的關鍵指標之一(Vendramini et al. 2002)。葉片是植物與空氣接觸面積最大的器官，可以有效解釋植物於特定環境下的適應性，其性狀可區分爲結構(structural)和功能(functional)性狀兩大類；前者爲植物葉片的結構特徵，具相對穩定性，可反應植物對不同環境的適應對策，例如葉大小形狀、葉乾重(leaf dry weight, LDW)、葉厚度(leaf thickness, LT)、氣孔密度

(stomatal density, SD)、比葉面積(specific leaf area, SLA)、比葉重(specific leaf weight, SLW)等；後者爲葉片生長代謝的指標，隨著時間及空間的變化程度相對較大，例如光合速率(photosynthetic rate)、蒸散速率(transpiration rate)及氣孔導度(stomatal conductance)等(Reich et al. 1991)。

海拔是一個綜合氣溫、降水、CO₂濃度、生長季長度、積(融)雪時間、土壤養分、太陽輻射等環境因素的因子(Taguchi & Wada 2001)，對植物生長而言則是個間接因子；隨海拔升高，通常伴隨著氣溫降低、生長季縮短、紫外線強度增加、水分利用減少，及強風等逆境，從而限制植物的分布。但對於分布海拔較廣泛的物種而言，如何改變其葉結構性

狀，以適應較大的環境變化幅度是值得探討的議題。高山生態系是全球氣候變遷影響最劇的陸域生態系之一，在極端的氣候環境下，生長季節短和低溫是限制植物生長最主要的因素，融雪時間決定植物生長季的來臨，而強烈的太陽輻射、積雪、日夜溫差大、強風等氣候因子，更為植物能否生存的考驗之一(Körner 2003)。

植物的空間分布特性為其生態功能、性狀與棲息地交互作用的結果；植物的結構性狀是功能的基礎，其結構的差異和變化影響到植物生理和生態功能，使其能適應不斷變化的環境(Kikuzawa 1995; Poorter & Bongers 2006)。本研究以雪山雪東線步道的玉山杜鵑(*Rhododendron pseudochrysanthum* Hayata)為研究材料，以葉面積(leaf area, LA)、葉乾重、厚度、SLA、比葉重、氣孔密度，以及解剖構造等性狀，探討葉結構性狀沿海拔梯度的變化，以及比較玉山杜鵑營養枝與繁殖枝的葉結構性狀差異。研究結果可提供了解玉山杜鵑葉結構特徵沿海拔梯度的變化，及其在高山生態系的適應表現，探討高山生態系植物於氣候變遷下之適應對策，並提供玉山杜鵑種複合群系統分類的訊息參考。

二、材料與方法

(一) 研究材料

玉山杜鵑是臺灣特有高山植物，為雪山地區分布海拔最高的木本植物之一(王偉等 2010；潘振彰等 2013)，屬杜鵑科(Ericaceae)杜鵑屬(*Rhododendron* L.)常綠杜鵑亞屬(subg. *Hymenanthes* (B.) K. Koch) (方瑞征&閔天祿 1995)。常綠杜鵑亞屬全世界約295種，1組24亞組，是一個形態特徵多樣的複雜類群，也是杜鵑科現存最具原始性狀的亞屬(Chamberlain et al. 1996; 方瑞征&閔天祿 1995)；主要特徵為常綠性喬木或大灌木，葉通常寬大不具鱗片，花序頂生，新枝葉出自側芽(方瑞征&閔天祿 1995)。

玉山杜鵑海拔分布幅度大，由於與紅星杜鵑(*R. hyperythrum* Hayata)、森氏杜鵑(*R. morii* Hayata)、南湖杜鵑(*R. nankotaisanense* Hayata)在花部與葉片的形態構造為連續變異而極為相似(Yamazaki 1981; 潘富俊 1988；呂勝由&楊遠波 1989)，但分布區域與花期(潘振彰等 2013)又略有區別，故統稱為玉山杜鵑種複合群(*Rhododendron pseudochrysanthum* species complex)(Tsai et al. 2003; Chung et al. 2007; Huang et al. 2011; Chen et al. 2014; 徐瓏綺 2004；黃啓俊 2005；謝鎮宇 2006；梁博凱 2011)。本研究材料為廣義的玉山杜鵑複合群，包括中海拔的森氏杜鵑。

(二) 研究區域概況

研究區位於雪山雪東線步道兩側。研究區地質由第三紀的亞變質岩組成，以深灰色的硬頁岩和板岩為主(何春蓀 1986)；土壤性質呈現極酸性、有效磷缺乏、置換性鋁極高(顏江河 2009)。雪山山脈海拔3000 m以上，冬季有積雪情形；以2010年雪山圈谷氣象站(海拔3593 m)資料顯示最冷月為1月(月均溫-0.11°C)，最熱月為7月(月均溫9.02°C)，年均溫約為4.84°C，年降雨量為2284.5 mm (魏聰輝&林博雄 2011)。

玉山杜鵑在雪山雪東線步道南向坡面自海拔2300 m開始分布至雪山山頂(3886 m)，生育地環境大致可分為灌叢草生地、森林、林緣和圈谷等4種類型(潘振彰等 2013)。王偉等(2010)針對雪山雪東線亞高山植物社會調查指出，灌叢草生地主要優勢植物為玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis* (Hayata) Keng)和高山芒(*Miscanthus sinensis* Anders. var. *transmorrisonensis* (Hayata) Y. Lee)；森林主要優勢組成有臺灣鐵杉(*Tsuga chinensis* (Franch.) Pritz. ex Diels var. *formosana* (Hayata) Li & Keng)、臺灣冷杉(*Abies kawakamii* (Hayata) Ito)和玉山圓柏(*Juniperus squamata* Lamb. var. *morrisonicola* (Hayata) Li & Keng)；圈谷主要優勢植物為玉山圓柏和玉山杜鵑等。

(三) 研究方法

本研究於2014年7-8月採集雪山雪東線步道沿線玉山杜鵑的葉片，因受限於環境可及性，樣株選取位於步道兩側成熟(已達開花年齡)、生長健康而無病蟲害的玉山杜鵑植株，並含蓋潘振彰等(2013)玉山杜鵑物候觀察之樣株為主要材料，共計15株，樣株海拔分布範圍約在2400~3886 m。玉山杜鵑生長型因環境或遺傳因素有喬木和灌木2種，在森林下層的植株多為喬木，生長在圈谷及林緣的個體則多為灌叢，地徑分布介於6.0~29.5 cm。因玉山杜鵑枝條末端的成熟葉可區分成開花結實與未開花結實2類，形成明顯營養枝(vegetative-branch)與繁殖枝(breeding-branch)的差異(潘振彰等2013)，因此本研究將各樣株葉片區分成營養枝與繁殖枝(具當年生果實)，各採集3個枝條，標示樣株資料並密封於封口袋，攜回實驗室進行下列工作：

(1) 葉片表面結構及解剖構造觀察

葉表面及解剖構造之樣本取新鮮、成熟而無病蟲之葉片中段約1×1 cm數片(避免剪取中肋)，每株之營養枝及繁殖枝分別各選取至少3片葉片，徒手切片成適當大小後浸泡於50%酒精中固定至少3天，以50~99.5%酒精進行序列脫水。將樣本以臨界點乾燥儀(critical point drying, CPD) (BL-710D)進行乾燥，之後取出樣本黏於金屬載臺上以金屬鍍膜儀進行鍍膜；最後以掃描式電子顯微鏡(scanning electron microscope, SEM)(Hitachi S3400N)進行觀察與拍攝(電壓15 kV)。葉片厚度、葉片上、下表皮厚度及柵狀組織與海綿組織厚度等解剖構造，均以Image J軟體進行量測。

(2) 葉片面積及乾重量測

將營養枝與繁殖枝上的葉片進行編號，每枝條各取5~8片，壓平後置於烘箱(60°C)至少72小時，取出待葉片回溫後測量葉片乾重；利用HewlettDPackard ScanJet 6200 C桌上型掃描器(HewlettDPackard, Cupertino, CA)以畫素300 dpi(dot per inch)掃描乾燥後的葉片，最後以Image

J軟體計算葉面積(cm²) (Nicotra et al. 2008)。

(四) 統計分析與製圖

將玉山杜鵑營養枝與繁殖枝的葉面積、葉乾重、SLA、比葉重、以及葉厚度、上下表皮厚度、葉肉組織厚度等特徵，以SPSS 12.0統計軟體進行成對樣本T檢定(t-test)分析；此外，依樣株海拔分布，分別將植株區分成2400~2600 m(七卡山莊)、3000~3100 m(5.5~5.7K)、3100~3300 m(6.0~7.0K)、3300~3500 m(黑森林)、3500~3700 m(圈谷)，以及3700~3886 m(主峰)等6個海拔梯度，進行單因子ANOVA分析，並進行LSD事後檢定比較不同海拔梯度下葉結構性狀差異。

三、結果

(一) 玉山杜鵑葉結構性狀概述

雪山雪東線步道兩旁玉山杜鵑葉性狀結果顯示，葉面積為 $10.24 \pm 4.56 \text{ cm}^2$ ，葉乾重為 $0.21 \pm 0.09 \text{ g}$ ，SLA 為 $49.24 \pm 10.87 \text{ cm}^2/\text{g}$ ，比葉重 為 $213.02 \pm 47.15 \text{ g/m}^2$ ，葉厚度為 $378.75 \pm 84.92 \text{ }\mu\text{m}$ ，柵狀組織厚度(thickness of palisade tissue, TPT) $145.35 \pm 38.01 \text{ }\mu\text{m}$ ，柵狀組織細胞長度(length of palisade tissue cell, LenPT) $38.66 \pm 8.39 \text{ }\mu\text{m}$ ，柵狀組織層數(layer of palisade tissue, LayPT)約 3.73 ± 0.90 層，海綿組織厚度(thickness of spongy tissue, TST) $113.45 \pm 27.40 \text{ }\mu\text{m}$ ，葉上表皮厚度(thickness of upper epidermis, TUE) $46.85 \pm 11.76 \text{ }\mu\text{m}$ ，葉上表皮層數(LUL)約 2.93 ± 0.62 層，葉下表皮厚度(thickness of lower epidermis, TLE) $35.61 \pm 14.81 \text{ }\mu\text{m}$ ，柵狀組織與葉片厚度比(TPT/LT) 0.38 ± 0.05 ，柵狀組織與海綿組織厚度比(TPT/TST) 1.39 ± 0.32 ，氣孔密度為 $6.11 \pm 1.49 \text{ (no./10,000 }\mu\text{m}^2)$ ，氣孔長度(stomata length, SL) $16.48 \pm 2.76 \text{ }\mu\text{m}$ 。

(二) 營養枝與繁殖枝葉結構性狀比較

比較玉山杜鵑營養枝與繁殖枝的葉片性狀發現，柵狀組織厚度、上表皮厚度、柵狀組織與葉片厚度比，以及氣孔長度等性狀呈顯著差異；葉面

積、乾重、SLA、比葉重、葉厚度、下表皮厚度，及氣孔密度，兩者則無顯著差異(表1、圖1~3)。

表1. 雪山區玉山杜鵑繁殖枝與營養枝之葉結構特徵比較

Table 1. Comparison with leaf structural traits between breeding- and vegetative-branch of *Rhododendron pseudochrysanthum* in Xue Mountain.

Leaf structural traits*	vegetative-branch	breeding-branch	T	P
LA (cm ²)	10.36 ± 4.09	10.13 ± 5.00	0.395	0.693
LDW (g)	0.21 ± 0.08	0.21 ± 0.01	-0.248	0.804
SLA (cm ² /g)	50.43 ± 11.54	48.04 ± 10.05	1.752	0.081
SLW (g/m ²)	208.59 ± 47.88	217.45 ± 46.18	-1.494	0.136
LT (μm)	380.36 ± 90.07	377.37 ± 80.65	0.245	0.807
TPT (μm)	152.00 ± 39.73	139.66 ± 35.69	2.284	0.023
LayPT	3.72 ± 0.98	3.75 ± 0.82	-0.203	0.839
LenPT (μm)	38.30 ± 8.11	37.28 ± 7.99	1.100	0.272
TPT/LT	0.40 ± 0.44	0.37 ± 0.06	4.071	<0.001
TST (μm)	111.19 ± 29.42	105.39 ± 26.29	1.799	0.073
TPT/TST	1.42 ± 0.28	1.37 ± 0.36	1.185	0.238
TUE (μm)	44.83 ± 12.55	48.57 ± 10.81	-2.212	0.028
LUE	2.93 ± 0.63	2.92 ± 0.62	0.146	0.884
TLE (μm)	34.41 ± 15.97	36.64 ± 13.74	-1.051	0.295
SD (no./10,000 μm ²)	5.77 ± 1.72	6.47 ± 1.16	-1.414	0.167
SL (μm)	15.97 ± 2.11	16.34 ± 2.43	-2.187	0.029

*LDW: leaf dry weight; LA: leaf area; SLA: specific leaf area; SLW: specific leaf weight; LT: leaf thickness; TPT: thickness of palisade tissue; TUE: thickness of upper epidermis; TLE: thickness of lower epidermis; SL: stomatal length; SD: stomatal density; LenPT: length of palisade tissue cell; TST: thickness of spongy tissue; LayPT: layers of palisade tissue; LUE: layers of upper epidermis; LT: leaf thickness; TPT: thickness of palisade tissue.

(三) 葉結構性狀沿海拔梯度變化

玉山杜鵑葉片各性狀沿雪山雪東線海拔梯度皆呈顯著差異($p < 0.001$; 表2、圖1~3)。葉面積明顯隨海拔上升遞減，2400~2600 m的葉片最大，3700~3886 m的葉片最小；葉乾重以3500~3700 m最小，依次為3300~3500 m、3700~3886 m、3000~3100 m、3100~3300 m以及2400~2600 m。SLA大致沿海拔上升而遞減，最大值發生在3300~3500 m及2400~2600 m，最小值為3700~3886 m；葉片平均厚度、柵狀組織厚度、柵狀組織細胞長度、柵狀組織

層數、海綿組織厚度、上表皮厚度，以及上表皮細胞層數，則沿海拔升高呈遞增趨勢，3700~3886 m與3500~3700 m最厚，2400~2600 m最薄；柵狀組織與葉厚度比最高者位於3000~3100 m處，最低位在3300~3500 m；柵狀組織與海綿組織比最高位在3000~3100 m，最低則發生在3700~3886 m；葉下表皮厚度最厚位於3500~3700 m及3300~3500 m，最薄則位於2400~2600 m；氣孔密度可區分為3700~3886 m及3500~3700 m，以及3300~3500 m、3100~3300 m、3000~3100 m、2400~2600 m等

表2. 雪山雪東線步道各海拔梯度玉山杜鵑葉結構特徵比較

Table 2. Comparison with leaf structural traits of *Rhododendron pseudochrysanthum* along altitude of the East Xue Trail.

Leaf structural traits*	Location					
	3700-3886 m	3500-3700 m	3300-3500 m	3100-3300 m	3000-3100 m	2400-2600 m
LA (cm ²)	7.12 ± 0.82a ⁺	7.64 ± 2.89a	10.59 ± 4.13b	11.91 ± 4.47b	12.15 ± 4.97b	17.10 ± 2.82c
LDW (g)	0.21 ± 0.03ab	0.18 ± 0.08a	0.18 ± 0.07a	0.25 ± 0.11bc	0.22 ± 0.10ab	0.30 ± 0.06c
SLA (cm ² /g)	33.85 ± 2.64a	45.00 ± 10.12b	60.12 ± 12.35d	49.30 ± 5.84bc	55.05 ± 3.47cd	57.97 ± 4.33d
SLW (g/m ²)	297.14 ± 23.55d	232.42 ± 47.19c	172.42 ± 31.30a	205.63 ± 24.19b	182.31 ± 10.94ab	173.41 ± 12.72a
LT (µm)	484.84 ± 15.18d	483.11 ± 28.31d	341.84 ± 41.21b	328.40 ± 27.17b	366.15 ± 26.84c	274.25 ± 13.72a
TPPT (µm)	173.16 ± 19.17cd	188.00 ± 26.31d	122.05 ± 25.43b	131.75 ± 13.23b	168.20 ± 15.86c	101.27 ± 9.29a
LenPT (µm)	49.51 ± 4.85d	45.13 ± 5.07c	30.19 ± 3.20a	33.73 ± 3.57b	34.83 ± 3.55b	33.36 ± 3.35b
LayPT	5.15 ± 0.49d	4.20 ± 0.41c	3.55 ± 0.51b	3.20 ± 0.41ab	3.40 ± 0.60b	2.90 ± 0.55a
TST (µm)	148.39 ± 16.23d	134.92 ± 14.83c	96.00 ± 12.53b	96.83 ± 12.11b	91.32 ± 15.92b	81.70 ± 9.57a
TUE (µm)	57.56 ± 5.84c	56.59 ± 5.85c	45.12 ± 7.88b	37.60 ± 7.91a	52.71 ± 10.89c	32.65 ± 4.45a
LUE	3.55 ± 0.51c	3.40 ± 0.50c	2.80 ± 2.80b	2.80 ± 0.41b	2.80 ± 0.41b	2.20 ± 0.41a
TLE (µm)	25.78 ± 4.47b	49.19 ± 9.90d	49.43 ± 8.54d	29.69 ± 9.50bc	32.88 ± 4.75c	16.77 ± 2.97a
TPPT/LT	0.36 ± 0.04ab	0.39 ± 0.04bc	0.36 ± 0.05a	0.40 ± 0.03c	0.46 ± 0.05d	0.37 ± 0.04abc
TPPT/TST	1.20 ± 0.16a	1.42 ± 0.20c	1.29 ± 0.32ab	1.41 ± 0.22c	1.94 ± 0.29d	1.25 ± 0.17ab
SD (no./10000 µm ²)	7.63 ± 0.78b	7.98 ± 0.86b	5.43 ± 1.56a	5.68 ± 0.57a	5.74 ± 0.57a	4.50 ± 0.76a
SL (µm)	15.64 ± 1.65ab	15.18 ± 2.20a	16.63 ± 1.94cd	16.33 ± 1.63bcd	17.04 ± 3.32d	16.07 ± 2.04bc

*特徵說明如表1；+有相同英文字母的平均無顯著差異 (p<0.05)

表3. 雪山雪東線線步道海拔梯度玉山杜鹃繁殖枝與營養枝的葉結構特徵比較
 Table 3. Comparison with leaf structural traits between breeding- and vegetative-branch of *Rhododendron pseudochrysanthum* along altitude of the East Xue Trail.

Leaf structural traits*	Location		3700-3886 m		3500-3700 m		3300-3500 m		3100-3300 m		3000-3100 m		2400-2600 m	
	breeding	vegetative	breeding	vegetative	breeding	vegetative	breeding	vegetative	breeding	vegetative	breeding	vegetative	breeding	vegetative
LA (cm ²)	6.96±0.70a+	7.28±0.94ab	8.15±3.13abc	7.13±2.57a	10.96±3.43abcd	10.23±4.80abc	11.92±4.43bcd	11.89±4.56bcd	12.09±2.76cd	12.20±6.70cd	15.57±1.54de	18.64±3.04e	ns	ns
LDW (g)	0.22±0.03a	0.21±0.03a	0.18±0.08a	0.18±0.08a	0.19±0.07a	0.17±0.06a	0.25±0.10ab	0.25±0.12ab	0.22±0.05ab	0.22±0.13ab	0.27±0.04ab	0.32±0.06b	ns	ns
SLA (cm ² /g)	32.39±2.27a	35.32±2.20a	48.07±11.38bc	41.93±7.64ab	60.51±14.53c	59.73±10.15d	49.94±6.26bcd	48.67±5.41bc	54.25±2.02cde	55.85±4.48cde	58.28±5.24cde	57.65±3.49cde	ns	ns
SLW (g/m ²)	310.14±22.08b	284.13±17.61d	218.87±47.82b	245.97±42.93c	172.60±33.18a	172.24±30.26a	203.32±25.33b	207.93±23.11b	184.56±6.69ab	180.06±14.08a	172.78±15.16a	174.05±10.64a	ns	ns
LT (µm)	486.45±15.12d	482.83±15.68d	497.84±38.95d	473.90±13.05d	368.43±32.05c	324.11±37.24b	315.53±15.43b	315.53±15.43b	382.46±6.51c	360.72±28.93c	270.13±13.61a	278.36±12.89a	*	*
TPT (µm)	180.71±17.68d	163.71±17.19d	207.02±30.96c	176.11±13.29d	140.45±20.96c	109.79±20.42ab	129.34±13.72bc	139.00±9.04c	179.19±1b5.61d	164.54±14c.55d	107.36±7.91ab	95.18±6.05a	*	*
LenPT (µm)	48.65±4.95e	50.37±4.68e	48.27±3.51e	41.98±4.42d	31.32±2.28ab	29.05±3.61a	33.41±4.11bc	34.05±3.00bc	33.74±3.89bc	35.91±2.86c	32.31±3.81ab	34.41±2.47bc	ns	ns
LayerPT	breeding 5.30±0.48f vegetative 5.00±0.47ef	ns	4.30±0.48de 4.10±0.32cd	ns	3.60±0.52bcd 3.50±0.53abc	ns	3.20±0.42ab 3.20±0.42ab	ns	3.10±0.32ab 3.70±0.67	ns	2.80±0.63a 3.00±0.47ab	ns	ns	ns

*特徵說明如表1；+有相同英文字母的平均無顯著差異 (p<0.05)

表3.(續)
Table 3. (Continued)

		Location							
		3700-3886 m	3500-3700 m	3300-3500 m	3100-3300 m	3000-3100 m	2400-2600 m		
TST	breeding	152.54±20.55e	141.58±13.13e	98.57±10.77c	94.89±10.01 bc	95.53±15.92bc	84.04±10.03ab		
	vegetative	144.25±8.93e	128.26±13.57d	94.63±14.02bc	98.76±13.83 c	87.10±15.07abc	79.36±8.65a		
TUE	breeding	58.80±6.00e	53.86±5.07cde	45.77±9.28bc	34.08±5.43a	58.41±5.91e	30.94±3.23a		
	vegetative	56.01±5.49de	58.30±5.74e	44.69±6.96b	48.15±3.04bcd	50.81±11.61bcde	34.37±4.92a		
LUE	breeding	3.60±0.52c	3.40±0.52bc	2.80±0.42ab	2.80±0.42ab	2.80±0.42ab	2.20±0.42a		
	vegetative	3.50±0.53c	3.40±0.52bc	2.80±0.42ab	2.80±0.42ab	2.80±0.42ab	2.20±0.42a		
TLE	breeding	26.95±5.01bc	52.72±8.99f	52.80±9.07f	25.99±5.16bc	31.27±4.29bc	16.45±3.18a		
	vegetative	24.32±3.34ab	46.99±9.98ef	47.19±7.52ef	40.80±11.29de	33.42±4.88cd	17.08±2.81a		
TPPT/LT	breeding	0.37±0.03ab	0.41±0.05bc	0.38±0.05ab	0.41±0.03bc	0.47±0.04d	0.40±0.03b		
	vegetative	0.34±0.04a	0.37±0.03ab	0.34±0.05a	0.38±0.03ab	0.46±0.05cd	0.34±0.03a		
TPT/TST	breeding	1.24±0.19abc	1.51±0.26c	1.43±0.22abc	1.40±0.24abc	2.02±0.25d	1.32±0.17abc		
	vegetative	1.14±0.11a	1.37±0.13abc	1.20±0.35ab	1.44±0.17bc	1.91±0.31d	1.18±0.14ab		
SD	breeding	6.97±0.40cdef	8.56±0.17f	4.34±1.30ab	5.53±0.72abc	5.52±0.22abc	3.94±0.49a		
	vegetative	8.28±0.31ef	7.13±0.64def	6.53±0.88cde	5.83±0.47abcd	6.22±0.21bcd	5.05±0.55abc		
SL	breeding	15.73±1.44abc	14.58±2.08a	15.98±1.97cd	16.32±1.86bcd	16.60±2.48bcd	15.58±1.87ab		
	vegetative	15.54±1.84ab	15.78±2.16abc	16.29±1.86bcd	16.34±1.37bcd	17.49±3.96d	16.57±2.10bcd		

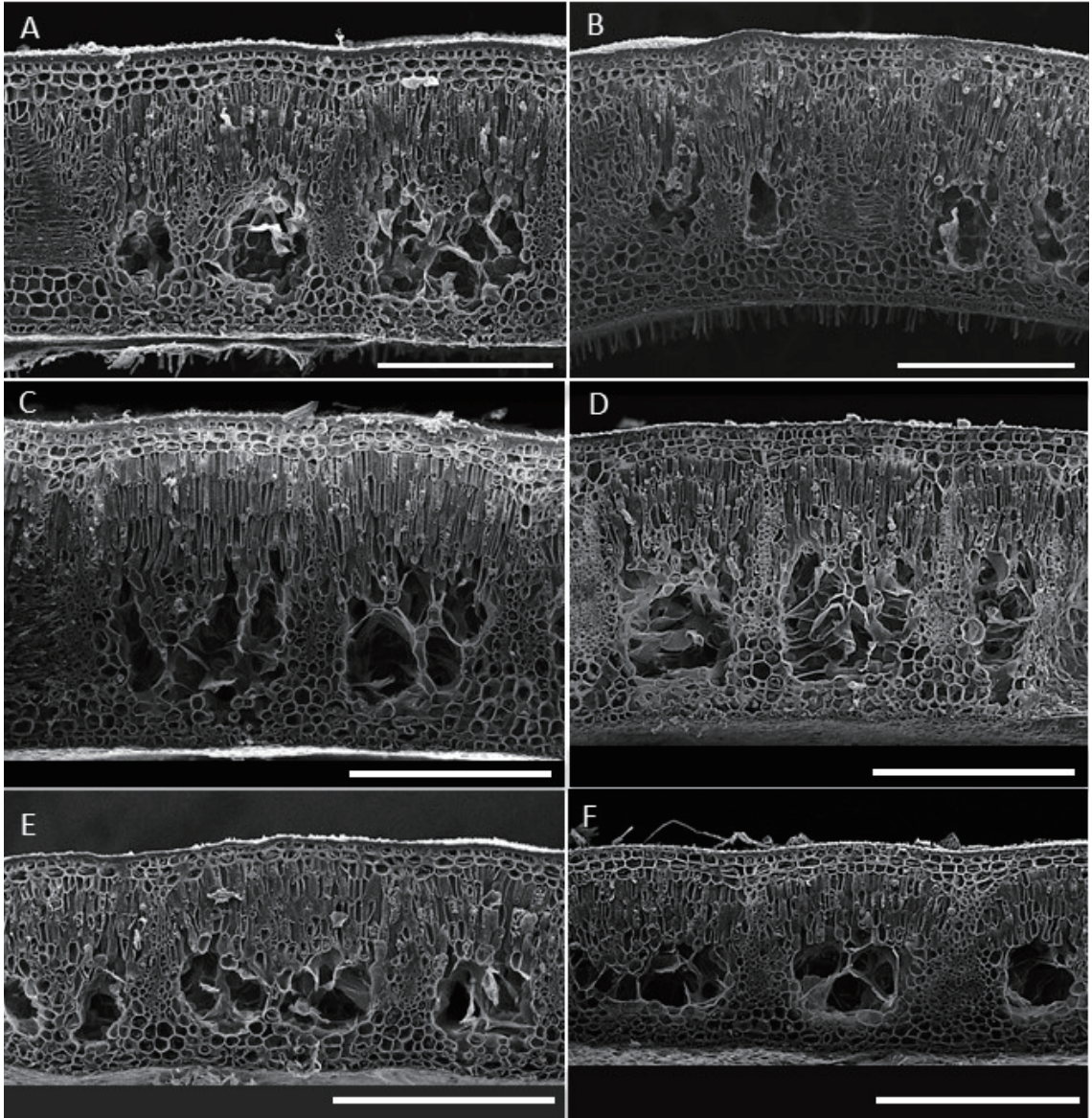


圖1. 雪山雪東線步道玉山杜鵑繁殖枝與營養枝之葉解剖構造比較

Figure 1. Comparison with leaf anatomy traits between breeding- and vegetative-branch of *Rhododendron pseudochrysanthum* along altitude of the East Xue Trail. A & B: 3700~3886 m; C & D: 3500~3700 m; E & F: 3300~3500 m. A, C & E: leaf traits of vegetative-branch ; B, D & F: leaf traits of breeding-branch. Scale bars: 300 μ m.

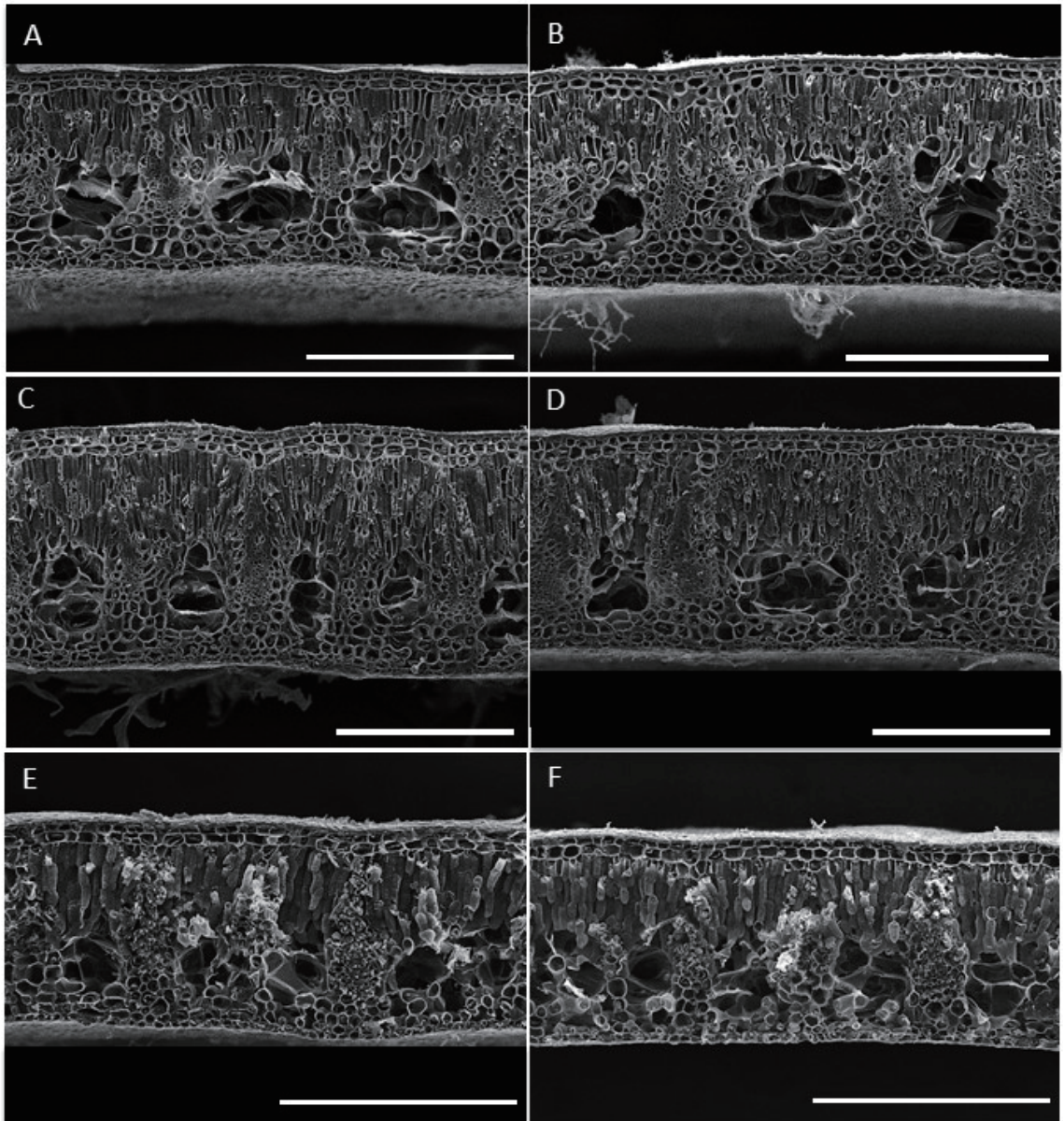


圖1. (續)

Figure 1. (Continued) A & B: 3100~3300 m ; C & D: 3000~3100 m ; E & F: 2400~2600 m. A, C & E: leaf traits of vegetative-branch; B, D & F: leaf traits of breeding-branch. Scale bars: 300 μ m.

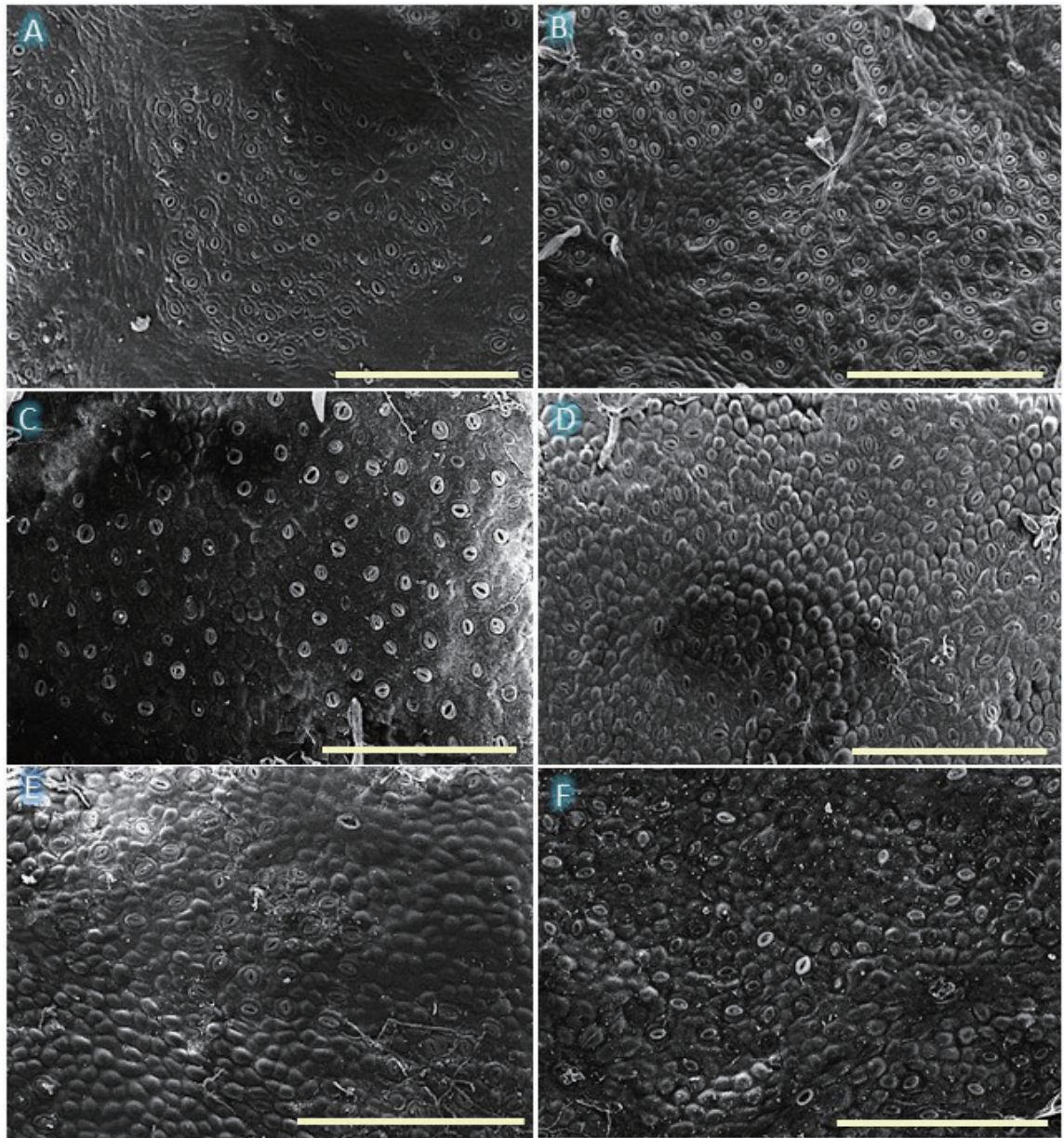


圖2. 雪山雪東線步道不同海拔梯度玉山杜鵑營養枝葉表下特徵比較

Figure 2. Comparison with stomata traits on leaf lower epidermis of vegetative-branch of *Rhododendron pseudochrysanthum* along altitude of the East Xue Trail. A: 3700~3886 m ; B: 3500~3700 m ; C: 3300~3500 m ; D: 3100~3300 m ; E: 3000~3100 m ; F: 2400~2600 m . Scale bars: 200 μ m.

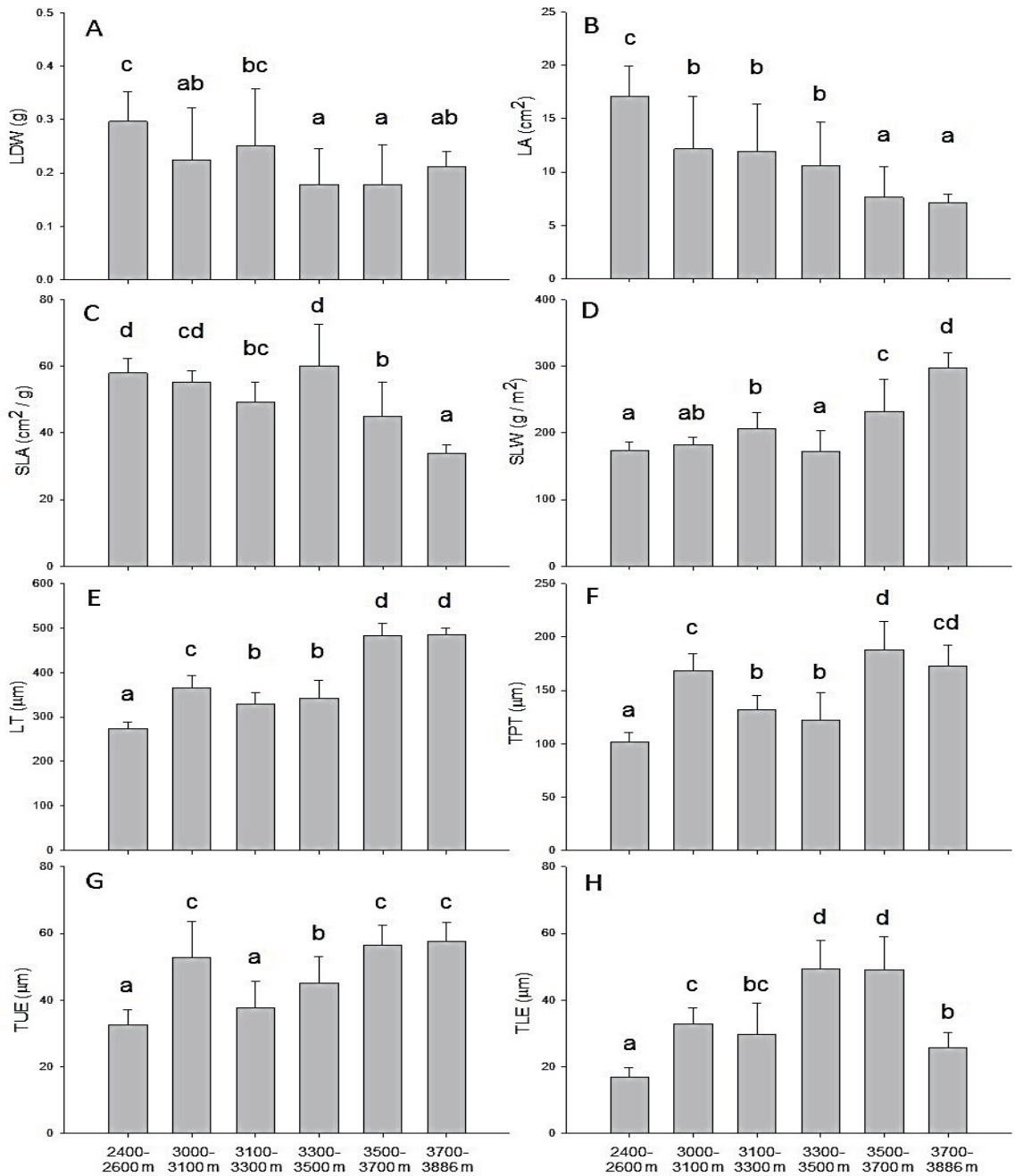


圖3. 雪山雪東線步道不同海拔梯度玉山杜鵑葉結構特徵比較

Figure 3. Comparison with leaf structural traits of *Rhododendron pseudochrysanthum* along altitude of the East Xue Trail. LDW: leaf dry weight; LA: leaf area; SLA: specific leaf area; SLW: specific leaf weight; LT: leaf thickness; TPT: thickness of palisade tissue; TUE: thickness of upper epidermis; TLE: thickness of lower epidermis. Different letters indicate significant differences among altitudes.

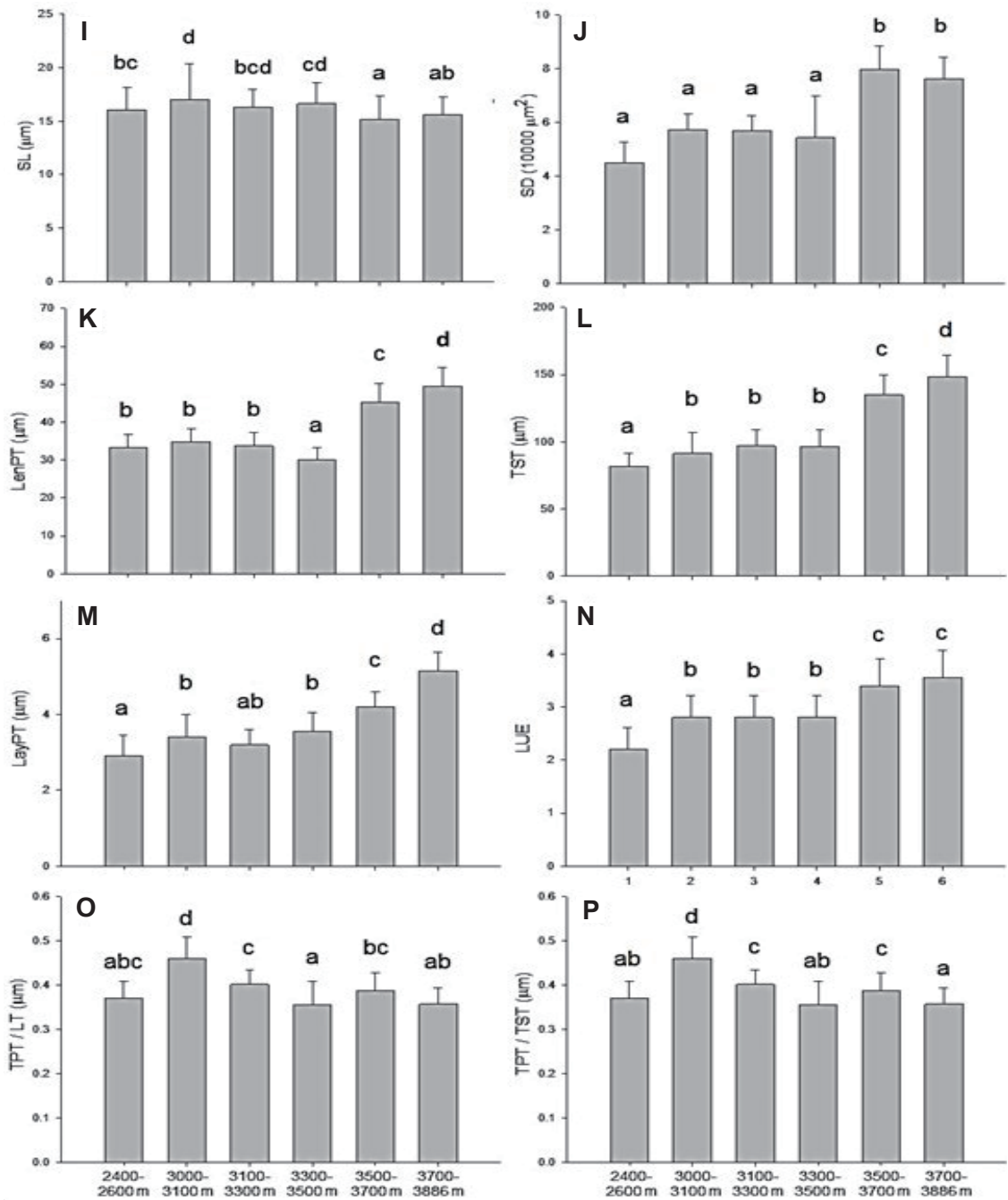


圖3. (續)

Figure 3. (Continued). SL: stomatal length; SD: stomatal density; LenPT: length of palisade tissue cell; TST: thickness of spongy tissue; LayPT: layer of palisade tissue; LUE: layers of upper epidermis; LT: leaf thickness; TPT: thickness of palisade tissue. Different letters indicate significant differences among altitudes.

2群，以3500~3700 m的氣孔密度最高，最低為2400~2600 m；氣孔長度最長發生3000~3100 m處，最小在3500~3700 m與3700~3886 m。

玉山杜鵑營養枝與繁殖枝的葉結構性狀沿海拔梯度變化的趨勢大致相同(表3&圖1~3)，葉面積、乾重等沿海拔增加而降低；SLA沿海拔增加而下降，比葉重則呈相反趨勢。營養枝的葉面積與乾重對海拔的反映較繁殖枝大，而繁殖枝葉的SLA與比葉重對海拔的反映趨勢較營養枝大。

四、討論

(一) 葉結構性狀沿海拔梯度變化

太陽輻射、溫度以及降水量等環境因子，常與海拔高度具一定關係，隨著海拔升高伴隨溫度遞減、短波輻射增強和降水減少等不利的環境因素會影響生活於高海拔地區的物種，例如夜晚低溫導致土壤水結凍而使植物根部無法吸收水分，形成夜晚的低溫乾旱現象。高海拔植物如何適應如此嚴苛的環境氣候，是其需面臨的生存課題之一。玉山杜鵑葉片沿海拔升高而變小、增厚，此現象與在地中海型氣候下生存之植物在適應乾旱與強輻射(含UV-B)的逆境相似；UV-B影響葉片細胞分裂與細胞壁形成，進而影響葉片面積(Mendes et al. 2001; Hectors et al. 2010)。葉片加厚且變小有助於抵抗外界低溫所造成的葉片傷害，除了暴露在寒害的葉面積減少外，並因葉片增厚，使細胞內部水分蒸散至大氣的途徑增長，減緩水分散失速率，進而提高水分的利用率(Hultine & Marshall 2000)。

植物葉片變厚、上表皮增厚，是對高輻射、缺水逆境的適應表現，而柵狀組織發達亦是其中特色(Mendes et al. 2001)，何濤等(2007)認為高山植物葉片柵狀組織層數的增加，可能是對強輻射與低溫共同逆境下的適應結果；玉山杜鵑葉柵狀組織排列的密度、層數及厚度，隨著海拔升高愈增發達且緊密的現象，是對高海拔環境強輻射與低溫的適應表現。王豔萍

等(2012)針對長白山牛皮杜鵑(*R. chrysanthum* Pall.)、毛氈杜鵑(*R. confertissimum* Nakai)和苞葉杜鵑(*R. redowskianum* Maxim.)等葉表皮的研究發現，3種高山杜鵑的柵狀組織通常多層且發達，可減弱陽光對葉肉的灼傷，以維持正常的光合作用。柵狀組織為葉片主要行光合作用的場所，若排列緊密，細胞中的葉綠體會被擠壓到靠近細胞壁與細胞表面，使其快速吸收細胞膜的CO₂，促進光合作用的進行(Outlaw et al. 1976)。沈介文等(2004)針對5種闊葉樹種子苗於不同光度試驗下的葉片結構進行分析，結果發現柵狀組織在全光環境下較細長且排列緊密，隨著光度遞減，柵狀組織漸呈縮短，且最下層之排列越趨鬆散，甚至消失。植物透過改變柵狀組織的形態，使當中的葉綠體排列較為密集，進而增加光量子收益(Thompson et al. 1988)。

植物葉片加厚且變小、上表皮增厚與層數增加、氣孔變小、保衛細胞加厚、氣孔密度增加等，有助於減少水分散失；此外，柵狀組織與海綿組織的特性，亦可能顯示玉山杜鵑對高山乾旱環境的適應。玉山杜鵑葉片柵狀組織隨海拔升高而愈趨發達，不僅層數增加，柵狀的細胞亦隨之變小，且排列更加緊密；海綿組織則隨著海拔增加逐漸減少，取而代之的是通氣組織漸趨發達。Chartzoulakis et al. (2002)指出柵狀組織與海綿組織的分化程度可間接反映環境中的水分狀態，例如當柵狀組織的細胞排列緻密、細胞體積變小、柵狀組織細胞層數增加，而海綿組織相對減少、細胞間形成通氣組織等，是植物在水分逆境的環境下所產生的相對適應特徵(曹曉娟等 2009)；此特徵一方面減少CO₂由氣孔進入至光合作用的主要部位—柵狀組織的傳導距離，另一方面可抵消因水分逆境及氣孔關閉所導致的CO₂傳導率降低，並增加水分的利用率，是一種對乾旱的適應表現。

植物透過氣孔作為與外界交換水分及氣體的通道，氣孔的數量、密度、分布，以及形態結構等，影響著植物蒸散作用、光合作用、

水分利用，以及有機物的累積速率。玉山杜鵑的氣孔大小雖隨海拔升高而有變小的趨勢，但差異不顯著；然而，在單位面積的氣孔數(氣孔密度)則隨著海拔升高明顯增加，且呈聚集分布。強光和缺水會使得葉片氣孔傾向小而密集的分布(Xu & Zhou 2008)，小而密集的氣孔對於乾燥的棲息地能有更大的水分利用效率，其對環境變化有較快速的反應(Franks et al. 2009)，此可能顯示玉山杜鵑的葉片氣孔特性隨海拔的變化是有助其對高海拔強光與水分逆境下的適應。Cai et al. (2014)研究發現，馬纓杜鵑(*R. delavayi* Franch.)較雲南杜鵑(*R. yunnanense* Franch.)和露珠杜鵑(*R. irroratum* Franch.)具有小且密集的氣孔分布，顯示馬纓杜鵑可能有較強的水分與CO₂調節能力，反映其在野外生育地可以適應在更乾旱和高光的環境。徐浩傑等(2012)研究高山杜鵑(*R. lapponicum* (L.) Wahlenb.)與烈香杜鵑(*R. anthopogonoides* Maxim.)的氣孔長度與密度對海拔變化的反映發現，高山杜鵑的氣孔長度隨海拔增加而減少，氣孔密度則隨海拔上升而增加；烈香杜鵑氣孔長度隨海拔升高則先增大而後減小，氣孔密度則先減小、後增大。不同物種的氣孔特性對於海拔梯度的變化反應不一，此因海拔的改變通常伴隨著溫度、降雨、地形(坡向、坡度等)、CO₂濃度等環境因子的變化，使得不同種類的葉片性狀在環境因子綜合作用下，各有不同的反應結果所致(徐浩傑等 2012)。

氣孔調節是植物在水分逆境下對乾旱環境的適應機制之一。氣孔密度通常會隨著環境中水分與濕度的減少而增加，而部分物種的氣孔器甚至具有向外突起的角質層(Bosabalidis & Kofidis 2002)。氣孔密集的特性使得水分在蒸散過程中，會在氣孔周圍形成水霧，除了可減少水分散失外，亦可增加CO₂的傳導，利於植物保持其體內水分及保證有效的呼吸作用，此舉亦是植物適應乾旱的表現。由於高山氣候的大氣壓力較小，O₂與CO₂的濃度相對較低，氣孔密度增加可有助提高CO₂進入葉片組織(徐浩

傑等 2012)。此外，植物對高山環境CO₂濃度降低之適應，表現在葉片的氣孔密度增加、海綿組織分化形成通氣組織(形成空腔)等結構特徵上(何濤等 2007)。玉山杜鵑氣孔密度隨海拔升高而增加的特性，以及發達的通氣組織等葉片特徵，有助其適應高山生態系的乾冷與低濃度CO₂之環境。

SLA為單位乾重下所佔的葉面積，一定程度上反映葉片截取光照的能力，以及在強光下自我保護的能力；SLA亦是反應植物碳收穫策略的指標之一，為植物在葉片的資源投資上是趨向快速生長(高SLA)，還是養分維持(低SLA)間的權衡(trade-off) (Wright et al. 2002)。SLA越高，單位乾重上的葉片面積越大，利於獲取更多光照資源，使植物具有較佳的光合及生長速率，然其葉片相對較薄，單位面積的碳投資較少，用於建構防禦與保護組織的碳也越少，葉片壽命通常較短(Cornelissen et al. 1996; Wright et al. 2002)；SLA較低者，葉片中有較多物質投資在建構保衛構造上(防蟲食、防止過度失水等)，抑或增加葉肉細胞密度，形成厚度較高而面積較小的葉片以延長壽命(Körner 1989; He et al. 2006)；即低SLA植物其葉片較小、較厚，且葉壽命較長。

前人研究指出，同種植物的SLA在低海拔地區會比高海拔來得高(Körner 1989; Reich et al. 1991, 1992; Hultine & Marshall 2000; Wright et al. 2002; He et al. 2006)，本研究量測玉山杜鵑SLA之結果與其大致相似；上述現象可能為植物對高海拔的寒冷環境採取減少葉長及葉面積等特徵變化之適應表現(Körner 1989)；或是高海拔地區較低的土溫，限制根系對水分的吸收，使植物在水分逆境的情況下，利用增加葉片厚度和SLA減少，來降低水分散失及增加對乾旱的抵抗(Hultine & Marshall 2000)。SLA亦隨著降水的減少而減少，是植物為了獲得最大碳收穫和最少水消耗所採取的生存適應策略(Wright et al. 2004)，這些現象反映在植物葉片厚度增加和葉肉細胞密度增大，不僅利於高海

拔植物葉片充分利用光能以增加固碳能力，並強化葉片對於強光的保護作用。玉山杜鵑葉片在3500~3886 m (圈谷至主峰頂)較其他分布在低海拔的個體小，用於呼吸和蒸散作用的能量消耗因而降低(Hultine & Marshall 2000)，可減少維持植株生命所需的能量與在養分投資上的消耗，此皆利於葉片壽命的延長(Reich et al. 1992)。然而，位於較高海拔的玉山杜鵑葉片壽命是否較長，仍待進一步觀察分析。

葉結構性狀中，葉面積、氣孔密度等會隨海拔梯度上升而改變，而部分性狀則未呈明顯關係，如SLA、柵狀組織厚度、葉上下表皮厚度等，顯示雪山雪東線步道沿線的玉山杜鵑在隨海拔梯度上升的過程中，其葉結構性狀仍受許多環境因子影響，例如光度(位於林下或開闊地)及坡向等。「海拔」是個複雜的綜合因子，而葉結構性狀對環境因子及其間的交互作用呈現高度敏感性。本研究中玉山杜鵑SLA最大值發生在海拔3450 m，顯示此海拔區域可能為玉山杜鵑的最適生長環境；現場檢視在此海拔分布的玉山杜鵑植株，其多生長於臺灣冷杉的林緣，推測玉山杜鵑可能因鄰近臺灣冷杉林之遮蔽而擴大其葉片面積(高SLA)來獲取較多的光照資源，以維持葉片較高的光合作用(高SLA)。另外，玉山杜鵑可能透過增加氣孔密度、葉片與柵狀組織厚度，以及特化的通氣組織構造等方式，在減少水分散失的最大限度下對葉片構造有所保護外，亦促進對CO₂的吸收，以適應圈谷及山頂稜線乾燥、寒冷的環境。上述葉結構性狀隨著環境變動而改變之特性，顯示玉山杜鵑透過性狀間的調整來達到其對環境的最大適合度(fitness)。

(二) 營養枝與繁殖枝葉結構性狀比較

玉山杜鵑營養枝與繁殖枝的葉片性狀，在葉形、大小等外觀形態上兩者差異極小，主要以枝頂是否有結果來做區分。植物開花結實之部位是非常強烈的碳匯(carbon sink)，葉片則為其碳源(carbon source)，玉山杜鵑開花結實的過程中，繁殖枝上的葉片即為最近的碳源，是

主要的養分供給者；然而在此過程中，玉山杜鵑繁殖枝與營養枝的葉結構性狀是否會因此產生差異，從本研究分析之結果發現，玉山杜鵑營養枝與繁殖枝的葉片性狀在柵狀組織平均厚度、葉上表皮厚度、柵狀組織與葉片厚度比，以及氣孔長度等呈顯著差異，其餘則無法區分營養枝及繁殖枝。上述葉片性狀的差別可能反應在其功能上，亦可能來自於不同年度的生長差異，或為環境因素所致。

玉山杜鵑葉結構性狀對其生長環境相當敏感，但在株內營養枝與繁殖枝上僅部分性狀具明顯差異，顯示玉山杜鵑的葉性狀特徵對環境的可塑性大，而營養枝及繁殖枝因生在同株，生育地相同，葉片性狀因而差異不大；在株內營養枝與繁殖枝差異較顯著的性狀中，與光合作用關係較密切的是柵狀組織，營養枝的柵狀組織明顯較繁殖枝厚，顯示營養枝的葉片可能有特化成具有較大光合作用能力的趨勢，此現象亦能從營養枝的葉上表皮較薄，SLA較大等性狀上得到相同的變化趨勢，顯示葉結構性狀在玉山杜鵑營養枝與繁殖枝上具有分化之現象，其機制則待更進一步研究。

(三) 玉山杜鵑種複合群之分類問題

雪山雪東線步道沿線分布的玉山杜鵑種複合群，包括分布於較低海拔的森氏杜鵑與較高海拔的玉山杜鵑；前者的葉較大型，葉緣平整且通常不反捲，葉背披毛較少；後者葉小型且葉緣反捲，葉背披有較多絨毛(Hayata 1908, 1911)。由於玉山杜鵑與森氏杜鵑在海拔分佈上的重疊，因此形態上存在著許多中間型，過去在分類處理上因而難以區分，Yamazaki(1981)將森氏杜鵑處理成玉山杜鵑的亞種(*R. pseudochrysanthum* Hayata ssp. *morii* (Hayata) Yamazaki)；潘富俊(1988)以葉片大小等特徵，發現兩分類群存在著連續性變異；呂勝由&楊遠波(1989)認為兩者的外觀形態非常相近，將森氏杜鵑處理成玉山杜鵑的同物異名(Li et al. 1998)。隨著分子生物技術的精進，透過細胞核或葉綠體DNA之分析發現，森氏杜鵑與玉

山杜鵑非常相近，應可合併成一種(Tsai et al. 2003; Chung et al. 2007; Huang et al. 2011; Chen et al. 2014; 徐瓏綺 2004；黃啓俊 2005；謝鎮宇 2006；梁博凱 2011)。

本研究在雪山雪東線步道沿線觀察不同海拔之玉山杜鵑葉結構性狀，發現葉面積、厚度及氣孔密度等大致可區分成2400~3100 m、3100~3500 m及3500~3886 m等3群，與潘富俊(1988)對玉山杜鵑與森氏杜鵑在葉片形態大小等分析結果上大致相符。然而，玉山杜鵑在SLA、柵狀組織、上表皮及下表皮等特徵上則無沿著海拔梯度呈現變化的趨勢，這部分可能因玉山杜鵑在雪東線步道沿線的分布環境較為歧異所致，其分布環境有開闊的灌叢草生地、圈谷、稜線、林緣和森林下層等多樣的環境，除了反應在其葉結構性狀的變化外，亦反應在其物候模式上的不同(潘振彰等 2013)，呈現玉山杜鵑對高山微環境差異下不同的適應特性。

五、結論

玉山杜鵑隨海拔分布的上升，其葉結構性狀之變化反映在對環境適應的表現；其中葉面積變小、葉厚度、上表皮、柵狀與海綿組織增厚，以及氣孔密度增加等性狀之改變，有助於對高山低溫、強輻射、乾旱以及較低CO₂濃度的適應。雪山雪東峰線步道的玉山杜鵑依葉結構性狀大致可分成3群，與海拔和生育地環境(位於林內或開闊地)有關，反映出玉山杜鵑在雪東線步道沿線分布環境的歧異性。研究結果顯示玉山杜鵑葉結構性狀對海拔及生育地之變化相對敏感，間接顯示其對不同微環境的高度適應性。對廣泛分布的玉山杜鵑種複合群，葉片結構性狀除了可提供了解玉山杜鵑此類高山植物對全球暖化與氣候變遷等適應的參考訊息外，亦可結合高山植物之生理生態學、植物物候學、繁殖生物學等研究進行更深入的探討。未來可增加在玉山與南湖大山等地分布的玉山杜鵑樣株外，並應增加玉山杜鵑種複合群中森氏杜鵑、紅星杜鵑及南湖杜鵑等之研究，提供

葉結構性狀在玉山杜鵑種複合群研究的參考。

六、致謝

本研究感謝雪霸國家公園在研究上的協助。

七、引用文獻

- Bosabalidis AM, Kofidis G (2002) Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Science* 163: 375-379.
- Cai YF, Li SF, Li SF, Xie WJ, Song J (2014) How do leaf anatomies and photosynthesis of three *Rhododendron* species relate to their natural environments? *Botanical Studies* 55:36.
- Chamberlain DF, Hyam R, Argent G, Fairweather G, Walter KS (1996) The genus *Rhododendron*, its classification and synonymy. Royal Botanic Garden, Edinburgh. 181 pp.
- Chartzoulakis K, Patakas A, Kofidis G, Bosabalidis A, Nastou A (2002) Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae* 95: 39-50.
- Chen CY, Liang BK, Chung JD, Chang CT, Hsieh YC, Lin TC, Hwang SY (2014) Demography of the upward-shifting temperate woody species of the *Rhododendron pseudo-chrysanthum* complex and ecologically relevant adaptive divergence in its trailing edge populations. *Tree Genetics & Genomes* 10: 111-126.
- Chung JD, Lin TP, Chen YL, Cheng YB, Hwang SY (2007) Phylogeographic study reveals the origin and evolutionary history of a *Rhododendron* species complex in Taiwan. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 14-24.

- Cornelissen JHC, Diez PC, Hunt R (1996) Seedling growth, allocation and leaf attributes in wide range of woody plants species and types. *Journal of Ecology* 84: 755-765.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Ter Steege H, Morgan D, Van Der Heijden MGA, Pausa JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51(4): 335-380.
- Franks PJ, Drake PL, Beerling DJ (2009) Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, Cell & Environment* 32: 1737-1748.
- Hayata B (1908) *Rhododendron pseudochrysanthum* Hayata. *Flora Montana Formosae*, pp. 154-155.
- Hayata B (1911) *Rhododendron morii* Hayata. *Materials for a Flora of Formosa* p.173.
- He JS, Wang Z, Wang X, Schmid B, Zuo W, Zhou M, Zheng C, Wang M, Fang J (2006) A test of generality of leaf trait relationship on the Tibetan Plateau. *New Phytology* 170(4): 835-848.
- Hectors K, Jacques E, Prinsen E, Guisez Y, Verbelen JP, Jansen MAK, Vissenberg K (2010) UV radiation reduces epidermal cell expansion in leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany* 61: 4339-4349.
- Huang CC, Hung KH, Hwang CC, Huang JC, Lin HD, Wang WK, Wu PY, Hsu TW, and Chiang TY (2011) Genetic population structure of the alpine species *Rhododendron pseudochrysanthum* sensu lato (Ericaceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA. *BMC Evolutionary Biology* 11: 108.
- Hultine KR, Marshall JD (2000) Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia* 123(1): 32-40.
- Kikuzawa K (1995) Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany* 73: 158-163.
- Körner C (1989) The nutritional status of plants from high altitudes, A worldwide comparison. *Oecologia* 81(3): 379-391.
- Körner C (2003) *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd ed. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 349 p.
- Li HL, Lu SY, Yang YP, Tseng YH (1998) Ericaceae. In Editorial Committee of the Flora of Taiwan, *Flora of Taiwan*, 2nd Ed., vol. 4, pp.17-39.
- Mendes WB, Blascovich J, Major B, Seery MD (2001) Challenge and threat during upward and downward social comparisons. *European Journal of Social Psychology* 31: 477-479.
- Nicotra AB, Cosgrove MJ, Cowling A, Schlichting CD, Jones CS (2008) Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species. *Oecologia* 154: 625-635.
- Outlaw WH, Schmuck CL Tolbert NE (1976) Photosynthetic carbon metabolism in the palisade parenchyma and spongy parenchyma of *Vicia faba* L. *Plant Physiology* 58(2): 186-189.
- Poorter L, Bongers F (2006) Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733-1743.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1991) Leaf

- life-span as a determinant of leaf structure and function among 23 tree species in Amazonian forest communities. *Oecologia* 86(1): 16-24.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monograph* 62(3): 365-392.
- Taguchi Y, Wada N (2001) Variations of leaf traits of an alpine shrub *Sieversia pentapetala* along an altitudinal gradient and under a simulated environmental change. *Polar Biosciences* 14: 79-87.
- Thompson WA, Stocker GC, Kriedemann PE (1988) Growth and photosynthetic response to light and nutrients of *Flindersia brayleyana* F. Mull., a rainforest tree with broad tolerance to sun and shade. *Australia Journal Plant Physiology* 15:299-315.
- Tsai CC, Huang SC, Chen CH, Tseng YH, Huang PL, Tsai SH, Chou CH (2003) Genetic relationships of *Rhododendron* (Ericaceae) in Taiwan based on the sequence of the internal transcribed spacer of ribosomal DNA. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 78(2): 234-240.
- Vendramini F, Diaz S, Gurvich DE, Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (2002) Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytology* 154: 147-157.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Slwont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Wright IJ, Westoby M, Reich PB (2002) Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology* 90: 534-543.
- Xu ZZ, Zhou GS (2008) Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany* 59: 3317-3325.
- Yamazaki T (1981) Some new taxa of *Rhododendron* from Japan and Taiwan. *Journal of Japan Botany* 56: 357-366.
- 方瑞征、閔天祿 (1995) 杜鵑屬植物區系的研究。雲南植物研究 17(4) : 1-3。
- 王偉、邱清安、蔡尚惠、許俊凱、曾喜育、呂金誠 (2010) 雪山主峰沿線植物社會調查研究。林業研究季刊32(3) : 15-34。
- 王豔萍、劉勝利、陳玉珍、盧存福 (2012) 3種長白山高山杜鵑葉片結構及其對環境的適應性。北京林業大學學報34(4) : 18-25。
- 何春蓀 (1986) 台灣地質概論-臺灣地質圖說明書。經濟部中央地質調查所第二版。
- 何濤、吳學明、賈敬芬 (2007) 青藏高原高山植物的形態和解剖結構及其對環境的適應性研究進展。生態學報27(6) : 2574-2583。
- 呂勝由、楊遠波 (1989) 臺灣杜鵑花屬植物之訂正。林業試驗所研究報告季刊4(4) : 155-166。
- 沈介文、劉興旺、郭幸榮 (2004) 5種台灣原生闊葉樹苗木於不同光度下之葉部形態與解剖性狀之改變。臺大實驗林研究報告 18(2) : 85-99。
- 徐浩傑、楊太保、曾彪 (2012) 杜鵑葉片氣孔長度和密度對海拔變化的響應。乾旱區研究 29(6) : 1054-1058。

- 徐瓏綺 (2004) 玉山、森氏與紅星杜鵑之親緣關係與後冰河期之遷徙。中國文化大學生物科技研究所碩士論文。
- 曹曉娟、劉建軍、楊梅 (2009) 太白山5種杜鵑屬植物葉片光合特性及解剖結構的生態適應性研究。西北植物學報29(12) : 2483-2491。
- 梁博凱 (2011) 玉山杜鵑複合群物種於更新世冰期過後之族群退縮與物種分歧。國立臺灣師範大學生命科學研究所碩士論文。
- 黃啓俊 (2005) 台臺灣產玉山杜鵑複合群之親緣地理學研究。國立成功大學生命科學系碩士論文。
- 潘振彰、邱清安、曾彥學、曾喜育 (2013) 雪山地區玉山杜鵑物候之研究。林業研究季刊 35 : 71-86。
- 潘富俊 (1988) 玉山杜鵑和森氏杜鵑之海拔變異。中華林學季刊21(2) : 99-102。
- 謝鎮宇 (2006) 利用LEAFY基因序列探討台灣玉山杜鵑複合群的起源及演化。中國文化大學生物科技研究所碩士論文。
- 顏江河 (2009) 第三章、高山地區土壤性質研究。歐辰雄、呂金誠 (2009) 雪山地區高山生態系整合調查, 第3-1頁-第3-21頁。雪霸國家公園管理處委託研究報告。
- 魏聰輝、林博雄 (2011) 第一章、高山微氣象與熱量收之研究。歐辰雄、呂金誠 (2011) 雪山地區高山生態系長期監測與研究, 第1-1頁-第1-133頁。雪霸國家公園管理處委託研究報告。