

# 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系\*

贺金生 陈伟烈

(中国科学院植物研究所, 北京 100044)

王勋陵

(兰州大学生物系, 兰州 730000)

**摘要** 对分布在不同生态环境条件下的硬叶常绿阔叶林建群种高山栎组植物叶的形态解剖特征进行了比较研究。结果表明, 高山栎组植物叶的形态结构兼有非肉质旱生植物和高山植物的性状, 这是它们对生态环境广泛适应的基础。每一个种除气孔器类型及腹面二层表皮细胞性状比较稳定外, 其他性状, 如气孔的大小和密度、表皮细胞的形状、垂周壁的类型、叶片的厚度、角质膜的厚度均受环境条件修饰, 不是稳定性状, 不具分类学意义。对同一个种的不同生活型, 如乔木、小乔木和灌木, 在解剖结构上没有明显的区别特征。地中海的冬青栎 (*Quercus ilex*) 的表皮特征和高山栎组植物有很大的相似性。

**关键词** 硬叶常绿阔叶林; 高山栎组; 形态解剖特征; 生态适应性

## 1. 引言

硬叶常绿阔叶林是中国植被一个很特殊的类型<sup>[1,2,4,8,9]</sup>。这种植被类型的建群种, 以其坚硬的革质叶片, 多数具刺或硬质锯齿的叶缘, 叶背密被黄色或褐色绒毛或鳞片的形态及对生态环境的广泛适应性引起人们的注意。这些建群种属于壳斗科栎属高山栎组 (*Quercus Sect. Suber*) 的植物。

高山栎组包括 11 个种和 1 个变种<sup>[3,6]</sup>。最近任宪威先生在编著《中国植物志, 壳斗科》时, 又把 *Quercus pseudosemicarpifolia* 从光叶高山栎中分出, 增设一种。没有文献报道以长苞高山栎 (*Q. fimbriata*) 为建群种形成的群落, 其他建群种除了矮高山栎 (*Q. monimotricha*)、木里栎 (*Q. senescence var. muliensis*) 形成硬叶灌丛外, 其余 9 种均可作为建群种形成森林群落。这些群落类型, 是在以栎属植物为建群种的群落类型中, 分布海拔最高的, 可以从 1600m 一直分布到 4300m, 与该地区林线基本一致, 常常超过铁杉带及亚高山针叶林的云杉或冷杉带<sup>[4,9]</sup>, 并保持着常绿的性状。

硬叶常绿阔叶林在其分布区内对生态环境有广泛的适应, 尤其适应干旱及寒冷。表现在垂直分布上, 随海拔递增而变矮, 从森林到灌丛连续出现, 没有明显的界限, 这在其他植被类型中是很少见的<sup>[1,2,7,9]</sup>。同时, 高山栎组植物在划分生活型时, 也比较困难。同一个

本文于 1992 年 5 月收到, 1992 年 8 月收到修改稿。

\* 国家自然科学基金资助项目“青藏高原高山栎的生态学”之一部分。

本文在实验过程中, 承蒙胡玉熹先生、母锡金先生的指导, 牛宝龙同学作了大量的实验工作, 王金亭先生给予了很多指导和帮助, Ch. Körner 教授提供了很好的建议和资料, 陈清朗和李陆萍同志帮助制作图版。在此致以深切的谢意。

种,既有高大乔木,也有小乔木和灌木。因此,高山栎组植物对生态环境适应的机制一直是人们感兴趣的问题。由于叶片是光合作用、气体交换及蒸腾的最重要的位点,叶子形态结构对生境条件的变化,反应也最为敏锐,可塑性也最大<sup>[5]</sup>。本文试图以叶片的横切面及叶表皮的特征揭示高山栎组植物对生态环境的适应性。

高山栎组植物在形态及对干旱生态环境适应上与地中海的冬青栎(*Q. ilex*)有很大的相似性,因此本文把高山栎组植物和冬青栎的形态结构同时进行了比较。

## 2. 材料与方 法

实验用叶片已在野外调查样方时用 FAA 液固定。做样方时,选取不同生境下生长良好的成熟叶片进行固定<sup>1)</sup>。叶表皮采用铬酸、硝酸离析法(Geffrey 法)得到。叶片解剖在 SOKC-III 型生物快速处理仪中完成石蜡制片,采用常规石蜡切片法,切片厚 15 $\mu$ m,番红固绿对染,Olympus BH2 光学显微镜下观测照相。有关气孔类型术语参照 Dilcher(1974)的用法<sup>[12]</sup>。观测指标为:叶片厚度,叶片背、腹面的角质膜厚度,上表皮细胞的宽和高,下表皮细胞的宽和高,栅栏组织层数,栅栏组织高度,栅栏细胞宽和高,主脉导管的直径和均径,维管束平均直径,毛或鳞片的厚度,海绵细胞的长和短。每个样品的每个指标测 5 次以上,求其平均值。其中主脉维管束包括厚壁细胞,由于形状不太规则,分别测其直、横、斜三个方向的直径求其平均值。毛、鳞片的厚度,以平均厚度为准。将所观测数据用数理统计方法进行了处理。

## 3. 观测结果

### 3.1 表皮特征:

高山栎组及冬青栎的表皮特征见表 1。

a. 高山栎的气孔器类型,除 *Quercus pseudosemicarpifolia* 出现不规则类型(图版 I: 8)外,均为环列型(图版 I: 6, 10, 12; 图 1)。即使是环列型,也仍有差别,副卫细胞组成的环,有的明显,有的不明显。同时,气孔器类型性状很稳定,不随植物生活型及环境条件发生变化,地中海产的冬青栎的气孔器类型也为环列型(图 1)。

b. 高山栎组植物的所有气孔都分布在下表皮,气孔不同程度地突出于表皮细胞之外。气孔数目较多,从每平方毫米 277 个到 762 个,随环境条件而异。气孔数目随海拔的升高而减少(图 2),气孔面积(长 $\times$ 宽)随海拔的升高而增大(如图 3),两者呈反相关,相关系数为 -0.726(如图 4)。如果按生活型将样品进行分类的话,在灌木中这种趋势更明显,气孔大小和气孔数目之间的相关系数为 -0.764,负相关更明显,如图 5。

c. 高山栎组的上表皮细胞形状变化较大(表 1),有 4—5 边形、矩形、近似矩形。表皮细胞形状随环境条件有一定的变化,一般随海拔升高,更容易出现 4—5 边形或矩形表皮细胞。

d. 高山栎组叶表皮细胞的垂周壁类型为波形、浅波形、具脊的浅波形、直形、穹形。垂周壁类型在不同的环境条件下,会产生变异,在川滇高山栎(*Q. aquifolioides*)(图版 I:

1) 部分用于离析的材料采用陈伟烈、陈家瑞等横断山考察时的蜡叶标本。冬青栎样品采自南斯拉夫 Láb 岛。标本由任宪威先生鉴定。

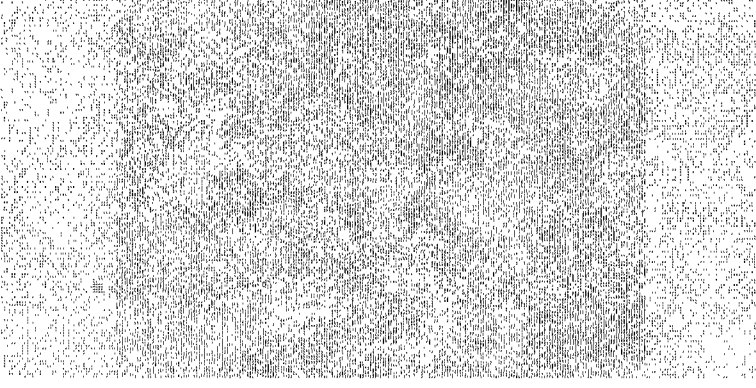


Figure 1. Histological section of the rat stomach showing the gastric pits and glands. The image is a black and white micrograph with a grainy texture. The text is overlaid on the image and is mostly illegible due to the noise and low resolution. The visible text includes:  
cubical small parietal cells  
glandular cells  
x 400. surface,

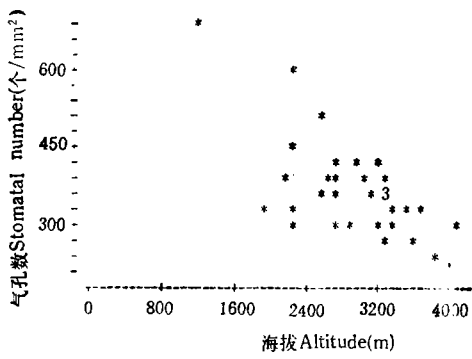


图2 川滇高山栎气孔数目随海拔高度的变化

Fig.2 The number of stomata in *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient

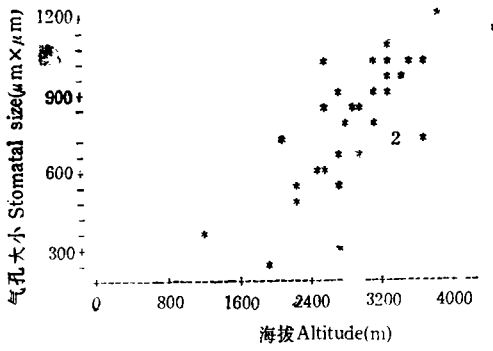


图3 川滇高山栎气孔大小随海拔高度的变化

Fig.3 The size of stomata in *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient

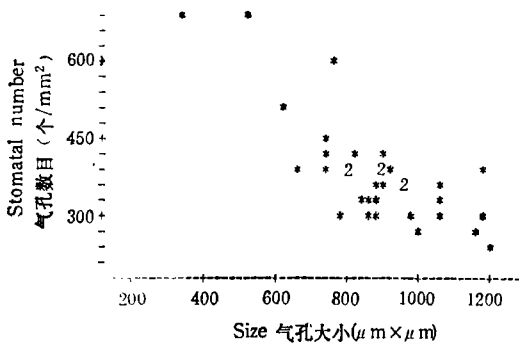


图4 川滇高山栎气孔大小和气孔数目的相互关系

Fig.4 The correlation between stomatal size and stomatal number in *Quercus aquifolioides*

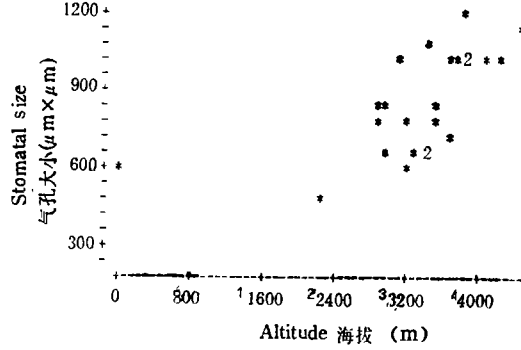


图5 川滇高山栎灌木气孔大小随海拔高度的变化

Fig.5 The size of stomata in the shrubby *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient

表1 高山栎组植物和冬青栎叶表皮特征

Table 1 The epidermal character of mature leaves in *Quercus* Sect *Suber* and *Q. ilex*

种名 Species	上表皮 Upper epidermis		下表皮 Lower epidermis		气孔器类型 Type of stomatal apparatus	图版 Plate
	细胞形状	垂围壁类型	细胞形状	垂围壁类型		
<i>Q. aquifolioides</i>	五边形、不规则形	波形—直形	四—五边形	穹形	环列形	I : 1—6
<i>Q. pannosa</i>	五边形	直形	五边形	直形	环列形	图1 : 1—6
<i>Q. monimotricha</i>	四边形、近似四边形	浅波形—直形	四—五边形	直形	环列形	
<i>Q. semicarpifolia</i>	近似矩形	浅波形	五边形	直形	环列形	I : 9—10
<i>Q. pseudosemicarpifolia</i>	四边形	浅波形	五边形	直形	不规则形	I : 7—8
<i>Q. rehderiana</i>	不规则形	具脊浅波形	五边形	直形	环列形	I : 11—12
<i>Q. gilliana</i>	矩形	穹形	五边形	直形	环列形	
<i>Q. spinosa</i>	不规则形	波形	五边形	直形	环列形	
<i>Q. senescence</i>	矩形	直形	四边形	穹形	环列形	
<i>Q. senescence var. muliensis</i>	矩形	穹形	互边形	直形	环列形	
<i>Q. fimbriata</i>	矩形	直形	五边形	直形	环列形	
<i>Q. guayavaefolia</i>	近似矩形	浅波形	五边形	直形	环列形	
<i>Q. ilex</i>	不规则形	波形	四—五边形	穹形	环列形	图1 : 7—9

1,2,3,4)及矮高山栎(*Q. monimotricha*)(图 I:1,2,3,4,5)中表现明显,可以从波形连续变化到直形。

e. 高山栎组的下表皮细胞为多角形或不规则形两种,下表皮垂周壁类型多为弯形和直形。

### 3.2 横切面特征

a. 叶片腹面具1—2层表皮细胞(图 II:1,2,4,5,6,7)。大多数高山栎组叶片的复表皮细胞中,含有单宁(图版 II,7)。

b. 叶片的厚度随研究地点的海拔高度变化不明显,无规律性。但变化范围在177—419 $\mu\text{m}$ 。叶片背腹面角质膜厚度随海拔的变化规律性不同。背面的角质膜厚度随海拔的升高而增厚,如在川滇高山栎中,随海拔从2550m,2900m,3000m,3150m,3400m变化,背面的角质膜厚度依次为2.1 $\mu\text{m}$ ,2.4 $\mu\text{m}$ ,2.6 $\mu\text{m}$ ,2.9 $\mu\text{m}$ ,4.4 $\mu\text{m}$ 。腹面的角质膜厚度却和干燥度的关系密切,变化范围在2.0—13.9 $\mu\text{m}$ ,随海拔的变化不明显(图版 II:5)。

c. 叶片上下表皮细胞大小变化趋势不同。上表皮细胞的大小(宽 $\times$ 高)随海拔的升高而增大,下表皮细胞则无此变化规律。对于上表皮细胞,宽和高的变化趋势仍然存在着差异,上表皮细胞宽随海拔升高变化明显,而细胞的高却变化不如宽明显,上表皮细胞的大小随海拔的变化主要是通过宽的变化来实现的(图版 II:5,6)。

d. 川滇高山栎叶片叶肉细胞强烈分化,栅栏组织发达,常有2—3层栅栏细胞,有的甚至4层栅栏细胞。栅栏组织高度,栅栏细胞宽随海拔变化不明显而与局部的光照关系密切,栅栏细胞长度随海拔升高而增大(图版 II:2,4,7,8)。海绵细胞的长、宽随海拔变化不明显。

e. 主脉导管的平均直径随海拔升高而减小,主脉导管的直径无此规律。

f. 机械组织发达,叶脉上下侧的机械组织都与上下表皮细胞连接。维管束机械组织发达,平均直径随海拔变化不明显,但是在高海拔的地方,平均直径相对较大(图版 II:5,8)。

g. 川滇高山栎叶片毛、鳞片的厚度随海拔升高变化趋势明显,海拔越高,毛、鳞片厚度越大(图版 II:9)。

## 4. 讨 论

### 4.1 高山栎组植物形态结构对生态环境的适应性

硬叶常绿阔叶林建群种高山栎组植物,一个很重要的特点就是栎属中分布最高的。本文所固定的材料,垂直分布的范围在海拔2500—3500m,高海拔地区的环境对植物的影响表现十分突出。在高山栎的分布区内,气候一个明显特点就是受西南季风影响,干湿季分明。同时分布区内由于高山峡谷的独特地貌,立体气候表现明显,河谷干热少雨,而海拔的升高,降雨却明显增多。高山栎分布的另一个特点就是大部分的高山栎分布在阳坡石灰岩基质上,水分条件相对较差。由于分布区内干湿季明显,同时受阳坡石灰岩基质的影响,水分成为限制高山栎生长和分布的另一重要因子。因此,高海拔环境因子的胁迫和低海拔的干旱成为限制其生长发育的限制因子。但是,具体到某一地点,这两个限制因子所起的作用是不同的。在低海拔地区,干旱是它们遇到的主要矛盾,而高海拔地区,高海拔

低温等因子的胁迫却是主要矛盾。

本文的研究结果表明,非肉质旱生植物和高山植物的一些明显解剖特点集中在高山栎组植物的形态结构上表现出来。这是其适应环境条件的重要基础。前人的工作<sup>[14,15,16]</sup>,尤其是在湿润的热带<sup>[14,15]</sup>的调查,得出叶子的形态特征随海拔的变化可以分为二组,第一组包括叶片的大小、比叶面积(Specific leaf area, SLA),在不同地区的高山,随海拔的升高有相同的变化趋势;第二组包括叶片的气孔传导率(Stomatal conductance)、气孔数目,它们随海拔的变化没有固定模式。但这些研究地点的环境,在低海拔往往也出现非常短期的干旱。Körner 在新西兰的工作<sup>[16]</sup>,研究地点由于是海洋性气候,水分条件受海拔因素的影响较小,结果表明,随海拔的升高,气孔数目,最大气孔导率都随海拔高度而增加。而本文的结果则和这样的变化趋势相反。两者进行比较认为,高山栎下表皮气孔数目和气孔大小的这种变化趋势,是对低海拔地区阳坡、石灰岩地区水分条件较差的适应。联系到横断山区河谷夏季干热的特点,认为高山栎在低海拔小而多的气孔在控制蒸腾方面有重要意义。当水分供应充分气孔大开时,具有迅速蒸腾防过热灼伤的作用。众所周知,气孔蒸腾与叶片气孔的周长成正比而不与面积成正比,这就是小孔扩散或周长扩散(Perimeter diffusion)。小而多的气孔使蒸腾更有效,也使气孔开度的调节更灵活。低海拔分布的高山栎,由于干热环境,小而多的气孔对水分调节是非常有效的。这和沙漠里生长的非肉质旱生植物有明显的相似性<sup>[10]</sup>。

植物体的每一部分都是互相协调的,共同完成某一生理功能。同低海拔高山栎下表皮小而多的气孔相联系的,是叶片机械组织发达,主脉导管的平均直径较大。很显然,这是和有效的水分输送相联系的。

高山栎组表皮的气孔特性,在灌木的种类中表现尤为突出。这就是为什么高山栎灌丛比乔木适应生态环境的能力更强,同时可以看到,同一种植物对不同的环境的长期适应,在表皮的形态解剖特征上,表现出趋异现象。

由图 1, 2, 3 可以看出,气孔数目,气孔大小随海拔的变化趋势并非呈线性的,这不仅不是水分条件随海拔的升高变化很复杂,同时因为影响气孔形态的因素很多,而不同地方有其局部的小环境,如局部变化的光照等。

高海拔分布的高山栎,高山环境的胁迫表现也极为明显,如低温及强烈的辐射。高山栎能在海拔 4300m 的环境下保持常绿,是与它的结构特征分不开的。这集中表现为川滇高山栎叶片毛、鳞片的厚度随海拔升高变化明显,即海拔越高,毛、鳞片厚度越大。这种变化,是与高海拔的低温相联系的。很显然,毛、鳞片对低温、强的紫外辐射和水分的损失是有明显保护作用的。梁红平等的研究<sup>[11]</sup>表明,分布在高海拔的高山栎种类,不仅有发达的非腺毛,而且有发达的腺毛,机械保护和化学保护并举以满足对环境的要求。本文研究结果,高山栎组植物叶片复表皮中含有单宁,这是明显的高山植物形态解剖特征<sup>[5]</sup>,这些物质可能对抗寒起一定的作用。但是,表皮附属物的增加,无疑增加了气体交换的传导阻力,气孔的外突,则解决了这样的矛盾。在保证气孔不受温度的剧烈影响下,气孔突起,增加了 CO<sub>2</sub> 交换率,这也是高山植物对环境的一种适应性结构特征。

本文研究结果表明,叶片背面的角质膜厚度随海拔的升高而增厚,腹面的角质膜厚度与干燥度关系密切。但对这种差异性的生态学意义还不清楚。背、腹面的角质膜的生态

学作用是不同的,这不仅是因为背面分布有气孔,而更重的是角质膜还有一个重要的作用在于反射紫外线。高山栎垂周壁类型在干旱生境下,更易出现波状,在高山环境条件下则易出现直形,这种形态学的变化的生态学意义尚不清楚。

从高山栎叶片的形态结构来看,一方面由于小而数目多的气孔,以及厚的角质膜,发达的机械组织对控制水分是非常有效的,另一方面叶背密被表皮毛,生活细胞中含有单宁对寒冷具有一定的防御功能。这些结构特点,结合根蘖的特性,使高山栎在其分布区内对环境条件有极好的适应性。

#### 4.2 高山栎组植物形态结构的分类学意义

有人试图用叶的表皮特征、解剖特性对壳斗科进行分类<sup>[13]</sup>,这不失为一个重要的尝试。但在高山栎中,对同一种植物,既有乔木,又有矮乔木,也有灌木,这种变化是连续的。本文结果表明,高山栎的表皮性状,除气孔器类型外,表皮细胞形状、垂周壁类型、气孔大小和密度,受环境影响较大,不能作为分类特征。在叶子的横切特征中,除上表皮层为复表皮外,其他性状受环境影响也较大,也不能作为分类的依据。

人们在研究栎属植物时,很早就发现地中海沿岸的硬叶栎类(主要是冬青栎)与我国西藏及高原东南边缘地区高山栎类十分相似,以致很多学者很长时期都把高山栎组植物归为冬青栎或其变种<sup>[2]</sup>。本文对高山栎及冬青栎形态结构的研究表明,它们在叶表皮特征及对干旱的适应性上有很多相似之处,但是它们却分布在生态环境差异极大的两个地区,一个是冬雨区,一个是夏雨区,对季节性干旱的适应却是它们的共同特征。由于高山栎组植物分布在雨热同季条件下,同时海拔较高,在形态上就出现了厚的腺毛和非腺毛<sup>[11]</sup>与之相适应,而地中海冬青栎的分布区,高山环境不是主要矛盾,在形态上表皮毛就少得多。高山栎和冬青栎在叶表皮的主要特征上的相似性应该追溯到地质历史上喜马拉雅山脱离古地中海海槽,地中海西撤及地质历史中出现过的气候旱化。关于它们的演化,作者将另文报道。

### 参 考 文 献

- [1] 中国植被编委会,1980: 中国植被,科学出版社,356—363。
- [2] 中国科学院青藏高原综合科学考察队植被组,1988: 西藏植被,科学出版社。
- [3] 中国树木志编委会,1985: 中国树木志,第二卷壳斗科,中国林业出版社,2324—2357。
- [4] 云南植被编写组,1987: 云南植被,科学出版社,361—381。
- [5] 王勋陵、王静,1989: 植物形态结构与环境,兰州大学出版社。
- [6] 徐永椿、任宪威,1976: 云南壳斗科的分类与分布(二),植物分类学报,14(2)79—86。
- [7] 金振洲、区誉定,1981: 我国的硬叶常绿阔叶林,云南大学学报(自然科学版), (2)13—20。
- [8] 杨饮周,1990: 中国-喜马拉雅地区硬叶栎林的特点与分类,植物生态学与地植物学学报,14(3)197—211。
- [9] 姜汉侨,1980: 云南植被分布的特点及其地带规律性,云南植物研究,2(1)23—31,2(2)142—151。
- [10] 赵翠仙、黄子深,1981: 滕格里沙漠主要旱生植物旱生结构的初步研究,植物学报,23(4)278—283。
- [11] 梁红平、任宪威、刘一樵, 1990: 中国常绿栎类叶表皮毛形态与分类的研究,植物分类学报, 28 (2)112—121。
- [12] Dilcher, D. L. 1974: Approaches to the identification of angiosperm leaf remains, The Botanical Review, 40: 1—157
- [13] Jones, J. H., 1986: Evolution of the Fagaceae: The implications of the folia features. Ann. Missouri. Bot. Gard. 73: 228—275.
- [14] Körner, Ch, et al, 1985: Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient, Oecologia (Berlin) 66: 443—455.
- [15] Körner, Ch, et al, 1989: Functional morphology of mountain plants, Flora 182, 353—383.

- [16] KÖRNER, Ch, et al, 1989: Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand, *Oecologia* (Berlin/We-st), 69: 577—588.

## 图版说明

### 图版 I

光学显微镜下高山栎组植物叶表皮特征示气孔器和垂周壁类型

1—6: 川滇高山栎, 1—4: 叶片上表皮, 示表皮细胞垂周壁变化, 5: 下表皮, ×60。6: 下表皮, 7—8: 光叶高山栎, ×400。9—10: 高山栎, ×400。11—12: 灰背栎, ×400。

### 图版 II

光学显微镜下高山栎植物叶横切

1—4, 7—8: 川滇高山栎, 5—6, 9: 光叶高山栎, 1: 示主脉, 2: 示两层复表皮, 3: 示叶脉突出, 4: 示腺毛, 5: 示发达的角质膜和机械组织, 6: 示气孔突出, 7: 示栅栏组织, 复表皮中含单宁, 8: 示叶脉机械组织发达, 9: 示表皮毛不发达。

## Explanation of Plates

### Plate I

Micrographs of leaf epidermis in *Quercus* Sect. *Suber* showing the stomatal apparatus and pattern of anticlinal walls of epidermal cells and neighbouring cells.

1—6: *Q. aquifolioides*, 1—4: upper leaf surface, showing the change of anticlinal walls of epidermal cells with environment, all ×400. 5: lower leaf surface, ×60. 6: lower leaf surface, ×400. 7—8: *Q. pseudosemicarpifolia*, ×400. 9—10: *Q. semicarpifolia*, ×400. 11—12: *Q. senescens*, ×400.

### Plate II

Micrographs of transverse section of *Quercus* Sect. *Suber*.

1—4, 7—8: *Q. aquifolioides*. 5—6, 9: *Q. rehderiana*. 1: Showing mid rib, ×70. 2: Showing two layers of adaxial epidermis, ×140. 3: Showing vein rib, ×70. 4: Showing glandular hair, ×140. 5: Showing thicker cuticle and developed mechanical tissue, ×140. 6: Showing stomata, ×70. 7: Showing palisade tissue and tannin in epidermis, ×140. 8: Showing developed mechanical tissue, ×140. 9: Showing undeveloped hair, ×70.



**MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL FEATURES OF  
*QUERCUS* SECTION *SUBER* AND ITS ADAPTATION  
TO THE ECOLOGICAL ENVIRONMENT**

He Jin-sheng    Chen Wei-lie

(*Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100044*)

Wang Xun-ling

(*Lanzhou University, Lanzhou 730000*)

**Abstract**

The morphological and anatomical features of *Quercus* Section *Suber*, the dominant species of the sclerophyllous evergreen broad leaved-forest, from different habitats were compared. The results show that *Quercus* Section *Suber* possesses dual morphological characteristics of non-succulent xerophyte and alpine plants. This is believed to be the basis for them to be adapted to a wide range of environmental conditions. The size and density of the stomata, the shape and pattern of the anticlinal walls of the epidermal cells, and the thickness of leaves and cuticles were modified to a large extent by the ecological environment. On the contrary, the types of stomatal apparatus and the two layers of the adaxial epidermal cells are stable characteristics with important value for classification. *Quercus ilex*, which is mainly distributed in the Mediterranean basin has similar epidermal features to *Quercus* Sect. *Suber*.

**Key words** Sclerophyllous evergreen broad-leaved forest, *Quercus* Section *Suber*; Morphological and anatomical features; Ecological adaptation