

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2015.05.010

贡嘎山阔叶木本植物叶片解剖结构 及其生存策略分析^①

刘艳芳, 张艳茹, 陈红

西南大学 园艺园林学院, 重庆 400716

摘要: 对 68 种贡嘎山阔叶木本植物的叶片解剖结构特征进行了研究, 结果表明: ① 叶片各解剖结构在不同物种间存在很大的差异, 其中海绵组织厚度和栅海比的变异系数较大, 是生态适应性状; 而叶片厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度以及栅栏细胞层数的变异系数较小, 是系统演替性状。② 落叶植物有较大的光合速率, 而对叶片组织结构的投入较低, 采取了积极型的生存策略; 常绿植物具有较小的光合速率, 并对叶片组织结构有较高的投入, 采取了保守型的生存策略。

关键词: 生活型; 叶片解剖性状; 变异系数; 生存策略

中图分类号: Q944.56

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2015)05-0066-07

叶片容易受到环境因子变化的影响并能反映植物对环境的适应性^[1], 叶片对环境的适应性主要表现为叶片生理性状、叶片解剖结构等的差异^[2-4]。关于植物叶片解剖结构特征的研究已有大量报道^[5-7], 但多数是基于对群落、海拔梯度等的研究, 而基于对不同生活型的比较研究少见报道。

常绿与落叶是木本植物通过长期进化形成的两种不同习性。与落叶植物不同, 常绿植物通过延长其叶片寿命来提高资源利用率, 从而适应资源贫乏环境^[8]。对这两类植物叶片进行内部结构的比较研究, 对进一步了解这两种生活型植物进化对策具有重要意义。本文以贡嘎山的两种生活型(常绿、落叶)的阔叶木本植物为研究对象, 从叶片的解剖结构如叶片厚度、海绵组织厚度、栅栏组织厚度、上表皮厚度等方面, 定量分析和比较了常绿和落叶两种不同生活型的木本植物的叶片解剖结构特征, 以探讨不同生活型植物的生存策略。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于四川省境内国家自然保护区贡嘎山东坡的海螺沟, 地理位置介于北纬 29°32'~29°37'和东经 101°58'~102°04'之间^[9]。其最低海拔 1 100 m, 最高海拔为 7 556 m, 相对高差超过 6 000 m, 受太平洋季风影响, 气候温润, 降水丰富。在亚热带地带性气候环境下发育了完整的垂直植被带谱^[10]。

1.2 样本采集和处理

本研究在 1 800~4 500 m 海拔范围内共采集了 68 个物种, 分别属于 20 科 39 属, 其中 9 个物种分布在 2 个海拔梯度, 2 个物种分布在 3 个海拔梯度。在 7-8 月份, 当叶片完全展开和成熟时, 随机选取长势良好的植株, 每株在其小枝上选取完全展开的成熟叶片, 剪下后立即放入 FAA 固定液(45%无水乙醇+5%甲醛+5%

① 收稿日期: 2014-06-12

基金项目: 国家林业局公益性行业专项基金(20100659)。

作者简介: 刘艳芳(1989-), 女, 河南商丘人, 硕士研究生, 主要从事植物资源的评价与利用研究。

通信作者: 陈红, 副教授。

的冰醋酸)中. 带回实验室后在叶片的主脉中间位置切下 5 mm×5 mm 大小的叶块, 进行横切处理, 切片在连接数码相机(Moticam 2306, 3.0 M pixel)的光学显微镜(Motic BA-300)下观察并拍照. 最后使用显微测量软件 ImageJ 软件(version 1.44; ImageJ website. Available: <http://imagej.nih.gov/ij/>. Accessed 2013 Mar 22)对横切面上的各组织厚度进行测量. 测量参数包括叶片厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、栅海比等, 其中栅海比的计算方法为

$$\text{栅海比} = \frac{\text{栅栏组织厚度}}{\text{海绵组织厚度}}$$

1.3 数据整理与分析

每株植物的各指标参数至少测量 10 次. 用 Excel 软件和 SPSS 19.0 软件对数据进行整理与分析, 采用单因素方差分析比较不同生活型以及不同海拔梯度间各叶片解剖结构特征的差异情况. 采用皮尔逊相关分析分析各解剖结构间的相关性, 以及海拔梯度和生活型与各解剖性状间的相关性.

2 结果与分析

2.1 贡嘎山木本植物叶片解剖结构特征

对 68 种木本植物叶片的解剖特征进行比较, 结果表明木本植物叶片的各解剖特征在不同物种间存在显著差异(表 1). 叶片厚度的平均值是 191.33 μm , 厚度最大的是常绿植物团叶杜鹃(679.77 μm), 厚度最小的是落叶植物峨眉蔷薇(73.30 μm), 相差 9 倍, 其变异系数是 46.90%. 上表皮的平均厚度为 20.41 μm , 最薄的是落叶植物光叶樱(3.84 μm), 最厚的是团叶杜鹃(45.06 μm), 其变异系数是 42.88%. 栅栏组织的变异系数是 44.72%, 厚度变化在 27.68 μm (领春木)~229.12 μm (团叶杜鹃)之间, 最大相差 10 倍. 海绵组织厚度是变异最大的性状, 其变异系数为 72.54%, 从最厚的团叶杜鹃(367.26 μm), 到最薄的峨眉蔷薇(15.34 μm), 相差 24 倍, 平均值为 81.18 μm . 栅栏细胞层数的变异系数是 44.16%, 从 1 到 4 层不等, 层数最多的是 4 层, 如团叶杜鹃; 层数最少的是 1 层, 如润楠、青菜叶等. 栅海比的变异系数是 62.02%, 最大的是 3 000 m 处的落叶植物小叶柳(3.71), 最小的是常绿植物茵芋(0.19).

2.2 不同生活型及不同海拔梯度间植物叶片解剖特征比较

本研究中叶片的各解剖特征在常绿植物与落叶植物间差异具有统计学意义(单因素方差分析: 栅栏组织的 $p=0.007$, 栅海比的 $p=0.003$, 海绵组织、叶片厚度均是 $p<0.001$). 常绿植物的叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、上表皮厚度和栅栏细胞层数都显著大于落叶植物的, 落叶植物仅栅海比的值显著大于($p=0.002$)常绿植物(表 2). 其中常绿植物的上表皮的厚度是落叶植物的 1.28 倍, 常绿植物的栅栏组织厚度是落叶植物的 1.32 倍, 海绵组织厚度是 1.89 倍, 叶片厚度是 1.52 倍, 栅栏细胞层数是 1.37 倍, 落叶植物的栅海比是常绿植物的 0.60 倍.

常绿树种的叶片厚度的变异系数是 45.48%, 最薄和最厚的分别是卫矛(131.11 μm , 和团叶杜鹃(679.77 μm); 栅栏组织厚度的变异系数是 53.86%, 最薄和最厚的分别是卫矛(30.53 μm)和团叶杜鹃(229.12 μm); 海绵组织厚度的变异系数是 59.96%, 其中最薄的是新木姜子(61.13 μm), 最厚的是团叶杜鹃(367.26 μm); 上表皮厚度的变异系数是 38.27%, 栅海比的变异系数是 46.21%, 最小和最大的分别是茵芋(0.19)和树生杜鹃(1.49); 栅栏细胞层数的变异系数是 48.55%, 其层数从 1 层到 4 层不等, 如团叶杜鹃、树生杜鹃都是 4 层, 卫矛、山苍子等只有 1 层.

落叶植物的叶片厚度的变异系数是 38.06%, 最薄和最厚的分别是峨眉蔷薇(73.30 μm)和冬瓜杨(418.38 μm); 其栅栏组织厚度的变异系数是 33.78%, 与常绿植物栅栏组织的变异系数差异较大, 最薄和最厚的分别是领春木(27.68 μm)和西康花楸(125.22 μm); 海绵组织厚度的变异系数在所研究性状中是最大的, 为 65.89%, 其中最薄的是峨眉蔷薇(15.34 μm), 最厚的是冬瓜杨(237.42 μm). 上表皮厚度的变异系数是 43.02%, 栅海比的变异系数是 59.11%, 最小和最大的分别是青菜叶(0.26)和 3 000 m 处的小叶柳(3.71); 栅栏细胞层数的变异系数是 35.76%, 多数物种是 1 层或 2 层, 仅在山羊角树和 1 800 m 处的臭樱中见到栅栏细胞有 3 层.

表 1 贡嘎山阔叶木本植物叶片解剖性特征(平均值)

物 种	海拔/ m	生活 型	上表皮 厚度/ μm	栅栏组织 厚度/ μm	海绵组织 厚度/ μm	叶片厚度/ μm	栅海 比	栅栏细胞 层数
米饭花 <i>Vaccinium sprenglii</i>	1 800	E	21.54	69.21	114.52	208.99	0.60	2.00
润楠 <i>Machilus pingii</i>	1 800	E	33.40	52.79	265.96	398.71	0.20	1.00
巴东栎 <i>Quercus engleriana</i>	1 800	E	14.46	87.05	111.82	231.13	0.78	2.00
冬青 <i>Ilex chinensis</i>	1 800	E	19.51	95.32	85.18	204.00	1.12	2.00
瑞香 <i>Daphne odora</i>	1 800	E	41.50	63.63	126.38	263.97	0.50	1.00
香椒子 <i>Zanthoxylum schinifolium</i>	1 800	E	42.14	39.15	109.76	214.09	0.36	1.00
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	1 800	E	17.68	75.80	79.14	177.26	0.96	2.00
新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	1 800	E	24.41	76.69	61.13	177.13	1.25	2.00
窄叶楠 <i>Phoebe faberi</i>	1 800	E	14.93	87.27	63.78	178.43	1.37	3.00
樟叶荚蒾 <i>Viburnum cinnamomifolium</i>	1 800	E	19.69	71.41	95.95	217.52	0.74	2.00
山苍子 <i>Litsea cubeba</i>	1 800	E	19.04	66.12	72.80	179.35	0.91	1.00
山光杜鹃 <i>Rhododendron oreodoxa</i>	2 200	E	21.33	57.76	96.95	194.24	0.60	2.00
茵芋 <i>Skimmia japonica</i>	2 200	E	29.75	42.24	220.71	312.94	0.19	1.00
云南冬青 <i>Ilex yunnanensis</i>	2 200	E	21.75	67.78	112.59	220.89	0.60	2.00
山苍子 <i>Litsea cubeba</i>	2 200	E	21.23	52.59	67.14	161.58	0.78	1.00
康定杜鹃 <i>Rhododendron kangdingense</i>	3 000	E	17.37	110.81	133.26	281.21	0.83	3.00
麻花杜鹃 <i>Rhododendron maculiferum</i>	3 000	E	31.59	181.80	139.40	338.35	1.30	4.00
卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	3 000	E	20.93	30.53	66.81	131.11	0.46	1.00
荚蒾叶越桔 <i>Vaccinium sikkimense</i>	3 600	E	27.82	130.31	156.84	357.12	0.83	3.00
树生杜鹃 <i>Rhododendron dendrochairs</i>	3 600	E	12.58	113.74	76.34	236.63	1.49	4.00
团叶杜鹃 <i>Rhododendron orbiculare</i>	3 600	E	45.06	229.12	367.26	679.77	0.62	4.00
秀雅杜鹃 <i>Rhododendron concinnum</i>	3 600	E	16.51	125.41	96.44	259.64	1.30	3.00
冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	1 800	D	21.33	112.50	237.42	418.38	0.47	2.00
疏花槭 <i>Acer laxiflorum</i>	1 800	D	12.07	38.65	52.07	111.30	0.74	1.00
鹅耳枥 <i>Carpinus omeiensis</i>	1 800	D	31.66	59.67	62.33	165.02	0.96	1.00
牛皮桦 <i>Betula utilis</i>	1 800	D	22.50	76.67	38.61	154.17	1.99	2.00
中华槭 <i>Acer sinense</i> var. <i>concolor</i>	1 800	D	21.24	51.12	45.46	125.17	1.12	1.00
勾儿茶 <i>Berchemia sinica</i>	1 800	D	25.01	70.19	30.74	152.17	2.28	2.00
峨眉蔷薇 <i>Rosa omeiensis</i>	1 800	D	9.61	40.53	15.34	73.30	2.64	2.00
茶条槭 <i>Acer ginnata</i>	1 800	D	20.04	80.36	94.34	215.78	0.85	1.00
五裂槭 <i>Acer maximowiczii</i>	1 800	D	13.44	65.10	46.07	137.90	1.41	1.00
臭辣树 <i>Tetradium glabrifolium</i>	1 800	D	21.03	75.55	66.23	179.46	1.14	1.00
长叶柳 <i>Salix phanera</i>	1 800	D	14.65	97.40	33.27	158.80	2.93	
臭樱 <i>Maddenia hypoxantha</i>	1 800	D	22.44	67.50	62.88	164.01	1.07	3.00
长叶溲疏 <i>Deutzia longifolia</i>	1 800	D	15.40	44.93	46.21	121.50	0.97	1.00
羽叶泡花树 <i>Meliosma pinnata</i>	1 800	D	28.37	98.62	123.39	259.40	0.80	1.00
窄叶木半夏 <i>Elaeagnus angustata</i>	1 800	D	15.97	63.34	110.44	204.11	0.57	2.00
冰川茶藨子 <i>Ribes glaciale</i>	1 800	D	18.58	54.56	65.90	134.56	0.83	1.00
海棠 <i>Malus spectabilis</i>	1 800	D	12.80	63.86	24.71	125.75	2.58	2.00
女贞叶忍冬 <i>Lonicera ligustrina</i>	1 800	D	26.05	54.14	89.33	201.59	0.61	2.00
青菜叶 <i>Helwingia japonica</i>	1 800	D	52.17	54.28	209.42	393.66	0.26	1.00
青榨槭 <i>Acer davidii</i>	1 800	D	24.45	73.76	76.72	189.69	0.96	1.00
西南绣球 <i>Hydrangea davidii</i>	1 800	D	7.80	32.79	38.62	103.57	0.85	1.00
小叶柳 <i>Salix hypoleuca</i>	1 800	D	29.84	89.76	41.79	185.31	2.15	2.00
光叶樱 <i>Cerasus glabra</i>	2 200	D	3.84	57.71	34.01	105.05	1.70	2.00
灰叶花楸 <i>Sorbus pallescens</i>	2 200	D	8.24	73.50	96.00	199.96	0.77	2.00
亮叶鼠李 <i>Rhamnus hemsleyana</i>	2 200	D	11.80	66.77	40.58	128.50	1.65	2.00

续表 1

物 种	海拔/	生活	上表皮	栅栏组织	海绵组织	叶片厚度/	栅海	栅栏细胞
	m	型	厚度/ μm	厚度/ μm	厚度/ μm	μm		
蜡莲绣球 <i>Hydrangea strigosa</i>	2 200	D	25.07	37.86	116.72	188.71	0.32	1.00
青榨槭 <i>Acer davidii</i>	2 200	D	13.27	116.77	48.90	192.14	2.39	2.00
山羊角树 <i>Carrierea calycina</i>	2 200	D	19.66	60.43	76.56	170.10	0.79	3.00
丝毛柳 <i>Salix luctuosa</i>	2 200	D	10.59	63.25	23.82	111.24	2.66	2.00
中华柳 <i>Salix cathayana</i>	2 200	D	22.88	34.90	74.84	158.38	0.47	1.00
毛叶吊钟花 <i>Enkianthus deflexus</i>	2 200	D	16.33	94.07	66.60	201.05	1.41	2.00
荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	2 200	D	15.10	70.37	56.28	153.65	1.25	2.00
领春木 <i>Euptelea pleiosperma</i>	2 200	D	13.45	27.68	29.74	82.76	0.93	1.00
青菜叶 <i>Helwingia japonica</i>	2 200	D	22.85	41.68	51.78	129.55	0.80	1.00
疏花槭 <i>Acer laxiflorum</i>	2 200	D	18.19	45.66	62.73	136.61	0.73	1.00
臭樱 <i>Maddenia hypoxantha</i>	2 200	D	20.49	59.29	39.97	124.82	1.48	2.00
唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	2 200	D	27.92	72.25	34.35	152.68	2.10	2.00
小叶柳 <i>Salix hypoleuca</i>	2 200	D	10.51	71.33	23.33	124.18	3.06	2.00
西康花楸 <i>Sorbus prattii</i>	3 000	D	23.08	125.22	125.71	282.63	1.00	2.00
西南樱桃 <i>Cerasus clarifolia</i>	3 000	D	16.13	70.88	65.99	161.31	1.07	2.00
荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	3 000	D	15.03	53.60	48.41	128.25	1.11	2.00
川滇海棠 <i>Malus prattii</i>	3 000	D	13.73	58.96	47.80	125.11	1.23	2.00
唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	3 000	D	17.22	59.28	46.00	141.07	1.29	1.00
细枝茶藨子 <i>Ribes tenue</i>	3 000	D	27.22	53.28	95.10	204.61	0.56	1.00
四川溲疏 <i>Deutzia setchuenensis</i>	3 000	D	27.77	72.09	35.06	140.64	2.06	1.00
丝毛柳 <i>Salix luctuosa</i>	3 000	D	21.21	76.05	29.64	150.09	2.57	2.00
冰川茶藨子 <i>Ribes glaciale</i>	3 000	D	31.08	45.72	88.63	181.32	0.52	1.22
多对花楸 <i>Sorbus multijuga</i>	3 000	D	16.17	42.33	32.96	104.88	1.28	2.00
青菜叶 <i>Helwingia japonica</i>	3 000	D	36.63	64.56	150.75	290.66	0.43	1.00
小叶柳 <i>Salix hypoleuca</i>	3 000	D	4.81	98.78	26.65	146.39	3.71	2.00
鄂西绣线菊 <i>Spiraea veitchii</i>	3 600	D	15.59	62.57	38.13	131.21	1.64	1.50
高山绣线菊 <i>Spiraea alpina</i>	3 600	D	14.88	57.59	44.96	130.52	1.28	1.00
湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	3 600	D	25.32	122.35	71.22	244.50	1.72	2.00
小果茶藨子 <i>Ribes vilmornii</i>	3 600	D	14.65	65.46	120.32	203.23	0.54	1.00
细枝茶藨子 <i>Ribes tenue</i>	4 500	D	14.48	49.76	123.07	194.34	0.40	1.00
匙叶柳 <i>Salix spathulifolia</i>	4 500	D	12.01	99.95	34.49	148.71	2.90	2.00
金露梅 <i>Pentaphylloides glabra</i>	4 500	D	16.16	30.52	25.99	85.78	1.17	1.00
忍冬 <i>Lonicera japonica</i>	4 500	D	13.87	61.86	58.70	171.39	1.05	1.00
黄花垫柳 <i>Salix souliei</i>	4 500	D	15.21	80.37	58.38	173.30	1.38	2.00

注: E 为常绿植物; D 为落叶植物。

表 2 不同生活型以及不同海拔梯度间叶片解剖性状方差分析结果

叶片	生 活 型			海 拔/m					p 值
	常绿植物	落叶植物	p 值	1 800	2 200	3 000	3 600	4 500	
性状	(平均值± 标准差)	(平均值± 标准差)		(平均值± 标准差)	(平均值± 标准差)	(平均值± 标准差)	(平均值± 标准差)	(平均值± 标准差)	
叶片厚度/ μm	225.64±116.28	167.35±63.69	0.000	194.70±79.67	162.45±51.22	187.18±74.21	280.33±177.16	154.70±41.78	0.024
栅栏组织/ μm	87.57±47.16	66.27±22.39	0.007	68.17±19.08	60.69±20.17	76.26±38.94	113.32±55.98	64.49±26.87	0.001
海绵组织/ μm	123.64±74.14	65.35±43.05	0.000	84.78±57.73	68.68±45.57	75.48±43.61	121.44±106.67	60.12±38.04	0.237
上表皮厚度/ μm	24.28±9.29	18.96±8.16	0.014	22.27±9.63	17.71±6.79	21.33±8.33	21.55±10.95	14.35±1.56	0.192
栅海比	0.81±0.37	1.35±0.80	0.003	1.12±0.70	1.23±0.81	1.29±0.89	1.18±0.48	1.38±0.92	0.921
栅栏细胞层数	2.14±1.04	1.56±0.56	0.002	1.56±0.62	1.70±0.57	1.81±0.85	2.44±1.24	1.40±0.55	0.042

注: $p < 0.001$ 表示极具有统计学意义, $p < 0.05$ 表示具有统计学意义, $p > 0.05$ 表示不具有统计学意义。

叶片解剖性状在海拔梯度间也存在一定的差异, 其中叶片厚度、栅栏组织厚度以及栅栏细胞层数在海拔间差异具有统计学意义(p 值均小于 0.05), 在海拔梯度 2 200~3 600 m 之间, 栅栏组织厚度有随海拔升高增加的趋势, 但在 4 500 m 处栅栏组织厚度急剧减小. 而上表皮厚度、海绵组织厚度和栅海比在海拔间差异不具有统计学意义(p 值均大于 0.05)(表 2). 除在海拔 4 500 m 处上表皮厚度、叶片厚度以及 1 800 m 海绵组织厚度的变异系数小于 30% 外, 其他解剖性状的变异系数在各海拔处均大于 30%, 而海绵组织厚度的变异系数均大于 50%.

2.3 各解剖结构间的相关性

对研究的 68 种植物的 6 个叶解剖特征进行皮尔逊相关分析, 结果见表 3. 叶片厚度与叶的其他解剖指标都有一定程度的相关性(相关系数 r 的绝对值均大于 0.3, p 均小于 0.01), 其中与海绵组织厚度正相关($r=0.943$), 与栅海比呈负相关关系($r=-0.389$).

表 3 贡嘎山木本植物叶片解剖结构厚度特征相关性分析结果

	上表皮厚度	栅栏组织厚度	海绵组织厚度	叶片厚度	栅栏细胞层数	栅海比
上表皮厚度		0.185	0.618***	0.635***	-0.072	-0.441***
栅栏组织厚度	81		0.437***	0.675***	0.713***	0.203
海绵组织厚度	81	81		0.943***	0.169	-0.590***
叶片厚度	81	81	81		0.356**	-0.389***
栅栏细胞层数	80	80	80	80		0.271*
栅海比	81	81	81	81	80	

注: 表的右上半部数值为各指标间的相关系数 r ; 表的左下半部数值为对应的样本数量; * 表示 $p<0.05$; ** 表示 $p<0.01$; *** 表示 $p<0.001$; 无标识表示 $p>0.05$.

2.4 海拔、生活型与各解剖特征间的相关关系

对叶片解剖性状与相应的海拔梯度、生活型分别进行皮尔逊相关分析, 结果表明仅栅栏组织厚度与海拔梯度存在较弱的正相关关系($r=0.241$, $p<0.05$), 即随海拔的升高, 叶片栅栏组织厚度略有增加; 其他性状与海拔梯度无明显相关性($p>0.05$). 生活型与栅海比呈较低的负相关关系($r=-0.318$, $p<0.01$), 而与上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶片厚度、栅栏细胞层数均呈一定程度的正相关关系(p 均小于 0.01, 表 4).

表 4 海拔、生活型与叶片解剖特征相关性分析结果

	上表皮厚度	栅栏组织厚度	海绵组织厚度	叶片厚度	栅栏细胞层数	栅海比
海拔	-0.133	0.241*	0.016	0.080	0.155	0.112
生活型	0.268**	0.304**	0.440***	0.439***	0.338**	-0.318**

注: * 表示 $p<0.05$; ** 表示 $p<0.01$; *** 表示 $p<0.001$; 无标识表示 $p>0.05$.

3 讨 论

3.1 贡嘎山阔叶木本植物叶片解剖结构特征

叶片性状的变异系数能够反映叶片结构的可塑性, 是植物为更好适应环境而在叶片形态上发生的变化, 具有高变异系数的植物对环境有高的潜在的适应能力^[11]. 与李全发等人^[12]对草本植物叶片解剖性状的研究相比, 本研究中木本植物的叶片解剖性状的变异系数较大, 在一定程度上反映了木本植物对环境的适应能力比草本植物适应的能力强.

对于叶片解剖性状而言, 变异系数大于 50% 的性状被认为是生态适应性状, 变异系数较小的被认为是相对稳定的系统演替性状^[13]. 本研究中叶片解剖性状在种间存在很大的差异, 各性状的变异系数均不相同, 同一性状的变异系数在不同生活型间以及不同海拔加也都不相同. 其中海绵组织厚度的变异系数大于 50%, 可以被认为是典型的生态适应性状, 这一结果与蔡永立^[13]、容丽^[14]等人的研究结果相一致. 栅海比的变异系数在所有植物间以及落叶功能群中大于 50%, 而在常绿功能群中(46%)略小于 50%, 所以栅海比在贡嘎山生境中可以被认为是生态适应性状. 而上表皮厚度、栅栏组织厚度、叶片厚度等性状的变异系数均在 30%~50% 之间, 可以被认为是演化性状.

从解剖性状相关性分析结果可知(表 3), 叶片厚度与上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度都有显著的相关性, 尤其是与海绵组织厚度高度相关. 可以推测叶片厚度的变化最主要是由海绵组织厚度的变化引起的. 叶片厚度的增加不是靠的细胞层数的增加, 而是靠叶肉细胞体积的增加^[15], 这也证明叶片厚度与海绵组织厚度、栅栏组织厚度应该具有显著的相关性. 栅海比与海绵组织厚度有显著的相关性, 而与栅栏组织厚度的相关性不明显, 由此可以推测贡嘎山阔叶木本植物物种间栅海比的变异主要是由海绵组织厚度的变化引起的.

常绿植物与落叶植物间的各叶解剖性状差异均具有统计学意义($p < 0.05$), 其中叶片厚度与海绵组织厚度在两生活型间差异极具有统计学意义($p < 0.001$), 而两海拔梯度间不是所有的解剖性状都存在显著差异. 如 1 800 m 处的与 2 200 m 处的植物间差异不具有统计学意义的性状, 1 800 m 处的植物与 3 000 m 处的植物仅栅栏组织厚度存在差异, 3 000 m 处和 4 500 m 处的植物也只有叶片厚度、栅海比差异具有统计学意义. 这说明叶片各解剖性状的差异主要是由于其生活型的不同引起的, 而不是因为植物所生长的海拔高度引起的, 这与叶片解剖性状与生活型有显著的相关性关系, 而与海拔梯度无明显的相关关系的结论(表 4)相一致.

3.2 不同生活型植物的生存策略

有研究^[16]表明, 与常绿植物相比, 落叶植物的寿命相对较短, 生长速率较快. 所以落叶物种需要高效的光合速率在短时间内生成足够的有机物. 由陈德兴、王天铎^[17]对叶肉结构分化对光合作用的研究可知, 随着栅海比值的增加光合作用速率呈“先增后减”的趋势, 但栅海比为 1.5 时光合作用速率达到最大. 在本研究中落叶物种的栅海比的平均值为 1.34, 常绿物种栅海比的平均值为 0.81, 可以推断落叶物种的光合作用速率比常绿物种的大. 这就满足了落叶植物生长的需求, 同时也验证了“叶寿命将随最大光合速率的增加而变短”^[18]这一说法.

薄的叶片组织能够缩短 CO_2 从气孔扩散到叶绿体的路径, 也能增加气体交换的速率, 进而提高光合作用速率^[19], 落叶植物为了在短时间内完成自身的生长就以相对较薄的叶片组织厚度作为生存策略. 低温与叶片厚度呈正相关^[20], 常绿植物为了能渡过秋天季节温度相对较低的时期就以较厚的叶片组织结构作为其生存策略.

常绿植物通常分布在水、温等资源贫乏的地带, 而落叶植物常占据资源比较丰富的地带^[21], 在长期的适应进化过程中形成了各自的生存策略, 也产生了相应的叶片结构. 常绿植物的叶片厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度都比落叶植物的大, 而其栅海比却比落叶植物的小, 可见常绿植物具有低的光合能力, 而对叶片组织结构如上表皮、栅栏组织、海绵组织等与光合作用有关的叶片组织结构的投入较高, 即采取低获取高消耗的保守型生存策略^[22]; 而落叶植物采取了高收入低投入的积极型生存策略, 即具有较高的光合能力, 而投入较少的叶片组织结构^[23].

参考文献:

- [1] 王勋陵, 王 静. 植物形态结构与环境 [M]. 兰州: 兰州大学出版社, 1989.
- [2] 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.
- [3] 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.
- [4] 刘欣欣, 张明如, 邹伶俐, 等. 浙江省 15 个树种苗期叶片解剖结构特征比较分析 [J]. 浙江农林大学学报, 2013, 30(4): 484—489.
- [5] 杜华栋, 徐翠红, 刘 萍, 等. 陕北黄土高原优势植物叶片解剖结构的生态适应性 [J]. 西北植物学报, 2010, 30(2): 293—300.
- [6] CASTRO-DÍEZ P, PUYRAVAUD J P, CORNELISSEN J H C. Leaf Structure and Anatomy as Related to Leaf Mass Per Area Variation in Seedlings of a Wide Range of Woody Plant Species and Types [J]. Oecologia, 2000, 124(4): 476—486.
- [7] 穆立蕾, 马 瑶, 杨国亭, 等. 长白山地区不同海拔紫椴枝叶解剖构造比较分析 [J]. 植物研究, 2006, 26(6): 658—662.
- [8] AERTS. The Advantages of Being Evergreen [J]. Trends in Ecology & Evolution, 1995, 10(10): 402—407.
- [9] CHEN Hong, WANG Hai-yang, LIU Yan-fang, et al. Altitudinal Variations of Ground Tissue and Xylem Tissue in Terminal Shoot of Woody Species: Implications for Treeline Formation [J]. Plos One, 2013, 8(4): e62163.

- [10] 沈泽昊,刘增力,伍杰. 贡嘎山东坡植物区系的垂直分布格局 [J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 89-98.
- [11] VALLADARES F, WRIGHT S J, LASSO E, et al. Plastic Phenotypic Response to Light of 16 Congeneric Shrubs from a Panamanian rainforest [J]. Ecology, 2000, 81(7): 1925-1936.
- [12] 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.
- [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.
- [14] 容丽,王世杰,刘宁,等. 喀斯特山区先锋植物叶片解剖特征及其生态适应性评价——以贵州花江峡谷区为例 [J]. 山地学报, 2005, 23(1): 35-42.
- [15] HUNER N P A, PALTA J P, LI P H, et al. Anatomical Changes in Leaves of Pumarye in Response to Growth at Cold-Hardening Temperatures [J]. Botanical Gazette, 1981, 142(1): 55-62.
- [16] EAMUS D. Ecophysiological Traits of Deciduous and Evergreen Woody Species in the Seasonally Dry Tropics [J]. Trends in Ecology and Evolution, 1999, 14(1): 11-16.
- [17] 陈德兴,王天铎. 叶片叶肉结构对环境光强的适应及对光合作用的影响 [J]. 应用生态学报, 1990, 1(2): 142-148.
- [18] 张林,罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展 [J]. 植物生态学报, 2004, 28(6): 844-852.
- [19] DIEMER M. Life Span and Dynamics of Leaves of Herbaceous Perennials in High-Elevation Environments: 'News from the Elephant's Leg' [J]. Functional Ecology, 1998, 12(3): 413-425.
- [20] 方精云,费松林,樊拥军,等. 贵州梵净山亮叶水青冈解剖特征的生态格局及主导因子分析 [J]. 植物学报, 2000, 42(6): 636-642.
- [21] CHAPIN F S III. The Mineral Nutrition of Wild Plants [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1980, 11: 233-260.
- [22] CORNELISSEN J H C. A Triangular Relationship Between Leaf Size and Seed Size Among Woody Species: Allometry, Ontogeny, Ecology and Taxonomy [J]. Oecologia, 1999, 118(2): 248-255.
- [23] 康敏明. 浙江天童受损常绿阔叶林恢复动态及主要树种适应策略浙江天童山受损常绿阔叶林恢复动态及主要树种适应策略 [D]. 上海: 华东师范大学, 2009.

An Analysis of the Foliar Anatomical Structures of Broadleaved Woody Plants in the Gongga Mountains and Their Survival Strategy

LIU Yan-fang, ZHANG Yan-ru, CHEN Hong

School of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400716, China

Abstract: In a study reported in the present paper, the leaf structural characters of 68 broadleaved woody species of the Gongga Mountains were investigated. The results were as follows: ① Great interspecific differences were observed in various anatomical structures. Sponge tissue thickness and palisade spongy ratio had larger coefficient of variation(CV), suggesting that they were ecologically adaptive traits, while blade thickness, upper epidermis thickness, palisade tissue thickness and palisade cell layers had smaller CV, indicating that they were system succession traits. ② Deciduous plants had higher photosynthetic rate and lower investment in leaf tissue structures, which was a positive survival strategy; while evergreen plants had lower photosynthetic rate and higher investment in the organizational structures of blades, which suggested that they adopted a conservative strategy for survival.

Key words: life form; leaf anatomical character; coefficient of variation; survival strategy

