

5种喀斯特生境植物叶片解剖结构特征*

董蕾^{1,2} 曹洪麟^{1**} 叶万辉¹ 徐志防¹ 吴林芳¹ 陈贻竹¹

(¹中国科学院华南植物园 广州 510650)

(²中国科学院研究生院 北京 100039)

摘要 对我国喀斯特地区几种不同生活型植物——常绿植物桂花 (*Osmanthus fragrans* Lour.)、竹叶椒 (*Zanthoxylum armatum* DC), 落叶植物红背山麻杆 (*Alchornea trewioides* Muell.), 草本植物石上莲 (*Oreocharis benthamii* Clark var. *reticulata* Dunn), 草本植物单枝竹 (*Monocladus saxatilis* Chia, Fung et Y.L.Yang) 的叶片形态解剖特征 (叶片厚度、气孔密度、气孔结构等) 进行了观察和测量, 发现差异较大: 竹叶椒角质层较厚, 红背山麻杆的叶片较厚, 单枝竹叶片上下表皮均有气孔, 桂花气孔密度最高, 石上莲的气孔纵径最长. 结果表明: 1) 喀斯特生境植物存在着普遍的抗旱功能性解剖结构, 用以适应喀斯特地区的特殊干旱气候; 2) 不同生活型植物对干旱选择的策略不同. 表3 参20

关键词 喀斯特生境; 干旱; 叶片解剖特征; 生存策略

CLC Q945.79

Leaf Anatomic Traits of 5 Species in Southwestern China's Karst Region*

DONG Lei^{1,2}, CAO Honglin^{1*}, YE Wanhui¹, XU Zhifang¹, WU Linfang¹ & CHEN Yizhu¹

(¹South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

(²Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract In order to understand the leaf anatomic traits of the plants in Karst habitat, five species (*Osmanthus fragrans* Lour., *Alchornea trewioides* Muell., *Monocladus saxatilis* Chia, Fung et Y.L.Yang, *Zanthoxylum armatum* DC and *Oreocharis benthamii* Clark var. *reticulata* Dunn) representing four life forms were collected from the Karst region in South China. The leaves were measured for their thickness and stomatal density. The results indicated that the thickness and stomatal density of the leaves were significantly different among the life forms: Thicker cuticle for *Z. armatum*, thicker leaves for *A. trewioides*, stomata existing both in upper and lower epidermis for *M. saxatilis*, highest stomatal density for *O. fragrans*, and longest stomatal length for *O. benthamii*. The leaf anatomic traits of the different life forms in Karst region demonstrated their functional differentiation in adapting to dry environment. Tab 3, Ref 20

Keywords Karst habitat; drought; leaf anatomy; survival strategy

CLC Q945.79

关于叶片解剖结构与植物抗旱性的相关性研究已有较多报道^[1-5]. 一般认为, 旱生植物叶片具有叶表面积与体积比值较小, 角质层、蜡被、栅栏组织高度发达, 气孔下陷且气孔密度小等特征^[6]. 喀斯特地区岩石裸露, 土体不连续, 土层浅薄, 导致地表持水能力极差. 虽然年降雨量为1 100~1 300 mm, 但降水量时空分布不均匀, 5~10月降水量占全年总降水量的83%^[7-8]. 因此该地区干旱的特点是春夏多雨 (但易发生短时土壤缺水), 秋冬长期干旱. 这种特殊的降水特征, 可能会导致不同的叶片解剖结构特征.

喀斯特地区的生物多样性丰富^[9], 形态结构多样性必定产生多样的适应方式. 到目前为止, 有关喀斯特植物形态解剖与抗旱关系的系统报道较少. 为了解喀斯特植物叶片解剖结构与适应性之间的关系, 本研究选择喀斯特生境下4种不同生活型的5种植物, 从形态解剖学角度研究不同植物叶片的功能性结构, 揭示不同类型植物在喀斯特生境下的生存

策略, 以期对进一步的生理生态研究提供数据支持和理论指导.

1 材料与方法

1.1 研究地点及材料

叶片样本取自粤北阳山地区 (2007年4月). 广东省阳山县溶岩分布广泛, 岩溶地貌发育完全, 属峰丛洼地-峰丛谷地型岩溶^[10]. 整体地貌为低山丘陵, 土壤结构简单, 为由白云岩、石灰岩风化形成的石灰土, 发育不全, 土层较薄, 深浅不一.

1.2 研究方法

1.2.1 石蜡切片 采集5种喀斯特植物的成熟叶片, 每一物种随机选取10棵植株 (坡向随机), 自形态学上端向下随机选取5片树叶. 福尔马林-醋酸-酒精 (FAA固定液) 固定24 h, 乙醇系列脱水, 爱氏苏木精整染3 d, 按常规石蜡切片制作方法做横切切片, 切片厚度7 μm, 脱蜡封片后在光学显微镜 (ZEISS AXIOPLAN 2 Imaging) 下观察叶片横切面的表皮细胞、海绵组织、栅栏组织、叶片厚度并拍照^[11].

1.2.2 扫描电镜制样和观察 样品经4% (m/V) 戊二醛固定后抽气, 24 h后用0.1 mol/L磷酸缓冲液冲洗, 饿酸固定, 经

收稿日期: 2010-11-25 接受日期: 2011-01-07

*中国科学院西部行动计划重大项目 (No. KZCX2-XB2-08) 资助 Supported by the Major Program of West Action Plan of the Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-XB2-08)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: caohl@scib.ac.cn)

表1 受试5种喀斯特生境植物的种属类型

Table 1 Morphologic characteristics of five karst species

种名 Species	类型 Types
桂花 <i>Osmanthus fragrans</i> Lour.	常绿 Evergreen
红背山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i> Muell.	落叶 Deciduous
竹叶椒 <i>Zanthoxylum armatum</i> DC	常绿 Evergreen
单枝竹	单子叶
<i>Monocladus saxatilis</i> Chia, Fung et Y.L.Yang	Monocotyledons
石上莲	小灌木
<i>Oreocharis benthamii</i> Clark var. <i>reticulata</i> Dunn	Shrubs

乙醇系列脱水后用JFD-310型冷冻干燥机冷冻干燥,用双面碳胶带固定在样品台上,离子溅射仪(JFC.1600型)真空镀白金膜10 nm,在JSM 6360LV型扫描电镜下扫描拍照,最后统计气孔密度和测量其大小.对于叶片表面具蜡质层的单枝竹叶片,二甲苯:酒精=1:1(V:V)浸泡,每天超声波振荡10 min,4~5 d后进行酒精梯度脱水,自然干燥后粘台喷金扫描观测.

2 结果与分析

2.1 叶片解剖结构特征

所研究的5种植物具有不同叶片解剖特征(表2).草本植物单枝竹上表皮为1层纵向排列细胞,与禾本科植物的气腔、维管束组织、叶肉细胞未分化等特点一致,薄壁细胞较小,下表皮为1层细胞构成^[12].常绿植物桂花叶片上表皮有厚角质层,具备双子叶植物典型特征,叶肉组织分化为栅栏组织和海绵组织,海绵组织中有较多胞间隙,下表皮细胞壁加厚.竹叶椒上下表皮细胞较大,有明显栅栏组织(1层)、海绵组织和较多胞间隙.落叶植物红背山麻杆表皮组织是由细胞壁不加厚的平行排列2~3层细胞组成,表皮下有1层栅栏组织,海绵组织中少有胞间隙,下表皮有表皮毛.草本植物石上莲叶片细胞排列致密,1层纵向排列的表皮细胞下面为多层的栅栏组织,几乎没有海绵组织和胞间隙,下表皮被毛.桂花、单枝竹叶片被有角质层、蜡质层,竹叶椒叶片上表皮细胞壁加

厚.所有被试植物栅栏组织、海绵组织均较发达.

2.2 叶片气孔特征

单子叶植物单枝竹保持其叶肉组织不分化和上下表皮都具气孔的特点^[12],上下表皮气孔的形态结构相同,气孔周围有3~4个乳突包围,且下陷于表皮细胞之下,气孔小但密度高,为724~951个/mm²(表3).其他4种植物气孔分布在下表皮且不具气孔窝,石上莲气孔外覆盖绒毛替代气孔内陷作为保护方式.以草本植物石上莲气孔纵径最长[(18.2 ± 1.3) μm]但气孔密度最低[(228 ± 33.4)个/mm²],常绿植物桂花的纵径最小[(7.1 ± 0.5) μm]但气孔密度最高[(786 ± 27.9)个/mm²].

3 讨论

3.1 叶片解剖结构对喀斯特地区生境的适应

旱生植物叶表面积与体积比值缩小,表皮组织有发达的角质层和蜡被^[12].Kolattukudy PE指出,叶片角质层是1层具有保护作用的蜡质,覆盖在叶片表皮细胞、嫩枝及没有周皮的植物组织上^[13].角质层厚度与植物抗旱能力相关,能够有效减少蒸腾,从而减少植物体内水分的流失^[14].本研究显示,桂花、竹叶椒的角质层显著厚于红背山麻杆,因为在旱季常绿植物相对落叶植物需要较厚的角质层来防止水分丧失.草本植物石上莲的角质层虽薄,但其下表皮被有较厚表皮毛.一般认为表皮毛具有隔热功能,可以避免叶肉组织过热,并起到隔水保水作用^[15-16].在水分胁迫发生后,石上莲叶片快速卷曲,用以隔热和减少光照面积,从而保存水分.

气孔影响光合作用的气体水分交换和蒸腾作用.气孔大小和密度与环境因子(如水分匮乏、气孔导度、海拔高度、土壤水分、光照和叶温等)相关^[17-20].旱生植物一般表现为气孔下陷且密度小等特征^[12],但本实验中单枝竹下表皮气孔数量最多,这可能是由于单子叶植物叶片平行脉运输水分效率比网状脉要低.此外小气孔能较快地张开和闭合,对失水反应敏感,使单枝竹能快速响应干旱.

表2 5种喀斯特生境植物叶片解剖特征比较(N=5)

Table 2 Comparison of leaf anatomic characteristics among the five karst species (N=5)

组织 Tissue	单枝竹 <i>M. saxatilis</i>	桂花 <i>O. fragrans</i>	竹叶椒 <i>Z. armatum</i>	红背山麻杆 <i>A. trewioides</i>	石上莲 <i>O. benthamii</i>
上表皮 Upper epidermis (δ/μm)	13.7 ± 1.3	25.7 ± 2.9	22.0 ± 3.3	42.5 ± 11.7	28.9 ± 2.7
栅栏组织厚 Thickness of palisade (δ/μm)	—	71.5 ± 3.2	55.0 ± 5.3	78.3 ± 8.7	134.4 ± 4.3
栅栏组织层数 Layers of palisade	—	1	1	1	3~4
海绵组织厚 Thickness of spongy (δ/μm)	—	66.3 ± 5.6	88.7 ± 2.8	53.3 ± 5.6	81.5 ± 4.3
下表皮 Lower epidermis (δ/μm)	11.5 ± 2.5	21.8 ± 3.7	17.9 ± 2.2	32.2 ± 8.2	—
叶片厚 Thickness of leaf (δ/μm)	125.7 ± 6.8	192.9 ± 7.9	176.8 ± 4.9	214.5 ± 14.0	243.6 ± 3.7
栅栏/叶片厚 Cell tightness rate (CTR/%)	—	37.1 ± 1.11	31.1 ± 0.35	36.5 ± 0.6	55.2 ± 0.37
海绵/叶片厚 Scattered rate (SR/%)	—	34.4 ± 0.30	50.1 ± 0.1	24.8 ± 0.31	33.4 ± 0.62
栅栏组织/海绵组织 Palisade/Spongy	—	1.08 ± 0.11	0.62 ± 0.07	1.47 ± 0.28	1.65 ± 0.12
角质层 Cuticle (δ/μm)	1.43 ± 0.3	2.41 ± 0.31	2.52 ± 0.27	0.42 ± 0.12	0.21 ± 0.07

表3 5种喀斯特植物的气孔保卫细胞长度和密度比较(N=5)

Table 3 Comparison of density and guard cell length of stomata in leaves of the five karst species (N=5)

种 Specis	保卫细胞长度 Guard cell length (l/μm)	密度 Density of stomata (n/mm ²)
单枝竹 <i>M. saxatilis</i>	5.3 ± 1.2 (上表皮 Upper) 7.7 ± 0.9 (下表皮 Lower)	724 ± 30.2 (上表皮 Upper) 951 ± 46.7 (下表皮 Lower)
桂花 <i>O. fragrans</i>	7.1 ± 0.5	786 ± 27.9
竹叶椒 <i>Z. armatum</i>	16.8 ± 2.7	365 ± 54.2
红背山麻杆 <i>A. trewioides</i>	15.3 ± 1.9	321 ± 46.2
石上莲 <i>O. benthamii</i>	18.2 ± 1.3	228 ± 33.4

未加括号的数值均表示下表皮数据 The values without brackets represent data of lower epidermis

叶肉细胞的组成、薄厚程度等对植物的光合能力有决定性作用。一般认为, 旱生植物有发达栅栏组织(或多层栅栏组织)和不发达的海绵组织^[15]。栅栏组织中包含较多叶绿体, 而海绵组织主要起气体交换及蒸腾作用。栅栏组织与海绵组织的比值可以表征植物光合效率、生长速度和产量^[14]。5种受试植物中, 除单子叶植物单枝竹无法获知此指数外, 其他4种双子叶植物此指数差异较大。竹叶椒的比值低于1, 但其角质层厚, 在海绵组织厚的情况下, 它的厚角质可以起到水分保护的作用; 桂花比值在1左右, 两种组织的厚度相当; 落叶植物红背山麻杆和草本植物石上莲的栅栏组织与海绵组织的比值较高(表2), 其在雨季可以保持较高光合效率, 而旱季, 红背山麻杆落叶、石上莲卷曲叶片用以避旱或耐旱。

3.2 5种植物对喀斯特干旱的不同策略

喀斯特地区一年中有6个月降雨, 因此水分是相对充足的。若植物叶片结构对水分和光照过分限制, 则会降低其对营养物质的摄入, 从而抑制植物在雨季的正常生长, 使植物得不到充足资源储备, 不能维持在秋冬干旱季节中的生存。一般植物对待水分胁迫, 有抗旱、避旱和耐旱3种响应方式。通过对5种适应喀斯特生境的受试植物解剖结构分析可知: 落叶植物红背山麻杆选择避旱方式抵御喀斯特地区的长期干旱, 而对于短时干旱, 其较厚的上下表皮可以为其提供暂时抵御。常绿植物桂花和竹叶椒角质层较厚, 可保持水分, 减少蒸腾, 为耐旱植物。单子叶植物单枝竹气孔较小, 开合响应迅速, 为耐旱植物。草本植物石上莲在干旱来临后很快卷曲叶片, 一方面将靠近上表皮的栅栏组织保护起来, 另一方面厚的表皮毛也可起到隔水隔热的作用, 亦为耐旱植物。

References

- Cornic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. *Trends Plant Sci*, 2000, **5**: 187~188
- Bacelar EA, Correia CM, Moutinho JM, Gonçalves BC. Sclerophyll and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought condition. *Tree Physiol*, 2004, **24**: 233~239
- Syros T, Kofidis G, Economou AS. Leaf Structural dynamics associated with adaptation of two *Ebenus cretica* ecotypes. *Biol Plantarum*, 2006, **50** (2): 245~250
- Yan L (燕玲), Li H (李红), He X (贺晓). Ecological anatomy of nine priority species in lasanarwa. *J Inner Mongolia Agric Univ* (内蒙古农业大学学报), 2000, **21** (3): 65~71
- Liu JC (刘家琼), Pu XC (蒲新春), Liu XM (刘新民). The comparative study on drought structure and water relation of different ecological type plant in the mid-area desert of China. *Acta Bot Sin* (植物学报), 1987, **29** (6): 662~673
- Stace CA. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull Br Mus (Nat History) Bot*, 1965, **4**: 1~78
- He TB (何腾兵). 贵州喀斯特山区水土流失状况及生态农业建设途径探讨. *J Soil & Water Conserv* (水土保持学报), 2000, **14** (5): 28~34
- Peng J (彭建), Yang MD (杨明德). On the present soil erosion situation of Huajiang Karst Gorge in Guizhou Province. *J Mount Sci* (山地学报), 2001, **19** (6): 511~515
- Long CL (龙翠玲), Yu SX (余世孝). Species diversity and regeneration in forest gaps of the Karst forest in Maolan National reserve, Guizhou Province. *Biodiv Sci* (生物多样性), 2005, **13** (1): 43~50
- Cao XJ (曹晓娟), Dong Y (董颖). Characteristic and assessment of geoheritages in Yangsan National geopark in Guangdong Province. *Chin J Geol Hazard & Contr* (中国地质灾害与防治学报), 2010, **21** (2): 125~128
- Yang JP (杨捷频). 常规石蜡切片方法的改良. *J Biol* (生物学杂志), 2006, **23** (1): 45~46
- 李扬汉. 植物学. 北京: 高等教育出版社, 1978, 150
- Kolattukudy, PE. Biosynthetic pathways of cutin and waxes, and their sensitivity to environmental stresses. In: *Plant Cuticles*. 1996. 424~425
- LI J (李军), Wei FX (卫发兴), Chen FS (陈风顺). The form dissection and the drought-resistant Aabilitg of blades in six juglans clones. *Guizhou For Sci & Technol* (河南林业科技), 1997, **17** (3): 9~11
- Zhou ZB (周智彬), Li PJ (李培军). A review on the phytotomy research of xerophytes in China. *Arid Zone Res* (干旱区研究), 2002, **19** (1): 35~40
- Cheeseman JM, Clough BF, Carter DR, Lovelock CE, Eong OJ, Sim RG. The analysis of photosynthetic performance in leaves under field conditions a case study using Bruguiera Mangroves. *Photosynth Res*, 1991, **29** (1): 11~22
- Fahn A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leave. *Ann Bot*, 1986, **57**: 631~637
- Oren R, Sperry JS. Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in flooded *Taxodium distichum* L. forest: Hydraulic and non-hydraulic effects. *Oecologia*, 2001, **12** (3): 21~29
- Alistair M, Hetherington F, Woodward I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 2003, **424**: 901~908
- Ohsumi A, Kanemura T, Homma K, Horie T, Shiraiwa T. Genotypic variation of stomatal conductance in relation to stomatal density and length in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod Sci*, 2007, **3** (10): 322~328