

论文

# 松嫩平原不同生境羊草植硅体形态特征及环境意义

介冬梅<sup>①\*</sup>, 刘朝阳<sup>①</sup>, 石连旋<sup>②</sup>, 刘红梅<sup>①</sup>, 葛勇<sup>①</sup>

① 东北师范大学城市与环境科学学院, 长春 130024;

② 东北师范大学生命科学学院, 长春 130024

\* E-mail: jiedongmei@nenu.edu.cn

收稿日期: 2009-07-20; 接受日期: 2009-12-24

国家自然科学基金项目(批准号: 40201052, 30870238, 40971116)资助

**摘要** 本文对生长在5种不同pH生境里的羊草(*Leymus chinensis*)叶片中的植硅体进行分析, 探讨在不同pH生境中的羊草植硅体的特征, 揭示羊草的植硅体的环境指示意义, 为定量恢复微古环境提供参考. 实验结果表明松嫩平原5种不同pH生境的羊草叶片中所含的主要的植硅体类型相同, 主要类型有硅化的气孔、帽形、尖形、棒形、多边形和齿形等. 但在5种不同pH生境中同种形态的植硅体的百分含量明显不同, 随着环境中pH值的增加, 弱齿形、尖形以及硅化的气孔的数量都出现了增加的趋势, 气孔体积有变大的趋势, 植硅体总的数量有减少的趋势, 不同pH生境羊草植硅体形态特征不同, 说明羊草植硅体形态特征受土壤pH值控制. 当pH值在10.15~10.18左右时, 同种植硅体的百分含量和大小变化最明显, 说明羊草的耐盐碱pH极值可能在10.15~10.18左右.

**关键词**  
松嫩平原  
pH生境  
羊草  
植硅体  
环境意义

植硅体是发育在高等植物细胞或细胞间隙的一种具有特殊形态的二氧化硅矿物<sup>[1]</sup>. 目前关于植硅体的研究主要集中在植硅体的分类<sup>[1~4]</sup>、命名<sup>[5~7]</sup>以及植硅体在考古学和第四纪地质学中的应用<sup>[8~16]</sup>等方面. 近年来, 国内外很多学者采用植硅体作为古气候的代用指标恢复不同区域的古温度和古降水量, 反演了不同区域的古植被、古温度和湿度状况<sup>[17~27]</sup>. 植硅体之所以能够作为古环境的代用指标, 主要是依据不同湿度和温度环境条件下, 表土样品中大量的植硅体形态统计而得到的规律性认识, 而表土中的植硅体是来自植物体的, 它的形态和大小等特征受控

于植物细胞及细胞间隙的形态和大小, 而细胞及细胞间隙的发育是由周围环境及植物生理机制所决定的, 因此植物的植硅体与环境因子关系密切<sup>[1]</sup>, 而植物的植硅体与环境因子的关系的研究成果还很少见到, 植物的植硅体与其生长的土壤盐度之间的关系研究成果至今也还没有看到, 松嫩平原的有关植硅体的研究也少见报道. 本文选择在松嫩平原广泛分布的、在不同pH值环境中都能正常生长的羊草, 研究气候和土壤类型相同的背景下, 不同pH生境中的羊草的植硅体的特征, 揭示羊草的植硅体形态特征的受控因素, 为定量恢复微古环境提供参考.

### 1 研究区概况

实验所用的 5 种样品采自吉林省长岭县种马场东北师范大学草地生态实验站(44°30'~44°45'N, 123°31'~123°56'E, 图 1). 研究区位于中温带半湿润半干旱的季风气候区, 具有典型的大陆性气候特点. 温度和降水季节性差异很大, 最暖月平均气温为 22~25℃, 最冷月平均气温为-16~-22℃, 年降水量一般在 400~500 mm, 6~8 月是雨期, 降水量占全年的 60%, 年蒸发量约是降水量的 3~4 倍, 干燥度 1.1~1.5,  $\geq 10^{\circ}\text{C}$  的积温为 2140~2970℃, 春季干旱多风, 风速  $\geq 8\text{ m/s}$  的日数一般为 40 天, 风速  $\geq 17\text{ m/s}$  的大风日

数达 14~20 天. 土壤主要为黑钙土、草甸土和风沙土, 地带性植被主要是草甸草原. 本区为闭流区, 广大草原的中心交错分布有大面积的湿地和盐碱地. 其中, 分布最广、面积最大的是羊草群落, 野古草(*Arundinella hirta*)群落、拂子茅(*Calamagrostis epigejos*)群落和杂类草群落也到处可见. 由于过度放牧、过度开垦以及人类其他活动的影响, 羊草群落严重退化和盐碱化. 因此, 羊草在群落中的地位下降, 碱茅(*Puccinellia chinampoensis*)、碱蓬(*Suaeda corniculata*)、碱蒿(*Artemisia anethifolia*)等盐生植物越来越多<sup>[28-30]</sup>.

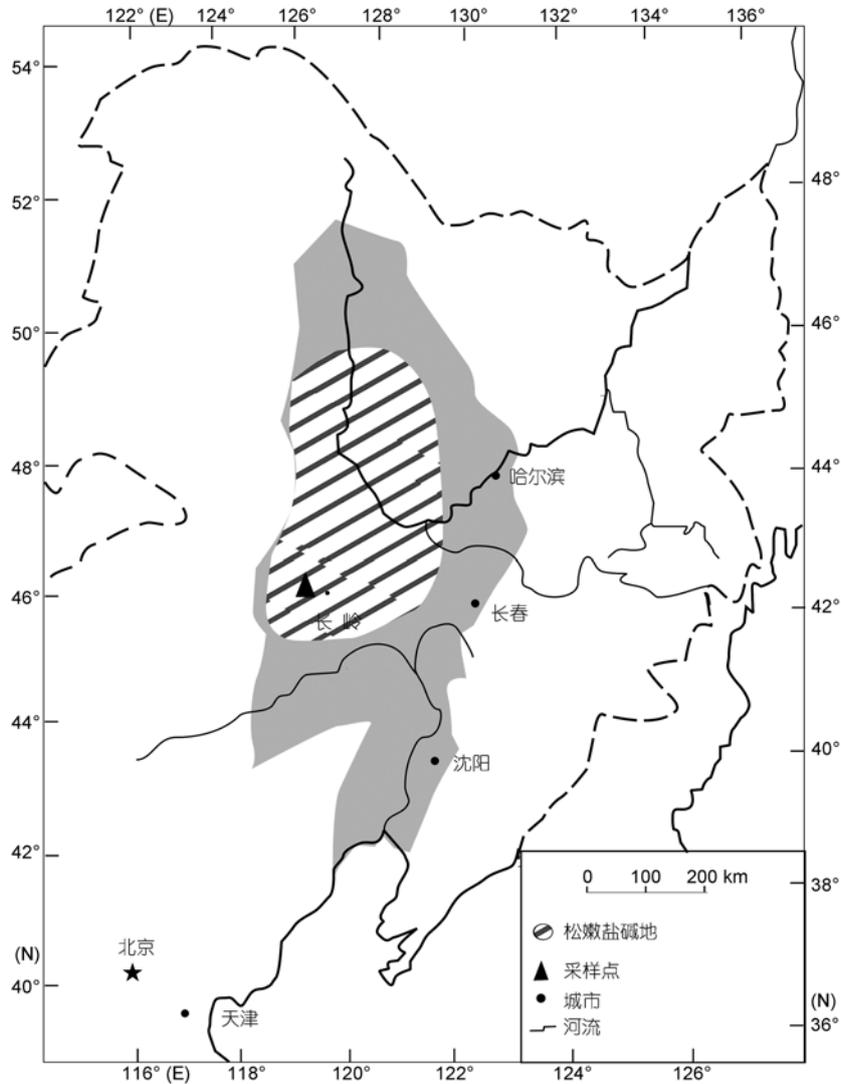


图 1 采样点位置图

## 2 材料和方法

### 2.1 材料

根据土壤的退化程度和羊草群落的不同密度, 实验选取了 5 个样方, 每个样方的大小为 3 m×3 m, 样方与样方之间相距不远, 因此气候条件是一致的(如: 气温、蒸发量、降水量等相同), 土壤类型也是一致的, 只有土壤的 pH 值不同. 样方的描述见表 1 和 2.

### 2.2 实验方法

实验采用湿式灰化法<sup>[28,29]</sup>. 实验步骤如下:

(1) 清洗. 在 5 个样品中分别选择成熟期的长度和宽度相同的羊草叶片, 用超声波清洗机反复清洗.

(2) 氧化. 将清洗干净的叶片剪成小段放入试管中, 加入浓硝酸, 水浴加热, 待溶液变澄清, 颜色变浅, 有机质全部被氧化.

(3) 离心清洗. 氧化结束后再向试管中加入蒸馏水, 用离心机(转速 2000 rpm)离心 10 min, 待样品冷却后, 将试管上部液体轻轻倒掉, 再加入蒸馏水, 如此反复离心清洗 3 次后, 再用无水乙醇离心 2 次, 最后保留少量的液体.

(4) 制片. 将试管中的液体震荡均匀, 用吸管吸出混合均匀的液体 1~3 滴, 滴在载玻片上, 用酒精灯加热, 待乙醇蒸发后, 滴上 1~2 滴加拿大树胶, 盖上盖玻片, 制成固定片.

(5) 鉴定与统计. 采用 MOTIC 生物显微镜鉴定统计样品, 每个样品统计植硅体至少 300 粒.

## 3 实验结果

本文对 5 种不同 pH 生境羊草叶片的植硅体进行了鉴定和统计, 共统计植硅体 2623 粒. 共鉴定植硅体类型 13 种, 它们分别是硅化的气孔、帽形、棒形、齿形、硅质突起、蜂窝状、尖形、多边形、板形、船形、圆形、方形和其他类型. 实验结果表明 5 种不同 pH 生境的羊草叶片中所含的主要的植硅体类型相同, 主要类型有硅化的气孔(硅化细胞没有统计意义, 一般情况下不做统计, 但从生理解剖角度来看, 不同生境中的同种植物的气孔会随环境改变发生变化, 因此本次实验把硅化的气孔也统计在内)、帽形、尖形、棒形、多边形和齿形等. 但是, 在 5 种不同 pH 生境中同种形态的植硅体的百分含量明显不同. 随着 pH 值的增加, 同种植硅体的百分含量呈波状变化, 植硅体颗粒也有变大的趋势, 而植硅体的数量有所减少. 同种植硅体的百分含量和植硅体颗粒大小在 pH 值为 10.15~10.18 左右时变化最明显.

### 3.1 植硅体百分含量

在 5 种不同 pH 生境(见表 1 和 2)中的羊草叶片中都存在大量的植硅体. 图 2 中展示了 7 种典型的羊草植硅体的光学显微照片. 图 3 展示的是几种含量较多的植硅体的素描图. 本文采用王永吉和吕厚远<sup>[1]</sup>的禾本科植物的分类系统对羊草植硅体进行分类和命名. 表 3 列出了 5 种羊草叶片的各种形态的植硅体百分含量. 其中, 6 种主要类型的数量变化见表 3. 从表 3 中可以看出, 5 种生境的羊草中数量最多的植硅体

表 1 实验样地设置<sup>a)</sup>

样地编号	中心位置	海拔(m)	植被群落特征	退化程度
样地 1	44°35'33.6"N, 123°30'22.8"E	143	羊草+芦苇群落	未
样地 2	44°35'35.8"N, 123°30'22.7"E	143	羊草+虎尾草+芦苇群落	轻
样地 3	44°35'35.4"N, 123°30'21.6"E	141	虎尾草+羊草+碱茅群落	中
样地 4	44°35'33.6"N, 123°30'26.0"E	141	碱茅+虎尾草+碱蓬+羊草群落	重
样地 5	44°35'34.6"N, 123°30'23.9"E	139	碱蓬+碱茅+虎尾草+羊草群落	严重

a) 芦苇(*Phragmites australis*); 虎尾草(*Chloris virgata*)

表 2 五个样地的土壤 pH 值和电导率

样地编号	1	2	3	4	5
pH	8.23±0.01	9.71±0.00	10.18±0.03	10.15±0.01	10.29±0.04
电导率(μS/cm)	85±3	169±5	226±5	318±7	612±8

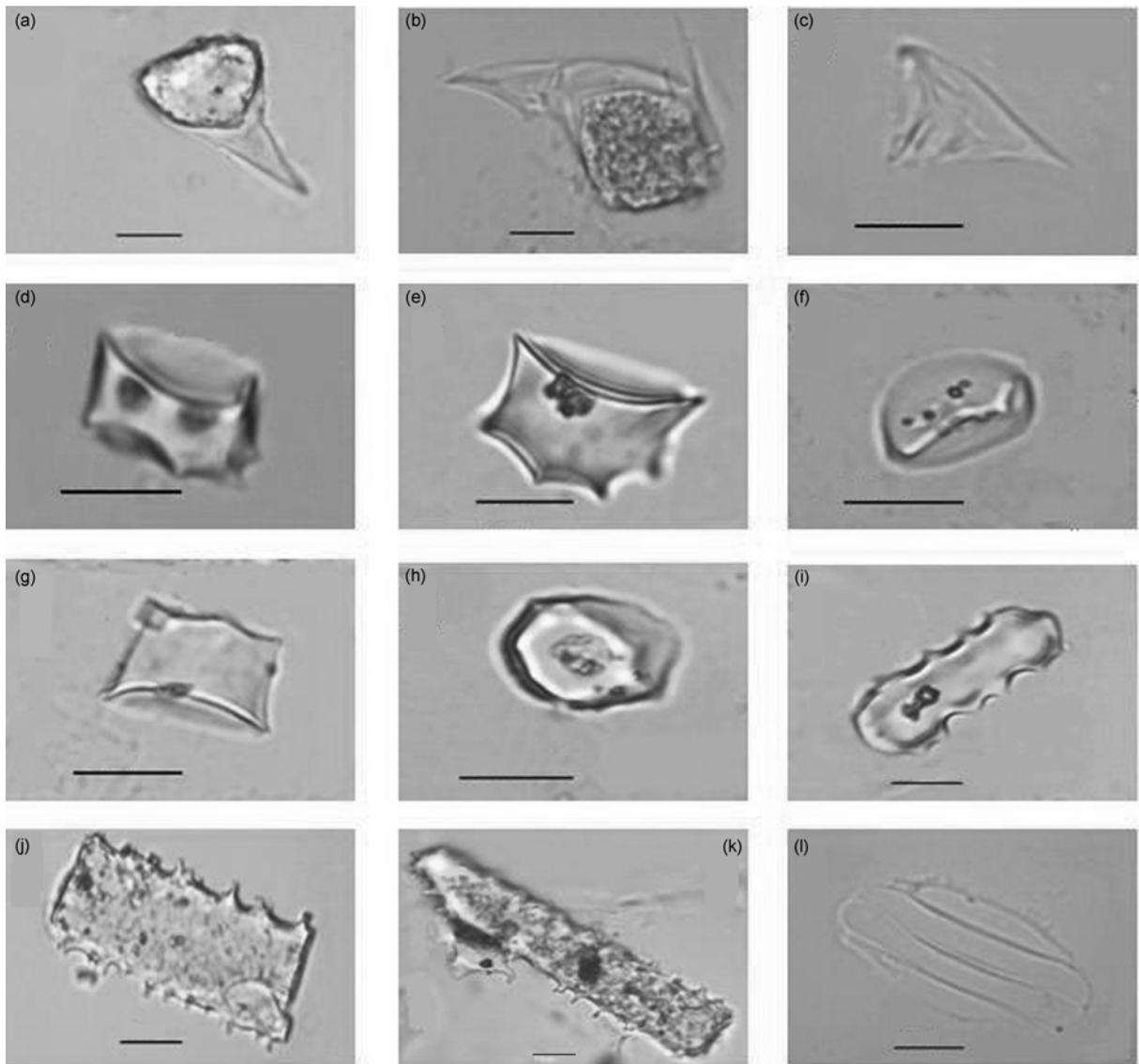


图2 羊草叶片中7种最具代表性的植硅体光学显微镜下照片

(a)~(c) 尖形; (d), (e) 刺帽形; (f): 尖顶帽形; (g), (h) 平顶帽形; (i) 齿形; (j), (k) 突起棒形; (l) 硅化的气孔. 比例尺=10 μm

类型有硅化的气孔、帽形、尖形、棒形、多边形和多边板形和齿形, 它们的总含量高达 92.1%, 图 4 显示, 随着 pH 值的增加, 这几种主要形态的植硅体的百分含量呈波状变化. 硅化的气孔、帽形、棒形和齿形的百分含量变化曲线一致, 随着 pH 值的增加硅化气孔的百分含量由 23.2% 增加到 40.1%, 然后又减少到 29.7%, 最后又有少量的增加. 帽形的百分含量从 27.1% 增加到 37.4%, 然后又减少到 29.7%, 最后又增加到 34.7%. 尖形和多边板形的百分含量变化趋势则刚好和硅化的气孔、帽形、齿形的相反, 随着 pH 值的增

加, 尖形的百分含量从 14.0% 减少到 3.2%, 然后又增加到 17.2%, 最后减少到 9.5%, 多边形板的百分含量随着 pH 值的增加从 4.9% 减少到 2.9%, 然后又增加到 4.7%. 这 6 种主要的植硅体的百分含量变化的拐点都在样品 3 或 4, 即当环境的 pH 值在 10.15~10.18 左右时这几种主要形态的植硅体的百分含量变化最明显.

### 3.2 植硅体形态大小

本文使用 Motic 生物显微镜在放大 900 倍的条件

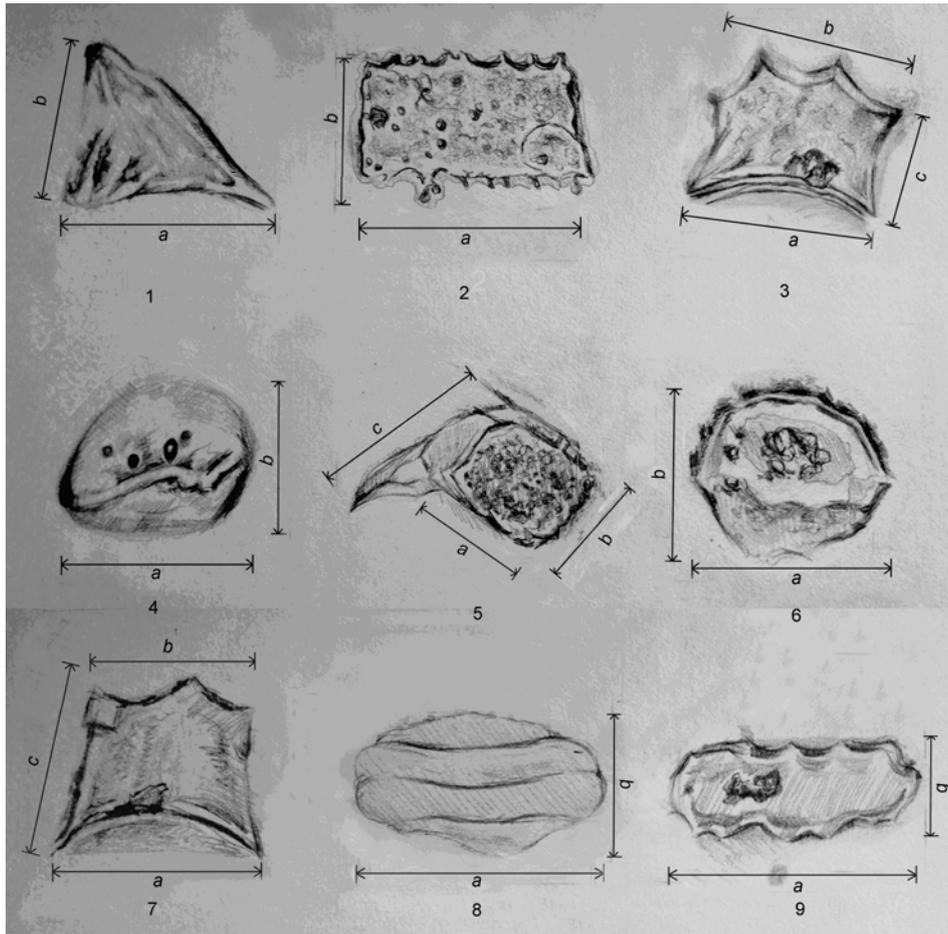


图3 不同类型植硅体形态参数

1.  $a$ -尖长,  $b$ -底座宽. 2.  $a$ -长,  $b$ -宽. 3.  $a$ -下底面长,  $b$ -上底面长,  $c$ -高. 4.  $a$ -长,  $b$ -宽. 5.  $a$ -底面长,  $b$ -底面宽,  $c$ -尖长. 6.  $a$ -长,  $b$ -宽. 7.  $a$ -下底面长,  $b$ -上底面长,  $c$ -高. 8.  $a$ -长,  $b$ -宽. 9.  $a$ -长,  $b$ -宽

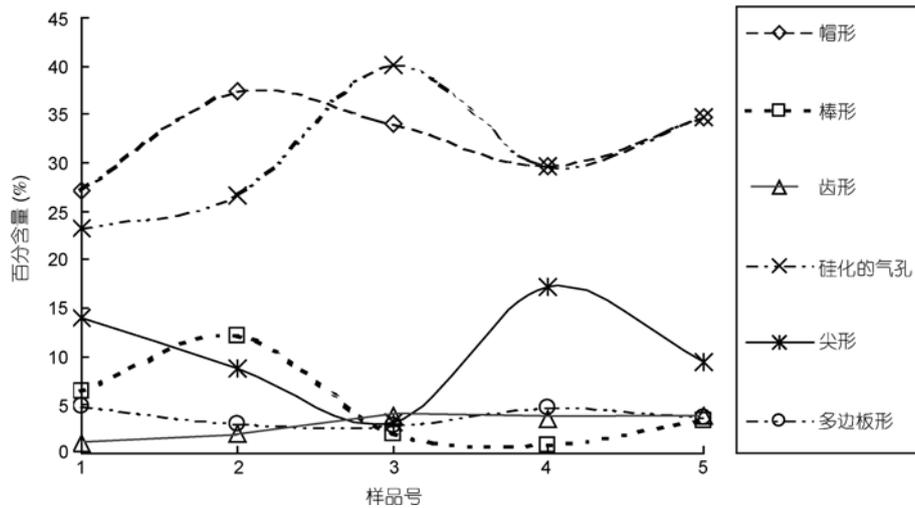


图4 六种主要植硅体百分含量变化曲线

表 3 植硅体类型、数量和百分含量统计表<sup>a)</sup>

类型	1号样品	2号样品	3号样品	4号样品	5号样品
帽形	27.1	37.4	34.7	34.0	29.7
尖顶帽形	14.6	21.8	22.6	22.4	12.5
平顶帽形	6.2	6.1	2.9	9.7	6.2
刺帽形	6.4	9.5	8.7	7.5	5.9
棒形	6.4	12.1	2.0	0.8	3.3
平滑棒形	1.9	2.4	0.0	0.3	1.8
突起棒形	4.5	9.7	2.0	0.5	1.5
齿形	1.0	2.1	3.8	3.6	3.9
弱齿形	0.8	2.1	3.2	2.2	3.4
其他齿形	0.2	0.0	0.6	1.4	0.5
硅质突起	1.0	2.4	0.3	2.8	0.9
蜂窝状	1.2	1.0	0.6	0.0	4.0
硅化的气孔	23.2	26.6	34.7	40.1	29.7
尖形	14.0	8.7	3.2	17.2	9.5
多边板形	4.9	3.1	2.9	4.7	3.7
板形	0.5	0.0	0.6	4.2	0.4
船形	0.9	0.3	1.1	0.0	0.2
圆形	1.0	0.3	0.0	0.0	0.2
方形	1.9	1.0	3.8	1.7	1.3
其他形态	16.9	5.0	7.6	5.6	3.2
百分含量	100	100	100	100	100
总个数	1084	380	344	360	455

a) 帽形是尖顶帽形、平顶帽形和刺帽形的合并; 棒形是平滑棒形和突起棒形的合并; 齿形是弱齿形和其他齿形的合并

下观察和统计了5种生境羊草叶片的植硅体,并测量了硅化的气孔、棒形、齿形、硅质突起、蜂窝状植硅体、多边板形、板形等类型的长度和宽度,帽形的高度和上下两个底面的长度(如果照的是帽形的俯视图,则测量的是可见底面的长度和宽度),尖形底座的长度和宽度,以及尖的长度,表4中列出了主要植硅体的描述参数,从表4中,可以看出5种样品中同种形态的植硅体的大小有一定的差别,随着pH值的增加,植硅体有变大的趋势,同种植硅体在样品3或4是最大的.随着pH值的增加,硅化的气孔的宽度从9.9 μm(中值)增加到10.1 μm(中值),然后又减少到8.5 μm(中值),硅化气孔的长度从36.9 μm(中值)增加到40.0 μm(中值),然后又减少到37.2 μm(中值),其他类型也有相同的变化趋势.

#### 4 讨论与结论

对早熟禾亚科植硅体的研究前人已经取得了很多成果.早期的报道认为早熟禾亚科植硅体组合以

圆形、椭圆形、矩形为主<sup>[11]</sup>.Kondo等<sup>[13]</sup>认为早熟禾亚科植硅体典型形态有船形、帽形、堆形、星形和齿形,棒形和尖形也较丰富,但长方形或方形在早熟禾亚科中不常见.王永吉和吕厚远<sup>[1]</sup>将早熟禾亚科植硅体归为11个类型,包括两齿形、三齿形、多齿形、宽弱齿形、窄弱齿形、条状弱齿形、方齿形、平顶帽形、尖顶帽形、锥形和星形.黄翡等<sup>[30]</sup>曾做过内蒙古典型羊草草原的羊草的植硅体分析,其结果是羊草中圆形植硅体(黄翡文章中的圆形,本文命名为帽形)占69.1%,羊草表皮短细胞中齿形极少甚至缺乏;羊草群落表土的圆形植硅体占56.8%,齿形占9.7%<sup>[31]</sup>.本文研究结果显示在羊草叶片中存在数量可观、形态多样的植硅体.羊草叶片中最具有代表性的植硅体形态有硅化的气孔、帽形、尖形、棒形、多边板形和齿形.羊草的植硅体中帽形最多(如果不计入硅化的气孔),百分含量高达56.8%,齿形占6.0%左右.羊草在植物分类上属于禾本科早熟禾亚科,本文鉴定的羊草植硅体主要类型与前人分析的羊草植硅体主要类型相同,与已研究过的早熟禾亚科中其他植物的

表4 主要类型植硅体参数统计表<sup>a)</sup>

形状	样地编号	a(μm)		b(μm)		c(μm)	
		中值±方差	值域	中值±方差	值域	中值±方差	值域
硅化的气孔	1	36.9±4.5	28.3~46.0	9.9±1.8	2.4~13.0	—	—
	2	36.0±3.9	29.0~46.7	9.8±2.1	5.6~14.1	—	—
	3	36.2±6.7	18.7~45.5	10.1±2.4	5.3~19.6	—	—
	4	40.0±3.7	30.2~45.1	9.0±1.8	4.6~10.8	—	—
	5	37.2±4.1	29.5~47.2	8.5±1.3	6.3~11.7	—	—
帽形	1	12.2±6.6	5.8~45.8	7.8±3.4	3.8~14.9	8.9±4.9	2.6~28.6
	2	14.0±2.8	8.4~20.2	12.4±2.7	6.6~18.9	8.4±2.4	2.5~14.9
	3	13.1±3.0	9.9~21.1	8.2±3.3	3.8~14.8	8.0±2.4	4.4~13.7
	4	16.5±3.8	10.6~26.4	15.4±3.5	6.0~27.4	9.4±3.0	4.6~16.9
	5	11.1±3.7	4.4~16.1	13.0±2.6	6.9~18.9	8.4±2.5	3.0~14.1
尖顶帽形	1	13.5±9.8	7.0~45.8	—	—	6.7±4.5	2.6~28.6
	2	12.2±2.2	6.7~16.2	12.2±2.1	9.1~14.6	7.4±2.3	2.5~12.3
	3	12.6±2.1	9.9~21.1	8.2±2.3	6.5~13.4	7.1±2.1	4.4~10.7
	4	15.0±3.6	6.0~24.0	13.9±3.6	12.4~20.5	9.2±2.8	4.6~16.3
	5	13.3±2.6	6.9~18.9	9.1±4.6	4.7~16.1	11.3±2.7	3.0~14.1
平顶帽形	1	12.2±2.7	6.5~14.8	6.8±2.9	3.8~11.5	—	—
	2	13.5±2.7	9.1~18.6	14.8±2.1	11.2~19.8	8.7±6.4	11.7~19.8
	3	14.8±2.3	11.7~17.8	13.9±2.1	7.3~14.4	—	—
	4	17.7±4.4	10.6~26.4	16.0±3.2	10.2~27.4	9.5±3.2	5.2~16.3
	5	—	—	12.4±3.0	8.1~18.9	8.1±2.2	4.0~12.0
刺帽形	1	11.8±3.3	5.8~15.1	10.9±2.5	8.7~14.9	9.0±2.1	5.9~12.6
	2	14.1±2.6	8.4~20.2	12.4±3.0	6.6~18.9	9.2±2.1	5.5~14.9
	3	13.7±2.6	11.0~20.8	8.6±3.9	3.8~14.8	8.2±2.5	5.0~13.7
	4	15.6±2.2	11.2~16.7	14.6±3.8	10.7~23.8	8.9±2.9	4.8~13.9
	5	11.1±3.1	4.4~13.4	12.5±2.7	7.0~17.6	9.3±1.6	5.2~11.5
尖形	1	17.6±4.4	14.8~26.9	8.8±5.0	2.5~28.4	21.3±11.8	4.8~57.9
	2	11.3±15.9	5.8~58.2	10.0±3.8	6.1~20.0	15.6±8.0	4.0~37.6
	3	13.1±8.0	9.7~31.8	8.7±2.6	5.8~12.0	16.9±5.2	14.2~27.9
	4	16.3±7.2	7.3~33.8	12.9±4.4	5.3~25.2	19.1±8.5	9.3~42.2
	5	16.5±9.3	6.5~45.7	10.5±5.1	5.2~23.5	20.25±9.6	2.7~39.9
棒形	1	42.0±13.8	19.3~72.2	13.3±7.1	4.7~25.3	—	—
	2	48.3±12.4	18.1~72.8	10.6±4.5	1.8~15.7	—	—
	3	43.0±8.0	38.8~58.5	12.1±3.9	7.4~16.4	—	—
	4	51.9±12.9	46.1~74.4	7.8±3.8	5.1~13.9	—	—
	5	44.3±10.0	32.6~69.1	6.8±21.0	3.7~76.5	—	—
平滑棒形	1	42.0±17.9	19.3~47.2	5.2±7.0	5.0~21.0	—	—
	2	49.9±4.8	42.8~53.3	2.5±0.6	1.1~2.8	—	—
	3	—	—	—	—	—	—
	4	46.1	46.1	5.1	5.1	—	—
	5	49.4±16.5	37.1~71.7	5.4±2.5	3.7~76.5	—	—
突起棒形	1	41.9±14.8	20.6~72.2	14.7±6.2	4.7~25.3	—	—
	2	48.3±13.2	18.1~72.8	11.0±3.8	3.7~15.7	—	—
	3	43.0±8.0	38.8~58.5	12.1±3.9	7.4~16.4	—	—
	4	55.8±13.6	47.9~74.4	8.8±3.7	6.7~13.9	—	—
	5	44.7±12.9	32.6~69.1	9.0±3.8	3.7~13.7	—	—
齿形	1	32.0±8.3	14.3~40.0	11.8±9.2	3.8~32.7	—	—
	2	35.4±24.6	23.5~76.1	11.6±3.8	7.4~17.9	—	—
	3	51.4±14.3	23.8~58.4	9.2±4.4	7.2~19.0	—	—
	4	21.6±15.1	15.9~71.9	11.4±3.6	7.5~19.3	—	—
	5	34.4±11.5	19.7~52.1	8.9±6.8	4.1~27.6	—	—

a) 植硅体统计参数: 对于硅化的气孔、棒形、平滑棒形、突起棒形和齿形来说, *a* 代表长度, *b* 代表宽度; 对于帽形来说, *a* 代表上底面的长, *b* 代表下底面的长, *c* 代表高(如果照的是帽形的俯视图, *a* 代表所见底面的长, *b* 代表这个底面的宽); 对于尖形来说, *a* 代表底座的长, *b* 代表底座的宽, *c* 代表尖长. 说明: 帽形是尖顶帽形、平顶帽形和刺帽形的合并; 棒形是平滑棒形和突起棒形的合并

植硅体组合相近, 植硅体大小也相似. 如研究发现早熟禾亚科中的直穗鹅观草(*Roegneria turczaninovii*)、东瀛鹅观草(*Roegneria mayebarana*)、日本看麦娘(*Alopecurus japonicus*)和小麦(*Triticum sativum*)中帽形植硅体丰富, 含量达到 60.0%~80.0%, 帽形植硅体大小为 10~20  $\mu\text{m}$ , 齿形植硅体大小为 20~50  $\mu\text{m}$ . 本文的帽形植硅体大小为 6.7~16.5  $\mu\text{m}$ , 齿形植硅体大小为 8.9~51.4  $\mu\text{m}$ . 与前人研究结果有所不同的是本文帽形植硅体中除了平顶帽形和尖顶帽形植硅体外, 还出现刺帽形植硅体, 多边形植硅体在前人的研究结果中也未看到, 这一结果对早熟禾亚科植硅体研究是一个有益的补充.

羊草是耐盐植物, 对不同的盐碱环境都能够适应. 从以往的研究来看羊草对盐碱环境的适应是通过自身生理功能的主动调节实现的. 随着环境的改变, 同种植物的解剖结构<sup>[32-38]</sup>和生理生化过程<sup>[39]</sup>都发生了不同程度的改变. 石连旋<sup>[39]</sup>的研究显示: 伴随着草地的盐碱化程度的加重, 不同样地间羊草的脯氨酸等的含量呈先增加后降低的趋势. 陆静梅和李建东<sup>[34]</sup>研究表明: 生长在黑钙土上的羊草叶子较薄, 叶肉细胞排列紧密, 胞间隙小, 而生长在碱土上的羊草叶片较厚, 下表皮角质层很厚, 气孔较多, 叶肉细胞较疏松, 胞间隙大. 也就是说, 同种不同生境中的植物的细胞, 为了适应环境, 其大小和数量, 甚至形态都会发生明显改变, 植硅体是在植物生理作用下, 发育在细胞内腔和细胞间隙的一种精巧的结构, 植物的植硅体形态特征的变化也应该是植物通过自身调节适应土壤 pH 环境的结果. 本次实验对硅化气孔的数量和大小进行了统计, 讨论硅化的气孔所揭示的环境意义. 实验结果表明每个样品中硅化的气孔数量都很多, 而且随着环境中 pH 值的升高, 它的数量逐渐增加, 当 pH 为 10.15 时硅化的气孔数量最多. 当 pH 为 10.18 时硅化的气孔最大. 随着 pH 的增加, 气孔数量增加, 气孔体积变大说明羊草与外界气体交换能力增强, 光合作用增强, 对环境产生了抗逆适应. 随着 pH 值增加, 本文中羊草植硅体颗粒变大, 可能与细胞间隙变大有关.

吕厚远等<sup>[21]</sup>对中国宝鸡表土植硅体的研究表明帽形和尖形植硅体增多, 说明干草原向草原荒漠类型转化, 指示草原退化, 环境变干的过程. 本文植硅体中齿形多为弱齿形, 随着土壤中 pH 值的增加, 1 号

样品到 5 号样品中弱齿形含量为 0.8%~3.4%, 尖形为 3.2%~17.2%, 都出现了相应的增加, 帽形和尖形植硅体增多, 指示植物生理性干旱的加剧过程, 这充分说明羊草通过调整细胞形态适应盐碱环境. 因此, 羊草的植硅体形态特征的变化实际上就是对逐渐增加的土壤盐碱程度的适应. 植硅体中水分的含量也是随环境变化而变化的, 水分含量最高可以达 30%, 一般在 10%. 前人研究<sup>[1]</sup>显示, 植硅体这类非晶质矿物具有其他结晶矿物所没有的分子筛, 它可以储存和过滤水分, 表皮细胞硅化形成一个坚硬的保护层, 可以起到昼夜水分调节器的作用, 提高植物抗旱的作用, 随着 pH 值增加, 羊草植硅体颗粒变大, 其自身调节水分能力增强, 这也说明羊草植硅体形态特征的变化与土壤 pH 值变化有关.

研究表明耐盐植物进行自我调节对盐碱的适应是有一定限度的, 当土壤中含盐量增加到 1%以上, pH 值达到 10 以上时, 羊草这类植物则不能正常生长而会被一些真盐植物所代替. 它对盐碱的适应也存在忍耐极限, 已经达到忍耐极限如果再增加 pH 值, 羊草的种群密度应该逐渐减少, 生长状况不良<sup>[32]</sup>, 羊草在群落中所起的作用逐渐下降. 本文 5 种 pH 生境中羊草的几种主要形态的植硅体的百分含量和形态大小变化的拐点都在样品 3 或 4, 即 pH 为 10.15~10.18 时, 它的植硅体的形态和大小变化最明显, 这种变化正说明羊草的植硅体的特征是其生长环境的 pH 值影响的, 5 种 pH 生境的植硅体形态特征与其所生长的土壤 pH 值可能存在某种相关. 5 个样品的羊草叶片的光合速率、蒸腾速率、气孔导度、细胞间 CO<sub>2</sub> 浓度差、水分利用效率日平均值都表现出在退化演替的初期增加的现象, 在达到一定程度后, 伴随着退化的加重呈逐渐降低的趋势. 脯氨酸等其他生化指标的突变也出现在样品 3 或 4<sup>[39]</sup>, 采用松嫩草地盐碱土作为处理液, 进行了模拟盐碱胁迫实验. 结果同样显示出, 羊草幼苗在一定的盐碱处理时, 其长势良好, 而且植株高度、重量要比没有盐碱条件下要高; 但是在高浓度盐碱处理时, 其高度和重量下降. 羊草幼苗叶片中可溶性总糖、可溶性蛋白质、叶绿素含量在一定浓度盐碱胁迫时表现出相似的变化<sup>[39]</sup>. 这个结果不仅说明羊草的植硅体形态特征与其生长的土壤 pH 值有关, 而且它们之间存在非线性关系, 羊草的植硅体形态特征对其土壤 pH 环境有指示意义, 可为恢复古微环境提供参考.

**致谢** 东北师范大学美术学院的张琪帮助绘制植硅体的素描图, 中国科学院地质与地球物理研究所的吕厚远研究员在写作过程中提出了很多建设性的意见, 审稿人提出修改意见, 在此一并表示感谢.

## 参考文献

- 1 王永吉, 吕厚远. 植物硅酸体研究及应用. 北京: 海洋出版社, 1992
- 2 吕厚远, 贾继伟, 王伟铭, 等. “植硅体”含义和禾本科植硅体的分类. 微体古生物学报, 2002, 19: 389—396
- 3 Mulholland S C, Rapp G Jr. A morphological classification of grass silica-bodies. In: Pearsall D M, Piperno D R, eds. Phytolith Systematics: Advances in Archaeological and Museum Science. New York: Plenum Press, 1992. 65—89
- 4 Brown D A. Prospects and limits of a phytolith key for grasses in the central United States. J Archaeol Sci, 1984, 11: 345—368
- 5 Mulholland S C. Phytolith shape and frequencies in North Dakota grasses: A comparison of general patterns. J Archaeol Sci, 1989, 16, 489—511
- 6 Carnelli A L, Theurillat J P, Madella M. Phytolith types and type-frequencies in subalpine-alpine plant species of the European Alps. Rev Palaeobot Palynol, 2004, 129: 39—65
- 7 Fahmy A G. Diversity of lobate Phytoliths in grass leaves from the Sahel region, West Tropical Africa: Tribe Paniceae. Plant Syst Evol, 2008, 270: 1—23
- 8 秦颖, 姚政权, 魏国锋, 等. 利用植硅体示踪九连墩战国楚墓出土青铜器产地. 中国科学技术大学学报, 2008, 38: 326—330
- 9 张玉兰, 张敏斌, 宋建. 从广富林遗址中的植硅体组合特征看先民农耕发展. 科学通报, 2003, 48: 96—99
- 10 靳桂云, 燕生东, 宇田津彻郎, 等. 山东胶州赵家庄遗址 4000 年前稻田的植硅体证据. 科学通报, 2007, 52: 2161—2168
- 11 Piperno D R. Phytolith Analysis: An Archaeological and Geological Perspective. San Diego: Academic Press, 1988
- 12 Horrocks M, Deng Y, Ogden J, et al. A reconstruction of the history of a Holocene sand dune on Great Barrier Island, northern New Zealand, using pollen and phytolith analyses. J Biogeogr, 2000, 27: 1269—1277
- 13 Kondo R, Childs C, Atkinson L. Opal Phytoliths of New Zealand. Lincoln: Manaaki Whenua Press, 1994
- 14 Madella M. Phytoliths from a Central Asia loess-paleosol sequence and modern soils: Their taphonomical and palaeoecological implication. In: Pinilla A, ed. The State of the Art of Phytoliths in Plants and Soils. Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 1997. 49—58
- 15 黄翥, Lisa K, 熊尚发, 等. 内蒙古中东部全新世草原植被、环境及人类活动. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2004, 34: 1029—1040
- 16 Bremond L, Alexandre A, Véla E, Guiot J. Advantages and disadvantages of Phytoliths analysis for the reconstruction of Mediterranean vegetation: An assessment based on modern phytolith, pollen, and botanical data (Luberon, France). Rev Palaeobot Palynol, 2004, 129: 213—228
- 17 Fredlund G G, Tieszen L T. Modern phytolith assemblages from the North American Great Plains. J Biogeogr, 1994, 21: 321—335
- 18 Fredlund G G, Tieszen L L. Phytolith and carbon isotope evidence for late Quaternary vegetation and climate change in the southern Black Hills, South Dakota. Quat Res, 1997, 47: 206—217
- 19 Guiot J, Harrison S P, Prentice I C. Reconstruction of Holocene precipitation patterns in Europe using pollen and lake-level data. Quat Res, 1993, 40: 139—149
- 20 Iriarte J, Paz E A. Phytolith analysis of selected native plants and modern soils from southeastern Uruguay and its implications for paleoenvironmental and archeological reconstruction. Quat Int, 2008, doi: 10.1016/j.quaint.2007.10.008
- 21 吕厚远, 吴乃琴, 刘东生, 等. 150 ka 来宝鸡黄土植物硅酸体组合季节性气候变化. 中国科学 D 辑: 地球科学, 1996, 26: 131—136
- 22 Birks H J B. Numerical tools in palaeolimnology—progress, potentialities, and problems. J Paleolimn, 1998, 20: 307—332
- 23 Lu H Y, Wu N Q, Yang X D, et al. Phytoliths as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in China I: Phytolith-based transfer function. Quat Sci Rev, 2006, 25: 945—959
- 24 Lu H Y, Wu N Q, Yang X D, et al. Phytoliths as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in China II: Palaeoenvironmental reconstruction in the Loess Plateau. Quat Sci Rev, 2007, 26: 759—772
- 25 Prebble M, Shulmeister J. An analysis of phytolith assemblages for the quantitative reconstruction of late Quaternary environments of the Lower Taieri Plain, Otago, South Island, Zealand II. Palaeoenvironmental reconstruction. J Paleolimnol, 2002, 27: 415—427
- 26 Prebble M, Schallenberg M, Carter J, et al. An analysis of phytolith assemblages for the quantitative reconstruction of late Quaternary environments of the Lower Taieri Plain, Otago, South Island, Zealand I. Modern assemblages and transfer function. J Paleolimnol, 2002, 27: 393—413
- 27 Wu N Q, Lu H Y, Sun X J, et al. Climatic factor transfer function from Opal Phytolith and its application in paleoclimate reconstruction of

- China loess-paleosol sequence. *Sci Geol Sin*, 1995, Suppl 1: 105—114
- 28 王永吉, 吕厚远. 植物硅酸体的分析方法. *植物学报*, 1994, 36: 797—804
- 29 徐德克, 李泉, 吕厚远. 棕榈科植硅体形态分析及其环境意义. *第四纪研究*, 2005, 25: 785—982
- 30 黄翡, Lisa K, 黄凤宝. 内蒙古典型草原禾本科植硅体形态. *古生物学报*, 2004, 43: 246—253
- 31 黄翡, Lisa K, 黄凤宝. 内蒙古草原中东部现代表土植硅体组合与植被关系. *微体古生物学报*, 2004, 21: 419—430
- 32 郑慧莹, 李建东. 松嫩平原盐生植物与盐碱化草地的恢复. 北京: 科学出版社, 1999
- 33 殷秀琴. 松嫩沙地的植被类型及其分布. 见: 肖荣寰, 等, 主编. 松嫩沙地的土地沙漠化研究. 长春: 东北师范大学出版社, 1995. 81—87
- 34 陆静梅, 李建东. 松嫩草地五种耐盐碱植物叶表皮的解剖观察. *东北师大学报自然科学版*, 1994, 3: 79—82
- 35 陆静梅, 李建东. 同种不同生态环境植物解剖结构比较研究. *东北师大学报自然科学版*, 1994, 3: 100—103
- 36 王桂芹, 张常钟, 陆静梅, 等. 不同生态环境野生大豆的结构比较研究. *应用生态学报*, 1999, 10: 696—698
- 37 颜宏, 赵伟, 盛艳敏, 等. 碱胁迫对羊草和向日葵的影响. *应用生态学报*, 2005, 16: 1497—1501
- 38 Kingsbury R W, Epstein E, Peary R W. Physiological responses to salinity in selected kinds of wheat. *Plant physiol*, 1984, 74: 417—423
- 39 石连旋. 松嫩不同盐碱化羊草草甸草原羊草光合及逆境生理生态特性研究. 博士学位论文. 长春: 东北师范大学. 2007