

針葉識千秋

文·圖—邱少婷

針葉樹的興起

「針葉樹」顧名思義指的是具有葉形像針狀的樹，泛指松柏類的裸子植物。裸子植物的種子裸露，沒有心皮(封閉雌孢子葉)及果實的包圍。裸子植物是否都是針葉樹呢?答案是除了熟悉的松、杉、柏類之外，其他如羅漢松科(Podocarpaceae)的竹柏屬(*Nageia*)、芹葉松屬(*Phyllocladus*)的葉狀莖，麻黃目(Gnetales)的二葉木(*Welwitschia* 千歲蘭)葉子厚革質像平行脈的單子葉植物，還有買麻藤屬或稱倪藤(*Gnetum*)像闊葉樹的網脈葉，很難與針葉聯想在一起。此乃種子植物的起源歷經二疊紀、三疊紀、侏羅紀，到白堊紀的繁華盛世，不同類群的此起彼落，正應驗著環境變遷中植物的構造也以滾動式的策略適應著。

現存最古老的裸子植物是大型羽葉的蘇鐵類植物，主要分布在南北回歸線之間的溫暖熱帶及副熱帶。顯示種子植物的古老祖先一種子蕨，起源於溫暖潮濕的石炭紀至二疊紀環境，喜歡生長在現今蘇鐵(*Cycas*) (圖1)容易存活的區域。然而三疊紀的氣候普遍炎熱乾燥，當時季節分明，有明顯強烈的雨季，使得不需水做有性繁殖的針葉樹和其他裸子植物群與較耐旱的蕨類品種取代了大部分蕨類植物成為主導地位，這時期有耐乾旱的銀杏(*Ginkgo*) (圖2)、種子蕨類、蘇鐵及擬



圖1 直立莖的蘇鐵(左)與壓縮不凸出地表的美洲鳳尾蕨(美洲蘇鐵)



圖2 落葉性的銀杏適應乾濕季節分明的氣候

蘇鐵類植物等逐漸取得優勢，緯度較偏高的剛瓦納古陸上比較潮濕溫和，則密布著茂密的木賊，甚至高聳的種子蕨聚眾成林。到了三疊紀後期，是空中傳粉的種子植物與需仰賴潮濕低地做孢子繁殖植物的重要生存策略分野，蘇鐵類和松柏類等藉風力授粉的原始針葉植物終究取代了蕨類植物，成為地球上最常見的樹。

侏羅紀的針葉林盛世

侏羅紀早期的氣候仍延續三疊紀的乾燥型態，由於陸塊的改變，侏羅紀的地球隨著海陸分布的變化，陸域受海洋水氣的調節是由乾燥轉變成濕潤。由於氣候開始愈來愈溼潤，尤其在水域範圍相對較大的較高緯度地區的樹木繁茂成林，適應濕涼的常綠針葉樹讓陸地變得更加青翠，全球大範圍氣候區像現今北美西岸的紅杉溫帶雨林，或華中湖北恩施的水杉(*Metasequoia*) (圖3)霧林區，極可能也像臺灣檜木或東南亞高山島的霧林區。不再像三疊紀的乾熱與強兩交替的劇烈氣候



圖3 水杉的球果、葉、樹型

變換，侏羅紀潮濕涼爽的氣候造就的植物群落型態則更為一致。

侏羅紀的陸域除了仍屬乾燥的赤道地區，大半陸地上都是高大的針葉樹森林。現今分布在暖熱區的蘇鐵類和麻黃目植物，推測其祖先在此時期早已與針葉樹各據一方，各得其所。而麻黃目的買麻藤是裸子植物中的葉片最闊幅的，生長在亞洲熱帶潮濕森林區。像木賊的灌木型麻黃(*Ephedra*)分布在乾涼的劣質地，葉退化成鱗片狀，輪生貼附在節上，適應有限可利用水的生育地。還有第三類葉型的麻黃目植物，像長在非洲乾旱沙漠的二葉木(*Welwitschia*) (圖4)，種子萌發後，由莖第一節長出一對葉子，其兩片子葉和頂



圖4 二葉木(攝於芝加哥費氏博物館生態展示櫥窗)

芽就凋萎死亡，這一對葉子與莖連接處是持續生長的分生組織，不斷地產生補充延伸葉子，與眾不同的是較嫩的葉組織靠近莖，而老的葉組織在遠端，因此植株的壽命有多長，這兩片葉子就會有一樣的年齡，像百年千歲的葉子一樣。

松、杉、柏的針葉多樣性

生長在潮濕涼爽環境的侏羅紀森林，霧氣濃厚、光通透率低，充沛水分支持林木高大，也容易穿透雲霧迎向陽光，這種針葉樹種包括美洲的紅杉類(*Sequoiadendron*)、南洋杉(*Araucaria*)、似銀杏(*Ginkgoites*)、拜拉銀杏(*Baiera*)、擬蘇鐵類(*Cycadeoidales*)植物等，不乏寬展的扁平葉型。當白堊紀溫度上升到大約一百億年前的最高點，兩極幾乎沒有冰，比三疊紀或侏羅紀期間溫暖得多。大陸漂移和大規模火山活動，導致地球分裂成更多個孤立大陸，這樣的島嶼大陸形成了許多生物的孤立地帶。在白堊紀時期結束後，平均溫度從開始的緩慢下降到逐漸加速，產生零散複雜的環境，演變成現今所知的生物多樣性。

當環境變遷轉向冷暖、乾濕分野時，針葉樹中的松柏目有各式葉的形態變化，例如：南洋杉的闊三角硬葉，竹柏的似竹平行脈葉，松科(*Pinaceae*)的扁條葉、線形葉、針葉(圖5)……。硬葉植物為了適應環境，葉片發生硬化，硬葉中的木質素可防止萎蔫，有較強的抗旱能力。松、杉、

柏植物的葉演化，質地由硬至軟，葉形由扁平狀、條狀、線形至針狀，各個都經歷了氣候變遷的洗禮，而呈現適應在地生態環境的功能特性。

松科的針葉林是一般人最熟悉葉型尖尖的針葉樹，雲杉屬(*Picea*)、冷杉屬(*Abies*)、鐵杉屬(*Tsuga*)和松屬(*Pinus*)的針葉已具有適應較長冬季的特性，具有厚角質層、下沉氣孔、密實的葉肉組織、低表面積/體積比、高濃度細胞質……等，都是耐寒冬、無水可利用的葉的特徵，尤以生長在冷溫帶或高山上的針葉樹種最為明顯。

非針葉而是寬扁葉的竹柏屬和羅漢松屬(*Podocarpus*)的植物大都生長在熱帶、亞熱帶潮濕森林中，起源於岡瓦納南部涼爽潮濕的氣候，從古前超大陸的潮濕溫帶地區存活至今，需生長在暖濕的環境中。寬葉較難耐冷乾的長冬季，一旦欠缺可利用水，可能無法行常態的光合作用和代謝。

侏羅紀裸子植物的古老祖先生活在冷濕的鬱密森林中，後代的子遺物種常常承續喜濕或不耐乾的特性，面對冷乾的冬季，具有較寬扁葉的銀杏，以秋冬落葉方式避免葉片的凍害，否則就必須像羅漢松科等植物移居至暖濕的森林中。功能演化、傳播遷移或適應當地的環境，都是可選擇的策略，除了廣泛分布最繁茂的松、杉、柏針葉林，分佈於現今北溫帶範圍，仍有類似侏羅紀時期的冷濕霧林生育地，蘊藏著像美洲紅杉和水杉這樣的針葉林。

特別是像穗花杉屬(*Amentotaxus*)是亞熱帶東南亞的特有種，從臺灣向西跳過中國南部到喜馬拉雅東部的阿薩姆邦，南至越南，點狀零散分布。在年雨量數十年平均近2500mm和年均溫18°C(範圍9.3°C~ 25.8°C)的恆春半島姑子崙山附近林區，才有臺灣穗花杉的小族群存活著，寬葉喜濕及不耐乾的特性，不禁令人聯想到它在遠古侏羅紀的冷濕溫帶環境時，已經破碎分散在地球的一小角落中。

裸子植物就像地球上的耆老生物，針葉的功能形態可以見識到由中生代至今的環境影響，我們可以見微知著向大自然學習，探索更深入的知識。



圖5 竹柏屬(左上)、穗花杉屬(右上)、松屬(左下)、雲杉屬(右下)的枝葉