

岷江上游干旱河谷矮探春 叶片特征与环境因子的关系

李芳兰, 包维楷*, 吴宁

(中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要: 对岷江上游干旱河谷矮探春(*Jasminum humile* L.)的叶片形态解剖特征进行了显微观察,分析了海拔梯度上叶片形态与环境因子的关系。结果表明,矮探春叶片呈长椭圆形,叶肉组织分化明显;随着海拔升高,叶面积、厚度、干重、饱和含水量、海绵组织厚度,中脉厚度以及厚角组织厚度/中脉厚度之比(M/C)等呈增大趋势,而栅栏组织厚度/海绵组织厚度之比(P/S)则减小;叶片长/宽比、表皮厚度、栅栏组织厚度和比叶重在海拔梯度上无明显差异。叶面积、干重、饱和含水量、叶厚度和海绵组织厚度等参数两两之间呈显著正相关,而它们与P/S均呈显著负相关。叶面积、干重、海绵组织厚度和M/C等主要受土壤含水量的影响,并随着土壤含水量增加而增大;P/S随着土壤含水量和年降水量增加而减小;叶片厚度、饱和含水量和中脉厚度均随着温湿度的降低而增大。岷江上游干旱河谷区土壤水份和生长季温度可能是影响矮探春叶片形态解剖特征的主要因子。

关键词: 矮探春;叶片结构;海拔梯度;干旱河谷;岷江

中图分类号: Q948.11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2007)04-0315-09

Relationship between Leaf Traits in *Jasminum humile* and Environmental Factors in the Dry Valley of the Upper Minjiang River

LI Fang-lan, BAO Wei-kai*, WU Ning

(Chengdu Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: The relationship between leaf characteristics and environmental factors was determined in *Jasminum humile* L. grown in the dry valley of the upper Minjiang River. The leaves were elliptic and leaf mesophyll tissue was distinctively differentiated. Leaf area, leaf thickness, leaf dry weight, leaf saturated water content, spongy tissue thickness, mid-vein thickness and the ratio of mid-vein thickness to collenchyma thickness (the M:C ratio) increased with increasing altitude. The ratio of palisade tissue thickness to spongy tissue thickness (the P:S ratio) declined as altitude increased. No significant differences were found in the ratio of leaf length to leaf width, epidermal thickness, palisade tissue thickness and specific leaf weight along altitude gradient. There were significant and positive correlations among leaf area, leaf dry weight, saturated water content, leaf thickness and spongy tissue thickness, while all of these parameters were negatively correlated with the P:S ratio. Leaf area, leaf dry weight, spongy tissue thickness and the M:C ratio increased mainly with increasing soil water content. However, the P:S ratio decreased with increasing soil water content and annual rainfall. Leaf thickness, leaf saturated water content and mid-vein thickness increased with decreasing temperateness. It is likely that leaf traits

收稿日期: 2006-09-11 接受日期: 2006-12-28

基金项目: 中国科学院知识创新工程项目(KZCX2-XB2-02, KZCX3-SW-339); “西部之光”人才计划项目资助

* 通讯作者 Corresponding author

in *J. humile* are affected mainly by soil water content and temperature during the growing period in the habitat.

Key words: *Jasminum humile*; Leaf structure; Altitude; Dry valley; Minjiang River

植物长期生长在某一环境中,形成了良好的环境适应性,植物本身的形态结构和生理生态特征与环境因子之间的相关性是其适应环境的基础。叶片是陆生植物主要的光合作用器官,与植物体及生态系统的功能密切相关^[1-2],同时也受环境因子如水分、温度和光照等的显著影响,可体现植物对环境变化的适应状况^[3-4]。叶片适应于环境的变化往往表现出外部形态和内部结构的改变等^[5-7]。多年来,叶形态解剖特征的观察不仅运用于种属间分类与系统关系的探讨,而且用于揭示植物与生态环境之间的关系。以往的生态解剖学研究很少综合分析环境胁迫下叶表型差异与生理生态功能之间的变化关系,以及这种变化对植物生长的影响。

岷江上游干旱河谷位于横断山区的东北缘,属于典型的山地生态系统,海拔高度变化对生态环境的空间异质性起决定性作用,生态环境的立体差异明显,导致植物以及植物群落的垂直性变化也相当显著^[8]。在海拔 2 200 m 以下为干旱河谷中心带。耐旱灌丛不仅对于干旱河谷水土保持起着重要作用,也为寻求区域退化植被的恢复重建途径提供了良好的研究材料。近年来,有关该地区的水分动态、灌木种群和群落特征以及物种多样性等方面已有大量的相关研究^[9-12]。但河谷内生态环境十分脆弱,植被恢复效率偏低,因此从生态解剖学的角度入手,结合生理生态机能的研究,探讨海拔梯度上灌木叶片的变化特点,是正确认识乡土植物对生态环境变化适应性的重要突破口。

矮探春(*Jasminum humile* L.),又名小黄素馨,属于木犀科素馨属,广泛分布于我国四川、云南、西藏等地区,在伊朗、阿富汗、喜马拉雅山区以及缅甸也有分布;主要生长于海拔 1 120–3 300 m 的河滩、干燥山坡或疏林地,具有抗旱、耐贫瘠等特点。该物种的叶有清火、解毒等功效,因而具有较大的药用价值和经济价值。在岷江干旱河谷区,矮探春是耐旱灌草群落中一种重要的乡土伴生灌木,在保持水土和维护干旱河谷区群落结构完整性和稳定性等方面具有重要的生态学意义。但是目前的植被恢复研究和物种的选择多局限于几个优势物种,而这些伴生物种在干旱河谷生态系统中的重要性未得到

足够的重视,从而限制了人们对于干旱河谷乡土植物的生态适应性的整体认识。因此,本研究在矮探春连续分布的海拔范围内(1 600–2 000 m)设立叶片取样点,运用生态学和多元统计分析方法,比较分析不同海拔高度成熟叶片的形态解剖结构及生态学特性,以探讨不同海拔梯度上矮探春叶片特征的变化特点;分析叶片特征的变化与环境因子的关系,进一步确定影响叶片特征变化的主导因子;探讨矮探春对于干旱河谷生态环境的适应机制。

1 研究地区和研究方法

1.1 自然概况

研究区域位于四川省阿坝藏族羌族自治州茂县凤仪镇大沟静州山(103°54′04″–103°56′52″,北纬 31°37′20″–31°44′53″)。山体相对高度 1 600–3 500 m,由于河谷深切,焚风效应显著,干湿季分明,河谷地区年平均气温 11.2℃,≥10℃的年积温为 3 293.3℃;年降水量 494.8 mm,其中 5–10 月份降水占年总降水的 80% 以上;年蒸发量为 1 332.4 mm,年干燥度 K 值为 1.74;该区域以褐土为主,土壤肥力偏低^[13]。不同海拔的环境因子如表 1 所示。海拔 1 600–2 200 m 之间的自然植被以适应干旱河谷气候的耐旱灌草丛为主。植物群落结构单一,平均高度为 1.0–1.5 m,盖度一般为 20%–60%。矮探春在该区域的不同海拔高度形成连续分布,其它主要物种是多刺、多毛、低矮或匍匐生长的小灌木、半灌木或小半灌木等,如白刺花(*Sophora davidii*)、四川黄栌(*Cotinus coggygia*)、小马鞍羊蹄甲(*Bauhinia faberi* var. *microphylla*)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)、栒子(*Cotoneaster* sp.)、刺旋花(*Convolvulus tragacanthoides*)、扁桃(*Prunus communis*)、岷谷木蓝(*Indigofera lenticellate*)、金花蚤草(*Pulicaria chrysantha*)等,具有叶小而肉质以及发达角质层等旱生型特征^[14];草本种类有川甘亚菊(*Ajania potaninii*),多种蕨(*Coryopteris* spp.)和禾本科植物等^[15]。近年来人为活动的加剧对区域内生态环境影响较大。本研究以分布在静州山南坡 1 650、1 750、1 850 和 1 950 m 等 4 个海拔高度上的矮探春种群为研究对象。

表1 采样地环境条件

Table 1 Environmental conditions of the sampling site

	海拔 Altitude (m)			
	1 950	1 850	1 750	1 650
年降水量 Annual precipitation (mm)	610	594	574	551
年平均温度 Annual mean temperature (°C)	9.45	10.04	10.64	11.23
最热月平均温度 Mean temperature at the hottest month (°C)	18.79	19.46	20.13	20.80
最冷月平均温度 Mean temperature at the coldest month (°C)	-0.53	0.05	0.63	1.21
有效温度 Effective temperature (°C)	12.67	12.84	13.02	13.20
温和度 Temperateness (°C)	49.87	50.52	51.08	51.56
土壤含水量 Water content of soil (%) ^[16]	13.80	12.92	9.98	7.76

表2 采样点地形因子和矮探春生长特征

Table 2 Topographical factors of the sampling site and growth traits of *Jasminum humile*

海拔 Altitude (m)	坡度 Slope gradient (°)	坡向 Slope aspect	株高 Height (m) [*]	基径 Basal diameter (mm) [*]	采样位置 Sampling position (m) [*]
1 950	34	SE	0.88	16.04	0.70
1 850	27	SE	0.76	17.81	0.64
1 750	37	SE	0.72	15.32	0.57
1 650	30	SE	0.63	15.01	0.49

*5株平均值 Mean values of five individuals.

1.2 取样方法

2003年9月,在4个海拔高度分别选5株基径较一致的植株,每株采集其树冠上层不同向光处的当年生枝上的成熟叶8枚,装入盛水的塑料瓶,每个海拔共取40片叶立即带回实验室进行形态和生物量及饱和含水量的测定;同样每株另取5枚叶片,立即用FAA(50%乙醇:甲醛38%:冰醋酸99.5%)野外固定,用于解剖特征参数的测定。每个海拔梯度共取25片叶进行解剖结构参数的测定。同时记录相关采样地详细信息,包括株高、基径、采样位置(采集叶片的树冠距离地面的高度)、具体坡度与坡向等(表2)。

1.3 测定方法

1.3.1 叶形态参数测定

采用叶长/宽比和叶面积(Leaf area, LA)作为形态学特征参数。同时测定叶片干重、比叶重、饱和重以及饱和含水量等。测定程序是:将叶片从水中取出,去掉叶柄,拭掉表面水,立即用天平称取饱和重。称量过的叶片用激光扫描仪扫描叶轮廓后,用arcview3.2软件计算其叶面积。用GUANGLU电子

数显卡尺取平行于中脉最长段测量叶长,取垂直中脉最宽部位测量叶宽,计算叶长/叶宽。叶测量后在80°C烘干,称取干重(Dry weight, DW)。最后计算比叶重(Specific leaf weight, $SLW=DW/LA$)。

1.3.2 叶片解剖结构参数测定

将固定好的叶片用50%的乙醇清洗后,沿中脉取中间部位的材料用常规石蜡切片法获取横切面,具体方法见文献[16]。在OlympusBH-2光镜下观测叶表皮厚度、栅栏组织厚度、细胞层数、海绵组织厚度、叶片厚度、中脉厚度和中脉厚角组织厚度等7项指标。

1.4 环境参数的确定

根据在研究地区海拔1 652、1 850和2 035 m设置的3个气象观测点1999-2002年的实际观测资料^[14],推算不同海拔高度年降水量、年平均温度、最暖月温度、年生物温度、最冷月温度、有效温度、温和度和土壤含水量等参数(表1)。具体推算方法见文献[3,14]。

1.5 数据处理

采用ANOVA分析海拔梯度上叶片特征参数

的差异, 以及用 Pearson 相关系数初步分析叶特征参数及其与环境因子之间的相关关系, 进一步利用多元逐步回归分析法确定影响叶片特征的主导因子, $0.01 \leq P \leq 0.05$ 为差异显著, $P \leq 0.01$ 为差异极显著, 整个计算过程在 SPSS 和 EXCEL 软件系统下完成。

2 结果和分析

2.1 叶片形态特征及其与环境因子的关系

矮探春叶片呈长椭圆形, 叶片长/宽的比值平均为 2.09 ± 0.04 。海拔梯度上叶面积在 $(4.84 \pm 0.15) - (8.80 \pm 0.35) \text{ cm}^2$ 之间; 叶片干重和饱和含水量分别在 $(0.033 \pm 0.001) - (0.051 \pm 0.001) \text{ g}$ 和 $(0.014 \pm 0.001) - (0.027 \pm 0.001) \text{ g}$ 之间, 三者随着海拔升高具有相似的增大趋势(图 1A-C), 但在 1650 m 与 1750 m 之间的变化均不明显。比叶重在 $(0.49 \pm 0.01) - (0.54 \pm 0.02) \text{ g cm}^{-2}$ 之间, 在海拔梯度上未见明显的规律性变化(图 1D)。

逐步回归结果显示, 土壤水分含量是影响矮探春叶面积扩展的主要环境因子(表 4)。这说明干旱河谷区低海拔地区降水较少、土壤含水量较低, 叶面积扩展和植物生长受到严重的干旱胁迫。相关研

究表明, 温度升高也可增大叶面积^[17-18]。但在本研究的干旱河谷环境条件下, 由于低海拔地区气温相对较高, 导致叶表面蒸腾速率增大, 植物面临大量失水的胁迫, 叶片面积的减小可能是矮探春对干旱胁迫的适应机制。因为叶面积变小降低了植物的表面蒸腾, 可显著提高水分利用率^[19-22], 从而增强了植物在干旱环境中的水分利用能力。叶面积与其干重之间显著的正相关关系(表 3)也进一步说明在低海拔干热环境中叶面积减小严重限制了植物生物量的积累, 而高海拔地段土壤含水量增加而温度降低, 较为良好的水热条件有利于促进叶片的生长。

比叶重是反映植物的生长和水分利用能力的一个重要参数。Chartzoulakis 等^[6]报道鳄梨(*Persea americana*)的比叶重受土壤水分的胁迫而减小。在温度方面, Higuchi 等^[23]对 *Annona cherimola* 的研究表明, 比叶重随着环境中温度升高而增大, 比叶重的增加也可减少植物由叶表面蒸腾而引起的水分丧失, 因而具有保水作用, 这可能也是植物提高水分利用效率的途径之一。另外, 比叶重的增加也提高了叶片的支持和抵御的能力^[24]。比叶重较大的叶片(较厚)通常单位面积具有较多的色素和蛋白质含量^[25], 因此具有较强的光合作用能力和生长速率。干旱河谷矮探春的比叶重、叶厚度与干重之间显著正

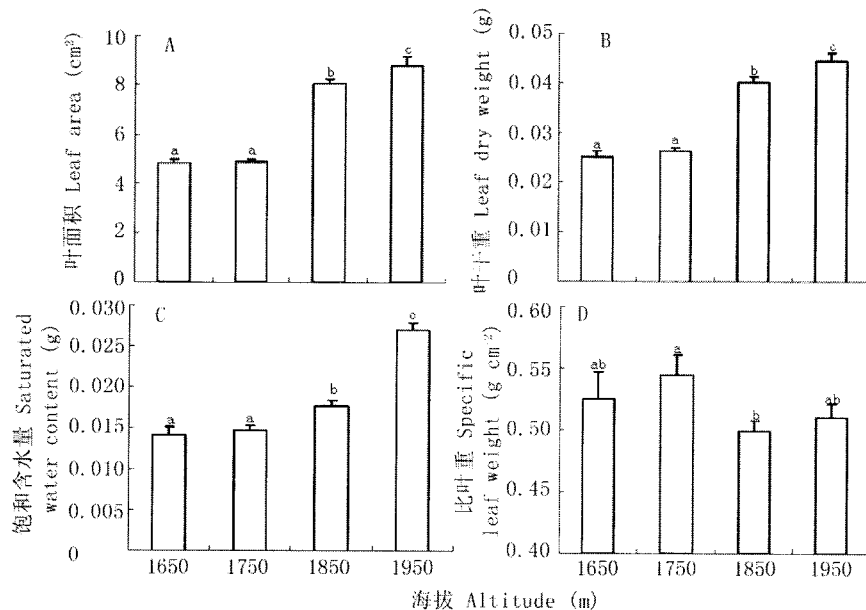


图 1 岷江上游干旱河谷矮探春叶片面积(A), 干重(B), 饱和含水量(C)和比叶重(D)在海拔梯度上的变化

Fig. 1 Changes in leaf area (A), leaf dry weight (B), saturated water content (C) and specific leaf weight (D) of *Jasminum humile* along the altitude gradient in the dry valley of the upper Minjiang River

不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。Different letters show significant differences among four elevations at 0.05 level.

相关关系进一步证明了上述观点(表 3)。类似的研究表明,四川黄栌(*Cotinus coggygia*)比叶重的变化与环境中的水热综合因子密切相关^[14]。但是对于矮探春而言,比叶重的变化及其与环境因子之间的相关性均不显著(表 4),可能是由于干旱河谷地形和气候条件十分复杂,微环境的变化多样,因此对叶面积和生物量的影响亦具有多样性,虽然矮探春的叶面积和干重均随海拔升高而增大,但其变化程度存在着差异,使得比叶重未呈现出明显规律性的变化。研究结果的不一致可能在于被观测物种的叶面积和干重对海拔梯度上生态环境变化的反应有所不同。海拔梯度上矮探春的比叶重与叶面积和干重的变化相反(表 3),这似乎表明叶面积扩展比其生物量增加对水热因子的变化反应更敏感,变化更大。Villagra 等^[20]对豆科植物 *Prosopis argentina* 和 *Prosopis alpataco* 的研究也表明叶面积大小对干旱胁迫的反应最敏感。

叶片渗透势的大小与气孔的调节和维持细胞膨胀有关^[27-28],可反映植物对干旱胁迫的忍受程度。一般认为,叶片渗透势随着干旱胁迫而降低^[6,29]。然而饱和含水量与叶片渗透势正相关^[9],因此叶片的饱和含水量的大小能间接地反映植物对环境中的水分利用状况^[14]。本研究的结果也表明在干旱河谷低海拔地段,温度高而土壤含水量低,植物可能通过降低叶饱和含水量来提高水分利用率。因为叶饱和含水量低的叶片即使有少量的水分丧失也能引起植物水势大幅度降低,这有利于植物对土壤水分

的吸收^[30-31],是植物对低水分利用率的生理调节机制^[6,14]。此外,叶片饱和含水量与叶面积之间的正相关关系(表 3)表明饱和含水量与植物的生长密切相关。低海拔地区由于生长季高温和由此带来的过量的蒸发导致叶片光合速率降低,叶片内有机质积累较少,组织或细胞间隙小、密度大,因而叶干重和饱和含水量都较小,而高海拔地段的水热条件有所好转,适宜于植物生长发育,因此叶干重和饱和含水量也增大。

综合分析表明,干旱河谷的低海拔地段矮探春较小的叶片及其较低的饱和含水量可能是对干旱和高温环境的适应,而较大的叶面积及较高的饱和含水量则是对高海拔地段相对湿润环境的适应,支持了蔡永立等^[32]和费松林等^[3]对壳斗科乔木和李芳兰等^[14,16]对干旱河谷其它灌木的研究结果。这说明干旱河谷区土壤含水量不足和生长季节高温(温和度和有效温度)可能成为限制矮探春叶面积和干重增加的主要环境因子(表 4)。

2.2 叶片解剖特征及其与环境因子的关系

矮探春叶片厚度在 $(209.83 \pm 3.55) - (246.66 \pm 6.33) \mu\text{m}$ 之间,随着海拔上升以及温和度的降低呈增加趋势(表 4),尤其在海拔 1 750 m 以上地段更加明显(图 2A),这进一步说明干旱河谷地区海拔低的高温环境以及由此引起的干旱胁迫对叶片形态的影响显著。

如图 3 所示,叶表皮均由一层长方形或方形细胞构成,上下表皮平均厚度分别为 $(14.55 \pm 0.27) \mu\text{m}$

表 3 岷江上游干旱河谷矮探春叶片特征之间的皮尔森相关系数

Table 3 Pearson's correlation coefficients among leaf characteristics of *Jasminum humile* in the dry valley of the upper Minjiang River

	叶面积 Leaf area	干重 Dry weight	比叶重 Specific leaf weight	饱和含水量 Saturated water content	叶片厚度 Leaf thickness	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness (P)	海绵组织厚度 Spongy tissue thickness (S)
干重 Dry weight	0.999 ^{***}	-					
比叶重 Specific leaf weight	-0.834 ^{**}	-0.806 [*]	-				
饱和含水量 Saturated water content	0.850 [*]	0.869 [*]	-0.503	-			
叶片厚度 Leaf thickness	0.985 ^{***}	0.983 ^{***}	-0.822 [*]	0.773 ^{**}	-		
栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness (P)	0.393	0.433	0.138	0.517 ^{**}	0.449	-	
海绵组织厚度 Spongy tissue thickness (S)	0.967 ^{***}	0.963 ^{***}	-0.835 ^{**}	0.712 ^{**}	0.996 ^{***}	0.427	-
P/S	-0.969 ^{***}	-0.960 ^{***}	0.895 ^{**}	-0.695 ^{**}	-0.988 ^{***}	-0.318	-0.993 ^{***}

* 表示显著相关 ($P \leq 0.05$); ** 表示极显著相关 ($P \leq 0.01$)。* and ** indicate significant differences at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

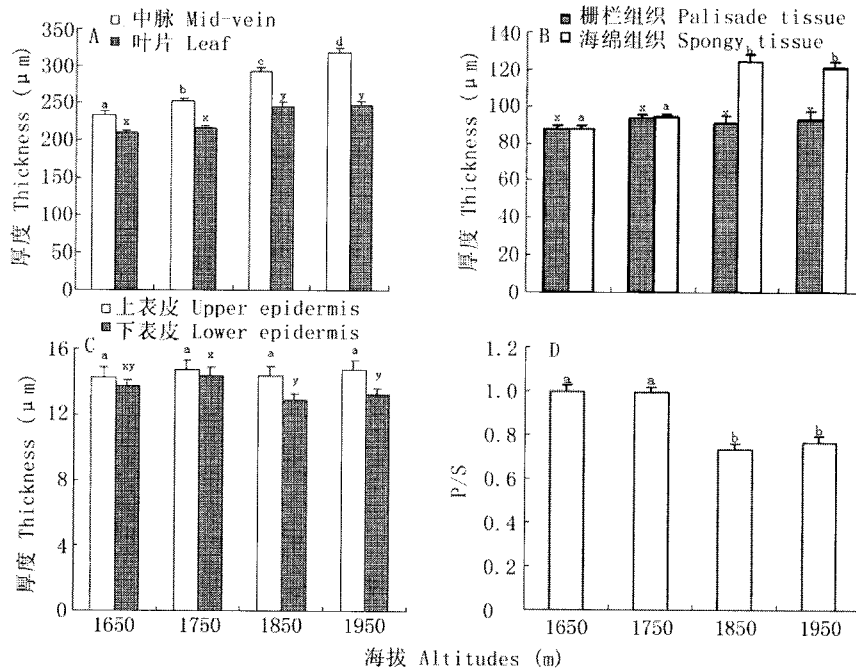


图 2 岷江上游干旱河谷矮探春叶片特征在海拔梯度上的变化

Fig. 2 Changes in leaf characteristics of *Jasminum humile* along the elevation gradients in the dry valley of the upper Minjiang River

A: 叶片和中脉厚度 Leaf and mid-vein thickness; B: 栅栏组织和海绵组织厚度 Palisade tissue (P) and spongy tissue (S) thickness; C: 表皮厚度 Epidermis thickness; D: P/S. 同一参数不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。Different letters on the same parameter show significant differences at 0.05 level.

表 4 岷江上游干旱河谷矮探春叶片特征与环境因子之间逐步回归分析的决定系数(R²)

Table 4 Determination coefficients between leaf characteristics in *Jasminum humile* and environmental factors by the stepwise regression analysis

叶片特征 Leaf characteristic	环境因子 Environmental factor	逐步回归结果 Stepwise regression			
		R ²	P	F	相关性 Correlation
叶面积 Leaf area	土壤含水量 Water content of soil	0.58	0.00	260.83	+
叶片干重 Leaf dry weight	土壤含水量 Water content of soil	0.51	0.00	166.53	+
饱和含水量 Saturated water content	温和度 Temperateness	0.51	0.00	80.59	-
	有效温度 Effective temperature	0.51	0.00	80.59	-
中脉厚度 Mid-vein thickness	温和度 Temperateness	0.77	0.00	128.91	-
叶厚度 Leaf thickness	温和度 Temperateness	0.58	0.00	52.32	-
中脉厚度/厚角组织厚度 Mid-vein thickness/collenchyma thickness	土壤含水量 Water content of soil	0.39	0.02	5.97	-
海绵组织厚度 Spongy tissue thickness	土壤含水量 Water content of soil	0.76	0.00	122.59	+
栅栏组织厚度/海绵组织厚度 Palisade tissue thickness/spongy tissue thickness	土壤含水量 Water content of soil	0.69	0.00	40.34	-
	年降水量 Annual precipitation	0.69	0.00	40.34	-

和(13.53±0.22) μm。表皮细胞排列紧密,外切向壁平齐,内切向壁内突。这些特征可有效地防止水分蒸腾和强辐射对叶肉组织的伤害^[33-35],可能是矮探春长期适应干旱环境的结构基础。与前期对白刺花

(*Sophora davidii*)的研究结果一致^[16],矮探春叶表皮厚度和细胞层数可能是较为保守的性状,受环境变化的影响比较小,在海拔梯度上未见明显的变化(图 2C)。

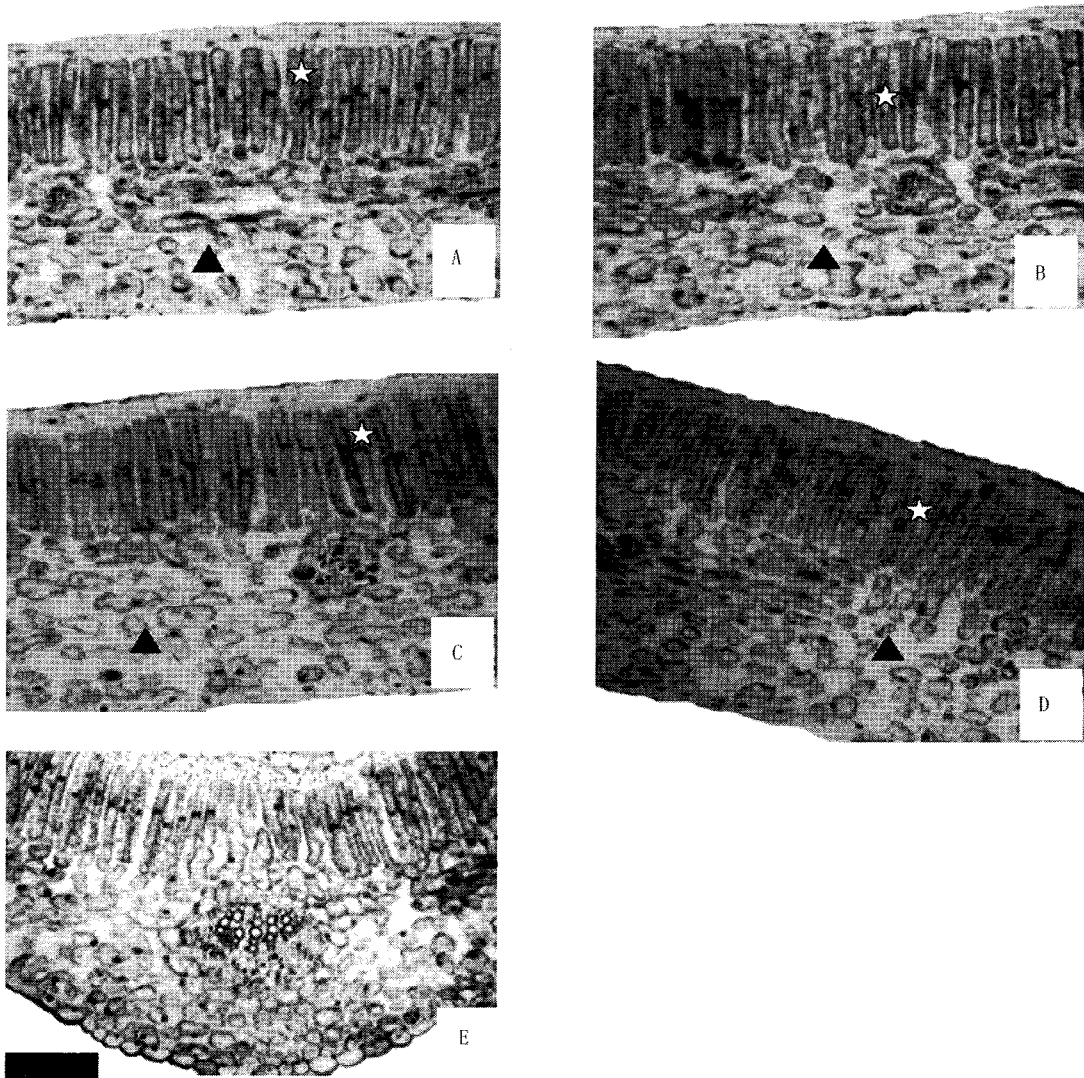


图 3 岷江上游干旱河谷海拔梯度上矮探春叶片解剖结构

Fig. 3 Leaf anatomical structure of *Jasminum humile* along the elevation gradients

A: 1 650 m; B:1 750 m; C:1 850 m; D:1 950 m; E: 中脉 Mid-vein; ☆ 栅栏组织 Palisade tissue; ▲ 海绵组织 Spongy tissue; Bar=50 μm

矮探春的叶为异面叶(图 3A-D),叶肉明显分化形成近上表皮的栅栏组织和近下表皮的海绵组织两部分,前者由 1-2 层排列紧密的柱状细胞组成,后者细胞形状不规则。在横切面上,叶肉栅栏组织细胞长柱形和海绵组织排列紧密等结构特征也是植物对干旱和强光生态环境的适应。栅栏组织与海绵组织的分化程度可反映环境中的水分状态^[32,35]。在干旱环境中,植物常表现为叶肉栅栏组织发达而海绵组织相对减少等特征,并且在一定环境条件下存在着一个最佳的栅栏组织和海绵组织厚度(P/S)的比值,在一定程度上,P/S 值相对较大则植物净光

合速率较大^[21]。干旱河谷海拔梯度上,矮探春的叶片栅栏组织厚度与海绵组织厚度分别在(97.49±1.90)-(93.25±2.58) μm 和(87.25±1.71)-(124.53±3.62) μm 之间。栅栏组织厚度和细胞层数等均无明显变化,而海绵组织在海拔 1 750 m 以上地段明显增厚(图 2B),因此导致栅栏组织厚度 / 海绵组织厚度的比值在海拔 1 750 m 以上明显减小(图 2D),说明叶肉厚度的改变主要在于细胞大小的变化,并且海绵组织对海拔梯度上环境变化更加敏感,它的增厚对叶厚度变化起着非常重要的作用。容丽等^[35]对喀斯特地区的多种先锋植物和 Chen 等^[34]对胡杨(*Populus*

euphratica)的研究也得出了类似的结论。但是安黎哲等^[31]的研究表明,高海拔地区生长的火绒草(*Leontopodium leontopodioides*)栅栏组织和中脉厚角组织细胞增厚,而且栅栏组织厚度/海绵组织厚度之比增大。不同的研究结果可能与所选的海拔梯度及其生态环境差异性有关,植物对不同类型的环境变化的适应方式有所差异,而且受物种间遗传特征的差异也是一个重要原因。在干旱河谷海拔 1 600–1 950 m 的范围内,植物主要面临干旱和高温环境的胁迫,其中水分因子(土壤含水量和年降水量)是影响矮探春叶肉结构特征的主导因子(表 4),而在上述高山环境中(海拔 2 500 m 以上)植物主要受低温和由其带来的生理干旱以及强辐射的影响^[33]。在干旱河谷低海拔地段植物叶肉细胞(主要是海绵组织)体积及细胞间隙较小,栅栏组织较海绵组织发达,有助于 CO₂ 等气体从气孔下室传导到光合作用场所,可适当抵消因气孔关闭和叶肉结构变化引起的 CO₂ 传导率的下降,从而能提高植物的光合作用速率和水分利用率^[6,25]。这可能是植物适应干旱环境的结构基础,表现出该物种对干旱环境的适应性。

本研究还发现,矮探春叶片具有发达的网状叶脉和厚角组织,中脉在叶下部凸起呈半圆形(图 3E);厚角组织较发达,约占中脉厚度的 34%。这些特征不仅可提高水分从叶脉基部向叶肉细胞的传输能力,而且能够在逆境中抵御物理损伤和因失水萎蔫而造成的损伤^[17,24]。在 4 个海拔梯度上,中脉厚度在(233.17 ± 6.90)–(318.67 ± 6.70) μm 之间,并随着海拔上升而显著增厚(图 2A)。中脉厚度/厚角组织厚度的比值在低海拔地段相对较大,并与土壤含水量呈显著负相关(表 4)。此结果与 Castro-Diez 等^[24]的观点基本一致,可能是矮探春对干旱河谷生态环境的另一种适应方式。

3 结论

岷江上游地区属于青藏高原东部典型高山峡谷区,受该地区独特的地形和大陆性季风气候的影响,干湿季分明,水分和温度等因子受海拔高度变化极为显著,在海拔 1 650–2 000 m 的干旱河谷区降水量和土壤含水量均随着海拔上升而明显增加,但温度明显下降(表 1)。因而海拔梯度上生态环境总体表现为低海拔地段干暖少雨,高海拔地段低温

潮湿。矮探春是干旱河谷中一种重要的乡土伴生灌木,长期生长在这种环境中,获得了适应干旱河谷生态环境的形态结构特征,叶片表现出中生型结构。但是,叶片结构和生态学特性随着环境因子的改变而发生了不同程度的变化,具体表现为叶面积、干重、饱和含水量、叶片厚度和叶肉组织厚度随着海拔上升呈增加趋势,而栅栏组织厚度/海绵组织厚度的比值减小。这些变化一方面表明低海拔严酷的环境条件限制了植物的生长和生产力,另一方面体现了乡土植物对生存环境的适应性。海拔梯度上叶片特征与环境因子之间具有良好的相关性,但土壤含水量以及温和度则对叶片特征影响最为显著,证明岷江上游干旱河谷区,土壤水分短缺和生长季高温可能是影响叶片特征的主要因子。

参考文献

- [1] Rócas G, Scarano F R. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes [J]. Bot J Linn Soc, 2001, 136:231–238.
- [2] Prior L D, Eaus D, Bowman D M J S. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern [J]. Aust Funct Ecol, 2003, 17:504–515.
- [3] Fei S L(费松林), Fang J Y(方精云), Fan Y J(樊拥军), et al. Anatomical characteristics of leaves and woods of *Fagus lucida* and their relationships to ecological factors in Mountain Fanjingshan, Guizhou, China [J]. Acta Bot Sin(植物学报), 1999, 41(9): 1002–1009.(in Chinese)
- [4] Klich M G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity [J]. Environ Exp Bot, 2000, 44(3): 171–183.
- [5] Anyia A O, Herzog H. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought [J]. Europ J Agron, 2004, 20:327–339.
- [6] Chartzoulakis K, Patakas A, Kofidis G, et al. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars [J]. Sci Hort, 2002, 95:39–50.
- [7] He J S(贺金生), Chen W L(陈伟烈), Wang X L(王勋陵). Morphological and anatomical features of *Quercus* Section Suber and its adaption to the ecological environment [J]. Acta Phytoecol Sin(植物生态学报), 1994, 18(3):219–227.(in Chinese)
- [8] Zhang R Z(张荣祖). The Dry Valleys of the Hengduan Mountains Region [M]. Beijing: Science Press, 1992:42–66.(in Chinese)
- [9] Li C W(李崇巍), Liu S R(刘世荣), Sun P S(孙鹏森), et al. Modeling canopy rainfall interception in the upper watershed of the Minjiang River [J]. Acta Phytoecol Sin(植物生态学报), 2005, 29(1):60–67.(in Chinese)
- [10] Guan W B(关文彬), Ye M S(冶民生), Ma K M(马克明), et al.

- The relationships between plant community species turnover rates and environmental factors in the arid valley of Minjiang River [J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), 2004, 24(11):1367-1373.(in Chinese)
- [11] Zhang W H(张文辉), Lu T(卢涛), Ma K M(马克明), et al. Analysis on the environmental and spatial factors for plant community distribution in the arid valley in the upper reach of Minjiang River [J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), 2004, 24(3):551-558.(in Chinese)
- [12] Zhang S B, Zhou Z K, Hu H, et al. Photosynthetic performances of *Quercus pannosa* vary with altitude in the Hengduan Mountains, southwest China [J]. *For Ecol Manag*, 2005, 212:291-301.
- [13] Wang C M(王春明), Bao W K(包维楷), Chen J Z(陈建中), et al. Profile characteristics and nutrients of dry cinnamon soils in dry valley of the upper Minjiang River [J]. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2003, 29(3):230-234.(in Chinese)
- [14] Li F L(李芳兰), Bao W K(包维楷), Liu J H(刘俊华). Leaf characteristics of *Cotinus coggygia* along an elevation gradient and their relationship to environmental factors in dry valley of the upper Minjiang River [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin*(西北植物学报), 2005, 25(11):2277-2284.(in Chinese)
- [15] Liu G H(刘国华), Zhang J Y(张洁瑜), Zhang Y X(张育新), et al. Distribution regulation of aboveground biomass of three main shrub types in the dry valley of Mingjiang River [J]. *J Mount Sci* (山地学报), 2003, 21(9):24-32.(in Chinese)
- [16] Li F L(李芳兰), Bao W K(包维楷), Liu J H(刘俊华), et al. Eco-anatomical characteristics of *Sophora davidii* (Franch.) Skeels leaves along an elevation gradient in the Minjiang River dry valley [J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 2006, 17(1):5-10.(in Chinese)
- [17] Wang X L(王勋陵), Wang J(王静). *Plant Morphology-Environment* [M]. Lanzhou: Lanzhou University Press, 1989:105-138.(in Chinese)
- [18] Bussotti F, Bottaci A, Bartolesi A, et al. Morpo-anatomy alterations in leaves collected from beech trees in condition of natural water stress [J]. *Environ Exp Bot*, 1995, 35(2):201-213.
- [19] Maggio A, De Pascale S, Ruggiero C, et al. Physiological response of field-grown cabbage to salinity and drought stress [J]. *Europ J Agron*, 2005, 23:57-67.
- [20] Gindaba J, Rozanov A, Negash L. Response of seedlings of two *Eucalyptus* and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress [J]. *For Ecol Manag*, 2004, 201:119-129.
- [21] Martin P J, Stephens W. Willow growth in response to nutrients and moisture on a clay landfill cap soil. I. Growth and biomass production [J]. *Biores Techn*, 2006, 97:437-448.
- [22] Jurado E, Garcia J F, Flores J, et al. Leguminous seedlings establishment in *Tamaulipan* thornscrub of northeastern Mexico [J]. *For Ecol Manag*, 2006, 221:133-139.
- [23] Higuchi H, Sakuratani T, Utsunomiya N. Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) trees [J]. *Sci Hort*, 1999, 80: 91-104.
- [24] Castro-Diez P, Puyravaud J P, Cornelissen J H C. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of wide range of woody plant species and types [J]. *Oecologia*, 2000, 124:476-486.
- [25] Liu F, Andersen M N, Jacobsen S E, et al. Stomatal control and water use efficiency of soybean (*Glycine max* L. Merr.) during progressive soil drying [J]. *J Environ Exp Bot*, 2005, 54:33-40.
- [26] Villagra P E, Cavagnaro J B. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alataco* [J]. *J Arid Environ*, 2006, 64:390-400.
- [27] Rosales-Serna R, Kohashi-Shibata J, Acosta-Gallegos J A, et al. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars [J]. *Field Crops Res*, 2004, 85: 203-211.
- [28] Bargali K, Tewari A. Growth and water relation parameters in drought-stressed *Coriaria nepalensis* seedlings [J]. *J Arid Environ*, 2004, 58:505-512.
- [29] Bosabalidis A M, Kofidis G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars [J]. *Plant Sci*, 2002, 163: 375-379.
- [30] Dong X J, Zhang X S. Some observations of the adaptations of sandy shrubs to the arid environment in the Wu Us sand land leaf water relations and anatomic feature [J]. *J Arid Environ*, 2001, 48: 41-48.
- [31] Baigorri H, Antolín M, Sánchez-Díaz M. Reproductive response of two morphologically different pea cultivars to drought [J]. *Europ J Agron*, 1999, 10:119-128.
- [32] Cai Y L(蔡永立), Song Y C(宋永昌). Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China. I. Leaf anatomical characters [J]. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), 2001, 25(1):90-98.(in Chinese)
- [33] An L Z(安黎哲), Dai Y L(戴怡龄), Chen T(陈拓), et al. Comparative study of the characteristics of leaf morphological structure of *Leontopodium leontopodiodes* (Compositae) for three elevations at the source area of the Arimqi River [J]. *J Glac Geoc* (冰川冻土), 2004, 26(4):474-481.(in Chinese)
- [34] Chen Y N, Wang Q, Ruan X, et al. Physiological response of *Populus euphratica* to artificial water-recharge of the lower reaches of Tarim River [J]. *Acta Bot Sin*, 2004, 46:1393-1401.
- [35] Rong L(蓉丽), Wang S J(王世杰), Liu N(刘宁), et al. Leaf anatomical characters and its ecological adaptation of the pioneer species in the Karst mountain area [J]. *J Mount Sci*(山地学报), 2005, 23(1):35-42.(in Chinese)