

半干旱黄土区沙棘的形态解剖学特性研究

李代琼, 梁一民, 黄 瑾, 姜 峻

(中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨陵 712100)

摘 要: 1994~ 2002 年先后在黄土高原半干旱区的安塞、吴旗县进行了沙棘形态解剖学特性试验研究。结果表明: 沙棘叶具发达的表皮毛、较厚的角质层和发达的栅栏组织细胞, 对大气干旱有强的适应性。根的周皮薄壁组织发达, 细胞和细胞间隙较大, 持水力强。沙棘由于具耐旱和节水型御旱的形态解剖和水分生理生态学特性, 使沙棘耐旱、抗寒、耐水湿, 在干旱、半干旱地区适应性强, 并具有较高的生态、经济效益。以上研究为沙棘在黄土高原半干旱区大面积荒山抗旱造林, 经营管理提供了科学依据。

关键词: 沙棘; 形态解剖学特性; 生态经济效益; 半干旱黄土区

中图分类号: S7931.61.02

文献标识码: A

文章编号: 1002-8809(2004)02-0002-06

沙棘又名酸刺、醋柳、黑刺, 为胡颓子科 (Elaeagnaceae) 沙棘属 (Hippophae) 落叶小乔木或灌木, 产欧、亚洲的温带地区。我国是世界沙棘天然分布的集中地和中心区, 其总面积在世界沙棘分布区居首位。沙棘在我国北部及西南 20 余个省(区)均有广泛分布, 垂直分布在海拔 1 000~ 4 500 m 之间。沙棘适应性强, 繁殖容易, 具有较高的生态、经济效益, 是防风固沙、保持水土、改善生态环境的优良树种, 又是营养丰富、医疗价值大的珍贵植物资源, 因而受到国内外有关部门的重视。合理地保护、开发利用沙棘资源, 是半干旱、干旱地区发展经济, 改善环境, 恢复生态平衡的重要途径之一。为了进一步研究沙棘的生理生态学特性, 笔者于 1994~ 2002 年对陕西安塞、吴旗县半干旱黄土区沙棘的形态解剖学特性进行了研究, 以为沙棘的抗旱造林、引种、育种及开发利用提供科学依据。

1 试验区的自然条件

安塞试验区设于陕西省安塞县黄土丘陵沟壑区, 属暖温带森林草原区, 海拔 1 013~ 1 431 m。年降水量 531.14 mm, 年平均气温 8.18℃, 土壤为黄绵土,

作者简介: 李代琼(1940-), 女, 四川广安人, 研究员, 硕士生导师。主要从事沙棘生理生态及引种研究。

基金项目: 水利部/9480 项目, 安塞国家科技攻关项目 96200420204。

收稿日期: 2003-02-15

无霜期 160 天。吴旗试验区设于陕西省吴旗县沙棘林内, 为洛河河源梁峁状丘陵区。植被属温带灌丛草原区。海拔 1 365~ 1 650 m, 土壤为黄绵土。年平均气温 7.15℃, 年平均降水量 380 mm, 无霜期 120 天。

2 材料和方法

1994~2002 年笔者以中国沙棘亚种 (*Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi) 为材料, 研究了其有关的形态解剖学特性。

实验材料采自安塞、吴旗试验区的 16 年生的沙棘根、茎、叶、花、果实和种子样品, 分别用石蜡切片机作切片, 切片厚度为 10~15 μm, 用番红-固绿双重染色法染色, 中性树脂封片。在高倍显微镜下进行了横切和纵切面观察, 照相并绘图, 研究其结构发育特点、动态。与此同时对不同年限的沙棘进行了水分生理生态学特性研究, 包括: 光合、蒸腾、水势、土壤水分及生物量等研究。

3 结果分析

3.1 叶

沙棘叶由表皮、叶肉和叶脉构成。观察叶的横切面(图 1)看出: 在叶背、腹表面, 由单层、无叶绿体的圆形或椭圆形表皮细胞构成。表皮细胞具较发达的角质层和表皮毛。位于叶腹面表皮层下, 是发达的栅栏组织。由 23 行含叶绿素, 排列紧密的长形、呈栅栏状的薄壁细胞组成。其下为海绵组织, 由一

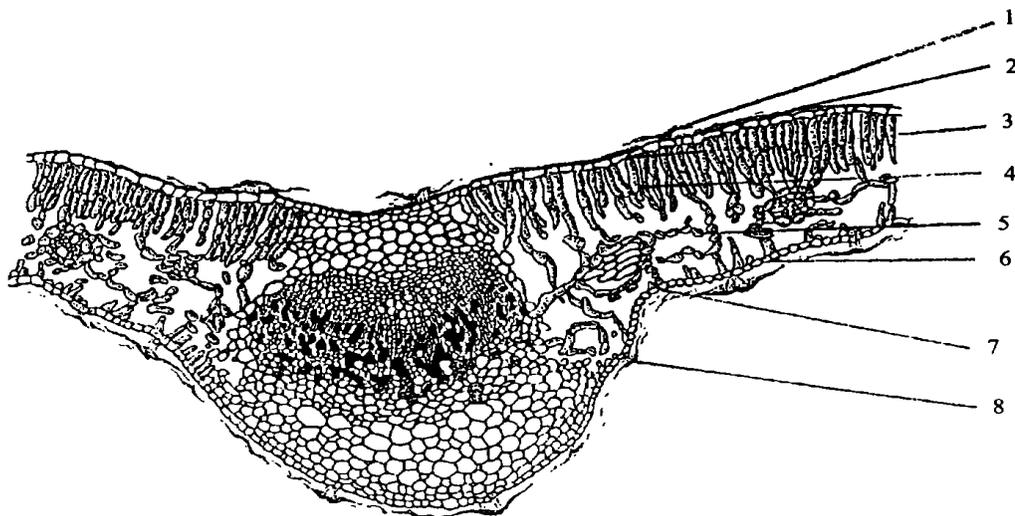


图1 沙棘叶横切面

11 上表皮毛;21 角质层;31 上表皮细胞;41 栅栏组织;
51 海绵组织;61 下表皮细胞;71 气孔(示保卫细胞);81 下表皮毛

些具叶绿素的薄壁细胞,疏松、不规则地排列在下表皮组织上。海绵状叶肉中有大的胞间腔相连接,并与叶背面的气孔相连。叶正面的表皮细胞被蜡质状类脂质的角质层,无气孔。并具有银白色鳞片状表皮毛。叶背密生星状毛及有柄鳞片的表皮毛,层层叠叠。表皮毛发生在叶片发育早期,叶背面较叶腹面多而密。当发育成幼叶时,其腹面覆盖2~3层表皮毛(主脉为3层,叶面为2层)。叶背面覆盖4~5层表皮毛(主脉为4层,背面为5层)。表皮毛包括:星毛、星盾毛、盾毛和螺状星毛四类。这些表皮毛在每一层的分布,从内层到外层星毛逐渐减少,盾毛逐渐增多。从形态来看,越接近内层的星盾毛,形状越接近星毛,越靠近外层的星盾毛,其形状越接近盾毛。螺状星毛分布于内层。当叶成熟时,其腹面表皮毛仅主脉上有1~2层,叶面上的基本脱落。叶背面形成45层密被毛毡层。据观察,沙棘同胡颓子科其它植物一样,表皮毛很多,尤其在叶背,小枝及果实等表面,多数是盾毛状鳞片,部分为星状毛,且各具不同高度的柄。表皮毛排列紧密,整个表面犹如被不同高度的伞遮盖着,因而在贴近表面处形成了一个特殊的小空间,可称为“微气候区”。表皮毛不仅遮蔽强阳光直射和低温侵袭,而且在“微气候区”内,空气环流速度比较稳定,能自动地调节植物体的蒸腾强度。因此,表皮毛的保护作用是沙棘具有耐旱、抗寒、抗高温和抗风沙等特性的重要原因。加之沙棘具有发达的栅栏组织及角质层,更增强了抗性。

这是沙棘广布于我国北方较干旱的生境中,适应性较强的主要原因^[1~3]。

沙棘叶脉贯穿在叶肉之中,叶脉中的输导组织(木质部和韧皮部),通过叶柄与茎、根输导组织相连,成为一个完整的输导系统。

312 茎

中国沙棘茎的初生结构由外向内可分为:表皮、皮层、初生韧皮部、原形成层、初生木质部和髓。茎的次生结构由周皮、韧皮部、形成层、木质部和髓组成。从图2所示沙棘茎次生结构横切面可见,由木栓形成层分裂的细胞,向外形成木栓,代替了表皮细胞的保护作用。向内分裂少量细胞,形成栓内层。木栓、木栓形成层和栓内层组成周皮。一年生沙棘的茎开始有次生结构,木栓形成较早,还有次生韧皮部、次生木质部和髓射线产生。木质部在辐射方向上被单行、少有双行的髓射线贯穿。二年以上的枝条年轮明显。以后每年因形成层的活动,便产生新木质部和韧皮部,茎因此加粗。沙棘木材为散孔材。一年生枝条的韧皮纤维因局部被薄壁细胞相隔,呈2~6层不均匀环状分布,并仍保留表皮等初生构造^[4],二年以上枝条,韧皮纤维呈束状分布,木栓层较厚,表皮已完全被周皮代替。沙棘茎上根原始体细胞较多,所以扦插繁殖易成功。中国沙棘的木质化枝条(一般为次生结构)、半木质化枝条(一般为初生结构),在硬枝、嫩枝扦插过程中,发根数量及根原基的起源不同。前者木质化枝条的不定根发生于叶痕

上方,数目较少,在显微结构中,根原基起源于木质部中的木射线薄壁细胞;而后者半木质化枝条的不定根,在扦插段中均有发生且数量较大,根原基起源于形成层和韧皮部薄壁细胞之间。由于木质化枝条中的细胞已成熟,仅在叶痕上方保留具反分化能力的细胞群,不定根多生于叶痕上方。相反,半木质化枝条,由于仍处于生长阶段,皮层内侧具4~5层纤维厚角组织,细胞排列整齐,具细胞核和叶绿体;韧皮纤维呈环状分布;形成层处于旺盛活动期,为环状形成层,此时,保留有大量分化和反分化能力的细胞群,因此,在整个扦插阶段均能产生大量不定根^[5]。

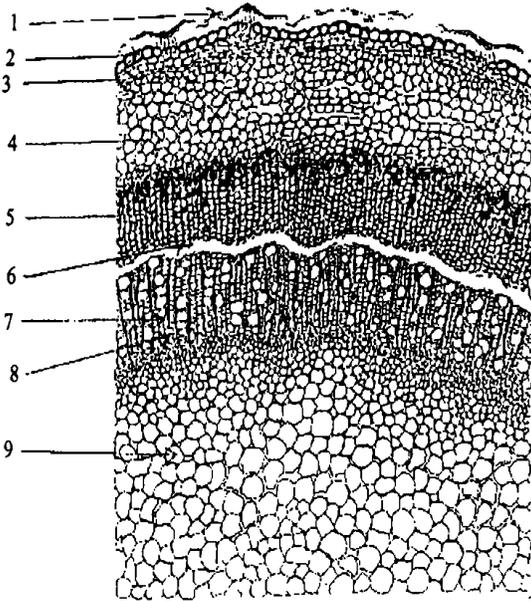


图2 沙棘茎次生结构横切面

- 11 表皮毛; 21 木栓; 31 木栓形成层;
41 栓内层; 51 次生韧皮部; 61 形成层;
71 次生木质部; 81 髓射线; 91 髓

313 根

沙棘根的初生结构由表皮、皮层、中柱鞘、初生木质部、初生韧皮部组成。在成熟区的根表皮细胞能形成根毛。根毛穿过土壤颗粒间的空隙,与土壤紧密地贴附在一起,有利于吸收土壤中的水分和矿物质。

沙棘根的次生结构有:周皮(木栓、木栓形成层和栓内层)、次生皮层薄壁组织、厚壁组织、次生韧皮部、形成层、次生木质部和双行髓射线(图3)。沙棘次生皮层薄壁组织与水生植物皮层结构相似。薄壁组织细胞大,有明显的细胞间隙。可以看出细胞持水力较大,能耐水湿,又能较耐干旱。木质部具有一定的旱生结构,木质薄壁组织细胞常紧密地毗连着

导管,这可使根起强化作用,并把水分和营养物质更好地供给地上部分。沙棘仅皮层有部分加厚细胞,没有中柱厚壁组织。韧皮纤维的机械总强度较小,不能形成闭合的机械圈。

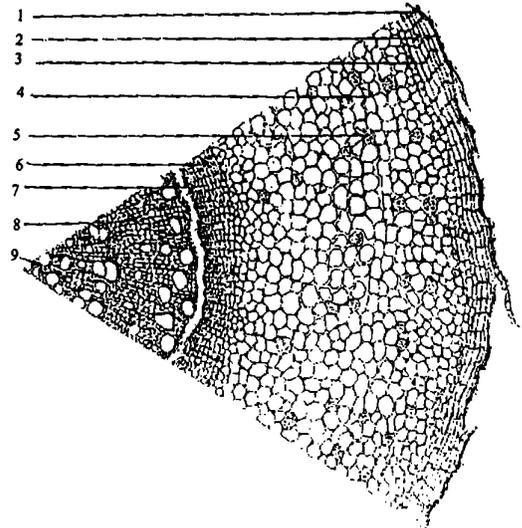


图3 沙棘根次生结构横切面

- 11 木栓层; 21 木栓形成层; 31 栓内层;
41 次生皮层薄壁组织; 51 厚壁组织; 61 次生韧皮部;
71 形成层; 81 次生木质部; 91 髓

沙棘根系具有明显的耐水性形态解剖特点:机械组织发育较弱;周皮薄壁组织细胞较大,有较多的细胞间隙。沙棘根系对水分条件要求较高,又与较大的适应性结合在一起。这与沙棘耐大气干旱的解剖和生理生态学特性有关^[6]。如沙棘水平根和垂直根系发达,根蘖力强等。沙棘根的机械组织发育较弱,根较脆嫩、易断,须根较少而细小,因此在实生苗育苗和扦插育苗(包括硬枝、嫩枝扦插育苗)中,应注意水、肥管理。在人工造林的起苗过程中,应保护好根系,尽量减少失水。如果苗已开始失水时应尽快浇水或浸根,使之重新吸水。造林中,需用生根粉等处理,以提高造林成活率。

沙棘是非豆科木本固氮植物。沙棘根系与弗兰克氏菌(Frankia)的放线菌共生形成固氮率较高的根瘤。弗兰克氏菌可以从根毛和皮层侵染。被侵染的宿主细胞迅速转变为适宜共生生活的传递细胞。菌体和被侵染细胞释放激动素,使部分中柱鞘细胞分生,形成根瘤原基。沙棘根瘤是以瘤瓣为基本单位,逐次、逐年连续分枝形成的一个多年生珊瑚状瘤块。沙棘主根一般不结瘤,1级侧根结瘤最多,瘤根最大,23级次之。成年根瘤固氮力高于大豆。沙棘从第一年起,便有根瘤产生,随生长年限增加根瘤的数

量和大小不断增加。根瘤在 1 年中有 3 个固氮高峰,尤以 6 月底至 7 月初营养体强化生长期为最高^[7]。沙棘根系固氮作用对于增加土壤肥力,提高沙棘林生产力起着重要作用。

314 花

沙棘是雌雄异株植物,风媒花。雄花开花时,散发出很多花粉。沙棘属植物的花粉,从大小可分为两类:西藏沙棘(*Hippophae Schlecht*)和云南沙棘(*Hippophae rhamnoides* L1 Subsp1 Yunnanensis Rousi)的花粉属小型花粉(花粉最长轴小于 25 L),其余的种和亚种(包括中国沙棘、中亚沙棘(*Hippophae rhamnoides* L1 Subsp1 Turkestanica Rousi)、肋果沙棘(*Hippophae neurocarpa*)和江孜沙棘(*Hippophae gyantsensis* (Rousi) Lian)的花粉属中型花粉(花粉最

长轴在 25~50 L 之间);从萌发孔的类型看,均属 3 孔沟型的花粉,只有西藏沙棘有时出现 4 孔沟型花粉;从花粉外壁纹饰看,沙棘近于平滑(此性状属原始性状),中亚沙棘和江孜沙棘为皱波状,肋果沙棘具小颗粒状突起,而云南沙棘和西藏沙棘则有明显的疣状突起(此性状属进化性状)^[8]。通过对中国沙棘花部形态学和胚胎学研究看出,沙棘雄花花药壁由表皮、药室、内壁、中层和绒毡层组成。表皮在花药开裂时枯萎,药室内壁形成带状加厚,中层是短命的。绒毡层细胞双核。腺质绒毡层,延迟至双细胞花时在原位退化。据扫描电镜观察,成熟花粉如圆球形,沿赤道有环状棱脊,把花粉分为上下两半,相对会合于赤道棱脊,并突出成喙,花粉壁具疣状雕纹^[9]。

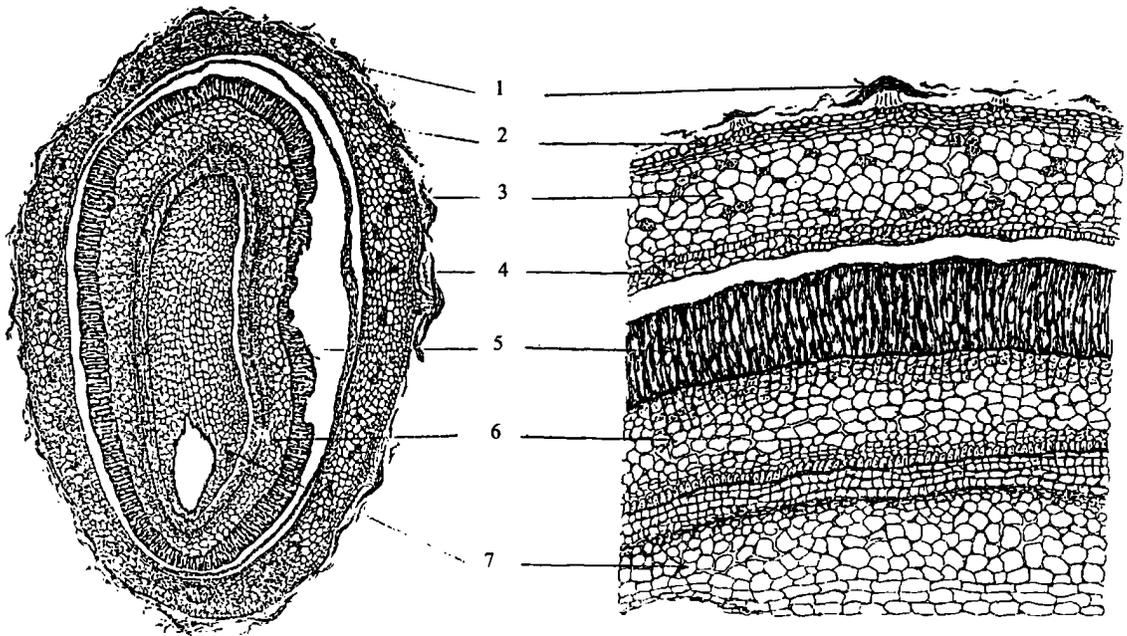


图 4 沙棘果实、种子纵切面

1 表皮毛; 2 外果皮; 3 中果皮; 4 内果皮; 5 种皮; 6 胚乳; 7 胚

315 果实和种子

沙棘种子被多汁果被包着。在形态学上,果被是从子房和彼此之间连着的隐头花序组织发育出来的。从图 4 沙棘果实和种子的纵切面看出:沙棘果实由外果皮、中果皮和内果皮构成。沙棘外果皮为干软骨状膜。中果皮是隐头花序多汁肉部分,由具较大细胞间隙的大薄壁细胞构成。由于含有丰富的营养物质,因而成为沙棘果具有重要经济价值的部分。内果皮为坚韧纸质,稍为革质状的三列较小的细胞构成。一般与种皮不连。沙棘果还具有较多的

表皮毛。中国沙棘果表皮毛发生在子房膨大的初期。幼果皮表面和果柄表面覆盖了 3 层盾毛,向外两层为螺状星毛和螺状星盾毛。果实成熟后,其果皮表面盾毛脱落,仅果柄基部和果柄覆盖 1~3 层盾毛。果萼洼内侧表皮毛永存。这些表皮毛的功能是保护生殖器官,抵抗严寒和风沙侵蚀,防止器官组织失水。

沙棘的雌花集生于当年生新枝的下部,花被筒束状,外面被有锈色鳞片及星状毛。花黄绿色,雌蕊 1 枚。花柱浅黄色,柱头拉长;子房上位,1 心皮、1

室、1 胚珠。授粉后柱头生长停止。3~ 4 h 后柱头上的花粉开始发芽,授粉后 710 天开始受精。其后,胚珠逐渐变成种子,子房及隐头花序则变成果实(图 5)^[10]。

然后胚芽破皮而出。当出苗时,下胚轴伸长,子叶即出土。

目测未成熟的沙棘果是硬的,色鲜绿;果实成熟时变为橙色或黄红色。果被因受水解酶的影响而变软。水解酶分解中果皮薄壁组织细胞壁的果胶质,并把它转成可溶性化合物,果色由绿色变为橙色,这与类胡萝卜素在多汁果肉中的积累有关。所以,沙棘果的果色是由果实成熟度与类胡萝卜素含量决定的。

对成熟沙棘果实的形态解剖及其形成阶段和特性的研究表明:脂肪内含物(沙棘油)在果肉细胞中形成和积累较多。在沙棘果实隐头花序薄壁组织的表皮下区的细胞中(即中果皮)可以见到这种变型的叶绿体类型。在光学显微镜下研究,在中果皮中的有色体,即广椭圆形着色的微粒占据着很大的体积,这是充满油质的,即折光很好的红橙色内含物。用乙醇褪色后,再用苏丹三将其染色,证明具有酯类性质。可以看出,表皮下区的有色体和核旁体套一起是沙棘果肉鲜油脂(沙棘油)的来源。据测,授粉后 60~ 70 天,可以见到隐头花序细胞最大的伸长。在此期间,隐头花序薄壁组织中央区脂肪内含物的形成最强烈,经 3~ 4 月出现有色体,果实逐渐成熟^[10~ 11]。

从沙棘的解剖结构看出,沙棘是为数不多的种子、果实、叶及其它部分均含有丰富油脂的植物之一,又是罕见的一种能在恶劣环境条件下生长的珍贵植物。沙棘油的形成和积累过程,从盛花期(子房膨大时)开始,一直进行到种子或果实完全成熟为止。药用功能的一个重要方面集中反映在沙棘油上。沙棘油是一种富含多种生物活性物质的特种油脂,可作为药用油脂。此外,还可以用在日化、食品及畜牧兽医等方面。据研究,沙棘油有一定的抗癌活性,并有明显的辅助治疗作用^[12]。我国在沙棘油等方面加工利用成果显著,进一步开发沙棘资源前景广阔。

4 结论和讨论

4.1 沙棘叶具发达的表皮毛、较厚的角质层和发达的栅栏组织细胞,对大气干旱有强的适应性。根的周皮薄壁组织发达,细胞和细胞间隙较大,持水力强。沙棘由于具耐旱和节水型御旱的形态解剖和生理生态学特性,使沙棘耐旱、抗寒、耐水湿。在干

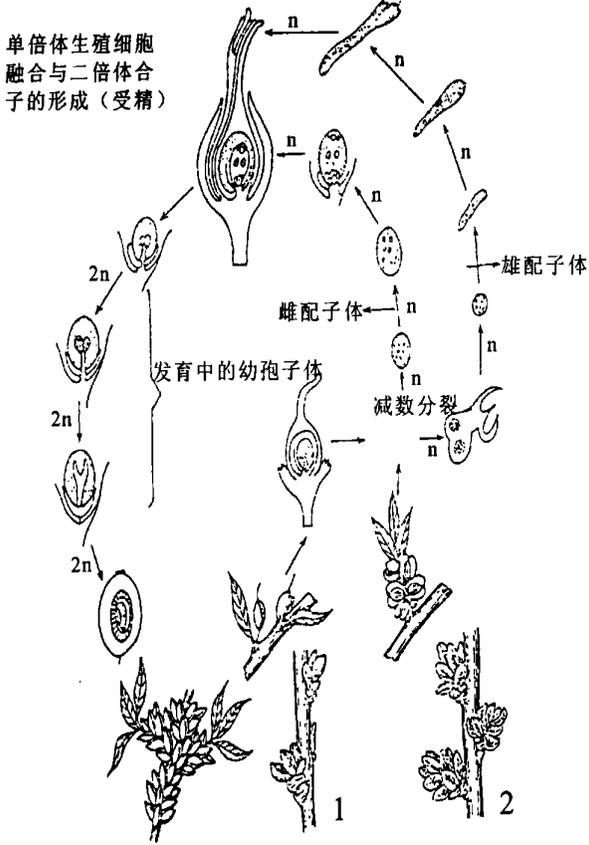


图 5 沙棘的生殖周期和果实的形成示意图^[10]

1 1 长有雌花的雌株; 2 2 长有雄花的雄株;
3n 与 2n 为单倍体和二倍体染色体组

沙棘种子的种皮由外种皮、中种皮和内种皮构成。外种皮有厚的角质层,角质层内排列着近似正方形的细胞;中种皮由栅栏长柱形细胞构成。这些辐射状排列的细胞没有细胞间隙,细胞壁加厚。往内是胚乳大型薄壁组织细胞。细胞间隙大,它以非常薄的薄膜形式包着胚。一般为 4~ 5 列无色的空心细胞组成。由于胚胎发育迅速利用胚乳,所以大多数储存的可塑性营养物质聚在它的子叶里。胚的子叶为长卵圆形,肉质,占据着种子的主要空间。有伸长的栅栏状细胞分化出的柱状叶肉。海绵状叶肉细胞具较大的细胞间隙,占据着子叶的主要部分。在果实完全成熟以前,种子在形态上分化成具有子叶、胚芽、胚根、胚轴的胚生植物,彼此连接在一起。胚根对着株孔。当种子萌发时,胚根首先突破种皮,

旱、半干旱地区适应性较强,并具有较高的生态、经济效益。

412 沙棘茎上根原始体细胞较多,所以硬枝、嫩枝扦插繁殖易成功。这是沙棘适应性强,分布广的原因之一。

413 在沙棘的种子、果实、叶及其它部分的组织,细胞中含有多种活性物质的油脂。据研究,沙棘

油有一定的抗癌活性,有明显的辅助治疗作用,综合开发利用前景广阔。今后可进一步研究沙棘在各生育阶段,特别是开花、结实期的形态解剖学特性,为沙棘的栽培管理,引种、育种和综合利用,提供科学依据。

致谢:西北植物研究所张遂申研究员作了形态解剖部分工作,西北农林科技大学魏琦绘制了沙棘解剖图,特表感谢。

参 考 文 献:

- [1] 张小民,张吉科 1 中国沙棘表皮毛细胞功能初探[J]1 沙棘, 1995, 8(3): 10~ 171
- [2] ZHANG J K(张吉科), ZHANG X M(张小民), WU F H(武福亨)1 A research into downiness of Hippophae rhamnoides L1 subsp sinensis Rousi, Proceedings of international symposium on seabuckthorn[A]1 国际沙棘学术交流会议论文集[C]1 西安: 1989, 259~ 2601
- [3] 刘怀德 1 沙棘叶表皮毛的观察研究[J]. 林业科技通讯, 1988, 12: 26~ 271
- [4] 冯显逵,宋玉霞 1 中国沙棘形态解剖特征及核型分析[A] 国际沙棘学术交流会议论文集[C]. 西安: 1989, 42~ 471
- [5] 张志翔 1 中国沙棘插条生根解剖学特征的研究[J]1 林业科技通讯, 1994, (2)1
- [6] 李代琼 1 半干旱黄土区沙棘的水分生理生态与形态解剖学特性研究[J]1, 沙棘, 1999, 12(3), 11~ 161
- [7] 张吉科,林纬 1 沙棘根瘤的形成与固氮能力[J]1 沙棘, 1995, 8(3): 3~ 91
- [8] 廉永善 1 沙棘属的新发现[J]1 植物分类学报, 1988, 26(3)1
- [9] 李文钊 1 沙棘属的新发现[J]1 植物分类学报, 1988, 26(3)1
- [10] A. D. Buxhtyinov(布克什特诺夫等著)1 Seabuckthorn [M]1 Zhang ZM et all Translate(张哲民,邱德明,高凯译,沙棘), 陕西杨陵: 陕西沙棘开发利用研究中心, 1985, , 13~ 391
- [11] LI H Sozonoval 沙棘果实个体发生和机能特征[A]1 沙棘生物化学和药理研究新进展论文集, [苏]BI AI 潘捷戈娃等,邱德明,张哲民,高凯译[C]1 武功农业科研中心协调委员会科技交流处, 1992, 46~ 511
- [12] 陆燕蓉 1 药用沙棘油[J]1 中国药用杂志, 1989, 14(1): 57~ 59

Study on the Characteristic of Anatomy of Seabuckthorn on the Semiarid Loess Region

LI Da2qiong, LIANG Y2min, HUANG Jin, JIANG Jun

(Institute of Soil and Water Conservation, Academia sinica and Ministry of water Resources,
Yangling, Shaanxi province, 712100, China)

Abstract These experiments were carried out at Ansai, Wuqi on semiarid region of the Loess Plateau from 1994 to 20021 The characteristics of morphology and anatomy were observed and studied1 The results showed that seabuckthorn leaf has flourishing epidermis hair, thicker cuticle and developed palisade tissue1 Its adaptability is stronger to atm2 spheric aridity on semiarid loess region1 The root has large to cortex parenchyma cell and crevice of cell11 So the water-holding capacity of the root is stronger1 Its characteristic of morphology anatomy and water physiological ecology shows that it has the drought resistance and capability of economizing on water1 These characters are the reasons it have higher ecological and economic benefits1 This study provides scientific basis for forestation of seabuckthorn and speed harnessing harness barren hills on semiarid loess region1

Key words seabuckthorn; characteristic of morphology anatomy; drought resistance; ecological and economic benefits; the semiarid loess region