

3种长白山高山杜鹃叶片结构及其对环境的适应性

王艳萍 刘胜利 陈玉珍 卢存福

(北京林业大学林木育种国家工程实验室,北京林业大学生物科学与技术学院)

摘要: 依托扫描电子显微技术,研究了长白山高山珍稀濒危植物牛皮杜鹃、毛毡杜鹃及苞叶杜鹃的叶片结构,分析了其对高山环境的适应性。结果表明:3种杜鹃叶片均为异面叶,具表皮附属物。上表皮由1~2层细胞组成,有角质层,无气孔器;下表皮由1层细胞组成,有气孔器分布。栅栏组织细胞排列紧密有2~8层,海绵组织细胞间隙大,中脉维管束为圆形外韧型。此外,叶片的表皮附属物类型,气孔器特点,海绵组织细胞排列方式等差异明显。3种杜鹃植物的扫描电镜结构特征,既为种间鉴别提供了依据,也反映了其对高山环境的适应性。

关键词: 高山苔原;牛皮杜鹃;毛毡杜鹃;苞叶杜鹃;叶片解剖结构

中图分类号: S718.47 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2012)04-0018-08

WANG Yan-ping; LIU Sheng-li; CHEN Yu-zhen; LU Cun-fu. **Leaf structural characteristics of three wild *Rhododendron* plants and their adaptability to Changbai Mountains, northeastern China.**

Journal of Beijing Forestry University (2012) 34(4) 18-25 [Ch, 36 ref.] Engineering Laboratory for Tree Breeding, College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China.

Based on the scanning electron microscopy method, the leaf structural characteristics of *Rhododendron chrysanthum*, *R. confertissimum* and *R. redowskianum* in Changbai Mountains were analyzed and the results were used to reveal the leaf structural characteristics adapted to the Changbai Mountain environments. Microscopic results revealed that the leaf blades covered with epidermis trichomes were typical back-abdomen bifacial types, the upper epidermis formed by one or two layer of cells was covered with thicker cuticle. There were many stomas distributed in the lower epidermis formed by one layer of small cells, while the upper epidermis had not. The palisade tissue was formed by two to eight layers of long column cells that lined up densely, and cells of the spongy tissue lined up loosely and had the bigger cell intervals. The type of middle vein bundle was collateral vascular bundle. The different structures are the characteristic manifestation of ecological tissue adaptation among communities and they also provide discriminate characteristics in taxonomy.

Key words alpine tundra; *Rhododendron chrysanthum*; *R. confertissimum*; *R. redowskianum*; leaf structural characteristics

杜鹃花属(*Rhododendron* Linn.)植物是世界闻名的观赏花卉,具有很高的观赏价值和经济价值,是城市园林建设的优良素材,也是研究木本植物抗寒性细胞分子机制的理想实验材料^[1-4]。我国有杜鹃花属植物约600余种^[5],主要分布于南方。东北地区只分布8种^[6],1变种,5变型^[7]。其中,大部分珍稀濒危的高山杜鹃都分布在长白山地区^[8]。

长白山位于中国东北部,拥有完好的原始森林,

植物垂直分布明显,是地球表面植被水平分布(落叶阔叶林、针叶阔叶林、针叶林、苔原)的缩影。高山苔原位于海拔1.8 km以上,那里风大、寒冷、紫外线强,是中国独一无二的高山苔原^[9]。苔原上的杜鹃花科(Ericaceae)植物抗寒耐旱、耐贫瘠,对保持高山地区的水土和维持生态平衡起到了重要作用。牛皮杜鹃(*Rhododendron chrysanthum* Pall.)是苔原上最为珍稀的常绿植物,可耐-40℃左右的低温,全

收稿日期:2011-10-31

基金项目:国家自然科学基金项目(30700559、30671476)、北京市自然科学基金项目(6112016)。

第一作者:王艳萍。主要研究方向:植物抗逆分子生物学。电话:15210898515 Email: yanp-wang@163.com 地址:100083 北京市清华东路35号北京林业大学生物科学与技术学院。

责任作者:卢存福,博士,教授。主要研究方向:植物抗逆性。电话:010-62338189-54 Email: lucunfu@bjfu.edu.cn 地址:同上。

本刊网址: <http://journal.bjfu.edu.cn>

株含芳香油,嫩叶制茶,叶入药^[8],已被《中国珍稀濒危保护植物名录:第1册》^[10]定为渐危种,国家三级重点保护植物,被《中国物种红色名录》^[11]定为易危种(VU)。毛毡杜鹃(*Rhododendron confertissimum* Nakai),植株常绿,叶革质,花冠紫红色漏斗型,株形优美,是苔原重要的观花观叶植物。在《吉林省野生动植物保护管理暂行条例》中被定为省级一类重点保护植物。苞叶杜鹃(*Rhododendron redowskianum* Maxim.)又名叶状苞杜鹃,落叶小灌木,叶簇生纸质,花冠紫红色,是渐危种,急需保护植物^[12]。这3种杜鹃数量稀少,仅在长白山国家级自然保护区内有较大的种群,其他区域仅有零星分布^[13]。

近年来,关于杜鹃属植物形态结构与环境适应关系,已引起科研人员的研究兴趣。WANG等^[1]研究了2种杜鹃(*R. catawbiense* Michx., *R. ponticum* L.)越冬叶的结构,阐述强光照和干旱胁迫对叶片结构和环境的影响,以及植物自身对环境的适应性。王秀伟等^[14]在光镜下观察了长白山6种杜鹃的叶表皮指纹,指出表皮指纹具有种的特异性。陈家宽等^[15]对国产杜鹃花属6个亚属48种4变种植物的叶表皮特征进行了分析,结果表明,叶表皮的鳞片、腺体、表皮毛的有无和气孔器类型具有系统学意义。陈训等^[16-17]研究了贵州省杜鹃花属植物叶片解剖结构的生态适应性。但至今未见有关于长白山高山杜鹃叶片结构对高山环境的适应性的相关报道。本文作者利用扫描电子显微镜(SEM)技术对苔原杜鹃进行研究,以期对杜鹃属植物的鉴别、分类研究以及种质资源保存、园艺抗逆新品种开发等提供新的基础资料。

1 材料和方法

1.1 采样区的自然概况

长白山位于吉林省东南部,是欧亚大陆东岸的最高山,属温带和寒温带气候类型,地跨东经125°20′~130°20′,北纬40°41′~44°30′,年平均气温为-7.3~4.8℃^[8]。本试验材料于2008年6月下旬,采自吉林省长白山国家级自然保护区海拔2.0~2.5 km的高山苔原带(图1a)和高山荒漠带上。苔原生境严酷气候恶劣,无霜期60 d,年平均气温-7.4℃,仅有高等植物90余种,一些高大的乔木和藤本植物已经绝迹(图1a)。

1.2 试验材料

牛皮杜鹃生长期约70 d,常绿小灌木,叶厚革质,根系发达,新茎直立老茎匍匐,茎上大量不定根在地表覆盖成网络。花冠淡黄,花芽形成于8月,翌

年6月上旬冰雪尚未融化花已盛开(图1b),蒴果。由于长白山地貌变迁,使高山苔原带上的毛毡杜鹃被下面的森林隔绝,从而形成了长白山特有种。它聚集成片生长(图1c),茎枝匍匐,单叶互生,集生于枝顶,革质,椭圆形或倒卵状椭圆形,散状花聚生于枝端,花冠漏斗型,紫红色,花期6—7月,蒴果。苞叶杜鹃(图1d),别名云间杜鹃,矮生小灌木,高约10 cm,叶簇生纸质,舌状倒披针形,边缘有腺状毛,花生于枝顶端,成2~3朵的总状花序,紫红色,花期7—8月,蒴果^[8]。3种杜鹃生态特性等见表1。

表1 3种杜鹃生态特性

Tab. 1 Ecological traits of *R. chrysanthum*, *R. confertissimum* and *R. redowskianum*

种名	保护级别	生活型	生境	采样地海拔/km
牛皮杜鹃	国家三级, 渐危	常绿小灌木	林下、林缘及高山苔原带	2.25
毛毡杜鹃	吉林省Ⅱ级	常绿小灌木	高山苔原带	2.35
苞叶杜鹃	国家三级, 渐危	落叶小灌木	高山苔原带、高山荒漠带	2.00

1.3 样品制备与观察

1.3.1 叶表皮

取大小均匀的新鲜叶片,用磷酸缓冲液洗净叶表皮,取样为5 mm×5 mm^[18-19],置于2.5%的戊二醛中固定2~4 h(或过夜),磷酸缓冲液(pH7.2)漂洗3次后,梯度乙醇50%、70%、80%、90%、100%(2次)脱水,醋酸异戊酯置换20~30 min^[20-21],日立HCP-2型CO₂临界点干燥仪干燥,KYKY-SBC-2型多功能表面处理机镀金膜。最后,使用日立S-3000N型扫描电子显微镜(SEM)观察并照相。

1.3.2 叶中脉

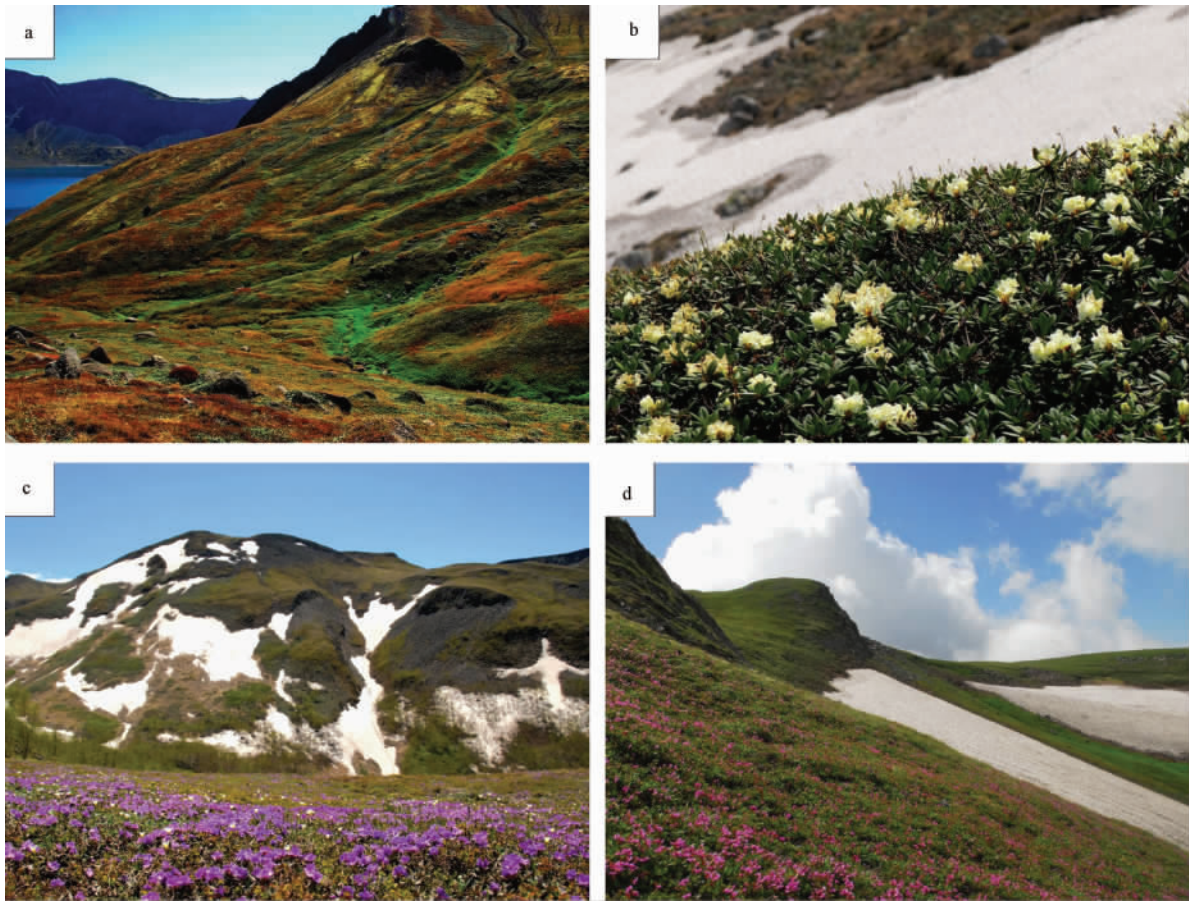
取新鲜材料,磷酸缓冲液洗净,徒手切叶片中脉,固定2~4 h,缓冲液漂洗3次每次15 min,酒精梯度脱水,二甲苯透明2~4 h(或超声波清洗器清洗),无水乙醇置换二甲苯3次,15 min/次,醋酸异戊酯置换20~30 min,临界点干燥后镀膜,SEM观察并照相。

1.3.3 计算

取材时每种选择株高、茎粗基本相同的5植株,取材后马上固定。样品制备时,选取植株中部4~5片叶,每片叶取叶片中部靠近中脉两侧约0.3~0.5 cm处的小块示上表皮、下表皮。选取切面较平滑的中脉横切面4~5片。利用SEM观察,所测量数据均为30个视野的平均值,并计算:

栅海厚度比 = 栅栏组织厚度 / 海绵组织厚度^[22]

叶脉突起度 VPD(vein protuberant degree) = 叶脉厚度 / 叶片厚度 × 100%



a. 长白山苔原带景观; b. 牛皮杜鹃分布景观; c. 毛毡杜鹃分布景观; d. 苞叶杜鹃分布景观

图1 3种杜鹃生境地及分布景观

Fig. 1 Landscape and environments of the distributed regions of *R. chrysanthum*, *R. confertifissimum* and *R. redowskianum*

叶片组织结构紧密度 CTR (cell tense ratio) = 栅栏组织厚度 / 叶片厚度 $\times 100\%$

叶片组织疏松度 SR (spongy ratio) = 海绵组织厚度 / 叶片厚度 $\times 100\%$ [22]

2 结果和分析

2.1 叶表面特征的扫描电镜观测

2.1.1 牛皮杜鹃

上表皮细胞覆有较厚角质膜,突出于表皮形成不规则的块状凸起(图2a),蜡质从表面向外生长成棒状或丝状^[23](图2b)。无气孔器分布,稀分布毛状附属物,常呈薄膜单管状。上表皮由2层细胞组成,细胞呈不规则长方形,排列紧密。第1层表皮细胞表面覆盖有角质层和蜡质,第2层表皮细胞内部可见原生质体。下表皮 SEM 表面观近平滑,具角质层和蜡质,稀分布毛状附属物,常呈薄膜的单管状或簇生管状(3~6个分枝)。气孔器椭圆形散生,无规则,内、外拱盖表面近光滑,气孔器外拱盖内缘近平滑,气孔保卫细胞隆起,气孔器间的空隙处有角质层或细胞壁加厚现象(图2c、j)。切面观显示,下表皮由1层细胞组成,呈不规则长方形或方形,排列

紧密。

2.1.2 毛毡杜鹃

叶片上表皮具角质层,无气孔器分布,密布腺鳞(24~30个/ mm^2),无乳突(图2d、e)。上表皮由1层不规则的长方形细胞组成,垂周壁式样为波形(图2e)。下表皮由1层细胞组成,呈不规则长方形或方形,接近远轴面的下表皮细胞表面加厚形成乳突,大小约为3~12 μm ,高12~15 μm 。每个下表皮细胞具一个乳突,乳突彼此相连(图2k)。下表皮密布腺鳞(25~31个/ mm^2),气孔器内陷形成气孔窝^[23],每10个左右聚生于腺鳞基部,气孔器卵圆形,无规则,无副卫细胞,保卫细胞隆起(图2f、k)。

2.1.3 苞叶杜鹃

SEM 观察显示,苞叶杜鹃叶片上表皮有1层细胞,排列紧密呈不规则长方形(图2g、h),无气孔器分布,具角质层,蜡质呈丝状,叶缘具有对称生长的腺状毛(图2g)。下表皮 SEM 表面观近平滑,具有角质层,由1层细胞组成,呈排列紧密的不规则长方形或方形,垂周壁式样为浅波形。表皮无乳突,无腺鳞分布。气孔器长椭圆形散生,无规则型,保卫细胞有明显T型加厚(图2i、l)。

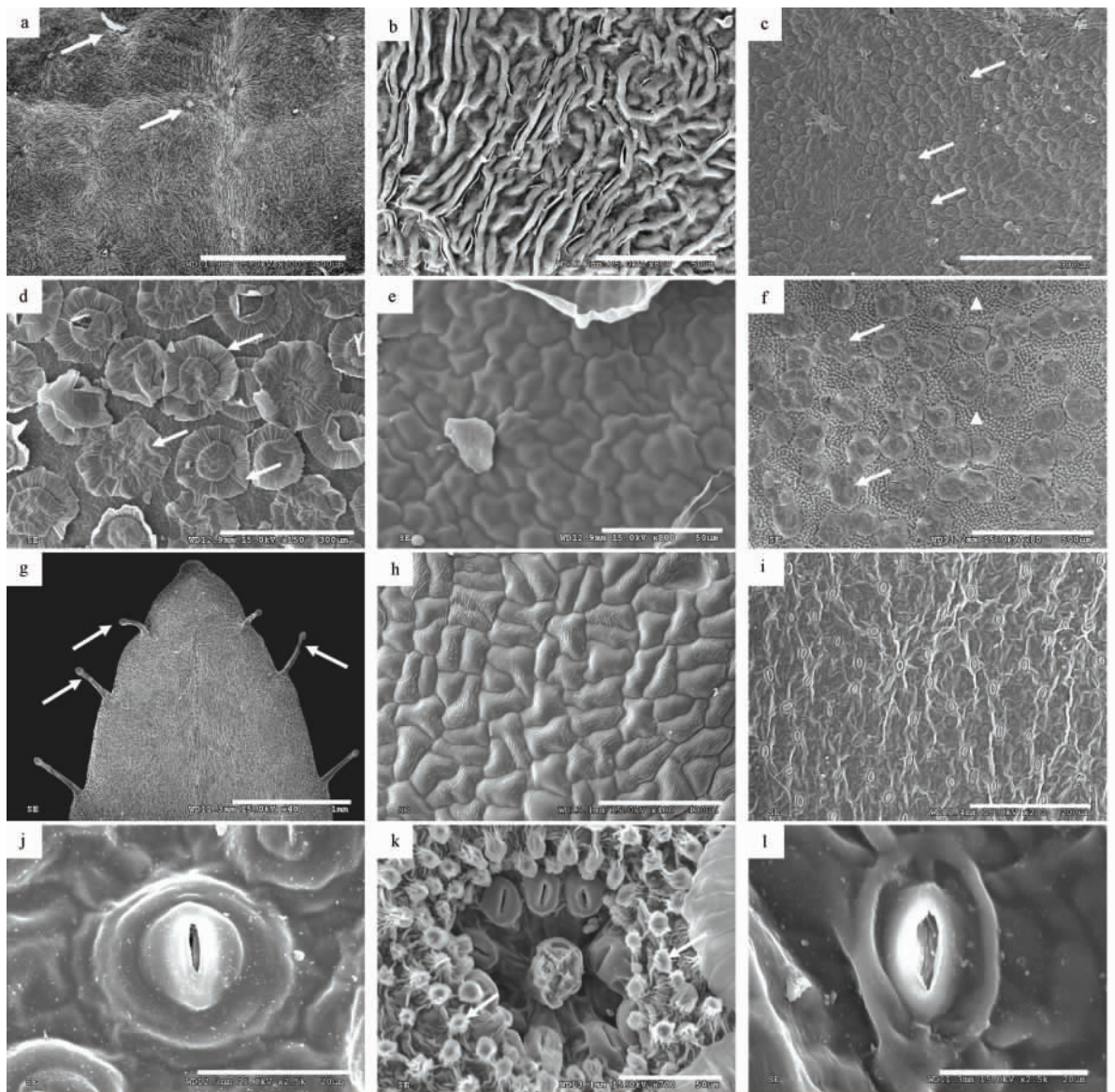


图2 3种杜鹃上下表皮结构

Fig.2 Scanning electron micrographs(SEM) of leaf surfaces for *R. chrysanthum*, *R. confertissimum* and *R. redowskianum*

注: a~c. 牛皮杜鹃表皮结构: a. 上表皮角质层形成的块状凸起, 箭头示表皮毛及其基部, bar = 500 μm ; b. 上表皮线状蜡质, bar = 50 μm ; c. 下表皮气孔器(箭头所示), bar = 300 μm 。d~f. 毛毡杜鹃表皮结构: d. 上表皮腺鳞(箭头示), 无乳突, bar = 300 μm ; e. 上表皮细胞, bar = 50 μm ; f. 下表皮, 箭头示腺鳞, 三角形所在区域为乳突, bar = 500 μm 。g~i. 苞叶杜鹃表皮结构: g. 叶缘腺毛, 箭头示腺毛, bar = 1 mm; h. 上表皮细胞, bar = 100 μm ; i. 下表皮细胞及散生气孔器, bar = 200 μm 。j. 牛皮杜鹃椭圆形散生气孔器, bar = 20 μm ; k. 毛毡杜鹃下陷气孔窝, 箭头示乳突, bar = 50 μm ; l. 苞叶杜鹃气孔器保卫细胞 T 型加厚, bar = 20 μm 。

2.2 叶组织解剖结构特征

2.2.1 牛皮杜鹃

牛皮杜鹃为典型的背腹异面叶(图 3c)。栅栏组织细胞 2~8 层, 形似锁链状, 单个细胞呈长圆柱形, 细胞壁较厚, 细胞长轴和叶表面相垂直, 排列紧密。接近远轴面的叶肉组织为海绵组织, 海绵组织由 3~5 层组成, 细胞较大且形状不规则, 排列紧密, 细胞间隙小。海绵组织中有含晶细胞(图 3j)。叶脉维管束较大, 支脉维管束发达, 近轴面凹, 远轴面突起显著, 木质部在近轴面, 韧皮部位于远轴面, 根据维管束中木质部与韧皮部的相对位置, 是圆形外韧型维管束。(图 3a、b)。

2.2.2 毛毡杜鹃

背腹异面叶, 栅栏组织由 2~8 层呈长圆柱形排列紧密的细胞组成(图 3d、f)。海绵组织细胞排列规则, 3~10 层细胞组成, 与下表皮细胞紧密相连, 有的这类细胞彼此相连围成海绵组织立体空间, 空间腔隙较大(如图 3k 三角所示)。叶脉维管束较大, 支脉维管束较小且发达, 主脉近轴面凹陷, 远轴面突起, 维管束属于圆形外韧型(图 3e)。侧脉维管束十分发达, 有明显的维管束鞘细胞, 细胞含叶绿体, 维管束鞘有接近上表皮的伸展区。

2.2.3 苞叶杜鹃

背腹异面叶, 栅栏组织细胞 1~2 层, 单个细胞

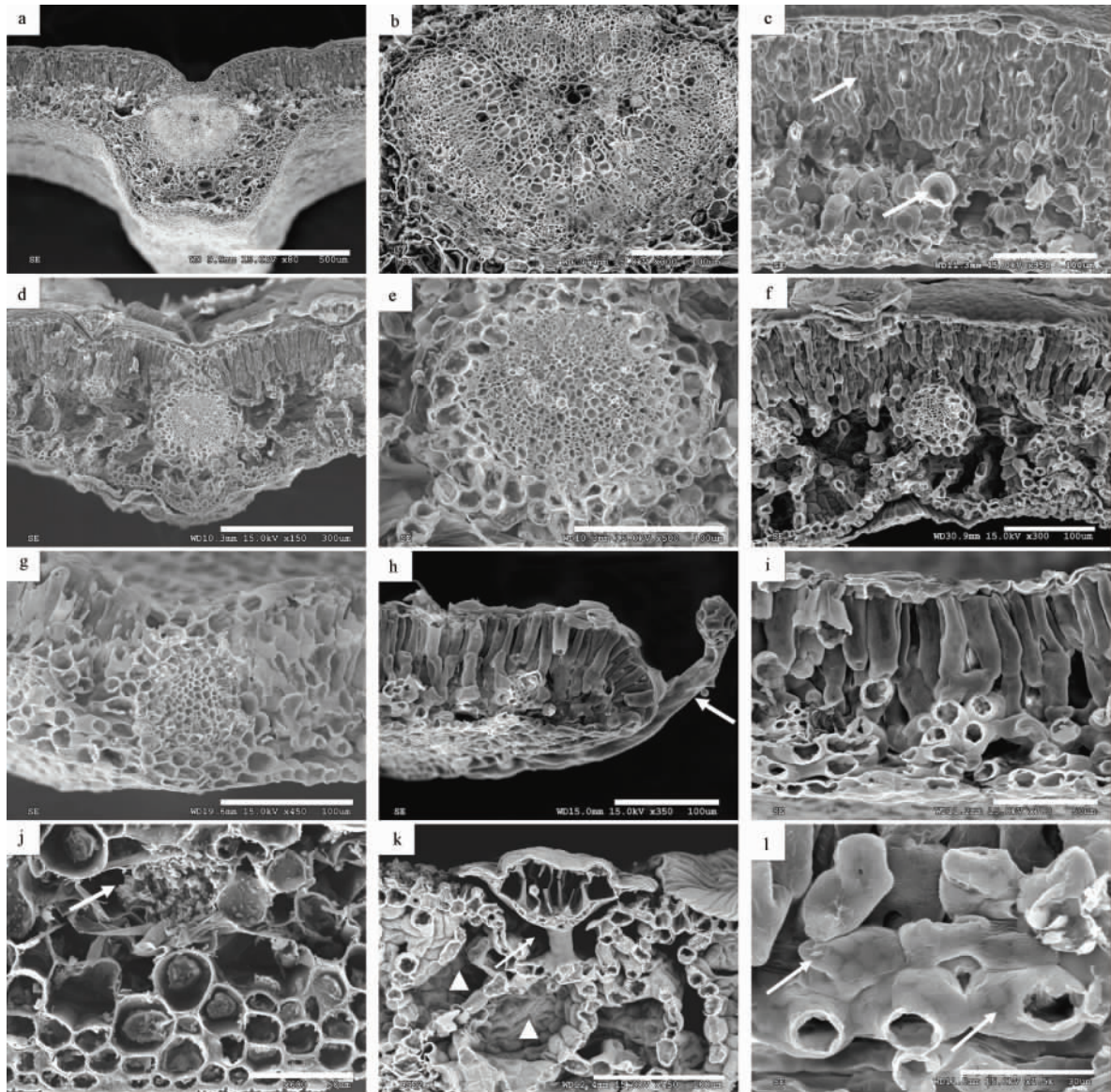


图3 3种杜鹃叶中脉切面结构

Fig. 3 SEM of leaf cross surfaces for *R. chrysanthum*, *R. confertissimum* and *R. redouskianum*

注: a~c. 牛皮杜鹃叶中脉横切面: a. 叶脉横切面, $\text{bar} = 500 \mu\text{m}$; b. 近圆形外韧型维管束, $\text{bar} = 100 \mu\text{m}$; c. 示栅栏组织和海绵组织(箭头所示), $\text{bar} = 100 \mu\text{m}$ 。d~f. 毛毡杜鹃叶中脉切面: d. 毛毡杜鹃叶脉横切面, $\text{bar} = 300 \mu\text{m}$; e. 圆形外韧型维管束, $\text{bar} = 100 \mu\text{m}$; f. 柱状栅栏组织细胞, $\text{bar} = 100 \mu\text{m}$ 。g~i. 苞叶杜鹃叶中脉切面: g. 示近圆形外韧型维管束, $\text{bar} = 100 \mu\text{m}$; h. 示叶缘腺毛(箭头), $\text{bar} = 100 \mu\text{m}$; i. 栅栏组织与海绵组织, $\text{bar} = 50 \mu\text{m}$ 。j. 牛皮杜鹃含晶细胞, 箭头示细胞内晶粒, $\text{bar} = 50 \mu\text{m}$; k. 毛毡杜鹃海绵组织, 箭头示下表皮腺鳞, $\text{bar} = 100 \mu\text{m}$; l. 箭头示苞叶杜鹃海绵组织细胞, $\text{bar} = 30 \mu\text{m}$ 。

呈长圆柱形, 细胞长轴和叶表面相垂直, 排列规则紧密(图3g、h)。近下表皮细胞部位的叶肉组织为海绵组织, 细胞形状多样(图3l), 连接形成空间网管状, 网孔即为细胞间隙。海绵组织细胞与栅栏组织连接紧密, 有3~5层组成, 形状不规则(图3i)。叶脉维管束为圆形外韧型(图3g); 侧脉维管束十分发达, 维管束鞘发达, 含有叶绿体。

2.3 叶结构的比较分析

表皮细胞排列紧密, 上表皮均无气孔器分布, 由1~2层细胞组成, 具角质层, 厚度约为 $3.14 \sim 11.41 \mu\text{m}$ 。牛皮杜鹃角质层区别于其他种, 形成块状凸起, 蜡质呈棒状或丝状。各种下表皮仅有1层

细胞, 角质层厚度为 $1.72 \sim 11.82 \mu\text{m}$ (见表2、3)。气孔器无规则型, 苞叶杜鹃气孔器下陷成气孔窝, 苞叶杜鹃气孔的保卫细胞有明显的T型加厚。毛状附属物差异明显: 毛毡杜鹃表皮密布腺鳞, 表皮细胞不连续; 牛皮杜鹃分布薄管状附属物; 苞叶杜鹃仅叶缘具有腺状毛。叶片平均厚度为 $122.48 \sim 317.93 \mu\text{m}$ 。基本薄壁组织有栅栏组织和海绵组织, 栅栏组织厚度为 $60.17 \sim 161.28 \mu\text{m}$ (见表4), 由2~8层排列紧密的长柱形细胞组成(苞叶杜鹃1~2层)。海绵组织细胞有3~10层, 厚度为 $29.84 \sim 120.65 \mu\text{m}$, 各种间细胞的排列方式迥异, 牛皮杜鹃细胞较大, 排列紧密且细胞间隙小, 有含晶细胞, 毛毡杜鹃

3~10 个细胞呈纵向锁链状与下表皮细胞相连,围成立体空间,腔隙较大,苞叶杜鹃海绵组织细胞形状各异,连接形成空间网管状,网孔即为细胞间隙。3 个种的叶中脉维管束均属于圆形外韧型,具有维管束鞘细胞。毛毡杜鹃维管束鞘有接近上表皮的伸展区。牛皮杜鹃的主脉维管束两侧有明显的厚角组

织。由以上分析得到 3 种杜鹃叶片的表皮附属物、气孔器、叶肉细胞的层数和排列明显不同,可作为种属划分的参考依据。另外,中脉维管束都属于圆形外韧型,均具维管束鞘细胞,不适宜单独作为鉴定植物种的指标。

表 2 扫描电镜下 3 种杜鹃叶上表皮特征

Tab. 2 Characteristics of upper epidermis in three <i>Rhododendron</i> species under SEM								
种名	上表皮厚度/ μm	角质层厚度/ μm	角质层特点	第 1 层细胞长度/ μm	第 1 层细胞厚度/ μm	第 2 层细胞长度/ μm	第 2 层细胞厚度/ μm	附属物特点
牛皮杜鹃	28.61 ± 3.67	10.20 ± 1.21	块状凸起	18.41 ± 2.32	7.16 ± 2.01	28.61 ± 3.24	10.24 ± 2.44	单生或簇生
毛毡杜鹃	18.64 ± 1.45	7.45 ± 1.70	平滑	20.05 ± 3.78	8.25 ± 2.67	—	—	腺鳞单生密集
苞叶杜鹃	10.38 ± 2.40	4.57 ± 1.43	平滑	18.33 ± 5.10	10.38 ± 2.40	—	—	叶缘具腺毛

表 3 扫描电镜下 3 种杜鹃叶下表皮特征

Tab. 3 Characteristics of lower epidermis in three <i>Rhododendron</i> species under SEM								
种名	下表皮厚度/ μm	角质层厚度/ μm	气孔密度/(个 $\cdot\text{mm}^{-2}$)	气孔长度/ μm	气孔宽度/ μm	气孔长宽比	气孔特点	附属物特点
牛皮杜鹃	18.41 ± 4.32	6.12 ± 1.35	900	20.82 ± 2.82	22.85 ± 3.43	0.91	椭圆形,散生,无规则	单生或簇生
毛毡杜鹃	21.73 ± 1.28	10.46 ± 1.36	1 000	24.10 ± 0.91	16.91 ± 0.95	1.42	卵圆形,内陷,聚生,无规则	腺鳞单生,乳突密集
苞叶杜鹃	9.17 ± 3.05	3.36 ± 1.64	500	16.17 ± 2.16	11.11 ± 0.56	1.46	长椭圆形,散生无规则,保卫细胞有明显 T 型加厚	叶缘腺状毛

表 4 3 种杜鹃花属植物叶组织结构参数比较

Tab. 4 Comparison of tissue parameters of three <i>Rhododendron</i> species										
种名	叶片厚度/ μm	栅栏组织层数	栅栏组织厚度/ μm	海绵组织层数	海绵组织厚度/ μm	栅海比	中脉厚度/ μm	PVD	CTR	SR
牛皮杜鹃	285.71 ± 32.22	2~8	151.02 ± 10.26	3~5	91.84 ± 5.15	1.64	879.98 ± 72.28	3.08	52.86	32.14
毛毡杜鹃	287.50 ± 25.89	2~8	136.41 ± 18.25	3~10	110.29 ± 10.36	1.24	401.02 ± 12.78	1.39	47.47	38.36
苞叶杜鹃	132.65 ± 10.17	1~2	67.49 ± 7.32	3~5	40.86 ± 11.02	1.65	127.14 ± 5.25	0.96	50.88	30.80

3 结论与讨论

高山植物是一类处于极端环境中的特殊植物类型,强紫外辐射、低气压、霜冻、生理干旱等伴随其整个生活周期。严酷的生存环境,塑造了这类植物特殊的适应机制^[24]。本研究中的 3 种杜鹃适应于长白山高山冰缘环境,这里属于温带和寒温带气候类型,其叶片结构属于中生类型。叶片作为植物重要的功能器官,既能在系统学研究中反映出科属结构的稳定性,也能反映其对生态环境变化的适应情况^[25-26]。扫描电镜观测表明,3 种杜鹃叶片的表皮附属物、气孔器、叶肉细胞的层数和排列明显不同,可作为种属划分的参考依据。另外,中脉维管束都属于圆形外韧型,均具维管束鞘细胞,不适宜单独作为鉴定植物种的指标。

3 种杜鹃均为岩生类植物,植株低矮或匍匐,对高山寒冷贫瘠的生态环境有较强的适应能力^[27]。首先,高山植物叶通常较平地植物叶厚。高山灌木

型叶片平均厚度 260~354 μm ^[26]。本研究中测定的 2 种常绿杜鹃叶片厚度也在上述范围。Mendes 等^[28]认为,叶片小而且厚是植物对干旱和强辐射(包括 UV-B)胁迫的一种响应。其次,高山植物叶片的栅栏组织通常多层且发达,这样能减弱日光在叶肉中的通量,避免强光对叶肉的灼伤,保证正常的光合作用,这是对强光生境的适应性。再次,叶片气孔作为光合作用中 CO_2 进入植物体的门户,其数量、密度、开度直接影响着植物的蒸腾速率、光合速率及有机物的积累。高山上空气稀薄,生育期短,植物要完成生活史,需要保持较高的光合速率^[29-30],因此,高山植物叶单位面积上的气孔器数通常要比平地植物多^[26]。研究表明,平地果树龙眼 (*Dimocarpus longan* Lour.) 的气孔密度介于 370~450 个/ mm^2 ;而本研究中,3 种高山杜鹃叶片下表皮气孔密度介于 500~1 000 个/ mm^2 。高海拔地区的低 CO_2 分压,通常被认为是光合作用的限制因素,而叶片单位面积上较高的气孔数目及较高的气孔导度补偿了 CO_2

浓度低这一缺陷^[29],从而使植物适应高山环境。

长白山高山苔原风大寒冷、土壤贫瘠,致使植物生长受到多种胁迫和抑制,杜鹃花科小灌木的抗寒耐旱性,是其适应高山环境的重要因素。扫描电镜下观察分析表明,3种杜鹃叶片的栅海比大于1。陈训等^[16-17]的研究表明,栅海比越大,SR值越小,植物抗寒耐旱性越强,可作为杜鹃抗寒耐旱的鉴定指标。因此,3种杜鹃均是典型的抗寒耐旱植物。比较分析叶组织结构可知,3种杜鹃叶片解剖结构存在差异,表明其对高山逆境的适应机制可能有所不同。牛皮杜鹃叶片革质常绿,具较厚的角质层和蜡质,栅海比大于1,气孔密度高,可能是其抵御高山逆境的叶片结构基础^[31]。在植物抗寒性研究中,有报道指出,植物叶脉突起度(PVD)越高,其抗寒性越强^[19]。牛皮杜鹃PVD为3.08,大于其他2个种(1.39、0.96),显示其对寒害的适应能力更强。研究表明,牛皮杜鹃具有含晶细胞,细胞内含有草酸钙结晶。有报道指出,大部分高山植物中存在草酸钙结晶,结晶积累可造成细胞解体,导致气道(通气组织)的形成和扩大,从而适应高山上空空气稀薄的环境^[32-33]。长白山的高山苔原上没有高大树木,那里昼夜温差大、水分流失快等塑造了毛毡杜鹃强烈的旱生结构。王为义^[34]提出高山植物旱生结构的形成可能与低温相关,如高山植物的气孔下陷并形成气孔窝,这是由于低温带来的“生理干旱”所致^[26]。毛毡杜鹃角质层增厚,密布腺鳞,栅栏组织层数增加等显著的旱生结构又能使植物更能适应寒冷^[23]。角质层是重要的蒸腾作用调节器,它可以减少植物叶片水分的散失^[35]。叶片的表皮毛状附属物是适应环境变化产生的特殊结构,具有绝热、防止水分过度丧失、防御虫害等功能^[25]。Jackson等^[19]认为毛状附属物是对旱生环境的适应,毛的有无和长短,一般也认为是抗寒性状的表现。另有报导指出许多旱生植物叶片具有下皮结构^[23],复表皮(即含有下皮的表皮层)的存在被认为是一种植物对环境干旱性的适应结果,牛皮杜鹃上表皮为复表皮,表明其也具有应对干旱胁迫的能力^[17]。CTR和SR值反映了栅栏组织、海绵组织和叶片厚度三者之间的相互关系^[17]。栅栏组织在基本薄壁组织中所占比例与环境蒸腾作用密切相关,环境越干燥栅栏组织发育越好,表现为细胞层数或细胞高度的增加^[23,36]。3种杜鹃的CTR为47.47%~52.86%,单细胞高度为27.28~42.74 μm,栅栏组织占叶片比例较大,具有适应干旱环境的能力^[16]。苞叶杜鹃是高山苔原上的落叶小灌木,栅栏组织单细胞高度平均可达42.74 μm,也是其适应高山环境的重要因素。

致谢 图1由通化师范学院周蕪老师拍摄,杜鹃材料由东北师范大学陆静梅老师,以及通化师范学院朱俊义、于俊林老师协助采集,谨表谢忱。

参 考 文 献

- [1] WANG X, ARORA R, HORNER T H *et al.* Structural adaptations in overwintering leaves of thermonastic and nonthermonastic *Rhododendron* species[J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 2008, 133(6): 768-776.
- [2] WEI H, DHANARAJ A L, ROWLANG L J, *et al.* Comparative analysis of expressed sequence tags from cold-acclimated and non-acclimated leaves of *Rhododendron catawbiense* Michx [J]. *Planta* 2005, 221(3): 406-416.
- [3] WEI H, FU Y, ARORA R. Intron-flanking EST-CR markers: From genetic marker development to gene structure analysis in *Rhododendron* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111(7): 1347-1356.
- [4] WEI H, DHANARAJ A L, ARORA R, *et al.* Identification of cold acclimation-responsive *Rhododendron* genes for lipid metabolism, membrane transport and lignin biosynthesis: Importance of moderately abundant ESTs in genomic studies [J]. *Plant, Cell and Environment* 2006, 29(4): 558-570.
- [5] 侯绍宽. 中国种子植物科属词典: 修订版[M]. 北京: 科学出版社, 1984.
- [6] 刘慎谔. 东北木本植物图志[M]. 北京: 科学出版社, 1955.
- [7] 毛子军, 杨永富, 侯丽君. 东北杜鹃花属植物花粉形态的研究[J]. 植物研究, 2000, 20(1): 58-68.
- [8] 周蕪, 朱俊义, 于俊林. 中国长白山观赏植物彩色图志[M]. 吉林: 吉林教育出版社, 2005.
- [9] 祝廷成. 中国长白山高山植物[M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- [10] 国家环保局, 中国科学院植物研究所. 中国珍稀濒危保护植物名录[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 52-54.
- [11] 汪松, 解焱. 中国物种红色名录[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 380-397.
- [12] 周蕪. 长白山区珍稀濒危植物优先保护序列的研究[J]. 林业科学研究, 2006, 19(6): 740-749.
- [13] 周蕪. 长白山区杜鹃花科稀有濒危植物的区系特点和保护评价[J]. 湖北大学学报, 2006, 28(4): 393-406.
- [14] WANG X W, MAO Z J, CHOI K, *et al.* Significance of the leaf epidermis fingerprint for taxonomy of genus *Rhododendron* [J]. *Journal of Forestry Research* 2006, 17(3): 171-176.
- [15] 王玉国, 李光照, 张文驹, 等. 中国杜鹃花属的叶表皮特征及其系统学意义[J]. 植物分类学报, 2007, 45(1): 1-20.
- [16] 石登红, 陈训. 6种杜鹃花属植物叶片结构的研究[J]. 贵州科学, 2005, 23(3): 39-45.
- [17] 容丽, 陈训, 汪小春. 百里杜鹃杜鹃属13种植物叶片解剖结构的生态适应性[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(3): 1084-1088.
- [18] 王奎玲, 黄鑫, 刘庆超, 等. 耐冬山茶茶叶结构与耐寒性关系研究[J]. 青岛农业大学学报, 2007, 24(3): 189-192.
- [19] 刘世彪, 陈菁, 胡正海. 7种番荔枝果树的叶片结构及其与抗寒性关系研究[J]. 果树学报, 2004, 21(3): 241-246.
- [20] 郭素枝. 扫描电镜技术及其应用[M]. 厦门: 厦门大学出版社, 2006: 81-96.
- [21] 付洪兰. 实用电子显微镜技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 176-184.

- [22] 吴林, 刘海广, 刘雅娟, 等. 越橘叶片组织结构及其与抗寒性的关系[J]. 吉林农业大学学报, 2005, 27(1): 48-50, 54.
- [23] K 伊稍. 种子植物解剖学[M]. 李正理, 译. 上海: 上海科学技术出版社, 1983.
- [24] 卢存福, 陈玉珍, 简令成. 高山植物唐古特红景天黏液细胞及叶肉细胞表面糖蛋白与抗冻性的关系[J]. 应用与环境生物学报, 2003, 9(1): 16-20.
- [25] CANTRILL D J, NICHOLS G J. Taxonomy and palaeoecology of Early Cretaceous (Late Albian) angiosperm leaves from Alexander Island, Antarctica [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1996, 92: 1-28.
- [26] 王勋陵, 王静. 植物形态与环境[M]. 兰州: 兰州大学出版社, 1989.
- [27] 何涛, 吴学明, 贾敬芬. 青藏高原高山植物的形态和解剖结构及其对环境的适应性研究进展[J]. 生态学报, 2007, 27(6): 2574-2583.
- [28] MENDES M M, GAZARINI L C, RODRIGUES M L. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting mediterranean light environments effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, 45: 165-178.
- [29] 卢存福, 贾桂英. 高海拔地区植物的光合特性[J]. 植物学通报, 1995, 12(2): 38-42.
- [30] 卢存福, 简令成, 匡廷云. 高山植物的抗寒特性[J]. 植物学通报, 1998, 15(3): 17-22.
- [31] CAMERON K D, TEECE M A, SMART L B. Increased accumulation of cuticular wax and expression of lipid transfer protein in response to periodic drying events in leaves of tree tobacco [J]. *Plant Physiol*, 2006, 140: 176-183.
- [32] 王为义, 黄荣福. 垫状植物对青藏高原高山环境的形态——生态学适应的研究[J]. 高原生物学集刊, 1990, 9: 13-26.
- [33] HE C, FINLAYSON S A, DREW M C *et al.* Ethylene biosynthesis during aerenchyma formation in roots of maize subjected to mechanical impedance and hypoxia [J]. *Plant Physiol*, 1996, 112: 463-472.
- [34] 王为义. 青藏高原高山植物特殊结构的调查[J]. 高原生物学集刊, 1985, 4: 19-32.
- [35] SHEPHERD T, GRIFFITHS D W. The effects of stress on plant cuticular waxes [J]. *New Phytol*, 2006, 171: 469-499.
- [36] 刘家琼, 邱明新. 我国荒漠特有的常绿植物——沙冬青的生态生理及解剖学特征[J]. 植物学报, 1982, 24(6): 568-574.

(责任编辑 赵 勃)

欢迎订阅《中国林学》(英文版)

《中国林学》(英文版) 始创于 1992 年, 是一份由北京林业大学主办的全英文刊物, 季刊。主要发表经同行评议的研究论文、简报、综述。内容包括森林生态学、森林培育学、森林经理学、林木遗传与育种、林木生理学、森林病虫害防治、森林资源信息管理、林业经济学、以及林业相关学科如水土保持科学、木材科学与技术、林产品加工等, 面向国内外征稿和发行。

《中国林学》(英文版) 致力于促进国内外林业领域科研人员的学术交流, 缩短中国与其他国家在相关领域的差距。本刊自 2007 年开始与全球著名的学术出版机构——德国 Springer 出版社正式合作出版, 全文链接于 SpringerLink 数据库, 并委托其代理本刊在中国大陆以外地区的发行权, 进一步加快了本刊的国际化步伐。2010 年本刊选择了世界先进的 ScholarOne Manuscripts 用于杂志的在线投稿和同行评审活动, 使得期刊的编辑流程完全国际化。

《中国林学》(英文版) 为中国科学技术信息所核心刊物、中国期刊网全文数据库、万方数据库刊源期刊, 目前收录、检索本刊的国外著名检索机构、数据库有 Chemical Abstracts Service(美国化学文摘)、JA(俄罗斯文摘杂志)、CAB International(国际农业与生物科学中心)、Academic OneFile、CAB Abstracts、CSA/Proquest、Gale、Global Health、Google Scholar、Inspec、OCLC、SCOPUS、Summon by Serial Solutions 等。

投稿地址: <http://mc03.manuscriptcentral.com/fsc>

期刊网址: <http://www.springer.com/11632>, <http://journal.bjfu.edu.cn>

地 址: 100083 北京市清华东路 35 号北京林业大学 148 信箱《中国林学》(英文版) 编辑部

电 话: 86-10-62337915

Email: lihui@bjfu.edu.cn