

人工针叶林林下 11 种植物叶片解剖特征 对不同生境的适应性

何冬梅^{1,2}, 刘 庆^{1,*}, 林 波¹, 蒋先敏³

(1. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. 四川省阿坝州川西林业局, 阿坝 623102)

摘要:人工林内两种主要生境(林窗和林内)的光照条件存在着显著差异,而这种差异也是影响人工林林下植物叶片形态和结构的重要环境因子。对川西米亚罗林区 60a 人工云杉林 2 种不同生境(林窗和林内)的 11 种植物比叶重、叶片解剖结构及气孔特征等进行了比较研究,结果显示:林窗生境中 11 种供试植物比叶重(*LMA*)均显著大于林内生境;多数阔叶物种叶片厚度(*LT*)、栅栏组织厚度(*PT*)、栅栏组织厚度/海绵组织厚度(*PT/ST*)、栅栏细胞层数在林窗生境中更大或更多,但叶表皮细胞厚度(*UET*、*LET*)、海绵组织厚度(*ST*)在两种生境中无显著差异;林窗生境中生长的各物种栅栏细胞均为长形且长度大于林内生境的相同物种;不同物种气孔密度(*SD*)对两种生境有一致的响应趋势,但显著程度有异,除三褶脉紫菀外 10 种植物的气孔孔径(*SL*)受两种生境影响不大,这与气孔特性受多种环境因素制约,且各种因素对气孔作用效应和作用方面不同有关。结合各物种喜光特性综合分析后认为同一群落的林下植物对光生境具有一定程度的趋同适应性;从可塑性方面分析发现叶片光合组织的可塑性大于非光合组织,且各物种叶片平均可塑性与喜光特性基本吻合。

关键词:叶片解剖特征;亚高山人工针叶林;林下植物;光适应

文章编号:1000-0933(2008)10-4739-11 中图分类号:Q142, Q143, Q945, Q948 文献标识码:A

Adaptation of leaf anatomical characteristics of eleven understory species to different environments in coniferous plantations

HE Dong-Mei^{1,2}, LIU Qing^{1,*}, LIN Bo¹, JIANG Xian-Min³

1 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 West Sichuan Forestry Bureau of Aba Tibetan and the Qiang People Autonomous Prefecture, Aba Prefecture 623102, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10): 4739 ~ 4749.

Abstract: The differences in light conditions between forest gaps and underneath close canopy in plantation forests, can be an important factor affecting leaf morphological and anatomical characteristics of understory species. In this paper, the leaf anatomical, stomatic and morphological characteristics of eleven understory species grown in two different environments (forest gaps and underneath close canopy) were studied and compared in a 60a of spruce plantation in Miyaluo located in

基金项目:国家自然科学基金重点资助项目(30530630);中国科学院西部行动计划重大资助项目(KZCX2-XB2-02);中国科学院成都生物研究所领域前沿资助项目(CIB-2007-LYQY-Q03);中国科学院“西部之光”人才计划资助项目(06C2021100)

收稿日期:2007-07-12; **修订日期:**2008-01-08

作者简介:何冬梅(1981~),女,四川南充人,硕士生,主要从事亚高山森林生态研究. E-mail: dongmeihe_dm@sina.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuqing@cib.ac.cn

致谢:本研究中的物种鉴定得到了重庆师范学院何海老师的支持和帮助,在此表示感谢。

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30530630), the “Western Movement” Project of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-XB2-02), the forefront project of Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences (No. CIB-2007-LYQY-Q03) and the Talent Plan of CAS (No. 06C2021100)

Received date: 2007-07-12; **Accepted date:** 2008-01-08

Biography: HE Dong-Mei, Master candidate, mainly engaged in ecology of subalpine forests. E-mail: dongmeihe_dm@sina.com

western Sichuan, China. The results showed that eleven species in forest gaps had significantly higher dry weight per leaf area than those under close canopy, and most broad-leaved plants in gaps increased leaf thickness, palisade parenchyma thickness, the palisade parenchyma cell layers and the ratio of palisade to spongy parenchyma (PT/ST). No significant difference in thickness of leaf epidermal cell and spongy parenchyma of most species were observed between two environments. The palisade parenchyma cells of the broad-leaved species in gaps were significantly longer than those grown under the canopy. All studied species appeared a similar trend of reduction in the stomatal density under close canopy, with various degrees of statistical significance. The stomatal length of all species except *Aster ageratoides* Turcz were not evidently changed by the contrasted environments in our study, mainly because leaf stomatal characteristics were related with many factors in natural environment. Our results suggested that species in same community had convergent evolution on adaptation to light condition. The average leaf plasticity indexes were accordant with their light-requirement approximately, and the photosynthetic parenchyma was greater than non-photosynthetic parenchyma in same leaves.

Key Words: leaf anatomical characteristics; subalpine coniferous plantations; understory; light acclimation

青藏高原东部的亚高山针叶林是我国西南林区森林的主体,经过近 60a 的采伐后,取而代之的是大量人工种植的云杉(*Picea asperata* Mast.) 纯林^[1]。目前,这些人工林已经表现出诸多问题,如树种单一,结构层次简单,物种多样性及其生态效益与同地带天然林相比差距较为明显^[2]。对川西米亚罗地区的 40a 人工林研究表明,由于林冠郁闭度较高,林下光照条件较差,使得林下灌草层不甚发育,种类较少^[3]。林下植被作为人工林群落的重要组成部分,在维持群落的生物多样性、促进凋落物分解、改善林下表层土壤肥力、减少林地水土流失、决定群落演替方向等方面具有重要作用^[4]。因此,研究该地区人工针叶林林下植被对不同生境的适应性可以为人工林管理和恢复提供科学参考。

叶片是植物对环境变化最为敏感的光合器官之一,其形态和解剖结构特征被认为最能体现环境因子的影响及植物对环境的适应^[5]。目前,国内外已经有许多关于植物叶片形态、结构、功能对不同光照强度的适应性研究。例如,对多脉青冈和金叶含笑两种植物的研究表明,长期遮荫处理使得叶片的表皮细胞变薄,栅栏组织变得稀疏,层数有减少趋势,海绵组织更加疏松,叶角质层退化^[6];人参叶片比叶重则随着荫棚透光率的增加而增加^[7];光照强度减弱对叶片气孔大小有显著影响,弱光使水稻的剑叶气孔密度明显减少^[8]。但是,上述研究多是通过人工遮荫来模拟自然环境条件下的光照强度。尽管这类研究方法在一定程度上能有效避免其它环境因子的干扰,但与在自然生境下植物的生长相比,仍具有一定区别。李芳兰认为栽培实验条件下植物的生长与自然条件下的观测结果并不一致,因此在野外立地条件下对人工林下植物的分布和适应进行长期观测和研究就更显得重要^[9]。

植物的不同喜光特性决定了其在林下具有不同的分布格局及对光环境变化的适应能力。大量遮荫控制实验结果表明,喜光树种在形态和生理等大多数参数上可塑性要大于耐荫树种,它们具有比耐荫树种更强的强光适应能力^[10,11]。但是,这些实验结果多是在控制光强的试验条件下获得,而缺乏在野外自然条件下的试验验证,且目前关于叶片气孔和解剖特征可塑性方面的研究报道并不多。因此,本研究主要关注:(1)具有不同喜光特性的植物在叶片气孔和解剖结构特征方面是否对光环境具有相同或相异的适应策略;(2)从叶片气孔和解剖结构特征入手,验证喜光植物比耐荫植物具有更大的可塑性;(3)讨论各物种叶片气孔和解剖结构特征中,哪些特征更能适应光环境的变化(即可塑性更大)? 以期为人工林管理和恢复提供科学参考。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区域位于四川省阿坝藏族羌族自治州理县米亚罗镇林区,地理位置为 $E102^{\circ}48' \sim 103^{\circ}02'$, $N31^{\circ}43' \sim 31^{\circ}47'$,海拔约 3200m,坡度 38° ,坡向 $SW75^{\circ}$ 。本区属于青藏高原气候区范围,受太平洋、印度洋及青藏高原 3 大气团影响,年均温 $6 \sim 12^{\circ}C$,年降水量为 600 ~ 1100mm,年蒸发量为 1000 ~ 1900mm。试验样地选择在

60a 人工云杉林内,主要优势种为云杉,另有少量川西云杉(*Picea likiangensis* var. *balfouriana*)^[3]、冷杉(*Abies fabri*)、红桦(*Betula albosinensis*);灌木为陕甘花楸、高山栎(*Quercus semicarpifolia* Smith.)、匍匐栒子(*Cotoneaster adpressus* Bois.)、直穗小檗(*Berberis dasystachya* Maxim.)、铁线山柳(*Clematoclethra lasioclada* Maxim.)、野櫻桃(*Sarcococca ruscifolia* Stapf.)等,草本有歪头菜(*Vicia unijuga* A. Br.)、三褶脉紫菀(*Aster ageratoides* Turcz.)、羽裂蟹甲草(*Cacalia tangutica* (Maxim.) Hand.-Mazz.)、东方草莓(*Fragaria orientalis* Lozinsk.)、禾本科(*Gramineae*)、牡蒿(*Artemisia japonica* Thunb.)等。

1.2 实验材料

本研究选择川西亚高山米亚罗林区 60a 人工针叶林内常见的 11 种林下植物为研究对象,其中乔木类幼苗共 4 种,灌木 5 种,草本 2 种。根据各种植物的生境选择^[12~14],对其喜光特性进行分类。10 种阔叶植物中,陕甘花楸(*Sorbus koehneana* Schneid.)、直穗小檗、匍匐栒子、歪头菜主要分布在阳坡、林缘、杂木林等生境中,为喜光种;冰川茶藨(*Ribes glaciale* wall.)、桦叶荚蒾(*Viburnum betulifoium* Batal.)主要分布在山坡、林缘、林中、山谷丛林等生境中,既喜光又能耐荫,为轻度耐荫种;鞘柄菝葜(*Smilax stans* Maxim.)、黄背勾儿茶(*Berchemia flavescens* Brongn.)、疏花槭(*Acer laxiflorum* Pax.)、三褶脉紫菀主要分布在林缘、林下、灌丛或阴湿处,为深度耐荫种;云杉为群落演替后期种,但幼苗在光照充足的生境中更新较好,表现为喜光。具体情况见表 1。

表 1 川西米亚罗 60a 人工针叶林供试验的 11 种林下植物

Table 1 Summary of eleven understory species which on trial in the 60a coniferous plantation forest of Miyalu in western Sichuan

种名 Species	生活型 Life-type	科属分类 Family and genus	生境 Habitat
云杉 <i>Picea asperata</i> Mast.	常绿针叶乔木	松科, 云杉属	全光下更新生长旺盛
陕甘花楸 <i>Sorbus koehneana</i> Schneid.	落叶小乔木	蔷薇科, 花楸属	杂木林中、林缘、林中、阳坡
桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifoium</i> Batal.	落叶小乔木	忍冬科, 荚蒾属	林中或山坡灌丛中
疏花槭 <i>Acer laxiflorum</i> Pax.	落叶乔木	槭树科, 槭属	林中
直穗小檗 <i>Berberis dasystachya</i> Maxim.	落叶灌木	小檗科, 小檗属	向阳山地灌丛中
匍匐栒子 <i>Cotoneaster adpressus</i> Bois.	落叶匍匐灌木	蔷薇科, 栒子属	山坡杂木林边、阳坡
冰川茶藨 <i>Ribes glaciale</i> Wall.	落叶灌木	虎耳草科, 茶藨子属	山坡或山谷丛林、林缘
黄背勾儿茶 <i>Berchemia flavescens</i> Brongn.	落叶攀缘灌木	鼠李科, 勾儿茶属	林缘、林下、灌丛或阴湿近水处
鞘柄菝葜 <i>Smilax stans</i> Maxim.	落叶灌木	百合科, 菝葜属	林下, 灌丛或山坡阴处
歪头菜 <i>Vicia unijuga</i> A. Br.	多年生草本	豆科, 野豌豆属	林缘、广布荒草坡、阳坡
三褶脉紫菀 <i>Aster ageratoides</i> Turcz.	多年生草本	菊科, 紫菀属	林下、林缘、灌丛、山谷湿地

1.3 实验方法

1.3.1 样地选择

在川西米亚罗林区 60a 人工云杉林内,选取 3 个大小约 10m × 10m 的林窗生境样地。3 个林窗因上世纪末期伐木形成,年龄为 10a 左右。分别在相同海拔的临近区域对应选取 3 个大小为 10m × 10m 的林内生境样地。各样地具有较一致的坡向、坡度、海拔等自然地理条件,但植被结构具有明显差异,其中林窗内物种较多,密度及盖度较大,草本层发达,主要物种有:云杉、油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)、红桦、冷杉等乔木幼树或幼苗以及桦叶荚蒾、冰川茶藨、陕甘花楸、匍匐栒子、直穗小檗、野櫻桃等灌木,草本则以豆科(*Leguminosae*)、菊科(*Compositae*)、禾本科为主,另有苔藓呈斑块分布;林内环境荫蔽,物种数目少,灌层及草本层稀疏,未见油松、红桦等喜光植物,云杉幼苗细弱且数量明显减少,苔藓层稀缺。

1.3.2 各样地相对生境光强的测定

在各样地内随机选取 10 个待测点并标记,采用 ZDS-10 照度计(上海市嘉定学联仪表厂)连续 3d 在同一时间段(10:00 ~ 10:30)对各样地待测点离地 50cm 处的光强进行测量记录,并同时在林外开阔地处测得全光

照。各待测点的光照与全光强的比值即为生境的相对光照强度(透光率)。比较发现两类样地的平均相对光照强度表现出明显差异(图1),林窗内平均相对光强为(32.93 ± 3.94)%,显著高于林内相对光强水平(8.63 ± 1.61)%。

1.3.3 研究方法

在各样地的11种供试植物中,随机选取生长状况及年龄均较一致的同种植物3株,在6个样地中每种植物共选择18株。采集每个植株同方向当年生枝条上的成熟叶片(一般为枝条顶端向下数的第3或第4片叶)1~2枚,立即用FAA(50%乙醇:38%甲醛:99.5%冰醋酸=90:5:5)野外固定,以用于石蜡切片。其中云杉(*Picea asperata* Mast.)为针叶树种,叶片角质层厚,故取主枝上30颗针叶置于稍高浓度的FAA(70%乙醇:38%甲醛:99.5%冰醋酸=90:5:5)中固定^[15]。

1.4 测定内容

1.4.1 叶形态参数

选择比叶重(leaf mass per unit area, *LMA*)、叶片厚度(leaf thickness, *LT*)作为叶的形态学特征参数。采用扫描仪以及UTHSCSA图象分析系统(university of texas health science center, San Antonio, Texas, USA)确定叶片面积;将新鲜叶片带回室内烘干后称重;叶片厚度通过解剖学实验测得。

1.4.2 叶表皮气孔参数

叶片从FAA固定液中取出,用吸水纸吸干后在叶片表面涂无色指甲油,待指甲油干后用镊子轻轻撕下印膜并制成临时水装片,光学显微镜(LEICA DMLB, germany)下测量单位面积内气孔的数量即为气孔器密度(stomatal density, *SD*)、气孔器长(stomatal length, *SL*)等指标^[10,16,17]。其中云杉为针叶植物,气孔呈带状分布于气孔带内,故其气孔密度以单位长度内气孔数量为准^[18]。

1.4.3 叶片解剖结构参数

取出经固定的植物叶片,用常规石蜡切片法取横切面。即先将叶片经各级浓度酒精脱水,二甲苯进行透明,浸蜡,包埋,旋转式切片机切片(厚度8~10 μ m),二甲苯脱蜡,番红-固绿双重染色,中性树胶封片,在光学显微镜下观测叶上表皮细胞厚度(upper epidermis cells thickness, *UET*)、下表皮细胞厚度(lower epidermis cells thickness, *LET*)、栅栏组织厚度(palisade parenchyma thickness, *PT*)、栅栏组织细胞长(高)度(palisade cell length, *PL*)、栅栏细胞宽度(palisade cell width, *PW*)、栅栏细胞层数、海绵组织厚度(spongy parenchyma thickness, *ST*)、叶片总厚度(leaf thickness, *LT*)等指标^[15]。

1.4.4 可塑性指数

各参数可塑性的计算参照Valladares等的方法^[19]:

$$\text{某指标的可塑性指数} = (\text{最大值} - \text{最小值}) / \text{最大值}$$

1.5 数据处理

采用Student-*T*检验对不同光环境下叶片特征参数的差异进行统计分析, $P \leq 0.01$ 为差异极显著, $0.01 < P \leq 0.05$ 为差异显著, $P > 0.05$ 为差异不显著。

2 结果与分析

2.1 叶片比叶重特征比较

各物种比叶重(单位叶面积内的叶干重,*LMA*)受生境影响较大。在林窗生境下,11种具有不同喜光特性的植物叶片的*LMA*均显著大于林内同种植物(图2),说明高光生境能增加叶片*LMA*,弱光生境则降低*LMA*,

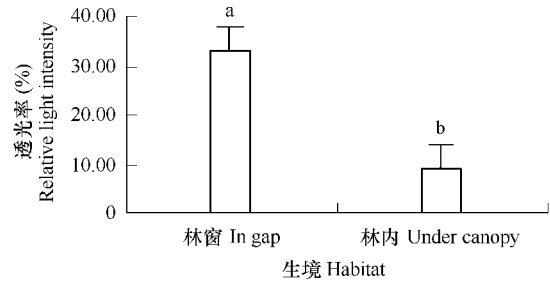


图1 米亚罗60a人工云杉林林窗和林内生境的平均相对光强
Fig.1 Average relative light intensity in gaps and under canopy in the 60a coniferous plantation forest of Miyaluo
标有不同字母的两柱体间结果差异显著($P \leq 0.05$) The bars with different letter are significantly different ($P \leq 0.05$)

这与其他一些光因子的控制实验结果一致^[20~23]。因此认为在自然生境中,光强仍可能是引发叶片比叶重变化的关键因素,*LMA* 的增减是各物种适应不同光生境的基本策略之一。

2.2 叶片气孔特征比较

11 种植物叶片的气孔均只分布在叶片的远轴面,且林窗内生长的各物种叶片气孔密度(*SD*)都显示出大于林内生境中同一物种的趋势(图 3A)。其中,陕甘花楸、桦叶荚蒾、匍匐栒子、冰川茶藨以及鞘柄菝葜 5 种植物的 *SD* 变化趋势具有显著性($0.01 < P \leq 0.05$),而其余 6 种植物的 *SD* 变化仅有一致趋势而未达显著水平($P > 0.05$)。即是说不同物种气孔密度对生境的响应程度不同,这可能是由于气孔本身易受光强^[8,11]、水分^[24]、空气流速、遗传等各种因素共同制约所致。

对 11 种植物的叶片气孔长径的研究表明,多数植物气孔长径(*SL*)在两种生境中无显著差异,仅三褶脉紫菀 1 种草本植物在林窗中气孔趋于更长($P \leq 0.05$)(图 3B),说明叶片 *SL* 受此两类生境的影响并不大。

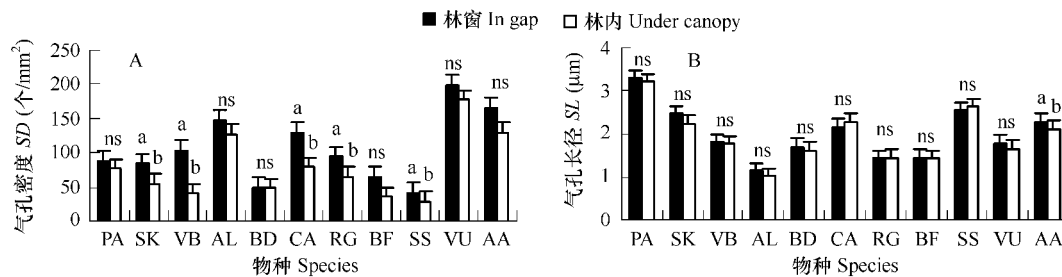


图 3 米亚罗 60a 人工云杉林林窗和林内生长的 11 种植物叶片的气孔密度和气孔长径比较

Fig. 3 Comparison of leaves stomatal density (*SD*) and stomatal length (*SL*) of eleven species plants grown in gap or under canopy in the 60a coniferous plantation forest of Miyaluo

同种植物标有不同字母的两柱体间结果差异显著($P \leq 0.05$), ns: 无显著差异($P > 0.05$), 下同 The bars with different letter are significantly different ($P \leq 0.05$), ns: no significance($P > 0.05$), the same below

2.3 叶片厚度特征比较

叶片厚度(*LT*)在一定程度上能反应出植物对环境的适应性。10 种阔叶植物在林窗中的 *LT* 均大于在林内生长的同种植物(图 4)。其中,喜光的陕甘花楸、直穗小檗、与轻度耐荫的桦叶荚蒾 3 种植物达到极显著水平($P \leq 0.01$);喜光的匍匐栒子、歪头菜 2 种植物达显著水平($0.01 < P \leq 0.05$);而轻度耐荫的冰川茶藨和深度耐荫的疏花槭、黄背勾儿茶、鞘柄菝葜和三褶脉紫菀 5 种植物仅表现出类似趋势,而未达显著水平($P > 0.05$)。由此说明喜光物种更能通过调节叶片厚度来适应不同生境,且这种适应策略依赖于各物种的喜光特性。

通过本试验的观察发现,10 种林下阔叶植物叶片的上、下表皮均由单层细胞构成。其中,黄背勾儿茶在

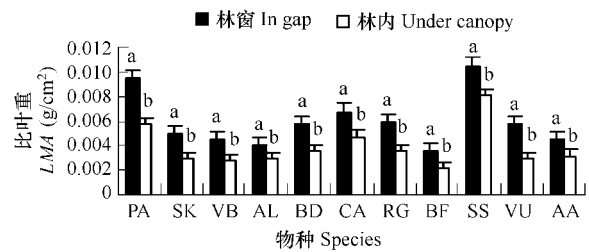


图 2 米亚罗 60a 人工云杉林林窗和林内生长的 11 种植物叶片的比叶重

Fig. 2 Comparison of leaf mass per unit area (*LMA*) of eleven species plants grown in gap or under canopy in the 60a coniferous plantation forest of Miyaluo

同种植物标有不同字母的两柱体间结果差异显著($P \leq 0.05$) The bars with different letters of same plant are significantly different ($P \leq 0.05$); PA: *P. asperata*; SK: *S. koehneana*; VB: *V. Betulifolium*; AL: *A. laxiflorum*; BD: *B. dasystachya*; CA: *C. adpressus*; RG: *R. glaciale*; BF: *B. flavescens*; SS: *S. stans*; VN: *V. unijuga*; AA: *A. ageratoide. s*; 下同 the same below

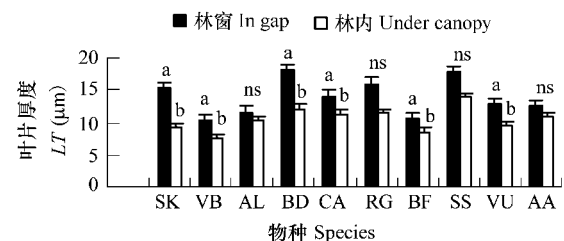


图 4 米亚罗 60a 人工云杉林林窗和林内生长的 10 种植物的叶片厚度比较

Fig. 4 Comparison of leaf thickness (*LT*) of ten species plants grown in gap or under canopy in the 60a coniferous plantation forest of Miyaluo

林窗中呈现出比在林内更厚的叶表皮细胞,而冰川茶藨及歪头菜仅上表皮细胞在林窗中显著增厚($0.01 < P \leq 0.05$),陕甘花楸及直穗小檗仅下表皮细胞在林窗中显著增厚($0.01 < P \leq 0.05$),此外的绝大多数物种表皮细胞厚度在两种生境下差异不显著($P > 0.05$) (图 5),证明不同生境对各类型植物的叶片表皮细胞厚度影响不一。这与郝日明遮荫试验结果不完全吻合^[6],原因可能是自然生境中叶片生长不仅受光强的影响,此外还受到水分等其他多种因子的共同作用。

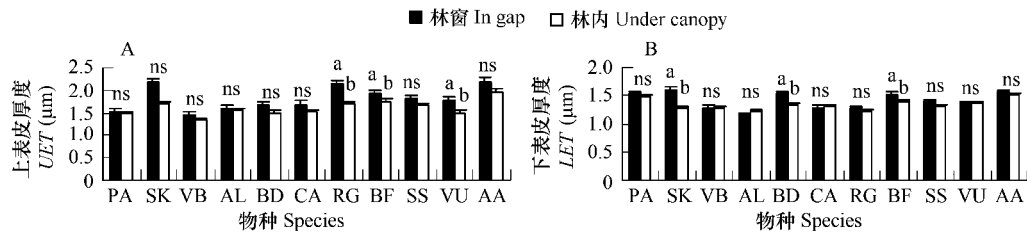


图 5 米亚罗 60a 人工云杉林林窗和林内生长的 11 种植物的叶片上、下表皮厚度比较

Fig. 5 Comparison of upper epidermal thickness (UET) and low epidermal thickness (LET) of ten species plants grown in gap or under canopy in the 60a coniferous plantation forest of Miyaluo

2.4 叶肉解剖结构特征比较

本研究中,两类生境显著地影响了各种林下植物的栅栏组织厚度(PT)。10 种阔叶植物在林窗中的 PT 均大于在林内生长的同种植物,其中疏花槭和三褶脉紫菀 2 种深度耐荫种达到显著水平($0.01 < P \leq 0.05$),其余 8 种植物达极显著水平($P \leq 0.01$) (表 2)。

表 2 米亚罗 60a 人工云杉林林窗和林内生长的 10 种阔叶植物的叶肉解剖结构特征比较

Table 2 Comparison of leaf anatomical characters of ten broad-leaved plant species grown in gaps or under canopy in the 60a coniferous plantation forest of Miyaluo

物种 Specise	生境 Habitat	栅栏组织 厚度 PT (μm)	栅栏细胞 高度 PL (μm)	栅栏细胞 宽度 PW (μm)	海绵组织 厚度 ST (μm)	PT/ST	栅栏细胞 高度/宽度 PL/PW	栅栏细胞层数 Layers
陕甘花楸 SK	林窗	7.00 ± 1.05A	4.09 ± 0.24A	1.25 ± 0.06	5.10 ± 0.85a	1.50 ± 0.40	3.37 ± 0.25A	1 ~ 2
	林内	3.07 ± 0.26B	2.76 ± 0.36B	1.16 ± 0.09	3.64 ± 0.52b	0.92 ± 0.16	2.42 ± 0.18B	1 ~ 2
桦叶荚迷 VB	林窗	4.81 ± 0.12A	2.78 ± 0.09A	1.33 ± 0.05a	3.05 ± 0.51	1.68 ± 0.33	2.15 ± 0.08A	2
	林内	2.51 ± 0.13B	2.42 ± 0.21B	1.45 ± 0.01b	2.84 ± 0.36	0.91 ± 0.07	1.69 ± 0.14B	1 ~ 2
疏花槭 AL	林窗	4.83 ± 0.93a	4.83 ± 0.93a	1.16 ± 0.08	4.20 ± 0.39	1.17 ± 0.21a	4.23 ± 0.59a	1
	林内	3.07 ± 0.31b	3.07 ± 0.31b	1.16 ± 0.07	4.57 ± 0.35	0.69 ± 0.05b	2.71 ± 0.23b	1
直穗小檗 BD	林窗	7.1 ± 0.74A	6.81 ± 0.53A	1.62 ± 0.06	7.94 ± 0.45A	0.90 ± 0.10A	4.48 ± .41A	1
	林内	3.39 ± 0.51B	3.39 ± 0.51B	1.66 ± 0.14	6.07 ± 0.40B	0.57 ± 0.07B	2.12 ± 0.31B	1
匍甸栒子 CA	林窗	6.24 ± 0.41A	4.87 ± 0.10A	1.04 ± 0.02	5.03 ± 0.14A	1.27 ± 0.02A	4.87 ± 0.17A	2
	林内	3.86 ± 0.09B	3.72 ± 0.20B	1.05 ± 0.03	4.55 ± 0.01B	0.86 ± 0.02B	3.60 ± 0.13B	1 ~ 2
冰川茶藨 RG	林窗	5.53 ± 0.75A	4.95 ± 1.22	1.21 ± 0.08	7.14 ± 1.28	0.78 ± 0.06a	4.65 ± 0.43A	1
	林内	3.30 ± 0.29B	3.30 ± 0.29	1.32 ± 0.02	5.50 ± 0.71	0.63 ± 0.05b	2.54 ± 0.20B	1
黄背勾儿茶 BF	林窗	5.45 ± 0.84A	3.34 ± 0.36a	0.93 ± 0.06	2.25 ± 0.28	2.56 ± 0.11A	3.69 ± 0.41a	2
	林内	3.07 ± 0.25B	2.68 ± 0.11b	0.95 ± 0.03	2.42 ± 0.36	1.37 ± 0.26B	2.89 ± 0.15b	1 ~ 2
鞘柄蕨 SS	林窗	6.85 ± 0.50A	4.08 ± 2.09	2.01 ± 0.16	7.02 ± 1.40	1.00 ± 0.13A	2.17 ± 1.33a	2 ~ 3
	林内	3.60 ± 0.56B	2.44 ± 0.32	2.01 ± 0.07	6.53 ± 0.33	0.56 ± 0.06B	1.26 ± 0.19b	1 ~ 2
歪头菜 VN	林窗	4.83 ± 0.48A	4.94 ± 0.42A	1.33 ± 0.05	4.89 ± 0.62	1.13 ± 0.36	3.65 ± 0.44A	1
	林内	2.62 ± 0.31B	2.62 ± 0.31B	1.33 ± 0.12	3.82 ± 0.93	0.72 ± 0.10	2.01 ± 0.16B	1
三褶脉紫菀 AA	林窗	4.40 ± 0.39a	4.12 ± 0.35a	1.34 ± 0.03	4.23 ± 0.95	1.15 ± 0.10A	3.15 ± 0.27a	1
	林内	3.30 ± 0.24b	3.21 ± 0.12b	1.35 ± 0.15	4.04 ± 0.45	0.86 ± 0.16B	2.48 ± 0.16b	1

数据以平均值 ± 标准差表示, $n=3$ Data showed above is means ± SD, $n=3$ 同种植物的同一指标在不同生境中均值差异显著($0.01 < P \leq 0.05$)用不同小写字母标出,差异极显著($P \leq 0.01$)用不同大写字母标出 Different small letters significant difference of same parameter among same species under different habitats($0.01 < P \leq 0.05$), as different capital letters significant extremely significant different($P \leq 0.01$);下同 the same below

7 种阔叶植物的海绵组织厚度 (ST) 在两种生境中无显著差异, 仅喜光的陕甘花楸、直穗小檗、匍匐栒子在林窗中产生更厚的海绵组织 ($P \leq 0.05$) (表 2)。

比较林窗及林内 10 种阔叶植物的叶片栅栏组织与海绵组织的厚度比 (PT/ST) 发现其响应趋势较为一致, 均表现为在林窗中生长的叶片 PT/ST 大于林内生境, 其中 7 种阔叶植物叶片 PT/ST 在两种生境中差异显著或极显著 ($P \leq 0.05$), 而喜光种陕甘花楸、歪头菜及轻度耐荫种桦叶荚蒾反而未表现出显著性 ($P > 0.05$) (表 2)。

研究发现, 陕甘花楸、桦叶荚蒾、匍匐栒子、黄背勾儿茶和鞘柄菝葜 5 种植物的叶片具复层栅栏组织 (栅栏细胞层数为 2 层或多于 2 层), 且在林窗生境内生长的叶片栅栏组织层数较林内生境叶片多 1~2 层。考虑到这些种类的植物叶片栅栏组织通常由多层细胞构成, 栅栏组织的厚度不能完全代表栅栏细胞的厚度, 故对栅栏细胞的长度、宽度、长/宽进行了测量和计算。结果表明, 10 种林下阔叶植物的栅栏细胞在林窗生境下均较长, 在林内生境中较短, 但两类生境中栅栏细胞宽度差异不明显, 且林窗中各物种栅栏细胞长度/宽度的比值从 $(2.01 \pm 0.16) \sim (4.87 \pm 0.41)$ 不等, 林内生境中相应植物该比值范围在 $(1.26 \pm 0.19) \sim (3.60 \pm 0.13)$ 之间。由此说明此 10 种林下阔叶植物在两种生境中叶片栅栏细胞均呈长形, 且长期生长在林窗中的叶片比林内叶片具有更长的栅栏细胞。蔡永立等指出近方形的栅栏细胞可以提高叶片近轴面 (上表面) 和侧面的叶绿体分布的密度, 增加受光面积, 是植物对弱光条件的适应^[25]。但在本研究中, 自然立地条件下的植物栅栏细胞均呈长形, 且仅通过减小长度来适应人工林内的弱光生境, 这种细胞形状的改变是否有利于弱光生境中叶绿体分布密度的增加, 还有待进一步解剖学实验的考证。

云杉 (*Picea asperata* Mast.) 属于常绿针叶树种, 其叶片结构不同于阔叶植物。云杉叶片横切面为菱形, 叶肉无明显的栅栏组织与海绵组织的分化, 而主要由薄壁细胞所组成, 中部为维管束结构。云杉的表皮细胞厚度在两种生境中未表现出显著差异 (图 5), 但在林窗生境中云杉叶片薄壁组织较厚, 维管束较粗, 而在林内的叶片薄壁组织较薄、微管束相对较细 (表 3), 说明在林窗中, 云杉幼苗生长更好, 这与云杉在幼苗阶段的喜光性相关。

表 3 米亚罗 60a 人工云杉林林窗和林内生长的云杉幼苗的叶肉解剖结构特征比较

Table 3 Comparison of leaf anatomical characters of *Picea asperata* M. seedling grown in gaps or under canopy in the 60a coniferous plantation forest of Miyaluo

物种 Species	生境 Habitat	薄壁组织厚度 PT	微管组织厚度 ST
云杉 <i>P. asperata</i>	林窗	$11.91 \pm 0.51a$	$12.60 \pm .99a$
	林内	$9.15 \pm 1.02b$	$9.63 \pm 1.27b$

2.5 叶片解剖结构及形态可塑性比较

可塑性指数的大小可以反应出植物对不同光环境的适应能力^[10,11,19]。本研究中叶片气孔、形态和解剖结构等 12 个参数的平均可塑性大小为: $PT > PT/ST > LMA > \text{栅栏细胞高度/宽度} > \text{栅栏细胞高度} > SD > LT > ST > UET > LET > SL > \text{栅栏细胞宽度}$ (表 4)。其中居于前 5 位的参数分别为 PT 、 PT/ST 、 LMA 、栅栏细胞高度/宽度、栅栏细胞高度, 这 5 个特征参数均与叶片的光合机构较相关, 说明当遭遇光环境变化时, 叶片更能通过调整与光合机构相关的各特征参数来适应环境; 而表皮细胞厚度等参数可塑性最小, 说明与光合机构关系较小 (非光合组织) 的特征参数对异质光生境的适应能力相对较弱。

进一步分析比较 10 种阔叶植物的可塑性大小发现, 陕甘花楸、直穗小檗、歪头菜、冰川茶藨、桦叶荚蒾、鞘柄菝葜、黄背勾儿茶、匍匐栒子、疏花槭、三褶脉紫菀的可塑性指数依次减小 (由于缺乏栅栏组织等的分化, 云杉幼苗叶片可塑性无法参与计算和比较) (表 4)。其中可塑性相对较大的陕甘花楸、直穗小檗、歪头菜均为喜光种; 可塑性较小的鞘柄菝葜、黄背勾儿茶、疏花槭、三褶脉紫菀为深度耐荫种; 冰川茶藨、桦叶荚蒾为轻度耐荫种, 其可塑性居于中间水平。仅有 1 种喜光植物匍匐栒子平均可塑性平均值排名较后, 仅为 0.196。因此本研究中, 除匍匐栒子以外, 其余 9 种阔叶植物的叶片各参数可塑性平均值大小与其喜光特性基本吻合。

表 4 米亚罗 60a 人工云杉林林窗和林内生长的 10 种阔叶植物的叶片各特征参数可塑性比较

Table 4 Comparison plasticity index of leaf characters of ten broad-leaved plant species grown in gaps or under canopy in the 60a coniferous plantation forest of Miyalu

物种 Species	SK	BD	VN	RG	VB	SS	BF	CA	AL	AA	平均 Mean
栅栏组织厚度 <i>PT</i>	0.56	0.52	0.46	0.40	0.48	0.47	0.44	0.38	0.36	0.25	0.432
<i>PT/ST</i>	0.39	0.37	0.36	0.19	0.46	0.44	0.46	0.32	0.41	0.25	0.365
比叶重 <i>LMA</i>	0.41	0.37	0.49	0.40	0.39	0.23	0.38	0.30	0.27	0.30	0.354
栅栏细胞高度/宽度 <i>PL/PW</i>	0.28	0.53	0.45	0.45	0.21	0.42	0.22	0.26	0.36	0.21	0.339
栅栏细胞高度 <i>PL</i>	0.33	0.50	0.47	0.33	0.13	0.40	0.20	0.24	0.36	0.22	0.318
气孔密度 <i>SD</i>	0.34	0.01	0.11	0.31	0.61	0.30	0.45	0.39	0.14	0.21	0.287
叶片厚度 <i>LT</i>	0.39	0.32	0.25	0.29	0.25	0.22	0.20	0.19	0.12	0.12	0.235
海绵组织厚度 <i>ST</i>	0.28	0.24	0.22	0.23	0.07	0.07	0.07	0.10	0.08	0.04	0.14
上表皮细胞厚度 <i>UET</i>	0.22	0.11	0.16	0.21	0.06	0.09	0.08	0.10	0.03	0.1	0.116
下表皮细胞厚度 <i>LET</i>	0.19	0.13	0	0.04	0	0.06	0.09	0.01	0.05	0.04	0.061
气孔长径 <i>SL</i>	0.09	0.04	0.07	0.01	0.03	0.03	0.02	0.05	0.12	0.08	0.054
栅栏细胞宽度 <i>PW</i>	0.07	0.02	0	0.08	0.08	0	0.02	0.01	0	0.01	0.029
平均值 Mean	0.296	0.263	0.253	0.245	0.231	0.228	0.219	0.196	0.192	0.153	0.228

PA: *P. asperata*; SK: *S. koehneana*; VB: *V. Betulifolium*; AL: *A. laxiflorum*; BD: *B. dasystachya*; CA: *C. adpressus*; RG: *R. glaciale*; BF: *B. flavescens*; SS: *S. stans*; VN: *V. unijuga*; AA: *A. ageratoide. s.*

3 讨论和结论

已有的研究表明,林窗最直接和最重要的作用是引起生境中光照强度的增加^[26]。本研究中所选的两类研究样地的相对光照强度呈显著差异,林窗中光照较强,林内光照较弱,这使得光照强度成为两种生境的主要差别因子。尽管,两种生境下还存在诸如温度、土壤水分、空气湿度等各环境因子的水平差异,但这些差异归根到底是源于光照强度的不同及其诱因所产生的,所以本研究着重讨论植物叶片结构对以光强因子为主导作用的不同生境的适应。

3.1 具有不同喜光特性的物种对光生境的适应

本研究对川西亚高山人工林内 10 种林下阔叶植物叶片的结构、形态及气孔方面 12 个参数进行了测定和分析,结果表明,生长在林窗生境中的各物种都表现出比在林内生境中更大的比叶重、栅栏组织厚度及栅栏细胞高度/宽度,说明了具有不同喜光特性的物种均能通过比叶重、栅栏组织厚度和栅栏细胞形状的改变来适应不同的光生境,即是说比叶重、栅栏组织厚度及栅栏细胞形状可能是大多数物种(本研究中指全部供试物种)适应环境的基本策略之一,而与它们自身喜光或耐荫程度关系不密切。

此外,全部阔叶种的栅栏细胞高度、*PT/ST*、叶片厚度、上表皮细胞厚度、气孔密度在林窗生境都有增加的趋势,在林内生境中具有降低的趋势,但喜光特性不同的物种显现出来的趋势显著性不尽相同。就喜光种而言,其栅栏细胞高度、叶片厚度在两种生境中的差异均能达到显著水平,仅部分轻度及深度耐荫种能达显著水平;就深度耐荫种而言,其叶片 *PT/ST* 在两类生境中的差异均达显著水平,半数的喜光及轻度耐荫种未能达显著水平。而在两类生境中上表皮厚度或气孔密度呈显著差异的物种之间喜光特性并不一致。

由此说明本研究中喜光特性相近的物种在光生境适应策略上具有共性,喜光种均能通过适当调节叶片厚度、栅栏细胞高度等来适应不同的光生境,深度耐荫种均能通过调节 *PT/ST* 等来适应光生境;即使是喜光特性不同的物种,也都能通过调节比叶重、栅栏组织厚度及栅栏细胞形状来适应不同的光生境,反映出同一群落中各物种对自然生境的趋同适应性。

3.2 植物喜光特性与可塑性的关系

综合叶片形态、结构及气孔特征等 12 种参数来看,本研究中各物种平均可塑性大小与其自身喜光特性基本吻合,即喜光种陕甘花楸、直穗小檗及歪头菜各参数可塑性最高,轻度耐荫种冰川茶藨及桦叶荚蒾次之,深

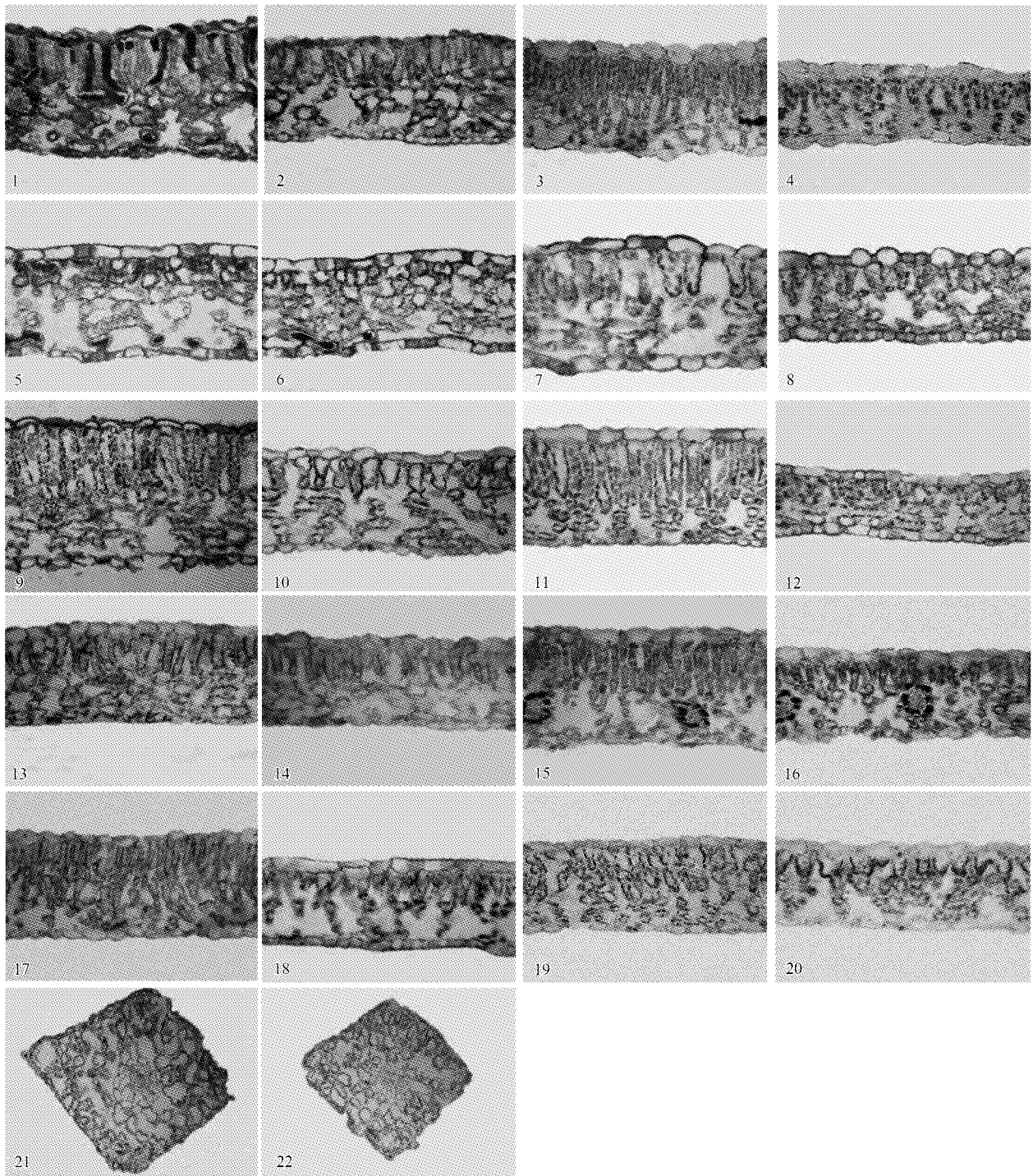


图 6 光学显微镜下 11 种植物叶片解剖结构照片(×1200)

Fig. 6 The metallographes of leaves anatomical characteristics of 11 species(×1200)

1: 冰川茶藨(林窗); 2: 冰川茶藨(林内); 3: 黄背勾儿茶(林窗); 4: 黄背勾儿茶(林内); 5: 鞘柄菝葜(林窗); 6: 鞘柄菝葜(林内); 7: 三褶脉紫菀(林窗); 8: 三褶脉紫菀(林内); 9: 直穗小檗(林窗); 10: 直穗小檗(林内); 11: 歪头菜(林窗); 12: 歪头菜(林内); 13: 疏花槭(林窗); 14: 疏花槭(林内); 15: 匍匐栒子(林窗); 16: 匍匐栒子(林内); 17: 陕甘花楸(林窗); 18: 陕甘花楸(林内); 19: 桦叶荚蒾(林窗); 20: 桦叶荚蒾(林内); 21: 云杉(林窗); 22: 云杉(林内)

1: *R. glaciale* (in gap); 2: *R. glaciale* (under canopy); 3: *B. flavescens* (in gap); 4: *B. flavescens* (under canopy); 5: *S. stans* (in gap); 6: *S. stans* (under canopy); 7: *A. ageratoide* (in gap); 8: *A. ageratoide* (under canopy); 9: *B. dasystachya* (in gap); 10: *B. dasystachya* (under canopy); 11: *V. unijuga* (in gap); 12: *V. unijuga* (under canopy); 13: *A. laxiflorum* (in gap); 14: *A. laxiflorum* (under canopy); 15: *C. adpressus* (in gap); 16: *C. adpressus* (under canopy); 17: *S. koehneana* (in gap); 18: *S. koehneana* (under canopy); 19: *V. betulifolium* (in gap); 20: *V. betulifolium* (under canopy); 21: *P. asperata* (in gap); 22: *P. asperata* (under canopy)

度耐荫种鞘柄菝葜、黄背勾儿茶、疏花槭、三褶脉紫菀可塑性最小。本研究从叶片形态和解剖结构角度,在野外条件下验证了喜光植物比耐荫植物具有更大的可塑性这一观点,较强的可塑性有利于对光环境变化的适应^[10],说明喜光种比耐荫种具有更大的光适应能力。然而匍匐栒子属于喜光植物,其平均可塑性却较低(表4),推测这可能与该物种营匍匐生活有关,具有匍匐茎的物种常通过调节叶序及分枝构型等来补偿生境光照的不足^[26]。

研究结果显示,各参数中 *PT*、*LMA*、*PT/ST*、栅栏细胞高度/宽度、栅栏细胞高度平均可塑性较大,*UET*、*LET*、*SD*、*SL* 等参数可塑性较小,其中 *PT*、*PT/ST*、栅栏细胞高度/宽度、栅栏细胞高度直接反映植物光合组织的生境适应能力,而 *UET*、*LET*、*SD*、*SL* 反映了非光合结构的生境适应能力,由此表明叶片更能通过直接调整光合机构的变化来适应不同的光生境,非光合组织对异质光生境的适应能力相对较弱。

在各参数中,叶片形态参数比叶重(*LMA*)可塑性较大,这是因为不同条件下比叶重产生差异的结构基础在于叶片自身厚度的变化^[27]。本研究中,与林内生境中生长的叶片相比,在林窗中各林下物种叶片栅栏组织厚度均有增加(表2),叶肉细胞排列更紧密(图6),而海绵组织及表皮细胞厚度变化不明显,由此证明作为光合主要结构的栅栏组织才是引起叶片比叶重发生变化的最重要因素。

3.3 结语

本文结合各物种自身喜光特性,对川西米亚罗林区 60a 人工云杉林 2 种不同生境(林窗和林内)的 11 种植物比叶重、叶片解剖结构、气孔特征等参数进行综合分析,认为各物种(尤其是喜光特性相似的物种)在一定程度上对不同光生境具有趋同适应性,且各物种主要通过调整叶片光合结构来适应不同光生境,其适应能力的大小与其喜光特性基本吻合。

References:

- [1] Lin B, Liu Q, Wu Y, He H, Qiao Y K. Dynamics of litters in anificial restoration process of subalpine coniferous forest. *Chinese Journal of Applide Ecology*, 2004, 15(9):1491—1496.
- [2] Zhao C M, Chen Q H, Qiao Y K, Pan K W. Dynamics of species diversity in the restoration process of artificial Spruce Conifer Forest in eastern edge of Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Phymeeolocica Sinica*(supplement), 2000, 26:20—29.
- [3] Liu Q, Yin H J, Wu Y. A Study on the Structure of *Picea Asperata* Community of Miyaluo Subalpine in Western Sichuan. *China Journal of Moutain Science*, 2003, 21(6):695—701.
- [4] Fan H L, Hong W, Hong T, Wu C Z, Song P, Zhu H, Zhang Q, Lin Y M. Effects of controlled burning on species diversity of undergrowth in choerospondias axillaris plantations. *Journal of Zhejiang Forestry Colleg*, 2005, 22(5):495—500.
- [5] Mott K, Gibson A, O'Leary J. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant Cell Environ*, 1982, 9:455—460.
- [6] Hao R M, Li X Z, Hu J L. Leaf Structural Change of *Cyclobalanopsis multirervis* and *Michelia foveolata* after Shaded Treatmen. *Acta Bot. Borea1. - Occident. Sin.*, 2005, 25(6):1083—1088.
- [7] Xu K Z, Zhang Z A, Chen X, Ren Y Y. Study on variability of spcific leaf weight in *Panax Ginseng*. *Journal of Jilin Agricultral University*, 1994, 16(4):39—42.
- [8] Meng L, Chen W F, Li L X, Xu Z J, Liu L X, Sun J W. Influence of low light on stomatal characters in *Rice* Leaves. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2002, 33(2):87—89.
- [9] Li F L, Bao W K. Responses of the Morphological and Anatomical Structure of the Plant Leaf to Environmental Change. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22:118—127.
- [10] Guo Y H, Cai Z Q, Cao K F, Wang W L. Leaf Photosynthetic and anatomic acclimation of four Tropical rainforest tree species to different growth light conditions. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2004, 22(3):240—244.
- [11] Cai Z Q, Qi X, Cao K F. Response of stomatal characteristics and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(2):201—204.
- [12] The Picture Index of Senior China Plant. Vol 1-4. Beijing: Science Press, 1975.
- [13] Flora of China. Beijing: Science Press, Vol 7: 129, 1978; Vol 15:203, 1978; Vol 29:189, 2001; Vol 35(1):345, 1979; Vol 36:170, 1970; Vol 36:338, 1970; Vol 42(2):259, 1998; Vol 46:225—226, 1981; Vol 48(1):124, 1998; Vol 72:84, 1988; Vol 74:159, 1985.
- [14] Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences; Southwest China plant resources database.
- [15] Li Z L. Techniques in Paraffin Section Cutting, II. Beijing: Science Press, 1978.
- [16] Mendes M, Gazarini L, Rodrigues M. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting mediterranean light environments — effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, 45:165—178.

- [17] Zhang H, Wang X R, Wang S B. A study on stomatal traits of *Platanus Acerifolia* under urban stress. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 2004, 43(4):651—656.
- [18] Zou T C. Zhang Z L, Zhou H Y, Lou Y L. Studies on leaf anatomical properties photosynthetic properties and the pox pedigree in *Keteleeria savidiana* var. . Chienpell. Guizhou Science, 1994, 12(3):21—27.
- [19] Valladares F, Wright S J, Lasso E, Kitajima K, Pearcy R W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 2000, 81:1925—1936.
- [20] Rosati A, Esparza G, Dejong T, Pearcy R. Influence of canopy light environment and nitrogen availability on leaf photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen-use efficiency of field grown nectarine trees. *Tree Physiol*, 1999, 19:173—180.
- [21] Vincent G. Leaf photosynthetic capacity and nitrogen content adjustment to canopy openness in tropical forest tree seedlings. *J Trop Ecol*, 2001, 17:495—509.
- [22] Grassi G, Colom M, Minotta G. Effect of nutrient supply on photosynthetic acclimation and photoinhibition of one-year-old foliage of *Picea abies*. *Physiol Plant*, 2001, 111:245—254.
- [23] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L, Ma L. Acclimation of Lamina Mass Per Unit Area, Photosynthetic Characteristics and Dark Respiration to Growth Light Regimes in Four Tropical Rainforest Species. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(6):901—910.
- [24] Rôças G, Barros C. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees*, 1997, 11:469—473.
- [25] Cai Y L, Song Y C. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China, leaf anatomical anatomical characters. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(1):90—98.
- [26] Liang X D, Ye W H. Advances in study on forest gaps. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2001, 9(4):355—364.
- [27] Aranda I, Pardo F, Gil L, Pardo J. Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. *Acta Oecologica*, 2004, 25:187—195.

参考文献:

- [1] 林波,刘庆,吴彦,何海,乔永康. 亚高山针叶林人工林回复过程中凋落物动态分析. *应用生态学报*, 2004, 15(9):1491~1496.
- [2] 赵常明,陈庆恒,乔永康,潘开文. 青藏高原东缘岷江冷杉天然群落的种群结构和空间分布格局. *植物生态学报增刊*, 2000, 26:20~29.
- [3] 刘庆,尹华军,吴彦. 川西米亚罗亚高山地区云杉林群落结构分析. *山地学报*, 2003, 21(6):695~701.
- [4] 范海兰,洪伟,洪滔,吴承祯,宋萍,朱慧,张琼,林勇明. 炼山对南酸枣人工林林下物种多样性的影响. *浙江林业学院报*, 2005, 22(5):495~500.
- [6] 郝日明,李晓征,胡金良. 遮荫处理下多脉青冈和金叶含笑叶片解剖结构变化研究. *西北植物学报*, 2005, 25(6):1083~1088.
- [7] 徐克章,张治安,陈星,任跃英. 人参叶片比叶重特性的初步研究. *吉林农业大学学报*, 1994, 16(4):39~42.
- [8] 孟雷,陈温福,李磊鑫,徐正进,刘丽霞,孙静文. 减弱光照强度对水稻叶片气孔性状的影响. *沈阳农业大学学报*, 2002, 33(2):87~89.
- [9] 李芳兰,包维楷. 植物叶片解剖形态结构对环境变化的响应与适应. *植物学通报*, 2005, 22:118~127.
- [10] 郭玉华,蔡志全,曹坤芳,王渭玲. 四种热带雨林树种光合和形态解剖特征对不同生长光强的适应. *武汉植物学研究*, 2004, 22(3):240~244.
- [11] 蔡志全,齐欣,曹坤芳. 七种热带雨林树苗叶片气孔特征及其可塑性对不同光照强调的响应. *应用生态学报*, 2004, 15(2):201~204.
- [12] 中国高等植物图鉴, Vol 1-4. 北京:科学出版社, 1972~1983.
- [13] 中国植物志. 北京:科学出版社, Vol 7:129, 1978; Vol 15:203, 1978; Vol 29:189, 2001; Vol 35(1):345, 1979; Vol 36:170, 1970; Vol 36:338, 1970; Vol 42(2):259, 1998; Vol 46:225~226, 1981; Vol 48(1):124, 1998; Vol 72:84, 1988; Vol 74:159, 1985.
- [14] 中国科学院昆明植物所:中国西南种子植物资源基础数据库.
- [15] 李正理. 植物制片技术, 第二版. 北京:科学出版社, 1978.
- [17] 张浩,王祥荣,王寿兵. 城市胁迫环境下的二球悬铃木叶片气孔数量特征分析. *复旦学报(自然科学版)*, 2004, 43(4):651~656.
- [18] 邹天才,张著林,周洪英,娄义龙. 山茶属五种植物叶片解剖特征及与光合生理相关性研究. *贵州科学*, 1994, 12(3):21~27.
- [23] 冯玉龙,曹坤芳,冯志立,马玲. 四种热带雨林树种幼苗比叶重, 光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应. *生态学报*, 2002, 22(6):901~910.
- [25] 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 II. 叶片解剖特征的比较. *植物生态学报*, 2001, 25(1):90~98.
- [26] 梁晓东,叶万辉. 林窗研究进展. *亚热带植物学报*, 2001, 9(4):355~364.