

中国东部亚热带青冈种群叶片的生态解剖*

蔡永立¹, 王希华², 宋永昌²

S 712-160 2

(1. 华东师范大学地理系, 教育部城市与环境遥感考古开放实验室, 上海 200062; 2. 华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

摘要:运用生态解剖学的方法对我国亚热带东部分布的 10 个青冈种群叶片的解剖特征进行了比较分析, 结果如下: ①青冈叶片结构在种群间存在着广泛的差异, 这种差异是青冈适应不同环境条件的结构基础。青冈叶片各部分结构特征在种群间的变化不是同步的, 变异系数(CV)在 6.0%~20.5%之间, 变异幅度最大的是栅栏组织和上角质膜厚度, 最小的是下表皮厚度。②相关分析表明, 温度和降雨是影响青冈叶片地理变异的主导因子, 其中温度, 特别是 1 月均温, 与叶片厚度(包括栅栏组织等)指标间表现出显著负相关, 降雨量则与下角质膜厚度呈显著的负相关。但在局部区域内土壤等因子可以成为主导因子。TWINSpan 聚类和 DCA 排序的结果也表明角质膜和叶片较厚的种群是与较低温湿条件或石灰岩土壤相联系的, 而具有较薄角质膜和叶片厚度的种群是与较高的温湿条件或酸性土壤密切相关的。③总的看来, 青冈叶片结构的变异幅度(CV)不到 50%, 仅根据叶片指标尚不足以确定青冈的生态型。

关键词:青冈; 种群; 叶片; 解剖特征; 环境因子Anecoanatomical study on leaves of *Cyclobalanopsis glauca* populations in the eastern subtropical zone, ChinaCAI Yong-Li¹, WANG Xi-Hua², SONG Yong-Chang² (1. Department of Geography, East China Normal University, Open Research Laboratory of Remote Sensing in Urban and Environmental Archaeology, Shanghai 200062; 2. Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062)

Abstract: As a dominant or companion species in communities, *Cyclobalanopsis glauca* widely distributes in the subtropical area of China. Based on the method of eco-anatomy, the variation of leaf anatomical characters among 10 natural *Cyclobalanopsis glauca* populations from the eastern subtropical zone in China were studied and the results are as follows. 1. There are wide differences in leaf anatomical characters among 10 *Cyclobalanopsis glauca* populations. Their coefficient of variations (CVs) are from 6.0% to 20.5%. The one of palisade and upper cuticle thickness is the highest, the one of lower epidermis thickness is the lowest. These differences are believed to be the basis of their adapting to a range of environmental conditions. 2. From a correlation analysis, temperature and rainfall are two main environmental factors leading to the geographical differences of leaf anatomical characters. There is a significant negative correlation between temperature, especially the mean temperature in January, and leaf thickness (palisade thickness also included), and this correlation also lies between rainfall and lower cuticle thickness. But soil may become a key factor to influence leaf anatomical characters in some local areas. The results of TWINSpan and DCA show that the thick cuticles or leaves may adapt to low temperature and rainfall, or and the limestone. On the contrary, the thin cuticles or leaves to high temperature and rainfall, or and the acid soil. 3. leaf anatomical characters themselves are considered not enough to be used to define ecotypes of *Cyclobalanopsis glauca*, because their CVs among the populations are less than 50%.

Key words: *Cyclobalanopsis glauca*; population; anatomical characters; environmental factors

文章编号: 1000-0933(1999)06-0844-06 中图分类号: Q142.9 文献标识码: A

基金项目: 国家自然科学基金资助项目“青冈林适应生态学研究”的一部分, 批准号为 39370135

取样过程中得到广西植物研究所苏宗明研究员, 华东师范大学陈小勇博士, 杭州大学蔡飞博士的帮助, 在此一并致谢。

收稿日期: 1997-03-20; **修订日期:** 1999-04-21

壳斗科是构成我国亚热带森林的主要成分之一,其中许多常绿种类常作为群落的优势种或建群种^[1]。青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)和苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)则是少数几个分布范围可延伸到亚热带北缘,并成为常绿、落叶阔叶混交林的优势树种^[2]。特别是青冈,不仅具有较强的耐寒性,而且能在保水较弱、营养较差的石灰岩基质土壤上形成优势群落。

叶片是植物光合作用的主要功能器官,同时也是植物 3 个营养器官中对环境变化最为敏感,可塑性最大的器官^[3]。由于环境因子的长期作用植物常表现出趋同或趋异适应的特征,同种植物趋异适应在形态结构上所表现出的差异通常是形成新的生态型乃至新种的基础。目前,种内变异(趋异适应)的描述和分类已成为最富挑战性和最值得探索的问题^[4]。对广泛分布的物种来说,形态变化可能更为多样,影响因素也可能错综复杂;研究其变异特征和原因,对探讨物种适应和演化无疑具有重要的理论意义。本文目的就是运用生态解剖学的方法,通过对中国亚热带广泛分布的青冈不同种群叶片结构的比较,分析种内不同种群叶片形态变异的特征和主要影响因素,探讨青冈广泛适应的形态结构基础。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

青冈广泛分布于我国长江流域各省区,在印度、韩国和日本也有分布。青冈在我国分布的北界基本上也是常绿阔叶树种分布的北界。青冈分布区的温暖指数为 67.6~202.0℃,最适范围为 103~161.8℃,分布北界的寒冷指数为-5.0℃左右^[5]。本文分析的 10 个青冈种群分别取自我国东部亚热带的不同地段,所分布的群落类型有常绿阔叶林和常绿、落叶阔叶混交林两大类;青冈在群落中所起的作用也不同,有的作为优势种,有的则为伴生种。所采样本的所在地区的自然环境概况列于表 1。

表 1 10 个青冈样本所在地的自然环境概况

Table 1 The environmental factors of distribution sites of 10 *Cyclobalanopsis glauca* populations

种群号 No.	地点 Site	纯度 La.	经度 Lo.	海拔 Alt(m)	土壤 Soil	年降雨量 Ar. (mm)	年均温 Mat. (°C)	1 月均温 Ja. t. (°C)	7 月均温 Ju. t. (°C)
1	黄山北坡 ^①	30.15	118.07	420	AC	1500.0	15.0	-3.4	17.8
2	南京祖堂山 ^②	32.05	118.48	120	AC	1010.2	15.4	1.9	28.2
3	宜兴小黑沟 ^③	31.22	119.49	110	AC	1150.5	15.5	2.3	28.9
4	霍山大别山 ^④	31.20	116.16	350	AC	1350.0	15.2	2.0	28.0
5	黄山南坡 ^⑤	29.43	118.30	300	AC	1642.3	16.3	3.7	28.3
6	宁波天童 ^⑥	29.55	121.35	180	AC	1361.3	16.2	4.1	28.3
7	杭州九溪 ^⑦	30.19	120.12	25	AC	1400.6	16.1	3.6	28.7
8	杭州烟霞 ^⑧	30.19	120.12	75	SA	1400.6	16.1	3.6	28.7
9	福建梅花山 ^⑨	25.15	119.15	500	AC	1507.6	19.9	10.0	27.8
10	桂林雁山 ^⑩	25.18	110.19	200	SA	1873.6	18.8	8.0	28.3

* AC—Acid, SA—Slight alkaline, Mat.—Mean annual temperature, Ar.—Annual rainfall, Ja. t.—Mean temperature in January, Ju. t.—Mean temperature in July. ①Northern Huangshan Taiping; ②Zutangshan, Nanjing; ③Xiaoheigou, Yixing; ④Dabieshan, Hoshan; ⑤Southern Huangshan, Tunxi; ⑥Tiantong, Ningbo; ⑦Juxi, Hangzhou; ⑧Yanxia, Hangzhou; ⑨Meihuashan, Fujian; ⑩Yanshan, Guilin.

1.2 取样和制片方法

在青冈林乔木层内,选择 5 株胸径较一致的青冈的成熟植株作为样株,采集上层向光处的叶片,每株选 3 片,沿中脉部位切取小块放于 FAA 固定液中固定 12h 以上,用常规石蜡制片法制片,番红和固绿双重染色,切片厚度为 12μm, Olympus BH2 光学显微镜观察统计和测量各部分厚度,并显微摄影。

1.3 测定内容和分析方法

1.3.1 测定内容 中脉厚度,叶片厚度,上、下表皮角质膜厚度,表皮的层数,厚度,栅栏组织的层数和厚度,海绵组织的厚度等,每项指标重复测定 3 次,取其均值。

1.3.2 分析方法 气候数据取自分布区所在附近县站的气象观测资料,在对叶片性状和气候数据标准化

后进行多元分析,有关分析分别采用 SPSS 软件包、TWINSPAN 和 DCA 聚类排序程序。

2 结果与分析

2.1 青冈叶片解剖的基本特征

青冈叶片为异面叶,平均厚度为 $201\mu\text{m}$ 。中脉在叶的下部凸起,呈不规则半圆形,平均厚度为 $692\mu\text{m}$,上下由两层表皮细胞组成,表皮外覆被有角质膜,在下表皮内为 4~6 层机械组织细胞,中脉的输导结构部分为多个界限不甚明显的外韧维管束组成,在维管束的外周包被着几层厚壁组织细胞,在维管束内为近似茎中髓的薄壁组织细胞;不同种群叶片的维管束大小,以及其中导管的大小和数目都存在着一定程度的变异。青冈的上角质膜略呈波状形,平均厚度为 $4.1\mu\text{m}$,上表皮为一层排列紧密,近似方形的细胞组成,平均厚度为 $23.3\mu\text{m}$;叶肉明显地分化为栅栏组织和海绵组织两部分;栅栏组织的平均厚度为 $92\mu\text{m}$,其细胞长柱形,在横切面上紧密排列;栅栏组织细胞的层数变化较大,有 1~4 层。海绵组织的平均厚度为 $73.4\mu\text{m}$,其细胞的形状,排列以及在横切面上所占的比例可因叶片的不同部位或不同种群而有较大的变化。青冈的下表皮由一层细胞组成,细胞较上表皮的为小,形状长方形,平均厚度为 $12.4\mu\text{m}$,下角质膜也呈波状形,平均厚度为 $1.7\mu\text{m}$ 。

2.2 青冈叶片结构在种群间的差异

尽管青冈不同种群叶片的基本结构未发生实质性的变化,但由于受到各自生态因子的综合影响,叶片的各组成部分在形态、数量,特别是在厚度上在种群间存在着明显的不同(见表 2)。具体特征如下:①上角质膜的厚度变化在 $2.8\sim 5.3\mu\text{m}$ 之间,变异幅度(CV)为 20.3%;其中黄山北坡种群的上角质膜最厚,其次为浙江天童和桂林雁山种群,而杭州九溪种群叶片的上角质膜最薄。②下角质膜的厚度变化在 $1.30\sim 2.10\mu\text{m}$ 之间,变异幅度(CV)为 15.3%,以江苏宜兴种群叶片下角质膜最厚,最薄的仍是杭州九溪种群。③上表皮的厚度变化在 $17.5\sim 27.8\mu\text{m}$ 之间,变异幅度(CV)为 14.7%,以南京祖堂山种群的最厚,福建梅花山种群的最薄。④下表皮的厚度变化较小,在 $11.3\sim 13.8\mu\text{m}$ 之间,变异幅度(CV)为 6.0%,以南京祖堂山种群的最厚,杭州九溪的最薄。⑤栅栏组织的厚度变化在 $63.3\sim 116.8\mu\text{m}$ 之间,变异幅度(CV)为 20.5%;天童种群的最厚,桂林种群的最薄。⑥海绵组织的厚度变化在 $62.5\sim 84.0\mu\text{m}$ 之间,变异幅度(CV)为 9.7%;以黄山北坡种群的最厚,桂林种群的最薄。⑦叶片厚度变化在 $160.0\sim 233.0\mu\text{m}$ 之间,变异幅度(CV)为 11.8%;以黄山北坡种群的最大,杭州九溪和桂林的两个种群最小。⑧中脉厚度变化在 $614.0\sim 772.0\mu\text{m}$ 之间,变异幅度(CV)为 7.6%;以大别山种群的最厚,桂林种群的最薄。

通过上述比较分析可以看出,青冈叶片各部分结构的变异不是同步的,其中变异幅度(CV)最大的是栅栏组织,其次为上角质膜、下角质膜、上表皮、叶片、海绵组织、中脉,下表皮最小。就叶片的总体特征来看,黄山北坡种群叶片各项结构指标的厚度基本上居于首位,其次为南京祖堂山和大别山的种群,而以桂林杭州九溪和福建梅花山种群为最薄,初步反映出地理因子(纬度)对叶片结构的影响。

2.3 环境因子与青冈叶片解剖特征变化的相关性分析

由上述分析可知,青冈叶片的解剖特征在种群间不是固定不变的,而且各个特征的变化也并非同步。这些变化与哪些环境因子有关?环境因子对叶片不同解剖特征的影响幅度是否相同?为探讨这些问题,本文利用青冈叶片的 8 个解剖指标与相应的地理生态因子间进行了初步的相关分析,结果见表 3。

温度的变化与青冈叶片解剖特征之间有着较好的相关性,除与下表皮之间呈微弱的正相关外,与其它特征均呈负相关,特别是最冷月 1 月均温与反映叶片厚度的指标间表现出显著的负相关,反映出低温期温度对青冈常绿叶片厚度的重要影响和青冈叶片随温度降低而增厚的趋势。降雨量的变化除与青冈叶片上角质膜和下表皮的厚度呈微弱的正相关外,与其它解剖特征均呈负相关,特别是与下角质膜厚度呈显著负相关,反映出湿度条件与温度对青冈叶片解剖特征的影响既有 一致的趋势,但又有所不同。

纬度的变化与青冈叶片解剖特征之间呈正相关,即随纬度的增加,叶片各部分结构增厚,特别是与上表皮细胞和整个叶片的厚度之间的相关性达显著水平;而纬度与降雨量,特别与温度呈显著负相关的,因此纬度变化的影响实际上仍然反映了温度和湿度的作用。经度和海拔的变化与青冈叶片解剖特征变化之间的相关性不明显,它们与温度和降雨量也无明显相关性,这可能与取样点主要位于东部地区、经度没有

拉开,海拔的变化也不大有关。有趣的是叶片最薄的 7 号(杭州九溪)种群并不是纬度最靠南或温度和降雨量最高的种群,看来其它因素(可能是光照)的作用不容忽视。此外,在区域性环境中土壤基质对叶片结构的影响也十分明显,就处于同一气候条件下的杭州的两个种群而言,分布在石灰岩上的 8 号青冈种群叶片结构的各项指标均明显大于分布在酸性土壤上的 7 号种群。

综合分析可以看出,温度,特别是低温,和降雨量是影响叶片结构地理变异的主导因子;但在局部区域,土壤等因子则可能起着重要作用。

表 2 10 个青冈种群叶片解剖特征测定(μm)Table 2 The measurements of leaf anatomical characters of 10 *Cyclobalanopsis glauca* populations

特征 Character	1	2	3	4	5
1 上角质膜厚度	5.3±0.8	4.6±0.8	3.4±0.8	3.8±0.8	4.0±0.8
2 下角质膜厚度	1.5±0.3	1.8±0.5	2.1±0.3	2.0±0.8	1.5±0.3
3 上表皮厚度	26.8±2.8	27.8±4.7	26.5±4.5	21.0±2.3	23.0±4.0
4 下表皮厚度	12.1±1.3	13.8±2.2	12.1±1.4	12.3±1.3	13.5±3.3
5 栅栏组织层数	2~3	2	2~3	2~3	2
6 栅栏组织厚度	115.5±12.8	104.5±14.3	87.8±22.7	90.0±17.8	100.8±12.3
7 海绵组织厚度	84.0±17.6	80.6±13.9	72.2±13.8	83.3±15.3	74.0±15.3
8 中脉厚度	646.0±10.6	720.0±27.0	661.0±30.0	772.0±80.0	750.0±7.0
9 叶片厚度	233.0±14.4	230.0±22.8	199.0±40.6	206.0±19.0	205.0±12.0

特征 Character	6	7	8	9	10	CV(%)
上角质膜厚度	4.8±1.5	2.8±1.0	4.3±1.5	3.0±1.3	4.8±0.5	20.3
下角质膜厚度	1.8±0.5	1.3±0.3	1.8±0.5	1.8±0.5	1.5±0.3	15.3
上表皮厚度	24.4±3.0	22.3±2.8	24.8±4.8	17.5±3.8	18.8±5.3	14.7
下表皮厚度	12.8±1.3	11.3±2.0	12.3±1.0	13.0±2.0	12.0±4.0	6.0
栅栏组织层数	2~4	1~2	2	1~2	2	
栅栏组织厚度	116.8±26.3	65.8±23.8	89.8±15.0	77.5±9.3	63.3±18.3	20.5
海绵组织厚度	75.0±18.3	65.8±14.0	68.8±23.3	71.8±13.3	62.5±15.6	9.7
中脉厚度	655.0±55.0	660.0±28.0	695.0±70.0	744.0±24.0	614.0±30.0	7.6
叶片厚度	223.0±31.0	168.0±42.0	199.0±37.0	179.0±15.0	168.0±23.0	11.8

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, 1. Upper cuticle thickness; 2. Lower cuticle thickness; 3. Upper epidermis thickness; 4. Lower epidermis thickness; 5. Number of layer of palisade; 6. Palisade thickness; 7. Spongy thickness; 8. Main rib thickness; 9. Leaf thickness

表 3 青冈叶片解剖特征与地理生态因子相关分析

Table 3 The correlation analysis between leaf anatomical characters of *Cyclobalanopsis glauca* and ecogeographical factors of their distribution sites

	纬度 La.	经度 Lo.	海拔 Alt.	年均降雨量 Amt.	年均湿度 Ar.	1 月均温 Ja. t.	7 月均温 Ju. t.
上角质膜厚度	0.099	-0.292	0.082	0.293	-0.261	-0.427	-0.522
下角质膜厚度	0.514	0.166	-0.169	-0.830**	-0.434	-0.228	0.260
上表皮厚度	0.829**	0.472	-0.414	-0.294	-0.820**	-0.799**	-0.304
下表皮厚度	0.120	0.164	0.268	0.075	0.060	0.110	0.144
栅栏组织厚度	0.527	0.461	0.202	-0.101	-0.574	-0.633**	-0.465
海绵组织厚度	0.563	0.233	0.459	-0.439	-0.589	-0.678*	-0.533
中脉厚度	0.194	0.215	0.401	-0.327	-0.035	0.096	0.250
叶片厚度	0.640*	0.364	0.149	-0.231	-0.664*	-0.720*	-0.481

* $P<0.05$, ** $P<0.01$.

2.4 聚类 and 排序

2.4.1 TWINSpan 分类 选用青冈叶片的 9 个解剖指标,用 TWINSpan 法对 10 个青冈种群进行了聚

类分析,分类结果见图 1。

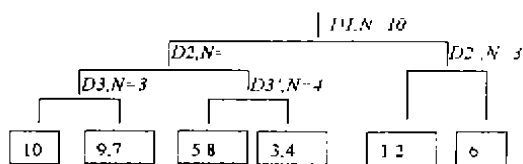


图 1 10 个青冈种群 TWINSpan 分类的树状图

Fig. 1 The dendrogram of TWINSpan classification of 10 *Cyclobalanopsis glauca* populations

第 1 次划分主要根据叶片厚度、栅栏组织和上角质膜厚度将青冈的 10 个种群分为两组即 1、2 和 6 种群为一组,这一组叶片的共同特征为具有较厚的叶片、栅栏组织和上角质膜厚度,其余 7 个种群(3、4、5、8、7、9 和 10)为一组,特征则相反。每组的第 2 次划分基本上把南北种群划分出来,但划分所依据的特征则有所不同,前一组主要依据上表皮厚度的差异将种群 6 与种群 1 和 2 分开。而后一组主要依据下角质膜和整个叶片的厚度将种群 3、4、5 和 8 与种群 7、9 和 10 分开。

划分的结果显示与较高温度和降雨量相适应的是具有较薄叶片和上角质膜厚度的南方种群,特征与此相反的是北方种群。这与相关性分析的结果相似,基本上反映了纬度(主要为温度和降雨因子)的变化对青冈叶片结构变化的影响。但这两种类型之间的过渡类型很多,这也说明了青冈叶片结构的渐变性是与中国东部亚热带环境因子逐渐变化相一致。环境因子对青冈叶片的饰变作用表现出了一定的地理变异规律。

2.4.2 DCA 排序 DCA 排序与 TWINSpan 分类的

结果基本一致,反映了青冈种群间叶片解剖特征的差异与环境条件的关系,从图 2 中可以看出,排序轴 AX1 基本上代表了纬度这一综合因子的变化趋势,即正相越大纬度越高,但这一排序尚未能拉开温度和降雨这两个生态因子对青冈叶片结构的影响,这可能与我国亚热带地区气候为雨热同期的特点有关,但这也恰好说明了温度和降雨的综合作用对青冈叶片结构的影响。不过这一排序中 AX2 轴的生态意义不太明确,这可能是由于影响叶片每部分结构变化的环境因子并非一致,各部分结构的变化也并非同步所致;用叶片所有

指标进行排序,包含了多种环境因子的综合影响,间接地反映出影响青冈叶片变化的生态因子的复杂性。

这一排序结果中杭州九溪青冈种群仍表现出异常分布特征,这一异常果真是区域遗传分化的结果,还是另有原因,尚需进一步研究(见图 2)。

3 讨论和结论

环境资源的可利用性和季节性分布对常绿或落叶生长型有着强烈的影响^[7,8]。常绿叶通常被认为是一种原始的、比较稳定的性状,是长期适应热带、亚热带比较均一气候的结果^[6]。常绿叶又有 *Laurophyll* 和 *Sclerophyll* 之分,前者是包括我国亚热带在内的常绿阔叶林(又称照叶林)中常绿树种所具有的叶型,叶片通常大而薄,适应于温暖湿润的环境;后者如地中海^[9]或某些高山分布的常绿树种^[4](又称硬叶林)所具有的叶型,叶片较小且厚,具有厚的角质膜,都是对季节性干旱的适应^[4];很显然不同种类表现出了明显的趋同适应的特征。但是我国的亚热带区域跨度大,常绿种类分布广,分布区内的环境条件并非都是温暖湿润,稳定不变,存在着明显的差异^[3],同一物种不同种群形态解剖特征对不同环境适应的结果,就可能出现非常大的差异性^[9],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。

青冈是我国亚热带广泛分布的物种之一,其分布区的平均温度可相差 5℃ 左右,降雨量相差 900mm 左右,如此差异的生态条件对青冈叶片的解剖特征,特别是各部分结构的厚度产生了明显影响;由上述分析可知,青冈叶片各部分结构的厚度在种群间存在十分广泛的差异,这种差异反映了环境对叶片结构的饰变作用,也表现出了不同种群对各自生态环境趋异适应的特征。

青冈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(CV)在 6%~20.5%之间,其中变异幅度较大的有角质膜、栅栏组织以及整个叶片的厚度,反映出这些结构更容易受到环境条件

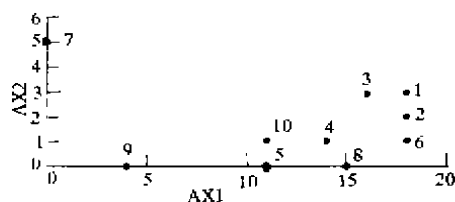


图 2 10 个青冈种群 DCA 二维散点图

Fig. 2 Two-dimensional scattergram of DCA ordination of 10 *Cyclobalanopsis glauca* populations

的影响,而这些结构是与叶片的主要功能(光合和蒸腾)密切相关的,结构是功能的基础,结构的改变将导致功能的变化,因此,青冈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,从而影响到叶片所担负的功能,这可能是青冈具有广泛适应性的结构基础。但总的看来,青冈的 10 个自然种群叶片结构的变异幅度较小,最高的 CV 还不足 50%,而且主要表现在厚度上的变化,结构上尚未发现有实质性的改变,因此尚难用叶片横切面结构的特征来对青冈的种群进行生态型划分。

影响青冈叶片结构变异的因素是极为复杂的,但也表现出一定的规律。相关分析表明,在影响青冈叶片地理变异的生态因子中,温度(特别是最冷月 1 月的温度)和降雨是两个重要生态因子(纬度的影响间接反映了温度和降雨的作用),表现出随温度或降雨减少,叶片加厚的整体趋势。但两个生态因子影响青冈叶片各个解剖特征的变化并非完全一致的,叶片厚度及相关指标(如栅栏组织厚度)的变化主要受冬季温度的影响,降雨量主要影响到下角质膜的厚度。贺金生等^[4]在研究高山栎叶形态结构与生态环境的关系时发现,高山栎叶下角质膜的厚度随海拔的升高而增厚,而高海拔地区低温的胁迫被认为是主要矛盾,也就是说下角质膜厚度是与温度变化密切相关的,这与本文的结果似有差异,原因尚不清楚,而高山栎叶上角质膜厚度则与干燥度关系密切^[4],而青冈叶片却并未表现出这一规律,看来环境因子对叶片的作用或叶片对环境因子的适应是十分复杂的。

此外,在局部区域中,影响叶片结构变化的主导因子可能有所不同,如杭州两个种群叶片的变化主要受到土壤基质(与土壤水分有密切关系)的控制,酸性土壤上生长的青冈种群叶片的各部分结构特别是角质膜的厚度明显低于石灰岩基质(土壤的保水性差)上生长的种群。但就本文研究的青冈的 10 个种群而言,分布于南部各种群的叶片的各部分结构基本上较其北部种群的要薄;可以认为叶片、下角质膜和栅栏组织较厚的青冈种群是对低温、降雨少或石灰岩土壤环境的一种适应特征;而具有较薄的叶片、下角质膜和栅栏组织的种群则是对较高的温、湿度条件或酸性土壤环境的适应特征。TWINSpan 聚类和 DCA 排序分析的结果也反映了上述特点。

另外,光照条件是影响植物叶片结构的一种经常性的生态因子,其作用也是多方面的。但作者为了探讨青冈叶片的地理变异规律,在取样时尽可能统一取自分布树冠之上光照较为充足部位的叶片,即将光照作为相对不变因子;在分析时则采取粗线条的方式,以寻找主要规律和主导因子;从研究结果看,基本上达到了研究目的。由于影响自然植物种群变异的因素十分复杂,最终揭示种群变异的机制需要人工栽培和相互移栽试验,对本种群来说这需要很长的周期,探索一条可行的野外调查和分析方法很有意义。

参考文献

- [1] 中国植被编委会. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980. 279~306.
- [2] 安徽植被协作组. 安徽植被. 合肥: 安徽科学技术出版社, 1983. 118~133.
- [3] 王勖陵, 王静. 植物形态结构与环境. 兰州: 兰州大学出版社, 1989. 1~90.
- [4] 贺金生, 陈伟烈, 王勖陵. 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系. 植物生态学报, 1994, 18(3): 219~227.
- [5] 洪必恭, 李绍珠. 江苏主要常绿阔叶树种分布与热量关系的初步研究. 生态学报, 1981, 1(1): 105~111.
- [6] Manuela de lillis. An ecomorphological study of the evergreen leaf. Braun-Blanquetia, Camerino-Bailleul, Germany, 1991. 1~127.
- [7] Stocker O. Der Wasser- und Photosynthesehaushalt von Wustpflanzen der mauretanischen Sahara. I. Wechsel-rune, Rutenzweige und stammsukkulente Baume. Flora, 1971, 160, 1~43.
- [8] Pool D K and Miller P C. Water relations of selected species of chaparral and coastal communities. Ecology, 1975, 56, 1118~1128.
- [9] 贺金生, 王勖陵, 陈伟烈. 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, 1994, 5(4): 378~384.