

# 柚木种源抗旱性形态及解剖的研究\*

郑淑珍 邝炳朝

**摘要** 根据柚木种源试验中得出种源间在抗旱性上存在显著性差异的结果,进一步研究了其抗旱性形态、解剖性状和抗旱机理。结果表明:叶片与叶柄的主要形态及解剖性状在种源间存在特别显著性差异,并与大田的抗旱性测定结果一致。抗旱能力的秩次为3072>3070>其他试验种源。抗旱种源在形态、解剖学的抗旱机理主要表现为提高了对体内水分的利用效率与减少体内水分的耗损,这是多种形态、解剖性状共同作用所致;单纯地把气孔密度、气室大小作为抗旱指标是不正确的。柚木叶片厚度、大小及其比值与叶背的角质化鳞状细胞层和叶柄维管束数量与构造,可作为抗旱性育种与早期预测的指标。

**关键词** 柚木种源、抗旱性、解剖构造

柚木(*Tectona grandis* L. f.)是珍贵的热带阔叶用材树种。Champion与Seth(1964)、Seth与Kaul<sup>[1]</sup>将印度的柚木天然林划分为5种生态类型:热带雨林型,潮湿半落叶密林,湿润落叶混交林,干旱落叶混交林,干热稀树草原疏林。Keiding等<sup>[2]</sup>根据年降雨量,称之为很潮湿柚木林(年降雨量>2500mm),潮湿柚木林(雨量1600~2500mm),半湿润柚木林(雨量1300~1600mm),干旱柚木林(雨量900~1300mm),很干旱柚木林(雨量600~900mm)。表明不同种源,生态背景存在很大的差异。通过种源试验已证明来自印度的马萨尔(3072)、双甘(3070)种源,在苗期、幼林期表现出很强的抗旱能力。本文旨在为柚木种源的自然抗旱性差异寻找形态解剖学上的依据,并探索种源抗旱性机理,为抗旱性优良种源、家系、无性系的选择、鉴别及早期预测提供有效的指标和理论根据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料及其采集方法

按种源的主要生态背景与种源试验材料,在海南尖峰岭的种源试验林中(含11个国家75个种源)抽取具有代表性的22个种源为试验材料(表1)。每1个主要试验种源按试验小区(6~8次重复,随机排列)随机抽取10~12个单株,其他试验种源抽取3~5个单株;在每个样株上,按树冠部位(中上层)、树冠方向(南、北)与叶片着生位置均要一致的要求采集6个叶片与6个叶柄的样品(图1)。为减少工作量,树皮样品只采了7个种源。采集到的每一个样品,立即编号后置入FAA溶液中固定。

1990—09—20收稿。

郑淑珍副研究员,邝炳朝(中国林业科学研究院热带林业研究所 广州 510520)。

\*石腊切片的制作是在中国林业科学研究院林业研究所树木生理研究室主任张英伯研究员和杨炳才同志的指导下进行,徐建民同志对部分方差分析作了计算机的验算,特此致谢。

表 1 柚木形态及解剖的试验种源

种源 编号	国 名	种 源 名 称	地 理 位 置		海 拔 高 (m)	降 雨 量 (mm)
			(° ' ) N	(° ' ) E		
3070	印 度	Sungam, Kerala	8 36	77 20	700	—
3072	印 度	Masale Valley, Mysore	11 55	76 10	823	1270
3071	印 度	Mt. Stuart, Tamilnadu	10 30	76 47	640	2032
3074	印 度	Virnoli, Mysore (Teli variety)	19 12	74 28	488	2030
3005	印 度	Lohara, Maharashtra	19 55	79 20	—	—
3054	老 挝	Pakse South II	15 20	105 51	—	—
1007	泰 国	Ban Maekut luang, Tak	16 49	96 36	220	1644
1008	泰 国	Ban Pha Lai, Phrae	18 13	99 59	200	1100
1006	泰 国	Ban Champui, Lampang	18 29	99 46	520	1100
1009	泰 国	Ngao, Lampang	18 40	99 55	350	—
8014	泰 国	南山岭—台湾/泰国	23 46	120 42	—	2000
3078	尼日利亚	Gambari, OYO	7 10	3 52	122	1149
7402	越 南	夏石/越南	20 40	106	—	—
6431	越 南	尖峰/越南	21	105 36	—	—
8011	印度尼西亚	夏石/印度尼西亚	s7	110	—	2000以上
79470	美 国	波多黎各	19	W.69 45	—	—
79478	緬 甸	?	?	?	—	—
1432	緬 甸	IA32	?	?	—	—
1542	緬 甸	IB42	?	?	—	—
8204	緬 甸	陇川/缅甸	24 10	98	980	1496
7701	緬 甸	缅甸中部	—	—	—	—
8012	緬 甸	陇川/缅甸	24 10	98	980	1496

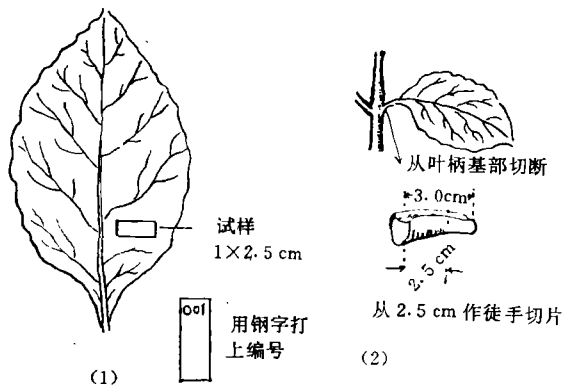


图 1 叶片试样(1)和叶柄(2)采样位置

## 1.2 形态解剖的测定方法

1.2.1 叶片形态与解剖测定 ① 叶片的大小与面积: 采集样品同时, 按树冠中上层部位南北两个方向钩取成龄叶片30片。测量长、宽与形状, 计算叶片面积; ② 叶片厚度: 制成石蜡切片后, 镜检测量, 精度 $\pm 0.01 \mu\text{m}$ , 计算叶片厚度与叶片面积之比值; ③ 叶片解剖: 样品制成石蜡切片, 于显微镜下检测气孔数目、气室大小、栅状组织厚度、栅状细胞数量、海绵组织、上层表皮细胞、上下层角质层厚度等指标。

1.2.2 叶片附属物的测定 以新鲜的叶片样品, 于 $100\times$ 双目解剖镜下检测叶背绒毛形态、数量、叶背紫色斑点(结晶体)数目。

1.2.3 叶柄维管束的测定 作叶柄徒手切片, 厚度 $< 0.5 \text{ mm}$ , 以L1-3000型电子扫描仪测定叶柄横断面积; 以 $100\times$ 双目解剖镜检测叶柄中心维管束与维管束鞘断面积和结构。

1.2.4 树皮的解剖测定 以石蜡切片作镜检, 测定内纤维细胞数目、硬化纤维细胞层数、

层间距及其厚度、射线间距等指标。

### 1.3 旱害调查与测定

在大旱的1982年,对受旱严重的种源试验林与苗木进行旱害调查与断水的抗旱性测定。当土壤含水量降至6.62%时,各种源便发生严重的旱害。采用以株为单位调查旱害发生率(DP);用分级计数法(McKinney, 1923)计算旱害指数(DI);以旱情指数(DSI) =  $DP \times DI / 100$ 表示旱害程度。其分级为:1级:叶片无萎蔫;2级: <25%的叶片萎蔫;3级:26%~50%的叶片萎蔫;4级:51%~75%的叶片严重萎蔫或焦黄;5级:76%~100%的叶片严重萎蔫或焦黄。

### 1.4 数据处理

①以可测性连续变量数据表达形态解剖性状,并尽可能转化为相对值(或比值)进行比较。②作形态解剖性状的种源间差异的显著性测验。③以自然受旱和大田抗旱的实测数据与形态解剖数据作相关性统计,以验证形态解剖性状的抗旱程度。

## 2 试验结果与分析

### 2.1 种源间差异的方差分析

对21个试验种源形态及解剖性状的分析表明:①叶片面积、厚度及其比值、栅状组织、海绵组织、上表皮细胞层、上层角质层厚度、叶柄维管束断面积、叶柄中心维管束数、叶背绒毛数量和气孔数目等18个性状,在种源间存在特别显著与显著差异,只有气室面积、下层角质层、树皮硬化纤维细胞层数等3项指标无显著性差异;②在叶片厚度及其与叶面积之比值、栅状组织厚度与栅状细胞数目等项指标中,种源的秩次为3072 > 3070 > 其他试验种源,而且这些性状具有明显的抗旱性形态结构;在栅状组织/海绵组织的比值上,3070 > 3072种源;在上层表皮细胞层厚度、气孔数目指标中,3005号种源处于前列;③除叶背附属物、气孔、树皮的各个性状未作个体间方差分析外,其余各项性状的种源间差异,远大于个体间的差异(表2、3)。

表2 柚木种源形态及解剖性状的比较

种源编号	种源平均值 相对百分数(%)	叶片厚度	单叶面积	A/B	栅状组织厚度	栅状细胞数目	海绵组织厚度	C/D	上层表皮细胞厚度	上层角质层厚度	下层角质层厚度
		Λ (μm)	B (cm <sup>2</sup> )	(×10 <sup>-5</sup> )	C (μm)	(个/ 100μm <sup>2</sup> )	D (μm)		(μm)	(μm)	(μm)
3072	平均值	142.7	605.4	2.353	62.96	117.28	51.81	1.221	24.20	6.59	1.222
	为标准种源的%	116.8	81.1	162.0	126.9	201.8	112.3	120.5	103.7	131.6	122.3
3070	平均值	131.4	598.8	2.195	58.4	132.24	42.16	1.385	31.72	5.74	0.962
	为标准种源的%	107.5	80.2	150.8	116.8	150.6	91.4	136.7	135.9	114.7	96.2
标准种源	平均值	122.2	746.8	1.456	50.00	87.84	46.14	1.013	23.34	5.01	1.000
泰国老挝种源	平均值	97.8	852.9	1.152	41.66	82.40	37.73	0.949	21.82	4.92	1.020
	为标准种源的%	80.0	114.2	79.12	83.3	93.8	81.8	93.7	93.5	98.2	102.0
缅甸种源	平均值	104.6	872.6	1.244	40.88	44.24	43.02	0.953	21.96	4.55	1.066
	为标准种源的%	85.5	116.9	85.4	81.8	50.4	93.2	94.1	94.10	90.8	106.6

注:表中只列出部分种源,泰国、老挝、越南、缅甸诸种源,分别为3~5个种源平均值。

续表 2

种源编号	种源平均值 相对百分数(%)	叶柄维管束断面积 (mm <sup>2</sup> )	叶柄中心维管束数 (条)	气室面积 (μm <sup>2</sup> ) × 10 <sup>4</sup>	气孔数 (个/mm <sup>2</sup> )	叶背紫色斑点 数 (个/mm <sup>2</sup> )	叶背绒毛数量 (条/mm <sup>2</sup> )	树皮内纤维细胞数 (个/mm <sup>2</sup> )	树皮射		树皮硬化纤维	
									线间距 (μm)	层间距 (μm)	细胞层数 (层)	厚度 (μm)
3072	平均值	13.071	13.20	2.333	117.3	4.31	1.23	11.50	341	426.7	3.00	76
	为标准种源的%	117.5	145.4	100.0	54.3	65.9	4.62	93.26	133.4	114.3	112.36	132.56
3070	平均值	19.354	18.60	2.531	277.0	5.31	0.31	15.25	162.7	392.3	3.00	75
	为标准种源的%	174.0	204.8	108.5	128.2	81.2	1.16	123.7	63.6	105.1	112.36	130.82
标准种源平均值		11.124	9.08	2.333	216	6.54	26.62	12.33	255.7	373.3	2.67	57.33
泰国老挝种源平均值		7.873	7.21	1.778	144	1.07	43.92	10.21*	280.7*	401.7*	3.00*	77.17*
为标准种源的%		70.8	79.4	76.2	66.7	16.4	164.99	82.8	109.8	107.6	112.36	134.61
缅甸种源平均值		9.765	8.62	2.185	216	7.86	37.94	14.33	255.7	243.3	2.33	54.50
为标准种源的%		87.8	94.9	93.7	100	119.9	142.52	116.2	100.0	65.1	87.27	95.06

注：树皮的解剖各以 1~2 个种源为代表，\*号者均为越南种源。

表 3 柚木种源各解剖性状的方差分析

变异来源	均 方										
	叶片厚度 单叶面积		A/B	栅状组织			栅状/海绵组织		上层表皮 上层角 下层角		
	A	B		厚 度	数 量	厚 度	组织/组织	细胞厚度	质层厚度	质层厚度	
种源间	(20)	(11)	(11)	(20)	(20)	(20)	(20)	(11)	(11)	(16)	
	4 307.5	2 000 517	18.304	1 593.4	34 028.3	12 545.8	66.100	2 873.6	128.2	0.4178	
单株间	(40)	(22)	(22)	(40)	(40)	(40)	(40)	(22)	(22)	—	
	318.2	69 723	0.928	52.36	201.9	12 502.5	64.5	741.2	125.3	—	
机 误	1 442.9	175 668	3.730	432.4	1 762.4	(84)	(84)	(48)	(48)	(32)	
	476.4	112 811	1.080	54.44	248.6	184.5	3.48	1 073.3	2.38	0.2672	
	F 值										
种 源	2.985***	11.388***	4.907***	3.685***	19 308***	68.000***	24.48***	2.677**	53.860***	1.5636 NS	
单 株	0.668 <sup>NS</sup>	0.618 <sup>NS</sup>	0.860 <sup>NS</sup>	0.962 <sup>NS</sup>	0.812 <sup>NS</sup>	—	—	0.7 <sup>NS</sup>	—	—	

变异来源	均 方											
	叶柄维管束断面积		叶柄中心维管束数		气室面积	气孔/气室数/面积	叶背紫色斑点	叶背绒毛数量	树皮内纤维细胞数	树皮射线		
	束断面积	维管束数	维管束数	面积						线间距	层间距	细胞层数
种源间	(11)	(11)	(15)	(15)	(11)	(11)	(6)	(5)	(6)	(6)	(6)	
	191.110	121.030	2.900	64 329 186	551.03	3 455.264	23.783	12 789.6	35 874.6	0.428	406.38	
单株间	(22)	(22)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	7.388	5.511	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
机 误	7.025	3.725	(30)	(30)	(144)	(144)	(12)	(10)	(12)	(12)	(12)	
	6.712	6.287	2.450	15 357 356	155.463	228.23	0.768	1 183.6	693.4	133.5	46.83	
	F 值											
种源	26.526***	32.489***	1.180 <sup>NS</sup>	4.189***	3.52***	15.14***	30.262***	10.805***	51.74***	0.003 <sup>NS</sup>	8.677***	
单株	1.101 <sup>NS</sup>	0.876 <sup>NS</sup>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

注：①括号内数字为自由度，区组方差均未列出；②\*号为  $P=0.10$  的显著性水平；\*\*为  $P=0.05$  的显著性水平；\*\*\*为  $P=0.01$  的显著性水平。

## 2.2 形态解剖性状与抗旱性指标的相关分析

结果表明：①叶片厚度、面积及其比值、栅状组织厚度及其细胞数、叶柄维管束断面积和中心维管束数与旱害的3项指标均显示强度相关；②上表皮细胞层、上层角质层厚度、气孔数目及其与气室面积之比值、栅状组织与海绵组织厚度之比值只显示中度与弱度相关；③其他性状均无显著性相关(表4)。

表4 主要形态及解剖性状与抗旱性指标的相关系数

旱害指标	叶片厚度	单叶面积	A/B	栅状组织厚度	栅状细	海绵组	C/D
	A	B		C	胞数量	织厚度 D	
旱害发生率	-0.9733***	0.7833***	-0.9605***	-0.900***	-0.950***	-0.280	-0.800**
旱害指数	-0.9763***	0.7725***	-0.9615***	-0.910***	-0.930***	-0.450	-0.690*
旱情指数	-0.9717***	0.7775***	-0.9634***	-0.950***	-0.940***	-0.470	-0.670*
旱害指标	上表皮细	上层角质	叶柄维管	叶柄中心	气孔数目	气室面积	E/F
	胞层厚度	层厚度	束断面积	维管束数	E	F	
旱害发生率	-0.790**	-0.870***	-0.7349***	-0.8687***	-0.7420**	0.4417	-0.8346***
旱害指数	-0.730**	-0.850**	-0.8901***	-0.8690***	-0.7017*	0.0284	-0.7088**
旱情指数	-0.760**	-0.860**	-0.8834***	-0.8852***	-0.6624*	-0.0150	-0.6642*

注：\*表示 $\alpha=0.10$ 的弱度相关，\*\*表示 $\alpha=0.05$ 的中度相关，\*\*\*表示 $\alpha=0.01$ 的强度相关。

## 2.3 旱性形态结构与抗旱机理的分析

(1) 叶片厚而小，A/B比值大，体内细胞有效含水量高，体表水分蒸腾与耗损小，是旱性形态结构特征之一。3072、3070种源的A/B比值是泰国、缅甸诸种源的1.8~2.05倍。

(2) 3072、3070号种源的栅状组织厚度与单位叶肉体积内的栅状细胞数量，分别为缅甸、泰国诸种源的1.4~1.5倍与1.6~4.0倍；且细胞小、排列紧密(表2、图版I-1~4)，则单位体积内叶肉细胞的表面积就比其他试验种源大得多，而植物对水分的利用效率与叶肉细胞的表面积成正相关<sup>[3]</sup>。这就是上述种源在解剖学上重要抗旱机理之一。

(3) 栅状组织与海绵组织的比值，是解剖上的抗旱性结构。一些沙荒的旱生植物，甚至只有栅状组织而无海绵组织<sup>[4]</sup>，使这一抗旱性结构臻至最完善的地步。3070号种源的这一性状，超过3072号及其他试验种源(表2)。

(4) 来自印度西海岸的少数种源，其叶背下表皮衍生出角质化鳞状细胞层，在显微镜下，状如泡沫，将下表皮层与气孔全部覆盖；凡具此特殊性状的则叶背无毛或基本无毛。目前除印度西海岸外，为各地种源所未见；3070、3072号种源的这一性状最为发达(图版I-1~4)，对保护体内水分、减少蒸腾耗损，以适应(季节性)干旱环境，有重要作用。

(5) 角质层与减少叶表面水分损失有关，也为抗旱的表征之一。上层角质层在种源间有显著差异，与抗旱指标相关，以3005(Lohara)种源为突出。下层角质层在种源间无显著差异。

(6) 叶柄中心维管束与维管束鞘，以3070种源最发达，3072种源次之，且在结构上也有不同(表2、图2)。在各个种源遭受严重旱害时，曾测得上述两种源的叶片作平衡于太阳光辐射方向的主动运动，从而减免阳光垂直照射叶面带来的水分耗损和叶片的灼伤。这种主动运

动与存在于抗旱种源中发达的叶柄维管束有关。此外，叶柄中发达的维管束，有利于体内水分输送和有效的利用。

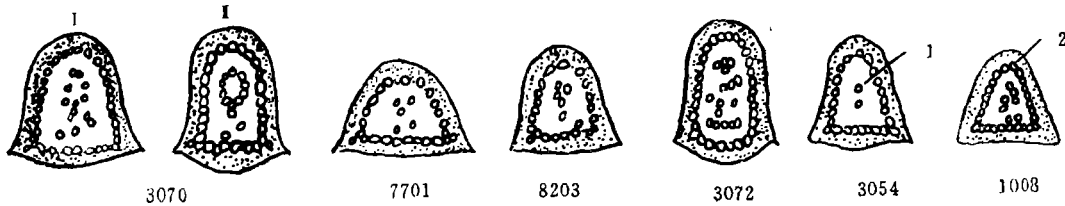


图2 柚木种源叶柄横切面结构

1. 中心维管束; 2. 维管束鞘

(说明: 3070号种源的中心维管束出现两种结构: I. 分散型; II. 环状型)

(7) 一般认为气孔数目多而气室小有利于抗旱。冯显逵<sup>[4]</sup>研究宁夏干旱地区的旱生乔灌木树种的解剖时指出:“单纯把气孔大小和密度作为抗旱性指标是不正确的”。3005号种源的气孔密度在各试验种源中最高;气孔数/气室面积之比值最大,但其3项抗旱性指标处于中上水平,与冯显逵的研究结论一致。

#### 2.4 种源生态背景与抗旱性分析

抗旱种源的选择,首要目标仍是生长、干形与材质,在此基础上选择更为抗旱的种源。但来自于干旱区的种源其干形与分枝较差<sup>[2]</sup>。3072种源来自于干旱至半湿润柚木林<sup>[2]</sup>,3070种源具有高于半湿润的生态背景,但它们在海南西南部的半干热气候区除表现很强的抗旱性外,在生长、干形、分枝特性、开花和抗锈病等9项指标的综合评价中处于前列,其聚合指数值的秩次为3070>3072>其他试验种源<sup>[6]</sup>。

### 3 结论

(1) 柚木种源形态及解剖的研究,为种源间的抗旱性差异提供了多项形态解剖学的重要依据,其种源间抗旱能力的秩次为:3072>3070>其他试验种源,与大田的抗旱性测定结果一致,足以证明3072、3070为抗旱种源。

(2) 3070、3072种源的抗旱机理,是由多种形态及解剖性状共同作用,并表现如下几个方面:①缩小体表面积,增强体表的防护层,从而在遇旱时有效地减少蒸腾,减免体内水分耗损;②在有限空间内增加叶肉细胞的厚度、层次和排列的紧密度,同时缩小每个叶肉细胞的体积,也就是最大限度地增大叶肉细胞的表面积,有效地提高了体内水分的利用效率;③遇旱时,利用发达的叶柄维管束系统,使叶片作平行于阳光辐射的主动运动。

(3) 表4中,抗旱的3项指标呈中度至强度相关的各项形态解剖性状,可作为抗旱种源、家系、无性系选择、鉴别与早期预测的指标。

#### 参 考 文 献

- 1 Seth S K, Kaul O N. Tropical forest ecosystems of India: The teak forest. Tropical Forest Ecosystems, a state-of-knowledge report prepared by Unesco/UNEP/FAO, 1981, 628~641.
- 2 Keiding H, Wellendorf H, Lauridsen E B. Evaluation of an international series of Teak (*Tectona*

*grandis* L. f.) provenance trials. DANIDA Forest Seed Centre, Humlebaek, 1987.

- 3 汤章城. 植物对水分胁迫的反应和适应性} II. 植物对干旱的反应和适应性. 植物生理学通讯, 1981, (4): 1~7.
- 4 冯显造. 宁夏干旱地区树木叶片旱生结构的研究. 林业科技通讯, 1981, (11): 13~17.
- 5 邱炳朝, 郑淑珍. 抗锈病3070、3072号柚木种源的选择. 林业科学研究, 1992, 5(3): 290~297.

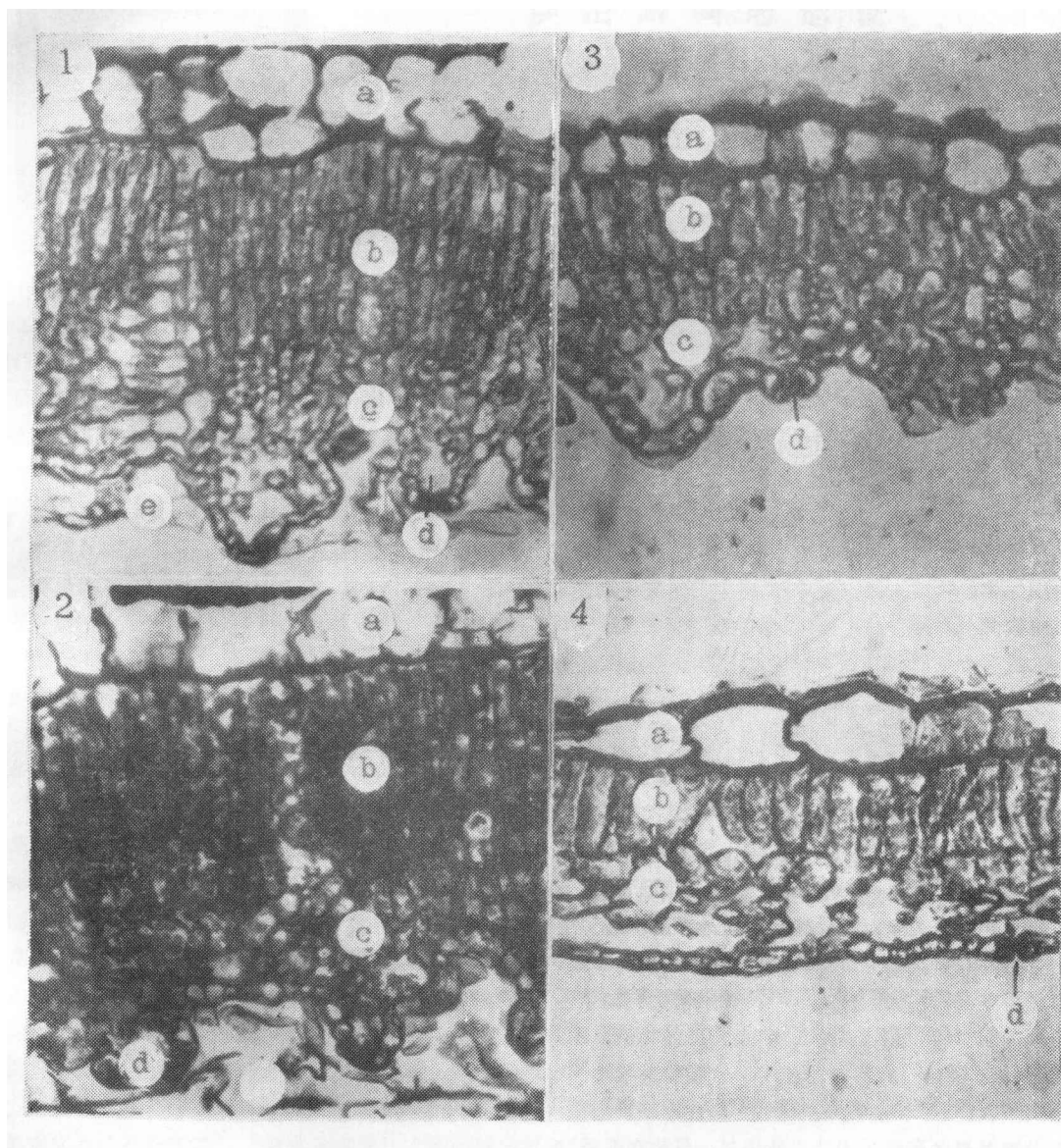
## *Study on the Morphology and Anatomy of Drought Resistance of Teak (*Tectona grandis* L. f) Provenances*

Zheng Shuzhen Kuang Bingchao

**Abstract** Based on the result from teak provenance trial there are significant differences in drought resistance among the provenances, the morphological and anatomical structures and the mechanism of drought resistance were further studied. It has been found that there are highly significant differences in major morphological and anatomical characters of lamina and petiole among the provenances. This result is in accord with that of field investigation of drought resistance. The sequence of xerophilous capability of the provenances is 3072>3070>the other provenances tested. The xerophilous mechanism is caused by joint effect of some morphological and anatomical characters including the increase of water utilization efficiency and decrease of water consumption and loss within the plant. It is incorrect that only stoma density and stomatic chamber size are used as xerophilous indexes. The thickness and area of the lamina and their ratio, the cuticular cell layers of the lamina hypodermis, the quantity and structure of vascular bundles in the petiole can be used as the indexes of xerophilous breeding and prediction of drought resistance at early stage.

**Key words** teak provenances, drought resistance, anatomical structure

Zheng Shuzhen, Associate professor, Kuang Bingchao (The Research Institute of Tropical Forestry CAF Guangzhou 510520).



柚木种源叶片解剖(300×)：

1. 印度3072号种源；2. 印度3070号种源；3. 泰国8014号种源；4. [美]波多黎各79470种源。

a. 叶片上层表皮细胞；b. 栅状组织；c. 海绵组织；d. 气孔与气室；e. 叶背下表皮 衍生的角质化鳞状细胞层。