

文章编号: 1000-5862(2015)06-0575-05

海南热带石灰岩特有植物叶表皮 形态特征及生态适应性

余天虹¹ 赵志忠^{1*} 陈 庆² 余云龙¹ 吴 丹¹ 杨迅捷¹

(1. 海南师范大学地理与旅游学院 海南 海口 571158;

2. 海南霸王岭国家级自然保护区 海南 昌江 572700)

摘要: 应用扫描电子显微镜技术首次对海南热带石灰岩特有植物海南大戟、海南凤仙花和海南十大功劳叶表皮进行微形态观察, 比较这3种植物的叶表皮形态结构并分析其对热带石灰岩生境的适应特征。结果表明: 3种植物在适应热带强光干旱的石灰岩生境中, 均表现出细胞面积小、细胞结构紧密、气孔器集中于叶下表皮、气孔指数小等典型旱生结构。同时又具有各自不同的适应性结构, 海南凤仙花气孔具有独特的“T”型加厚现象; 海南十大功劳气孔体积最小, 气孔指数和气孔密度均最低; 海南大戟叶的下表皮气孔周围环绕着乳突和间隙覆盖蜂窝状和鳞片状蜡质层。

关键词: 热带石灰岩; 海南大戟; 海南凤仙花; 海南十大功劳; 叶表皮特征; 生态适应

中图分类号: Q 948 **文献标志码:** A **DOI:** 10.16357/j.cnki.issn1000-5862.2015.06.06

0 引言

海南热带石灰岩生境孕育了丰富的珍稀特有植物资源, 石灰岩地区生物多样性丰富、植被类型独特、物种濒危程度和物种专化程度高。海南大戟(*Euphorbia hainanensis* Croizat)、海南凤仙花(*Impatiens hainanensis* Y. L. Chen)、海南十大功劳(*Mahonia oiwakensis* Hayata)为海南热带石灰岩的专性种和特有种。海南十大功劳为小檗科(Berberidaceae)十大功劳属(*Mahonia*)植物^[1], 有着悠久的民间传统用药历史, 广泛用于治疗病毒性肝炎、类风湿关节炎、肠炎等疾病, 现代研究证明该植物不仅具有显著的抗炎镇痛特性, 而且在治疗人类肺癌、心血管疾病等方面具有重要的应用前景。海南大戟为大戟科(Euphorbiaceae)大戟属(*Euphorbia* Linn.)灌木^[2], 本属植物世界广布2 000余种, 我国有80多种, 其中含二萜酯类成分的大戟属植物种具有抗肿瘤、抗病毒等活性^[3]。海南凤仙花为海南省三级重点保护植物, 为凤仙花科凤仙花属(*Impatiens*)多生年草本, 特产海南乐东、昌江和白沙。凤仙花属的花形十分奇特, 对生态环境有严格的要求^[4]。本属植物在地理分布上具有明显的特有现象和狭域性, 在石灰岩地

区表现更为显著。现代成分和药理活性研究证明凤仙花属植物有抗过敏、抗肿瘤、抗病毒等作用。通过调查统计, 这3种石灰岩特有植物在海南岛的种群数量稀少, 分布范围狭窄, 仅在海南昌江王下乡和东方等地、海拔800~1 280 m的陡峭石灰岩山顶上出现, 生境中土层浅薄、环境干旱, 这些海南特有植物资源在脆弱生态环境下极易丢失, 因此, 需要抢救性地对石灰岩生境和生物多样性进行研究和保护。目前, 对海南石灰岩特有植物适生性的形态解剖研究鲜见报道。这3种特有植物在热带石灰岩生境的长期适应过程中形成了独具特点的形态结构特征。通过叶形态解剖学研究并分析其生态适应性, 为进一步探索热带石灰岩植物的适生机制及特有资源植物的保护和开发提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 材料与取样

植物样品采自海南俄贤岭山区, 经霸王岭自然保护区的陈庆工程师和中山大学廖文波教授鉴定为海南大戟、海南凤仙花和海南十大功劳(采集号 YU-2014001)。

收稿日期: 2015-10-09

基金项目: 海南省自然科学基金(311050)资助项目。

通信作者: 赵志忠(1965-), 男, 湖南邵东人, 教授, 博士, 主要从事自然地理学的研究。

1.2 方法

选取长势良好的成熟叶片,用负离子水清洗干净,经 FAA 液固定.在靠近叶片先端 1/3 近中脉处各剪取 2~3 片(约 2 mm×2 mm)叶块,叶块分别经体积分数为 65%、75%、85%、95%、98% 和 100% 的乙醇逐级脱水及乙酸异戊酯梯度处理,通过 Hitachi HCP-2CO₂ 临界点干燥,最后将干燥好的材料用双面胶贴在样品台上,RMC-EikoIL-3 离子溅射仪喷金镀膜,利用 JEOLJSM-5600LV 扫描电镜观察并拍照.

2 结果与分析

2.1 3 种特有植物叶上表皮特征

由表 1 可以看出,3 种石灰岩植物叶片上表皮细胞大小差异明显,海南凤仙花上表皮细胞(38.90 μm×73.07 μm)最大,海南大戟表皮细胞(26.56 μm×30.47 μm)次之,海南十大功劳(16.67 μm×30.25 μm)表皮细胞最小,约为凤仙花的 1/4.这 3 种植物细胞形状上表皮均为多边形,上表皮细胞垂周壁均为平直或近平直,细胞之间结构紧密.其中海南凤仙花和海南大戟植物叶片上纹饰主要为网格状,网眼清晰,表皮细胞垂周壁有微凸,大戟上表皮细胞垂周壁凸出较显著.海南十大功劳细胞之间相互镶嵌,排列非常紧密.3 种植物上表皮均不具气孔器.在上表皮附属物上,大戟植物上表

皮有较密集的星状、片状蜡质层覆盖,形成蜡质被(图 1(B)、图 1(D)).

2.2 3 种特有植物叶下表皮特征

3 种植物下表皮均具气孔器,但气孔形状、气孔密度和气孔指数存在差异.下表皮细胞形状除了凤仙花植物细胞形状为浅波形外,大戟和功劳植物均为近平直形状.大戟植物下表皮乳突密集,这和其他大戟属植物结构一致^[5].下表皮蜡质层较上表皮更为厚密,海星状排列成蜂窝型或球形,环绕在气孔周围,形成厚厚的蜡质层被(见图 2,十大功劳植物下表皮布满密集的网状叶脉,细胞结构致密.凤仙花植物下表皮细胞纹饰表现为曲叉状或不规则波状(见图 2)).

2.3 气孔参数特征

由表 1 可知,3 种石灰岩植物的气孔长轴变化范围在 6.415 7~13.250 0 μm 之间,其中凤仙花长轴最长,气孔面积为 13.250 0 μm×6.187 0 μm,约为功劳植物气孔面积(6.415 7 μm×3.714 0 μm)的 4 倍;大戟植物气孔大小为 13.095 0 μm×7.142 8 μm.3 种植物气孔器均只分布在叶下表皮,气孔密度都很小,均小于 10%,其中功劳植物 7.695% 为最小,大戟植物为 9.970% 最大,凤仙花植物为 6.552%.气孔指数在 25.930%~35.000% 范围,其中功劳植物气孔指数最大(33.050%),长宽比最小.凤仙花植物气孔指数最小,长宽比最大.气孔器不规则排列,气孔宽椭圆形、椭圆形或窄椭圆形

表 1 3 种海南热带石灰岩植物叶表皮解剖学特点

种名	上/下表皮	细胞形状	细胞大小/μm ²	垂周壁式样	气孔器	气孔指数(SI)/%	气孔密度(SD)/%	气孔(长/宽)	附属物
海南凤仙花	上表皮	多边形	88.90×73.07	近平直	无	无	无	无	无
	下表皮	不规则形	/	浅波状	不等型、椭圆形、“T”型加厚	25.930	6.552	13.250/6.187	无
海南大戟	上表皮	多边形	26.56×30.47	平直	无	无	无	无	条状隆起成网片状,网状
	下表皮	不规则形	/	近平直	不规则型椭圆形	35	9.970	13.095/7.142	厚,海星状,排列成蜂窝状
海南十大功劳	上表皮	多边形	16.67×30.25	近平直	无	无	无	无	无
	下表皮	不规则形	/	不等型宽椭圆形	33.05%	7.695%	6.4157/3.714	无	

注:测量均参照 Dilcher(1974)的相关研究:(1)气孔长宽比为平均长度/平均宽度;(2)气孔指数(SI:Stomatal index)为固定面积内气孔数目/相同面积内表皮细胞数目×100%;(3)气孔密度(SD:Stomatal density)为固定面积内气孔个数/此固定面积(1 mm²).

(见图2(K)、图2(O)、图2(T)).大戟和凤仙花气孔器均突出表皮细胞上,气孔外缘角质层具明显皱状隆起,凤仙花表现最为明显;二者气孔外拱盖内缘平滑或近平滑;凤仙花植物叶表皮保卫细胞2极具“T”型加厚(见图2(K)、图2(P)),这种结构与凤仙花属中的锐齿凤仙花(*I. arguta*)、紫花黄金凤(*I. siculifer* var. *porphyrea*)、红纹凤仙花(*I. rubro striata*)相似^[6].功劳植物气孔位于表皮下,气孔平滑,无角质层皱状隆起.

3 讨论

石灰岩地貌(喀斯特地貌、石灰岩地貌)是一种具有特殊的物质、能量、结构和功能的生态系统,中国石灰岩岩溶地质与岩溶地貌非常典型和具代表性,是在国际上具有地域优势的领域.石灰岩地区富钙的岩石圈,不仅具有丰富的地质景观、矿产资源和特色植物资源,也存在石漠化、岩溶塌陷、岩溶干旱、地下河污染等非常突出的环境地质问题,被视为同沙漠边缘一样的脆弱环境.石灰岩地区发育的土壤土层浅薄,蓄水能力弱,容易产生地质性干旱,致使岩溶环境中的植物大多具耐旱特性.大量研究^[7-9]认为植物叶表皮是最早最快感受和反应外界环境变化的组织之一,植物叶表皮特征在植物分类及系统进化等方面有十分重要的意义.叶的表皮特征是受遗传因子控制^[10-11],由于植物叶片形态不仅对时空环境变化具有极强的敏感性和可塑性,而且能够通过叶片形态的调整调节自身的生存适应能力,所以叶片形态学研究一直是植物生理及植物生态学研究中的热点^[12].环境对植物叶的影响可以通过叶表皮细胞特征形状、大小、密度、表皮的蜡质纹饰及附属物等方面来表现.

3.1 3种特有植物叶表皮细胞对石灰岩生境的适应

生长在海南热带石灰岩地区的植物,即使环境雨量充沛,也会形成特殊的地质性干旱.岩溶植物因此常表现出特有的旱生性结构.植物对干旱环境的适应方式多种多样,不同植物在形式和程度上具有明显差异,即使同一种植物也因生态环境的变化而有所差异.通过形态解剖特征与抗旱性的关系,大量研究认为,植物旱生结构会表现出叶表面积与体积的比值缩小,表皮组织有发达的角质层和蜡被等基本特征.

在生活型上,海南十大功劳为常绿灌木,植株高约100~120 cm,海南大戟株高为约60~80 cm的多年生大型草本,海南凤仙花为株高约20 cm的多年

生小型草本.这3种石灰岩植物叶表皮细胞面积都较小,上表皮细胞形状为较为平直的多边形,下表皮细胞为不规则形或浅波形,细胞结构紧密.植物按叶表面细胞大小比较依次为:海南凤仙花>海南大戟>海南十大功劳.有研究指出叶片表皮细胞大小与植物的代谢活动有关,生理活跃的细胞常常较小,而代谢活动弱的细胞则往往较大^[13].植物叶片耐失水能力是植物耐旱性的一个重要指标,孙善文等^[14]指出植物细胞的减小是植物耐旱的一个重要机制,表皮细胞越小,植物叶片的饱和渗透势越低,植物的膨压丧失点时的水势也就越低.植物通过对叶片细胞大小的调整来影响植物的饱和渗透势,从而适应不同的水分环境.

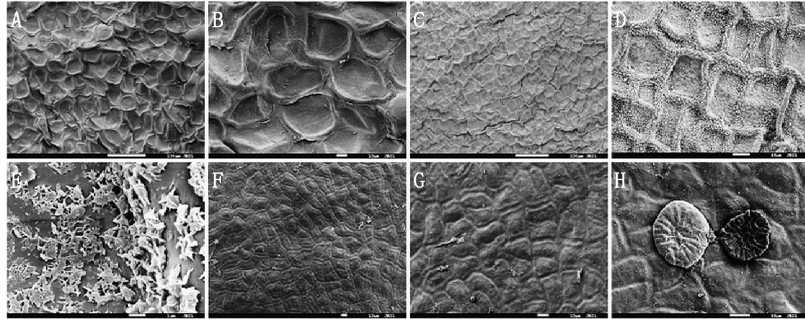
角质层是表皮细胞壁表面的一层不透水的脂肪性物质,角质层厚度是反映植物抗旱能力的一个重要指标,它的厚度受到环境条件的影响.通过比较,海南十大功劳的叶表面形态解剖与小檗科十大功劳属其他功劳植物有相似的特点,如细叶十大功劳、光叶十大功劳和阔叶十大功劳等,该属植物在叶片表皮外有较厚的角质层,细胞结构非常紧密.该属植物主要分布在长江以南的亚热带和热带地区,环境中水分蒸发量较大,为了适应较强烈的蒸腾作用,功劳属植物的叶片大多具有旱生植物叶的结构特点.海南大戟上下表皮都有增厚的角质层和蜡质层,形成保护层,能有效减少植物体内水分的流失,减少蒸腾作用,使表皮保水性增强,具有极其重要的生态意义.海南大戟植物下表皮气孔周围环绕密集的乳突,上面覆盖着片状、蜂巢状蜡质层被,乳突和蜡质层被在植物抗旱上具有防止水分散失,减弱和反射强烈的紫外线,防止强辐射对植物的灼伤等重要的生态作用.在干旱环境中,坚硬角质层的机械支撑作用能使植株不至于立即萎蔫.角质膜还具有反射紫外线光保护叶片免受灼伤的功能^[15-17].

3.2 3种特有植物叶表皮气孔特征对石灰岩生境的生态适应

气孔是植物进行水分和气体交换的主要通道,气孔调节是植物抵御逆境胁迫,适应环境的有效策略^[18].气孔在维持植物体内水分平衡和进行气体交换中具有重要的作用,因此它与植物的抗旱性有很大的关系.气孔反应和适应性的关键,是在干旱时植物既要保住水分,又要获得自养光合作用所需要的CO₂.受环境的影响,气孔的形态、结构、大小和分布频率在植物种间上有很大的差异.O. Sam等^[19]认为气孔的分布特征、密度和面积等受环境中水分状况的影响.在缺水干旱的海南热带石灰岩地区,这3种

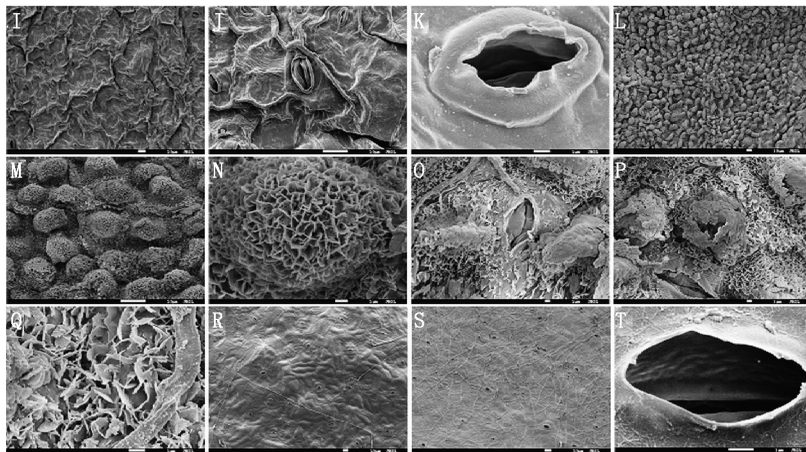
石灰岩特有植物的气孔均分布于叶片下表皮,气孔面积小,该分布模式既可促进植物与外界环境气体交换,又能保持水分.有研究指出气孔密度随着环境中水分和湿度减少而增加,但气孔面积则向小型化发展.气孔变小的特征体现了热带石灰岩植物对强光、干旱生境的生态适应性.海南凤仙花和海南大戟气孔外部都有皱状隆起,凤仙花气孔具有独特的

“T”型加厚现象,气孔皱状隆对保护植物水分的散失起到一定作用.阿里山十大功劳气孔无凸起加厚现象,但其气孔面积、气孔指数和气孔密度都较小,通过缩小蒸腾作用面积,来减弱水分流失的强度.海南大戟的下表皮气孔周围环绕的乳突和间隙都被蜂窝状和鳞片状蜡质层覆盖,通过减弱强紫外线的辐射和防止水分过度蒸发来保证细胞水分的平衡.



海南凤仙花 A~B; 海南大戟 C~E; 海南十大功劳 F~H.

图1 植物叶上表面解剖特征及气孔



海南凤仙花(I~K, 气孔 K); 海南大戟(L~Q, 蜂窝状蜡质层: N, 气孔 O、P); 海南十大功劳(R~T, 气孔 T).

图2 植物叶下表面解剖特征及气孔

4 结论

3种石灰岩特有植物在适应热带强烈紫外线和岩溶干旱的生境中,叶表面生态特性表现出一定的相似性.具有植物叶上下表皮细胞排列紧密、角质层加厚,气孔集中分布在下表皮、气孔指数和气孔密度较小等典型旱生结构特征,能够有效减少蒸腾失水,增强植物保水能力,对抗炎热干旱石灰岩生境.

3种植物在长期的演化发展中又各自形成了一套适应对抗不良环境的独特适应性结构.海南十大功劳植物通过增厚角质层、细胞结构致密、气孔缩小等方式来维持水分代谢和光合代谢的平衡.海南凤仙花通过“T”型加厚的气孔、上下表皮细胞密被蜡质层等方式适应环境.海南大戟叶下表面有厚密的

蜡质层和蜂窝状乳突,有效保护植物免收热带强烈紫外线的灼伤并有效维护植物正常水分生理代谢.

5 参考文献

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第29卷) [M]. 北京: 科学出版社, 2001: 220.
- [2] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第44(3)卷) [M]. 北京: 科学出版社, 1997: 6.
- [3] 张蓓蓓, 戴源, 廖志新. 大戟属植物的化学成分及药理活性研究进展 [J]. 东南大学学报: 医学版, 2010, 29(1): 99-106.
- [4] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第44(2)卷) [M]. 北京: 科学出版社, 2002: 39.
- [5] 周守标, 孟娜, 蒋继宏. 安徽产大戟属植物叶表皮微形态 [J]. 云南植物研究, 2005, 27(5): 517-524.

- [6] 丛义艳, 刘克明, 陈薇, 蔡秀珍. 6种凤仙花属(*Impatiens* L.)植物叶表皮特征的微形态学研究[J]. 湖南师范大学学报: 自然科学版, 2007, 30(1): 68-71.
- [7] 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[J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 90-98.
- [8] 赵庆芳, 马瑞君, 杜国桢, 等. 不同海拔3种囊吾属植物叶结构的适应意义[J]. 兰州大学学报: 自然科学版, 2006, 42(1): 33-39.
- [9] 王勋陵, 王静. 植物的形态结构与环境[M]. 兰州: 兰州大学出版社, 1989: 105-138.
- [10] 杨世杰. 植物生理学[M]. 北京: 科学出版社, 2000: 9-22.
- [11] 李翠, 程明, 唐宇丹, 等. 青藏高原2种柳属植物叶片解剖结构和光合特征的比较[J]. 西北植物学报, 2009, 29(2): 275-282.
- [12] 李永华, 卢琦, 吴波, 等. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系[J]. 植物生态学报, 2012, 36(1): 88-98.
- [13] Wu Xueming. A study on anatomical characteristics of leaves and stems of five alpine plants used for Tibetan medicine in Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Acta Bot Bore-Occident Sin, 1996, 16(1): 56-60.
- [14] 孙善文, 章永江, 曹坤芳. 热带季雨林不同小生境大戟科植物幼树的叶片结构、耐旱性和光合能力之间的相关性[J]. 植物生态学报, 2014, 38(4): 311-324.
- [15] Inan Gunsu, Zhang Quan, Li Pinghua, et al. Salt stress, a halophyte and cryophyte arabidopsis relative model system and its applicability to molecular genetic analyses of growth and development of extremophiles[J]. Plant Physiology, 2004, 135: 1718-1737.
- [16] 贺金生, 陈伟烈, 王勋陵. 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系[J]. 植物生态学报, 1994, 18(3): 219-227.
- [17] Zhao Qingfang, Ma Ruijun, Du Gongzhen, et al. Ecological significance of the leaf structure of three species of Ligularia in different altitudes[J]. Journal of Lanzhou University (Nat Sci Ed), 2006, 42(1): 33-39.
- [18] Gray J E, Hetherington A M. Plant development: YODA the stomatal switch[J]. Current Biology, 2004, 14: 488-490.
- [19] Sam O Jerez E, Dell-Amico J, et al. Water stress induce changes in anatomy of tomato leaf epidermis[J]. Biologia Plantum, 2000, 43: 227-275.
- [20] Mendes M M, Gazarini L C, Rodiguss M L. Acclimation of Myrtus communis contrasting mediterranean light environments effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations[J]. Environmental and Experimental Botany, 2001, 45(2): 165-178.

The Eco-Adaptability and the Leaf Epidermal Morphology of Three Tropical Limestone Plants in Hainan

YU Tianhong¹, ZHAO Zhizhong^{1*}, CHEN Qing², YU Yunlong¹, WU Dan¹, YANG Xunjie¹

(1. School of Geography and Tourism, Hainan Normal University, Haikou Hainan 571158, China;

2. Bawangling Nature Reserve, Changjiang Hainan 572700, China)

Abstract: In this essay *Euphorbia hainanensis* Croizat, *Impatiens hainanensis* and *Mahonia oiwakensis* Hayata's leaf surface were observed through electronic microscope for the first time. By comparing the structure of these three species' leaf surface, their adaptability to the tropical limestone ecosystem were analyzed. The result indicates that these three species are transformed into leaf surface with small cells, tight structure, stoma under and low index. In the meantime, these three plants are respectively different from each other's adaption structure under the different limestone dry environment. *Impatiens hainanensis* has a unique "T" type thickening, *Mahonia oiwakensis* Hayata has the lowest porosity, the porosity index and the lowest porosity; Under the *Euphorbia hainanensis* Croizat's leaf epidermis, stomata around the mastoid and the clearance, all covered honeycomb and scale like wax layer.

Key words: tropical limestone; *Euphorbia hainanensis* Croizat; *Impatiens hainanensis*; *Mahonia oiwakensis* Hayata; leaf epidermis characteristics; morphological feature; ecological adaptation

(责任编辑: 刘显亮)