

6 种灌木叶片解剖结构的抗旱性分析

韩 刚¹, 李少雄², 徐 鹏¹, 韩恩贤^{1*}

(1. 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨陵 712100; 2. 国家林业局“三北”防护林管理局, 银川 750001)

摘 要:选择叶片厚度、气孔密度等 14 项叶片旱性结构指标对柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)、沙木蓼(*Atraphaxis bracteata*)、蒙古岩黄芪(*Hedysarum mongolicum*)、花棒(*Hedysarum scoparium*)、互叶醉鱼草(*Buddleja alternifolia*)、四翅滨藜(*Atriplex canescens*)等 6 种灌木 5 月份的生长叶片进行了解剖结构观测, 依据可比性、可测性、变异性及相关性等原则筛选出 3 项在反映 6 种灌木基于叶片解剖结构的抗旱能力上具有代表性的指标上表皮细胞层厚度、叶片厚度和气孔密度, 并应用隶属函数值法对 6 种灌木的抗旱性大小进行了排序, 结果为: 花棒 > 沙木蓼 > 蒙古岩黄芪 > 四翅滨藜 > 柠条锦鸡儿 > 互叶醉鱼草。

关键词: 灌木; 叶片; 解剖结构; 抗旱性

中图分类号: S718 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-7461(2006)04-0043-04

Analysis of Drought Resistance on Anatomical Structure of Leave of Six Species of Shrubs

HAN Gang¹, LI Shao-xiong², XU Peng¹, HAN En-xian¹

(1. College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. Three-north Branch of National Forestry Bureau, Yinchuan, Nixia 750001, China)

万方数据

Abstract: Anatomical structures of the leaves of 6 shrubs collected in May were observed by using 14 drought resistant indexes, such as leaf thickness and stoma density. According to the principles of comparability, measurability and variability, 3 indexes, i. e., top epidermis thickness, leaf thickness and stoma density were selected to represent drought resistance based on leaf anatomical structure. An order of drought resistance of 6 shrubs was given by using subordinate function value analysis: *Hedysarum scoparium* > *Atraphaxis bracteata* > *Hedysarum mongolicum* > *Atriplex canescens* > *Caragana korshinskii* > *Buddleja alternifolia*.

Key words: shrub; leaf; anatomical structure; drought resistance

在干旱生态环境中生长的植物, 往往会形成多种抗旱耐旱的形态解剖结构特点, 其中最能反映对干旱生境适应性特征的就是叶片的结构^[1]。因此筛选具代表性的叶片旱生结构指标应用于抗旱性分析, 是植物抗旱性综合评定的一个重要方面。柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)、沙木蓼(*Atraphaxis bracteata*)、蒙古岩黄芪(*Hedysarum mongolicum*)、花棒(*Hedysarum scoparium*)、互叶醉鱼草(*Buddleja alternifolia*)、四翅滨藜(*Atriplex canescens*)是西北干旱半干旱区适生的 6 种灌木, 在当地植被恢复中均发挥着重要的作用。由于长期适应干旱其叶片都具有旱性结构的特点, 尤其是西北旱区春季干旱雨少, 风大, 持续时间长的特点显著影响幼叶的形态建成, 形

成了与之相适应的显微结构, 对树种的抗旱能力的增强具有更为重要的意义^[2-4]。因此笔者选择 6 种灌木 5 月份生长的新叶进行了解剖结构的观测, 借鉴了以往此方面的一些研究结果^[5-12], 探讨了代表性叶片旱生结构指标选择的方法, 并对 6 种灌木基于叶片解剖结构的抗旱性进行了综合评价。

1 材料与方法

1.1 材料:

柠条锦鸡儿、沙木蓼、蒙古岩黄芪、细枝岩黄芪、互叶醉鱼草、四翅滨藜叶片, 于 2005 年 5 月 4 日采自陕西杨凌西北农林科技大学林学院苗圃, 6 树种均选择两年生植株南向中部叶片(表 1)。

收稿日期: 2005-09-15 修回日期: 2005-12-19

基金项目: 国家林业局重点科研项目: 毛乌素沙区优良沙生灌木林营造技术试验示范(2003-066-L66)

作者简介: 韩刚(1972-), 男, 陕西三原人, 助理研究员, 在读博士, 主要从事旱区森林培育研究。

* 通讯作者: 韩恩贤。

1.2 方法

1.2.1 叶片旱性解剖结构指标测定 设定叶片厚度、上表皮细胞层厚度、下表皮细胞层厚度、角质层、栅栏组织、海绵组织、主脉厚度、气孔长度、气孔密度、第一层栅栏组织单宽密集度、栅栏/海绵组织比值、叶紧密度、叶疏松度 等 13 项指标作为叶片旱性解剖结构指标进行测定,这些指标涉及叶片表皮、叶肉和主脉三个主要方面,并与干旱生境影响关系较为密切。

1.2.2 叶片解剖结构 取新鲜叶片进行清洗,用干净纱布擦干,较大的叶片(如沙木蓼)沿中脉向两侧切取样品小叶片而其它叶片均呈条形则垂直中脉切取,立即 FAA 固定液固定,石蜡切片法制片,番红—

固绿对染,加拿大树胶封片,用 OLYMPUS 显微镜观测,所有数据均为每个切片上 6 个视野的平均值,重复 6 次。

叶片组织结构紧密度(CTR%) = 栅栏组织厚度/叶片厚度 × 100%

叶片组织结构疏松度(SR%) = 海绵组织厚度/叶片厚度 × 100%

1.2.3 气孔密度 将已损坏的乒乓球溶解在丙酮溶液中,使其略呈粘稠状,快速均匀地涂在叶片的下表皮上(薄薄的一层约 2 cm² 的面积),待有一层薄膜翘起的地方撕下,制成临时装片,观测气孔密度。对于表皮毛多的叶片,如四翅滨藜则需要用胶带粘去表皮毛,再涂抹上述溶液制片^[13]。

表 1 6 种灌木概况

Table 1 Smmaries of six species of shrubs

种类	柠条锦鸡儿	沙木蓼	蒙古岩黄芪	花棒	互叶醉鱼草	四翅滨藜
生活型	落叶灌木	落叶灌木	落叶灌木	落叶灌木	落叶灌木	准常绿灌木
树种特性	极喜光,抗严寒及酷热,耐干旱瘠薄。	喜沙埋,多生不定根,且根系发达,吸水力强,耐旱。	喜适度沙压并能忍耐一定风蚀,耐旱,耐寒。	适于流沙环境,喜适度沙埋,抗风蚀,耐严寒酷热,耐旱。	耐寒、耐旱、耐土壤瘠薄和大气干旱。	美国引进,具有耐干旱、贫瘠、抗盐碱等多种优良特性。

2 结果与分析

2.1 叶片的解剖结构特征

测定结果见表 2。

2.2 叶片旱性解剖结构指标的筛选

初设的 13 项指标较为系统而且均具有一定的代表性,但是从观测的结果来看,有些指标如海绵组织、栅栏组织/海绵组织厚度比及叶疏松度部分灌木

表 2 6 种灌木叶片解剖结构特征

Table 6 Leaf anatomical structure characters of six species of shrubs

指标	柠条锦鸡儿	沙木蓼	蒙古岩黄芪	花棒	互叶醉鱼草	四翅滨藜	F 值	变异系数/%
叶片厚度/ μm	223.78 \pm 2.04	588.89 \pm 20.37	308.62 \pm 2.27	293.4 \pm 5.89	395.80 \pm 9.43	274.85 \pm 7.40	170.504 **	35.46
上表皮细胞层厚度/ μm	26.34 \pm 0.43	34.71 \pm 1.43	21.45 \pm 1.68	41.96 \pm 0.81	15.62 \pm 0.43	20.28 \pm 0.79	76.02 **	34.85
下表皮细胞层厚度/ μm	23.78 \pm 0.51	19.81 \pm 0.84	21.91 \pm 1.60	45.22 \pm 0.93	17.48 \pm 0.79	24.94 \pm 0.98	100.55 **	37.40
角质层/ μm		2.28 \pm 0.08	2.10 \pm 0.31	1.86 \pm 0.29		1.11 \pm 0.11	2.82 *	84.89
栅栏组织厚度/ μm	65.27 \pm 0.69	440.35 \pm 21.45	94.46 \pm 4.47	238.23 \pm 5.27	35.20 \pm 1.42	71.56 \pm 1.82	282.01 **	92.54
海绵组织厚度/ μm			63.89 \pm 1.70		97.20 \pm 6.14	10.96 \pm 0.84	44.02 **	136.39
主脉厚度/ μm	251.98 \pm 1.42	670.40 \pm 24.53	504.43 \pm 11.32	866.90 \pm 15.39	662.70 \pm 6.51	586.01 \pm 19.53	180.94 **	32.67
气孔长度/ μm^2	25.64 \pm 0.47	77.86 \pm 3.46	51.28 \pm 1.83	71.56 \pm 1.63	53.85 \pm 1.64	73.12 \pm 3.31	72.08 **	32.00
气孔密度/ mm^2	227.5 \pm 5.1	55.0 \pm 1.3	48.0 \pm 1.4	39.5 \pm 1.2	215.8 \pm 2.5	75.0 \pm 3.1	963.94 **	73.58
第一层栅栏组织单宽密集度/ mm	105.7 \pm 4.7	63.5 \pm 2.3	82.2 \pm 4.8	86.5 \pm 3.7	141.0 \pm 8.9	90.3 \pm 4.2	25.89 **	28.57
栅栏组织/海绵组织厚度比	—	—	2.97 \pm 0.17	—	0.37 \pm 0.02	6.74 \pm 0.60	24.95 **	83.95
叶紧密度/%	58.37 \pm 0.94	75.26 \pm 4.86	61.26 \pm 3.24	81.34 \pm 2.36	17.87 \pm 0.96	52.21 \pm 1.64	67.90 **	37.40
叶疏松度/%	—	—	20.72 \pm 0.66	—	49.13 \pm 2.90	8.02 \pm 0.68	45.73 **	69.90

注:表中数据格式为(均值 \pm 均值标准误差);F 值的 * 表示达 5% 显著水平; ** 表示达 1% 显著水平。

并不具有,此外角质层指标部分灌木即使在很高的放大倍数下仍然难以观测到,这些指标尽管对叶片的抗旱性分析有一定价值,但缺乏数据支持,因此根据可比性和可测性原则,考虑用其它的指标替代。

根据统计学原理,如果选入了叶片结构变异过

小的指标不仅不会使分析更加准确、合理,反而会给分析带来困难。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。从经上步筛选所余 9 项指标的方差分析结果来看(表 2),各树种之间均具极显著差异,其变异系数在 28.57% ~ 92.54%

之间。因此作为评价指标均具有显著意义。

过多的选入了相关密切的指标不仅不利于揭示类型特征,还会产生认识上的偏差。选择彼此独立的有代表性的指标才能获得最优的方案,因此进行对选定的9项指标,根据其间的相关性,用分层聚类的方法对它们所代表的变量进行了分析^[14](图1)。

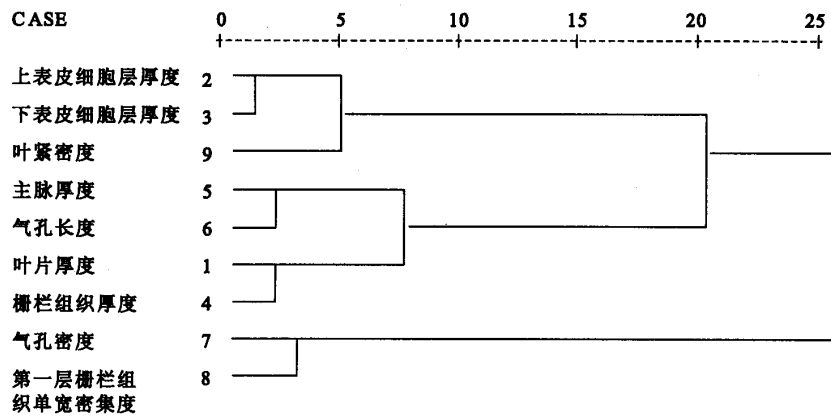


图1 9项指标的变量聚类分析

Fig. 1 Variable cluster analysis of nine indexes

从图1可以看出聚为3类时,各类的类间距离比较大,说明各类特点比较突出,相关性较小。从专业的角度来考虑,第一类包括上表皮细胞层厚度、下表皮细胞层厚度和叶紧密度,主要反映了叶片的表皮特点,第二类包括主脉厚度、气孔长度、叶片厚度和栅栏组织厚度,反映了叶肉组织结构特点,第三类包括气孔密度、第一层栅栏组织单宽密集度则主要反映了叶片的气孔特性。因此确定9项指标聚为3

表3 9项指标的相关矩阵

Table 3 Correlative matrix of nine indexes

相关系数	上表皮细胞层厚度	下表皮细胞层厚度	叶紧密度	主脉厚度	气孔长度	叶片厚度	栅栏组织厚度	气孔密度	第一层栅栏组织单宽密集度
上表皮细胞层厚度	1.000	0.871 **	0.703 **	0.411 *	0.170	-0.167	0.385 *	-0.394 *	-0.379 *
下表皮细胞层厚度	0.871 **	1.000	0.586 **	0.491 **	0.250	-0.362 *	0.181	-0.417 *	-0.226
叶紧密度	0.703 **	0.586 **	1.000	0.177	0.322	0.051	0.681 **	-0.669 **	-0.748 **
主脉厚度	0.411 *	0.491 **	0.177	1.000	0.789 **	0.390 *	0.439 **	-0.557 **	-0.147
气孔长度	0.170	0.250	0.322	0.789 **	1.000	0.503 **	0.590 **	-0.721 **	-0.404 *
叶片厚度	-0.167	-0.362 *	0.051	0.390 *	0.503 **	1.000	0.745 **	-0.238	-0.297
栅栏组织厚度	0.385 *	0.181	0.681 **	0.439 **	0.590 **	0.745 **	1.000	-0.554 **	-0.645 **
气孔密度	-0.394 *	-0.417 *	-0.669 **	-0.557 **	-0.721 **	-0.238	-0.554 **	1.000	0.722 **
第一层栅栏组织单宽密集度	-0.379 *	-0.226	-0.748 **	-0.147	-0.404 *	-0.297	-0.645 **	0.722 **	1.000

注: ** 表示在 0.01 水平显著相关; * 表示在 0.05 水平显著相关。

类。具体各类中典型指标的选择首先应用下式计算各指标相关指数。

$$\overline{R_j^2} = \frac{\sum r^2}{m_j - 1}$$

其中: $\overline{R_j^2}$ 为每个指标的相关指数; r 为指标 X_j 与同类中其他指标间的相关系数(表3); m_j 为指标 X_j 所在类的指标个数。计算结果见(表4)。各类中某指标的相关指数越大,其典型性就越强。但是最终各类的典型指标主要还需结合专业知识来确定。根据第一类所反映的表皮特征,上表皮细胞层厚度的相关指数又最大,因此可确定作为此类的典型指标。第二类则主要反映了叶肉组织结构特点,尽管

栅栏组织厚度的相关指数略小于气孔长度,但选择它更具有此类的代表性。第三类中两指标相关指数相等,考虑变异性大小,以气孔密度为典型指标更为适合。这样就从初选的13项叶片旱性解剖结构指标经过多重筛选,选择出了对6种灌木来说最具代表性的3项指标。

2.3 叶片解剖结构特征与其抗旱性的隶属函数

隶属函数分析是在多指标测定的基础上对材料进行综合评价的方法。以文中上述筛选的3项代表性的叶片旱性解剖结构指标,应用隶属函数值法^[15,16],对6种灌木的抗旱性进行了综合评价。

表4 聚为3类各指标相关指数及排序
Table 4 Correlative indexes and arrangement of each index of three clusters

类别	指标	相关指数	各类中排序
1	上表皮细胞层厚度	0.626 4	1
	下表皮细胞层厚度	0.551 0	2
	叶紧密度	0.418 8	3
2	主脉厚度	0.322 4	3
	气孔长度	0.407 9	1
	叶片厚度	0.320 0	4
	栅栏组织厚度	0.365 3	2
3	气孔密度	0.521 3	1
	第一层栅栏组织单宽密集度	0.521 3	1

隶属函数值计算公式： $U(x_i) = (x_i - x_{min}) / (x_{max} - x_{min})$

式中 $U(x_i)$ 为隶属函数值, x_i 为指标测定值, x_{max} 、 x_{min} 为所有参试树种叶片某一指标的最大值和最小值。如果某一指标与树种抗旱性为负相关, 则利用反隶属函数进行转换, 计算公式为: $U(x_i) = 1 - (x_i - x_{min}) / (x_{max} - x_{min})$

从选择的3项指标来看, 第一类中上表皮细胞层厚度和第二类中栅栏组织厚度均与树种抗旱性为正相关, 利用隶属函数值法进行计算。而第三类中的气孔密度从表3中可看出与前两项指标均呈负相关, 因此使用反隶属函数值法进行计算(表5)。

表5 6种灌木3项指标的隶属函数值及抗旱性综合评价结果

Table 5 Subordinate function values of three indexes of six species shrubs and comprehensive appraisal on drought resistance					
树种	上表皮细胞层厚度	栅栏组织厚度	气孔密度	平均值	抗旱性排序
柠条锦鸡儿	0.407 0	0.074 2	0.000 0	0.160 4	5
沙木蓼	0.345 1	1.000 0	0.917 6	0.754 2	2
蒙古岩黄芪	0.221 3	0.146 3	0.954 8	0.440 8	3
花棒	1.000 0	0.501 1	1.000 0	0.833 7	1
互叶醉鱼草	0.000 0	0.000 0	0.062 2	0.020 7	6
四翅滨藜	0.176 9	0.089 7	0.811 2	0.359 3	4

通过对3项指标的隶属函数值求平均值, 按其大小排序就得到6种灌木基于叶片解剖结构的抗旱性综合评价结果, 6种灌木抗旱能力依次为: 花棒 > 沙木蓼 > 蒙古岩黄芪 > 四翅滨藜 > 柠条锦鸡儿 > 互叶醉鱼草。

3 小结与讨论

选择叶片厚度、上表皮细胞层厚度、下表皮细胞层厚度、角质层、栅栏组织、海绵组织、主脉厚度、气孔长度、气孔密度、第一层栅栏组织单宽密集度、栅栏/海绵组织比值、叶紧密度、叶疏松度等13项指标作为叶片旱性解剖结构指标对柠条锦鸡儿、沙木蓼、内蒙古岩黄芪、细枝岩黄芪、互叶醉鱼草、四翅滨藜

等6种灌木5月生长的新叶进行了测定。依据可比性、可测性、变异性和相关性原则, 分别应用指标有无、指标的获取是否具有可能、方差分析、变异系数和变量聚类等方法对初设的13项叶片旱性解剖结构指标进行了多重筛选, 确定了对6种灌木来说最具代表性的3项指标上表皮细胞层厚度、栅栏组织厚度、气孔密度。

应用隶属函数值法, 以筛选的3项代表性的叶片旱性解剖结构指标对6种灌木的抗旱性进行了综合评价, 排序结果为: 花棒 > 沙木蓼 > 蒙古岩黄芪 > 四翅滨藜 > 柠条锦鸡儿 > 互叶醉鱼草。

叶片的解剖结构特征是反映树木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。因此筛选具代表性的叶片旱性解剖结构指标具有重要意义。但是树木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。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。

参考文献:

[1] 赵翠仙, 黄子深. 腾格里沙漠主要旱生植物旱性结构的初步研究[J]. 植物学报, 1981, 23(4): 278-283.
[2] 贺军虎, 王永熙, 王小红, 等. 渭北几种柿树的叶片结构与抗旱性关系研究[J]. 北方果树, 2005, (2): 7-9.
[3] 曲桂敏, 李兴国, 赵飞, 等. 水分胁迫对苹果叶片和新根显微结构的影响[J]. 园艺学报, 1999, 26(3): 147-151.
[4] 曹慧, 兰彦平, 王孝成, 等. 果树水分胁迫研究进展[J]. 果树学报, 2001, 18(2): 110-114.
[5] 李军, 卫发兴, 陈凤顺. 从六个核桃无性系(种)叶的形态解剖比较其抗旱性[J]. 河南林业科技, 1997, 17(3): 9-11.
[6] 蒋志荣. 沙冬青抗旱性机理的探讨[J]. 中国沙漠, 2000, 20(1): 70-74.
[7] 容丽, 王世杰, 刘宁, 等. 喀斯特山区先锋植物叶片解剖特征及其生态适应性评价[J]. 山地学报, 2005, 23(1): 35-42.
[8] 安守芹, 王玉魁. 四种沙生植物营养器官的比较解剖研究[J]. 中国草地, 1996, (3): 30-36.
[9] 吴林, 霍燕. 沙棘叶片组织结构观察及其与抗旱性关系的研究[J]. 吉林农业大学, 2003, 25(4): 390-393.
[10] 李代琼, 梁一民. 沙棘的形态解剖学特性研究[J]. 西北植物学报, 2003, 23(7): 1224-1230.
[11] 张振师, 薛智德, 崔宏安, 等. 延安地区3种灌木叶旱性结构的解剖研究[J]. 西北林学院学报, 2004, 19(1): 32-35.
[12] 薛智德, 韩蕊莲, 侯庆春, 等. 延安地区5种灌木叶旱性结构的解剖研究[J]. 西北植物学报, 2004, 24(7): 1200-1206.
[13] 贾洪敏, 杨奎德. 植物学实验教程(上册)[M]. 济南: 山东教育出版社, 1995, 17-20.

分别比纯林增产 75.55%、36.30% 和 17.56%。地上部分和地下部分分别增产 47.54% 和 78.54%，总生物量增产 53.63%。杨树各部分增产最高的是地下部分。

表 5 不同林类分型单位面积树木生物量
Table 5 Boimass of unit area in different-type forests

kg · hm⁻²

测量因子	混交林 樟子松	混交林 杨树	樟子松 纯林	杨树纯林	樟子松混 交增产/%	杨树混交 增产/%
树干	2 869.71	4 546.21	1 373.20	2 586.41	108.98	75.77
树叶	3 173.02	2 503.08	1 423.19	1 836.48	122.95	36.30
树枝	2 726.39	2 053.13	1 746.49	1 746.49	56.11	17.56
地上部分合计	8 769.12	9 102.42	4 542.88	6 169.38	93.03	47.54
地下部分合计	1 383.20	2 689.73	8 19.92	1 506.52	68.70	78.54
合计	10 152.32	11 792.15	5 362.80	7 675.90	89.31	53.63

树木叶片是进行光合作用的主要场所,樟子松与杨树混交后,叶片产量增高 1 倍多,大大增加了光合面积。从而促进樟子松各部分生物量的增大。根系是植物吸收土壤水分、养分的主要场所,树木根量增加,吸收面积增大,有利于促进森林生长。

4 结论与讨论

樟子松的树高、胸径及单株树木的生物量研究结果均显示:樟子松在混交状态下,林木的生长状况明显好于纯林,长期营造单一树种,不利于树木的正常生长发育。选择适宜的树种,营造适合当地立地条件的混交林是改良沙地樟子松生长衰退,实现沙区樟子松可持续利用的有效途径。

参考文献:

[1] 刘明国,苏芳莉,马殿荣,等. 多年生樟子松人工纯林生长衰退及地理衰退原因分析[J]. 沈阳农业大学学报,2002-08,33(4):274-277.

[2] 张鼎华. 人工林地力衰退与维护[M]. 北京:中国林业出版社,2001.

[3] 盛炜彤. 杉木人工林的地力衰退及防治技术[M]. 北京:中国科学技术出版社,1992.

[4] 吴祥云. 科尔沁沙地农牧交错带土地退化及治理对策研究[D](博士论文). 沈阳:中国科学院沈阳应用研究所,2001.

[5] Monsi M. 植物群落的数学模型[M]. 北京:科学出版社,1974. 123-144.

[6] 吴祥云,姜凤歧,李晓丹,等. 樟子松人工固沙林衰退的主要特征[J]. 应用生态学报,2004,15(12):2221-2224.

(上接第 46 页)

[14] 卢纹岱. 统计分析(第二版)[M]. 北京:电子工业出版社,2002. 366-370.

[15] 施积炎,丁贵杰,袁小凤. 不同家系马尾松苗木水分参数的研

究[J]. 林业科学,2004,40(3):51-55.

[16] 周广生,周竹青,朱旭彤. 用隶属函数法评价小麦的耐湿性[J]. 麦类作物学报,2001,21(4):34-37.