

## 南亚热带常绿阔叶林林冠层附生植物 及其宿主叶片的形态解剖特征

江浩<sup>1,2</sup>, 黄钰辉<sup>3</sup>, 周国逸<sup>1</sup>, 胡晓颖<sup>1</sup>, 刘世忠<sup>1</sup>, 唐旭利<sup>\*</sup>

1. 中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. 广东省林业科学研究院, 广东 广州 510520

**摘要:** 选择南亚热带常绿阔叶林中具有代表性的 4 种林冠层附生植物: 白背瓜馥木 (*Fissistigma glaucescens*)、瓜子金 (*Dischidia chinensis*)、蔓九节 (*Psychotria serpens*)、山菱 (*Piper hancei*) 及其主要宿主植物: 厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*)、荷木 (*Schima superba*)、华润楠 (*Machilus chinensis*)、锥栗 (*Castanopsis chinensis*) 为研究对象, 对其叶片形态结构和解剖结构特征进行比较。研究结果表明: 宿主植物与附生植物的叶片形态结构差异显著。相对于 4 种宿主植物, 4 种附生植物叶片无蜡被, 比叶面积大, 且具有含水量高, 上下表皮厚度增加, 气孔密度、气孔面积减少等特征, 有利于叶片对水分和养分的吸收、贮存和利用。着生在林冠层不同部位的附生植物的叶片形态结构特征随着光合有效辐射、温度、湿度等微环境因子的变化表现出显著的差异: 位于冠层顶部的瓜子金和蔓九节叶片小而厚, 含水量高, 气孔密度低且覆盖角质膜, 更适应冠层顶部高温、低湿、高光照的环境; 位于冠层下部的白背瓜馥木和山菱叶片相对较薄, 气孔面积较大, 叶肉细胞分化明显, 海绵组织排列松散, 更适应冠层中下部低温、高湿、弱光照环境。变化的叶片结构是植物适应环境条件的重要表现。

**关键词:** 常绿阔叶林; 林冠; 附生植物; 叶片形态解剖特征; 鼎湖山自然保护区

中图分类号: Q948

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2011) 12-1805-08

叶片是植物进化过程中可塑性最大的器官<sup>[1]</sup>, 对水分、温度、光照和 CO<sub>2</sub> 浓度等环境因子的变化敏感<sup>[2]</sup>。在不同的环境选择压力下, 植物叶片易发生变化而形成各种适应类型, 并表现出不同的适应性状。叶片的结构特征最能够体现环境因子对植物的影响或植物对环境的适应<sup>[3-4]</sup>。因此了解植物叶片解剖结构对环境变化的响应与适应是探索植物对环境变化的适应机制的基础。叶片对环境变化的适应主要体现在叶形、叶表面特征、叶片厚度等形态特征和栅栏、海绵组织厚度、气孔大小及密度等解剖特征的变化上。近年来, 关于叶片形态解剖结构对环境因子变化的响应与适应开展了大量的研究。已有的研究表明长期生长在缺水条件下植物叶片具有耐旱性特征, 如: 叶厚度增加<sup>[5]</sup>、比叶重 (leaf mass per area, LMA) 增加<sup>[6-7]</sup>、表皮细胞变小、气孔密度增加、气孔面积变小<sup>[8]</sup>、叶片机械组织发达<sup>[9]</sup>、叶肉栅栏组织发达, 海绵组织相应减少<sup>[10]</sup>等特征; 长期生长在阴湿环境中的植物则具有叶片大而薄、机械组织相对退化、LMA 减小等特征<sup>[11]</sup>; 强光生境下, 植物叶片小而厚、表皮附属物发达、叶肉栅栏组织发达<sup>[12-13]</sup>; 弱光条件下, 植物叶片大而薄、LMA 小<sup>[14]</sup>、表皮角质膜薄或无<sup>[15]</sup>; 高温环境下植物表现出叶片较厚、气孔密度大、体积小且

孔径小、比叶面积增加<sup>[11]</sup>等适应特征。

林冠层, 即森林中地表以上所有植冠的集合, 分布着陆地上约 40% 的现存物种, 是森林生态系统物种最丰富的生境<sup>[16-18]</sup>。附生植物在攀援能力、微生境差异等多种因素的影响下, 分布在林冠层的不同部位, 是森林林冠植物的重要组成类群, 构成了明显的景观结构特征<sup>[19-20]</sup>。亚热带常绿阔叶林林冠内不同位置环境因子具有明显的差异<sup>[21]</sup>。相应的, 着生在林冠层不同部位的附生植物处于剧烈变化的环境中, 且对环境变化的响应较其它植物更为敏感<sup>[22-24]</sup>, 它们的叶片形态结构是对特殊生境响应与适应的结果。那么它们的生态解剖学特征是否具有差异性及特殊性? 我们认为: 1、与有发达根系的乔木相比, 叶片在附生植物的水分和养分吸收和储存中起着很大的作用<sup>[19-20]</sup>, 附生植物的叶片在形态与解剖结构方面体现出有利于养分及水分吸收或储存的特征; 2、从林冠顶到林冠下层光照、温度、湿度发生剧烈的变化, 生活在林冠内不同部位的附生植物为了适应生境因子的变化在形态特征上体现出一定的差异。为了验证前述两个假说, 本文选择南亚热带常绿阔叶林具有代表性的冠层附生植物和优势宿主乔木为研究对象, 比较林冠层附生植物与宿主植物之间、林冠层不同位置的附生植物之

基金项目: 国家基金青年项目 (30800140); 广东省自然科学基金项目 (8451065005001319); 中国科学院知识创新工程青年人才领域前沿项目  
作者简介: 江浩 (1983 年生), 男, 在读研究生, 研究方向为生态系统生态学。E-mail: hjiang@scib.ac.cn

\*通讯作者: E-mail: xltang@scib.ac.cn

收稿日期: 2011-09-29

间的叶片形态和解剖结构特征,探讨叶片形态结构特征的特殊性、差异性及对环境的适应性。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地概况

本研究在鼎湖山自然保护区的南亚热带常绿阔叶林内进行。鼎湖山自然保护区位于广东省中部,东经 112°30'39"~112°33'41",北纬 23°09'21"~23°11'30",面积约 1155 km<sup>2</sup>。保护区地处南亚热带,受湿润季风性气候影响,水热丰富,年平均气温 21°C,年平均降雨量 1927 mm,且主要集中在每年 4—9 月,降雨量约占全年的 79%,年平均相对湿度为 80%。地带性土壤类型为发育于砂岩和砂页岩的赤红壤,土层薄且多含碎石块。植物资源丰富,地带性植被类型为南亚热带常绿阔叶林<sup>[25]</sup>。

南亚热带常绿阔叶林内有野生高等植物 79 科,131 属,196 种。在种类组成上,以木本类群具有绝对优势,占总数的 62.8%(乔木 47.5%,灌木 15.3%);藤本植物和蕨类植物分别占 21.4%和 11.2%;草本种子植物相对较少。森林的平均树高为 20 m 左右,群落层次结构复杂,可划分为 5 个层次(乔木 I、II、III 层、灌木层和草本层)。乔木层的主要优势种有黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna Hance*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、锥栗(*Castanopsis chinensis*)、荷木(*Schima Superba*)、肖蒲桃(*Acmena acuminatissima*)、华润楠(*Machilus chinensis*)和云南银柴(*Aporosa yunnanensis*)等。林中附生植物数量较多,以天南星科(Araceae)、茜草科(Rubiaceae)、兰科(Orchidaceae)等植物为主,其中大部分为附生藤本植物,它们多寄生在乔木枝干上,常见的种类有:瓜子金(*Dischidia chinensis*)、细穗石松(*Lycopodium phlegmaria* L.)、蔓九节(*Psychotria serpens*)、白背瓜馥木(*Fissistigma glaucescens*)、蜈蚣藤(*Zanthoxylum multijugum Franch.*)、石蒲藤(*Pothos chinensis*)、麒麟尾(*Rhaphidophora pinnata* (L.T.Schott)) and 山葵(*Piper hancei*)等<sup>[26]</sup>。

### 1.2 研究材料

生态学中附生植物的定义较为广泛,包括专性附生植物、兼性附生植物、半附生植物和偶发性附生植物等多种类型,本文中所指的附生植物为生活史中有任何时段处于攀援或依附状态生长的维管束植物<sup>[27-30]</sup>。

本研究选取着生在南亚热带常绿阔叶林林冠层不同部位的 4 种附生植物:瓜子金(*Dischidia chinensis*)、蔓九节(*Psychotria serpens*)、白背瓜馥木(*Fissistigma glaucescens*)和山葵(*Piper hancei*)及其 4 种优势宿主乔木:厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、荷木(*Schima superba*)、华润楠(*Machilus chinensis*)、锥栗(*Castanopsis chinensis*)作为研究对象(表 1)。鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林冠层按照垂直方向划分为 3 个层次:冠层下部(距离地面 3~10 m)、冠层中部(距离地面 10 m 至 15 m)、冠层顶部(距离地面 15 m 以上)。瓜子金植株多位于冠层顶部的树主干分叉处,采样位置距地面平均高度约为 18 m;蔓九节选取位于冠层顶部树干上的植株,采样位置距地面平均高度约为 15 m;山葵、白背瓜馥木植株多位于冠层下部的树干上,采样位置距地面平均高度约为 3 m。荷木和锥栗采样多选取位于冠层顶部 18 m 左右向阳生长的成熟叶片;厚壳桂和华润楠采样多选取位于冠层顶部 15 m 左右向阳生长的成熟叶片。

### 1.3 研究方法

#### 1.3.1 叶片形态特征

采集每种目标植物向阳面的 100 片健康成熟叶为实验材料,用 LI-3000A 便携式叶面积仪(Licor 公司)测定叶片的长度、宽度以及叶面积。叶片带回实验室称鲜质量后置于 105 °C 的烘箱内 30 min,再在 70 °C 下烘干至恒质量,称量,测算叶片含水量和比叶面积。叶片含水量由叶片烘干前后质量变化计算:

$$LWC = \frac{FW - DW}{FW} \times 100\% \quad (1)$$

表 1 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林附生植物及其宿主植物在群落中的分布及相对优势度

Table 1 Distribution and relative dominance of epiphytes and their host trees in the lower subtropical evergreen broad-leaved forests in Dinghushan

| 种名                         | 生活型  | 垂直分布             | 相对优势度  |
|----------------------------|------|------------------|--------|
| 白背瓜馥木 <i>F.glaucescens</i> | 攀援附生 | 冠层下部             | 6.8%   |
| 瓜子金 <i>D.chinensis</i>     | 依附附生 | 冠层顶部             | 14.5%  |
| 蔓九节 <i>P.serpens</i>       | 依附附生 | 冠层中上部为主          | 10.5%  |
| 山葵 <i>P.hancei</i>         | 攀援附生 | 冠层下部             | 8.3%   |
| 厚壳桂 <i>C.chinensis</i>     | 乔木   | 乔木 I、II 层 (>10m) | 1.4%*  |
| 荷木 <i>S.superba</i>        | 乔木   | 乔木 I 层 (>18m)    | 7.2%*  |
| 华润楠 <i>M.chinensis</i>     | 乔木   | 乔木 II 层 (10-17m) | 4.5%*  |
| 锥栗 <i>C.chinensis</i>      | 乔木   | 乔木 I 层 (>18m)    | 32.3%* |

\*数据引自黄忠良等(1998)<sup>[31]</sup>

式中 LWC 为叶片含水量 ( % ), FW、DW 分别为叶片的鲜质量和干质量 ( 单位 : g )。

比叶面积 ( Specific Leaf Area, SLA ), 即叶片单位重量的叶面积, 由叶面积和干质量计算:

$$SLA = \frac{LA}{DW} \quad (2)$$

式中 SLA 为比叶面积 ( 单位 : cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> ), LA 为叶面积 ( 单位 : cm<sup>2</sup> ), DW 为叶片的干质量 ( 单位 : g )。

1.3.2 叶片解剖结构

采集每种目标植株向阳面的成熟叶各 5 片, 当场用刀片沿叶片中脉切取 0.8 cm × 0.8 cm 的小片, 装入 4%戊二醛固定液的瓶中, 带回实验室用真空泵抽气, 置于 4℃冰箱中固定 24 h 以上。固定后的样品分别横切和纵切成 0.4 cm × 0.4 cm 小块, 经 0.1 mol/L 的磷酸盐缓冲液冲洗, 1%锇酸固定 ( 4℃ ), 梯度乙醇脱水, 叔丁醇过渡, JFD-310 型冷冻干燥仪干燥粘台, JFC-1600 型离子溅射仪镀铂。处理后的样品在 JSM-6360LV 扫描电镜 ( JEOL 公司, 美国 ) 下观察。纵切样品随机选取 10 个视野拍照, 每个视野随机选取 10 个位置测算叶片厚度、上下表皮厚度、栅栏组织和海绵组织厚度 ( 图版 1 ) [32], 并计算叶片的栅栏组织和海绵组织的厚度比 ( P/S )。横切样品随机选择 10 个视野拍照并统计气孔数目, 计算气孔密度; 在每个视野内随机挑选 10 个气孔, 测量气孔的长度和宽度, 并按照椭圆面积公式计算气孔器的面积 ( 图版 2 ) [33]。

1.4 数据分析方法

用单因素方差分析 ( One way ANOVA ) 分别比较附生植物与宿主植物之间叶片形态及生态解剖特征存在的差异, 附生植物间的形态结构及解剖特征的差异比较采用多重比较, 差异显著度水平为 0.05, 所有分析在 SPSS 13.0 下完成。

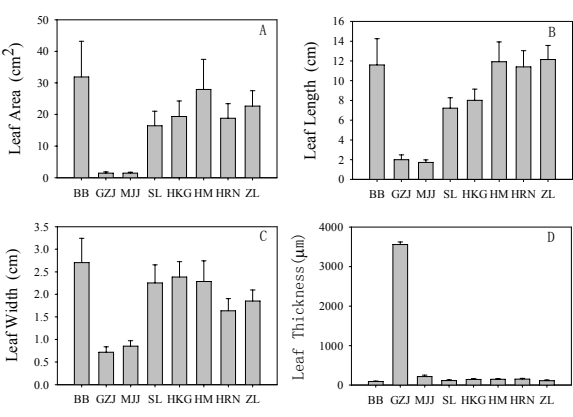
2 研究结果

2.1 附生植物与宿主植物叶片形态结构特征

4 种附生植物与 4 种宿主植物叶片形态结构存在明显差异, 叶片面积、厚度、比叶面积等指标均达到差异显著水平。总体上, 与宿主植物叶片相比, 附生植物的叶片多为纸质或近革质, 具有叶面积小、比叶面积大、叶片厚等形态结构特征。

附生植物与宿主植物的叶片之间叶质相差较大。附生植物的叶片多为纸质、近革质, 其中瓜子金的叶片为肉质; 4 种宿主植物的叶片均为革质, 叶片表面多干而发亮, 具有一定蜡质层。同种附生植物的叶片形态变异明显, 有卵圆状椭圆形、卵状长圆圆形、卵形、倒卵形、椭圆形、披针形、倒披针形等多种形状; 而同种宿主植物的叶形变化不

大。附生植物和宿主植物的叶片大小各异, 平均叶片面积介于 ( 1.5 ± 0.5 ) ~ ( 33.1 ± 12.2 ) cm<sup>2</sup> 之间。除白背瓜馥木外的 3 种附生植物的叶片面积均小于宿主植物的叶片面积 ( 图 1 )。单位叶重的面积, 即比叶面积 ( SLA ) 则呈现与叶面积相反的趋势 ( 表 2 ): 除白背瓜馥木外, 附生植物的比叶面积均大于宿主植物的比叶面积。附生植物叶片平均厚度 ( 378.8 ± 868.8 μm ) 大于宿主植物叶片平均厚度 ( 135.0 ± 25.6 μm ), 且差异显著 ( p < 0.000 1 ), 其中, 瓜子金的叶片最厚, 平均厚度达 3 558.1 ± 63.3 μm。



\*图中所有数据为平均值±标准差 ( n=100 )

HKG: 厚壳桂 *Cryptocarya chinensis* HM: 荷木 *Schima superba* HRN: 华润楠 *Machilus chinensis* ZL: 锥栗 *Castanopsis chinensis* BB: 白背瓜馥木 *Fissistigma glaucescens* GZJ: 瓜子金 *Dischidia chinensis* MJJ: 蔓九节 *Psychotria serpens* SL: 山菱 *Piper hancei*

图 1 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林主要冠层附生植物及其宿主叶片形态特征 ( A: 叶面积 ( cm<sup>2</sup> ), B: 叶长 ( cm ), C: 叶宽 ( cm ), D: 叶厚度 ( μm ) ) \*  
Fig.1 Leaf morphological characteristics of epiphytes and their host trees in the lower subtropical evergreen broad-leaved in Dinghushan ( A: Leaf area ( cm<sup>2</sup> ), B: Leaf length ( cm ), C: Leaf width ( cm ), D: Leaf thickness ( μm ) ) \*

表 2 附生植物及其宿主植物比叶面积和叶片含水量\*

Table 2 Specific leaf areas (SLA) and leaf water contents of epiphytes and their host trees

| 种名 Species                       | 比叶面积 / ( cm <sup>2</sup> · g <sup>-1</sup> ) | 含水量 / %    |
|----------------------------------|----------------------------------------------|------------|
| 白背瓜馥木 <i>F. glaucescens</i>      | 174.7 ± 9.1                                  | 55.6 ± 2.3 |
| 瓜子金 <i>D. chinensis</i>          | 192.2 ± 17.8                                 | 95.6 ± 0.7 |
| 蔓九节 <i>P. psychotria serpens</i> | 268.1 ± 31.0                                 | 80.0 ± 0.8 |
| 山菱 <i>P. hancei</i>              | 376.4 ± 31.4                                 | 84.6 ± 1.1 |
| 厚壳桂 <i>C. chinensis</i>          | 132.2 ± 3.7                                  | 63.4 ± 1.0 |
| 荷木 <i>S. superba</i>             | 120.0 ± 3.9                                  | 58.8 ± 0.8 |
| 华润楠 <i>M. chinensis</i>          | 102.5 ± 4.2                                  | 52.6 ± 1.8 |
| 锥栗 <i>C. chinensis</i>           | 182.7 ± 16.9                                 | 56.4 ± 1.5 |

\*表中数据为平均值±标准差 ( n=100 )

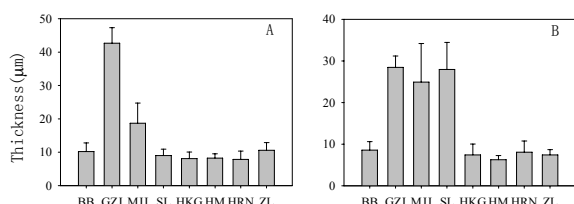
附生植物的叶片贮水能力显著高于宿主植物叶片, 以叶片含水量作为衡量叶片贮水能力的一个指标 ( 表 2 ), 4 种附生植物叶片平均含水量 ( 78.9% ) 远高于 4 种宿主植物叶片的平均含水量 ( 57.8% ),

且差异显著 ( $p < 0.0001$ )。着生在林冠顶部的附生植物瓜子金叶片平均含水量更是高达 95.6%。

## 2.2 附生植物与宿主植物叶片解剖特征

附生植物与宿主植物的叶片微形态差异较大。在扫描电镜下观察发现,附生植物的叶片上下表面几无蜡被,仅瓜子金叶片气孔周围分布少量不连续的蜡质层。瓜子金叶片上下表皮和白背瓜馥木叶片下表皮有表皮毛分布。宿主植物叶片的上下表皮较光滑、平整,上下叶表面均具有蜡被保护,同时荷木、厚壳桂、华润楠的叶片下表皮有大量的表皮毛分布。

附生植物叶片上、下表皮细胞形状差异不大,表皮细胞排列紧密。最具代表性的为瓜子金,其表皮由多层排列紧密的小细胞组成(图版 1-B)。4 种附生植物叶片上、下表皮层的平均厚度分别为  $30.1 \pm 12.1 \mu\text{m}$  和  $23.2 \pm 10.8 \mu\text{m}$ 。宿主植物叶片上、下表皮细胞形态差异明显,上表皮细胞较下表皮细胞大,且形状较规则。4 种宿主植物叶片的上下表皮层平均厚度分别为  $13.6 \pm 3.3 \mu\text{m}$  和  $8.5 \pm 3.0 \mu\text{m}$ 。附生植物叶片上、下表皮厚度均显著大于宿主植物叶片的上、下表皮厚度 ( $p < 0.0001$ , 图 2)。附生植物间表皮厚度变异较大,上、下表皮厚度的变异系数(CV)分别为 40.3% 和 46.4%;宿主植物叶片上、下表皮厚度的变异系数相对较低,分别为 24.1% 和 35.8%。

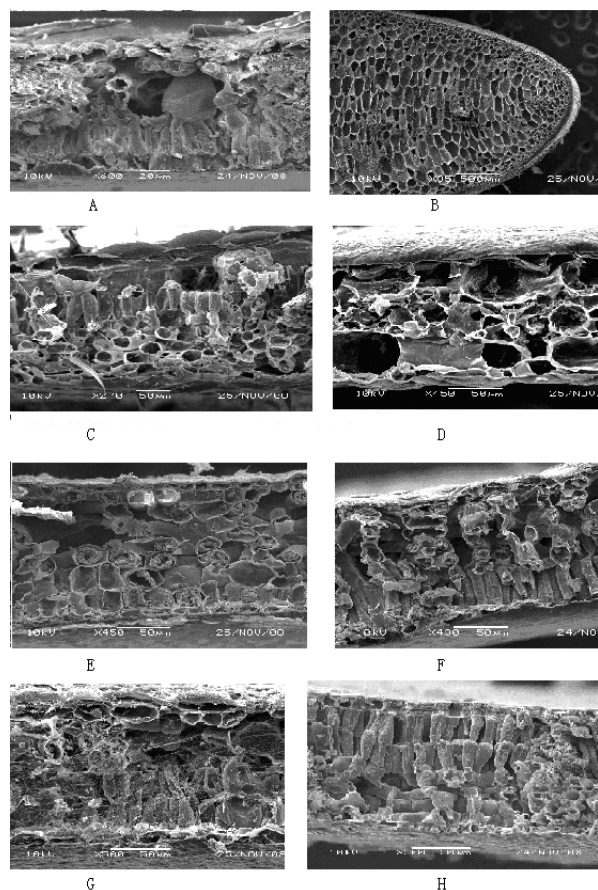


\*图中所有数据为平均值±标准差 ( $n=100$ ), 植物中名缩写同图 1

图 2 冠层附生植物及宿主植物叶片上表皮(A)、下表皮(B)厚度\*

Fig.2 The thickness of leaf adaxial (A) and abaxial (B) epidermis of epiphytes and their host trees\*

叶肉是叶片结构中变异最大的部分,细胞形态、数目和厚度以及栅栏组织、海绵组织的比例等在 4 种附生植物和 4 种宿主植物之间存在很大的差异。除瓜子金外,其余植物叶肉都明显地分化出栅栏组织和海绵组织两部分(图版 1)。4 种附生植物的栅栏组织多由一层细胞组成(如:白背瓜馥木、山葵,见图版 1-A, D),细胞排列不如宿主叶片栅栏组织细胞致密。4 种宿主植物栅栏组织发达,由两层或多层细胞组成,细胞排列紧密。附生植物叶片栅厚度小于宿主植物栅栏组织的平均厚度 ( $44.3 \pm 9.3 \mu\text{m}$ , 表 3)。海绵组织细胞形态及排列方



A: 白背瓜馥木 *Fissistigma glaucescens*, B: 瓜子金 *Dischidia chinensis*, C: 蔓九节 *Psychotria serpens*, D: 山葵 *Piper hancei*, E: 厚壳桂 *Cryptocarya chinensis*, F: 荷木 *Schima superba*, G: 华润楠 *Machilus chinensis*, H: 锥栗 *Castanopsis chinensis*

图版 1 扫描电镜下附生植物及其宿主的叶横切面图  
Photo 1 SEM photographs of leaf transverse section of epiphytes and their host trees

式在不同附生植物间亦存在较大差异:瓜子金叶肉未分化出明显的栅栏组织和海绵组织,叶肉细胞多转化为贮水能力较强的薄壁组织,细胞排列紧密,细胞间隙较小,且由表皮向内叶肉细胞呈现出从小到大的趋势(图版 2-B);蔓九节的海绵组织的排列则相对显紧密;山葵和白背瓜馥木的海绵组织细胞排列松散,细胞间隙大,形状不规则。4 种宿主植物海绵组织的厚度变异系数相对较小,为 27.5%,但其细胞形态和排列方式存在较大差异,如锥栗的海绵组织细胞排列相对较紧密,细胞间隙较小,荷木和厚壳桂的海绵组织细胞则呈疏松分散状,细胞间隙大(图版 1:E—H)。叶肉是叶片光合作用的主要部位,栅栏组织和海绵组织厚度、细胞层数及细胞的形态变化等方面的差异必然影响到光合作用的效率。本研究结果表明,除瓜子金外(无明显的栅栏组织和海绵组织分化),附生植物的栅栏组织与海绵组织厚度比(P/S)明显小于宿主植物的 P/S 比(表 3),与亚热带常绿阔叶林优势乔木 P/S

表 3 冠层附生植物及宿主植物叶肉特征比较  
(平均值±标准差, n=100)

Table 3 Mesophyll characteristics of epiphytes and their host trees  
(means with standard deviations were presented, n=100)

| 种名                             | 栅栏组织厚度/<br>μm | 海绵组织厚度/<br>μm | 栅栏、海绵组织<br>厚度比 P/S |
|--------------------------------|---------------|---------------|--------------------|
| 白背瓜馥木<br><i>F. glaucescens</i> | 30.2±5.6      | 41.3±8.5      | 0.78±0.30          |
| 瓜子金 <i>D. chinensis</i>        | /             | /             | /                  |
| 蔓九节 <i>P. serpens</i>          | 46.5±9.0      | 82.9±16.7     | 0.58±0.14          |
| 山菱 <i>P. hancei</i>            | 27.9±6.5      | 74.9±12.5     | 0.38±0.08          |
| 厚壳桂 <i>C. chinensis</i>        | 44.4±8.4      | 70.5±10.4     | 0.64±0.12          |
| 荷木 <i>S. superba</i>           | 44.0±7.5      | 78.7±11.7     | 0.57±0.14          |
| 华润楠 <i>M. chinensis</i>        | 48.7±9.4      | 76.7±12.5     | 0.64±0.12          |
| 锥栗 <i>C. chinensis</i>         | 41.5±9.9      | 46.2±10.7     | 0.93±0.28          |

比随乔木在林冠内的分布高度由高到低呈下降的趋势一致<sup>[34]</sup>。

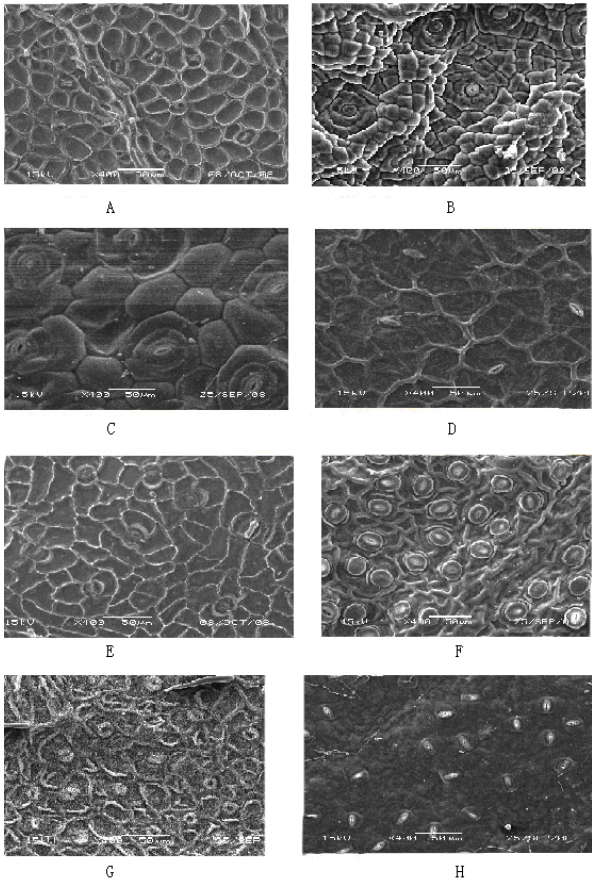
附生植物及其宿主植物的气孔和气孔器的形态存在较大的差异(图版 2)。4 种附生植物叶片的气孔不仅仅位于叶面下表皮,瓜子金的气孔在叶面上表皮也有分布,且 4 种附生植物的气孔器在叶片上均呈凹陷状态。位于冠层顶部和上部的附生植物瓜子金和蔓九节的气孔多为圆形或椭圆形,其中瓜子金的气孔小而圆,气孔器与四周的表皮细胞之间有明显的空隙,周围还有少量不连续的角质膜覆盖(图版 2-B)。位于冠层下部的附生植物白背瓜馥木和山菱的气孔形状与其宿主植物的近似,多为细长的纺锤形。4 种宿主植物叶片气孔均位于叶面下表皮,除厚壳桂外的气孔器在表皮上微微凹陷外,其他 3 种宿主植物的气孔器都呈凸起状态分布。4 种宿主植物的气孔形态多为细长纺锤形或椭圆形(图版 2, E-H),气孔四周的表皮细胞上有薄薄的角质层覆盖。宿主植物和附生植物气孔周围保卫细胞形态特征明显,易于区分,附生植物的保卫细胞(除瓜子金外)多为椭圆形,其中蔓九节的保卫细胞外有多层副卫细胞分布(图版 2-C),而宿主植物的保卫细胞(除厚壳桂外)多为圆形。

4 种附生植物叶片气孔密度显著低于 4 种宿主

表 4 冠层附生植物及宿主植物叶片气孔特征(平均值±标准差, n=100)

Table 4 Stomatal characteristics of epiphytes and their host trees(means with standard deviations were presented, n=100)

| 种名                          | 气孔密度/(个·mm <sup>-2</sup> ) | 气孔面积/μm <sup>2</sup> | 气孔长度/μm  | 气孔宽度/μm  |
|-----------------------------|----------------------------|----------------------|----------|----------|
| 白背瓜馥木 <i>F. glaucescens</i> | 122.6±24.0                 | 260.0±49.0           | 21.0±1.9 | 15.7±2.1 |
| 瓜子金 <i>D. chinensis</i>     | 65.2±9.5                   | 185.7±28.5           | 15.9±1.5 | 14.9±1.7 |
| 蔓九节 <i>P. serpens</i>       | 45.6±6.9                   | 885.4±117.6          | 36.3±3.5 | 31.0±3.0 |
| 山菱 <i>P. hancei</i>         | 58.7±16.5                  | 362.5±67.1           | 24.3±2.7 | 18.8±1.9 |
| 厚壳桂 <i>C. chinensis</i>     | 203.4±16.4                 | 431.9±70.9           | 22.5±2.2 | 24.4±2.9 |
| 荷木 <i>S. superba</i>        | 408.1±19.5                 | 500.5±48.1           | 27.1±1.9 | 23.5±1.9 |
| 华润楠 <i>M. chinensis</i>     | 241.2±20.6                 | 276.3±58.0           | 18.4±2.4 | 19.1±2.6 |
| 锥栗 <i>C. chinensis</i>      | 230.8±12.4                 | 462.7±75.9           | 23.8±2.1 | 24.7±3.3 |



图版 2 扫描电镜下附生植物及其宿主的叶表皮结构图

Photo 2 SEM photographs of the epidermis structure of epiphytes and their host trees Abbreviations were the same as denoted in Photo 1.

植物叶片气孔密度(表 4)。冠层乔木荷木的气孔密度达到 408.1 个/mm<sup>2</sup>,而附生其上的瓜子金、蔓九节的气孔密度仅为其 15% (65.2 个/mm<sup>2</sup>) 和 11% (45.6 个/mm<sup>2</sup>)。附生植物(除蔓九节外)气孔的长度、宽度普遍小于宿主植物,因此前者气孔面积也较后者气孔面积小(表 4)。较小的气孔面积和较低的气孔密度,反映出与宿主植物相比,附生植物具有较强的抗旱能力。

2.3 着生在林冠不同位置的附生植物叶片形态及解剖特征的比较

本研究所选取的附生植物着生在林冠层的不

同位置,瓜子金着生在冠层顶部(主要在树冠顶部及树冠内),蔓九节多分布在冠层上部(主要依附于树枝及主干上),白背瓜馥木和山葵主要分布在林冠层下部(表1)。从林冠层顶部到冠层下部小生境变异较大,4种附生植物的生态解剖特征也因此存在较大的差异:(1)叶片形态:位于冠层上部的瓜子金和蔓九节的叶片显著小于位于冠层下部的白背瓜馥木和山葵(图1);瓜子金和蔓九节的叶片厚度远高于白背瓜馥木和山葵的厚度(图1,  $p<0.0001$ )。(2)表皮:瓜子金和蔓九节的上、下表皮厚度均显著高于白背瓜馥木和山葵的水平(图2,  $p<0.0001$ )。瓜子金的上、下表皮都由多层细胞组成,细胞小而规则,排列紧密。(3)叶肉组织:瓜子金叶肉细胞多转化为贮水能力较强的薄壁组织,栅栏组织和海绵组织不明显,显示出一定的特异性。同时,叶肉细胞厚度是白背瓜馥木和山葵的数倍(表3,  $p<0.0001$ )。(4)气孔:单位面积气孔数量呈现出随着附生植物在林冠内分布的由林冠顶部到林冠下部呈增加的趋势,气孔面积、长宽等指标差异较大,无明显规律(表4)。

### 3 讨论

生长在不同生境中的植物表现出结构的差异,通常被认为是其特定生存策略的进化适应性<sup>[35]</sup>。本研究的结果表明:较之宿主植物,附生植物叶片形态结构表现出叶面积小、比叶面积大、含水量高、叶片厚度增加等特征;叶片解剖结构表现出表皮厚度增加,气孔密度和面积减少的特征。附生植物叶片上述形态和解剖结构特性与所其生活型和生存策略有着密切的关系。附生植物的大部分根、茎、叶都直接暴露在空气之中<sup>[36]</sup>,水分是限制附生植物生长的主要环境因子,其次为养分和光照条件<sup>[22,37-38]</sup>。与宿主植物相比,附生植物的叶片既要吸收水分和各种养分,又要最大限度的储存和利用水分<sup>[36]</sup>。因此附生植物叶片普遍无蜡被,这一特征有利于叶片吸收水分和养分;相对于宿主植物,附生植物的叶片结构,如小而厚的叶片、叶表面气孔少且面积小、气孔器凹陷、具表皮毛(如瓜子金)等,有效增加了与空气的接触面积,并有利于保存水分,表现出了较高的叶片含水量(表2)。宿主乔木具有发达的根系,从土壤中吸收了大量的水分和养分,其叶片的形态结构特征更有利于植物本体对于光能和水分的利用,如较大的叶面积可以接受更多的阳光,气孔密度的增加可以加强蒸腾作用,更有利于其自身的生长和繁殖。

分布在冠层不同部位的附生植物,形态结构方面也存在较大差异,随着冠层分布的高度的下降,附生植物的叶片显示出叶面积变小、叶厚变薄、含

水量下降、表皮厚度降低、气孔密度增大的趋势。这些差异是适应林冠内不同位置小生境差异的结果。南亚热带常绿阔叶林光合有效辐射(PAR)随冠层高度降低而急剧下降,林冠层下部的PAR仅为冠层有效辐射总量的23%<sup>[21]</sup>。辐射量的变化,以及由此引起的温度升高、湿度显著降低的改变,使得环境因子在冠层不同部位产生了明显的变化<sup>[21]</sup>。着生在冠层上部的附生植物为适应辐射强,温度高的环境而呈现出典型的旱生植物叶片特征:小叶片(瓜子金和蔓九节,图1)可减少叶的蒸腾面积;较小的表皮细胞、表皮具毛和角质膜(瓜子金)亦可减少水分蒸发;瓜子金气孔器下陷形成气孔窝,可以有效保持水分<sup>[8,39]</sup>。瓜子金和蔓九节的叶肉细胞都排列紧密,细胞间隙小,不同于其它植物海绵组织排列疏松、细胞间隙大(图版1),可以在有限的空间内可以增加光合组织的比例。瓜子金的叶片肉质化,形成肉质叶,内部含有大量能贮藏水分的贮水组织。这些特殊的结构也显示出冠层顶部附生植物在水分的蒸腾和输导、气体交换等生理活动方面具有特殊性,有利于降低蒸腾,防止水分过度丧失,提高水分利用效率,促进对外界的气体交换,保证有效的呼吸作用。主要分布在林冠层底部的白背瓜馥木和山葵为适应林内弱光、高湿的小生境<sup>[21]</sup>表现出叶片大,表皮和叶肉较薄,栅栏组织不发达,海绵组织细胞间隙大等阴生叶的特征。白背瓜馥木和山葵的表皮层较薄,表皮上无角质膜,有助于提高叶肉细胞对光的捕获能力,同时有利于较弱的辐射光穿透叶表皮到达叶肉细胞或直接在叶片表皮中进行光化学反应<sup>[15]</sup>;叶片内部则表现出海绵组织排列疏松、细胞间隙大的特征,可以增加光的界面发射,增加光程,提高对辐射光的吸收和利用<sup>[20]</sup>,保证叶片在荫蔽条件下吸收和利用散射光加强光合作用,提高光合能力,增强植物对弱光环境的适应。

### 4 结论

对南亚热带常绿阔叶林代表性的冠层附生植物和优势宿主乔木的叶片解剖特征的分析表明:相对于宿主植物,附生植物几乎无蜡被的叶表面结构有利于充分吸收空气中的水分以及可溶性养分并储存于叶片内,相对较小的叶片能够使叶片尽可能多地与空气接触,从而增加有效吸收面积,在保证附生植物叶片吸收水分的同时减少水分的散失;小而厚的叶片、较厚表皮、低气孔密度、小气孔以及排列紧密的海绵组织等类似旱生植物叶片的特征<sup>[13]</sup>,有利于保证冠层顶部附生植物叶片水分的保存;从林冠到冠层底部光合有效辐射量急剧减少,附生植物叶片也呈现相应的适应性,如叶片由厚变薄、叶肉细胞排列由紧密至疏松等,这些特征有利于保

证林冠中下部的附生植物充分吸收水分、养分以及光合有效辐射。可见,南亚热带常绿阔叶林冠层附生植物与乔木植物叶片之间存在形态和解剖结构上的差异,这些差异在一定程度上是对生活型及生存方式适应的结果。光因子和水湿条件沿林冠层剧烈变化,形成垂直梯度上小生境的高异质性,着生在林冠不同部位的附生植物叶片形态解剖结构的差异正是对环境因子在林冠中剖面异质性分布适应的体现。

#### 参考文献:

- [1] 王勋陵,王静. 植物形态结构与环境 [M]. 兰州,兰州大学出版社, 1989,Page:1-90.  
WANG Xunling, WANG Jing. The morphological structure of plants and the environment [M]. Lanzhou, Lanzhou university Press, Page:1-90.
- [2] HOLBROOK N M, PUTZ F E. From epiphyte to tree: differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes [J]. Plant Cell and Environment, 1996, 19: 631-642.
- [3] GIVNISH T J. Adaption to sun and shade:a whole-plant perspective [J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1988, 15:63-92
- [4] PUTZ F E, MOONEY H A. The biology of vines [M]. London, Cambridge University Press, 1991, Page:214-216.
- [5] DONG X J, ZHANG X S. Some observation of the adaptation of sandy shrubs to the arid environment in the Wu Us sandland leaf water relations and anatomic feature [J]. Journal of Arid Environments, 2001, 48: 41-48.
- [6] BAIGORRI H, ANTOLIN M C, DIAZ M. Reproductive response of two morphologically different pea cultivars to drought [J]. European Journal of Agronomy, 1999, 10: 119-128.
- [7] ANYIA A O, HERZOG H. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought [J]. European Journal of Agronomy, 2004, 20: 327-339.
- [8] BOSABALIDIS A M, KOFIDIS G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars [J]. Plant Science, 2002, 163: 375-379.
- [9] CASTRO-DIEZ P, PUYRAVAUD J P, CORNELISSEN J H C. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of wide range of woody plant species and types [J]. Oecologia, 2000, 124: 476-486.
- [10] CHARTZOULAKIS K, PATSKAS A, KOFIDIS G et al.. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars [J]. Scientia Horticulture, 2002, 95: 39-50.
- [11] 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: 118-127.  
LI Fanglan, BAO Weikai. Responses of the Morphological and Anatomical Structure of the Plant Leaf to Environmental Change [J]. Chinese Bulletin of Botany, 2005, 22: 118-127.
- [12] MENDES M M, GAZARINI L C, RODRIGUES M L. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations [J]. Environmental and Experimental Botany, 2001, 45: 165-187.
- [13] 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: 叶片解剖特征的比较 [J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 90-98.  
CAI Yongli, SONG YC. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China: leaf anatomical characters [J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2001, 25(1): 90-98.
- [14] URBAS P. Adaptive and inevitable morphological of three herbaceous species in a multi-species community: field experiment with manipulated nutrients and light [J]. Acta Oecologic, 2000, 21: 139-147
- [15] ROSCAS G, SCARANO F R. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* ( Spreng ) Mull. Arg. ( Euphorbiaceae ) under distinct light and soil water regimes [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2001, 136: 231-238.
- [16] BASSET Y, HORLYCK V, WRIGHT S J. The conservation of forest canopies: policy and science [M]. New York, Smithsonian Tropical Research Institute and UNEP Press, 2003, Page:37-54.
- [17] HAMMOND P M., KITCHING R L, STORK N E. The composition and richness of the tree-crown Coleoptera assemblage in an Australian subtropical forest [J]. Ecotropica, 1999, 2:99.
- [18] PARKER G G, LOWMAN M D, NADKARNI N M. Structure and microclimate of forest canopies [M]. Burlington, Academic Press, 1995, Page: 73-106.
- [19] NADKARNI N M. Biomass and mineral capital of epiphytes in an *Acer macrophyllum* community of a temperate moist coniferous forest, Olympic Peninsula, Washington state [J]. Canadian Journal of Botany, 1984, 62:2223-2228.
- [20] LOWMAN M D, NADKARNI N M. Forest Canopy [M], San Diego, Academic Press, 1995, Page: 3-119.
- [21] 江浩,周国逸,黄钰辉等. 南亚热带常绿阔叶林林冠不同部位藤本植物的光合生理特征及其对环境因子的适应 [J].植物生态学报, 2011, 35(5):567-576.  
JIANG Hao, ZHOU Guoyi, HUANG Yuhui et al.. Photosynthetic characteristics of different canopy-dwelling vines in lower subtropical evergreen broad-leaved forest and its response to environment factors [J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2011, 35(5):567-576.
- [22] KREFT H, KÖSTER N, KUPER W et al.. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonian, Yasuní [J]. Ecuador Journal of Biogeography, 2004, 31: 1463-1476
- [23] NADKARNI N M, SOLANO R. Potential effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: an experimental approach [J]. Oecologia, 2002, 131: 580-586.
- [24] WOLF J H D, FLAMENCO A. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico [J], Journal of Biogeography, 2003, 30: 1689-1707
- [25] 闫俊华,周国逸,韦琴. 鼎湖山季风常绿阔叶林小气候特征分析[J], 武汉植物学研究, 2000, 18(5): 397-404.  
YAN Junhua, ZHOU Guoyi, WEI Qing. Environment of microclimate of monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan[J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2000, 18(5): 397-404.
- [26] 易俗,黄忠良,欧阳学军. 鼎湖山生物圈保护区层间植物物种多样性的研究 [J]. 生物多样性, 2001, 9(1):56-61.  
YI Su, HUANG Zhongling, OUYANG Xuejun. Study on the species diversity of interlayer plants of Dinghushan Biosphere Reserve. Biodiversity Science, 2001, 9(1):56-61.
- [27] PUTZ F E, HOLBROOK N M. Notes on the nature history of hemiepiphytes [J]. Selbyana, 1986, 9: 61-91.
- [28] BENAVIDES D A M, DUQUE M A J, DUIVENVOORDEN J F, et al.. A first quantitative census of vascular epiphytes in rain forest of Colombian Amazonia [J]. Biodiversity and conversation, 2005, 14:739-758.
- [29] BENZING D H. Vascular epiphytism:Taxonomical participation and adaptative diversity [J]. Annals of the Missouri Botanical Garden,

- 1987, 74, 183-204.
- [30] ZOTZ G, ANDRADE J L. Water relations of two co-occurring epiphytic bromeliads [J]. *Journal of plant physiology*. 1998, 152:545-554.
- [31] 黄忠良, 孔国辉, 张倩媚等. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林结构、物种多样性及种群动态的研究[J]. *热带亚热带植物学报*, 1998, 8: 134-139.
- HUANG Zhongliang, KONG Guohui, ZHANG Qianmei et al.. Structure, species, diversity and population dynamics of the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan biosphere reserve [J]. *Journal of tropical and subtropical botany*, 1998, 8: 134-139.
- [32] 李鸣, 高光跃, 冯毓秀. 獐牙菜属生药形态组织学的研究 II. 叶片的比较微形态学研究 [J]. *天然产物研究与开发*, 1994, 6 (4): 40-47.
- LI Ming, GAO Guangyue, FENG Yuxiu. Morphological and histological studies on the crude drugs of *swertia*: II comparative micro-morphological studies on the leaves[J]. *Natural Product Research and Development*, 1994, 6 (4): 40-47.
- [33] 胡晓颖, 徐信兰, 王学海. 三种兰花蕉叶表皮形态特征的比较研究 [J]. *云南农业大学学报*, 1999, 14(4): 26-29.
- HU Xiaoying, XU Xinglan, WANG Xuehai. Comparison study on leaf epidermis morphological characteristics of three Musaceae species [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 1999, 14(4): 26-29.
- [34] 彭少麟, 李跃林, 余华等. 鼎湖山森林群落不同演替阶段优势种叶生态解剖特征研究[J]. *热带亚热带植物学报*, 2002, 10(1): 1-8.
- PENG Shaolin, LI Yuelin, YU Hua et al.. Ecoanatomical study on leaf characteristics of dominant species in different succession stage of forest communities in Dinghushan [J]. *Journal of tropical and subtropical botany*, 2002, 10(1): 1-8.
- [35] ESAU K, *Anatomy of seed plants*(2nd ed.) [M]. New York, John Wiley and Sons Press, 1977, Page: 315-372.
- [36] 刘文耀, 马文章, 杨礼攀. 林冠附生植物生态学研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2006, 30(3): 522-533.
- LIU Wenyao, MA Wenzhang, YANG Panli. Advances in ecological studies on epiphytes in forest canopies[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2006, 30(3): 522-533.
- [37] ZOTZ G, HIETZ P. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52:2067-2078.
- [38] LEIMBECK R M, BALSLEV H. Species richness and abundance of epiphytic Araceae on adjacent floodplain and upland forest in Amazonian Ecuador [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2001, 19: 1579-1593.
- [39] SAM O, JEREZ E, DELL'AMIICO J, GUIZ-SNCHEZ M C. Water stress induced changes in anatomy of tomato leaf epidermis [J]. *Biological Plantum*, 2000, 43: 275-277.

## Leaf morphological and anatomical characteristics of epiphytes and their host tress in lower subtropical evergreen broad-leaved forest

JIANG Hao<sup>1,2</sup>, HUANG Yuhui<sup>3</sup>, ZHOU Guoyi<sup>1</sup>, HU Xiaoying<sup>1</sup>, LIU Shizhong<sup>1</sup>, TANG Xuli<sup>1\*</sup>

1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China;

3. Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China

**Abstract:** Canopy-dwelling epiphytic plants have been well characterized in terms of the physiological and morphological traits permitting them to thrive in the absence of access to the soil. The ultimate purpose of this paper is to characterize the morphological and anatomical characteristics of major canopy-dwelling epiphytic plants and their host trees in the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in the Southern China. Results showed epiphytic plants differed from host trees on leaf morphology and anatomy. Compared with host trees, epiphytic plants have smaller leaf area, larger specific leaf area (SLA), higher leaf water content, higher leaf thickness, higher leaf abaxial and adaxial epidermis thickness, lower stomatal density and stomata size for the uptake and restore of water and nutrients. Difference of leaf morphological and anatomical characters between epiphytes can be largely explained by changes of environmental factors such as photosynthetically active radiation (PAR), temperature and humidity within forest canopy. *D. chinensis* and *P. serpens* showed special characteristics with high leaf water contents, low stomatal density, thick spongy tissues and thin palisade tissues to adapt to their upper dwelling environment (high temperature, low air humidity and high PAR). *F. glaucescens* and *P. hancei* have large leaf area, thin leaf, and high stomata size in acclimatizing to the low temperature, high air humidity and low PAR.

**Key words:** evergreen broad-leaved forest; forest canopy; epiphytes; leaf morphological anatomical characters; Dinghushan Nature Reserve