

DOI: 10.5846/stxb201408191642

杜华栋, 焦菊英, 寇萌, 苗芳. 黄土高原先锋种猪毛蒿叶片形态解剖与生理特征对立地的适应性. 生态学报, 2016, 36(10): - .
Du H D, Jiao J Y, Kou M, Miao F. Adaptability of foliar morphological, anatomical, and physiological characteristics of the pioneer species *Artemisia scoparia* growing in a hilly-gully Loess Region at different slope sites. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(10): - .

黄土高原先锋种猪毛蒿叶片形态解剖与生理特征对立地的适应性

杜华栋^{1,2}, 焦菊英^{2,*}, 寇萌², 苗芳³

1 西安科技大学地质与环境学院, 西安 710054

2 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨陵 712100

3 西北农林科技大学生命科学院, 杨陵 712100

摘要:为了揭示黄土丘陵沟壑区撂荒地植被演替前期优势种猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)对该区立地环境的适应性,探讨猪毛蒿演替生态位的变化,论文研究了陕北黄土丘陵沟壑区3种立地环境下(阳峁坡、峁顶、阴峁坡)猪毛蒿叶片形态解剖和生理特征的变化,以及这些变化与生态因子之间的相互关系。结果表明:(1)猪毛蒿叶片具有适应该区半干旱环境的形态及解剖结构:叶片针形化、具表皮毛、环栅型叶肉组织、海绵组织特化为贮水组织、维管束退化、具裂生分泌腔,C₃植物呈现类似CAM植物的叶片特性;(2)在土壤、空气湿度相对干燥和强光生境的阳峁坡与峁顶,猪毛蒿具有较小的叶面积、发达的栅栏组织、致密的表皮毛和紧密的细胞间隙,而在生境条件较好的阴峁坡则呈相反趋势;(3)阳峁坡猪毛蒿叶片相对含水量和叶绿素含量较小,超氧阴离子自由基增加,但植物体内超氧化物歧化酶和抗坏血酸含量增加以清除植物体内产生的活性氧;(4)冗余及相关性分析表明,猪毛蒿叶片形态、解剖和生理指标的可塑性对立地光照强度、土壤水分和有机质含量较为敏感,同时其形态解剖与生理可塑性可共同调节来适应生境。综合分析,猪毛蒿对陕北黄土丘陵沟壑区撂荒初期光照强度大、土壤贫瘠但土层干化现象尚未出现的立地环境有较好的适应性,使其成为黄土高原植被自然演替过程中的先锋物种。

关键词:黄土高原;生态适应;叶片形态解剖;抗逆生理;猪毛蒿

Adaptability of foliar morphological, anatomical, and physiological characteristics of the pioneer species *Artemisia scoparia* growing in a hilly-gully Loess Region at different slope sites

DU Huadong^{1,2}, JIAO Juying^{2,*}, KOU Meng², MIAO Fang³

1 College of Geology & Environment, Xi'an University of Science and Technology, Xi'an 710054, China

2 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

3 College of Life Science, Northwest Agriculture & Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: Soil erosion by water is considered to be a dominant erosion process in a hilly-gully Loess Plateau, and leads to land degradation and desertification. Although many researchers have investigated the dynamics of plant community traits and soil properties caused by erosion, the effects of soil property variation on vegetation succession, especially in terms of ecophysiology, on abandoned cultivated land in a hilly-gully Loess Plateau region have received little attention to date. This study investigated *Artemisia scoparia*, which is one of the dominant species in early abandoned field communities in hilly-gully Loess Plateau. We tried to find the environmental acclimation and succession niche changes for this species. The foliar

基金项目:国家自然科学基金项目(41371280, 41030532);陕西省教育厅科学研究基金项目(14JK1481)

收稿日期:2014-08-19; 网络出版日期:2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jyjiao@ms.iswc.ac.cn

morphological, anatomical, and physiological characteristics of *A. scoparia* at three different sites (namely sunny hilly slope, SH; hilltop, HT; shady hilly slope, HH) were investigated. Relationships between foliar plasticity and environmental factors were also examined. The results demonstrate that (1) *A. scoparia* has special morphological and anatomical characteristics, such as needle-shaped leaves, trichomes, a ring palisade, water storage parenchyma specialized from spongy tissue, and a secretory cavity, that enable it to adapt to semi-arid environments. When the ability of vascular tissue to transport water decreased, C_3 plant leaves exhibit characteristics similar to CAM plants. (2) On the SH and HT sites, which are characterized by dry soil, low air humidity, and strong light intensity, *A. scoparia* had a smaller leaf area, thicker palisade, denser trichomes, and tighter intercellular air spaces than of those growing on the HH site. Furthermore, obvious differences among site conditions can be observed. However, the redundancy analysis (RDA) results revealed that vascular tissue traits, main vascular bundles, and area ratio of xylem to phloem, have a weak correlation with environmental factors. (3) *A. scoparia* had a low relative water content (RWC), less chlorophyll, and a high superoxide anion radical content on the SH and HT sites. In contrast, superoxide dismutase (SOD) and ascorbic acid (AsA) increased at these sites to clear the reactive oxygen produced by plants. Soluble protein, which shows the osmotic adjustment ability of a plant, had a weaker relationship with environmental factors. (4) Foliar plasticity had a strong relationship with environmental factors, especially with light intensity, soil moisture, and soil organic matter content. These results implied that *A. scoparia* had strong adaptability to early abandoned sites in a hilly-gully Loess Region that is subject to high light intensities and soil impoverishment without desiccation. (5) Based on the correlations among foliar morphological, anatomical, and physiological characteristics of *A. scoparia*, the studied parameters, except for vascular tissue traits and soluble protein, were found to be closely related to each other, especially epidermal hair density, stomatal index, and intercellular air spaces. All the above results suggest that *A. scoparia* is able to adapt to the microclimate and soil conditions present in early abandoned fields due to its foliar anatomical and physiological characteristics. These properties allow *A. scoparia* to improve its ability to use limited nutrient resources in poor soil environments and to reduce abiotic stresses (including water, light, nutrient, and erosion interference stresses). This means that *A. scoparia* is able to attain and dominate an extremely wide ecological distribution on early abandoned cultivated land in hilly-gully Loess Plateau regions.

Key Words: Loess Plateau; ecological adaptation; leaf morphology and anatomy; stress - resistance physiology; *Artemisia scoparia*

猪毛蒿 (*Artemisia scoparia*) 是菊科蒿属的一年生草本, 是陕北黄土丘陵沟壑区退耕地撂荒后植被自然演替的主要先锋物种^[1], 单个样地覆盖度可达 50% 以上^[2], 同时也可与苦苣菜 (*Ixeris polycephala*)、猪毛菜 (*Salsola collina*)、阿尔泰狗娃花 (*Heteropappus altaicus*) 等构成共优群落, 因此其在退耕初期控制坡面水土流失强度具有重要作用^[3], 同时其生长对土壤性质的改善对演替后期物种定植也有一定意义^[4]。

植物在适应环境的过程中不但叶片内部外部形态特征发生了变化^[5], 而且还表现出一定的植物生理功能的可塑性^[6]。这些可塑性使得植物在新的环境中能调节个体适应能力从而占有一定的生态位, 显示植物的生态适应和竞争能力^[7], 进而影响了植物群落的演替与更新^[8]。黄土丘陵沟壑区严重的土壤侵蚀形成了复杂多变的立地环境, 使得植物生长生态因子(光照、温度、养分等)在空间上存在异质性^[9], 加之土壤侵蚀产生的土壤扰动^[10], 必然会对该地区植物的生长发育和植被演替更新产生影响。

目前学者对猪毛蒿水分胁迫下叶片解剖结构和生理变化^[11]、种内种间竞争及其演替生态位变化^[12]等方面进行了相关研究, 然而在黄土丘陵沟壑区自然立地环境下, 猪毛蒿在各生态因子的综合效应下形态解剖特征与生理指标的可塑性研究报道不多^[13], 同时从植物形态、解剖与生理特征综合研究植物适应环境策略及其生态学意义研究较为薄弱^[14-15]。因此, 本研究选择黄土丘陵沟壑区坡沟自然系统, 分析不同立地环境各生态因子综合作用下猪毛蒿叶片形态、解剖与生理指标的变化特征, 并探索测定指标之间及其与环境生态因子之

间的相互关系,并试图探讨猪毛蒿形态与生理可塑性在其生态位构建过程中的意义,为充实黄土丘陵沟壑区植物对环境的适应机制及土壤侵蚀区植被恢复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

研究区位于陕西省安塞县纸坊沟小流域(图1)。流域面积 8.26 km²,气候区划上属暖温带、半湿润气候向温带、半干旱气候过渡的区域,年日照时间 2415.6 h,年辐射量 552.7 kJ/cm²,年均气温 8.8 °C,干燥度 1.5。年平均降水量为 542.5 mm 且分布极不均匀,7、8、9月平均降雨量占年降雨量的 61.1%,且多为暴雨,加上流域土质疏松的黄绵土,造成该流域严重的水土流失,沟壑密度高达 8.06 km/km²,属典型的黄土丘陵沟壑地貌。

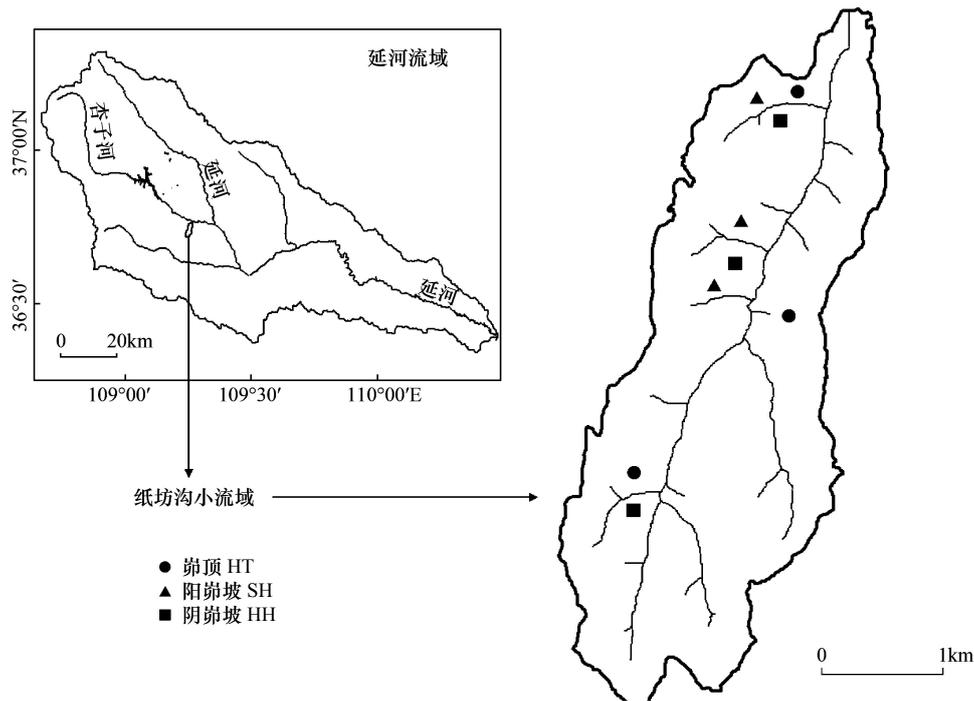


图1 研究区位置图

Fig.1 Location of the experimental study area

1.2 样地选择

坡沟系统作为黄土丘陵沟壑区小流域侵蚀产沙的基本单元,由于长期的侵蚀,其地貌形态、坡度及土壤侵蚀程度存在垂直变化。依据黄土丘陵沟壑区坡沟侵蚀类型和猪毛蒿的分布,在坡沟系统的阳崩坡(sunny hill slope, SH)、崩顶(hilltop, HT)和阴崩坡(shady hill slope, HH)3种不同立地环境进行调查取样,且每种立地环境有3个退耕年限相似的猪毛蒿群落作为样地重复,共9样地(图1)。首先每个样地设置3个2 m×2 m样方进行植被调查,调查样方内出现的物种、数量及其盖度,并剪取猪毛蒿地上生物量在60 °C下24小时烘干称重,猪毛蒿重要值=相对密度+相对频度+相对盖度,群落调查结果见表1。同时测定群落演替初期植物根系主要分布的0—30 cm土层的土壤养分和0—100 cm的土壤水分(垂直分布差异较大因此测量0—100 cm土层土壤水分),用上海嘉定学联仪表厂生产的JD-3型照度计测定猪毛蒿群落中的光照强度,样地环境因子结果见表2。

1.3 研究方法

每个样地内在猪毛蒿群落中选择植物个体作为取样植株,选取样株时尽量选择大小一致的植株,10株重复。在每个植株上选择从顶部第一枝向下第4枝上枝中的叶片,用剪刀剪下,置于两片湿润的滤纸之间,放入

表 1 样地植被概况

Table 1 Vegetation characteristics of sampling plots

样地 Plots	建群种 Constructive species	亚优势种 Subdominant species	物种数/个 Number of species	个体数目/个 Number of plants	盖度/% Average coverage	猪毛蒿地上 生物量/(kg/m ²) Aboveground biomass of <i>A. scoparia</i>	猪毛蒿重要值 Important value of <i>A. scoparia</i>
阳崩坡 SH	猪毛蒿 (<i>A. scoparia</i>)	苦苣菜 (<i>Ixeris polycephala</i>)、猪毛菜 (<i>Salsola collina</i>)、 狗尾草 (<i>Setaria viridis</i>)	15.2±2.98b	179.3±16.7c	22.1±5.45b	0.58±0.11b	0.23±0.04a
崩顶 HT	猪毛蒿 (<i>A. scoparia</i>)	阿尔泰狗娃花 (<i>Heteropappus altaicus</i>)、橐吾 (<i>Leymus secalinus</i>)、二裂萎陵菜 (<i>Potentilla bifurca</i>)	16.3±1.99b	229.8±18.9b	24.2±5.21b	0.42±0.09c	0.19±0.04b
阴崩坡 HH	猪毛蒿 (<i>A. scoparia</i>)	野菊花 (<i>Dendranthema indicum</i>)、达乌里胡枝子 (<i>Lespedeza davurica</i>)、长芒草 (<i>Stipa bungeana</i>)	26.7±5.98a	354.7±34.2a	56.9±4.49a	0.87±0.13a	0.13±0.02c

数据以平均值(标准偏差)表示;不同字母表示不同样地间差异显著(0.05 水平),相同的字母表示差异性不显著(0.05 水平)。SH:sunny hill slope, 阳崩坡;HT:hilltop, 崩顶;HH:shady hill slope, 阴崩坡

表 2 样地环境因子概况

Table 2 Environmental factors of sampling plots

样地 Plots	坡度 Slope	海拔 Altitude/m	光照强度 Light intensity/lx	土壤水分 Soil moisture/%	土壤养分 Soil nutrients(0—30cm)				
					有机质 Organic matter/ (g/kg)	全氮 Total N/ (g/kg)	有效氮 Available N/ (mg/kg)	速效磷 Available P/ (mg/kg)	有效钾 Available K/ (mg/kg)
阳崩坡 SH	22.5°	1221	16.36a	9.28c	4.71±0.98c	0.24±0.09c	18.93±2.34b	0.52±0.15b	79.30±12.11b
崩顶 HT	10°	1286	12.64b	14.37b	10.69±2.31a	0.78±0.07a	42.18±5.69a	2.22±0.33a	114.40±19.35a
阴崩坡 HH	20.7°	1163	8.67c	24.10a	14.53±3.58b	0.89±0.05b	50.65±7.32a	0.24±0.22a	128.71±17.21a

塑料袋内后封口,然后储藏于黑暗的容器内(有冰袋,内部温度 $<4\text{ }^{\circ}\text{C}$)。回到室内,与已知面积的参照物同时照相,之后用 Image pro-plus 软件分析照片得出叶面积。最后将叶片放入 $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱内烘干 48 h 后取出称重,计算用式(1)计算猪毛蒿比叶面积。

叶片解剖在每株植物上叶片采样时选取原则同叶片形态采样,样片采下后迅速放入 FAA 固定液中。实验室采用常规石蜡切片方法,切片在 Axio Scope A1 数码显微图像系统照相,后在 Image pro-plus 软件支持下分析,测量 6 种植物叶片角质层厚度、表皮细胞大小、叶片厚度、栅栏组织厚度、贮水组织厚度、木质部面积、韧皮部面积等,每个指标随机选取 50 个进行测量,依据式(2、3、4、5)分别计算气孔指数^[16]、气孔可塑性^[17]、木质部韧皮部面积比、细胞间隙率^[5]。

$$\text{比叶面积} \quad \text{SLA} = \frac{\text{LA}}{\text{LM}} \quad (1)$$

$$\text{气孔指数} \quad \text{SI} = \frac{\text{STD}}{\text{STD} + \text{CD}} \quad (2)$$

$$\text{气孔可塑性} \quad \text{STP} = \frac{\text{SW}_{\max} - \text{SW}_{\min}}{\text{SW}_{\max}} \quad (3)$$

$$\text{木质部韧皮部面积比} \quad \text{X/P} = \frac{\text{XA}}{\text{PA}} \quad (4)$$

$$\text{细胞间隙率} \quad f_{ias} = 1 - \frac{A_m}{I \times W} \quad (5)$$

式中,SLA:specific leaf area,比叶面积(m^2/kg);LA:leaf area,叶面积(m^2);LM:leaf dry mass,干叶片质量(kg);SI:stomatal index,气孔指数(%);STP:stomatal plasticity,气孔器可塑性(%);STD:stomatal density,气孔密度($\text{ind}/\mu\text{m}^2$);CD:epidermal cell density,表皮细胞密度($\text{ind}/\mu\text{m}^2$); SW_{\max} :maximum opened stomatal width,气孔完全张开宽度(μm); SW_{\min} :close stomatal width,气孔闭合时宽度(μm);X/P:area ratio of xylem to phloem,木质部韧皮部面积比(%);XA:xylem area,木质部面积(μm^2);PA:phloem area,韧皮部面积(μm^2); f_{ias} :intercellular air space,细胞间隙率(%); A_m :cross-sectional area of the mesophyll cells,叶肉组织横切面面积(μm^2);I:mesophyll thickness,叶肉组织厚(μm);W:width of the measured section,测量横切面宽(μm)。

植物生理特性研究采样原则与形态解剖结构采样相同。叶片相对含水量采样后放入塑料袋内后封口,然后储藏于黑暗的容器内(有冰袋,内部温度 $<4\text{ }^{\circ}\text{C}$),带回实验室后迅速测定,其他生理指标采样后用锡纸包好装于纱布袋中放入液氮罐,回到室内保存于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱中待测。叶片相对含水量(RWC)采用称重法^[18];可溶性蛋白(SP)采用考马斯亮蓝 G-250 染色法^[18];超氧阴离子自由基(O_2^-)采用对苯磺酸-偶氮- α -萘胺显色法测定^[19];超氧化物歧化酶(SOD)活性用氮蓝四唑光还原法测定^[18];抗坏血酸(AsA)采用钼蓝比色法测定^[18];叶绿素含量测定采用丙酮乙醇混合液法^[20]。

1.4 数据处理

论文所有数据采用 SPSS16.0 软件对数据进行统计检验,结果用平均值 \pm 标准偏差(SD)表示,用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组间的差异,差异显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$;用 CANOCO4.5 软件基于线性的冗余分析(RDA)分析猪毛蒿叶片形态、解剖和生理特征与环境因子的关系,相关显著性用 Monte Carlo 法进行检验,同时为使猪毛蒿叶片测量参数和环境因子的数据获得正态分布,对所分析数据均进行 $\lg(x+1)$ 转换;用皮尔逊相关分析方法(Pearson Correlation Coefficient)分析叶片形态解剖特征与生理指标之间的相互关系。

2 结果与分析

2.1 不同立地环境下猪毛蒿叶片形态解剖特征

图 2、3 分别显示猪毛蒿叶片表皮及解剖特征(不同立地条件下猪毛蒿叶片表皮及解剖特征仅为测量统计

上差异,并无特殊结构发育,因此文中仅选取了其阴岭坡表皮及解剖图片作为示例),可以看出猪毛蒿叶表皮具表皮毛;表皮细胞形状不规则,垂周壁为波状弯曲,相互嵌合;气孔复合体只有保卫细胞而无副卫细胞,普通表皮细胞不规则的围绕在气孔器周围,表皮细胞横切面紧密排列;叶肉为环栅型,具有2—3层栅栏组织;海绵组织特化为贮水组织;叶肉细胞具裂生分泌腔;维管束外韧维管束但表现出一定的退化特征。

由图4不同立地环境下猪毛蒿叶片形态与解剖变化统计可知,猪毛蒿叶面积、比叶面积、气孔指数、表皮细胞大小、细胞间隙率、贮水组织厚、主维管束面积都呈现阴岭坡>岭顶>阳岭坡的趋势,并表现出显著性差异($P<0.05$);而表皮毛密度、表皮角质层厚度、栅栏组织厚则表现出相反的趋势,但阳岭坡和岭顶差异不显著($P>0.05$);气孔可塑性、主维管束面积和木质部韧皮部面积比在三种立地环境下差异不显著($P>0.05$)。猪毛蒿叶片形态解剖测量的12个指标中,不同立地环境下变化量较大的前五个指标依次是细胞间隙、表皮毛密度、叶面积、气孔指数和表皮角质层厚,其中细胞间隙、叶面积和气孔指数在阴岭坡较阳岭坡分别增加了3.82、2.50和2.48倍,分别达到8.5%、3.82 cm²和26.52 m²/kg;而表皮毛密度和表皮角质层厚在阳岭坡较阴岭坡增加了3.06和2.00倍,分别达到211.66根/mm²和2.36 μm。

2.2 不同立地环境下猪毛蒿生理特征

由图5不同立地环境下猪毛蒿叶片生理指标变化特征可知,相对含水量和叶绿素含量在阴岭坡>岭顶、阴沟坡,并表现出显著性差异($P<0.05$);而相对可溶性蛋白含量、超氧阴离子自由基、超氧化物歧化酶和抗坏血酸则表现出相反的趋势;所测猪毛蒿生理指标中,除可溶性蛋白和超氧化物歧化酶外,其他生理指标在阳岭坡和岭顶差异不显著($P>0.05$)。

由图5统计结果可知,猪毛蒿叶片相对含水量由阳岭坡和岭顶的平均82.8%增加至阴岭坡的93.0%;猪毛蒿体内渗透调节物质可溶性蛋白含量由阳岭坡和岭顶的平均31.33 mg/g降低至阴岭坡的28.46 mg/g,虽然表现出差异显著性,但其在立地环境的变化较其他测定生理指标小;表示植物细胞受伤害程度的超氧阴离子自由基在阳岭坡和岭顶平均达到17.15 μg/g,其在阴岭坡下降了3.2倍,迅速减小至5.35 μg/g;猪毛蒿体内抗逆酶SOD活性在阳岭坡最大为314.03 U·g⁻¹·h⁻¹,较岭顶和阴沟坡分别提高了24.4%和59.9%;非酶抗氧化物质抗坏血酸在由阳岭坡和岭顶的平均267.30 mg·100g⁻¹减小至阴岭坡的182.40 mg/100g;在阳岭坡和岭顶,猪毛蒿叶内叶绿素含量迅速由阴岭坡的6.09 mg/g减少了52.8%,下降至3.22 mg/g。

2.3 猪毛蒿叶片形态解剖和生理指标与环境因子关系的RDA分析

猪毛蒿叶片形态、解剖和生理特征与环境因子的RDA分析结果见图6。分析结果表明,猪毛蒿叶片形态解剖指标(A)轴I和轴II的特征值分别为0.54、0.031,生理特征(B)分别为0.669和0.018;前两轴累计解释

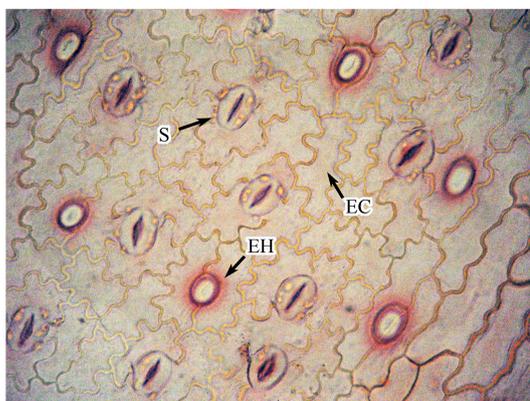


图2 猪毛蒿叶片表皮特征

Fig.2 Characteristics of leaf epidermis of *A. scoparia*

EC: 表皮细胞 epidermal cell; EH: 表皮毛着生位点 site of epidermal hair; S: 气孔器 stomatal apparatus; EC: 表皮细胞 epidermal cell; EH: 表皮毛着生位点 site of epidermal hair; PT: 栅栏组织 palisade tissue; S: 气孔器 stomatal apparatus; SEC: 分泌腔 secretory cavity; VB: 维管束 vascular bundle; WSP: 贮水组织 water storage parenchyma

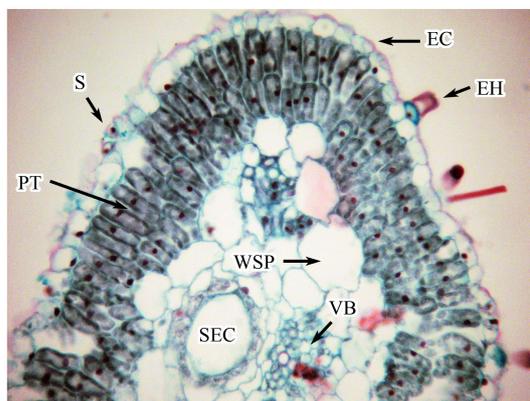


图3 猪毛蒿叶片解剖特征

Fig.3 Characteristics of leaf anatomy of *A. scoparia*

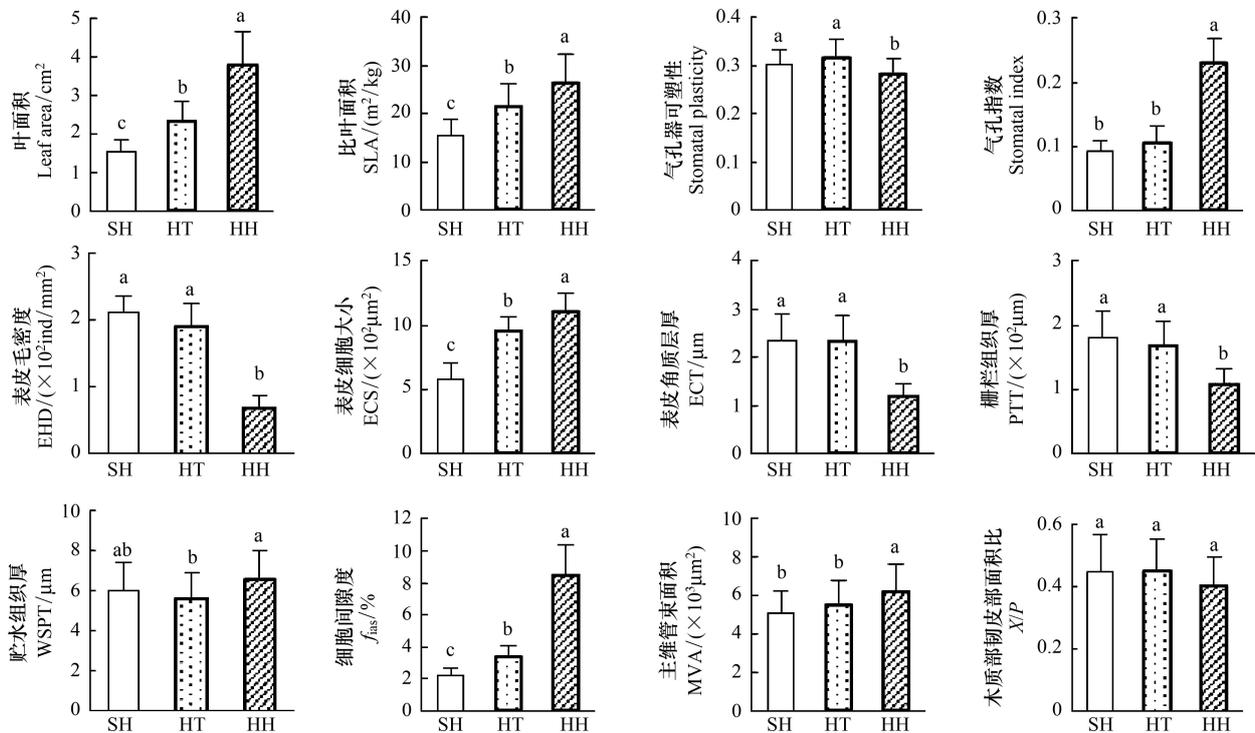


图4 不同立地环境下猪毛蒿叶片形态与解剖变化特征

Fig.4 Morphological and anatomical characteristics of *A. scoparia* at different sites

SH: 阳坡坡 sunny hill slope; HT: 岭顶 hilltop; HH: 阴坡坡 shady hill slope; EHD: 表皮毛密度 epidermal hair density; ECS: 表皮细胞大小 epidermal cells size; ECT: 表皮角质层厚度 epidermal cuticular thickness; PTT: 栅栏组织厚 palisade thickness; WSPT: 贮水组织厚 water storage parenchyma thickness; MVA: 主维管束面积 main vascular bundles

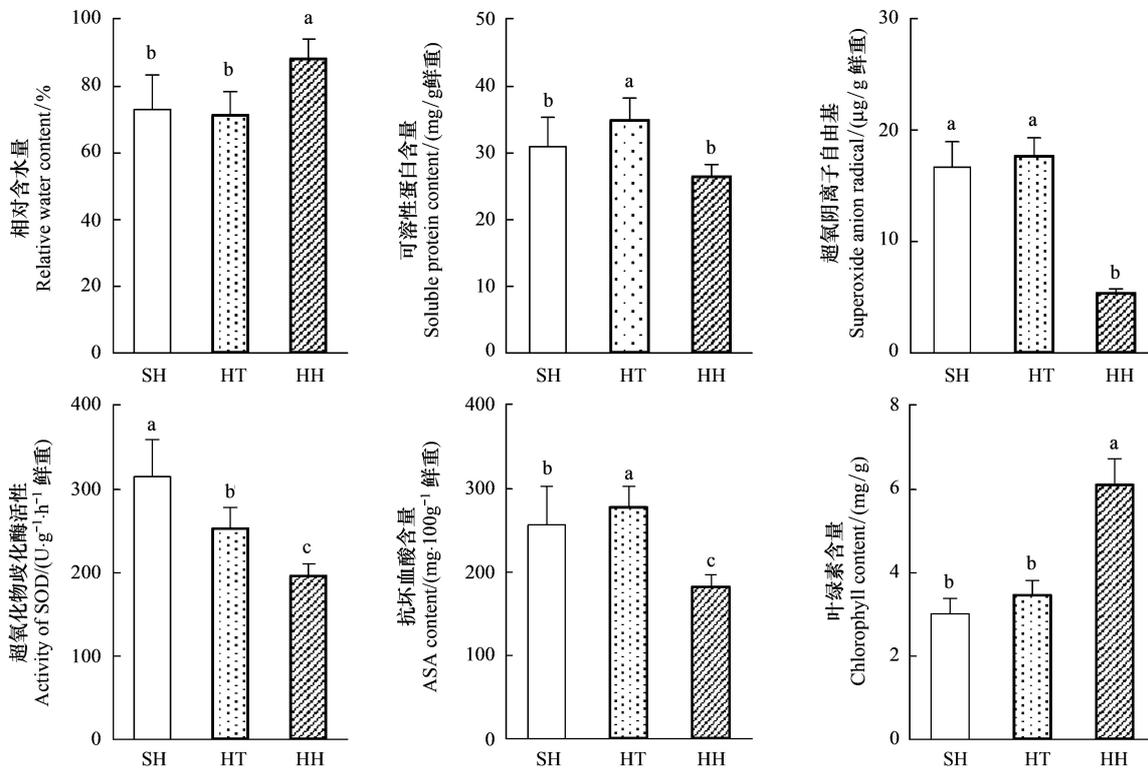


图5 不同立地环境下猪毛蒿叶片生理指标变化特征

Fig.5 Physiological characteristics of *A. scoparia* at different sites

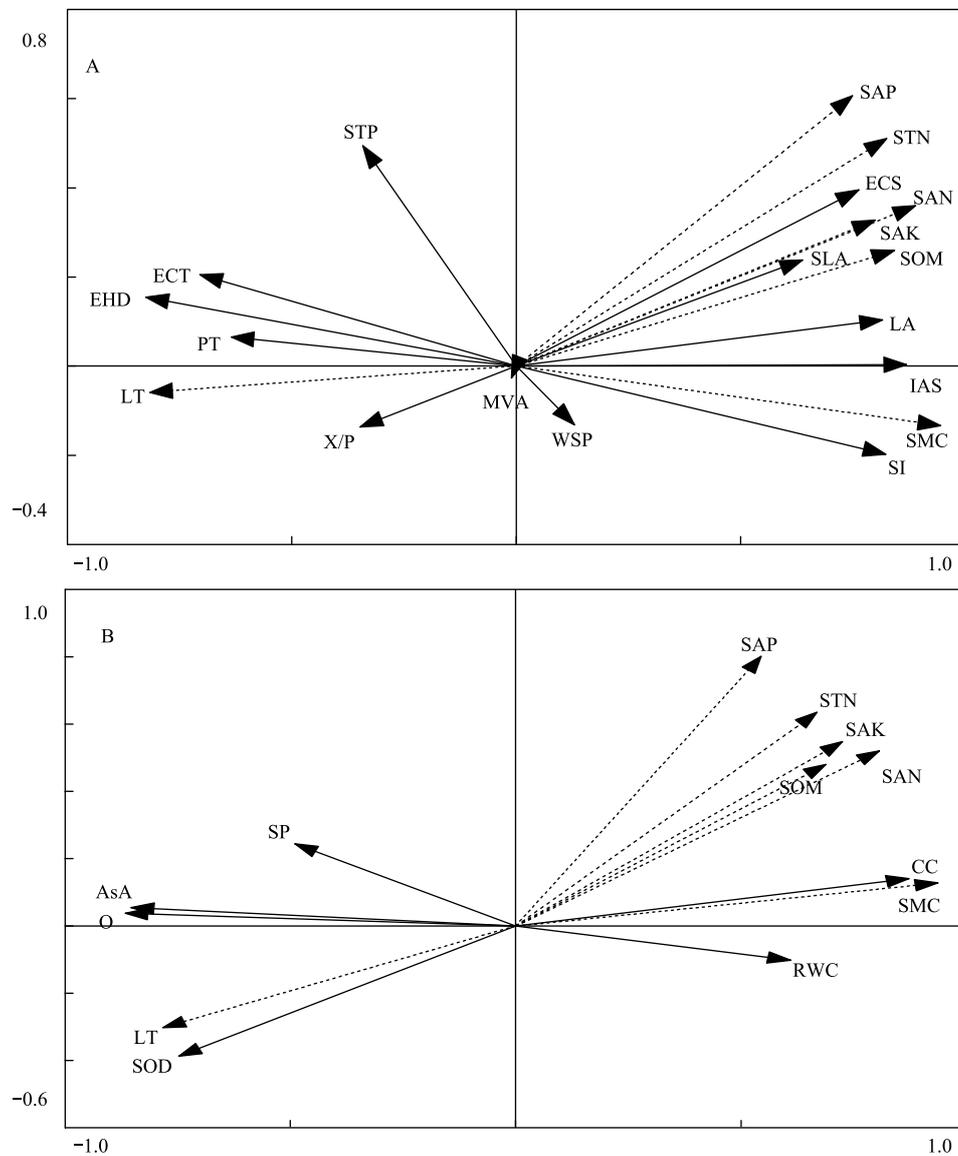


图 6 猪毛蒿叶片形态解剖指标 (A) 和生理特征 (B) 与立地环境因子相关性

Fig.6 The correlation between foliar morphological, anatomical index (A), physiological characteristics (B) and environmental factors of *A. scoparia*

实线表示猪毛蒿相关测量指标, 虚线表示环境因子; LT: 光照强度 light intensity; SMC: 土壤水分 soil moisture content; SOM: 土壤有机质 soil organic matter; STN: 土壤全氮 soil total N; SAN: 土壤有效氮 soil available N; SAP: 土壤有效磷 soil available P; SAK: 土壤有效钾 soil available K; RWC: 相对含水量 relative water content; SP: 可溶性蛋白 soluble protein; O: 超氧阴离子自由基 superoxide anion radical; SOD: 超氧化物歧化酶 superoxide dismutase; AsA: 抗坏血酸 ascorbic acid; CC: 叶绿素含量 chlorophyll content

了形态解剖指标 58.5%、生理特征 85.3% 的参数变化信息和形态解剖指标 98.7%、生理特征 99.4% 的指标—环境关系信息; 猪毛蒿叶片形态解剖指标和生理特征 Monte Carlo 置换检验所有排序轴均达到显著水平 ($P < 0.05$), 说明排序结果可较好地反映了物种与环境之间的关系。RDA 分析结果显示, 除光照强度与叶片形态指标负相关外, 其他所测定环境因子都与叶片形态指标呈正相关; 从猪毛蒿叶片表皮指标讲, 除气孔可塑性与所测定环境因子相关性较小外, 气孔指数、表皮毛密度和表皮细胞大小与环境因子都呈显著性相关, 且与除光照强度外的其他环境因子呈负相关; 猪毛蒿叶片解剖特征中表皮角质层厚、栅栏组织和细胞间隙率与环境因子显著相关, 且与除光照强度外的其他环境因子呈正相关, 而贮水组织厚、主维管束大小和木质部韧皮部面积比与环境相关性较小, 在叶片解剖参数中, 细胞间隙率与环境因子相关性最大。在所测定的生理指标中, 猪毛

蒿可溶性蛋白含量与环境因子相关性较小;叶片相对含水量与土壤含水量相关性最大,而与土壤有效磷、有效钾相关性较小; O_2^- 、SOD 和 AsA 与环境因子相关性较大,且与除光照强度外的其他环境因子呈负相关,而叶绿素含量与其表现出相反趋势。

2.4 猪毛蒿叶片形态解剖和生理指标的相互关系分析

由表 3 可以看出,猪毛蒿叶片形态指标叶面积、比叶面积与植物生理指标显著性相关($P<0.05$) (除可溶

表 3 猪毛蒿叶片形态解剖特征及生理指标相关性

Table 3 The correlation among foliar morphological, anatomical and physiological characteristics of *Artemisia scoparia*

R	LA	SLA	STP	SI	EHD	ECS	ECT	PTT	WSPT
LA	1	0.5 *	-0.36	0.71 **	-0.75 **	0.69 **	-0.61 **	-0.54 **	0.09
SLA		1	-0.22	0.54 *	-0.60 **	0.64 **	-0.44 *	-0.48 *	0.13
STP			1	-0.49 *	0.49 *	-0.10	0.50 *	0.42 *	-0.33
SI				1	-0.84 **	0.61 **	-0.69 **	-0.59 **	0.23
EHD					1	-0.64 **	0.73 **	0.65 **	-0.19
ECS						1	-0.49 *	-0.49 *	0.08
ECT							1	0.56 **	-0.13
PTT								1	-0.21
WSPT									1
IAS									
MVA									
X/P									
RWC									
SP									
O									
SOD									
AsA									
CC									
R	IAS	MVA	X/P	RWC	SP	O	SOD	AsA	CC
LA	0.764 **	0.19	-0.31	0.55 *	-0.37	-0.72 **	-0.69 **	-0.69 **	0.78 **
SLA	0.59 **	0.23	-0.25	0.43 *	-0.24	-0.54 *	-0.56 *	-0.52 *	0.55 *
STP	-0.41 **	0.02	0.09	-0.48 *	0.46 *	0.59 *	0.25	0.59 *	-0.53 *
SI	0.84 **	0.34	-0.29	0.61 **	-0.52 *	-0.84 **	-0.69 **	-0.83 **	0.86 **
EHD	-0.86 **	-0.27	0.27	-0.59 *	0.54 *	0.86 **	0.76 **	0.85 **	-0.87 **
ECS	0.64 **	0.27	-0.36	0.44 *	-0.12	-0.49 *	-0.66 **	-0.47 *	0.62 **
ECT	-0.69 **	-0.21	0.23	-0.58 *	0.45 *	0.72 **	0.50 *	0.71 **	-0.75 **
PTT	-0.63 **	-0.19	0.19	-0.48 *	0.44 *	0.69 **	0.61 **	0.69 **	-0.69 **
WSPT	0.19 *	0.10	-0.10	0.09	-0.13	-0.17	-0.13	-0.17	0.19
IAS	1	0.33	-0.34	0.59 *	-0.52 *	-0.84 **	-0.72 **	-0.83 **	0.85 **
MVA		1	-0.08	0.24	-0.08	-0.24	-0.22 *	-0.23	0.31
X/P			1	-0.16	0.19	0.33	0.36	0.32	-0.23
RWC				1	0.04	-0.47 *	-0.11	-0.44 *	0.64 **
SP					1	0.83 **	0.67 **	0.85 **	-0.55 *
O						1	0.81 **	0.99 **	-0.89 **
SOD							1	0.81 **	-0.73 **
AsA								1	-0.87 **
CC									1

** 表示极显著水平 $P<0.01$; * 表示显著水平 $P<0.05$; LA: 叶面积 leaf area; SLA: 比叶面积 specific leaf area; STP: 气孔器可塑性 stomatal plasticity; SI: 气孔指数 stomatal index; STD: 气孔密度 stomatal density; EHD: 表皮毛密度 epidermal hair density; ECS: 表皮细胞大小 epidermal cells size; ECT: 表皮角质层厚度 epidermal cuticular thickness; PTT: 栅栏组织厚 palisade thickness; WSPT: 贮水组织厚 water storage parenchyma thickness; IAS: 细胞间隙率 intercellular air space; MVA: 主维管束面积 main vascular bundles; X/P: 木质部韧皮部面积比 area ratio of xylem to phloem; RWC: 相对含水量 relative water content; SP: 可溶性蛋白 soluble protein; O: 超氧阴离子自由基 superoxide anion radical; SOD: 超氧化物歧化酶 superoxide dismutase; AsA: 抗坏血酸 ascorbic acid; CC: 叶绿素含量 chlorophyll content

性蛋白外),且其与叶片相对含水量和叶绿素含量正相关,与 O_2^- 、SOD、AsA 呈负相关;叶片表皮指标中除气孔可塑性与 SOD 未表现出显著性外,其他表皮指标与生理指标间相关性都达到显著水平 ($P < 0.05$),其中气孔指数、表皮细胞大小与生理指标中可溶性蛋白、 O_2^- 、SOD、AsA 呈负相关,与相对含水量和叶绿素含量正向关;叶片解剖特征中角质层厚、栅栏组织与细胞间隙与生理指标呈显著性相关 ($P < 0.05$),且前两个解剖指标与相对含水量和叶绿素含量负相关、而与其他生理指标正相关,细胞间隙则呈相反趋势,其他解剖指标(贮水组织、维管组织面积和木质部韧皮部面积比)与生理指标相关性较小;所测定生理指标之间的相关性中,叶片含水量、叶绿素含量与其他测定指标间呈显著负相关 ($P < 0.01$),其余测定指标之间均呈正相关。

3 讨论

3.1 猪毛蒿叶片形态解剖特征对立地环境的响应

陕北黄土丘陵沟壑区土地撂荒后,其生态系统的明显特征是土壤贫瘠,生物多样性降低,小气候的各项指标变幅大^[21],加之地区严重的土壤侵蚀产生的土壤扰动也直接干扰着植物的发育。黄土高原先锋物种猪毛蒿进化出了适应该环境的叶片特征,如叶片针形化、具表皮毛、环栅型叶肉、贮水组织发达、维管束退化、具有裂生分泌腔等,猪毛蒿叶片的这些形态和解剖特征都使得猪毛蒿对撂荒后土壤贫瘠但含水量相对较大^[22]、强光照的立地环境下具有较高的适应特征。不同立地环境下,在土壤、空气湿度相对干燥和强光生境的阳岭坡与岭顶,猪毛蒿具有较小的叶面积及比叶面积、排列紧密栅栏组织、发达的贮水组织和致密的表皮毛,以利于其减小光照伤害、维持水平衡和提高植物光合效率,这与前人研究不同环境下植物叶片形态结构变化趋势相似^[23-24]。但黄土高原猪毛蒿在其适应环境过程中也有独特的特征,如猪毛蒿有较小的 SLA 值,同 Garnier^[25]研究 1 年生植物 SLA 显著大于多年生植物的结果相反,推测可能原因是猪毛蒿叶片特化为针形,其单个叶片面积减小而引起 SLA 值减小,而这种变化使得叶片对贫瘠的土壤环境中有限资源的利用能力提高^[26],有效确保了猪毛蒿在群落演替初期具有宽生态位^[27]。阳岭坡和岭顶环境下猪毛蒿气孔指数较小且气孔器可塑性在 3 种立地环境下差异不明显,与前人研究胁迫环境下植物气孔指数增大的结果相反^[28],推测原因是由于猪毛蒿叶片维管组织退化,叶片肉质化使得贮水组织发达,气孔调节水分平衡的作用相应降低,同时发达的贮水组织可有效耐受演替初期较强的土壤侵蚀对其根系的扰动破坏而造成植物的植物水分吸收困难问题。

3.2 猪毛蒿叶片生理特征对立地环境的响应

植物在长期的进化中为了适应环境,不仅在植物形态结构表型上表现出可塑性,同时调节着自身体内生理平衡^[29]。阳岭坡坡度大、光线强,加之该立地环境下土壤侵蚀造成的水分养分流失,植物生长受到的干扰强度较大,使得该环境下猪毛蒿细胞内积累 O_2^- 量增加、叶片含水量和叶绿素含量减小,但猪毛蒿在该立地环境下体内抗逆物质 SOD 和 AsA 的活性增加以清除植物体内产生的过量活性氧,以减小胁迫环境的伤害,而在生境较好的阴岭坡猪毛蒿上述生理指标呈相反趋势,这与其他学者研究胁迫生境下植物生理生态反应结果类似^[30]。岭顶虽然土壤养分、水分含量相对较大,但空气流动速度快光照较强,猪毛蒿在岭顶生理指标变化与阳岭坡相似。以上生理指标的变化使得猪毛蒿在阳岭坡和岭顶生长速率下降,地上生物量降低(表 1),但这种生长速率的下降有利于其相对抗逆性的增强^[31]。不同立地环境下猪毛蒿叶片平均含水量达到 90% 左右,与肉质植物叶片含水量相当^[32],结合猪毛蒿叶片解剖特征得出其叶片高度肉质化,一般肉质化植物在水分充足时具有较高的叶绿素含量,可维持较高的光合速率^[33],因此确保了猪毛蒿撂荒初期其在植物群落中的优势度。RDA 分析结果表明叶片肉质化的猪毛蒿对立地光照和土壤水分最为敏感(图 6),在低土壤水分、高光照环境的阳岭坡和岭顶,其 O_2^- 增加约 2 倍、叶绿素水平下降了近一倍,由此看出猪毛蒿适合黄土高原光照胁迫较弱的阴坡和撂荒地早期土壤未出现干层的土壤环境。

3.3 猪毛蒿叶片形态解剖、生理指标与环境因子的相互关系

猪毛蒿叶片形态与生理指标相关性表明,能增加猪毛蒿抗逆性的形态解剖指标,如小的叶面积、致密的表

皮毛、厚的角质层与栅栏组织、小的细胞间隙,与抗逆生理指标低叶片相对含水量、高 SOD 与 AsA 含量呈显著的正相关性。说明猪毛蒿在适应环境的过程中不但通过表型可塑性调节减小个体伤害、提高水分利用效率,同时通过生理可塑性减小组织代谢活动、增加抗逆物质积累来提高自身抗逆性,其形态解剖与生理可塑性相互影响、共同调节来适应立地环境。

猪毛蒿叶片肉质化 C_3 植物出现类似 CAM 植物的特性,其维管组织输送水分的功能大部分为其贮水组织替代^[34],因此 RDA 分析显示出猪毛蒿体内运送水分的维管组织特征、调节水分平衡的气孔特性和渗透调节物质可溶性蛋白都与立地环境相关性较小。除水分因子外,猪毛蒿叶片形态、解剖和生理的可塑性对立地有机质含量和光照强度也较为敏感,如阳岭坡其 SLA 可迅速减小以提高该立地土壤环境中有限资源的利用效率;光照较强时体内抗逆物质 SOD 和 AsA 的活性增加降低光照胁迫。以上叶片形态和生理的可塑性使猪毛蒿对撂荒初期光照强度大、土壤贫瘠但土层干化现象尚未出现^[4,22]的立地环境有很好的适应性,加之其 r-生活史策略可使其种群在撂荒后裸地快速拓展^[35],使其成为黄土高原植被自然演替过程中的先锋物种。

参考文献 (References):

- [1] 杜峰, 山仑, 陈小燕, 梁宗锁. 陕北黄土丘陵区撂荒演替研究-撂荒演替序列. 草地学报, 2005, 13(4): 328-333.
- [2] 焦菊英, 张振国, 贾燕锋, 王宁, 白文娟. 陕北丘陵沟壑区撂荒地自然恢复植被的组成结构与数量分类. 生态学报, 2008, 28(7): 2981-2997.
- [3] 邹厚远, 焦菊英. 黄土丘陵区生态修复地不同抗侵蚀植物的消长变化过程. 水土保持通报, 2009, 29(4): 235-240.
- [4] 郝文芳, 梁宗锁, 陈存根, 唐龙. 黄土丘陵沟壑区弃耕地群落演替与土壤性质演变研究. 中国农学通报, 2005, 21(8): 226-231.
- [5] Catoni R, Gratani L, Varone L. Physiological, morphological and anatomical trait variations between winter and summer leaves of *Cistus* species. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2012, 207(6): 442-449.
- [6] Pintó-Marijuan M, Munné-Bosch S. Ecophysiology of invasive plants: osmotic adjustment and antioxidants. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(12): 660-669.
- [7] Nicotra A B, Atkin O K, Bonser S P, Davidson A M, Finnegan E J, Mathesius U, Poot P, Purugganan M D, Richards C L, Valladares F, van Kleunen M. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(12): 684-692.
- [8] Miner B G, Sultan S E, Morgan S G, Padilla D K, Relyea R A. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, 20(12): 685-692.
- [9] Bochet E, García-Fayos P, Poesen J. Topographic thresholds for plant colonization on semi-arid eroded slopes. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2009, 34(13): 1758-1771.
- [10] 焦菊英, 王宁, 杜华栋, 王东丽. 土壤侵蚀对植被发育演替的干扰与植物的抗侵蚀特性研究进展. 草业学报, 2012, 21(5): 311-318.
- [11] 王勇, 梁宗锁, 龚春梅, 韩蕊莲, 于靖. 干旱胁迫对黄土高原 4 种蒿属植物叶形态解剖学特征的影响. 生态学报, 2014, 34(16): 4535-4548.
- [12] 杜峰, 梁宗锁, 山仑, 陈小燕. 黄土丘陵区不同立地条件下猪毛蒿种内、种间竞争. 植物生态学报, 2006, 30(4): 601-609.
- [13] 胡澍, 焦菊英, 杜华栋, 苗芳. 黄土丘陵沟壑区不同立地环境下植物的抗氧化特性. 草业学报, 2014, 23(5): 1-12.
- [14] Nardini A, Peda G, La Rocca N. Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences. *New Phytologist*, 2012, 196(3): 788-798.
- [15] Yang S J, Sun M, Zhang Y J, Cochard H, Cao K F. Strong leaf morphological, anatomical, and physiological responses of a subtropical woody bamboo (*Sinarundinaria nitida*) to contrasting light environments. *Plant Ecology*, 2014, 215(1): 97-109.
- [16] Royer D L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO_2 concentration. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2001, 114(1/2): 1-28.
- [17] Valladares F, Wright S J, Lasso E, Kitajima K, Pearcy R W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, 2000, 81(7): 1925-1936.
- [18] 高俊凤. 植物生理学实验技术. 西安: 世界图书出版公司, 2000.
- [19] 孙群, 胡景江. 植物生理学研究技术. 杨凌: 西北农林科技大学出版社, 2006.
- [20] 张宪政. 植物叶绿素含量测定—丙酮乙醇混合液法. 辽宁农业科学, 1986, (3): 26-28.
- [21] 张成娥, 陈小利. 黄土丘陵区不同撂荒年限自然恢复的退化草地土壤养分及酶活性特征. 草地学报, 1997, 5(3): 195-200.
- [22] 杜峰, 山仑, 梁宗锁, 谭勇. 陕北黄土丘陵区撂荒演替过程中的土壤水分效应. 自然资源学报, 2005, 20(5): 669-678.

- [23] Ahmad P, Prasad M N V. *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity and Sustainability*. New York: Springer, 2012: 21-39.
- [24] 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应. *植物学通报*, 2005, 22(增刊): 118-127.
- [25] Garnier E. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology*, 1992, 80(4): 665-675.
- [26] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [27] 王宁, 贾燕锋, 李靖, 焦菊英. 黄土丘陵沟壑区退耕地自然恢复植被主要物种生态位特征. *水土保持通报*, 2007, 27(6): 34-40.
- [28] 杨惠敏, 王根轩. 干旱和 CO₂ 浓度升高对干旱区春小麦气孔密度及分布的影响. *植物生态学报*, 2001, 25(3): 312-316.
- [29] Martínez J P, Kinet J M, Bajji M, Lutts S. NaCl alleviates polyethylene glycol-induced water stress in the halophyte species *Atriplex halimus* L.. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(419): 2421-2431.
- [30] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405-410.
- [31] 武维华. *植物生理学*. 北京: 科学出版社, 2003.
- [32] 付晓玥. 阿拉善荒漠植物叶片性状研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2012.
- [33] Gibson A C. *Structure-Function Relations of Warm Desert Plants*. Berlin: Springer, 1996.
- [34] Fondom N Y, Castro-Nava, S, Huerta A J. Seasonal variation in photosynthesis and diel carbon balance under natural conditions in two *Peperomia* species that differ with respect to leaf anatomy. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 2009, 136(1): 57-69.
- [35] 杜华栋. 黄土丘陵沟壑区优势植物对不同侵蚀环境的适应研究—从群落、个体、组织到生理[D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.