

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

容 丽^{1,2}, 王世杰¹, 刘 宁², 杨 龙²

(1. 中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵州 贵阳 550002;

2. 贵州师范大学地理与生物科学学院, 贵州 贵阳 550001)

摘 要: 通过研究贵州西南部典型喀斯特植被退化区花江峡谷植被现状, 选取具有一定经济价值和推广价值的先锋植物, 采用生物显微制片技术与数理统计方法相结合, 报导了 6 科 10 种分属不同生活型的植物叶片的解剖结构特征, 并进行了比较和解剖因子分析。结果表明研究区喀斯特先锋植物叶片在不同种类之间具有明显差异, 这些差异除受遗传因子控制外, 环境因子(主要为光照和水分)也有重要作用; 生活型不同对先锋植物叶片特征有一定影响, 但未表现出规律性。根据叶片适应特征的差异, 10 种先锋植物可分为 3 种类型, 即旱生或阳生叶类型的构树(*Broussonetia papyrifera*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、白三叶(*Trifolium repens*); 偏中生叶类型(香椿的 *Toona sinensis*)、顶坛花椒(*Zanthoxylum planispinum* var. *dingtanensis*)、黔滇木蓝(*Indigofera esquirolii*)、忍冬(*Lonicera japonica*)、紫云英(*Astragalus sinicus*); 偏阴生叶类型的繁缕(*Stellaria media*)。

关键词: 喀斯特; 先锋植物; 叶片解剖特征; 生态适应性

中图分类号: Q944.5

文献标识码: A

喀斯特系统是地球表层系统的重要组成部分, 全球喀斯特面积占陆地面积的 15%, 我国喀斯特面积占国土面积的 1/3。中国南方喀斯特面积达 $54 \times 10^4 \text{ km}^2$, 仅贵州就有碳酸盐岩出露面积 $13 \times 10^4 \text{ km}^2$, 是我国乃至世界热带、亚热带喀斯特分布面积最大、发育最强烈的高原山区省份^[1, 2]。喀斯特地区由于生态条件特殊, 其上的植被被破坏后不易恢复。在喀斯特植被退化地区植物生态方面进行了大量相关研究, 内容包括喀斯特森林树种的水分生态、种群生态、群落生态、种子库及区系等^[2- 8], 尤其对茂兰喀斯特森林树种进行了大量研究。在喀斯特适生植物方面也进行了少量研究^[9]; 喀斯特植被恢复模式的研究^[2- 4, 6- 12]。对喀斯特森林树种叶片形态结构方面虽见少量报道^[3], 但作为对环境最为敏

感器官的叶片^[13], 其叶片解剖结构及其所指征的生态意义方面的研究却较薄弱。在叶片结构性状特征的变异性上, 袁永明等^[14] (1991) 在研究豆科黄华族植物叶片解剖特征时曾区分出系统演替性状和生态适应性状 2 类, 如叶片结构、气孔器密度和角质层厚度等性状是生态适应性状, 并认为这两类性状之间可能有明显的界限, 系统演替性状是生态适应性状长期发展的结果, 而生态适应性状也是发展中的系统演替性状。本文通过对喀斯特山区生活型不同且具有一定经济开发价值先锋植物叶片结构进行了解剖学观察, 并与其环境因子运用因子分析的方法进行相关分析, 探讨它们对喀斯特生境的适应特性, 为退化喀斯特区生态重建植物种类的选择提供一定的依据。

收稿日期(Received date): 2004- 08- 10; 改回日期(Accepted): 2004- 10- 20。

基金项目(Foundation item): 国家“十五”攻关项目(2001BA606A- 09- 03)、贵州省跨世纪科技人才基金项目[(2000)9808]、贵州省教育厅自然科学研究项目(黔教科 2002309) 资助 [Financially supported by National task of the tenth Five- Year Plan(Grant No. 2001BA606A- 09- 03); Qualified scientists and technicians going beyond century item of Guizhou Province (Grant No. (2000)9808)]; Natural science studied item of Guizhou Education Department(Grant No. 2002309)]

作者简介(Biography): 容丽(1973-), 女(汉族), 讲师, 现为中国科学院地球化学研究所博士研究生, 主要从事植物生态学、植物解剖学方面的工作, 已发表论文 12 篇。E-mail: rongli@163.com [Rong Li (1973-) Femal, Han nation, Graduate student for Doctor of science, Studied mainly on phytocology, phytotomy. Published 12 research papers. E-mail: ronglit@163.com]

1 方法与材料

1.1 研究区概况

研究区位于贵州西南部关岭县以南、贞丰县以北的北盘江花江河段峡谷两岸,海拔 500~1 200 m,相对高度 700 m,喀斯特分布面积达 88.07%,是贵州高原上一个典型的喀斯特峡谷区域。该区裸露型喀斯特分布广,裸岩面积大,山高水低,地表干旱缺水,植物生境严酷,同时也是中亚热带低热河谷的喀斯特植被退化区;冬春温暖干旱,夏秋湿热,热量资源丰富; $\geq 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温 6 542 $^{\circ}\text{C}$;年均降水量 1 100 mm,年均降雨量时空分布不均,5~10 月降雨量占全年总降雨量的 83%;气候垂直分异明显,海拔 850 m 以下为南亚热带干热河谷气候,900 m 以上为中

亚热带河谷气候。

1.2 研究方法

1.2.1 植物解剖材料

退化生态系统的明显特征是土壤贫瘠,生物种类稀少,小气候的各项指标变幅大。早期适宜的先鋒植物种类对退化生态系统的生境治理具有重要的作用。先鋒树种具有适应性强的特性(即较其他种类的多度、盖度高)。喀斯特地区先鋒植物是指适应生长在碳酸岩石区,受基岩影响而发育的隐域性岩成石灰土的特定生境中的植物。这种植物在喀斯特地区适应性强,发育良好,能优化环境^[2~4,9]。

在对具典型喀斯特峡谷地貌景观的花江峡谷研究区的植被进行初步调查,结合其环境特点的基础上,初步筛选出适合喀斯特地区生长,具有较高经济价值,又能快速郁闭的几种先鋒植物(表 1)。

表 1 花江喀斯特峡谷区 10 种先鋒植物概况
Table 1 Summary of 10 species of pioneers in Huajiang karst gorge

种类	生活型	在群落中的分布	生境类型
香椿(<i>Toona sinensis</i>)	落叶乔木	乔木上层	花江峡谷海拔 850 m 以下石灰岩地区,属南亚热带干热河谷气候,土层浅薄且不连片,石旮旯土比重大,地表水缺乏,喀斯特干旱严重,植株生长良好,能在较短时间内郁闭成林
构树(<i>Broussonetia papyrifera</i>)	落叶乔木	乔木中下层、灌木层	
顶坛花椒 ^[15] (<i>Zanthoxylum planispinum</i> var. <i>dingtanensis</i>)	常绿灌木	灌木层	
忍冬(<i>Lonicera japonica</i>)	落叶缠绕灌木	灌木层	
刺槐(<i>Robinia pseudoaacia</i>)	落叶乔木	乔木亚层	花江峡谷海拔约 900 m 以上的中亚热带气候区,基岩为碳酸盐岩夹碎屑岩,属于半喀斯特石漠化生态环境区,农业生产条件相对较好,土山、土坡较多,土层相对深厚,土壤质地较好。由于受到干热河谷气候的影响,热量条件优越,但冬春有较长的干旱期
白三叶(<i>Trifolium repens</i>)	多年生小型草本	草本层	
紫云英(<i>Astragalus sinicus</i>)	多年生小型草本	草本层	
繁缕(<i>Stellaria media</i>)	1~2 a 生小型草本	草本层	
黔滇木蓝 (<i>Indigfera esquirolii</i>)	落叶灌木	灌木层	花江峡谷海拔 900 m 以上的中亚热带气候区,石灰岩及碳酸盐岩夹碎屑岩地区均分布
火棘(<i>Pyracantha fortuneana</i>)	常绿灌木	灌木层	

1.2.2 叶片解剖指标设置的选定

1. 测定内容指标系统构建依据。指标系统构建是进行因子分析研究过程的基础环节,它关系到最终分类结果的科学性。本研究根据以下 5 点设定叶片解剖结构测定指标系统:①代表性——指标对叶片解剖结构与环境类型的影响具有明确意义。②系统性——指标构成要反映叶片解剖结构与环境特征形成要素的主要方面。③变异性——如果选入了

叶片结构变异过小的指标会给分析带来困难。一般地讲,在一组指标中叶片结构变异系数大的指标对因子分析具有重要的意义,因此可把变异系数的大小作为指标选择的依据。④独立性——指标不是越多越好,如果过多地选入了相关密切的指标不仅不利于揭示类型特征,还会产生认识上的偏差。严格地讲,指标系统中应排除相关密切的指标,只有选用相互独立的指标才能获得最优的方案。因此,进行

分析之前需作指标间的相关性检验, 剔除相关系数大的一些指标, 保留独立性强的指标。⑤操作性——指标具有可测性和可比性, 指标的获取具有可能性, 一些对叶片环境分析有一定价值, 但缺乏数据支持的指标, 则考虑用意义等同的指标替代。

2. 指标设置。在上述原则和方法的指导下, 针对不同地区具体的叶片解剖结构与环境的关系, 制定出符合该地区的 17 种最佳指标体系, 具体指标见表 2。

1. 2. 3 实验方法

从每种先锋植物自然分布的(生长较一致的)5 棵植株上各选择 1~2 片充分展开的成熟叶片, 用 FAA 固定液固定, 用于石蜡制片。石蜡制片采取常规方法, 即固定后的材料经脱水、透明、透蜡、包埋、切片后, 进行脱蜡、复水, 经番红一固绿对染, 经再脱水、透明等处理, 最后用加拿大胶封固。显微镜观测和统计叶片各部分形态结构和宽度, 并选取有代表性的切片进行显微摄影。叶片、中脉、上下角质膜厚度, 表皮的层数、厚度, 栅栏组织的层数和厚度, 海绵组织的厚度、细胞层数、栅栏细胞的高和宽, 以及叶脉最大导管直径等, 每项指标重复测定 10 次, 取其平均值。

1. 2. 4 分析方法

叶片解剖结构数据经标准化后, 根据以上原则和指标体系, 采用综合评价方法, 利用复合指标进行聚类分析(PCA)与判别、因子分析, 综合自下而上和自上而下两种途径的结果, 利用 Jhon A. 拉德维格, 阳含熙等^[16, 17]的方法及相关软件(SPSS)于计算机上完成。

2 结果与分析

2.1 叶片结构的基本特征及其变异

10 种先锋植物叶片均属中生的非等面叶, 但叶片各部分结构仍存在很大差异, 观测结果如表 2。具体分析如下:

2.1.1 角质层

角质层的厚薄通常反映了叶片对环境中水分和温湿条件的适应状况, 在 10 种先锋植物中除繁缕外, 其余 9 种植物均具此结构。角质层是变异幅度最大的一个性状, 特别是上下角质层厚度, 上角质膜变异系数为 89.4%, 下角质层的变异系数为 90%。

上角质层最厚的是火棘(5.97 μm), 最薄的是构树(0.3 μm), 最大相差 20 倍。下角质层最厚的是火棘(3.3 μm), 最薄的是构树和刺槐(0.4 μm)。而繁缕则上下表皮具蜡质层结构(上表皮 6.4 μm , 下表皮 5.9 μm)。

2.1.2 表皮

从横切面观, 上下表皮为单层细胞组成, 细胞长方形或近方形, 但有的叶片上表皮细胞大小比较一致, 如黔滇木蓝和忍冬, 有的则大小不等, 差异很大, 如刺槐, 较为特殊的是刺槐的表皮细胞向外呈凸透镜形凸起, 这种形态被认为是对低光环境的适应(Putz, Moonry, 1991), 同时草本植物白三叶、紫云英和繁缕的上表皮细胞也不同程度向外凸起, 表现出对低光环境的适应。上表皮的平均厚度为 17.5 μm , 最厚的是顶坛花椒(31.6 μm), 最薄的是火棘(5.12 μm); 表皮层厚度在被测先锋植物间的变异幅度为 41.1%。下表皮细胞的形态、大小较上表皮的规则、均匀, 但在不同植物间也存在一定差异; 下表皮厚度变化在构树的 4.7 μm 与白三叶的 14.9 μm 之间, 变异幅度为 47.2%。

一些测试种类上表皮较光滑, 如香椿、刺槐、火棘、顶坛花椒、白三叶、紫云英等, 不具表皮毛; 另一些上表皮具相对下表皮少的表皮毛(如构树、忍冬), 而下表皮多密被表皮毛, 这可能对强光照及其伴生的干燥空气环境的适应。

2.1.3 叶肉

叶肉是叶片结构中变异最大的部分, 细胞形态、数目和厚度以及栅栏组织和海绵组织的比例等在不同先锋植物间均存在较大差异。其中栅栏组织细胞的层数, 1~2 层不等, 栅栏组织的厚度变化在 27.3~70.8 μm 间, 平均为 46.9 μm , 变异幅度为 28.8%, 最大相差 2.6 倍。栅栏细胞的形态, 高/宽比有很大的变化, 大多为长方形, 从近方形, 如繁缕(高/宽比为 2.1), 到高/宽比十分悬殊(7.9 倍)的顶坛花椒。栅栏细胞的形态影响到叶绿体的分布, 方形细胞可以提高近轴面叶绿体分布的密度, 有利于对低光环境的适应, 被认为是对阴生环境的适应^[18]。

海绵组织是 10 种先锋植物变异较大的性状, 其厚度的变异幅度为 54.4%, 从 9.4 μm 的构树到顶坛花椒的 70.8 μm , 最大相差 7.5 倍。海绵组织细胞形态、排列层次和胞间隙大小等在不同植物间有较大差异。

表 2 喀斯特山区 10 种先锋植物叶片解剖结构特征的比较

Table 2 Comparison of leaf anatomical characteristics of 10 pioneer species in karst mountain region

种类	叶片厚度 (μm)	上表皮 厚度 (μm)	栅栏组织 厚度 (μm)	海绵组织 厚度 (μm)	栅栏组织 /海绵组 织厚度	下表皮厚度 (μm)	中脉厚度 (μm)	上角质层 厚度 (μm)	下角质层 厚度 (μm)	栅栏细胞 层数	海绵细胞 层数	栅栏细胞 /海绵细 胞层数	栅栏细胞 高度 (μm)	栅栏细胞 宽度 (μm)	栅栏细胞 高度/宽度	总细胞 层数	最大导管 直径 (μm)
乔木																	
春椿	124.5 \pm 16.6	13.7 \pm 1.5	56.3 \pm 2.6	53.8 \pm 2.6	1.0 \pm 0.05	5.5 \pm 0.7	733 \pm 4.9	1.5 \pm 0.1	0.8 \pm 0.2	1	4	0.3	55.5 \pm 2.9	8.5 \pm 1.5	6.5 \pm 1.2	7	32 \pm 0.1
刺槐	84.5 \pm 4.4	12.8 \pm 2.6	41.4 \pm 2	19.6 \pm 3.9	2.1 \pm 0.6	5 \pm 0.5	410 \pm 1.1	1.1 \pm 0.3	0.4 \pm 0.1	2	2	1	20.7 \pm 0.7	3.8 \pm 1.2	5.4 \pm 1.4	6	25.6 \pm 0.8
构树	66.1 \pm 1.9	19.2 \pm 1.3	35.4 \pm 4.5	9.4 \pm 0.7	3.8 \pm 0.7	4.7 \pm 0.7	530 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1	2	1	2	23.6 \pm 0.6	5.2 \pm 0.2	4.6 \pm 0.2	5	25.6 \pm 0.8
变异系 数(%)	23.2	22.3	21.8	73.2	56.5	13.7	25.3	50	40	29.4	56.5	63.6	50.1	39.7	22.8	15	11.5
灌木																	
黔滇木兰	90.1 \pm 1.4	15.4 \pm 2.6	27.3 \pm 0.7	41 \pm 2.6	0.7 \pm 0.06	13.2 \pm 0.7	188.7 \pm 9.9	1.4 \pm 0.1	1.3 \pm 0.3	1	3	0.3	28.6 \pm 0.7	10.7 \pm 0.7	2.7 \pm 0.1	6	10.2 \pm 0.1
火棘	154.4 \pm 3.9	5.12 \pm 1.3	58 \pm 5.3	75.1 \pm 10.3	0.8 \pm 0.1	4.69 \pm 0.7	400 \pm 0.1	5.97 \pm 1.5	3.3 \pm 0.4	2	4	0.5	29.9 \pm 3.9	6 \pm 0.7	5 \pm 0.2	8	15.36 \pm 0.02
顶坛花椒	216.8 \pm 6.4	31.6 \pm 4.1	70.8 \pm 6.4	116.9 \pm 7.8	0.6 \pm 0.06	11.9 \pm 2.9	535 \pm 1	3.2 \pm 0.6	1.3 \pm 0.2	1	7	0.1	62.3 \pm 2.9	7.9 \pm 0.3	7.9 \pm 0.3	10	17.9 \pm 0.01
忍冬	240.4 \pm 5.4	25.6 \pm 2.5	32.4 \pm 1.5	62.3 \pm 5.3	0.5 \pm 0.02	6.4 \pm 1.9	240 \pm 1	2.6 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1	1	5	0.2	40.1 \pm 7.8	11.1 \pm .5	3.6 \pm 0.9	8	15.4 \pm 0.01
变异系 数(%)	34.7	55.7	40.5	40.1	16.7	47.2	41.8	46.7	56.2	38.5	29.2	31.2	36.3	25.8	43.7	18.7	19.7
草本																	
白三叶	116 \pm 5.4	18.8 \pm 1.5	41.8 \pm 2.0	43.5 \pm 7.7	1 \pm 0.1	14.9 \pm 2.0	370 \pm 1	1.3 \pm 0.01	1.2 \pm 0.1	1.3 \pm 0.5	2.7 \pm 0.6	0.5 \pm 0.3	42.2 \pm 3.4	19.6 \pm 1.5	2.2 \pm 0.3	6	12.8 \pm 0.05
繁缕	149.3 \pm 8.2	15.4 \pm 2.5	51.6 \pm 2.6	75.1 \pm 3.2	0.7 \pm 0.05	9 \pm 1.3	179.3 \pm 4.3	0	0	1	2	0.5	59.7 \pm 3.9	28.6 \pm 0.7	2.1 \pm 0.1	5	8.2 \pm 0.01
紫云英	150 \pm 1.6	17.6 \pm 2.1	53.8 \pm 0.6	78.2 \pm 1.6	0.7 \pm 0.01	14.2 \pm 1.2	183.1 \pm 1.4	1.5 \pm 0.4	1	1	3	0.3	53.9 \pm 3.2	21.3 \pm 1.5	2.5 \pm 0.02	6	29.7 \pm 0.3
变异系 数(%)	14.5	15.2	12.4	30.5	25	30.2	37.9	116.7	100	33.3	21.7	40	19.8	20.7	9.5	8.8	57.9
总变异系 数(%)	40.2	41.1	28.8	54.4	83.3	47.2	49	89.4	90	38.4	50	83	37.2	66.7	44.2	22.4	43.5

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(高/宽)变化等组合的差异必然影响到光合作用的效率。生长方式相同或生长在相似光照下的先锋植物, 其叶肉结构的组合也是不同的; 如: 顶坛花椒具有发达的栅栏组织, 同时也具有发达的海绵组织; 而构树则具有较厚的栅栏组织, 但海绵组织较不发达, 而刺槐的栅栏组织数量、厚度以及栅栏组织/海绵组织之比均较低等; 结构是功能的基础, 这种差异反映了植物对光照条件利用方式的不同, 或者说是适应方式的差异。栅栏组织/海绵组织是叶肉指标特征中变异最大的性状, 其变异幅度达 83.3%, 从忍冬的 0.5 到构树的 3.8。

2.1.4 中脉

中脉也是先锋植物叶片中差异或变化幅度较大的一个性状, 中脉的厚度或直径可从繁缕的 179.3 μm 到香椿的 733 μm , 相差 4 倍, 变异系数为 49%。

本研究所有先锋植物的维管束均为双子叶型, 但导管列数、大小不同植物间有一定的差异, 反映出疏导能力不同。导管直径最大的是香椿(32 μm)、最小的是繁缕, 仅 8.2 μm 。

综上所述, 叶片的解剖特征, 如细胞形态、厚度等在不同种类及不同生活型先锋植物间均存在较大变化, 各性状的变化幅度不同; 其中变化幅度最大的是角质层厚度, 变异系数为 90%, 其次是栅栏组织厚度/海绵组织厚度(83.3%)和栅栏细胞层数/海绵细胞层数(83%), 变化较小的是栅栏组织厚度和总细胞层数, 变异系数分别是 28.8% 和 22.4%。但在不同生长型生活型内的变异幅度并非一致, 如在乔木类中变化较大的是海绵组织厚度(变异系数为 73.2%), 其次是栅栏细胞层数/海绵细胞层数(变异系数为 63.6%), 下表皮厚度和最大导管直径的变化相对较小。栅栏组织厚度/海绵组织厚度的比值在不同生态类型植物间的变化也是不同的, 其中灌木和草本间变化相对较小, 而乔木间的变化很大。

叶片细胞层数变化小于叶片厚度变化, 两者不同步。这些变化主要是由叶肉细胞层数, 特别是栅栏组织细胞的形态和层数变化所至。

角质膜厚薄、气孔数量和导管大小等是影响水分蒸腾和输导、气体交换的主要结构指标。最大导管直径在先锋植物中也不同, 最大相差近 4 倍, 如香椿的最大导管直径为 32 μm , 而繁缕只有 8.2 μm 。

此外, 在本次叶片的解剖结构中, 刺槐叶的横切

面上表现出较多的染色沉积, 这是该种植物叶片富含鞣质(Tannin)的表现特征, 表明刺槐可开发为鞣料植物, 叶可作为浸提栲胶的颜料, 为提高刺槐的经济价值提供了一定依据。

2.2 叶片解剖特征因子分析

2.2.1 PCA 分析结果

对叶片解剖结构 17 个指标进行主成分分析, 其中前 4 个因子可以概括绝大部分信息, 累计信息量已达 87.3%, 故前 4 个主成分作为新的综合因子系, 反映植物生态适应特征。根据这些变量的原始含义可以指出 4 个主成分功能含义: Y1 反映叶肉栅栏组织与海绵组织的特征, 主要表现植物对光照强度的适应; Y2 反映叶片表皮特征、厚度及叶肉细胞层数, 主要表现植物对光照及空气环境的适应; Y3 反映叶片角质层特征, 主要表现植物的水分蒸腾; Y4 反映叶片疏导组织状况, 主要表现植物对旱生环境的适应。

主因子(主成分)1、2 的信息量(贡献率)分别为 39.9% 和 25.7%, 以这两个因子为指标进行聚类, 结果如图 1。X 轴反映叶肉栅栏组织与海绵组织的特征, 主要表现植物对光照强度的适应; Y 轴反映叶片表皮特征、厚度及叶肉细胞层数, 主要表现植物对光照及空气环境的适应。其聚类结果为: 一类(1、香椿; 2、刺槐; 3、构树); 二类(4、黔滇木蓝; 8、白三叶; 9、繁缕; 10、紫云英); 三类(5、火棘); 四类(6、顶坛花椒; 7、忍冬)。从以上聚类结果看出乔、灌、草各层植物叶片的解剖结构表现出差异性, 植物长期形成的不同生活型植物叶的差异性大于环境短期对植物的影响。尤其是乔木与草本差异明显, 而灌木介于二者之间, 且与草本植物的叶片更为相近, 其中豆科植物黔滇木蓝甚至与草本的白三叶、繁缕、紫云英聚为一类。

2.2.2 因子间关系

通过检测 4 个主因子间的相关性, 即根据反映叶肉特征的主因子 1 与反映表皮特征的主因子 2、与反映疏导组织特征的主因子 4、以及与反映角质层特征的主因子 3 之间的相关性, 作出被测先锋植物主因子重叠相关图(图 2), 反映叶片解剖结构特征与环境特征之间的关系。X 轴反映植株对光照条件增强的适应, 轴正向沿着栅栏组织、海绵组织厚度增加; Y 轴则综合反映植株对环境条件的适应。图 2 显示了表示光照强度的叶肉组织, 包括栅栏组织、海绵组织和栅栏细胞等指标的厚度和表皮细胞、叶

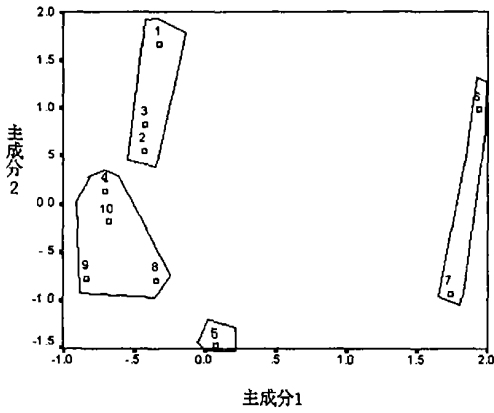
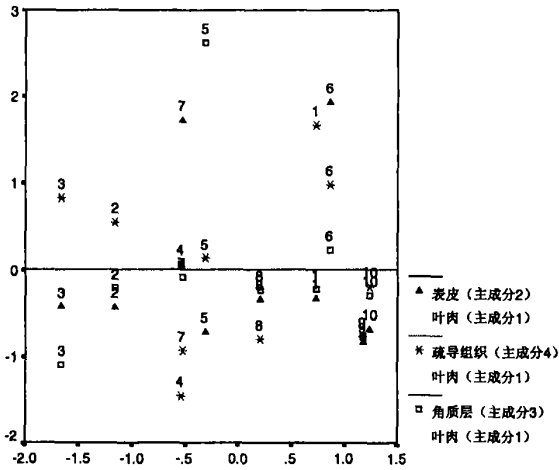


图 1 先锋植物叶片解剖结构的主因子排序

Fig. 1 Factor taxis analysis of leaf anatomical characteristics



注：“△”1~10 表现随上、下角质层厚度的不同，植株对水分条件的适应；“*”1~10 表现疏导组织诸如导管直径等不同，植株对旱化环境的适应；“□”1~10 反映表皮、叶片厚度及细胞层数的变化对植物适应空气环境及光照的影响。

图 2 先锋植物叶片解剖特征的主因子重叠相关图

Fig. 2 Factor overlap correlation analysis of leaf anatomical characteristics

片厚度，与反映水分蒸腾强度的上、下角质层厚度等指标的相关性。如构树(3)表现出对较低光照和干燥环境的适应；火棘(5)更倾向于较干燥环境的适应。

3 结论与讨论

3.1 叶片解剖特征的变异性

在被测先锋植物叶片解剖特征中，蔡永立^[14]等(2001)对浙江天童山常绿阔叶林藤本植物叶片的解剖特征认为不同藤本种类间存在明显变异，其变异系数>50%的被认为是生态适应性状，而变异系数较小的是相对稳定的系统演替性状。本研究所测

10种喀斯特山区先锋植物，栅栏组织厚度/海绵组织厚度，上、下角质层厚度，栅栏细胞宽度、栅栏细胞层数/海绵细胞层数等的变异系数较大，均>50%，有的甚至达到90%(下角质层厚度)，是典型的生态适应性状；而上、下表皮厚度在各自乔灌木系列的变异系数均不足30%，是相对稳定的系统演替性状。植物叶片的解剖性状在不同生活型的植物间表现出一定的差异，但未表现出规律性。同种植物的不同植物体间也存在差异，但远小于种间差异。

3.2 叶片的生态适应性

根据植物对水分条件的适应或依赖程度，Esau(1977)^[19]指出可以将植物划分为旱生(Xerophytes)、中生(Mesophytes)和水生(Hydrophytes)3大类型。

根据叶片结构适应分化程度的差异，将10种先锋植物分为3类，即I：旱生或阳生叶类型，如构树、火棘、刺槐、白三叶等，表现出栅栏组织发达，海绵组织排列紧密，细胞间隙小，具有较厚的角质层或发达的表皮毛，以适应干燥的生境或较强的光照；II：偏中生叶类型，如香椿、顶坛花椒、黔滇木蓝、忍冬、紫云英等，叶片表现出较强的灵活性，如顶坛花椒的栅栏组织排列紧密，胞间隙小，栅栏细胞长柱形，具较厚的表皮毛，但海绵组织疏松，胞间隙大；III：偏阴生叶类型，如繁缕，叶肉组织疏松，栅栏组织不发达，胞间隙大，角质膜不发达，很少表皮毛覆盖等，适应于较弱光照。

生长型相近的植物叶片特征并未表现出一致的适应，如同样生长于乔木层的先锋植物，香椿具有扁平，细胞近长方形的表皮细胞和胞间隙较大的海绵组织等特征，反映出对光湿条件相对较高的要求；而刺槐具有小的叶片(指复叶中的小叶)，凸透形表皮细胞、发达的栅栏组织和排列紧密的海绵组织，反映出对低光和干燥环境的适应，这与其生长于乔木亚层的环境相适应。同时，白三叶、紫云英、繁缕3种草本的叶片表皮细胞也向外突起，呈凸透镜型，但其突起程度稍弱于刺槐，说明这3种草本也适应低光环境。

分布于群落同一层片的植物其适应异质环境的解剖特征也表现出一定的差异性，如生长于草本层的繁缕与白三叶，白三叶具有较厚的角质层、长柱形的栅栏细胞，发达的栅栏组织以适应较干旱环境；而繁缕虽然没有角质层，但其表面不规则的分布着较厚的蜡质层，既可减少蒸腾，也是适应恶劣环境表

现。对于一些有害光的照射, 不同植物形成一些防护机制, 包括叶片和表皮蜡质增厚^[18]。

位于群落不同层片的植物, 在长期的生存竞争中为获得有效支持, 进化适应所形成的一种特有的生长方式及生理特征, 同时这些差异也影响到植物在群落中的分布^[20]。这种适应既有趋同的一面也有多样性的一面, 如同为乔木层的香椿、刺槐、构树, 却表现出中生、适阴或趋干的适应方式; 草本层的紫云英、繁缕的叶片表现出中生或偏阴的结构特征, 适宜于林下透光环境的生长; 灌木层如花椒、忍冬等叶片解剖结构既表现出旱生类型的排列紧密的栅栏组织, 长柱形的栅栏细胞, 同时表现出适应弱光或湿润环境的发达的海绵组织细胞间隙等特征, 即适应方式的灵活性。以上都表现出先锋植物适应方式的多样化。

喀斯特先锋植物叶片解剖结构所表现出的叶表皮细胞旱化, 叶肉分化明显, 在环境和遗传因子的共同作用下, 表现出趋同和趋异两种演化趋势。先锋植物为躲避和抵御外界环境胁迫所变异的结构与其生理生态机能的相互结合, 是植物抗逆性的形态解剖学将来研究的趋势和重点。

参考文献 (References):

- [1] Xiong Kangning, Li Ping, Zhou Zhongfa, *et al.*. Remote-sensing and GIS study on the karst desertification: with a special reference to Guizhou Province [M]. Beijing: Geology Publishing House, 2002. 1~ 183. [熊康宁, 黎平, 周忠发, 等. 喀斯特荒漠化的遥感 - GIS 典型研究——以贵州省为例 [M]. 北京: 地质出版社, 2002. 1~ 183.]
- [2] Zhu Shouqian. Study on the Karst forest ecology (I) [C]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Publishing House, 1993. 1~ 164. [朱守谦. 喀斯特森林生态研究 (I) [C]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1993. 1~ 164.]
- [3] Zhu Shouqian. study on the Karst forest ecology (II) [C]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Publishing House, 1996. 1~ 197. [朱守谦. 喀斯特森林生态研究 (II) [C]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1996. 1~ 197.]
- [4] Zhu Shouqian. Study on the Karst forest ecology (III) [C]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Publishing House, 1996. 1~ 414. [朱守谦. 喀斯特森林生态研究 (III) [C]. 贵阳: 贵州科技出版社, 2003. 1~ 414.]
- [5] Liu Jinling. A preliminary study on the soil seed bank dynamics of the *Distylium chinensis* community in the Maolan karst forest [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(3): 366~ 374. [刘济明. 茂兰喀斯特森林中华蚊母树群落土壤种子库动态初探 [J]. 植物生态学报, 2000, **24**(3): 366~ 374.]
- [6] Yu Lifen, Zhu Shouqian, Wei Luming, *et al.*. Study on the natu-

ral restoration process of degraded karst communities-successional sere [J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*. 1998, **17**(2): 71~ 77. [喻理飞, 朱守谦, 魏鲁明, 等. 退化喀斯特群落自然恢复过程——自然恢复演替系列 [J]. 山地农业生物学报, 1998, **17**(2): 71~ 77.]

- [7] Zhou Zhengxian, Mao Zhizhong, Yu Lifen, *et al.*. The study on degraded land and its vegetation restoration models of desertification in Guizhou [J]. *Guizhou Science*, 2002, **20**(1): 1~ 6. [周政贤, 毛志忠, 喻理飞, 等. 贵州石漠化退化山地及植被恢复模式 [J]. 贵州科学, 2002, **20**(1): 1~ 6.]
- [8] Zhu Shouqian, Zhu Xiaoke. Theories and practices on the vegetation restoration of Guizhou karst area [J]. *Guizhou Environmental Protection*, 2000, **9**(3): 190~ 192. [朱守谦, 祝小科. 贵州喀斯特植被恢复的理论和实践 [J]. 贵州环保科技, 2000, **9**(3): 190~ 192.]
- [9] Wu Yanyou. Comprehensive studies on karst-fitting plant *Orychophagnus violaceus* [M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Publishing House, 1997. 1~ 2. [吴沿友. 喀斯特适生植物诸葛菜综合研究 [M]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1997. 1~ 2.]
- [10] Xue Jianhui, Fang Shengzuo. Afforestation techniques and vegetation restoration profits analysis of degraded ecosystems in karst mountain areas [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2002, (2): 1~ 6. [薛建辉, 方升左. 喀斯特山地退化生态系统的植被恢复与效益分析 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2002, (2): 1~ 6.]
- [11] Yao Changhong, Jiang Zhongcheng, Yuan Daoxian. Vegetation karst effects on the karst area of southwest China [J]. *Acta Geoscientia Sinica*, 2001, **22**(2): 159~ 164. [姚长宏, 蒋忠诚, 袁道先. 西南岩溶地区喀斯特植被效应 [J]. 地球学报, 2001, **22**(2): 159~ 164.]
- [12] Zhu Shouqian, Chen Zhengren, Wei Luming. The process and pattern of natural restoration in degraded karst forest [J]. *Journal of Guizhou University (Agricultural and Biological Science)*, 2002, **21**(1): 19~ 25. [朱守谦, 陈正仁, 魏鲁明. 退化喀斯特森林植被自然恢复的过程和格局 [J]. 贵州大学学报 (农业与生物科学版), 2002, **21**(1): 19~ 25.]
- [13] Wang Xunling, Wang Jing. Plant morphological structure and environment [M]. Lanzhou: Lanzhou University Press, 1980. 1~ 90. [王勋陵, 王静. 植物的形态与环境 [M]. 兰州: 兰州大学出版社, 1989. 1~ 90.]
- [14] Cai Yongli, Song Yongchang. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China I. Leaf anatomical characters [J]. *Acta phytocologica sinica*, 2001, **25**(1): 90~ 98. [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.]
- [15] Tu Yulin, Wei Changsheng, Zuo Zulun, *et al.*. A new *Zanthoxylum* genus: *Z. planipinum* var. *dingtanensis* and the research of its species classification [J]. *Guizhou Science*, 2001, **19**(1): 77~ 80. [屠玉麟, 韦昌盛, 左祖伦, 等. 花椒属一新变种——顶坛花椒及其品种的分类研究 [J]. 贵州科学, 2001, **19**(1): 77~ 80.]

- [16] A. Letavige, J. F. Lanrouze. Ecostatistics [M]. Huhehaote: Nei Monggol University Press, 1990. 121~ 190. [A. 拉德维格, J. F. 蓝若滋. 统计生态学[M]. 李育中, 等译. 呼和浩特: 内蒙古大学出版社, 1990. 121~ 190.]
- [17] Yang Hanxi, Lu Zeyu. Mathematical statistics methods of Phytocology [M]. Beijing: Science Press, 1983. 232~ 252. [阳含熙, 卢泽禹. 植物生态学的数量分类方法[M]. 北京: 科学出版社, 1983. 232~ 252.]
- [18] Lee, D. W. Unusual strategies of light absorption in rainforest herbs [A]. In: Givnish, T. J. ed. On the economy of plant form and function [C]. London: Cambridge University Press, 105~ 131.
- [19] Esau, K. Anatomy of seed plants (2nd ed.) [M]. New York: John Wiley and Sons Press, 1977. 351~ 372. [K. 伊稍. 种子植物解剖学[M]. 李正理译. 上海: 上海科学技术出版社, 1982. 351~ 372.]
- [20] Putz, F. E., H. S. Lee & R. Goh. Effects of post-felling silvicultural treatments on woody vines in Sarawak [J]. *Malaysian Forester*, 1984, **47**: 214~ 216.

Leaf Anatomical Characters and Its Ecological Adaptation of the Pioneer Species in the Karst Mountain Area ——With a Special Reference to the Huajiang Canyon of Guizhou

RONG Li^{1,2}, WANG Shijie¹, LIU Ning², YANG Long²

(1. National Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Geochemistry Institute of Chinese Academy of Science, Guiyang, Guizhou 550002, China; 2. Geography and Biology Science School of Guizhou Normal University, Guiyang, Guizhou 550001, China)

Abstract: The authors choose some volunteer plants with some economic values in Huajiang Canyon with a typical degraded vegetation area in southwest Guizhou. The ecological adaptations and leaf characters of 10 species of pioneer plant (belong to 6 families) were studied in Huajiang gorge, Guizhou Province. Combining the methods of mathematical statistics with biological sectioning technology. The results are as follows: despite the mesophyte leaf form of the ten pioneer species there were significant differences in leaf anatomical characters among them and some differences among different plants of an individual. These differences are mainly controlled by genetic factors, but environmental factors (mainly light and water or humidity) also had an important influence on them and these may oppose forms required in living methods. Based on leaf adaptive characters the 10 species may be divided into 3 adaptive kinds: sun-adapted taxa or xerophytes (*Broussonetia papyrifera*, *Pyracantha fortuneana*, *Robinia pseudoacacia*, *Trifolium repens*); mesophytes (*Toona sinensis*, *Zanthoxylum planispinum* var. *dintanensis*, *Indigofera esquirolii*, *Lonicera japonica*, *Astragalus sinicus*); and shade-adapted taxa (*Stellaria media*).

Key words: karst; pioneers; leaf anatomical characters; ecological adaptation