

DOI: 10.11929/j.swfu.202010094

引文格式: 郭文文, 卓么草, 何竹, 等. 藏东南色季拉山不同海拔川滇高山栎叶解剖结构及环境适应性 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2022, 42(2): 33–38.

藏东南色季拉山不同海拔川滇高山栎叶 解剖结构及环境适应性

郭文文^{1,2,3} 卓么草⁴ 何竹¹ 任毅华^{1,2,3} 屈兴乐^{1,2,3} 方江平^{1,2,3}

(1. 西藏农牧学院, 西藏 林芝 860000; 2. 西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 西藏 林芝 860000;
3. 西藏高原森林生态教育部重点实验室, 西藏 林芝 860000; 4. 米林县派镇人民政府, 西藏 林芝 860000)

摘要: 为探索藏东南色季拉山川滇高山栎叶片解剖结构在海拔梯度上的变化趋势和环境适应性, 以藏东南色季拉山 11 个不同海拔梯度的川滇高山栎叶片为试验材料, 采用石蜡切片技术探究川滇高山栎叶片对高寒环境的适应性。结果表明: 川滇高山栎叶片为异面叶, 上表皮有明显的角质层, 下表皮有表皮毛, 栅栏组织细胞 2~3 层; 随着海拔的升高, 叶片上下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶片厚度呈现增大趋势, 而组织结构紧密度、主脉突起度和组织结构疏松度呈现下降趋势; 可塑性指数分析表明, 川滇高山栎在解剖结构上表现出较小的可塑性, 对外界环境的适应能力较弱; 相关性分析结果表明, 除海绵组织厚度与栅栏组织厚度、组织结构疏松度与组织结构紧密度之间差异不显著以外, 其余各指标之间均呈显著相关性。

关键词: 色季拉山; 川滇高山栎; 解剖结构; 环境适应性

中图分类号: S718.5

文献标志码: A

文章编号: 2095-1914(2022)02-0033-06

Anatomical Characteristics and Environmental Adaptability of *Quercus aquifolioides* Leaf in Sejila Mountain, Southeastern Tibet

Guo Wenwen^{1,2,3}, Zhuo Mecao⁴, He Zhu¹, Ren Yihua^{1,2,3}, Qu Xingle^{1,2,3}, Fang Jiangping^{1,2,3}

(1. Tibet Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi Tibet 860000, China; 2. National Key Station for Field Scientific Observation & Experiment, Nyingchi Tibet 860000, China; 3. Key Laboratory of Forest Ecology in Tibet, Ministry of Education, Nyingchi Tibet 860000, China;
4. People's Government of Pai Town, Nyingchi Tibet 860000, China)

Abstract: This article is to understand the changes in leaf anatomy of *Quercus aquifolioides* in Sejila Mountain, Southeastern Tibet, and their environmental adaptability under different altitude gradients. Paraffin section method are used to determine anatomical features of leaves of *Q. aquifolioides* collected from 11 altitudinal gradients. The results showed that leaves of *Q. aquifolioides* are heterohedral, the upper epidermis has obvious cuticle, the lower epidermis has epidermis, and the palisade tissue cells have 2–3 layers; with the increase of altitude, the thickness of leaf, upper epidermis, lower epidermis, palisade tissue and spongy tissue increased, but tightness of leaf palisade tissue, looseness of leaf spongy tissue, midrib protrusion vein decreased; plasticity index analysis showed that *Q. aquifolioides* had lower plasticity in leaf anatomy, representing weak adaptability to the environment; correlation analysis of *Q. aquifolioides* showed that there was no significant difference between the thick-

收稿日期: 2020-10-31; 修回日期: 2020-11-30

基金项目: 西藏自治区自然科学基金项目 (XZ2018ZRG-17) 资助。

第 1 作者: 郭文文 (1991—), 男, 硕士。研究方向: 高原 (高山) 生态系统生态。Email: m15394012552@163.com。

通信作者: 方江平 (1967—), 男, 博士, 教授。研究方向: 恢复生态学。Email: xzfjp@sin.com。

ness of palisade tissue and thickness of spongy tissue, between the looseness of leaf spongy tissue and tightness of leaf palisade tissue, but there was significant correlation between the other indexes.

Key words: Sejila Mountain; *Quercus aquifolioides*; anatomic structure; environmental adaptability

植物叶片接触外界环境面积最大, 最易感受到外部环境的变化, 因此其细胞组织结构更易受外界环境影响, 最能体现对环境变化的适应性, 因此叶片成为生态解剖研究的主要器官之一^[1-4]。青藏高原平均海拔在 4000 m 以上, 造就了独特的高原气候 (紫外线强、氧含量低、昼夜温差大等)^[5-6]。植物长期在如此极端的环境中生存, 会形成独特的形态结构来适应外界环境^[7]。因此, 通过研究高原地区不同海拔植物叶片解剖结构, 分析其解剖结构在海拔梯度上的变化规律, 对揭示高原高海拔地区植物的生态适应性具有重要意义。近几年以来, 以高原高山植物为切入点, 通过不同海拔植物叶片与外界环境的适应情况来研究当地的环境变化, 已经成为全球变化的研究热点之一^[8-11]。不同海拔梯度下植物形态特征及生理会随着外界环境的变化而变化, 因此为探究植物生长对不同环境的响应提供了有利条件。因此通过研究不同海拔梯度上植物叶片的形态结构, 分析解剖结构的差异性, 可以帮助进一步分析植物生长与外界环境之间的关系, 对探明植物对长期环境变化的适应机制具有重要意义。

川滇高山栎 (*Quercus aquifolioides*) 隶属于壳斗科 (Fagaceae) 栎属 (*Quercus*), 广泛分布于我国西藏、四川等地, 我国特有植物, 对西藏自治区生物多样性保护、水源涵养等方面具有十分重要的作用^[12-13]。诸多学者先后对青藏高原的川滇高山栎群落进行过研究^[12-16], 而关于青藏高原不同海拔梯度川滇高山栎叶解剖结构及环境适应性的相关研究尚少, 因此本研究拟通过对藏东南色季拉山不同海拔的川滇高山栎叶片解剖结构进行观察, 从而增加对青藏高原高海拔地区脆弱生态系统的认识, 且为川滇高山栎的种质资源保护和全球气候变化背景下藏东南森林动态预测提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于西藏自治区林芝市色季拉山 (94°28' ~ 94°51'E, 29°21' ~ 29°50'N), 是念青唐古拉山脉向南延伸的余脉, 该区干湿季分明, 年

均降水量 1134 mm, 每年 6—9 月为雨季, 约占全年降水的 80%, 年均相对湿度 78.8%, 年均蒸发量 544 mm, 年均温 -0.73 °C, 7 月最暖月均温为 9.8 °C, 1 月最冷月均温为 -13.8 °C, 全年无霜期 160 d^[17-18]。该区植被主要有高山松 (*Pinus densata*)、杜鹃 (*Rhododendron simsii*)、急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii*) 等。

1.2 采样方法

2018 年 9 月底, 在色季拉山东坡, 以 100 m (从海拔 2540 ~ 3652 m) 作为 1 个海拔梯度, 在每个海拔梯度选择有代表性的川滇高山栎群落作为样点, 每个采样点选择 4 ~ 6 株 (胸径 20 ~ 30 cm) 进行取样, 采集发育程度相近、生长位置相同的成熟、健康、无残缺川滇高山栎叶片, 未采集土壤样品, 并及时记录各采样点信息 (表 1), 采集叶片放入标准固定液 FAA (甲醛 5 mL + 冰醋酸 5 mL + 50% 乙醇 90 mL) 中保存, 以备后用。

1.3 石蜡切片及指标测定

将已固定好的川滇高山栎叶片连同固定液抽真空后放入冰箱中冷藏。试验时用刀片切取 1 cm² 的小叶片, 按照不同浓度乙醇脱水、二甲苯透明、石蜡包埋、切片、番红-固绿染色、制作中性树胶封片^[19]。用 ECLIPSE 80i 显微镜 (尼康, 日本) 及成像系统观察并拍照, 每个切片随机观察 2 ~ 3 个视野, 用 NIS-Elements D 4.30.00 软件测定川滇高山栎叶片主脉厚度、上表皮厚度等解剖结构, 每项指标重复测定 10 次, 取其平均值, 并按公式 (1) ~ (2) 计算主脉突起度^[20]和可塑性指数^[10]。

$$\text{主脉突起度} = \frac{\text{主脉厚度}}{\text{叶片厚度}} \quad (1)$$

$$\text{可塑性指数 PI} = \frac{1 - \text{各指标中最小平均值}}{\text{各指标中最大平均值}} \quad (2)$$

1.4 数据处理

用 Excel 2010 和 SPSS 19.0 软件分析不同海拔梯度上川滇高山栎叶片解剖结构特性参数差异性; 多重比较采用新复极差法; 采用回归分析来检验叶片各解剖学特征在海拔梯度上的变化趋势。

表 1 采样地环境数据

Table 1 Environmental data in the collecting areas

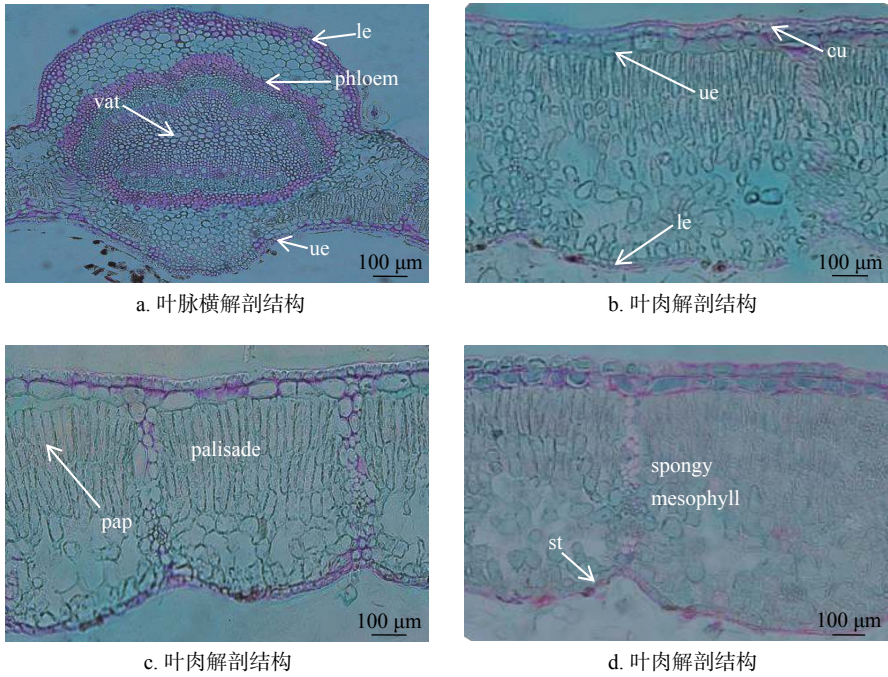
序号	海拔/m	地理坐标	总体植被盖度及植被情况
1	2540	29°56'44.31"N, 94°48'09.07"E	总盖度40%；栎树（ <i>Koelreuteria paniculata</i> ）、高山松、小檗（ <i>Berberis thunbergii</i> ）等
2	2660	29°54'48.56"N, 94°47'56.54"E	总盖度70%；高山松、杜鹃等
3	2787	29°53'28.24"N, 94°47'13.57"E	急尖长苞冷杉、林芝云杉（ <i>Picea likiangensis</i> var. <i>linzhiensi</i> ）、高山柳（ <i>Salix cupularis</i> ）等
4	2846	29°52'41.82"N, 94°46'47.68"E	总盖度80%；高山松、高山柳、林芝云杉、栎树、小舌紫菀（ <i>Aster albescentis</i> ）等
5	2958	29°50'56.91"N, 94°45'50.77"E	总盖度70%；高山柳、多蕊金丝桃（ <i>Hypericum hookerianum</i> ）等
6	3056	29°50'17.18"N, 94°44'47.85"E	总盖度70%；高山柳、小檗、高山松、林芝云杉等
7	3185	29°48'05.61"N, 94°44'55.58"E	总盖度50%；高山柳、沙棘（ <i>Hippophae rhamnoides</i> ）、糙皮桦（ <i>Betula albo-sinensis</i> var. <i>septentrionalis</i> ）等
8	3352	29°45'30.05"N, 94°44'13.78"E	总盖度90%；林芝云杉、糙皮桦、锦鸡儿（ <i>Caragana sinica</i> ）等
9	3450	29°41'58.07"N, 94°43'38.83"E	总盖度50%；林芝云杉等
10	3549	29°39'109"N, 94°43'56.02"E	总盖度30%；急尖长苞冷杉、林芝云杉、方枝柏（ <i>Sabina saltuari</i> ）、高山柳等
11	3652	29°39'03.18"N, 94°43'54"E	总盖度<5%；急尖长苞冷杉、林芝云杉、方枝柏、西南花楸（ <i>Sorbus rehderiana</i> ）等

2 结果与分析

2.1 川滇高山栎叶片基本解剖结构特征

由图 1 可知，川滇高山栎叶片全缘，为常见的异面叶。川滇高山栎叶片主叶脉在下部凸起，呈现不规则半圆形，叶片背面有明显的表皮毛，上表皮有明显的角质层，叶片厚度为 419.38 ~ 777.14 μm；由近似长方形的 2 层细胞构成川滇高山栎叶片上表皮，平均厚度为 56.62 ~ 78.99 μm；

叶肉细胞中的栅栏组织（呈柱状）和海绵组织（呈现带状或螺旋状）清晰的分为两部分，其比值最大可达到 1.31。其中栅栏组织由 2~3 层细胞构成，海绵组织呈不规则排列，但其细胞间隙大。由近似长方形的 1 层细胞构成叶片下表皮，但其厚度明显薄于叶片上表皮。叶片组织结构紧密度在海拔 3352 m 和 2540 m 处达到最大值 0.46，组织结构疏松度在 3549 m 处达到最大值 0.49。



cu: 角质层；ue: 上表皮；le: 下表皮；pap: 栅栏组织；palisade: 栅栏细胞层；vat: 维管组织；spongy mesophyll: 海绵组织；st: 气孔；phloem: 韧皮部；xylem: 木质部。

图 1 川滇高山栎叶横切面

Fig. 1 Leaf cross sections of *Q. aquifolioides*

2.2 川滇高山栎叶片解剖结构在不同海拔梯度上的差异

由图 2 可知, 川滇高山栎叶片厚度随海拔梯度的升高呈显著增厚趋势 ($P<0.05$), 叶片厚度为 $419.38 \sim 777.14 \mu\text{m}$; 叶片上表皮厚度变化不显著是在海拔 $2540 \sim 3056 \text{ m}$ 之间, 而在海拔 $3185 \sim 3450 \text{ m}$ 之间呈现显著增厚趋势 ($P<0.05$), 叶片下表皮在 3185 m 处达到最厚值 $25.47 \mu\text{m}$, 总体上叶片上表皮和下表皮均呈增厚趋势, 但厚度增加

趋势小于叶片厚度增加趋势。叶肉细胞中海绵组织 ($151.37 \sim 351.70 \mu\text{m}$) 和栅栏组织 ($151.57 \sim 325.01 \mu\text{m}$), 随海拔梯度的升高均出现增厚趋势。同时, 随着海拔梯度的升高, 叶片组织结构紧密度出现下降趋势, 而组织结构疏松度呈现上升趋势, 两者变化趋势均不明显; 其栅海比呈现下降趋势, 变化不明显。另外, 主脉突起度随着海拔的升高出现下降趋势 ($P<0.05$)。

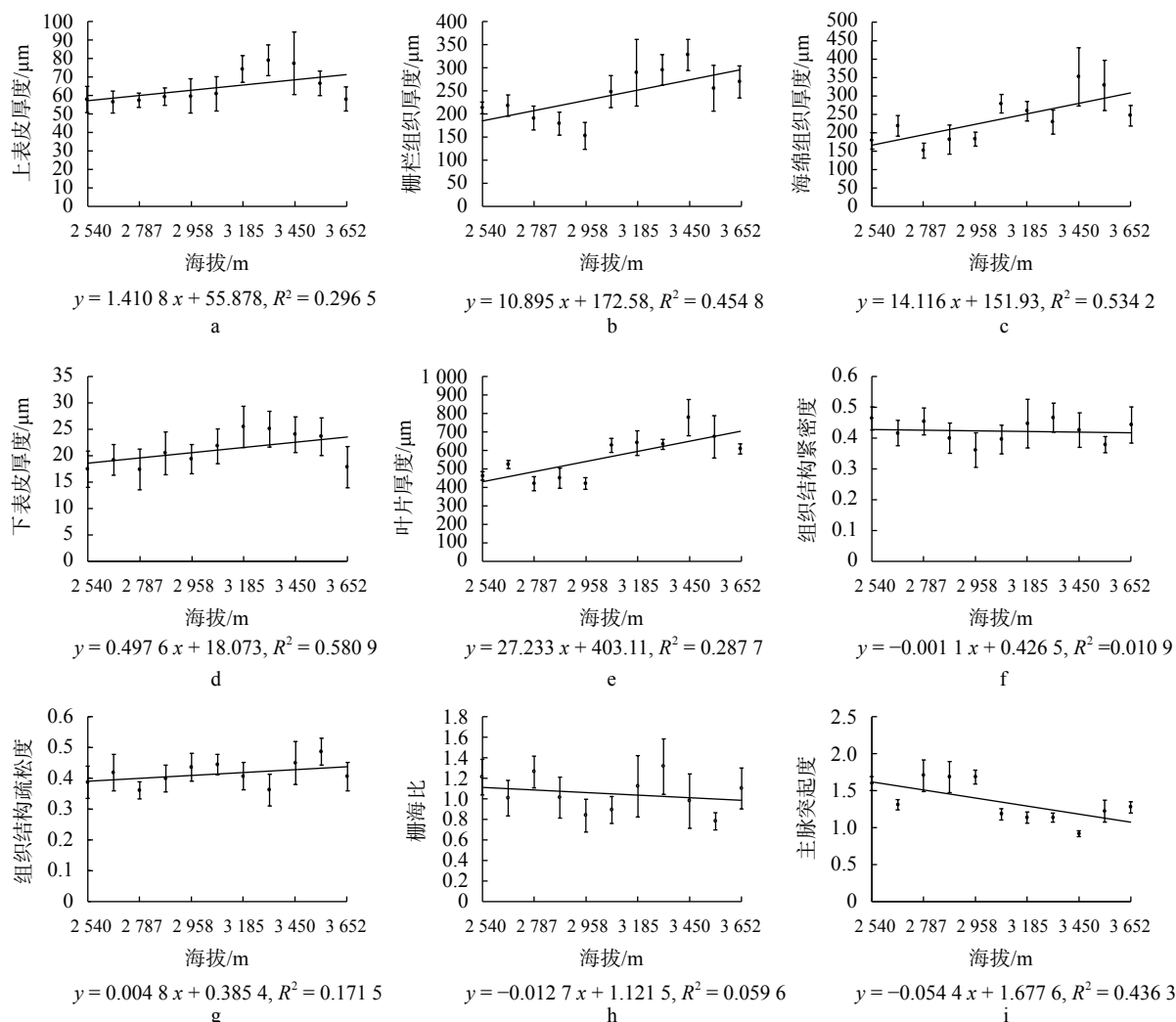


图 2 川滇高山栎叶片解剖结构在海拔梯度上的变化趋势

Fig. 2 The trend of leaf anatomical structure of *Q. aquifolioides* with altitude gradient

2.3 川滇高山栎叶片形态解剖结构可塑性和解剖特征相关性

由表 2 可知, 川滇高山栎在解剖结构上表现出较小的可塑性。其中栅海比的可塑性最大为 0.46 , 下表皮厚度的可塑性次之为 0.43 , 主脉突起度的可塑性最小为 0.20 。但是, 需要注意的是其中的主脉突起度相关系数绝对值仅为 0.20 , 即

它们与海拔的相关性很微弱, 受到海拔变化的影响较小。

由表 3 可知, 川滇高山栎叶片解剖结构彼此之间存在一定的关联性, 除川滇高山栎的海绵组织厚度与栅栏组织厚度、组织结构疏松度与紧密度之间差异不显著外, 其余各项解剖结构之间均呈显著相关性 ($P<0.05$)。

表 2 川滇高山栎解剖结构特征可塑性指数
Table 2 Anatomical plasticity indexes of *Q. aquifolioides*

指标	上表皮厚度	栅栏组织厚度	海绵组织厚度	下表皮厚度	叶片厚度	组织结构疏松度	组织结构紧密度	栅海比	主脉突起度
可塑性指数	0.35	0.37	0.38	0.43	0.33	0.33	0.33	0.46	0.20

表 3 叶片解剖结构指标相关性分析
Table 3 Correlation coefficient of anatomical index of leaves

指标	上表皮厚度	主脉厚度	栅栏组织厚度	海绵组织厚度	下表皮厚度	叶片厚度	组织结构紧密度	组织结构疏松度	栅海比
主脉厚度	0.360**								
栅栏组织厚度	0.788**	0.653**							
海绵组织厚度	0.592**	0.694**	0.779						
下表皮厚度	0.903**	0.298**	0.690**	0.670**					
叶片厚度	0.740**	0.690**	0.935**	0.947**	0.743**				
组织结构紧密度	0.244**	0.157**	0.404**	-0.215**	-0.039**	0.062**			
组织结构疏松度	0.069**	0.355**	0.156**	0.730**	0.302**	0.480**	-0.765		
栅海比	0.151**	-0.094**	0.162**	-0.474**	-0.131**	-0.191**	0.941**	-0.931**	
主脉突起度	-0.734**	-0.520**	-0.940**	-0.875**	-0.737**	-0.967**	-0.140**	-0.380**	0.100*

注：*表示显著相关（ $P<0.05$ ），**表示极显著相关（ $P<0.01$ ）。

3 结论与讨论

在不同海拔梯度条件下，植物的形态及生理特征会随着外界环境的变化而变化，形成适合自身的生理机制，为研究不同海拔梯度条件下的植物形态变化创造了良好的条件^[21]。植物的呼吸光合作用与植物叶片关系极为密切，最易感受到外部环境的变化，对藏东南色季拉山不同海拔梯度上的植物叶片解剖结构进行研究，分析在不同海拔梯度下的差异，最能体现植物长期对环境变化的适应性。海拔的变化往往会影响温度、水分等多种生态因子的变化，因此植物叶片的可塑性也会随之发生改变，因此降水和温度是成为影响植物解剖结构的主要生态因子^[19, 22-23]。在本研究中，川滇高山栎叶片的总厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、上下表皮厚度均随着研究区海拔梯度的升高而出现增厚趋势，这与姜永雷等^[24]的研究结果一致，出现这种情况的原因可能是由于随着海拔的升高，外界温度逐渐下降，加之色季拉山水分充足，为叶片随着海拔梯度升高出现增厚趋势创造了有利条件，不仅增加了植物的抗寒能力，而且增厚的叶片具有良好的保温作用。因此，高海拔地区叶片厚度的增加不仅可以防止风力对其造成损伤，而且可以减少植物自身的水分蒸腾，增加叶片的保水功能，这样更有利于高海

拔植物适应严酷的外界生态环境^[22]。植物生长所需要的能量需要通过光合作用来储存，而主要场所恰恰是植物叶肉细胞。本研究发现，随着研究区海拔梯度的升高，川滇高山栎叶片的叶肉细胞中栅栏组织厚度和海绵组织厚度呈现增厚趋势，出现这一现象的可能原因是随着海拔梯度的不断升高，温度下降，高原紫外线增强，叶肉厚度的增加可以减少水分的蒸腾散失和强光造成的烧伤，是藏东南色季拉山植物在长期高海拔环境中形成的适应性机制。

可塑性指数的大小可以反映植物自身对外界环境适应能力的强弱。由于植物叶片是外界环境各种不利因素的最先感知者，所以植物叶片的可塑性指数能够真实的反映植物对环境的适应状况^[25]，且反映了植物对外界环境的适应能力大小。本研究中川滇高山栎叶片的栅海比的比值的可塑性指数最大，说明植物可以通过改变栅栏组织厚度与海绵组织厚度的比值来适应色季拉山高海拔地区的强紫外线和寒冷环境。本试验对川滇高山栎叶片多项指标进行了相关性分析，发现川滇高山栎叶片解剖结构彼此之间存在一定的关联性，说明随着海拔的升高，叶片组成部分之间存在一定的联系。并且相关性研究发现，除川滇高山栎的海绵组织厚度与栅栏组织厚度、组织结构疏松度与紧密度之间差异不显著外，其余各项解

剖结构之间均呈显著相关性,如叶片上下表皮之间、海绵组织厚度与上表皮厚度之间等等呈现显著相关性,这可能与研究区的水热和高原特殊的紫外线(光照)有关。

综合分析表明,藏东南色季拉山川滇高山栎通过增加叶片表皮厚度和叶肉厚度等解剖结构变化的方式增强对外界极端环境的适应能力,从而有利于其在恶劣的高山生境下生存繁衍,使该物种可以适应不同海拔梯度上的环境条件。

[参 考 文 献]

- [1] 王坤,韦晓娟,李宝财,等.金花茶组植物叶解剖结构特征与抗旱性的关系[J].中南林业科技大学学报,2019,39(12):34-39.
- [2] 李全发,王宝娟,安丽华,等.青藏高原草地植物叶解剖特征[J].生态学报,2013,33(7):2062-2070.
- [3] 张咏梅,白小明,田彦锋,等.4种观赏草叶片解剖结构的观察及其对环境的适应性分析[J].草地学报,2019,27(5):1377-1383.
- [4] 郭学民,刘建珍,翟江涛,等.16个品种桃叶片解剖结构与树干抗寒性的关系[J].林业科学,2015,51(8):33-43.
- [5] 朴世龙.青藏高原草地植被覆盖变化及其与气候因子的关系[J].植物生态学报,2006,30(1):1-8.
- [6] 孙会婷,江莎,刘婧敏,等.青藏高原不同海拔3种菊科植物叶片结构变化及其生态适应性[J].生态学报,2016,36(6):1559-1570.
- [7] 卢存福,简令成.高山植物的抗寒抗冻特性[J].植物学通报,1998(3):17-22.
- [8] Willis C G, Ruhfel B, Primack R B, et al. Phylogenetic patterns of species loss in Thoreau's woods are driven by climate change[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(44): 17029-17033.
- [9] 沈宁东,韦梅琴,李宗仁,等.不同海拔藏茴香叶片解剖结构比较研究[J].北方园艺,2014(16):31-34.
- [10] 刘梦颖,刘光立,康永祥,等.高山植物全缘叶绿绒蒿叶片形态及解剖结构对海拔的响应[J].生态学杂志,2018,37(1):35-42.
- [11] Gedan K B, Bertness M D. Experimental warming causes rapid loss of plant diversity in New England salt marshes[J]. Ecology Letters, 2009, 12(8): 842-848.
- [12] 沈志强,华敏,丹曲,等.藏东南川滇高山栎种群不同生长阶段的空间格局与关联性[J].应用生态学报,2016,27(2):387-394.
- [13] 王国严,罗建,徐阿生,等.藏东南川滇高山栎群落物种多样性格局[J].林业科学研究,2012,25(6):703-711.
- [14] 曾加芹,朱俊贤,卫敏.不同干扰类型下川滇高山栎群落结构特征[J].西南农业学报,2013,26(5):2043-2048.
- [15] 唐晓琴,臧建成,卢杰.川滇高山栎朱颈褐锦斑蛾(鳞翅目:斑蛾科)生物学特性[J].林业科学,2017,53(6):175-181.
- [16] 喻武,杜珊,万丹,等.色季拉山川滇高山栎林下土壤抗蚀性分析[J].林业科技开发,2013(4):37-41.
- [17] 高郟,张铎,卢杰等.色季拉山高山松林降雨再分配及重金属元素的时空特征研究[J].西南林业大学学报(自然科学),2021,41(1):115-123.
- [18] 高郟,李江荣,卢杰,等.色季拉山急尖长苞冷杉林不同坡向土壤养分及肥力研究[J].生态学报,2020,40(4):1-11.
- [19] 郭文文,卓么草,周尧治.西藏高原硬叶柳叶片结构对寒旱环境的适应机制[J].西北植物学报,2019,39(5):784-790.
- [20] 段喜华,孙立夫,马书荣,等.不同海拔高度泡沙参叶片形态研究[J].植物研究,2003,23(3):334-336, T004.
- [21] 陈艳艳,黄轩,黄晓霞,等.贡嘎山不同海拔峨眉冷杉叶片生态解剖结构特性研究[J].西南林业大学学报(自然科学版),2020,40(6):160-165.
- [22] 黄晓霞,唐探,姜永雷,等.滇西北玉龙雪山急尖长苞冷杉不同海拔的生理特性变化[J].浙江林业科技,2015,35(1):40-44.
- [23] 赵广,刘刚才,朱万泽.贡嘎山峨眉冷杉树干呼吸空间特征及其对温度的响应[J].生态学报,2018,38(17):6125-6135.
- [24] 姜永雷,邓莉兰,黄晓霞.不同海拔川滇高山栎叶片的解剖结构特征[J].江苏农业科学,2015,43(1):195-198.
- [25] 朱广龙,魏学智.酸枣叶片结构可塑性对自然梯度干旱生境的适应特征[J].生态学报,2016,36(19):6178-6187.

(责任编辑 冯雪)

