

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第33卷 第7期 Vol.33 No.7 **2013**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 7 期 2013 年 4 月 (半月刊)

目次

前沿理论与学科综述

- 线虫转型发育和寄主识别的化学通讯研究进展..... 张 宾,胡春祥,石 进,等 (2003)
- 生物物种资源监测原则与指标及抽样设计方法..... 徐海根,丁 晖,吴 军,等 (2013)

个体与基础生态

- 呼伦贝尔草原人为火空间分布格局..... 张正祥,张洪岩,李冬雪,等 (2023)
- 青藏高原草地地下生物量与环境因子的关系..... 杨秀静,黄 玫,王军邦,等 (2032)
- 1961—2010 年桂林气温和地温的变化特征 陈 超,周广胜 (2043)
- 黄泥河自然保护区狗冬季卧息地选择..... 朱洪强,葛志勇,刘 庚,等 (2054)
- 青藏高原草地植物叶解剖特征..... 李全发,王宝娟,安丽华,等 (2062)
- 青藏高原高寒草甸夏季植被特征及对模拟增温的短期响应..... 徐满厚,薛 娴 (2071)
- 高温影响番茄小孢子发育的细胞学研究..... 彭 真,程 琳,何艳军,等 (2084)
- 黄土丘陵半干旱区柠条林株高生长过程新模型..... 赵 龙,王振凤,郭忠升,等 (2093)
- 柝属 7 种植物种子的发芽抑制物质研究..... 李庆梅,刘 艳,刘广全,等 (2104)
- 水分胁迫和杀真菌剂对黄顶菊生长和抗旱性的影响..... 陈冬青,皇甫超河,刘红梅,等 (2113)
- 铜尾矿废弃地与相邻生境土壤种子库特征的比较..... 沈章军,欧祖兰,田胜尼,等 (2121)
- 云雾山典型草原火烧不同恢复年限土壤化学性质变化..... 李 媛,程积民,魏 琳,等 (2131)
- 根系分区交替灌溉条件下水肥供应对番茄果实硝酸盐含量的影响..... 周振江,牛晓丽,李 瑞,等 (2139)
- 喀斯特山区土地利用对土壤团聚体有机碳和活性有机碳特征的影响..... 李 娟,廖洪凯,龙 健,等 (2147)
- 自生固氮菌活化土壤无机磷研究..... 张 亮,杨宇虹,李 倩,等 (2157)
- 德国鳶尾对 Cd 胁迫的生理生态响应及积累特性 张呈祥,陈为峰 (2165)
- 施污土壤重金属有效态分布及生物有效性..... 铁 梅,宋琳琳,惠秀娟,等 (2173)
- 基于叶面积指数改进的直角双曲线模型在玉米农田生态系统中的应用..... 孙敬松,周广胜 (2182)
- 中稻田三种飞虱的捕食性天敌优势种及农药对天敌的影响..... 林 源,周夏芝,毕守东,等 (2189)

种群、群落和生态系统

- 珠江口超微型浮游植物时空分布及其与环境因子的关系..... 张 霞,黄小平,施 震,等 (2200)
- 输水前后塔里木河下游物种多样性与水因子的关系..... 陈永金,刘加珍,陈亚宁,等 (2212)
- 南海西北部陆架区鱼类的种类组成与群落格局..... 王雪辉,林昭进,杜飞雁,等 (2225)
- 滇西北高原碧塔湖滨沼泽植物群落分布与演替 韩大勇,杨永兴,杨 杨 (2236)
- 石羊河下游白刺灌丛演替过程中群落结构及数量特征..... 靳虎甲,马全林,何明珠,等 (2248)

资源与产业生态

- 土壤深松和补灌对小麦干物质生产及水分利用率的影响..... 郑成岩,于振文,张永丽,等 (2260)

豆科绿肥及施氮量对旱地麦田土壤主要肥力性状的影响..... 张达斌,姚鹏伟,李 婧,等 (2272)

沟壑全覆盖种植方式对旱地玉米生长及水分利用效率的影响..... 李 荣,侯贤清,贾志宽,等 (2282)

城乡与社会生态

北京北护城河河岸带的温湿度调节效应 吴芳芳,张 娜,陈晓燕 (2292)

西安太阳总辐射时空变化特征及对城市发展的响应..... 张宏利,张纳伟锐,刘敏茹,等 (2304)

研究简报

安徽琅琊山大型真菌区系多样性..... 柴新义,许雪峰,汪美英,等 (2314)

中国生态学会 2013 年学术年会征稿通知 (2320)

第七届现代生态学讲座、第四届国际青年生态学者论坛通知 (I)

中、美生态学会联合招聘国际期刊主编 (i)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 318 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 32 * 2013-04



封面图说: 金灿灿的小麦熟了——小麦是世界上最早栽培的农作物之一,是一种在世界各地广泛种植的禾本科植物,起源于中东地区。全世界大概有 43 个国家,近 35%—40% 的人口以小麦为主要粮食。小麦是禾谷类作物中抗寒能力较强的越冬作物,具有一定的耐旱和耐盐碱能力。中国的小麦分布于全国各地,主要集中于东北平原、华北平原和长江中下游一带。小麦秋季播种、冬季生长、春季开花、夏季结实。子粒含有丰富的淀粉、较多的蛋白质、少量的脂肪,还有多种矿物质元素和维生素 B,是一种营养丰富、经济价值较高的粮食。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201112151922

李全发, 王宝娟, 安丽华, 吉成均. 青藏高原草地植物叶解剖特征. 生态学报, 2013, 33(7): 2062-2070.

Li Q F, Wang B J, An L H, Ji C J. Leaf anatomical characteristics of the plants of grasslands in the Tibetan Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(7): 2062-2070.

青藏高原草地植物叶解剖特征

李全发¹, 王宝娟^{1, 2}, 安丽华³, 吉成均^{2, *}

(1. 安徽师范大学生命科学学院, 安徽省重要生物资源保护与利用研究重点实验室, 芜湖 241000;

2. 北京大学城市与环境学院地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; 3. 北京大学医药卫生分析中心, 北京 100191)

摘要:运用常规石蜡制片技术对我国青藏高原 66 种草地植物优势种的叶解剖特征进行研究, 并分析了叶解剖特征与海拔、生长季降水及生长季均温之间的关系。结果表明: 青藏高原草地植物叶片具有很多适应高寒环境的结构特征, 如表皮层厚且表皮细胞大小差异显著, 表皮毛等表皮附属物发达, 异细胞丰富, 通气组织普遍发达等; 叶片各组成部分厚度的变异程度不同, 其中海绵组织厚度变异最大, 其次为上角质层、下表皮层、下角质层、上表皮层、栅栏组织, 叶片厚度的变异最小; 青藏高原草地植物叶片各组成部分的厚度存在协同进化, 上下角质层厚度呈强烈正相关, 海绵组织厚度与叶片厚度相关性最强; 青藏高原草地植物叶片各组成部分的厚度与海拔、生长季降水、生长季均温 3 个重要环境变量呈较弱的相关性, 总体表现为随海拔升高叶片各组成部分的厚度减小, 而随生长季降水和生长季均温的增加叶片厚度增加。

关键词: 青藏高原; 叶解剖厚度; 生长季降水; 生长季均温

Leaf anatomical characteristics of the plants of grasslands in the Tibetan Plateau

LI Quanfa¹, WANG Baojuan^{1, 2}, AN Lihua³, JI Chengjun^{2, *}

1 Key Laboratory for the Conservation and Utilization of Important Biological Resources, Anhui Province; College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui Province 241000 China

2 Ministry of Education Laboratory for Earth Surface Processes, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

3 Medical and Health Analysis Center, Peking University, Beijing 100191, China

Abstract: As exposed to the air, plant leaves are sensitive to the changes in environments. In this study, we investigated the leaf anatomical characteristics and their correlations with environmental variables for 66 dominant species of grasslands in the Tibetan Plateau. The results showed that: (1) Plants of grasslands on the Tibetan Plateau showed typical characteristics to adapt to the alpine environments, such as thicker epidermal and mesophyll layers than plants in other areas. In detail, epidermal cells of some plants can be differentiated into special structures such as blister cells and epidermal hair; mesophyll cells had thick cell walls, dense cytoplasm with rich reserves, containing large volume and amount of chloroplasts. Besides, the thick palisade tissue was composed of multi-layers of tightly arranged small-volume cells. The spongy tissue was composed of relative small cells, with large intercellular space, however, its thickness varied greatly among species. Most of the plants had well-developed aerenchymas and sclerenchymas in the mesophyll cells, with the advanced sclerenchymas around the veins and vascular bundles often extending to the leaf surface. Many vascular bundle sheaths and idioblasts (reserve cells) were observed within the mesophyll cells. For most plants, these idioblasts existed in (or around) the vascular tissues; furthermore, the idioblasts existed in one or two cell layers of palisade tissue near upper epidermis for over half of the plants. (2) Thickness of leaf anatomical structures varied in different degrees; in

基金项目: 国家自然科学基金(31170410); 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室开放基金; 安徽师范大学博士科研启动基金; 安徽师范大学生命科学学院生物环境与生态安全安徽省重点实验室

收稿日期: 2011-12-15; 修订日期: 2012-09-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jiej@pku.edu.cn

particular, thickness of spongy tissue exhibited the greatest variation (0.34), followed by that of upper epidermal cuticle (0.33), lower epidermis (0.28), lower epidermal cuticle (0.26), upper epidermis (0.26), palisade tissue (0.25) and the leaf as whole (0.17). (3) Thicknesses of leaf anatomical structures were negatively correlated with altitude, thicknesses of all anatomical structures except the upper cuticle were positively correlated with precipitation for growing season; thicknesses of all leaf anatomical structures except the lower cuticle were positively correlated with mean temperature for growing season. These results suggested that different components of the leaf were relatively thin at high altitudes, and the leaf was relatively thick in the areas with high precipitation and mean temperature for growing season.

Key Words: Tibetan Plateau; leaf thickness; precipitation for growing season; mean temperature for growing season

叶片作为植物暴露在环境中面积最大的器官,对外界环境如海拔、降水、温度等生态因子的变化敏感且可塑性较大,最易受到并能反映环境变化所带来的影响,因而成为植物生态解剖研究的主要指标之一^[1-3]。植物叶片的生态解剖特征已有较多报道^[2],但对极端环境中叶片生态解剖的研究相对较少。青藏高原平均海拔 4000 m 以上,具有独特的高原气候(太阳辐射强、日照时间长、气温低、昼夜温差大、气压低、O₂ 和 CO₂ 含量少、湿度和降水量不均衡、风力大、气候频变等)^[4-5],且人为活动干扰相对较少。因此,青藏高原成为极端环境中叶片生态解剖研究的理想场所。严酷的气候条件下,植物受环境的胁迫在叶片的形态、结构以及生理功能等方面,保留了一些与该环境相适应的特殊解剖特征和生理机制^[6-10]。尽管前人的研究已总结出青藏高原草地植物叶解剖特征的一些规律:如表皮细胞壁增厚且有一定程度的角质化,多具厚的角质层;栅栏组织多层,叶肉细胞排列较紧密,具有发达的通气组织等^[11-13]。但到目前为止,已有研究在青藏高原草地植物种类选取及区域占有面积两方面都相对不足,不能全面地概括该区域草地植物的叶解剖特征,且在大尺度上该区域草地植物叶解剖特征对环境因子的响应趋势目前尚不清楚。本研究在较大区域取样的基础上,对青藏高原 66 种草地植物优势种的叶解剖特征进行了较系统地研究,试图诠释草地植物叶片在青藏高原高寒缺氧环境下所具有的一些特有结构,揭示青藏高原草地植物叶片结构特征的共性及其适应意义,同时分析不同区域的生境中影响植物生长的关键生态因子,揭示其主要草地植物叶片的生长发育过程与环境相适应的变化规律,为制定相应的草地恢复、保护和改良对策提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地区概况

青藏高原(74°—104°E, 25°—40°N) 面积 2572.4×10³ km²,平均海拔 4000 m 以上,太阳辐射量 0.5861—0.7954 MJ·cm⁻²·a⁻¹,地面气温区域差异显著,季节差异明显。降水主要受西南季风影响,从东南向西北递减(4000—20 mm),且季节分配极不均匀^[4]。本文研究区域(80.25°—102.89°E,28.19°—35.44°N)包括青海和西藏两省,研究区草地植被的覆盖面积为 1177×10³ km²,约占其植被总面积的 63.9%^[14]。研究区草地植被主要包括高寒草甸、高寒草原和温性草原 3 种类型。研究区域平均海拔 4239 m (2996—5249 m),年降雨 382 mm (110—624 mm),生长季降雨 263 mm (85—383 mm),年均温 -1.3℃ (-9.7—6.8℃),生长季均温 7.3℃ (-1.0—13.5℃)。

1.2 研究方法

1.2.1 野外调查与采样

实验样品采集于 2002—2007 年,在研究区内每隔 30—50 km 选取有代表性的植被群落分布区域作为样地,总计选取 76 个样地(图 1)。每个样地选取 3—5 种分布较广且具有对比意义的优势种进行取样,每种植物选取 3—5 株成熟植株,并对发育程度相近、位置相同的成熟健康叶片进行采集,记录各采集点的海拔高度、经纬度等样地信息。采集的叶片在野外立即用 FAA 固定液(福尔马林-冰醋酸-酒精)固定。

1.2.2 组织制片与测量

FAA 固定的叶片,在每片叶距叶尖约 1/3 处用单面刀片切取 3 个 0.5 cm×0.5 cm 的小片,用于石蜡切片

(叶片较宽的主脉及两侧各一,叶面较窄的沿主脉连续切取)。切好的叶小片经酒精系列脱水,二甲苯透明,石蜡包埋,Leitz 2135 轮转切片机切片,切片厚度约 8 μm ,番红-固绿双重染色,加拿大树胶封片。Motic-B5 显微镜结合 Motic 显微成像系统观察叶片解剖特征,随后利用系统自带测量工具测量叶片的上角质层厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度及其细胞层数、海绵组织厚度、下表皮厚度、下角质层厚度、叶片厚度共 7 项指标,每片叶片每项指标分别测量 30 组数据。

1.2.3 气候数据来源及气候指标

对全国 670 个标准气象台站 1970—1999 年间月平均温度和月平均降水数据进行 Kriging 插值分析,该数据来自于世界气候数据网站(<http://www.worldclim.org>),然后根据样地的经纬度从插值中提取样地的月平均温度和月平均降水数据,以 30a 的平均值作为样地的温度和降水数据^[15]。本文使用对植物生态属性最具解释力的两个气候指标,即生长季降水(5—8 月总降水)和生长季均温(5—8 月均温)。

1.2.4 数据分析

统计分析全部利用 SPSS 16.0 软件完成。采用 Pearson 相关分析检验青藏高原草地植物叶片各解剖特征之间的相关性;环境因子对植物叶片解剖特征的影响采用线性回归进行分析。

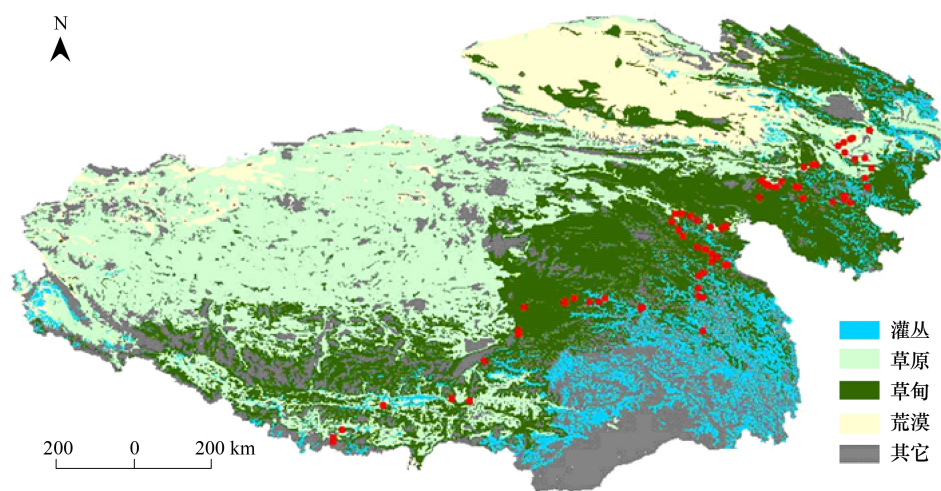


图 1 青藏高原植被图,示采样地点

Fig. 1 A vegetation map of the Tibetan Plateau, showing the sample sites

2 结果与分析

2.1 青藏高原草地植物叶解剖特征

本研究在青藏高原 76 个样地共采集植物 66 种。其中,双子叶植物 48 种,隶属于 18 个科,其中豆科 (Fabaceae)、菊科 (Asteraceae)、蔷薇科 (Rosaceae) 排在前三位^[16];单子叶植物 18 种,以莎草科 (Cyperaceae) 和禾本科 (Gramineae) 为主。

青藏高原草地植物长期受高原气候环境的筛选,在叶片的形态、结构等方面保留了一些特殊的解剖特征:(1) 表皮层厚且表皮细胞大小差异显著,部分植物表皮细胞分化出特殊结构。青藏高原草地植物叶表皮细胞的细胞壁及角质层均较厚,尤其是上表皮细胞壁及上表皮角质层,平均约比下表皮细胞壁及下表皮角质层厚 1/4。表皮细胞大小差异显著,特别是单子叶植物的上表皮细胞,由于大小差异显著造成叶表面有规律的隆起。部分植物叶表皮细胞分化出特殊结构,如高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*)、醉马草 (*Achnatherum inebrians*) 等表皮细胞分化为泡状细胞;高山绣线菊 (*Spiraea alpina*)、帕里扭连钱 (*Phyllophyton pharicus*) 等表皮细胞分化出表皮毛结构。表皮毛的类型丰富,有乳突状突起、单细胞腺毛、多细胞腺毛、单细胞非腺毛、多细胞非腺毛等,随植物种类不同而异,但整体来说,叶片上表皮的表皮毛长度和密度均较下表皮表皮毛长和密。(2) 叶肉组织相对较厚。叶肉细胞细胞壁较厚,细胞质浓稠、富含贮存物质,叶绿体体积大且数量多,特别是栅栏组织

细胞中叶绿体的含量较海绵组织更高。少数双子叶植物只有栅栏组织,如银露梅(*Potentilla glabra*)、蒙古绣线菊(*Spiraea mogolica*)等。叶片栅栏组织细胞体积较小,层数多且排列紧密,厚度较大;海绵组织细胞较小,胞间隙发达,但海绵组织的厚度在不同物种间差异较大。(3) 通气组织和厚壁组织发达。多数植物叶肉细胞间出现了发达的通气组织和厚壁组织,特别是叶脉及维管束周围常常可见许多厚壁组织延伸到叶表面。(4) 维管束鞘明显,异细胞(贮藏细胞)较多。叶脉维管束鞘细胞非常明显,细胞壁显著加厚,许多维管束鞘细胞内可见储藏物质。绝大多数植物的维管组织中(或周围)有异细胞存在,几乎一半以上的植物在栅栏组织靠近上表皮的一层或两层细胞中均有异细胞存在,部分植物如糖茶藨(*Ribes himalense*)的海绵组织中含有异细胞。植物叶片具有的适应性特征汇总见表 1。

表 1 青藏高原草地植物的适应性特征

Table 1 Adaptive characteristics of grassland plants in Tibetan Plateau

适应性特征 Adaptive characteristics	物种 Species
叶片明显增厚 Leaf significantly thickened	驼绒藜, 圆穗蓼, 高山嵩草, 双叉细柄茅, 醉马草 <i>Ceratoides latens</i> , <i>Polygonum macrophyllum</i> , <i>Kobresia pygmaea</i> , <i>Ptilagrostis dichotoma</i> , <i>Achnatherum inebrians</i>
表皮细胞分化出泡状细胞 Blister cell differentiated from epidermal cell	高山嵩草, 醉马草, 青藏苔草 <i>Kobresia pygmaea</i> , <i>Achnatherum inebrians</i> , <i>Carex moorcroftii</i>
表皮细胞具表皮毛 Epidermal hair on epidermal cell	高山绣线菊, 帕里扭连钱, 线叶龙胆, 百里香杜鹃, 全叶马先蒿, 露蕊乌头, 醉马草, 赖草, 西藏沙棘, 青藏苔草, 线叶嵩草, 高山嵩草, 矮生嵩草 <i>Spiraea alpina</i> , <i>Phyllophyton pharicus</i> , <i>Gentiana farreri</i> , <i>Rhododendron thymifolium</i> , <i>Pedicularis integrifolia</i> , <i>Aconitum gymnantrum</i> , <i>Achnatherum inebrians</i> , <i>Leymus secalinus</i> , <i>Hippophae thibetana</i> , <i>Carex moorcroftii</i> , <i>Kobresia capillifolia</i> , <i>Kobresia pygmaea</i> , <i>Kobresia humilis</i>
上表皮细胞厚度较大 Relative thick upper epidermal cells	黄花棘豆, 西藏忍冬, 黄花垫柳, 帕里扭连钱, 糖茶藨, 山生柳, 线叶龙胆, 全叶马先蒿, 露蕊乌头, 鸡爪大黄, 黄甘青报春 <i>Oxytropis ochrocephala</i> , <i>Lonicera tibetica</i> , <i>Salix souliei</i> , <i>Phyllophyton pharicus</i> , <i>Ribes himalense</i> , <i>Salix oritrepha</i> , <i>Gentiana farreri</i> , <i>Pedicularis integrifolia</i> , <i>Aconitum gymnantrum</i> , <i>Rheum tanguticum</i> , <i>Primula tangutica</i>
为等面叶的双子叶植物 Dicotyledon with isobilateral leaf	砂生槐, 西藏沙棘, 黄花棘豆, 圆穗蓼, 狼毒, 大籽蒿, 鬼箭锦鸡儿, 黄甘青报春, 麻花艽, 独一味, 鸡爪大黄 <i>Sophora moorcroftian</i> , <i>Hippophae thibetana</i> , <i>Oxytropis ochrocephala</i> , <i>Polygonum macrophyllum</i> , <i>Stellera chamaejasme</i> , <i>Artemisia sieversiana</i> , <i>Caragana jubata</i> , <i>Primula tangutica</i> , <i>Gentiana straminea</i> , <i>Lamiophlomis rotata</i> , <i>Rheum tanguticum</i>
叶肉细胞排列疏松 Mesophyll cell loosely arranged	黄甘青报春, 百里香杜鹃, 麻花艽, 黄花棘豆, 鸡爪大黄, 鲜黄小檗, 羽裂密枝委陵菜, 线叶龙胆, 珠芽蓼, 露蕊乌头, 全叶马先蒿 <i>Primula tangutica</i> , <i>Rhododendron thymifolium</i> , <i>Gentiana straminea</i> , <i>Oxytropis ochrocephala</i> , <i>Rheum tanguticum</i> , <i>Berberis diaphana</i> , <i>Potentilla virgata</i> , <i>Gentiana farreri</i> , <i>Polygonum viviparum</i> , <i>Aconitum gymnantrum</i> , <i>Pedicularis integrifolia</i>
叶肉组织中出现发达的通气组织 Advanced aerenchyma found in mesophyll tissue	驼绒藜, 马蔺, 高山嵩草, 西藏嵩草, 青藏苔草 <i>Ceratoides latens</i> , <i>Iris chinensis</i> , <i>Kobresia pygmaea</i> , <i>Kobresia tibetica</i> , <i>Carex moorcroftii</i>
叶肉细胞及表皮细胞中含有贮藏物 Reserves in mesophyll cell as well as epidermal cell	西藏沙棘, 山生柳, 穗序大黄, 珠芽蓼, 糖茶藨, 百里香杜鹃, 小叶金露梅, 高山绣线菊, 圆穗蓼, 鬼箭锦鸡儿 <i>Hippophae thibetana</i> , <i>Salix oritrepha</i> , <i>Rheum spiciforme</i> , <i>Polygonum viviparum</i> , <i>Ribes himalense</i> , <i>Rhododendron thymifolium</i> , <i>Potentilla parvifolia</i> , <i>Spiraea alpina</i> , <i>Polygonum macrophyllum</i> , <i>Caragana jubata</i>
栅栏组织 2 层或 3 层以上 Two or more layers of palisade tissue	高山绣线菊, 山生柳, 黄花垫柳, 西藏忍冬, 帕里扭连钱, 小叶金露梅, 百里香杜鹃 <i>Spiraea alpina</i> , <i>Salix oritrepha</i> , <i>Salix souliei</i> , <i>Lonicera tibetica</i> , <i>Phyllophyton pharicus</i> , <i>Potentilla parvifolia</i> , <i>Rhododendron thymifolium</i>
叶脉维管束与表皮细胞间具发达纤维, 或叶肉细胞内具发达纤维 Advanced fiber between the vascular bundles and epidermal cells, or within mesophyll cell	黄甘青报春, 砂生槐, 马蔺, 大籽蒿, 小叶金露梅, 山生柳, 刚毛忍冬, 露蕊乌头, 珠芽蓼, 青藏苔草, 赖草 <i>Primula tangutica</i> , <i>Sophora moorcroftiana</i> , <i>Iris chinensis</i> , <i>Artemisia sieversiana</i> , <i>Potentilla parvifolia</i> , <i>Salix oritrepha</i> , <i>Lonicera hispida</i> , <i>Aconitum gymnantrum</i> , <i>Polygonum viviparum</i> , <i>Carex moorcroftii</i> , <i>Leymus secalinus</i>
维管束鞘细胞壁显著加厚, 具异细胞 Bundle sheath cell wall significantly thickened, with idioblast	双叉细柄茅, 高山嵩草, 赖草, 醉马草, 珠芽蓼, 圆穗蓼, 鬼箭锦鸡儿, 山生柳, 西藏嵩草, 糖茶藨 <i>Ptilagrostis dichotoma</i> , <i>Kobresia pygmaea</i> , <i>Leymus secalinus</i> , <i>Achnatherum inebrians</i> , <i>Polygonum viviparum</i> , <i>Polygonum macrophyllum</i> , <i>Caragana jubata</i> , <i>Salix oritrepha</i> , <i>Kobresia tibetica</i> , <i>Ribes himalense</i>

2.2 青藏高原草地植物叶片解剖特征的物种间差异

为进行与环境间的相关性分析,本研究在 66 种青藏高原草地植物中选取分布在 2 个或 2 个以上样地的 46 种植物(41 种双子叶植物,5 种单子叶植物)进行叶解剖特征比较,结果表明青藏高原不同物种的草地植物叶片各解剖特征均存在显著差异(表 2)。其中变异系数(CV)最大的是海绵组织(0.34),其次为上角质层(0.33)、下表皮层(0.28)、下角质层(0.26)、上表皮层(0.26)、栅栏组织(0.25),叶片厚度的变异系数最小(0.17)。

对叶片栅栏组织厚度的统计分析表明:栅栏组织占叶片厚度的比例约为 34.77%—82.73%,紫萼黄耆(*Astragalus porphyrocalyx*)的栅栏组织最薄,腺毛风毛菊(*Saussurea glanduligera*)最厚。青藏高原草地植物栅栏组织的层数和厚度并不完全一致,如全叶马先蒿(*Pedicularis integrifolia*)栅栏组织一层,厚度为 111.82 μm ,糖茶藨(*Ribes himalense*)栅栏组织两层,厚度仅为 93.96 μm 。对具有栅栏组织与海绵组织分化的植物叶片比较表明:海绵组织厚度占叶片厚度的比例约为 22.16%—60.63%,紫萼黄耆(*Astragalus porphyrocalyx*)的海绵组织最薄,厚度仅为 27.86 μm ,鲜黄小檗(*Berberis diaphana*)最厚,厚度达 145.19 μm ;栅栏组织和海绵组织厚度比值(P/S)为 1.45 (0.66—2.86),其中比值为 1.0 以下的共 9 种,占 21.43% (表 2)。

表 2 青藏高原草地植物叶解剖厚度特征

Table 2 The anatomical thickness characteristics of leaves of the grassland plants in Tibetan Plateau

物种 Species	上角质层 Upper cuticle / μm	上表皮层 Upper epidermis / μm	栅栏组织 Palisade tissue / μm	海绵组织 Sponge tissue / μm	下表皮层 Lower epidermis / μm	下角质层 Lower cuticle / μm	叶片 Leaf/ μm
黄花垫柳 <i>Salix souliei</i>	4.03	17.91	105.57	77.79	18.49	2.92	189.46
山生柳 <i>Salix oritrepha</i>	3.38	14.97	127.81	96.68	15.20	3.42	213.32
穗序大黄 <i>Rheum spiciforme</i>	3.76	13.92	103.51	75.02	14.28	2.71	165.88
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	2.85	18.64	113.66	127.51	13.06	2.60	262.61
圆穗蓼 <i>Polygonum macrophyllum</i>	3.81	17.02	134.47	55.46	14.19	2.58	208.92
露蕊乌头 <i>Aconitum gymnantrum</i>	4.44	20.12	124.86	68.32	10.59	2.24	215.32
蓝翠雀花 <i>Delphinium caeruleum</i>	2.81	23.28	91.45	86.72	20.91	2.62	231.72
鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i>	5.84	24.05	129.13	145.19	15.89	4.65	239.45
全缘叶绿绒蒿 <i>Meconopsis integrifolia</i>	7.05	25.31	74.25	83.39	14.87	3.83	213.55
糖茶藨 <i>Ribes himalense</i>	4.41	22.94	93.96	119.18	12.32	2.66	218.31
高山绣线菊 <i>Spiraea alpina</i>	2.63	13.25	128.37	59.70	14.93	2.57	175.12
银露梅 <i>Potentilla glabra</i>	3.22	12.92	168.62	0	19.47	3.77	205.84
蒙古绣线菊 <i>Spiraea mogolica</i>	3.27	17.17	102.88	0	11.04	2.28	139.56
羽裂密枝委陵菜 <i>Potentilla virgata</i>	3.82	14.62	102.75	35.97	10.28	2.28	152.35
小叶金露梅 <i>Potentilla parvifolia</i>	3.96	15.87	106.91	96.90	13.90	3.61	198.01
蕨麻 <i>Potentilla anserina</i>	3.88	15.06	106.25	66.46	17.80	2.32	188.98
砂生槐 <i>Sophora moorcroftiana</i>	3.95	17.97	108.30	68.30	14.94	3.34	191.06
黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	5.16	16.06	145.50	108.37	13.67	3.68	239.04
镰荚棘豆 <i>Oxytropis falcata</i>	2.24	12.42	115.07	75.34	11.28	1.59	219.37
鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	3.56	14.88	86.32	60.82	7.82	1.85	147.96
紫萼黄耆 <i>Astragalus porphyrocalyx</i>	1.34	6.74	50.56	27.86	4.58	1.18	104.16
狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	4.24	16.15	131.64	96.40	12.71	2.84	207.62
西藏沙棘 <i>Hippophae tibetana</i>	4.73	13.90	160.59	0	13.08	3.81	199.68
百里香杜鹃 <i>Rhododendron thymifolium</i>	3.33	16.84	143.48	56.40	17.99	2.94	198.06
黄甘青报春 <i>Primula tangutica</i>	4.46	17.25	107.63	97.09	11.90	3.10	196.48
麻花艽 <i>Gentiana straminea</i>	3.11	14.13	133.22	87.31	11.35	2.56	211.57

续表

物种 Species	上角质层 Upper cuticle / μm	上表皮层 Upper epidermis / μm	栅栏组织 Palisade tissue / μm	海绵组织 Sponge tissue / μm	下表皮层 Lower epidermis / μm	下角质层 Lower cuticle / μm	叶片 Leaf/ μm
线叶龙胆 <i>Gentiana farrerii</i>	5.29	18.00	101.39	45.76	9.71	3.94	170.16
亮叶忍冬 <i>Lonicera japonica</i>	2.88	12.72	81.65	31.12	10.02	2.38	140.43
帕里扭连钱 <i>Phyllophyton pharicus</i>	3.97	19.85	118.98	71.31	17.14	3.50	216.81
独一味 <i>Lamiophlomis rotata</i>	4.19	13.95	105.26	101.13	9.80	3.06	222.14
全叶马先蒿 <i>Pedicularis integrifolia</i>	4.26	15.92	111.82	53.12	19.58	2.83	208.35
兔儿草 <i>Lagotis glauca</i>	3.60	14.55	106.32	63.62	15.22	2.34	174.41
西藏忍冬 <i>Lonicera tibetica</i>	5.44	20.44	78.58	86.45	11.42	3.43	185.15
刚毛忍冬 <i>Lonicera hispida</i>	4.59	22.89	118.02	99.69	17.43	3.00	217.89
大籽蒿 <i>Artemisia sieversiana</i>	4.14	13.78	80.10	120.49	11.98	3.47	205.32
鼠麴草 <i>Gnaphalium affine</i>	2.47	17.80	93.00	85.20	19.08	4.17	181.40
球花雪莲 <i>Saussurea globosa</i>	8.69	26.52	72.06	74.17	14.66	3.84	202.60
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	2.44	8.66	61.73	47.58	6.27	2.03	130.01
腺毛风毛菊 <i>Saussurea glanduligera</i>	4.45	15.38	191.43	0	14.77	3.73	231.39
密毛风毛菊 <i>Saussurea graminifolia</i>	3.32	16.19	107.96	89.08	10.71	2.29	235.47
银背风毛菊 <i>Saussurea nivea</i>	2.08	8.24	95.74	128.26	8.16	2.20	236.12
马蔺 <i>Iris lactea</i>	5.26	21.54	93.14	99.53	17.58	3.80	242.56
醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	3.57	12.84	91.23	47.72	7.99	2.53	146.21
青藏苔草 <i>Carex moorcroftii</i>	3.78	21.79	105.59	59.97	14.73	2.77	197.35
线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	3.52	20.45	88.29	85.67	12.93	2.17	217.36
矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	2.62	15.42	119.25	98.88	21.45	4.34	239.20
最小值 Min	1.34	6.74	50.56	0	4.58	1.18	104.16
最大值 Max	8.69	26.52	191.43	145.19	21.45	4.65	262.61
平均值 Mean	3.91	16.75	109.09	80.02	13.63	2.95	198.56
标准差 Std.	1.28	4.29	26.85	27.08	3.86	0.76	33.78
变异系数 CV	0.33	0.26	0.25	0.34	0.28	0.26	0.17

对本研究 46 种植物的 7 个叶表皮特征进行 Pearson 相关分析,结果见表 3。从表中可看出青藏高原草地植物的上下角质层厚度呈显著相关性 ($P<0.001$)。如紫萼黄耆 (*Astragalus porphyrocalyx*) 上下角质层相对厚度均最薄(所占比例分别为 1.29% 和 1.13%)。在叶片厚度方面,除上角质层与叶片厚度无明显相关性外,其他解剖指标都与其有一定程度的相关性,其中相关性最强的为海绵组织厚度,相关性为 0.779 ($P<0.001$)。

表 3 青藏高原草地植物叶解剖厚度特征相关性分析

Table 3 The correlation analysis of anatomic thickness characteristics of leaves of grassland plants in Tibetan Plateau

	上角质层 Upper cuticle	上表皮层 Upper epidermis	栅栏组织 Palisade tissue	海绵组织 Sponge tissue	下表皮 Lower epidermis	下角质层 Lower cuticle	叶片 Leaf
上角质层 Upper cuticle		0.699 ***	0.008	0.199	0.165	0.565 ***	0.255
上表皮层 Upper epidermis	46		-0.033	0.320 *	0.467 ***	0.457 ***	0.447 ***
栅栏组织 Palisade tissue	46	46		0.253	0.390 ***	0.334 *	0.451 ***
海绵组织 Sponge tissue	42	42	42		0.23	0.447 ***	0.779 ***
下表皮层 Lower epidermis	46	46	46	42		0.547 ***	0.487 ***
下角质层 Lower cuticle	46	46	46	42	46		0.432 ***
叶片 Leaf	46	46	46	42	46	46	

表的右上半部数值为各指标间的相关系数;表的左下半部数值为对应的样本数量;*** $P<0.001$; ** $P<0.01$; * $P<0.05$;无标识代表 $P>0.05$

2.3 青藏高原草地植物叶解剖特征与环境因子之间的关系

对青藏高原 46 种植物的 7 个叶解剖指标(上、下角质层厚度、上、下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度及叶片厚度)与相应的地理生态因子(海拔、生长季降水及生长季均温)进行线性回归分析,结果表明:海拔与叶解剖特征存在较弱的负相关变化关系,即随海拔升高,叶片各组织厚度略有一定程度下降;生长季降水与上表皮厚度无相关性,与上角质层厚度呈较弱负相关性,与其他各解剖部位厚度均呈较弱正相关性,即栅栏组织厚度、海绵组织厚度、下角质层厚度、下表皮厚度及叶片厚度均随生长季降水增加而略微增厚;生长季均温除与下角质层厚度无相关性外,与其它叶解剖特征均呈较弱正相关性,说明叶组织厚度随生长季温度升高总体略呈加厚趋势(表 4)。

表 4 青藏高原草地植物叶解剖厚度与环境因子的线性回归分析

	海拔 Altitude	生长季降水 Precipitation for growing season	生长季均温 Mean temperature for growing season
上角质层 Upper cuticle	-0.032 **	-0.058 **	0.022 *
上表皮层 Upper epidermis	-0.056 **	-0.016	0.054 **
栅栏组织 Palisade tissue	-0.022 *	0.057 **	0.043 **
海绵组织 Sponge tissue	-0.104 **	0.150 **	0.118 **
下表皮层 Lower epidermis	-0.192 **	0.213 **	0.081 **
下角质层 Lower cuticle	-0.105 **	0.098 **	0.010
叶片 Leaf	-0.056 **	0.051 **	0.069 **

* * $P<0.01$; * $P<0.05$; 无标识代表 $P>0.05$

3 讨论

青藏高原草地植物叶表皮细胞和角质层均较厚,许多植物还发育出复杂的表皮毛。厚的表皮细胞及各种附属物具有隔热、保水、抗损伤等功能,是植物对低温、强光、强紫外线辐射、高海拔强气流变化、生理干旱等环境的适应^[17-21]。本文对 66 种草地植物优势种叶解剖特征的研究也证实了这点。本研究发现表皮细胞除厚度增加外,其细胞大小往往出现分化,特别是单子叶植物的上表皮细胞大小差异显著,造成叶表面有规律隆起,增加了叶面积,该结构可能更利于控制水分通过角质层蒸腾而丧失,阻止干旱环境下因失水而造成的细胞破裂。

在光能利用方面,青藏高原适合植物生长发育的时间只有 2—4 个月^[11],为了保证短时间积累足够的营养物质完成生命周期,青藏高原植物保留了很多利于保持旺盛的光合、呼吸代谢活力的叶解剖特征。青藏高原植物叶通气组织普遍发达,可以弥补氧分压和二氧化碳分压较低对植物的影响,白天光合作用积累的氧气夜间被呼吸作用消耗,而积累的二氧化碳又为白天光合作用提供原料^[6]。青藏高原植物叶肉细胞体积较小,增大了细胞面积与叶面积之比,细胞质浓厚,叶绿体多,无疑可增加光合作用底物的浓度和反应的面积,提高光合效率。发达的栅栏组织还能保障光合作用对水分的需求^[22],较厚且排列紧密的栅栏组织可提高光能的利用效率^[12, 23]。青藏高原植物中异细胞广泛分布在表皮细胞和叶肉细胞中,尤以维管束周围分布最多,不但利于产物的转化、贮藏,而且在需要的时候,也利于产物的分解、转运。

栅栏组织与海绵组织厚度比值是反映生态适应的一个重要指标,叶肉组织在一定环境下存在着一个最佳的 P/S 值。在一定程度上,P/S 值相对较大则植物净光合速率较大^[24]、抗旱能力较强。青藏高原 42 种具有栅栏组织与海绵组织分化植物的 P/S 平均比值为 1.45,其中比值为 1.0 以下的仅 9 种,表明高海拔的叶片已经形成了防止水分过多散失的适应性栅栏组织和海绵组织结构性特征。

叶片各组成部分厚度的变异系数存在明显差异,这与其结构特征和执行功能相关。尽管本研究区域内降水相对丰富,土壤持水量都较高,但由于高海拔地段低温冻土导致的“生理干旱”,即使 7—8 月,也只在白天土壤中有部分水分可供植物吸收^[11, 13],因此本研究的草地植物基本上都处于生理干旱状态,其保水功能相差

不大。由于栅栏组织厚度与植物保水功能关系密切,反映在结构上,栅栏组织的厚度差异(0.25)必然不大。海绵组织厚度变异系数(0.34)较大的原因可能是由于海绵组织厚度增加是植物对低温环境的反应^[19],而海绵组织厚度减少,细胞间隙减小等变化则是植物对水分短缺的响应^[25],因此当不同种类植物对低温和生理干旱胁迫采取不同响应策略时,导致海绵组织厚度变异幅度相对较大,变异系数达0.34。上表皮细胞角质层厚度变异系数(0.33)较大的原因可能与太阳光辐射的强弱有关,不同样地的物种,由于海拔的变化以及阳坡和阴坡的差异,光照强度差异显著,从而造成上角质层变异非常突出。总之,青藏高原草地植物由于遗传特征的差异及生长环境的不同,使得叶片各组成部分厚度的变异系数相对较大,而叶片厚度是叶片各组成部分厚度的综合,叶片各组成部分厚度的彼此增减会降低变异系数,因而叶片厚度差异最小,CV只有0.17。

近年来,有关植物叶片功能属性的研究,提出了叶片经济型谱概念^[26],即随着叶片寿命的减少,比叶面积、叶片氮含量、光合速率等特性增加,叶片形态建成投资少,见效快;而随着叶片寿命增加,叶片细胞密度大,比叶面积大,叶片形态建成投资多,见效慢。青藏高原草地植物叶片的各解剖特征尽管变异程度不同,但叶片各解剖指标两两之间的21个相互关系中14个均表现出一定程度的相关性,说明叶片的解剖特征间存在较明显的协同变化,叶片特征方面的这种协同性,可能是植物结构在进化上的一种适应策略,也是青藏高原植物叶片经济型谱的反应。

海拔作为重要的环境变量并不直接影响植物的形态建成,而是通过其它环境变量如氧分压、二氧化碳分压、空气湿度、土壤温度、光照强弱、紫外线辐射强度等间接对植物施加影响^[6, 11, 27],这些因素综合作用、长期选择的结果必然导致植物内部结构发生相应的改变。青藏高原草地植物叶片各组成部分的厚度随海拔升高均略呈下降趋势,说明海拔升高对叶片各组成部分虽有影响,但其贡献少。关于水分与叶解剖特征的关系,已有研究认为水分对叶特征具有可塑性^[28],虽然本研究区内水分丰富,但由于低温的影响,植物仍呈生理干旱,水分的增加并不能改变植物的生理干旱,从而导致水分对除上表皮层外的各叶解剖特征虽有一定的可塑性,但可塑性均较小。

4 结论

本文运用常规石蜡制片技术对我国青藏高原66种草地植物优势种的叶解剖特征进行了研究。发现青藏高原草地植物对环境的适应主要有两种方式:一是增强防御功能,如叶表皮细胞增厚并发展出如泡状细胞、表皮毛等的复杂结构,表皮角质层增厚,栅栏组织层数多且排列紧密;二是通过内部结构的改变,加快、加强植物的代谢功能,使得植物在短期内能够生产出足够多的物质,迅速完成自己的生命周期,以达到规避不良环境的目的,如通气组织发达、叶肉细胞体积较小、具丰富的异细胞等。青藏高原草地植物叶片各解剖结构厚度与海拔、生长季降水、生长季均温3个重要环境变量呈较弱的相关性,具体表现为高海拔地区叶片各组成部分的厚度相对较小,而生长季降水和生长季均温较高的地区,叶片厚度则相对较大。

致谢: 本研究在野外取样过程中得到左文韵、周萌、韩梅同学和北京大学青藏高原考察队的帮助,特此致谢。

References:

- [1] Metcalfe C R, Chalk L. *Anatomy of Dicotyledons*. Vol II. Oxford: Clarendon Press, 1985.
- [2] 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(Supplement): 118-127.
- [3] Mott K A, Gibson A C, Oleary J W. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant Cell and Environment*, 1982, 5(6): 445-460.
- [4] Yang Y H, Piao S L. Variations in grassland vegetation cover in relation to climatic factors on the Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(1): 1-8.
- [5] Li W H, Zhou X M. *Ecosystems of Qinghai-Xizang (Tibetan) Plateau and Approach for Their Sustainable Management*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1998.
- [6] Zhou G T, Liu F Q, Guo S X, Wu X M, Liu L Z, Yuan J Z, Fan J P. A study of characteristics of the anatomical structure of alpine plants at Qinghai plateau. *Journal of Qinghai Normal University: Natural Science Edition*, 1992, (4): 45-60.
- [7] Bosabalidis A M, Kofidis G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Science*, 2002, 163(2): 375-379.
- [8] Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd ed. Heidelberg: Springer-Verlag, 2003.
- [9] Hu J Y, Guo K, Dong M. Variation of leaf structure of two dominant species in alpine grassland and the relationship between leaf structure and

- ecological factors. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(2): 370-378.
- [10] He J S, Wang Z H, Wang X P, Schmid B, Zuo W Y, Zhou M, Zheng C Y, Wang M F, Fang J Y. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 835-848.
- [11] Wang W Y. An investigation on specific structural characteristics of alpine plants on Qinghai-Xizang Plateau. *Acta Biologica Plateau Sinica*, 1985, (4): 19-34.
- [12] Zhao Q F, Cui Y, Ma S R, Li Q X, Wang G. Ecological adaption study on anatomical structure of *Kobresia* leaf from East Qinghai-Tibet Plateau. *Guihaia*, 2007, 27(6): 821-825.
- [13] He T, Wu X M, Jia J F. Research advances in morphology and anatomy of alpine plants growing in the Qinghai-Tibet Plateau and their adaptations to environments. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(6): 2574-2583.
- [14] Academician of Chinese Academy of Sciences. *Vegetation atlas of China*. Beijing: Science Press, 2001.
- [15] Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, Jones P G, Jarvis A J. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2005, 25(15): 1965-1978.
- [16] Ma J J, Ji C J, Han M, Zhang T F, Yan X D, Hu D, Zeng H, He J S. Comparative analyses of leaf anatomy of dicotyledonous species in Tibetan and Inner Mongolian grasslands. *Science China: Life Science*, 2012, 55(1): 68-79.
- [17] Cai Y L, Song Y C. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China I. leaf anatomical characters. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(1): 90-98.
- [18] Rôças G, Barros C F, Scarano F R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees-Structure and Function*, 1997, 11(8): 469-473.
- [19] Rôças G, Scarano F R, Barros C F. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2001, 136(2): 231-238.
- [20] Li D M, Liu Z H, Shao H B, Wu G. Improving the eco-environment in the western-China by applying local tree species: Issues and implications for global arid areas. *African Journal of Biotechnology*, 2009, 8(20): 5430-5435.
- [21] Shi S B, Zhu W Y, Li H M, Zhou D W, Han F, Zhao X Q, Tang Y H. Photosynthesis of *Saussurea superba* and *Gentiana straminea* is not reduced after long-term enhancement of UV-B radiation. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 51(1): 75-83.
- [22] Guerfel M, Baccouri O, Boujnah D, Chaibi W, Zarrouk M. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main *Tunisian olive* (*Olea europaea* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae*, 2009, 119(3): 257-263.
- [23] Cui X P, Liu G H, Zhang R L. Comparison of leaf anatomical structure between *Salix gordejvii* growing under contrasting habitats of Otingdag Sandland and *Salix microtachya* var. *bordensis* growing on the lowlands of dunes. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1842-1847.
- [24] Higuchi H, Sakurata T, Utsunomiya N. Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) trees. *Scientia Horticulturae*, 1999, 80(1/2): 91-104.
- [25] Chantzoulakis K, Patakas A, Kofidis G, Bosabalidis A, Nastou A. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*, 2002, 95(1/2): 39-50.
- [26] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [27] Wang X L, Wang J. *Plant Morphological Structure and Environmental*. Lanzhou: Lanzhou University Press, 1989.
- [28] Carter J L, White D A. Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth. *Tree Physiology*, 2009, 29(11): 1407-1418.

参考文献:

- [2] 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应. *植物学通报*, 2005, 22(增刊): 118-127.
- [4] 杨元合, 朴世龙. 青藏高原草地植被覆盖变化及其与气候因子的关系. *植物生态学报*, 2006, 30(1): 1-8.
- [5] 李文华, 周兴民. 青藏高原生态系统及优化利用模式. 广州: 广东科技出版社, 1998.
- [6] 周广泰, 刘凤琴, 郭书贤, 吴学明, 刘来正, 袁甲正, 范建平. 青海高山植物解剖特点的研究. *青海师范大学学报: 自然科学版*, 1992, (4): 45-60.
- [9] 胡建莹, 郭柯, 董鸣. 高寒草原优势种叶片结构变化与生态因子的关系. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 370-378.
- [11] 王为义. 高山植物结构特异性的研究. *高原生物学集刊*, 1985, (4): 19-34.
- [12] 赵庆芳, 崔艳, 马世荣, 李巧峡, 王刚. 青藏高原东部高草属植物叶解剖结构的生态适应研究. *广西植物*, 2007, 27(6): 821-825.
- [13] 何涛, 吴学明, 贾敬芬. 青藏高原高山植物的形态和解剖结构及其对环境的适应性研究进展. *生态学报*, 2007, 27(6): 2574-2583.
- [14] 中国科学院中国植被图编辑委员会. *中国植被图集*. 北京: 科学出版社, 2001.
- [16] 马建静, 吉成均, 韩梅, 李婷芳, 闫雪东, 胡东, 曾辉, 贺金生. 青藏高原高寒草地和内蒙古高原温带草地主要双子叶植物叶片解剖特征的比较研究. *中国科学: 生命科学*, 2012, 42(2): 158-172.
- [17] 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 I. 叶片解剖特征的比较. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 90-98.
- [23] 崔秀萍, 刘果厚, 张瑞麟. 浑善达克沙地不同生境下黄柳叶片解剖结构的比较. *生态学报*, 2006, 26(6): 1842-1847.
- [27] 王勋陵, 王静. *植物形态结构与环境*. 兰州: 兰州大学出版社, 1989.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 33, No. 7 April, 2013 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Research progress on chemical communication of development and host-finding of nematodes ZHANG Bin, HU Chunxiang, SHI Jin, et al (2003)
- Principles, indicators and sampling methods for species monitoring XU Haigen, DING Hui, WU Jun, et al (2013)

Autecology & Fundamentals

- Spatial distribution pattern of human-caused fires in Hulunbeir grassland ZHANG Zhengxiang, ZHANG Hongyan, LI Dongxue, et al (2023)
- Belowground biomass in Tibetan grasslands and its environmental control factors YANG Xiuqing, HUANG Mei, WANG Junbang, et al (2032)
- Analysis on variation characteristics of air temperature and ground temperature in Guilin from 1961 to 2010 CHEN Chao, ZHOU Guangsheng (2043)
- Winter bed-site selection by roe deer (*Capreolus capreolus*) in Huangnihe Nature Reserve ZHU Hongqiang, GE Zhiyong, LIU Geng, et al (2054)
- Leaf anatomical characteristics of the plants of grasslands in the Tibetan Plateau LI Quanfa, WANG Baojuan, AN Lihua, et al (2062)
- A research on summer vegetation characteristics & short-time responses to experimental warming of alpine meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau XU Manhou, XUE Xian (2071)
- Cytological study on microsporogenesis of *Solanum lycopersicum* var. Micro-Tom under high temperature stress PENG Zhen, CHENG Lin, HE Yanjun, et al (2084)
- A new plant height growth process model of *Caragana* forest in semi-arid loess hilly region ZHAO Long, WANG Zhenfeng, GUO Zhongsheng, et al (2093)
- Germination inhibitory substances extracted from the seed of seven species of *Quercus* LI Qingmei, LIU Yan, LIU Guangquan, et al (2104)
- Effects of water stress and fungicide on the growth and drought resistance of *Flaveria bidentis* CHEN Dongqing, HUANGFU Chaohe, LIU Hongmei, et al (2113)
- Characters of soil seed bank in copper tailings and its adjacent habitat ... SHEN Zhangjun, OU Zulan, TIAN Shengni, et al (2121)
- Changes of soil chemical properties after different burning years in typical steppe of Yunwun Mountains LI Yuan, CHENG Jimin, WEI Lin, et al (2131)
- Effects of water and fertilizers on nitrate content in tomato fruits under alternate partial root-zone irrigation ZHOU Zhenjiang, NIU Xiaoli, LI Rui, et al (2139)
- Effect of land use on the characteristics of organic carbon and labile organic carbon in soil aggregates in Karst mountain areas LI Juan, LIAO Hongkai, LONG Jian, et al (2147)
- Mobilization of inorganic phosphorus from soils by five azotobacters ZHANG Liang, YANG Yuhong, LI Qian, et al (2157)
- Physiological-ecological responses of *Iris germanica* L. to Cd stress and its accumulation of Cd ZHANG Chengxiang, CHEN Weifeng (2165)
- The available forms and bioavailability of heavy metals in soil amended with sewage sludge TIE Mei, SONG Linlin, HUI Xiujuan, et al (2173)
- LAI-based photosynthetic light response model and its application in a rainfed maize ecosystem SUN Jingsong, ZHOU Guangsheng (2182)
- The dominant species of predatory natural enemies of three kinds of planthoppers and impact of pesticides on natural enemies in paddy field LIN Yuan, ZHOU Xiazhi, BI Shoudong, et al (2189)

Population, Community and Ecosystem

- Spatial and temporal variation of picophytoplankton in the Pearl River Estuary ZHANG Xia, HUANG Xiaoping, SHI Zhen, et al (2200)

Analysis of the relationship between species diversity and hydrologic factors during an interval of intermittent water delivery at the Lower Reaches of Tarim River, China	CHEN Yongjin, LIU Jiazhen, CHEN Yaning, et al (2212)
Fish species composition and community pattern in the continental shelf of northwestern South China Sea	WANG Xuehui, LIN Zhaojin, DU Feiyan, et al (2225)
Distribution and succession of plant communities in Lake Bita coastal swamp on the plateau region, northwestern Yunnan	HAN Dayong, YANG Yongxing, YANG Yang (2236)
Analysis on community structure and quantitative characteristics of <i>Nitraria tangutorum</i> nebkhas at different succession stage in lower reaches of Shiyang River	JIN Hujia, MA Quanlin, HE Mingzhu, et al (2248)
Resource and Industrial Ecology	
Effects of subsoiling and supplemental irrigation on dry matter production and water use efficiency in wheat	ZHENG Chengyan, YU Zhenwen, ZHANG Yongli, et al (2260)
Effects of two years' incorporation of leguminous green manure on soil properties of a wheat field in dryland conditions	ZHANG Dabin, YAO Pengwei, LI Jing, et al (2272)
Effects of planting with ridge and furrow mulching on maize growth, yield and water use efficiency in dryland farming	LI Rong, HOU Xianqing, JIA Zhikuan, et al (2282)
Urban, Rural and Social Ecology	
Effects of riparian buffers of North Mort of Beijing on air temperature and relative humidity	WU Fangfang, ZHANG Na, CHEN Xiaoyan (2292)
Characteristics of spatial and temporal variations of global solar radiation in Xi'an and relevant response in urban development	ZHANG Hongli, ZHANG Naweirui, LIU Minru, et al (2304)
Research Notes	
A analysis of macrofungal flora diversity in Langyashan Nature Reserve, Anhui Province, China	CHAI Xinyi, XU Xuefeng, WANG Meiyang, et al (2314)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索自然奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 陈利顶

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 33 卷 第 7 期 (2013 年 4 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 7 (April, 2013)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元