

藏东南色季拉山薄毛海绵杜鹃叶解剖 结构特征与环境适应性

郭文文^{1,2,3}, 卓么草⁴, 方江平^{1,2,3}, 卢杰^{1,2,3}, 权红^{1,2,3}, 任毅华^{1,2,3*}

(1 西藏农牧学院, 西藏林芝 860000; 2 西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 西藏林芝 860000; 3 西藏高原森林生态教育部重点实验室, 西藏林芝 860000; 4 米林县派镇农牧综合服务中心, 西藏林芝 860000)

摘要:以藏东南色季拉山 9 个不同海拔梯度的薄毛海绵杜鹃(*Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum*) 叶片为试验材料, 采用石蜡切片技术, 测定 10 项叶片解剖结构指标, 应用叶片解剖结构指标的可塑性指数和相关性分析方法探索薄毛海绵杜鹃对藏东南色季拉山强紫外辐射和高寒环境的适应性。结果表明: (1) 薄毛海绵杜鹃叶片为异面叶, 上表皮有明显的角质层, 下表皮有表皮毛, 栅栏组织细胞 2~3 层。(2) 随着海拔的升高, 叶片角质层厚度、上下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶片厚度呈现明显增大趋势, 而组织结构紧密度和疏松度变化不显著, 主脉突起度呈现下降趋势。(3) 各项叶片解剖结构指标的可塑性指数显示, 薄毛海绵杜鹃在解剖结构上表现出较小的可塑性, 对外界环境的适应能力较弱。(4) 依据薄毛海绵杜鹃各项叶片解剖结构指标的相关性分析结果, 除海绵组织厚度与栅栏组织厚度、下表皮厚度与上角质层厚度之间相关性不显著外, 其余各指标之间均呈显著相关关系, 且叶片的解剖结构指标方面也存在明显的协同进化现象。研究发现, 藏东南色季拉山薄毛海绵杜鹃通过增加叶片角质层厚度、表皮厚度和叶肉厚度等解剖结构指标的方式增强对外界极端环境的适应能力, 从而有利于其在恶劣的高山生境下生存繁衍, 使该物种成为生态位理论中的广幅种。

关键词:薄毛海绵杜鹃; 叶片解剖结构; 环境适应性; 色季拉山;

中图分类号: Q944.56; Q948.11 文献标志码: A

Anatomical Characteristics and Environmental Adaptability of *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* Leaf in Sejila Mountain, Southeastern Tibet

GUO Wenwen^{1,2,3}, ZHUO Meca⁴, FANG Jiangping^{1,2,3},
LU Jie^{1,2,3}, QUAN Hong^{1,2,3}, REN Yihua^{1,2,3*}

(1 Tibet Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi, Tibet 860000, China; 2 National Key Station for Field Scientific Observation & Experiment, Nyingchi, Tibet 860000, China; 3 Tibet Key Laboratory of Forest Ecology in Plateau Area, Ministry of Education, Nyingchi, Tibet 860000, China; 4 Paizhen Agriculture and Animal Husbandry Integrated Service Center of Milin county, Nyingchi, Tibet 860000, China)

Abstract: In order to understand the adaptability of *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* to strong ultraviolet radiation and alpine environment, we studied the anatomical structures of leaves from nine altitude gradients in Sejila Mountain, Southeastern Tibet by the method of paraffin section. Ten anatomical structure indexes of leaves were measured and analyzed by plasticity index and correlation coefficient. The results showed that: (1) the leaves of *R. aganniphum* var. *schizopeplum* were bifacial, the

收稿日期: 2020-02-27; 修改稿收到日期: 2020-04-03

基金项目: 西藏生态安全实验室、西藏自治区自然科学基金项目(XZ2018ZRG-17)

作者简介: 郭文文(1991-), 男, 硕士, 主要从事高原(高山)生态系统生态研究。E-mail: m15394012552@163.com

* 通信作者: 任毅华, 硕士, 副教授, 长期从事森林生态学教学与科研工作。E-mail: xz_ryh@163.com

upper epidermis had obvious cuticle, the lower epidermis had trichomes, and the palisade tissue cells had 2—3 layers. (2) As the altitude became higher, the thickness of cuticle, epidermis, palisade tissue, sponge tissue and leaf increased obviously. However, the density and porosity of the tissue structure did not change significantly, and the protuberance of the main vein decreased. (3) The plasticity index showed *R. aganniphum* var. *schizopeplum* had lower plasticity, which represented weak adaptability to environment. (4) The indexes were significantly correlated with each other and presented obvious coevolution, except that there were no significant correlations between the thickness of sponge tissue and palisade tissue, between the thickness of lower epidermis and upper cuticle. In summary, *R. aganniphum* var. *schizopeplum* adapts to the extreme environment, survives in harsh alpine habitats and becomes a eurytopic species by means of increasing the thickness of cuticle, epidermis, mesophyll and anatomical structure indexes.

Key words: *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum*; leaf of anatomic structure; environmental adaptability; The Sejila Mountain;

叶片是植物暴露在外界环境中面积最大的器官,同时也是植物呼吸作用和光合作用主要场所,对生态因子(降水、温度、海拔等)变化异常敏感,因此是植物生态解剖学研究的主要内容之一^[1-4]。而与其他器官如根、茎相比,叶直接暴露在空气中,其组织结构更易受到外界环境变化的影响,因此最能体现植物对环境条件的长期适应性^[5]。鉴于此,有关植物叶片的解剖结构研究备受学者们关注^[6-11],但迄今对西藏色季拉山极端环境中的植物叶片解剖结构研究较少。西藏位于青藏高原,平均海拔在4 000 m以上,具有独特的高原气候,人为活动干扰较少^[12-13],是植物叶片生态解剖研究的理想场所。因此,通过研究高原地区不同海拔植物叶片解剖结构,分析其解剖结构在海拔梯度上的变化规律,对揭示高原高海拔地区植物的生态适应性具有重要意义。

近年来,许多学者均从海拔梯度角度分析了不同植物叶片解剖结构的变化,并取得一定的研究成果。马建静等^[14]报道青藏高原高寒草地和内蒙古高原温带草地的双子叶植物叶片解剖结构存在显著差异,且植物叶片解剖特征与生长季温度的关系比生长季降水量更为密切;沈宁东等^[15]对海拔梯度上藏茴香(*Carum carvi*)叶片解剖结构进行了研究,结果表明藏茴香叶片具有部分旱生植物和湿生植物的特性,体现了植物对环境的适应性;钟悦鸣等^[16]通过比较胡杨(*Populus euphratica*)叶片在两种生境中的解剖结构,结果发现敦煌西湖荒漠湿地的胡杨具有叶片厚、叶面积大等特点来适应恶劣的生境;刘梦颖等^[6]研究结果表明全缘叶绿绒蒿(*Meconopsis integrifolia*)叶片形态及解剖结构各项指标之间大多呈现出明显协同进化趋势。郭文文等^[17]研究结果显示西藏那曲地区硬叶柳(*Salix sclerophylla* Anderss)叶片主要通过增加叶片厚度来适应高海

拔地区的寒旱环境。

杜鹃属(*Rhododendron*)植物广布于北半球温带地区,其花色艳丽,具有较高的水土保持、观赏和药用价值^[18-20]。西藏共有野生杜鹃 170 种左右,约占世界的 1/5,特有种 37 种,是中国杜鹃最大的分布中心之一^[18,21],也是开展杜鹃花生态研究的理想区域。薄毛海绵杜鹃(*Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum*),又称裂毛雪山杜鹃,原产芒康、察隅、米林,果实粗短而直立或略弯,花冠粉红色至白色,在藏东南地区大面积连续分布,同时也是色季拉山林线(4 320 m)的指示种和优势种^[22-24],因此认识薄毛海绵杜鹃对高山高寒环境特有的适应性,对于研究该区域内林线形成和变化机制具有重要意义。本研究通过分析薄毛海绵杜鹃叶片解剖结构指标在不同海拔梯度上的差异,综合评价其对高寒环境的适应性,为进一步深入探讨植物的高寒适应机制及林线形成机制提供方法指导和理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于西藏自治区林芝市色季拉山(94°28′~51′E,29°21′~50′N),属念青唐古拉山脉向南延伸的余脉,与喜马拉雅山东部向北发展的山脉相连,是尼洋河流域与帕隆藏布江流域的分水岭。该区植被主要有林芝云杉(*Picea likiangensis* var. *linzhiensis*)、杜鹃(*Rhododendron simsii* Planch.)、高山栎(*Quercus semecarpifolia* Smith.)、急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)、方枝柏(*Sabina saltuaria*)等针叶林和硬叶阔叶林。该区域气候为高山寒温带半湿润区,干湿季分明,年均温-0.73℃,7月最暖月均温为9.8℃,1月最冷月均温为-13.8℃,年均降水量1 134 mm,年均蒸发量544

表 1 采样地环境数据

Table 1 Environmental data of the collecting areas

序号 Number	海拔 Altitude/m	地理坐标 Geographical coordinate	坡度 Slope	坡向 Aspect	盖度及植被情况 Coverage and vegetation
1	3 549	29°39'3.34"N,94°43'56.02"E	2°	101°	盖度 30%; 急尖长苞冷杉、林芝云杉、方枝柏、高山柳、川滇高山栎等 Coverage 30%; <i>Abies georgei</i> var. <i>smithii</i> , <i>Picea likiangensis</i> var. <i>linzhiensis</i> , <i>Sabina saltuaria</i> , <i>Salix cupularis</i> , <i>Quercus aquifolioides</i> , et al.
2	3 652	29°39'03.18"N,94°43'54"E	3°	121°	盖度 <5%; 急尖长苞冷杉、林芝云杉、方枝柏、西南花楸等 Coverage <5%; <i>Abies georgei</i> var. <i>smithii</i> , <i>Picea likiangensis</i> var. <i>linzhiensis</i> , <i>Sabina saltuaria</i> , <i>Sorbus rehderiana</i> , et al.
3	3 857	29°39'21.79"N,94°42'11.72"E	40°	149°	盖度 20%; 急尖长苞冷杉、西南花楸、高山柳等 Coverage 20%; <i>Abies georgei</i> var. <i>smithii</i> , <i>Sorbus rehderiana</i> , <i>Salix cupularis</i> , et al.
4	3 961	29°39'07.07"N,94°42'46.35"E	26°	124°	盖度 60%; 急尖长苞冷杉、方枝柏、金露梅等 Coverage 60%; <i>Abies georgei</i> var. <i>smithii</i> , <i>Sabina saltuaria</i> , <i>Potentilla fruticosa</i> , et al.
5	4 058	29°39'11.79"N,94°42'40.93"E	21°	135°	盖度 60%; 雪层杜鹃、急尖长苞冷杉、金露梅等 Coverage 60%; <i>Rhododendron nivale</i> , <i>Abies georgei</i> var. <i>smithii</i> , <i>Potentilla fruticosa</i> , et al.
6	4 156	29°39'15.13"N,94°42'37.41"E	31°	140°	盖度 60%; 急尖长苞冷杉、方枝柏、茶藨子、五角枫等 Coverage 60%; <i>Abies georgei</i> var. <i>smithii</i> , <i>Sabina saltuaria</i> , <i>Ribes nigrum</i> , <i>Acer mono</i> , et al.
7	4 247	29°39'17.81"N,94°42'33.11"E	24°	138°	盖度 80%; 方枝柏、金露梅等 Coverage 80%; <i>Sabina saltuaria</i> , <i>Potentilla fruticosa</i> , et al.
8	4 355	29°39'23.20"N,94°42'28.33"E	25°	127°	盖度 70%; 方枝柏、悬钩子、金露梅等 Coverage 70%; <i>Sabina saltuaria</i> , <i>Rubus corchorifolius</i> , <i>Potentilla fruticosa</i> , et al.
9	4 499	29°37'01.60"N,94°38'31.69"E	17°	230°	盖度 20%; 高山柳、雪层杜鹃等 Coverage 20%; <i>Salix cupularis</i> , <i>Rhododendron nivale</i> , et al.

mm, 每年 6~9 月为雨季, 约占全年降水的 80%, 年均相对湿度 78.8%^[25-28]。

1.2 材料采集

2018 年 9 月底, 在色季拉山东坡海拔 3 500~4 500 m 范围内(其中 3 700 m 处没有理想的薄毛海绵杜鹃群落), 以 100 m 作为一个海拔梯度, 在每个海拔梯度选择有代表性的薄毛海绵杜鹃群落作为采样点, 每点选取 4 株生长健康的薄毛海绵杜鹃植株, 采集发育程度相近、生长位置相同且成熟健康无残缺叶片, 记录各样点信息(表 1), 每个样点共采集叶片 10 片, 将其放入 FAA 固定液中保存, 以备后用。

1.3 叶片解剖结构观察

将已固定好的薄毛海绵杜鹃叶片连同固定液抽真空后放入冰箱中冷藏。试验时用刀片切取 1 cm × 1 cm 的小块叶片, 用不同梯度的酒精脱水, 不同梯度的二甲苯透明, 石蜡包埋, 切片厚度为 10 μm, 用番红-固绿染色, 制作中性树脂胶封片^[17]。每个海拔梯度 10 张切片, 共 90 张。用 Nikon(ECLIPSE 80i)显微镜及成像系统观察并拍照, 每张切片随机观察 4 个视野, 用 NIS-Elements D 4.30.00 软件测定薄毛海绵杜鹃叶片的上角质层厚度、主脉厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶片厚度, 并用如下公式计算组织结构紧密度、

栅海比、组织结构疏松度、主脉突起度、可塑性指数。

栅海比 = 栅栏组织厚度 / 海绵组织厚度^[17]

组织结构紧密度 = 栅栏组织厚度 / 叶片厚度^[17]

组织结构疏松度 = 海绵组织厚度 / 叶片厚度^[17]

主脉突起度 = 主脉厚度 / 叶片厚度^[29]

可塑性指数 $PI = 1 - \frac{\text{各指标中最小平均值}}{\text{各指标中最大平均值}}$ ^[6]

1.4 数据处理

用 Excel 2010 和 SPSS 19.0 软件分析不同海拔梯度上薄毛海绵杜鹃叶片解剖结构特性参数差异性; 多重比较采用新复极差法; 采用 Pearson 相关分析来检验叶片各解剖学特征与海拔的相关性。

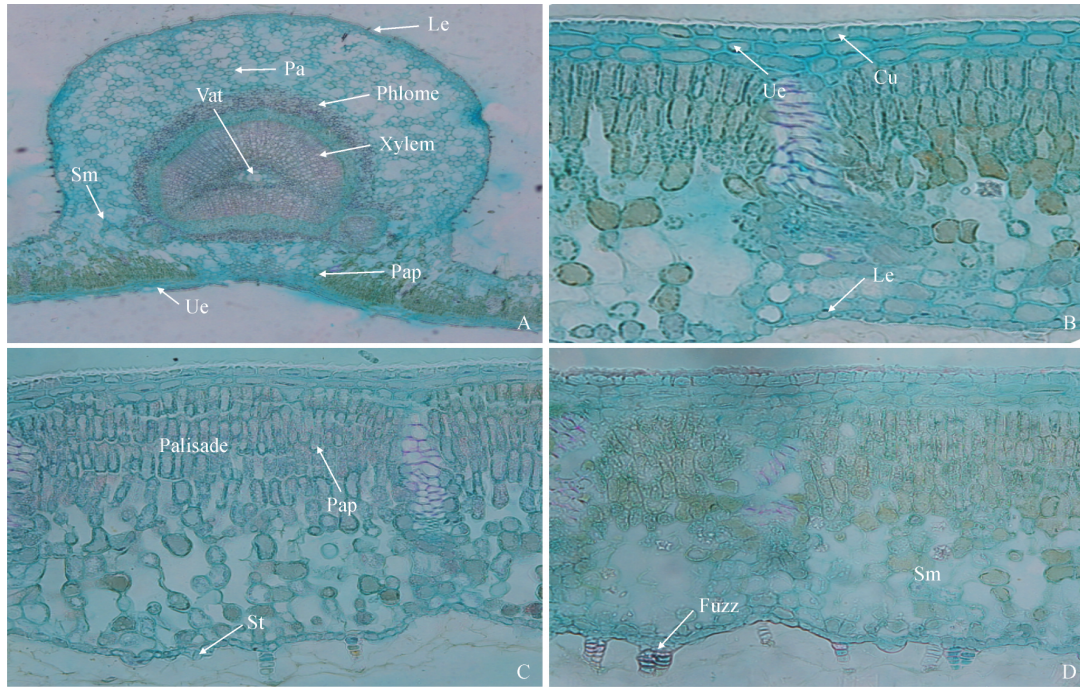
2 结果与分析

2.1 薄毛海绵杜鹃叶片基本解剖结构特征

薄毛海绵杜鹃叶片为异面叶, 叶片全缘。叶片背面有表皮毛, 叶片主叶脉在叶片下部凸起, 呈现不规则半圆形(图 1)。在光学显微镜下, 叶片上表皮上面有明显的角质层, 其最大厚度可达到 27.94 μm(图 1, 图 2); 叶片上表皮由 2~3 层近似长方形的细胞组成(图 1), 最大厚度可达到 121.86 μm(图 2); 叶肉细胞中接近上表皮的栅栏组织和接近下表皮的的海绵组织明显分为两部分, 两者之间的厚度比值(栅

海比)最大可达到 0.92。其中,栅栏组织呈柱状紧密排列,有 2~3 层,海绵组织细胞间隙较大且呈不

规则排列;叶片下表皮也是由 1 层形状近似长方形的细胞组成,但是其厚度明显薄于上表皮。



A. 叶脉横切解剖结构; B~D. 叶肉解剖结构; Cu. 角质层; Ue. 上表皮; Le. 下表皮; Pa. 薄壁组织; Pap. 栅栏组织; Palisade. 栅栏细胞层; Vat. 维管组织; Sm. 海绵组织; St. 气孔; Fuzz. 茸毛; Phloem. 韧皮部; Xylem. 木质部

图 1 薄毛海绵杜鹃叶片横切面

A. Leaf cross sections of midrib; B-D. Cross sections of mesophyll; Cu. Cuticle; Ue. Upper epidermis; Le. Lower epidermis; Pa. Parenchyma; Pap. Palisade parenchyma; Vat. Vascular tissues; Sm. Spongy mesophyll; St. Stomata

Fig. 1 Leaf cross sections of *Rhododendron aganiphum* var. *schizopeplum*

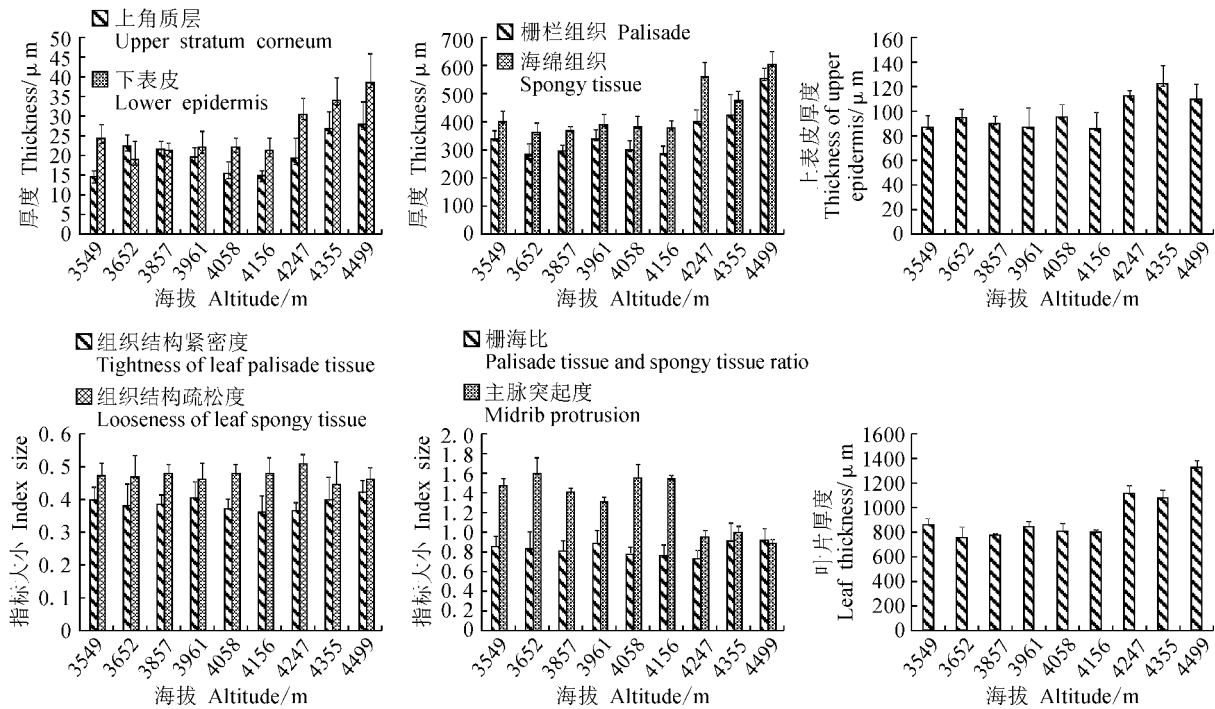


图 2 薄毛海绵杜鹃叶片解剖结构随海拔梯度的变化趋势

Fig. 2 Trends of leaf anatomical traits of *R. aganiphum* var. *schizopeplum* leaves with altitudes

2.2 薄毛海绵杜鹃叶片解剖结构在不同海拔梯度上的差异

叶片表皮是植物的保护组织,是植物抵御外界不良环境的重要屏障^[30]。在本试验所设的 9 个不同海拔梯度样地,薄毛海绵杜鹃叶片厚度随着海拔梯度的升高呈显著增厚趋势,叶片厚度为 750.96~1 317.40 μm ;叶片上表皮厚度在海拔 3 549~3 961 m 之间变化不显著,而在海拔 4 156~4 355 m 之间呈现显著增厚趋势;叶片下表皮厚度在 4 156~4 499 m 海拔之间呈明显增厚趋势;上角质层厚度呈现先上升后下降再上升趋势(图 2)。同时,随着海拔梯度的升高,薄毛海绵杜鹃叶肉细胞中海绵组织和栅栏组织厚度均呈现增厚趋势,最大分别可达到 602.44 μm 和 549.16 μm ;其栅海比呈现上升趋势,但变化不明显。另外,叶片组织结构紧密度随海拔梯度增高有上升趋势,组织结构疏松度随海拔梯度增高有下降趋势,但增幅趋势均不明显;叶片主脉突起度随着海拔的升高呈现下降趋势(图 2)。

2.3 薄毛海绵杜鹃叶片形态解剖结构可塑性和解剖特征相关性

可塑性指数是衡量植物适应外界环境的重要指标之一,可塑性指数越小,植物对外界环境的适应能力就越弱,反之则越强^[31]。对薄毛海绵杜鹃叶片的上角质层厚度、上表皮厚度等各解剖结构指标进行可塑性分析(表 2),发现薄毛海绵杜鹃叶片解剖结构指标可塑性指数值在 0.17~0.45 之间,在解剖结构上对外界环境表现出较小的可塑性。其中,叶片可塑性较大的指标是下表皮厚度(0.45)、栅海比(0.42)和上角质层厚度(0.41),可塑性较小的指标是叶片厚度(0.17)和主脉突起度(0.18)。

同时,对薄毛海绵杜鹃叶片上角质层厚度等多项解剖结构指标与海拔梯度进行 Pearson 相关性分析,结果表明:薄毛海绵杜鹃叶片的上角质层厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、下表皮厚度、栅海比、组织结构紧密度、组织结构疏松度及主脉突起度等多项解剖指标均与海拔梯度极显著相关($P<0.01$),且除组织结构紧密度和主脉突起度外,其余指标的相关系数均为正值,即随着试验区海拔的升高,薄毛海绵杜鹃叶片表皮细胞厚度、海绵组织厚度、叶片厚度等呈显著增大趋势,而主脉突起度与组织结构疏松度呈现显著减小趋势(表 2)。但是,需要注意的是其中的栅海比、组织结构紧密度、组织结构疏松度的相关系数绝对值仅在 0.117~0.137 之间,即它们与海拔的相关性很微弱,受到海

拔变化的影响较小。

另外,进一步对藏东南色季拉山薄毛海绵杜鹃叶片的上角质层厚度等各项解剖结构指标之间进行了相关性分析,结果表明:除薄毛海绵杜鹃叶片的海绵组织厚度与栅栏组织厚度、下表皮厚度与上角质层厚度之间相关不显著外,其余各项解剖结构之间均呈显著相关性(表 3)。其中,叶片厚度与叶片上表皮厚度、叶片下表皮厚度之间均呈现显著相关性,说明叶片上表皮厚度和叶片下表皮厚度的增加在一定程度上提升了叶片总厚度的增加,由此可以看出薄毛海绵杜鹃叶片的解剖结构方面也存在明显的协同进化。

3 讨论

薄毛海绵杜鹃与其生长所处的不同海拔梯度环境是一个统一整体,外界生存环境的长期作用能够对植物的生态特征及形态解剖结构产生直接影响^[32]。

段喜华等^[33]对青藏高原不同海拔梯度上的半阳坡泡沙参叶(*Adenophora potaninii*)进行了研究,结果显示:随着海拔梯度的上升,叶片角质层呈现增厚趋势,这与本试验的研究结果基本一致。本研究中薄毛海绵杜鹃的采集地点位于西藏色季拉山,该区域紫外线强烈,昼夜温差大,随着海拔的升高,角质层厚度逐渐增大,这可能是植物从叶片结构角度对极端高寒、强辐射环境的一种适应。另外,姜永雷等^[9]研究表明玉龙雪山自然保护区川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)叶片解剖结构特征中的叶片厚度、上下表皮厚度等均随着海拔梯度升高呈增大趋势;李芳兰等^[34]对岷江上游干旱河谷白刺花(*Sophora davidii*)叶片解剖结构的研究发现,在海拔梯度上叶片厚度等呈现增厚的趋势,这与本试验的研究结果基本一致。本研究还发现,薄毛海绵杜鹃叶片的多项解剖结构特征(如上表皮厚度、栅栏组织厚度、叶片总厚度等)随着海拔的不断升高均呈现增厚趋势,这与沈宁东等^[15]的研究结果一致。本研究区处于高海拔地区,低温环境普遍存在,温度通常随海拔的升高而降低,同时空气越来越稀薄,大气的保温作用减弱,不利于热量的积累和保持,较厚的叶片增强了植物的保温作用。同时,薄毛海绵杜鹃叶片增厚可减少水分的蒸腾,防止高海拔地区风力对其造成的损伤,加之表皮毛可进一步减少水分的蒸腾,有效增加叶片的保水性,这种防御措施更有利于植株适应独特的高原气候,这可能是植株对高海拔地区严酷的生态环境适应的最好应征。通常情况下,植物的海绵组织随着海拔的不断升高呈现厚度降

表 2 薄毛海绵杜鹃解剖结构指标的可塑性指数和解剖结构指标与海拔梯度的相关性

Table 2 The plasticity indexes of leaf anatomical traits of *R. aganiphum* var. *schizopeplum* and correlation coefficient between anatomical traits and altitudes

指标 Index	上角质层厚度 Thickness of upper stratum corneum	上表皮厚度 Thickness of upper epidermis	栅栏组织厚度 Thickness of palisade tissue	海绵组织厚度 Thickness of spongy tissue	下表皮厚度 Thickness of lower epidermis	叶片厚度 Leaf thickness	组织结构 紧密度 Tightness of leaf palisade tissue	组织结构 疏松度 Looseness of leaf spongy tissue	栅海比 Palisade tissue and spongy tissue ratio	主脉突起度 Midrib protrusion
可塑性指数 Plasticity indexes	0.41	0.33	0.31	0.25	0.45	0.17	0.35	0.25	0.42	0.18
Pearson 相关系数 Correlation coefficient	0.518**	0.698**	0.718**	0.746**	0.773**	0.776**	0.126**	-0.117*	0.137**	-0.766*

注: ** 和 * 分别表示在 0.01 和 0.05 水平显著相关;下同

Note: ** and * indicate significantly correlated at 0.01 and 0.05 levels, respectively; the same as below

表 3 薄毛海绵杜鹃叶片解剖结构指标相关性分析

Table 3 Correlation coefficient of the anatomical indexes of leaves of *R. aganiphum* var. *schizopeplum*

解剖指标 Anatomical index	上角质层厚度 Thickness of upper stratum corneum	上表皮厚度 Thickness of upper epidermis	上表皮厚度 Thickness of upper epidermis	海绵组织厚度 Thickness of spongy tissue	下表皮厚度 Thickness of lower epidermis	叶片厚度 Leaf thickness	组织结构紧密度 Tightness of leaf palisade tissue	组织结构疏松度 Looseness of leaf spongy tissue	栅海比 Palisade tissue and spongy tissue ratio
上表皮厚度 Thickness of upper epidermis	0.699**								
栅栏组织厚度 Thickness of palisade tissue	0.706**	0.711**							
海绵组织厚度 Thickness of spongy tissue	0.566**	0.759**	0.930						
下表皮厚度 Thickness of lower epidermis	0.671	0.827**	0.965**	0.929**					
叶片厚度 Leaf thickness	0.653**	0.780**	0.980**	0.980**	0.977**				
组织结构紧密度 Tightness of leaf palisade tissue	0.605**	0.170**	0.636**	0.337**	0.499**	0.474**			
组织结构疏松度 Looseness of leaf spongy tissue	-0.520**	-0.148**	-0.263**	0.083**	-0.233*	-0.114**	-0.702**		
栅海比 Palisade tissue and spongy tissue ratio	0.644**	0.214**	0.545**	0.209**	0.445**	0.380**	0.953**	-0.880**	
主脉突起度 Midrib protrusion	-0.680**	-0.821**	-0.906**	-0.924**	-0.928**	-0.939**	-0.426**	0.078**	-0.341**

低的趋势^[15],但是本试验研究发现海绵组织厚度随着海拔的升高呈现增厚的趋势,出现这一结果的原因可能与该植物生长特性有关,也表明了植物对高海拔下不同环境适应方式的多样性。同时,解剖学特征的协同进化也是植物对环境变化的一个非常重要的适应策略。

另外,本研究进一步相关分析结果显示,虽然薄毛海绵杜鹃叶片的多项解剖特征随海拔高度的变化有所不同,但是除薄毛海绵杜鹃的海绵组织厚度与栅栏组织厚度、下表皮厚度与上角质层厚度之间相关不显著外,其余各解剖结构指标之间均呈显著相关性。由此可以看出,薄毛海绵杜鹃叶片的解剖结

构方面也存在明显的协同进化。由于外界环境的各种不利因素首先作用于植物叶片,所以植物叶片的可塑性指数能够真实地反映植物对环境的适应状况^[11],且反映了植物对外界环境的适应能力大小。本研究中薄毛海绵杜鹃叶片的下表皮厚度、栅栏组织和海绵组织比值的可塑性指数较大,说明植物可以通过改变这些指标来适应色季拉山高海拔地区的强紫外线辐射和寒冷环境。可见,藏东南色季拉山薄毛海绵杜鹃通过增加叶片角质层厚度、表皮厚度和叶肉厚度以及解剖结构指标的方式增强对外界极端环境的适应能力,从而有利于其在恶劣的高山生境下生存繁衍,使该物种成为生态位理论中的广幅种。

参考文献:

- [1] 李全发, 王宝娟, 安丽华, 等. 青藏高原草地植物叶解剖特征[J]. 生态学报, 2013, 33(7): 2 062-2 070.
LI Q F, WANG B J, AN L H, *et al.* Leaf anatomical characteristics of the plants of grasslands in the Tibetan Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(7): 2 062-2 070.
- [2] MOTT K A, GIBSON A C, OLEARY J W. The adaptive significance of amphistomatic leaves[J]. *Plant Cell and Environment*, 1982, 5(6): 445-460.
- [3] 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[J]. 植物学通报, 2005, 22(B08): 118-127.
LI F L, BAO W K. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22(B08): 118-127.
- [4] 王 坤, 韦晓娟, 李宝财, 等. 金花茶组植物叶解剖结构特征与抗旱性的关系[J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(12): 34-39.
WANG K, WEI X J, LI B C, *et al.* Relationship between leaf anatomical structure and drought resistance of *Camellia* sect. *Chrysantha*[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2019, 39(12): 34-39.
- [5] 郭学民, 刘建珍, 翟江涛, 等. 16 个品种桃叶片解剖结构与树干抗寒性的关系[J]. 林业科学, 2015, 51(8): 33-43.
GUO X M, LIU J Z, ZHAI J T, *et al.* Relationship between leaf anatomical structure and trunk cold resistance of 16 peach cultivars[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, 51(8): 33-43.
- [6] 刘梦颖, 刘光立, 康永祥, 等. 高山植物全缘叶绿绒蒿叶片形态及解剖结构对海拔的响应[J]. 生态学杂志, 2018, 37(1): 35-42.
LIU M Y, LIU G L, KANG Y X, *et al.* Responses of leaf morphological and anatomical structure to elevation in an alpine plant *Meconopsis integrifolia* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(1): 35-42.
- [7] 申惠翡, 赵 冰, 徐静静. 15 个杜鹃花品种叶片解剖结构与植株耐热性的关系[J]. 应用生态学报, 2016, 27(12): 3 895-3 904.
SHEN H F, ZHAO B, XU J J. Relationship between leaf anatomical structure and heat resistance of 15 *Rhododendron* cultivars[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(12): 3 895-3 904.
- [8] 唐婧文, 吴思政, 梁文斌, 等. 湖南引种蓝莓叶片结构特征的比较及其耐旱性研究[J]. 经济林研究, 2017, 35(4): 90-98.
TANG J W, WU S Z, LIANG W B, *et al.* Leaf structure characteristics and drought resistance of blueberry in Hunan Province[J]. *Nonwood Forest Research*, 2017, 35(4): 90-98.
- [9] 姜永雷, 邓莉兰, 黄晓霞. 不同海拔川滇高山栎叶片的解剖结构特征[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(1): 195-198.
JIANG Y L, DENG L L, HUANG X X. Leaf anatomical characteristics of the plants of *Quercus aquifolioides* in the different altitudes[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2015, 43(1): 195-198.
- [10] 刘培卫, 张玉秀, 杨 云, 等. 六种沉香属植物叶片解剖结构研究[J]. 广西植物, 2017, 37(5): 565-571.
LIU P W, ZHANG Y X, YANG Y, *et al.* Leaf anatomical structure of six *Aquilaria* species[J]. *Guihaia*, 2017, 37(5): 565-571.
- [11] 朱广龙, 魏学智. 酸枣叶片结构可塑性对自然梯度干旱生境的适应特征[J]. 生态学报, 2016, 36(19): 6 178-6 187.
ZHU G L, WEI X Z. Leaf morphological plasticity of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* in response to natural drought gradient ecotopes[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(19): 6 178-6 187.
- [12] 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[J]. 植物生态学报, 2006, 30(1): 1-8.
PIAO S L. Variations in grassland vegetation cover in relation to climatic factors on the Tibetan Plateau[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(1): 1-8.
- [13] 李文华, 周兴民. 青藏高原生态系统及优化利用模式[M]. 广州: 广东科技出版社, 1998.
- [14] 马建静, 吉成均, 韩 梅, 等. 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结构的比较研究[J]. 中国科学: 生命科学, 2012, 42(2): 158-172.
MA J J, JI C J, HAN M, *et al.* Comparative analyses of leaf anatomy of dicotyledonous species in Tibetan and Inner Mongolian grasslands[J]. *Scientia Sinica Vitae*, 2012, 42(2): 158-172.
- [15] 沈宁东, 韦梅琴, 李宗仁, 等. 不同海拔藏茵香叶片解剖结构比较研究[J]. 北方园艺, 2014, (16): 31-34.
SHEN N D, WEI M Q, LI Z R, *et al.* Comparative study about the anatomical structure for leaves of *Carum carvi* L.

- in different altitude[J]. *Northern Horticulture*, 2014, (16): 31-34.
- [16] 钟悦鸣, 董芳宇, 王文娟, 等. 不同生境胡杨叶片解剖特征及其适应可塑性[J]. 北京林业大学学报, 2017, 37(10): 53-61. ZHONG Y M, DONG F Y, WANG W J, *et al.* Anatomical characteristics and adaptability plasticity of *Populus euphratica* in different habitats[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, 37(10): 53-61.
- [17] 郭文文, 卓么草, 周尧治. 西藏高原硬叶柳叶片结构对寒旱环境的适应机制[J]. 西北植物学报, 2019, 39(5): 784-790. GUO W W, ZHUO M C, ZHOU Y Z. The *Salix sclerophylla* leaves to adapt to the cold and drought environment on the Tibetan Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2019, 39(5): 784-790.
- [18] 闵天禄, 方瑞征. 杜鹃属(*Rhododendron* L.)的地理分布及其起源问题的探讨[J]. 云南植物研究, 1979, 1(2): 19-30. MIN T L, FANG R Z. On the origin and geographic distribution of genus *Rhododendron* L. [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1979, 1(2): 19-30.
- [19] 吴 荭, 杨雪梅, 邵慧敏, 等. 杜鹃花产业的种质资源基础: 现状、问题与对策[J]. 生物多样性, 2013, 21(5): 628-634. WU H, YANG X M, SHAO H M, *et al.* Germplasm resource base for rhododendron horticulture: status, problems and countermeasures [J]. *Biodiversity Science*, 2013, 21(5): 628-634.
- [20] POPESCU R, KOPP B. The genus *Rhododendron*; An ethnopharmacological and toxicological review[J]. *Journal of Ethnopharmacology*, 2013, 147(1): 42-46.
- [21] 闵天禄, 方瑞征, 黄素华. 西藏植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1986: 553-677.
- [22] 唐晓琴, 卢 杰, 边巴多吉. 西藏色季拉山高寒杜鹃群落学特征及其保护[J]. 山地农业生物学报, 2011, 30(4): 294-299. TANG X Q, LU J, BIANBA D J. The Community characteristics and conservation strategies of alpine rhododendron in Mountains Sejila of Tibet[J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2011, 30(4): 294-299.
- [23] 任青山, 杨小林, 崔国发, 等. 西藏色季拉山林线冷杉种群结构与动态[J]. 生态学报, 2006, 27(7): 2 669-2 677. REN Q S, YANG X L, CUI G F, *et al.* Smith fir population structure and dynamics in the timberline ectone of the Sejila Mountain, Tibet, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 27(7): 2 669-2 677.
- [24] 杨小林. 西藏色季拉山林线森林群落结构与生物多样性研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2007.
- [25] 高 郟, 李江荣, 卢 杰, 等. 色季拉山急尖长苞冷杉林及其采伐迹地土壤养分特征研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(2): 1-9. GAO T, LI J R, LU J, *et al.* Soil nutrient characteristics of *Abies georgei* var. *smithii* forest and its cutting site in Sejila Mountain[J]. *Journal of Northwest A & F University* (Nat. Sci. Edi.), 2020, 48(2): 1-9.
- [26] 高 郟, 李江荣, 卢 杰, 等. 色季拉山急尖长苞冷杉林不同坡向土壤养分及肥力研究[J]. 生态学报, 2020, 40(4): 1-11. GAO T, LI J R, LU J, *et al.* Soil nutrient and fertility of different slope directions in the *Abies georgei* var. *smithii* forest in Sejila Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(4): 1-11.
- [27] 曹丽花, 尹为玲, 刘合满, 等. 西藏东南部色季拉山主要类型森林叶片和枯落物养分含量特征[J]. 生态学报, 2019, 39(11): 4 029-4 038. CAO L H, YIN W L, LIU H M, *et al.* Stoichmetric characteristics of leaves and litter in typical forest types on Sejila Mountain, southeastern Tibet[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(11): 4 029-4 038.
- [28] 任毅华, 罗大庆, 周尧治, 等. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉原始林粗木质残体空间格局分析[J]. 生态学报, 2019, 39(21): 1-10. REN Y H, LUO D Q, ZHOU Y Z, *et al.* Spatial distribution patterns of coarse woody debris in the *Abies georgei* var. *smithii* pristine forest in Sejila Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(21): 1-10.
- [29] 蒲文彩, 许云蕾, 余志祥, 等. 元江干热河谷典型耐旱植物叶片解剖结构特征及抗旱性分析[J]. 西南林业大学学报(自然科学版), 2019, 39(1): 58-68. PU W C, XU Y L, YU Z X, *et al.* Leaf anatomical structure and drought resistance of typical drought-tolerant plants in the dry-hot valley of Yuanjiang River[J]. *Journal of Southwest Forestry University* (Nat. Sci. Edi.), 2019, 39(1): 58-68.
- [30] 李国华, 徐 涛, 陈国云, 等. 10个品种澳洲坚果叶片解剖学的比较研究[J]. 热带作物学报, 2009, 30(10): 1 437-1 441. LI G H, XU T, CHEN G Y, *et al.* Anatomical structure of leaves of 10 macadamia cultivars [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2009, 30(10): 1 437-1 441.
- [31] 钟悦鸣, 董芳宇, 王文娟, 等. 不同生境胡杨叶片解剖特征及其适应可塑性[J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(10): 53-61. ZHONG Y M, DONG F Y, WANG W J, *et al.* Anatomical characteristics and adaptability plasticity of *Populus euphratica* in different habitats[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, 39(10): 53-61.
- [32] 孙会婷, 江 莎, 刘婧敏, 等. 青藏高原不同海拔3种菊科植物叶片结构变化及其生态适应性[J]. 生态学报, 2016, 36(6): 1 559-1 570. SUN H T, JIANG S, LIU J M, *et al.* Structure and ecological adaptability of the leaves of three Asteraceae species at different altitudes on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(6): 1 559-1 570.
- [33] 段喜华, 孙立夫, 马书荣, 等. 不同海拔高度泡沙参叶片形态研究[J]. 植物研究, 2003, 23(3): 334-336. DUAN X H, SUN L F, MA S R, *et al.* The studied of blade of *Adenophora potaninii* in different altitude[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2003, 23(3): 334-336.
- [34] 李芳兰, 包维楷, 刘俊华, 等. 岷江上游干旱河谷海拔梯度上白刺花叶片生态解剖特征研究[J]. 应用生态学报, 2006, 17(1): 5-10. LI F L, BAO W K, LIU J H, *et al.* Eco-anatomical characteristics of *Sophora davidii* leaves along an elevation gradient in upper Minjiang River dry valley[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(1): 5-10.

(编辑: 裴阿卫)