

DOI: 10.5846/stxb202109152590

李林鑫,陶长铸,林景泉,李明,马祥庆,吴鹏飞.不同杉木无性系叶片解剖结构对大气增温的响应.生态学报,2022,42(20):8385-8397.

Li L X, Tao C Z, Lin J Q, Li M, Ma X Q, Wu P F. Response of needle anatomical structure of different Chinese fir clones to atmospheric warming. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(20): 8385-8397.

不同杉木无性系叶片解剖结构对大气增温的响应

李林鑫¹, 陶长铸¹, 林景泉², 李明¹, 马祥庆¹, 吴鹏飞^{1,*}

¹ 福建农林大学林学院, 国家林业和草原局杉木工程技术研究中心, 福州 350002

² 福建省上杭白砂国有林场, 上杭 364205

摘要:以 10 个不同杉木无性系幼林叶片为研究对象,在对研究地气候因子进行分析基础上,采用微波石蜡快速切片法制作叶片解剖结构,通过观测比较叶片 8 项解剖结构指标的差异规律,研究不同杉木无性系叶片解剖结构在大气增温背景下的响应特征。结果表明:(1)研究地 2020 年度夏季气温呈先上升后下降的趋势,降水量变化与之相反,呈现出明显的高温干旱现象。(2)不同杉木无性系叶片解剖结构相似,叶肉组织分化为栅栏组织和海绵组织,为典型异面叶;解剖结构指标除下表皮厚度外,其余指标在无性系间呈现出不同程度的改变,表现出对大气增温响应的形态可塑性差异。(3)相关性分析结果表明,叶片解剖结构指标之间存在一定自相关关系;气候因子中,月平均气温与栅栏组织呈极显著正相关关系($P<0.01$),月均降水量与栅栏组织、海绵组织、栅海比均呈极显著正相关关系($P<0.01$)。(4)根据主成分分析结果,筛选出海绵组织、栅栏组织、叶片厚度、表皮组织和角质层为表征杉木叶片解剖结构的典型指标,反映出在大气增温背景下杉木叶片解剖结构变化特征以抵抗强烈光照和减少水分散发的特性。(5)不同杉木无性系叶片可塑性指数均值排序结果为 $W2>P11>S4>P32>P41>P17>P18>S22>S23>洋061$,表明不同杉木无性系对大气增温的生态适应性与之相对应。综上所述,不同杉木无性系对环境的适应能力存在差异,叶片具有较强的形态可塑性变化,当气温改变时,杉木可通过叶片解剖结构调整以应对不断增加的大气温度带来的高温干旱复合逆境胁迫,未来应充分重视气候变化对杉木人工林生长发育的影响。

关键词:杉木;气候变化;针叶解剖结构;可塑性响应;变异系数

Response of needle anatomical structure of different Chinese fir clones to atmospheric warming

LI Linxin¹, TAO Changzhu¹, LIN Jingquan², LI Ming¹, MA Xiangqing¹, WU Pengfei^{1,*}

¹ Chinese Fir Engineering Technology Research Center of State Forestry Administration, College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

² Fujian Shanghang Baisha Forestry Farm, Shanghang 364205, China

Abstract: Taking the needles of ten different Chinese fir clones in the young plantations as the object, the needle anatomical structures were made by microwave paraffin rapid section method, based on the analysis of climatic factors in the study area. By observing and measuring eight anatomical structure indexes of the needle samples, including upper epidermis cuticular thickness, upper epidermis thickness, lower epidermis cuticular thickness, lower epidermis thickness, palisade tissue thickness, spongy tissue thickness, leaf thickness, and vascular bundle thickness, the response characteristics of needle anatomical structure of different Chinese fir clones under the background of atmospheric warming were studied. The results show that: (1) the summer temperature of the study area increased firstly and then decreased in 2020. On the contrary, the

基金项目:国家自然科学基金项目(31971674,31870614);福建省自然科学基金重点项目(2020J02029);福州市科学技术局科技计划项目(2021-P-035)

收稿日期:2021-09-15; 网络出版日期:2022-06-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ffwupengfei@126.com

change of precipitation showed obviously high temperature and drought. (2) The needle anatomical structures of different Chinese fir clones were similar. The mesophyll tissue differentiated into palisade tissue and spongy tissue, which were typical heterophyllous leaves. Except for the thickness of the lower epidermis, the other anatomical structure indexes showed different degrees of change among clones, showing morphological plasticity differences in response to atmospheric warming. (3) The results of correlation analysis showed that there was a certain correlation between anatomical structure indexes. Among the climatic factors, the monthly average temperature was significantly positively correlated with palisade tissue ($P < 0.01$), and the monthly average precipitation was significantly positively correlated with palisade tissue, spongy tissue and ratio of palisade tissue to spongy tissue ($P < 0.01$). (4) According to the results of principal component analysis, sponge tissue, palisade tissue, needle thickness, epidermal tissue and cuticle were selected as the typical indicators to characterize the anatomical structure of Chinese fir needles, reflecting the characteristics of the anatomical structure change of Chinese fir needles under the background of atmospheric warming to resist strong light and reduce water emission. (5) The order of leaf plasticity index of different Chinese fir clones was $W2 > P11 > S4 > P32 > P41 > P17 > P18 > S22 > S23 > Yang061$, which was similar to the ecological adaptability of different Chinese fir clones under atmospheric warming environment. In conclusion, there are differences in the environmental adaptability among different of Chinese fir clones, and the leaves have strong morphological plasticity changes. When the temperature changes, Chinese fir can respond to the combined stress of high temperature and drought caused by increasing atmospheric temperature through the anatomical structure adjustment of leaves. The future should pay full attention to the impact of climate change on the growth and development of Chinese fir plantation.

Key Words: *Cunninghamia lanceolata*; climate change; needle anatomical structure; plasticity in response; variation coefficient

气候变化是当代社会发展面临的重大挑战之一,特别是近 30 年全球大气增温明显,21 世纪全球气温将升高 1.0—4.0℃,2020 年全球多个国家(地区)出现有史以来最热年^[1]。高温常伴随着水分短缺,使植物面临高温干旱的复合逆境胁迫,进而影响着植物生长发育概况^[2]。Lienin 等^[3]对植物不同器官特征进行分析后,认为叶片直接暴露于外界环境,是植物长期适应环境过程中可塑性最大的器官,并在环境选择压力下形成不同适应型机制。高温在一定程度上会导致植物叶片细胞扩展、细胞壁变薄,单位面积上细胞数量和细胞层数减少,叶片蒸腾作用加强而出现大量失水现象^[4]。然而,大黍(*Panicum maximum*)^[5]、长瓣兜兰(*Paphiopedilum dianthum*)^[6]、蒙古莠(*Caryopteris mongholica*)^[7]、杜鹃(*Rhododendron* spp.)^[8]等植物可通过形态解剖结构改变,如增加叶片厚度、角质层厚度及构建不同发达程度的栅栏组织和海绵组织来调整细胞之间的紧密程度,以较好地吸收和保持水分,提高水分传输速率,从而有利于适应高温干旱的环境。叶片对环境的这种可塑性变化也反映出植物形态结构对外界环境因子的响应特征及生理生态适应策略^[9]。在当前气候异常变化情况下通过叶片形态解剖结构的可塑性变化,探究植物对大气增温的响应机制至关重要。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国人工林种植面积最大的速生树种,广布于南方 17 个省(区),是我国重要的森林资源^[10]。在全球气候持续变暖趋势下,南方亚热带地区大气温度增幅更是高于全球平均气温,气候变化成为杉木人工林长期健康与稳定生产力相当大的不确定来源^[11]。Kang 等^[12]以不同气候变化情景通过 FORECAST 模型预测其对杉木人工林长期生长发育的潜在影响,结果表明温室气体 CO₂ 的增加可导致杉木水分利用效率增加及年生长期延长,从而对杉木人工林生产力产生了一定的积极影响。唐兴港等^[13]通过 MaxEnt 模型和“ecospat”软件包进一步预测,未来杉木适生区分布受气候变暖影响沿经纬度方向迁移,除中度适生区分布范围呈一定程度扩大外,高度和低度适生区面积呈不断减少的趋势。可见,杉木对大气温度变化尤为敏感,有学者通过土壤电缆增温、开顶箱被动式增温等方式研究大气增温对杉木的影响机制,发现大气增温能显著增加杉木比叶面积和叶含水率,促使叶片生理功能提升,并改变杉木幼苗生长速率^[14]。时应贵

等^[15]研究进一步发现,大气增温使 1 年生杉木叶片组织密度、比叶质量及 2 年生杉木叶片面积显著减少,叶功能特性改变明显。但目前相关研究并未深入到叶片解剖结构方面,同时,不同增温方式可能造成研究结果的差异,无法更好的弄清亚热带地区不断增加的大气温度对杉木叶片形态结构与功能特性的影响。此外,杉木分布区域跨度大,不同来源杉木(种源、无性系)对低磷^[16]、干旱^[17]、氮素^[18]等逆境胁迫的响应及养分利用效率机制存在差异,那么,这种差异是否也在杉木叶片解剖结构对大气增温响应机制中体现。近年来,我国南方一些局部地区呈现出连年高温少雨现象,杉木人工林不但面临着林地养分匮乏的困境,大气增温带来的高温干旱复合逆境胁迫对杉木人工林生长发育的影响机制,以及杉木如何调整自身形态结构适应高温干旱的生存策略尚不明确。因此,通过叶片解剖结构探究杉木在大气增温背景下的响应机制及生存策略对杉木人工林长期科学经营具有重要意义。

鉴于此,本文以福建省上杭白砂国有林场 2 年生杉木无性系试验林为研究对象,在造林后对研究地历年气候因子变化进行分析基础上,从叶片解剖结构角度出发,研究 10 个杉木无性系叶片解剖结构在大气增温下形态特征的差异,以期进一步认识杉木在气候变化下的形态可塑性变化及响应机制,从而更好的为杉木优良品种筛选和人工林栽培管理提供科学依据。

1 研究地概况

试验地设在福建省上杭白砂国有林场(25°01′—25°16′N, 116°20′—116°39′E),海拔 200—700 m,坡度 10—40°,土壤以粗粒花岗岩发育而成的砂质红壤为主,土层厚度 60cm 以上,林地立地等级以 II、III 类地为主^[19]。2019 年 3 月选择国家林业和草原局杉木工程技术研究中心及福建省洋口国有林场前期筛选的 10 个健康无病虫害、长势一致的 1 年生杉木优良无性系苗 S23、洋 061、W2、P18、S4、P17、P41、P11、S22、P32 造林^[20—21]。前茬为杉木人工林,林地采伐后进行劈草,带状整地,带宽 2.0m,株距 1.8m,挖明穴,规格为 60cm×40cm×40cm,每个无性系按纵向排列方式顺坡种植,造林后当年进行全面锄草抚育 1—2 次。林下植被主要有芒萁(*Dicranopteris pedata*)、狗脊(*Woodwardia japonica*)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)等。

基于上杭县气象站(25°03′N, 116°25′E)观测数据(国家气象科学数据中心, <http://data.cma.cn>),研究地 2010—2020 年气候变化情况如表 1 所示。其中,年均气温整体上呈上升趋势,2020 年出现最大值,为 21.08℃,相比 2019 年增加 0.35℃,而年温最大极值每年均超过 35℃的高温界限值,2020 年达到了 36.59℃,相比 2019 年增加 0.5℃。10 年内年均降水量为 1723.37mm,年均相对湿度为 75.86%。从该地区多年气候变化情况来看,该区域气温变化呈明显的增加趋势,在 2020 年气温出现 10 年来最大值,降水量相较于前几年有所减少。

表 1 研究地 2010—2020 年不同气候因子的变化情况

Table 1 Climate characteristics of the study area (2010—2020)

年份 Year	年均气温 Annual average temperature/℃	年温最大极值 Maximum annual temperature/℃	年均降水量 Annual mean precipitation/mm	相对湿度 Relative humidity/%
2010	19.96	36.92	1786.24	76.00
2011	19.43	36.38	1400.50	72.27
2012	19.82	35.44	1980.94	77.94
2013	20.02	36.09	1825.26	73.98
2014	20.23	35.73	1424.94	74.15
2015	20.41	35.45	1781.80	77.71
2016	20.39	36.32	2473.17	79.59
2017	20.60	36.41	1563.23	74.93
2018	20.44	35.13	1392.83	75.70
2019	20.73	36.09	1779.60	75.67
2020	21.08	36.59	1548.51	76.45

* 数据来自国家气象科学数据中心(<http://data.cma.cn>)

该气象站海拔 205m,与研究地所处地理位置相近,且同属于福建省龙岩市上杭县(图 1)。

2 研究方法

2.1 叶片采集与处理

2020 年 10 月,对研究地 10 个杉木无性系幼林进行每木检尺,测定树高,分别选择平均木 3 株,剪取每株幼树顶端第一轮侧枝当年新展开的针叶 3—4 片,要求无病虫害、生长良好。从每片针叶中部切取长 0.5cm 的针叶小段样品 3—5 个放入装有 FFA 固定液(70%酒精 90mL;冰醋酸 5 mL;福尔马林 5mL)的玻璃瓶中,用针筒手动抽气 5 min,然后置于装有冰袋的泡沫箱中带回实验室待测。

采用微波石蜡切片技术对针叶样品进行脱水、透明与浸蜡,包埋后经半薄切片机(Leica RM2265)切片(厚为 6 μ m)、粘片与烘片、脱蜡、番红-固绿染色、中性树胶封片^[22]。每株平均木制作横向切片 2 张,即每个无性系制作切片 6 张,平均每张切片上有叶片横切面 20—30 个,从中随机选择 6 个完整样点用 Nikon(ECLIPSE E200)电子显微镜拍照并观察。

采用 ScopeImage 9.0 软件对叶片上表皮角质层厚度、上表皮厚度、下表皮角质层厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶片厚度和维管束厚度进行参数测量。根据参数测量结果按以下公式计算栅海比(P/S)、叶片组织结构紧密度(CTR)、叶片组织结构疏松度(SR)、可塑性指数(PI)和叶片变异系数 $[CV(\%)]$:

$$\text{栅海比}(P/S) = \text{栅栏组织厚度} / \text{海绵组织厚度} \quad (1)$$

$$\text{叶片组织结构紧密度}(CTR) = (\text{栅栏组织厚度} / \text{叶片厚度}) \times 100\% \quad (2)$$

$$\text{叶片组织结构疏松度}(SR) = (\text{海绵组织厚度} / \text{叶片厚度}) \times 100\% \quad (3)$$

$$\text{可塑性指数}(PI) = (\text{最大值} - \text{最小值}) / \text{最大值} \quad (4)$$

$$\text{变异系数}[CV(\%)] = (\text{标准差} / \text{算术平均数}) \times 100\% \quad (5)$$

2.2 数据分析

采用 SPSS 25.0 软件对数据进行统计分析,结果以平均值 $\pm$ 标准差表示。利用单因素方差分析(One-way ANOVA)比较不同杉木无性系叶片解剖结构指标之间的差异,Duncan 多重比较法用于差异性检验分析($\alpha = 0.05$),同时采用 Pearson 相关性分析和主成分分析(principal component analysis,PCA)对不同杉木无性系叶片解剖结构指标、 P/S 、 CTR 、 SR 和气象因子进行分析,并根据叶片变异系数和可塑性指数评价不同杉木无性系对环境表现的潜在适应能力。使用 Origin 2018、ArcGIS 10.2 软件绘图。

3 结果与分析

3.1 研究区域 2020 年降水量和气温的月变化

结合当地近 10 年历史气候特征(表 1),2020 年是福建省极少见的高温年。该区域 5—9 月平均气温达到 27.13 $^{\circ}\text{C}$,平均降水量只有 202.79mm,其中,7 月平均气温与月最大极值气温达到最大值,分别为 27.25 $^{\circ}\text{C}$ 和 34.52 $^{\circ}\text{C}$,月均降水量变化趋势与之相反,7 月份最低,为 74.99mm(图 2)。从全年各主要气候因子变化趋势可以发现,该区域存在明显的干湿季节变化:秋冬季低温少雨,春季气温逐渐回升,降水量有所增加,但自进入夏季,气温与降水量变化明显,在气温升高的同时降水量呈迅速下降的态势。可见,该区域夏季有明显的高温干旱现象。

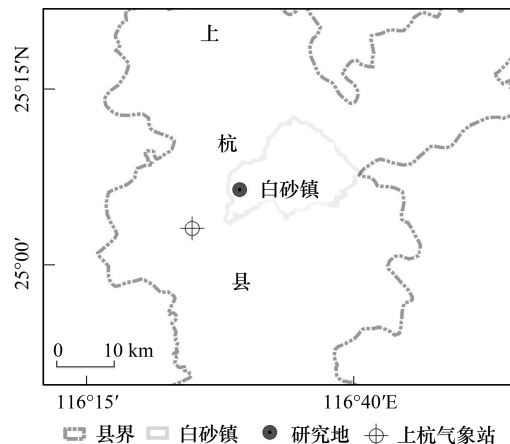


图 1 研究地与上杭县气象站的地理分布

Fig.1 Geographical distribution map of experimental field (Baisha) and relationship with the meteorological station (Shanghang)

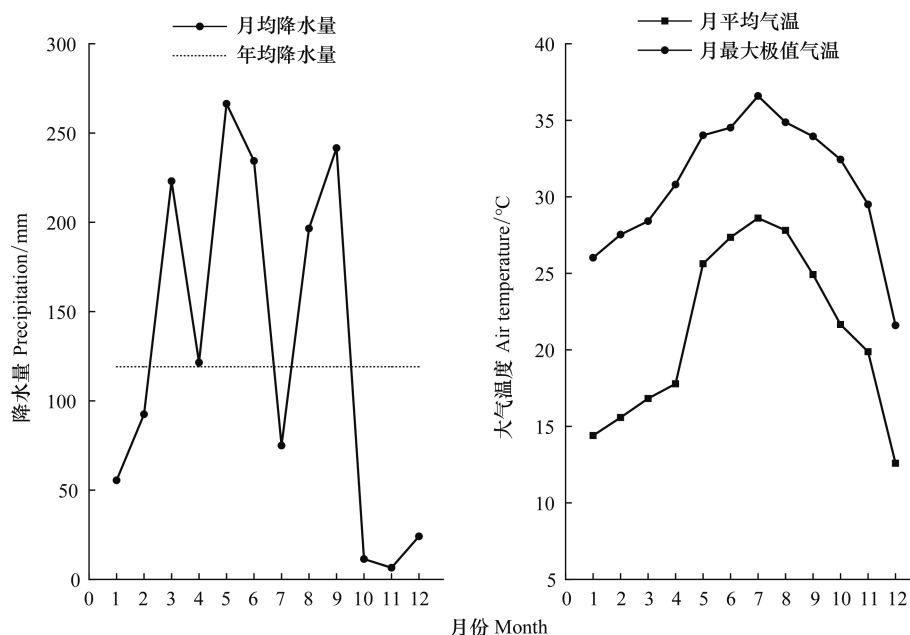


图2 研究地 2020 年降水量和大气温度的月变化特征

Fig.2 Monthly variation characteristics of precipitation and atmospheric temperature in 2020 for the study site

3.2 不同杉木无性系叶片解剖结构特征

从 10 个参试杉木无性系叶片解剖结构横切面的整体情况来看(图 3),其形态结构基本相同,均有明显的栅栏组织和海绵组织分化,为典型的异面叶。叶片解剖结构从上往下,依次为上表皮、栅栏组织、维管束、下表皮和紧邻维管束的海绵组织。表皮外附着明显的角质层,靠近上表皮的长柱形或椭圆形细胞为栅栏组织,层数为 1—2 层,其长轴与上表皮垂直,越往叶片边缘排列紧密且整齐,第二层细胞体积小于第一层。海绵组织细胞较大,呈长椭圆形,相互之间连接成网状。此外,不同杉木无性系叶片树脂道数量存在差异,无性系 S23、洋 061、P18、S4、P17、P41、P11、S22 只有中间树脂道,而 W2、P32 存在左右侧树脂道,数量为 2 个(中间存在 1 个主树脂道,左右各存在 1 个侧树脂道,图 3)。

经方差分析,不同杉木无性系叶片解剖结构指标存在不同程度的差异(图 4)。在表皮特征方面,上表皮角质层厚度变幅为 $1.18\text{--}1.59\mu\text{m}$,其中 P32 厚度最大,除与 S23、S4、P11、S22 差异不显著外($P>0.05$),与其它无性系存在显著差异($P<0.05$)。上表皮厚度变幅为 $4.65\text{--}5.64\mu\text{m}$,洋 061 厚度最大,与 P32 的差异达显著水平($P<0.05$),前者是后者的 1.21 倍。下表皮角质层厚度变幅为 $0.87\text{--}1.28\mu\text{m}$,S23 厚度最大,但与洋 061、P41、P11、S22、P32 的差异未达显著水平($P>0.05$)。下表皮厚度变幅为 $3.93\text{--}4.74\mu\text{m}$,不同无性系间差异未达显著水平($P>0.05$)。

在叶肉组织方面,栅栏组织厚度变幅为 $6.12\text{--}13.08\mu\text{m}$,海绵组织厚度变幅为 $9.87\text{--}16.96\mu\text{m}$,所有无性系海绵组织厚度均大于栅栏组织厚度。其中,S23 的栅栏组织厚度和海绵组织厚度均小于其它无性系;洋 061、W2、P32 的栅栏组织厚度显著大于其它无性系($P<0.05$),洋 061、W2、P18、P41、P11、P32 的海绵组织厚度显著大于其它无性系($P<0.05$)。在叶片厚度方面,无性系杉木叶片厚度变幅为 $89.62\text{--}113.21\mu\text{m}$,最大的是 P32,显著大于其它无性系($P<0.05$)。在维管组织方面,维管束厚度变幅为 $44.62\text{--}56.92\mu\text{m}$,P32 最大,除与 S23、S4、P17 不存在显著性差异外($P>0.05$),均显著大于其它无性系($P<0.05$),P18 最小。

通过叶片解剖结构指标参数计算出 P/S 、CTR、SR,由图 5 可知, P/S 值变幅为 $0.54\text{--}0.81$,CTR 变幅为 $6\%\text{--}13\%$,SR 变幅为 $10\%\text{--}19\%$ 。其中洋 061 的 SR 最大,W2 的 P/S 和 CTR 均大于其它无性系,相比较而言,S23 的 CTR 和 SR 均最小,P17 和 S22 的 P/S 同为最小值。

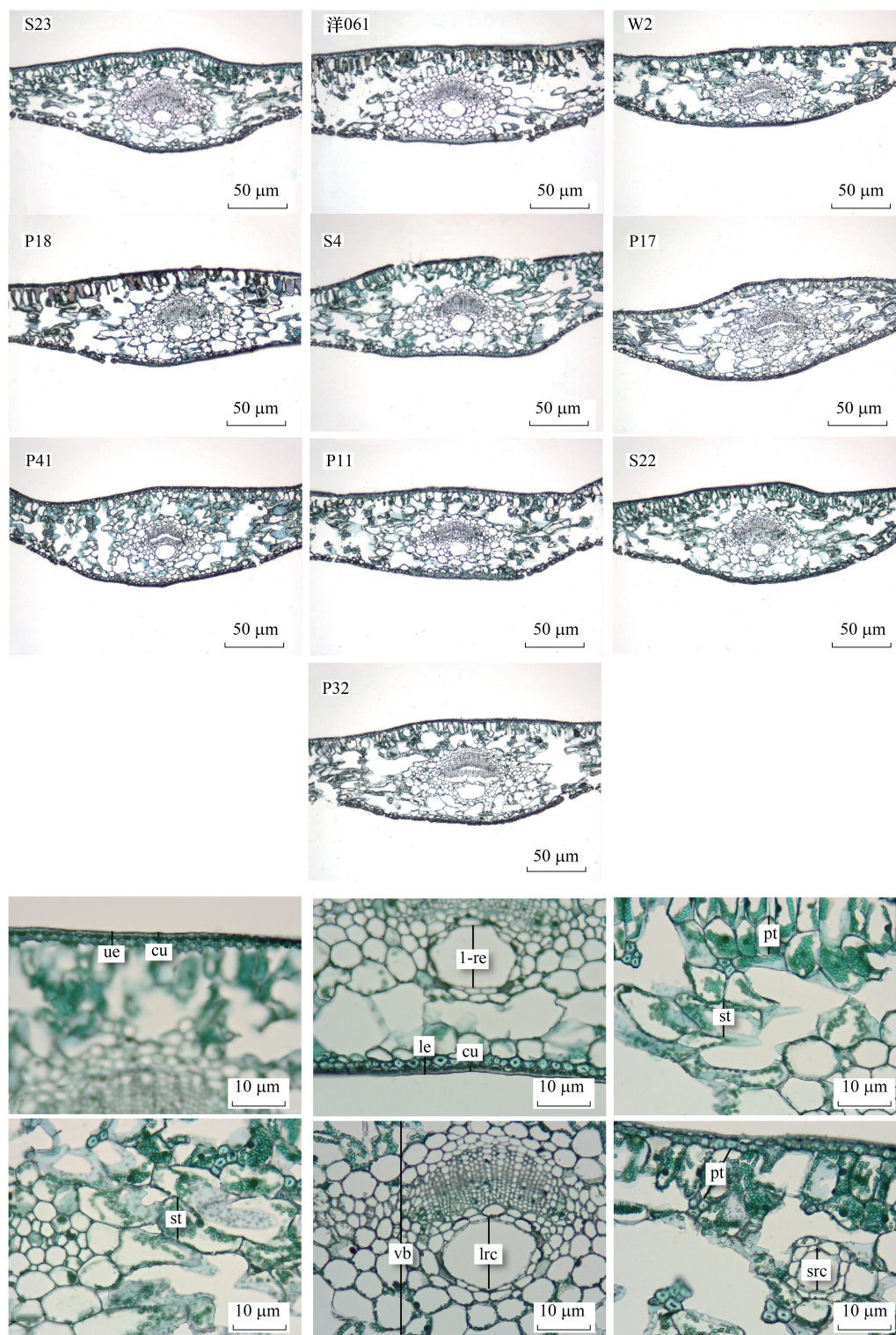


图3 不同杉木无性系叶片横切面解剖结构

Fig.3 Anatomical structure of leaf cross section of different Chinese fir clones

S23、洋 061、W2、P18、S4、P17、P41、P11、S22、P32($\times 10$)。cu:角质层 Cuticle;ue:上表皮 Upper epidermis;le:下表皮 Lower epidermis;pt:栅栏组织 Palisade tissue;st:海绵组织 Spongy tissue;vb:维管束 Vascular bundle;lrc:中间树脂道 Intermediate resin canal;src:侧树脂道 Side resin canal($\times 40$)

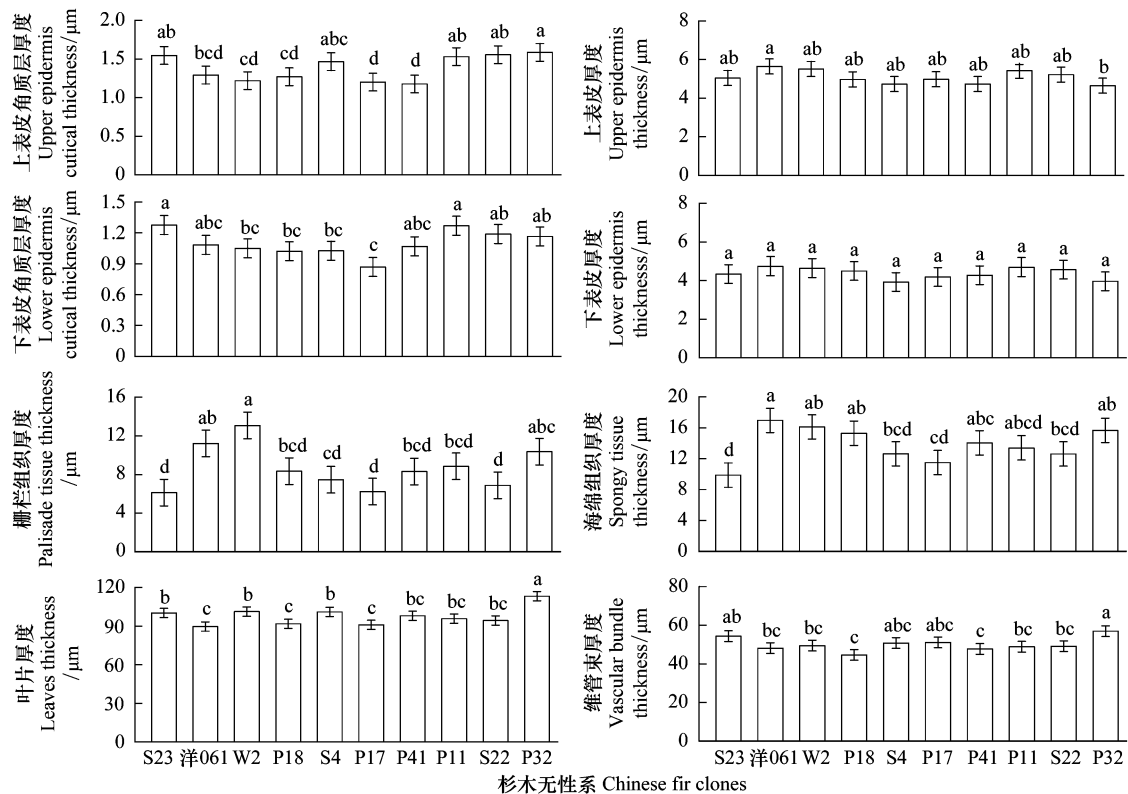


图 4 10 个杉木无性系叶片解剖结构特征参数

Fig.4 Characteristic parameters of leaf anatomical structure of ten Chinese fir clones

图中不同小写字母表示无性系间具有显著差异 ($P < 0.05$)

3.3 不同杉木无性系叶片解剖结构与气候因子的相关性分析

由相关关系分析结果可知(表 2),上表皮角质层厚度与下表皮角质层厚度、栅栏组织厚度与海绵组织厚度、叶片厚与维管束厚度呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$), P/S 与栅栏组织厚度、海绵组织厚度均呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$)。月平均气温与栅栏组织厚度呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 月均降水量与栅栏组织厚度、海绵组织厚度、 P/S 均呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 气候因子相互之间也呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$)。另外,下表皮厚度与上表皮厚度、下表皮角质层呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), P/S 与下表皮厚度呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), CTR 与上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度及月均降水量均呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), 而维管束厚度与上表皮厚度呈显著负相关关系 ($P < 0.05$)。可见,气温与降水量影响杉木叶片解剖结构变化,但不同解剖结构指标对气候因子的响应存在不同程度的差异。

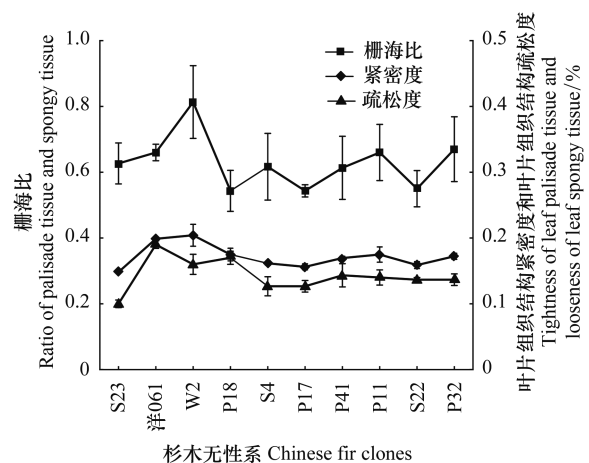


图 5 不同杉木无性系叶片叶肉组织特征

Fig.5 Leaf mesophyll tissue characteristics of different Chinese fir clones

表 2 不同杉木无性系叶片解剖结构与气候因子相关性分析
Table 2 Correlation analysis between leaf anatomical structure and climatic factors among different Chinese fir clones

指标 Index	UECT	UET	LECT	LET	TST	TPT	LT	VBt	月平均 气温	月均 降水量	P/S	CTR	SR
UECT	1												
UET	-0.121	1											
LECT	0.516**	0.178	1										
LET	-0.020	0.454*	0.429*	1									
TST	-0.188	0.031	-0.040	0.285	1								
TPT	-0.247	0.129	-0.073	-0.060	0.661**	1							
LT	0.261	-0.280	0.204	-0.304	0.087	0.245	1						
VBt	0.267	-0.431*	0.202	-0.334	-0.088	0.051	0.624**	1					
月平均气温 Mean monthly temperature	-0.163	0.140	-0.032	-0.360	-0.056	0.703**	0.277	0.119	1				
月均降水量 Monthly average rainfall	-0.353	0.222	-0.156	0.007	0.665**	0.955**	-0.034	-0.152	0.635**	1			
P/S	-0.284	0.156	-0.111	0.371*	0.910**	0.546**	-0.313	-0.344	-0.130	0.663**	1		
CTR	-0.557	0.589*	-0.209	0.273	0.642*	0.639*	-0.022	-0.262	0.333	0.636*	0.559	1	
SR	-0.011	0.500	-0.165	-0.172	0.147	0.475	0.138	0.102	0.557	0.459	0.100	0.515	1

* 表示在 $P<0.05$ 水平上显著性差异, ** 表示在 $P<0.01$ 水平上显著性差异; UECT: 上表皮角质层厚度; UET: 上表皮厚度; UECT: 下表皮角质层厚度; LECT: 下表皮厚度; LET: 下表皮角质层厚度; TST: 海绵组织厚度; TPT: 栅栏组织厚度; LT: 叶肉组织厚度; P/S: 叶肉组织厚度与海绵组织厚度之比; CTR: 叶肉组织厚度与海绵组织厚度之比; SR: 叶肉组织厚度与海绵组织厚度之比

3.4 不同杉木无性系叶片解剖结构的主成分分析

以不同杉木无性系叶片解剖结构指标、 P/S 、 CTR 和 SR 为分析因子进行主成分分析。根据分析结果,由相关系数矩阵得出特征值、贡献率和累计贡献率,依据特征值 >1 ,提取的 3 个主成分累计方差贡献率为 89.449%(表 3),可反映出杉木叶片解剖结构特征参数的综合信息。根据各项特征参数在各主成分上的因子载荷分析表明,第 1 主成分中具有较高载荷值的是海绵组织厚度、栅栏组织厚度、 CTR 和 P/S ,主要反映叶肉组织结构特征。第 2 主成分中具有较高载荷值的是下表皮厚度、叶片厚度、上表皮厚度和维管束厚度,主要反映叶片支撑和输导水分特征。第 3 主成分中具有较高载荷值的是上表皮角质层厚度和下表皮角质层厚度,主要反映叶片保水和持水能力。由于海绵组织厚度、栅栏组织厚度、 CTR 和 P/S 对第 1 主成分贡献最大,叶片厚度、上表皮厚度和下表皮厚度对第 2 主成分贡献最大,上表皮角质层厚度和下表皮角质层厚度对第 3 主成分贡献最大。因此,海绵组织、栅栏组织、叶片厚和表皮组织可视为反映杉木叶片解剖结构特征的主要指标,其次为角质层。

表 3 旋转后叶片解剖结构因子载荷矩阵及特征根

Table 3 Factor loading matrix and eigenvalues of leaf anatomical structure

指标 Index	主成分 Principal component		
	1	2	3
海绵组织厚度 Spongy tissue thickness	0.996 *	0.049	-0.034
CTR	0.926 *	0.318	-0.170
栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness	0.872 *	0.086	-0.303
P/S	0.855 *	-0.004	0.300
SR	0.691 *	0.388	-0.493
下表皮厚度 Lower epidermis thickness	0.319	0.925 *	0.111
叶片厚度 Leaves thickness	0.296	-0.818 *	0.458
上表皮厚度 Upper epidermis thickness	0.441	0.818 *	0.177
维管束厚度 Vascular bundle thickness	-0.017	-0.696 *	0.564
下表皮角质层厚度 Lower epidermis cutical thickness	0.001	0.144	0.923 *
上表皮角质层厚度 Upper epidermis cutical thickness	-0.207	-0.202	0.846 *
特征值 Feature value	5.204	2.766	1.869
方差贡献率 Variance contribution rate/%	38.590	27.279	23.580
累计方差贡献率 Accumulation variance contribution rate/%	38.590	65.869	89.449

* 表示载荷值大于 0.6 的叶片解剖结构指标

3.5 不同杉木无性系叶片解剖结构变异系数和可塑性指数

由表 4 可知,不同杉木无性系叶片变异系数和可塑性指数存在差异,叶片变异系数在 9.28%—24.16%之间,可塑性指数在 0.13—0.44 之间,但其均值排序结果一致,为 $W2>P11>S4>P32>P41>P17>P18>S22>S23>$ 洋 061。另外,叶片解剖结构指标变异系数大小均值排序为: $P/S>CTR>SR>$ 海绵组织厚度>栅栏组织厚度>下表皮厚度>下表皮角质层厚度>上表皮厚度>上表皮角质层厚度>维管束厚度>叶片厚度。

4 讨论

4.1 杉木叶片解剖结构变化与气候因子的关系

气候因子被认为是引起叶片解剖结构可塑性变化的主导因素之一^[23]。本文研究发现,月平均气温与栅栏组织呈极显著正相关关系($P<0.01$),月均降水量与栅栏组织、海绵组织、栅海比均存在极显著正相关关系($P<0.01$),说明水分相比气温更易引起杉木叶片解剖结构变化,但气温和降水量对杉木叶片上表皮厚度、角质层厚度等其余解剖结构指标影响不明显,两者间相关性未达显著水平($P>0.05$)。研究表明,叶片栅栏组织是植物进行光合作用的重要场所,海绵组织与气孔器孔下室形成的通气系统有利于植物光合作用及气体交

换,而温度和水分是植物光合作用进行的主要条件,对叶片栅栏组织和海绵组织影响较大^[24]。另外,研究地2020年夏季有明显的高温干旱现象,杉木在面临大气温度升高的同时,还受环境水分亏缺的影响。因此,相比于其它解剖结构指标,杉木叶片栅栏组织和海绵组织与气温和降水量间的相互关系更加明显。

表4 叶片解剖结构的变异系数与可塑性指数

Table 4 The variation coefficient and plasticity index of leaf anatomical structure

指标 Index	变异系数 Coefficient variation(CV%)										
	S23	洋 061	W2	P18	S4	P17	P41	P11	S22	P32	均值
UECT	9.53	7.81	9.71	5.47	3.76	7.68	6.25	5.15	26.13	24.95	10.64
UET	15.38	19.73	4.74	8.47	2.88	6.8	21.69	10.53	15.83	10.9	11.70
LECT	4.26	11.63	32.44	5.21	19.99	26.76	6.98	6.51	5.5	5.76	12.50
LET	11.91	7.13	45.61	7.01	23.58	20.04	6.66	16.84	3.01	12.95	15.47
TST	10.63	6.15	27.67	8.38	31.73	16.08	31.23	17.02	8.94	14.89	17.27
TPT	13.57	9.16	40.69	31.78	9.99	17.14	10.48	36.19	16.53	23.36	20.89
LT	8.91	3.34	6.09	4.74	5.24	5.01	0.93	13.54	8.74	9.4	6.59
VBT	13.13	8.07	7.74	1.44	13.48	12.21	2.88	12.73	4.4	12.98	8.91
P/S	23.89	10.04	34.11	29.4	40.22	9.24	38.28	31.64	24.08	36.23	27.71
CTR	6.88	10.06	35.09	35.67	18.41	20.28	15.94	38.73	24.84	18.2	22.41
SR	19.05	8.93	21.91	13.38	30.88	27.83	31.86	20.27	7.14S	16.97	21.23
均值 Average	12.47	9.28	24.16	13.72	18.2	15.37	15.74	18.19	13.19	16.96	15.73
排序 Rank	9	10	1	7	3	6	5	2	8	4	-

可塑性指数 Plasticity index(PI)											
UECT	0.14	0.12	0.15	0.07	0.05	0.11	0.09	0.17	0.42	0.43	0.18
UET	0.24	0.31	0.07	0.11	0.04	0.1	0.29	0.15	0.23	0.16	0.17
LECT	0.05	0.17	0.6	0.07	0.31	0.43	0.1	0.19	0.07	0.19	0.22
LET	0.18	0.11	0.89	0.1	0.37	0.32	0.09	0.1	0.04	0.19	0.24
TST	0.16	0.08	0.44	0.12	0.58	0.26	0.57	0.27	0.13	0.23	0.28
TPT	0.18	0.13	0.82	0.57	0.13	0.23	0.16	0.69	0.24	0.4	0.36
LT	0.13	0.05	0.09	0.06	0.08	0.16	0.01	0.25	0.13	0.14	0.11
VBT	0.2	0.12	0.1	0.02	0.19	0.18	0.04	0.04	0.17	0.2	0.13
P/S	0.36	0.14	0.64	0.5	0.79	0.13	0.72	0.54	0.38	0.62	0.48
CTR	0.23	0.1	0.68	0.66	0.19	0.33	0.11	0.71	0.27	0.42	0.37
SR	0.21	0.13	0.36	0.16	0.51	0.26	0.55	0.33	0.16	0.27	0.29
均值 Average	0.19	0.13	0.44	0.22	0.3	0.23	0.25	0.31	0.2	0.29	0.26
排序 Rank	9	10	1	7	3	6	5	2	8	4	-

本研究中,叶片厚度与维管束厚度呈显著正相关关系($P<0.01$),意味着杉木在叶片厚度增加的同时还趋向于构建发达的维管组织,这种结构有助于叶片在降水量较少环境下贮藏更多水分,并将其尽量多的运输至内部,极大程度上提高叶片水分运输效率^[25]。同时这也是很多木本植物在水分缺失下的普遍特征^[26]。另外,杉木叶片解剖指标相互之间存在自相关关系,说明杉木叶片组织结构之间存在一定的协同变化关系,这种组织结构方面的协同性进一步表明植物形态结构是在适应环境变化过程中而进化出的生存策略,这种生存策略与叶经济谱概念相吻合^[27]。

4.2 不同杉木无性系对大气增温响应的差异

叶片形态解剖结构指标变化在一定程度上反映植物因自身遗传分化而对外界环境因子影响表现出的响应特征^[28]。本文研究发现,叶片角质层厚度、栅栏组织厚度等解剖结构指标在杉木无性系间表现出不同程度的改变。研究发现,杉木由于分布区生境差异较大及生态遗传隔绝,在长期系统发育过程中,会形成对生长环境不同需求的遗传变异^[29]。因此,这种现象可能是不同杉木无性系在遗传因子影响下对环境大气温度变化

的适应而在叶片形态结构上表现出的短期响应特征。在本研究中,杉木无性系叶片解剖结构指标变异系数均值在 6.59%—27.71%之间,平均值为 15.74%,变异系数最大的是栅海比,最小的是叶片厚度。陈旭等^[30]认为,叶片解剖结构指标差异是植物应对环境过滤的结果,其形态结构变异系数大小可反映植物对环境适应形成的变异能力,其值越大,变异性越强。本文研究结果表明杉木叶片解剖结构遗传分化明显,不同无性系选择潜力较大,对环境适应的变异能力也确实表现出一定差异。

众多学者利用可塑性指数来评价植物对环境所表现的潜在适应能力,可塑性指数越大表明其具有更宽的生态幅和更好的逆境耐受性,在优良品种筛选时选择空间也越大^[31]。因此,为进一步挖掘对大气增温带来的高温干旱复合胁迫潜在适应能力较强的杉木无性系,本文通过可塑性指数对其响应大气增温的能力做出评价。结果表明,不同杉木无性系叶片可塑性指数均值大小排名为 W2>P11>S4>P32>P41>P17>P18>S22>S23>洋 061,其中无性系 W2 叶片可塑性指数为 0.44,是无性系洋 061 的 3.38 倍。钟悦鸣等^[32]发现,荒漠湿地中胡杨(*Populus euphratica*)叶片解剖结构相较于绿洲河岸林具有更高的可塑性指数,其更能够适应高温干旱的生长环境。胡营等^[33]也认为,在干旱条件下,叶片可塑性指数大的植物能有效地减少水分散失,对水分亏缺的环境具有较强适应能力。因此,从叶片可塑性指数大小的角度来说,无性系 W2 相比其它杉木无性系具有更强的高温干旱适应能力,可成为未来应对气候持续变暖的良好造林材料。而无性系 P11、S4 和 P32 等叶片可塑性指数虽小于无性系 W2,但植物对高温干旱环境的适应还包括内在生理特性的改变及生长性状变化,从而形成对大气增温过程的相对稳定性和适应性。因此,这些无性系也为深入研究杉木对大气增温的响应机制提供了优良选择材料。

4.3 杉木无性系叶片解剖结构对大气增温的响应机制

叶片作为植物适应复杂异质环境重要的器官,其组织结构变化是应对环境因子影响的一种重要响应方式,同时也体现出植物在适应环境改变过程中形成的内在响应机制^[34]。本文研究发现,10 个杉木无性系均为异面叶,综合主成分分析筛选出的海绵组织、栅栏组织、叶片厚度、表皮组织和角质层在生物体中的功能特性可知,10 个杉木无性系叶片解剖结构特征表现出抵抗强烈光照和减少水分散发的高温干旱响应机制。但 10 个杉木无性系叶片解剖结构的特征不同,对高温干旱环境所表现的响应机制也有所差异,如上表皮厚度普遍大于下表皮厚度,而气孔主要分布于下表皮,这在一定程度上缩短了气体运输距离,有利于减少杉木在高温干旱环境下体内能量的消耗^[35]。据研究报道,在干旱缺水环境中,植物叶片上表皮厚度越大越利于叶片进行蒸腾作用,同时还能避免光照对叶肉细胞造成的灼伤^[36]。因此,这种结构也有利于杉木叶片在强烈光照和水分欠缺条件下与外界进行气体交换,体现出杉木叶片对高温环境的一种响应机制。人们普遍认为结构是功能的基础^[37],虽然无性系 P32 上表皮角质层厚度和下表皮角质层厚度与无性系 S23、P11、S22 和 S4 差异均未达显著水平,但其叶片厚度明显较大,这表明无性系 P32 相比较于无性系 S23、P11、S22 还通过增加叶片厚度的方式来适应高温干旱环境,这与处于降水量稀缺环境下不同杨树(*Populus* spp.)无性系^[38]、锦鸡儿属(*Caragana*)^[39]植物表现的现象一致。

另外,不同杉木无性系叶片输水组织存在差异,10 个杉木无性系除拥有发达的维管组织及中间树脂道外,无性系 W2、P32 相比于其它无性系,在左右各拥有 1 个侧树脂道。Rodríguez-García 等^[40]认为,树脂道数量、维管束厚度与水分运输和生长速率密切相关,环境降雨量的多少对其形成造成重要影响,发达的输水组织结构有利于提高叶片水分运输能力,增强植物在高温干旱环境下的生存能力。但无性系 W2、P32 树脂道数量增加的这种解剖结构特性是否有利于增强其对高温干旱的适应还有待进一步研究。本研究还发现,参试的 10 个杉木无性系叶片下表皮厚度差异不显著($P>0.05$),这可能是由于植物叶片表皮组织是其抵御外界环境不利因素的重要屏障,在内部水分缺失情况下,表皮细胞越厚能更大程度限制水分蒸散,有利于杉木适应研究地极端的高温环境,这种现象也进一步体现出杉木无性系叶片解剖结构存在趋同进化现象^[41]。

5 结论

本文基于当前气候异常变化的特点,分析 10 个杉木无性系叶片解剖结构对大气增温的响应特征与机制,

研究得出:(1)研究地 2020 年夏季有明显的高温干旱现象,杉木叶片解剖结构在 10 个参试的无性系间存在不同程度改变,表现出对大气增温响应的形态可塑性差异,从而形成不同的响应机制。(2)气候因子与叶片解剖结构指标之间存在一定相关关系,气温与栅栏组织厚度呈极显著正相关,降水量与栅栏组织厚度、海绵组织厚度、 P/S 均呈极显著正相关,这表明气温与降水量是引起杉木叶片解剖结构变化的重要气候因子,但其对气候因子的响应程度存在一定差异。(3)不同杉木无性系叶片变异系数与可塑性指数存在差异,对大气增温表现出不同程度的响应,其中无性系 W2 具有较大的叶片可塑性指数,对高温干旱环境表现出较强的潜在适应能力。(4)不同杉木无性系通过叶片组织结构功能调整与平衡形成各自应对大气增温的响应机制,其中叶片海绵组织、栅栏组织、叶片厚度、表皮组织和角质层为表征杉木叶片解剖结构的典型指标,表现出对高温干旱环境的良好适应性。然而,植物对环境的适应不仅与各器官解剖结构特征有关,还受内在生理生化活动与遗传特性影响,本研究从叶片解剖结构角度对杉木在大气增温下的响应机制进行初步探究,今后应综合考虑其它环境因子对其叠加效应并结合生理生化特性进行深入研究,从而进一步揭示杉木对大气增温的适应机制。

参考文献(References):

- [1] Zhou X H, Fu Y L, Zhou L Y, Li B, Luo Y Q. An imperative need for global change research in tropical forests. *Tree Physiology*, 2013, 33(9): 903-912.
- [2] Al-Huqail A, El-Dakak R M, Sanad M N, Badr R H, Ibrahim M M, Soliman D, Khan F. Effects of climate temperature and water stress on plant growth and accumulation of antioxidant compounds in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) leafy vegetable. *Scientifica*, 2020: 3808909.
- [3] Lienin P, Kleyer M. Plant trait responses to the environment and effects on ecosystem properties. *Basic and Applied Ecology*, 2012, 13(4): 301-311.
- [4] Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright I J, Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 2009, 182(3): 565-588.
- [5] Habermann E, San Martin J, Contin D R, Bossan V P, Barboza A, Braga M R, Groppo M, Martinez C A. Increasing atmospheric CO₂ and canopy temperature induces anatomical and physiological changes in leaves of the C₄ forage species *Panicum maximum*. *PLoS One*, 2019, 14(2): e0212506.
- [6] Feng J Q, Wang J H, Zhang S B. Leaf physiological and anatomical responses of two sympatric *Paphiopedilum* species to temperature. *Plant Diversity*, 2021, 44(1): 101-108.
- [7] 纪若璇, 于笑, 常远, 沈超, 白雪卡, 夏新莉, 尹伟伦, 刘超. 蒙古莠叶片解剖结构的地理种源变异及其对环境变化响应的意义. *植物生态学报*, 2020, 44(3): 277-286.
- [8] Gu K, Geng X M, Yue Y, Ozaki Y. Contribution of keeping more stable anatomical structure under high temperature to heat resistance of *Rhododendron* seedlings. *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University*, 2016, 61(2): 273-279.
- [9] Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 2011, 156(2): 832-843.
- [10] 俞新妥. 俞新妥文选. 北京: 中国林业出版社, 2003.
- [11] 丁一汇, 王会军. 近百年中国气候变化科学问题的新认识. *科学通报*, 2016, 61(10): 1029-1041.
- [12] Kang H J, Seely B, Wang G Y, Cai Y X, Llnes J, Zheng D X, Chen P L, Wang T L. Simulating the impact of climate change on the growth of Chinese fir plantations in Fujian province, China. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 2017, 47:20. DOI: 10.1186/s40490-017-0102-6.
- [13] 唐兴港, 袁颖丹, 张金池. 气候变化对杉木适生区和生态位的影响. *植物研究*, 2022, 42(1): 151-160.
- [14] 闫晓俊, 钟波元, 陈廷廷, 张礼宏, 宋涛涛, 陈光水. 大气和土壤增温对杉木幼苗叶片功能性状的影响. *生态学报*, 2019, 39(15): 5653-5661.
- [15] 时应贵, 熊德成, 叶旺敏, 张楠, 唐玉祥, 陈娟, 吴帆, 刘小飞, 杨智杰. 土壤和大气增温对杉木幼树细根生物量和叶片性状的影响. *生态学杂志*, 2021, 40(7): 1916-1923.
- [16] 吴文景, 汪攀, 陈奶莲, 马祥庆, 林文奖, 吴鹏飞. 低磷胁迫下不同杉木家系根系觅磷能力分析. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 2019, 48(2): 174-181.
- [17] 李树斌, 周丽丽, 伍思攀, 孙敏, 丁国昌, 林思祖. 不同氮素形态对于旱胁迫杉木幼苗养分吸收及分配的影响. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26(1): 152-162.
- [18] 陈娜, 朱鹏, 陈良华, 胡红玲, 张健, 肖玖金, 杨汉波. 6 个优良杉木家系的生长、光合和氮磷养分利用效率差异. *四川农业大学学报*,

- 2020, 38(4): 449-456.
- [19] 王振宇, 王涛, 邹秉章, 王思荣, 黄志群, 万晓华. 不同生长阶段杉木人工林土壤 C : N : P 化学计量特征与养分动态. 应用生态学报, 2020, 31(11): 3597-3604.
- [20] 黄木生, 李明, 苏烁烁, 陈细贞, 马祥庆. 福建“杉木王”种质资源调查分析. 福建林业科技, 2016, 43(4): 169-173, 189.
- [21] Li M, Chen X Z, Huang M S, Wu P F, Ma X Q. Genetic diversity and relationships of ancient Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) genotypes revealed by sequence-related amplified polymorphism markers. Genetic Resources and Crop Evolution, 2017, 64(5): 1087-1099.
- [22] 张书敏, 杨尚君, 刘红云, 刘征. 微波快速石蜡切片法观察谷子幼嫩叶片组织技术的优化. 基因组学与应用生物学, 2015, 34(3): 669-673.
- [23] 马红英, 李小伟, 杨君珑, 黄文广, 王旭, 康锦芸. 蒙古沙冬青叶片解剖特征与生态因子的关系. 生态环境学报, 2020, 29(5): 910-917.
- [24] 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.
- [25] Chen W L, Yang W J, Lo H F, Yeh D M. Physiology, anatomy, and cell membrane thermostability selection of leafy radish (*Raphanus sativus* var. *oleiformis* Pers.) with different tolerance under heat stress. Scientia Horticulturae, 2014, 179: 367-375.
- [26] 曹宇, 巢林, 安宇宇, 吴德东, 张学利, 李红, 刘艳艳. 科尔沁沙地刺榆水力结构特征对土壤水分环境的响应. 林业科学, 2021, 57(7): 32-42.
- [27] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
- [28] Pigliucci M, Murren C J, Schlichting C D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. The Journal of Experimental Biology, 2006, 209(12): 2362-2367.
- [29] 杨玉玲, 马祥庆, 张木清. 不同地理种源杉木的分子多态性分析. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(2): 183-189.
- [30] 陈旭, 刘洪凯, 赵春周, 王强, 王延平. 山东滨海盐碱地 11 个造林树种叶解剖特征对土壤条件的响应. 植物生态学报, 2019, 43(8): 697-708.
- [31] 王姝, 周道玮. 植物表型可塑性研究进展. 生态学报, 2017, 37(24): 8161-8169.
- [32] 钟悦鸣, 董芳宇, 王文娟, 王健铭, 李景文, 吴波, 贾晓红. 不同生境胡杨叶片解剖特征及其适应可塑性. 北京林业大学学报, 2017, 39(10): 53-61.
- [33] 胡营, 楚海家, 李建强. 4 个花苜蓿居群叶片解剖结构特征及其可塑性对不同水分处理的响应. 植物科学学报, 2011, 29(2): 218-225.
- [34] 李晓玲, 温浩然, 王雪松, 杨进, 黄成名. 三峡库区不同生境下中华蚊母树叶表型可塑性及其与土壤环境因子的关系. 生态学报, 2018, 38(10): 3581-3591.
- [35] 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, 40(S1): 118-127.
- [36] 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. 生态学报, 2016, 36(19): 6178-6187.
- [37] Silva E N, Ribeiro R V, Ferreira-Silva S L, Viégas R A, Silveira J A G. Comparative effects of salinity and water stress on photosynthesis, water relations and growth of *Jatropha curcas* plants. Journal of Arid Environments, 2010, 74(10): 1130-1137.
- [38] 邱兴, 樊军锋, 李晓东, 吕小锋. 6 个杨树新无性系叶片旱生结构研究. 西北林学院学报, 2015, 30(1): 96-101.
- [39] 马红英, 吕小旭, 计雅男, 李小伟. 17 种锦鸡儿属植物叶片解剖结构及抗旱性分析. 水土保持研究, 2020, 27(1): 340-346, 352.
- [40] Rodríguez-García A, Martín J A, López R, Mutke S, Pinillos F, Gil L. Influence of climate variables on resin yield and secretory structures in tapped *Pinus pinaster* Ait. in central Spain. Agricultural and Forest Meteorology, 2015, 202: 83-93.
- [41] 王维睿, 苏世平, 李毅, 王维芳. 6 个地理种群红砂(*Reaumuria soongocica*)叶片生态解剖特征及抗旱性评价. 中国沙漠, 2015, 35(4): 895-900.