

引用格式: 陈恺茜, 郝凡, 袁衍琪, 等. 栓皮栎叶片解剖结构种群变异及其对环境因子的适应[J]. 西北植物学报, 2024, 44(5): 0772-0781.
[CHEN K X, HAO F, YUAN Y Q, et al. Population variation of leaf anatomical structure of *Quercus variabilis* and its adaptation to environmental factors[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(5): 0772-0781.] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.20230697

栓皮栎叶片解剖结构种群变异及其对环境因子的适应

陈恺茜¹, 郝凡¹, 袁衍琪¹, 刘欣蕊¹, 王雪¹, 张硕新^{1,2*}

(1 西北农林科技大学 林学院, 陕西杨凌 712100; 2 陕西秦岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 陕西宁陕 711600)

摘要 【目的】厘清天然广布树种栓皮栎叶片解剖结构的种群变异及其与环境因子的关系。【方法】以中国 28 个天然分布栓皮栎种群叶片为研究对象, 用常规石蜡切片结合光学显微技术对栓皮栎叶片解剖性状进行研究, 用巢式方差分析、Pearson 相关性分析等方法对栓皮栎叶片解剖结构的种群变异与环境因子关系进行分析。【结果】(1) 栓皮栎叶片解剖性状在 28 个种群间存在显著差异, 平均变异系数为 7.84%~15.16%, 且同一叶片解剖性状在不同种群间的变异范围不同; (2) 9 个解剖性状在种群内及种群间均存在极显著差异, 平均表型分化系数为 37.44%, 解剖性状变异主要来自种群内; (3) 叶片厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度与纬度呈显著正相关关系, 年均气温及年降水量对上表皮厚度和栅栏组织厚度有显著影响。【结论】栓皮栎具有丰富的遗传多样性, 为适应低温与干旱, 栓皮栎叶片整体呈增厚趋势。研究结果了解栓皮栎环境适应策略提供理论依据。

关键词 栓皮栎; 叶片解剖结构; 环境因子; 相关性

中图分类号 Q948; S718.5 **文献标志码** A

Population variation of leaf anatomical structure of *Quercus variabilis* and its adaptation to environmental factors

CHEN Kaixi¹, HAO Fan¹, YUAN Yanqi¹, LIU Xinrui¹, WANG Xue¹, ZHANG Shuoxin^{1,2*}

(1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Qinling National Forest Ecosystem Research Station, Ningshan, Shaanxi 711600, China)

Abstract [Objective] The study aims to understand the population variation of leaf anatomical structure of *Quercus variabilis* and its relationship with environmental factors. [Methods] The leaves of 28 naturally distributed *Q. variabilis* populations in China were studied by conventional paraffin sections combined with optical microscopy. Nested analysis of variance and Pearson correlation analysis were performed to analyze the relationship between population variation of leaf anatomical structure and environmental factors. [Results] (1) There were significant difference in the anatomic traits of *Q. variabilis* leaves among 28 populations, and the average coefficient of variation was 7.84%–15.16%, while the variation range of the same leaf anatomic trait varied among different populations. (2) There were significant difference among the 9 anatomic traits within and among the populations, and the average phenotypic differentiation coefficient was 37.44%. The variation of anatomic traits mainly came from within the populations. (3)

收稿日期: 2023-11-03; 修改稿收到日期: 2023-12-19

基金项目: 秦岭太白山不同海拔梯度植物群落功能性状研究项目(2016YFC0500202)

作者简介: 陈恺茜(1999—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事森林生态研究。E-mail: kxchen@nwfufu.edu.cn

* 通信作者: 张硕新, 教授, 博士生导师, 主要从事森林生态、植物生理生态和景观生态研究。E-mail: sxzhang@nwsuaf.edu.cn

Leaf thickness, upper epidermal cell thickness, palisade tissue thickness, and spongy tissue thickness were significantly positively correlated with latitude, and mean annual temperature and annual precipitation had significant effects on the upper epidermal cell thickness and palisade tissue thickness. [Conclusion] The results show that *Q. variabilis* has rich genetic diversity. To adapt to low temperature and drought, *Q. variabilis* leaves show a trend of thickening. The results provide a theoretical basis for understanding environmental adaptation strategies of *Q. variabilis*.

Key words *Quercus variabilis*; leaf anatomical structure; environmental factors; correlation

叶片是植物光合作用、蒸腾作用的主要场所,是连接整个植物与环境的主要器官,对植物生长发育起着至关重要的作用^[1]。受遗传和环境双重因素影响,叶片性状对环境变化表现出一定的可塑性^[2-4]。叶片解剖特征是植物叶片形态差异及一系列生理生化过程的基础^[5-7],了解植物叶片解剖结构变化对理解该物种的分布特征及环境适应策略具有重要意义^[8]。Ni等^[9]研究发现随纬度增加叶片厚度呈现降低趋势。He等^[10]研究表明,栅栏组织与叶片厚度之比随温度和降雨量的增加而增加,而海绵组织与叶片厚度之比呈降低趋势。准噶尔山楂(*Crataegus songarica*)栅栏组织厚度、海绵组织厚度、表皮厚度均随海拔升高而增厚^[11]。蒙古蕨(*Caryopteris mongholica*)叶厚度、栅栏组织厚度随年平均气温升高呈增大趋势^[12]。叶片解剖性状随环境梯度改变,说明植物可以通过调节叶片解剖结构比例适应环境变化^[13-16]。因此开展不同生境条件下植物叶片解剖性状变异研究,可以从种内变异与环境梯度的关系中推断出来植物适应策略。目前,大尺度上对叶片解剖结构的研究主要集中在比较物种间的平均性状值,对单种植物叶片性状变异的大规模研究鲜见^[17]。

栓皮栎(*Quercus variabilis*)是壳斗科栎属落叶阔叶树种,原产于东亚地区,是暖温带落叶阔叶林的重要树种,分布区包括中国、朝鲜半岛、日本、老挝和泰国,在中国广泛分布^[18-21],是研究区域尺度叶片解剖性状对环境响应的理想材料。前人对栓皮栎叶片的研究主要集中在气孔性状、叶脉性状对地理气候因子的响应^[22-23],区域尺度上叶片解剖性状随环境变化的研究却鲜见报道。为进一步了解遗传因子和环境因子对栓皮栎叶片解剖结构变异的影响,该研究以 28 个栓皮栎天然种群叶片为对象,通过分析栓皮栎叶片解剖性状在不同样点间的异同及其与环境因子的关系,探究不同种群栓皮栎叶片解剖结构的变异特点;探讨叶片解剖结构与环境因子的关系,以期明确栓皮栎叶片解剖结构对环境变化的适应策略。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

基于栓皮栎在中国分布情况^[21],于栓皮栎分布区内选取 28 个栓皮栎天然居群作为研究对象(表 1),采集栓皮栎叶片。这些样点来自中国 17 个省市自治区,地理区域跨度 101.54°E(云南牟定)—122.04°E(浙江舟山)、24.44°N(广西田林)—40.25°N(北京平谷),海拔跨度 54.63(浙江舟山)~2 136.57 m(云南昆明)。样点年均气温最低为 6.20 °C(山东济南),最高为 21.10 °C(广西田林),年降水量最低为 781 mm(陕西黄龙),最高为 2 924 mm(福建浦城)。

1.2 样品采集

样品采集时间为 2021 年 7—9 月。确定天然林样点后测定经度、纬度与海拔。每一样点内选取 5~8 株长势一致,无明显病虫害植株(各植株间距大于 30 m,避免母系遗传)。每株选取 5 片位于植株外围中上部且完全展开的成熟叶片,于叶片中脉长度 1/2 处切成长 1 cm、宽 1 cm 的组织块,浸没于 FAA 固定液中(38%甲醛 5 mL、冰醋酸 5 mL、50%乙醇 90 mL、甘油 5 mL)^[16],用注射器排尽叶片内空气。

1.3 叶片解剖性状测定

每棵植株选取 3 个组织块进行常规石蜡切片处理,梯度乙醇溶液脱水处理(50%、70%、85%、95%和 100%),经二甲苯泡至透明,石蜡包埋后使用轮转式切片机(Leica RM2235, Germany)切片,光学显微镜(Leica DM4B, Germany)观察拍照,并使用数码显微图像系统(Motic Images Plus 3.0, China)分别测量叶片厚度(LT)、上表皮厚度(UEC)、栅栏组织厚度(PT)、海绵组织厚度(ST)、下表皮厚度(LEC)及叶肉厚度(MT),根据测量数据计算相关叶片解剖结构指标^[24]:栅海比(PST)=栅栏组织厚度/海绵组织厚度,组织结构紧密度(TST)=栅栏组织厚度/叶片厚度,组织结构疏松度(TSP)=海绵组织厚度/叶片厚度。

表 1 栓皮栎采样点基本情况

Table 1 Basic information of the sampling points of *Q. variabilis*

样点 Sampling point	经度(E) Longitude /(°)	纬度(N) Latitude /(°)	海拔 Altitude /m	年均气温 MAT/°C	最热月均温 WMT/°C	年降水量 MAP /mm	最热月(平均) 降水量 WMP/mm
安徽凤阳 Fengyang, Anhui	117.49	32.71	113.00	15.50	26.90	1 929	668.00
安徽霍山 Huoshan, Anhui	116.09	31.98	763.63	17.60	26.90	2 706	681.00
北京平谷 Pinggu, Beijing	117.12	40.25	222.25	12.00	25.20	8 82	537.00
重庆奉节 Fengjie, Chongqing	109.14	31.29	622.47	17.70	27.80	1 947	702.00
福建德化 Dehua, Fujian	118.32	25.76	484.71	18.60	25.70	2 771	1 237.00
福建浦城 Pucheng, Fujian	118.66	28.05	319.88	18.20	27.30	2 924	580.00
贵州道真 Daozhen, Guizhou	107.47	29.01	1 036.76	16.20	25.80	1 574	424.00
贵州榕江 Rongjiang, Guizhou	108.53	25.94	480.60	18.70	27.00	2 058	596.00
广西田林 Tianlin, Guangxi	105.92	24.44	556.00	21.10	26.90	2 496	788.00
甘肃天水 Tianshui, Gansu	106.65	34.32	1 029.43	11.80	22.50	950	424.00
河南卢氏 Lushi, He'nan	110.98	33.94	687.06	14.40	25.50	1 025	358.00
湖北罗田 Luotian, Hubei	115.61	31.02	282.65	16.90	27.80	2 871	528.00
湖北南漳 Nanzhang, Hubei	111.79	31.75	274.44	15.90	26.60	1 340	805.00
河北邢台 Xingtai, Hebei	113.88	37.11	530.25	14.60	26.20	1 116	764.00
河南信阳 Xinyang, He'nan	114.04	32.11	189.46	15.90	26.60	2 149	661.00
河北易县 Yixian, Hebei	115.48	39.48	506.88	12.50	25.30	1 180	595.00
江苏句容 Jurong, Jiangsu	119.20	32.13	157.10	16.00	27.50	2 576	625.00
江西永修 Yongxiu, Jiangxi	115.63	29.08	201.15	17.90	28.60	2 795	688.00
陕西安康 Ankang, Shaanxi	109.04	32.66	1 050.00	14.25	24.53	1 237	546.25
四川广元 Guangyuan, Sichuan	105.59	32.33	535.57	16.60	26.00	1 399	648.00
陕西黄龙 Huanglong, Shaanxi	110.11	35.54	904.29	9.40	20.60	781	369.00
山东济南 Ji'nan, Shandong	117.08	36.34	609.75	6.20	17.30	1 901	1 233.00
陕西周至 Zhouzhi, Shaanxi	108.03	34.13	500.00	13.80	24.70	1 094	540.00
四川中江 Zhongjiang, Sichuan	104.60	31.01	742.31	17.10	26.30	1 774	784.00
云南昆明 Kunming, Yunnan	102.62	24.97	2 136.57	16.00	20.20	1 648	584.00
云南牟定 Mouding, Yunnan	101.54	25.25	1 828.00	16.40	20.60	1 489	611.00
浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	120.01	30.19	254.43	17.50	28.70	1 794	784.00
浙江舟山 Zhoushan, Zhejiang	122.04	30.00	54.63	17.10	27.80	2 245	1 011.00

1.4 气象数据获取

研究采用的气象数据年均气温(MAT)、最热月均温(WMT)、年降水量(MAP)和最热月降水量(WMP)为样点所在地区或临近地区的气象站观测数据, 下载自中国气象数据网(<http://data.cma.cn/>, 1991—2020年)。

1.5 数据分析

用 Excel 2016 对叶片解剖性状数据进行整理分析; 用 IBM SPSS 25.0 对不同种群叶片解剖结构进

行方差分析及 Pearson 相关性分析; 用 Origin 2022 绘图。

2 结果与分析

2.1 栓皮栎叶片解剖性状变异特征

栓皮栎叶片 9 个解剖性状的变异系数在 6.62%~22.18% 之间(表 2)。其中栅栏组织厚度的变异系数最大(22.18%), 变异幅度为 32.75~87.89 μm 。组织结构疏松度的变异系数最小(6.62%), 变异幅度为

0.36~0.52 μm 。9 个解剖性状的变异系数由大到小依次为栅栏组织厚度、叶肉厚度、上表皮厚度、叶片厚度、海绵组织厚度、栅海比、组织结构紧密度、下表皮厚度、组织结构疏松度。

表 2 栓皮栎叶片解剖性状变异分析

Table 2 Analysis of leaf anatomic characters of *Q. variabilis*

性状 Trait	均值±标准差 Average± Standard deviation	取值范围 Data range	变异系数 Variation coefficient /%
叶片厚度 LT/ μm	142.63±22.91	92.9~218.95	16.07
上表皮厚度 UEC/ μm	19.07±3.10	13.13~31.89	16.27
栅栏组织厚度 PT/ μm	54.56±12.10	32.75~87.89	22.18
海绵组织厚度 ST/ μm	60.93±9.73	37.12~96.91	15.96
下表皮厚度 LEC/ μm	7.95±0.57	6.71~9.59	7.16
叶肉厚度 MT/ μm	115.49±20.23	71.95~177.39	17.52
栅海比 PST	0.90±0.14	0.56~1.48	15.33
组织结构紧密度 TST	0.38±0.04	0.29~0.55	9.40
组织结构疏松度 TSP	0.43±0.03	0.36~0.52	6.62

表 3 栓皮栎种群间及种群内各解剖性状方差分析

Table 3 Variance analysis of anatomic characters of *Q. variabilis* among and within populations

性状 Trait	均方 Mean square			F	
	种群间 Among populations	种群内 Within populations	随机误差 Random error	种群间 Among populations	种群内 Within populations
叶片厚度 LT/ μm	5 970.58	953.40	240.68	24.81***	3.96***
上表皮厚度 UEC/ μm	123.77	15.50	3.73	33.22***	4.16***
栅栏组织厚度 PT/ μm	1 377.59	309.92	89.11	15.46***	3.48***
海绵组织厚度 ST/ μm	1 029.45	177.19	47.68	21.59***	3.72***
下表皮厚度 LEC/ μm	3.11	0.67	0.24	12.77***	2.73***
叶肉厚度 MT/ μm	4 363.24	781.93	202.14	21.59***	3.87***
栅海比 PST	0.12	0.05	0.018	6.56***	2.83***
组织结构紧密度 TST	0.007	0.003	0.001	6.34***	3.05***
组织结构疏松度 TSP	0.005	0.002	0.001	5.22***	2.10***

注:***表示在 0.001 水平上显著相关。

Note: *** indicates a significant correlation at the 0.001 level.

2.3 栓皮栎种群内叶片解剖性状变异特征

28 个栓皮栎种群叶片解剖性状变异系数均值为 7.84%(陕西黄龙)~15.16%(陕西周至),平均变异系数为 11.65%(表 5)。同一种群内不同性状的变异程度不同,在 9 个性状中,栅栏组织厚度平均变异系数最大(17.34%),其次为叶肉厚度(13.12%),最小为下表皮厚度(5.68%)。同一叶片解剖性状在不同种群间的变异范围也不同,其中陕西周至种群

2.2 栓皮栎种群间叶片解剖性状变异规律

栓皮栎叶片 9 个解剖性状种群间、种群内方差分析结果见表 3。经 F 检验发现,9 个解剖性状在种群间及种群内均存在极显著差异($P<0.001$),表明栓皮栎叶片解剖性状在种群间及种群内均存在丰富变异。

栓皮栎叶片 9 个解剖性状的均值、标准差和多重比较结果见表 4。栓皮栎天然种群叶片解剖性状在种群间存在显著差异。安徽霍山、河北易县、河北邢台、浙江舟山种群的叶片厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度相对其他种群均较厚,重庆奉节、广西田林、湖北罗田种群叶片厚度值相对较小,贵州道真、贵州榕江、广西田林、陕西安康、云南昆明种群上表皮厚度值相对较小,福建德化、广西田林、湖北罗田、江西永修种群的栅栏组织厚度相对较低,重庆奉节、广西田林、湖北罗田种群海绵组织厚度相对降低,安徽霍山、甘肃天水种群下表皮最厚,广西田林、江苏句容种群下表皮最薄。综合所有性状,安徽霍山、河北邢台、河北易县、浙江舟山种群各性状值普遍较大,广西田林、湖北罗田种群各性状值总体较小。

叶片厚度(16.62%)、上表皮厚度(15.64%)、栅栏组织厚度(27.34%)、叶肉厚度(19.58%)及组织结构紧密度(12.83%)变异系数均为各种群间变异系数最大值,云南牟定种群栅海比(22.79%)及组织结构疏松度(10.19%)变异系数为种群间最大值,海绵组织厚度及下表皮厚度变异系数最大值分别为安徽霍山种群(18.23%)、福建德化种群(8.88%)。说明不同解剖性状的变异规律在种群间并不完全一致。

表 4 28 个栓皮栎天然种群叶片解剖性状多重比较 (平均值±标准差)

Table 4 Multiple comparison (mean±standard deviation) of anatomic traits of leaves from 28 natural populations of *Q. variabilis*

样点 Sampling point	叶厚度 LT/ μm	上表皮厚度 UEC/ μm	栅栏组织厚度 P1/ μm	海绵组织厚度 S1/ μm	下表皮厚度 LEC/ μm	叶肉厚度 MT/ μm	脯海比 PST	组织结构紧密度 TST	组织结构疏松度 TSP
安徽凤阳 Fengyang, Anhui	150.41±17.90cde	20.34±1.98def	54.97±9.57defg	66.45±9.41bcd	8.62±0.55ab	121.43±16.92defg	0.83±0.13ef	0.36±0.03fghi	0.44±0.03b
安徽霍山 Huoshan, Anhui	163.74±27.14abc	18.58±2.23fgh	67.82±13.84ab	66.87±12.19bcd	8.89±0.47a	134.69±23.06abc	1.03±0.20a	0.41±0.05a	0.41±0.03def
北京平谷 Pinggu, Beijing	150.63±16.39cde	22.19±2.71bc	57.12±8.50cdefg	62.96±7.81def	7.78±0.68def	120.08±15.15defgh	0.91±0.09bcde	0.38±0.02cdef	0.42±0.02bcdef
重庆奉节 Fengjie, Chongqing	119.70±10.97jkl	15.77±1.07i	45.42±8.41hij	50.19±4.92h	7.62±0.30efg	95.62±10.94kl	0.92±0.15abcde	0.38±0.04cdef	0.42±0.03bcdef
福建德化 Dehua, Fujian	125.31±12.84ijkl	17.64±2.42ghi	44.79±6.05ij	54.30±6.47gh	7.91±0.70cde	99.09±11.29jkl	0.83±0.08ef	0.36±0.02ghi	0.43±0.02bcde
福建浦城 Pucheng, Fujian	135.00±8.97ghi	18.16±0.69gh	51.75±7.83efghi	56.67±4.69fg	8.12±0.54cd	108.42±10.25fghijk	0.91±0.14abcde	0.38±0.04bcdef	0.42±0.02bcdef
贵州道真 Daozhen, Guizhou	131.76±20.82ghijk	17.29±1.78hi	49.00±9.43ghij	57.58±10.41efg	7.81±0.41def	106.58±19.11hijk	0.86±0.09bcde	0.37±0.02cdefg	0.44±0.02bcd
贵州榕江 Rongjiang, Guizhou	141.91±19.03defgh	16.80±2.10hi	55.52±10.15defg	61.38±9.68def	8.03±0.44cde	116.90±16.84defghi	0.91±0.17abcde	0.39±0.04abcde	0.44±0.04bcd
广西田林 Tianlin, Guangxi	118.78±17.93kl	17.05±2.48hi	43.28±8.75j	50.45±7.47h	7.33±0.15g	93.74±16.01l	0.86±0.06cde	0.36±0.02fghi	0.42±0.02bcdef
甘肃天水 Tianshui, Gansu	140.89±19.16defgh	17.98±2.44gh	55.82±11.85cdefg	59.47±7.25efg	7.84±0.46def	115.29±18.15efghi	0.94±0.13abcde	0.39±0.04abcde	0.42±0.02bcdef
河南卢氏 Lushi, Henan	140.33±13.34defgh	19.46±1.99efg	55.80±7.70cdefg	57.04±6.35fg	8.29±0.37bc	112.84±12.29efghi	0.98±0.12ab	0.40±0.02abcd	0.41±0.03ef
湖北罗田 Luotian, Hubei	116.08±13.57l	16.92±1.80hi	42.62±7.33j	50.34±4.32h	7.61±0.52efg	92.96±11.10l	0.85±0.10def	0.37±0.04efgh	0.44±0.02bc
湖北南漳 Nanzhang, Hubei	135.19±17.76fghi	19.25±1.60efg	49.93±7.52ghij	58.03±8.68efg	7.75±0.26def	107.96±15.97ghijk	0.86±0.04bcde	0.37±0.01efgh	0.43±0.01bcde
河北邢台 Xingtai, Hebei	167.52±24.53ab	23.19±2.97b	64.27±13.26abc	71.51±9.50ab	8.15±0.42cd	135.78±22.37ab	0.89±0.09bcde	0.38±0.02bcdef	0.43±0.02bcde
河南信阳 Xinyang, Henan	160.05±15.44bc	21.64±2.24bcd	60.23±8.46bcdef	69.62±6.09abc	8.09±0.33cd	129.84±13.85bcd	0.86±0.07bcde	0.37±0.02cdef	0.44±0.01bc
河北易县 Yixian, Hebei	175.75±24.81a	24.79±2.75a	68.03±14.26ab	74.93±10.24a	8.61±0.54ab	142.96±21.17a	0.91±0.18bcde	0.38±0.04abcdef	0.43±0.04bcde
江苏句容 Jurong, Jiangsu	133.27±8.40ghij	17.64±1.89ghi	45.94±5.01hij	62.00±5.18def	7.32±0.44g	107.94±7.36ghijk	0.75±0.10fg	0.34±0.03hi	0.47±0.03a
江西永修 Yongxiu, Jiangxi	128.59±11.62hijkl	18.50±2.56gh	43.13±4.51j	60.59±5.54defg	7.62±0.47efg	103.72±8.86ijkl	0.72±0.07g	0.34±0.03i	0.47±0.03a
陕西安康 Ankang, Shaanxi	139.10±18.40defghi	18.33±2.33gh	53.65±11.83defgh	58.96±5.39efg	7.89±0.68cde	112.61±16.20efghi	0.91±0.14bcde	0.38±0.03bcdef	0.43±0.03bcdef
四川广元 Guangyuan, Sichuan	138.08±14.26efghi	16.76±1.37hi	52.00±7.33efghi	61.16±7.67def	7.81±0.22def	113.16±13.27efghi	0.86±0.12cde	0.38±0.03cdef	0.44±0.03b
陕西黄龙 Huanglong, Shaanxi	149.96±11.72cdef	20.39±2.16def	61.95±8.23bcd	59.93±4.79efg	7.43±0.34fg	121.89±12.83def	1.03±0.07a	0.41±0.02ab	0.40±0.01f
山东济南 Ji'nan, Shandong	150.32±21.90cde	20.48±2.9cde	55.11±9.88defg	66.41±10.66bcd	7.99±0.49cde	121.52±19.66defg	0.83±0.09def	0.36±0.02fghi	0.44±0.03b
陕西周至 Zhouzhi, Shaanxi	132.31±22.00ghij	17.22±2.69hi	53.43±14.61defgh	54.62±8.26gh	7.83±0.34def	108.05±21.15fghijk	0.98±0.18ab	0.40±0.05abc	0.41±0.02cdef
四川中江 Zhongjiang, Sichuan	145.00±6.72defg	19.44±2.13efg	56.51±8.28cdefg	61.39±3.48def	7.75±0.31def	117.90±8.91defgh	0.92±0.15abcde	0.39±0.04abcdef	0.42±0.02bcdef
云南昆明 Kunming, Yunnan	136.30±12.83efghi	17.18±1.74hi	51.68±8.06fghi	59.00±4.30efg	8.01±0.53cde	110.68±11.12efghij	0.88±0.11bcde	0.38±0.03cdef	0.43±0.02bcd
云南东定 Mouding, Yunnan	153.65±19.28cd	20.99±1.47cde	59.88±13.10bcdef	64.19±8.49cde	8.10±0.48cd	124.07±17.69bcde	0.94±0.21abcde	0.39±0.05abcdef	0.42±0.04bcdef
浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	149.84±16.79cdef	18.59±1.82fgh	60.58±11.07bcde	62.34±5.69def	8.06±0.68cd	122.92±15.89cde	0.97±0.13abc	0.40±0.03abc	0.42±0.02bcdef
浙江舟山 Zhoushan, Zhejiang	176.58±25.62a	23.02±4.68b	70.73±13.08a	74.54±9.70a	8.09±0.53cd	145.27±21.66a	0.95±0.11abcd	0.40±0.03abcd	0.42±0.03bcdef

注:种群间不同字母表示在 0.05 水平上存在显著差异。

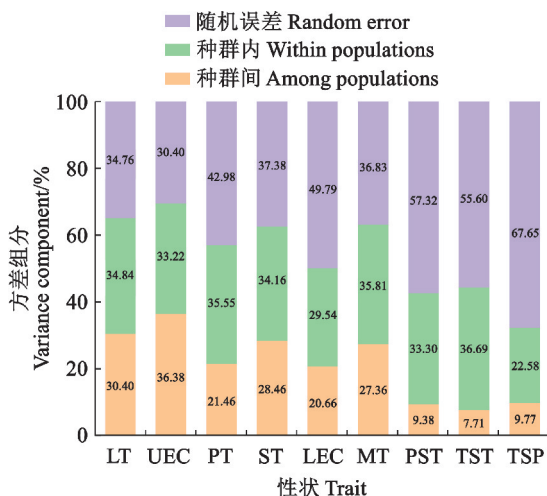
Note: Different letters between populations indicate significant differences at the 0.05 level.

表 5 28 个栓皮栎天然种群叶片解剖性状变异系数

样点 Sampling point	Variation coefficient of leaf anatomic characters of 28 natural populations of <i>Q. variabilis</i>											均值 Mean
	叶片厚度 LT	上表皮厚度 UEC	栅栏组织厚度 PT	海绵组织厚度 ST	下表皮厚度 LEC	叶肉厚度 MT	栅海比 PST	组织结构紧密度 TST	组织结构疏松度 TSP	%		
安徽凤阳 Fengyang, Anhui	11.90	9.75	17.41	14.16	6.44	13.94	15.15	9.15	7.24	11.68		
安徽霍山 Huoshan, Anhui	16.58	12.00	20.41	18.23	5.33	17.12	18.97	11.30	8.08	14.23		
北京平谷 Pinggu, Beijing	10.88	12.22	14.88	12.40	8.75	12.62	9.92	5.66	5.56	10.32		
重庆奉节 Fengjie, Chongqing	9.16	6.77	18.52	9.81	3.98	11.44	16.80	11.11	7.41	10.55		
福建德化 Dehua, Fujian	10.25	13.72	13.51	11.92	8.88	11.39	9.54	6.18	5.16	10.06		
福建浦城 Pucheng, Fujian	6.65	3.82	15.13	8.28	6.68	9.45	15.26	10.94	5.61	9.09		
贵州道真 Daozhen, Guizhou	15.80	10.27	19.25	18.08	5.27	17.93	10.44	6.11	5.05	12.02		
贵州榕江 Rongjiang, Guizhou	13.41	12.51	18.28	15.76	5.53	14.41	18.28	10.69	8.16	13.00		
广西田林 Tianlin, Guangxi	15.10	14.54	20.22	14.80	2.08	17.08	7.34	5.53	3.75	11.16		
甘肃天水 Tianshui, Gansu	13.60	13.58	21.23	12.18	5.90	15.75	13.65	9.40	5.33	12.29		
河南卢氏 Lushi, He'nan	9.51	10.25	13.79	11.14	4.50	10.90	12.10	5.89	6.24	9.37		
湖北罗田 Luotian, Hubei	11.69	10.64	17.20	8.59	6.78	11.94	11.34	10.40	5.70	10.47		
湖北南漳 Nanzhang, Hubei	13.14	8.31	15.06	14.96	3.36	14.79	4.65	3.62	2.72	8.96		
河北邢台 Xingtai, Hebei	14.64	12.80	20.64	13.29	5.10	16.47	9.91	6.43	3.78	11.45		
河南信阳 Xinyang, He'nan	9.64	10.37	14.04	8.75	4.03	10.66	8.36	5.61	3.35	8.31		
河北易县 Yixian, Hebei	14.12	11.09	20.97	13.66	6.27	14.81	19.51	11.55	8.31	13.36		
江苏句容 Jurong, Jiangsu	6.31	10.71	10.91	8.35	5.95	6.82	12.94	8.21	6.01	8.47		
江西永修 Yongxiu, Jiangxi	9.03	13.82	10.47	9.15	6.21	8.54	9.73	9.12	5.59	9.07		
陕西安康 Ankang, Shaanxi	13.23	12.72	22.06	9.15	8.64	14.39	15.45	8.19	6.25	12.23		
四川广元 Guangyuan, Sichuan	10.33	8.16	14.10	12.54	2.76	11.72	14.04	7.93	6.08	9.74		
陕西黄龙 Huanglong, Shaanxi	7.82	10.60	13.29	7.99	4.63	10.53	7.18	5.97	2.53	7.84		
山东济南 Ji'nan, Shandong	14.57	14.14	17.94	16.05	6.10	16.18	10.95	6.18	6.08	12.02		
陕西周至 Zhouzhi, Shaanxi	16.62	15.64	27.34	15.12	4.39	19.58	18.90	12.83	6.00	15.16		
四川中江 Zhongjiang, Sichuan	4.63	10.96	14.65	5.67	4.00	7.56	16.18	10.16	5.48	8.81		
云南昆明 Kunming, Yunnan	9.41	10.13	15.60	7.29	6.59	10.05	12.43	7.37	5.58	9.38		
云南牟定 Mouding, Yunnan	12.55	7.00	21.88	13.23	5.98	14.26	22.79	12.13	10.19	13.33		
浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	11.21	9.77	18.28	9.12	8.43	12.93	13.60	8.61	4.97	10.77		
浙江舟山 Zhoushan, Zhejiang	14.51	20.32	18.49	13.01	6.53	14.91	12.04	6.46	6.82	12.57		
均值 Mean	11.65	11.31	17.34	11.88	5.68	13.15	13.12	8.31	5.82	11.65		

2.4 栓皮栎叶片解剖性状变异来源及种群间表型分化

28 个栓皮栎种群 9 个解剖性状的方差组分见图 1。表型分化系数是某性状在种群间方差组分占总方差组分的百分比。9 个叶片解剖性状的表型分化系数在 17.35% (组织结构紧密度) ~ 52.29% (上表皮厚度) 之间。种群间 9 个叶片解剖性状方差组分占总表型变异的 21.29%，种群内占 32.85%，平均表型分化系数为 37.44%，表明栓皮栎叶片解剖结构变异主要来源于种群内。



LT. 叶片厚度; UEC. 上表皮厚度; PT. 栅栏组织厚度; ST. 海绵组织厚度; LEC. 下表皮厚度; MT. 叶肉厚度; PST. 栅海比; TST. 组织结构紧密度; TSP. 组织结构疏松度。下同。

图 1 栓皮栎解剖性状的方差组分

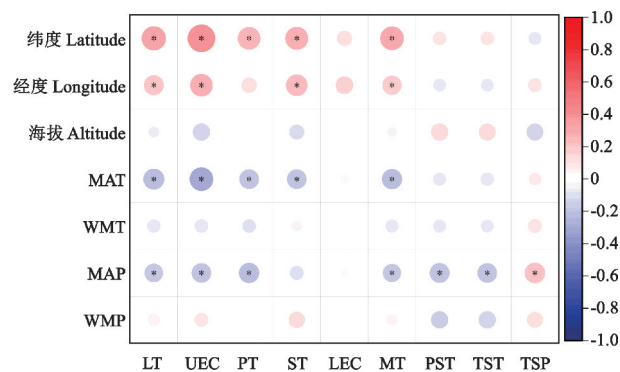
LT, leaf thickness. UEC, upper epidermal cell. PT, palisade tissue. ST, spongy tissue. LEC, lower epidermal cell. MT, mesophyll thickness. PST, palisade-spongy tissue ratio. TST, tightness of organizational structure. TSP, organizational structure looseness. The same as below.

Fig. 1 Variance components of anatomic traits of *Q. variabilis*

2.5 栓皮栎叶片解剖性状与地理和气候因子间的相关性

对栓皮栎叶片 9 个解剖性状与 28 个天然种群主要地理气候因子进行 Pearson 相关性分析 (图 2)。结果表明, 叶片厚度、上表皮厚度、海绵组织厚度、叶肉厚度与经度、纬度呈显著正相关关系 ($P < 0.01$), 与年均气温呈显著负相关关系, 与海拔、最热月均温、最热月降水量相关性不显著。栅栏组织厚度与纬度显著正相关, 与年均气温及年降水量显著负相关。栅海比、组织结构紧密度与年降水量显著

负相关, 组织结构疏松度与年降水量显著正相关。下表皮厚度与地理、气候因子均无显著相关性。



MAT. 年均气温; WMT. 最热月均温; MAP. 年降水量; WMP. 最热月降水量。

图 2 栓皮栎叶片解剖性状与环境因子相关性
MAT, mean annual temperature. WMT, mean temperature for the warmest month. MAP, mean annual precipitation. WMP, mean precipitation for the warmest month.

Fig. 2 Correlation between leaf anatomic characters of *Q. variabilis* and environmental factors

3 讨论

3.1 栓皮栎叶片解剖性状变异来源与分化

表型性状的变异是基因与环境共同作用的结果, 是群体分化的源泉^[25]。栓皮栎为广布树种, 因长期地理隔离, 加上复杂的环境变化, 容易产生表型性状变异^[26]。作者通过分析 28 个栓皮栎天然种群的叶片解剖性状变异系数、表型分化系数等指标, 发现栓皮栎叶片解剖结构在种群间及种群内均存在显著差异, 表明栓皮栎种群内及种群间均存在丰富变异。表型变异系数大于 10% 时, 认为该物种的性状差异较大^[26]。本研究中除下表皮厚度、组织结构紧密度、组织结构疏松度外, 其余 6 个解剖性状种群内变异系数均大于 10%, 表明大部分叶片解剖性状对环境适应性较好。总体而言, 栓皮栎天然种群内存在丰富的解剖结构变异。

栓皮栎种群间各解剖性状方差组分均值为 21.29%, 小于种群内各性状方差组分均值 32.85%, 平均表型分化系数为 37.44%, 说明种群内的性状变异高于种群间的变异, 在表型性状变异中占据主要位置。这一结果与岷江柏 (*Cupressus chengiana*)^[27]、赤皮青冈 (*Quercus gilva*)^[28] 等的研究结果一致。这种种群间的表型分化不仅反映种群在地理和生殖上的隔离, 也反映不同种群对不同环境的适应性和适应范围的差异, 表型分化水平越高, 对环境的适应能

力越强。相关研究表明大多数遗传变异存在于种群间^[25]。尽管本研究中种群间解剖性状方差组分占比相对较低,但在栓皮栎表型变异研究中依旧不容忽视。

3.2 栓皮栎叶片解剖结构与地理、气候因子的关系

植物对环境的长期适应形成一系列与环境相协调的形态与解剖特征^[16]。而不同物种对环境因子的敏感度与适应力存在差异,进而呈现出不同的地理变异规律^[28]。本研究中,随着纬度的增加,叶片厚度,上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度均表现出增大趋势,与田丽丽等^[29]研究结果一致。此外,经度对叶片解剖结构的影响与纬度基本呈现一致趋势,但相关性较纬度小,Ni等^[9]研究表明气候和土壤养分变量与纬度有显著的相关性。因此,叶片解剖性状的纬度分布与环境梯度密切相关。栓皮栎叶片解剖结构的地理分布格局实际反映出栓皮栎叶片解剖结构对生长环境的适应性变化。

温度与降水是影响植物生长发育的主要气候因子^[25]。在本研究中,纬度较低地区气候温暖湿润,而纬度较高地区气候寒冷干燥。因此,栓皮栎叶片解剖结构地理分布格局可能由纬度梯度上水分与温度状况的差异导致。叶片上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度与年均气温呈显著负相关关系,说明随着气温降低,上表皮厚度、栅栏组织厚度及海绵组织厚度增加。叶片表皮组织是叶片抵御不良环境的保护组织,与叶片水分调节、保温及防御等能力密切相关^[13]。前人研究表明,随着气温降低,植物通过增加叶片表皮厚度以降低蒸腾速率,提高保温能力,降低低温对叶片影响^[30-33]。此外,低温会削弱光合作用相关酶的活性,而较大的表皮细胞厚度有利于光的透射,当温度降低时,植物叶片可能增加表皮细胞厚度,以保证光合作用的正常进行。栅栏组织作为叶绿体分布的主要位置,是光合作用的主要场所。较厚的栅栏叶肉可以维持较高的光合能力和光合产物的积累^[5,10,34]。海绵组织具有较大的细胞

间隙,可以改善气体输送,较厚的海绵组织可增加二氧化碳结合位点,促进气态二氧化碳的扩散,减轻气孔关闭导致的二氧化碳减少,为光合作用提供充足的二氧化碳^[10,13,35]。随着温度降低,植物生长季缩短,进而影响叶片寿命,更厚的栅栏组织有利于提高光合效率,快速生长,降低叶片建设的投资,有利于植物生长^[9]。因此,温度较低地区栓皮栎可能通过增加叶片上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度适应低温环境,保证其正常生长。

在水分调节方面,较厚的表皮细胞具有一定的储水能力,有利于提高植株水分调节能力^[36-37]。同时,发达的栅栏组织使叶片具有更加紧密的组织结构,进而增强叶片保水能力^[38-39],提高植物对干旱环境的适应。相关研究表明栅栏组织与海绵组织的协同优化能改善光合作用效率,有效提高叶片水分利用效率^[7,40]。本研究中,栅海比及组织结构紧密度与降水量呈显著负相关,这可能是由于在干旱条件下,栓皮栎倾向于增加栅栏组织厚度维持较高的净光合速率。与纪若璇等^[12]对蒙古莜叶片解剖结构研究结果一致,当降水减少,为提高光合效率及水分利用率,叶片栅海比与组织结构紧密度增加,组织结构疏松度降低,从而增强植物抵抗干旱的能力。

4 结 论

28个栓皮栎天然种群叶片的9个解剖性状研究结果表明:

(1)栓皮栎具有丰富的遗传多样性及表型多样性,叶片解剖性状在种群内及种群间均存在极显著差异。

(2)种群内变异是栓皮栎叶片解剖结构变异的主要来源,其中栅栏组织厚度变异最大,其次为叶肉厚度。

(3)随着纬度增加,叶片厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度增大;随着气温降低、降水量减少,上表皮厚度及栅栏组织厚度增加。

参考文献:

[1] HU Y, YANG L, GAO C, et al. A comparative study on the leaf anatomical structure of *Camellia oleifera* in a low-hot valley area in Guizhou Province, China[J]. *PLoS One*, 2022, 17(1): e0262509.

[2] LI Y, LI S, LU X H, et al. Leaf phenotypic variation of endangered plant *Tetracentron sinense* Oliv. and influence of ge-

ographical and climatic factors[J]. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(2): 623-636.

[3] ENQUIST B J, BENTLEY L P, SHENKIN A, et al. Assessing trait-based scaling theory in tropical forests spanning a broad temperature gradient[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(12): 1357-1373.

[4] 刘文倩,李家湘,龚俊伟,等.柯-青冈常绿阔叶林优势树种叶

- 片性状变异及适应策略[J]. 生态学报, 2022, 42(17): 7256-7265.
- LIU W Q, LI J X, GONG J W, *et al.* Variation in leaf functional traits and adaptation strategies of dominant tree species in a *Lithocarpus glaber-Cyclobalanopsis glauca* evergreen broad-leaved forest [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(17): 7256-7265.
- [5] CHEN B Y, WANG C H, TIAN Y K, *et al.* Anatomical characteristics of young stems and mature leaves of dwarf pear [J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 186: 172-179.
- [6] 王绍祖, 罗仁斌, 樊秀彩, 等. 叶片黄化对葡萄生理和果实品质的影响[J]. 西北植物学报, 2023, 43(8): 1352-1358.
- WANG S Z, LUO R B, FAN X C, *et al.* Effect of leaf chlorosis on grapevines physiology and fruit quality[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(8): 1352-1358.
- [7] FU P L, ZHU S D, ZHANG J L, *et al.* The contrasting leaf functional traits between a Karst forest and a nearby non-karst forest in south-west China [J]. *Functional Plant Biology: FPB*, 2019, 46(10): 907-915.
- [8] LI L, MA Z Q, NIINEMETS Ü, *et al.* Three key sub-leaf modules and the diversity of leaf designs [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1542.
- [9] NI X F, SUN L J, CAI Q, *et al.* Variation and determinants of leaf anatomical traits from boreal to tropical forests in Eastern China [J]. *Ecological Indicators*, 2022, 140: 108992.
- [10] HE N P, LIU C C, TIAN M, *et al.* Variation in leaf anatomical traits from tropical to cold-temperate forests and linkage to ecosystem functions [J]. *Functional Ecology*, 2017, 32(1): 10-19.
- [11] 贾贤德, 吕海英, 巫利梅, 等. 天山野果林准噶尔山楂叶片功能性状及解剖结构对海拔的响应[J/OL]. 植物科学学报, 2023; 1-23 [2023-09-28]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/42.1817.Q.20230927.1801.004.html>.
- JIA X D, LÜ H Y, WU L M, *et al.* Response of leaf functional traits and anatomical structure to altitude in *Crataegus songarica* in Tian Shan wild fruit forest [J/OL]. *Plant Science Journal*, 2023; 1-23 [2023-09-28]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/42.1817.Q.20230927.1801.004.html>.
- [12] 纪若璇, 于笑, 常远, 等. 蒙古莢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[J]. 植物生态学报, 2020, 44(3): 277-286.
- JI R X, YU X, CHANG Y, *et al.* Geographical provenance variation of leaf anatomical structure of *Caryopteris mongholica* and its significance in response to environmental changes [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(3): 277-286.
- [13] LIU X R, CHEN H X, SUN T Y, *et al.* Variation in woody leaf anatomical traits along the altitudinal gradient in Taibai Mountain, China [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 26: e01523.
- [14] TIAN M, YU G R, HE N P, *et al.* Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: Mechanisms and influencing factors [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 19703.
- [15] YUAN G Y, GUO Q Q, ZHANG Y Q, *et al.* Geographical differences of leaf traits of the endangered plant *Litsea coreana* Levl. var. *sinensis* and its relationship with climate [J]. *Journal of Forestry Research*, 2023, 34(1): 125-135.
- [16] 莫惟轶, 王瑞丽, 高慧蓉, 等. 黄土高原不同植被带内草地植物叶片解剖性状的变异规律[J]. 生态学报, 2023, 43(3): 1135-1146.
- MO W Y, WANG R L, GAO H R, *et al.* Variation in leaf anatomical traits of grassland plants in different vegetation zones on the Loess Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(3): 1135-1146.
- [17] DUAN X G, JIA Z Y, LI J Q, *et al.* The influencing factors of leaf functional traits variation of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2022, 38: e02177.
- [18] HIPP A L, MANOS P S, HAHN M, *et al.* Genomic landscape of the global oak phylogeny [J]. *New Phytologist*, 2020, 226(4): 1198-1212.
- [19] 张文辉, 卢志军. 栓皮栎种群的生物生态学特性和地理分布研究[J]. 西北植物学报, 2002, 22(5): 1093-1101.
- ZHANG W H, LU Z J. A study on the biological and ecological property and geographical distribution of *Quercus variabilis* population [J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2002, 22(5): 1093-1101.
- [20] 王婧, 王少波, 康宏樟, 等. 东亚地区栓皮栎的地理分布格局及其气候特征 [J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2009, 27(3): 235-241.
- WANG J, WANG S B, KANG H Z, *et al.* Distribution pattern of oriental oak (*Quercus variabilis* Blume) and the characteristics of climate of distribution area in eastern Asia [J]. *Journal of Shanghai Jiao Tong University (Agricultural Science)*, 2009, 27(3): 235-241.
- [21] 高文强, 王小菲, 江泽平, 等. 气候变化下栓皮栎潜在地理分布格局及其主导气候因子 [J]. 生态学报, 2016, 36(14): 4475-4484.
- GAO W Q, WANG X F, JIANG Z P, *et al.* Impact of climate change on the potential geographical distribution pattern and dominant climatic factors of *Quercus variabilis* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(14): 4475-4484.
- [22] 仇杰, 高超, 罗洪发. 贵州西北喀斯特区古茶树叶片解剖结构及抗旱性评价 [J]. 西北植物学报, 2023, 43(7): 1170-1184.
- QIU J, GAO C, LUO H F. Leaf anatomical structure and drought resistance evaluation of ancient tea trees in Karst Area of northwest Guizhou [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(7): 1170-1184.
- [23] DU B M, ZHU Y H, KANG H Z, *et al.* Spatial variations in stomatal traits and their coordination with leaf traits in *Quercus variabilis* across Eastern Asia [J]. *The Science of the Total Environment*, 2021, 789: 147757.
- [24] ZHU Y H, KANG H Z, XIE Q, *et al.* Pattern of leaf vein density and climate relationship of *Quercus variabilis* popula-

- tions remains unchanged with environmental changes[J]. *Trees*, 2012, 26(2): 597-607.
- [25] WANG X, LIU J M, RUI X, *et al.* Biogeographic divergence in leaf traits of *Sapindus mukorossi* and *Sapindus delavayi* and its relation to climate[J]. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(4): 1445-1456.
- [26] 徐豪, 刘明国, 董胜君, 等. 东北杏种质资源多样性及其地理变化[J]. *植物生态学报*, 2019, 43(7): 585-600.
- XU H, LIU M G, DONG S J, *et al.* Diversity and geographical variations of germplasm resources of *Armeniaca mandshurica*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, 43(7): 585-600.
- [27] 冯秋红, 史作民, 徐峥静茹, 等. 岷江柏天然种群种实表型变异特征[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(3): 748-756.
- FENG Q H, SHI Z M, XU Z J R, *et al.* Phenotypic variations in cones and seeds of natural *Cupressus chengiana* populations in China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(3): 748-756.
- [28] 秦之旷, 刘娜, 周霞, 等. 中亚热带赤皮青冈天然种群表型多样性分析[J]. *广西植物*, 2023, 43(9): 1622-1635.
- QIN Z K, LIU N, ZHOU X, *et al.* Phenotypic diversity of *Quercus gilva* natural populations in middle subtropical China[J]. *Guihaia*, 2023, 43(9): 1622-1635.
- [29] 田丽丽, 李娟, 林海燕, 等. 大叶种茶树叶片解剖结构对纬度的响应[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(21): 7262-7268.
- TIAN L L, LI J, LIN H Y, *et al.* Response of leaf anatomical structure of dayezhong tea germplasm to latitude[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(21): 7262-7268.
- [30] KRÖBER W, HEKLAU H, BRUELHEIDE H. Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits[J]. *Plant Biology*, 2015, 17(2): 373-383.
- [31] KUSTER V C, BARBOSA DE CASTRO S A, VALE F H A. Photosynthetic and anatomical responses of three plant species at two altitudinal levels in the Neotropical savannah[J]. *Australian Journal of Botany*, 2016, 64(8): 696.
- [32] 谭殷殷, 金晓玲, 余秋岫, 等. 5种含笑属植物叶片抗寒结构指标的筛选与抗寒性评价[J]. *广西植物*, 2021, 41(8): 1296-1305.
- TAN Y Y, JIN X L, YU Q X, *et al.* Screening of leaf cold-resistant structural indexes and cold-resistance evaluation of five *Michelia* species[J]. *Guihaia*, 2021, 41(8): 1296-1305.
- [33] 孟诗原, 吕桂云, 张明忠, 等. 5种卫矛属植物对低温胁迫的生理响应及抗寒性评价[J]. *西北植物学报*, 2020, 40(4): 624-634.
- MENG S Y, LÜ G Y, ZHANG M Z, *et al.* Physiological response to cold stress and evaluation of cold resistance for five species of *Euonymus* Linn. [J]. *Acta Botanica Boreali-Occi-*
- dentalia Sinica*, 2020, 40(4): 624-634.
- [34] KOFIDIS G, BOSABALIDIS A M, MOUSTAKAS M. Contemporary seasonal and altitudinal variations of leaf structural features in oregano (*Origanum vulgare* L.) [J]. *Annals of Botany*, 2003, 92(5): 635-645.
- [35] 聂小英, 朱春晓, 郑东升, 等. 遮光处理对草珊瑚光合特性及叶片解剖结构的影响[J]. *西北植物学报*, 2021, 41(6): 995-1002.
- NIE X Y, ZHU C X, ZHENG D S, *et al.* Effects of shading treatment on photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Sarcandra glabra*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidental Sinica*, 2021, 41(6): 995-1002.
- [36] 徐扬, 陈小红, 赵安玖. 川西高原4种苹果属植物叶片解剖结构与其抗旱性分析[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(11): 2227-2234.
- XU Y, CHEN X H, ZHAO A J. Drought resistance evaluation and leaf anatomical structures of four species of *Malus* plants in western Sichuan Plateau[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidental Sinica*, 2015, 35(11): 2227-2234.
- [37] 王坤, 安家成, 朱昌叁, 等. 不同化学型油用樟树叶片解剖结构特征及其抗旱特性[J]. *南方农业学报*, 2019, 50(11): 2525-2531.
- WANG K, AN J C, ZHU C S, *et al.* Relationship between leaf anatomical structure and drought resistance of different chemotypes oil-used camphor trees[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2019, 50(11): 2525-2531.
- [38] 董梦宇, 王金鑫, 吴萌, 等. 2种香花芥属植物叶片结构及光合特性研究[J]. *草业学报*, 2022, 31(7): 172-184.
- DONG M Y, WANG J X, WU M, *et al.* Leaf structure and photosynthetic characteristics of two species of *Hesperis*[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(7): 172-184.
- [39] 张涵洋, 李爱, 张卫华, 等. 镉胁迫对西瓜幼苗生长及其叶片解剖结构和生理特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2023, 43(3): 401-409.
- ZHANG H Y, LI A, ZHANG W H, *et al.* Effects of cadmium stress on the growth, leaf anatomical structure and physiological characteristics of *Citrullus lanatus* seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidental Sinica*, 2023, 43(3): 401-409.
- [40] 王方琳, 柴成武, 赵鹏, 等. 3种荒漠植物光合及叶绿素荧光对干旱胁迫的响应及抗旱性评价[J]. *西北植物学报*, 2021, 41(10): 1755-1765.
- WANG F L, CHAI C W, ZHAO P, *et al.* Photosynthetic and chlorophyll fluorescence responses of three desert species to drought stress and evaluation of drought resistance[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidental Sinica*, 2021, 41(10): 1755-1765.