

# 喀斯特峡谷石漠化区6种常见植物叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关性\*

容 丽<sup>1,2</sup> 王世杰<sup>1</sup> 杜雪莲<sup>1,3</sup> 俞国松<sup>1,3</sup>

(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 贵阳 550002; 2. 贵州师范大学地理与生物科学学院 贵阳 550001; 3. 中国科学院研究生院 北京 100039)

**摘要:** 测定6种喀斯特峡谷石漠化区常见植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值并对相关植物叶片的解剖结构进行分析。结果表明:植物叶片解剖结构的各个特征在种间变化不同步,同化组织越厚,气孔密度越高,下角质层越厚, $\delta^{13}\text{C}$ 值越正。不同植物种对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值影响的结构主导因子不同:构树为下角质层厚度,清香木为栅栏与海绵组织厚度比,石岩枫和野桐为栅栏组织厚度,八角枫和红背山麻杆没表现出主导因子。石漠化发生后,叶片结构表现出抗旱性增强、光合速率增加的趋势,同时叶片也表现出随石漠化强度增大 $\delta^{13}\text{C}$ 增大的趋势,显示植物的WUE增加。

**关键词:**  $\delta^{13}\text{C}$ 值; 叶片解剖结构; 石漠化; 喀斯特峡谷

中图分类号: Q948.112+.3

文献标识码: A

文章编号: 1001-7488(2008)10-0029-06

## Relationship among Leaf Anatomical Characters and Foliar $\delta^{13}\text{C}$ Values of Six Woody Species for Karst Rocky Desertification Areas

Rong Li<sup>1,2</sup> Wang Shijie<sup>1</sup> Du Xuelian<sup>1,3</sup> Yu Guosong<sup>1,3</sup>

(1. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Geochemistry Institute of Chinese Academy of Sciences Guiyang 550002;

2. Geography and Biology Science School of Guizhou Normal University Guiyang 550001;

3. Graduate School, Chinese Academy of Sciences Beijing 100039)

**Abstract:** It has been found that leaf anatomical characters would change with environmental factors. The function of leaf was associated with its structure, and its photosynthesis process would cause carbon isotope discrimination, especially. For analyzing the relationship between foliar  $\delta^{13}\text{C}$  values in plants and their leaves anatomical characters, six species samples in karst rocky desertification areas were analyzed. The results showed that the leaves anatomical characters were different among those plant species in karst rocky desertification areas. Generally, the foliar  $\delta^{13}\text{C}$  values increased with the thickness of assimilation tissue, the density of stomata, and the thickness of lower cuticle. Moreover, the correlation analysis indicated that the leading factors of anatomical characters were different. Namely, the leading factor of *Broussonetia papyrifera* was the thickness of lower cuticle, while that for *Pistacia weinmannifolia* was the ratio of palisade to sponge, and the leading factor of *Mallotus repandus* and *Mallotus japonicus* var. *floccosus* was the thickness of palisade layer. However, there was no leading factor for some species like *Alangium chinense* and *Alchornea trewioides* which would means more comprehensive influences acted on them. In generally, the drought resistance and photosynthesis ration of leaves increased with their structure characters in case of rocky desertification; and leaves  $\delta^{13}\text{C}$  values increased with a stronger desertification degree which indicated the increasing of water use efficiency (WUE) in plants.

**Key words:** foliar  $\delta^{13}\text{C}$  values; leaf anatomical characters; rocky desertification; karst gorge

Farquhar等(1982; 1989)从理论上论证了植物组织,尤其是C3植物的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比( $\delta^{13}\text{C}$ )与对 $^{13}\text{C}$ 的分馏作用( $\Delta^{13}\text{C}$ )可以反映植物的 $P_i/P_a$ 和水分利用效率(WUE)以来,许多研究已证实,叶片稳定碳同位素组成( $\delta^{13}\text{C}$ 值)作为指示水分利用效率的可靠指标可以用来探讨植物适应干旱环境的强弱程度。一些学者发现植物为了适应环境变化而改变其自身的生理结构,从而引起了植物碳同位素分馏差异(Vitousek *et al.*, 1990; Marshall *et al.*, 1994; Körner *et al.*, 1987)。叶是植物对逆境胁迫最敏感的部位,在长期适应环境的过程中常

收稿日期: 2008-10-15。

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2006CB403200)、中国科学院创新团队国际合作伙伴计划、中国科学院知识创新前沿领域项目(IG-04-01)和国家自然科学基金面上项目(40672112)资助。

\* 王世杰为通讯作者。

常形成特殊的结构和功能。外界环境对植物的塑造不仅仅影响植物的外部形态,而且改造了植物的内部结构。水分亏缺会引起气孔或非气孔因素的限制,从而影响植物体的光合效率和蒸腾效率。 $\delta^{13}\text{C}$ 值对此能作出综合反映(陈英华等,2004)。

已有研究表明喀斯特石漠化后有引起植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值更正的趋势(容丽等,2006),根据稳定碳同位素在光合作用中的分馏理论,这意味着石漠化区的喀斯特植物具有更低的 $P_i/P_a$ (Farquhar *et al.*, 1982; 1989; O'Leary, 1988)。和所有荒漠化一样,喀斯特石漠化后环境物理特征及辐射状况的改变,诱导着各种生态因子发生变化,并形成一定的环境梯度。随着生长环境的不同和各生态因子的变化,植物在其生存过程中就会发生一些形态结构上的变化,其中叶的变化最为快速明显(王金照等,2004),表现出不同的生理功能。

石漠化导致环境干旱性增强,而叶片增厚,栅栏组织紧密、加厚,栅海比增加等是大多数中生植物在强光干旱情况下结构形成的主要表现,这种表现或许可以部分解释为何干旱时尽管叶片气孔频度增加,气孔导度下降, $P_i/P_a$ 降低而单位面积光合速率却提高。在没有考虑水气压扩散的情况下,降低碳同位素分馏的途径之一就是叶片组织内部 $\text{CO}_2$ 分馏途径的增长。物质结构的增加完全可以抵御由于 $\text{CO}_2$ 摄入不足而减少的 $^{13}\text{C}$ 的分馏(Evans *et al.*, 1986; 1994; Bongji *et al.*, 1987; Vitousek *et al.*, 1990; Köner *et al.*, 1991)。因此,本文从植物解剖结构的角度关注稳定碳同位素在环境变化中的表现,以及与叶片引起植物分馏的主要器官之间的耦合关系,进一步解释反映植物气体交换特征的 $\delta^{13}\text{C}$ 值对石漠化环境的反映。

## 1 研究区概况及样地描述

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,属贵州喀斯特石山区峡谷地貌,岩石为纯质石灰岩及白云岩构成,是喀斯特发育极强烈的地区,也是典型低热河谷的喀斯特植被退化区。石漠化程度高,强度、极强度石漠化所占比例高达22.76%(熊康宁等,2002),土壤呈零星分布,有一些面积较小的微型台地,植被多生长于石缝、石沟、小土坑、微台地上。岩石裸露率大于70%。本区是中亚热带低热河谷地带,属比较典型的亚热带河谷气候,冬春温暖干旱,夏秋湿热,热量资源丰富。年均温 $18.4\text{ }^\circ\text{C}$ ,年均极端最高气温为 $32.4\text{ }^\circ\text{C}$ ,年均极端最低气温为 $6.6\text{ }^\circ\text{C}$ , $\geq 10\text{ }^\circ\text{C}$ 积温 $6\ 542\text{ }^\circ\text{C}$ ,年均降水量 $1\ 100\text{ mm}$ ,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%。

花江峡谷区可分为石漠化和无石漠化(潜在石漠化)类型,在约 $1.12\text{ km}^2$ 小流域的上、中、下游控制性选择了不同石漠化等级代表性样地共15个,有关样地概况、分布位置及类型植被见文献(容丽等,2006; 2007)。

已有对该区常见植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值研究是基于不同石漠化等级测定的,潜在石漠化(无石漠化)与各石漠化等级差异显著,而各石漠化等级间无显著差异(容丽等,2006);笔者的预研究也表明植物的解剖结构在石漠化样地间差异不明显。因此,在本研究中关注无石漠化(潜在石漠化)与石漠化之间的差异。

## 2 材料与方法

### 2.1 野外取样

位于花江峡谷石漠化中心区查耳岩小流域上、中、下游选取有代表性的无石漠化(潜在石漠化)样地3个,石漠化样地12个(容丽等,2006; 2007),选取典型样方。调查海拔、坡度、坡向、林分郁闭度、灌木总盖度、草本总盖度等。对高度 $< 1.3\text{ m}$ 的乔木分株记载其树种、高度及生长状况,对高度 $> 1.3\text{ m}$ 的乔木进行每木检尺,记载其树种、胸径并目测树高;对林地灌木及草本植物,分种记载其种类、多度、盖度、平均高度、株数等。所取植物主要为本区分布广泛,且在各样地频繁出现的乔灌木。在植物生长旺盛的8月选择天气状况比较稳定的早晨(7:00—10:00)于树冠中上层向阳面中部采集成熟叶片,每个样地采集生长较一致的3棵以上典型植株,混合后装入透气性好的样品袋中备用于植物叶片稳定碳同位素分析。在同位素分析得植株上,每株选择3~5片向阳、无病虫害的成熟叶片,用FAA液固定,用于石蜡制片。

### 2.2 室内质谱分析

采集的叶片用蒸馏水冲洗干净后,将样品冻干、粉碎并过20目筛。叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值是在 $850\text{ }^\circ\text{C}$ 的高温下以Pt丝作为催化剂,用氧化铜将有机碳全部氧化为 $\text{CO}_2$ ,纯化后在MAT-252质谱仪(Finnigan MAT, USA)测定。采用PDB(Pee Dee Belemnite)标准,测量误差小于 $0.1\text{ }^\circ\text{‰}$ , $\delta^{13}\text{C}$ 值依国际通用标准计算:

$$\delta^{13}\text{C} = [({}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C})_{\text{sample}} - ({}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C})_{\text{standard}}] / ({}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C})_{\text{standard}} \times 1000\text{‰}。$$

### 2.3 室内叶片解剖结构制片

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-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。测定叶片、中脉、上下角质膜厚度,栅栏组织的层数和厚度,海绵组织的厚度、栅栏细胞的高和宽等。

### 2.4 统计分析

对叶片性状和叶片碳稳定同位素数据标准化后进行多元分析,有关分析分别采用 SPSS 软件包。

## 3 结果与分析

### 3.1 叶片结构在种群间的差异

耐旱植物与非抗旱植物相比,叶片在储水能力(如叶片厚度)、减少水分散失(如角质层厚度)、控制蒸腾(如气孔密度)、提高光合速率(如栅栏组织厚度)等方面具有突出的结构优势。本次测定的植物均为石漠化区常见的耐旱种,各样地中测定的植物叶片各部分指标的变异幅度并非同步,叶片各部分解剖特征的变异幅度在 5%~108% 之间。各种间的变异特征存在差异,具体特征:八角枫(*Alangium chinense*)叶片各部分解剖特征的变异幅度为 19%(栅栏细胞高/宽)~41%(上表皮厚);构树(*Broussonetia papyrifera*)为 6.8%(下表皮气孔密度)~108%(海绵组织厚度);石岩枫(*Mallotus repandus*)为 11%(栅栏细胞高/宽)~57%(上角质层厚度);清香木(*Pistacia weinmannifolia*)为 16.7%(中脉厚度)~53%(上角质层厚度);红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)为 17%(中脉厚度)~49%(下表皮厚度);野桐(*Mallotus japonicus* var. *floccosus*)为 5%(中脉厚度)~63%(栅栏组织厚度)。其中变异幅度较大的有栅栏组织厚度,海绵组织厚度,上、下角质层厚度等,反映出这些结构更容易受到环境条件的影响,而这些结构与叶片的光合和蒸腾功能密切相关。结构是功能的基础,结构的改变将导致功能的变化,因此,叶片各部分变异幅度的差异必然影响到叶片各部分结构的组合类型,从而影响到叶片功能,这可能是研究植物在石漠化区具广泛适应性的结构基础。

### 3.2 叶片解剖结构特征与 $\delta^{13}\text{C}$ 值

影响叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值所指示的植物水分利用效率(WUE)的主要生理指标是植物的光合与蒸腾,根据叶片解剖结构所反映的生态功能及早先对研究区植物叶片结构特征及其生态适应性看(容丽等,2005),叶片栅栏、海绵组织特征最能反映植物对光照的适应;叶片厚度和表皮特征既表现植物对光照也表现对空气环境的适应;叶片角质层特征表现植物的水分蒸腾;气孔是控制  $\text{CO}_2$  进入叶片的关键结构,研究区所测植物上表皮均没有气孔分布,故以下表皮气孔密度为指标。调查植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值及其所对应的解剖结构见表 1。

### 3.3 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与叶片解剖特征变化的相关性分析

研究区调查物种叶片的解剖特征在种群间不是固定不变的,且各个特征的变化也不同步。本研究通过 6 个最能代表光照和水分利用的解剖指标与相应的叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值间进行了初步的相关分析,讨论这些变化对叶片光合作用过程中碳同位素的分隔会产生的影响及影响幅度是否相同。结果见表 2。

通过对上述 6 个物种植物解剖结构和叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的相关分析表明:除上角质层厚度外, $\delta^{13}\text{C}$  值与各解剖结构都呈现较统一的相关性,仅个别指标呈不显著负相关,其中与叶片厚度有着最为统一的正相关关系。表现出叶片光合效率对  $\delta^{13}\text{C}$  值的重要影响,随着石漠化的发生, $^{13}\text{C}$  的分馏能力降低,植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值增高的趋势。总体而言,同化组织越厚,气孔密度越高,下角质层越厚, $\delta^{13}\text{C}$  值越正。

叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值与叶片结构的对应关系因物种不同而呈现差异,反映出植物各解剖结构对植物  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响既有一致的趋势,但又有所不同。其中 4 种植物表现出有主导因子控制的特性,构树  $\delta^{13}\text{C}$  值与下角质层厚度显著正相关( $P \leq 0.05$ ),显示构树对石漠化的适应主要通过减少蒸腾实现。清香木  $\delta^{13}\text{C}$  值与栅海比的相关性显著( $P \leq 0.05$ ),石岩枫与野桐的  $\delta^{13}\text{C}$  值与栅栏组织厚度相关性显著( $P \leq 0.05$ ),说明清香木、石岩枫与野桐主要是通过光照的适应来适应环境的变化。另外 2 个物种八角枫和红背山麻杆与这些结构因子不呈显著相关( $P > 0.05$ ),显示光照和水分因子变化后,这 2 个种所表现的 WUE 反应不敏感;或影响光照和蒸腾的解剖因子协同变化,共同影响植物叶片对碳同位素的分馏。

表 1 研究区植物叶片解剖结构与  $\delta^{13}\text{C}$  值<sup>①</sup>  
Tab.1 Leaf anatomical characters and foliar  $\delta^{13}\text{C}$  of woody species

物种 Species	$\delta^{13}\text{C}$	叶片厚度 THL/ $\mu\text{m}$	栅栏组织 厚度 THPAL/ $\mu\text{m}$	栅栏/海绵 组织厚度 THPA/THSP	下表皮气 孔密度 DESLE/ $\text{mm}^{-2}$	上角质层 厚度 THUC/ $\mu\text{m}$	下角质层 厚度 THLC/ $\mu\text{m}$
无石漠化 Karst woodlands							
石岩枫 <i>M. repandus</i>	-29.71	45.09 ± 8.10	18.68 ± 4.38	2.35 ± 1.63	1756.88 ± 140.55	1.08 ± 0.16	0.85 ± 0.19
	-30.28	53.31 ± 20.06	18.49 ± 4.99	0.58 ± 0.38	1687.04 ± 165.33	0.62 ± 0.05	0.69 ± 0.11
	-29.1	51 ± 6.45	24.52 ± 8.08	3.93 ± 2.11	1456.69 ± 160.23	1.05 ± 0.16	0.97 ± 0.25
野桐 <i>M. japonicus</i> var. <i>floccosus</i>	-28.61	72.65 ± 8.16	20.81 ± 4.00	0.63 ± 0.23	298.16 ± 32.81	1.47 ± 0.57	0.92 ± 0.15
	-28.76	57.83 ± 4.07	17.09 ± 4.21	0.76 ± 0.28	469.84 ± 76.58	1.44 ± 0.24	0.84 ± 0.17
红背山麻杆 <i>A. trewioides</i>	-28	57.75 ± 3.73	26.96 ± 2.11	2.31 ± 0.82	203.88 ± 37.01	1.96 ± 0.45	1.06 ± 0.32
	-27.33	49.35 ± 3.61	18.51 ± 2.32	1.86 ± 0.82	162.6 ± 23.25	0.8 ± 0.09	0.58 ± 0.09
	-27.98	86.26 ± 7.28	44.89 ± 7.46	2.18 ± 0.78	189.59 ± 29.39	1.59 ± 0.23	1.2 ± 0.24
清香木 <i>P. weinmannifolia</i>	-28.7	99.86 ± 6.86	42.91 ± 6.19	1.09 ± 0.23	778.46 ± 76.24	1.86 ± 0.23	1.49 ± 0.27
	-28.25	52.08 ± 7.47	17.25 ± 3.48	0.83 ± 0.25	798.94 ± 87.88	1.88 ± 0.28	1.39 ± 0.21
	-28.31	54.41 ± 4.25	24.5 ± 4.16	1.28 ± 0.37	727.35 ± 87.28	0.98 ± 0.18	1.09 ± 0.34
构树 <i>B. papyrifera</i>	-26.53	64.77 ± 3.19	36.16 ± 7.04	5.19 ± 1.45	514.53 ± 68.95	1.66 ± 0.47	1.1 ± 0.26
八角枫 <i>A. chinense</i>	-30.8	102.47 ± 2.15	51.37 ± 2.71	0.68 ± 0.09	198.72 ± 30.40	1.12 ± 0.20	0.81 ± 0.08
石漠化 Karst rocky desertification							
石岩枫 <i>M. repandus</i>	-26.74	83.83 ± 18.34	37.98 ± 5.38	10 ± 4.33	2366.15 ± 533.57	2.31 ± 0.20	1.69 ± 0.50
	-26.9	131.29 ± 21.13	39.52 ± 6.37	0.56 ± 0.08	1244.61 ± 266.35	1.35 ± 0.31	1.05 ± 0.16
野桐 <i>M. japonicus</i> var. <i>floccosus</i>	-26.41	228.59 ± 46.83	78.47 ± 14.48	0.72 ± 0.21	476.31 ± 97.10	1.75 ± 0.68	1.32 ± 0.78
	-26.48	139.17 ± 20.47	51.77 ± 13.28	0.74 ± 0.28	396.3 ± 81.18	1.04 ± 0.11	0.95 ± 0.12
	-26.47	150.61 ± 16.10	79.00 ± 14.76	0.69 ± 0.27	619.7 ± 117.61	0.94 ± 0.13	0.69 ± 0.23
红背山麻杆 <i>A. trewioides</i>	-25.65	85.12 ± 10.01	43.47 ± 10.14	2.02 ± 0.34	335.15 ± 59.96	0.91 ± 0.10	0.81 ± 0.10
	-27.98	86.26 ± 6.32	45.99 ± 10.19	2.28 ± 0.36	189.59 ± 58.59	1.59 ± 0.23	1.2 ± 0.24
	-26.67	91.81 ± 6.32	46.25 ± 3.39	1.97 ± 0.26	276.54 ± 43.06	0.93 ± 0.18	1.05 ± 0.12
	-26.19	33.2 ± 2.38	12.53 ± 1.58	1.67 ± 0.55	355.03 ± 57.86	1.00 ± 0.21	0.62 ± 0.09
	-25.47	70.35 ± 5.53	38.97 ± 6.13	2.67 ± 0.90	281.74 ± 53.21	1.83 ± 0.55	0.81 ± 0.13
清香木 <i>P. weinmannifolia</i>	-28.7	120.55 ± 8.68	60.5 ± 6.51	1.28 ± 0.37	578.99 ± 213.86	3.43 ± 1.01	2.63 ± 0.46
	-28.5	149.52 ± 7.55	77.68 ± 4.37	1.62 ± 0.24	579.61 ± 179.49	5.67 ± 0.80	5.13 ± 0.47
	-27.96	135.61 ± 9.54	59.43 ± 14.64	1.8 ± 0.98	772.27 ± 254.76	3.84 ± 0.58	2.26 ± 0.65
	-27.63	97.14 ± 9.42	47.58 ± 9.24	3.33 ± 1.37	1000.6 ± 279.04	5.97 ± 0.89	3.31 ± 0.94
	-28.72	116.41 ± 5.74	70.43 ± 19.20	2.2 ± 1.13	1413.86 ± 324.99	2.28 ± 0.27	1.43 ± 0.35
构树 <i>B. papyrifera</i>	-27.02	138.89 ± 5.84	75.28 ± 11.61	2.91 ± 0.80	706.29 ± 232.98	4.16 ± 0.69	2.38 ± 0.55
	-26.18	65.92 ± 7.85	18.84 ± 3.84	2.15 ± 1.53	572.41 ± 49.59	0.81 ± 0.19	0.65 ± 0.06
	-26.25	144.01 ± 8.33	46.88 ± 10.92	2.71 ± 0.71	505.88 ± 58.58	1.34 ± 0.07	0.73 ± 0.13
	-26.53	64.77 ± 4.68	36.16 ± 9.34	2.19 ± 0.59	514.53 ± 72.03	1.66 ± 0.62	1.1 ± 0.31
八角枫 <i>A. chinense</i>	-27.27	43.22 ± 4.11	18.62 ± 2.15	0.92 ± 0.13	118.64 ± 18.15	1.14 ± 0.24	0.75 ± 0.15
	-27.77	135.76 ± 22.19	35.86 ± 10.45	0.80 ± 0.06	163.85 ± 26.79	1.19 ± 0.40	0.84 ± 0.07
	-27.26	114.24 ± 17.96	53.16 ± 1.16	0.71 ± 0.09	251.09 ± 50.22	1.25 ± 0.26	0.85 ± 0.10
	-26.53	131.36 ± 13.19	68.33 ± 10.21	0.65 ± 0.11	260.72 ± 44.32	1.83 ± 0.07	1.34 ± 0.14
-26.37	111.22 ± 9.46	66.75 ± 11.13	0.66 ± 0.08	197.95 ± 45.53	1.95 ± 0.21	1.42 ± 0.20	

①表中数据为单个样地内样品测定数据的均值 ± 标准差 The values in the table were average values ± SD in each single plot. THL: thickness of leaves; THPAL: thickness of the palisade layer of leaves; THPA/THSP: thickness of palisade tissue/ thickness of sponge tissue; DESLE: density of the stomata of lower epidermis; THUC: thickness of upper cuticle; THLC: thickness of lower cuticle. 下同 The same below.

#### 4 结论与讨论

同一物种不同种群形态解剖特征对不同环境适应的结果,可能出现非常大的差异性(贺金生等,1994),这种差异就可能成为新的生态型乃至新种形成的结构基础。不同物种的水分利用状况对环境梯度变化的响应不同,具有不同的适应环境变化的策略。一些学者发现植物为了适应环境变化而改变其自身的生理结构,从而引起了植物碳同位素分馏差异(Vitousek *et al.*, 1990; Marshall *et al.*, 1994; Körner *et al.*, 1987)。陈英华等(2004)提出植物在干旱胁迫下植物碳稳定同位素比例变化的机制为3种响应类型:气孔限制因素,非气孔限制因素和气孔不均匀关闭。此外,Evans等(1994)的研究表明:在干旱条件下,叶片解剖结构的改变能够通过气孔下腔定位羧基组成转变  $\text{CO}_2$  导度,从而使得即使在低气孔导度情况下仍能维持光合速率。可

见,叶片结构对植物光合速率的影响能直接影响到  $\delta^{13}\text{C}$  值,且影响途径多样。

表 2 叶片解剖特征与  $\delta^{13}\text{C}$  值相关分析<sup>①</sup>

Tab.2 The correlation analysis leaf anatomical characters and foliar  $\delta^{13}\text{C}$  value of the trees

$\delta^{13}\text{C}$	叶片厚度 THL	栅栏组织厚度 THPAL	栅栏/海绵组织 厚度 PA/SP	下表皮气孔密度 DES	上角质层厚度 THUC	下角质层厚度 THLC
八角枫 <i>A. chinense</i>	0.085	0.185	0.039	0.144	0.638	0.578
构树 <i>B. papyrifera</i>	0.343	-0.316	-0.875	0.556	-0.885	1.000*
石岩枫 <i>M. repandus</i>	0.829	0.989**	0.513	0.197	0.845	0.823
清香水 <i>P. weinmannifolia</i>	0.165	0.146	0.704*	-0.111	0.434	0.119
红背山麻杆 <i>A. trewioides</i>	0.155	0.246	0.208	0.835	-0.051	-0.420
野桐 <i>M. japonicus</i> var. <i>floccosus</i>	0.873	0.934*	0.210	0.504	-0.330	0.266

① \*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ .

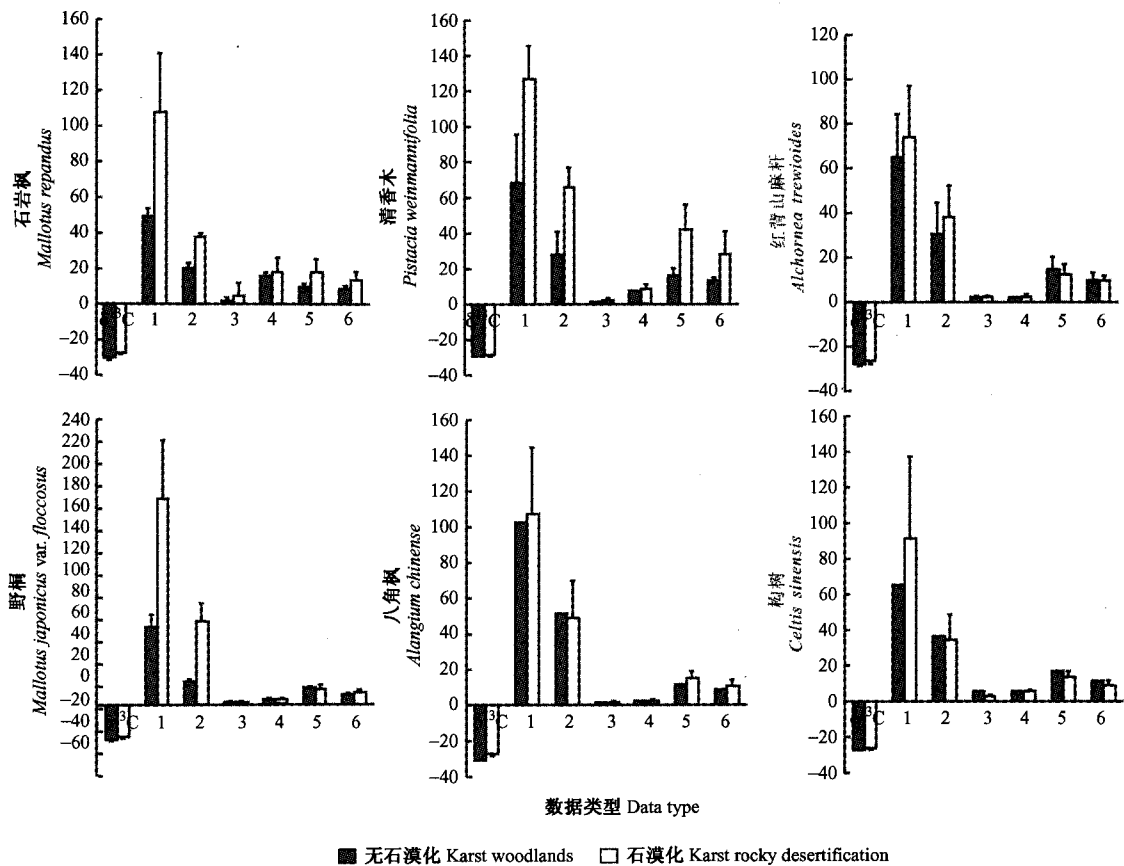


图 1 石漠化与无石漠化间植物叶片解剖结构及  $\delta^{13}\text{C}$  值的对比

Fig. 1 Contrast among the structure of plants and its corresponding  $\delta^{13}\text{C}$  for leaves in rocky desertification and non-desertification area ( $\delta^{13}\text{C}$ ):  $\delta^{13}\text{C}$  /‰; 1:叶片厚度 Thickness of leaves/ $\mu\text{m}$ ; 2:栅栏组织厚度 Thickness of the palisade layer of leaves/ $\mu\text{m}$ ; 3:栅栏/海绵组织厚度 Thickness of the palisade/thickness of the sponge; 4:下表皮气孔密度 Density of stomata of lower epidermis/ $\text{mm}^{-2}$ ; 5:上角质层厚度 Thickness of upper cuticle/ $\mu\text{m}$ ; 6:下角质层厚度 Thickness of lower cuticle/ $\mu\text{m}$

气孔特征:随着石漠化的发生,叶片气孔密度增加(图 1),这与一般认为的旱生植物的气孔密度增加是一致的,小而多的气孔在控制蒸腾方面具有重要意义。当水分供应充分气孔大开时,具有迅速蒸腾防过热灼伤的作用,气孔蒸腾与叶片气孔的周长成正比而不与面积成正比,即小孔扩散或周长扩散(perimeter diffusion)。小而多的气孔使蒸腾更有效,气孔开度的调节更灵活。石漠化强度高的样地分布的植物,由于干热环境,小而多的气孔对水分调节是有效的,这和沙漠里生长的非肉质旱生植物具相似性(赵翠仙等,1981)。在石漠化环境中,土层浅薄,地表覆盖物少,岩石裸露,空气湿度、土壤储水量降低,一方面使蒸腾速率、光合速率、叶气孔导度下降(Morecroft *et al.*, 1990),植物细胞因  $\text{CO}_2$  供应不足来不及分馏重碳同位素(O'Leary, 1981),另一方面气孔变化,使得叶片对蒸腾的控制更为有效,使叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值增大。

叶肉特征:石漠化后,叶肉组织中的叶片栅栏组织厚度、叶片厚度、栅栏组织厚度都有增加的趋势(图 1)。王耀芝等(1983)认为,环境对叶内部结构的影响不亚于外部结构。叶肉组织常有较大的分化,形成各种

各样的适应结构。叶肉是叶片光合的主要部位,栅栏组织和海绵组织的厚度、栅栏细胞的形态等组合的差异必然影响到光合作用的效率。旱生植物普遍具有高度发达的栅栏组织,栅栏组织既是光合作用的部位,同时又是具有大细胞的储水组织,其细胞中有大的液泡(李正理等,1981),这种结构对植物的抗旱具有重要意义。Körner等(1991)认为叶片厚度的提高可以部分解释叶片单位面积光合作用速率的增加缓解由于海拔增加带来的叶导度和气孔频度下降,  $P_i/P_a$  比值下降。而石漠化的发生导致光照增强,水分减少,引起叶片、栅栏组织厚度增加的趋势,类似于海拔增高后植物的适应,同样可以解释干旱环境带来的叶导度和气孔频度下降,  $P_i/P_a$  比值下降的问题。

角质层特征:植物的角质层厚薄通常反映叶片对环境水分和温湿条件的适应状况。角质层的发育受环境条件的影响。表皮细胞排列紧密,具有坚硬的角质层和蜡质,可以提供机械支持作用,对旱生植物抗旱具有重要意义。Lyshede(1978)研究旱生叶表皮细胞外壁后发现,旱生叶的角化层具纤维素及果胶质通道,不但能抑制水分散失,而且可以吸收和粘住水分而膨胀,植物只有在蒸发的拉力大于粘着力时才释放水分。角质层表面双折射的蜡质小片,阻断各向同性物质,减少水分和物质的丧失(李军超,1989)。石漠化后清香木、八角枫、石岩枫角质层的增厚(图1)正是对干旱环境的适应,在生理反映上,由于水分散失的减少,WUE相对加强,表现为  $\delta^{13}\text{C}$  值增大。

石漠化后变化的生态环境条件(容丽等,2006)对植物叶片解剖特征,特别是各部分结构的厚度和气孔数目等产生明显影响,而结构变化影响着植物的光合和蒸腾。总之,石漠化发生后,叶片结构上表现出抗旱性增强,光合速率增加的趋势,同时叶片也表现出随石漠化发生  $\delta^{13}\text{C}$  值增大的趋势,显示植物的 WUE 增加。

### 参 考 文 献

- 陈英华,胡俊,李裕红,等. 2004. 碳稳定同位素技术在植物水分胁迫研究中的应用. 生态学报, 24(5): 1027 - 1033.
- 贺金生,王勋陵,陈伟烈. 1994. 试用多元分析方法研究植物形态结构与生态环境的关系. 应用生态学报, 5(4): 378 - 384.
- 李军超,陈 鸷,康博之,等. 1989. 宁夏盐池县草原常见植物同化枝解剖结构观察. 西北植物学报, 19(3): 191 - 196.
- 李正理,李荣放. 1981. 我国甘肃九种旱生植物同化枝的解剖观察. 植物学报, 23(3): 181 - 185.
- 容 丽,王世杰,杜雪莲. 2007. 花江峡谷区常见乔灌植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值对喀斯特石漠化梯度的响应. 林业科学, 43(6): 38 - 44.
- 容 丽,王世杰,杜雪莲. 2006. 喀斯特低热河谷石漠化区环境梯度的小气候效应——以贵州花江峡谷区小流域为例. 生态学杂志, 25(9): 1038 - 1043.
- 容 丽,王世杰,刘 宁,等. 2005. 喀斯特山区先锋植物叶片解剖特征及其生态适应性评价. 山地学报, 23(1): 35 - 42.
- 王耀芝,王勋陵,李 蔚. 1983. 荒漠化草原常见植物叶内部结构的观察. 兰州大学学报:自然科学版, 19(3): 87 - 96.
- 王金照,张文辉. 2004. 不同生境下栓皮栎叶形态解剖的研究. 西北林学院学报, 19(2): 44 - 46.
- 熊康宁,黎 平,周忠发,等. 2002. 喀斯特石漠化的遥感 - GIS 典型研究——以贵州省为例. 北京:地质出版社.
- 赵翠仙,黄子琛. 1981. 腾格里沙漠主要旱生植物旱生结构的初步研究. 植物学报, 23(4): 278 - 283.
- Bongi G, Hubick K T. 1987. On line isotope discrimination of olive leaves (abstract). Suppl Plant Physiol, 83:34.
- Evans J R, Sharkey T D, Berry J A, et al. 1986. Carbon isotope discrimination measured concurrently with gas exchange to investigate  $\text{CO}_2$  diffusion in leaves of higher plants. Australian Journal of Plant Physiology, 13:281 - 292.
- Evans J R, von Caemmerer S, Setchell B A, et al. 1994. The relationship between  $\text{CO}_2$  transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of Rubisco. Aust. J Plant Physiol, 21:4754 - 4795.
- Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. Australian Journal of Plant Physiology, 9:121 - 137.
- Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 40:503 - 537.
- Körner C, Diemer M. 1987. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. Functional Ecology, 1: 179 - 194.
- Körner C, Farquhar G D, Wong S C. 1991. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. Oecologia, 88:30 - 40.
- Lyshede O B. 1978. Studies on outer epidermal cell walls with micro channels in a xerophytic species, New Phytol, 80: 421 - 426.
- Marshall J D, Zhang J. 1994. Carbon isotope discrimination and water use efficiency of native plants of the north central Rockies. Ecology, 75:1887 - 1895.
- Morecroft M D, Woodward F I. 1990. Experimental investigation on the environmental determination of  $^{13}\text{C}$  at different altitudes. Journal of Experimental Botany, 41:1303 - 1308.
- O'Leary M H. 1981. Carbon isotope fractionation in plants. Phytochemistry, 20:553 - 567.
- O'Leary M H. 1988. Carbon isotope in photosynthesis. Bioscience, 38(5):497 - 502.
- Vitousek P M, Field C B, Matson P A. 1990. Variation in foliar  $^{13}\text{C}$  in *Hawaiian metrosideros* polymorpha: A case of internal resistance? Oecologia, 84:362 - 370.

(责任编辑 王艳娜)