

干旱胁迫下油茶叶片结构特征的变化

曹林青, 钟秋平*, 罗 帅, 袁婷婷, 郭红艳, 晏 巢, 袁雅琪

(中国林业科学研究院亚热带林业实验中心, 江西 分宜 336600)

摘要: [目的] 研究不同程度干旱胁迫对油茶叶片结构的影响, 了解其干旱适应机理。 [方法] 以7年生‘长林4号’油茶为试验材料, 设置土壤含水率分别为15%~20% (重度干旱胁迫)、20%~25% (中度干旱胁迫)、25%~30% (轻度干旱胁迫) 和自然状况 (对照), 通过制作石蜡切片、临时切片、光学显微镜观察及测定叶片外部形态特征、叶片下表皮气孔特征、叶肉和叶脉显微结构。 [结果] 表明: 干旱胁迫下, 油茶单叶鲜质量、单叶干质量和单叶饱和质量均随着胁迫程度的增加呈下降趋势, 叶片厚度、叶片大小显著降低; 叶片下表皮气孔面积、气孔周长、气孔开度、气孔器大小均显著减小, 气孔密度先减小后增大; 随着干旱程度的增强, 叶片上表皮、下表皮厚度显著减小, 上角质层厚度、下角质层厚度显著增加, 栅栏组织厚度、栅海比显著降低, 海绵组织厚度变化差异不显著; 叶片主脉厚度与主脉突起度随着胁迫程度的加强而显著增加, 木质部厚度在中度干旱胁迫下及维管束短径在中度干旱胁迫、重度干旱胁迫下显著低于对照, 不同干旱处理对韧皮部厚度的影响差异不显著。 [结论] 油茶叶片结构的变化均是油茶应对干旱胁迫的适应特征, 油茶植株能够根据水分亏缺程度调整叶片结构以维持生存和生长, 对干旱胁迫具有较强的适应性。

关键词: 油茶; 叶片结构; 干旱胁迫; 变化

中图分类号: S794.4

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498 (2018) 03-0136-08

Variation in Leaf Structure of *Camellia oleifera* Under Drought Stress

CAO Lin-qing, ZHONG Qiu-ping, LUO Shuai, YUAN Ting-ting, GUO Hong-yan, YAN Chao, YUAN Ya-qi

(Experimental Center for Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fenyi 336600, Jiangxi, China)

Abstract: [Objective] To study the effects of different drought stress on leaf structure of *Camellia oleifera*, in order to understand the mechanism of drought adaptation. [Method] 7-year-old *C. oleifera* ‘Changlin-4’ forests were tested by applying four levels of drought stress which soil moisture contents were kept as 15% - 20% (severe drought stress), 20% - 25% (moderate drought stress), 25% - 30% (mild drought stress) and the control (natural condition). The leaf external morphological characters, stomatal characters of leaf lower epidermis, microstructure of mesophyll and main vein were measured by making paraffin sections, temporary sections and microscopic observation system. [Result] The results showed that the leaf fresh weight, leaf dry weight, and saturated weight of *C. oleifera* declined with the decreasing of soil moisture, the drought stress significantly reduced the leaf thickness and leaf size, the stomatal area, perimeter, aperture, apparatus length and width of leaf lower epidermis also decreased significantly, the stomatal density decreased at first and then increased. As the drought stress became more intense, the thickness of leaf upper and lower epidermis decreased significantly, the upper and lower cuticle thickness increased significantly, the thickness of palisade tissue and the ratio of the palisade tissue and spongy tissue decreased significantly. As drought stress intensified, the thickness of the main veins of the leaves and the midrib protuberant

收稿日期: 2017-01-17

基金项目: 国家公益性行业(气象)科研专项“油茶高产高效栽培气象保障关键技术研究”(GYHY201506053)

作者简介: 曹林青(1991—), 男, 安徽蚌埠人, 硕士研究生, 从事经济林栽培与育种研究。

* 通讯作者: 钟秋平(1964—), 男, 教授级高级工程师, 博士, 主要从事经济林栽培与育种研究. E-mail: fyzqp92@163.com

degree increased significantly, the thickness of xylem under moderate drought stress and short diameter of vascular bundle under moderate and severe drought stress were significantly lower than that of the control, different treatments of drought stress had no significant effect on the thickness of phloem. [Conclusion] All of these changes in the leaf structure of *C. oleifera* were ecological adaptations to drought stress. *C. oleifera* could adjust the leaf structure to maintain their survival and growth based on the water deficit, indicating that *C. oleifera* has strong adaptability to drought stress.

Keywords: *Camellia oleifera*; leaf structure; drought stress; variations

干旱是影响植物生命活动和生长代谢的最主要的非生物胁迫因素之一^[1],长期处于干旱生境下,植物会在根、茎、叶等外部形态上发生结构性的变化^[2],作出一定的形态学适应。叶片是植物进行同化作用和蒸腾作用的主要器官,也是对环境变化比较敏感和可塑性较大的部位^[3-4],叶片形态特征尤其是叶片解剖结构与植物的抗旱性密切相关。大量的研究表明,干旱胁迫对叶片结构的影响主要体现在叶片变薄、叶面积变小、栅栏组织厚度变小^[4-7],角质层发达,气孔密度增大、面积变小,气孔开度减小,叶绿体膨胀变形,被膜皱褶,进而局部破裂,基质囊泡化等^[5,8],这些形态结构的变化均是对干旱的适应特征。因此,从叶片的显微结构等多方面开展系统的研究,是掌握植物对干旱胁迫响应和适应的重要切入点。

油茶(*Camellia oleifera* Abel.)是我国特有的木本油料树种,与油棕(*Elaeis guineensis* Jacq.)、油橄榄(*Olea europaea* L.)、椰子(*Cocos nucifera* L.)并称为世界四大木本食用油料植物,被誉为“东方橄榄油”,综合利用价值高^[9],多分布于南方低山丘陵地区^[10]。近几年来,我国在油茶良种选育、栽培、加工、生理等方面^[11-15]的研究取得了显著的成果,油茶抗旱性研究也有不少报道,但多数集中在生理生化方面对干旱响应的比较^[16-18],而关于干旱胁迫条件下油茶叶片结构差异的研究较缺乏。为此,本研究选取7年生‘长林4号’油茶(*C. oleifera* ‘Changlin-4’)为试验材料,干旱胁迫条件下观测分析其叶片外部形态特征、叶片下表皮气孔特征、叶肉和叶脉显微结构等,探究油茶叶片结构特征在不同程度干旱胁迫下的变化及规律,进一步了解其干旱适应机理。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验区位于江西省分宜县中国林业科学研究院亚热带林业实验中心油茶优良无性系示范林内。该

区地处江西省中西部(27°33′~28°08′N,114°29′~114°51′E),属于亚热带季风性湿润气候,年降水量1 600 mm,年平均气温17.6℃,极端最高气温40.1℃,全年无霜期270 d。

1.2 试验材料

在林分内选取生长正常、生长状况基本一致的‘长林4号’油茶优良无性系作为试验材料,供试材料的树龄为7年生,地径6.5~9.0 cm,树高1.5~2.5 m,冠幅1.8~2.3 m。

1.3 试验设计

试验于2016年7月20日开始实施。首先选定试验样地,选择地形平缓、土壤状况基本一致的区域,样地面积为8 m×15 m,用钢架在样地的四周搭起3.5 m高的大棚,棚顶用透明材料封顶,达到防雨透光的效果,大棚的四周用透明的塑料薄膜围起,防止雨水溅入棚内,棚顶与大棚四周薄膜留出0.5 m的空隙,使内外空气能够相互流通,尽量使棚内外的温湿差异降到最低,同时在每个处理样地的四周挖1.2 m深沟并铺设塑料薄膜,防止水分在各个处理间相互渗入,影响试验条件。

试验设置4个处理:土壤含水率分别为15%~20%(重度干旱胁迫)、20%~25%(中度干旱胁迫)、25%~30%(轻度干旱胁迫)和自然状况(对照)。土壤水分由TNL-GK5型土壤水分智能灌溉控制系统(锦州天诺环能仪器有限公司)自动控制,土壤水分传感器埋设深度为30 cm,当水分低于设定值时,灌溉自动开启,灌溉方式为滴灌;同时每个处理下埋设L99-TWS-4土壤温湿度记录仪(上海巴玖实业有限公司),每0.5 h自动观测并记录1次。埋设方式为:在以树体为中心,树冠线为半径的圆柱体的外围埋设温湿度传感器探头,埋设土壤深度分别为10、20、40、60 cm。每天10:00及18:00进行水分监控,以保证试验期间水分含量始终保持在设定的水分范围之内。图1是自然状况下20、40 cm深度土壤含水率随时间的变化,自然状况下的土壤含水率在9月

10日至11月9日时间段长期处于30%~40%之间,此时间段水分充足,以此作为对照。

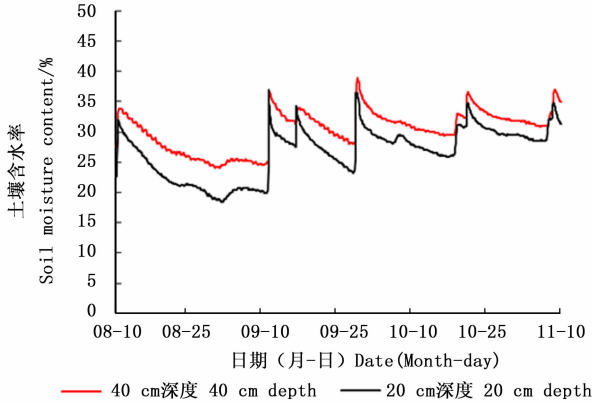


图1 自然状况下20、40 cm深度土壤含水率随时间的变化

Fig. 1 Changes of soil moisture content with time in 20 cm and 40 cm depth under natural condition

1.4 测定方法

1.4.1 叶片干质量、鲜质量和相对含水量的测定

干旱胁迫处理20 d后,每隔5 d摘取油茶春梢顶端往下第3~5片叶片,共测定10次。每次取样后将叶片表面擦拭干净,立即称叶片的鲜质量(W_f),后将叶片浸入蒸馏水中24 h,取出用吸水纸吸干叶片表面水分,称饱和质量(W_t),最后将叶片置于105℃烘箱中杀青15 min,于80℃下烘干至恒量,称干质量(W_d),计算叶片相对含水量(RWC),所有指标均称取10次,结果取平均值。

$$RWC = (W_f - W_d) / (W_t - W_d) \times 100\%$$

1.4.2 叶片长度、宽度和叶面积的测量 干旱胁迫处理第50天,摘取油茶春梢顶端往下第3~5片叶片,用游标卡尺测量叶片长度、宽度,采用方格纸计数法计算叶面积,每个处理测量30片,结果取平均值。

1.4.3 叶片下表皮气孔结构观测 在干旱胁迫处理第60天时,摘取油茶春梢顶端往下第3~5片叶片,将叶片表面擦拭干净,采用指甲油印迹法,选择叶片下表皮靠近叶脉部位均匀涂上无色指甲油,晾干,然后用透明胶带快速粘下指甲油薄膜层,剪成1 cm × 1 cm方块,置于载玻片上展平,盖好盖玻片做上标记,用YYS-110E光学显微镜(上海仪圆光学仪器有限公司)分别在100倍和400倍下观察并照相,在100倍视野下统计气孔数目,在400倍视野下随机抽取完整清晰的气孔,测量气孔内、外纵径和横径及气孔面积、气孔周长,每个处理观测30个视野,结果取平均值。

$$\text{气孔密度} = \text{气孔数目} / \text{视野面积}$$

1.4.4 叶片细胞显微结构观测 在干旱胁迫处理第50天,摘取油茶春梢顶端往下第3~5片叶片,从叶片中部主脉两侧剪取2 mm × 2 mm的方块,置于FAA(70%乙醇90 mL + 甲醛5 mL + 乙酸5 mL)中固定,于4℃冰箱中保存,用于做常规石蜡切片,材料经FAA固定24 h以上,乙醇和二甲苯系列脱水透明,浸蜡,包埋,切片(切片厚度为8 μm),番红-固绿染色,中性树胶封片后制成永久装片, YYS-110E光学显微镜下观察照相,每个处理观测30个视野,测定叶片叶表皮、叶肉、叶脉等结构参数,结果取平均值。

1.5 统计分析

采用Artcam Measure 2.0软件观察分析图像,并进行叶片结构参数测定。利用SPSS 17.0软件对数据进行方差分析和Duncan多重比较,Origin 9.0软件作图,Photoshop软件进行图像处理。

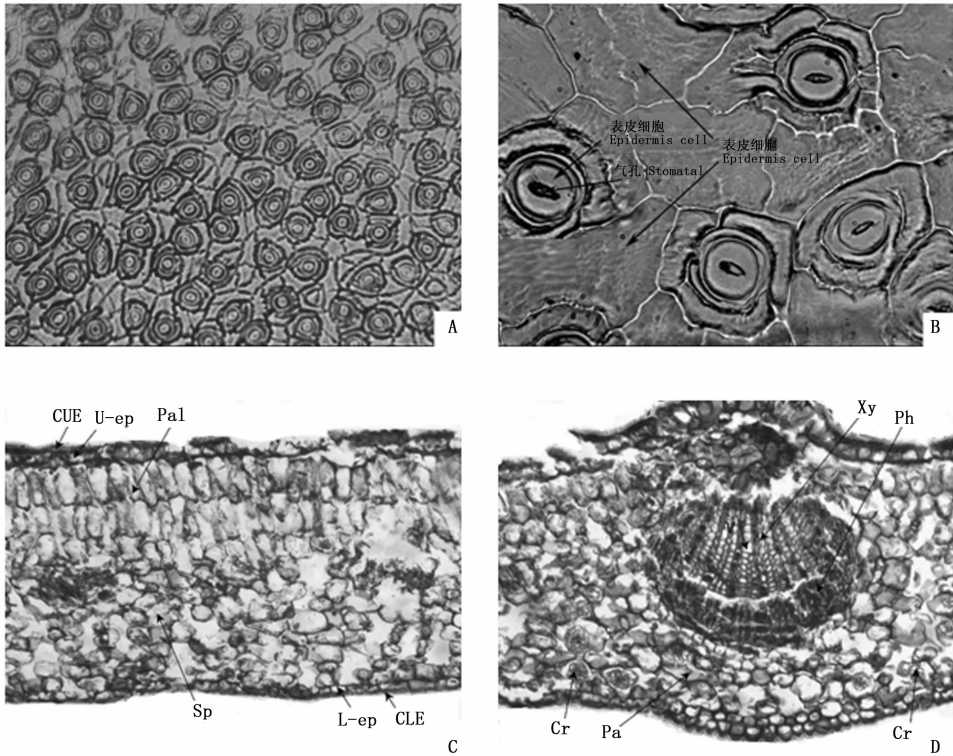
2 结果与分析

2.1 油茶叶片解剖结构

油茶叶片形态结构为宽卵形,革质,先端渐尖,边缘有明显的锯齿,中脉突起,表面中脉有细毛,叶表面显光泽,与一般双子叶植物的叶相同,油茶叶片解剖结构可分为叶表皮、叶肉、叶脉。叶表皮外覆有角质层与蜡质,上表皮较厚,由长形细胞排成一层,细胞外壁具角化的角质层,下表皮较上表皮薄,细胞体积较小,气孔主要分布在叶的下表皮,是调节蒸腾与外界气体交换的通道,气孔近圆形,由两个保卫细胞组成(图2A、B)。叶肉有栅栏组织和海绵组织2部分,栅栏组织紧靠上表皮,细胞呈圆柱形,排列2~3层,内含大量叶绿体,是光合作用的主要场所。海绵组织靠近下表皮,细胞较大,近圆形,排列疏松,胞间隙较大,便于气孔与叶肉之间的联系(图2C)。叶脉横切面呈束状,主脉由薄壁组织、维管束、维管束鞘组成,薄壁组织发达,有晶体分布,晶体呈簇状,维管束鞘包括木质部与韧皮部,维管束包括木质部、韧皮部和形成层三部分,木质部含有大量导管(图2D)。

2.2 干旱胁迫下油茶叶片外部形态特征

由表1可看出:随着干旱程度的增加,油茶叶片厚度呈下降趋势,T3、CK处理的叶片厚度较T1、T2的大,分别为392.67、387.60 μm,T1处理的最小,仅为373.22 μm,与CK相比,T1、T2处理的叶片厚度差异显著;叶片长度、叶片宽度、叶面积随着干旱程度的增加呈降低趋势,且不同处理间差异性显著。



A. 下表皮气孔分布 $\times 100$; B. 下表皮气孔结构 $\times 400$; C. 油茶叶肉横解剖结构 $\times 100$; D. 油茶叶脉解剖结构 $\times 100$; U-ep: 上表皮细胞; L-ep: 下表皮细胞; CUE: 上角质层; CLE: 下角质层; Pal: 栅栏组织; Sp: 海绵组织; Xy: 木质部; Ph: 韧皮部; Pa: 薄壁组织; Cr: 晶体。

A. Stomatal distribution of lower epidermis $\times 100$; B. Stomatal structure of lower epidermis $\times 400$; C. Mesophyll anatomical structure of *C. oleifera* $\times 100$; D. Vein anatomical structure of *C. oleifera* $\times 100$; U-ep: Upper epidermis cells; L-ep: Lower epidermis cells. CUE: Cuticle of upper epidermis; CLE: Cuticle of lower epidermis; Pal: Palisade tissue; Sp: Spongy tissue; Xy: Xylem; Ph: Phloem; Pa: Parenchyma; Cr: Crystal.

图2 油茶叶片解剖结构

Fig. 2 Leaf anatomical structure of *C. oleifera*

从表2 可看出:油茶单叶鲜质量、单叶干质量和单叶饱和质量均随土壤水分的增加呈上升趋势,即 $T1 < T2 < T3 < CK$,且 $T1$ 、 $T2$ 、 $T3$ 处理与 CK 差异显著。叶

片相对含水量 $T1$ 处理的最小,为 75.25% ; $T2$ 、 $T3$ 与 CK 处理差异不显著,3 个处理的叶片相对含水量分别为 79.38% 、 78.86% 、 77.19% 。

表1 干旱胁迫下油茶叶片外部形态特征

Table 1 Leaf external morphological characters of *Camellia oleifera* under drought stress

处理 Treatment	叶片厚度 Leaf thickness / μm	叶片长度 Leaf length / cm	叶片宽度 Leaf width / cm	叶面积 Leaf area / cm^2
T1	$373.22 \pm 1.94\text{c}$	$5.19 \pm 0.05\text{d}$	$2.53 \pm 0.03\text{c}$	$9.86 \pm 0.13\text{d}$
T2	$381.45 \pm 1.43\text{b}$	$5.46 \pm 0.04\text{c}$	$2.69 \pm 0.03\text{b}$	$10.53 \pm 0.14\text{c}$
T3	$392.67 \pm 2.08\text{a}$	$5.87 \pm 0.05\text{b}$	$2.89 \pm 0.02\text{a}$	$12.28 \pm 0.13\text{b}$
CK	$387.60 \pm 1.99\text{a}$	$6.14 \pm 0.05\text{a}$	$2.91 \pm 0.03\text{a}$	$12.83 \pm 0.21\text{a}$

注: $T1$ 、 $T2$ 、 $T3$ 和 CK 分别代表重度干旱胁迫、中度干旱胁迫、轻度干旱胁迫和自然状况(对照);数据为平均值 \pm 标准误;同列数据后不同字母表示处理间显著差异 ($P < 0.05$),下同。

Note: $T1$ 、 $T2$ 、 $T3$ and CK stand for severe drought stress, moderate drought stress, mild drought stress and natural condition; Values are means \pm s. e.; The different lowercase letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$), the same below.

表2 干旱胁迫下油茶叶片水分特征

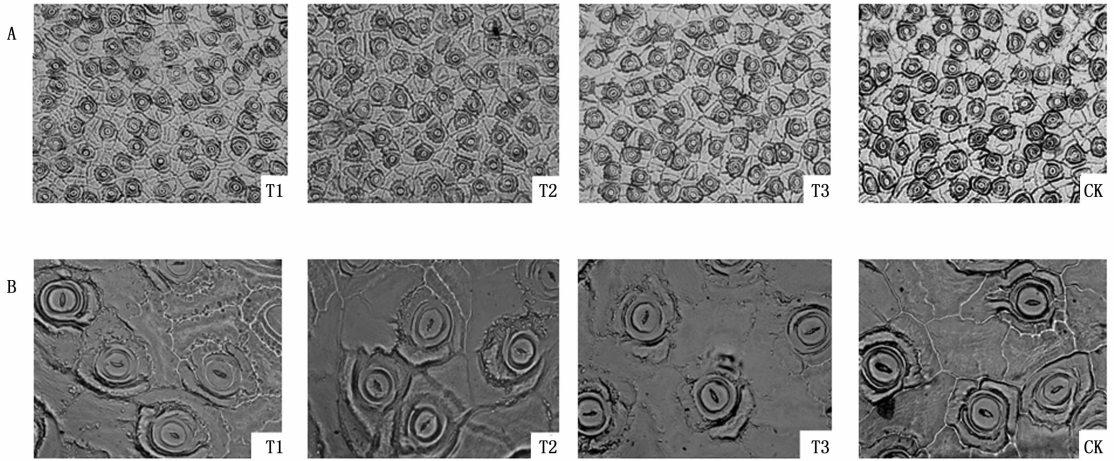
Table 2 Leaf moisture characteristics of *C. oleifera* under drought stress

处理 Treatment	单叶鲜质量 Leaf fresh weight / g	单叶干质量 Leaf dry weight / g	单叶饱和质量 Leaf saturated weight / g	相对含水量 Leaf water content / %
T1	$0.3349 \pm 0.0086\text{c}$	$0.1333 \pm 0.0028\text{c}$	$0.4019 \pm 0.0118\text{c}$	$75.25 \pm 0.94\text{b}$
T2	$0.3495 \pm 0.0101\text{c}$	$0.1370 \pm 0.0039\text{c}$	$0.4051 \pm 0.0126\text{c}$	$79.38 \pm 0.74\text{a}$
T3	$0.3879 \pm 0.0121\text{b}$	$0.1564 \pm 0.0053\text{b}$	$0.4508 \pm 0.0157\text{b}$	$78.86 \pm 0.83\text{a}$
CK	$0.4499 \pm 0.0086\text{a}$	$0.1805 \pm 0.0034\text{a}$	$0.5299 \pm 0.0104\text{a}$	$77.19 \pm 1.09\text{ab}$

2.3 干旱胁迫下油茶叶片下表皮气孔特征

图3 是不同干旱处理下油茶叶片下表皮气孔分

布(图3A,100倍镜下观察)与气孔特征(图3B,400倍镜下观察)。图4表明:随着干旱程度的加剧,油

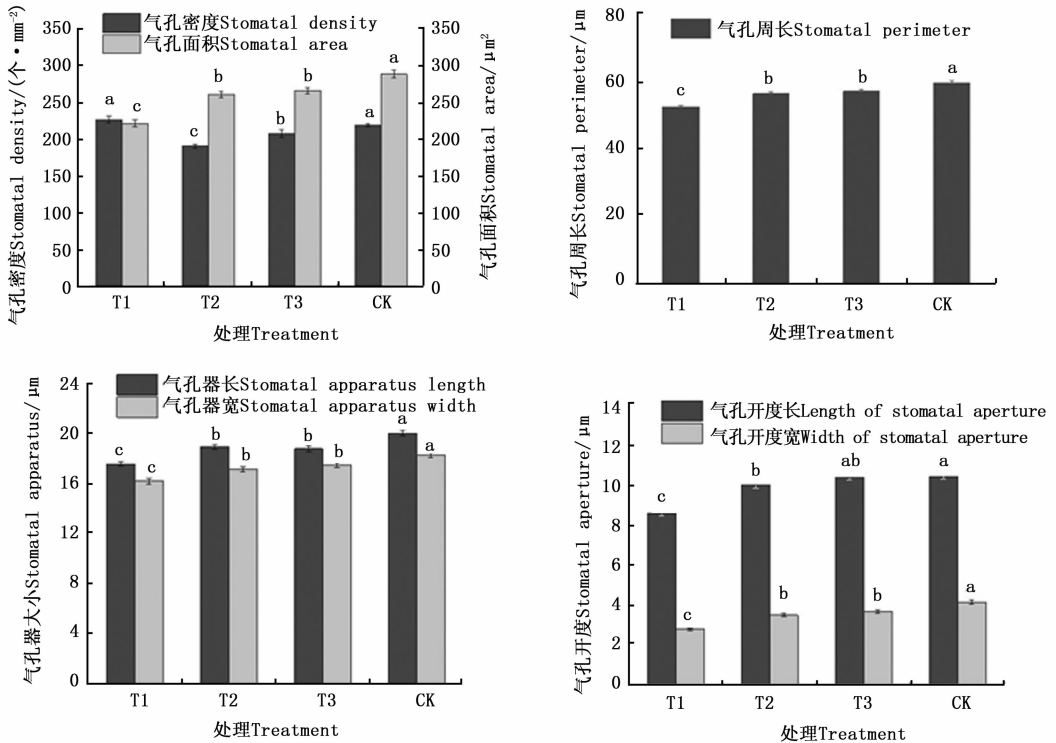


A. 下表皮气孔分布 ×100; B. 下表皮气孔特征 ×400; T1、T2、T3 和 CK 分别代表重度干旱胁迫、中度干旱胁迫、轻度干旱胁迫和自然状况(对照),下同。

A. Stomatal distribution of lower epidermis ×100; B. Stomatal structure of lower epidermis ×400; T1, T2, T3 and CK stand for severe drought stress, moderate drought stress, mild drought stress, natural condition, the same below.

图3 干旱胁迫下油茶叶片下表皮气孔特征

Fig. 3 Stomatal structure of lower epidermis of *C. oleifera* under drought stress



T1、T2、T3 和 CK 分别代表重度干旱胁迫、中度干旱胁迫、轻度干旱胁迫和自然状况(对照);不同小写字母表示处理之间差异显著($P < 0.05$)。

T1, T2, T3 and CK stand for severe drought stress, moderate drought stress, mild drought stress, natural condition; The different lowercase letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$).

图4 干旱胁迫下油茶叶片下表皮气孔特征参数比较

Fig. 4 Stomatal parameters of leaf epidermis of *C. oleifera* under drought stress

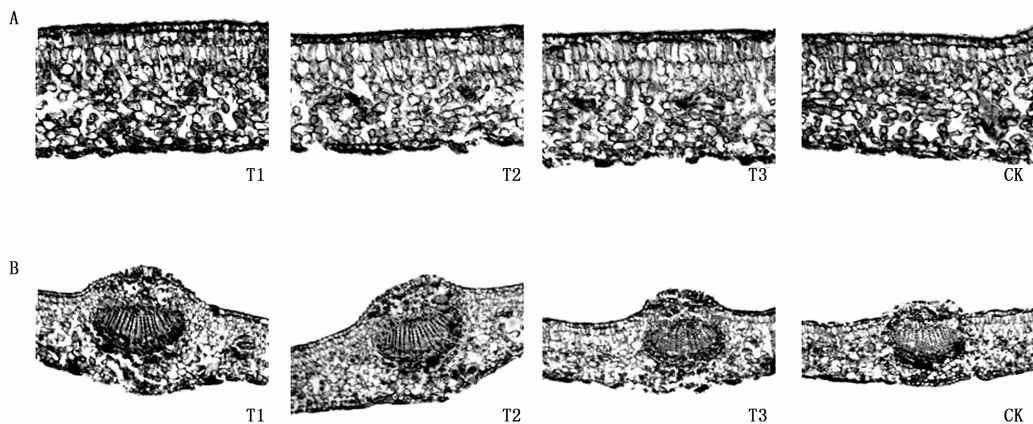
茶叶片气孔密度呈先降低后上升的变化,其中,重度干旱胁迫 T1 与 CK 的气孔密度均较大,分别为 227.91、220.38 个·mm⁻²,中度干旱胁迫 T2 的气孔密度最小,为 191.62 个·mm⁻²;与 CK 相比,T1 处理对气孔密度的影响差异不显著,T2、T3 处理对气孔密度的影响差异显著。气孔面积随着土壤含水率的减少呈下降趋势,T1、T2、T3 分别比 CK 降低了 23.09%、9.58%、7.80%,且 T1、T2、T3 与 CK 相比差异显著。气孔周长、气孔器大小、气孔开度均与气孔面积变化趋势相同,即随着干旱程度的增强,气孔周长、气孔器长与气孔器宽、气孔开度长与气孔开度宽均有不同程度的下降,且差异显著。

2.4 干旱胁迫下油茶叶片表皮及叶肉结构参数

不同干旱程度胁迫下,油茶叶片内部结构差异较大(图 5A,表 3),随着干旱程度的增强,叶片上表

皮厚度、下表皮厚度呈下降的趋势,且上表皮厚度大于下表皮厚度,T1 处理的叶片上表皮厚度、下表皮厚度均最小,分别为 18.69、16.19 μm,CK 处理的叶片上表皮厚度最大,为 23.38 μm,T3 处理的下表皮厚度最大,为 18.12 μm,且与 CK 处理相比,T1 处理的叶片上表皮厚度、下表皮厚度均差异显著。因此,当油茶受到重度干旱胁迫时,叶片上表皮、下表皮均显著变薄。

随着干旱程度的加剧,叶片上角质层厚度、下角质层厚度在整体上表现为增加,且上角质层厚度大于下角质层厚度,尤其是遭受重度干旱胁迫时,叶片上角质层厚度、下角质层厚度显著增大,分别为 5.73、3.62 μm,与 CK 相比,T1 处理的上角质层厚度、下角质层厚度均差异显著,T3 处理的差异均不显著。



A:叶肉解剖结构 ×100 Mesophyll anatomical structure ×100;B:中脉解剖结构 ×50 Vein anatomical structure ×50.

图5 干旱胁迫下油茶叶片解剖结构

Fig.5 Leaf anatomy structure of *C. oleifera* under drought stress

从 CK 至 T1 处理,随着干旱胁迫的加强,叶片栅栏组织厚度和栅海比均逐渐减小,海绵组织厚度变化不显著,栅栏组织厚度和栅海比 CK 处理的均最大,分别为 141.89、0.72,T1 处理的均最小,分别为 128.05、

0.65,T1、T2 处理的栅栏组织厚度显著低于 CK。由此可见,油茶叶片结构变化同干旱胁迫程度密切相关,轻度干旱胁迫下影响较小,中度干旱胁迫、重度干旱胁迫对叶片影响较大。

表3 干旱胁迫下油茶叶片表皮及叶肉结构参数

Table 3 Leaf epidermis and mesophyll structure parameters of *C. oleifera* under drought stress

处理 Treatment	上表皮厚度 Upper epidermis thickness/μm	下表皮厚度 Lower epidermis thickness/μm	上角质层厚度 The upper cuticle thickness/μm	下角质层厚度 The lower cuticle thickness/μm	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness/μm	海绵组织厚度 Spongy tissue thickness/μm	栅海比 Ratio of palisade tissue and spongy tissue
T1	18.69 ± 0.29c	16.19 ± 0.29b	5.73 ± 0.12a	3.62 ± 0.11a	128.05 ± 1.16b	197.76 ± 2.17a	0.65 ± 0.01b
T2	22.24 ± 0.49ab	18.11 ± 0.29a	5.12 ± 0.12b	3.55 ± 0.09a	132.91 ± 0.93b	195.18 ± 1.58a	0.68 ± 0.01ab
T3	21.94 ± 0.43b	18.12 ± 0.42a	5.15 ± 0.15b	3.36 ± 0.12ab	138.99 ± 2.56a	194.33 ± 2.16a	0.72 ± 0.02a
CK	23.38 ± 0.44a	17.14 ± 0.32a	5.15 ± 0.22b	3.19 ± 0.11b	141.89 ± 2.02a	196.10 ± 1.00a	0.72 ± 0.02a

2.5 干旱胁迫下油茶叶片主脉结构特征

根据干旱胁迫下油茶叶片主脉结构特征(图

5B),对各组织结构进行测量并对各参数进行多重比较分析(表4)可见:不同程度干旱胁迫对叶片主脉解

剖结构影响显著。随着干旱程度的增强,主脉厚度逐渐增加,T1处理的主脉厚度达到682.39 μm ,T1、T2、T3处理的主脉厚度分别比CK增加了17.6%、7.8%、2.4%,T1、T2处理与CK相比差异显著,T3处理与CK相比差异不显著,原因可能是T3、CK处理的土壤含水率较接近;T2处理的木质部厚度显著低于T1、

T3、CK;T1、T2处理的维管束短径显著低于T3和CK;韧皮部厚度在不同干旱处理间差异不显著,厚度均在72~75 μm 之间;随干旱胁迫的加剧,T1、T2、T3处理的主脉突起度显著高于CK,重度干旱胁迫下主脉突起度最大(1.71),CK处理的最小(1.54),且T1、T2、T3处理与CK相比,均差异显著。

表4 干旱胁迫下油茶叶片主脉结构参数

Table 4 Vein anatomical structure parameters of *C. oleifera* under drought stress

处理 Treatment	主脉厚度 Main vein thickness/ μm	木质部厚度 Xylem thickness/ μm	韧皮部厚度 Phloem thickness/ μm	主脉突起度 Midrib protuberant degree	维管束短径 Short diameter of vascular bundle / μm
T1	682.39 \pm 5.36a	180.35 \pm 2.76b	72.05 \pm 0.99a	1.71 \pm 0.01a	252.91 \pm 3.17c
T2	625.43 \pm 7.92b	168.40 \pm 1.89c	73.38 \pm 1.29a	1.61 \pm 0.02b	245.87 \pm 1.74c
T3	594.38 \pm 4.26c	218.58 \pm 5.55a	74.65 \pm 1.49a	1.62 \pm 0.02b	297.38 \pm 5.23a
CK	580.20 \pm 9.99c	190.24 \pm 3.17b	72.04 \pm 2.44a	1.54 \pm 0.02c	263.76 \pm 3.61b

3 讨论

叶片是植物对环境变化比较敏感和可塑性较大的器官,叶片形态特征尤其是叶片解剖结构、外表皮微形态结构与其抗旱性密切相关,干旱状况下,叶片结构主要向降低蒸腾、增强保水能力和提高光合作用等几个方面发展。

3.1 干旱胁迫对油茶叶片外部形态特征的影响

叶片外部形态特征对干旱胁迫的响应是最直观的体现,叶片相对含水量在一定程度上反映了植物水分亏缺程度,更为敏感地反映植物水分状况的改变。本研究结果表明,随着干旱胁迫程度的增加,油茶叶片厚度、叶片长度、叶片宽度、叶面积变小,原因可能是干旱胁迫使油茶水分代谢受到影响,叶片水分亏缺影响叶片细胞正常的生长和分裂,从而导致叶片生长受阻;本研究中,中度干旱胁迫、重度干旱胁迫下的栅栏组织厚度显著降低,这也可能是造成叶片厚度变小的主要原因之一。随着干旱胁迫程度的加剧,油茶叶片单叶鲜质量、单叶干质量、单叶饱和和质量均有不同程度的降低,中度干旱胁迫、重度干旱胁迫与自然状况相比差异显著。由此可见,油茶叶片外部形态特征对干旱胁迫的适应进一步证实了叶片外部形态特征与水分亏缺程度的密切相关性。

3.2 干旱胁迫对油茶叶片下表皮气孔形态特征的影响

气孔是植物叶片与自然环境进行水分及气体交换的主要通道,植物的蒸腾作用和光合作用很大程度上是通过叶片气孔运动调控的^[19],植物通过气孔蒸腾散失水分,因此,叶片的气孔形状、气孔开度及

气孔密度的大小等与植物的抗旱性密切相关,气孔调节也是植物应对干旱胁迫作出调控的机制之一^[20]。本研究结果显示,油茶叶片气孔面积、气孔周长、气孔大小及气孔开度均随着干旱程度的加剧呈下降趋势,与大多数研究结果一致^[5,21];然而,气孔密度却先减小后增大。有些研究认为,随着干旱程度增强,气孔密度增大^[5,7];也有研究认为,气孔密度随干旱胁迫程度的增强先上升后降低^[22-23],出现这些结果的可能原因是叶片气孔密度对环境条件的响应与适应具有多样性和复杂性的特点。一种观点认为,气孔密度与气体交换阻力成反比,气孔密度越小,气体交换阻力越大,蒸腾减少,叶片散失到外界环境的水分会减少;另一种观点认为,气孔密度越大,对植物的光合作用越有利,而且能够快速地将热量散掉,从而叶片可以避免因温度过高使叶绿体及原生质变性^[20]。因此,气孔密度使植物对干旱逆境的适应可能具有不确定性,应通过更多深入的研究,来探讨干旱胁迫对气孔密度造成的影响。

3.3 干旱胁迫对油茶叶片解剖结构的影响

表皮和角质层是保护叶片免受外界破坏的基本结构,干旱胁迫下油茶叶片表皮细胞和角质层受到显著影响,随着干旱程度的增强,叶片上表皮、下表皮细胞厚度均变小,且上表皮细胞厚度大于下表皮细胞;叶片上角质层、下角质层厚度均有不同程度的增加,角质层增厚可以有效防止水分蒸腾,从而具有保水作用。

叶肉是植物进行光合作用的主要场所,叶肉各组织厚度的变化对植物生长及水分利用有较大的影响。本研究结果显示,当干旱程度不断增加,油茶叶

片的栅栏组织厚度显著降低,但海绵组织厚度却几乎不受影响,从而导致栅海比随之降低,这与张诚诚等^[6]在油茶容器苗应对水分胁迫、陈昕等^[24]在石灰花楸(*Sorbus folgneri* (Schneid.) Rehd.)幼苗应对干旱胁迫、吴丽君等^[7]在赤皮青冈(*Cyclobalanopsis gilva* (Blume) Oerst.)幼苗对干旱胁迫的响应的研究结果基本一致(海绵组织厚度除外),这些特征都是油茶应对干旱胁迫自身转变出的一系列适应对策。然而,成熟叶片的器官已经完成,短期干旱下植物很难通过弹性调节来实现抗旱性的提高,只能被动地改变组织结构来完成适应。

随着干旱程度的加剧,油茶叶片主脉厚度逐渐增加,中度干旱胁迫处理的木质部厚度显著低于轻度、重度干旱胁迫及对照,而中度、重度干旱胁迫的维管束短径显著低于轻度胁迫和对照;不同干旱处理对韧皮部厚度的影响差异不显著,厚度均在72~75 μm之间;随干旱胁迫的加剧,主脉突起度逐渐增大,主脉突起度与水分运输有关,重度干旱胁迫下通过增大主脉突起度,以更好的运输水分来适应干旱逆境,从而维持生存。

4 结论

当油茶植株处于干旱逆境下,尤其是达到中度干旱、重度干旱程度,油茶成熟叶片出现了明显的叶片变薄,叶片变小,栅栏组织和栅海比变小,气孔面积、气孔周长、气孔大小、气孔开度减小,主脉厚度增加等解剖结构的变化。叶片结构的这些改变正是油茶植株对干旱逆境的适应特征,这些结构特征的变化进而影响叶片生理功能的变化,根据叶片水分亏缺程度,调节水分分配,以维持生存及生长。在今后的研究中,可结合叶片显微结构、细胞器结构及生理生化指标等对干旱逆境的响应,更深入地了解油茶的抗旱机理。

参考文献:

- [1] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management [J]. *Agron Sustain Dev*, 2009, 29(1): 185–212.
- [2] 朱广龙,邓荣华,马茵,等. 酸枣茎导管对自然梯度干旱生境响应的结构特征[J]. *生态学报*, 2015, 35(24): 8268–8275.
- [3] Bosabalidis A M, Kofidis G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars [J]. *Plant Science*, 2002, 163(2): 375–379.
- [4] 郑国琦,张磊,郑国保,等. 不同灌水量对干旱区枸杞叶片结

- 构、光合生理参数和产量的影响[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(11): 2806–2813.
- [5] 王顺才,邹养军,马锋旺. 干旱胁迫对3种苹果属植物叶片解剖结构、微形态特征及叶绿体超微结构的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2014, 32(3): 15–23.
- [6] 张诚诚,文佳,曹志华,等. 水分胁迫对油茶容器苗叶片解剖结构和光合特性的影响[J]. *西北农林科技大学学报*, 2013, 41(8): 79–84.
- [7] 吴丽君,李志辉,杨模华,等. 赤皮青冈幼苗叶片解剖结构对干旱胁迫的响应[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(12): 3619–3626.
- [8] 朱广龙,魏学智. 酸枣叶片结构可塑性对自然梯度干旱生境的适应特征[J]. *生态学报*, 2016, 36(19): 6178–6187.
- [9] 姚小华,王开良,任华东,等. 油茶资源与科学利用研究[M]. 北京:科学出版社,2012.
- [10] 何方,何柏. 油茶栽培分布与立地分类的研究[J]. *林业科学*, 2002, 38(5): 64–72.
- [11] 谭晓风,袁德义,邹锋,等. 油茶良种‘华鑫’[J]. *林业科学*, 2012, 48(3): 170–171.
- [12] 陈永忠,彭邵锋,王湘南,等. 油茶高产栽培系列技术研究——配方施肥试验[J]. *林业科学研究*, 2007, 20(5): 650–655.
- [13] 袁婷婷,钟秋平,丁少净,等. 植物生长调节剂对油茶芽苗砧嫁接愈合的影响[J]. *林业科学研究*, 2015, 28(4): 457–463.
- [14] 罗凡,费学谦,李康雄,等. 加工工艺对油茶籽油氧化稳定性及酚类物质含量的影响[J]. *农业工程学报*, 2016, 32(14): 293–299.
- [15] 黄丽媛,袁军,周乃富,等. 不同磷源处理对油茶扦插苗不定根发生及生理生化的影响[J]. *植物生理学报*, 2016, 52(5): 678–684.
- [16] 霍佩佩,李小燕,林萍,等. 干旱胁迫对油茶优良无性系渗透调节物质和叶片水分状况的影响[J]. *内蒙古农业大学学报*, 2012, 33(4): 54–58.
- [17] 左继林,龚春,黄建建,等. 夏早期不同管理措施下高产油茶的光合特性[J]. *南京林业大学学报:自然科学版*, 2013, 37(2): 33–38.
- [18] 冯士令,程浩然,李倩倩,等. 3个油茶品种幼苗对干旱胁迫的生理响应[J]. *西北植物学报*, 2013, 33(8): 1651–1657.
- [19] Dong J, Bergmann D C. Stomatal Patterning and Development [J]. *Current Topics in Developmental Biology*, 2010, 91: 267–297.
- [20] 王宝山. 逆境植物生物学[M]. 北京:高等教育出版社,2010.
- [21] 文志,王丽,王效科,等. O₃和干旱胁迫对元宝枫叶片气孔特征的复合影响[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(3): 560–566.
- [22] 刘世鹏,刘济明,曹娟云,等. 干旱胁迫下枣树叶表皮气孔分布及特征分析[J]. *安徽农业科学*, 2006, 34(7): 1315–1318.
- [23] Li Q, Yu L J, Deng Y, et al. Leaf epidermal characters of *Lonicera japonica*, and *Lonicera confuse*, and their ecology adaptation [J]. *Journal of Forestry Research*, 2007, 18(2): 103–108.
- [24] 陈昕,徐宜凤,张振英. 干旱胁迫下石灰花楸幼苗叶片的解剖结构和光合生理响应[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(1): 111–116.

(责任编辑:金立新)