

# 隔間或開放式格局？談維管束鞘組織對葉部的影響

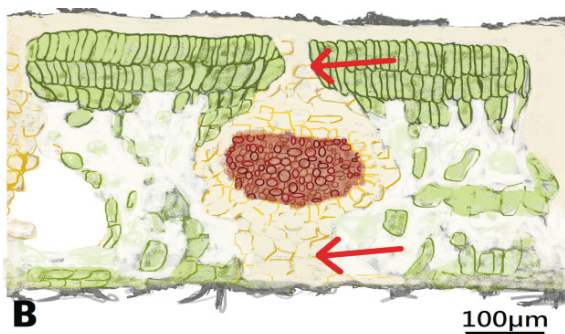
◎林業試驗所太麻里研究中心・歐書寰 (shou@tfri.gov.tw)

植物為了適應各式各樣的環境，會演化出各種形態，例如寒冷地區樹種的芽常具有鱗片、沙漠地區仙人掌的葉特化成針狀、熱帶雨林樹種的根隆起成板狀等。而形態則支配了生理與生態功能，並間接決定物種的生態幅度，如芽鱗能保護嫩芽、針狀葉能減少水分蒸散，而板根能攔截有機養分，使植物得以適應獨特的環境。這樣的構造與功能關係在近日逐漸受到關注。

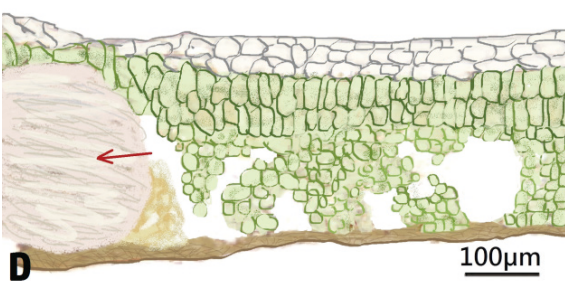
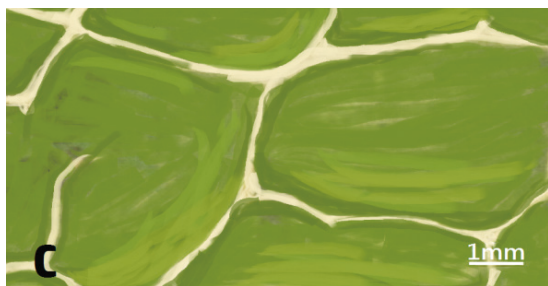
維管束鞘延伸(bundle sheath extensions, 以下簡稱BSEs)是一群位於葉部維管束周圍的細胞，包覆維管束組織並延伸至葉的上、下表皮。依據BSEs的存在與否，可將葉片

區別為不具BSEs的均壓葉(homobaric leaf)及具有BSEs的異壓葉(heterobaric leaf)；並且，BSEs之出現因物種而異，即一種植物僅具一類葉型(分為均壓葉種及異壓葉種)。有趣的是，BSEs會將異壓葉的葉肉組織劃分成許多小隔間，稱為「網眼(aeroles)」或是「BSE隔間」；而均壓葉則不具有BSEs，如同新穎的開放式室內格局。此一構造不僅影響著許多生理功能，更決定著物種的生態棲位，使二類物種呈現有規律性的空間分布。

(註：亦存在未延伸至表皮的BSEs，其葉片可稱為中間型，但功能上仍屬於均壓葉；以下提及的BSEs指延伸至表皮之典型者。)



A.冠層的異壓葉(*Lithocarpus luteus*)葉表。B.*Lithocarpus luteus*葉橫切面，箭頭處為BSEs。



C.林下的均壓葉(*Magnolia gigantifolia*)葉表。D.*Magnolia gigantifolia*葉橫切面，箭頭處為維管束，其上下無BSEs存在(歐書寰改繪自Kenzo et al. 2007)。

## 構造與功能關係

目前已有一些研究探討均壓葉種與異壓葉種的構造差異，推測其對生理功能的影響。理解這些功能有助於解釋二類物種的生態分布，以下分項討論之：

### 1. 支持

不少學者認為BSEs因具厚壁細胞且排列緊密，在缺水(葉會凋萎)、強風或其他逆境下，能提供異壓葉支持及保護的功能(e.g. Wylie 1943, Choong et al. 1992, Pieruschka et al. 2006)。然而筆者認為，這些論述並沒有實驗數據證明，且典型之異壓葉多屬於陽性葉(於後段敘述)，除了具有BSEs，也因柵狀組織發達、葉片小且肥厚，而具良好支持力，故尚難以肯定BSEs對葉部的支持效用。

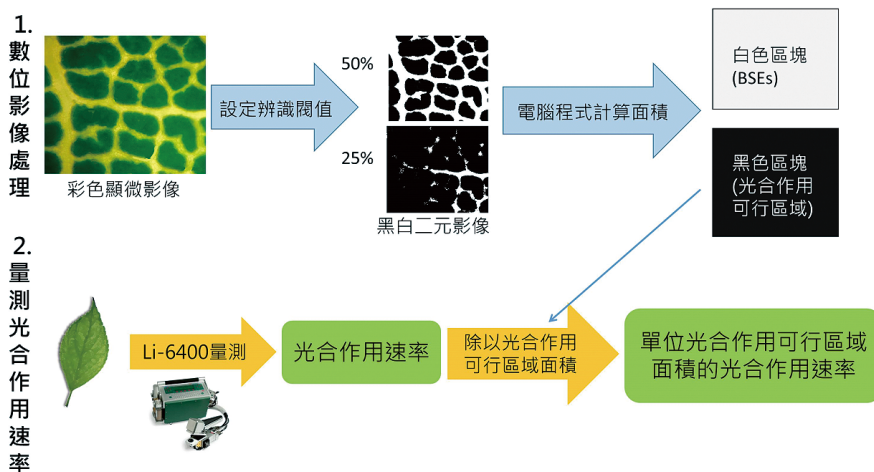
### 2. 光通導

由於BSEs缺乏細胞間隙及光合色素，會形成包圍葉肉組織之透明區域。如同光磚能將

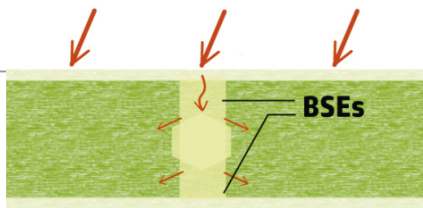
陽光導入建築，BSEs能將陽光導入厚實的葉片，改變葉片內部的光微環境(Karabourniotis et al. 2000)。經Liakoura(2009)的研究證實，異壓葉雖具有較小的光合作用可行區域(具BSEs而使葉肉所占面積減少)，但每單位光合作用可行區域面積的最大光合作用速率卻大於均壓葉。這意味異壓葉能產生較厚的葉肉組織，並藉BSEs將光線導入葉片內部，有效利用內部的葉肉細胞，而不造成投資能量的虛耗。

### 3. 二氧化碳流動

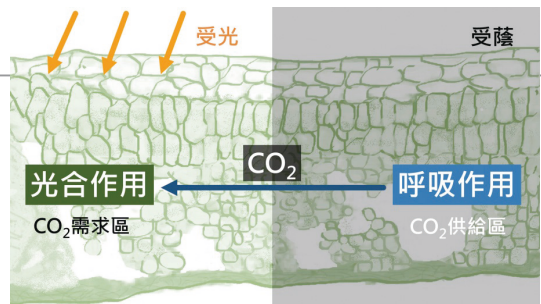
由於少了BSEs阻隔，均壓葉內的CO<sub>2</sub>能均勻分布；當處於林下，葉片局部受光或僅有流動的光斑，均壓葉很容易讓CO<sub>2</sub>橫向地從葉片受蔭的部位(供給區)擴散到受光的部位(需求區)，以增加光合作用效能。Pieruschka等人(2006)的研究證實均壓葉在局部受光時，其光系統II(PSII)的光量子產量(quantum yield of photosystem II,  $\Phi$ PSII)上升速度大於異壓葉，代表著均壓葉對於光斑的使用效率



Liakoura(2009)設計之光合作用速率量測方法(歐書寰 繪製)。



光線藉BSEs導入葉片之示意圖，紅色箭頭表示光線(橫切面)(歐書寰 繪製)。



均壓葉在光斑及缺水逆境下，能再固定葉內的二氧化碳(歐書寰 繪製)。

優於異壓葉。尤其在缺水逆境下，氣孔易閉闔使葉片內外氣體交流減少，再加上局部受光之光合作用，異壓葉的受光區域僅能利用區域內所剩的CO<sub>2</sub>，並會因CO<sub>2</sub>濃度不均而造成局部氣孔閉闔(Kamakura 2011)；但均壓葉能再固定整片葉內因呼吸作用所釋放的二氧化碳，減少光呼吸現象發生，並且因為CO<sub>2</sub>濃度均勻，所有氣孔會同步開闔。

#### 4. 水分

均壓葉種與異壓葉種存在於不同棲位(於後段敘述)，對於水分使用的策略也不同。BSEs或為葉脈、葉肉及表皮間的重要水分通道(Wylie 1952)，且不論氣孔密度、氣孔孔徑或是導管直徑，皆以異壓葉種較大，使其在高水蒸氣壓差(vapor pressure deficit, 以下簡稱VPD)的環境下有充足水分供應，而能達成較高之最大光合作用速率(Inoue et al. 2015)；反之均壓葉種由於水分通導性低，會於葉部水勢稍減小時立即關閉氣孔以保護自我(Zwieniecki et al. 2007)。

然而，導管直徑大的植物較容易發生空腔作用(cavitation)(Wheeler et al. 2005)，即水中溶解的空氣因張力釋出，成為氣泡而阻礙水分通導，加劇葉片在中午的光合作用衰退現象(midday depletion)。因此，雖然異壓葉種的水分輸導能力較佳，卻更容易遭受中午的水分逆境危害。

生物的特性常是一體兩面的，優勢經常伴隨著缺點，如大導管能提升水分通導性卻易造成空腔作用，或是BSEs能增加光通導卻阻止CO<sub>2</sub>橫向流動。恰巧均壓葉種與異壓葉種呈現了互補性，能生存於各自適合的空間，各司其職。

#### 空間分布

物種演化出不同的形態與生理功能以適應各種環境。在早期，學者就發現異壓葉種傾向出現於有明顯乾濕季的落葉林，而均壓葉種多存在潮濕溫暖的常綠林(Wylie 1952, Terashima 1992)。然而，這樣的研究一直局限於大尺度的生物群系(biomes)間差異(顯現大氣候之影響)。

有別於過去的研究，Kenzo等人(2007)嘗試於馬來西亞熱帶雨林中調查二類物種的分布狀況，探討森林內部微環境之差異，讓此研究領域有了突破性發展。調查結果顯示，異壓葉種多出現於森林頂層及孔隙，需承受較高的光度、溫度及VPD；相反的，均壓葉種常生長於林下的潮濕環境(樹冠級以林木成熟高度決定)。這使我們更加了解二類物種在同一森林中的優勢程度與垂直分布狀況，也能順利解釋前述的各項構造與功能關係。



馬來西亞熱帶雨林中五種樹冠級的取樣物種數及異壓葉種比例(重製自Kenzo et al. 2007)

樹冠級	異壓葉種	均壓葉種	加總	異壓葉種之比例
林下	3	46	49	6.1%
次冠層	13	65	78	16.7%
冠層	23	30	53	43.4%
突出木	47	2	49	95.9%
孔隙	13	8	21	61.9%
加總	99	151	250	39.6%

另外，由於生長環境與林木的生活型(life form)有明確的關聯，因此葉部類型亦常與生活型相關。例如，異壓葉種的比例木本多於草本(McClendon 1992)、落葉樹多於常綠樹(Wylie 1952)。

### 親緣關係

承上述，Kenzo等人(2007)的調查發現，共計99種(40%，分屬於21科)為異壓葉種，151種(60%，分屬於36科)為均壓葉種。研究顯示，在同樣環境下，同一親緣分類群中(如同科或屬)的樹種可能有較高的相似性。例如，龍腦香科(Dipterocarpaceae)所有物種皆為異壓葉種，構成樹冠層主體與突出木(emergent tree)；番荔枝科(Annonaceae)、茜草科(Rubiaceae)及野牡丹科(Melastomaceae)則全屬均壓葉種，主要分布於林下；又有些科兼具異壓葉種及均壓葉種，如大戟科(Euphorbiaceae)、樟科(Lauraceae)、橄欖科(Burseraceae)及山欖科(Sapotaceae)。

此研究採用了APG植物分類系統，其有別於以往按植物形態分類的系統，而主要依據DNA序列，並以親緣分支的方法分類，因此能更有力地顯示各分類群的演化順序。筆者發現此研究結果中，異壓葉種散見於演化早期至演化晚期的各分類群，BSEs的出現似乎未呈現演化趨勢。這有兩種可能：第一、

不同支序的物種為了適應相似環境而趨同演化；第二、這些異壓葉種都源自具有BSEs的共同祖先，只是後來許多物種又喪失此性狀，因此不同的支序中才會都出現BSEs。要進一步分辨識是以上哪一種原因，則得將不同植物有參與BSEs形成的基因，擺在一起畫出演化樹。若不同植物的基因各自成群，就可以判斷為趨同演化；而若不同植物的基因歸為同群，則意味BSEs源自共同祖先。筆者猜測，BSEs分散於親緣關係遙遠的支序，是源自共同祖先的機率較小；又BSEs有助於適應特定的環境，因此較可能是源自趨同演化，但結果仍待未來更多的研究解答。

### 形態之順應

Kenzo等人(2007)的研究不僅觀察成熟的樹木，亦調查了林下更新之幼苗，發現樹種在幼苗階段即確定是否具備BSEs，不隨生長而改變葉部類型。但是他們同時也發現，不少生於冠層的異壓葉種，其BSEs外觀與生於林下者有所不同。其他研究也有相似結果，指出異壓葉種在蔽蔭環境下發育之葉片，BSEs所占比例較小，產生較大的光合作用可行面積，而受光環境下的葉則相反(e.g. Wylie 1951, Koike et al. 1997)。此外，葉的厚度與BSEs所佔比例有顯著之正相關(Nikolopoulos et al. 2002)；此一現象正符合陰、陽性葉的性

均壓葉種及異壓葉種的性質比較

	均壓葉種	異壓葉種
BSEs	無	有
葉部支持	無	有
葉部光通導	無	有
葉部CO <sub>2</sub> 橫向流動	有	無
水分通導性	低	高
最大光合作用速率	低	高
光呼吸發生機會	低	高
空腔作用發生機會	低	高
生態棲位	偏陰暗潮濕	偏強光乾燥

質，換言之，異壓葉種陽性葉的BSEs比例較陰性葉大。此形態差異係屬物種內之變異，能順應(acclimate)環境而改變表型，不同於物種間之遺傳性變異(BSEs存在與否)。

## 研究現況

均壓葉與異壓葉的議題遲遲未受學界重視，相關研究不多且研究人員有所重疊，資訊更新較為緩慢；因此即便早在七十年前就發現這樣的構造差異，卻時至今日未取得通盤的了解。此外，目前研究多著重於室內的生理與解剖構造探討，生態分布之田野調查極為缺乏。田野調查除了以往的水平分布(生物群系間)，森林內部的垂直分布研究目前集中於熱帶雨林，易造成生態解釋上的偏差。例如熱帶雨林可能因高溫潮溼，故即便是樹冠層仍具多種均壓葉種；而地中海地區的森林則垂直分層少，呈現二度空間的分布，均壓葉種極為缺乏(Liakoura et al. 2009)。此二例差異甚大，在如此樣本不足的情況下，我們難以推測其他的生物群系之物種分布狀況，因此持續之生態田野調查是目前需要的。

## 討論與展望

葉片均壓性可能與植物耐陰性有所關聯，如林下易出現均壓葉種與耐陰種，而森

林孔隙易出現異壓葉種與非耐陰種。對於水分蒸散以及光合作用的策略，均壓葉種的性質可解釋耐陰種存於林下，而異壓葉種與非耐陰種的關係亦是。然而，耐陰性是以光補償點、光飽和點及最大光合作用速率決定，難與均壓性直接畫上等號。並且，演替極盛相的優勢樹種多為耐陰性樹種，但目前的研究皆未表明該森林的演替階段，無法確定存在於樹冠層的異壓葉種，究竟是屬於演替早期的非耐陰樹種，還是屬於演替晚期又能適應高VPD的耐陰樹種。也許，均壓性如同耐陰性，在演替上扮演著決定性的角色，若能理解均壓性與耐陰性二者之關聯，或能輔助生態復育工程之樹種選定。

研究生物構造的解剖學(內部)及形態學(外部)、鑽研生物各部位運作原理的生理學，以及探討生物與環境間關係的生態學，三者實為一體的。在小時間尺度下，構造與生理條件決定了植物適應環境的能力，並反映在植物的空間分布；相反的在大時間尺度下，環境則控制著構造與生理的演化方向。面對氣候快速變遷，世代交替緩慢的樹木甚難藉演化追上新環境，因此樹種現有的適應能力更受到重視。理解均壓葉種與異壓葉種的生存機制及適應能力，或有助推估樹種在未來環境中的存活機率，以及早調整森林經營的策略。☀