



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

纪若璇 于笑常 远沈超 白雪卡 夏新莉 尹伟伦 刘超*

北京林业大学生物科学与技术学院林木育种国家工程实验室, 北京 100083

摘要 长期受到生长环境影响而形成的遗传变异对植物生长发育有着显著的影响。叶片是植物对环境变化最敏感的器官, 了解叶片解剖结构在不同环境中产生的适应性变异是探索植物对环境适应的基础。同质园试验是研究遗传与环境因素对植物生长代谢等影响的一种有效方法, 该研究利用同质园试验排除了环境梯度的影响, 通过常规石蜡切片、多重比较、相关性分析、一般线性模型分析等方法, 对7个不同种源地的蒙古莠(*Caryopteris mongholica*)叶片解剖结构及其影响因素进行了定量比较。结果表明, 7个种源地的蒙古莠叶片均为等面叶, 无海绵组织分化, 其上表皮细胞较下表皮细胞厚, 上栅栏组织较下栅栏组织厚; 叶片各解剖结构参数间存在显著的自相关性, 不同种源叶片解剖结构存在显著差异: 随种源地年平均气温升高, 叶厚度、栅栏组织厚度呈增大趋势, 其中, 最西南部的阿左旗种源蒙古莠叶片的上下栅栏组织、叶厚度及叶片结构紧密度值均最大, 表现出明显的抗旱特征。种源地经纬度、气温、降水等对解剖结构指标有显著的影响, 其解释程度为34.09%–81.43%。同质园试验说明, 种源地气候差异驱动的遗传变异是引起不同种源叶片解剖结构差异的重要因素。

关键词 蒙古莠; 同质园; 叶片; 解剖结构; 种源; 遗传变异

纪若璇, 于笑常, 远沈超, 白雪卡, 夏新莉, 尹伟伦, 刘超 (2020). 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, 44, 277–286. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0117

Geographical provenance variation of leaf anatomical structure of *Caryopteris mongholica* and its significance in response to environmental changes

Ji Ruo-Xuan, Yu Xiao, Chang Yuan, Shen Chao, Bai Xue-Qia, Xia Xin-Li, Yin Wei-Lun, and Liu Chao*

National Engineering Laboratory of Tree Breeding, College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract

Aims The genetic variation caused by long-term adaptation to the environment has significant influence on plant's growth and development. Leaves serve as the most important and sensitive organs to environmental changes. Understanding the adaptive variation of leaf anatomical structure in different environments is the basis for exploring the adaptation of plants to the environment.

Methods Common garden experiment is an effective method to study the effects of genetic and environmental factors on plant growth and metabolism. In this study, the influence of environmental gradients was eliminated by using the common garden experiment. Then we analyzed anatomical structures of leaves and its driving factors of *Caryopteris mongholica* from seven different provenances by using conventional paraffin section, multiple comparisons, correlation analysis, and general linear model analysis method.

Important findings *Caryopteris mongholica* from seven provenances had typical isobilateral leaves, with no differentiation of spongy tissue, and the upper epidermal cell was thicker than the lower epidermal cell. Meanwhile, the upper palisade tissue was thicker than the lower palisade tissue. There was a significant autocorrelation among anatomical parameters of leaves, and there were important differences among the anatomical structures of leaves from different provenances. With increasing mean annual temperature of provenances, the thickness of the leaves and palisade also showed an increasing trend, and the largest thickness of the upper palisade tissues, lower palisade tissues and leaf thickness were in the leaves of Alxa Left Banner, Nei Mongol, indicating a stronger

收稿日期Received: 2019-05-18 接受日期Accepted: 2020-01-29

基金项目: 国家水体污染控制与治理科技重大专项(2017ZX07101002)和国家自然科学基金(31600484和31770649)。Supported by the National Science and Technology Major Project for Water Pollution Control and Treatment (2017ZX07101002), and the National Natural Science Foundation of China (31600484 and 31770649).

* 通信作者Corresponding author (liuchao1306@163.com)

resistance to drought. The latitude, longitude, temperature and precipitation of different provenances had significant effects on the index of anatomical structure, with the explanatory power from 34.09% to 81.43%. The common garden experiment showed that the genetic variation driven by climate was one of the major factors that caused the difference in anatomical structure of leaves from different provenances.

Key words *Caryopteris mongholica*; common garden; leaf; anatomical structure; provenance; genetic variation

Ji RX, Yu X, Chang Y, Shen C, Bai XQ, Xia XL, Yin WL, Liu C (2020). Geographical provenance variation of leaf anatomical structure of *Caryopteris mongholica* and its significance in response to environmental changes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 277–286. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0117

植物在进化过程中, 受到外界温度、水分、光照等环境因素的长期作用而影响其建成, 逐步形成适应环境的表型和遗传特征。即使是同一物种, 长期生长在不同的地理环境中, 也会产生不同程度的基因分化, 以适应各自不同的生态位, 从而形成特定的种源特性(Smith *et al.*, 1997; Barboni *et al.*, 2004; Pigliucci, 2006; 胡梦瑶等, 2012)。植物自然群体分布的环境具有明显差异。从表型来看, 同一结构由于环境分化选择作用, 不同环境条件下的群体最适表型也存在差异, 而表型的差异归根结底是由控制表型的基因型不同所导致的。

叶片作为植物暴露在生活环境中面积最大的器官, 其外部形态特征、内部解剖结构等最能体现植物对环境因子的适应性进化(Wright *et al.*, 2001; Chartzoulakis *et al.*, 2002; 钟悦鸣等, 2017; 于海燕等, 2019), 开展叶片解剖结构分析, 对研究植物在极端生态环境下的适应策略具有重要意义。一般而言, 植物分布范围广泛, 各自生活在温度、水分等条件不相同的自然地理环境中, 在长期对环境适应过程中, 同种植物叶片的解剖结构表现出明显的差异(季子敬等, 2013; 郭婧宇, 2018)。叶片的这种功能性状差异可能既有自身的可塑性响应也有遗传变异, 以往研究中沿自然环境梯度的采样测定或单一站点控制实验很难区分两者的效应。全缘叶绿绒蒿(*Meconopsis integrifolia*)随着海拔升高, 株型变矮, 叶片组织结构紧密度增大(刘梦颖等, 2018); 生长于干旱地区的长梗扁桃(*Amygdalus pedunculata*)叶片较厚, 茸毛、蜡质等覆盖物增加, 而生长于年降水量充沛地区的长梗扁桃, 其叶片栅栏组织排列疏松, 叶厚度较薄(郭改改等, 2013)。这种叶片解剖结构特征的差异同时受到环境变异与自身遗传结构两个因素的影响。同质园试验即研究同一基因型的物种在不同环境下的初生与次生代谢的响应, 或不同基因型的物种在相同环境下的初生与次生代谢的响应。

将多个种源的植物在同地栽培, 在一定程度上控制环境与基因型间的相互作用, 最大程度地降低立地条件所造成的影响(王薪琪等, 2015; 陈嘉静等, 2019), 进而说明不同种源植物叶片解剖结构特征表现出的差异是由于原种源地环境差异造成的植物遗传性基因变异。这与先前关于环境和遗传因素共同影响(包括气候梯度和种源的影响)叶片解剖结构特征的研究有所不同, 这种同质园方法在局部适应性研究中的重要意义(de Villemereuil, 2016), 有助于我们更好地理解不同地理种源植物对全球变化的响应和适应机制。目前采用此法对不同种源内植物叶片解剖结构差异及其影响因素的相关分析较少。

蒙古莢(*Caryopteris mongholica*)属唇形科筋骨草亚科莢属(*Caryopteris*), 是我国干旱、半干旱地区一种耐旱、耐寒兼具观赏性的绿化灌木, 是防风固沙和水土保持的优良造林树种(李玉俊等, 1991; 韩磊等, 2008)。蒙古莢分布在东起呼伦贝尔典型草原区, 西至甘肃河西走廊西部和青海湖南部的广阔的蒙古高原上。然而, 不同的生长环境导致蒙古莢的生理特征和遗传结构均出现不同程度的变异, 这种对环境的适应性变异表现, 在叶片的解剖结构上尤为明显。白雪卡等(2018)对同质园栽培下8个不同种源蒙古莢光响应曲线的研究发现, 蒙古莢光合响应能力在不同种源间表现出明显不同, 光响应曲线也存在显著的差异。蒙古莢这种对环境的适应性变异在叶片的解剖结构上尤为明显, 在前人不同的研究中, 蒙古莢或为等面叶、无海绵组织分化(符亚儒等, 2005; 杨小玉, 2008; 李爱平等, 2010), 或为异面叶、叶肉中含有海绵组织(张源润等, 1999; 王晓江等, 2006; 田英等, 2010); 叶片厚度21.6–2180 μm , 变异极大。

为了研究不同种源植物叶片解剖结构的影响机制, 阐释干旱地区植物对气候变化的响应与适应,

我们将来自华北和西北7个地区的蒙古莠种植在同一环境条件下,排除外界环境因素差异的作用,采用石蜡切片法对蒙古莠叶片解剖结构特征进行研究,探讨以下问题:(1)不同种源蒙古莠叶片解剖结构的差异性;(2)种源地环境条件对叶片解剖结构的影响。以期进一步探讨植物的局域环境适应性进化,为今后蒙古莠的种质资源保护、遗传改良以及环境变异驱动的植物基因型差异对植物的作用机制提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

试验地点位于北京林业大学苗圃(40.01° N, 116.34° E),属暖温带半湿润大陆性季风气候。年平均气温11.8 °C,年最高气温37.5–42.6 °C,最低气温–19.5– –14.8 °C,年降水量500–650 mm,多集中于夏季,占全年降水量的70%,而春旱情况严重。试验地设置塑料遮雨棚以防止其他水分影响,雨天关闭,晴天打开。

1.2 试验材料

试验材料为蒙古莠一年生扦插苗。于2016年3月下旬,在内蒙古阿巴嘎旗、阿拉善左旗(阿左旗)、东乌旗、鄂托克旗蒙西镇、凉城、河北康保县、陕西神木市(种源地地理环境见表1)采取生长良好的蒙古莠植株,剪取长度约为20 cm左右的枝条茎段,

放置于湿布中保存,立即带回北京。将不同种源地的扦插枝条经0.1%生根粉ABT1 (中国林业科学研究院林业研究所)处理后扦插于450 mm × 450 mm的花盆中。种植土为沙壤土(草炭土:壤土:沙子体积比为4:4:3),与蒙古莠的野外土壤成分相似,所有种源材料种植在同一土壤条件下。

2017年9月中旬,每个种源挑选长势相似的扦插苗3–5株,每株取枝条中部成熟叶片3片,于叶片主脉两侧剪取约1 cm × 1 cm的正方形叶块,放入FAA固定液(甲醛:乙酸:70%乙醇= 1:1:18)中,迅速带回实验室用于叶片解剖结构测定。

1.3 试验方法

采用常规石蜡切片法(冯永庆等, 2008)制作石蜡切片。将固定24 h以上的叶块,经70%、85%、95%、100%四个浓度酒精脱水,二甲苯透明,石蜡浸透包埋(包埋所用石蜡熔点为56–57 °C),待凝固后切片,切片厚度8–10 μm,番红-固绿双重染色,中性树胶封片,将其制作为永久切片(de Lima Silva *et al.*, 2014)。在Leica DM2500显微镜(Leica, Wezlar, Germany)下观察,并用Leica LAS AF软件拍照记录。

用Image J软件测量叶片的上角质层厚度,上、下表皮细胞厚度,上、下栅栏组织厚度,叶厚度等叶解剖结构指标,并计算叶片结构紧密度、栅栏组织总厚度(李芳兰和包维楷, 2005),每个指标重复测量5组数据。

表1 蒙古莠种源地基本情况

Table 1 Basic conditions of *Caryopteris mongholica* provenances

种源地 Provenances	纬度 Latitude (° N)	经度 Longitude (° E)	海拔 Altitude (m)	年降水量 MAP (mm)	年平均气温 MAT (°C)	生长季降水量 GSP (mm)	生长季平均气温 GST (°C)	最冷月平均气温 TCM (°C)	潜在蒸散量 PE (mm)
内蒙古阿巴嘎旗 Abaga Banner Nei Mongol	43.90	115.35	1 177	224.03	2.9	434.71	17.74	–19.85	588.04
内蒙古阿拉善左旗 Alxa Left Banner Nei Mongol	38.88	105.72	1 670	162.54	9.90	315.52	21.05	–7.51	712.81
内蒙古东乌旗 Dongwu Banner Nei Mongol	45.73	116.79	1 017	200.72	2.46	415.46	17.76	–20.52	531.06
内蒙古蒙西 Mengxi Nei Mongol	40.08	106.92	1 193	118.00	8.92	243.64	20.95	–9.58	702.17
内蒙古凉城 Liangcheng Nei Mongol	40.66	112.30	1 429	313.75	5.18	611.46	17.13	–13.17	580.80
陕西神木 Shenmu Shaanxi	39.29	110.33	1 209	369.79	9.78	729.85	20.85	–7.64	706.91
河北康保 Kangbao Hebei	41.99	114.85	1 590	279.72	3.82	556.53	16.78	–15.22	544.06

GSP, growth season precipitation; GST, growth season temperature; MAP, mean annual precipitation; MAT, mean annual temperature; PE, potential evaporation; TCM, temperature of coldest month.

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0117

叶片解剖结构指标:

叶片结构紧密度(*Tight*) = 栅栏组织厚度/叶片厚度 × 100%

栅栏组织总厚度 = 上栅栏组织厚度 + 下栅栏组织厚度

叶片解剖结构可塑性指标:

变异系数 = 标准差/算数平均值

可塑性指数 = (最大值 - 最小值)/最大值

根据蒙古莠不同种源地的经度与纬度, 从 ArcGIS 10.2 的 WorldCLIM 全球高分辨率气候数据库 (Hijmans *et al.*, 2005) 中选取各样地的月平均气候数据 (2007–2016 年), 并计算各气候指标大小。气候指标包括: 年降水量 (*MAP*)、生长季降水量 (*GSP*)、降水年较差 (*ARP*)、年平均气温 (*MAT*)、生长季平均气温 (*GST*)、气温年较差 (*ART*)、潜在蒸散量 (*PE*)。

1.4 数据分析

用方差分析多重比较法, 比较不同种源蒙古莠叶片解剖结构参数差异。用 Pearson 相关性分析方法

分析叶片解剖结构参数与种源地环境因子的相关关系。

结合一般线性模型 (GLM) ANOVA 分析种源地气候对蒙古莠叶解剖结构参数值的影响作用大小 (He *et al.*, 2009)。基于种源地环境因素与叶片解剖结构参数值的相关关系, 选取 *MAP*、*MAT*、*PE*、海拔 (*Alt*)、地理位置 (*Site*) 等 5 个种源地气候环境因子进入模型。

数据分析在 Excel、R 3.2.2 中完成。

2 结果

2.1 蒙古莠叶片解剖结构特征

观察蒙古莠叶片解剖结构, 7 个种源的蒙古莠叶片均为等面叶, 叶片厚度在 192.34–270.30 μm 之间 (表 2); 其内部结构可分为表皮、叶肉和叶脉 3 个基本部分 (图 1)。上表皮 (UEC)、下表皮 (LEC) 均由单层细胞组成, 细胞通常呈长方形或矩圆形, 上表皮细胞厚度 9.87–26.46 μm, 其变异系数与可塑性指数最

表 2 蒙古莠叶片解剖结构指标

Table 2 Leaf anatomical indices of *Caryopteris mongholica*

解剖结构指标 Anatomical indexes	观测数目 Number of observations	平均值 Average	标准偏差 Standard deviation	均值的 95% 置信区间 95% confidence interval of mean	最大值 Maximum	最小值 Minimum	变异系数 Variation coefficient	可塑性指数 Plasticity index
上角质层厚度 Cuticle thickness (μm)	70	6.87	1.66	6.05–7.70	11.92	5.07	0.24	0.57
上表皮细胞厚度 UEC thickness (μm)	70	18.53	5.37	15.86–21.20	26.46	9.87	0.29	0.63
下表皮细胞厚度 LEC thickness (μm)	70	11.14	2.32	9.99–12.30	17.64	8.74	0.21	0.50
上栅栏组织厚度 UPT thickness (μm)	70	106.35	17.94	97.43–115.27	146.64	89.24	0.17	0.39
下栅栏组织厚度 LPT thickness (μm)	70	76.17	13.44	69.48–82.85	109.42	59.57	0.18	0.46
栅栏组织总厚度 PT thickness (μm)	70	182.52	29.16	168.02–197.02	243.12	156.05	0.16	0.36
叶厚度 <i>LT</i> (μm)	70	220.02	25.71	207.24–232.80	270.30	192.34	0.12	0.29
叶片结构紧密度 <i>Tight</i> (%)	70	0.83	0.04	0.80–0.85	0.90	0.74	0.05	0.18

LEC, lower epidermal cell; LPT, lower palisade tissue; *LT*, leaf thickness; PT, palisade tissue; UEC, upper epidermal cell; UPT, upper palisade tissue.

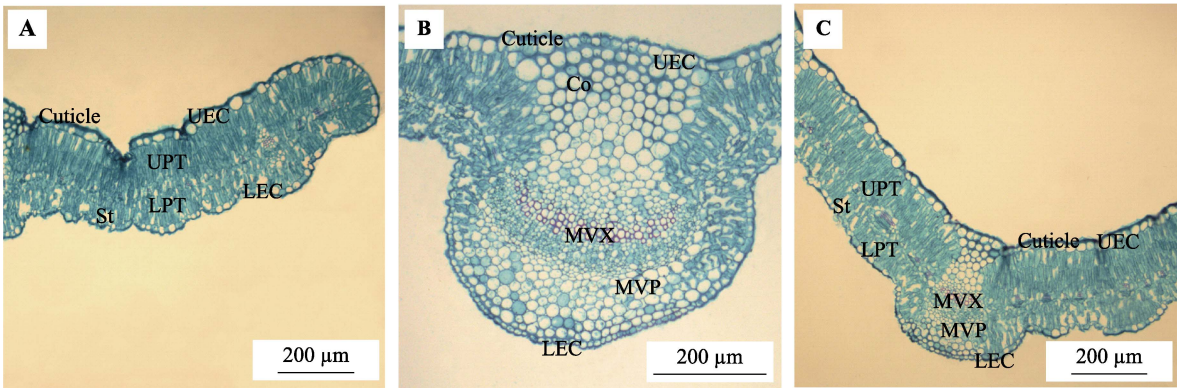


图 1 蒙古莠叶片横切面。A, 叶肉结构。B, 主脉结构。C, 主脉及叶肉结构。Co, 厚角组织; Cuticle, 上角质层; LEC, 下表皮细胞; LPT, 下栅栏组织; MVP, 主脉韧皮部; MVX, 主脉木质部; St, 孔下室; UEC, 上表皮细胞; UPT, 上栅栏组织。

Fig. 1 Leaf cross section of *Caryopteris mongholica*. A, Mesophyll structure. B, Main vein structure. C, Mesophyll and main vein structure. Co, collenchyma; LEC, lower epidermal cell; LPT, lower palisade tissue; MVP, main vein phloem; MVX, main vein xylem; St, stomatal chamber; UEC, upper epidermal cell; UPT, upper palisade tissue.

大; 下表皮细胞厚度8.74–17.64 μm , 所有种源地上表皮细胞厚度均大于下表皮细胞厚度; 叶表面密被表皮毛; 上、下表皮细胞外均有角质层, 但上表皮细胞外壁角质层较厚, 上角质层(Cuticle)厚度5.07–11.92 μm ; 叶肉由发达的栅栏组织(PT)组成, 无海绵组织。栅栏组织一般为3–4层长柱状薄壁细胞, 排列紧密, 上栅栏组织(UPT)厚度89.24–146.64 μm , 下栅栏组织(LPT)厚度59.57–109.42 μm , 上栅栏组织厚度大于下栅栏组织厚度; 叶片结构紧密度(Tight)范围0.74–0.90, 其变异系数与可塑性指数最小(表2)。主脉含有一个或几个维管束, 其中木质部(MVX)位于近轴面, 韧皮部(MVP)位于远轴面。从

表3可以看出, 不同种源蒙古莠叶片解剖结构的多数参数值具有明显差异, 且波动范围较大。

2.2 叶片解剖结构参数间的自相关性

由表4可得, 多数叶片解剖结构参数间存在明显的自相关, 其中, UPT厚度、LPT厚度、PT厚度、LT以及Tight这5组参数两两之间都极显著正相关($p < 0.01$)。此外, Cuticle与LEC厚度间也表现出极显著的相关性($p < 0.01$), 但这两个参数与其他参数均无相关关系。

2.3 不同种源蒙古莠叶片解剖结构参数间的差异

由表3可得, 除下表皮厚度这一指标外, 其他7个叶片解剖指标间表现出显著的差异($p < 0.05$)。凉

表3 7个种源蒙古莠叶片解剖结构特征参数(平均值 \pm 标准误差)

Table 3 Leaf anatomical parameters of *Caryopteris mongholica* from seven provenances (mean \pm SE)

种源地 Provenance	上角质层厚度 Cuticle thickness (μm)	上表皮 细胞厚度 UEC thickness (μm)	下表皮 细胞厚度 LEC thickness (μm)	上栅栏 组织厚度 UPT thickness (μm)	下栅栏 组织厚度 LPT thickness (μm)	栅栏组织总厚度 PT thickness (μm)	叶厚度 LT (μm)	叶片结构紧密度 Tight (%)
内蒙古阿巴嘎旗 Abaga Banner, Nei Mongol	8.44 \pm 1.74 ^{ab}	19.63 \pm 1.33 ^{ab}	13.98 \pm 2.08 ^a	95.13 \pm 1.52 ^{cd}	63.87 \pm 2.15 ^d	159.01 \pm 2.07 ^d	200.23 \pm 0.56 ^c	0.797 \pm 0.012 ^c
内蒙古阿拉善左旗 Alxa Left Banner, Nei Mongol	5.92 \pm 0.76 ^{bc}	13.35 \pm 1.21 ^c	9.81 \pm 0.54 ^a	137.94 \pm 4.35 ^a	102.50 \pm 4.58 ^a	240.44 \pm 1.56 ^a	269.52 \pm 0.60 ^a	0.893 \pm 0.006 ^a
内蒙古东乌旗 Dongwu Banner, Nei Mongol	5.83 \pm 0.97 ^{bc}	22.76 \pm 1.23 ^a	12.81 \pm 2.04 ^a	100.62 \pm 6.13 ^{cd}	70.81 \pm 2.13 ^{bc}	171.43 \pm 7.51 ^{cd}	212.83 \pm 7.49 ^{bc}	0.803 \pm 0.009 ^{bc}
内蒙古蒙西 Mengxi, Nei Mongol	5.09 \pm 0.20 ^c	16.19 \pm 2.17 ^{bc}	10.61 \pm 0.69 ^a	115.80 \pm 7.09 ^b	72.99 \pm 0.51 ^{bc}	188.79 \pm 7.59 ^c	220.67 \pm 8.06 ^b	0.857 \pm 0.007 ^{ab}
内蒙古凉城 Liangcheng, Nei Mongol	8.82 \pm 0.35 ^a	23.69 \pm 1.27 ^a	11.29 \pm 0.08 ^a	104.91 \pm 3.71 ^{bc}	67.20 \pm 7.11 ^{bc}	172.11 \pm 10.46 ^{cd}	224.58 \pm 2.62 ^b	0.767 \pm 0.038 ^c
陕西神木 Shenmu, Shaanxi	6.45 \pm 0.69 ^{abc}	12.42 \pm 2.39 ^c	10.09 \pm 1.50 ^a	90.30 \pm 1.11 ^d	78.22 \pm 4.04 ^b	168.52 \pm 4.57 ^d	197.48 \pm 5.33 ^c	0.853 \pm 0.001 ^{ab}
河北康保 Kangbao, Hebei	6.73 \pm 0.80 ^{abc}	23.08 \pm 1.74 ^a	10.34 \pm 0.85 ^a	96.90 \pm 3.03 ^{cd}	68.08 \pm 0.17 ^{bc}	164.98 \pm 2.90 ^d	211.67 \pm 5.12 ^{bc}	0.780 \pm 0.023 ^c

表中字母为各解剖结构参数的一维方差分析进行的Duncan多重比较检验分组, 同列不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

LEC, lower epidermal cell; LPT, lower palisade tissue; LT, leaf thickness; PT, palisade tissue; UEC, upper epidermal cell; UPT, upper palisade tissue. Letters in the table indicate the Duncan multiple comparison test grouping performed by one-dimensional analysis of variance for each anatomical parameter, with different letters of the same column indicating significant differences ($p < 0.05$).

表4 蒙古莠叶片解剖性状相关性分析

Table 4 Correlation analyses of *Caryopteris mongholica* leaf anatomical characters

相关系数 Correlation coefficient	上角质层 厚度 Cuticle thickness (μm)	上表皮 细胞厚度 UEC thickness (μm)	下表皮 细胞厚度 LEC thickness (μm)	上栅栏 组织厚度 UPT thickness (μm)	下栅栏 组织厚度 LPT thickness (μm)	栅栏组织 总厚度 PT thickness (μm)	叶厚度 LT (μm)	叶片结构 紧密度 Tight (%)
上角质层厚度 Cuticle thickness (μm)								
上表皮细胞厚度 UEC thickness (μm)	0.201							
下表皮细胞厚度 LEC thickness (μm)	0.590**	0.107						
上栅栏组织厚度 UPT thickness (μm)	-0.246	-0.355	-0.203					
下栅栏组织厚度 LPT thickness (μm)	-0.434	-0.545*	-0.436	0.721**				
栅栏组织总厚度 PT thickness (μm)	-0.351	-0.470*	-0.326	0.948**	0.904**			
叶厚度 LT (μm)	-0.260	-0.268	-0.259	0.945**	0.825**	0.962**		
叶片结构紧密度 Tight (%)	-0.432	-0.770*	-0.391	0.683**	0.806**	0.792**	0.595**	

LEC, lower epidermal cell; LPT, lower palisade tissue; LT, leaf thickness; PT, palisade tissue; UEC, upper epidermal cell; UPT, upper palisade tissue. **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$.

城的蒙古莼叶片的Cuticle、UEC厚度值最大, 蒙西的Cuticle值最小, 神木的UEC厚度值最小; 阿巴嘎的LEC厚度值最大; 阿左旗的UPT厚度、LPT厚度、PT厚度以及LT值均最大, 其Tight值亦是最大。

2.4 种源地环境对蒙古莼解剖结构参数的影响

由表5可得, 蒙古莼叶片解剖结构指标与一个或多个种源地地理位置(经纬度)、温度、降水之间具有显著的相关性。

经度、纬度除与UEC厚度呈正相关关系外, 与UPT厚度、LPT厚度、PT厚度、LT、Tight 5个参数呈负相关关系($p < 0.05$)。地理梯度上呈现自西向东、

自南向北, UEC厚度逐渐增大, UPT厚度、LPT厚度、PT厚度、LT、Tight逐渐减小的趋势。

UPT厚度、LPT厚度、PT厚度、LT、Tight均与MAT显著正相关($p < 0.05$); 而UEC厚度与MAT、GST显著负相关($p < 0.05$), 与ART显著正相关($p < 0.05$)。即随环境温度升高, UPT厚度、LPT厚度、PT厚度、LT、Tight增大, UEC厚度减小。

降水指标(MAP、GSP、ARP)仅与UPT厚度($p < 0.01$)、LT ($p < 0.05$)、PT厚度($p < 0.05$)显著负相关。

2.5 种源地气候对各解剖结构参数的GLM分析

通过表6中ANOVA GLM分析可知, 原种源地

表5 种源地环境因素与蒙古莼叶片解剖结构参数的相关系数

Table 5 Correlation coefficient of environmental conditions in provenances and leaf anatomical characters of *Caryopteris mongholica*

相关系数 Correlation coefficient	上角质层厚度 Cuticle thick- ness (μm)	上表皮 细胞厚度 UEC thickness (μm)	下表皮 细胞厚度 LEC thickness (μm)	上栅栏 组织厚度 UPT thickness (μm)	下栅栏 组织厚度 LPT thickness (μm)	栅栏组织 总厚度 PT thickness (μm)	叶厚度 LT (μm)	叶片结构 紧密度 Tight (%)
纬度 Latitude (°N)	0.328	0.638**	0.451	-0.526*	-0.694**	-0.643**	-0.529*	-0.724**
经度 Longitude (°E)	0.437	0.704**	0.366	-0.787**	-0.801**	-0.854**	-0.730**	-0.886**
海拔 Altitude (m)	-0.124	-0.034	-0.358	0.547*	0.579*	0.604**	0.690**	0.237
年降水量 MAP (mm)	0.261	0.074	-0.103	-0.671**	-0.250	-0.528*	-0.555*	-0.307
生长季降水量 GSP (mm)	0.244	0.085	-0.110	-0.689**	-0.269	-0.548*	-0.575*	-0.321
降水年较差 ARP (mm)	0.348	0.195	-0.064	-0.640**	-0.236	-0.503*	-0.495*	-0.365
年平均气温 MAT (°C)	-0.446	-0.803**	-0.421	0.534*	0.735**	0.668**	0.495*	0.860**
生长季平均气温 GST (°C)	-0.476*	-0.863*	-0.290	0.512*	0.672**	0.625**	0.424	0.880**
气温年较差 ART (°C)	0.338	0.503*	0.529*	-0.426	-0.626**	-0.551*	-0.465	-0.597**

LEC, lower epidermal cell; LPT, lower palisade tissue; LT, leaf thickness; PT, palisade tissue; UEC, upper epidermal cell; UPT, upper palisade tissue. ARP, annual relatively precipitation; ART, annual relatively temperature; GSP, growth season precipitation; GST, growth season temperature; MAP, mean annual precipitation; MAT, mean annual temperature. ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$.

表6 种源地气候(年降水量、年平均气温、潜在蒸散量、海拔、位置)对蒙古莼叶片各个解剖结构参数的GLM分析

Table 6 Summary of general linear models for the effect of climate variations in different provenances (MAP, MAT, PE, Alt, Site) on individual leaf anatomical characters of *Caryopteris mongholica*

气候因子 Climate factor	上角质层厚度 Cuticle thickness			上表皮细胞厚度 UEC thickness			下表皮细胞厚度 LEC thickness			叶厚度 LT		
	df	%SS	Sig.	df	%SS	Sig.	df	%SS	Sig.	df	%SS	Sig.
年降水量 MAP	1	10.13	0.147	1	0.12	0.804	1	0.98	0.646	1	31.40	$6.8 \times 10^{-6***}$
年平均气温 MAT	1	20.77	0.049*	1	65.82	$2.3 \times 10^{-4***}$	1	16.78	0.082*	1	21.69	$3.0 \times 10^{-5***}$
潜在蒸散量 PE	1	4.08	0.339	1	9.20	0.055*	1	16.33	0.085	1	14.34	$1.5 \times 10^{-4***}$
海拔 Alt	1	2.74	0.430	1	0.00	0.999	1	0.08	0.894	1	16.76	$8.3 \times 10^{-5***}$
位置 Site	4	26.20	0.248	4	7.86	0.438	4	26.52	0.276	4	12.50	0.004**
残差 Residuals	9	36.09		9	17		9	39.30		9	3.31	
气候因子 Climate factor	上栅栏组织厚度 UPT thickness			下栅栏组织厚度 LPT thickness			栅栏组织总厚度 PT thickness			叶片结构紧密度 Tight		
	df	%SS	Sig.	df	%SS	Sig.	df	%SS	Sig.	df	%SS	Sig.
年降水量 MAP	1	45.93	$4.7 \times 10^{-6***}$	1	4.78	0.023*	1	27.38	$1.6 \times 10^{-7***}$	1	8.93	0.028*
年平均气温 MAT	1	24.59	$5.8 \times 10^{-5***}$	1	57.74	$5.5 \times 10^{-6***}$	1	44.37	$1.9 \times 10^{-8***}$	1	71.89	$4.1 \times 10^{-5***}$
潜在蒸散量 PE	1	6.28	0.006**	1	5.48	0.017*	1	6.78	$5.2 \times 10^{-5***}$	1	0.61	0.514
海拔 Alt	1	8.65	0.002**	1	8.33	0.006**	1	9.66	$1.3 \times 10^{-5***}$	1	0.12	0.772
位置 Site	4	10.13	0.019*	4	17.91	0.008**	4	10.62	$1.6 \times 10^{-4***}$	4	6.65	0.097*
残差 Residuals	9	4.41		9	5.76		9	1.18		9	11.81	

df, 自由度; %SS, 解释度; Sig., 显著性。

LEC, lower epidermal cell; LPT, lower palisade tissue; LT, leaf thickness; PT, palisade tissue; UEC, upper epidermal cell; UPT, upper palisade tissue. Alt, altitude; MAP, mean annual precipitation; MAT, mean annual temperature; PE, potential evaporation. ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$ 。

气候(温度、降水、蒸散)驱动的遗传变异对蒙古莠各解剖结构参数有显著作用,其解释度在34.09%–81.43%间,对LEC厚度的解释度最小(34.09%),对Tight的解释度最大(81.43%)。种源地气候因子中,MAT对所选8个叶片解剖结构指标均有显著影响,其中,对UEC厚度、UPT厚度、LPT厚度、PT厚度、LT、Tight这6个指标有极显著影响($p < 0.001$),解释程度在21.69%–71.89%间。PE对UEC厚度、UPT厚度、LPT厚度、PT厚度、LT有显著影响($p < 0.05$),解释程度在5.48%–14.34%间。MAP对UPT厚度、LPT厚度、PT厚度、LT、Tight显著影响的解释程度在4.78%–45.93%间,其中,对UPT厚度、PT厚度、LT这3个指标有极显著影响($p < 0.001$)。海拔对UPT厚度、LPT厚度、PT厚度、LT有显著影响($p < 0.01$),解释程度在8.33%–16.76%间。温度对蒙古莠叶片解剖结构参数的解释度大于水分与海拔。

3 讨论

3.1 不同种源间的叶解剖结构特征

叶片是反映植物在不同生态环境条件下特点的首要器官,其形态结构是自身生理代谢的需要和对外界环境的逐渐适应,也是植物对环境变化最为敏感的一个器官(覃凤飞等, 2012)。同一种植物生长在不同的环境中,叶片的解剖结构会表现出不同程度的分化差异。

本研究通过对同质园栽培下7个种源蒙古莠叶片解剖结构的观察,发现7个种源地的蒙古莠叶片均为典型的等面叶,叶片由紧密排列的上表皮、发达的栅栏组织和下表皮构成,无海绵组织分化,是旱生植物最常见的叶片结构(Delzon, 2015),与贺一鸣(2018)、杨小玉(2008)、李爱平等(2010)、符亚儒等(2005)对蒙古莠叶片解剖结构观察结果一致。蒙古莠叶片解剖结构参数的数量化分析表明,上表皮细胞厚度均大于下表皮细胞厚度,这种结构有利于气体交换(陈旭等, 2019); 7个种源蒙古莠叶片的7个解剖结构参数存在显著差异(表3),其中,叶厚度变化范围为192.34–270.30 μm ,变异系数为0.12,与符亚儒等(2005)、李爱平等(2010)的测量结果近似。

3.2 叶解剖结构与种源地环境因子的关系

原种源地的地理位置(经纬度)、温度(MAT、ART)、MAP、PE、Alt与叶片解剖结构指标密切相关(表6),能够很好地解释其遗传变异程度,其中种

源地气候(MAT、MAP、PE)对蒙古莠叶片解剖结构解释程度在34.09%–81.43%之间。季子敬等(2013)对兴安落叶松(*Larix gmelinii*)针叶解剖结构的分析研究中发现,针叶长期适应当地环境条件后,在解剖结构特征上也产生了具有遗传能力的变异。赵小仙等(2015)对蒙古沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)叶片解剖结构分析研究中发现,解剖结构的差异与经纬度、MAT、MAP的变化有极显著相关性。白雪卡等(2018)对不同种源蒙古莠光响应特性的研究中也同样证明,种源地气候驱动的遗传变异对蒙古莠光合作用参数有显著的解释力,解释程度在16.65%–73.52%之间,与本研究的解释力近似。本研究中,上角质层厚度、上下表皮细胞厚度、下栅栏组织厚度、栅栏组织总厚度、叶片结构紧密度主要受MAT的影响,解释程度在20.77%–71.89%之间(表6);上栅栏组织厚度、叶厚度主要受MAP影响,解释程度在31.40%–45.93%之间(表6)。相对而言,温度对蒙古莠叶片解剖结构参数的解释度大于水分,这与田丽丽等(2019)对大叶种茶树叶片解剖结构的分析不谋而合,其研究发现叶片生长受到温度、降水和光照因子等综合因素的影响,叶片结构的差异则主要受到温度影响。

3.3 叶解剖结构的适应性

本研究中的MAT与叶片结构紧密度相关性最强(表5),叶片结构紧密度随温度升高而增大,这可能是由于高温时植物呼吸与代谢作用加强,加剧了水分散失,导致叶肉组织向着提高光合效率和水分储量方向发展。而发达的栅栏组织可以有效地储存水分,栅栏组织的细胞排列越紧密,细胞间隙越少,叶片结构紧密度就越大,能更好地适应高温环境。最西南部的阿拉善左旗属高温少雨地区,潜在蒸散量最大,导致该种源的蒙古莠叶片的上下栅栏组织厚度、叶厚度以及叶片结构紧密度均最大(表1,表3)。除了与栅栏组织有关的参数外,GST与上角质层厚度、上表皮细胞厚度呈现出显著的负相关性,即上角质层厚度与上表皮细胞厚度随生长季温度的降低而增大。叶表皮外角质层是由表皮细胞合成的脂类和碳水化合物的聚合物组成(Kolattukudy, 1996),角质层越厚,蜡被越厚,相对的抗寒能力就越好;而较大的表皮细胞厚度有利于光的透射,且具有较强的贮水作用,当温度降低时,植物叶片可能通过增加表皮细胞厚度来保证光合作用的正常进行,并

将水分存储其中来应对栅栏组织厚度的减小。自相关性分析(表4)表明,上角质层厚度与下表皮细胞厚度间存在显著正相关关系($p < 0.01$),即上角质层厚度发生变化时,会引起下表皮细胞厚度发生正向变化。*MAP*、*GSP*均与上栅栏组织厚度相关性最强(表5),与栅栏组织总厚度、叶片厚度显著负相关($p < 0.05$),即这3个解剖结构指标随降水量的增大而减小,这可能是因为环境水分充足时,植物不需要储存过多的水分。由此可见,受水分含量变化影响最大的是上栅栏组织厚度,其次是叶厚度与栅栏组织总厚度,而下栅栏组织厚度与降水量没有表现出明显的相关性。同时,自相关性分析(表4)表明,上栅栏组织厚度、栅栏组织总厚度、叶厚度这3个指标显著正相关($p < 0.01$),即任一指标变化,会引起其他两个指标发生协同变化,其中上栅栏组织厚度变化是蒙古莠叶片应对生境水分含量变化最主要的方式。

4 小结

蒙古莠在我国分布区域广泛,生长环境条件差异较大,为满足自身正常的生长,对环境和气候条件的适应就至关重要。植物形态结构是植物适应环境而进化出的生存策略,由于环境分化选择作用,植物逐步形成适应环境的表型和遗传特征,表现出独特的种源特性;即使将不同种源植物移植到相同环境下生长,其叶片的解剖结构等表型特征仍存在着差异(马小芬等, 2013)。这种不同种源间特性的差异正是植物趋异适应的体现,归根结底是由于控制表型的基因型不同所导致的。本研究采用同质园法,削弱不同种源地环境对植物个体性状的影响,将原种源气候差异驱动的遗传变异对蒙古莠叶片解剖结构的影响作为研究重点,分析结果表明对蒙古莠解剖结构参数有显著的解释力。植物对原生境地气候条件长期适应,已经产生了遗传结构上的差异,不同种源蒙古莠叶片解剖结构的差异是其适应特有环境的体现;同时,不同解剖结构间存在着协同变化,反映出植物对于干旱环境的良好适应性,这种适应性策略与近年来提出的叶经济谱概念吻合(Wright *et al.*, 2004; Pigliucci, 2006)。研究结果可为蒙古莠优良抗逆种源选择、遗传资源保护等提供实际应用指导,并为进一步探究全球变化背景下蒙古莠叶解剖结构对环境变化的响应机制等提供重要的理论依据。此

外,造成不同种源蒙古莠叶片解剖结构差异的因素还有很多,包括种源地土壤、 CO_2 浓度等其他环境因素,还需在今后的研究中进一步地深入和细化。

参考文献

- Bai XQ, Liu C, Ji RX, Shen C, Wang XP (2018). Effects of origin climate on light response characteristics of *Caryopteris mongholica*. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 8425–8433. [白雪卡, 刘超, 纪若璇, 沈超, 王襄平 (2018). 种源地气候对蒙古莠光响应特性的影响. *生态学报*, 38, 8425–8433.]
- Barboni D, Harrison SP, Bartlein PJ, Jalut G, New M, Prentice IC, Sanchez-Goni MF, Spessa A, Davis B, Stevenson AC (2004). Relationships between plant traits and climate in the mediterranean region: a pollen data analysis. *Journal of Vegetation Science*, 15, 635–646.
- Chartzoulakis K, Patakas A, Kofidis G, Bosabalidis A, Nastou A (2002). Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*, 95, 39–50.
- Chen JJ, Yu H, Xu CB, Zhong QL (2019). Effects of provenance and common garden environment on leaf functional traits of *Machilus pauhoi* seedlings. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 25, 648–654. [陈嘉静, 余华, 徐朝斌, 钟全林 (2019). 种源与同质园环境对刨花楠幼苗叶功能性状的影响. *应用与环境生物学报*, 25, 648–654.]
- Chen X, Liu HK, Wang Q, Zou HY, Zhu QL, Wang YP (2019). Leaf anatomical characteristics of 11 tree species in the homogeneous habitats of eastern Shandong Province hills. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 25, 655–664. [陈旭, 刘洪凯, 王强, 邹红阳, 朱启良, 王延平 (2019). 鲁东丘陵同质生境中11个树种叶解剖学特性比较. *应用与环境生物学报*, 25, 655–664.]
- de Lima Silva A, da Silva Alves MV, Coan AI (2014). Importance of anatomical leaf features for characterization of three species of *Mapania* (Mapanioideae, Cyperaceae) from the Amazon Forest, Brazil. *Acta Amazonica*, 44, 447–456.
- de Villedieu P, Gaggiotti OE, Moutere M, Till-Bottraud I (2016). Common garden experiments in the genomic era: new perspectives and opportunities. *Heredity*, 116, 249–254.
- Delzon S (2015). New insight into leaf drought tolerance. *Functional Ecology*, 29, 1247–1249.
- Feng YQ, Qin L, Ma HP (2008). The discussion on efficiency and quality of paraffin section in plant microscopy technique course. *Experimental Technology and Management*, 25, 160–162. [冯永庆, 秦岭, 马焕普 (2008). 植物显微技术课程中石蜡制片实验教学效率和质量的探讨. *实验技术与管理*, 25, 160–162.]

- Fu YR, Ma BL, Wang ZL, Yang W (2005). Characteristics of 4 native tree species adapted to arid environment in northern Shaanxi sand-blown area and utilization prospect. *Journal of Desert Research*, 25, 386–390. [符亚儒, 麻保林, 王子玲, 杨伟 (2005). 陕北风沙区4种乡土树种适应干旱环境的特性及利用前景. 中国沙漠, 25, 386–390.]
- Guo GG, Feng B, Ma BL, Zhang YL, Guo CH, Jing ZB (2013). Leaf anatomical structures of different regional *Amygdalus pedunculata* Pall. and their drought resistance analysis. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 720–728. [郭改改, 封斌, 麻保林, 张应龙, 郭春会, 井赵斌 (2013). 不同区域长柄扁桃叶片解剖结构及其抗旱性分析. 西北植物学报, 33, 720–728.]
- Guo JY (2018). *Difference on Leaf Morphology Anatomical Structure and Environmental Heterogeneous of Three Psammophytes*. Master degree dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. [郭婧宇 (2018). 三种沙生植物叶形态、结构差异性及其环境分异. 硕士学位论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.]
- Han L, He KN, Lu XJ, Wang ZL (2008). Changes and environmental effects of leaf water potential of *Caryopteris mongolica* in Qinghai alpine semi-arid area. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 28, 1–5. [韩磊, 贺康宁, 芦新建, 王占林 (2008). 青海高寒半干旱区蒙古莠叶水势变化及其与环境因素的关系. 水土保持通报, 28, 1–5.]
- He JS, Wang XP, Flynn DFB, Wang L, Schmid B, Fang JY (2009). Taxonomic, phylogenetic, and environmental trade-offs between leaf productivity and persistence. *Ecology*, 90, 2779–2791.
- He YM (2018). *Studies on Ecological Adaptation and Reproductive Strategy of Caryopteris mongolica*. PhD dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. [贺一鸣 (2018). 蒙古莠种群生态适应及繁殖更新策略. 博士学位论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.]
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hu MY, Zhang L, Luo TX, Shen W (2012). Variations in leaf functional traits of *Stipa purpurea* along a rainfall gradient in Xizang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 136–143. [胡梦瑶, 张林, 罗天祥, 沈维 (2012). 西藏紫花针茅叶功能性状沿降水梯度的变化. 植物生态学报, 36, 136–143.]
- Ji ZJ, Quan XK, Wang CK (2013). Variations in leaf anatomy of *Larix gmelinii* reflect adaptation of its photosynthetic capacity to climate changes. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 6967–6974. [季子敬, 全先奎, 王传宽 (2013). 兴安落叶松针叶解剖结构变化及其光合能力对气候变化的适应性. 生态学报, 33, 6967–6974.]
- Kolattukudy PE (1996). Biosynthetic pathways of cutin and waxes, and their sensitivity to environmental stresses. *Plant Cuticles*, 83–108.
- Li AP, Wang XJ, Yang XY, Zhang L (2010). Evaluation of drought resistance capacity of desert shrubs in Hobq desert based on characteristics of leaf anatomical structure. *Journal of Desert Research*, 30, 1405–1410. [李爱平, 王晓江, 杨小玉, 张雷 (2010). 库布齐沙漠几种沙生灌木叶解剖结构耐旱特征研究. 中国沙漠, 30, 1405–1410.]
- Li FL, Bao WK (2005). Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change. *Chinese Bulletin of Botany*, 40, 118–127. [李芳兰, 包维楷 (2005). 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, 40, 118–127.]
- Li YJ, Li XR, Yang XL (1991). A study on the character of ecology and physiology of aromatic plant—*Caryopteris mongolica* Bge. *Journal of Desert Research*, 11, 53–59. [李玉俊, 李新荣, 杨喜林 (1991). 芳香植物——蒙古莠的生态生理特性及其栽培技术. 中国沙漠, 11, 53–59.]
- Liu MY, Liu GL, Kang YX, Zhang S, Wu Y, Wang Y (2018). Responses of leaf morphological and anatomical structure to elevation in an alpine plant *Meconopsis integrifolia*. *Chinese Journal of Ecology*, 37, 35–42. [刘梦颖, 刘光立, 康永祥, 张硕, 吴云, 王玉 (2018). 高山植物全缘叶绿绒蒿叶片形态及解剖结构对海拔的响应. 生态学杂志, 37, 35–42.]
- Ma XF, Wang XF, Li Q, He X (2013). The analysis of drought resistance and the comparison of anatomical structures of the leave of *Xanthoceras sorbifolia* Bunge introduced from different regions. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 27, 92–96. [马小芬, 王兴芳, 李强, 贺晓 (2013). 不同种源地文冠果叶片解剖结构比较及抗旱性分析. 干旱区资源与环境, 27, 92–96.]
- Pigliucci M (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209, 2362–2367.
- Qin FF, Li Q, Cui ZM, Li HP, Yang ZR (2012). Leaf anatomical structures and ecological adaptabilities to light of three alfalfa cultivars with different fall dormancies under shading during overwintering. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 333–345. [覃凤飞, 李强, 崔棹茗, 李洪萍, 杨智然 (2012). 越冬期遮阴条件下3个不同秋眠型紫花苜蓿品种叶片解剖结构与其光生态适应性. 植物生态学报, 36, 333–345.]
- Smith WK, Vogelmann TC, DeLucia EH, Bell DT, Shepherd KA (1997). Leaf form and photosynthesis. *BioScience*, 47, 785–793.
- Tian LL, Li J, Lin HY, Huang JA, Liu ZH (2019). Response of leaf anatomical structure of dayezhong tea germplasm to latitude. *Molecular Plant Breeding*, 17, 7262–7268. [田丽丽, 李娟, 林海燕, 黄建安, 刘仲华 (2019). 大叶种茶树叶片解剖结构对纬度的响应. 分子植物育种, 17, 7262–7268.]
- Tian Y, Ni XL, Yu HN, Shen XD, Peng L (2010). Studies on

- drought resistance on morphology anatomical structure of leave of six species shrubs. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 26, 113–117. [田英, 倪细炉, 于海宁, 沈效东, 彭励 (2010). 6种抗旱灌木叶片形态解剖学特征. 中国农学通报, 26, 113–117.]
- Wang XJ, Li AP, Ning MS, Zhang JG (2006). Study on the biological and ecological characteristics and economic value of the ecological shrub of *Caryopteris mongolica*. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 20, 191–194. [王晓江, 李爱平, 宁明世, 张纪刚 (2006). 生态灌木蒙古莢的生物生态学特性及其经济价值评价. 干旱区资源与环境, 20, 191–194.]
- Wang XQ, Wang CK, Han Y (2015). Effects of tree species on soil organic carbon density: a common garden experiment of five temperate tree species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1033–1043. [王薪琪, 王传宽, 韩轶 (2015). 树种对土壤有机碳密度的影响: 5种温带树种同质园试验. 植物生态学报, 39, 1033–1043.]
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423–434.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Yang XY (2008). *Study on Drought Resistance Characteristics of Leaf Anatomical Structure of Five Psammophilic Shrub Species*. Master degree dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. [杨小玉 (2008). 5种沙生灌木叶片解剖结构与抗旱性研究. 硕士学位论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.]
- Yu HY, Hu XY, He CX, Cui YF, Fan SQ, Bi QX, Wang LB (2019). Differential response of water stress on leaf morphological anatomical structures of varied provenances *Xanthocera sorbifolium*. *Journal of Beijing Forestry University*, 41(1), 57–63. [于海燕, 胡潇予, 何春霞, 崔艺凡, 范思琪, 毕泉鑫, 王利兵 (2019). 文冠果不同种源叶片结构对水分胁迫的差异性响应. 北京林业大学学报, 41(1), 57–63.]
- Zhang YR, Dong RC, Mai S, Mei SG (1999). Protection and utilization of *Caryopteris mongolica* Bunge., one of drought enduring shrub resources. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 13, 91–94. [张源润, 董仁才, 麦硕, 梅曙光 (1999). 耐旱灌木蒙古莢花的资源及保护利用. 干旱区资源与环境, 13, 91–94.]
- Zhao XX, Li Y, Su SP, Bai X (2015). Anatomical structure of assimilating shoots of *Calligonum mongolicum* from six populations and its relationship with geo-ecological factors. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 29, 55–60. [赵小仙, 李毅, 苏世平, 白潇 (2015). 6个种群蒙古沙拐枣同化枝解剖结构及与地理生态因子的关系. 干旱区资源与环境, 29, 55–60.]
- Zhong YM, Dong FY, Wang WJ, Wang JM, Li JW, Wu B, Jia XH (2017). Anatomical characteristics and adaptability plasticity of *Populus euphratica* in different habitats. *Journal of Beijing Forestry University*, 39(10), 53–61. [钟悦鸣, 董芳宇, 王文娟, 王健铭, 李景文, 吴波, 贾晓红 (2017). 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, 39(10), 53–61.]

责任编辑: 罗天祥 责任编辑: 李 敏