

浙江省 15 个树种苗期叶片解剖结构特征比较分析

刘欣欣¹, 张明如^{2,3}, 邹伶俐¹, 吴刚¹, 阴卓越¹, 吕钺香¹

(1. 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 临安 311300; 2. 浙江农林大学 园林与建筑学院, 浙江 临安 311300; 3. 浙江农林大学 旅游与健康学院, 浙江 临安 311300)

摘要: 植物叶片结构与其耐阴性具有密切关系。为揭示浙江西部常见树种叶片对光环境的适应性, 采用常规石蜡切片制片法, 比较观察了苦槠 *Castanopsis sclerophylla*, 木荷 *Schima superba*, 杜英 *Elaeocarpus decipiens*, 乌桕 *Sapium sebiferum*, 短尾柯 *Lithocarpus brevicaudatus*, 石栎 *Lithocarpus glaber*, 浙江楠 *Phoebe chekiangensis*, 乌冈栎 *Quercus phillyraeoides*, 竹柏 *Podocarpus nagi*, 马尾松 *Pinus massoniana*, 水杉 *Metasequoia glyptostroboides*, 红豆杉 *Taxus chinensis*, 红叶石楠 *Photinia × fraseri*, 美丽胡枝子 *Lespedeza formosa* 和红花檵木 *Loropetalum chinense var. rubrum* 等 15 个树种叶片的解剖结构特征。结果表明: ①水杉和红豆杉上、下表皮均为 1 层, 栅栏组织和海绵组织均不发达。马尾松叶片为 2 针 1 束, 横截面为半圆形。②9 个阔叶树种栅栏和海绵组织平均厚度最厚; 木荷、乌桕和竹柏栅栏组织为 1 层, 短尾柯、杜英、石栎和浙江楠为 2 层, 苦槠和乌冈栎栅栏组织最发达, 为 3 层; 海绵组织均排列疏松。③灌木树种栅栏组织、海绵组织厚度排序均为红叶石楠 > 美丽胡枝子 > 红花檵木。④对 15 个树种叶片解剖结构特征进行聚类分析, 认为竹柏为耐荫树种; 马尾松为强阳性树种; 乌桕、红叶石楠、苦槠、乌冈栎归类为阳性树种; 短尾柯、美丽胡枝子、浙江楠、杜英、木荷、水杉、红豆杉、石栎和红花檵木归为中性树种。研究结果可为调控现有马尾松单优群落的结构组成, 恢复亚热带低山丘陵区地带性森林植被提供理论依据。图 2 表 1 参 17

关键词: 植物学; 亚热带常绿阔叶林; 退化植被; 耐阴性; 叶片解剖结构; 栅栏组织; 海绵组织
中图分类号: S718.4; Q944.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2013)04-0484-06

Leaf anatomical structure for 15 tree species' seedlings in Zhejiang Province

LIU Xinxin¹, ZHANG Mingru^{2,3}, ZOU Linli¹, WU Gang¹, YIN Zhuoyue¹, LÜ Chengxiang¹

(1. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. School of Landscape Architecture, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 3. School of Tourism and Health, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: To reveal leaf adaptability to the light environment for tree species common to the Western Zhejiang, characteristics of the leaf anatomical structure in 15 tree species' seedlings: *Castanopsis sclerophylla*, *Schima superba*, *Elaeocarpus decipiens*, *Sapium sebiferum*, *Lithocarpus brevicaudatus*, *Lithocarpus glaber*, *Phoebe chekiangensis*, *Quercus phillyraeoides*, *Podocarpus nagi*, *Pinus massoniana*, *Metasequoia glyptostroboides*, *Taxus chinensis*, *Photinia × fraseri*, *Lespedeza formosa*, and *Loropetalum chinense var. rubrum* were studied using the paraffin section method and a cluster analysis for leaf anatomical structure. Results showed that: 1) *M. glyptostroboides* and *T. chinensis* had an upper epidermis thickness (UET) of one layer with less developed palisade and sponge tissue; *Pinus massoniana* had needles in bunches of two with a half-round cross section. 2) The nine broadleaf tree species had the thickest palisade and sponge tissue. *Schima superba*, *Sapium sebiferum*, and *Podocarpus nagi* had one layer of palisade tissue; *Lithocarpus brevicaudatus*, *E.*

收稿日期: 2012-06-08; 修回日期: 2012-09-16

基金项目: 浙江省科学技术面上项目(2008C32021, 2009D70022); 浙江省自然科学基金面上项目(Y307525, LY13C160012)

作者简介: 刘欣欣, 从事植物生理生态学研究。E-mail: liuxinxin_xs@163.com。通信作者: 张明如, 教授, 博士, 从事植被恢复、景区环境检测及生物入侵研究。E-mail: mrzheco@yahoo.com.cn

decipiens, *Lithocarpus glaber*, and *Phoebe chekiangensis* had two layers of palisade tissue. *C. sclerophylla* and *Q. phillyraeoides* had the most developed palisade tissue with three layers. Sponge tissue revealed a loose arrangement. 3) The order for palisade and sponge tissue thickness with shrub species was *Photinia × fraseri* > *Lespedeza formosa* > *Loropetalum chinense* var. *rubrum*. 4) The cluster analysis of leaf anatomical structure showed that *Podocarpus nagi* was a shade-tolerant tree species; *Pinus massoniana* belonged to a strong positive species; *Sapium sebiferum*, *Photinia × fraseri*, *C. sclerophylla*, and *Q. phillyraeoides* were positive species; and *Lithocarpus brevicaudatus*, *Lespedeza formosa*, *Phoebe chekiangensis*, *E. decipiens*, *Schima superba*, *M. glyptostroboides*, *T. chinensis*, *Lithocarpus glaber*, and *Loropetalum chinense* var. *rubrum* were classified as neutral tree species. These results provided a developmental basis for the monodominant synusium structural regulation and control of *Pinus massoniana* and for zonal forest vegetation recovery of low mountain and hill areas. [Ch, 2 fig. 1 tab. 17 ref.]

Key words: botany; subtropical broadleaf forest; degraded vegetation; shade tolerance; anatomic structural characteristics; palisade tissue; spongy tissue

调控现有马尾松 *Pinus massoniana* 单优群落的结构组成, 是恢复亚热带低山丘陵区地带性森林植被的重要任务之一。丁圣彦等^[1]研究认为: 随着群落进展演替的推进, 马尾松针叶的解剖结构各项指标出现衰退的趋势, 原因在于其叶片解剖结构与群落内部生境不协调, 结果从现阶段群落中消失。叶片是植物对环境变化最为敏感的光合器官之一, 其形态和结构特征被认为最宜表征地上生境因子的影响及植物对环境的适应性^[2-3], 主要表现为叶片外部形态的变化、叶片厚度的变化及叶片内部解剖结构的差异。前人已就亚热带地区青冈 *Cyclobalanopsis glauca*, 小叶青冈 *C. myrsinaefolia*, 细叶青冈 *C. gracilis*, 苦槠 *Castanopsis sclerophylla*, 甜槠 *C. eyrei*, 石栎 *Lithocarpus glaber*^[4], 马尾松, 木荷 *Schima superba*^[1,5] 等树种叶片的解剖结构进行了深入的观察研究, 发现温度与叶片厚度(包括栅栏组织等)指标间表现出显著负相关, 降水量则与下角质膜厚度呈显著的负相关^[6]; 叶的解剖性状在属间、种间和种群间差异较大, 则对环境变化有较强响应能力; 叶片、栅栏组织和角质膜较厚以及输导组织和机械组织较为发达则是对旱化生境的适应^[4]。上述研究材料只限于少数树种^[7], 特别是针对浙西北地区优势树种的叶片解剖结构研究偏少。因此, 本研究浙江省15个树种的叶片解剖结构特征, 解释不同树种利用光能的差异, 并对结果进行排序, 以此确定树种在退化群落中的配置地位。

1 试验材料与研究方法

1.1 试验材料和研究方法

15个树种2~3年生盆栽苗, 即苦槠, 木荷, 杜英 *Elaeocarpus decipiens*, 乌桕 *Sapium sebiferum*, 短尾柯 *Lithocarpus brevicaudatus*, 石栎, 浙江楠 *Phoebe chekiangensis*, 乌冈栎 *Quercus phillyraeoides*, 竹柏 *Podocarpus nagi*, 马尾松, 水杉 *Metasequoia glyptostroboides*, 红豆杉 *Taxus chinensis*, 红叶石楠 *Photinia × fraseri*, 美丽胡枝子 *Lespedeza formosa*, 红花檵木 *Loropetalum chinense* var. *rubrum*。盆栽苗3个·树种⁻¹, 植株健壮。

选择成熟叶片, 用刀片沿叶片中脉从叶片中间切取0.5 cm × 1.0 cm的矩形后迅速置于甲醛-乙醇-醋酸混合固定液中固定, 用真空泵抽气。用常规石蜡切片法制片, 经脱水、透明、切片、贴片、烤片后进行染色和封片。OLYMPUS BX60显微镜结合显微成像系统观察叶片解剖特征, 照相, 并利用显微测微尺测量上表皮厚度(UET), 下表皮厚度(LET), 栅栏组织(PT)和海绵组织厚度(ST)。由于马尾松叶片解剖结构异于其他树种叶片, 因此将其表皮、下皮层、叶肉细胞和内皮层厚度作为统计指标, 每项指标测定30组数据。

1.2 数据处理与分析

利用Excel 2003软件进行数据处理, 采用SPSS 13.0进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 针叶树种叶片解剖结构特征

表1为15个树种叶片解剖结构统计指标, 图1为显微照片。分析表1和图1可知: 针叶树种水杉

和红豆杉的上、下表皮均为1层, 栅栏组织和海绵组织都不发达, 尤其海绵组织排列松散, 细胞间隙较大; 栅栏组织厚度排序为水杉>红豆杉, 海绵组织厚度排序则相反; 红豆杉的栅栏组织与海绵组织比值为1.43, 水杉为1.74。栅栏组织/海绵组织一般大的植物, 表现出较强的喜光性, 因为栅栏组织的分化在很大程度上受光强的控制和影响^[8]。马尾松叶片为2针1束, 横截面为半圆形, 最外层由表皮及下皮层组成, 厚度分别为 $(6.50 \pm 0.75)\mu\text{m}$ 和 $(8.00 \pm 0.52)\mu\text{m}$, 叶肉细胞和内皮层厚度依次为 $(60.00 \pm 5.62)\mu\text{m}$, $(21.50 \pm 1.17)\mu\text{m}$ 。研究表明, 随着森林群落演替阶段的进展, 马尾松的解剖结构呈明显衰退趋势, 这也决定了马尾松在常绿阔叶林演替过程中是一个消退种^[9]。

表1 15个树种叶片解剖结构特征

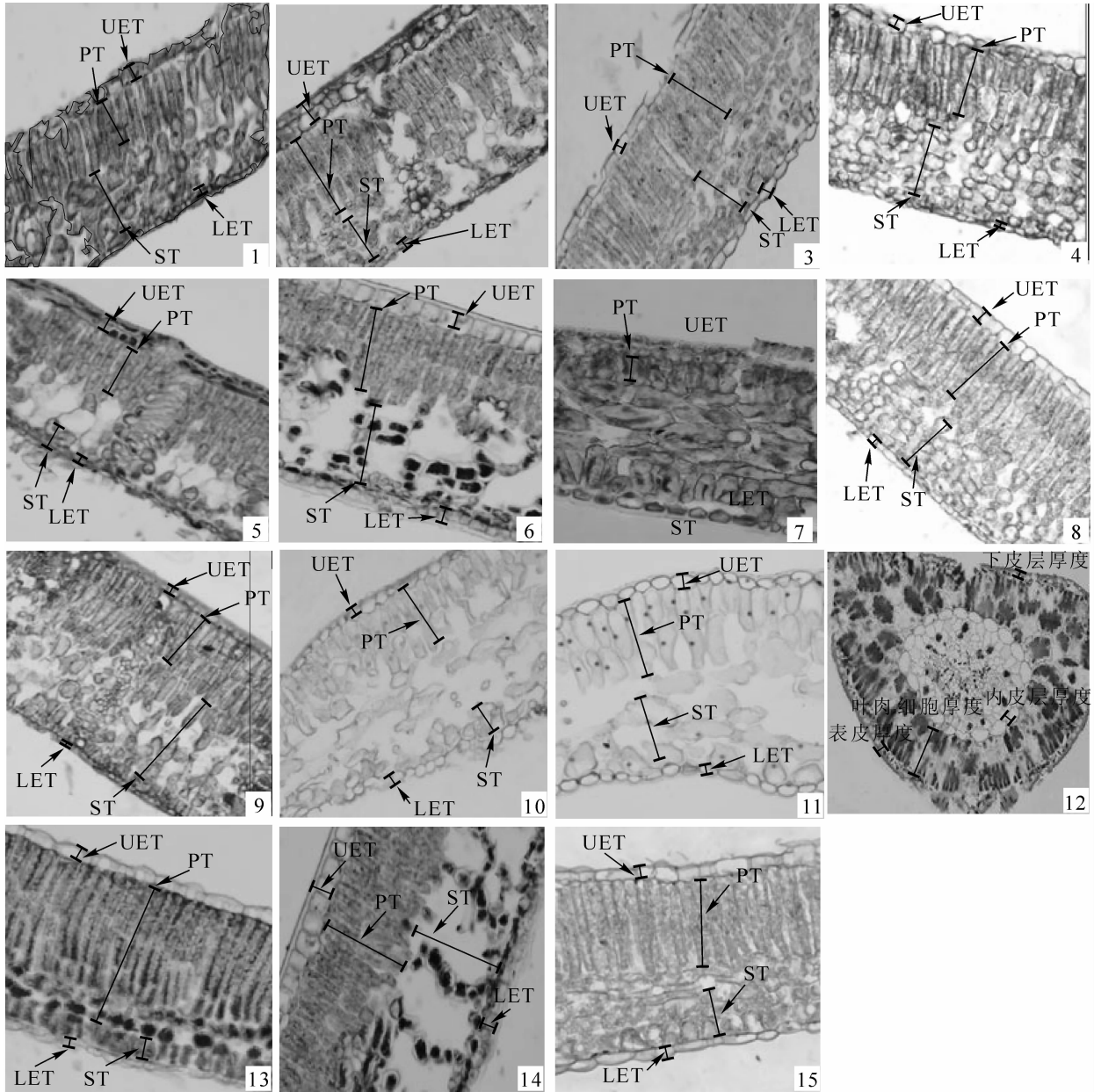
Table 1 Leaf anatomical structure characteristic of 15 tree species

树种类型	树种名称	UET/ μm	PT/ μm	层数	ST/ μm	LET/ μm	PT/ST
阔叶	木荷	8.70 ± 0.31	59.00 ± 0.80	1	41.40 ± 1.21	5.40 ± 0.41	1.43 ± 0.05
	苦楮	7.35 ± 0.61	99.32 ± 7.54	3	51.87 ± 5.12	6.00 ± 0.43	1.91 ± 0.13
	乌桕	12.17 ± 0.48	81.00 ± 2.07	1	61.17 ± 2.42	7.25 ± 0.40	1.32 ± 0.04
	浙江楠	7.60 ± 0.52	52.00 ± 3.12	2	43.10 ± 6.38	4.05 ± 0.46	1.21 ± 0.29
	石栎	8.40 ± 1.06	45.40 ± 1.63	2	14.60 ± 1.90	3.45 ± 0.30	3.11 ± 0.17
	短尾柯	11.50 ± 1.09	58.80 ± 3.01	2	39.40 ± 5.34	5.15 ± 0.52	1.49 ± 0.22
	竹柏	5.90 ± 0.18	41.60 ± 1.01	1	105.20 ± 3.92	3.20 ± 0.25	0.40 ± 0.02
	杜英	8.25 ± 0.43	50.60 ± 1.66	2	33.30 ± 1.49	4.35 ± 0.44	1.52 ± 0.10
	乌冈栎	8.90 ± 0.39	85.20 ± 2.88	3	63.90 ± 2.18	5.70 ± 0.24	1.33 ± 0.07
	平均	8.75 ± 0.66	63.66 ± 6.68		50.44 ± 8.44	4.95 ± 0.44	1.52 ± 0.24
针叶	水杉	8.10 ± 1.44	58.30 ± 4.03	1	36.20 ± 4.18	7.45 ± 1.13	1.74 ± 0.16
	红豆杉	11.37 ± 1.11	56.50 ± 6.04	2	43.77 ± 5.67	8.15 ± 0.64	1.43 ± 0.17
	马尾松	6.50 ± 0.75	60.00 ± 5.62	1	21.50 ± 1.17	8.00 ± 0.52	
	平均	8.66 ± 0.83	53.93 ± 2.56		31.26 ± 3.80	7.87 ± 0.12	1.59 ± 0.07
灌木	美丽胡枝子	10.70 ± 0.50	62.10 ± 2.32	1	34.10 ± 2.30	5.30 ± 0.54	1.82 ± 0.09
	红叶石楠	14.60 ± 0.35	68.80 ± 2.08	2	57.60 ± 4.57	7.80 ± 0.48	1.19 ± 0.13
	红花檵木	10.03 ± 1.78	46.34 ± 6.41	1	18.21 ± 1.37	5.02 ± 0.89	2.55 ± 0.20
	平均	11.78 ± 0.82	59.08 ± 3.84		36.64 ± 6.61	6.04 ± 0.51	1.85 ± 0.23

2.2 阔叶树种叶片解剖结构特征

9个阔叶树种的叶片结构由上而下分别为上表皮、栅栏组织、海绵组织、下表皮, 各树种上、下表皮细胞排列紧密。上表皮厚度为 $(5.90 \pm 0.18) \sim (12.17 \pm 0.48)\mu\text{m}$ (表1)。阔叶树种上表皮厚度排序为乌桕>短尾柯>乌冈栎>木荷>石栎>杜英>浙江楠>苦楮>竹柏。9个阔叶树种下表皮均为单层细胞, 细胞形状不规则, 厚度 $(3.20 \pm 0.25) \sim (7.25 \pm 0.40)\mu\text{m}$, 排序依次为石栎>苦楮>杜英>短尾柯>木荷>乌冈栎>乌桕>浙江楠>竹柏。通常强光下或干旱生境中叶片的表皮组织发达, 细胞排列紧密, 层次增多, 而在阴生或潮湿的生境中则相反^[9]。

叶肉细胞包括栅栏组织和海绵组织, 叶肉细胞的分化程度与叶片的阳生性和阴生性有关。一般来说, 阳生叶栅栏组织发达, 阴生叶海绵组织发达^[9]。9个阔叶树种的栅栏组织细胞呈柱状, 厚度变化范围为 $(41.60 \pm 1.01) \sim (99.32 \pm 7.54)\mu\text{m}$ 。木荷、乌桕和竹柏的栅栏组织为1层, 短尾柯、杜英、石栎和浙江楠则为2层, 苦楮和乌冈栎栅栏组织最发达, 为3层。环境对某一地区的植物种群起到筛选作用, 只有适应的物种才能生存^[10]。较厚的栅栏组织能够提高它们在干旱环境中的竞争能力, 并直接吸收太阳能用于有机物质的合成, 因而在群落中能够占据有利地位。且叶肉组织以苦楮最大, 说明苦楮具有较高的光合潜力。海绵组织细胞为扁圆形, 排列疏松, 厚度为 $(14.60 \pm 1.90) \sim (105.20 \pm 3.92)\mu\text{m}$, 短尾



1: 木荷 *Schima superba*; 2: 苦槠 *Castanopsis sclerophylla*; 3: 乌桕 *Sapium sebiferum*; 4: 浙江楠 *Phoebe chekiangensis*; 5: 石栎 *Lithocarpus glaber*; 6: 短尾柯 *L. brevicaudatus*; 7: 竹柏 *Podocarpus nagi*; 8: 杜英 *Elaeocarpus decipiens*; 9: 乌冈栎 *Quercus phillyraeoides*; 10: 水杉 *Metasquoia glyptostroboides*; 11: 红豆杉 *Taxus chinensis*; 12: 马尾松 *Pinus massoniana*; 13: 美丽胡枝子 *Lespedeza formosa*; 14: 红叶石楠 *Photinia fraseri*; 15: 红花檵木 *Loropetalum chinense* var. *rubrum*。

图 1 15 个树种叶片解剖结构

Figure 1 Leaf anatomy structure of 15 tree species

柯、乌冈栎和浙江楠的海绵组织细胞间隙较大。阔叶树种的栅栏和海绵组织平均厚度最大，而针叶树和灌木树种的栅栏组织、海绵组织平均厚度较为接近。对测定树种叶片栅栏组织和海绵组织的分析结果进行排序，阔叶树种的栅栏组织厚度大小顺序为：苦槠>乌冈栎>乌桕>木荷>短尾柯>浙江楠>杜英>石栎>竹柏；海绵组织厚度为：竹柏>乌冈栎>苦槠>浙江楠>木荷>短尾柯>杜英>石栎；栅栏组织/海绵组织大小顺序为：石栎>苦槠>杜英>短尾柯>木荷>乌冈栎>乌桕>浙江楠>竹柏。

2.3 灌木树种叶片解剖结构特征

灌木树种的上表皮平均厚度大于阔叶和针叶树种，而下表皮平均厚度排序为针叶>灌木>阔叶。上、下表皮厚度排序均为红叶石楠>美丽胡枝子>红花檵木；美丽胡枝子和红花檵木的栅栏组织比红叶石楠发达，红叶石楠的海绵组织细胞间隙比其他 2 个树种大，3 个灌木树种栅栏组织、海绵组织厚度排

序均为：红叶石楠>美丽胡枝子>红花檵木；
栅栏组织/海绵组织大小排序为：红花檵木>美
丽胡枝子>红叶石楠。

2.4 叶片解剖结构聚类分析

利用 SPSS 13.0 对 15 个树种叶片解剖结构
各项指标进行聚类分析，结果如图 2 所示。竹
柏为耐荫树种，海绵组织最发达；马尾松属于
强阳性树种；乌桕、红叶石楠、苦槠、乌冈栎
栅栏组织较发达，可归类为阳性树种；短尾
柯、美丽胡枝子、浙江楠、杜英、木荷、水
杉、红豆杉、石栎和红花檵木归属中性树种，
此类树种细胞厚度中等。

3 结论与讨论

叶片解剖结构聚类分析结果表明：竹柏为
耐荫树种，马尾松为强阳性树种，乌桕、红
叶石楠、苦槠、乌冈栎归类为阳性树种，短
尾柯、美丽胡枝子、浙江楠、杜英、木荷、水
杉、红豆杉、石栎和红花檵木归为中性树种。

叶片是植物进行光合作用和蒸腾作用的主要器官，与周围环境关系密切，受水分、温度、光照等环境因子的影响显著。植物叶片结构与植物的耐荫性具有密切关系，特别是光强改变时，植物叶片海绵组织发达程度、栅栏组织/海绵组织的比值大小及变化可以成为判断植物耐荫性的依据之一^[11]。如竹柏海绵组织发达，栅栏组织/海绵组织的比值最小，说明竹柏具有较强的耐荫性。叶片解剖结构中，上表皮对叶片一方面有很大的保护作用^[8]，另一方面，上表皮层可以改变光量子反射方式^[12]，使得叶片能够利用更多的有效辐射进行光合作用。

叶肉是叶片光合的主要部位，栅栏组织和海绵组织厚度、细胞层数及栅栏细胞的形态变化等组合的差异必然影响到叶绿体的分布和光合作用的效率。近方形栅栏细胞可以提高近轴面和侧面叶绿体分布的密度，增加了受光面积，是植物对弱光条件的适应^[9]。栅栏组织发达、细胞长柱形及海绵组织排列紧密等特征是对强光生境的适应^[13-14]，如苦槠具有较大的光合潜力。柱状的栅栏组织细胞容易利用透射光，并且其管状的外形可以为叶绿体提供更多适宜的纵向空间，使之适应叶内二氧化碳浓度^[15]；柱状的栅栏组织细胞还使光能通过中心液泡^[16]或细胞间隙^[17]，因而栅栏组织细胞的形状调节着叶绿体层的形成^[8]。

我们的观察研究发现苦槠具有较厚的栅栏组织，与蔡永立等^[4]的研究结果是一致的。不同叶片的结构对光环境的适应能力是不同的；并且在不同演替阶段，叶片结构对光的适应能力也会发生变化，如木荷和石栎叶片的形态解剖结构有向阴生叶变化的趋势^[9]。本研究中木荷和石栎的叶片解剖结构表现出阳性特征，说明与光环境、叶片发育程度有关，也说明这 2 个树种具有较宽生态幅度和较强生态适应性。

竹柏海绵组织最发达，为耐荫树种，适合配置在林冠下；马尾松属于强阳性树种，可以种植在全光环境下；乌桕、红叶石楠、苦槠、乌冈栎栅栏组织较发达，归类为阳性树种，应配置于疏林和灌丛下；短尾柯、美丽胡枝子、浙江楠、杜英、木荷、水杉、红豆杉、石栎和红花檵木归为中性树种，此类树种细胞厚度中等。然而叶片解剖结构特征受树种本身特性、发育阶段、环境等多种因素的影响。我们研究分析的结果仅仅是针对 15 个树种苗期叶片解剖结构特征，因此研究尺度应该拓宽，今后需要进一步研究幼树乃至成熟植株叶片的解剖特性。

参考文献：

[1] 丁圣彦. 常绿阔叶林演替系列中主要优势种叶片结构的比较[J]. 河南大学学报：自然科学版，1999，29(4)：76-80.
DING Shengyan. Comparison of structure of leaves of main dominant species in seiral of evergreen broad-leaved forest

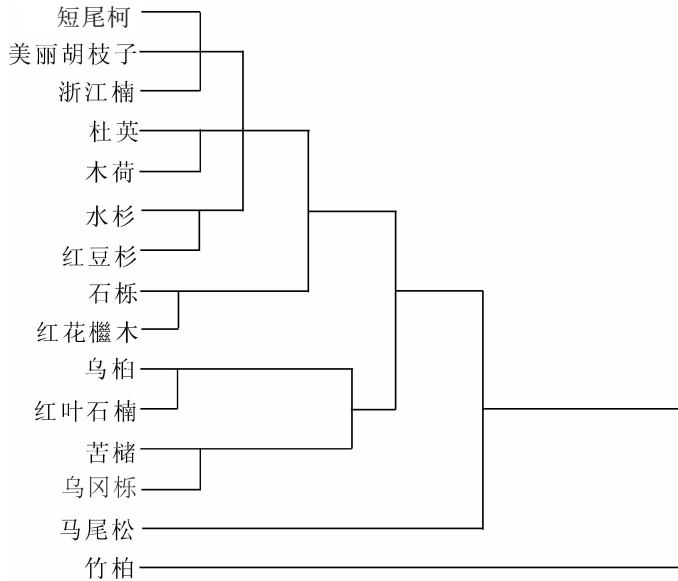


图 2 15 个树种叶片解剖结构特征的聚类分析结果
Figure 2 Cluster analysis of leaf anatomy structure characteristics of 15 tree species

- [J]. *J Henan Univ Nat Sci*, 1999, **29**(4): 76 – 80.
- [2] 何冬梅, 刘庆, 林波, 等. 人工针叶林林下 11 种植物叶片解剖特征对不同生境的适应性[J]. *生态学报*, 2008, **28**(10): 4739 – 4748.
HE Dongmei, LIU Qing, LIN Bo, *et al.* Adaptation of leaf anatomical characteristics of eleven understory species to different environments in coniferous plantations [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28**(10): 4739 – 4748.
- [3] MOTT K, GIBSON A, O' LEARY J. The adaptive significance of amphistomatic leaves [J]. *Plant Cell Environ*, 1982, **9**: 455 – 460.
- [4] 蔡永立, 达良俊. 亚热带东部壳斗科 6 种常绿植物叶的生态解剖[J]. *应用与环境生物学报*, 2002, **8**(5): 460 – 466.
CAI Yongli, DA Liangjun. Ecological leaf anatomy of six evergreen species of Fagaceae in the eastern subtropical area of China [J]. *Chin J Appl Environ Bio*, 2002, **8**(5): 460 – 466.
- [5] 彭少麟, 李跃林, 余华, 等. 鼎湖山森林群落不同演替阶段优势种叶生态解剖特征研究[J]. *热带亚热带植物学报*, 2002, **10**(1): 1 – 8.
PENG Shaolin, LI Yuelin, YU Hua, *et al.* Ecoanatomical study on leaf characteristics of dominant species in different succession stages of forest communities in Dinghushan [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2002, **10**(1): 1 – 8.
- [6] 蔡永立, 王希华, 宋永昌. 中国东部亚热带青冈种群叶片的生态解剖[J]. *生态学报*, 1999, **19**(6): 844 – 849.
CAI Yongli, WANG Xihua, SONG Yongchang, *et al.* Anecoanatomical study on leaves of *Cyclobalanopsis glauca* populations in the eastern subtropical zone, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 1999, **19**(6): 844 – 849.
- [7] 杨洁, 凌玲玲, 胡江琴, 等. 薹草属菱形果薹草组 9 种植物叶片的解剖学研究[J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2012, **38**(2): 139 – 146.
YANG Jie, LING Lingling, HU Jiangqin, *et al.* Leaf anatomy of nine species in *Carex* sect. Rhomboidales (Cyperaceae) [J]. *J Zhejiang Univ Agric Life & Sci*, 2012, **38**(2): 139 – 146.
- [8] 王雁. 北京市主要园林植物耐荫性的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2006.
WANG Yan. *Studies on Shade Tolerance and Application of Some Main Plant Species Used in Beijing* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2006.
- [9] 丁圣彦. 常绿阔叶林演替系列比较生态学[M]. 开封: 河南大学出版社, 1999: 64 – 76.
- [10] 马建静, 吉成均, 韩梅, 等. 青藏高原高寒草地和内蒙古高原温带草地主要双子叶植物叶片解剖特征的研究[J]. *中国科学: 生命科学*, 2012, **42**(2): 158 – 172.
MA Jianjing, JI Chengjun, HAN Mei, *et al.* Comparative analyses of leaf anatomy of dicotyledonous species in Tibetan and Inner Mongolian grasslands [J]. *Sci China Life Sci*, 2012, **42**(2): 158 – 172.
- [11] 游文娟, 张庆费, 夏楠. 城市绿化植物叶片结构对光强的响应[J]. *西北林学院学报*, 2008, **23**(5): 22 – 25.
YOU Wenjuan, ZHANG Qingfei, XIA Lei. Responses of leaf structure of urban greening plants to different light conditions [J]. *J Northwest For Univ*, 2008, **23**(5): 22 – 25.
- [12] NYGREN M. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young birches *Betula pendula* and *B. pueescens* [J]. *Ehrh For Ecol Manag*, 1983, **7**: 19 – 132.
- [13] 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学(I)叶片解剖特征的比较[J]. *植物生态学报*, 2001, **25**(1): 90 – 98.
CAI Yongli, SONG Yongchang. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China (I) leaf anatomical characters [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2001, **25**(1): 90 – 98.
- [14] MENDES M, GAZARINI L, RODRIGUES M. Accumulation of *Myrtus communis* to contrasting mediterranean light environments effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations [J]. *Environ Exp Bot*, 2001, **45**: 165 – 178.
- [15] PARKHURST D F. Internal leaf structure: a three dimensional perspective [G]//GIVNISH T J. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 215 – 249.
- [16] EHLERINGER J R. Leaf absorptance in Mohave and Sonoran desert plants [J]. *Oecologia*, 1981, **49**: 336 – 370.
- [17] EHLERINGER J R. Changes in leaf characteristics of species along elevational gradients in the Wasatch Front, Utah. [J]. *Am J Bot*, 1988, **75**(5): 680 – 689.