

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

胡 营^{1,2}, 楚海家^{1,2}, 李建强^{1*}

(1. 中国科学院武汉植物园植物种质创新与特色农业重点实验室, 武汉 430074;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要: 对经过 3 种水分处理的 4 个花苜蓿居群(内蒙古科右中旗、克什克腾旗、陕西南泥湾和甘肃兴隆山)叶片解剖结构特征及它们的可塑性进行了研究。结果表明:除上下表皮细胞厚度外,土壤水分处理对花苜蓿的叶片解剖结构有着显著影响。随着水分减少,大部分花苜蓿居群栅栏组织厚度增加,海绵组织厚度相应减小,叶片厚度增大,叶片组织结构紧密度增加,疏松度减少,叶脉突起度增加。10 个解剖指标中,栅栏组织海绵组织厚度比的可塑性指数最大,上表皮细胞厚度次之,叶片厚度最小。4 个花苜蓿居群可塑性指数平均值大小排序为:科右中旗 > 克什克腾旗 > 南泥湾 > 兴隆山。综合方差分析和 Duncan 多重比较,可推测:花苜蓿的抗旱性与其分布的地域有关,分布于典型草原地带的科右中旗和克什克腾旗 2 个居群的花苜蓿的叶片结构可塑性要较分布于森林草原地带的南泥湾居群和兴隆山居群大。上述结果有助于了解花苜蓿的生态适应特点,同时也为筛选适应北方干旱、半干旱地区的优良豆科牧草资源提供依据。

关键词: 花苜蓿; 水分处理; 解剖结构; 可塑性

中图分类号: Q942

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2011)02-0218-08

Response of Leaf Anatomy Characteristics and Its Plasticity to Different Soil-water Conditions of *Medicago ruthenica* in Four Populations

HU Ying^{1,2}, CHU Hai-Jia^{1,2}, LI Jian-Qiang^{1*}

(1. Key Laboratory of Plant Germplasm Enhancement and Specialty Agriculture, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China)

Abstract: Leaf anatomy characteristics and plasticity of *Medicago ruthenica* from four populations (Keyouzhongqi and Keshiketengqi, Inner Mongolia; Nanniwan, Shaanxi and Xinglong Mountain, Gansu) treated by different water conditions (dry, moderately dry and wet) were surveyed. Results show that: the soil-water conditions had a significant effect on leaf anatomy characteristics except the wall thickness of the upper and lower epidermis cells. In most populations, palisade tissue thickness, leaf thickness, cell tense ratio, vein protuberant degree, and thickness ratio of palisade tissue and spongy tissue increased with decreasing water, while spongy tissue thickness and ratio decreased with reduction of water. The leaf structure of *Medicago ruthenica* exhibited plasticity, particularly in the thickness ratio of palisade tissue and spongy tissue, though the leaf thickness remained relatively stable. The order of the mean plasticity index was KY > KQ > NN > XLS. Analysis of variation and Duncan's multiple comparison showed that overall phenotypic plasticity of the Keyouzhongqi and Keshiketengqi populations was higher than the other two, which is perhaps related with different habitats of the species. This study has practical implications for the selection of high quality forage grass.

Key words: *Medicago ruthenica*; Water treatments; Leaf anatomy; Plasticity

收稿日期: 2010-03-19, 修回日期: 2010-06-18。

作者简介: 胡营(1985-), 女, 硕士研究生, 研究方向为系统与进化植物学(E-mail: hying5340@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: lijq@rose. whiob. ac. cn)。

由于自然因素和人文因素的双重作用,全球生态环境问题越来越突出,植物生存环境受到严重威胁^[1]。叶片是植物进化过程中对环境变化较敏感且可塑性较大的器官,受水分、温度、光照、海拔等环境因子的影响显著^[2-5],在不同选择压力下已经形成各种适应类型,其结构特征最能体现环境因子的影响和植物对环境的适应^[6]。迄今在植物叶片解剖结构对水分、光照、盐胁迫、CO₂ 浓度变化、UV-B 辐射等响应的研究上取得了较多成果^[7-12],但对于同一种植物的不同居群在应对环境因子变化时的响应策略是否一致这一问题的研究尚不多见。

花苜蓿(*Medicago ruthenica*),又名扁蓿豆,隶属于豆科,苜蓿属,是一种优良的多年生牧草,产于东北、华北各地及甘肃、山东、四川,生于草原、砂地、河岸及砾质土壤的山坡旷野。蒙古、俄罗斯(西伯利亚、远东地区)也有分布^[13]。花苜蓿生长在各种复杂多变的土壤和气候条件下,形成了较多的生态型,具有抗旱、耐寒、耐瘠薄、耐践踏等特点,在抗性育种上是很珍贵的资源。与我国北方主要种植牧草紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)相比,它在适应性、抗旱性和耐寒等方面优于紫花苜蓿,可在紫花苜蓿不能越冬生长的寒冷地区和相对较干旱地区良好生长,是非常适合北方地区开发的豆科牧草资源^[14]。近年来,对花苜蓿的抗旱性形态解剖学及生理学方面均有相应的研究报道^[15],但未见有关花苜蓿对不同水分处理的响应的研究报道。我们对花苜蓿不同野生居群在不同水分处理条件下的叶片解剖结构特征的变异式样进行了比较研究,试图从其叶的解剖结构对于水分差异的响应方面来寻求其与抗旱特性的关系,反映花苜蓿对生态环境的适应特点,从而为筛选适应北方干旱、半干旱地区的优良豆科牧草资

源提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

2005 年 10 月在内蒙古的克什克腾旗、科右中旗、陕西的南泥湾和兴隆山采集了花苜蓿 4 个自然居群的种子,分别编号为 KQ、KY、NN、XLS。本实验所取的 4 个样点的生境资料见表 1。2006 年 4 月,将野外采集到的花苜蓿种子在 25℃ 下进行萌发后,移植于苗盘中,统一管理。5 月初,待其生长出第一片叶子后移栽至直径 25 cm 的花盆中,栽培实验在中国科学院武汉植物园温室内进行。

实验设置 3 个处理梯度,分别为湿润(每天浇水 300 mL),中等(每 2 天浇 1 次水,每次 300 mL)和干旱(每 3 天浇 1 次水,每次 300 mL),20 盆植株,其中每 5 盆是由来自同一个母株的种子萌发而成。除水分控制外,其余均按常规统一进行管理。待植株生长到开花期时,从不同植株距顶端 1/3 处复叶中采集中间小叶放入 FAA 溶液中固定。

1.2 实验方法

将采集的叶片沿中脉横切,片段为 5 mm × 5 mm,采用常规石蜡切片法,切片厚度 12 μm,番红-固绿对染,加拿大树胶封片,制成永久切片。用目镜测微尺测量叶片厚度、叶肉组织(包括栅栏组织和海绵组织)厚度、上下表皮细胞厚度、叶脉厚度等各项指标。所得数据为不同制片上 30 个视野的平均值。并计算:

叶片组织结构紧密度 CTR(cell tense ratio, %)=
栅栏组织厚度/叶片厚度 × 100% ;

叶片组织结构疏松度 SR(spongy ratio, %)=
海绵组织厚度/叶片厚度 × 100% ;

表 1 供试材料的居群原产地和生境状况
Table 1 Locations and habitat characters of four populations of *Medicago ruthenica*

居群编号 Population code	居群原产地 Population origin	纬度 Latitude	经度 Longitude	年均降水(mm) Annual precipitation	生境 Habitats
KY	内蒙古科右中旗 Keyouzhongqi, Inner Mongolia	112°49′	45°13′	388	路边、小山坡 Wayside, hillside
KQ	内蒙古克什克腾旗 Keshiketengqi, Inner Mongolia	117°53′	43°26′	380	小山坡 Hillside
NN	陕西省南泥湾 Nanniwan, Shaanxi	109°65′	36°13′	565	田边 Field border
XLS	甘肃省兴隆山 Xinglong Mountain, Gansu	104°06′	35°80′	534	山间沟壑 Ravine between hills

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

1.3 统计分析

所有数据处理与分析均利用 SPSS 13.0 软件 (SPSS Inc., Chicago, USA) 完成。同一居群不同水分处理间的差异采用单因素方差分析 (one-way ANOVA), 随后的多重比较采用 Duncan 法进行检验。不同水分和居群对叶片解剖结构的影响采用双因素方差分析 (two-way ANOVA), 如果水分与居群的交互作用显著, 则进行可塑性分析。可塑性指数 (Plasticity index, PI) 计算: 某指标的可塑性指数 = (最大值 - 最小值) / 最大值^[16]。

2 结果与分析

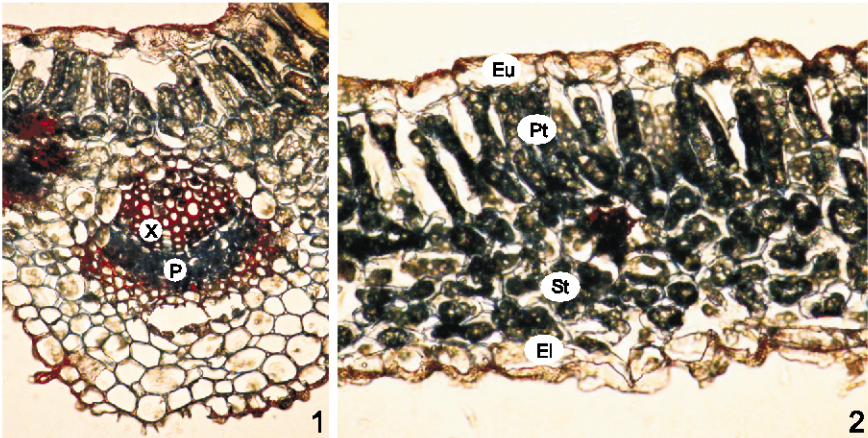
花苜蓿的叶片解剖结构如图 1 所示。
对花苜蓿 4 个居群在 3 种水分处理下的叶片厚度、栅栏组织及海绵组织厚度、叶片组织结构紧密度、疏松度、叶脉突起度、栅海比 (指栅栏组织与海绵组织厚度比, 下同)、上下表皮细胞厚度、第一层栅栏组织细胞紧密度共 10 个重要参数的双因素方差分析表明, 水分对上下表皮细胞厚度影响不明显 ($p>0.05$), 对叶片厚度及叶脉突起度影响较显著 ($p<0.05$), 对其余 6 个参数影响均极显著 ($p<0.01$)。居群对栅海比的影响最小 ($p<0.05$), 对

其余参数均具有极显著影响 ($p<0.01$)。水分和居群的交互作用对叶片组织结构紧密度影响显著 ($p<0.05$), 对其它 9 个参数影响极显著 ($p<0.01$) (表 2)。

2.1 不同土壤水分含量对叶片解剖结构特征的影响

由图 2 可以看出, 除陕西南泥湾居群 (NN) 外, 不同水分处理对栅栏组织厚度具有明显的影响。相比湿润条件处理, 在干旱条件下栅栏组织厚度都有明显增加, 且科佑中旗和兴隆山居群的栅栏组织厚度要明显高于其余两个居群。它的细胞排列紧密程度也有所变化, 干旱条件下, 内蒙古科右中旗和克什克腾旗 2 个居群的花苜蓿第一层栅栏组织细胞密集度较湿润条件下明显增大。除克什克腾旗居群外, 其余 3 个居群在中等水分处理下栅栏组织细胞排列最为疏松。随着水分的减少, 海绵组织厚度也会减少, 但陕西省兴隆山居群花苜蓿却呈现相反态势, 在干旱处理下, 海绵组织相对较厚。在湿润条件下, 科佑中旗居群的海绵组织厚度要远远高于其余 3 个居群。内蒙古科右中旗和克什克腾旗 2 个居群的栅海比随着水分的增加而减小, 但另外 2 个居群无差异。

水分处理对科右中旗和克什克腾旗 2 个居群的花苜蓿叶片组织结构紧密度和疏松度具有明显影响。在湿润条件处理下, 它们均具有较小的叶片组织结构紧密度和较大的疏松度, 但在干旱和中等水



1. 花苜蓿叶片主脉 (10×40); 2. 花苜蓿叶片 (10×40)。P: 韧皮部; X: 木质部; Eu: 上表皮; El: 下表皮; Pt: 栅栏组织; St: 海绵组织。
1. Midrib of *Medicago ruthenica* (10×40); 2. Leaf of *Medicago ruthenica* (10×40)。P: Phloem; X: Xylem; Eu: Upper epidermis; El: Lower epidermis; Pt: Palisade tissue; St: Spongy tissue.

图 1 花苜蓿叶片解剖结构

Fig. 1 Anatomical leaf structure of *Medicago ruthenica*

表 2 花苜蓿 4 个居群在 3 个梯度水分处理下
叶片解剖结构的双因素方差分析与 F 值
Table 2 Results of a two-way ANOVA with water(n=3)
and populations(n=4) as fixed effects

变量 Variables	水分 Water (F)	居群 Populations (F)	水分×居群 Water× Populations (F)
栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness	9.647 **	39.895 **	6.189 **
海绵组织厚度 Spongy tissue thickness	8.805 **	32.018 **	23.924 **
叶片厚度 Leaf thickness	3.393 *	26.464 **	6.464 **
叶片组织结构紧密度 Cell tense ratio(CTR)	5.777 **	7.392 **	2.634 *
叶片组织结构疏松度 Spongy ratio(SR)	20.086 **	17.698 **	33.777 **
叶脉突起度 Vein protuberant degree(VPD)	4.371 *	27.713 **	5.255 **
栅栏组织海绵组织厚 度比(栅海比) Thickness ratio of palisade tissue and spongy tissue	15.892 **	2.838 *	10.234 **
上表皮细胞厚度 Thickness of upper epidermis cell	0.808	26.007 **	8.966 **
下表皮细胞厚度 Thickness of lower epidermis cell	1.764	35.996 **	5.756 **
第一层栅栏组织细胞密集度 Density of the first layer cells of palisade tissue	20.095 **	40.439 **	17.990 **

Notes: F-values and significance (p) are shown; ns, $p > 0.05$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

分处理下均无显著差异。不同水分处理对南泥湾居群和兴隆山居群在这 2 个指标上均无明显影响($p > 0.05$)。很明显,科佑中旗居群在湿润条件处理下的叶疏松度要远远高于其余 3 个居群。

干旱处理使科右中旗和兴隆山这 2 个居群花苜蓿的叶片加厚,但对克什克腾旗居群叶片厚度无影响,南泥湾居群在中等水分处理下叶片厚度值最大。

除了科右中旗外,其他 3 个居群的主脉突起度均受水分处理的影响。克什克腾旗居群和陕西兴隆山居群在干旱条件下主脉突起度都较湿润条件下低,而陕西南泥湾居群则相反。南泥湾和兴隆山居群在各水分条件下主脉突起度都要高于科佑中旗和克什克腾旗居群。

2.2 可塑性指数分析

不同水分处理条件下花苜蓿 4 个居群 10 个叶片解剖结构特征值的可塑性指数见表 3。从表 3 可以看出,栅栏组织海绵组织厚度比的可塑性指数最大,上表皮细胞厚度次之,叶片厚度最小。

4 个居群花苜蓿可塑性指数平均值大小排序

为:科右中旗 > 克什克腾旗 > 南泥湾 > 兴隆山。其中,克什克腾旗居群的上下表皮细胞厚度可塑性指数明显较其他 3 个居群的大,而叶片厚度的可塑性指数较小;南泥湾和兴隆山居群的叶肉性状(包括栅栏组织海绵组织的厚度及其比率、第一层栅栏组织细胞密集度及叶片组织结构紧密度和疏松度)可塑性指数明显较科右中旗和克什克腾旗居群小;克什克腾旗在除叶片组织结构紧密度、叶片突起度及上下表皮细胞厚度外的其余特征值的可塑性上均较大(具体数字见表 3)。

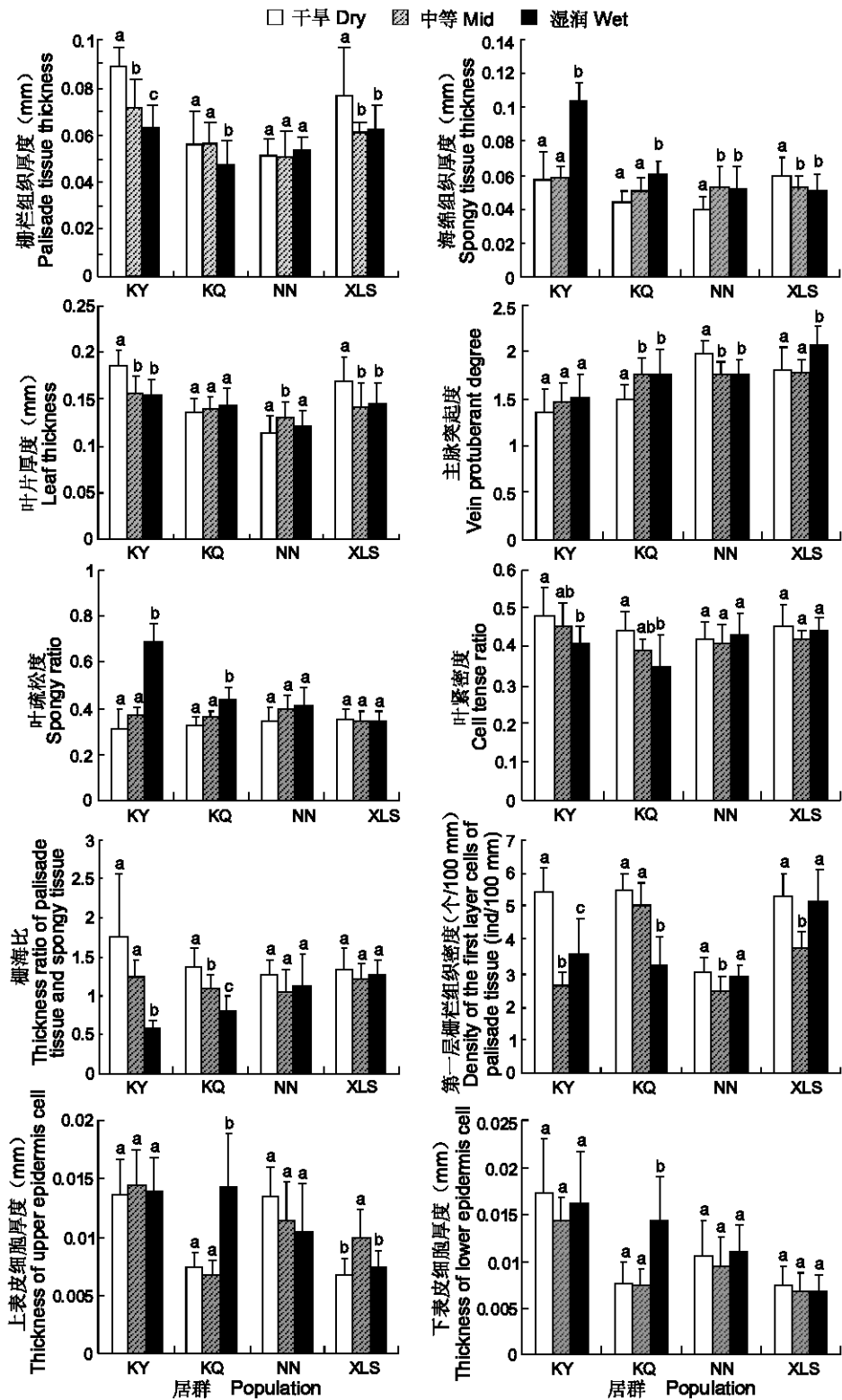
将 4 个居群按典型草原地带和森林草原地带两类不同的植被类型划分后进行的方差分析表明,典型草原地带物种除了叶脉突起度和上表皮细胞厚度以外的 8 个指标的可塑性均比森林草原地带物种大(表 4)。

3 讨论

3.1 水分对花苜蓿叶片解剖结构的影响

植物长期生长在某一环境中,其形态结构与所处的环境之间往往表现出高度的统一。叶片作为光合作用的主要器官,受水分、温度和光因子的影响显著,主要表现在叶形态的变化、叶片厚度及解剖结构的差异^[6,17]。有研究表明,植物叶片越厚,储水能力越强,也有利于防止水分的过分蒸腾^[18]。因此,叶片厚度常作为衡量植物抗旱能力的一个指标。较大的表皮细胞具有贮水作用,也是植物对干旱的一种适应途径^[19]。栅栏组织与海绵组织的分化程度能反映出环境的水分状态。旱生植物的叶片通常较小,这虽然有利于减少蒸腾,但对光合作用不利,因此,旱生植物的叶肉通常向着提高光合效能方向发展^[20,21]。叶肉栅栏组织越厚,其与叶片厚度的比值越大,细胞排列越紧密,越有利于植物光合效能的提高。而海绵组织厚度减少、细胞间隙减小也有助于 CO₂ 等气体从气孔下室到光合场所的传导,从而提高植物对水分的利用率^[21,22]。发达的主脉有利于水分和养分的运输,也是植物对水分短缺的响应^[22]。

从图 2 中可以看出,大部分居群叶片下表皮细胞厚度对不同水分处理反应不显著,所以不能将其作为花苜蓿抗旱性指标。上表皮细胞厚度和第一层栅栏组织密度的数值随不同水分处理呈现曲线变化,也不能作为花苜蓿抗旱性强弱的反映。本研究



KY: 科佑中旗居群; KQ: 克什克腾旗居群; NN: 南泥湾居群; XLS: 兴隆山居群。下同。

KY: Keyouzhongqi population; KQ: Keshiketengqi population; NN: Naniwan population; XLS: Xinglong Mountain population. The same below.

图2 不同水分处理下4个居群花苜蓿的叶片解剖结构特征参数比较
(不同字母表示同一居群处理间差异显著, $p < 0.05$)

Fig.2 Leaf anatomy parameters of four populations growing under different soil-water conditions
(Different letters in the same population indicates significant difference ($p < 0.05$) under different water levels)

表 3 不同水分处理下 4 个居群花苜蓿叶片解剖结构可塑性指数
Table 3 Plasticity index for the ten morphological parameters of four populations of *Medicago ruthenica*

变量 Variables	可塑性指数 Plasticity index				平均值 Mean
	KY	KQ	NN	XLS	
栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness	0.29	0.20	0.03	0.20	0.18
海绵组织厚度 Spongy thickness	0.45	0.27	0.24	0.15	0.28
叶片厚度 Leaf thickness	0.17	0.04	0.12	0.16	0.12
叶片组织结构紧密度 Cell tense ratio(CTR)	0.15	0.22	0.05	0.08	0.13
叶片组织结构疏松度 Spongy ratio(SR)	0.56	0.25	0.16	0.01	0.24
叶脉突起度 Vein protuberant degree(VPD)	0.10	0.15	0.12	0.14	0.13
栅栏组织海绵组织厚度比 Thickness ratio of palisade tissue and spongy tissue	0.66	0.41	0.16	0.08	0.33
上表皮细胞厚度 Thickness of upper epidermis cell	0.06	0.53	0.23	0.33	0.29
下表皮细胞厚度 Thickness of lower epidermis cell	0.17	0.48	0.14	0.10	0.22
第一层栅栏组织细胞密集度 Density of the first layer cells of palisade tissue	0.51	0.41	0.18	0.04	0.28
总平均值 Total means	0.31	0.30	0.14	0.13	

表 4 两类不同植被地带种(典型草原地带和森林草原地带)叶片解剖结构的可塑性

Table 4 Phenotypic plasticity index for the variables of morphological parameters for species of typical steppe zone and forest-steppe zone

变量 Variables	典型草原地带 Typical steppe zone	森林草原地带 Forest-steppe zone	显著性 Significance
栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness	0.2425	0.1135	*
海绵组织厚度 Spongy thickness	0.3585	0.1940	*
叶片厚度 Leaf thickness	0.1040	0.1400	*
叶片组织结构紧密度 Cell tense ratio(CTR)	0.1845	0.0665	*
叶片组织结构疏松度 Spongy ratio(SR)	0.4030	0.0840	*
叶脉突起度 Vein protuberant degree(VPD)	0.1275	0.1300	ns
栅栏组织海绵组织厚度比 Thickness ratio of palisade tissue and spongy tissue	0.5375	0.1190	*
上表皮细胞厚度 Thickness of upper epidermis cell	0.2930	0.2795	ns
下表皮细胞厚度 Thickness of lower epidermis cell	0.3250	0.1185	*
第一层栅栏组织细胞密集度 Density of the first layer cells of palisade tissue	0.4575	0.1080	*

Notes: * $p < 0.05$; ns: No significance.

中,在干旱条件处理下,除个别例外,不同居群花苜蓿表现出栅栏组织厚度增加,海绵组织厚度相应减小,其比率增大,叶片厚度增大,叶片组织结构紧密度增加,疏松度减少,叶脉突起度增加(图2),因此,可将这7个指标作为花苜蓿适应干旱条件的形态指标。

3.2 不同居群花苜蓿叶片解剖结构的可塑性
表型可塑性(phenotypic plasticity),又称环境饰变,是植物为适应环境变化在生理和形态上发生的变化,是植物克服环境异质性的的重要途径^[2]。有证据表明,很多可塑性变异能通过表观遗传途径传递给子代,有些可塑性变异还可能通过遗传同化过程得以固定,从而对个体发育式样、种群遗传组成和结构,以及物种的进化潜力都产生显著影响^[23-25]。因此,可塑性的大小是衡量植物对异质环境适应能力的重要指标,具有高可塑性的物种往往是“生态泛化者”(ecological generalists),对不同生境条件具有广泛的耐受性^[8,9]。花苜蓿叶片结构对不同水分处理表现出较大的可塑性,使之既能适应湿润条件,在资源充足的情况下尽可能增加总体适合度;又能通过自我调节忍受干旱环境,在资源受限、存在胁迫的条件下仍然维持必要的生理功能,确保一定的适合度,从而提高其整体适合度,使其能广泛分布于不同生境^[26-28]。

不同居群花苜蓿在长期适应环境的过程中在形态结构上形成了不同的水分变化适应机制。比较分析4个居群的10种参数的可塑性指数可以发现:科右中旗居群的叶肉性状可塑性指数均相对较高,表明其更能通过改变叶肉组织的分化程度来适应异质的水环境;克什克腾旗居群的上下细胞厚度和叶脉突起度的可塑性指数较其它3个居群大,说明它更能通过上下表皮细胞厚度和叶脉厚度的变化来增加或降低植物细胞的贮水能力及水分蒸腾作用以适应不同的水分条件。

有研究表明植物第一代表型强烈受到亲本发育环境的影响^[29],不同居群花苜蓿对水分处理不同的可塑性可能与其原产地环境密切相关。本研究中,原产地为典型草原地带的科右中旗与克什克腾旗居群可塑性明显比原产地森林草原地带的南泥湾和兴隆山居群大,使前者在干旱条件下能有效地减少水分散失,比后者具有更宽的环境适应能力。原因可能是因为典型草原地带一般降雨量较少,其植被一般以丛生禾草为主,偶有灌木或小灌木,长期干旱的影响必然使牧草通过趋同响应,不断地调整其内部构造,去拓宽适应范围^[30];而森林草原地带特点是在草甸草原背景上稀疏分布着一些旱中生矮乔木,这些乔木的存在有效地减少了水分蒸发,降低了光强,使花苜蓿在相对阴湿的环境中生长,于是产生了不同的干旱适应范围和适应类型。

有研究认为花苜蓿的抗旱性与其分布的地域有关,是长期适应干旱条件的结果^[31,32],在筛选适应北方干旱、半干旱地区的优良豆科牧草资源时可参考这一结论。需要说明的是,解剖可塑性只是诸多适应机制的一个方面,不能单凭此来预期植物的适应性^[8],一般说来,一个特定性状在不同环境的稳定性可能正是由于其他性状具有可塑性的结果^[33],南泥湾居群和兴隆山居群花苜蓿的叶片结构可塑性低也有可能通过水分生理特征或木质部的可塑性得以补偿,因此还需结合更多的形态、生理可塑性进行更为深入的研究。

致谢: 本研究中部分实验是在武汉大学生命科学学院赵洁教授实验室完成,湖北大学杨建明教授对实验方法给予了不倦的指导,在此一并对他们表示感谢!

参考文献:

- [1] 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[J]. 植物学通报,2005,22(增刊): 118-127.
- [2] 林波,刘庆. 四种亚高山针叶林树种的表型可塑性对不同光照强度的响应[J]. 生态学报,2008,28: 4665-4675.
- [3] 白史旦,荀文龙,张新全,泽柏,何光武,高荣,刘世贵. 不同居群假俭草叶片比较解剖学的研究[J]. 北京林业大学学报[J],2003,25(2): 36-40.
- [4] 王勋陵,王静. 植物的形态结构与环境[M]. 兰州: 兰州大学出版社,1989.
- [5] Carpenter S B, Smith N B. Stomata distribution and size in southern Appalachian hardwoods[J]. *Can J Bot*, 1975, 53: 1153-1156.
- [6] 周智彬,李培军. 我国旱生植物的形态解剖学研究[J]. 干旱区研究,2002,19(1): 35-40.
- [7] Bosabalidis A M, Kofidis G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars[J]. *Plant Science*, 2002, 163: 375-379.
- [8] Strauss DeBenedetti S, Bazzaz F A. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions[J]. *Oecologia*, 1991, 87: 377-387.
- [9] Callaway R M, Pennings S C, Richards C L. Phenotypic plasticity and interactions among plants[J]. *Ecology*, 2003, 84: 1115-1128.
- [10] Gratani L, Covone F, Larcher W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis[J]. *Trees*, 2006, 20: 549-558.
- [11] Nandy P, Das S, Ghose M, Spooner-Hart R. Effects of salinity on photosynthesis, leaf anatomy, ion accumulation and photosynthetic nitrogen use efficiency in five Indian mangroves[J]. *Wetlands Ecol Manage*, 2007, 15: 347-357.
- [12] Regoriori G, Pontikis K, Vemmos S. Effects of reduced irradiance on leaf morphology, photosynthetic capacity, and fruit yield in olive (*Olea europaea* L.) [J]. *Photosynthetica*, 2007, 45 (2): 172-181.
- [13] 马毓泉. 内蒙古植物志: 第3卷[M]. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1983.
- [14] 耿华珠. 中国苜蓿[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [15] 石凤翎,郭晓霞,李红. 扁蓿豆抗旱形态解剖结构观察与分析[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(2): 115-118.
- [16] Ashton P M S, Olander L P, Berlyn G P, Thadani

- R, Cameron I R. Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size of *Betula papyrifera* within fire-origin stands of interior cedar-hemlock[J]. *Can J Bot*, 1998, 76: 1180–1187.
- [17] 高建平, 王彦涵, 陈道峰. 不同产地华中五味子叶表皮结构和导管分子的解剖学特征及其与环境因子的关系[J]. *西北植物学报*, 2003, 23 (5): 715–723.
- [18] Dong X J, Zhang X S. Some observations of the adaptations of sandy shrubs to the arid environment in the Wu Us sandland leaf water relations and anatomic feature[J]. *J Arid Environ*, 2001, 48: 41–48.
- [19] 李广毅, 高国雄, 吕悦来, 姬兴洲. 三种灌木植物形态特征及解剖结构的对比观察[J]. *水土保持研究*, 1995, 2(2): 141–145.
- [20] 李扬汉. 植物学[M]. 第2版. 上海: 科学技术出版社, 1995: 139–155.
- [21] Chartzoulakis K, Patskas A, Kofidis G, Bosabalidis A M, Nastou A. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars[J]. *Sci Hortic*, 2002, 95: 39–50.
- [22] 崔秀萍, 刘果厚, 张瑞麟. 浑善达克沙地不同生境下黄柳叶片解剖结构的比较[J]. *生态学报*, 2006, 26 (6): 1842–1847.
- [23] Puijalon S, Bomette G. Phenotypic plasticity and mechanical stress: biomass partitioning and clonal growth of an aquatic plant species[J]. *Am J Bot*, 2006, 93: 1090–1099.
- [24] Richards E J. Inherited epigenetic variation-revisiting soft inheritance[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2006, 7: 395–401.
- [25] 高乐旋, 陈家宽, 杨继. 表型可塑性变异的生态-发育机制及其进化意义[J]. *植物分类学报*, 2008, 46 (4): 441–451.
- [26] Bazzaz F A. Plants in Changing Environments: Linking Physiological Population, and Community Ecology[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- [27] 耿宇鹏, 张文驹, 李博, 陈家宽. 表型可塑性与外来植物的入侵能力[J]. *生物多样性*, 2004, 12(4): 447–455.
- [28] Sultan S E, Bazzaz F A. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment[J]. *Evolution*, 1993, 47: 1050–1071.
- [29] Andalo C, Mazer S J, Godelle B, Machon N. Parental environmental effects on life history traits in *Abrabidopsis thaliana* (Brassicaceae) [J]. *New Phytol*, 1999, 142: 173–184.
- [30] 康俊梅, 樊奋成, 杨青川. 41份紫花苜蓿抗旱鉴定试验研究[J]. *草地学报*, 2004, 12(1): 21–24.
- [31] Volis S, Mendlinger S, Olsvig-Whittaker L, Safriel U N, Orlovsky N. Phenotypic variation and stress resistance in core and peripheral populations of *Hordeum spontaneum* [J]. *Biodiversity and Conservation*, 1998, 7: 799–813.
- [32] Sultan S E. Phenotypic plasticity and plant adaptation[J]. *Acta Bot Neerl*, 1995, 44: 36–383 (Special Jubilee Symposium Volume).
- [33] Pigliucci M. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? [J]. *Trends Ecol Evol*, 2005, 20(9): 481–486.

(责任编辑: 王豫鄂)