

六种阔叶树叶片解剖结构特征及其耐旱性比较

朱栗琼¹, 李吉跃^{2*}, 招礼军¹

(1. 广西大学 林学院, 南宁 530004; 2. 北京林业大学 资源与环境学院, 北京 100083)

摘要: 以元宝枫、山桃、皂荚、黄栌、迎春、南蛇藤等 6 种阔叶树为研究对象, 对各种类叶片的主要解剖构造特征进行观察和测定, 并综合分析它们在控制水分上的能力。结果表明, 不同树种控制水分的主要解剖特征各异; 应用模糊数学分析, 选择角质层厚度、栅/海比值、上、下表皮厚度、气孔的长度等 5 个指标进行综合评价, 6 种阔叶树叶片解剖构造在耐旱性上的能力大小排序为: 元宝枫>黄栌>山桃>皂荚>南蛇藤>迎春。

关键词: 阔叶树; 叶片解剖构造; 耐旱性; 模糊综合评判

中图分类号: Q944.56 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2007)03-0431-04

Comparison on leaf anatomical structures and drought resistance of six broad-leaved plant species

ZHU Li-Qiong¹, LI Ji-Yue^{2*}, ZHAO Li-Jun¹

(1. College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. College of Resources and Environment, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: *Acer truncatum*, *Prunus davidiana*, *Gleditsia sinensis*, *Cotinus coggygria*, *Jasminum nudiflorum* and *Celastrus orbiculatus* were selected on the campus of the Beijing Forestry University to compare the mainly leaf anatomical structure characters and analyze their ability in water loss controlling. The results showed that the mainly leaf anatomical structure characters in controlling water loss were different. By using fuzzy cluster analysis, the ability in controlling water loss of the six species in the thickness of cuticle, the thickness of upper and lower epidermis, ratio of palisade tissue to sponge tissue, and length of stoma were selected to comprehensively evaluation. The order of their drought resistance ability is: *A. truncatum*>*C. coggygria*>*P. davidiana*>*G. sinensis*>*C. orbiculatus*>*J. nudiflorum*.

Key words: broad-leaved plants; leaf anatomical structure; drought resistance; fuzzy comprehensive evaluation

水分是限制植物生长和分布的主要因子之一, 在水分亏缺的情况下, 如何降低水分的消耗对植物至关重要。植物体内的水分绝大部分是通过叶片的蒸腾作用消耗掉的。作为表露于环境中面积最大的器官, 叶与环境的关系最为密切, 环境不仅影响到叶的外部形态, 同时也影响到叶的内部构造和生理活动。研究表明, 植物的抗旱性与植株的形态解剖构造呈一定的相关性 (Doley, 1981; Donselman 等, 1982; 李吉跃, 1991; 邓艳等, 2004; 史刚荣, 2004)。植物叶片在长期进化过程中, 通过改变自身的结构特点对一些生理活动进行调节, 以适应干旱的环境,

例如, 在缺水环境下植物能产生较粗的叶脉、较多的表皮毛以及较厚的角质层等; 叶肉组织排列比较紧密, 栅栏组织发达, 海绵薄壁组织相对不发达; 气孔通常只分布在叶的下表面, 并且多形成下陷气孔等。这些结构都有利于控制水分的消耗, 而植物叶片对于干旱环境的胁迫可以通过某种或多种方式来适应, 因此, 在分析植物的旱生性结构时, 应综合考虑和分析各种指标, 才能得到比较合理的结论。

本文通过对北方常见的 6 种阔叶树的成熟叶片进行解剖, 从各项适应旱生环境的结构特征来分析, 利用模糊数学评判方法, 对它们的抗旱能力进行综

收稿日期: 2006-06-28 修回日期: 2006-10-22

基金项目: 国家自然科学基金(30070637)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(30070637)]

作者简介: 朱栗琼(1969-), 女, 广西恭城人, 讲师, 硕士, 主要从事植物形态解剖的教学与研究, (E-mail) liqiongzhu@163.com.

* 通讯作者 (Author for correspondence, E-mail: ljyymy@sina.com)

合排序,为特定环境下树种的选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

于 2002 年 8 月在北京林业大学校园内选取生境相似、生长正常的 6 种北方常见的阔叶树各 3 株,分别为元宝枫(*Acer truncatum*)、山桃(*Prunus davidiana*)、皂荚(*Gleditsia sinensis*)、黄栌(*Cotinus coggygria*)、迎春(*Jasminum nudiflorum*)、南蛇藤(*Celastrus orbiculatus*)。分别在树冠东面中外部采集侧枝顶芽下第 4~6 片无病虫害等缺陷的成熟叶片为研究对象。

1.2 方法

用蒸馏水冲洗所选叶片上的灰尘等杂质,剪取叶片中部与叶缘之间的 $1\sim 2\text{ cm}^2$ 样片,迅速用 FAA 固定液保存,常规石蜡切片法制片。切片厚度为 $8\sim 12\text{ }\mu\text{m}$,番红—固绿对染,加拿大树脂胶封片。将制片置于 OLYMPUS 生物显微镜下观察、测量,并进行显微照像。观测指标有:角质层厚度、上下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、气孔位置等。

气孔特征采用印迹法(Chaeles 等,1981)。在叶片背面均匀涂抹无色指甲油,干燥后剥下所形成的印痕干膜,制片后用 OLYMPUS 生物显微镜观察测定气孔的长度、气孔密度,并进行显微照像。

每树种随机观察 3 张切片,每张切片连续观测 10~15 个视野。

2 结果与分析

2.1 叶片解剖结构特征的比较

各树种叶片解剖结构特征见图版 I,各项指标测定值见表 1。

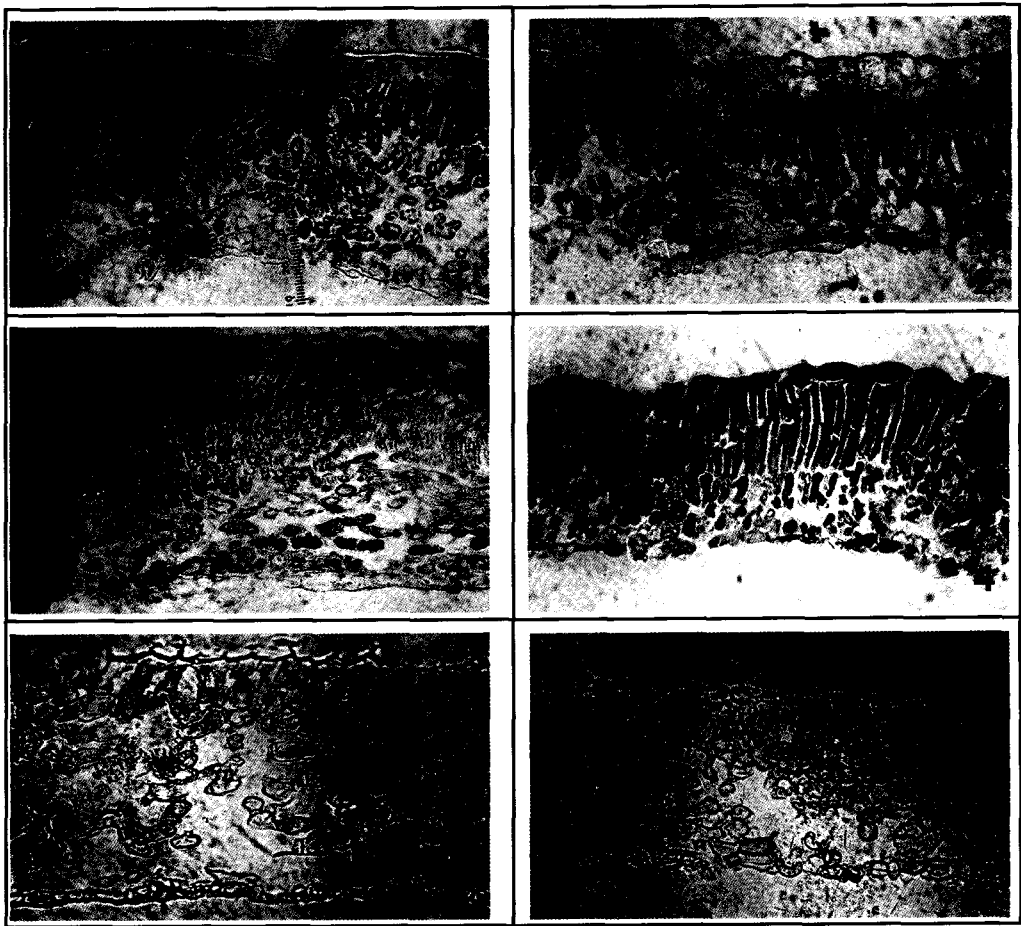
角质层主要分布于叶的上表皮细胞壁外,是一层脂肪性物质,不透水,具保护作用,其厚度受到环境条件的影响,角质层厚度反映树种抗旱能力的大小,通常角质层越厚,越能有效地减少植物体内水分的流失,控制水分的能力就越强(Donselman 等,1982)。从测定情况看,各树种叶片的上表皮角质层厚度在 $0.5\sim 1.6\text{ }\mu\text{m}$ 之间。黄栌叶片的角质层厚度达 $1.60\pm 0.43\text{ }\mu\text{m}$,其次是元宝枫和南蛇藤,厚度 $0.85\text{ }\mu\text{m}$ 左右,山桃的角质层厚度为 $0.70\pm 0.2\text{ }\mu\text{m}$,皂荚和迎春的角质层厚度为 $0.5\sim 0.6\text{ }\mu\text{m}$,仅

为黄栌的 $1/3$ 。

叶肉中的栅栏组织与海绵组织的比值(栅/海比值)是评价植物控制蒸腾失水的重要指标之一(Levit,1972)。栅栏组织的输水效率要比海绵组织高得多,大量的栅栏组织可增加水分从维管束到表皮间的运输效率,同时,栅栏组织还增加了叶肉细胞的表面积,能保证光合作用对水分的需求。从测定结果看,各种类的栅/海比值差异显著,山桃最大,达到 2.13,皂荚、黄栌次之,分别为 1.61 和 1.58,元宝枫也有 1.15,南蛇藤与迎春的栅/海比值最小,分别只有 0.43 和 0.36,迎春的栅/海比值只占山桃的约 $1/6$ 。山桃的栅栏组织非常发达,不仅所占比例大,而且细胞形状几乎都为圆柱形,排列整齐、紧密,海绵组织也较其它种类有规则、整齐,分化不明显,趋向于等面叶的结构,具有旱生叶片较明显的结构特征;迎春的栅栏组织不仅所占比例小,而且形状不太规整,细胞排列疏松,胞间隙明显,海绵组织细胞数量少,排列松散,通气组织发达,具有湿生叶片的结构特征。其它种类的叶肉组织结构特征居于上述两者之间。因此从叶片的栅/海比值来看,山桃的旱生性特征最明显,其次是皂荚、黄栌和元宝枫,而南蛇藤和迎春趋于湿生性较明显。另外,在元宝枫、山桃、皂荚、黄栌的叶肉细胞内和中脉厚壁组织细胞旁都观察到了含晶薄壁细胞,李正理等(1981)认为,旱生植物各种组织中普遍具有含晶细胞,可能是一种抗旱的特性。这进一步说明在叶片内部结构上,该 4 种树木控制水分的能力应强于南蛇藤和迎春。

表皮细胞的存在,一方面具有保护功能,另一方面还可以起贮水作用。叶片上、下表皮的厚度在一定程度上说明了其控制失水的能力,表皮细胞越厚,一般来说其控制水分的能力越强。从上表皮厚度看,山桃和迎春的厚度最大,达 $20\text{ }\mu\text{m}$ 以上,元宝枫、南蛇藤的厚度居中,分别为 $17.1\pm 1.4\text{ }\mu\text{m}$ 和 $15.9\pm 2.0\text{ }\mu\text{m}$,而黄栌、皂荚的厚度在 $13\text{ }\mu\text{m}$ 左右,基本相同。从下表皮厚度看,皂荚最厚,达到 $18.43\pm 1.85\text{ }\mu\text{m}$,元宝枫、迎春和南蛇藤在 $13\sim 13.7\text{ }\mu\text{m}$ 之间,山桃为 $11.65\pm 1.54\text{ }\mu\text{m}$,黄栌在 $10\text{ }\mu\text{m}$ 以下。

树木主要是通过气孔来进行蒸腾,在有利条件下,其气孔蒸腾可占总蒸腾量 90% 以上(Levit,1972)。气孔的频率和大小直接影响植物蒸腾的失水量。一般认为,气孔小且多,深陷、表皮层厚等特征,能使树木在干旱条件下减少水分损失,从而能减缓旱情,是林木抗旱的特性之一(赵翠仙等,1981),



图版 I 叶片横切面 (×40) 1. 元宝枫; 2. 山桃; 3. 皂荚; 4. 黄栌; 5. 迎春; 6. 南蛇藤

Plate I General view of a portion of a transverse section of leaves (×40) 1. *Acer truncatum*; 2. *Prunus davidiana*; 3. *Gleditsia sinensis*; 4. *Cotinus coggygria*; 5. *Jasminum nudiflorum*; 6. *Celastrus orbiculatus*

表 1 六种阔叶树叶片形态解剖结构的比较

Table 1 Comparison on leaf anatomical structures in six broad-leaved plant species

树种 Species	角质层厚度 Thickness of cuticle (μm)	表皮厚度(μm) Thickness of epidermis		栅栏组 织厚度 Thickness of palisade tissue(μm)	海绵组 织厚度 Thickness of sponge tissue(μm)	栅/海 Ratio of palisade to sponge tissue	气孔密度 Stoma density (No. / mm^2)	气孔长度 Length of stoma (μm)
		上表皮 Upper	下表皮 Lower					
元宝枫 <i>Acer truncatum</i>	0.85 ± 0.27	17.08 ± 1.38	13.43 ± 1.68	74.50 ± 9.26	65.00 ± 4.25	1.15	560 ± 85	13.88 ± 1.71
山桃 <i>Prunus davidiana</i>	0.70 ± 0.20	21.28 ± 1.18	11.65 ± 1.54	64.75 ± 4.16	30.53 ± 2.01	2.13	191 ± 20	35.90 ± 3.58
皂荚 <i>Gleditsia sinensis</i>	0.49 ± 0.21	13.78 ± 1.37	18.43 ± 1.85	155.75 ± 8.25	97.25 ± 7.59	1.61	193 ± 20	25.50 ± 2.30
黄栌 <i>Cotinus coggygria</i>	1.60 ± 0.43	12.93 ± 1.11	9.43 ± 1.50	62.88 ± 3.23	39.90 ± 2.07	1.58	635 ± 60	13.68 ± 2.04
迎春 <i>Jasminum nudiflorum</i>	0.58 ± 0.24	19.88 ± 1.38	13.68 ± 2.08	76.50 ± 3.94	215.00 ± 7.36	0.36	281 ± 42	24.75 ± 1.42
南蛇藤 <i>Celastrus orbiculatus</i>	0.85 ± 0.13	15.88 ± 1.98	13.00 ± 1.86	39.35 ± 2.85	92.75 ± 8.12	0.43	308 ± 40	15.40 ± 2.27

但也有研究表明,旱生植物的气孔密度与中生植物大致相近(李正理等,1981)。这说明在干旱胁迫情况下,植物抗旱性的气孔调节还受其它生理活动的控制。从观测的结果看,不同树种气孔的密度和大小有很大差异。黄栌的气孔密度最大,达到 635 ±

60 个/ mm^2 ,元宝枫的气孔密度也有 560 ± 85 个/ mm^2 ;南蛇藤和迎春在 300 个/ mm^2 左右;皂荚和山桃的最少,为 190 个/ mm^2 左右。从气孔的大小看,山桃的气孔长度在 6 种植物中是最大的,达到 35.90 ± 3.58 μm ,黄栌的最小,只有 13.68 ± 2.04

μm ,其它种类居中。进一步的观察发现,元宝枫的气孔稍下陷,黄栌的气孔属于平置型,因此从气孔分布的位置角度来看,元宝枫在控制水分丧失的能力要强于黄栌,皂荚和山桃的气孔相对大些,而且山桃的气孔还是微凸型,迎春和南蛇藤的气孔也都微凸于下表皮,该特点使水分容易丧失。

2.2 叶片解剖结构的耐旱性综合评价

植物对干旱环境的适应方式多种多样,不同植物之间,存在着形式和程度上的差别。从叶片解剖

构造测定的结果看,对不同的指标,6种植物的排列顺序都有差异,没有一个种能在几个测量的指标中同时占有明显的优势。因此,在分析植物的旱生结构时,不能只根据某一个或少数几个指标来评判,而应对多个指标进行综合的考虑和分析。为了较全面地了解研究的6种阔叶树在叶片解剖结构上对控制水分散失能力大小的差异,采用模糊综合评判方法对它们进行综合评价(冯德益等,1983)。

由于在评价植物抗旱性上的研究对气孔密度有

表2 六种阔叶树叶片旱性结构的综合评价

Table 2 Comprehensive evaluation of the xeromorphic structure for six broad-leaved plant species

树种 Species	隶属函数值 Membership function value					综合评判值 Comprehensive evaluation value	控制水分能力排序 Ability order of control water loss
	角质层厚度 Thickness of cuticle	栅/海 Ratio of palisade to sponge tissue	上表皮厚度 Thickness of upper epidermis	下表皮厚度 Thickness of lower epidermis	气孔长度 Length of stoma		
元宝枫 <i>Acer truncatum</i>	0.324	0.446	0.497	0.444	0.991	0.541	1
黄栌 <i>Cotinus coggygria</i>	1.000	0.689	0.000	0.000	1.000	0.538	2
山桃 <i>Prunus davidiana</i>	0.189	1.000	1.000	0.247	0.000	0.487	3
皂荚 <i>Gleditsia sinensis</i>	0.000	0.706	0.102	1.000	0.468	0.455	4
南蛇藤 <i>Celastrus orbiculatus</i>	0.324	0.040	0.353	0.397	0.923	0.407	5
迎春 <i>Jasminum nudiflorum</i>	0.081	0.000	0.832	0.472	0.502	0.377	6

不同的观点,因此,在此只对角质层厚度、栅/海比值、上、下表皮厚度、气孔长度等5个指标进行综合评判。鉴于气孔大小与控制水分能力呈负相关关系,对气孔长度采用反隶属函数计算,其它4个指标则用隶属函数计算。每个指标的权重值均以0.2计算。经过计算和转换,6种阔叶树叶片解剖结构的隶属函数评判结果见表2。

表2结果表明,6种阔叶树在控制水分能力上的大小排序为:元宝枫>黄栌>山桃>皂荚>南蛇藤>迎春。根据综合评判值,6种阔叶树在叶片结构上控制水分的能力大小大致可分成三类,元宝枫、黄栌为一类,两者的综合评判值约为0.54,在控制水分的能力上最强,属于较为抗旱节水的树种;山桃和皂荚为一类,控制水分的能力稍弱于黄栌和元宝枫;而南蛇藤和迎春为一类,它们的综合评判值较为接近,约0.4,6种植物中属于节水能力较差的种类。

3 结论

(1)研究的6种阔叶树在叶片解剖结构上都表现了一定的抗旱特征。其中,黄栌的角质层最厚,气孔较小;元宝枫的气孔最小,而且稍下陷;皂荚的栅/海比值比较大,为1.61,气孔稍下陷,上、下表皮较

厚,但角质层最薄。山桃的栅/海比值最大,是迎春的近7倍,但气孔最大,数量较少。迎春和南蛇藤的角质层较薄,栅/海比值小,叶肉细胞排列疏松,气孔微凸于下表皮,但它们的气孔较多且不算大,上表皮较厚,弥补了控制水分能力上的一些不足。而且,元宝枫、黄栌、山桃和皂荚的叶肉细胞内和中脉厚壁组织细胞旁具有含晶薄壁细胞,也说明这四种树木有较好的抗旱性能。

(2)植物控制蒸腾耗水的解剖构造是多种指标交互作用形成的,植物对干旱环境的适应方式也是多种多样的,不同植物之间,存在着形式和程度上的差别,必须进行综合分析才能比较。利用模糊综合评判法的结果表明,6种阔叶树在控制水分能力上的大小排序为:元宝枫>黄栌>山桃>皂荚>南蛇藤>迎春;黄栌和元宝枫属于较为抗旱节水的树种,山桃和皂荚居中,南蛇藤和迎春的节水能力较差。

参考文献:

- 冯德益,楼世博. 1983. 模糊数学方法及应用[M]. 北京:地震出版社
李正理. 1996. 植物组织制片法[M]. 北京:北京大学出版社
Charles L, Wilson C L, Lawrence Pusey, et al. 1981. Plant epidermal sections and imprints using cyanoacrylate adhesives[J]. *Can J Plant Sci*, 61:781-783

(下转第474页 Continue on page 474)

- Bi XL(毕晓丽), Hong W(洪伟), Wu CZ(吴承祯), et al. 2001. Life table analysis of *Castanopsis carlesii* population in Wuyishan(武夷山米槠种群生命表分析)[J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), 9(3): 243-247
- Bi XL(毕晓丽), Hong W(洪伟), Wu CZ(吴承祯), et al. 2002. Population statistics analysis of *Pinus taiwanensis* (黄山松种群统计分析)[J]. *Sci Silv Sin* (林业科学), 38(1): 61-67
- Cai F(蔡飞), Song YC(宋永昌). 1997. A study on the structure and dynamics of *Schima superba* population on Wuyi mountain (武夷山木荷种群结构和动态研究)[J]. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 21(2): 138-148
- Cao GX(曹广侠), Lin ZD(林璋德), Zhang LM(张敏敏). 1991. Life table of *Picea purpurea* and *Abies faxoniana* in southern Gansu Province(甘南地区紫果云杉、岷江冷杉生命表)[J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 11(3): 286-288
- Feng L(封磊), Hong W(洪伟), Wu CZ(吴承祯), et al. 2003. Study on the dynamics of the endangered plant population of *Tsuga tchekiangensis* (珍稀濒危植物南方铁杉种群动态研究)[J]. *J Wuhan Bot Res* (武汉植物学研究), 21(5): 401-405
- Harcombe PA. 1987. Tree life tables[J]. *Biosci*, 37: 557-567
- Hong W(洪伟), Wang XG(王新功), Wu CZ(吴承祯). 2004a. Life table and spectral analysis of endangered plant *Taxus chinensis* var. *mairei* population (濒危植物南方红豆杉种群生命表及谱分析)[J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 15(6): 1109-1112
- Hong W(洪伟), Wu CZ(吴承祯), Yan SJ(闫淑君). 2004b. Modification of population growth model (对种群增长模型的改进)[J]. *J Trop Subtrop Bot* (应用与环境生物学报), 10(1): 23-26
- Hu XS(胡喜生), Hong W(洪伟), Wu CZ(吴承祯), et al. 2004. Height niche characteristics of dominant populations in the *Tsuga longibracteata* community (长苞铁杉群落优势种群高度生态研究)[J]. *Guihaia* (广西植物), 24(4): 323-328
- Li XK(李先琨), Xiang WS(向悟生), Tang RQ(唐润琴). 2002. Analysis of the life table of endangered population *Abies yuanbaoshanensis* (濒危植物元宝山冷杉种群生命表分析)[J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), 10(1): 9-14
- Ni J(倪健). 1996. Relationship between geographical distribution of *Schima superba*, its forest and climate in China (中国木荷及木荷林的地理分布与气候的关系)[J]. *J Plant Res Environ* (植物资源与环境学报), 5(3): 28-34
- Silvertown JW. 1982. Introduction to plant population ecology [M]. London: Longman press; 75-155
- Wu CZ(吴承祯), Hong W(洪伟), Xie JS(谢金寿), et al. 2000b. Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population (珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析)[J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 11(3): 333-336
- Wu WP(吴文谱). 1989. The *Schima superba* forest in China (中国的木荷林)[J]. *Acta Agric Univ Jiangxi* (江西农业大学学报), 13(8): 18-23
- Xie ZQ(谢宗强), Chen WL(陈伟烈), Lu P(路鹏), et al. 1999. The demography and age structure of the endangered plant population of *Cathaya argophylla* (濒危植物银杉的种群统计与年龄结构)[J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 19(4): 523-528
- Yan SJ(闫淑君), Hong W(洪伟), Wu CZ(吴承祯), et al. 2002. Life process and spectral analysis of *Castanopsis fargesii* population (丝栗栲种群生命过程及谱分析)[J]. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 8(4): 351-355
- Zhang WB(张文标), Jin ZX(金则新), Ke SS(柯世省), et al. 2006. Diurnal photosynthetic characteristics of *Schima superba* and its correlation with environment (木荷光合特性日变化及其与环境因子相关性分析)[J]. *Guihaia* (广西植物), 26(5): 492-498
- Zhang WH(张文辉), Zu YG(祖元刚). 1999. Study on population life table and survivorship curves of *Adenophora lobophylla*, an endangered species, compared with *A. potaninii*, a widespread species (濒危种裂叶沙参种群生命表和存活曲线的研究及其与广布种泡沙参的对照)[J]. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 23(1): 76-86

(上接第 434 页 Continue from page 434)

- Deng Y(邓艳), Jiang ZC(蒋忠诚), Cao JH(曹建华), et al. 2004. Characteristics comparison of the leaf anatomy of *Cyclobalanopsis glauca* and its adaption to the environment of typical karst peak cluster areas in Nongla (弄拉典型峰丛岩溶区青冈栎叶片形态特征及对环境的适应)[J]. *Guihaia* (广西植物), 24(4): 317-322
- Doley D. 1981. Tropical and subtropical forests and woodlands [M]. // Kozłowski TT (ed). Water deficit and plant growth. New York and London: Academic Press; 210-324
- Donselman HM, Flint HL. 1982. Genecology of eastern redbud [J]. *Ecology*, 63(4): 962-971
- Levitt J. 1972. Response of plants to environmental stress [M]. New York: Academic press
- Li JY(李吉跃). 1991. Studies on drought tolerance of some main tree species used in afforestation in Taihang Mountain Region (太行山区主要造林树种耐旱特性的研究(I)) [J]. *J Beijing Fore Univ* (北京林业大学学报), 13(增刊 1): 1-9
- Li ZL(李正理), Li RA(李荣敖). 1981. Anatomical observation of assimilating branches of nine xerophytes in Gansu (我国甘肃九种旱生植物同化枝解剖结构观察)[J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), 23(3): 181-185
- Shi GR(史刚荣). 2004. A study on ecological anatomy of leaves in 7 broad-leaved evergreen plants (七种阔叶常绿植物叶片的生态解剖学研究)[J]. *Guihaia* (广西植物), 24(4): 334-338
- Zhao CX(赵翠仙), Huang ZC(黄子琛). 1981. A preliminary study of xeromorphism of some important xerophytes growing in Tungeli Desert (腾格里沙漠主要旱生植物旱性结构的初步研究)[J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), 23(4): 278-283