

文章编号: 1672-9250(2008)01-0036-11

# 喀斯特小流域内不同背景区植物解剖结构与植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的关系研究

葛永罡<sup>1,2</sup>, 王世杰<sup>1\*</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, 贵州 贵阳 550002;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要:** 本文应用光学显微镜和电子扫描显微镜的方法测量了生长在贵州省清镇市王家寨小流域内不同背景区(喀斯特与非喀斯特) 11种植物的叶片解剖结构, 比较了不同背景区整体植物以及各样地之间相同植物的叶片解剖结构与其  $\delta^{13}\text{C}$  值的相关关系。研究表明, 研究区内所有植物从非退化到退化过程中的叶片解剖结构与  $\delta^{13}\text{C}$  值呈现显著的正相关关系, 喀斯特背景区的竹叶椒和小叶鼠李, 非喀斯特背景区的粉枝莓、油茶和构树的叶片解剖结构与  $\delta^{13}\text{C}$  值也呈现显著的正相关关系, 喀斯特背景区与非喀斯特背景区植物具有比较一致的变化趋势, 而生长在两背景区的同种植物叶片解剖结构和  $\delta^{13}\text{C}$  值均无显著性差异。这说明了在本研究小流域内, 由于光、热、水、气等外部影响因素的一致性, 不同背景区从非退化样地到退化样地的发展过程中, 植物叶片的解剖形态特征为了适应环境的改变而产生了相同的响应趋势, 这些响应变化均与植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值具有正相关关系, 尤其是石漠化样地上的植物叶片解剖形态特征以及其  $\delta^{13}\text{C}$  值对生境条件的响应是最迅速和最敏感的。

**关键词:** 植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值; 水分利用效率(WUE); 叶片解剖特征; 喀斯特与非喀斯特背景

中图分类号: X173

文献标识码: A

将植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值作为其长期水分利用效率(WUE)的可靠指标在近30年来取得了大量的研究成果<sup>[1-11]</sup>。植物的WUE存在着时空的变化, 如不同的气候带、方位、海拔高度、季节、时辰等因素均会对其产生影响。而对植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的判别产生影响的因素很多, 以往对其影响因素的研究重点都集中在外在和内在影响因素上, 外在影响因素主要在诸如光照、水分、空气湿度、叶温、饱和差、 $\text{CO}_2$ 、干旱等方面<sup>[12-14]</sup>; 内在影响因素主要在诸如叶水势、气孔、光合速率、蒸腾速率、光合途径等方面<sup>[15-18]</sup>。这些研究在我国的森林、草原、沙漠、农田等生态系

统等方面已有许多报道, 这为评价植物的水分利用特性、遗传改良等提供了大量的研究指标。而系统地对植物叶片进行解剖, 并且结合其形态结构对植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值影响的研究却少见报道, 在喀斯特背景区该方面的工作更是薄弱。

本研究区域内同时存在喀斯特与非喀斯特背景区, 就喀斯特背景区而言, 喀斯特石漠化样地由于其独特的地质条件, 如岩石可溶、土壤浅薄、植被覆盖率低等特点, 使得其生境条件脆弱且常伴随着临时性干旱的发生。并且样地从非退化到退化的过程中植物经过了长期的自然选择, 其内部结构形态特征必然发生了量与质的变化去适应退化的环境, 尤其是对环境变化最为敏感的植物叶片器官, 其叶片解剖结构性状的变异性将直接反映出环境的胁迫以及植物自身的适应性。而对植物叶片进行解剖结构及其所指示的生态学意义方面的研究将有助于我们从微观的角度去解译植物的形态结构与其水分利用之间的关系。而作为非喀斯特背景区, 虽然其地

收稿日期: 2007-09-28; 修回日期: 2007-10-18

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2006CB403200); 中国科学院知识创新工程方向性项目(kzcx2-yw-306); 创新团队国际合作伙伴计划; 国家自然科学基金面上项目(40672112)。

第一作者简介: 葛永罡(1978—), 男, 博士研究生, 研究方向为环境地球化学。

\* 通讯作者: E-mail: wangshijie@vip.sjleg.cn

质条件、土壤类型等方面均与喀斯特背景区存在差异,但由于同处同一小流域,光、热、气、水等生境上垫面条件均有一致性,而且其生境上同时存在一些与喀斯特背景区一致的植物种类。因此,可以通过对不同背景区从非退化到退化过程植物叶片解剖特征的研究,以及将两个背景区进行比较,再结合其对植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响,以此可以从植物叶片解剖特征方面为喀斯特背景区的植物 WUE 评价以及更加科学营造该区植物局地水分利用模式提供一定参考价值。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况及样地描述

贵州省清镇市簸箩村王家寨小流域(东经  $106^{\circ}20'5''-106^{\circ}21'8''$ , 北纬  $26^{\circ}31'45''-26^{\circ}30'27''$ ), 是贵州高原面上一个典型的喀斯特丘原区,面积约  $2.4\text{ km}^2$ 。该区岩性为  $T_2g$  关岭组的灰质白云岩,地貌为典型喀斯特浅碟状峰丛洼地,峰丛与洼地的面积比为  $1.65:1$ 。海拔最高点  $1451.1\text{ m}$ ,最低点  $1275\text{ m}$ ,属亚热带季风湿润气候。年均温  $14^{\circ}\text{C}$ ,极端最低温  $-5^{\circ}\text{C}$ ,极端最高温  $35^{\circ}\text{C}$ ,年总积温  $4700^{\circ}\text{C}$ ;年辐射量  $361.2\text{ kJ/cm}^2$ ;年降雨量  $1200\text{ mm}$ ,雨热同季,降雨集中在 5—9 月份。在土地利用类型上,洼地中以耕地为主,土壤类型为黄壤和水稻土;峰丛以灌木林和草地为主,乔木主要为村寨附近的风水林,土壤类型为石灰土。由于人类活动的长期破坏造成峰丛区植被覆盖率低,基岩裸露率在 30% 以上,属于喀斯特石漠化生态系统(以下简称石漠化)(图 1)。

表 1 喀斯特背景区与非喀斯特背景区样地概况

Table 1. Summary of various sample plots in karst and non-karst backgrounds

| 样地号 | 样地类型  | 最高土壤厚度/cm | 植被常见种                        | 群落盖度/% | 解剖植物                      |
|-----|-------|-----------|------------------------------|--------|---------------------------|
| 019 | 石漠化   | 50        | d, e, f, g, h, i             | 65     | d, e, f, g, h, i          |
| 020 | 石漠化   | 50        | a, b, c, d, e, f, g, h, i    | 70     | d, e, f, g, h, i          |
| 021 | 石漠化   | 60        | a, b, c, e, f, h, i          | 65     | d, e, f, g, h, i          |
| 025 | 无石漠化  | 50        | a, g, h, p                   | 90     | g, h, p                   |
| 026 | 无石漠化  | 50        | a, g, h, p                   | 90     | g, h, p                   |
| 033 | 无石漠化  | 50        | a, g, h, p                   | 90     | g, h, p                   |
| 032 | 土山    | > 2       | f, g, h, i, j, m, n, o       | 75     | d, e, f, g, h, i, j, n, o |
| 027 | 土山    | > 2       | d, e, f, g, h, i, j, m, n, o | 80     | d, e, f, g, h, i, j, n, o |
| 031 | 土山    | > 2       | a, b, c, d, e, f, g, h       | 65     | d, e, f, g, h, i, j, n, o |
| 034 | 次生林土山 | > 2       | a, b, c, d, j, k, l, m, n    | 90     | d, j, l, n                |
| 035 | 次生林土山 | > 2       | a, b, c, d, j, k, l, m, n    | 90     | d, j, l, n                |
| 036 | 次生林土山 | > 2       | a, b, c, d, j, k, l, m, n    | 90     | d, j, l, n                |

注: a) 莎草(*Cyperus rotundus*)、b) 青蒿(*Artemisia apiacea*)、c) 毛轴蕨(*Pteridium revolutum*)、d) 粉枝莓(*Rubus biflorus*)、e) 火棘(*Pyracantha fortuneana*)、f) 金丝桃(*Hypericum monogynum*)、g) 竹叶椒(*Zanthoxylum planispinum*)、h) 小叶鼠李(*Rhamnus parvifolius*)、i) 小果蔷薇(*Rosa cymosa* Tratt)、j) 油茶(*Camellia oleifera*)、k) 马尾松(*Pinus massoniana*)、l) 云南樟(*Cinnamomum glanduliferum*)、m) 杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、n) 构树(*Broussonetia papyrifera*)、o) 喜树(*Camptotheca acuminata*)、p) 云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)。

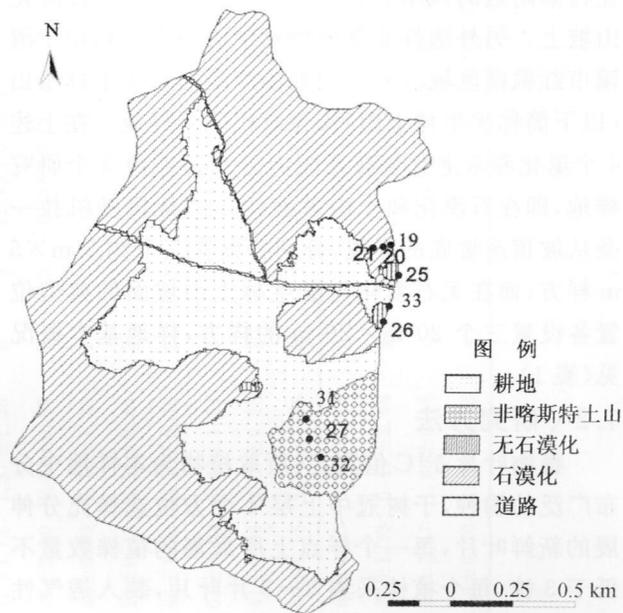


图 1 喀斯特背景区与非喀斯特背景区样地分布图

Fig. 1. Map showing the distribution of the plots in karst and non-karst backgrounds.

在小流域的东南面,存在非喀斯特土山(以下简称土山)(图 1),土层分布相对较厚,土壤类型为第四纪粘土风化形成的黄壤,植被覆盖率虽相对较高,因人为干扰处于退化状态,以灌木灌丛为主,有少数乔木分布。

喀斯特背景区的石漠化和无石漠化样地设于小流域内不同峰丛坡面上,所选的石漠化样地基岩裸露率在 30% ~ 50% 之间,土壤类型均为黑色石灰土,坡面也较为均一,土层浅薄且不连续地分布于岩体之间,土层厚度小于 40cm;无石漠化样地仅保留

在村寨附近的风水林,以“绿岛”形式点缀在石漠化山坡上。另外选择非喀斯特背景区的土山和位于清镇市红枫湖区域内的平坝农场非喀斯特次生林土山(以下简称次生林土山)作为对比研究样地。在上述4个退化和未退化生态系统内分别各选择3个研究样地,即在石漠化和土山坡面的典型地段随机拉一条从坡顶至坡底的样线,分别各设置三个约5 m×5 m样方;而在无石漠化与次生林土山坡面的典型位置各设置三个20 m×20 m的样方,样地基本概况见(表1)。

## 1.2 研究方法

**植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值测定:**所取植物为本样地中分布广泛的物种,于树冠中上层4个方位选择充分伸展的新鲜叶片,每一个样点上所采集的植株数量不低于3株,每个植株采集3~5片叶片,装入透气性良好的纸质信封带回实验室处理。将样品用蒸馏水洗净,放置于70℃烘箱中恒温烘48 h,然后粉碎过100目筛,用4分法取约2 mg于石英管中,用一根Pt丝作催化剂,加过量氧化铜(1 g以上即可),真空系统上抽真空( $< 3 \text{ Pa}$ )并密封,850℃烧2 h左右,再上真空系统液氮冷阱纯化 $\text{CO}_2$ ,将收集到的 $\text{CO}_2$ 立即上MAT-252测试<sup>[19]</sup>。所有碳同位素数据均经PDB标准化,累计误差小于0.15‰。所有测试均在中国科学院环境地球化学国家重点实验室完成。

**植物叶片解剖特征测定:**在多样地中选取自然分布的5棵植株上选取1~2片充分展开的成熟叶片,用FAA液固定后用于石蜡制片。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,经蕃红—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。叶片、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、栅栏细胞的高和宽等。每项指标重复测定10次,取其平均值。

**植物叶片表皮气孔特征:**将用FAA固定液中的植物叶片固定48 h以上,进行脱水,至100%乙醇0.5 h后,将其取出,放入醋酸异戊酯内20 min,然后进行临界点干燥。在将已干燥的材料粘在样品台上,进行离子溅射镀膜,其厚度为200 pm,处理后

的材料放入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的JSM-6460LV型扫描电镜(SEM)下进行观察摄影。植物叶片解剖特征及叶片表皮气孔特征测定结果由于数据量较大,不能如表1那样按样方编号列出,因此采用不同背景区样地均值方式罗列,如表2所示。

**土壤样品:**在每个样方内选取5~8个样点,分别采集12块样地坡面表层土壤(0~20 cm)混合样品。用国标方法分别测定其pH值、有机质、全N、碱解氮、有效磷、钾、铁、锰、铜、锌,测定结果见表3。

数据统计分析采用SPSS软件的ANOVA和MEAN模块完成。

## 2 结果与讨论

### 2.1 不同背景区土壤营养元素含量

通过对表3的统计分析,土壤pH值在石灰土与黄壤之间有较大差别,土壤pH值的不同直接会导致土壤中营养元素的有效性以及离子的交换、运动、迁移和转换等作用,并且可改变土壤可溶性养分含量;另外,有机质是土壤的重要组成部分,它是土壤中各营养元素特别是N、P的重要来源,本研究中的喀斯特样地土壤的有机质含量均显著高于非喀斯特样地,并且全N含量的变化趋势大致与有机质含量变化一致;表3还显示喀斯特样地的土壤碱解氮含量较为丰富,这与样地土壤的有机质以及全氮含量直接相关,且受其影响较大。因此,从无石漠化到石漠化,从次生林到土山,随着从非退化到退化的过程,土壤有机质、全N含量降低,土壤中碱解氮也相应降低,并且喀斯特样地与非喀斯特样地的碱解氮含量具有显著性差异;而有效P、有效K和有效Cu在不同背景区各个样地间均无显著性差异,但喀斯特样地上的上述元素含量普遍要高于非喀斯特样地;次生林土山的有效Fe和有效Mn含量均显著高于其它多样地,说明次生林样地在其黄壤发育阶段经过了明显的脱硅富铝化过程,铁、锰等氧化物聚集,使其含量显著增高;而喀斯特样地的有效Zn含量则显著高于非喀斯特样地。土壤中营养元素的变化将直接影响到植物的生长发育过程,而对不同背景区土壤营养元素含量背景值的分析可以让我们更容易理解喀斯特背景区其特殊的地貌条件下植物叶片解剖结构的变化趋势与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的关系。

表 2 不同背景区各样地间的植物叶片解剖结构特征  
Table 2. The anatomical structures of plant leaves in various sample plots with different backgrounds

| 样地<br>区域  | 植物<br>名称 | 叶片<br>厚度    | 上表皮<br>厚度  | 栅栏组织<br>厚度 | 海绵组织<br>厚度 | 栅栏组织厚度/<br>海绵组织厚度 | 下表皮<br>厚度  | 中脉<br>厚度    | 上角质层<br>厚度 | 下角质层<br>厚度 | 栅栏细<br>胞层数 | 海绵细<br>胞层数 | 最大导管<br>直径 | $\mu m \pm std$ | 气孔密度<br>(个/ $mm^2$ ) |
|-----------|----------|-------------|------------|------------|------------|-------------------|------------|-------------|------------|------------|------------|------------|------------|-----------------|----------------------|
|           |          |             |            |            |            |                   |            |             |            |            |            |            |            |                 |                      |
| 石漠化       | 粉枝莓      | 137.68±2.77 | 27.26±3.25 | 61.71±1.38 | 54.61±3.06 | 1.13±0.40         | 19.72±1.39 | 544.8±3.72  | 6.05±1.17  | 2.29±0.69  | 2          | 2          | 27.11±4.01 | 162.52±0.20     |                      |
|           | 火棘       | 156.30±1.27 | 16.02±1.90 | 55.00±2.65 | 42.10±0.12 | 1.31±0.16         | 9.06±0.92  | 508.00±0.32 | 6.22±2.21  | 2.55±2.40  | 2          | 4          | 20.36±2.33 | 158.60±1.35     |                      |
|           | 金丝桃      | 166.00±0.65 | 21.18±2.86 | 54.91±1.81 | 53.38±2.17 | 1.03±0.70         | 12.62±0.41 | 524.61±0.28 | 7.86±1.10  | 1.77±3.65  | 2          | 3          | 26.57±1.48 | 207.12±1.20     |                      |
|           | 竹叶椒      | 147.48±2.82 | 20.66±1.07 | 58.61±0.47 | 48.63±0.92 | 1.21±0.80         | 10.65±0.75 | 551.20±1.30 | 7.24±0.61  | 1.08±0.92  | 1          | 3          | 21.44±0.86 | 137.22±1.72     |                      |
|           | 小叶鼠李     | 161.77±3.21 | 27.92±0.28 | 67.81±0.29 | 40.17±2.62 | 1.69±0.05         | 11.25±0.12 | 515.93±0.42 | 5.42±0.19  | 2.73±1.16  | 2          | 3          | 22.66±1.10 | 116.90±0.50     |                      |
|           | 小果蔷薇     | 142.27±0.17 | 28.17±2.12 | 50.45±0.22 | 32.86±1.48 | 1.54±0.60         | 17.87±0.95 | 539.76±1.30 | 8.20±0.41  | 3.91±0.17  | 2          | 3          | 28.81±0.60 | 122.37±0.71     |                      |
|           | 竹叶椒      | 150.29±0.80 | 27.61±0.81 | 42.11±0.29 | 62.10±1.07 | 0.68±0.08         | 9.76±0.83  | 548.20±2.68 | 2.25±0.09  | 0.41±0.15  | 1          | 3          | 15.39±0.71 | 81.90±0.15      |                      |
|           | 小叶鼠李     | 159.62±0.60 | 26.26±0.41 | 40.77±2.10 | 81.66±0.65 | 0.50±0.01         | 11.15±1.70 | 527.13±1.08 | 3.20±0.50  | 0.81±0.78  | 2          | 4          | 12.80±2.56 | 53.63±1.10      |                      |
|           | 云贵鹅耳枥    | 168.71±0.14 | 32.24±0.91 | 51.73±1.13 | 73.88±2.48 | 0.70±1.00         | 12.71±3.40 | 529.30±0.20 | 8.45±1.27  | 2.82±3.40  | 2          | 3          | 11.66±0.79 | 106.4±0.62      |                      |
|           | 粉枝莓      | 140.31±1.69 | 25.07±1.42 | 67.70±1.60 | 62.39±1.80 | 1.09±0.85         | 11.01±0.87 | 550.65±2.18 | 5.20±0.62  | 2.21±0.88  | 2          | 2          | 26.43±1.01 | 94.20±1.26      |                      |
| 无石漠化      | 火棘       | 151.96±3.40 | 18.71±0.26 | 43.30±0.74 | 57.61±1.30 | 0.75±0.03         | 10.26±1.71 | 520.76±1.23 | 4.18±1.62  | 1.37±1.56  | 2          | 4          | 22.43±0.48 | 79.11±1.02      |                      |
|           | 金丝桃      | 160.81±1.36 | 22.66±1.42 | 56.61±1.72 | 47.44±1.86 | 1.19±0.40         | 13.67±0.58 | 532.71±1.80 | 5.12±2.10  | 1.32±0.66  | 2          | 3          | 19.48±0.39 | 130.01±2.40     |                      |
|           | 竹叶椒      | 139.51±0.28 | 27.84±0.77 | 68.17±1.63 | 45.39±2.06 | 1.50±1.20         | 11.20±2.21 | 547.26±0.58 | 3.48±0.80  | 0.77±1.20  | 1          | 3          | 23.41±0.82 | 145.80±0.10     |                      |
|           | 小叶鼠李     | 170.34±1.08 | 23.35±0.30 | 71.33±0.60 | 38.62±0.70 | 1.85±0.02         | 9.18±0.13  | 533.62±0.31 | 4.11±0.42  | 0.55±0.84  | 2          | 3          | 26.47±1.25 | 80.62±0.55      |                      |
|           | 小果蔷薇     | 150.05±0.55 | 25.07±2.81 | 61.10±1.47 | 48.22±2.57 | 1.27±1.50         | 15.80±1.62 | 545.51±1.81 | 5.96±1.70  | 0.10±0.15  | 2          | 3          | 25.60±0.31 | 93.97±1.22      |                      |
|           | 油茶       | 210.13±2.75 | 29.36±0.77 | 65.70±0.20 | 71.88±1.25 | 0.91±0.90         | 12.90±0.63 | 570.26±0.58 | 6.01±0.63  | 2.40±1.54  | 2          | 3          | 31.12±1.33 | 179.00±0.80     |                      |
|           | 构树       | 88.60±0.88  | 22.40±1.74 | 70.50±3.28 | 58.67±0.68 | 1.20±1.30         | 8.79±2.11  | 637.50±0.20 | 7.41±0.26  | 2.07±0.23  | 2          | 2          | 32.86±0.81 | 183.75±0.70     |                      |
|           | 喜树       | 186.77±1.44 | 32.64±0.58 | 62.33±1.65 | 76.81±0.34 | 0.81±0.65         | 16.22±1.00 | 620.00±1.40 | 5.80±1.55  | 1.70±1.66  | 2          | 3          | 28.12±2.22 | 92.55±0.43      |                      |
|           | 粉枝莓      | 145.42±2.70 | 22.78±0.92 | 52.83±2.63 | 61.20±1.40 | 0.86±1.30         | 10.77±0.70 | 540.46±2.80 | 1.53±0.65  | 0.33±2.25  | 2          | 2          | 15.17±1.32 | 61.17±1.30      |                      |
|           | 油茶       | 198.65±0.68 | 28.52±1.20 | 50.82±0.90 | 70.62±1.71 | 0.72±0.03         | 11.66±1.60 | 563.92±1.30 | 2.70±1.33  | 0.42±2.58  | 2          | 4          | 18.60±0.88 | 96.46±0.50      |                      |
| 次生林<br>土山 | 云南樟      | 130.62±2.87 | 37.77±3.01 | 41.28±1.64 | 69.14±0.90 | 0.60±0.75         | 26.32±2.10 | 606.75±3.80 | 6.80±2.47  | 1.80±0.18  | 1          | 4          | 27.89±2.05 | 110.68±0.28     |                      |
|           | 构树       | 71.1±1.36   | 21.26±0.27 | 52.73±1.41 | 66.51±0.31 | 0.79±0.70         | 7.44±0.68  | 620.41±1.90 | 3.53±0.70  | 1.28±2.75  | 2          | 2          | 20.39±1.40 | 102.50±1.15     |                      |

表3 各样地间土壤营养元素基本情况

Table 3. The basic conditions of soil nutrient elements in various sample plots

mg/kg

| 土样号 | pH   | 有机质(%) | 全N(%) | 碱解氮   | 有效P  | 有效K  | 有效Fe  | 有效Mn  | 有效Cu | 有效Zn |
|-----|------|--------|-------|-------|------|------|-------|-------|------|------|
| 019 | 7.86 | 24.9   | 1.0   | 510.3 | 11.3 | 67.6 | 26.7  | 86.6  | 0.89 | 8.62 |
| 020 | 7.77 | 27.4   | 1.2   | 643.4 | 9.4  | 68.7 | 34.9  | 45.2  | 0.98 | 8.74 |
| 021 | 7.65 | 24.1   | 0.8   | 454.1 | 4.9  | 54.8 | 41.3  | 70.6  | 0.96 | 9.32 |
| 025 | 7.58 | 33.1   | 1.4   | 657.0 | 10.6 | 63.5 | 62.6  | 43.6  | 0.58 | 8.10 |
| 026 | 7.55 | 22.1   | 1.0   | 590.4 | 5.2  | 39.6 | 32.7  | 47.1  | 0.91 | 3.68 |
| 033 | 7.56 | 32.5   | 1.1   | 612.7 | 9.1  | 56.5 | 55.2  | 37.6  | 0.74 | 6.63 |
| 032 | 5.21 | 3.7    | 0.2   | 157.2 | 7.6  | 43.4 | 71.0  | 46.8  | 0.88 | 1.77 |
| 027 | 5.02 | 4.8    | 0.3   | 176.4 | 6.4  | 30.2 | 56.0  | 30.9  | 0.58 | 0.96 |
| 031 | 5.43 | 5.6    | 0.3   | 181.9 | 5.7  | 56.2 | 62.3  | 51.4  | 0.69 | 1.15 |
| 034 | 4.51 | 4.6    | 0.5   | 189.3 | 8.6  | 43.8 | 102.1 | 96.2  | 0.73 | 2.14 |
| 035 | 4.75 | 5.3    | 0.8   | 206.2 | 6.8  | 31.6 | 86.8  | 91.4  | 0.87 | 1.09 |
| 036 | 4.54 | 5.7    | 0.7   | 190.2 | 7.1  | 45.2 | 97.4  | 108.6 | 0.95 | 1.83 |

## 2.2 不同背景区的植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值分布

本研究中所测得 11 种植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值变化范围在  $-25.60\text{‰}$ ~ $-31.62\text{‰}$  之间, 属于典型的  $\text{C}_3$  植物, 其中, 石漠化样地的小果蔷薇有着最高的 WUE ( $\delta^{13}\text{C} = -25.60\text{‰}$ ), 而次生林土山样地的云南樟则有最低的 WUE ( $\delta^{13}\text{C} = -31.62\text{‰}$ ).

由于本研究区内存在从非退化到退化过程的喀斯特与非喀斯特背景区。因此, 植物的 WUE 会随着生境的不同而产生不同的变化(如图 2)。在喀斯特背景区, 石漠化样地的植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值变化范围在  $-25.60\text{‰}$ ~ $-29.77\text{‰}$  之间, 无石漠化样地在  $-28.52\text{‰}$ ~ $-30.74\text{‰}$  之间; 而非喀斯特背景区, 土山样地的植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值变化范围在  $-26.17\text{‰}$ ~ $-29.46\text{‰}$  之间, 次生林土山样地在  $-28.29\text{‰}$ ~ $-31.62\text{‰}$  之间。而喀斯特背景区石漠化与无石漠化样地的相同植物竹叶椒的叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值分别为  $-27.39\text{‰}$ 、 $-28.18\text{‰}$ 、 $-27.98\text{‰}$ 、 $-30.22\text{‰}$ 、 $-30.74\text{‰}$ 、 $-30.41\text{‰}$ , 小叶鼠李分别为  $-28.11\text{‰}$ 、 $-28.72\text{‰}$ 、 $-28.20\text{‰}$ 、 $-29.28\text{‰}$ 、 $-29.93\text{‰}$ 、 $-29.66\text{‰}$ ; 非喀斯特背景区土山与次生林土山样地的相同植物粉枝莓的叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值分别为  $-28.63\text{‰}$ 、 $-29.46\text{‰}$ 、 $-29.25\text{‰}$ 、 $-30.22\text{‰}$ 、 $-30.33\text{‰}$ 、 $-31.34\text{‰}$ , 油茶分别为  $-27.21\text{‰}$ 、 $-27.18\text{‰}$ 、 $-27.27\text{‰}$ 、 $-28.50\text{‰}$ 、 $-28.52\text{‰}$ 、 $-28.53\text{‰}$ , 构树分别为  $-28.05\text{‰}$ 、 $-28.22\text{‰}$ 、 $-28.31\text{‰}$ 、 $-29.14\text{‰}$ 、 $-29.21\text{‰}$ 、 $-29.44\text{‰}$ 。并且喀斯特背景区与非喀斯特背景区各样地间生长的相同植物粉枝莓、火棘、金丝桃、竹叶椒、小叶鼠李、小果蔷薇的叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值无显著性差异 ( $P > 0.05$ )。说明在该小流域内退化的石漠化和土山样地上, 植

物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值显著比未退化的无石漠化和次生林土山样地的植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值要高, 这也就表示植物的 WUE 具有随着从非退化到退化不断加强的趋势, 而退化的喀斯特与非喀斯特样地之间和非退化的喀斯特与非喀斯特样地之间的植物 WUE 无显著性差异 ( $P > 0.05$ ), 并且喀斯特背景区植物的 WUE 总体上也要高于非喀斯特背景区。

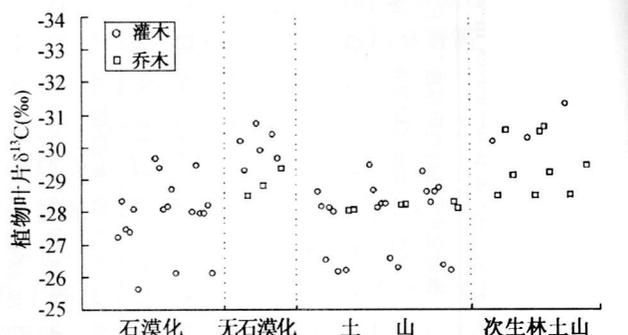
图2 不同背景区各样地间植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值散点分布图

Fig. 2. The scatter distribution of  $\delta^{13}\text{C}$  values for the plant leaves in various sample plots.

## 2.3 不同背景区的植物叶片解剖结构特征

有研究表明, 石漠化样地由于基岩裸露率高, 土壤极少, 生境干旱, 加之植被覆盖度低, 郁闭度小, 群落改善小气候的能力差, 由于缺乏上层植被的缓冲, 其受太阳直射的时间较长, 白天岩面温度很高, 夜间散热快, 昼夜温差变化大, 地面光照强度随着石漠化的发展而增强。并且其空气相对湿度也较低, 日平均相对湿度夏季为 76%, 冬季仅为 51%。而土壤含水量也表现为石漠化样地低于无石漠化样地, 由于该区地处亚热带地区, 热量条件优越, 使得水分成为

该区,尤其是石漠化样地植物生长的限制因子。而无石漠化样地的森林在其小气候变化过程中有着重要的生态调节作用,对空气和土壤的保温、保湿作用是相当明显的。因此,在喀斯特背景区石漠化一旦发生,其发展的过程将直接导致小环境的差异性,这将影响到植物的生长发育,并带来了一系列植物生理生态适应性的表征<sup>[20]</sup>。

表 2 为本研究区内植物叶片解剖形态特征的各项指标,从中对其进行显著性差异分析时发现,从总的植物叶片解剖数据上来看,不同背景区退化样地上的植物叶片解剖结构中的栅栏组织厚度、海绵组织厚度、栅栏组织厚度/海绵组织厚度、上角质层厚度、下角质层厚度、最大导管直径和气孔密度均较未退化的样地呈现显著性差异 ( $P < 0.05$ ),其中,随着从未退化到退化过程的发展,解剖结构中的栅栏组织厚度、上角质层厚度、下角质层厚度、最大导管直径和气孔密度均呈现逐渐增大的趋势,而海绵组织

厚度则呈现相反的趋势,并且石漠化样地上述叶片解剖指标均显著高于其它样地。又由于各样地植物共有度不尽相同,在对表 2 相同植物在各样地间叶片解剖结构的分析中表明,喀斯特背景区的石漠化与无石漠化样地中的竹叶椒和小叶鼠李上述解剖指标均呈现显著性差异 ( $P < 0.05$ ) (如图 3 所示以小叶鼠李为例);而非喀斯特背景区的土山与次生林土山中的粉枝莓、油茶和构树的上述解剖指标也呈现显著性差异 ( $P < 0.05$ ) (如图 3 所示以油茶为例),生长在喀斯特背景区和非喀斯特背景区的同种植物叶片解剖结构无显著性差异 ( $P > 0.05$ )。而植物叶片的表皮细胞厚度以及中脉厚度也不具有显著性差异 ( $P > 0.05$ )。这些指标分析均说明在不同背景区退化的样地上,植物为了耐受环境的苛刻条件,尤其是干旱的制约,其自身关键的形态特征指标较常态环境下已经发生了改变。

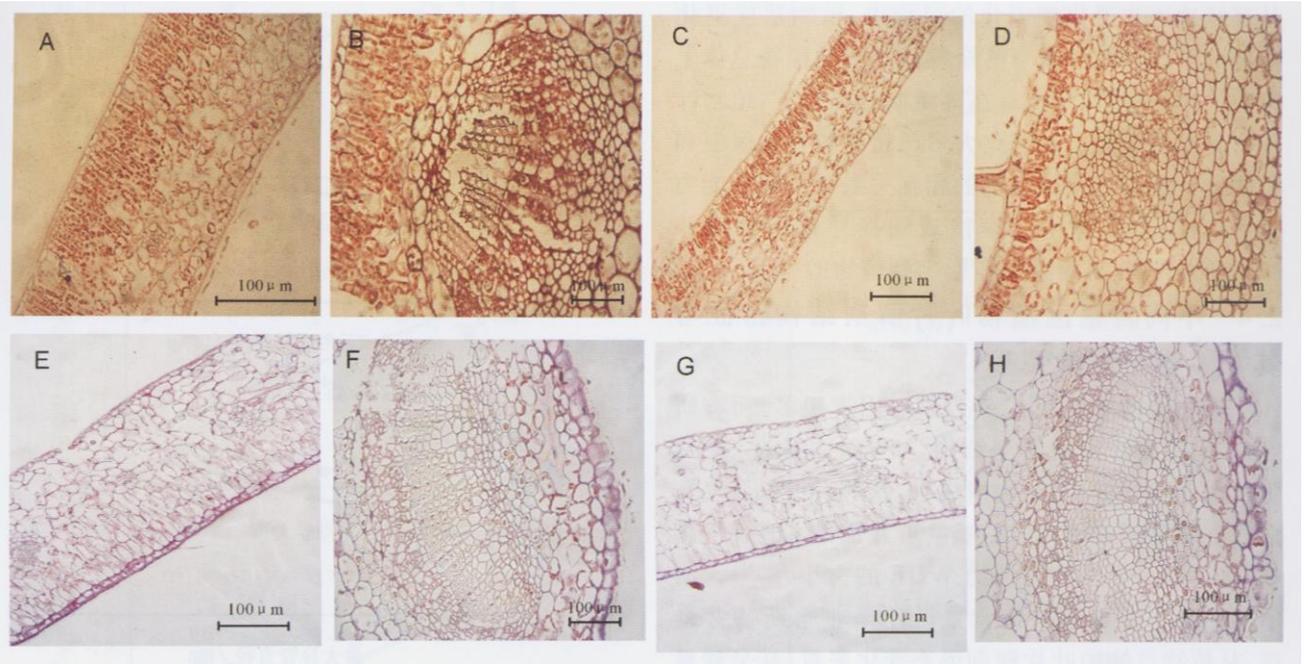


图 3 植物叶片解剖结构图版

Fig. 3. The explanation of plants for the anatomical structures of plant leaves.

(A、B 为石漠化样地植物小叶鼠李; C、D 为无石漠化样地的小叶鼠李;

E、F 为土山样地的油茶 G、H 为次生林土山样地的油茶的解剖结构比较图。)

首先产生感应的角质层为了防止植物体内水分的过分蒸腾,使植物叶片具有了发达的角质层厚度,并且其上下表皮均有较厚的角质层分布,这是植物适应旱生条件的特点之一;其次,受环境制约的植物叶片结构,其叶肉组织中的栅栏组织比较发达,并且细胞排列紧密为多层结构,而海绵组织则逐渐退化,

因而栅栏组织厚度/海绵组织厚度的比值较高,这对植物的光合作用产生了显著的影响<sup>[21]</sup>,且从表 2 也可看出,退化样地上的植物叶片栅栏组织厚度/海绵组织厚度均要高于其它样地;另外,退化样地上植物叶片的最大导管直径也要显著高于其他样地。导管是植物输送水分的一个重要通道,退化样地上的植

物叶片具有大导管直径,这有利于在受到环境胁迫时,为植物尽可能多地输送水分养料<sup>[22-23]</sup>;而气孔的密度也是植物适应环境退化产生变化的一个重要因素。气孔是植物叶片与外界进行气体交换的唯一可调节通道,它与植物的光合作用、蒸腾作用等生理功能密切相关。气孔主要分布于植物叶片的上、下表面,但各种植物上、下表面分布的气孔数量和状态是不尽相同的,本文中所指植物气孔密度均为植物叶片下表面呈现镶嵌性的气孔分布状态。气孔密度越大,不但有利于光合作用,还可以把热量散发掉,避免了植物的原生质和叶绿体遭受热源性伤害<sup>[24-25]</sup>。如表2所示,不同背景区的退化样地上的植物叶片气孔密度均要显著高于非退化样地。另外,喀斯特背景区与非喀斯特背景区的植物叶片除了气孔密度具有一定差异外,其余各项解剖指标均无大幅度的变化。说明在该小流域下,非喀斯特背景区虽然就生境条件来说要优于喀斯特背景区,但从其样地由非退化到退化的过程中,植物适应退化生境的形态变化方式与喀斯特背景区的植物总体上存在大致的趋势。所以,在环境制约条件下,植物叶片解剖结构形态上的变化大多与植物的自我保卫和植物光合作用与蒸腾作用的相互关系以及输水能力有关,而这些变化均会直接或间接导致植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的判别,从而进一步影响到植物的WUE。

## 2.4 不同背景区植物叶片解剖结构特征与其 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关关系

影响植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值判别的因素很多,而有研究认为,植物叶片的解剖结构,如叶片的大小、叶片的厚度、叶肉组织的结构组成、导管的大小以及气孔的密度等等因素均可以对植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值产生影响,从而进一步影响到植物WUE的大小<sup>[26-32]</sup>。而本研究区不管是喀斯特背景区还是非喀斯特背景区,从植物总体的叶片解剖形态变化来看,其呈现显著性差异的因素,如栅栏组织厚度/海绵组织厚度、上角质层厚度、下角质层厚度、最大导管直径以及气孔密度与植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的关系如图4所示。

结合图2,从图4可以看出,本文所研究的全部植物叶片上述解剖结构的指标均与其 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈现显著的正相关关系,即随着样地从非退化到退化过程的发展,植物的叶片解剖结构产生了一系列的适应变化,随着这些变化的逐渐加深,植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与之呈现相关的增大趋势,这也从一个侧面说明了植物的WUE与植物解剖结构的变化存在着内在

的相关关系。由于图4表示的是整体植物叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的一个相关关系趋势,而本研究不同背景区由于不同样地上植物的共有度不尽相同,具体到同种植物在不同样地上的叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值关系则如图5、图6所示。

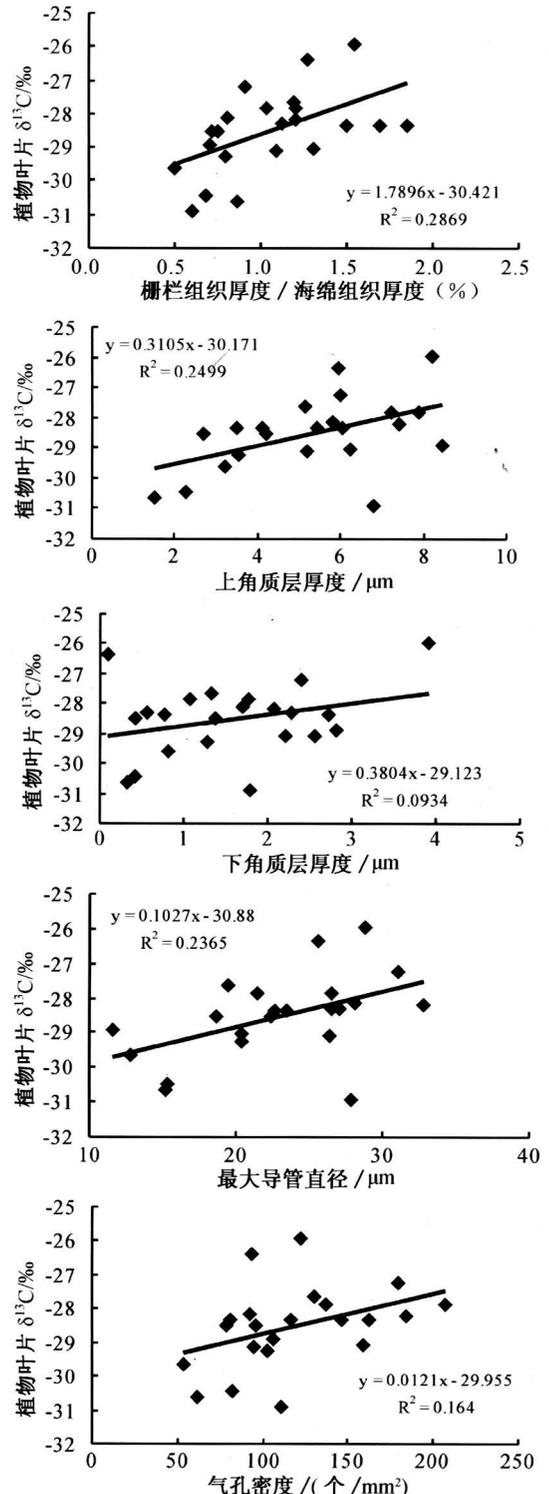


图4 植物叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的关系

Fig. 4. The relationship between anatomical structures of plant leaves and  $\delta^{13}\text{C}$  values.

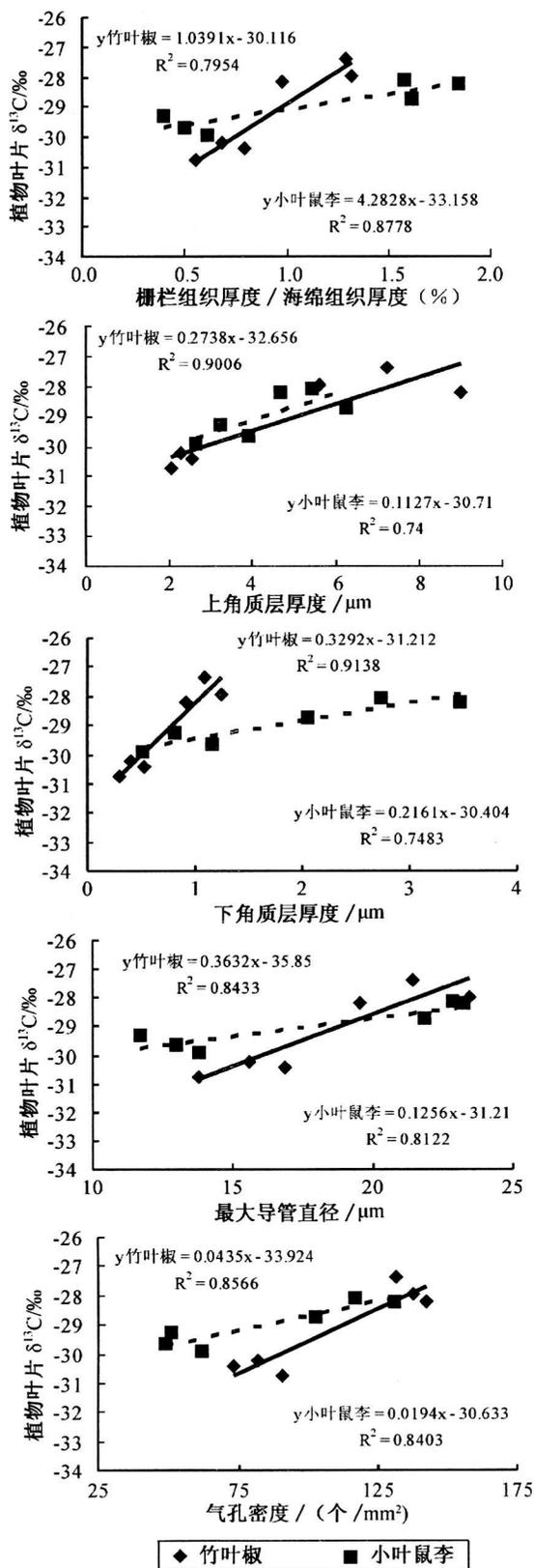


图 5 喀斯特背景区植物叶片解剖结构与  $\delta^{13}\text{C}$  值之间的关系

Fig. 5. The relationship between the anatomical structures of plant leaves and  $\delta^{13}\text{C}$  values in karst background.

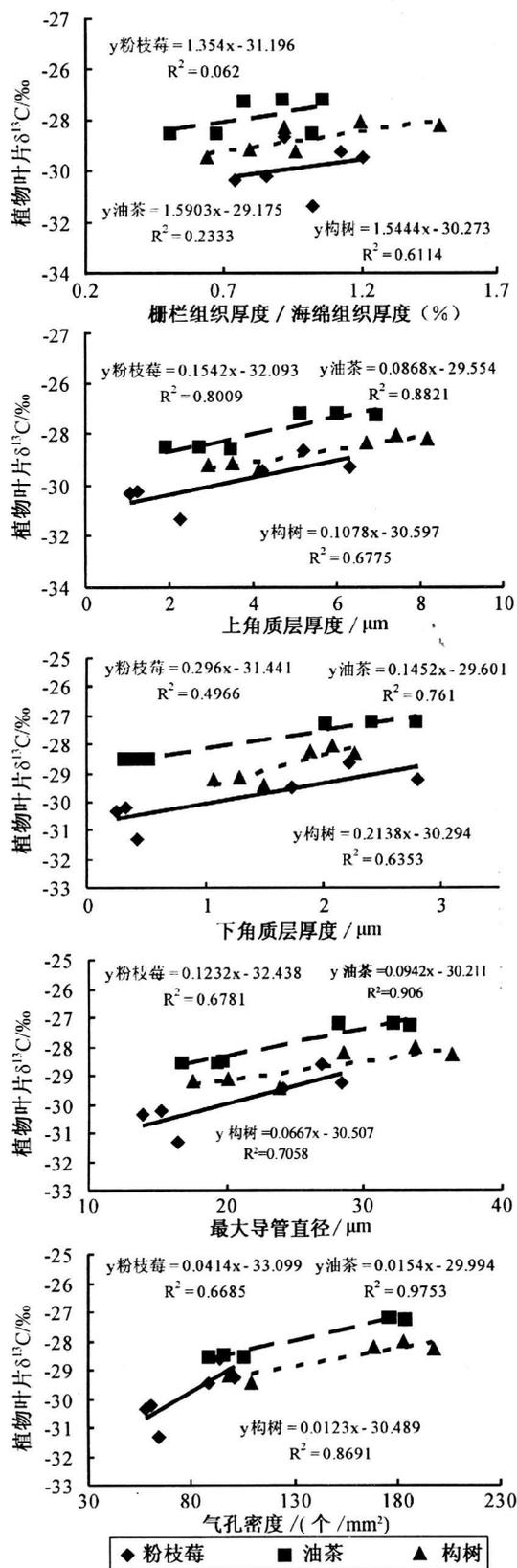


图 6 非喀斯特背景区植物叶片解剖结构与  $\delta^{13}\text{C}$  值之间的关系

Fig. 6. The relationship between the anatomical structures of plant leaves and  $\delta^{13}\text{C}$  values in non-karst background.

结合图4的大背景下分析图5和图6,我们可以看出,图5所示的喀斯特背景区从无石漠化样地到石漠化样地的发展,其共有的植物竹叶椒和小叶鼠李的叶片解剖结构变化趋势与图4一样,随着解剖结构指标的逐渐增大,植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也逐渐增大,两者呈现显著的正相关关系。而图6所示的非喀斯特背景区从次生林土山到土山的发展,其共有植物粉枝莓、油茶和构树也同喀斯特背景区一样,其叶片解剖结构指标与 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈现显著的正相关关系,两背景区的变化趋势一致,但喀斯特背景区植物叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关关系变化幅度要大于非喀斯特背景区。

### 3 结论

本文着重从植物叶片解剖结构与植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关关系方面入手,阐述了研究区内整体植物以及相同植物在不同样地上的叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的关系。从两背景区整体植物上来看,不论是喀斯特背景区还是非喀斯特背景区,均呈现叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值具有显著正相关关系的趋势,非喀斯特背景区植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值要低于喀斯特背景区的植物,这与其生境条件优于喀斯特背景区有关。

由于不同背景区各样地上生境条件不同,植物种类的共有度也存在差异,相同植物在不同样地上的叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值也呈现出显著的正相关关系。这些均说明了不同背景区从非退化样地到退化样地的过程中,随着植物对环境变化产生的结构改变,其植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值也会产生适应策略,从而影响到植物的WUE。

而植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值判别并不完全受单一因素的影响而改变,各种影响因子的偶联及其合力作用才是其关键所在。对植物叶片解剖形态结构的变化研究可以从微观的角度去探寻植物为适应不同生境条件产生的结构变化趋势,因为叶片是植物进化过程中对环境比较敏感而且可塑性较大的器官,在不同环境压力下其可产生各种适应调节方式形成不同的适应类型,其结构特征最能体现环境因子的影响和植物对环境的适应能力。并且,结构是功能的基础,植物结构的变化必然影响到生理生态功能的改变,这些变化不但可以影响到植物自身适应环境退化以及干旱胁迫的响应,而且还直接或间接地影响到植物的WUE。因而了解植物叶片解剖形态结构对环境变化的响应是探索植物对环境变化的适应机制和制定相应对策的基础。

### 参 考 文 献

- [1] Francey R J, Farquhar G D. An explanation of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  variations in tree rings[J]. *Nature*, 1982, 295: 28—31
- [2] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes[J]. *Aus J Plant physiol*, 1984, 11: 539—552
- [3] O'Leary M H. Carbon isotope in photosynthesis[J]. *Bioscience*, 1988, 38(5): 497—502
- [4] Bonal D, Sabatier D, Montpied P, et al. Interspecific variability of  $\delta^{13}\text{C}$  among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration[J]. *Oecologia*, 2000, 124: 454—468
- [5] 渠春梅, 韩兴国, 苏波. 云南西双版纳片断化热带雨林植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特点及其对水分利用效率的指示[J]. *植物学报*, 2001, 43(2): 186—192
- [6] 王国安, 韩家懋, 刘东生. 中国北方黄土区C-3草本植物碳同位素组成研究[J]. *中国科学 D辑: 地球科学*, 2003, 33(6): 550—556
- [7] Hamerlynck E P, Huxman T E, McAuliffe J R, et al. Carbon isotope discrimination and foliar nutrient status of *Larrea tridentata* (creosote bush) in contrasting Mojave Desert soils[J]. *Oecologia*, 2004, 138: 210—215
- [8] Chen S P, Bai Y F, Lin G H, Han X G. Variations in lifeform composition and foliar carbon isotope discrimination among eight plant communities under different soil moisture conditions in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China [J]. *Ecol Res*, 2005, 20: 167—176
- [9] Ma J Y, Chen T, Qiang W Y, et al. Correlations Between Foliar Stable Carbon Isotope Composition and Environmental Factors in Desert Plant *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. [J]. *Int Plant Biol*, 2005, 47(9): 1065—1073
- [10] Guo G M, Xie G D. The relationship between plant stable carbon isotope composition, precipitation and satellite data, Tibet Plateau, China [J]. *Quat Int*, 2006, 144: 68—71

- [ 11 ] Zheng S X, Shanguan Z P. Foliar  $\delta^{13}\text{C}$  values of nine dominant species in the Loess Plateau of China[ J ]. *Photosynthetica*, 2007, 45(1): 110—119
- [ 12 ] 樊巍. 农林复合系统的林网对冬小麦水分利用效率影响的研究[ J ]. *林业科学*, 2000, 36(4): 16—20
- [ 13 ] 蒋高明, 林光辉, Marino B D V. 美国生物圈二号内生长在高  $\text{CO}_2$  浓度下的 10 种植物气孔导度、蒸腾速率及水分利用效率的变化[ J ]. *植物学报*, 1997, 39(6): 546—553
- [ 14 ] Farquhar G D, O' Leary M H, Berry H A. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves[ J ]. *Austr J Plant Physiol*, 1982, 9: 121—137
- [ 15 ] 黄占斌, 山仑. 春小麦水分利用效率日变化及其生理生态基础的研究[ J ]. *应用生态学报*, 1997, 8(3): 263—269
- [ 16 ] 郭贤仕, 山仑. 前期干旱锻炼对谷子水分利用效率的影响[ J ]. *作物学报*, 1994, 20(3): 352—356
- [ 17 ] 接玉玲, 杨洪强, 崔明刚, 等. 土壤含水量与苹果叶片水分利用效率的关系[ J ]. *应用生态学报*, 2001, 12(3): 387—390
- [ 18 ] 赵小平, 曾小平, 彭少麟, 等. 海南红豆夏季叶片气孔交换、气孔导度和水分利用效率的日变化[ J ]. *热带亚热带植物学报*, 2000, 8(1): 35—42
- [ 19 ] 黎廷宇, 王世杰, 郑乐平. 黔中碳酸盐岩和非碳酸盐岩上覆土壤  $\text{CO}_2$  来源的对比研究[ J ]. *中国科学(D辑): 地球科学*, 2001, 31(9): 777—782
- [ 20 ] 容丽, 王世杰, 杜雪莲. 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[ J ]. *生态学杂志*, 2006, 25(9): 1038—1043
- [ 21 ] 李正理, 张新英. 植物解剖学[ M ]. 北京: 高等教育出版社, 1983, 105—107
- [ 22 ] 卢布, 周殿玺. 稻抗旱机理的研究—旱稻水稻根解剖结构比较[ J ]. *作物杂志*, 1994, (2): 39
- [ 23 ] 侯小改. 芝麻不同抗性品种营养器官结构的比较研究[ J ]. *河南农业大学学报*, 1994, 28(4): 399—402
- [ 24 ] 杨利民, 韩梅, 周广胜, 等. 中国东北样带关键种羊草水分利用效率与气孔密度[ J ]. *生态学报*, 2007, 27(1): 16—24
- [ 25 ] 王丹, 骆建霞, 史燕山, 等. 两种地被植物解剖结构与抗旱关系的研究[ J ]. *天津农学院学报*, 2005, 12(2): 15—25
- [ 26 ] Thomas N, Buckley, Graham D, Farquhar, et al. Carbon-water balance and patchy stomatal conductance[ J ]. *Oecologia*, 1999, 118: 132—143
- [ 27 ] Stanhill G. Water use efficiency[ J ]. *Advances in Agronomy*, 1986, 39: 53—85
- [ 28 ] Austin R B, Morgan C L, Ford M A. Flag leaf photosynthesis of *Triticum aestivum* and related diploid and tetraploid species[ J ]. *Ann Bot*, 1982, 49: 177—189
- [ 29 ] Bhagsari A S, Brown R H. Leaf photosynthesis and its correlation with leaf area[ J ]. *Crop Sci*, 1986, 26: 127—132
- [ 30 ] Morgan J A, Lecain D R. Leaf gas exchange and related leaf traits among 15 winter wheat genotypes[ J ]. *Crop Sci*, 1991, 31: 443—448
- [ 31 ] Nobel P S. Leaf anatomy and water use efficiency[ A ]. Turner N C, Kramer P J. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*[ C ]. New York: Wiley, 1980: 43—55
- [ 32 ] 李少昆, 马富裕, 李蒙春, 等. 棉花叶片水分利用效率及其影响因素的研究[ J ]. *棉花学报*, 1997, 9(4): 314—317

# A STUDY ON THE RELATIONSHIP BETWEEN ANATOMICAL STRUCTURES OF PLANT LEAVES AND $\delta^{13}\text{C}$ VALUES WITH DIFFERENT BACKGROUNDS IN A KARST CATCHMENT BASIN

GE Yong-gang<sup>1,2</sup>, WANG Shi-jie<sup>1</sup>

(1. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002, China; 2. Graduate University, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

## Abstract

The authors analyzed the anatomical structures of leaves for 11 plant species sampled from a karst catchment basin with different backgrounds (karst and non-karst), which are located in Wangjiashai, Qingzhen City of Guizhou Province, using the optical microscope and scanning electron microscope methods. Then, the correlations between the anatomical structures of plant leaves and their  $\delta^{13}\text{C}$  values were compared in the following two ways: all plants as a whole in different background areas, and the same plant species from different plots. The results showed that there is a significant positive correlation between the anatomical structures of all plant leaves and their corresponding  $\delta^{13}\text{C}$  values in the above areas in a successive series from non-degradation to degradation, and the same goes for the anatomical structures of *Zanthoxylum planispinum*, *Rhamnus parvifolius* with a karst background, *Rubus biflorus*, *Camellia oleifera*, *Broussonetia papyrifera* with a non-karst background and their corresponding  $\delta^{13}\text{C}$  values. Moreover, there is a similar variation tendency for the correlation, and there is no significant difference for the anatomical structure of the same plant species with different backgrounds. Hence, it could be concluded that the anatomical features of plants have the same response tendency under the same external conditions including light, heat, water, gas, etc., revealing that plants are adapting themselves to the environment during the degradation process, and their responses show a positive correlation with those  $\delta^{13}\text{C}$  values. It is especially true for the anatomical structures and  $\delta^{13}\text{C}$  values of plants in a karst rocky desertification area, which shows a quick and sensitive response to environment conditions.

**Key words:**  $\delta^{13}\text{C}$  value; karst catchment basin; anatomical structure of leaf; karst and non-karst backgrounds