

# 干旱胁迫下紫穗槐叶片解剖特征的变化

崔大练, 马玉心, 王 俊

(浙江海洋学院 海洋科学学院, 浙江 舟山 316000)

**摘要:** 研究了重度、中度、轻度干旱胁迫条件下2年生紫穗槐幼苗叶片的形态解剖学特征变化。结果表明: 随着干旱胁迫程度的增加, 叶片厚度、上下表皮的厚度逐渐减小, 栅栏组织和海绵组织的厚度也减小, 而栅栏组织与海绵组织的比值、主脉维管束相对直径、主脉突起度与中脉厚度则增大。气孔面积随干旱程度的增加呈下降趋势, 但气孔分布的密度增加。在干旱逆境胁迫条件下, 紫穗槐通过改变叶片外部形态、内部解剖构造和生理功能来适应干旱环境。

**关键词:** 紫穗槐; 叶片; 形态解剖特征; 干旱胁迫; 生态适应性

**中图分类号:** Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2011)03-0332-06

## Changes on the anatomical characteristics of *Amorpha fruticosa* leaves under different drought stress gradient

CUI Da-Lian, MA Yu-Xin, WANG Jun

(College of Marine Science, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316000, China)

**Abstract:** *Amorpha fruticosa* is a soil conservation species. The research aimed to investigate the changes in morphological and anatomical characteristics of two-year seedling leaves of *A. fruticosa* under the different drought stress gradient: light stress(LS), medium stress(MS) and severe stress(SS). The results showed that the thickness of blade and the upper and lower epidermis were gradually decreased with the increase of drought stress gradient. Thickness of palisade tissue and spongy parenchyma were also decreased, while, the ratio of palisade tissue to spongy parenchyma, the relative diameter of the vascular bundle in main vein, the protruding degree of main vein and midrib thickness were increased. The stoma area was a downtrend but its density was increased. Furthermore, with the drought stress increased, the leaf size was decreased and its shape was changed. These results indicated that *A. fruticosa* could change the morphological and anatomical structure of its leaves to adapt the drought stress.

**Key words:** *Amorpha fruticosa*; leaf; anatomical characteristics; drought stress; ecological adaptation

紫穗槐 (*Amorpha fruticosa*) 为豆科紫穗槐属的丛生灌木, 根系发达, 耐干旱、瘠薄, 具有较强的保持水土、改良土壤的作用(杨有海等, 2004), 是干旱、半干旱地区常用的水土保持树种。是防洪护坡的重要植物, 被称为固坝护坡的“活钢筋”。刁乃宏

(2006)研究认为紫穗槐侧根可向四周伸展出 3 m 多, 直径 0.2 cm 以上的侧根可达 1 130 多条, 保持水土效果明显。在田埂栽种紫穗槐, 第二年已经不会有明显的水土侵蚀, 自第 3 年后达到甚至超过次生植被覆盖(对照)的保水能力(张文安等, 2001)。以

收稿日期: 2010-09-18 修回日期: 2010-12-18

基金项目: 浙江省教育厅自然科学基金(21105006208)[Supported by Natural Science Foundation of Education Department of Zhejiang Province(21105006208)]

作者简介: 崔大练(1970-), 女, 辽宁丹东人, 实验师, 从事水土保持等研究, (E-mail)swxcdl@126.com.

\* 通讯作者: 马玉心, 教授, 从事植物生理生态等研究, (E-mail)donghai8883@163.com.

往的研究集中在栽培和水土保持效果等实用技术方面,对其抗旱适应能力及极端环境胁迫下的抗性机理研究较少。

叶片是植物对环境最为敏感的器官,其解剖结构能反映干旱生境特征。本文拟通过观察不同水分胁迫条件下紫穗槐叶片的解剖结构和外部特征进一步阐明其抗旱机制。在人为控制的三种水分梯度胁迫生境下,对紫穗槐进行干旱适应性研究,找出叶片解剖结构、生长性状与抗逆性的关系,为我国在干旱、半干旱地区推广种植紫穗槐提供科学理论依据和实验数据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 实验材料培养与处理

1.1.1 材料 选择紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)二年实生幼苗作为研究对象。2007年4月中旬将生长基本一致的幼苗移栽到容积为10 L的花盆中,每盆1株,栽培基质为园土。将所有盆栽幼苗置于封闭实验大棚内,棚内温度控制在25℃,苗木在充足供水条件下生长。培养时间为15 d,5月初进行胁迫实验。

1.1.2 干旱胁迫实验设计 控水采用(Hsiao,1973)的水分梯度法,共设4个干旱胁迫强度,对照(Control,CK)、轻度干旱胁迫(Light stress,LS)、中度干旱胁迫(Medium stress,MS)和重度干旱胁迫(Severe stress,SS),土壤含水量分别控制在最大田间

持水量(31.4%)的75%~80%、55%~60%、40%~45%、30%~35%。用称重法控制浇水量,浇水时间间隔为1 d;胁迫时间为120 d。

### 1.2 各种指标的测定

1.2.1 叶片的永久制片 取紫穗槐中部的叶片,进行组织切片。参照李正理(1987)的方法,番红一固绿染色,石蜡包埋,在Olympus显微镜下镜检,测定叶片、上下表皮、中脉、栅栏组织、海绵组织的厚度、主脉维管束直径。显微拍照。所有测量均重复10次。

1.2.2 叶表皮装片的制作 按王玉国等(2007)的方法制作叶表皮装片,取下表皮制成装片光镜下测量气孔器密度、气孔器长、气孔宽、表皮细胞密度、表皮毛长度、密度等6项参数。

1.2.3 生长指标的测定 用游标卡尺测定叶片长度(平行于主脉最长段)和宽度(垂直主脉最宽段);单株叶面积的测定,用叶面积仪测定,每树种每处理随机取10~15片叶片,累加后计算平均值。

## 2 结果与分析

### 2.1 紫穗槐叶片解剖结构对干旱胁迫的响应

植物器官的形态结构是与其生理功能和生长环境密切相适应的,在长期外界生态因素的影响下,叶片在形态结构上的变异和可塑性最大。紫穗槐叶片厚度随干旱胁迫程度增加而减小,重度、中度、轻度胁迫下叶片厚度分别是对照的62.16%、68.85%、91.9%,水分胁迫下紫穗槐通过减少叶片厚度来适

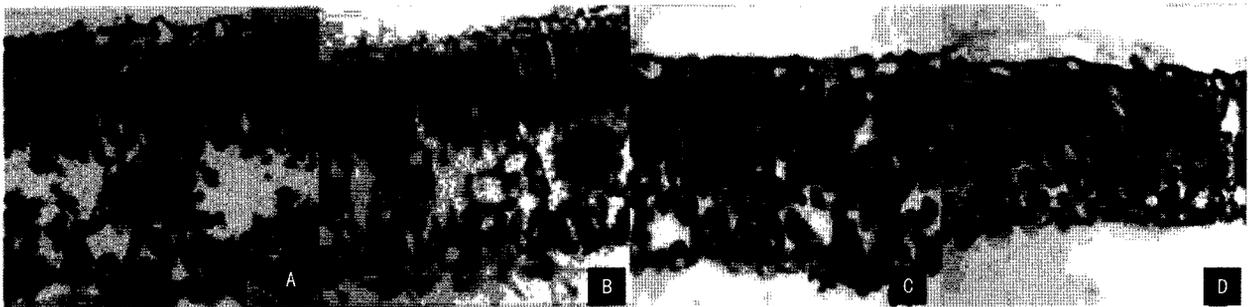


图1 对照(A)、轻度(B)、中度(C)、重度(D)胁迫条件下紫穗槐叶片解剖结构变化(×400)

Fig. 1 Changes of leaf anatomical characteristics of *A. fruticosa* in different drought stress gradients(CK(A), LS(B), MS(C), SS(D)) (×400)

应干旱环境(图1:D)。

上下表皮厚度均随干旱胁迫程度的加剧而减小。上表皮细胞厚度在重度、中度、轻度胁迫下分别是对照的88.86%、93.94%、96.25%;下表皮也由

一层细胞组成,细胞较上表皮小。重度、中度、轻度分别是对照的81.36%、81.46%、89.86%(图1)。

叶肉明显分化为栅栏组织和海绵组织两部分,栅栏组织由2~3层排列紧密的柱状细胞组成,而海

绵组织细胞形状不规则(图2)。

由图1,图2可知,栅栏组织和海绵组织厚度均随干旱胁迫程度的增加而减小。轻度、中度、重度胁迫下栅栏组织厚度分别是对照的143.7%、107.3%、

87.52%;海绵组织厚度分别是对照的74.7%、69.6%、60.9%;由图1:D可知,栅栏组织与海绵组织的比值随着干旱胁迫的加剧而增大,轻度、中度、重度分别是对照273.1%、296.1%、145.5%(图3)。

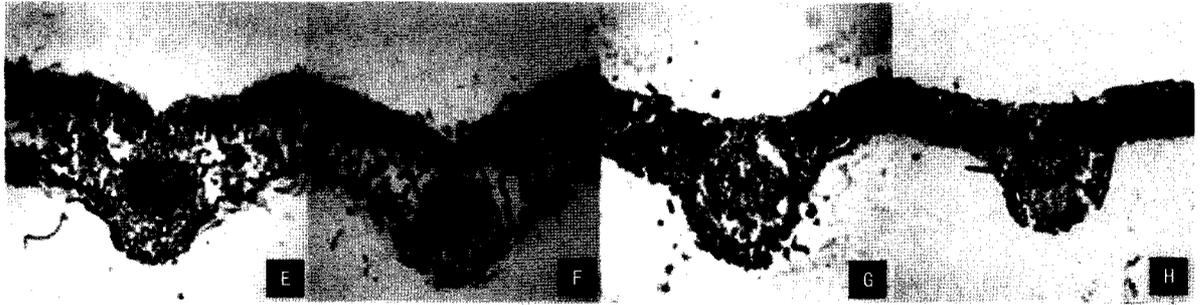


图2 对照(E)、轻度(F)、中度(G)、重度(H)胁迫条件下紫穗槐叶片主脉横切(×100)  
 Fig. 2 Cross-section of the main leaf vein in *A. fruticosa* under different drought stress gradients(CK(E), LS(F), MS(G), SS(H)) (×100)

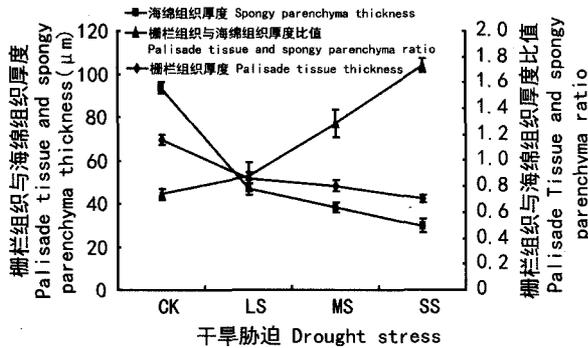


图3 不同干旱胁迫条件下栅栏组织、海绵组织厚度及栅栏组织与海绵组织比值变化  
 Fig. 3 Changes of the thickness of palisade tissue and spongy tissue and the ratio of palisade tissue to spongy tissue in *A. fruticosa* under different drought stress gradients(CK,LS,MS,SS)

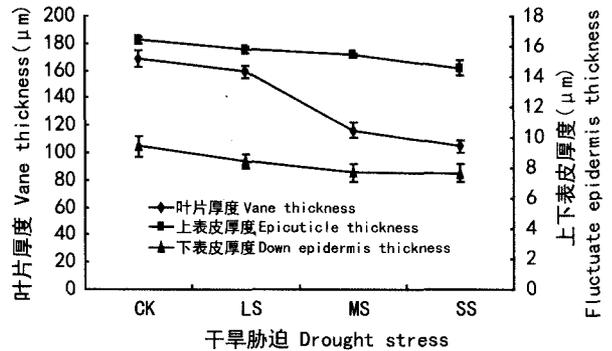


图4 不同干旱胁迫条件下紫穗槐叶片厚度及上下表皮厚度变化  
 Fig. 4 Changes of the thickness of leaf blade and upper and lower epidermis of *A. fruticosa* in different drought stress gradients(CK, LS, MS, SS)

由图2可知,中脉厚度均随干旱胁迫程度的加剧而减少,重度、中度、轻度分别是对照的85.49%、93.89%、107.9%,重度胁迫下中脉厚度的值最小为(126±0.27)μm;但是主脉维管束与主脉直径的比值随干旱胁迫程度的加剧而增大。此外,叶脉突起度随着干旱胁迫的加剧而增加,重度胁迫下叶脉突起度的值最大为(122±0.37)μm,轻度胁迫下叶脉突起度的值最小为(113±0.48)μm,重度、中度、轻度分别是对照的138.4%、134.6%、127.2%。

2.2 紫穗槐叶片下表皮细胞及气孔形态对干旱胁迫的响应

紫穗槐表皮毛的形状呈棒状,其形态随水分胁迫

而发生改变,轻度胁迫下为长棒状,重度胁迫下为短棒状;其数量也随着干旱胁迫程度加剧而增加。气孔形状也随水分胁迫发生改变,对照组为卵圆形,在重度胁迫下变为长圆形。

由图5可知,随着干旱胁迫程度加剧,气孔面积呈下降趋势,平均值为(987.17±18.46)~(813.56±17.17)μm<sup>2</sup>。重度、中度、轻度分别是对照的82.41%、91.48%、93.78%。气孔的长度为(27.42±0.21)~(27.42±0.21)μm,重度、中度、轻度分别是对照的99.17%、99.67%、99.6%。宽度(32.28±0.43)~(29.87±0.21)μm,重度、中度、轻度分别是对照的92.53%、103.7%、102%(图5,图7)。

气孔分布的密度随着干旱胁迫程度加剧而增

加。气孔密度平均值在(34±0.45)~(60±0.15)个,重度、中度、轻度分别是对照的 176.5%, 164.7%,158.8%(图 6,图 7)。

### 2.3 紫穗槐叶片外部特征对于干旱胁迫的响应

植物减少叶子的数量、改变叶片的大小以及缩小小叶面积,有利于植株在逆境下减少蒸腾,提高其生

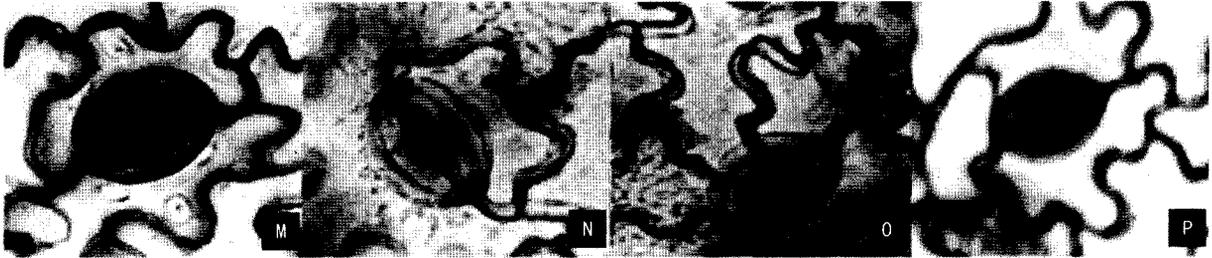


图 5 不同干旱胁迫条件下紫穗槐叶片气孔面积变化 (×1 000)

Fig. 5 Changes of leaf stoma area of *A. fruticosa* in different drought stress gradients (CK(M), LS(N), MS(O), SS(P)) (×1 000)

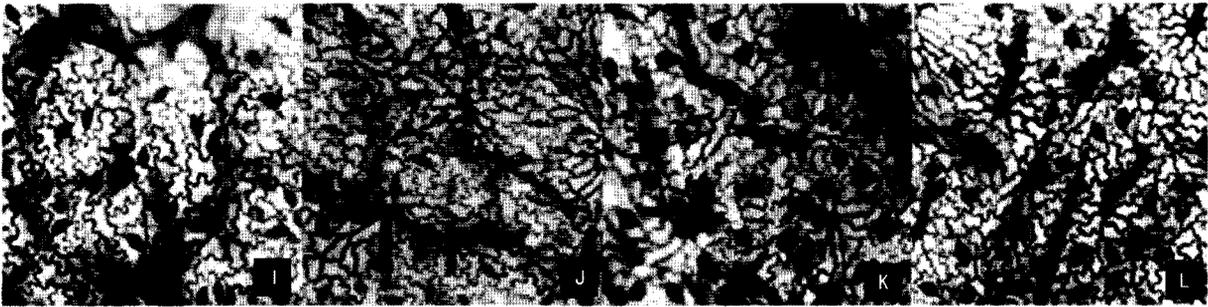


图 6 不同干旱胁迫条件下紫穗槐叶片气孔密度变化 (×100)

Fig. 6 Changes of leaf stoma density of *A. fruticosa* in different drought stress gradients(CK(I), LS(J), MS(K), SS(L)) (×100)

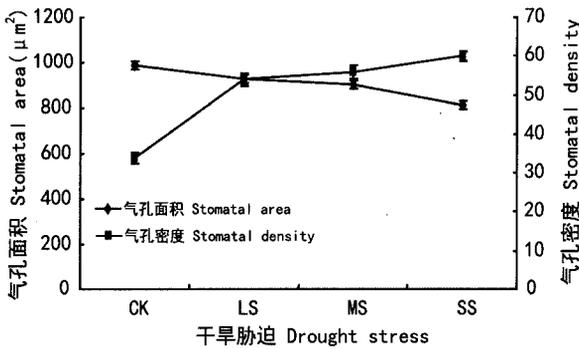


图 7 不同干旱胁迫条件对紫穗槐气孔面积和气孔密度的影响

Fig. 7 Effect of different drought stress on the leaf stoma area and stoma density of *A. fruticosa*

存能力(李芳兰等,2006;黎裕等,1993)。在胁迫条件下紫穗槐复叶上的小叶数量及其形态上均发生改变,从对照组的 39 片降至重度胁迫的 13 片,总叶面积也随着胁迫加剧而减少,重度胁迫下紫穗槐总叶

面积是对照的 25.34%(图 8)。紫穗槐小叶的形状随着干旱程度加剧也发生改变,对照组的叶片形状为披针状椭圆形,轻度胁迫下为卵状披针形,中度胁迫下为狭卵形,重度胁迫下为广卵形;说明形态改变是适应干旱胁迫的一种方式。

从图 8 可知,复叶的总长度随着干旱程度的增加而呈现减少的趋势,平均值(180±0.87)~(440±0.76),重度、中度、轻度分别是对照的 40.92%, 54.56%,84.18%;小叶叶面积随着干旱胁迫的加剧而减少,一个小叶的叶面积平均值(2.74±0.1)~(10.82±0.135)cm<sup>2</sup>,重度、中度、轻度分别是对照的 25.36%,36.01%,59.87%,重度胁迫下叶面积平均值最小为 2.74 cm<sup>2</sup>,是对照的 25.34%。

## 3 讨论

### 3.1 紫穗槐叶片解剖结构对于干旱胁迫的响应

曹娟云等(2008)指出,旱生植物的叶肉向着提

高光合效能方面发展,而高度发达的栅栏组织可避免干旱地区强烈光照对叶肉细胞的灼伤,又可以有效利用衍射光进行光合作用,即栅栏组织越厚、栅栏组织与叶厚度的比值越大、栅栏组织细胞越小且排列越紧密,则植物利用光能的效率越高(邓艳等,2004)。本研究表明,随着干旱胁迫的加剧紫穗槐栅栏组织/海绵组织厚度的比值则呈上升趋势,这说明紫穗槐叶片栅栏组织相对于海绵组织厚度增加,在长期的干旱条件下,栅栏组织高度发达,其细胞缩小,排列紧密;海绵组织极不发达,是植物对于干旱环境胁迫的适应综合表现。这与张红霞等(2005)对沙地榆和李芳兰等(2006)对白刺花研究结果相一致。

主脉主要起运输水分和养分的作用,发达的主脉则更有利于水分运输。本文实验证明中脉维管束的相对直径及中脉突出度与栅栏/海绵的比值成正比,呈逐渐增加趋势。说明在重度胁迫条件下,植物蒸腾强烈,发达的主脉和维管束可以保证水分的供应。

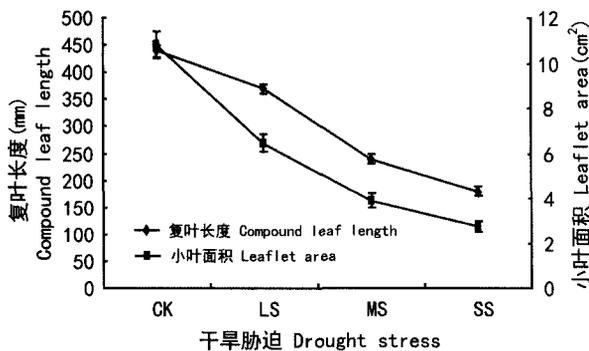


图8 不同干旱胁迫条件对紫穗槐复叶长度和小叶面积的影响

Fig. 8 Changes of leaf compound leaf length and leaflet area of *A. fruticosa* in different drought stress gradients(CK, LS, MS, SS)

### 3.2 紫穗槐表皮形态对干旱胁迫的响应

气孔是植物体与外界交换气体的通道与门户,对植物的同化和异化作用都有重要影响。目前,有关气孔特征与环境因子关系的研究并未得出一致结论。费松林等(2003)对亮叶水青冈(*Fagus lucida*)和Bosabalidis等(2002)对橄榄树(*Olea europea*)的研究表明,随水分增加,气孔密度减小,而气孔面积与孔径增大;李芳兰等(2006)对白刺花(*Sophora davidii*leave)研究发现随着海拔高度的上升,水分增加,气孔密度未发生规律性变化,但气孔器面积则呈增大趋势。气孔密度随水分增加而先下降后升高

(张晓艳等,2003),或者随着水分增加而气孔密度增大,气孔面积减小(贺金生等,1994)。本研究结果表明,紫穗槐随着干旱胁迫的加剧,气孔密度增加,气孔面积缩小,与费松林等(2003)的结论一致。此外,研究还发现紫穗槐叶表皮毛随着干旱胁迫的增加密度显著增加,而长度减小。叶表面发达的表皮毛可在一定程度上减小蒸腾速率,提高植物保水能力。说明植物可以改变其表皮毛形态来适应干旱生长环境,从而能够更好地利用有限水分维持生存。

紫穗槐通过调节表皮细胞排列紧密度,表皮毛的形状,数量;改变气孔的形状,增加面积,密度来适应干旱的逆境,以便生存。

## 4 结论

随着干旱胁迫程度的增加,叶片厚度、上下表皮细胞厚度逐渐减小;栅栏组织和海绵组织的厚度均随干旱胁迫程度的增加而减小;栅栏组织与海绵组织的比值随着干旱胁迫的加剧而增大;主脉维管束相对直径、主脉突起度与中脉厚度随干旱胁迫程度的加剧而增大;随着干旱胁迫程度加剧,气孔面积呈下降趋势;气孔分布的密度随着干旱胁迫程度加剧而增加。

紫穗槐在干旱胁迫下,外部形态上主要通过减少复叶上的小叶数量,改变叶片的大小形状,缩小叶面积,以减少植物蒸腾耗水,有利于植株在逆境下保存水份,提高其生存能力。

总之,植物在干旱逆境来临时往往会在在形态结构、解剖构造和生理功能上均发生着一系列适应性变化,构成植物的抗旱性,以使个体能够在逆境中存活下去。紫穗槐正是通过改变其叶片的形态结构来适应干旱环境的。

### 参考文献:

- 李正理. 1987. 植物制片学[M]. 北京:科学出版社
- Bosabalidis AM, Kofidis G. 2002. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars[J]. *Plant Sci*, **163**: 375-379
- Cao JY(曹娟云), Ouyang YR(欧阳永日). 2008. The research of anatomical structures changes of jujube leaf under drought stress (干旱胁迫下枣树叶片解剖学结构变化研究)[J]. *Jiangsu Agric Sci*(江苏农业科学), (3):161-162
- 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
- Diao NH(刁乃宏). 2006. Remarkable benefit of planting *Amorpha fruticosa* to prevent soil erosion(种植紫穗槐防止水土流失效益显著)[J]. *Heilongjiang Sci Tech Water Conservancy* (黑龙江水利科技), **34**(5): 120
- Fei SL(费松林), Fang JY(方精云), Fan Yj(樊拥军). 2003. Anatomical characteristics of leaves and woods of *Fagus lucida* and their relationship to ecological factors in Mountain Fanjingshan, Guizhou, China(贵州梵净山亮叶水青冈叶片和木材的解剖学特征及其与生态因子的关系)[J]. *J Integr Plant Biol* (植物学报), **41**(9): 1 002-1 009
- Hsiao TC. 1973. Physiological effects of plant in response to water stress[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, **24**: 519-570
- He JS(贺金生), Chen WL(陈伟烈), Wang XL(王勋陵). 1994. Morphological and anatomical features of *Quercus Section Suber* and its adaptation to the ecological environment(高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系)[J]. *Acta Phytocol Sin* (植物生态学报), **18**(3): 219-227
- Li FL(李芳兰), Bao WK(包维楷), Liu JH(刘俊华). 2006. Eco-anatomical characteristics of *Sophora davidii* leaves along an elevation gradient in upper Minjiang River(岷江上游干旱河谷海拔梯度上白刺花叶片生态解剖特征研究)[J]. *Chin J Appl Ecol* (植物学报), **17**(1): 5-10
- Li Y(黎裕). 1993. The identification methods and indexes on drought-resistant crop [J]. *Agric Res Arid Areas* (干旱地区农业研究), **11**(1): 91-99
- Wang YG(王玉国), Li GZ(李光照), Zhang WJ(张文驹), et al. 2007. Leaf epidermal features of *Rhododendron* (Ericaceae) from China and their systematic significance(中国杜鹃花属的叶表皮特征及其系统学意义)[J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **45**(1): 1-20
- Yang YH(杨有海), Xia Q(夏琼), Su ZZ(苏在朝), et al. 2004. Skeleton slope protection with planting *Amorpha fruticosa* to regulate topsoil slip diseases on loess embankment slope(骨架护坡配合种植紫穗槐整治黄土路堤边坡浅层溜塌病害)[J]. *Subgrade Engineering* (路基工程), (4): 75-76
- Zhang HX(张红霞), Liu GH(刘果厚), Cui XP(崔秀萍). 2005. Affection of aridity to anatomical structure of leaf of *Ulmus pumila* var. *sabulosa* (干旱对浑善达克沙地榆叶片解剖结构的影响)[J]. *Bull Bot Res* (植物研究), (1): 39-45
- Zhang XY(张晓艳), Wang HM(王惠敏), Hou ZD(侯宗东), et al. 2003. Stomatal densities and distributions of spring wheat leaves under different planting densities and soil moisture levels (土壤水分和种植密度对春小麦叶片气孔的影响)[J]. *Acta Phytocol Sin* (植物生态学报), **27**(1): 133-136
- Zhang WA(张文安), Xu DD(徐大地), Liu YY(刘友云). 2001. The soil and water conservation effects of *Vetiveria zizanioides*, *Vetiveria zizanioides* (Linn.) Nash and *Amorpha fruticosa* L. on yellow sloping field(黔中黄壤丘陵旱坡地香根草、紫穗槐的水土保持效应)[J]. *Guizhou Ethnic Studies* (贵州农业科学), **29**(2): 41-42
- ~~~~~
- (上接第 327 页 Continue from page 327)
- Solidago canadensis* (加拿大一枝黄花生物学特性及防除对策)[J]. *Auhui Agric Sci Bull* (安徽农学通报), **12**(9): 166
- Hong YP(洪亚平), Chen ZD(陈之端). 2002. Improvement on NaOCl method used for the liable-to-roll-up leaf epidermis(易卷曲叶表皮制片技术(NaOCl法)的改进)[J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **19**(6): 746-748
- Huang HW(黄洪武), Dong LY(董立尧), Li J(李俊), et al. 2007. Research progress on *Solidago canadensis* (An alien invasive weed)(外来入侵植物加拿大一枝黄花的研究进展)[J]. *Weed Sci* (杂草科学), **2**: 6-9
- Huang H(黄华), Guo SL(郭水良). 2005. Study on reproductive biology of the invasive plant *Solidago canadensis* (外来入侵植物加拿大一枝黄花繁殖生物学研究)[J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **25**(11): 2 795-2 803
- Huang JH(黄建辉), Han XG(韩兴国), Yang QE(杨亲二), et al. 2003. Fundamentals of invasive species biology and ecology (外来种入侵的生物学与生态学基础的若干问题)[J]. *Biodiv Sci* (生物多样性), **11**(3): 240-247
- Lou YL(娄远来), Shen JL(沈晋良). 2005. Anatomical study on vegetative organs and ecological adaptation of *Alternanthera philoxeroides* (水花生的根茎叶形态解剖特征及生态适应性)[J]. *Jiangsu J Agric Sci* (江苏农业学报), **21**(4): 277-282
- Ma LY(马丽云), Yang HJ(杨红江), Du XJ(杜晓君), et al. 2007. Experiments of different medicament on controlling *Solidago canadensis* (不同药剂防除加拿大一枝黄花试验总结)[J]. *Weed Sci* (杂草科学), **2**: 56-57
- Shen GH(沈国辉), Qian ZG(钱振官), Chai XL(柴晓玲), et al. 2004. Study on seed biological characteristics of *Solidago canadensis* (加拿大一枝黄花种子生物学特性研究)[J]. *Acta Agric Shanghai* (上海农业学报), **20**(4): 105-107
- Walker JW. 1976. Comparative pollen morphology of the Ranalean complex[M]//Beck CB(ed). Origin and early Evolution of Angiosperms. New York: Columbia University Press: 241-299
- Yu CH(俞诚鸿). 1954. On the evolution of secondary xylem and its significance in plant phylogeny(次生木质部的进化与植物系统发育的关系)[J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), **3**(2): 183-196
- Zhang JT(张金谈), Wang JL(王嘉林). 1965. Pollens morphology of main nectar plants in China(中国蜜源植物划分形态)[J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), **13**(4): 339-374
- Zuo J(左坚), Liu XY(刘学医). 2006. Identification of *Solidago canadensis* (加拿大一枝黄花的生药学鉴定)[J]. *Chin Med J Res Prac* (现代中药研究与实践), **20**(3): 33-34