

潘 昕^{1,2}, 邱 权¹, 李吉跃¹, 王军辉³, 何 茜¹, 苏 艳¹, 马建伟⁴, 杜 坤⁴
(1 华南农业大学 林学院, 广东 广州 510642; 2 福州市林业局, 福建 福州 350007;
3 中国林业科学研究院 林业研究所/国家林业局 林木培育重点实验室, 北京 100091;
4 甘肃省小陇山林业科学研究所, 甘肃 天水 741022)

基于叶片解剖结构对青藏高原 25 种灌木的抗旱性评价

摘要:【目的】研究青藏高原 25 种灌木叶片解剖结构和气孔特征,了解其水分适应机制,为青藏高原地区造林筛选优良耐旱植物提供参考依据.【方法】通过常规石蜡切片技术,对比叶片角质层、上下表皮、栅栏组织、海绵组织和叶片厚度等 12 项指标,运用主成分分析和隶属函数法对供试植物进行抗旱性能分析与评价.【结果和结论】25 种植物叶片具有典型的旱生结构,叶片厚度最高为 323.00 μm、平均为 186.25 μm,上表皮角质层厚度最高为 4.83 μm、平均为 1.71 μm,上表皮平均比下表皮厚 30.00%,气孔小而密集,这是植物长期适应高原干旱环境的进化结果,12 项指标的种间差异极显著.通过主成分分析法结合各指标的变异系数筛选出 5 项具有代表性的抗旱指标:气孔密度、叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度和角质层厚度,运用隶属函数值法对各树种的抗旱性能评分排序,将 25 种植物分为抗旱性极强树种、抗旱性较强树种、抗旱性一般树种和抗旱性较弱树种.

关键词:灌木; 叶片解剖结构; 气孔特征; 抗旱性; 干旱胁迫; 青藏高原
中图分类号:S718.43 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-411X(2015)02-0061-08

Drought resistance evaluation based on leaf anatomical structures of 25 shrubs on the Tibetan Plateau

PAN Xin^{1,2}, QIU Quan¹, LI Jiyue¹, WANG Junhui³, HE Qian¹, SU Yan¹, MA Jianwei⁴, DU Kun⁴
(1 College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China;
2 Fuzhou Forestry Bureau, Fuzhou 350007, China; 3 Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry/Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China;
4 Xiaolongshan Forestry Science and Technology Research Institute, Tianshui 741022, China)

Abstract:【Objective】This study reported the leaf anatomical structure, stomatal characteristics, and the response mechanism of water adaptability of 25 shrubs on Tibetan Plateau, with an aim to provide a reference beneficial to afforestation and selection of drought-resistant plants on the Tibetan Plateau and an attempt to outline how to screen excellent drought-resistant plants. 【Method】Conventional paraffin section technique was used to make comparison with 12 indexes such as the thickness of leaf cuticle, upper epidermis, lower epidermis, palisade tissue, spongy tissue, and leaf thickness. The principal component analysis and subordinate function were used to develop a system to analyze and evaluate the plant drought resistance. 【Result and conclusion】The result showed that the leaves of all the 25 shrubs had typical xeromorphic structures, and the maximum leaf thickness was up to 323.00 μm, 186.25 μm on average, and the maximum epidermal layer thickness was up to 4.83 μm, with an average of 1.71 μm, which presented that upper epidermis was 30.00% thicker than lower epidermis averagely, proving that the leaf

收稿日期:2013-10-23 优先出版时间:2015-01-21
优先出版网址:<http://www.cnki.net/kcms/detail/44.1110.s.20150121.0934.009.html>
作者简介:潘 昕(1989—),女,硕士研究生, E-mail:xiaowandoujiajia@126.com;通信作者:李吉跃(1959—),男,教授,博士, E-mail:ljjymy@vip.sina.com;王军辉(1972—),男,研究员,博士, E-mail:wangjh@caf.ac.cn
基金项目:林业公益性行业科研专项(200904033);科学技术部农业科技成果转化资金项目(2011GB24320010)

stomata were small and dense as the result of long-term adaptive evolution in a drought plateau environment. Moreover, 12 indicator species differed from each other significantly. The five representative drought resistance indexes, including stomatal density, leaf thickness, palisade tissue thickness, spongy tissue thickness and stratum corneum thickness had been screened through a principal component analysis combined with the variation coefficient of each index. By using the method of subordinate function values, this study provides a sketch of content on sorting drought performance into different levels, including highly drought-resistant species, drought-tolerant species, drought-resistant in general species, and drought-sensitive species.

Key words: shrub; leaf anatomical structure; stomatal characteristic; drought resistance; drought stress; Tibetan Plateau

植物的抗旱能力是在长期受到水分胁迫后通过遗传变异和自然选择而逐渐形成的。这种胁迫抗性与植物的内部结构、生理状况有密切的关系^[1]。青藏高原平均海拔 4 000 m 以上,被称为世界的第三极^[2],具有太阳辐射强、日照时间长、湿度分布不平衡、低温等独特的高原气候特点,降水分布表现出明显的地域性和季节性差异,降水量主要受西南季风控制,东南部年均降水量 > 400 mm,西北部不足 100 mm,植被从东南到西北随自然条件的水平、垂直及坡向变化,依次出现森林、草甸、草原和荒漠^[3-5]。因此,选择适宜在青藏高原环境下生长的耐旱树种具有重要意义。

叶片是高等植物进行光合作用的重要器官,也是植物进行气体交换、水分蒸腾、运输的门户,其形态结构特征直接影响到植物的生理活动和生态功能。叶片对环境因子如降水、温度、海拔等的变化最为敏感,具有较大的变异性和可塑性^[6-7],且叶表皮特征和解剖结构已被广泛应用于系统分类学的研究和种属间亲缘关系的确定,并与植物的抗旱性呈一定的相关性^[8-11]。严酷的气候条件下,由于受环境的胁迫植物叶片的形态、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^[12]。近年来,有关植物叶片解剖结构与其抗旱性的研究已有不少,赵庆芳等^[13]利用扫描电镜技术和石蜡切片法对青藏高原东部嵩草属 13 种植物叶结构进行了研究,对其生态适应特性进行了探讨。何涛等^[14]从形态和解剖结构两方面对青藏高原高山植物的研究进展进行了综述,重点阐述了高山植物的形态、解剖结构及其与环境的适应性关系。马建静等^[15]对青藏高原高寒草地和内蒙古高原温带草地 65 种双子叶植物叶片解剖特征进行了研究,分析了植物对气候的适应特征。但以青藏高原灌木为对象的研究在植物种类和研究宽度上都有很大的不足,且在叶片解剖和气孔特征两方面的共同分析较为缺乏。

因此,本试验以红砂 *Reaumuria songarica*、唐古特白刺 *Nitraria tangutorum*、俄罗斯大果沙棘 *Hippophae rhamnoides* 等 25 种青藏高原灌木为试材,对其叶片的解剖结构和气孔特征进行观察分析,从叶片的结构特征角度对树种的抗旱性、生态适应性进行系统研究和评价,为青藏高原干旱地区灌木树种抗旱评价指标的建立及抗旱树种的筛选提供可靠的基础数据和科学依据。

1 材料与方法

1.1 苗木种植试验地概况

苗木种植试验地设在甘肃省天水市小陇山林业科学研究所,其位于秦岭北坡,渭河支流川台区,地理纬度 105°54'37"E、34°28'50"N,平均海拔 1 160 m。年降水量 600 ~ 800 mm,年均蒸发量 1 290 mm,年均气温 10.7 °C, ≥ 10 °C 年积温 3 359.0 °C,极端高温 39 °C,极端低温 - 19.2 °C。无霜期约 190 d。土壤中性偏碱, pH 7.2。

1.2 研究材料

选择青藏高原 25 种灌木:红砂、西北沼委陵菜 *Comarum salesovianum*、俄罗斯大果沙棘、唐古特白刺、胡颓子 *Elaeagnus pungens*、唐古特蕨 *Caryopteris tangutica*、西北小檗 *Berberis kawakamii*、肋果沙棘 *Hippophae neurocarpa*、鲜卑花 *Sibiraea laevigata*、树锦鸡儿 *Caragana arborescens*、珍珠梅 *Sorbaria kirilowii*、金露梅 *Potentilla fruticosa*、锦鸡儿 *Caragana sinica*、尼泊尔锦鸡儿 *Caragana nepalensis*、鲜黄小檗 *Berberis diaphana*、绣线菊 *Spiraea salicifolia*、三颗针 *Berberis julianae*、霸王 *Sarcozygium xanthoxylon*、红花岩黄芪 *Hedysarum multijugum*、柳叶沙棘 *Hippophae salicifolia*、白柠条 *Caragana korshinskii*、蔷薇 *Rosa multiflora*、江孜沙棘 *Hippophae rhamnoides*、西藏沙棘 *Hippophae thibetana*、短叶锦鸡儿 *Caragana brevifolia* 为试材,于 2010 年 4 月播种,每种灌木播种 10 株,种植于小陇

山林业科学研究所苗圃大田试验地,并定期对其进行浇水、除草等日常养护管理。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 叶片解剖结构 2012 年 7 月下旬对 25 种树种的 2 年生播种苗进行取样,每个树种选取长势相近的 3 株,取树冠中上部南向枝条上的功能叶 20 片进行试验。取样时间为晴天上午 9:00—11:00,便于观察气孔结构。剪取叶片主脉中间 0.5 cm×0.5 cm 的小块用 FAA (Formalin-acetic acid-alcohol, 标准固定液)固定,采用常规石蜡切片法^[16]。每个树种 3 株重复,每个重复制成永久装片 10 张,在 Olympus DP72 显微镜下观察,并用 Motic Image Advanced3.0 软件测量叶片总厚度、上下表皮厚度、角质层厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度等指标,每个视野重复 30 次。

叶片组织结构紧密度 =

(栅栏组织厚度/叶片厚度)×100%,

叶片组织结构疏松度 =

(海绵组织厚度/叶片厚度)×100%。

1.3.2 气孔特征 采样方法同 1.3.1,并用 FAA 固定液固定。之后将小叶浸泡在离析液中(体积分数为 30% 的过氧化氢与乙酸的体积比为 1:1 的混合液),于 60℃ 恒温箱中放 6~9 h 后,待叶片变白,叶肉组织与表皮细胞分离后,用蒸馏水冲洗干净,剥取叶表皮。再用质量分数为 1% 的番红染色 5~10 min,依次经乙醇(体积分数分别为 70%、85%、95% 和 100%)、1/2 无水乙醇+1/2 二甲苯、二甲苯逐级脱水,最后用中性树胶封片。在 Olympus DP72 显微镜下观察,并用 Motic Image Advanced3.0 软件测量气孔长度、气孔宽度、气孔密度等指标。每个视野重复 15 次^[17]。

1.3.3 数据处理 对 25 种灌木的若干项典型指标的隶属值进行累加,求平均值。如果指标与抗旱性呈正相关: $X(\mu) = (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$;如果指标与抗旱性呈负相关: $1 - X(\mu) = 1 - (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$ 。式中 μ 为树种代号, $X(\mu)$ 表示该树种的隶属函数值, X 表示各指标的测定值, $X_{\max}$ 和 $X_{\min}$ 分别表示各灌木种对应指标的最大和最小测定值。

试验中的数据统计由 Microsoft excel 完成,数据处理由 SPSS9.0 软件中 Duncan's 法的方差分析、多重比较、主成分分析方法完成。

2 结果与分析

2.1 叶片解剖结构特征比较

叶片是植物暴露在地面环境中最多的器官,其

形态结构特征最能体现植物对环境的适应,叶片小而厚有利于减少叶片的蒸腾面积并提高其控水能力。由表 1 可以看出,25 种灌木的叶片厚度 107.63~323.00 μm,平均为 186.25 μm,变异系数与其他指标相比较小,为 32.81%。其中霸王的叶片最厚,为 323.00 μm,其次是俄罗斯大果沙棘(299.65 μm),有 11 个树种达到 200 μm 以上。短叶锦鸡儿叶片最薄,为 107.63 μm,其次是江孜沙棘,为 116.30 μm。叶片上表皮细胞壁外附有 1 层 0.78~4.83 μm 的角质层,是 1 层不透水的脂肪性物质,主要防止水分散失,其平均厚度为 1.71 μm,角质层的变异系数与其他指标相比最大,为 59.72%,可见角质层厚度对树种间抗旱能力的比较具有重要意义,通常角质层厚度越大,表明其抗旱性越强。其中,尼泊尔锦鸡儿的角质层最厚,为 4.83 μm,其次是锦鸡儿(3.15 μm)、珍珠梅(3.11 μm),其余树种的角质层厚度均低于 3.00 μm,西北小檗最薄,为 0.78 μm。

表皮对植物起到了保护、贮水的作用,植物表皮越厚抗旱性越强。25 个树种中除唐古特菰、鲜卑花、树锦鸡儿、锦鸡儿、红花岩黄芪、白柠条外,其余树种的上表皮均厚于下表皮。上表皮的平均厚度为 14.74 μm,细胞较厚,下表皮的平均厚度为 11.34 μm,相对较薄,各树种上、下表皮厚度之间存在极显著差异($P < 0.01$)。其中,上表皮最厚的为唐古特白刺(28.60 μm),最薄的为白柠条(7.63 μm),其相差 2.75 倍,只有俄罗斯大果沙棘、唐古特白刺、金露梅 3 个树种的上表皮厚度大于 20.00 μm。下表皮方面,唐古特白刺最厚,为 18.09 μm,霸王最薄,只有 5.73 μm,其次为短叶锦鸡儿、俄罗斯大果沙棘、蔷薇,均低于 7.00 μm。金露梅的上、下表皮差异最大,达到 15.11 μm,胡颓子上、下表皮厚度最接近,上表皮仅比下表皮厚 0.99 μm。

栅栏组织有助于植物减少水分的蒸腾,提高植物的光合效能以及抗旱能力,海绵组织的增加是植物对低温环境的反应。本试验中,各供试材料的栅栏组织、海绵组织厚度差异较大,部分树种的栅栏组织比栅栏组织厚。其中俄罗斯大果沙棘的栅栏组织最厚,为 165.71 μm,江孜沙棘最薄,为 39.62 μm。海绵组织中霸王最厚(205.20 μm),树锦鸡儿最薄(35.57 μm)。叶肉中的栅栏组织与海绵组织的比值(简称栅海比)也是评价植物抗旱性的重要指标之一。25 个树种中栅海比平均为 1.21,树锦鸡儿最大,为 2.22,其次为锦鸡儿(2.13),且仅有此 2 个树种的栅海比大于 2.0,唐古特菰最小,仅为 0.40,大部分树种的栅海比集中在 1.90~0.70。

叶片组织结构紧密度和疏松度是表示叶片栅栏组织、海绵组织于叶片厚度的重要指标,对抗旱性也有重要的意义. 叶片组织结构紧密度平均为 42.52%,疏松度为 41.11%,两者较接近. 其中叶片组织结构紧密度最大为俄罗斯大果沙棘(55.64%),最小为唐古特莢 24.68%,二者相差 1.25 倍. 其余树

种中,西北沼委陵菜、胡颓子、树锦鸡儿、珍珠梅、锦鸡儿的紧密度也超过 50%;而叶片组织结构疏松度最大为霸王(63.36%),其叶片厚度中海绵组织已过半,栅栏组织较不发达,锦鸡儿的疏松度最小,为 25.29%,此外只有树锦鸡儿、金露梅的疏松度低于 30.00%.

表 1 25 种灌木叶片解剖结构特征¹⁾

Tab.1 Leaf anatomical structure characteristics of 25 shrub species

树种	角质层厚度/ μm	上表皮 厚度/ μm	栅栏组织 厚度/ μm	海绵组织 厚度/ μm	下表皮 厚度/ μm	栅海比	叶片 厚度/ μm	叶片组织结构 紧密度/%	叶片组织 结构疏松度/%
红砂	1.18±0.47lg	16.67±1.43e	76.12±6.95hi	87.45±8.85g	12.64±1.53ede	0.88±0.13fghij	192.05±10.92h	39.26±3.26f	45.01±3.11cd
西北沼委陵菜	0.94±0.39fgh	16.82±2.20de	87.21±3.19g	48.36±4.11lm	7.34±1.95j	1.82±0.17abcd	163.33±6.13j	54.32±1.98ab	30.08±2.01kl
俄罗斯大果沙棘	0.93±0.50fgh	20.60±1.63c	165.71±3.27a	104.02±2.43e	6.54±1.45jk	1.59±0.04abcde	299.65±4.64b	55.64±0.61a	34.93±0.58j
唐古特白刺	0.85±0.37gh	28.60±8.83a	96.89±5.93ef	68.28±8.61i	18.09±3.67a	1.44±0.17cdefg	215.36±17.55e	45.72±3.19d	32.04±2.37k
胡颓子	0.90±0.24fgh	11.60±2.06ghi	104.76±3.21d	78.25±14.90h	10.61±1.47gh	1.74±2.40abcd	205.98±15.56fg	51.17±5.18c	37.54±6.40i
唐古特莢	1.14±0.35fg	14.55±2.59f	61.41±13.41k	152.00±7.83b	17.40±3.00a	0.40±0.09j	248.30±14.84d	24.68±5.09j	61.83±±4.15a
西北小檗	0.78±0.30h	17.42±3.45de	86.71±4.53g	125.58±3.89c	9.66±2.19hi	0.69±0.05hij	244.01±6.73d	36.11±6.69g	52.31±1.52b
肋果沙棘	1.20±0.28fg	14.74±1.68f	132.79±4.18b	120.61±3.74c	12.10±1.57def	1.10±0.06efghi	277.96±3.91c	47.18±1.11d	42.86±1.42defg
鲜卑花	0.96±0.30fgh	8.42±1.00k	53.00±12.08mn	60.36±5.38j	13.74±3.12bc	0.87±0.14fghij	135.45±18.49l	38.38±3.88fg	44.56±3.23cde
树锦鸡儿	1.15±0.45fg	10.67±2.38hik	72.57±10.49ij	35.57±9.93p	12.05±2.68def	2.22±0.75a	130.36±13.27l	55.03±6.11a	26.80±6.48m
珍珠梅	3.11±0.77b	14.44±3.84f	95.88±7.16f	55.98±9.84jk	12.70±3.11cde	1.77±0.35abcd	183.95±13.66i	52.75±3.08bc	30.63±4.33kl
金露梅	2.65±0.94c	25.26±4.75b	69.62±4.87j	45.00±5.25mn	10.15±2.12ghi	1.57±0.20bcde	154.23±9.43k	45.63±2.40d	29.47±±2.99l
锦鸡儿	3.15±0.83b	11.64±2.28ghi	77.35±11.47h	37.21±6.74op	17.48±3.83a	2.13±0.44ab	150.36±14.74k	52.56±4.48bc	25.29±3.47m
尼泊尔锦鸡儿	4.83±1.56a	14.06±3.16f	50.81±5.32n	56.37±4.67jk	12.88±2.65cd	0.91±0.13fghij	138.33±6.92l	36.59±3.54g	40.59±2.84gh
鲜黄小檗	1.88±0.48de	16.34±2.25e	79.47±5.90h	95.70±6.01f	13.50±1.46bc	0.83±0.08fghij	204.32±10.46fg	38.42±2.11fg	46.26±1.84c
绣线菊	1.24±0.22f	16.71±3.23e	72.81±4.77ij	113.58±9.48d	11.50±2.15efg	0.64±0.06hij	213.32±12.19ef	33.76±1.73h	52.57±2.33b
三颗针	2.11±0.29d	13.06±1.69fg	114.60±6.93e	105.31±8.02e	10.96±0.97fgh	1.10±0.12efghi	246.30±8.62d	46.59±2.56d	42.78±2.49defg
霸王	0.93±0.22fgh	11.65±2.55ghj	100.03±15.12e	205.20±25.68a	5.73±1.75k	0.49±0.08ij	323.00±32.07a	30.91±3.48i	63.36±3.94a
红花岩黄芩	1.03±0.38fgh	9.11±2.31jk	55.49±4.83lm	48.63±11.60lm	10.44±1.96ghi	1.97±4.64abc	125.78±14.16m	44.92±5.82d	38.42±7.57hi
柳叶沙棘	1.09±0.26fgh	13.06±1.17fg	41.71±6.90o	52.83±24.15kl	10.51±1.48gh	0.98±0.52efghij	120.72±23.68mn	36.13±8.49g	42.40±11.73efg
白柠条	1.03±0.27fgh	7.63±1.66k	75.94±5.60hi	106.18±13.00e	9.17±2.54l	0.73±0.10hij	200.39±12.39gh	38.06±2.89fg	52.97±3.84b
蔷薇	1.66±0.22e	10.47±1.91ij	57.66±2.59kl	47.73±3.64lmn	6.97±0.47jk	1.21±0.10defgh	126.32±5.87m	46.36±1.96d	38.31±1.60hi
江孜沙棘	2.81±0.47c	12.25±0.58gh	39.62±6.07o	51.81±9.72kl	10.44±0.89ghi	0.78±0.17hij	116.30±13.17n	33.87±4.02h	44.08±4.58cdef
西藏沙棘	2.56±0.38c	18.39±0.49d	56.29±7.82lm	41.96±10.75no	14.69±2.59b	1.46±0.51cdef	132.82±15.47l	42.10±3.73e	30.86±6.06kl
短叶锦鸡儿	2.70±1.16c	14.31±2.77f	40.20±10.91o	44.28±2.51mn	6.15±3.22jk	0.91±0.25fghij	107.63±13.01o	36.75±6.56g	41.68±5.21fg
最大值	4.83±1.56a	28.60±5.93a	165.71±3.27a	205.20±25.68a	18.09±3.67a	2.22±0.75a	323.00±32.07a	55.64±0.61a	63.36±3.94a
最小值	0.78±0.30h	7.63±1.66k	39.62±6.07o	35.57±9.93p	5.73±1.75k	0.40±0.09j	107.63±13.01o	24.68±5.09j	25.29±3.47m
平均值	1.71±1.15	14.74±5.60	78.59±30.28	79.53±42.25	11.34±4.04	1.21±1.18	186.25±61.60	42.52±9.02	41.11±10.89
变异系数/%	59.72	33.09	38.05	52.53	29.97	42.98	32.81	19.48	24.67

1) 同列数据后凡具有一个相同小写字母者,表示在 0.05 水平上差异不显著(Duncan's 法).

2.2 叶片气孔特征比较

叶片上控制蒸腾耗水的主要是气孔,一般认为气孔较小密度较大的植物在干旱条件下能有效地减少水分散失. 由表 2 可知,25 种灌木的气孔长度为 6.47~24.29 μm,平均为 14.37 μm,三颗针的气孔长度最大,其次为鲜黄小檗(22.26 μm)、西北小檗(22.03 μm),且仅有此 3 个树种的气孔长度大于 20 μm,柳叶沙棘的气孔长度最小,只有三颗针的 26.63%,金露梅(6.83 μm)和江孜沙棘(8.21 μm)的气孔长度也很小. 气孔宽度方面,鲜黄小檗的气孔宽度最大(18.65 μm),金露梅最小(2.37 μm),平均为 8.31 μm,变异系数达到 52.55%. 其中气孔宽度大于 10.00 μm 的共有 7 个树种,分别为鲜黄小檗、西北小檗(15.80 μm)、树锦鸡儿(15.34 μm)、蔷薇

(14.33 μm)、三颗针(12.24 μm)、尼泊尔锦鸡儿(12.04 μm)、唐古特白刺(11.03 μm). 种间平均气孔密度为145.77 个·mm⁻²,范围57.27~360.05 个·mm⁻²,变异系数高达52.09%. 其中超过300 个·mm⁻²的仅有胡颓子,超过200 个·mm⁻²的有鲜卑花、蔷薇、红花岩黄芪和鲜黄小檗. 气孔密度相对较小的是西北沼委陵菜(62.58 个·mm⁻²)、唐古特莢(57.27 个·mm⁻²)、树锦鸡儿(62.50 个·mm⁻²).

表2 25 种灌木叶片气孔特征¹⁾

Tab.2 Leaf stomatal structure characteristics of 25 shrub species

树种	气孔长度/μm	气孔宽度/m	气孔密度/(个·mm ⁻²)
红砂	14.47±3.13efg	9.85±1.78de	113.78±10.28gh
西北沼委陵菜	15.36±2.32def	6.02±1.29hij	62.58±3.49k
俄罗斯大果沙棘	11.86±3.03hi	5.94±3.08hij	162.95±8.76ef
唐古特白刺	14.63±1.75defg	11.03±1.59cd	188.02±12.33def
胡颓子	12.81±1.98gni	9.04±1.54ef	360.05±15.34a
唐古特莢	12.91±1.03ghi	8.43±1.24efg	57.27±6.03l
西北小檗	22.03±2.92b	15.80±2.57b	137.50±7.1fl
肋果沙棘	16.67±2.45d	7.07±1.78ghi	125.70±4.35fg
鲜卑花	9.57±1.57jk	3.79±0.98kl	285.26±10.00b
树锦鸡儿	19.70±2.60c	15.34±2.16b	62.50±7.01k
珍珠梅	16.38±1.86de	7.70±1.43fgh	84.33±3.55l
金露梅	6.83±0.89l	2.37±0.31l	80.20±3.73ij
锦鸡儿	13.19±2.22gh	6.31±0.95hij	105.50±6.72h
尼泊尔锦鸡儿	12.82±1.25ghi	12.04±1.60c	81.93±5.31ij
鲜黄小檗	22.26±2.04b	18.65±2.00a	220.12±9.36cd
绣线菊	14.52±1.04efg	7.39±1.15fgh	190.68±8.7de3
三颗针	24.29±2.50a	12.24±4.69c	199.16±15.34def
霸王	12.85±2.77ghi	7.40±1.59fgh	87.15±10.20l
红花岩黄芪	8.44±1.90kl	2.68±0.56l	223.18±18.57cd
柳叶沙棘	6.47±1.66l	4.08±1.24kl	117.00±6.55fgh
白柠条	13.31±1.53fgh	5.16±1.45jk	136.59±5.31f
蔷薇	19.74±3.17c	14.33±1.75b	236.02±13.57cd
江孜沙棘	8.21±2.55kl	5.29±2.16ijk	116.05±11.63fgh
西藏沙棘	10.90±0.38ij	3.82±0.36kl	126.91±9.35fg
短叶锦鸡儿	19.05±1.90c	5.87±0.64hij	83.72±7.20l
最大值	24.29±2.50a	18.65±2.00a	360.05±15.34a
最小值	6.47±1.66l	2.37±0.31l	57.27±6.03l
平均值	14.37±5.14	8.31±4.63	145.77±88.52
变异系数/%	33.44	52.55	52.09

1) 同列数据后凡具有一个相同小写字母者,表示在0.05 水平上差异不显著(Duncan's 法).

2.3 叶片结构指标的抗旱性主成分分析

综合叶解剖特征和表皮形态,25 种灌木的12 项指标得到的排列顺序均不同. 因此,为综合评判各个

树种叶片旱生构造的优劣,对以上12 项叶片特征指标进行主成分分析,采用量化指标以评定植物的抗旱性^[18],主成分系数绝对值较大的指标可作为评价树种抗旱性的重要依据. 主成分分析结果(表3)表明,前2 个主成分的累计贡献率已达到92.92%,第1 主成分中气孔密度、叶片厚度的系数较大,栅栏组织、海绵组织厚度次之,第2 主成分中,依旧是气孔密度、叶片厚度的系数较大,栅栏组织、海绵组织厚度次之,因此选择气孔密度、叶片厚度作为评价供试树种抗旱性的主要指标,栅栏组织、海绵组织厚度作为次要指标.

表3 叶片解剖结构特征的抗旱性主成分分析

Tab.3 Results of a principle component analysis of leaf characteristics of drought resistance

指标	主成分系数	
	成分1	成分2
角质层厚度	-0.006 97	-0.001 75
上表皮厚度	-0.001 70	0.016 56
栅栏组织厚度	0.231 02	0.199 98
海绵组织厚度	0.293 20	0.412 59
下表皮厚度	-0.002 86	-0.004 45
栅栏组织厚度/海绵组织厚度	-0.001 25	-0.002 28
叶片厚度	0.508 90	0.623 82
叶片组织结构紧密度	0.003 75	-0.022 17
叶片组织结构疏松度	0.045 61	0.057 48
气孔长度	0.012 51	0.011 13
气孔宽度	0.012 16	0.004 53
气孔密度	0.774 10	-0.629 59
贡献率	0.477 5	0.451 7
累计贡献率	0.477 5	0.929 2

2.4 种间抗旱性比较

从表1、2 中可以看出各指标的变异系数范围19.48%~59.72%,变异系数最大的为角质层厚度,一般在一组指标中,变异系数大的指标对分析结果具有重要的意义^[19],因此,结合主成分分析结果,选取叶片厚度、气孔密度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、角质层厚度5 项指标,运用隶属函数法进行比较^[20]. 对25 种灌木的5 项典型指标的隶属值进行累加求平均值,平均值越大抗旱性越强.

运用隶属函数法综合评价了25 种树种的抗旱能力并对其进行排序(表4),平均值越大的树种抗旱性越强. 因此25 种灌木中俄罗斯大果沙棘的抗旱性最强,唐古特莢的抗旱性最弱. 由于树种较多,所以依据隶属函数的均值以及植物在叶片解剖结构和气孔结构的特征,特别是叶片厚度、气孔密度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、角质层厚度5 项指标,人为地将所有树种分为四大类,以便归纳、对比和总

结. 第 1 类为抗旱性极强的树种,具有叶片较厚、气孔密度大的特点,包括俄罗斯大果沙棘、胡颓子、三颗针;第 2 类为抗旱性较强的树种,主要表现为栅栏组织较厚,包括:肋果沙棘、珍珠梅、锦鸡儿、鲜黄小檗、唐古特白刺、尼泊尔锦鸡儿;第 3 类为抗旱性一般的树种,各项指标都表现为一般水平,且树种最

多,包括:蔷薇、金露梅、鲜卑花、西藏沙棘、绣线菊、红花岩黄芪、西北小檗、红砂、江孜沙棘、白柠条、西北沼委陵菜、霸王、短叶锦鸡儿;第 4 类为抗旱性较差的树种,其海绵组织较厚,栅栏组织较薄,且气孔密度较低,平均为 $78.94\text{ 个}\cdot\text{mm}^{-2}$,树种有:树锦鸡儿、柳叶沙棘、唐古特莢.

表 4 25 种灌木 5 项指标的隶属函数值及抗旱性综合评价结果

树种	隶属函数值					均值	排序
	叶片厚度	气孔密度	海绵组织厚度	栅栏组织厚度	角质层厚度		
红砂	0.392 0	0.186 6	0.694 2	0.289 4	0.099 1	0.332 3	17
西北沼委陵菜	0.258 6	0.017 5	0.924 6	0.377 4	0.039 2	0.323 5	20
俄罗斯大果沙棘	0.891 6	0.349 0	0.596 5	1.000 0	0.036 0	0.574 6	1
唐古特白刺	0.500 2	0.431 8	0.807 2	0.454 2	0.017 7	0.442 2	8
胡颓子	0.456 7	1.000 0	0.748 4	0.516 6	0.028 4	0.550 0	2
唐古特莢	0.653 2	0.000 0	0.313 6	0.172 8	0.087 9	0.245 5	25
西北小檗	0.633 2	0.265 0	0.469 4	0.373 5	0.000 2	0.348 3	16
肋果沙棘	0.790 9	0.226 0	0.498 7	0.738 9	0.103 2	0.471 5	4
鲜卑花	0.129 2	0.753 0	0.853 8	0.106 1	0.043 5	0.377 1	12
树锦鸡儿	0.105 5	0.017 3	1.000 0	0.261 3	0.090 5	0.294 9	23
珍珠梅	0.354 4	0.089 4	0.879 7	0.446 2	0.574 3	0.468 8	5
金露梅	0.216 4	0.075 7	0.944 4	0.237 9	0.461 8	0.387 2	11
锦鸡儿	0.198 4	0.159 3	0.990 3	0.299 3	0.585 5	0.446 6	6
尼泊尔锦鸡儿	0.142 5	0.081 4	0.877 4	0.088 7	1.000 1	0.438 0	9
鲜黄小檗	0.448 9	0.537 8	0.645 5	0.316 1	0.270 5	0.443 8	7
绣线菊	0.490 7	0.440 6	0.540 1	0.263 2	0.114 3	0.369 8	14
三颗针	0.643 9	0.468 6	0.588 9	0.594 7	0.327 2	0.524 7	3
霸王	1.000 0	0.098 7	0.000 0	0.479 1	0.037 9	0.323 1	21
红花岩黄芪	0.084 3	0.547 9	0.923 0	0.125 9	0.062 6	0.348 7	15
柳叶沙棘	0.060 8	0.197 3	0.898 3	0.016 6	0.077 5	0.250 1	24
白柠条	0.430 7	0.262 0	0.583 7	0.288 0	0.062 3	0.325 4	19
蔷薇	0.086 8	0.590 3	0.928 3	0.143 0	0.216 9	0.393 1	10
江孜沙棘	0.040 3	0.194 1	0.904 2	0.000 0	0.500 3	0.327 8	18
西藏沙棘	0.117 0	0.230 0	0.962 3	0.132 2	0.439 0	0.376 1	13
短叶锦鸡儿	0.000 0	0.087 4	0.948 7	0.004 6	0.473 1	0.302 7	22

3 讨论与结论

叶片是植物进化中对环境变化较敏感、可塑性较大的器官,其结构特征最能体现环境因子的影响或植物对环境的适应^[21],因而叶片的解剖结构特征是反映植物对于干旱生境适应能力非常重要的一个方面,是树木抗旱性综合评定必不可少的一部分^[22]. 青藏高原昼夜温差大、太阳辐射强、空气干燥,植物极易受到生理性干旱的胁迫,其叶片必然形成与之相适应的形态结构^[23]. 如表皮、角质层较厚,有的植物有表皮毛,叶片气孔小而密度大等特征,具有隔

热、保水的功能,是植物对强光、低温、缺水等环境的适应^[24-26].

本试验对 25 种灌木的叶解剖特征研究表明,供试灌木叶面积较小,上表皮角质层平均厚度为 $1.71\text{ }\mu\text{m}$,最大值高达 $4.83\text{ }\mu\text{m}$,叶表皮气孔小且密集,平均密度为 $141.85\text{ 个}\cdot\text{mm}^{-2}$,这样的叶片结构能够有效减少水分散失,增强植物叶片控水力,通气组织发达,将白天产生的氧气和夜晚放出的二氧化碳进行充分利用. 李春阳等^[27]也得出旱生植物具有机械组织较为发达、表皮往往有多层细胞、角质层发达、表皮毛密集分布及气孔下陷等特征以减少水分散失的

结论.但张晓艳等^[28]也提出气孔密度并不随着干旱程度的加剧而一直增加.试验的25种植物上表皮平均比下表皮厚30.0%.叶肉组织普遍较厚,叶厚度变异系数较小,有利于减少叶片蒸腾面积并提高贮水性,这也可能与植物所生长的海拔高度有关.叶绿体体积大且数量多,这与崔宏安等^[29]对一球悬铃木叶结构的解剖研究结果一致.

由于青藏高原每年适合植物生长的时间有限,所以青藏高原的植物进化出高光合效率的叶片结构.本试验中植物叶肉细胞体积较小,叶绿体多,增加了光合反应的效率和反应面积.栅栏组织层数多、排列紧密,在光合作用中提高了对水分、光能的利用效率,弥补叶片狭小的负面影响,这一点在崔秀萍等^[30]对浑善达克沙地不同生境下黄柳 *Salix gordejewii* 叶片解剖结构的比较试验中已得到证实.同时海绵组织可能也是对青藏高原低温环境适应的进化结果.寇建村等^[31]对不同紫花苜蓿 *Medicago sativa* 品种叶片旱生结构的比较中提出,栅海比、紧密度越高,植物抗旱能力越强,这也与本试验结果类似.本试验的25种植物栅海比平均为1.21,栅海比0.8以下的仅有4种;叶片组织结构紧密度平均为42.52%,低于30.00%的仅有1种,表明青藏高原植物已形成了适应强光照、低温、干旱环境的叶片组织结构.海绵组织的变异系数高达52.53%,这可能是由于不同种植物对低温、生理干旱采取了不同的应对策略的结果.

试验中25种植物总体抗旱性较强,能较好地适应干旱地区的干旱胁迫逆境.通过主成分分析法和对比变异系数可知,叶片厚度、气孔密度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、角质层厚度是反映抗旱能力较为敏感的解剖性状,说明这些叶片结构形态指标均可作为研究植物叶片抗旱性的有效指标.但植物的抗旱性是其对于干旱长期适应的一种复杂的综合遗传特性,不仅与自身形态解剖结构特征有关,而且取决于内部的多种生理生化活动,也受到外界自然环境条件的影响,而且在植物的发育阶段或生长季节里,其表现出来的水分生理特性可能也不尽相同.具体评价某种树木的抗旱性还需考虑多方面的因素,从而作出科学的解答.本试验采用隶属函数值法对各树种的抗旱能力进行综合评价,并根据各树种得分将25种灌木树种分为抗旱性极强树种、抗旱性较强树种、抗旱性一般树种和抗旱性较弱树种.

致谢:感谢华南农业大学林学院王博、郑舒鹏、杨思伟、谭锦芬、万紫荣、刘珊、杨宛源同学在石蜡切片试验中给予的

大力帮助,特致谢忱!

参考文献:

- [1] 孙景宽,张文辉,陆兆华,等.沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)和孩儿拳头(*Grewia biloba* G. Don var. *parviflora*)幼苗气体交换特征与保护酶对干旱胁迫的响应[J].生态学报,2009,29(3):1330-1340.
- [2] 张金霞,曹广民,周党卫,等.高寒矮嵩草草甸大气-土壤-植被-动物系统碳素储量及碳素循环[J].生态学报,2003,23(4):627-634.
- [3] 刘军会,高吉喜,王文杰.青藏高原植被覆盖变化及其与气候变化的关系[J].山地学报,2013,31(2):234-242.
- [4] 李东明,郭正刚,安黎哲.青藏高原多年冻土区不同草地生态系统恢复能力评价[J].应用生态学报,2008,19(10):2182-2188.
- [5] 于格,鲁春霞,谢高地.青藏高原草地生态系统服务功能的季节动态变化[J].应用生态学报,2007,18(1):47-51.
- [6] 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):2062-2070.
- [7] 逯永满,姜彦成.中国海罂粟属(*Glaucium* L.)叶片特征及其抗旱性[J].新疆农业科学,2010,47(10):2063-2067.
- [8] 董蕾,曹洪麟,叶万辉,等.5种喀斯特生境植物叶片解剖结构特征[J].应用与环境生物学报,2011,17(5):747-749.
- [9] KONG H Z. Comparative morphology of leaf epidermis in the Chloranthaceae[J]. Bot J Linn Soc, 2001, 136(3): 281-296.
- [10] 陆嘉惠,李学禹,周玲玲,等.甘草属植物叶表皮特征及其系统学意义[J].云南植物研究,2005,27(5):525-533.
- [11] 钟义,夏念和.国产润楠属植物的叶表皮特征及其系统学意义[J].热带亚热带植物学报,2010,18(2):109-121.
- [12] BOSABALIDIS A M, KOFIDIS G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars[J]. Plant Sci, 2002, 163(2): 375-379.
- [13] 赵庆芳,崔艳,马世荣,等.青藏高原东部嵩草属植物叶解剖结构的生态适应研究[J].广西植物,2007,27(6):821-825.
- [14] 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[J].生态学报,2007,27(6):2574-2583.
- [15] 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特征的研究[J].中国科学:生命科学,2012,42(2):158-172.

- [16] 周仪. 植物形态解剖实验[M]. 修订版. 北京:北京师范大学出版社, 1993: 37-68.
- [17] 孙同兴, 江幸山. 简便有效的叶表皮离析方法: 过氧化氢-醋酸法[J]. 广西植物, 2009, 29(1): 44-47.
- [18] 何平. 数据统计与多元统计[M]. 西安: 西安交通大学出版社, 2004: 176.
- [19] 韩刚, 李少雄, 徐鹏, 等. 6种灌木叶片解剖结构的抗旱性分析[J]. 西北林学院学报, 2006, 21(4): 43-46.
- [20] 王彩华, 宋连天. 模糊论方法学[M]. 北京: 中国建筑工业出版社, 1998: 138-203.
- [21] 王勋陵, 马骥. 从旱生植物叶结构探讨其生态适应的多样性[J]. 生态学报, 1999, 19(6): 787-792.
- [22] 董建芳, 李春红, 刘果厚, 等. 内蒙古6种沙生柳树叶片解剖结构的抗旱性分析[J]. 中国沙漠, 2009, 29(3): 480-484.
- [23] 江川, 罗大庆, 王立辉. 西藏半干旱区5种灌木叶片结构的抗旱特征研究[J]. 西北林学院学报, 2011, 26(4): 13-17.
- [24] 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.
- [25] ROCAS 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[J]. Trees: Struct Funct, 1997, 11(8): 469-473.
- [26] ROCAS G, SCARANO F R, BARROS C F. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes[J]. Bot J Linn Soc, 2001, 136(2): 231-238.
- [27] 李春阳, TUOMELA K. 桉树的抗旱性研究进展[J]. 世界林业研究, 1998, 1(3): 23-28.
- [28] 张晓艳, 杨惠敏, 侯宗东, 等. 土壤水分和种植密度对春小麦叶片气孔的影响[J]. 植物生态学报, 2003, 27(1): 133-136.
- [29] 崔宏安, 白红霞, 丁虹茹, 等. 一球悬铃木叶结构的解剖研究[J]. 西北林学院学报, 2008, 23(6): 66-68.
- [30] 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[J]. 生态学报, 2006, 26(6): 1842-1847.
- [31] 寇建村, 杨文权, 贾志宽, 等. 不同紫花苜蓿品种叶片旱生结构的比较[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, 36(8): 67-72.

【责任编辑 李晓卉】

(上接第30页)

- [16] 郭晓方, 卫泽斌, 丘锦荣, 等. 玉米对重金属累积与转运的品种间差异[J]. 生态与农村环境学报, 2010, 26(4): 367-371.
- [17] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [18] 魏威, 梁东丽, 陈世宝. 土壤中外源锌对不同植物毒性的敏感性分布[J]. 生态学杂志, 2012, 31(3): 538-543.
- [19] 刘春早, 黄益宗, 雷鸣, 等. 湘江流域土壤重金属污染及其生态环境风险评价[J]. 环境科学, 2012, 33(1): 263-268.
- [20] 刘春早, 黄益宗, 雷鸣, 等. 重金属污染评价方法(TCLP)评价资江流域土壤重金属生态风险[J]. 环境化学, 2011, 30(9): 1582-1589.
- [21] 朱桂芬, 张春燕, 王建玲, 等. 新乡市寺庄顶污灌区土壤及小麦重金属污染特征的研究[J]. 农业环境科学学报, 2009, 28: 263-268.
- [22] MA Y, PRASAD M N V, RAJKUMAR M, et al. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils[J]. Biotechnol Adv, 2011, 29(2): 248-258.
- [23] 钱春香, 王明明, 许燕波. 土壤重金属污染现状及微生物修复技术研究进展[J]. 东南大学学报, 2013, 43(3): 669-674.
- [24] PAL A, PAUL A K. Microbial extracellular polymeric substances: Central elements in heavy metal bioremediation[J]. India J Microbial, 2008(99): 536-548.
- [25] MADHAIYAN M, POONGUZHALI S, SA T. Metal tolerating methylotrophic bacteria reduces nickel and cadmium toxicity and promotes plant growth of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.)[J]. Chemosphere, 2007, 69(2): 220-228.
- [26] VIVAS A, BIRO B, RUIZ-LOZANO J M, et al. Two bacterial strains isolated from a Zn-polluted soil enhance plant growth and mycorrhizal efficiency under Zn-toxicity[J]. Chemosphere, 2006, 62(9): 1523-1533.
- [27] FENG M H, SHAN X Q, ZHANG S Z, et al. A comparison of the rhizosphere-based method with DTPA, EDTA, CaCl_2 and NaNO_3 extraction methods for prediction of bioavailability of metals in soils to barley[J]. Environ Pollut, 2005(137): 231-240.

【责任编辑 周志红】